



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

**DETERMINACIÓN DE LA PRESENCIA, HEREDABILIDAD,
ESTABILIDAD Y PLASTICIDAD DE LAS DIFERENCIAS
INDIVIDUALES EN LA RESPUESTA CONDUCTUAL DE
Xenotoca eiseni ANTE DIFERENTES SITUACIONES
AMBIENTALES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

JUAN EDUARDO VENEGAS HERNÁNDEZ

Co-directores de Tesis

- Dr. Constantino Macías García
- Dr. Amando Bautista Ortega

Miembros del Comité Tutorial

- Dra. Robyn Hudson
- Dra. Claudia Patricia Ornelas García
 - Dra. Margarita Martínez Gómez
 - Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses
 - Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Marzo, 2013

RESUMEN

Recientemente las investigaciones sobre la conducta animal han reconocido la presencia de fuertes correlaciones entre diferentes pautas conductuales en al menos 200 especies de una gran parte de los grupos taxonómicos, a estas correlaciones se les ha estudiado desde diferentes enfoques y nombrado de distintas maneras. Actualmente, se ha propuesto en consenso el nombre de Diferencias Individuales y se definen como respuestas conductuales que difieren entre individuos de la misma especie, muestran consistencia entre diferentes contextos ambientales, muestran relativa consistencia a lo largo del tiempo de vida del organismo, y pueden ser heredadas. Las Diferencias Individuales (D.I.) han sido estudiadas siguiendo diferentes metodologías y teorías, se ha observado la posibilidad de diversos orígenes evolutivos de las D.I. en especies distintas, además, se ha establecido que se desarrollan a partir de momentos ontológicos particulares y por causas específicas a la especie frecuentemente. Debido a la complejidad del estudio de las D.I., las últimas propuestas se enfocan en el estudio del fenómeno en especies de grupos como los peces e insectos, dentro el grupo de los peces se ha descrito correlaciones conductuales en al menos 25 especies y existe un consenso reconocible sobre la metodología empleada. Sin embargo, se ha estudiado una sola característica del fenómeno en cada trabajo de investigación. El presente trabajo propone estudiar las principales características de las D.I. sobre una especie de pez dulceacuícola endémica de México y considerada como modelo de estudios evolutivos: *Xenotoca eiseni*. Se determinó la presencia de respuestas conductuales correlacionadas, tanto en adultos (hembras y machos) obtenidos de una población en cautiverio con historias de vida en condiciones seminaturales no controladas, como en adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos). Se determinó que las respuestas conductuales estudiadas de adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos) no cambian entre observaciones sucesivas relativamente cercanas en tiempo. Además se obtuvieron estimas de la heredabilidad de estas respuestas conductuales, observándose valores altos en algunas de dichas respuestas. Finalmente se determinó que el cambio en una característica física del ambiente temprano no afecto de manera significativa la intensidad de la respuesta conductual de adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos).

INDICE

RESUMEN 1

1. INTRODUCCIÓN 4

2. OBJETIVOS 8

2.1 GENERAL 8

2.2 PARTICULARES 8

3. HIPÓTESIS 9

4. METODOLOGÍA 10

4.1 Biología de la especie 10

4.2 Colecta y mantenimiento 11

4.3 Protocolo de Obtención de crías 12

4.4 Observaciones Conductuales 13

4.4.1 Protocolo de observación 13

4.4.2 Aparato de Observación 13

4.5 Pruebas conductuales 14

4.6 Descripción de pruebas conductuales 15

4.6.1 PRUEBA CONDUCTUAL 1 15

4.6.2 PRUEBA CONDUCTUAL 2 17

4.7 Descripción de variables 20

4.7.1 PRUEBA CONDUCTUAL 1 20

4.7.2 PRUEBA CONDCUTUAL 2 21

4.8 Protocolo de obtención de valores por video 22

4.9 Definición de la medición de variables	22
4.9.1 PRUEBA CONDUCTUAL 1	22
4.9.2 PRUEBA CONDUCTUAL 2	23
4.10 EXPERIMENTOS	24
4.10.1 Experimento 1: Determinación de la presencia de Diferencias Individuales	24
4.10.1.1 Procedimientos	24
4.10.1.2 Análisis estadístico	25
4.10.2 Experimento 2.- Determinación de la Heredabilidad y Estabilidad (a través de la vida del organismo) de la respuesta conductual	26
4.10.2.1 Tratamiento de los datos	26
4.10.2.2 Estabilidad a través del tiempo de vida	28
4.10.3 Experimento 3 (Plasticidad).- Evaluación del efecto de un estímulo ambiental sobre la respuesta conductual de adultos de <i>X. eiseni</i>	31
4.11 Diferencia entre sexos	33
5. RESULTADOS	36
5.1 DETERMINACIÓN DE DIFERENCIAS INDIVIDUALES	36
5.2 ESTABILIDAD	46
5.3 HEREDABILIDAD	48
5.4 EFECTO DE AMBIENTE FÍSICO TEMPRANO	51
6. DISCUSIÓN	52
7. CONCLUSIONES	55
8. LITERATURA CITADA	56

1. INTRODUCCIÓN

Estudios sobre la conducta animal han demostrado que organismos de algunas especies animales difieren entre individuos en sus respuestas conductuales de manera similar a la que los humanos difieren en personalidad (Sih y cols. 2004, Réale y cols. 2007, Stamps y Groothuis 2010). Esta observación ha sido apreciada por algunos investigadores de la conducta animal por ya un largo tiempo (Koolhas y cols. 1999, Gosling 2001).

A las diferencias conductuales se les ha descrito y caracterizado desde diferentes perspectivas a lo largo del tiempo: “Personalidad animal”, “Temperamento animal”, “Estilos de afrontamiento” o “Síndromes conductuales” (Koolhas y cols. 1999, Gosling 2001, Sih y cols. 2004, Réale y cols. 2007, Stamps y Groothuis 2010).

Actualmente existe una definición de estas diferencias individuales que es aplicable para los diferentes enfoques. Las diferencias individuales pueden definirse como: respuestas conductuales que difieren entre individuos de la misma especie, muestran consistencia entre diferentes contextos ambientales, muestran relativa consistencia a lo largo del tiempo de vida del organismo, y pueden ser heredadas (Stamps y Groothuis 2010).

Las diferencias individuales han sido documentadas en una gran variedad de especies de grupos taxonómicos evolutivamente separados, entre éstas se encuentran desde insectos, anfibios, reptiles, aves, peces hasta mamíferos considerados como inferiores y mamíferos superiores (Gosling 2001), además, se han documentado diferencias consistentes en la respuesta de organismos de la misma población e incluso misma ascendencia (Stamps y Groothuis 2010).

La forma de medición de estas respuestas conductuales muestra también una variedad amplia, sin embargo, es posible reconocer un patrón en el que el continuo “Osadía-Tímidez” (Intensidad de exploración, nivel de agresividad, respuesta ante un peligro potencial e intensidad de cortejo) ha sido el foco de atención de la mayor parte de los estudios de las diferencias individuales (Koolhas y cols. 1999, Gosling 2001, Sih y cols. 2004, Réale y cols. 2007, Stamps y Groothuis 2010).

En cuanto al origen evolutivo de las diferencias individuales, se han desarrollado diferentes modelos para explicarlo parcial o totalmente (Sih y cols. 2004, Dingemans y Réale 2005, McElreath y cols. 2006, Penke y cols. 2007, Réale y cols. 2007; Wolf y cols. 2007). Además, la naturaleza y origen ontogénico de las diferencias individuales parecen variar también entre las especies estudiadas, de este modo se han propuesto básicamente tres mecanismos del origen ontogénico de estas diferencias consistentes: por determinación genética, a partir de la diferencia en las condiciones ambientales postnatales y a partir de diferencias en condiciones del desarrollo embrionario o “efecto materno” (Stamps y Groothuis 2010).

Por otra parte, la complejidad de la naturaleza de las diferencias individuales parece incrementar al considerar las relaciones estrechas que se han descrito entre las respuestas conductuales indicadores de la personalidad o temperamento animal y condiciones fisiológicas como la respuesta al estrés (Overli y cols. 2002), anatomía del sistema nervioso (Burns y Rodd 2008), concentraciones hormonales (Bell, 2001) o estado nutricional (Careau y cols. 2008) de los individuos.

Por lo anterior, se puede deducir que la importancia del estudio de las diferencias individuales radica en el aporte que pueda traer el mismo al entendimiento de la evolución de los organismos, ya que se han determinado repetidamente fuertes correlaciones entre respuestas conductuales específicas (empleadas comúnmente como indicadores de personalidad) y algunos aspectos ecológicos de alta relevancia en términos de la adecuación de los individuos (Réale y cols. 2007, Biro y Stamps 2008, Careu y cols. 2008).

A pesar de existir un número abundante de estudios experimentales y revisiones literarias, el origen tanto ontogénico como evolutivo de las diferencias individuales es aun debatido y desconocido, por lo que, es necesario desarrollar la teoría para explicar cuándo, porqué y en qué forma se pueden presentar las diferencias individuales.

Con este objetivo en mira, los estudios recientes parecen enfocarse en grupos de vertebrados considerados como menos complejos. Uno de estos grupos taxonómicos que ha permitido el estudio de las diferencias individuales en respuestas conductuales, así como su relación con la ecología de los organismos, es el de los peces.

Específicamente, existen trabajos sobre al menos 20 especies de peces que presentan diferencias individuales consistentes en algunas de sus respuestas conductuales (Gosling 2001, Budaev y Zworykin 2002, Yoshida y cols. 2005, Biro y Stamps 2008).

El estudio de las diferencias individuales presentadas en especies de este grupo brinda ventajas prácticas considerables y se ha establecido como un modelo en el estudio del fenómeno. En investigaciones enfocadas en peces se han establecido correlaciones entre la conducta (indicadores de personalidad) y aspectos ecológicamente relevantes de los organismos (Brown y Braithwaite 2004, Budaev y Zworykin 2002 y 2003, Cote y cols. 2010, Harcourt y cols. 2009, Jones y cols. 2010, Leblond y Reeb 2006, Overli y cols. 2004, Pike y cols. 2010, Ward y cols. 2004, Westerberg y cols. 2004, Wilson y McLaughlin 2007), consistencia en la respuesta conductual entre contextos ambientales (Budaev y Zworykin 2002, Coleman y Wilson 1998, Overli y cols. 2004, Ward y cols. 2004, Wilson y McLaughlin 2007), consistencia a lo largo del tiempo de vida de los organismos (Bell y Stamps 2004, Chapman y cols. 2008, Francis 1990, Overli y cols. 2004), heredabilidad del grado o intensidad de conductas indicadoras de personalidad (Bisazza y cols. 2000, Brown y cols. 2007, Dingemans y cols. 2009), efecto de estímulos ambientales (Bell 2001, Brown y Braithwaite 2004, Chapman y cols. 2008, Frost y cols. 2007, Westerberg y cols. 2004) y relación con la respuesta ante estresores (Overli y cols. 2004, Trenzado y cols. 2006, Overli y cols. 2002, Martins y Cols. 2006), estableciéndose como el grupo taxonómico que ofrece una base más firme sobre la que estudiar el posible origen evolutivo y ontogénico de las diferencias individuales al haberse desarrollado una metodología relativamente estandarizada y aplicable a un amplio grupo de especies diferentes.

Sin embargo, el estudio de solo algunas de las características relevantes de las diferencias individuales (así como el relativamente pobre consenso sobre que pruebas se deben emplear en la medición de la conducta) ha hecho difícil la comparación directa entre especies de peces.

De esta forma, el objetivo general de las investigaciones futuras deberá ser el de describir las características principales de las Diferencias Individuales en especies de relevancia ecológica, modelos de estudio en ramas como la genética, fisiología y especies consideradas como modelos evolutivos.

En México, por ejemplo, se encuentra un grupo de especies de peces dulceacuícolas mantenidos en laboratorios de investigación orientados al estudio de su conducta, ecología y taxonomía. Las especies de la familia goodeidae son considerados como especies modelo en el estudio de la evolución de caracteres conductuales, habitan en cuerpos de agua en su mayoría geográficamente aislados y presentan grandes ventajas como especie de cultivo controlado en laboratorios.

El estudio de las características principales de las Diferencias Individuales en una especie considerada como modelo de investigación, con antecedentes reportados sobre su conducta, ecología, reproducción y fisiología podría proveer de información valiosa acerca del origen evolutivo y ontogénico de dichas diferencias.

En el presente trabajo se propone el estudio de algunas características como son la presencia, estabilidad, flexibilidad y heredabilidad de las diferencias individuales mediante una batería estrecha de pruebas conductuales representativas (diferentes contextos ambientales) de laboratorio en *Xenotoca eiseni*, una especie de goodeido endémico de México.

2. OBJETIVOS

2.1 GENERAL

Determinar la presencia de diferencias individuales, estabilidad, plasticidad y heredabilidad en la respuesta conductual de peces de la especie *Xenotoca eiseni* ante diferentes contextos ambientales mediante pruebas conductuales en laboratorio.

2.2 PARTICULARES

1. Determinar la presencia de diferencias individuales en la respuesta conductual de *Xenotoca eiseni* a través de diferentes situaciones ambientales.
2. Determinar la consistencia de la respuesta conductual de *Xenotoca eiseni* a través del tiempo de vida de los organismos.
3. Determinar el grado de heredabilidad de la respuesta conductual de *Xenotoca eiseni* ante diferentes situaciones ambientales.
4. Determinar el efecto de un estímulo ambiental sobre la respuesta conductual de *Xenotoca eiseni*.

3. HIPÓTESIS

Los organismos de la especie *Xenotoca eiseni* presentan diferencias individuales consistentes en su respuesta ante pruebas conductuales en laboratorio, estas respuestas son consistentes entre contextos, son estables a través del tiempo de vida, están determinadas por un componente hereditario y pueden modificarse por estímulos ambientales.

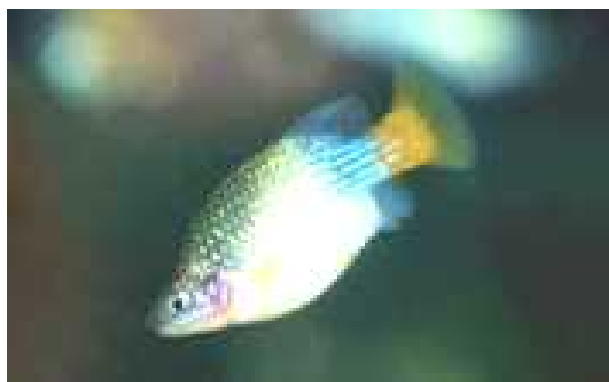
4. METODOLOGÍA

4.1 Biología de la especie

Xenotoca eiseni (Rutter) es una especie de pez dulceacuícola endémica de México, con nombre común “Mexcalpique de cola roja”. Habita en manantiales, estanques, lagos, lagunas y arroyos turbios o claros con profundidades de entre 0.5 a 5 metros.

Se le encuentra en cuerpos de agua de la vertiente del pacífico, tributarios del Río Grande y cuerpos de agua estancada en los estados de Jalisco, Nayarit y Michoacán, principalmente. La especie presenta hábitos tróficos omnívoros, alimentándose de materia vegetal y organismos pequeños, principalmente insectos y crustáceos acuáticos. Se presume, a partir de datos en cautiverio, que su reproducción está limitada a las condiciones de temperatura del cuerpo de agua, observándose reproducción durante todo el año en poblaciones en cautiverio (24-27°C).

Mendoza (1965) describió en detalle las trofotaenias y el ovario y observó peces listos para nacer de 13-14 mm LT. Fitzimons (1972) estudió la conducta de cortejo, caracterizándola por movimientos repetidos cortos vibratorios y despliegues laterales del macho a la hembra. Su longitud máxima conocida es de 75mm, alcanzando comúnmente tallas mayores en hembras que en machos.



4.2 Colecta y mantenimiento

Los ejemplares de *Xenotoca eiseni* adultos fueron obtenidos de una muestra de la población mantenida en cautiverio en las instalaciones del Instituto de ecología de la Universidad Autónoma de México, esta población se mantuvo en estanques artificiales al aire libre bajo condiciones climáticas naturales de la zona de mantenimiento.

La población mantenida en cautiverio por al menos 5 años fue fundada a partir de organismos adultos colectados de la represa artificial “San Francisco”, ubicada en la Localidad de Magdalena, Jalisco.

Los organismos mantenidos en estas condiciones no han sido sometidos a ningún tipo de control reproductivo específico. Esta población ha sido enriquecida con adultos reproductivos obtenidos del mismo cuerpo de agua de procedencia natural (Magdalena, Jalisco), por lo que se espera que la variabilidad este siendo mantenida en la población en cautiverio.

Una muestra de la población mantenida en las Instalaciones del Instituto de Ecología UNAM, fue trasladada y mantenida en condiciones controladas en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (Laboratorio de Psicobiología del Desarrollo). Los organismos utilizados en el presente trabajo se mantuvieron en éste último centro de investigación al menos por 200 días antes de ingresar al protocolo de experimentación.

Desde este punto en adelante el término “ADULTOS” hará referencia a organismos que cumplieron con el protocolo anterior (Experimentos 1 y 2).

4.3 Protocolo de Obtención de crías

Las crías obtenidas en condiciones controladas provinieron de organismos ADULTOS bajo el siguiente protocolo.

Se seleccionaron aleatoriamente a 52 ADULTOS (26 hembras y 26 machos) de *X. eiseni* de la población mantenida en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (Laboratorio de Psicobiología del Desarrollo). La selección se basó en organismos sanos adultos con capacidad de reproducirse y tener crías viables, con una Longitud Total mínima de 30mm, la Longitud corporal no es en todo caso una estimación exacta de la edad del organismo, por lo que éste factor no se consideró como controlado.

A partir de esta selección se conformaron aleatoriamente 26 parejas reproductivas (1 hembra + 1 macho) y se les permitió el apareamiento en acuarios separados (25 x 25 x 2 cm). Los organismos obtenidos (crías) se separaron del acuario de nacimiento aproximadamente 24 horas posparto y se colocaron de manera individual en un acuario plástico (22 x 14 x 16 cm) etiquetado identificando la ascendencia del individuo y el cual se encontró aislado visualmente del entrono por medio de una cubierta opaca colocada por la parte exterior en las paredes del acuario (Fig. 3). Cada cría se mantuvo expuesta a condiciones similares de temperatura, luz y condiciones fisicoquímicas de agua.

Desde este punto en adelante el término “CRÍAS EXERIMENTALES” hará referencia a organismos que cumplieron con el protocolo anterior a excepción de la composición del ambiente temprano cuando así sea especificado (Experimento 3).

4.4 Observaciones Conductuales

4.4.1 Protocolo de observación

Todas las observaciones conductuales se ajustaron al siguiente protocolo:

Cada organismo fue observado individualmente. Como parte del protocolo experimental cada pez fue capturado con la ayuda de una red de acuario de su recipiente de mantenimiento e ingresado directamente a la zona de aclimatación correspondiente. Todos los organismos se observaron en la PRUEBA CONDUCTUAL 1 el día especificado para cada experimento y al día siguiente fueron observados en la PRUEBA CONDUCTUAL 2. El orden en el que se observaron los peces en un mismo día fue aleatorizado. Todas las observaciones se realizaron entre las 10:00 y las 15:00 hrs.

Al final de la observación de la conducta en la PRUEBA CONDUCTUAL 2, cada organismo fue pesado, medido y fotografiado en un tiempo no mayor a los 5 minutos (sin ser anestesiado), y fue nuevamente colocado en su acuario de mantenimiento.

La respuesta conductual de los organismos fue siempre video grabada a través del programa de captura “Logitech capture v.01.03” para ser revisada posteriormente y obtenerse valores cualitativos o cuantitativos de dicha respuesta (Ver sección: Protocolo de obtención de medidas por procesamiento de video).

4.4.2 Aparato de Observación

El aparato de observación consistió de una cámara de observación conformada por una estructura tubular cúbica forrada con material textil oscuro para prevenir estímulos visuales externos, dentro de la cual se encontraba el acuario de observación específico a cada prueba conductual. Así mismo, el acuario de observación se encontraba colocado sobre láminas de poliestireno empleado para disminuir las vibraciones exteriores a la cámara de observación.

Todas las observaciones se realizaron a través de una cámara remota colocada sobre o frente al acuario de observación y conectada a un computador exterior al aparato de observación a aproximadamente 1 m de dicho aparato.

4.5 Pruebas conductuales

Con base en una extensa revisión de la metodología aplicada al estudio de las Diferencias Individuales en peces, se desarrollaron dos pruebas conductuales que permitieron la obtención de medidas cuantitativas y cualitativas de la respuesta conductual de los organismos, al exponerlos a diferentes contextos ambientales.

Las pruebas fueron diseñadas a partir de observaciones repetidas de la respuesta conductual de los organismos de la especie ante diferentes situaciones ambientales que representan la exposición ante disyuntivas concretas, forzando al organismo focal a desplegar una respuesta física que puede ser medida en términos espaciales.

Cada prueba conductual representa la metodología original reportada en estudios publicados o una variedad de la misma adaptada a las características biológicas de la especie de estudio.

La prueba conductual nombrada como “PRUEBA CONDUCTUAL 1” se basa en la exposición del organismo ante tres diferentes situaciones ambientales que proponen disyuntivas como: la exposición ante un entorno inmediato oscuro o uno altamente iluminado, la inmovilidad o el movimiento continuo dentro de un área altamente iluminada, la inmovilidad o el inicio del movimiento ante un cambio ambiental brusco y, finalmente, la disyuntiva entre la permanencia en una zona conocida o el ingreso a zonas desconocidas. Cada forma de respuesta ante las anteriores disyuntivas es posiblemente medida en términos de movimiento corporal o posición dentro del acuario de observación, posibilitando la medición de la calidad o la intensidad de la respuesta conductual.

La prueba denominada como “PRUEBA CONDUCTUAL 2” se basa en la exposición del organismo focal ante disyuntivas ambientales como: la pasividad o el establecimiento de un

enfrentamiento ante un coespecífico de la misma calidad corporal y morfológica, la inmovilidad o el movimiento continuo dentro de un entorno poco iluminado y relativamente conocido y, finalmente, la disyuntiva entre el acercamiento o el escape hacia o en dirección contraria a un posible depredador.

A partir de éstas dos pruebas conductuales de laboratorio, se obtuvieron 6 medidas de la conducta de los peces, correspondiendo a alguno de los conceptos interpretados a partir de pruebas similares o a un mismo concepto medido en diferentes situaciones.

4.6 Descripción de pruebas conductuales

A continuación se presenta una descripción detallada de las pruebas conductuales empleadas en la medición de la respuesta ante diferentes contextos ambientales.

4.6.1 PRUEBA CONDUCTUAL 1

Túnel de Osadía

La prueba del Túnel de Osadía (prueba de Campo abierto) es una prueba conductual que mide la propensión de un organismo para asumir un riesgo potencial (osadía) al exponerse a una zona que simula un ambiente abierto en donde el riesgo de ser detectado visualmente por un depredador incrementa al aumentar la intensidad de luz y el contraste entre su cuerpo y el entorno.

Esta prueba, o algunas variantes, han sido empleadas efectivamente en la medición de la osadía en diferentes especies de peces y en la investigación del papel de esta característica conductual en aspectos como selección sexual, competencia intrasexual y habilidad competitiva.

La prueba integra la medición de la respuesta conductual ante un área abierta (exposición visual a depredadores potenciales) y la propensión a explorar un área nueva (relativamente más segura). El aparato de observación se presenta en la Figura 1.

El protocolo de exposición a los diferentes estímulos así como de la observación de la respuesta conductual consta de los siguientes eventos:

- a.-) Colocación del organismo focal dentro de la cámara de inicio
- b.-) Periodo de aclimatación de 10 minutos
- c.-) Remoción de barrera opaca; se le permite al organismo focal la salida de la cámara de inicio y el ingreso a la zona abierta
- d.-) Medición del tiempo transcurrido entre la remoción de la barrera y el ingreso a la zona abierta
- e.-) Observación de conducta natatoria en zona abierta por 5 minutos
- f.-) Remoción de barrera opaca; se le permite al organismo focal el ingreso a las zonas de exploración
- g.-) Observación de la respuesta conductual en zona de exploración, máximo de 25 minutos

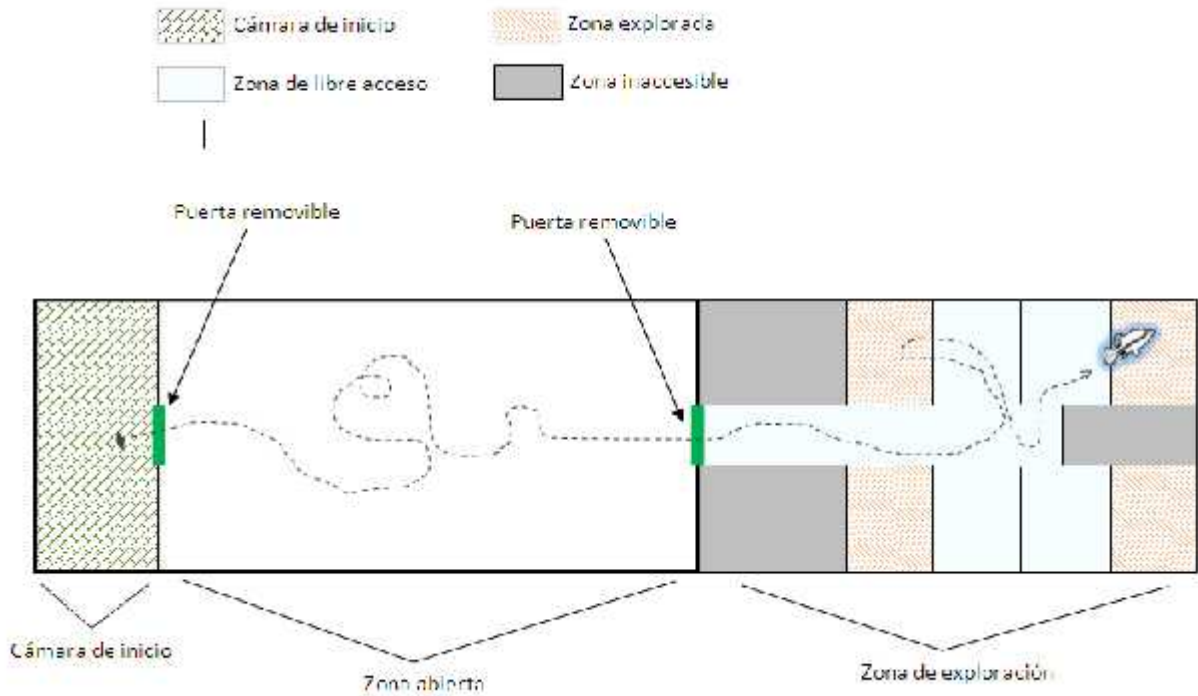


Fig. 1.- Aparato de observación prueba Túnel – exploración, acuario de observación de 80 x 20 x 15 cm.

4.6.2 PRUEBA CONDUCTUAL 2

Respuesta ante coespecíficos

Esta prueba conductual mide la intensidad en la reacción de un individuo ante un coespecífico (en términos generalmente de agresión) y se ha empleado en la evaluación de la habilidad competitiva en enfrentamientos entre machos compitiendo por un recurso (Noel y cols. 2005),

el establecimiento de jerarquías (Westerberg y cols. 2004), individualidad (Budaev y Zworykin 2002), respuesta al estrés (Overli y cols. 2004) y agresión (Bell y Stamps 2004) entre otros temas de investigación.

Respuesta ante Depredador potencial

Mediante la prueba de la respuesta ante un depredador potencial es posible obtener indicadores eficientes de la propensión de un organismo para tomar riesgos (Budaev y Zworykin 2003). Esta prueba consiste en exponer a un individuo ante un aumento súbito en el riesgo de ser depredado al encontrarse en presencia de un depredador potencial en vivo o algún estímulo que simule la presencia del mismo. Esta metodología, o variantes de la misma, han sido empleadas en estudios que abordan la personalidad (Jones y Godin 2009; Dingemanse y cols. 2009) o inspección a depredadores (Budaev y Zworykin 2003).

El aparato de observación se presenta en la Figura 1.

El protocolo de exposición a los diferentes estímulos así como de la observación de la respuesta conductual consta de los siguientes eventos:

- a.-) Colocación del organismo focal dentro del acuario de observación
- b.-) Periodo de aclimatación de 10 minutos
- c.-) Remoción de barrera opaca; se le permite al organismo focal el contacto con el espejo
- d.-) Observación de la respuesta conductual del organismo focal ante su imagen reflejo en el espejo durante 15 minutos.
- e.-) Remoción de espejo
- f.-) Periodo de separación entre observaciones, 10 minutos
- g.-) Remoción de barrera opaca; se le permite al organismo focal el contacto con la separación transparente y el contacto visual con el depredador potencial
- h.-) Observación de la respuesta conductual del organismo focal ante el contacto visual con un estímulo potencialmente peligroso (depredador) por 10 minutos

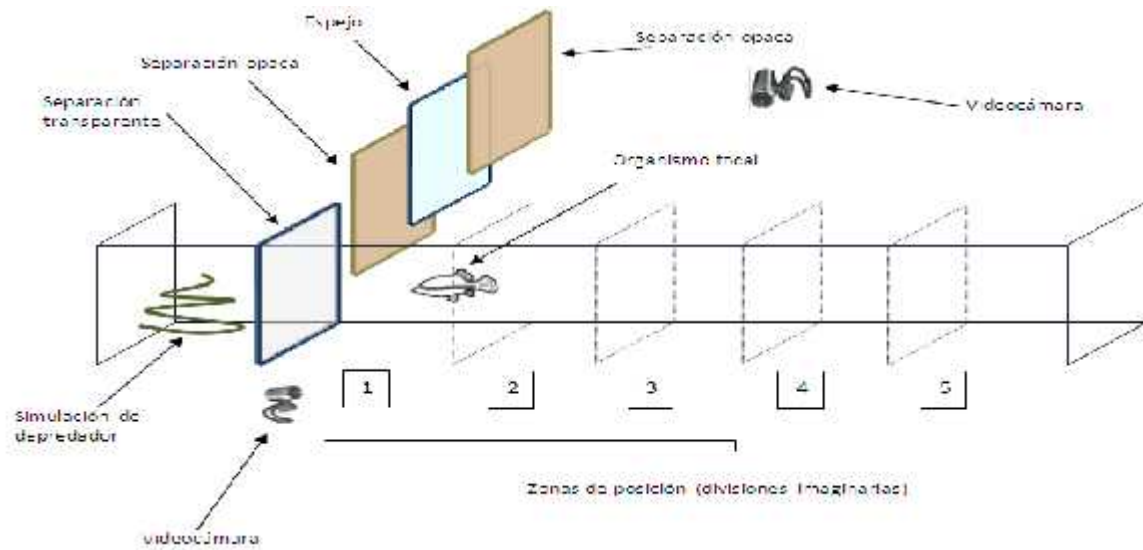


Fig. 2.- Aparato de observación prueba Coespecífico-Depredador. Acuario de observación de 90 x 20 x 15 cm.

El estímulo empleado en esta prueba para simular al depredador potencial consistió en un listón plástico conectado a un sujetador que representaba un movimiento constante controlado por un motor eléctrico que provocaba un movimiento oscilatorio del listón visible al organismo focal, el movimiento asemejaba al movimiento natatorio de una serpiente acuática, depredador natural de *X. eiseni*.

4.7 Descripción de variables

Las variables medidas y sus respectivas definiciones son:

4.7.1 PRUEBA CONDUCTUAL 1

LATENCIA 1.- Tiempo que tarda el organismo en pasar de la zona segura hacia la zona abierta iniciando desde la apertura de la puerta de acceso A y terminando con la observación del 100 % de la longitud corporal del organismo dentro de la zona abierta. Tiempo máximo de 600 segundos.

TIEMPO DE NADO.- Porcentaje de tiempo que invierte en movimiento progresivo el organismo durante el tiempo de observación en zona abierta, tiempo máximo de 300 segundos.

LATENCIA 2.- Tiempo que tarda el organismo en reanudar el nado progresivo a partir de la apertura de la compuerta de acceso a zona de exploración, hasta la observación de movimiento progresivo claro al recorrer una distancia mínima de la equivalente a la longitud total corporal.

LATENCIA 3.- Tiempo que transcurre entre la observación del primer movimiento progresivo posterior a la apertura de la compuerta de acceso a zona de exploración (final de LATENCIA 2) y el primer ingreso del pez a la zona de exploración, considerándose el ingreso como la observación de la totalidad del cuerpo del organismo dentro de la zona de exploración.

ÍNDICE DE EXPLORACIÓN.- Índice calculado a partir del tiempo que tarda el organismo en ingresar a las cuatro casillas de exploración (dentro de zona de exploración) y el número total de casillas que visita al final del tiempo de observación.

4.7.2 PRUEBA CONDCUTUAL 2

DISTANCIA DE ESTÍMULO.- Distancia promedio calculada mediante el monitoreo a intervalos constantes de la posición del organismo en las diferentes divisiones imaginarias del acuario de observación.

4.8 Protocolo de obtención de valores por video

Una vez capturada la respuesta conductual de cada individuo en las respectivas pruebas, se procedió al análisis y la medición de las medidas espaciales de la conducta en cada situación ambiental, con este objetivo se realizaron las mediciones con el siguiente protocolo y descripciones.

Cabe mencionar que si se presentaba cualquier situación que provocara perturbaciones graves sobre el desarrollo de la prueba conductual, ya sea interfiriendo con la respuesta del organismo ante un estímulo o con la obtención de la respuesta conductual en video, se desechó el evento perturbado y se descontó de los respectivos análisis estadísticos.

4.9 Definición de la medición de variables

4.9.1 PRUEBA CONDUCTUAL 1

LATENCIA 1.- Se midió el tiempo que transcurrió entre la apertura de la puerta de acceso A (Zona Segura) y el momento en el que por primer ocasión el organismo coloca su cuerpo de manera total (LT) dentro de la Zona Abierta, considerando un tiempo máximo de 600 segundos.

TIEMPO DE NADO.- Se midió en segundos el tiempo total que se observa al organismo en movimiento continuo, es decir, el tiempo en el que se observa al organismo mantener un cambio de posición continuo mínimo de la mitad de su Longitud Total, sin contar el tiempo en que se detiene y reanudando el conteo al observar al pez reanudar el movimiento nuevamente. El tiempo máximo equivale al tiempo de exposición al organismo ante la Zona Abierta (300 segundos).

LATENCIA 2.- Se midió el tiempo que transcurre entre la apertura de la compuerta de acceso a Zona de Exploración y la observación del primer movimiento de nado continuo mínimo de la

mitad de la longitud corporal del organismo posterior al periodo de inmovilidad característico de la respuesta conductual.

LATENCIA 3.- Se midió el tiempo (en segundos) que transcurre entre la observación del primer movimiento progresivo del organismo (posterior a la apertura de la compuerta de acceso a Zona de Exploración; final de LATENCIA 2) y el primer ingreso del pez a la zona de exploración, considerándose el ingreso como la observación de la totalidad del cuerpo del organismo dentro de la zona de exploración.

ÍNDICE DE EXPLORACIÓN.- Se midió el tiempo (Segundos) entre el momento de la apertura de la compuerta de ingreso a la Zona de Exploración y el momento en el que el organismo ingresaba a la 4ª casilla desconocida para totalizar la visita a las 4 casillas desconocidas al menos un vez. Si el organismo focal no ingresaba a las 4 casillas se consideraba el número de casillas visitadas y se sumaba una cuota fija de unidades (equivalentes a segundos) para obtener el valor denominado como Índice de Exploración.

4.9.2 PRUEBA CONDUCTUAL 2

DISTANCIA DE ESTÍMULO.- Durante el tiempo en el cual el organismo se encontró expuesto ante la simulación de un depredador se registró su posición dentro el acuario de observación dividido en 6 casillas imaginarias cada 30 segundos por un total de 10 minutos (21 registros). El acuario se encontraba dividido por 6 líneas visuales por la parte exterior de la pared frontal del acuario. Se obtuvo la sumatoria de los valores de cada registro (1-6). El valor obtenido se multiplicó por la mitad de la longitud de las casillas imaginarias (7 cm) y el valor obtenido se denominó como Distancia del estímulo.

4.10 EXPERIMENTOS

4.10.1 Experimento 1: Determinación de la presencia de Diferencias Individuales

Con la finalidad de determinar la presencia de diferencias individuales en los individuos de *X. eiseni*, se evaluó su respuesta conductual ante cinco diferentes situaciones ambientales y se midieron características espaciales de su respuesta. Una vez obtenidos los valores de las variables se evaluó la relación de todos los posibles pares formados a partir de las 6 variables medidas mediante correlaciones no paramétricas. Al ser la correlación de dos o más variables conductuales la principal característica de las Diferencias Individuales en la conducta animal, se consideró la presencia de al menos una correlación significativa como determinante de la presencia de D.I. en *X. eiseni*.

4.10.1.1 Procedimientos

Se seleccionaron aleatoriamente a 20 hembras y 17 machos ADULTOS y se separó a cada organismo durante 50 días en acuarios de 40 l (50x25x25cm, 4 compartimentos por acuario) con el objetivo de evitar que las experiencias recientes tuvieran un efecto sobre la conducta de los peces durante las pruebas conductuales. Posteriormente al periodo de aislamiento se evaluó la respuesta conductual de cada organismo en dos pruebas conductuales (PRUEBA CONDUCTUAL 1 Y PRUEBA CONDUCTUAL 2) y se determinó la consistencia de las respuestas obtenidas.

Por otra parte se seleccionó de 1 a 4 CRIAS EXPERIMENTALES por pareja reproductiva (hermanos) sin la posibilidad de conocer el sexo al momento de la selección. A los 150 días posnatales se evaluó la respuesta conductual de cada organismo en dos pruebas conductuales (PRUEBA CONDUCTUAL 1 Y PRUEBA CONDUCTUAL 2) y se determinó la correlación de las respuestas obtenidas.

La presencia de las Diferencias Individuales se definió como la presencia de al menos dos pautas conductuales correlacionadas significativamente.

4.10.1.2 Análisis estadístico

Se realizaron correlaciones no paramétricas pareadas entre cada una de las combinaciones de las variables obtenidas mediante la prueba de Correlación No paramétrica de Spearman ($\alpha = 0.05$). El análisis se realizó por separado para el grupo de los machos ADULTOS y el grupo de hembras ADULTOS.

Cabe mencionar que en caso de existir perturbaciones durante el desarrollo de las pruebas conductuales, el valor obtenido para la variable de la conducta afectada fue descartado para el análisis estadístico correspondiente, justificando el retiro del análisis de todas las variables que no cumplían con los requisitos de las pruebas estadísticas correspondientes, en este caso la existencia del valor pareado.

4.10.2 Experimento 2.- Determinación de la Heredabilidad y Estabilidad (a través de la vida del organismo) de la respuesta conductual

Heredabilidad

Con el objetivo de determinar el grado de heredabilidad de la respuesta conductual de los peces ante diferentes contextos ambientales, se seleccionaron aleatoriamente de 1 a 4 CRÍAS EXPERIMENTALES de cada pareja reproductiva formadas.

Las crías se mantuvieron en acuarios aislados durante aproximadamente 150 días, periodo durante el cual se evaluó su respuesta en las pruebas conductuales antes descritas, para ser posteriormente comparada con la de sus padres (ADULTOS del Experimento 1) mediante la regresión Padres-Hijos y la correlación entre hermanos (Genética cuantitativa).

4.10.2.1 Tratamiento de los datos

Una vez obtenido un valor para cada individuo (CRÍA EXPERIMENTAL y ADULTO macho o hembra), se conformaron 4 grupos, CRÍAS EXPERIMENTALES machos, CRÍAS EXPERIMENTALES hembras, ADULTOS machos y ADULTOS hembras.

Posteriormente se realizaron regresiones lineales entre los valores del grupo de padres con los valores del grupo conformado por los hijos correspondientes (Ej: un padre macho con un hijo macho), se realizaron regresiones por separado probando 4 combinaciones posibles (Padre machos vs hijos machos, padre hembra vs hijo macho, padre macho vs hijo hembra y padre hembra vs hijo hembra). En caso de existir más de un hijo dentro del grupo de CRÍAS EXPERIMENTALES de la misma pareja reproductiva, se procedió a obtener el valor promedio de los hijos existentes para determinado padre. De esta forma se obtuvieron grupos de valores pareados conformados por valores correspondientes. Este procedimiento se realizó para cada variable evaluada

Por otra parte, las correlaciones correspondientes a las pruebas entre hermanos se realizaron empleando los grupos de CRIAS EXPERIMENTALES machos y CÍRAS EXPERIMENTALES hembras, formando grupos de valores pareados correspondientes de un hijo macho con su hermano hembra, en caso de existir más de un hijo de una misma pareja reproductiva dentro el grupo del mismo sexo, se procedió a obtener el valor promedio de los hijos del mismo sexo (Ej: tres hermanos machos hijos de una misma pareja) y se empleó éste valor. Este procedimiento se realizó para cada variable evaluada.

La determinación de la Heredabilidad se realizó mediante los cálculos descritos por Falconer y Mackay (1996) para la Regresión Padres-Hijos y la Correlación Hermanos-Hermanos, los Errores Típicos de la estimación fueron calculados según Becker (1984).

El índice de heredabilidad fue definido como la proporción de la varianza fenotípica explicada por la varianza aditiva del carácter y se calculó a partir de la fórmula:

$$h^2 = b/r \text{ ó } t/r$$

Siendo h^2 el índice de heredabilidad, b la regresión entre los valores de los padres y los valores de los hijos, t la correlación entre los valores de hermanos y r la regresión de parentesco teórica.

Cabe mencionar que en caso de existir perturbaciones durante el desarrollo de las pruebas conductuales, el valor obtenido para la variable de la conducta afectada fue descartado para el análisis estadístico correspondiente, justificando el retiro del análisis de todas las variables que no cumplieran con los requisitos de las pruebas estadísticas correspondientes, en este caso la existencia del valor pareado entre hijos y padreo entre hermanos.

4.10.2.2 Estabilidad a través del tiempo de vida

Con la finalidad de determinar la estabilidad de la respuesta conductual a través del tiempo de vida de cada pez, se seleccionaron aleatoriamente de 1 a 4 CRÍAS EXPERIMENTALES de cada pareja reproductiva formadas y se registró la respuesta conductual en tres diferentes momentos.

Las CRÍAS EXPERIMENTALES fueron mantenidas en aislamiento y se evaluaron en cada uno de los cinco contextos ambientales de manera repetida (3 repeticiones) con un intervalo de 50 días entre evaluaciones (150 días, 200 y 250 días posnatales) y fueron colocadas nuevamente en los acuarios de aislamiento al finalizar cada evaluación.

Una vez obtenida en video la respuesta conductual y los valores de las 6 variables medidas a partir de dichos videos, se comparó a los tres grupos de valores en cada variable (1ª vs 2ª vs 3ª observación) mediante la prueba no paramétrica de Friedman para datos relacionados ($\alpha = 0.05$). Este procedimiento se realizó para cada variable evaluada.

Cabe mencionar que en caso de existir perturbaciones durante el desarrollo de las pruebas conductuales, el valor obtenido para la variable de la conducta afectada fue descartado para el análisis estadístico correspondiente, justificando el retiro del análisis de todas las variables que no cumplían con los requisitos de las pruebas estadísticas correspondientes, en este caso la existencia tres valores de cada individuo, uno por observación.

Fig.4.- Arreglo de mantenimiento. Experimentos 2 y 3.

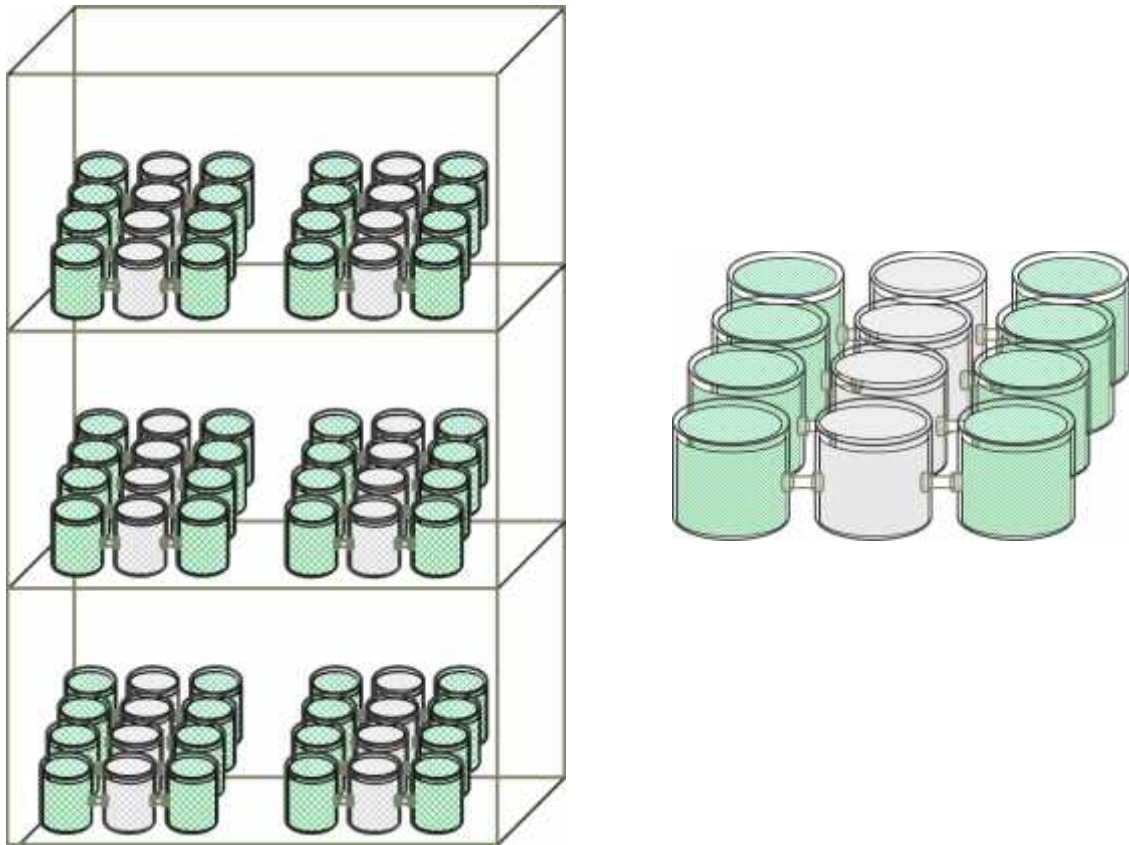


Tabla 1.- Determinación de la Presencia, Heredabilidad, Consistencia Estabilidad y Flexibilidad de la respuesta conductual

Evento	
Experimento 1	Formación aleatoria de parejas
	Obtención de camada
	Periodo de aislamiento
	Determinación de la respuesta conductual de adultos de <i>Xenotoca eiseni</i> ante cuatro situaciones ambientales
Obtención de camada	
Experimento 2 y 3	
Día postnatal	Evento
0	Selección aleatoria de crías (1-3 por pareja) y separación para aislamiento
150	1er. Periodo de aislamiento (50 días)
151	1er. Evaluación de la respuesta conductual ante 5 situaciones ambientales
200	2o. Periodo de aislamiento (50 días)
201	2a. Evaluación de la respuesta conductual ante 5 situaciones ambientales
250	3er. Periodo de aislamiento (50 días)
251	3er. Evaluación de la respuesta conductual ante 5 situaciones ambientales

4.10.3 Experimento 3 (Plasticidad).- Evaluación del efecto de un estímulo ambiental sobre la respuesta conductual de adultos de *X. eiseni*

La plasticidad de las respuestas conductuales hace referencia al papel del ambiente sobre la respuesta o respuestas conductuales de los organismos, de tal forma que una respuesta plástica es más sensible a los cambios ambientales y muestra menor determinación por el genotipo. En el presente trabajo evaluamos el efecto del contraste diferencial de luz en el ambiente temprano (Estímulo ambiental) de los organismos para estimar los cambios sobre su conducta posterior.

Para la evaluación del efecto de un estímulo ambiental (Diferencia en luz del entorno) sobre la respuesta conductual de *X. eiseni*, se seleccionaron aleatoriamente a 2 de las crías que no fueron seleccionadas para formar parte del Experimento 2 (obtenidas de las parejas formadas para dicho experimento) y se colocaron (1 día posnatal) de manera individual en un acuario plástico (22 x 14 x 16 cm) etiquetado identificando la ascendencia del individuo y el cual se encontró aislado visualmente del entorno por medio de una cubierta clara colocada por la parte interior en las paredes del acuario. Cada cría estuvo expuesta a condiciones similares de temperatura y condiciones fisicoquímicas del agua.

Dicho acuario se mantuvo en condiciones similares a los acuarios empleados en el Experimento 2 (CRÍAS EXPERIMENTALES) a excepción del color de la cubierta que rodea el acuario (CRÍAS EXPERIMENTALES o grupo control Cubierta color verde, Crías con estímulo cubierta color blanco) por lo que la cantidad de luz a la que se encontraron expuestos los organismos fue considerablemente mayor a la que se encontraron expuestos los organismos del Experimento 2. La respuesta conductual de los peces expuestos a mayor cantidad de luz (Crías con estímulo) fue finalmente comparada con la respuesta de los peces expuestos a mayor cantidad de luz (CRÍAS EXPERIMENTALES).

Las crías se mantuvieron en estos acuarios aislados durante aproximadamente 150 días, tiempo en el que se evaluó su respuesta en las pruebas conductuales antes descritas (Tabla 1).

Para la prueba estadística los grupos se conformaron sin la separación de sexos, de tal forma que se obtuvo un valor para un organismo de un sexo en el grupo control y un

organismo del mismo sexo y procedente de la misma pareja reproductiva en el grupo expuesto al cambio ambiental (hermano verde vs hermano blanco). En caso de existir más de un hijo de la misma pareja dentro de un grupo se procedió a obtener el valor promedio y éste fue el valor empleado en las comparaciones.

Una vez obtenidos los valores para cada variable, se compararon los diferentes ambientes mediante la prueba de Signos de Wilcoxon para muestras relacionadas ($\alpha = 0.05$).

NOTAS

1.- Se probó la normalidad de las variables para las pruebas que así lo requirieron (Shapiro-wilk, $\alpha = 0.05$) y fueron transformadas cuando no superaron la prueba de normalidad hasta alcanzarla.

2.- Se probó la igualdad de varianzas para las variables que así lo requirieron (Prueba de contraste de Levene, $\alpha = 0.05$) y fueron transformadas si no superaban la prueba.

3.- Debido a que se ha determinado que en algunas especies que presentan dimorfismo sexual los organismos de los diferentes sexos se encuentran expuestos ante diferentes presiones selectivas, se realizó una comparación entre los valores de las variables conductuales de machos adultos contra hembras adultas para determinar si el tratamiento de los datos se realizaría por separado (CITA). Las comparaciones entre los valores conductuales de Machos y Hembras adultos se realizó mediante la prueba No paramétrica U de Mann-Whitney ($\alpha = 0.05$).

4.11 Diferencia entre sexos

Se registró la conducta de un total de 17 machos adultos y 20 hembras adultas (después de un mínimo de 50 días posparto) en 2 pruebas conductuales, obteniéndose 6 medidas conductuales.

Con el objetivo de establecer la conformación de los grupos a analizar, se compararon los valores de machos y hembras obtenidos en cada pauta conductual (TABLA 2). Se encontraron diferencias entre los valores de machos y hembras para la variable TIEMPO DE NADO (Fig.5), por lo que los cálculos de las correlaciones posteriores se obtuvieron por separado para cada sexo.

Se encontraron diferencias significativas entre los valores de machos y hembras para la variable TIEMPO DE NADO ($U=101.0$, $p = 0.49$), por lo que se determinó separar por sexos para los análisis de correlación, heredabilidad y estabilidad.

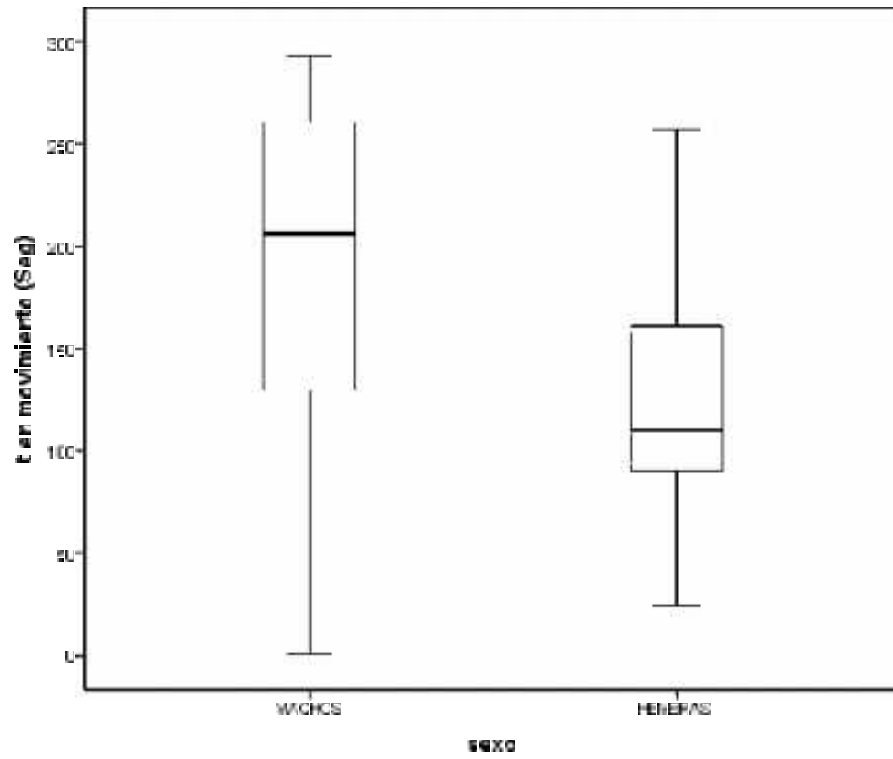


Fig. 5.- Se muestran cuartiles de la variable TIEMPO DE NADO para machos y hembras adultos. $U = 101.0$ $p = 0.049$

TABLA 2.- Comparación entre Machos y Hembras adultos para los valores de seis pautas conductuales. Se presenta Media \pm EE. U de Mann-Whitney, $\alpha=0.05$. Se presenta número de pres de datos (n) y Rango Medio de cada grupo comparado.

Conducta	MACHOS	MACHOS	MACHOS	HEMBRAS	HEMBRAS	HEMBRAS	MACHOS	HEMBRAS	U	p
	n	MEDIA	EE	n	MEDIA	EE	Rango Medio	Rango Medio		
LATENCIA 1	20	174.800	45.600	17	113.529	39.932	19.730	18.150	155.500	0.658
TIEMPO DE NADO	19	183.895	22.400	17	131.706	16.647	21.680	14.940	101.000	0.049
LATENCIA 3	20	269.700	115.757	17	239.471	109.149	19.725	18.147	155.500	0.658
LATENCIA 2	20	139.700	77.349	17	46.000	30.003	20.875	16.794	132.500	0.250
I. EXPLORACIÓN	18	2062.833	367.645	17	1847.235	318.737	18.750	17.206	139.500	0.655
DISTANCIA DE E.	19	86.789	9.317	16	75.875	10.010	19.320	16.440	127.000	0.408

5 RESULTADOS

5.1 DETERMINACIÓN DE DIFERENCIAS INDIVIDUALES

Con la finalidad de determinar la presencia de Diferencias Individuales (Conductas correlacionadas), se analizaron las relaciones de 6 medidas conductuales dentro de cada grupo de organismos (Padres, Madres, Hijos e Hijas) en los diferentes eventos de observación.

Se encontraron al menos una correlación entre variables conductuales en todos los grupos evaluados por lo que la principal característica de las Diferencias Individuales se satisface para los adultos de la especie *Xenotoca eiseni*.

Se encontraron correlaciones significativas en los organismos adultos padres y madres, así como en las crías obtenidas, se observa que las correlaciones observadas en los padres se presentan también en los hijos y las correlaciones observadas en las madres se presentan también para el grupo de hijas.

Entre las correlaciones observadas, se presentan dos correlaciones que se mantienen en todos los grupos evaluados (hembras madres, machos padres, hembras hijas y machos hijos). La correlación entre TIEMPO DE NADO y LATENCIA 2 se mantiene en todos los grupos así como la correlación entre ÍNDICE DE EXPLORACIÓN y LATENCIA 3. Determinando que los machos (tanto padres como hijos) que se mantienen más tiempo en movimiento ante una zona abierta e iluminada tardan menos en recobrar un movimiento progresivo después de un cambio ambiental, tardan menos en ingresar a la zona de exploración después de recobrar el movimiento y tardan menos tiempo en ingresar a las zonas no familiares.

En los grupos de hembras (tanto madres como hijas), se observa que las hembras que se mantienen mayor tiempo en movimiento tardan menos en recobrar el movimiento progresivo después de un cambio ambiental, por otra parte las hembras que tardan menor tiempo en ingresar a la zona de exploración tardan menor tiempo también en visitar las zonas no familiares.

En específico en el grupo de machos adultos, se observan correlaciones significativas también entre TIEMPO DE NADO y DISTANCIA DE ESTÍMULO, entre DISTANCIA DE ESTÍMULO Y LATENCIA 1, por último, ÍNDICE DE EXPLORACIÓN Y LATENCIA 2. Estas correlaciones indican que los organismos que invierten mayor tiempo en movimiento en una zona abierta e iluminada, tardan menor tiempo en abandonar una zona segura hacia una abierta, tardan menos en recobrar movimiento progresivo y en ingresar a zonas no familiares, además, mantienen una distancia mayor entre sus cuerpos y un estímulo amenazante.

En cuanto al grupo de las hembras adultas, se presentaron correlaciones significativas entre TIEMPO DE NADO y LATENCIA 1, TIEMPO DE NADO e ÍNDICE DE EXPLORACIÓN, por último también entre TIEMPO DE NADO y LATENCIA 3. Estas correlaciones indican que, los organismos que invierten mayor tiempo en movimiento en una zona abierta tardan menor tiempo en abandonar una zona segura, ingresar a la zona de exploración y visitar las zonas no familiares.

Mediante las TABLAS 3-6 se muestran las correlaciones entre pautas conductuales de los organismos evaluados, se resaltan en amarillo las correlaciones con valores de $p < 0.05$.

TABLA 3.- Correlaciones entre pautas conductuales de Machos adultos, Correlación de Spearman, se resaltan en amarillo las correlaciones con valores de $p < 0.05$, Se presenta el número de datos pareados (N), el coeficiente de correlación y la probabilidad asociada (Sig.).

		LATENCIA 1	TIEMPO DE NADO	DISTANCIA DE ESTÍMULO	I. DE EXPLO	LATENCIA 3	LATENCIA 2
LATENCIA 1	Coefficiente de correlación Sig. (bilateral) N	1.000 .000 20	-.318 .185 19	.542* .016 19	-.111 .661 18	.008 .972 20	.061 .798 20
TIEMPO DE NADO	Coefficiente de correlación Sig. (bilateral) N	-.318 .185 19	1.000 .000 19	-.503* .033 18	-.439 .078 17	-.356 .135 19	-.585** .008 19
DISTANCIA DE ESTÍMULO	Coefficiente de correlación Sig. (bilateral) N	.542* .016 19	-.503* .033 18	1.000 .000 19	.359 .158 17	.454 .051 19	.427 .068 19
I. DE EXPLO.	Coefficiente de correlación Sig. (bilateral) N	-.111 .661 18	-.439 .078 17	.359 .158 17	1.000 .000 18	.827** .000 18	.541* .020 18
LATENCIA 3	Coefficiente de correlación	.008	-.356	.454	.827**	1.000	.738**

TABLA 4.- Correlaciones entre pautas conductuales de Hembras adultas, Correlación de Spearman, se resaltan en amarillo las correlaciones con valores de $p < 0.05$, Se presenta el número de datos pareados (N), el coeficiente de correlación y la probabilidad asociada (Sig.).

		LATENCIA 1	TIEMPO DE NADO	DISTANCIA DE ESTÍMULO	I. DE EXPLORACIÓN	LATENCIA 3	LATENCIA 2
LATENCIA 1	Coeficiente de correlación	1.000	-.485*	-.226	.461	.386	.467
	Sig. (bilateral)	.	.048	.399	.062	.126	.059
	N	17	17	16	17	17	17
TIEMPO DE NADO	Coeficiente de correlación	-.485*	1.000	-.276	-.483*	-.627**	-.630**
	Sig. (bilateral)	.048	.	.300	.049	.007	.007
	N	17	17	16	17	17	17
DISTANCIA DE ESTÍMULO	Coeficiente de correlación	-.226	-.276	1.000	.022	-.302	.169
	Sig. (bilateral)	.399	.300	.	.935	.256	.532
	N	16	16	16	16	16	16
I. DE EXPLORACIÓN	Coeficiente de correlación	.461	-.483*	.022	1.000	.522*	.099
	Sig. (bilateral)	.062	.049	.935	.	.032	.706
	N	17	17	16	17	17	17
LATENCIA 3	Coeficiente de correlación	.386	-.627**	-.302	.522*	1.000	.437
	Sig. (bilateral)	.126	.007	.256	.032	.	.079

TABLA 5.- Correlaciones entre pautas conductuales de hijos a los 150 días posnatales, Correlación de Spearman, se resaltan en amarillo las correlaciones con valores de $p < 0.05$, Se presenta el número de datos pareados (N), el coeficiente de correlación y la probabilidad asociada (Sig.).

		LATENCIA 1	TIEMPO DE NADO	DISTANCIA DE ESTÍMULO	I. DE EXPLORACIÓN	LATENCIA 3	LATENCIA 2
LATENCIA 1	Coeficiente de correlación	1.000	-.647**	-.014	-.138	-.089	.338
	Sig. (bilateral)	.	.001	.949	.530	.687	.114
	N	23	23	23	23	23	23
TIEMPO DE NADO	Coeficiente de correlación	-.647**	1.000	.122	.024	-.287	-.640**
	Sig. (bilateral)	.001	.	.578	.915	.184	.001
	N	23	23	23	23	23	23
DISTANCIA DE ESTÍMULO	Coeficiente de correlación	-.014	.122	1.000	-.180	-.206	-.056
	Sig. (bilateral)	.949	.578	.	.412	.346	.800
	N	23	23	23	23	23	23
I. DE EXPLORACIÓN	Coeficiente de correlación	-.138	.024	-.180	1.000	.468*	.238
	Sig. (bilateral)	.530	.915	.412	.	.024	.274
	N	23	23	23	23	23	23
LATENCIA 3	Coeficiente de correlación	-.089	-.287	-.206	.468*	1.000	.426*
	Sig. (bilateral)	.687	.184	.346	.024	.	.043
	N	23	23	23	23	23	23

TABLA 6.- Correlaciones entre pautas conductuales de hijas a los 150 días posnatales, Correlación de Spearman, se resaltan en amarillo las correlaciones con valores de $p < 0.05$, Se presenta el número de datos pareados (N), el coeficiente de correlación y la probabilidad asociada (Sig.).

Tipo		Variables2					
		LATENCIA 1	TIEMPO DE NADO	DISTANCIA DE ESTÍMULO	I. DE EXPLORACIÓN	LATENCIA 3	LATENCIA 2
LATENCIA 1	Coeficiente de correlación Sig. (bilateral) N	1.000 .29	-.035 .29	-.004 .29	.153 .28	-.033 .28	.130 .28
TIEMPO DE NADO	Coeficiente de correlación Sig. (bilateral) N	-.035 .29	1.000 .29	-.025 .29	-.140 .28	.143 .28	-.398* .28
DISTANCIA DE ESTÍMULO	Coeficiente de correlación Sig. (bilateral) N	-.004 .29	-.025 .29	1.000 .30	-.138 .28	.036 .29	-.156 .28
I. DE EXPLORACIÓN	Coeficiente de correlación Sig. (bilateral) N	.153 .28	-.140 .28	-.138 .28	1.000 .28	.334 .28	.292 .28
LATENCIA 3	Coeficiente de correlación	-.033	.143	.036	.334	1.000	-.060

5.2 ESTABILIDAD

Las respuestas conductuales registradas en las pruebas de laboratorio no presentan cambios significativos en observaciones sucesivas separadas por 50 días, por lo que parecen mantenerse estables en el tiempo.

Los valores conductuales de las crías mantenidas en condiciones controladas y aislamiento social no resultaron diferentes entre las tres observaciones consecutivas (TABLA 7)

TABLA 7.- Comparación entre tres observaciones sucesivas de la conducta de crías mantenidas en condiciones controladas. Se presenta el número de datos pareados (N), los rangos promedios por grupos (Observaciones), estadístico de contraste (X^2) y la probabilidad asociada (P).

CRÍAS MACHOS

	Rango promedio					
	N	1a. Obs	2a. Obs	3a. Obs	X^2	P
LATENCIA 1	21	2.07	2.26	1.67	3.92	0.140
T. DE NADO	20	2.00	2.05	1.95	0.10	0.951
DISTANCIA DE E.	15	1.90	1.87	2.23	1.25	0.534
I.DE EXPLO	17	2.00	2.12	1.88	0.50	0.779
LATENCIA 3	20	2.10	1.95	1.95	0.30	0.861
LATENCIA 2	19	1.95	1.97	2.08	0.18	0.911

CRIÁS HEMBRAS

Rango promedio

	N	1a. Obs	2a. Obs	3a. Obs	X^2	P
LATENCIA 1	16	2.19	2.06	1.75	1.62	0.444
T. DE NADO	15	2.40	1.93	1.67	4.13	0.127
DISTANCIA DE						
E.	14	2.29	1.79	1.93	1.85	0.395
I.DE EXPLO	15	2.17	1.87	1.97	0.72	0.696
LATENCIA 3	18	2.17	2.28	1.56	5.44	0.660
LATENCIA 2	16	1.88	2.22	1.91	1.17	0.556

5.3 HEREDABILIDAD

La proporción de la varianza fenotípica explicada por la varianza genética aditiva (Heredabilidad) fue obtenida para los valores de las seis pautas conductuales estudiadas. Se observan valores medios a bajos de heredabilidad y no significativos en todas las pautas conductuales a excepción de la variable LATENCIA 3, al estimarla mediante la regresión HIJOS-PADRES y en I. DE EXPLORACIÓN, TIEMPO DE NADO al estimarla mediante la correlación entre hermanos (TABLA 8).

TABLA 8.- Valores de heredabilidad en sentido estricto calculados en la primera generación mantenida en condiciones controladas desde el primer día posnatal. Se presenta la estimación de la heredabilidad (h^2), Error Típico de la estimación (ET), el número de datos pareados (N) y la probabilidad asociada de la regresión o correlación correspondiente (P).

Parentesco	Conducta	h²	ET	P	N
padres-hijos	LATENCIA 1	0.062	0.092	0.584	23.000
padres-hijos	TIEMPO DE NADO	0.002	0.118	0.969	23.000
padres-hijos	DISTANCIA DE ESTÍMULO	0.002	0.089	0.975	23.000
padres-hijos	I. DE EXPLORACIÓN	0.064	0.121	0.619	23.000
padres-hijos	LATENCIA 3	0.698	0.106	0.043	23.000
padres-hijos	LATENCIA 2	0.190	0.110	0.330	23.000
padres-hijas	LATENCIA 1	0.012	0.107	0.797	26.000
padres-hijas	TIEMPO DE NADO	0.028	0.085	0.713	26.000
padres-hijas	DISTANCIA DE ESTÍMULO	0.136	0.093	0.393	26.000
padres-hijas	I. DE EXPLORACIÓN	0.238	0.088	0.300	26.000
padres-hijas	LATENCIA 3	0.076	0.107	0.524	26.000
padres-hijas	LATENCIA 2	0.002	0.081	0.938	26.000
madres-hijas	LATENCIA 1	0.144	0.093	0.376	30.000
madres-hijas	TIEMPO DE NADO	0.106	0.074	0.449	30.000
madres-hijas	DISTANCIA DE ESTÍMULO	0.028	0.081	0.699	30.000
madres-hijas	I. DE EXPLORACIÓN	0.258	0.076	0.229	30.000
madres-hijas	LATENCIA 3	0.800	0.093	0.020	30.000
madres-hijas	LATENCIA 2	0.216	0.070	0.272	30.000

madres-hijos	LATENCIA 1	0.576	0.151	0.110	14.000
madres-hijos	TIEMPO DE NADO	0.322	0.194	0.250	14.000
madres-hijos	DISTANCIA DE ESTÍMULO	0.094	0.147	0.547	14.000
madres-hijos	I. DE EXPLORACIÓN	0.002	0.199	0.927	14.000
madres-hijos	LATENCIA 3	0.004	0.175	0.901	14.000
madres-hijos	LATENCIA 2	0.594	0.180	0.104	14.000

Parentesco	Conducta	h2	ET	P	N
Hermanos-Hermanos	LATENCIA 1	0.129	0.124	0.705	9
Hermanos-Hermanos	TIEMPO DE NADO	0.648	0.100	0.031	9
Hermanos-Hermanos	DISTANCIA DE ESTÍMULO	0.046	0.125	0.906	9
Hermanos-Hermanos	I. DE EXPLORACIÓN	0.652	0.100	0.041	9
Hermanos-Hermanos	LATENCIA 3	0.404	0.115	0.218	9

5.4 EFECTO DE AMBIENTE FÍSICO TEMPRANO

La característica del ambiente físico temprano manipulada en el Experimento 3 no tuvo efectos significativos sobre ninguna de las respuestas conductuales evaluadas.

No se observaron modificaciones en la conducta de las crías de *X. eiseni* debido a la diferencia en el entorno físico de crianza en la edad temprana (TABLA 9).

TABLA 9.- Se presenta la comparación entre los valores conductuales de crías mantenidas en condiciones controladas similares a excepción por el color del entorno (Verde o Blanco). Se presenta el Número de datos pareados (N), Estadístico de contraste (Z) y la probabilidad asociada (P).

VERDE VS BLANCO			
CONDUCTA	N	Z	P
LATENCIA 1	11	-1.689	0.091
T. DE NADO	11	-0.178	0.859
DISTANCIA DE E.	11	-1.599	0.110
I.DE EXPLORACIÓN	11	-0.357	0.721
LATENCIA 3	11	-1.511	0.131
LATENCIA 2	11	-0.311	0.756

6. DISCUSIÓN

En el presente trabajo se determinó la presencia de respuestas conductuales correlacionadas, tanto en adultos (hembras y machos) obtenidos de una población en cautiverio con historias de vida en condiciones seminaturales no controladas, como en adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos). Se determinó que las respuestas conductuales estudiadas de adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos) no cambian entre observaciones sucesivas relativamente cercanas en tiempo. Además se obtuvieron estimas de la heredabilidad de estas respuestas conductuales, observándose valores altos en algunas de dichas respuestas. Finalmente se determinó que el cambio en una característica física del ambiente temprano no afectó de manera significativa la intensidad de la respuesta conductual de adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos).

La correlación de más de una respuesta conductual en *X. eiseni*, tanto en adultos (hembras y machos) obtenidos de una población en cautiverio con historias de vida en condiciones seminaturales no controladas, como en adultos jóvenes criados en condiciones controladas en laboratorio (hembras y machos), concuerda con lo observado en más de 20 especies de peces estudiados, se observa una relación estrecha entre variables que se han interpretado como representativas de la propensión a tomar riesgos (osadía) y variables interpretadas como indicadores del nivel de ansiedad y respuesta ante estresores ambientales.

Además, se observan correlaciones en los organismos adultos, (desarrollados en condiciones de interacción social permanente y competencia por recursos como el alimento, el espacio y parejas reproductivas) que nos e observan en los organismos criados en condiciones controladas y de privación de interacción física con otros coespecíficos. Lo que podría indicar el papel del entorno social y competitivo en el desarrollo de dichas correlaciones significativas.

En el presente trabajo se determinó que las respuestas conductuales se mantienen a través de 3 observaciones repetidas, la estabilidad de las respuestas indican la posibilidad de la estabilidad de las Diferencias Individuales a través del tiempo de vida de los organismos a pesar de no haber sido probado aquí. En trabajos enfocados en la estabilidad se reporta que ante ambientes relativamente estables, las Diferencias Individuales se mantienen, en especies que establecen jerarquías marcadas, los organismos mantienen y recuerdan su posición dentro de la jerarquía

En cuanto a la heredabilidad de las respuestas conductuales por separado, se observan valores bajos en la mayoría de dichas respuestas, sin embargo, el hecho de encontrar las mismas relaciones entre variables en adultos criados en condiciones no controladas y sus hijos criados en condiciones controladas, pero aún más importante, sin contacto con sus padres desde el primer día del nacimiento, indica que probablemente estas variables se encuentran determinadas por un fuerte componente genético

Probablemente, sin embargo, el cambio en el ambiente físico temprano resultó en este caso insuficiente para promover diferencias conductuales reconocibles, basados en la literatura sobre el tema, es muy posible que cambios físicos como el empleado en este trabajo tengan efecto sobre la conducta de los organismos cuando existen presiones de selección asociadas, como puede ser la presencia de depredadores naturales.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo sobre la conducta de *Xenotoca eiseni*, empleando pruebas conductuales en laboratorio, ofrecen información que en conjunto aporta finalmente explicaciones más complejas y al mismo tiempo más completas en cuanto al desarrollo de las Diferencias Individuales en peces.

Un conflicto surge, sin embargo, al obtener grupos de datos más grandes y completos de un conjunto de variables del mismo organismo de diferentes grupos diferenciados por el sexo, la edad, el entorno de crianza, el parentesco, etc. El manejo de dicha información aumenta en complejidad al reconocer la inevitable interrelación de las variables medidas y la necesidad de integrarlas en cada momento de la evaluación de las características de la conducta de los organismos. Existen diferentes propuestas de vanguardia en cuanto al

manejo estadístico de datos obtenidos en diseños complejos como el desarrollado en este trabajo, sin embargo aún existe discrepancia en cuales de estas propuestas resultan óptimas para el estudio conductual.

Finalmente, en consideración de lo observado en *X. eiseni* como especie de estudio, resulta innegable la necesidad de continuar el trabajo de investigación sobre las Diferencias Individuales en la conducta de la especie. En específico, el desarrollo de las relaciones significativas entre variables conductuales en adultos criados en un ambiente seminatural no observadas en organismos criados en un ambiente controlado con privación de interacción social, es un tema que puede aportar información muy valiosa entorno a las causas próximas de la conducta animal. Además, una vez establecida la relación significativa de algunas pautas conductuales, el establecimiento de las posibles consecuencias sobre la adecuación de los organismos puede aportar información sobre las causas últimas del fenómeno observado y poner a prueba específicamente lo determinado para *X. eiseni* ante las diferentes propuestas de teóricas del desarrollo evolutivo de las Diferencias Individuales en la conducta animal.

7. CONCLUSIONES

A.- La información obtenida mediante el estudio de los diferentes componentes o características de las Diferencias Individuales en una misma especie y en un mismo grupo de organismos brinda la posibilidad de dilucidar explicaciones más completas.

B.- *Xenotoca eiseni*:

- Presenta Diferencias Individuales en su conducta
- Algunas de las correlaciones conductuales se heredan
- Las respuestas conductuales son relativamente estables en el tiempo
- Las presiones ambientales resultan complejas y parecen determinar en gran medida la conducta de organismos adultos mediante la interacción de sus componentes

C.- *Xenotoca eiseni* es un buen modelo de estudio en torno al fenómeno de las Diferencias Individuales

8. LITERATURA CITADA

1. Bell, A. y Stamps, J.A. 2004 Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 68, 1339-1348.
2. Bell, A.M. 2001 Effects of an endocrine disrupter on courtship and aggressive behaviour of male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 62, 775-780.
3. Biro, P.A. y Stamps, J.A. 2008 Are animal personality traits linked to life-history productivity? * *Trends Ecol Evol.* 24, 179-80.
4. Bisazza, A., Facchin, L. y Vallortigara, G. 2000 Heritability of lateralization in fish: concordance of right-left asymmetry between parents and offspring. *Neuropsychologia* 38, 907-912.
5. Brown, C. y Braithwaite, V.A. 2005 Effects of predation pressure on the cognitive ability of the poeciliid *Brachyraphis episcopi*. *Behavioral Ecology* 16, 482-487.
6. Brown, C., Burgess, F., Braithwaite, V.A. 2007 Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid. *Behav Ecol Sociobiol* DOI: 10.1007/s00265-007-0458-3.
7. Budaev, S.V. and Zworykin, D.D. 2002 Individuality in fish behavior: *Ecology and Comparative Psychology*, *Journal of Ichthyology* 42, Supplement 2, S189-S195.
8. Budaev, S.V. and Zworykin, D.D. 2003 Habituation of predator inspection and boldness in the guppy (*Poecilia reticulata*), *Journal of Ichthyology*, Vol. 43, Supplement 2, S243-S247.
9. Burns, J.G. y Rood, F.H. 2008 Hastiness, brain size and predation regime affect the performance of wild guppies in a spatial memory task. *Animal Behaviour* 76, 911-922.
10. Careau, V., Thomas, D., Humphries, M.M. y Réale, D. 2008 Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117, 641-653.

11. Chapman, B.B., Ward, A.J. y Krause, J. 2008 Schooling and learning: early social environment predicts social learning ability in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* 76, 923-929.
12. Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. y Sih, A. 2010 Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proc. R. Soc. B* 277, 1571-1579.
13. Dingemanse, N.J. y Réale, D. 2005 Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142, 1165-1190.
14. Dingemanse, N.J., Van der Plas, F., Wright, J., Réale, D., Schrama, M., Roff, D.A., Van der Zee, E. y Barber, I. 2009 Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proc. R. Soc. B* 276, 1285-1293.
15. Francis, R.C. 1990 Temperament in a fish: A Longitudinal Study of the Development of Individual Differences in Aggression and Social Rank in the Midas Cichlid. *Ethology* 86, 311-325.
16. Frost, A.J., Winrow-Giffen, A., Ashley, P.J. y Sneddon, L.U. 2007 Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proc. R. Soc.* 274, 333-339.
17. Gosling, S.D. 2001 From mice to men: What can we learn about Personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127, 45-86.
18. Harcourt, J.I., Sweetman, G., Johnstone, A. y Manica, A. 2009 Personality counts: the effect of boldness on shoal choice in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour* 77, 1501-1505.
19. Jones, K.A. y Godin, J.J. 2010 Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proc. R. Soc. B* 1681, 625-632.
20. Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, F.F., Van der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A. y Blokhuis, H.I. 1999 Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23, 925-935.

21. Leblond, C. y Reeb, S.G. 2006 Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *Behaviour* 143, 1263-1280.
22. Noel, M.V., Grant, J.W. y Carrigan, J.G. 2005 Effects of competitor-to-resource ratio on aggression and size variation within groups of convict cichlids. *Animal Behaviour* 69, 1157-1163.
23. Øverli, O., Korzan, W. J., Hoglund, e., Winberg, S., Bollig, H., Watt, M., et al. 2004 Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Hormones and Behavior* , 45, 235-241.
24. Penke, L., Denissen, J.J. y Miller, G.F. 2007 The evolutionary genetics of personality. *European Journal of Personality* 21, 549-587.
25. Pike, T.W., Salmanta, M., Lindström, J. y Royle, N. 2008 Behavioural phenotype affects social interactions in an animal network. *Proc. R. Soc. B* 275, 2515-2520.
26. Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. y Dingemanse N.J. 2007 Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, 291-318.
27. Sih, A., Bell, Alison y Johnson, C. 2004 Behavioural síndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 372-378.
28. Stamps, J y Groothuis, T.G. 2010 The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol. Rev.* 85, 301-325.
29. Trenzado, C.E., Morales, A.E. y De la Higuera, M. 2006 Physiological effects of crowding in rainbow trout, *Onchoryncus mykiss*, selected for low and high stress responsiveness. *Aquaculture* 258, 583-593.
30. Ward, A. T. 2004 Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behav Ecol Sociobiol* , 55, 561-568.
31. Westerberg, M., Staffan, F., & Magnhagen, C. 2004 Influence of predation risk on individual competitive ability and growth in Eurasian perch, *Perca fluviatilis*. *Animal Behaviour*, 67, 273-279.
32. Wilson, A.D. y McLaughing, R. 2007 Behavioural síndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Animal Behaviour* 74, 689-698.

33. Wolf, M., Van Doorn G.S., Leimar, O. y Weissing, F.J. 2007 Life-history trade-offs favor the evolution of animal personalities. *Nature* 447, 581-584.
34. Yoshida, M., Nagamine, M. y Uematsu, K. 2005 Comparison of behavioral responses to a novel environment between three teleost, bluegill *Lepomis macrochirus*, crucian carp *Carassius langsdorfii*, and goldfish *Carassius auratus*. *Fisheries Science* 71, 314-319.35