



Facultad de Ciencias  
*Universidad de la República*



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY

---

**TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Caracterización del comportamiento  
agonístico en machos de  
*Ctenomys pearsoni*

*Analía Caballero Aellen*

*Orientador: Msc. Graciela Izquierdo  
Tribunal*

*Etología, Facultad de Ciencias -UdelaR*

*Setiembre 2017*

**TESINA DE GRADO, LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
PROFUNDIZACIÓN EN ETOLOGÍA**

**TRIBUNAL:**

Msc. Graciela Izquierdo  
Sección Etología. Facultad de Ciencias – UdelaR.

Dr. Gabriel Francescoli  
Sección Etología. Facultad de Ciencias – UdelaR.

Dra. Carmen Viera  
Sección Entomología. Facultad de Ciencias – UdelaR  
Laboratorio Ecología del Comportamiento. Instituto de Investigaciones Biológicas  
Clemente Estable, MEC.

## Contenido

<b>Introducción</b> .....	<b>4</b>
Objetivos específicos.....	8
<b>Materiales y métodos</b> .....	<b>9</b>
Colecta y mantenimiento de ejemplares.....	9
Diseño del experimento.....	10
Obtención y análisis de datos.....	11
<b>Resultados</b> .....	<b>13</b>
Unidades utilizadas.....	13
Relación entre los individuos y las unidades comportamentales.....	17
Tiempo dedicado a las diferentes unidades.....	19
Categorías agonísticas.....	22
Frecuencias de aparición y tiempos de las unidades por categoría.....	22
Relación entre unidades agonísticas.....	25
Relación entre peso y características de las contiendas.....	28
<b>Discusión</b> .....	<b>29</b>
Perspectivas.....	36
<b>Conclusión</b> .....	<b>37</b>
<b>Agradecimientos</b> .....	<b>38</b>
<b>Bibliografía</b> .....	<b>39</b>

## **Introducción**

La evolución de las interacciones entre los individuos, aún en especies solitarias, puede afectar a distinto nivel algunas características como la demografía, el éxito reproductivo y la estructura genético-poblacional. Es por este motivo, que la dinámica de las interacciones entre individuos puede tener consecuencias evolutivas a nivel de poblaciones (Lacey 2000). En este sentido resulta muy importante conocer los atributos que determinan la estructura y dinámica de una población, ya que el nivel ecológico nos brinda herramientas para interpretar la organización de niveles superiores como comunidades y ecosistemas (Flores *et al.*, 2015). La teoría de selección natural plantea que existen variaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales entre individuos de una misma especie. Los individuos de una población presentan diferencias en su capacidad para la lucha, ya que la fortaleza o las “armas” varían entre los miembros (Cassini, 2013). Los animales compiten y estas variaciones les permiten explotar los recursos de forma diferencial. Así, un comportamiento será seleccionado, si los beneficios en relación a la eficacia reproductiva son superiores a los costos (Maxon & Canastar, 2006). El comportamiento agonístico es un modelo de interacción que se asocia con el enfrentamiento y la retirada, la huida, la amenaza, la defensa y el apaciguamiento (Slater, 2000). Es importante destacar que no existe una forma absoluta y mecánica de respuesta ante un estímulo agonístico, el hecho que dos individuos se enfrenten o no y la forma que pueda tomar esta lucha depende de diversos factores, entre ellos las características del ambiente. (Huntingford *et al.*, 1987). También la información transmitida en estos despliegues se relaciona con el grado de tolerancia de un individuo a la presencia del oponente y el tipo de conductas que tolera (Senar, 2010). En relación a esto, las especies solitarias, al presentar períodos largos caracterizados por ausencia de lucha, suelen ser más agresivas e inducidas más fácilmente a este tipo de comportamiento (Huntingford *et al.*, 1987).

Los beneficios de la agresión son altos, pero los costos también lo son. Por este motivo evolutivamente ha sido seleccionada una secuencia de interacciones agonísticas, en las cuales los animales pueden resolver un conflicto por medio de una lucha ritualizada y en escalada, sin llegar a herirse gravemente o correr el riesgo de morir (Maxon & Canastar, 2006). El poder de retención de los recursos, -que se traduce como habilidad para la lucha- y el valor del recurso, son los factores que determinan si la lucha será en escalada. Los conflictos generalmente escalan cuando uno o los dos factores son iguales para ambos adversarios. (Maxon & Canastar, 2006). Existen además, otros fenómenos

que relacionan el rol de la agresión con los costos y beneficios de la misma para los individuos. Tal es el caso del fenómeno conocido como “dear enemy” (Fisher, 1954), el cual postula que aquellos individuos que son vecinos en su hábitat serán menos agresivos entre sí que con extraños. Esto se encuentra vinculado a que ambos suponen una amenaza diferencial sobre el territorio y los recursos (Temeles, 1994).

Existe un gran interés por las interacciones de tipo agonístico en machos adultos, esto está relacionado al rol que se le adjudica a este tipo de comportamientos en la competencia por recursos limitados. Los machos en general, compiten por el acceso a las hembras o a un territorio (Fernandez-Montraveta & Ortega, 1990). En roedores, se puede observar el comportamiento agonístico tanto en machos como en hembras. De esta manera, los machos excluyen a otros machos de su territorio, o ejercen dominancia sobre aquellos que no poseen uno. (Maxon & Canastar, 2006). Determinadas características morfológicas y comportamentales de los machos se relacionan con la competencia entre ellos y la capacidad para la atracción de hembras y esto a su vez se vincula, en última instancia, con la capacidad de supervivencia y con el éxito reproductivo de cada individuo (Tassino, 2006).

Los animales subterráneos realizan la mayor parte de sus actividades bajo tierra. Si bien este tipo de ambiente les brinda a los individuos cierta estabilidad respecto a condiciones externas como la temperatura o la humedad, (Reig et al., 1990, Altuna 1991), impone otras restricciones. Entre ellas se destacan la ausencia de luz, los bajos niveles de oxígeno, altas concentraciones de dióxido de carbono, y la gran demanda de energía que implica la actividad de excavación (Reig et al., 1990, Buffenstein 2000). Dadas las características del ambiente subterráneo, las especies que lo habitan poseen una marcada especialización en ese estilo de vida, una fuerte competencia inter e intra específica y son susceptibles al aislamiento poblacional.

Los roedores subterráneos presentan una amplia distribución (Fig. 1), se encuentran en casi todas las regiones biogeográficas a excepción de Australia y Antártida. (Lacey, 2000).

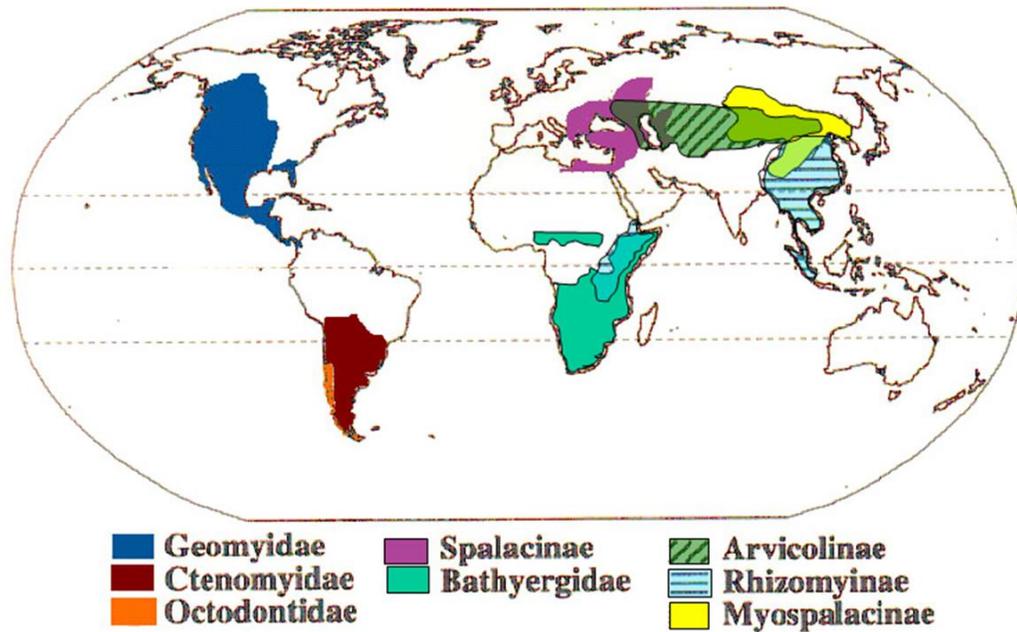


Fig. 1 Distribución geográfica de familias de roedores subterráneos (Lacey, 2000)

La especie en estudio, pertenece al género de roedores subterráneos *Ctenomys*, conocidos comúnmente como Tucu-tucus, (Rodentia: Ctenomyidae). Este género es el más diverso del grupo (Fernandes *et al.*, 2007), altamente politépico, incluye más de 60 especies (Scott. *et al.*, 2014). Se distribuye entre los 15 y 54° de latitud sur, desde el nivel del mar hasta más de 4000 m de altura (Pearson, 1959).

En nuestro país se reconocen tres especies de “tucu-tucus”: *Ctenomys torquatus* (Lichtenstein, 1830), *Ctenomys rionegrensis* (Langguth & Abella, 1970) y *Ctenomys pearsoni* (Lessa & Langguth, 1983).

*C. pearsoni* se distribuye en las costas del sur de Uruguay sobre el Río de la Plata y el Océano Atlántico (Fig. 2). En este ambiente pueden habitar zonas abiertas y/o médanos, con suelo arenoso, vegetación herbácea y arbustos psamófilos. Son herbívoros generalistas, el forrajeo lo realizan cerca de la boca de sus galerías y el alimento es consumido en el interior de las mismas (Altuna *et al.*, 1999).

Diversas poblaciones del sur del país divergen considerablemente en sus cariotipos, (Novello & Lessa, 1986; Novello & Altuna, 2002) y dentro del género, la especie *C. pearsoni* es la que presenta mayor diversidad cariotípica y mayor número cromosómico (Tomasco & Lessa, 2007).

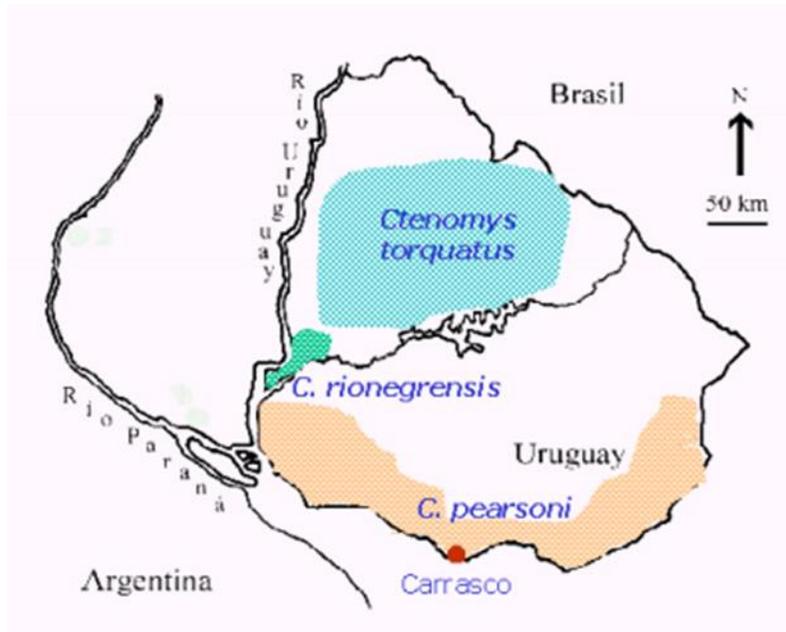


Fig. 2 Distribución geográfica de las especies del género *Ctenomys* en Uruguay.

Se caracteriza por ser una especie solitaria y muy territorial. Cada ejemplar adulto habita una cueva, indicando su presencia a través de señales acústicas características denominadas señales S (Francescoli, 1999). Al igual que otros roedores subterráneos, son muy sensibles a las vibraciones del sustrato, (Burda *et al.*, 1990).

En cuanto a su reproducción, es una especie monoestriana anual, la época reproductiva transcurre entre mayo y julio. El tiempo de gestación es de ciento cinco a ciento diez días (Altuna *et al.*, 1999).

Se ha estudiado el comportamiento agonístico en varias especies de roedores subterráneos, en los cuales se han descrito gradientes de agresividad en función del cariotipo y de las características del ecosistema (Guttman *et al.*, 1975). En estudios realizados en *Ctenomys rionegrensis* (Altesor, 2006) no se observaron diferencias en el grado de agresividad de los machos en las diferentes épocas del año, pero, por otro lado no se tuvo en cuenta en la metodología el peso de los individuos ni las relaciones de vecindad, lo que pudo haber sido un factor relevante en los enfrentamientos macho-hembra. Por otra parte, Tassino (2006) determinó que la especie *C. rionegrensis* se caracteriza por mostrar un nivel menor de territorialidad que *C. pearsoni*.

Respecto al fenómeno "dear enemy", se realizó un estudio en *Ctenomys talarum* (Zenuto, 2010) en el cual se demostró que los machos conocidos presentaban menores niveles de agresividad entre sí que con machos desconocidos.

El objetivo del presente trabajo es caracterizar el comportamiento agonístico en un contexto territorial durante la época reproductiva en machos de la especie de *C. pearsoni* pertenecientes a la población Carrasco, en el departamento de Montevideo (Uruguay).

Las características propias de cada individuo y la variabilidad intraespecífica determinan que exista un éxito diferencial tanto para la supervivencia como para la reproducción. Dadas las características, sociales y reproductivas de *C. pearsoni*, es de suma importancia caracterizar y definir un tipo de comportamiento como el agonístico, y evaluar su relación con las dinámicas poblacionales y la evolución de los comportamientos como objeto de selección natural y sexual. Al realizar las pruebas durante la época reproductiva, esperamos observar la mayor expresión de comportamiento agonístico. Bajo estas condiciones, esperamos también, que se presente una secuencia de interacciones típicas de lucha en escalada. Consecuentemente, aquellas unidades con un alto nivel de agresividad, se espera que se presenten con menor frecuencia y duración en relación a las demás unidades comportamentales. Por último consideramos que el tamaño de los individuos, tomando en cuenta la masa corporal, puede ser un factor que determine el desenlace y resolución de las contiendas. Por este motivo, este factor fue considerado en el diseño experimental. Así, esperamos que los enfrentamientos entre los individuos más pesados presenten una mayor intensidad y sean los que tarden mayor tiempo en alcanzar una resolución.

### **Objetivos específicos**

- Identificar unidades comportamentales ya definidas y definir nuevas unidades.
- Determinar si las unidades se suceden dando lugar a patrones comportamentales característicos de la lucha en escalada.
- Determinar si existe relación entre el peso de los individuos y otros factores que caracterizan a las contiendas, como la duración o el nivel de agresividad alcanzado.

## **Materiales y métodos**

### **Colecta y mantenimiento de ejemplares**

Para el presente estudio se recolectaron 20 ejemplares machos de *Ctenomys pearsoni* de la población Carrasco (Montevideo-Uruguay) (Fig 3). Específicamente las capturas se realizaron en la zona de Playa Miramar, sobre la Rambla Tomás Berreta entre Alfonso Espínola y Miramar (34°53'16.40"S, 56° 2'50.50"O y 34°53'4.20"S, 56° 2'21.90"O).



*Fig. 3 Área de captura de ejemplares*

Los animales fueron colectados del cantero central y de la terraza costera.

Las capturas se realizaron en los años 2014 y 2015 entre los meses de abril y julio, coincidiendo con el período reproductivo de la especie. Se utilizaron trampas de captura viva (cepo Oneida Víctor N° 0 amortiguadas), las cuales fueron colocadas en la boca de las galerías que mostraban signos de actividad reciente.

En el campo se realizó el sexado, mediante la prueba de evaginación genital y el pesado de los animales, utilizando una pezola AVINET de 0-500 g con un error de 5g. Luego de este procedimiento fueron colocados en jaulas metálicas de 32x15x15 cm y alimentados ad libitum con gramíneas frescas. Las jaulas fueron colocadas dentro de cajas plásticas (44x35x23) y envueltas en papel para disminuir los efectos que puede tener sobre los individuos la exposición a un ambiente distinto al que habitan (luz, corrientes de aire, etc.)

Se registró mediante GPS (Global Positioning System) marca GarminTrex Vista HCx la posición geográfica de los sitios de captura de todos los individuos. Ello permitió, obtener una aproximación a datos poblacionales de densidad y relación de sexos.

Los animales capturados fueron trasladados al LEA (Laboratorio de experimentación animal) de la sección Etología de la Facultad de Ciencias – UdelaR. Allí fueron mantenidos en terrarios individuales de 52 cm de largo, 25 cm de ancho y 45 cm de alto, acondicionados y aislados entre sí hasta el inicio de las pruebas. El tiempo de aclimatación fue de 5 días aproximadamente, durante ese período los animales fueron alimentados ad libitum con gramíneas frescas, zanahorias, choclos y semillas de girasol. Se mantuvo una temperatura estable y controlada, en el entorno de los  $22 \pm 1$  °C, con una humedad (80 - 100%).

Luego de las pruebas, los ejemplares fueron liberados en el punto de captura.

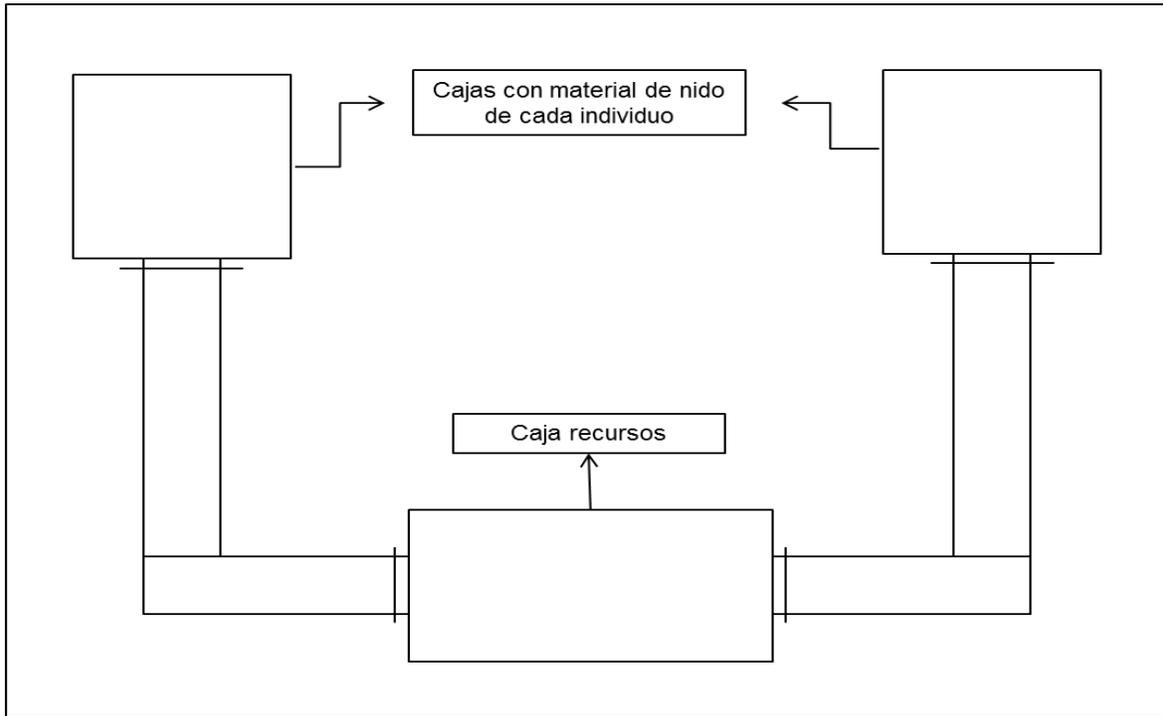
Se siguieron y respetaron las normas de cuidado de animales de experimentación adecuadas a la especie en cuestión.

### **Diseño del experimento**

Para la conformación de las parejas se plantearon dos requisitos:

- 1) Que los individuos enfrentados no fueran vecinos cercanos en el hábitat.
- 2) Que no difirieran más de 15% en su peso.

Las pruebas se realizaron en un sistema de acrílico transparente (Fig. 4), con una caja central (55x25x20cm) conteniendo gramíneas frescas (Caja recursos), asociada mediante una conexión (18x14x10cm) a cada lado a tubos (60x10x10cm) conectados cada uno a una caja (25x20x20cm), con material de nido propio del individuo que sería colocado allí.



*Fig. 4 Esquema del dispositivo experimental*

Para las pruebas se realizaron enfrentamientos macho-macho ( $n=10$ ). Todos los individuos fueron utilizados una sola vez. Las contiendas fueron grabadas en video hasta su resolución utilizando una cámara de video Panasonic modelo PV-DV 100. La resolución se definió como la delimitación del territorio a través de posturas o lucha abierta.

### **Obtención y análisis de datos**

Analizando las videograbaciones, se identificaron unidades comportamentales, se modificaron algunas ya descritas y otras se describieron por primera vez. (Tabla 1). Además, se detallan unidades no pertenecientes al comportamiento agonístico que fueron agrupadas en una categoría aparte: "Otras". En la misma tabla se incluyeron las citas de las unidades que fueron descritas previamente y se identificó aquellas que fueron modificadas y el autor correspondiente.

Si bien se reconocieron vocalizaciones de acuerdo con las registradas por Francescoli, (1999, 2011), estas no fueron incorporadas al análisis del presente trabajo

Las unidades involucradas en el comportamiento agonístico fueron clasificadas y ordenadas según su intensidad. El criterio utilizado para para ello, es explicado más adelante.

Posteriormente al registro continuo de las unidades comportamentales, los datos fueron analizados mediante el método de secuenciación (Lehner, 1996). Se obtuvieron las frecuencias de aparición, duración de cada una de las unidades (Martin & Bateson, 1991), y el tiempo total de las contiendas.

Con el fin de explorar la variabilidad de las contiendas, se analizó la relación entre los individuos y las frecuencias relativas de las unidades comportamentales mediante Análisis de Correspondencia (Análisis Multivariado).

Los datos de tiempo y frecuencia de aparición de las unidades se representaron gráficamente y correlacionaron mediante análisis de correspondencia de rangos de Spearman.

Se construyeron matrices de transición (Lehner, 1996), a partir de las cuales se crearon los diagramas de flujo y se realizó el test de Chi cuadrado. Este último, permitió identificar aquellas transiciones que se presentaron de forma no azarosa

La organización y asociación de las unidades se representó a través de un dendrograma, para lo cual se empleó el índice de Dice y el ligamiento UPGMA.

Se analizó la influencia del peso de los individuos en el grado de agresividad y en la duración de las contiendas mediante el test de correlación de rangos Spearman. Como indicador del grado de agresividad se utilizó el porcentaje de tiempo dedicado a la unidad “Enganche de Dientes” en relación del tiempo dedicado a otras unidades agonísticas. Los datos fueron transformados utilizando ( $\log x$ ).

La categoría “Otras” no fue incluida en los análisis estadísticos, excepto en el dendrograma. Para todos los test realizados se utilizó el programa Past en su versión 3.15 y un índice de significación de 0,05.

## **Resultados**

### **Unidades utilizadas**

De las 22 unidades encontradas, 8 fueron descriptas en este estudio (T, AV, CHD, ED, AN, R, EV, MORA) y 5 fueron redefinidas o modificadas: PC, MILPD, A, G, ALLOG. Las demás (9), corresponden a unidades preexistentes.

Las unidades fueron agrupadas en cuatro categorías y dentro de cada categoría fueron ordenadas según su intensidad:

- 1) Ofensivas
- 2) Defensivas
- 3) Ofensivas-Defensivas
- 4) Otras

En la Tabla 1. Se muestran estas unidades ordenadas de menor a mayor intensidad, indicando los autores de las que fueron descritas previamente y se utilizó su definición original, así como también de aquellas cuya definición fue modificada.

En el caso de las Ofensivas y las Ofensivas-Defensivas, para determinar el orden de intensidad, se consideró el daño potencial que podía infligirle un contendiente a otro. Por lo tanto se definió que las menos intensas serían aquellas que implicasen posturas y las más intensas aquellas en las que hubiera contacto y/o potencial daño entre los contrincantes.

En la clasificación de las unidades defensivas, se consideró que las más intensas serían aquellas que evitaran en mayor medida la agresión por parte del contrincante, encontrándose en el extremo más intenso la huida o permanecer congelado.

Por último, la categoría "Otras" agrupa unidades relacionadas al comportamiento exploratorio y acicalamiento.

En la Tablas se presentan las unidades que conforman el comportamiento agonístico, ordenadas por categoría y por intensidad, y las abreviaturas empleadas para cada una de ellas.

Tabla 1. Lista de unidades identificadas, abreviaturas y definiciones. Se presentan en orden de intensidad de menor a mayor en las unidades agonísticas. Las unidades marcadas con \* fueron modificadas.

<b>Unidades comportamentales</b>	
<b>Ofensivas</b>	
Mostrar Incisivos (MI)	El individuo muestra sus incisivos al otro, abriendo su boca e inclinando la cabeza hacia arriba. Puede o no desplazarse en esa postura. (Tassino, 1992).
Topeteo (T)	El animal está con la cabeza levantada dirigida hacia el oponente, boca abierta o semi-abierta (MI), realiza rápidos movimientos adelante-atrás. Puede ir acompañado de golpeteos al sustrato con los miembros anteriores.
Avance (AV)	El individuo se traslada desplazando al otro (MI). En ocasiones puede presentarse con mordiscos al aire.
Choque de dientes (CHD)	El individuo choca sus dientes con los del otro, implica rápida separación y retroceso.
Enganche de dientes (ED)	El individuo mantiene sus incisivos unidos a los del otro, cerrando la boca. Puede presentar simultáneamente giros.
Mordida (MOR)	Un individuo muerde al otro en el cuello u otra región del cuerpo. Puede suceder que simultáneamente ambos muerdan y rueden (Calvo, 2002).
<b>Defensivas</b>	
Postura de costado (PC)	El individuo se coloca de forma perpendicular al otro, puede haber desplazamiento en esa postura. (Blanchard y Blanchard, 1977)*.
Muestra cuello (MC)	El individuo expone su cuello al oponente (Altesor, 2005).
Anca (AN)	El individuo orienta su grupa hacia el oponente, puede darse con o sin acercamiento.
Retroceso (R)	El animal camina hacia atrás en su interacción con el otro, sin girar. Sucede como contraparte del Avance (AV) o en respuesta a una unidad ofensiva del contrincante.
Evitación (EV)	Acción de desplazarse eludiendo el encuentro con el otro individuo.
Huída (H)	El animal se desplaza rápidamente en dirección opuesta al contrincante (Scott, 1966).
Freezing (FREEZ)	El animal queda completamente inmóvil (Scott, 1966).

<b>Ofensivas-Defensivas</b>	
Salto (S)	El individuo realiza un salto como consecuencia de su interacción con el otro (Altesor, 2005).
MI levantando patas delanteras (MILPD)	El individuo muestra incisivos levantando sus patas delanteras (Altesor, 2005).*
Mordida al aire (MORA)	Durante un enfrentamiento, un individuo lanza dentelladas al oponente sin entrar en contacto.
Boxeo (BX)	El animal rasguña al oponente con sus miembros anteriores (Blanchard y Blanchard, 1977).
<b>Otras</b>	
Acercamiento (A)	El individuo se acerca no agresivamente hacia la zona donde se encuentra el otro (Altesor, 2005).*
Exploración (E)	Movimientos del animal dirigidos al reconocimiento espacial o a la mera locomoción dentro del terrario. (Buschiazzo, 2010).
Grooming (G)	Aseo con miembros anteriores, posteriores, hocico y/o incisivos (Buschiazzo, 2010).*
Allogrooming (ALLO)	Aseo con miembros anteriores, hocico y/o incisivos que un miembro de la pareja realiza sobre el otro (Buschiazzo, 2010).*
Quietud (Q)	El individuo no realiza movimientos (Buschiazzo, 2010)*.

La categoría “Ofensivas” está integrada por seis unidades, de las cuales la mitad no implican contacto físico entre los individuos. En la categoría “Defensivas” se incluyen siete unidades comportamentales. Está compuesta por unidades en las que los individuos se mantienen fijos en su lugar y otras en las que realizan movimientos que evitan la interacción con el contendiente. Respecto a las unidades que integran la categoría “Ofensivas-Defensivas”, también se toma en cuenta el criterio de la existencia o no de contacto entre los individuos para definir el gradiente de intensidad.

A modo de ejemplo (Fig. 5), se muestran algunas de las unidades mencionadas.



*Fig. 5 Unidades pertenecientes al comportamiento agonístico: MI (Mostrar incisivos), CHD (Choque de dientes), MOR (Mordida), S (Saltar), AN (Anca), MC (Muestra Cuello)*

### **Relación entre los individuos y las unidades comportamentales**

Los individuos no fueron asociados a una categoría de unidades agonísticas en particular en el análisis de correspondencia. Se observan en la Figura 6 cuatro parejas cuyos integrantes se asemejan en la expresión de su comportamiento. Las parejas conformadas por los individuos 1262-1270 y 1253-1258, se presentan asociadas mayormente a unidades Ofensivas de baja y mediana intensidad como MI y CHD, y a Ofensivas-Defensivas como BX y MORA. En este cuadrante, aunque con un alto nivel de explicación (alejada del centro), solamente encontramos a la unidad H, como representante de las unidades defensivas. Las parejas 1309-1304 y 1285-1277 se asocian en mayor medida a las unidades ofensivas T, MOR y ED, siendo las dos últimas las de mayor intensidad de esa categoría. También se encuentran asociadas a unidades defensivas de alta intensidad como R, EV y FREEZ.

Por otra parte, se pueden observar seis parejas en las cuáles los individuos enfrentados se ubicaron en cuadrantes separados, lo que muestra diferencias en su comportamiento. Dentro de estas parejas, aquellos que se muestran más alejados en el gráfico, es decir, con una mayor diferencia en sus comportamientos son el 1245 y el 1250.

El individuo 1250 se encuentra asociado a las unidades MI, CHD, BX, y MORA, unidades ofensivas y ofensivas-defensivas de baja/mediana intensidad. Su contendiente el individuo 1245 presenta una marcada asociación a unidades Defensivas como MC, PC y AN y poca asociación a unidades ofensivas.

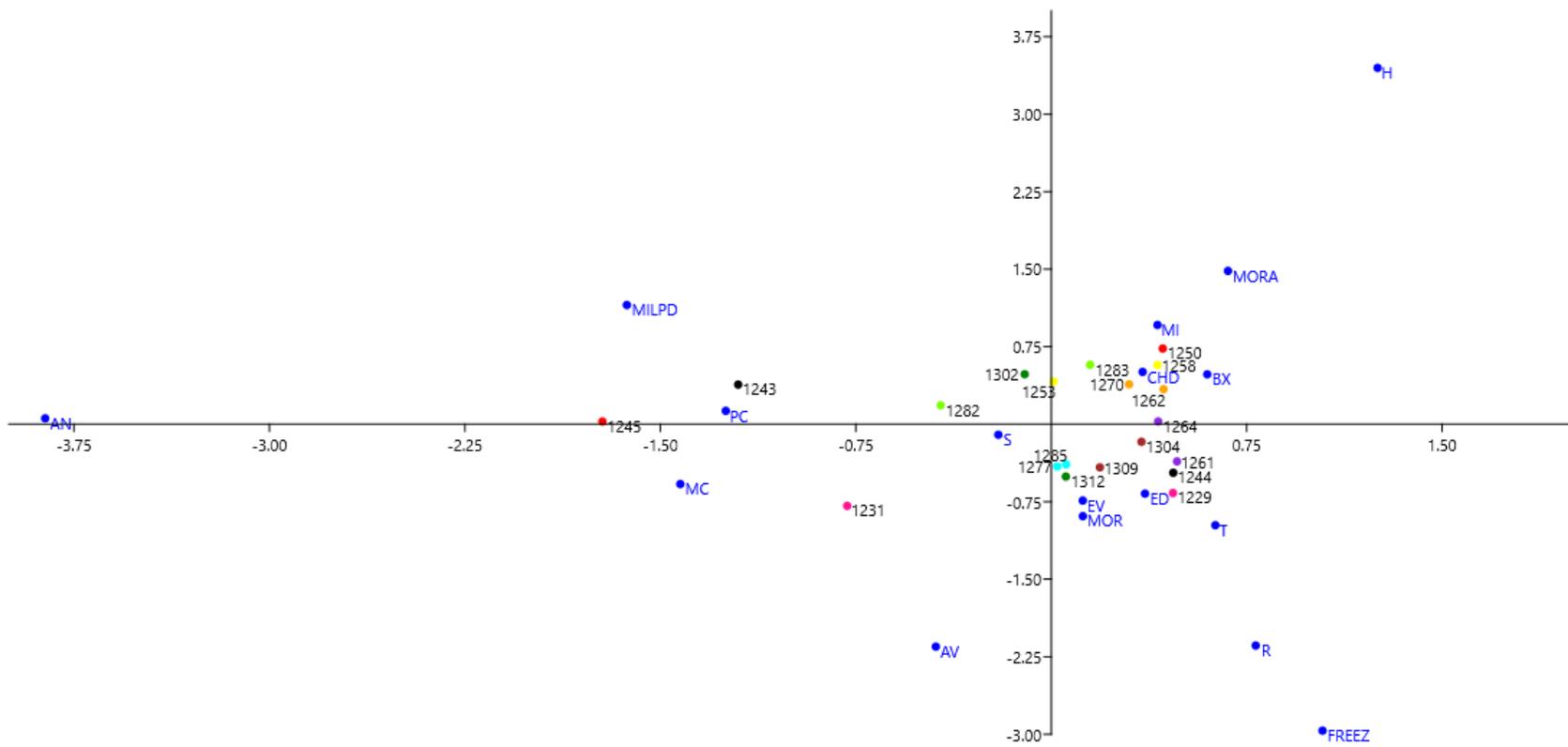


Fig. 6 Comportamiento agonístico de todos los individuos, basado en el Análisis de Correspondencia. Porcentaje de explicación de la variabilidad total de los datos en el primer eje: 30,4%, en el segundo eje: 18,9%, total: 49,3%

### Tiempo dedicado a las diferentes unidades

En los Figuras 7, 8 y 9, se representan el aporte de las distintas categorías y unidades, para las tácticas mencionadas.

Dado que la pareja 1245-1250 mostró diferencias cuantitativas con los restantes individuos de la muestra en tiempo y frecuencia de las unidades empleadas, llamamos a esta variante “Táctica alternativa”, mientras que al comportamiento mostrado por los demás individuos se lo identificó como “Táctica clásica”. Por tal motivo, ambas tácticas se analizarán de forma separada.

En la Figura 7, se puede observar que los animales (n=18) dedicaron un 66% del tiempo de las contiendas al despliegue de unidades Ofensivas, un 16% a unidades Defensivas y un 5 % a las unidades Ofensivas-Defensivas. La duración promedio de estas contiendas fue de 10 minutos.

En particular, H es la única unidad que no se presentó en ninguna pareja, mientras que a S y Freez dedicaron menos del 1% del total del tiempo. Entre 1% y 2% del tiempo total es dedicado a 8 unidades: MILPD, MORA, BX (Ofensivas-Defensivas); AN, R, EV (Defensivas); AV y MOR (Defensivas). Con un 3% del tiempo encontramos la unidad Defensiva MC y las Ofensivas CHD y ED. El conjunto de unidades categorizadas como “Otras”, representan un 13%. Por último, 3 unidades: MI, T (Ofensivas) y PC (Defensiva), constituyen el 64% del tiempo total.

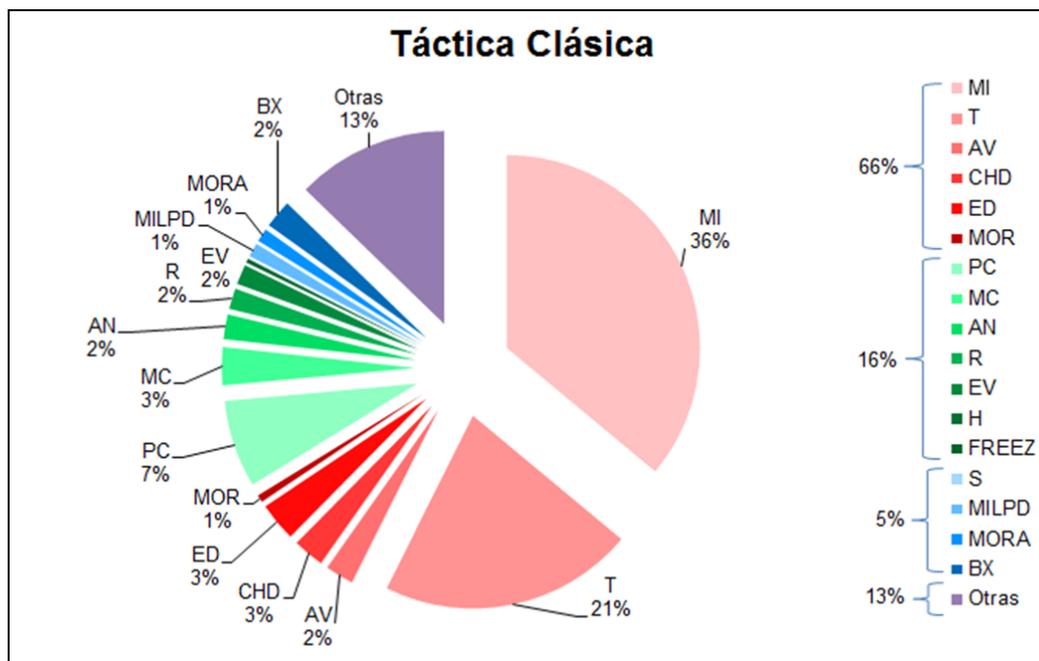


Fig. 7 Porcentaje de tiempo dedicado por los individuos a cada unidad. En gradiente de tonos rojos se muestran las unidades Ofensivas, verdes las Defensivas y azules las Defensivas-Defensivas. A la derecha se muestra el aporte total de cada categoría.

El individuo 1245 (alternativo) representado en la Figura 8, mostró una mayor proporción de tiempo destinado al despliegue de unidades Defensivas 78%, un 16,5% a unidades Ofensivas y el 0,3% a las unidades que componen la categoría Ofensivas-Defensivas. La categoría "Otras" ocupó un 5,1% del tiempo, aproximadamente la mitad que en el caso anterior. En este caso el tiempo total del enfrentamiento fue de 50 minutos.

Por otra parte, fueron tres las unidades que no fueron realizadas por este individuo durante la contienda (H, MILPD y BX), mientras que ocho estuvieron presentes en un tiempo menor al 1%: AV, ED, MOR (Ofensivas), R, EV, Freez (Defensivas), S y MORA (Ofensivas-Defensivas). Entre 1% y 2%, del tiempo total se presentaron las unidades T y CHD, ambas ofensivas. La unidad MI, también ofensiva, ocupó el 11,3% de la contienda, aproximadamente una tercera parte que lo observado en la táctica clásica. Por último, como fuera mencionado se observa un alto porcentaje de tiempo dedicado a unidades Defensivas. Las unidades PC, MC y AN, constituyen el 76,5% del tiempo de duración del enfrentamiento, siendo un 10% mayor que el total de unidades Ofensivas de la Táctica clásica.

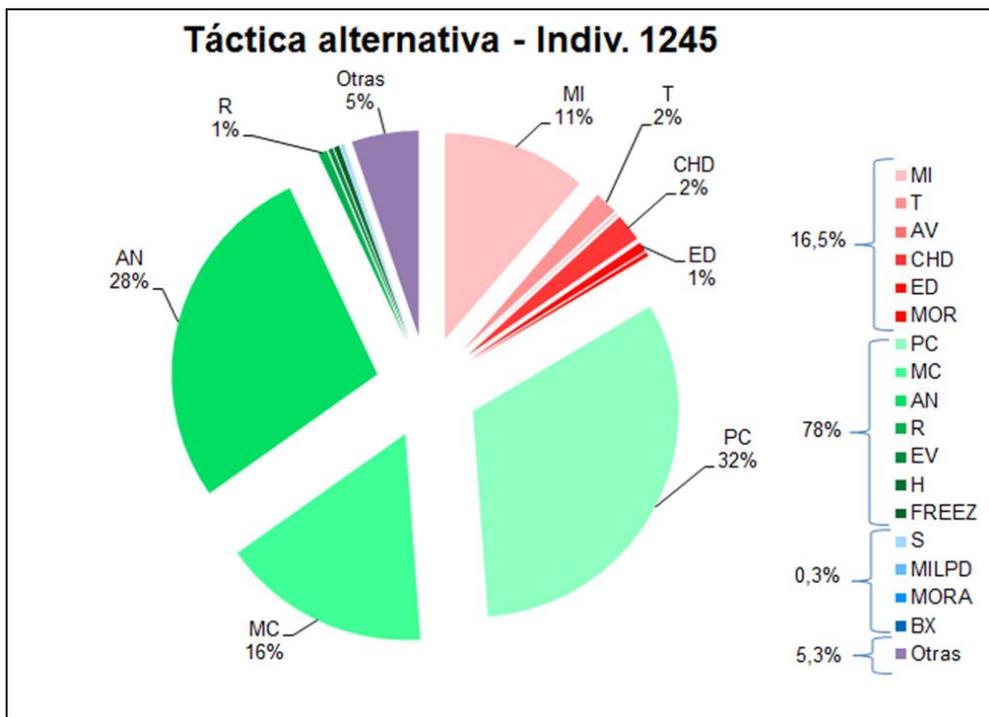


Fig. 8 Porcentaje de tiempo dedicado por el individuo 1245 a cada unidad. En gradiente de tonos rojos se muestran las unidades Ofensivas, verdes las Defensivas y azules las Ofensivas-Defensivas. A la derecha se muestra el aporte total de cada categoría.

La figura 9 representa el tiempo que el individuo 1250 (pareja de enfrentamiento del individuo 1245) dedicó a las diferentes unidades. En este caso no se presentaron 5 unidades: MC, AN y Freez (Defensivas) y las Ofensivas-Defensivas MILPD y BX. Con una proporción menor al 1% se encuentran 6 unidades: AV, ED (Ofensivas), las R, EV, H (Defensivas) y S (Ofensivas-Defensivas). Entre 1% y 5% fue el tiempo que desplegó las unidades MOR, CHD y MORA (Ofensivas y Ofensiva-Defensiva respectivamente). El tiempo que este individuo le dedicó a la categoría "Otras" fue el 10% del total. La unidad T representó un 8% del tiempo, mientras que a MI dedicó el 71% del mismo. En resumen, la categoría Ofensivas ocupó un 84,4% del tiempo total, mientras que las Defensivas solamente un 0,2% y las Ofensivas-Defensivas un 5,1%.

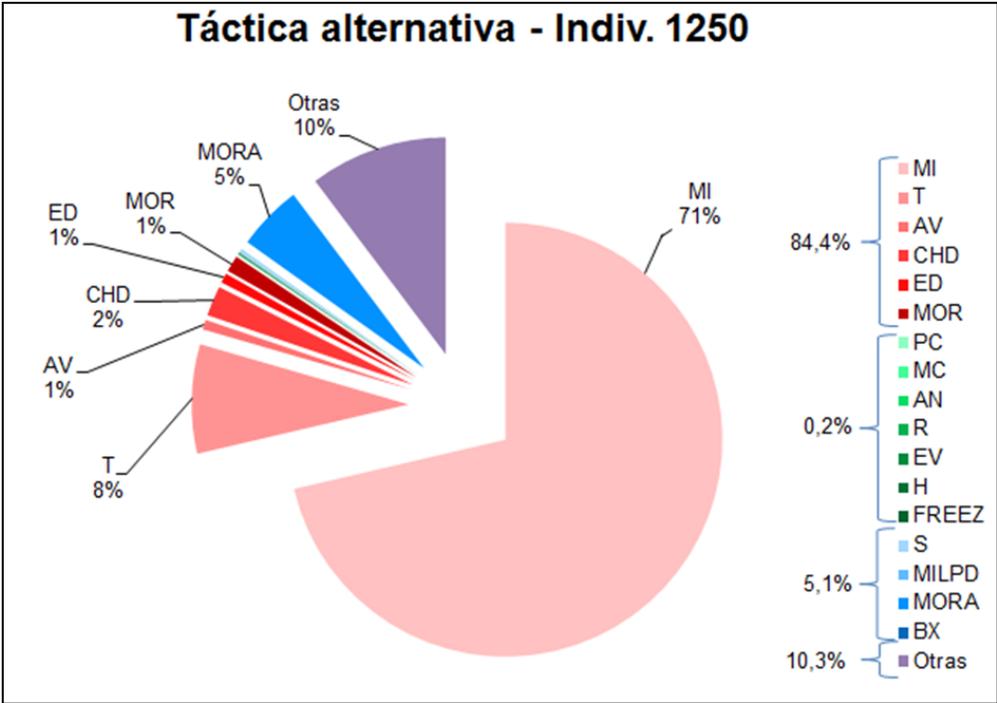


Fig. 9 Porcentaje de tiempo dedicado por el individuo 1250 a cada unidad. En gradiente de tonos rojos se muestran las unidades Ofensivas, verdes las Defensivas y azules las Ofensivas-Defensivas. A la derecha se muestra el aporte total de cada categoría.

## Categorías agonísticas

### Frecuencias de aparición y tiempos de las unidades por categoría

En las figuras que se presentan a continuación (Figuras 10, 11 y 12), es posible observar cómo se distribuyen en frecuencia y tiempo las unidades dentro de cada categoría.

- **Categoría Ofensivas**

Se observa que las unidades de baja intensidad como MI y T son las que presentan mayor frecuencia (72,8%), y la mayor cantidad de tiempo, representando el 86,6% del tiempo total dedicado a unidades Ofensivas. Por el contrario la unidad MOR, la de mayor intensidad en esta categoría, es la que menos se encuentra representada, tanto en aparición como en tiempo (2,2% y 0,9% respectivamente). Avance es la siguiente menos representada (4% de aparición y 3,6% de tiempo), a su vez presenta la mayor similitud entre ambos parámetros. Las unidades CHD y ED se encuentran representadas en un rango similar tanto en frecuencia de aparición, como en tiempos. No obstante, si bien CHD presenta una mayor frecuencia de aparición muestra un menor porcentaje de tiempo (11,9% y 3,9%) que ED (9,1% y 4,9%).

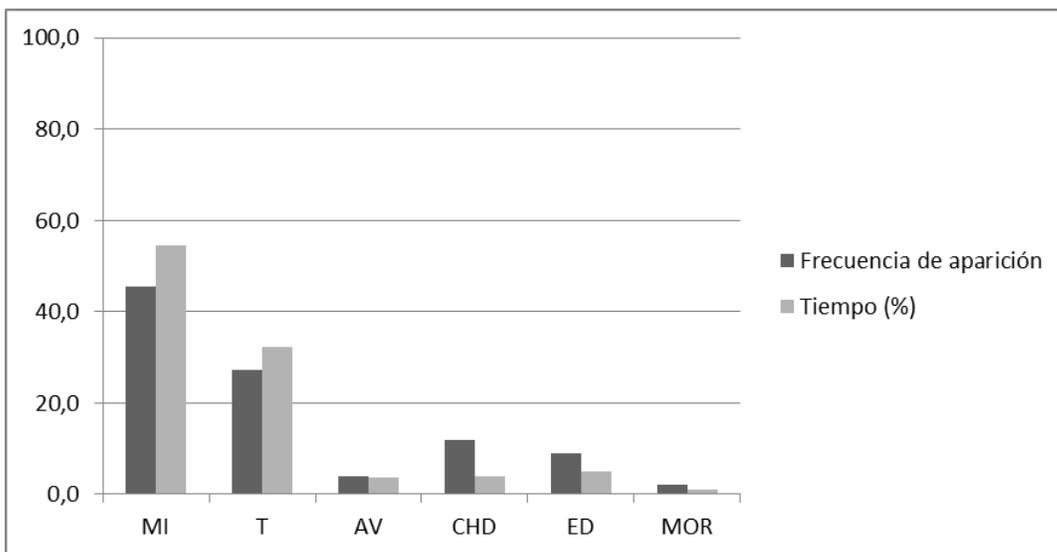
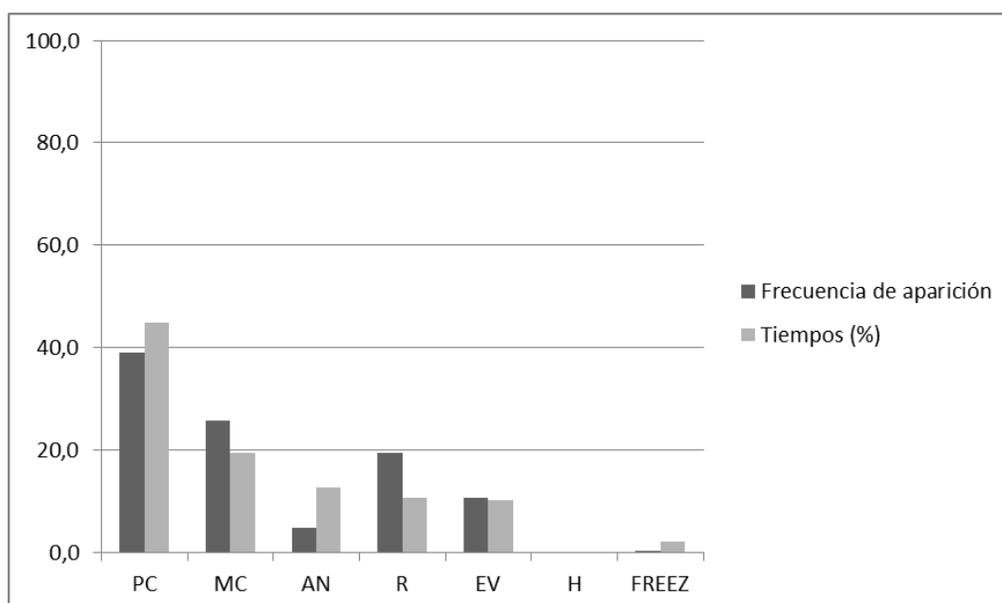


Fig. 10 Frecuencia de aparición y porcentaje de tiempo aportado por las distintas unidades de la categoría Ofensivas. Las unidades se presentan en orden creciente de intensidad.

- **Categoría defensivas**

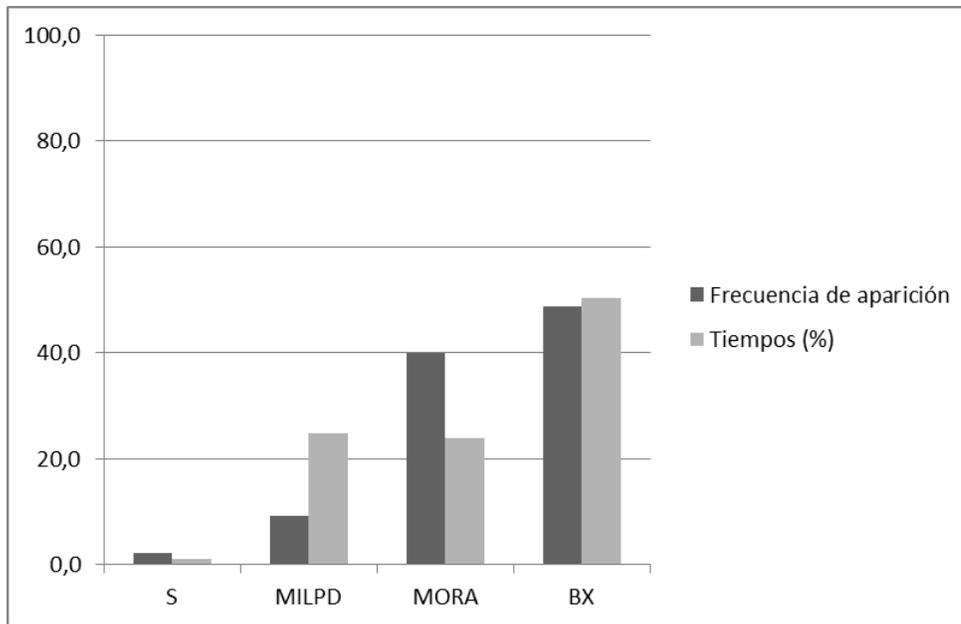
En este caso, la unidad menos representada es Freez. Las unidades PC y MC son las más representadas tanto en aparición como en tiempo, constituyendo entre ambas el 64,6% y el 66,4% respectivamente. EV por su parte, presenta proporciones similares en ambos parámetros. R se presenta con una frecuencia de 19,5% y un tiempo 10,7% mientras que AN aparece con una menor frecuencia (4,9%), pero un mayor tiempo dedicado a dicha unidad (12,9%).



*Fig. 11 Frecuencia de aparición y porcentaje de tiempo aportado por las distintas unidades de la categoría Defensivas. Las unidades se presentan en orden creciente de intensidad.*

- **Categoría Ofensivas-Defensivas**

En esta categoría, las unidades de mayor intensidad son las que aparecen con mayor frecuencia y tiempo, caso contrario a las categorías Ofensivas y Defensivas. De esta forma, BX es la unidad que más aporta a la categoría en frecuencia y tiempo, con un porcentaje de 48,6% y 50,4% respectivamente. La menos representada es S, con una frecuencia de aparición de 2,3% y el 1% del tiempo total correspondiente a esta categoría. En cuanto a MLPD y MORA, se observa que esta última está representada en mayor medida en frecuencia de aparición (aproximadamente 4 veces más). No obstante, el tiempo empleado para ambas fue semejante (24,8% y 23,8% respectivamente).



*Fig. 12 Frecuencia de aparición y porcentaje de tiempo aportado por las distintas unidades de la categoría Ofensivas-Defensivas. Las unidades se presentan en orden de intensidad.*

Para las unidades Ofensivas, el análisis de correlación entre las frecuencias de aparición y el porcentaje de tiempos realizado a través del test de Correlación de rangos de Spearman, presentó un coeficiente  $R=0,943$  y un valor de  $p=0,0048$ , altamente significativo.

En el caso de las unidades Defensivas se presentó un coeficiente  $R=0,893$  y un valor también altamente significativo  $p=0,006$ .

Para las unidades Ofensivas-Defensivas no se observó correlación entre frecuencia de aparición de las unidades y el tiempo empleado en las mismas. El coeficiente  $R$  fue de  $0,8$  pero el  $p=0,2$ .

## Relación entre unidades agonísticas

La Táctica clásica se caracterizó por contar con una gran representación de unidades ofensivas. MI es la unidad central, abarca el 74% de las transiciones incluidas en el diagrama. Las unidades de esta categoría presentaron un alto número de transiciones entre sí, formando circuitos internos dentro de la contienda. La unidad T también se puede presentar como central dado que mostró relación con unidades de todas las categorías. Las unidades ofensivas-defensivas se observaron relacionadas a unidades ofensivas. (Fig. 13)

Si bien las unidades defensivas se observaron relacionadas entre sí, también lo hicieron con unidades ofensivas de baja intensidad (MI-T).

En el diagrama se incluyeron A y G como unidades de entrada y salida del sistema.

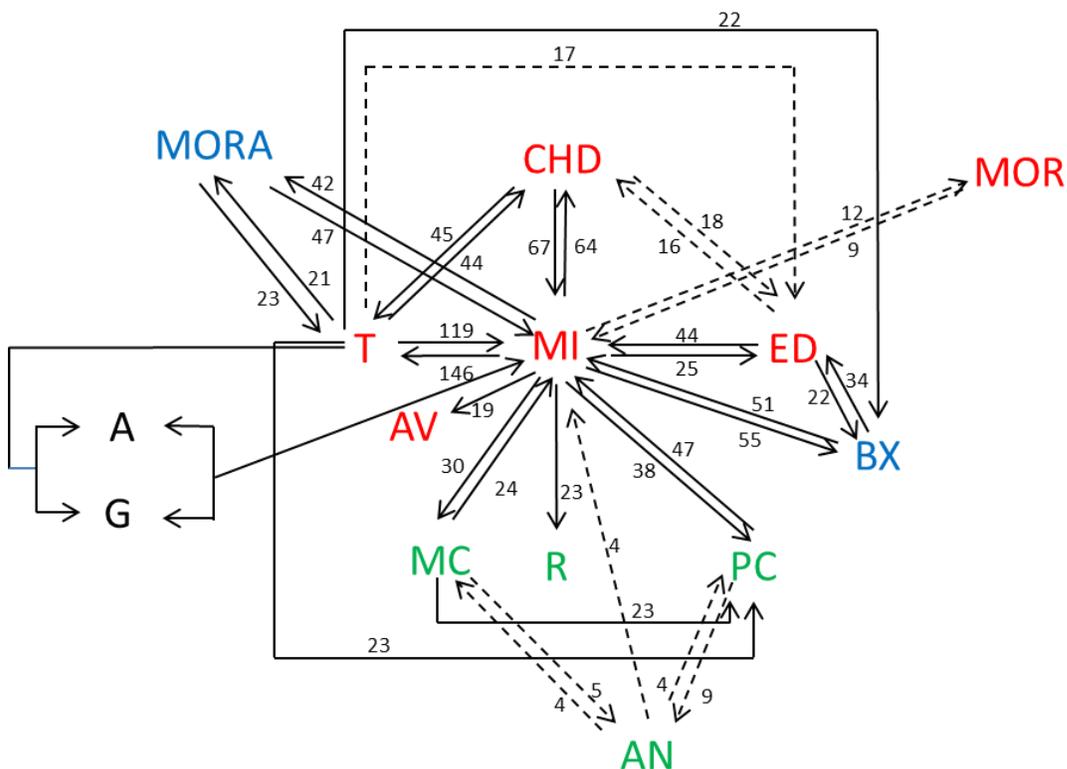


Fig. 13 Se representan las transiciones con una frecuencia mayor al 1% del total. Las flechas punteadas indican transiciones relevantes para el estudio con una frecuencia menor a la mencionada. Las unidades ofensivas se muestran en rojo, defensivas en verde, ofensivas-defensivas en azul y Otras en negro.

En la Táctica alternativa se observó una fuerte presencia de transiciones desde y hacia unidades Defensivas (82%), las que se vincularon entre sí y a la vez con todas las unidades de la categoría Ofensivas (Fig. 14). Por tal motivo no fue posible identificar una unidad como central al sistema.

Se observó un fuerte vínculo entre las unidades PC-AN y PC-MC, con un 47% del total de las transiciones. En este caso la unidad Ofensiva-Defensiva más representada fue S y se observó relacionada a MOR.

Al igual que en el caso anterior las unidades A y G se presentaron como nexo en entradas y salidas del sistema.

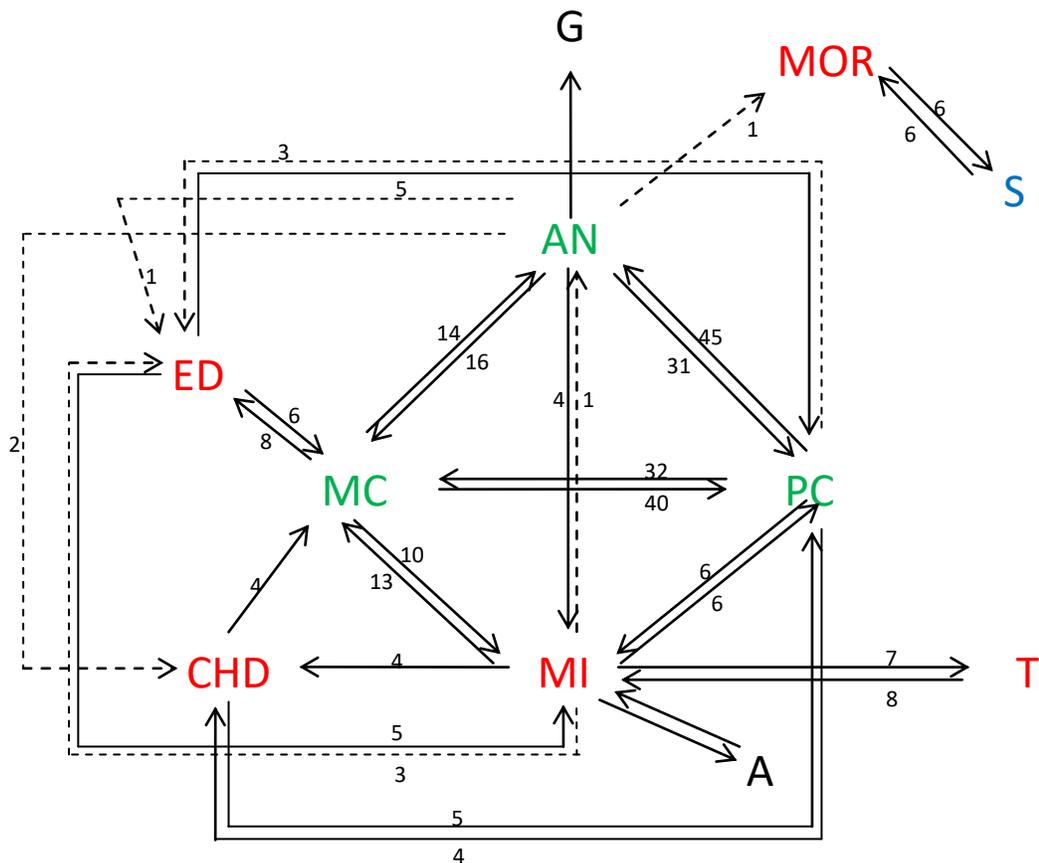


Fig. 14 Se representan las transiciones con una frecuencia mayor al 1% del total. Las flechas punteadas indican transiciones relevantes para el estudio con una frecuencia menor a la mencionada. Las unidades ofensivas se muestran en rojo, defensivas en verde, ofensivas-defensivas en azul y Otras en negro.

Del total de las transiciones presentes en el estudio, 81 fueron analizadas a través de la prueba de Chi cuadrado. Las restantes no pudieron ser incluidas dado su baja frecuencia de aparición y las limitaciones del test. El resultado del test para la matriz de transición fue de  $\chi^2 = 832$   $p = 0,0001$ . El 51,9 % de las transiciones analizadas individualmente se presentaron de forma no azarosa y se muestran en la Tabla 2 con su significación estadística.

*Tabla 2 Transiciones entre unidades. Se muestran aquellas que obtuvieron valores de significación estadística (Prueba de Chi cuadrado).*

<b>Significación estadística</b>	<b>p valor &lt;0,001</b>	<b>p valor &lt;0,01</b>	<b>P valor &lt;0,05</b>
<b>T R A N S I C I O N E S</b>	MI-T	MI-CH	CHD-ED
	MI-MORA	T-CHD	CHD-PC
	MI-BX	CHD-T	CHD-M
	T-MI	CD-MORA	CHD-R
	CHD-MI	ED-MORA	CHD-BX
	ED-BX	PC-BX	ED-MI
	PC-MI	MORA-MI	ED-PC
	PC-MC	MORA-CHD	ED-MC
	MC-PC	MORA-ED	PC-CHD
	R-MORA	MORA-R	PC-ED
	BX-ED	MORA-BX	MC-MI
		BX-MI	MC-T
		BX-PC	MC-ED
		BX-MORA	MC-BX
			BX-CHD
			BX-MC
		BX-R	

El dendrograma obtenido (Fig. 15), muestra que las unidades que se encuentran relacionadas entre sí en mayor medida son PC-MC (Defensivas), seguidas por MI-T (Ofensivas), con un alto coeficiente de asociación, 0,940 y 0,925 respectivamente. El menor coeficiente de asociación observado fue de 0,550 entre R y EV (Defensivas).

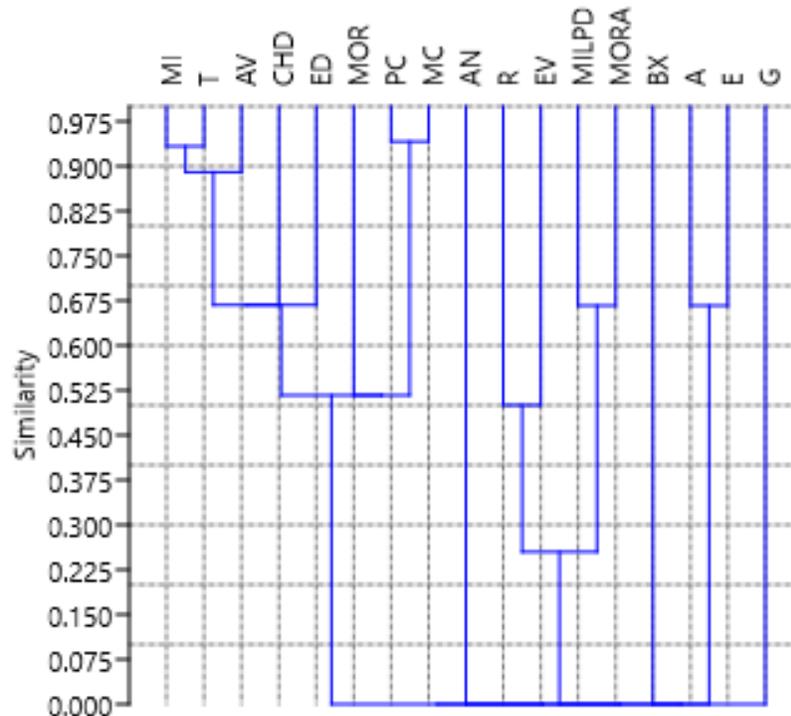


Fig. 15 Dendrogramas obtenidos

## Relación entre peso y características de las contiendas

### Peso-Tiempo total de enfrentamiento

El test de correlación de rangos de Spearman arrojó un coeficiente  $R=0,57$  y un  $p$  valor de 0,11. Este resultado indicaría la existencia de una correlación positiva, pero dado que  $\alpha$  es mayor a 0,05, esta correlación no es estadísticamente significativa.

### Peso-Grado de agresividad

Al analizar la relación entre el peso y el grado de agresividad de los individuos, se encontró un grado de correlación levemente negativo entre ambas variables ( $R=-0,11$ ), no obstante en este caso el valor de  $\alpha$  también fue mayor a 0,05 (0,67). Por tal motivo no es posible tomar este resultado como probable.

## **Discusión**

Los seres vivos se relacionan entre sí y con el ambiente que los rodea por medio de sus comportamientos. El comportamiento puede ser analizado, desde una visión ecológica, como una forma de adaptación al ambiente (Cassini, 2013). Respecto a los tipos de comportamiento es posible clasificarlos en aquellos que implican interacción con el ambiente o interacciones sociales. Es dentro de esta última categoría que encontramos el comportamiento agonístico y la agresión. Este tipo de comportamiento varía en función del contexto en el que se está desarrollando, siendo una herramienta en la lucha por la supervivencia o para la obtención de pareja, así como para determinar estructuras de jerarquía en individuos sociales. Por último, para la obtención o defensa de un territorio, también son de utilidad los despliegues agresivos (Krebs & Davies, 1997).

Dadas las características de *Ctenomys pearsoni*, especie solitaria y altamente territorial (Altuna et al., 1999), es un buen modelo de estudio para realizar un análisis integrador sobre el comportamiento agonístico. Por otra parte, las particularidades del ecotopo subterráneo (altura de las galerías, oscuridad, bajo nivel de oxígeno y alto porcentaje de anhídrido carbónico, etc.) plantean desafíos para la señalización durante los encuentros entre congéneres. Esto se ve reflejado en las interacciones analizadas en el presente estudio. Así, unidades para las cuales se requiere un espacio en altura, como MILPD, S y BX no fueron tan habituales como podrían ser en otras especies de roedores no fosoriales (Scott, 1966). La máxima expresión de esta restricción se observa en las unidades MILPD y S, que únicamente se registraron en las cajas nido y de recursos. Mientras que BX se expresó en los túneles y las cajas, de una forma no erguida, por lo tanto adaptada a la restricción en altura.

Dada la baja visibilidad, es necesario un mínimo de cercanía entre los individuos para transmitir el mensaje deseado y que sea recibido por el contendiente. Tal es el caso de la unidad AN que en ocasiones puede presentarse con contacto entre los animales, mientras que en otros roedores no fosoriales, la máxima forma de defensa es sentarse, extender de forma rígida las patas delanteras y mostrar la zona ventral al oponente (Scott, 1966). A su vez, la postura AN se presenta como opuesta a la postura de los individuos cuando Muestran Incisivos (MI), lo cual coincide con el Principio de Antítesis planteado por Darwin, (1872). Este principio se cumple fundamentalmente en unidades relacionadas al ataque o a la sumisión, dada la importancia de transmitir un mensaje claro y no

ambiguo en situaciones en las que está en juego la supervivencia del animal. Otro ejemplo de adaptación a la oscuridad de las galerías es la reducción de la piloerección que presentan estos roedores subterráneos.

En el ambiente subterráneo, la unidad PC es la de menor intensidad dentro de la categoría defensivas, a diferencia de lo registrado por Blanchard & Blanchard (1977) que la definen como una unidad típicamente ofensiva. En nuestro estudio, el hecho de ubicarse perpendicular al otro individuo implica una restricción al acceso dentro de los túneles, sin una confrontación directa y con la posibilidad de aumentar la intensidad, tanto de defensa como de ataque. Esa postura protege además las regiones más vulnerables del individuo, como la región ventral. Las unidades que se encuentran más conservadas evolutivamente, son aquellas relacionadas a la supervivencia como la huida y el permanecer inmóvil (Freez).

Las unidades que se observan en mayor medida son las ofensivas y dentro de ellas las más utilizadas fueron MI, detectado también por Altesor, 2005 en *C. rionegrensis*, y Topeteo "T". Esta última, además de ser una unidad de baja intensidad, podría tener implicancias en otros canales de comunicación como el sísmico, ya que permitiría transmitir las vibraciones en el sustrato como consecuencia de los movimientos de los individuos. Este canal de comunicación no fue considerado en el presente estudio.

El mostrar incisivos ha sido registrado en otros roedores no fosoriales y es un elemento común en interacciones agonísticas en diversas especies (Nelson, 2006). Si bien el mensaje que se desea transmitir mediante MI está limitado por la disponibilidad de luz, en general es la primera unidad que aparece en el encuentro entre contendientes. En este sentido, las vibrasas podrían estar implicadas en la percepción de la ubicación del contendiente. Por otra parte, es de suponer que a pesar de las restricciones del ambiente subterráneo, sea una unidad conservada, ya que los primeros encuentros probablemente ocurran cerca de las bocas de las galerías, donde la visibilidad es mayor. Además, la coloración anaranjada característica de los incisivos de los Tucu-tucus podría ser un elemento compensatorio ante la baja cantidad de luz.

En el caso de los roedores, el arma utilizada son sus incisivos, por lo tanto, la mordedura es otra de las unidades que se encuentran más conservadas a nivel evolutivo. Esta unidad es la de mayor intensidad ofensiva y fue la que se presentó en menor cantidad de tiempo en el total de las contiendas. Otras unidades altamente conservadas y de mayor intensidad defensiva (H y Freez), fueron en su categoría las menos representadas.

Esta relación entre intensidad y frecuencia no se evidenció en aquellas unidades que componen la categoría Ofensivas-defensivas. Probablemente, esto se deba a que las unidades S y MILPD se encuentran restringidas espacialmente. Por otra parte MORA y BX son las unidades más representadas de esta categoría y se expresan con una frecuencia similar. Esta similitud podría deberse a la plasticidad que muestran dichas unidades desde el punto de vista funcional, de modo que dependiendo del contexto pueden actuar como una forma de ataque o defensa.

Por último se observó que existe una correlación positiva entre el porcentaje de tiempo que le dedican a las unidades y la frecuencia relativa para las categorías Ofensivas y Defensivas.

Para las unidades Ofensivas-Defensivas esta relación también se vio representada en el coeficiente R, pero no presentó significación estadística. Esto, podría deberse a un bajo número de unidades incluidas en la categoría, sumado a la alta variabilidad en las características de las unidades que componen la misma.

Las señales agresivas suelen comunicar información sobre la capacidad de lucha del señalizador o sobre sus intenciones agresivas (Searcy & Beecher, 2009). Las diferencias en tiempo dedicado a las distintas unidades, podrían estar vinculadas a una lucha ritualizada y en escalada (Maxon & Canastar, 2006), donde los individuos optan por utilizar un despliegue previo de unidades que permiten intercambiar información sobre sus aptitudes para la lucha.

Dado que en este estudio no existen asimetrías, las contiendas serían explicadas por el modelo conocido como Guerra de desgaste (Caryl, 1979). Este modelo plantea que las contiendas pueden ser resueltas únicamente mediante despliegues, los cuales evolucionaron para transmitir información sobre la probabilidad de atacar o escapar (Caryl, 1979). Es así, que encontramos dos unidades de baja intensidad altamente representadas y relacionadas entre sí (MI-T) dos unidades de mediana intensidad menos representadas (CHD-ED) y la de mayor intensidad (MOR) con muy baja frecuencia y tiempo dedicado. Esto también se evidencia en los diagramas de flujo, donde se observa la baja frecuencia de transiciones hacia unidades ofensivas de alta intensidad y que las mismas provienen de unidades ofensivas de baja intensidad. Esto podría mostrar que la escalada no es directa y lineal, sino con descensos y aumentos de intensidad durante la contienda. La unidad AV se observa con frecuencia y tiempo menor que CHD y ED que son de mayor intensidad, esto se debe a que fue empleada por los individuos para volver

a la lucha luego separarse tras realizar varios ciclos de unidades de mayor intensidad como CHD y ED.

El hecho que las transiciones no ocurran por azar reforzaría o confirmaría la teoría que los individuos se enfrentaron mediante una lucha ritualizada y que la misma presentó una escalada de intensidad.

Cabe destacar que en todos los casos se observó que los individuos realizaron vocalizaciones como parte de los despliegues que componen el comportamiento agonístico. Estas no fueron registradas, pero se observó que se presentaban en distintos contextos (antes del encuentro, durante la lucha, en despliegues de sumisión) y que en apariencia mostraban características diferentes. Por tal motivo, se podría plantear que se trató de señales de distinto tipo (C, G, S) (Francescoli, 1999, Francescoli 2011).

Los patrones de comportamiento, están relacionados con los costos y los beneficios (Krebs & Davies, 1997). Así, el factor que define si una contienda se presenta en escalada, está dado por la relación entre el beneficio de aumentar la intensidad y el costo que esto implica a nivel energético, y en la probabilidad de sobrevivir a una lucha con estas características (Maxon & Canastar, 2006). En aquellas situaciones donde existen este tipo de compromisos, y en el intento de maximizar los beneficios, disminuyendo el costo energético, pueden observarse individuos que realizan un comportamiento que se desvía de lo esperado. Esto puede deberse a las distintas personalidades de los individuos y también a su experiencia de enfrentamientos anteriores (Stumps & Groothuis, 2009).

En el estudio se observó un individuo cuyo tiempo dedicado a unidades Defensivas fue mucho mayor a lo observado en los demás individuos que componen la muestra, también fue mayor al porcentaje de tiempo que dedicaban a todo el conjunto de unidades Ofensivas. Aunque este concepto es generalmente utilizado en el contexto reproductivo, el comportamiento desplegado por este individuo podría indicar la existencia de una táctica alternativa (Oliveira et al., 2008). En dicha táctica, utilizando, unidades defensivas o de sumisión, el individuo logró inhibir la agresión del oponente y desplazarlo de su territorio. El tiempo de resolución de este enfrentamiento fue casi el triple que el tiempo del enfrentamiento más largo y cinco veces más que el promedio de los otros, lo que podría indicar un gran desgaste energético. Sin embargo, la pareja de enfrentamiento

de este individuo, mostró como respuesta un alto porcentaje de unidades ofensivas, y un casi inexistente porcentaje de tiempo dedicado a unidades defensivas.

Aunque el gasto energético de los individuos no fue cuantificado, en este caso sería posible plantear que el individuo que realizó la táctica alternativa forzó a su contrincante a desplegar unidades que le implicaban un mayor gasto de energía durante un largo periodo, logrando así equilibrar a su favor la balanza del costo/beneficio y obtener el territorio de su contendiente. El individuo que propuso la táctica clásica podría haber abandonado antes la contienda pero dadas las características de la especie y el diseño experimental, era esperable que se mantuviera en el enfrentamiento. En Teoría de Juegos, esto es conocido como “Tómalo o déjalo”, una situación en la que un individuo deja al otro sin alternativas en la elección (Webb, 2007). Los individuos que integraron esta pareja presentaban un peso promedio, no obstante, este comportamiento podría estar influenciado por la experiencia previa a la captura, ya sea porque el animal que mostró la táctica alternativa, hubiese tenido otros enfrentamientos, o un gasto energético importante en algún otro tipo de situación, y que no se encontrara en un estado físico óptimo como para soportar la inversión en una lucha de alta intensidad (Krebs & Davies, 1997).

Por otra parte, cambios en las condiciones del ambiente, pueden dar origen espontáneamente a nuevas conductas. Los animales adultos solitarios, como es el caso de *C. pearsoni* pueden adquirir nuevas respuestas, que les permitan ser más eficaces, pero cada nuevo individuo volverá a reiniciar el proceso de adquisición de dichas conductas. (Cassini, 2013). Esto, sumado a que el éxito de las Tácticas Alternativas es dependiente de su frecuencia (Oliveira et al., 2008), podría ser la causa de la baja presencia (1/20), con que se presentó una táctica alternativa en la muestra analizada.

En este enfrentamiento, se pudo definir de forma muy clara los roles “ganador-perdedor” ya que uno de los individuos desplazó al otro de su propio territorio. Pero esta situación no se observó en las demás contiendas. Los contrincantes resolvieron el enfrentamiento delimitando el territorio y excluyéndose mutuamente, pero no buscando exclusivamente conquistar y retener el territorio correspondiente a la caja nido del contrincante.

El modelo “Guerra de desgaste” también puede predecir la duración de las contiendas, relacionado con el balance costo-beneficio (Caryl, 1979). En ese sentido, se estima que la contienda va a ser más duradera en la medida que los individuos cuenten

con reservas y un estado físico suficiente para mantenerla en el tiempo. Esta tendencia se observó en las pruebas realizadas durante el primer año (Caballero & Izquierdo, 2015). Sin embargo, al incorporar al estudio los individuos capturados durante 2015, se mantuvo la correlación positiva entre el peso de los individuos y la duración de las contiendas, pero no se obtuvo una significación estadística en el análisis de correlación. Esto podría deberse a la influencia de las variaciones de los individuos y la complejidad del comportamiento observado.

Es de suponer que el peso de los individuos está relacionado con la edad y ésta con la experiencia. Sin embargo, en el análisis realizado, se encontró un coeficiente de correlación cercano a cero y con tendencia negativa. La unidad "Enganche de dientes" fue la variable utilizada para el análisis, esta unidad es considerada una señal honesta, dado que implica un gasto energético muy elevado y por tanto representa de buena manera el estado o la aptitud del animal (Redondo, 2010). De esta forma, la correlación negativa podría deberse a que el peso de los individuos no refleja estrictamente su experiencia, ya que pueden existir situaciones en las que un animal sea muy experimentado pero haya pasado por un elevado gasto de energía y pérdida de peso, o que en sus enfrentamientos previos haya sido derrotado, teniendo una actitud de perdedor previa al enfrentamiento utilizado.

Por último, es necesario tener en cuenta, la diferencia entre señales no convencionales y convencionales. Las primeras son relativamente fáciles de definir (Searcy & Nowicki, 2005), ya que presentan una relación entre la señal y las características físicas o fisiológicas del individuo (Tibbetts, 2013). Las señales convencionales (Guilford & Dawkins, 1995), son aparentemente arbitrarias y no muestran dicha correlación. Es esperable que en la totalidad del despliegue agonístico observado, estuvieran presentes ambos tipos de señales. No obstante, el identificar y demostrar cada una, implicaría realizar un análisis exhaustivo, en el cual, las señales deben ser probadas en distintos contextos (Tibbetts et al., 2010; Tibbetts & Lindsay, 2008), y sería necesario contar con información suficiente en especies relacionadas. También el estudio entre individuos emparentados podría ser un indicador de la existencia de uno u otro tipo de señal.

Por lo mencionado anteriormente, es importante contar con más estudios que provean información de base y abran caminos hacia ésta y otras líneas de investigación, tanto en la propia especie como en especies relacionadas.

## Perspectivas

- El diseño experimental utilizado permitió polarizar las contiendas y contextualizar así los enfrentamientos en un panorama territorial.  
Una modificación en el diseño experimental, en el cual los animales permanecieran más tiempo en la caja nido previo a la contienda, podría haber reducido el tiempo que tardaron en llegar a una resolución. Sin embargo, este cambio, conlleva un compromiso entre estrés y territorialidad.
- Otro factor que pudo afectar la interpretación de algunos resultados fue no conocer la historia de vida de los animales. Si bien se considera que el peso es un buen indicador, es una variable que no representa totalmente las condiciones físicas y fisiológicas. Aún más importante no sabíamos el grado de experiencia del animal en su hábitat natural. Una alternativa posible, es trabajar con animales nacidos y criados en cautiverio. Si bien es una opción válida, esta condición, además de presentar varias dificultades en temas prácticos (Shanas et al., 1995), como el mantenimiento de los animales, la reproducción, la supervivencia etc., nos aleja de una visión significativa a nivel biológico.
- Un aporte enriquecedor sería medir el gasto energético de los individuos durante las contiendas, por ejemplo, con el uso del respirómetro, que permitiría realizar un análisis más preciso de la relación costo/beneficio de su comportamiento.
- El hecho de contar con información de base suficiente, permitirá realizar estudios enfocados específicamente a identificar y diferenciar señales convencionales de las no convencionales, y evaluar el modo en que influye cada una, en los despliegues agonísticos de la especie.
- En cuanto a la época elegida para realizar las pruebas, permitió observar un elevado nivel de agresividad por parte de los contendientes y analizar un amplio espectro de unidades que caracterizan el comportamiento agonístico.
- Dadas las características del ecotopo subterráneo y de la especie en estudio, el canal auditivo, es uno de los más importantes para la comunicación. Por tal motivo

podrían incorporarse al análisis las señales acústicas realizadas por los individuos como parte de los despliegues agonísticos.

- Estudios a futuro podrían analizar la posible variación del comportamiento agonístico de la especie en las diferentes épocas del año.
- Por último, la actividad antrópica repercute en la distribución de los animales en su hábitat, por lo tanto realizar un análisis comparativo entre las diferentes poblaciones de *C. pearsoni*, permitiría analizar la relación entre territorialidad, densidad poblacional y como afecta la presión humana sobre ambas características.

## **Conclusión**

El presente trabajo permitió caracterizar el comportamiento agonístico *en C. pearsoni*. Los resultados obtenidos, mostraron de qué forma y con qué intensidad se enfrentan los individuos en la lucha por un territorio, así como también la existencia de plasticidad en dicho comportamiento. Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre el peso de los animales y el nivel de agresividad alcanzado en las contiendas o en la duración de las mismas. Existen escasos antecedentes en la temática registrados para roedores subterráneos, es por ello que esta tesina pretende aportar al conocimiento en esa temática. El trabajo además, tiene un carácter integrador, ya que se abordó el comportamiento agonístico *en C. pearsoni* desde un punto de vista evolutivo y ecológico, teniendo en cuenta la toma de decisiones a nivel individual y su relación con la dinámica y la biología de la especie.

## **Agradecimientos**

A mi madre y mis hermanos, por su apoyo constante.

A Graciela, por su dedicación y conocimiento.

A Gabriel y Carmen por sus aportes.

A toda la Sección de Etología.

A mis compañeros del Seminario de Introducción a la Biología 2008, donde fue concebida e iniciada esta idea.

A mis amigos, por hacer el camino más fácil y disfrutable.

A Juan Pablo.

## **Bibliografía**

Altuna, C. A. (1991). Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis en una población del grupo *Ctenomys pearsoni* del Uruguay (Rodentia, Octodontidae). Boletín Sociedad Zoológica del Uruguay (2da época), (6:35-46).

Altuna, C. A.; Francescoli, G.; Tassino, B.; Izquierdo, G. (1999). Ecoetología y conservación de mamíferos subterráneos de distribución restringida: el caso de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en el Uruguay. Etología, (7:47-54)

Altesor P. (2006). Comportamiento agonístico del tucu-tucu *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia, Octodontidae) en los enfrentamientos macho-hembra a lo largo del año. Tesina de grado, Facultad de Ciencias, Montevideo.

Blanchard, R. J. & Blanchard, C. D. (1977). Aggressive Behavior in the Rat. Behavioral Biology, (21:197-224).

Buffenstein, R. (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats, en: *Life Underground*. (Eds.: Lacey, E. A.; Patton, J. L.; Cameron, G. N.) The University of Chicago Press, (pp. 62-110).

Burda, H.; Bruns, V.; Muller, M. (1990). Sensory adaptations in subterranean mammals, en: *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular levels*. (Eds. Nevo, E & Reig, O. A.,). New York: Alan R. Liss, (pp. 269-293).

Buschiazzo M. (2010). Cortejo en el roedor subterráneo *Ctenomys pearsoni* de la población Carrasco. Tesina de grado, Facultad de Ciencias, Montevideo.

Caballero, A. & Izquierdo, G. (2015). Caracterización del comportamiento agonístico en machos de *Ctenomys pearsoni*. IV Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal.

Calvo, V. (2002). Descripción cualitativa y cuantitativa del cortejo y la cópula en una población agutí de *Ctenomys rionegrensis*. Tesina de grado, Facultad de Ciencias, Montevideo.

Caryl, P. G. (1979). Communication By Agonistic Displays: What Can Games Theory Contribute To Ethology? *Behaviour*, (78:136-169).

Cassini, M. H. (2013). Comportamiento y organización social, en: *Comportamiento animal y ecología: introducción general y estudios en mamíferos sudamericanos*, (pp.46-79).

Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. University of Chicago Press, Chicago.

Fernandez-Montraveta, C. & Ortega J. (1990). El comportamiento agonístico de hembras adultas de *Lycosa tarentula fasciventris* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, (18:49-58).

Fernandes, F. A.; Fernandez-Stolz, G. P.; Lopes, C. M.; Freitas T. R. O. (2007). The conservation status of the tuco-tucos, genus *Ctenomys* (Rodentia: Ctenomyidae), en southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, (67:839-847).

Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality, en: *Evolution as a Process*. (Eds.: Huxley, J.; Hardy, A. C.; Ford, E. B.), (pp. 71-83).

Flores, S.; Hirt, L.; Araya, P. (2015) Fish diversity and community structure of Yabotí stream, Yabotí Biosphere Reserve, Misiones, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (86:386-395).

Francescoli, G. (1999). A preliminary report on the acoustic communication in Uruguayan *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae): basic sound types. *Bioacoustics*, (10:203-218).

Francescoli, G (2011). Tuco-tuco's vocalization output varies seasonally (*Ctenomys pearsoni*; Rodentia, Ctenomyidae): Implications for reproductive signaling. *Acta ethologica*, (14:1-6).

Guilford, T.; & Dawkins, M. S. (1995). What are conventional signals? *Animal Behaviour*, (49:1689-1695).

Guttman, R.; Naftali, G.; Nevo, E. (1975). Aggression patterns in three chromosome forms of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Animal Behaviour*, (23:485-493).

Huntingford, F. A.; Turner, A. K.; & Downie, L. M. (1987). *Animal conflict*. Chapman & Hall/CRC.

Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1997). *Behavioural Ecology. An Evolucionary Approach*.

Lacey, E. A. (2000). The spatial and social systems of subterranean rodents. En: *Life underground: the biology of subterranean rodents*: Eds. Lacey EA, JL Patton & GN Cameron) The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, (pp. 257-296).

Langguth, A. & Abella, A. (1970). Las especies uruguayas del género *Ctenomys*. *Comunicaciones Zoológicas Museo Historia Natural, Montevideo*, (10:1-27).

Lehner, P. (1996). *Handbook of Ethological methods*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Lessa, E. P. & Langguth, A. (1983). "*Ctenomys pearsoni*, n. sp., (Rodentia: Octodontidae), del Uruguay." *Resúmenes Comunicaciones Jornadas de Ciencias Naturales del Uruguay*, (3:86-88).

Lichtenstein H. (1830). *Darstellung neuer oder wenig bekannter Säugethiere in Abbildungen und Beschreibungen von fünf und sechzig Arten auf fünfzig colorirten Steindrucktafeln nach den Originalen des Zoologischen Museums der Universität zu Berlin*. C. G. Lüdertitz, Berlin.

Martin, P. & Bateson, P. (1991). *La medición del comportamiento*. Alianza Universidad Editorial, Madrid.

Maxon, S. & Canastar, A. (2006). Genetic aspects of aggression in nonhuman animals. En Nelson, R.J. (Ed) *Biology of aggression*. Oxford University Press. (pp. 3-19).

Nelson, J. R. (2006). *Biology of aggression*. Oxford University Press.

Novello, A. & Altuna, C. A. (2002). Cytogenetics and distribution of two new karyomorphs of the *Ctenomys pearsoni* complex (Rodentia, Octodontidae) from southern Uruguay. *Mammalian Biology*, (67:188-192).

Novello, A. & Lessa, E. P. (1986). G-band homology in two karyomorphs of the *Ctenomys pearsoni* complex (Rodentia, Octodontidae) of neotropical fossorial rodents. *Z. Säugetierkunde*, (51:378-380).

Oliveira, R. F.; Taborsky, M.; Brockmann, H. J. (2008). *Alternative Reproductive Tactics. An Integrative Approach*. Cambridge University Press.

Pearson, O. P. (1959). Biology of the subterranean rodents, *Ctenomys* in Perú. *Memorias Museo Historia Natural "Javier Prado"*, Lima Perú, (9:1-56).

Redondo, T. Comunicación: Teoría y evolución de las señales. (2010). En *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. (Ed). Carranza, J. Universidad de Extremadura, (pp. 255-297).

Reig, O. A.; Busch, C.; Ortelis, M. O.; Contreras, J. R. (1990). An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*, en: *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. (Eds.: Nevo, E. and Reig, O. A). Wiley-Liss, Inc., New York, (pp. 71-96).

Scott, J. P. (1966). Agonistic Behavior of Mice and Rats: A Review. *American Zoologist*, (6:683-701).

Scott, L.; Salazar, J.; Cook, J. (2014). New Species of *Ctenomys* Blainville 1826 (Rodentia: Ctenomyidae) from the Lowlands and Central Valleys of Bolivia. *Special Publications, Museum of Texas Tech University*, Vol. 6.

Searcy, W. A. & Beecher, M. D. (2009). Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, (78:1281–1292).

Searcy, W. A. & Nowicki, S. (2005). *The evolution of animal communication*. Princeton: Princeton University Press.

Senar, J. C. (2010). Vivir y convivir: la vida en grupos sociales. En *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* (Ed). Carranza, J. Universidad de Extremadura, (pp. 205-234).

Shanas, U.; Heth, G.; Nevo, E.; Shalgi, R.; Terkel, J. (1995). Reproductive behavior in the female blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *Journal of Zoology*, (237:195-210).

Slater, P. J. B. (2000). *El comportamiento animal*. Cambridge University Press, Madrid.

Stumps, J. & Groothuis, Ton G. G. (2009). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological reviews. Journal compilation. Cambridge philosophical Society*, (85:301-325).

Tassino, B. (1992). Organización y análisis cuantitativo del cortejo en una población del grupo *Ctenomys pearsoni* (Rodentia: Octodontidae). Trabajo de pasantía, profundización en Etología. Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Tassino, B. (2006). Estructura poblacional y biología reproductiva del tucutucu de Río Negro (*Ctenomys rionegrensis*): relaciones entre el comportamiento y los procesos evolutivos. Tesis doctoral.

Temeles, E. J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemys”? *Animal behavior*, (47:339-350).

Tibbetts, E. A. & Lindsay, R. (2008). Visual signals of status and rival assessment in *Polistes dominulus* paper wasps. *Biology Letters*, (4:237-239).

Tibbetts, E. A.; Mettler, A.; Levey, S. (2010). Mutual assessment via visual status signals in *Polistes dominulus* wasps. *Biology Letters*. (6:10–13).

Tibbetts, E. A. (2013). The Function, Development, and Evolutionary Stability of Conventional Signals of Fighting Ability. *Advances in the study of behavior*, (45:49-80).

Tomasco, I. H. & Lessa, E. P. (2007). Phylogeography of the Tuco-tuco *Ctenomys pearsoni*: mtDNA Variation and its Implication for Chromosomal Differentiation. En *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*. (Eds. Kelt, D. A; Lessa, E. P.; Salazar-Bravo, J y Patton, J. L.). University of California Press, (pp. 859-882).

Webb, J. N. (2007). *Markov Decision Processes. En: Game Theory. Decisions, Interaction and Evolution*. Springer Undergraduate Mathematics Series.

Zenuto, R. R. (2010). Dear enemy relationships in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: the role of memory of familiar odours *Animal Behaviour*, (pp. 1-9).