

UCH-FC
B. Ambiental
5112
C-1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

¿Existe una relación entre la tasa metabólica basal y la conducta exploratoria en mamíferos? Un estudio experimental en una población de *Octodon degus*.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de Biólogo con mención en Medio Ambiente

Por

Carolina Saavedra Herrera

Abril, 2012
Santiago – Chile

Director del Seminario de Título: Rodrigo Vásquez Salfate
Co-Director del Seminario de Título: Pablo Sabat Kirkwood



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por

Carolina Loreto Saavedra Herrera

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente.

Dr. Rodrigo Vásquez Salfate
Director Seminario de Título

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Co-Director Seminario de Título



Comisión Revisora

Dr. Claudio Veloso Iriarte
Presidente Comisión

Dr. Mauricio Canals Lambarri
Evaluador

Santiago, 27 de abril de 2012

BIOGRAFÍA



Nací el 24 de noviembre de 1985 en la ciudad de Santiago, Chile. Mis estudios pre-básicos, básicos y secundarios los cursé en el Liceo Mater Purísima de la comuna de Maipú. Fue en ésta institución que descubrí el Movimiento de Guías y Scouts de Chile y formé parte del Grupo San Francisco de Asís durante 5 años. Ahí tuve la oportunidad de recorrer distintos paisajes y conocer de cerca un poco más de la flora y fauna de Chile, durante estos años surgió mi interés por el medio ambiente.

En el año 2004 me decidí por estudiar la carrera de Biología Ambiental en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. En mis primeros años de estudio en la facultad, formé parte de la delegación de Biología Ambiental para la hoy en día Confederación de Estudiantes de Ciencias Ambientales de la Educación Superior (CECADES). En años posteriores participé en el Parque Cantalao Precordillera como guía para visitantes, acompañando a familias y niños de diversas instituciones a recorrer y aprender acerca de la flora y fauna del lugar. Casi al finalizar mis estudios realicé mi práctica profesional en la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA), actualmente Ministerio del Medio Ambiente, generando mapas de distribución potencial de especies contenidas en el primer proceso de clasificación, según el Reglamento de Clasificación de Especies (RCE).

Luego de obtener mi licenciatura comencé mi seminario de título con el Dr. Rodrigo Vásquez del Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB) y el Dr. Pablo Sabat del Laboratorio de Ecofisiología Animal. Bajo su tutela, tuve la oportunidad de exponer mi trabajo en las Terceras Jornadas de Comportamiento Animal en Montevideo, Uruguay y participar de la XVIII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile.

En este último período, también he formado parte del Equipo de Difusión de Pregrado a cargo de la Dirección de Comunicaciones de la universidad, donde me he desempeñado como monitora para jóvenes secundarios que desean ingresar a la educación superior, compartiendo con ellos experiencias, proyecciones y orientándolos para elegir la carrera científica y la Universidad de Chile como parte de su futuro.



A mis padres, Ximena y Óscar.

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores, Rodrigo Vásquez y Pablo Sabat, por haberme guiado y apoyado durante los últimos años en todo momento para sacar adelante este proyecto.

A todos quienes me brindaron su ayuda o compañía durante este proceso en los laboratorios de Ecología Terrestre y Ecofisiología Animal. Andrea Caiozzi, Enrique Bazán, Cristóbal Venegas, Pablo Veas, Verónica Quirici, Yanina Poblete, Javiera Lagos, Daniel Medina, Gabriel Castaño, Néstor González, Gabriela Soto, Víctor Gutiérrez, María Olga Bargsted, María José Herrera, Ronny Zúñiga, Mónica Núñez, Natalia Ramírez, Pablo Negrete, María José Pérez, Hugo Torres Andrés Sazo, y en especial a Grisel Cavieres y Nasrim Butler por haberme enseñado desde lo más básico para poner en marcha cada experimento.

A mis compañeros Jimena Martínez, Misque Hoare, Gonzalo Barceló, Tami Hussein, Andrea Zapata, Franco Perona, Francisco Soto, Milenka Gjakoni, Mariana Thienel, Jonathan Salinas Laura Catalán, Paula Sepúlveda, María del Sol y Milén Duarte, por contar siempre con su amistad, en los momentos más dolorosos y los más alegres.

Al Coro Más América por que durante años compartir mi voz con ellos, me ha significado regresar al laboratorio renovada y en paz.

A mis tíos y padrinos Dagoberto y Nayesca, por su cariño y apoyo desde siempre.

A mi familia, Cristóbal, Trini y a mis padres... porque les debo todo lo que hoy soy.

Este seminario de título fue financiado gracias a FONDECYT 1090794, ICM-P05-002, PFB-23-CONICYT.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	x
INTRODUCCIÓN.....	1
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Sitio de muestro, captura y mantención de los animales en cautiverio.....	6
Experimento de ambiente nuevo.....	7
Medición del metabolismo.....	8
Análisis de grabaciones del experimento de ambiente nuevo.....	9
Análisis de la curva de consumo de oxígeno.....	11
Análisis estadístico.....	11
RESULTADOS.....	12
Caracterización de la conducta exploratoria.....	12
Correlación entre la conducta exploratoria y el metabolismo energético.....	13
Individuos escasamente exploradores.....	14
Individuos exploradores.....	15
Metabolismo energético.....	16
DISCUSIÓN.....	18
Conducta exploratoria.....	18
Gasto energético.....	19
Limitaciones del estudio.....	27

CONCLUSIÓN.....	28
REFERENCIAS.....	29

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Variables conductuales incluidas en el análisis de componentes principales y su valor en el Componente principal de Exploración (CPE).....	12
Tabla 2. Correlación de Spearman para los 46 individuos entre CPE y metabolismo...13	13
Tabla 3. Correlación de Spearman para CPE_2 y metabolismo.....	15
Tabla 4. Correlación de Pearson para $(CPE_1)^2$ y metabolismo.....	15

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama de la arena experimental.....	8
Figura 2. Histograma de la conducta exploratoria (CPE) del conjunto de animales estudiado.....	14
Figura 3. Correlación entre $(CPE_1)^2$ y BMR ($ml\ O_2\ g^{-1}\ h^{-1}$).....	16
Figura 4. Tasa metabólica basal (BMR) presentada por los dos grupos de <i>O. degus</i> diferenciados por sus conductas exploratorias (CPE).....	17

RESUMEN

A nivel intrapoblacional es común encontrar individuos que son particularmente pasivos o activos frente a un estímulo. Se ha sugerido que ciertos aspectos fisiológicos, como el metabolismo energético, podrían asociarse a las diferencias documentadas en estos fenotipos conductuales. Para explorar esta posibilidad, se realizó un estudio integrativo entre conducta y fisiología utilizando individuos de una población de *Octodon degus*. La evaluación de la conducta se realizó a través de un protocolo de "ambiente nuevo". Posteriormente, se estimaron diversas tasas de metabolismo energético, tales como la tasa metabólica basal. Las variables conductuales de cada individuo fueron sometidas a un análisis de componentes principales, obteniéndose el componente principal "exploración" (CPE) que da cuenta del grado global de propensión a la exploración de un individuo. El CPE permitió identificar dos grupos significativamente diferentes en su conducta exploratoria, distinguiéndose un grupo de animales *exploradores* y otro grupo *escasamente exploradores*. Luego, el CPE se correlacionó intra-grupalmente con las variables metabólicas de cada individuo, observándose una correlación significativa entre CPE y la tasa metabólica basal en el grupo de individuos *exploradores*. Además, se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos conductuales para su metabolismo. Y los individuos del grupo *escasamente exploradores* presentaron tasas metabólicas basales más altas. Este estudio sugiere que las características conductuales, observadas en experimentos de ambiente nuevo, podrían ser explicadas en parte por las diferencias fisiológicas interindividuales. Además, evidencia una variabilidad que puede ser importante a nivel intra-poblacional en rasgos tanto conductuales como fisiológicos.

ABSTRACT

At the intrapopulation level is common to find individuals that are particularly active or passive to a given stimulus. It has been suggested that certain physiological aspects such as energy metabolism, may be associated with documented differences in those behavioral phenotypes. In order to explore this possibility, we carried out an integrative behavioral and physiological study using individuals from a population of *Octodon degus*. The behavioral experiments included the assessment of exploratory behavior using a "novel environment" protocol. Subsequently, we estimated different rates of energy metabolism, such as basal metabolic rate. The behavioral variables of each individual were subjected to a principal components analysis, yielding the principal component "exploration" (PCE) which accounts for the overall level of susceptibility to the exploration of an individual. This component identified two groups that differ significantly in their exploratory behavior, distinguishing a group of *explorers* and another group of *slightly explorers*. Then, at the intra-group level, correlations were assessed between PCE and metabolic variables of each individual. Results showed a significant correlation between PCE and the basal metabolic rate in the group of individuals identified as *explorers*. In addition, significant differences were found for basal metabolism between groups, with individuals from the slightly explorer group having higher metabolic rates. This study suggests that the behavioral characteristics, observed in the new environment experiments, could be explained in part by interindividual physiological differences. Furthermore, there is evidence that variability may be important in intra-population level in both behavioral and physiological traits.

INTRODUCCIÓN

Las investigaciones en ecofisiología, biología del comportamiento, y biología en general, se han caracterizado por el análisis de los promedios poblacionales de atributos fenotípicos que permitirían caracterizar a los individuos de una especie de forma general. No obstante, existen individuos cuyas características tanto fisiológicas como conductuales se escapan del promedio, aún siendo de la misma especie o población. En consecuencia, estos individuos a menudo son excluidos de las estimaciones poblacionales, lo cual podría ser en sí mismo un error, ya que se estaría subestimando la variabilidad a nivel intraespecífico (Bennet 1987, Careau et al. 2008). Observar las diferencias entre individuos, ya sea a nivel conductual, genético o fisiológico con mayor detalle, permitiría identificar rasgos extremos que si bien pudieran ser atípicos o anormales, no significa que no sean reales o eventualmente exitosos (Bennet 1987, Wilson et al. 1994, 1998, Sih et al. 2004a, 2004b). Durante la última década, en diversos estudios conductuales se ha dado lugar a la discusión acerca de la relevancia de la variabilidad a nivel intraespecífico e interindividual desarrollándose el concepto de personalidad animal, también referido como síndrome conductual, estilo de afrontamiento o temperamento, el cual hace mención a diferencias conductuales individuales que son consistentes o ampliamente mantenidas, en el tiempo y/o a través de las situaciones (Sih et al. 2004a, Dingemanse et al. 2004, Carere & Eens 2005, Réale et al. 2007). Y la estabilidad de estas diferencias conductuales, en la ontogenia de los individuos, es lo que permitiría caracterizar la personalidad animal. Por ejemplo, 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 de *Octodon degus*, así como también para latencia de investigación de un objeto nuevo, haciendo referencia a que tales conductas, ya sea neofílicas o neofóbicas, podrían ser características de la personalidad de los individuos (Soto-Nilo 2010).

Por otro lado estudios en aves y mamíferos han permitido identificar, a grandes rasgos, dos perfiles que agrupan distintas conductas características de un cierto tipo de individuos: individuos proactivos y reactivos (Gossling et al. 1999, Van Oers et al. 2003, Dingemanse et al. 2004, Groothuis & Carere 2005, Sinn et al. 2008, Careau et al. 2009, 2010). Animales proactivos serían más agresivos, audaces y neofílicos, presentarían menos aversión a explorar un ambiente nuevo y tienden a formar rutinas de exploración rápidas y superficiales. Al contrario, individuos reactivos serían más tímidos, pasivos y neofóbicos y en un ambiente nuevo tienden a ser exploradores lentos y minuciosos (Verbeek et al. 1994, Wechsler 1995, Koolhaas et al. 1999, Dingemanse et al. 2002, Sih et al. 2004a). Esto, sin embargo, no quiere decir que individuos reactivos se encuentren en desventaja frente a proactivos, ya que mientras individuos más agresivos debieran responder mejor en situaciones competitivas en donde la agresión se vea favorecida, como puede ser la defensa del territorio, en un contexto antidepredatorio o de cuidado parental, en los cuales la cautela o el cuidado son más apropiados, la agresividad resultaría inadecuada (Sih et al. 2004a).

Recientemente, algunos estudios han sugerido los posibles mecanismos proximales de la variación conductual. Se ha documentado por ejemplo, que la conducta proactiva está acompañada de una combinación de mecanismos neurofisiológicos que incrementan la frecuencia cardíaca, tono muscular, consumo de glucosa y oxígeno,

debido a que individuos proactivos tienden a responder activamente a la situación que causa el estrés, por ejemplo, escapando, lo que conlleva importantes consecuencias energéticas (Careau et al. 2008). Así, es posible que las tasas de metabolismo energético entre un perfil conductual y otro difieran. Una medida de esto sería la tasa metabólica basal, ya que su variación a nivel interespecífico reflejaría la evolución de la maquinaria metabólica necesaria para generar altas tasas metabólicas durante períodos energéticamente demandantes (Daan et al., 1990). Más aún, estudios comparativos sugieren que la tasa metabólica basal (BMR, del inglés *Basal Metabolic Rate*) es un rasgo fisiológico de gran importancia ecológica y evolutiva, ya que responde a presiones selectivas a medida que las especies explotan diferentes condiciones ecológicas (McNab 2002).

La tasa metabólica basal de un individuo puede verse afectada por cambios en la dieta, aclimatización o carga parasitaria y la conducta de un individuo también podría estar asociada a su variabilidad (Careau et al. 2008). Tradicionalmente, la variación interindividual en la tasa metabólica basal ha sido considerada como simple ruido que obscurecería una señal ecológica y evolutiva subyacente (Careau et al., 2008). Sin embargo, la evidencia empírica sugiere que la tasa metabólica basal no sólo está relacionada a la capacidad de un organismo de generar energía sino que también con la expresión del comportamiento y con la variabilidad de esta expresión (Biro & Stamps., 2010). De esta manera, si la maquinaria metabólica de cada individuo produce la energía que es utilizada para diferentes tipos conductuales, aquellos individuos con un alto BMR manifestarían conductas con un alto gasto energético, tales como defensa del territorio, exploración, cortejo, agresividad, y audacia. Concordantemente la mantención

de conductas con mayores niveles de gasto de energía deben ser acompañados con un aumento en el consumo de alimento y/o una mayor capacidad o eficiencia de procesamiento (Biro & Stamps, 2010), lo que a su vez se traduce en mayores costos de mantención.

No obstante, en la literatura reciente, no está clara la relación entre el metabolismo energético y la conducta. Aún cuando existen propuestas para dirigir estudios que permitan asociar ambos aspectos, considerando principalmente el estudio de la conducta exploratoria como representativa del conjunto de conductas de un determinado perfil conductual, no existe suficiente evidencia respecto al compromiso energético asociado a los distintos perfiles conductuales (Careau et al. 2008, Biro & Stamps 2010). Por ello, el presente estudio explora esta relación, utilizando como modelo al roedor *Octodon degus*, con el propósito de identificar diferencias conductuales entre individuos de una misma población frente a un determinado estímulo y determinar si es posible reflejar tales diferencias en su metabolismo energético.

Hipótesis

Si el comportamiento de un animal está estrechamente relacionado con su gasto energético diario y a su vez éste se relaciona con la tasa metabólica basal, sujetos que manifiesten una conducta exploratoria proactiva presentarían mayores gastos energéticos diarios y por lo tanto, tasas metabólicas basales significativamente mayores que aquellos individuos con una conducta exploratoria reactiva. En consecuencia, se espera que la conducta exploratoria de *O. degus* en un experimento de ambiente nuevo,

se encuentre positivamente correlacionada con la tasa metabólica basal.

Objetivo general

Estudiar a nivel intraespecífico la relación entre el metabolismo energético y la conducta exploratoria.

Objetivos específicos

1. Registrar la conducta exploratoria de *Octodon degus* en un experimento de ambiente nuevo.
2. Estimar las tasas de gasto de energía en *Octodon degus* en condiciones de ayuno y reposo absoluto a través del consumo de oxígeno
3. Asociar la conducta exploratoria de *Octodon degus* con la tasa metabólica basal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de muestreo, captura y mantención de los animales en cautiverio.

Se utilizaron 46 individuos adultos de la especie *Octodon degus* (23 hembras y 23 machos), capturados en el período de verano entre diciembre de 2009 y marzo de 2010 en la Estación Experimental de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile ubicada en Rinconada de Maipú (33°31'S, 70°50'O). La captura fue realizada a través de trampas Sherman, con cebo de avena, maravilla y cereal azucarado entre las 8:00 y 11:00 h. Los animales fueron sexados, desparasitados, pesados ($\pm 0,1$ g), medidos ($\pm 0,1$ cm) y trasladados a las dependencias de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, en donde se mantuvieron en un vivero climatizado a 20°C, con un régimen de luz : obscuridad de 10:14 h, agua *ad libitum* y 100 g de alimento pelletizado para conejos (Champion, S.A.) por individuo tres veces por semana. Dado el carácter social de la especie, los individuos fueron agrupados en parejas del mismo sexo en jaulas de 50 cm de largo, 40 cm de alto y 35 cm de ancho con viruta como sustrato, una caja madriguera metálica de 26 cm de largo, 10 cm de alto y 14 cm de ancho. Además, cada jaula disponía de una rueda de ejercicios, cilindros de cartón y varas de madera para trepar y roer como enriquecimiento ambiental.

Experimento de ambiente nuevo

Para coincidir con el período de máxima actividad de los animales, los experimentos fueron realizados entre las 9:00 y 12:00 h. Se utilizó una pareja de individuos del mismo sexo y que habitasen la misma jaula, por cada arena experimental, 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. Los individuos se trasladaron dentro de sus cajas madrigueras desde el vivero hasta una sala habilitada con cuatro arenas experimentales de 1,5 m de largo, 1 m de ancho y 80 cm de alto, con arena como sustrato, sin agua ni comida, y con iluminación artificial. En un extremo de la arena se puso la caja madriguera cerrada (Fig. 1) y se dio inicio al experimento al momento de abrirla. Enseguida se cerró la sala en la cual corrían los experimentos para evitar cualquier influencia del ruido o la presencia humana. Mientras tanto, el comportamiento de los individuos en las 4 arenas fue registrado por cámaras ubicadas sobre éstas durante 20 minutos. 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.

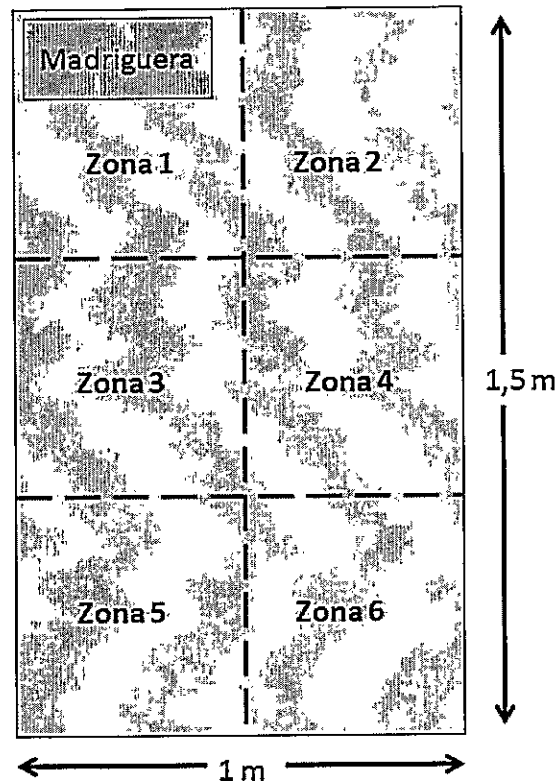


Figura 1: Diagrama de la arena experimental. La demarcación de las zonas es sólo virtual y fue realizada para el análisis de las grabaciones.

Medición del metabolismo

La determinación de la tasa metabólica basal se estimó a través del consumo de oxígeno (VO_2) en individuos postabsortivos, durante su período de mínima actividad, entre las 20:00 y 8:00 h. Para ello se mantuvo a cada sujeto en un ayuno previo de 4 h y luego fueron pesados con una pesola de 300 g ($\pm 0,3\%$) en un saco de tela. Teniendo la precaución de manipularlos con cuidado y por el menor tiempo posible para no aumentar innecesariamente su nivel de estrés, los animales fueron ingresados dentro del mismo saco en una cámara (5 L) para respirometría de flujo abierto (Sable System, Nevada). El saco fue posteriormente retirado y se dio inicio al registro computarizado

(software Datacan V, Sable System, Nevada) calibrado con una mezcla de oxígeno conocida (20%) y nitrógeno (80%) certificado por cromatografía (INDURA, Chile). Se realizó el registro de cada animal de manera individual, en cámaras aisladas, sin luz, a temperatura ambiente de 30°C, que corresponde a termoneutralidad (Rosenmann 1977). En las cámaras metabólicas se ingresó aire seco a una tasa de 800 ml/min desde un controlador de flujo (Sierra Instruments) para asegurar una mezcla apropiada. Se extrajo el agua del aire al entrar y al salir de la cámara y la concentración de oxígeno fue monitoreada cada 5 s por un Analizador de Oxígeno 1FC-1B (Sable System, Nevada). El CO₂ fue retirado antes de entrar al analizador de O₂ y el consumo de oxígeno (VO₂) fue calculado utilizando la ecuación de Withers (1977: p 122): $VO_2 = [FR * 60 * (F_i O_2 - F_e O_2)] / (1 - F_i O_2)$, donde FR es la tasa del flujo en ml/min después de la corrección STP, F_i y F_e son las fracciones de concentración de O₂ al ingreso y salida de la cámara metabólica, respectivamente. Cada medición se realizó por un total de 10 h y al finalizar los individuos fueron devueltos al vivero común donde se les administró alimento y agua.

Análisis de Grabaciones del Experimento de Ambiente Nuevo

Las grabaciones fueron revisadas utilizando el programa J Watcher versión 1.0. (© Macquarie University & UCLA, 2006). Para ello se dividió la arena experimental observada en pantalla en 6 zonas virtuales de igual tamaño (véase Fig. 1) y a continuación se realizó el registro considerando las siguientes conductas:

Asomar: El individuo saca la cabeza completamente de la madriguera.

Escondarse: El individuo esconde la cabeza en la madriguera.

Salir: El individuo saca el cuerpo completo de la madriguera (4 patas fuera de la madriguera).

Entrar: El individuo ingresa nuevamente a la madriguera (4 patas dentro de la madriguera).

A partir de este registro se obtuvieron las siguientes variables conductuales: (i) Latencia de salida, (ii) tiempo total en la arena y (iii) proporción de zonas visitadas. Además, se utilizó el índice de diversidad de Shannon (H') para calcular la diversidad del tiempo que cada individuo dedicaba a explorar (IDT) y la diversidad de la frecuencia de visitas, de las diferentes zonas de la arena experimental (IDF) como sigue a continuación:

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

, donde H' para IDT e IDF se define como:

$p_i = n_i / N$ (Proporción de tiempo o de veces que el individuo pasa en cada zona de la arena experimental, con n_i como 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 de la curva de consumo de oxígeno

El registro del consumo de oxígeno para cada individuo medido se realizó utilizando el programa Expedata Build 1.0.3 © Sable System Internacional (2005), del cual se obtuvo, según sugieren Careau et al. (2008), i) la tasa metabólica basal (BMR), considerada como el consumo de oxígeno más bajo durante al menos 4 minutos, ii) el promedio de la tasa metabólica durante toda la medición (MR promedio) y su coeficiente de variación (CV), iii) el máximo consumo de oxígeno (MR máx), iv) el mínimo consumo de oxígeno (MR mín), que al igual que MR máx, corresponden sólo al valor más alto y más bajo en la curva y no necesariamente un consumo de oxígeno que el animal fuera capaz de mantener en el tiempo y finalmente, v) la diferencia entre ambas tasas se consideró como Δ MR. Además, todas las variables metabólicas fueron corregidas y expresadas en función de la masa corporal, es decir, en unidades $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$.

Análisis estadístico

Para caracterizar la conducta exploratoria y reducir el número de variables, se realizó un análisis de componentes principales (ACP). A continuación se utilizaron los coeficientes de correlación de Spearman y Pearson para determinar el grado de asociación entre las variables metabólicas, expresadas en función de la masa corporal y el componente obtenido en el ACP. Luego, se realizó la comparación entre sexos tanto para la variable conductual, a través del estadígrafo U del test de Wilcoxon Mann-Withney, como para las variables metabólicas utilizando el test de t.

RESULTADOS

Caracterización de la conducta exploratoria

En el análisis de componentes principales, se obtuvo un componente que fue definido como “Componente Principal de Exploración” (CPE) y explicó un 93,048% del total de la varianza. Este componente incluyó las variables índice de diversidad de frecuencia (IDF), índice de diversidad de tiempo (IDT), latencia de salida, proporción de zonas visitadas y tiempo total en la arena (Tabla 1). Dichas variables explican la variabilidad asociada a la conducta exploratoria, donde IDF e IDT dan cuenta de la diversidad de movimientos en la arena, y qué tan minuciosamente fue explorada cada zona, la proporción de zonas visitadas hace referencia a qué tantas zonas del total fueron visitadas, y la latencia de salida representa el tiempo que tardó el individuo de la madriguera en salir a explorar. Por lo tanto, CPE otorgaría información acerca de cuán explorador puede ser un individuo.

Tabla 1. Variables conductuales incluidas en el análisis de componentes principales y su valor en el Componente principal de Exploración (CPE).

<i>Variable</i>	<i>CPE</i>
IDF	0,988
Proporción de zonas visitadas	0,986
IDT	0,971
Latencia de salida	-0,961
Tiempo total en la arena	0,914

Correlación entre conducta exploratoria y metabolismo energético

La correlación de Spearman para CPE y las variables metabólicas, que incluyen BMR, MR promedio, CV, MR mín, MR máx y Δ MR, no arrojó ninguna asociación significativa (véase Tabla 2). Tampoco se encontraron diferencias conductuales significativas entre machos (n=23) y hembras (n=23) a través de la prueba de Wilcoxon Mann-Withney, ni diferencias significativas en el metabolismo energético asociadas al sexo a través del test de t.

Tabla 2. Correlación de Spearman para los 46 individuos entre CPE y metabolismo.

<i>Variables correlacionadas</i>	<i>R Spearman</i>	<i>p</i>
CPE & BMR	-0,18	0,22
CPE & MR promedio	-0,23	0,11
CPE & CV	-0,17	0,25
CPE MR máx	-0,15	0,29
CPE & MR mín	-0,21	0,15
CPE & Δ MR	-0,12	0,40

Sin embargo, al observar el histograma para CPE (Fig. 2), se observa una distribución bimodal, en la cual se pueden identificar dos fenotipos conductuales. Aquellos individuos que muestran una relación positiva con CPE, corresponden a los individuos “exploradores” de la distribución (CPE_1), en cambio, aquellos individuos asociados negativamente con CPE, corresponden a los individuos “escasamente exploradores” de la distribución (CPE_2). Para estos grupos, se realizó una prueba de U de Wilcoxon Mann-Withney corroborando que existen diferencias significativas en la conducta exploratoria entre ambos ($U= 0$; $Z= -4,61$; $p<0,001$). En consecuencia, debido a las diferencias conductuales extremadamente marcadas en la conducta exploratoria, se

considerarán dos fenotipos conductuales, para los siguientes análisis se trabajó con CPE₁ y CPE₂ independientemente para realizar los análisis de correlaciones con las variables metabólicas correspondientes a cada grupo

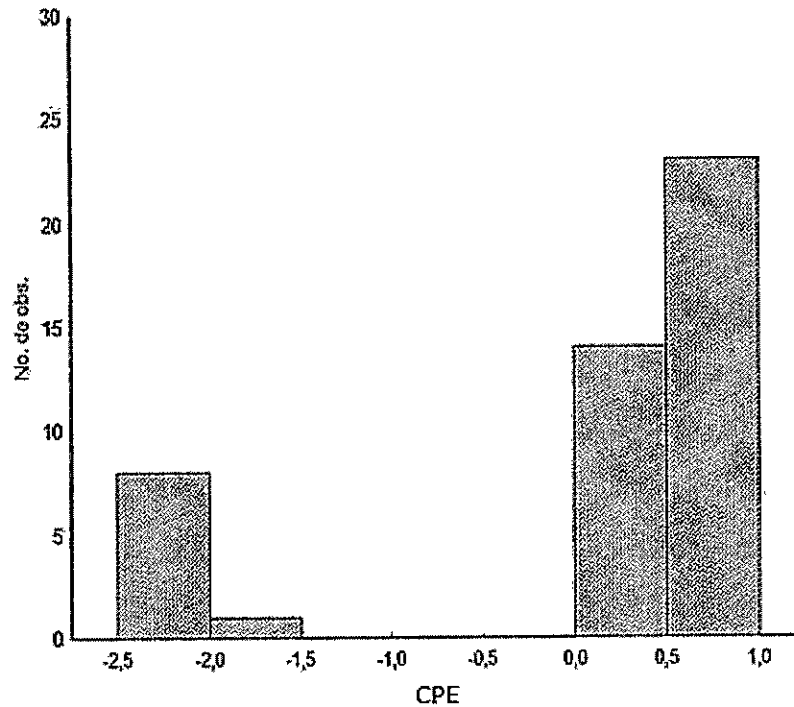


Figura 2. Histograma de la conducta exploratoria (CPE) del conjunto de animales estudiado. Se observa una distribución bimodal de CPE, en donde un porcentaje de individuos se comporta como escasa o nulamente exploradores (9 individuos; 6 hembras y 3 machos), e individuos exploradores (37 individuos; 17 hembras y 20 machos). Nótese que no se observaron individuos con fenotipos intermedios.

Individuos escasamente exploradores.

En el grupo de animales escasamente exploradores se realizó una correlación de Spearman entre CPE₂ y las variables metabólicas, pero no se encontró ninguna correlación significativa (véase tabla 3).

Tabla 3. Correlación de Spearman para CPE₂ y metabolismo.

<i>Variables correlacionadas</i>	<i>R Spearman</i>	<i>p</i>
CPE ₂ & BMR	-0,13	0,72
CPE ₂ & MR promedio	0,54	0,12
CPE ₂ & CV	0,41	0,27
CPE ₂ MR máximo	0,41	0,27
CPE ₂ & MR mínimo	-0,13	0,72
CPE ₂ & ΔMR	0,41	0,27

Individuos exploradores.

En el caso de los individuos exploradores se aplicó la corrección χ^2 en CPE₁ y se obtuvo una distribución normal de los datos. Para este grupo de animales se utilizó el índice de correlación de Pearson, que arrojó una correlación significativa entre (CPE₁)² y BMR (Fig. 3), donde aquellos individuos con mayor conducta exploratoria presentaron BMR más altos. No se encontró correlación significativa para el resto de las variables metabólicas (véase Tabla 4).

Tabla 4. Correlación de Pearson para (CPE₁)² y metabolismo.

<i>Variables correlacionadas</i>	<i>R Pearson</i>	<i>p</i>
(CPE₁)² & BMR	0,355	0,03
(CPE ₁) ² & MR promedio	0,149	0,38
(CPE ₁) ² & CV	-0,385	0,53
(CPE ₁) ² MR máximo	0,718	0,67
(CPE ₁) ² & MR mínimo	0,236	0,16
(CPE ₁) ² & ΔMR	0,037	0,83

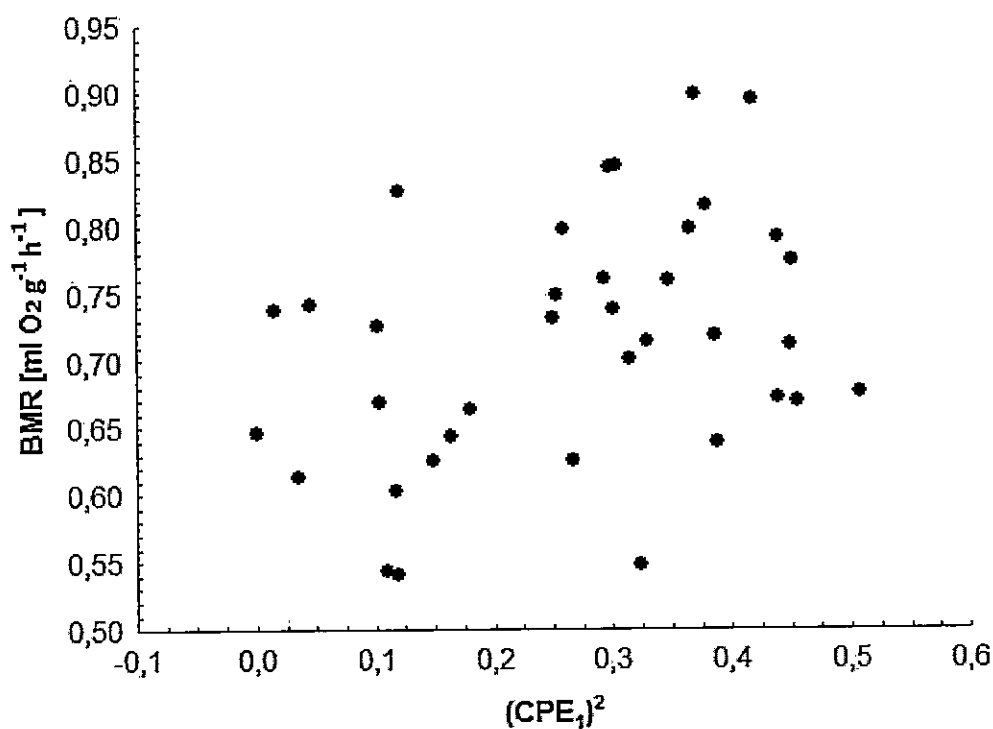


Figura 3. Correlación entre $(CPE_1)^2$ y BMR ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$), con $r^2=0,126$ y $p=0,031$

Metabolismo energético

En el caso de las variables metabólicas asociadas a cada fenotipo conductual, se realizó un test de t que arrojó diferencias significativas entre el Grupo 1 (exploradores) y el Grupo 2 (escasamente exploradores) para BMR ($n=37,9$; $t=-2,353$; $p=0,023$), donde en promedio, la tasa metabólica basal de los individuos escasamente exploradores es significativamente mayor que la de aquellos individuos exploradores (véase Fig. 4).

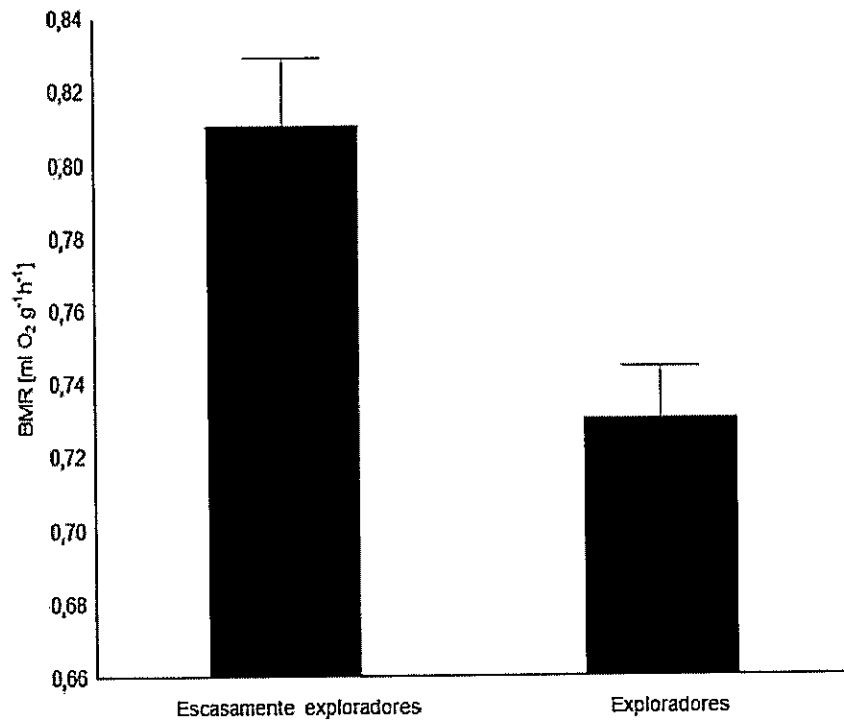


Figura 4. Tasa metabólica basal (BMR) presentada por los dos grupos de *O. degus* que se diferencian en sus conductas exploratorias (CPE), donde los animales escasamente exploradores (columna izquierda) presentan un BMR significativamente mayor que los animales exploradores.

DISCUSIÓN

Conducta exploratoria.

Las variables conductuales definidas, permitirían caracterizar a aquellos individuos con menores latencias de salida, mayor proporción de zonas visitadas, más tiempo en la arena y más diversos en la utilización del tiempo y espacio en el ambiente nuevo, como aquellos más exploradores de la muestra. Si bien, la mayoría de los individuos manifestó algún grado de exploración al enfrentarse al ambiente nuevo, un grupo importante presentó escasa o nula exploración bajo las mismas condiciones experimentales, ya sea porque no exploraron más allá de la zona 1, salieron de su madriguera casi al finalizar el experimento o nunca salieron de la madriguera. En este caso, es probable que la respuesta individual al estrés provocado por la manipulación y exposición al ambiente nuevo, en estos animales fuera lo suficientemente fuerte como para coartarlos de salir de su madriguera a explorar la arena. De todas formas, ya sea en condiciones experimentales o naturales, la estrategia con la cual los individuos enfrentan nuevos estímulos difiere. Animales agresivos y audaces, tienden a ser más exploradores que animales dóciles y tímidos, quienes al contrario, tienden a evadir situaciones novedosas (Sih et al. 2004a). En condiciones naturales, la conducta exploratoria tiene el potencial de proveer información a cerca de nuevas fuentes de alimento, refugio y otros aspectos que serían mejor aprovechados por animales audaces o proactivos, mientras que animales menos audaces y reactivos, se favorecerían de no exponerse ante los depredadores y su gasto energético asociado a la locomoción sería menor (Réale et al. 2010, Careau et al. 2008, Brown & Nemes 2008). No obstante, es

probable que el grado de audacia observado en el experimento de ambiente nuevo no sea del todo comparable con la conducta exploratoria que estos mismos individuos podrían manifestar al enfrentarse a un ambiente nuevo en condiciones naturales (Brown & Nemes 2008, Denenberg 1969, Walsh & Cummins 1976).

Al observar la distribución de CPE se identifica una distribución bimodal de la conducta exploratoria, donde se diferencian dos grupos de individuos, que se pueden asociar a dos fenotipos conductuales diferentes, uno como “exploradores” (CPE₁) y el otro como “escasamente exploradores” (CPE₂). Debido a que estos grupos conductuales presentaron comportamientos diametralmente diferentes, sus distribuciones de frecuencia de ocurrencia se separaron discretamente, por lo cual fueron tratados como distribuciones diferentes. Para los subsecuentes análisis, solamente en el caso de de los individuos exploradores fue posible normalizar los datos. Por consiguiente, la robustez de los análisis estadísticos puede diferir entre CPE₁ y CPE₂.

Gasto energético

Debido a que las determinaciones de la tasa metabólica basal para nuestra población de degus arrojaron valores que son comparables a los datos ya publicados en estudios realizados en la misma especie (véase Bozinovic et al. 2009 y Rosenman 1977), los valores de gasto energético (incluyendo BMR) de los animales son confiables y pueden ser utilizados como un predictor de las variables comportamentales. Sin embargo, no existen otros estudios que permitan comparar los resultados obtenidos para la conducta exploratoria en esta especie. Este hecho no invalida nuestros análisis pero limitan las conclusiones que pudieran derivarse de ellos.

Careau et al. (2008) sugieren que el gasto energético de un animal al ser introducido en una cámara metabólica, puede reflejar la respuesta fisiológica del individuo en experimentos de ambiente nuevo, ya que la cámara metabólica sería un ambiente nuevo. Por ello, se esperaría que el gasto energético inicial en la cámara metabólica fuera el reflejo de la conducta expresada por los animales en la arena experimental. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre MR máximo, el cual era registrado usualmente en los primeros minutos de la respirometría y la conducta exploratoria. Probablemente, esto se deba a que el registro del consumo de oxígeno es realizado en forma individual, mientras que el experimento de ambiente nuevo en parejas y, dado el carácter social de *Octodon degus*, es posible que la respuesta fisiológica dependa del número de individuos involucrado en el experimento de ambiente nuevo. Al respecto, un estudio similar realizado en *Peromyscus maniculatus* (Careau et al. 2011) reporta que el ambiente social estaría correlacionado a la tasa metabólica, e individuos que en cautiverio se mantienen en grupo, al encontrarse solos durante las determinaciones respirométricas tienden a presentar tasas metabólicas más altas. Estos estudios sugieren que el gasto metabólico, por lo tanto, también varía según el ambiente social, situación que sería aún más relevante en especies sociales, como es el caso de *O. degus*.

Por otro lado, se esperaba que el metabolismo de aquellos individuos proactivos fuese mayor que el de individuos reactivos, sobre todo a nivel de la tasa metabólica basal, la cual refleja el costo de mantención de la maquinaria biológica que permitiría el mantenimiento de tasas metabólicas elevadas mientras está activo y que por consiguiente podría relacionarse con su tasa metabólica en condiciones de campo

(Koteja et al. 1991, Hammond & Diamond 1997, Mueller & Diamond. 2001, McNab 2002). Sin embargo, sólo para el grupo que incluye el fenotipo explorador (PCE₁) se encontró correlación entre la conducta exploratoria y el metabolismo energético. Aún cuando el coeficiente de correlación no sugiere una fuerte asociación (véase Tabla 3 y Fig. 3), ésta es significativa y un 13% de la variabilidad en el metabolismo se encontraría asociada a la variabilidad de la conducta exploratoria, para este grupo de animales que incluyó aquellos que exploraron en mayor grado el ambiente nuevo. Además, la relación encontrada en este grupo de animales, donde aquellos más exploradores tienden a tasas metabólicas basales más altas que individuos menos exploradores, coincide con el “Modelo de Desempeño” (*sensu* Speakman 1997, Careau et al. 2008, Biro & Stamps 2010). Este modelo predice que la tasa metabólica basal determinaría la cantidad de energía disponible para un individuo, en donde aquellos animales con mayor BMR serían capaces de coleccionar, procesar e invertir más energía en sus actividades.

Recientemente, (Careau et al. 2009) ha reportado correlación entre la tasa metabólica basal y la conducta exploratoria en roedores muroideos. Estos autores han sugerido que es posible integrar dichos aspectos a lo largo de un continuo metabólico y conductual, vinculado a la historia de vida de los individuos. Por ejemplo, aquellos animales proactivos, estarían vinculados a estrategias de vida “rápidas”, es decir, se desarrollarían más rápidamente y tendrían una primera reproducción a edad más temprana, así como también una expectativa de vida más corta, dado que para mantener su costosa maquinaria metabólica requiere de recursos a los que accede explorando su ambiente y exponiéndose más frecuentemente a los depredadores que forman parte del

mismo. Por el contrario, los animales reactivos poseerían un estrategia de vida “lenta”, desarrollándose más lentamente y que, comparado con sus conespecíficos más agresivos, estarían en desventaja al competir por una pareja para aparearse, retrasando así su primera reproducción. No obstante, éstos tienden a exponerse menos ante los depredadores, y en general, llegarían a ser más longevos (Smith & Blumstein 2008).

Sin embargo, en el presente estudio si bien se encontraron animales, escasamente exploradores y exploradores, su asociación con las variables fisiológicas difirió significativamente. Así, en el grupo de animales exploradores es posible identificar una correlación positiva entre el grado de exploración de los individuos y su BMR. Por otro lado, en el grupo de individuos escasamente exploradores, se encontraría un perfil particularmente reactivo, que tuvo escasa o nula exploración del ambiente nuevo y que no presentó correlación alguna con el metabolismo. No obstante, al comparar los valores medios de las variables metabólicas entre escasamente exploradores y el grupo exploradores (véase figura 4), se encontraron diferencias significativas para BMR. Contrariamente de lo esperado, los individuos del grupo escasamente exploradores, que manifestaron una conducta aparentemente pasiva ante el experimento de ambiente nuevo, tienen en promedio BMR más altas que el grupo de animales exploradores, lo cual cuestiona la aplicabilidad del Modelo de Desempeño dentro de una especie con alta diversidad conductual.

Estos resultados sugieren que una respuesta conductual aparentemente pasiva, no necesariamente implica que sea energéticamente menos costosa. Careau et al. (2008) sugieren que estos individuos, registrarían tasas metabólicas más altas debido a respuestas no motoras prolongadas ante el estímulo estresor que los mantendrían en

estado de alerta por más tiempo al interior de la cámara metabólica, en contraste con individuos que ante el mismo estímulo generan una intensa y costosa respuesta activa, provocando un desbalance energético que el organismo no sería capaz de sostener (Hammond & Diamond. 1997, Bacigalupe & Bozinovic 2003) y en consecuencia lo conduciría al reposo.

Sin embargo, en el grupo reactivo no encontramos una asociación entre la conducta y las variables metabólicas registradas. En este sentido, es probable que alguna otra medida fisiológica pudiera ser útil para asociar este fenotipo conductual con el metabolismo. Por ejemplo, una medida de la capacidad energética máxima de un individuo, como la tasa metabólica sostenida (SusMR) podría explicar en parte las diferencias observadas en el fenotipo conductual (Biro & Stamps 2010). En este estudio, sin embargo, se determinó MR máximo sólo como una medida del máximo consumo de oxígeno manifestado de cada individuo, es decir, una tasa metabólica “explosiva” que tampoco presentó correlación con la variable conductual (PCE). En cambio, para SusMR, se ha documentado una asociación con BMR (Hammond & Diamond 1997) y dada la correlación obtenida entre BMR y la conducta exploratoria, es posible que de evaluar esta situación para SusMR se evidencie alguna relación con el comportamiento. Además, ambas variables metabólicas permitirían establecer un “rango metabólico” (*sensu* “metabolic scope”, Fry 1947, Brett 1964 y Weiser 1985), una medida de la energía disponible para un individuo activo, por lo que también representaría una medida de interés para comparar entre perfiles conductuales y caracterizar de mejor manera el perfil reactivo.

Otro aspecto a considerar, es la estabilidad de las variables conductuales y metabólicas a través de repetitividad, ya que representa una medida de la consistencia fenotípica de un rasgo y provee información respecto a la heredabilidad y el origen de la variación asociada (Lessells & Boag 1987). Diferencias fisiológicas entre individuos que sean repetibles podrían ser la base de la variabilidad en la sobrevivencia, y por lo tanto, del cambio evolutivo (Bennett 1987, Berteaux et al. 1996).

Por otro lado también es importante considerar que las presiones selectivas podrían favorecer combinaciones particulares entre rasgos fisiológicos y conductuales. Por ejemplo, la productividad y predictibilidad de un ambiente, podría explicar parte de la variación de BMR, entre especies y/o poblaciones habitando ambientes contrastantes. En general, se ha propuesto que pequeños mamíferos que habitan ambientes altamente productivos y predecibles poseerían tasas metabólicas basales mayores que aquellos que habitan ambientes de baja productividad y/o poco predecibles (Lovegrove 2000). Careau et al. (2009) sugieren, que el perfil exploratorio también podría vincularse a tales características ambientales. Así, animales en un hábitat de recursos abundantes y de disponibilidad predecible, no requerirían explorar demasiado para acceder, por ejemplo, a refugio y alimento, exponiéndose menos ante depredadores y probablemente desarrollando una conducta exploratoria reactiva en comparación a animales de hábitat más áridos, que necesariamente tendrían que explorar más para acceder a recursos que se encontrarían en forma más limitada.

En este sentido, si las características del hábitat favorecen la presencia o ausencia de determinados fenotipos conductuales, al analizar el caso de *O. degus* y los diferentes perfiles conductuales encontrados para la exploración del ambiente nuevo, es

posible especular que el hábitat del cual provienen los sujetos de estudio, permitiría la presencia de un fenotipo conductual que se escapa del promedio poblacional como sucede con los individuos escasamente exploradores. Es probable que al comparar la población de Rinconada de Maipú, con una población de individuos provenientes de un hábitat contrastante (e.g., animales de altura en donde los recursos se hacen más escasos en invierno), es posible que no se encuentren los mismos fenotipos conductuales para *O. degus* en esa población. En efecto, existen antecedentes que dan cuenta de diferencias conductuales entre las poblaciones de Rinconada de Maipú y Los Molles (localidad de altura), respecto al almacenamiento de alimento (véase Quispe et al. 2009), el cual necesariamente está vinculado a la exploración del hábitat.

En este sentido, Bozinovic et al. (2009) exploraron los efectos de la productividad del hábitat en 4 poblaciones de *Octodon degus* entre los 28,5° y 32,8° de latitud Sur, encontrando que poblaciones de hábitats más productivos, especialmente asociado al promedio anual de precipitaciones (PP), presentaron valores mayores de BMR. Sin embargo, el valor promedio para BMR registrado en el presente estudio para la población de Rinconada de Maipú es comparable con los valores obtenidos por Bozinovic et al. (2009) para una población de Huasco, en el norte del país, asociada a un hábitat de baja productividad. Considerando que el nivel de precipitaciones de Rinconada de Maipú es cerca de 265 mm al año (Anuarios Climatológicos 2000-2010, Dirección meteorológica de Chile) y que las precipitaciones en Huasco son cercanas a 21 mm anuales, esta comparación sugiere que la productividad del hábitat *per se* no es suficiente para determinar la presencia o ausencia del fenotipo escasamente explorador asociado a altas tasas metabólicas.

No obstante, tanto Lovegrove (2000), como Bozinovic et al. (2009) determinaron que el régimen de precipitaciones anuales está fuertemente asociado a la variación del metabolismo basal. Al respecto, Lovegrove (2000) sugiere, que entre especies de pequeños mamíferos, zonas afectadas por el fenómeno climático de El Niño, seleccionarían por tasas metabólicas basales más bajas, de forma similar a como ocurriría en ambientes áridos. Así, los eventos climáticos asociados a El Niño, que son poco predecibles en el tiempo, alteran el régimen anual de precipitaciones y tienen un impacto directo sobre la productividad de un ambiente, pudiendo afectar el ciclo de vida de los organismos. Estos cambios poco predecibles en las condiciones ambientales, pueden ser contrarrestados por los organismos, a través de mecanismos adaptativos como la flexibilidad fenotípica (Davis et al. 2005, Chown et al. 2010, Canale & Henry 2010), y en consecuencia, animales provenientes de ambientes poco predecibles manifestarían mayor flexibilidad fenotípica que aquellos provenientes de ambientes altamente predecibles (Canale & Henry 2010).

Tomando en cuenta estos antecedentes y teniendo en consideración que Chile es afectado por el fenómeno climático de El Niño, es posible que los distintos perfiles asociados a la conducta exploratoria de *Octodon degus*, podrían ser reflejo de la flexibilidad fenotípica de la especie, en respuesta a la baja predictibilidad de su hábitat, teniendo presente además, la variabilidad de las condiciones ambientales que esta especie enfrenta en el gradiente latitudinal y altitudinal de su distribución.

Aún así, es necesario caracterizar de mejor manera el perfil escasamente exploradores, para poder determinar su asociación con el metabolismo energético, dado

que los análisis no paramétricos, no permitieron corroborar o descartar fielmente su correlación con tales variables. Además, por realizarse el experimento de ambiente nuevo en cautiverio, es importante considerar para nuevos estudios, medidas del estrés fisiológico asociadas a la respuesta de los individuos ante la manipulación previa a los experimentos conductuales y a la respirometría

Por último, para la biología de la conservación, el comportamiento animal puede resultar una herramienta clave para predecir o estimar la respuesta de animales al verse enfrentados a cambios ambientales, tales como la pérdida de hábitat, que tan sólo en mamíferos amenaza a cerca de 2000 especies y la utilización del mismo que afecta a cerca de 900 especies de mamíferos (The UICN Red List of Threatned Species 2010). Ante esto, el estudio de los perfiles conductuales y la fisiología asociada a ellos, podría entregar antecedentes útiles respecto de qué tan factible es para una especie sobrellevar el deterioro de su hábitat y eventualmente permitiría prever el comportamiento de un animal en un ambiente completamente nuevo o uno resultante de la modificación de su actual entorno (Benus et al. 1987, Sutherland 1998, Vásquez & Simonetti 1999, Nabe-Nielsen et al. 2010).

Limitaciones del estudio

En el presente estudio es posible identificar limitaciones que dificultan la interpretación de la información obtenida. En el caso del experimento de ambiente nuevo, la conducta exploratoria por sí sola, puede no ser suficiente para caracterizar un perfil conductual en particular, por lo tanto se requeriría complementar con el estudio de otras conductas, que sobre todo, permitieran obtener más información asociable al perfil conductual de

tipo reactivo. Además, al trabajar con una población silvestre, resulta difícil controlar con precisión factores tales como la edad de los individuos, su contexto social y su experiencia previa, los que potencialmente podrían influir tanto en la tasa metabólica basal, como en la conducta exploratoria.

CONCLUSIÓN

La hipótesis inicial se condice con parte de los resultados obtenidos, los cuales reflejan que en el grupo de animales *exploradores* existe correlación entre la conducta exploratoria y la tasa metabólica basal. Individuos con una conducta exploratoria de tipo proactiva manifiestan tasas metabólicas más altas que individuos cuya conducta exploratoria es de tipo reactiva. En consecuencia, nuestro estudio sugiere que las diferencias observadas en el experimento de ambiente nuevo para este grupo de animales, podrían ser en parte explicadas por las diferencias fisiológicas interindividuales. Por otro lado, en el estudio de esta población surgió un fenotipo conductual, *escasamente explorador*, que se aleja de los resultados esperados y no muestra una asociación con el metabolismo energético. No obstante, se encontraron diferencias significativas en la tasa metabólica basal entre estos grupos de individuos.

Finalmente la importante variabilidad existente a nivel intrapoblacional, estaría asociada a las características del ambiente del cual proviene *Octodon degus*. Al respecto, la conducta animal y la caracterización fisiológica, representarían una herramienta útil para estimar la respuesta de una determinada especie- o población- al enfrentar cambios en su ambiente (e.g. el deterioro del hábitat). Esto último debido a la sugerida relación entre la respuesta conductual asociada a la exploración, los límites energéticos que restringirían estas respuestas y la sobrevivencia en nuevos ambientes.

REFERENCIAS

- Bacigalupe, L.D., Bozinovic, F. 2003. Design, limitations and sustained metabolic rate: lessons from small mammals. *The Journal of Experimental Biology* 205: 2963-2970
- Bennet, A.F. 1987. Interindividual variability: An underutilizing 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.W., Lapierre, H. 1996. Repeatability of daily field metabolic rate in female meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Functional Ecology* 10: 751-759.
- Biro, P.A., Stamps, J.A. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology and Evolution* 25: 653-659.
- Bozinovic F, Rojas JM, Broitman BR, Vásquez RA. 2009. Basal metabolism is correlated with habitat productivity among populations of degus (*Octodon degus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 152: 560-564.
- Brett, J.R., 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21: 1183-226.
- Brown, R.G., Nemes, C. 2008. The exploratory behaviour of rats in the hole-board apparatus: Is head-dipping a valid measure of neophilia?. *Behavioural Processes* 78: 442-448.
- Canale, C.I., Herry, P. 2010. Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research* 43: 135-147.
- Careau, V., Thomas, D., Humpries, M.M., Réale, D. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117: 641-653.
- Careau, V., Bininda-Emonds, O.R.P., Thomas, D.W., Réale, D., Humpries, 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., 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.

Careau, V., Thomas, D., Pelletier, F., Turki, L., Landry, F., Garant, D., Réale, D. 2011. Genetic correlation between resting metabolic rate and exploratory behaviour in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2153-2163.

Carere, C., Eens, M., 2005. Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. *Behaviour* 142: 1155-1163.

Chown, S.L., Hoffmann, A.A., Kristensen, T.N., Angilletta, M.J.Jr., Stenseth, N.C., Pertoldi, C. 2010. Adapting to climate change: A perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* 43: 3-15.

Daan, S., Masman, D., Groenewold, A. 1990. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. *The American Journal of Physiology* 259: 333-340.

Davis, M.B., Shaw, R.G., Etterson, J.R. 2005. Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* 86: 1704-1714

Denenberg, V.H. 1969. Open-field behavior in the rat: What does it mean? *Annals of the New York Academy of Sciences* 159: 852-859

Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., Tinbergen, J.M. 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 847-852.

Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. *University of Toronto Stud. Biol. Ser.* 55: 1-62.

Gosling, S.D., John, O.P. 1999. Personality Dimensions in Nonhuman Animals - A cross species review. *Current Directions in Psychological Science* 8: 69-75

Groothuis, T.G.G., Carere, C. 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Review*. 29: 137-150.

Hammond, K.A., Diamond, J. 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature* 386: 457-462.

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., Blokhuis, H.J. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress- physiology. *Neuroscience Biobehavioral Review* 23: 925-935.

Koteja, P. 1991. On the relation between basal and field metabolic rates in birds and mammals *Functional Ecology* 5: 56-64.

Lessells, C.M., Boag, P.T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: A common mistake. *The Auk* 2: 116-121.

Lovegrove, B.G. 2000. Zoogeography of Mammalian Basal Metabolic Rate. *The American Naturalist* 156: 201-219.

McNab, B.K. 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Comstock/Cornell University Press, Ithaca.

Mueller, P., Diamond, J. 2001. Metabolic rate and environmental productivity: Well-provisioned animals evolved to run and idle fast. *Proceedings of The National Academy of Science of the United States of America* 98: 12550-12554.

Nabe-Nielsen, J., Sibly, R.M., Forchhammer, M.C., Forbes, V.E., Topping, C.J. 2010. The effects of landscape modifications on the long term persistence of animal populations. *PLoS One* 5: e8932.

Quispe, R., Villavicencio, C.P., Cortés, A., Vásquez, R.A. 2009. Inter-population Variation in Hoarding Behaviour in *Degus*, *Octodon degus*. *Ethology* 115: 465-474.

Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82: 291–318

Réale, D., Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.M., Wright, J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 365: 3937-3946.

Rosenmann, M. 1977. Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente* 3: 127-131.

Sih, A., Bell, A., Johnson, C. 2004a. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372-378.

Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., Ziemba, R.E. 2004b. Behavioral syndromes: An integrative overview. *The Quarterly Review of Biology* 79: 241-277.

Sinn, D.L., Gosling, S.D., Moltchanivskyj, N.A. 2008. Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Animal Behaviour* 75: 433-442.

Smith, B.R., Blumstein, D.T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19: 448-455.

- Speakman, R.J., Król, E., Johnson, M.S. 2004. The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 900-915.
- Sutherland, W.J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56: 801-809.
- Van Oers, K., Drent, P.J., De Goede, P., Van Noordwijk, A.J. 2003. Heritability of risk taking and avian personalities. *Proceedings of The Royal Society B* 271: 65-73.
- Vásquez, R.A., Simonetti, J.A. 1999. Life history traits and sensitivity to landscape change: the case of birds and mammals of Mediterranean Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 517-525.
- Vásquez, R.A., Ebensperger, L.A., Bozinovic, F. 2002. The influence on travel speed, intermittent locomotion and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* 13: 182-187.
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J., Wiepkema, P.R. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48:1113-1121.
- Villavicencio, C.P., Márquez, I.N., Quispe, R., Vásquez, R.A. 2009. Familiarity and phenotypic similarity influence kin discrimination in the social rodent *Octodon degus*. *Animal Behaviour* 78: 377-384.
- Walsh, R.N., Cummins, R.A. 1976. The Open-Field Test: A Critical Review. *Psychological Bulletin* 83: 482-504.
- Wechsler, B. 1995. Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behaviour Science* 43: 123-134.
- Weiser, W. 1985. Developmental and metabolic constraints of the scope for activity in young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Experimental Biology* 118: 133-142.
- Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., Dearstyne, T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 442-446.
- Wilson, D.S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of The Royal Society* 353: 199-205.
- Withers, P.C. 1977. Measurement of VO_2 , VCO_2 and evaporative water loss with a flow-through mask. *Journal of Applied Physiology*. 42: 120-123.