

00322

145

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

"TERMOTAXIS EN CONEJOS NEONATOS (Oryctolagus cuniculus) EXPUESTOS A DISTINTOS GRADIENTES TERMICOS".

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
LUIS PACHECO COBOS



DIRECTOR DE TESIS DRA. ROBYN HUDSON



2003 DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACIÓN DISCONTINUA



COMISIÓN NACIONAL
ACREDITACIÓN
MEXICO

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

**Termotaxis en conejos neonatos (*Oryctolagus cuniculus*)
expuestos a distintos gradientes térmicos.**

realizado por **Luis Pacheco Cobos**

con número de cuenta **9650393-5**, quien cubrió los créditos de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario **Dra. Robyn Elizabeth Hudson**

R. E. Hudson

Propietario **Dr. Hugh Drummond Durey**

H. D. Durey

Propietario **Dra. María Luisa Fanjul Peña**

M. L. Fanjul Peña

Suplente **Dr. Constantino de Jesús Macías García**

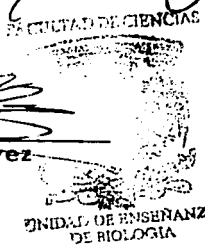
C. de J. Macías García

Suplente **Dra. Margarita Martínez Gómez**

M. Martínez Gómez

Consejo Departamental de Biología

~~Mtro. Juan Manuel Rodríguez Chávez~~



Agradecimientos

En el Distrito Federal a: Robyn por enseñarme cómo escribir este tipo de historias y también por compartir conmigo su interés y fascinación por la conducta. Mi compañero de equipo Marcos, sin quien los registros no serían confiables. Adela por todas las observaciones e ideas que enriquecieron este estudio. Carolina, Emma y todo el laboratorio por compartir el espacio. Daniela por llevarme al A006. Mis sinodales Constantino, Hugh, María Luisa y Margarita por revisar y comentar detenidamente este trabajo. ¡Iliria por todo su amor y apoyo! Mis amigos elgordo, aleximenes, fer, lora, honda, amangó y el frike por estar en mi vida. La familia Pacheco Díaz. La Parkas y la Melina. Los protagonistas de esta historia, los conejos. **En mi corazón a:** Mis padres por haberme enseñado a creer en mí mismo. **En München a:** Mi maestro a distancia Hans Distel por toda su asesoría en el manejo de datos y por compartir sus conocimientos del Go. **En la Facultad de Ciencias:** A Luis L, Alejandra G, Miguel A, Paola de los H, Vicente M, Marta B, Ricardo R, Balbina P, Hugo T, Tzutzuy R, Samuel M, Martha Y, Mauricio M y todos los demás con quienes estudié biología y disfrute de la vida. **El Departamento de Psiquiatría y Salud Mental a:** Ricardo W, Maru M, Rodrigo, Silvia, Héctor, Hadlin, Paulo, Erika, Ángel, Selene, Paco, Itzel y todos aquellos que me ayudaron, escucharon y dejaron ser parte de sus vidas. **En Campeche a:** Mis primos Beto, la Pacha, Mariela, Cachorro, Chati, Henri, Chauí, Carla, Roberto y las Shelbas por estar en los mejores recuerdos de mi niñez. Mi abuelo Lugardo (†). Toda mi familia. Mis amigos Edwin, Brenda Paloma y Jorge Luis Cahuich. **En Tlaxcala:** Elizabeth, Amando, Luisa, Jorge, Marisol, Fernando y Cecilia. **En Mazunte a:** El rafo por seguir sus sueños desde las calles del defectuoso, Empanada, Eva, Sonia, Lluvia, Yadi, Chivo, Monterrey, Juanito y demás playeros(as). **En la ENAP a:** Erick, Gina, Dabit, Paty, Octavio, Brenda, Arturo, Eloísa, Rafa y Diego por ser como son. **En Jamaica a:** Nesta (†) por ser una gran fuente de inspiración. **En Chiapas a:** EZLN por nunca dejar de pelear. **En Austria:** Ruth Hasselmair. **En el mundo a:** La mar por hacer perpetuo cada instante. Todos los músicos. Todos los que por falta de memoria no mencioné. Todos los que lean este trabajo.

Este trabajo recibió el apoyo del proyecto de PAPIIT IN217100 y de PROBETEL.

Contacto con el autor:
foriux@yahoo.com

Índice

| | |
|---|-----|
| Resumen..... | iii |
| 1 Introducción..... | 1 |
| 1.1 Orientación..... | 1 |
| 1.1.1 Percepción del medio ambiente y respuestas motoras..... | 1 |
| 1.2 Temperatura..... | 4 |
| 1.2.1 Termotaxis..... | 5 |
| 1.2.2 Termotaxis en mamíferos neonatos..... | 7 |
| 1.3 El gazapo como modelo para el estudio de la termotaxis..... | 10 |
| 2 Antecedentes..... | 11 |
| 2.1 Cuidado maternal de la coneja..... | 11 |
| 2.2 Conducta y desarrollo de los gazapos..... | 11 |
| 2.3 Estrategias termorregulatorias de los gazapos..... | 12 |
| 2.3.1 Fisiológicas..... | 12 |
| 2.3.2 Conductuales..... | 13 |
| 3 Objetivos..... | 16 |
| 3.1 Objetivo general..... | 16 |
| 3.2 Objetivos particulares..... | 16 |
| 4 Hipótesis..... | 16 |
| 5 Metodología..... | 17 |
| 5.1 Animales..... | 17 |
| 5.2 Diseño experimental..... | 17 |

| | | |
|-------|---|----|
| 5.2.1 | Gradientes térmicos..... | 17 |
| 5.2.2 | Pruebas conductuales..... | 20 |
| 5.3 | Análisis conductual..... | 20 |
| 5.3.1 | Registro de la conducta de las crías..... | 20 |
| 5.3.2 | Categorías conductuales..... | 21 |
| 5.3.3 | Parámetros medidos a las categorías conductuales..... | 21 |
| 5.4 | Análisis de datos..... | 23 |
| 5.4.1 | Prueba interobservador..... | 23 |
| 5.4.2 | Estadística..... | 24 |
| 6 | Resultados y discusión..... | 26 |
| 6.1 | Termotaxis..... | 26 |
| 6.2 | Conductas ejecutadas durante la termotaxis..... | 29 |
| 6.3 | Orientación hacia el calor empleando únicamente estímulos térmicos..... | 34 |
| 7 | Discusión general..... | 39 |
| 8 | Conclusiones..... | 43 |
| 9 | Bibliografía..... | 44 |
| 10 | Anexo..... | 50 |

Resumen

La presente investigación estudia la orientación hacia el calor en crías del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) dado que estas, a diferencia de otras crías de mamíferos altriciales, siempre se desplazan por sí mismas hacia fuentes de calor en el nido (Hudson y Distel 1982) para conservar constante su temperatura corporal (Hull y Hull 1982).

El objetivo principal del estudio fue corroborar la capacidad las crías de conejo (gazapos) para orientarse hacia el calor, de manera individual, el día de su nacimiento. Además se intentó: determinar cuáles eran los movimientos locomotores que permitían a los gazapos orientarse hacia el calor, valorar en qué medida lograban los gazapos orientarse hacia temperaturas fisiológicamente apropiadas cuando eran expuestos a gradientes térmicos de distinta intensidad y mostrar si los gazapos podían orientarse hacia el calor sin desplazarse junto a una pared durante el proceso.

Los resultados obtenidos al evaluar el desempeño conductual de 32 gazapos, distribuidos en cuatro condiciones experimentales que variaban tanto en la intensidad del gradiente como en la posición inicial del sujeto, permitieron confirmar que los gazapos son capaces de orientarse hacia el calor desde el día en que nacen. Aunque se lograron definir algunas conductas locomotoras (*recta, cambio de dirección, círculo, tigmotaxis*) al analizar la prueba experimental de cada sujeto, no fue posible determinar qué estrategia empleaban los gazapos para localizar fuentes de calor. La eficiencia con cual los gazapos se ubicaban dentro de temperaturas fisiológicamente apropiadas disminuyó cuando la intensidad del gradiente fue menor. Al evaluar el desempeño conductual de otros 16 gazapos, repartidos en dos condiciones experimentales que variaban en la posición inicial del sujeto, se demostró que estos animales pueden orientarse hacia el calor sin presentar tigmotaxis.

Finalmente se expusieron algunas posibles extensiones de esta investigación, entre las cuales destaca la posibilidad de elaborar un algoritmo que ayude a estipular cuáles son los mecanismos neurales básicos que subyacen la orientación hacia el calor en los gazapos.

1 Introducción

1.1 Orientación

Todos los seres vivos, en algún momento de su vida, se orientan dentro de su ambiente físico procesando la información que los rodea y ejecutando movimientos que los ubican en el espacio. Esta habilidad puede reconocerse desde niveles de organización tan simples como los de las bacterias o protozoarios. Las reacciones de orientación en los organismos comprenden desde movimientos complicados como el forrajeo o la migración, hasta posturas más elementales como aquellas que mantienen constante la posición del cuerpo con respecto a la fuerza de gravedad. En vertebrados estas últimas reacciones están controladas principalmente por órganos de los sentidos del equilibrio, conocidos como aparato vestibular en el oído interno. En el caso de los peces, la acción de dicho aparato les permite mantenerse a flote. Al morir, el pez pierde su postura natural y por ello notamos que flota con el vientre hacia arriba o de costado. En un compendio sobre orientación animal Fraenkel y Gunn (1961) definieron dos tipos básicos de reacciones de orientación: las *cinesis* y las *taxias*. Las *cinesis* abarcan los movimientos locomotores azarosos que ocurren en respuesta a estímulos, sin que exista una orientación del eje del cuerpo del animal con respecto a dichos estímulos. Mientras las *taxias* (sing. *taxis*) incluyen los movimientos locomotores dirigidos con relación a un estímulo específico, lo que permite a los animales acercarse o alejarse de la fuente estimulante (revisado en Fraenkel y Gunn 1961, Brown y Herrnstein 1994, Dingle 1996, Drickamer *et al.* 1996, Randall *et al.* 1997).

1.1.1 Percepción del medio ambiente y respuestas motoras

El medio ambiente está lleno de información que es percibida e interpretada por distintos organismos de diferentes maneras. Dado que toda esta información no siempre es útil y resulta ser más de la que puede procesarse en un momento dado, cada animal debe obtener de su medio la información relevante a su especie, edad y condición fisiológica. A través de receptores especializados y de terminaciones nerviosas libres, los animales con sistema nervioso perciben los estímulos ambientales (químicos, mecánicos, térmicos, eléctricos, magnéticos o luminosos), así como los estímulos provenientes del interior de sus cuerpos (posición de músculos y articulaciones, estado químico y térmico de órganos, etc.).

Dichos estímulos son traducidos en señales eléctricas que pueden ser interpretadas y evaluadas por un sistema nervioso, que generará una respuesta adecuada a las necesidades del animal. Esto permite a muchos organismos multicelulares, ante distintos estímulos, producir una gran variedad de respuestas motoras o fisiológicas. Por su parte, los organismos unicelulares como los paramecios, quienes no cuentan con fibras nerviosas internas para conducir los estímulos provenientes de receptores individuales, logran conducir en su interior la información percibida por medio de la creación de diferencias de potencial a lo largo de la membrana celular. Ante estímulos mecánicos, dichas diferencias son interpretadas por los cilios, los cuales se agitan para propulsar al organismo en la dirección que convenga (revisado en Collett 1983, Land 1983, Randall *et al.* 1997, Slater 2000).

Para que los organismos reconozcan la dirección de la cual proviene un estímulo y puedan orientarse con respecto a éste, deben utilizar la información ambiental (Lowenstein 1966, Schmidt-Nielsen 1997). Bacterias como *Escherichia coli* y *Salmonella typhimurium* modifican la dirección de su nado a medida que evalúan la información sobre la concentración de nutrientes que impera a su alrededor (Kleene 1986, Adler 1987). En condiciones de laboratorio las bacterias mantienen un rumbo fijo, rotando sus filamentos flagelares en el sentido de las manecillas del reloj, cuando viajan a favor de un gradiente nutritivo, y cambian de dirección en más de una ocasión, rotando dichos filamentos en el sentido opuesto, cuando se dirigen hacia sitios donde hay poco alimento (Manson 1990).

La naturaleza de los estímulos a los que responden los animales, muchas veces es la misma para individuos de diferentes taxa. Algunas especies de hormigas del género *Eciton*, al igual que la bacteria *E. coli*, utilizan estímulos químicos para localizar fuentes de alimento. Dichos insectos sociales recorren distintos caminos, durante el forrajeo, dejando un rastro de feromona que es intenso si encuentran alimento o tenue si no lo encuentran. Las demás hormigas del grupo rastrear los caminos dónde la concentración de feromona es mayor, y los transitan con rapidez para llegar al alimento. Las pocas hormigas que por error llegan a zonas no exploradas las recorren de manera lenta y aleatoria (revisado en Gerhart y Krischner 1997).

La percepción del medio ambiente para los organismos, más que un proceso pasivo, es un proceso activo de investigación (Land 1983). Se sabe que algunas especies de

vertebrados que incluyen peces, anfibios, aves y mamíferos, generan ondas de manera continua con su nado, órganos eléctricos o vocalizaciones ultrasónicas, y analizan el patrón de las ondas reflejadas por el medio para obtener una representación espacial de sus alrededores (Randall *et al.* 1997, Slater 2000).

Pero ¿cómo genera el sistema nervioso de los animales, ante estímulos específicos, los movimientos que observamos y reconocemos como conductas? Si nos detenemos a reflexionar un poco esta pregunta, tomando en cuenta que dichos movimientos tienen su origen en la ejecución de programas neurales específicos (secuencias de instrucciones para los músculos), resulta impresionante observar cómo un animal ejecuta una respuesta automática ante una situación, sin necesidad de hacer consciente cada uno de los movimientos que requiere para llevarla a cabo. Por ejemplo, un león (*Panthera leo*) que detecta a su presa, la persigue y finalmente la prende, realiza una secuencia de movimientos que requieren la acción conjunta de un gran número de músculos. Si durante la caza el león requiriera estar consciente de cada uno de estos músculos y de la secuencia en que deben ser accionados, probablemente nunca alcanzaría a su presa. O en el caso de un ciempiés, ¿qué tan complicado resultaría caminar si tuviera que pensar en el orden en que sus patas deben ser movidas?

En un afán por definir las unidades de la conducta o patrones conductuales, muchos investigadores se han dedicado a inventariar detalladamente lo que los animales hacen y cómo lo hacen. La idea de que ciertos estímulos ambientales (*estímulos signo*) desencadenan determinadas respuestas motoras programadas (*pautas de acción fija*) fue concebida alrededor de 1930 por los etólogos Konrad Lorenz y Niko Tinbergen, quienes definieron dichas respuestas motoras como las unidades del comportamiento. Una de las principales características de las pautas de acción fija es que una vez iniciadas este tipo de secuencias, no hay nada en el ambiente que detenga su ejecución. Intensos debates han surgido como objeción a ésta y a otra premisa, que señala que dichos comportamientos son heredados. Dichos debates han llevado a los investigadores a definir las unidades del comportamiento estadísticamente. Se considera entonces que los patrones conductuales, para ser identificados como tales, requieren que su ocurrencia no sea azarosa y de cierta manera sea regular y predecible (revisado en Stamp 1983, Randall *et al.* 1997, Slater 2000). Finalmente, debe recordarse que la categorización de las secuencias motoras es sólo una

herramienta que nos permite estudiar la conducta que presentan los organismos en respuesta a una gran cantidad de estímulos ambientales.

1.2 Temperatura

Entre los múltiples atributos del medio ambiente, la temperatura aparece como un factor determinante para la vida pues ésta sólo ocurre dentro de un estrecho rango de valores de temperatura. A pesar de ello la mayoría de los seres vivos pueden tolerar amplias diferencias de temperatura ambiental, particularmente las aves y los mamíferos polares que viven bajo un aire cuya temperatura es de $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante el invierno y de $+37\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante el verano. Dicha tolerancia es posible gracias a que los animales logran mantener su temperatura corporal dentro un rango muy estrecho, permitiendo así el funcionamiento óptimo de sus enzimas y proteínas estructurales. Algunas temperaturas corporales, mantenidas durante la actividad por distintas especies, son: $30.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ en erizos del género *Echidna*, $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ en humanos (*Homo sapiens*) y $39.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ en pollos (*Gallus domesticus*). Las temperaturas que se alejan demasiado del rango de temperatura corporal óptimo pueden causar la muerte a los animales por hipertermia, al desnaturalizar sus enzimas, o por hipotermia, al alterar sus estructuras celulares por la formación de cristales de hielo (revisado en Fraenkel y Gunn 1961, Prosser y Heath 1991, Willmer *et al.* 2000, Fanjul 2002).

A lo largo de diferentes períodos geológicos, los cambios climáticos han provocado tanto extinciones masivas como radiaciones adaptativas. Durante el transcurso del año, cambios climáticos de menor magnitud provocan que algunas especies migren en busca de las condiciones térmicas apropiadas para su supervivencia y su reproducción. Los cambios climáticos también son apreciables durante el transcurso de un día, tiempo en el que afectan notablemente la conducta y la fisiología de los animales. La mayoría de los organismos y en especial los terrestres, debido al rápido calentamiento o enfriamiento que sufre el aire por su bajo calor específico, son capaces de detectar con precisión los cambios de temperatura relevantes a su especie. Aunque, en términos físicos, el estímulo que los animales perciben es el calor y no la temperatura. La última es una medida que refleja el

nivel de energía térmica que existe en un sistema (revisado en Fraenkel y Gunn 1961, Cassata *et al.* 2000, Willmer *et al.* 2000).

Los animales han desarrollado a lo largo de la evolución, mecanismos conductuales y fisiológicos para mantener constante su temperatura corporal. En el primer caso, los animales aprovechan las propiedades físicas de transmisión del calor (radiación, conducción, convección y evaporación) para obtenerlo de fuentes externas o para liberarse de un exceso del mismo. En el caso de los mecanismos fisiológicos, los animales generan el calor que necesitan por medio de procesos metabólicos. Una clasificación basada en el origen del calor corporal, define a los animales como endotermos, si obtienen calor a través de la actividad metabólica, o como ectotermos, si obtienen calor de fuentes externas por transferencia. Sin embargo estrategias tan elementales como la conducta heliotérmica o la tigmotérmica, tan costosas en términos metabólicos como la vasoconstricción o la sudoración, así como la activación de los mecanismos neuroendocrinos que hacen posible la migración o la hibernación, son empleadas tanto por animales endotérmicos como ectotérmicos para regular su temperatura corporal o para adaptar sus cuerpos a los cambios térmicos de las estaciones del año (revisado en Willmer *et al.* 2000, Fanjul 2002).

1.2.1 Termotaxis

La termotaxis, para propósitos generales, se define como el desplazamiento orientado positiva o negativamente hacia estímulos de naturaleza térmica. Este tipo de reacción, observado incluso en bacterias (Dusenbery 1992), permite a los organismos colocados en un gradiente térmico ubicarse en la temperatura óptima para llevar a cabo sus procesos fisiológicos. Pero ¿dónde encuentran los animales gradientes térmicos? Sobre la superficie terrestre, existen regiones geográficas de distintas características climáticas (desiertos, bosques, tundras, etc.). Aún a escalas más pequeñas, como la superficie de una montaña, las diferencias térmicas entre la zona sombreada y la zona soleada son notables. Es entre zonas contiguas, del suelo agua o aire, donde se producen los gradientes térmicos que rodean a los animales (Fraenkel y Gunn 1961). Para cada especie existe un rango de temperaturas ambientales, denominado *zona termoneutra*, dentro del cual la tasa basal de producción de calor compensa la pérdida de calor hacia el ambiente. Las temperaturas que se alejan de la zona termoneutra, evocan respuestas termorregulatorias en los animales

como las contracciones musculares ante el frío o la sudoración o el jadeo ante el calor. En la zona termoneutra no se requieren mecanismos químicos o físicos para controlar la pérdida o producción de calor (Randall *et al.* 1997, Fanjul 2002). Por esta razón, al enfrentarse a los gradientes térmicos, la mayoría de los seres vivos buscan activamente temperaturas semejantes a la zona termoneutra para mantener constante la temperatura de sus cuerpos. La predisposición de los adultos por ciertas temperaturas, es en parte producto de la exposición a temperaturas ambientales específicas durante su desarrollo (revisado en Prosser y Heath 1991, Gordon 1993, Lagerspetz 2000).

Hasta ahora, son pocos los mecanismos de reacción hacia la temperatura que han sido identificados como taxias. La termotaxis ha sido registrada en animales que emplean la información térmica como guía, para alcanzar zonas donde existan estímulos relevantes para su supervivencia (Fraenkel y Gunn 1961). Los protozoarios *Dictyostelium discoideum*, habitantes de suelos húmedos, responden ante la escasez de alimento agregándose y formando unseudoplasmodio capaz de migrar (Kudo 1966). Durante su fase deseudoplasmodio, *D. discoideum* puede detectar cambios de temperatura tan pequeños como 0.05 °C lo que le permite realizar movimientos termotáxicos para alcanzar la superficie terrestre, donde las condiciones para la liberación y dispersión de sus esporas son óptimas (Poff y Skokut 1977, Mareé *et al.* 1999). Un ejemplo que ilustra el empleo de la termotaxis como un medio para alcanzar el alimento es el nemátodo *Meloidogyne incognita*, el cual durante su fase juvenil emplea la información térmica disponible en el suelo para colocarse a una profundidad de 5 cm. A este nivel del suelo existe un gradiente químico, creado por el dióxido de carbono que liberan las raíces de las plantas que *M. incognita* parasita. Dicho gradiente es empleado por el parásito para alcanzar a su huésped (Dusenbery 1992).

En 1995 Mori y Ohshima, al realizar un gran esfuerzo por comprender los mecanismos que subyacen la percepción y la adaptación térmica, lograron describir el circuito neuronal que regula la termotaxis en el nemátodo *Caenorhabditis elegans*, un habitante más de las capas superficiales del suelo. Este organismo multicelular, empleado intensamente en estudios genéticos, es un excelente modelo para el estudio de la termotaxis porque puede orientarse hacia la temperatura bajo la cual creció, al ser colocado en gradientes térmicos tan pequeños como 0.001 °C / cm. La conducta de nemátodos *C. elegans* criados a temperaturas ambientales de 20 °C, ha sido estudiada de manera

individual en gradientes térmicos concéntricos y de manera grupal en gradientes térmicos lineales. Al iniciar una prueba experimental sobre una temperatura de 25 °C en gradientes concéntricos, los nemátodos se orientan hacia una zona donde la temperatura va de los 17–20 °C y permanecen ahí realizando movimientos que dibujan círculos. En una situación similar, al iniciar una prueba experimental sobre una temperatura de 22 °C en gradientes lineales, los nemátodos se mueven hacia temperaturas más frías y cercanas a los 20 °C (revisado en Dusenbery 1992, Mori y Ohshima 1995, Thomas 1995, Cassata *et al.* 2000).

La mayoría de los mecanismos animales de reacción hacia el calor han sido identificados como *cinesis* (Fraenkel y Gunn 1961), es decir como reacciones azarosas que permiten a los organismos orientarse con respecto a estímulos térmicos. Las temperaturas seleccionadas por organismos colocados en distintos gradientes térmicos, así como la capacidad conductual y fisiológica de los mismos para termorregularse, ha sido determinada y descrita en distintos estudios (Hill 1961, Madge 1961, Rovee-Collier *et al.* 1997). Sin embargo, todavía son pocos los estudios que describen con lujo de detalle los mecanismos que emplean los animales para orientarse hacia el calor.

1.2.2 Termotaxis en mamíferos neonatos

Los neonatos de muchos mamíferos resultan particularmente sensibles a los gradientes térmicos debido a que al nacer requieren de manera súbita sobrevivir en un ambiente donde la temperatura varía constantemente. Durante sus primeros días de vida, las crías de mamíferos pequeños cuyo desarrollo concluye en gran parte fuera del útero, son propensas a perder más calor del que pueden generar (Blumberg y Sokoloff 1998). La alta conductividad térmica de estas crías es atribuida tanto a la gran área de superficie que presenta su cuerpo con respecto a un pequeño volumen, como a la ausencia de un pelaje que las aisle térmicamente. Lo anterior, junto con la limitada capacidad de los recién nacidos para incrementar su metabolismo en ambientes fríos y así poder producir calor (Rouvinen-Watt y Harri 2001), hace que las crías de animales como los lagomorfos, roedores y pequeños mustélidos sólo puedan mantener constante su temperatura corporal por medios fisiológicos, dentro de un limitado rango de temperaturas ambientales (Satinoff *et al.* 1976, Hull y Hull 1982). Debido a ello, algunos autores consideran que los mamíferos neonatos son animales esencialmente ectotermos (Leonard 1974, Johanson 1979, Prosser y

Heath 1991) que emplean la conducta como un medio predominante para lograr el control térmico (Gordon 1993).

La manera más sencilla de ubicarse dentro de un ambiente térmico favorable es moverse de un sitio a otro (Ogilvie y Stinson 1966). Los mamíferos en desarrollo cuentan con mecanismos consistentes de termorregulación conductual. Al integrar la información térmica percibida, los mamíferos neonatos pueden ejecutar movimientos que los conduzcan hacia temperaturas particulares en un gradiente térmico, o pueden hallar a sus compañeros de camada dentro del nido y permanecer junto a ellos para lograr regular su temperatura y conservar su energía (Alberts 1978b, Prosser y Heath 1991, Gordon 1993). Al ser colocados sobre un gradiente térmico, mamíferos neonatos como los cerdos (*Sus scrofa*), conejos (*O. cuniculus*), hamsters (*Mesocricetus auratus*), ratas (*Rattus norvegicus*) y ratones (*Mus musculus*), son capaces de desplazarse hasta localizar una zona térmica sobre la superficie del gradiente, que sea semejante a su temperatura termoneutra y en la cual el calor que pierdan sea igual al que reciban (Mount 1963, Ogilvie y Stinson 1966, Jeddi 1971, Leonard 1974, 1982, Satinoff *et al.* 1976, Johanson 1979, Hull y Hull 1982). El comportamiento termotáxico es muy estable durante los primeros días de vida en ratas y hamsters (Leonard 1974, Alberts 1978b), y se observa en el nido cuando las crías alejadas de la madre o de la camada se mueven en busca de estas fuentes de calor externo. Al agruparse en ausencia de la madre, las crías logran reducir la pérdida de calor y regular sus temperaturas corporales, al disminuir el área de superficie expuesta y al distribuir el calor disipado entre los compañeros de camada (Alberts 1978a, 1978b, Leonard 1982, Sullivan *et al.* 1988, Newkirk *et al.* 1995, Blumberg y Sokoloff 1998).

En los hamsters dorado (*M. auratus*), como en muchos otros mamíferos, la madre provee calor y alimento a sus crías, pero también se encarga de regresar al grupo a cualquiera de éstas que por razones extraordinarias se encuentre apartada del mismo. Al observar que las crías que se separan son capaces de retornar al grupo por sí solas y que permanecen agrupadas en ausencia de la madre, Leonard (1974) se interesó en determinar las propiedades de las respuestas térmicas de las crías de hamsters dorado. La autora descartó la posibilidad de que dichas crías se orientaran hacia sus hermanos por el olor, al menos durante los primeros siete días de vida, debido a que el sentido del olfato se termina de desarrollar durante dicho período. El diseño de distintos experimentos permitió a

Leonard (1974) mostrar algunas particularidades sobre la orientación hacia el calor, observada en neonatos de hamsters dorado colocados sobre un gradiente térmico: a) dicha orientación no era resultado de una exploración azarosa (*cinensis*) del gradiente sino de una respuesta rápida y completamente dirigida (*taxis*) hacia el calor, b) los hamsters dorado se alejaban rápidamente de las zonas frías porque ahí perdían calor, c) la alta sensibilidad térmica de las crías se debió a la integración espacial o temporal de la información térmica proveniente de distintas partes del cuerpo.

En un estudio posterior, Johanson (1979) demostró que la expresión de la termotaxis en las crías de *R. norvegicus* se encuentra influenciada determinantemente por la edad, el aislamiento y el manejo repetido de las mismas. Sólo hasta el tercer día de exposición a un gradiente térmico, las ratas que habían sido confinadas a una incubadora mostraron una orientación sostenida y dirigida hacia el calor a lo largo del gradiente. La autora señaló que la conducta observada no constituía un simple reflejo de huida producido por la percepción de un frío intenso al iniciar la prueba, ya que al dirigirse hacia el calor las crías interrumpían con frecuencia y por períodos breves su desplazamiento, retomándolo posteriormente sin mayores complicaciones. Incluso las crías que volvieron sus pasos hacia el frío, lo hicieron por pocos centímetros antes de girar y dirigir nuevamente su desplazamiento hacia el calor. A pesar de haberse realizado bajo circunstancias extraordinarias para el desarrollo de una rata, como son el encontrarse apartada del resto de la camada y ser expuesta en repetidas ocasiones a un gradiente de temperaturas, la investigación de Johanson (1979) demostró que las crías de *R. norvegicus* presentan termotaxis positiva hacia el calor al ser expuestas a un gradiente térmico.

A pesar de que existen estudios que señalan o demuestran la capacidad termotáxica de los mamíferos neonatos para orientarse positivamente hacia fuentes de calor (Mount 1963, Ogilvie y Stinson 1966, Alberts 1978a, 1978b, Newkirk *et al.* 1995, Blumberg y Sokoloff 1998, Rouvinen-Watt y Harri 2001), son pocos los estudios que realmente describen y analizan con detalle las conductas locomotoras de tales organismos durante la termotaxis (por ejemplo Leonard 1972, Johanson 1979). Este tipo de información conductual puede ayudar a descubrir las vías senso-motoras que subyacen a un comportamiento adaptativo como la termotaxia, en mamíferos recién nacidos.

1.3 El gazapo como modelo para el estudio de la termotaxis

El estudio de los movimientos termotáxicos que emplean los mamíferos altriciales para orientarse positivamente hacia el calor, requiere de un animal que efectúe dichos movimientos de manera rápida e inequívoca desde su nacimiento. Se consideró a las crías del conejo europeo (*O. cuniculus*) como sujetos de estudio, por ser capaces de regular su temperatura conductualmente desde sus primeras horas de vida después del parto (Satinoff *et al.* 1976, Hull y Hull 1982). Las habilidades locomotoras de los gazapos al nacer, están mucho más desarrolladas que las de otros mamíferos neonatos como las ratas (*R. norvegicus*), los ratones (*M. musculus*), los hamsters (*M. auratus*) y los humanos (*H. sapiens*) (Hull y Hull 1982). Por ejemplo, los ratones de cero días de edad requieren en promedio alrededor de 15 min para desplazarse una distancia de 2.5 cm (Ogilvie y Stinson 1966), mientras que los conejos de la misma edad sólo requieren entre 1–5 min para desplazarse una distancia de por lo menos 40 cm (Hull y Hull 1982). Dicha habilidad locomotora aunada a la capacidad de los gazapos para orientarse positivamente hacia fuentes de calor, permite pensar que estos animales son aptos para estudiar y describir los movimientos termotáxicos que presentan al ser expuestos a un gradiente térmico. De igual forma, el inusual cuidado materno provisto por las conejas permite confiar en que los gazapos expresarán movimientos termotáxicos, pues éstos son los únicos responsables de su termorregulación.

2 Antecedentes

2.1 Cuidado maternal de la coneja

A diferencia de otras hembras de mamíferos cuyas crías también son altriciales, la coneja provee poco cuidado maternal. Este consiste en: la construcción de un nido subterráneo con pasto seco y pelo de su pecho y vientre hacia el final de la gestación de 31 días; la limpieza rápida de las crías a medida que éstas van naciendo dentro del nido; un período corto de amamantamiento diario donde el contacto de la madre con las crías no sobrepasa los 5 min; y por último, el cierre y ocultamiento de la única entrada al nido después de la visita de amamantamiento. Debido a tales circunstancias de cuidado maternal, la coneja no provee calor de manera continua a sus gazapos, ni los regresa al nido cuando éstos se alejan del mismo accidentalmente (revisado en Ross *et al.* 1959, Hudson y Distel 1982, 1989, 1998, Hudson *et al.* 1998, 2000).

2.2 Conducta y desarrollo de los gazapos

Los conejos se muestran muy activos desde los pocos instantes después de su nacimiento. Mientras la madre termina de parir a todas las crías, aquellas que nacieron primero alzan sus cabezas en busca del vientre materno y a veces logran obtener leche de algún pezón (Hudson *et al.* 1999). Cuando la madre sale del nido por primera vez, los gazapos no presentan pelo, su control motor es limitado y tanto sus oídos externos como sus ojos están cerrados. Alrededor de los 7 días de edad, las crías de conejo comienzan a mostrar respuestas de orientación hacia estímulos auditivos. Entre los 9–10 días de edad, abren sus ojos por primera vez. Alrededor de los 15 días de nacidos, los gazapos ya presentan un pelaje bien desarrollado, pueden termorregularse fisiológicamente y comienzan a salir del nido (revisado en Hudson y Distel 1982, 1998, Hudson 1998; Hudson *et al.* 2000).

Mientras están confinadas al nido, las crías de conejo permanecen la mayor parte del tiempo agrupadas debajo del pelo y pasto seco. Sólo se muestran activas entre 1 y 2 hrs antes de que ocurra la cotidiana visita materna, después de lo cual vuelven a la inactividad. Anticipando la sesión alimenticia, las crías salen de entre el material del nido que las aísla

térmicamente. Lo cual les facilita la localización de los pezones, cuando la madre entra al nido y adopta la posición típica de amamantamiento. Al detectar la inminencia de la partida de la coneja, las crías liberan de inmediato los pezones y así evitan ser arrastradas fuera del nido. Entonces los gazapos orinan simultáneamente, se sumergen en el material del nido y se dispersan. Una vez secos, se agrupan nuevamente en la zona más caliente del nido (revisado en Hudson y Distel 1982, 1989, Hudson 1998). La anticipación de las crías al amamantamiento forma parte de un ciclo circádico endógeno, y no es una simple respuesta originada por la ausencia de alimento en el estómago de las crías. La gran consistencia con que los gazapos llevan a cabo este ciclo, aún cuando se exponen a perder calor saliendo de entre el material del nido, constituye una estrategia de supervivencia ya que logran incrementar su posibilidad de obtener alimento durante la corta visita materna (revisado en Hudson y Distel 1982, Hudson 1998, Jilge *et al.* 2000).

Dado el restringido cuidado maternal que reciben las crías de conejo, estas deben ser capaces de regular su temperatura corporal por medios fisiológicos y conductuales.

2.3 Estrategias termorregulatorias de los gazapos

2.3.1 Fisiológicas

Los mecanismos de termorregulación fisiológica están presentes en los gazapos desde su nacimiento, momento en el que requieren por primera vez producir calor para regular su temperatura corporal (Hardman *et al.* 1969b, Hull y Hull 1982). La termogénesis como respuesta al frío en las crías de conejo ocurre principalmente en el tejido adiposo pardo que poseen al nacer (Hull y Segall 1965a, 1965b, 1965c, Hardman *et al.* 1969a). Este tejido especializado, presente también en otros mamíferos neonatos, es considerado como un órgano termogénico capaz de producir calor rápidamente. Esto se debe a que la grasa parda, a diferencia de la grasa blanca, contiene en sus células las enzimas necesarias para oxidar los ácidos grasos y entonces liberar energía en forma de calor (revisado en Randall *et al.* 1997, Fanjul 2002). En los gazapos el tejido adiposo pardo llega a constituir hasta un 5 % del peso corporal y se localiza principalmente alrededor del cuello y entre los hombros, aunque también se puede encontrar en pequeñas cantidades alrededor de los riñones, en las axilas y en el pecho (Dawkins y Hull 1964, Hull y Segall 1965a). La extensa red

vascularizada que presenta el tejido adiposo pardo permite que el calor ahí generado llegue a otros órganos del cuerpo por medio de la sangre en circulación. De esta manera órganos vitales como el cerebro y el corazón pueden ser calentados en situaciones de emergencia (Heim y Hull 1966, Randall *et al.* 1997, Fanjul 2002).

A pesar de la capacidad que tienen los gazapos para producir calor, estos no son capaces de mantener constante su temperatura corporal en ambientes fríos donde la temperatura ambiental es menor de 30 °C (Hull 1965, Dawkins y Hull 1964, Jeddi 1971, 1972). Dicha incapacidad se debe al escaso aislamiento térmico que la crías de conejo tienen durante sus primeros días de vida, cuando aún no cuentan con un pelaje bien desarrollado y su área de superficie corporal con respecto a su volumen es muy grande. Estos factores físicos provocan que los conejos neonatos, a diferencia de los adultos, sean incapaces de retener el calor que producen. Sin embargo el aislamiento térmico de los gazapos aumenta notablemente durante sus 10 primeros días de vida, al disminuir su relación área / volumen. Otro cambio, también observado en gazapos de corta edad, ocurre en su respuesta termogénica. A medida que los gazapos crecen, son menores las temperaturas ambientales que promueven en ellos la necesidad de incrementar su producción de calor mediante el consumo de oxígeno. Dichas temperaturas se encuentran por debajo de: 35 °C en el día 0, 33 °C en los días 4–5 y 30 °C en los días 9–10 de edad (revisado en Hull 1965).

2.3.2 Conductuales

Los mecanismos de termorregulación conductual en gazapos, cuya edad varía entre 6 horas y 10 días, pueden registrarse como los movimientos que realizan cuando no existe un balance en el intercambio de calor ocurrido entre sus cuerpos y el ambiente. Estas conductas termorregulatorias comprenden desde los movimientos de orientación realizados durante la búsqueda de calor y aislamiento térmico, hasta los movimientos que les permiten extender o contraer sus cuerpos para ajustar el área de superficie corporal que exponen al intercambio de calor con el ambiente. Dichos movimientos, ejecutados tanto por gazapos aislados como por grupos de gazapos, son perceptibles desde poco después del nacimiento (revisado en Jeddi 1971, Satinoff *et al.* 1976, Hull y Hull 1982).

Los gazapos logran aislarse térmicamente, al encontrarse solos en el nido por primera vez, presentando dos de sus primeras conductas termorregulatorias: la excavación y el enterramiento en el material del nido. La siguiente conducta de naturaleza termorregulatoria que aparece es el agrupamiento. Dicha conducta es muy importante porque, al igual que en otros mamíferos altriciales, reduce el área de superficie expuesta y permite a los hermanos de camada compartir el calor que generan sus cuerpos (revisado en Alberts 1978b, Hudson y Distel 1982, Hull y Hull 1982).

Fuera del nido y ante la presencia de un gradiente de temperaturas, los gazapos consiguen el control térmico de sus cuerpos buscando activamente y estableciéndose en una zona térmica que reduzca al mínimo su necesidad de producir calor por medios fisiológicos. De esta manera, el calor que pierden debido a su escaso aislamiento térmico puede ser recuperado por conducción desde la superficie del sitio en el que se ubiquen dentro del gradiente (revisado en Satinoff *et al.* 1976, Hull y Hull 1982, Randall *et al.* 1997). Tal sitio o zona térmica corresponde a la temperatura termoneutra de los gazapos, que se encuentra entre los 32–36 °C (Bernard y Hull 1964, Hull 1965, Hardman *et al.* 1969b, Vármai *et al.* 1970, Sokal y Sincalir 1976).

En un estudio sobre la termorregulación conductual de los gazapos durante sus primeros días de vida, Hull y Hull (1982) describieron las conductas de estos animales dentro de un gradiente térmico definido. Encontraron que las crías entre 0 y 5 días de edad introducidas de manera individual sobre la esquina fría del gradiente, comenzaban a moverse de manera aparentemente azarosa hasta alcanzar una región más inclinada del gradiente desde la cual dirigían sus movimientos hacia el calor. Los primeros 5 min de prueba eran suficientes para que los gazapos llegaran a un sitio térmicamente favorable, en el cual extendían sus cuerpos y permanecían durante 90 min más ajustando su posición ocasionalmente. Por el contrario, las crías introducidas individualmente sobre la esquina caliente del gradiente, permanecían en dicho sitio de 3–5 min y posteriormente se desplazaban de manera gradual hacia un sitio similar al alcanzado por las crías iniciadas en la esquina fría. Las temperaturas de superficie que los gazapos seleccionaron sobre el gradiente, variaron de acuerdo a su edad y tamaño siendo poco menores de 40 °C en el día 0, y cercanas a 34 °C en el día 10 de edad.

La conducta de grupos de gazapos, expuestos a distintas temperaturas ambientales, fue descrita por Jeddi (1971) en un estudio cualitativo. Este trabajo reveló que los gazapos colocados en grupo en un ambiente caliente (37–42 °C), se dispersaban y luego presentaban una posición extendida que facilitaba la pérdida de calor corporal. Mientras que los mismos gazapos colocados separados en un ambiente frío (30–20 °C), presentaban una posición enroscada que les permitía retener el calor de su cuerpo. Al resultar insuficiente dicho enroscamiento para prevenir la hipotermia, los gazapos realizaban una exploración activa hasta encontrarse con otros gazapos, con una madre natural o con una madre artificial de pelaje sintético.

Los estudios referidos muestran de manera convincente la habilidad que tienen los conejos recién nacidos para orientarse hacia el calor, pero ninguno describe de manera precisa la manera en que la termotaxis se lleva a cabo. La descripción detallada de la termotaxis es relevante para entender cuáles son los mecanismos neurales que la subyacen.

3 Objetivos

3.1 Objetivo general

Investigar la capacidad que tienen las crías del conejo europeo para orientarse hacia el calor en distintos gradientes térmicos, describiendo las conductas que ejecutan durante dicho proceso.

3.2 Objetivos particulares

Determinar:

- a. Si los gazapos son capaces de orientarse hacia el calor desde el nacimiento.
- b. Si la ejecución de conductas locomotoras específicas permite a los gazapos orientarse hacia el calor.
- c. La eficiencia con la cual los gazapos localizan una temperatura fisiológicamente apropiada en distintos gradientes térmicos.
- d. Si los gazapos se orientan hacia una fuente de calor guiándose solamente por estímulos térmicos, sin presentar tigmotaxis.

4 Hipótesis

Un gazapo ejecutará movimientos termotáxicos dirigidos hacia el calor al ser colocado sobre una zona fría de un gradiente térmico, y será capaz de localizar una zona cuya temperatura se encuentre dentro del rango de temperaturas termoneutras reportadas para estos animales.

5 Metodología

5.1 Animales

Se emplearon un total de 48 crías del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) entre 1 y 9 h de edad ($\bar{x} = 4 \text{ h } 59 \text{ min}$, d.e. = 2 h 26 min), provenientes de 18 conejas de la raza chinchilla (Rabbit Farm, México D.F.). Dichas crías fueron distribuidas en las distintas condiciones experimentales, cuidando que cada condición contara con crías de distintos pesos, para formar muestras independientes de 8 sujetos provenientes de por lo menos 6 camadas. El mismo día del parto las camadas eran removidas del nido y transportadas al laboratorio en cajas de cartón (23 x 13 cm, altura = 15 cm), que contenían papel toalla cortado en tiras, donde permanecían cubiertas con una franela a temperatura ambiente (18–24 °C). Cada cría se pesó por separado, y sólo aquellas cuyo peso se consideró saludable ($\bar{x} = 56.5 \text{ g}$, d.e. = 9.4) fueron seleccionadas para realizar los experimentos. Para facilitar el reconocimiento individual, las crías fueron marcadas en las orejas con plumones indelebles de colores.

5.2 Diseño experimental

Para responder a los objetivos planteados, se diseñó un aparato que permitía el libre desplazamiento de los gazapos sobre una superficie de temperaturas variables.

5.2.1 Gradientes térmicos

Empleando una placa circular de metal ($\varnothing = 60 \text{ cm}$) delimitada por un aro de cartón corrugado (altura = 12 cm) y montada sobre una estructura de metal que la separaba 40-cm del suelo, fue posible elaborar tres gradientes térmicos de distinta naturaleza: fuerte, suave y concéntrico. La naturaleza de dichos gradientes la definían tanto la distribución como la intensidad de los estímulos térmicos presentes en la superficie metálica. La elaboración de cada gradiente térmico se realizó pensando en enfrentar a los gazapos a una situación térmica específica. Por ejemplo, en los gradientes lineales fuerte y suave los gazapos encontrarían en su recorrido diferencias de temperatura drásticas y sutiles, respectivamente. Mientras que al recorrer el gradiente

concéntrico se enfrentarían a una superficie de metal, con diferencias de temperatura drásticos, en la cual el calor provendría del centro y el frío de la periferia (Fig. 1).

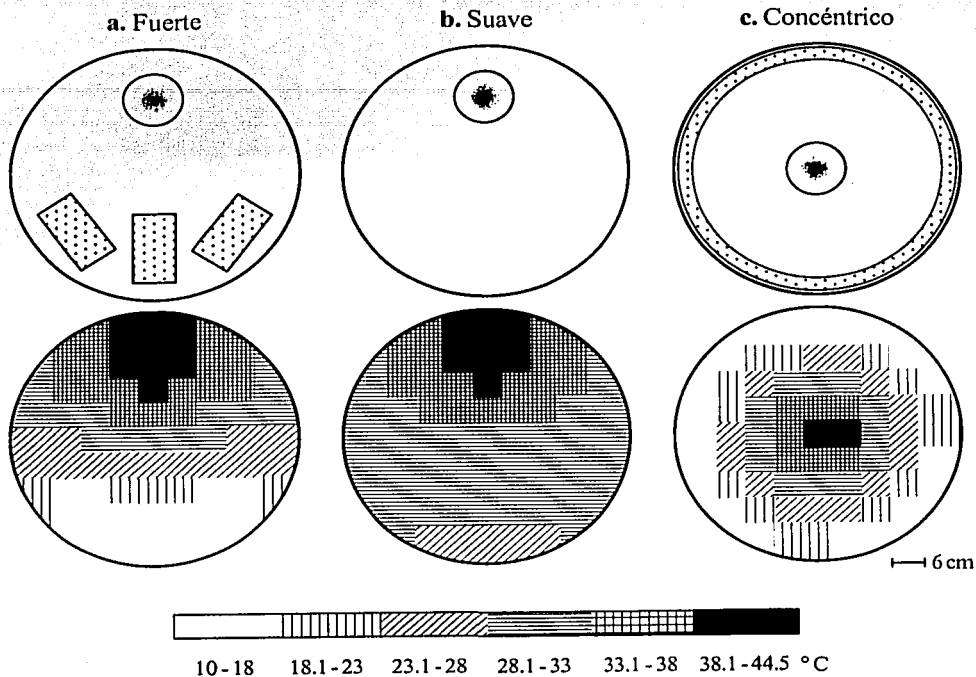


Figura 1. Gradientes térmicos. Arriba se muestran las posiciones fijas que ocuparon por debajo de cada arena la lámpara infrarroja (círculo con difusión), los bloques de hielo (rectángulos con trama punteada) y el aro de hule relleno de hielo (aro con trama punteada). Abajo se muestran las regiones térmicas producidas sobre la superficie cada arena, y se indican las temperaturas correspondientes en la barra con tramas.

Para producir el gradiente fuerte se colocaban por debajo de zonas definidas y en extremos opuestos de la placa de metal, una lámpara infrarroja de 250-W con regulador de voltaje, y tres bloques de hielo (16 x 8.5 cm, altura = 1.5 cm) de uso común en las

hieleras (Fig. 1a). Para producir el gradiente suave sólo se colocaba la lámpara infrarroja por debajo de una zona definida en uno de los extremos de la placa de metal (Fig. 1b). Para producir el gradiente concéntrico se colocaba la lámpara infrarroja y un tubo circular de hule ($\varnothing = 3.7$ cm) relleno de hielo, por debajo del centro y en la periferia de la placa de metal, respectivamente (Fig. 1c). Para estabilizar los gradientes térmicos era necesario calentar por debajo un extremo o el centro de la arena durante 30–60 min. Después de colocar por debajo y en contacto directo con la arena, los bloques de hielo en el gradiente fuerte y el aro de hule con hielo en gradiente concéntrico, se requerían alrededor de 15 min más para lograr la estabilización.

La estabilidad de dichos gradientes térmicos fue examinada en por lo menos tres ocasiones separadas, midiendo la temperatura con un termómetro digital (Control Company, Texas, New Model 4045) sobre 69 puntos marcados en la placa de metal. Cada uno de estos puntos correspondía al centro de un cuadro de 6-cm en una cuadrícula de medición (Fig. 2). Con éste método se pudo comprobar que la variación promedio de la temperatura para cualquier punto sobre la arena fue: $\bar{x} = 1.7$ °C, d.e. = 1.2 en el gradiente fuerte, $\bar{x} = 0.6$ °C, d.e. = 0.4 en el gradiente suave y $\bar{x} = 5.5$ °C, d.e. = 2.2 en el gradiente concéntrico.

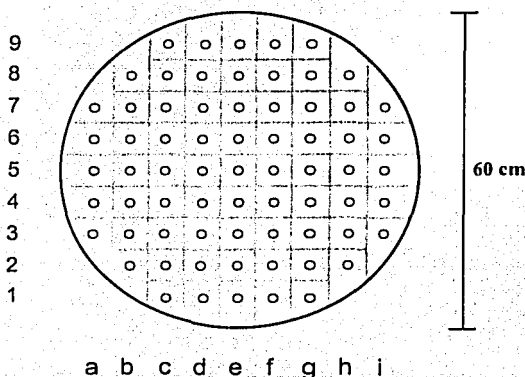


Figura 2. Cuadrícula de medición. Se muestran los puntos (círculos vacíos) sobre los cuales se midió la temperatura en por lo menos tres ocasiones diferentes para cada gradiente térmico. La cuadrícula se empleó para registrar a cada segundo la ubicación espacial (coordenadas) del hocico y de la conducta ejecutada por cada cría. Los cuadros periféricos se muestran modificados porque se ajustaron a la circunferencia.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.2.2 Pruebas conductuales

La duración de las pruebas conductuales fue determinada en pruebas piloto con gazapos de cero días de edad, expuestos al gradiente térmico fuerte. Se consideró que estos animales habían completado la termotaxia, al observar que permanecían sobre una misma temperatura durante 10 s o más. En la mayoría de los casos esto ocurrió antes de que transcurrieran 200 s después de iniciada la prueba. Por esta razón todos los gazapos realizaron una prueba conductual de 200 s, en la que fueron expuestos de manera individual a una de las 6 condiciones experimentales descritas a continuación ($n = 8$ gazapos / condición). Dos condiciones en el gradiente fuerte (11.7 – 43 °C): ‘Fuerte – Inicio Frío’, gazapos iniciados sobre un punto fijo en el lado frío de la arena, y ‘Fuerte – Inicio Caliente’, gazapos iniciados sobre un punto fijo en el lado caliente de la arena (Figs. 1 y 4). Una sola condición en el gradiente suave (27.8 – 43 °C): ‘Suave – Inicio Frío’, gazapos iniciados sobre un punto fijo en el lado frío de la arena (Figs. 1 y 4). Dos condiciones en el gradiente concéntrico (14.4 – 42.8 °C): ‘Concéntrico – Inicio Frío’, gazapos iniciados sobre la periferia fría de la arena, dos sobre cada uno de cuatro puntos fijos con la cabeza dirigida hacia la pared, y ‘Concéntrico – Inicio Caliente’, gazapos iniciados sobre el centro caliente de la arena, dos con la cabeza dirigida hacia uno de cuatro puntos fijos en la periferia (Figs. 1 y 8). Y una condición control con la superficie de la arena a temperatura ambiente ($\bar{x} = 20.7$ °C, d.e. = 1.3): ‘Sin Gradiente’, gazapos iniciados sobre un punto fijo correspondiente al punto de inicio en lado frío de los gradientes fuerte y suave.

Las pruebas conductuales se realizaron en un cuarto pequeño sin corrientes de aire, en el cual la temperatura ambiental registrada fue de 19 a 22 °C ($\bar{x} = 20.8$ °C, d.e. = 0.9).

5.3 Análisis conductual

5.3.1 Registro de la conducta de las crías

La conducta de los gazapos se grabó desde arriba del gradiente con una videocámara (Panasonic NV-M9000PN) colocada a una distancia fija sobre la arena. Se trazó

la cuadrícula de medición a escala (Fig. 2) y se sobrepuso en la pantalla del monitor donde se observaban las pruebas conductuales video-grabadas, para registrar la ubicación del hocico y la conducta de las crías a cada segundo. Se diseñó una hoja de registro (ver anexo) para capturar datos durante la observación de videos, y se definió un repertorio de categorías conductuales para describir con detalle el comportamiento termotáxico de las crías.

5.3.2 Categorías conductuales

Mediante observaciones preliminares se reconocieron ciertas acciones ejecutadas por los gazapos en distintos gradientes térmicos, las cuales se definieron como categorías conductuales de locomoción (Fig. 3):

1. *Recta* – desplazamiento del cuerpo entero manteniendo la cabeza y el cuerpo alineados sobre el mismo eje.
2. *Cambio de dirección* – modificar la orientación del cuerpo durante el desplazamiento por lo menos en 30° al mover la cabeza hacia un lado, y después alinear el eje del cuerpo con el de la cabeza.
3. *Circulo* – desplazamiento del cuerpo entero de manera que el hocico describa un arco de 360°.
4. *Tigmotaxis* – conducta que puede iniciar cuando la cabeza del sujeto choca contra la pared, pero que se caracteriza por el desplazamiento del cuerpo entero manteniendo uno de los costados en contacto con la pared.
5. *Descanso* – permanecer inmóvil, sin desplazar el cuerpo por lo menos durante 10 s, pudiendo ocurrir pequeños ajustes posturales.
6. *Otras* – todas aquellas conductas que no puedan ser definidas como alguna de las anteriores.

5.3.3 Parámetros medidos a las categorías conductuales

Con la intención de cuantificar el desempeño conductual de los gazapos asignados a cada condición experimental ($n = 8$ sujetos / condición), se calcularon las medianas y los rangos intercuartiles para los primeros tres de los siguientes parámetros:

1. *Latencia del descanso* – tiempo [s] transcurrido desde el inicio de la prueba conductual hasta el inicio de la primera conducta de descanso observada.
2. *Temperatura seleccionada* – primera temperatura [°C] en la que se observó en descanso a cada gazapo.
3. *Tiempo total en descanso* – suma de todos los tiempos [s] registrados en las conductas de descanso.
4. *Gazapos en descanso* – número de gazapos que realizaron la conducta de descanso.
5. *Gazapos en sentido contrario* – número de gazapos que se desplazaron hacia el extremo frío del gradiente, cruzando por lo menos dos líneas paralelas de la cuadrícula de medición.

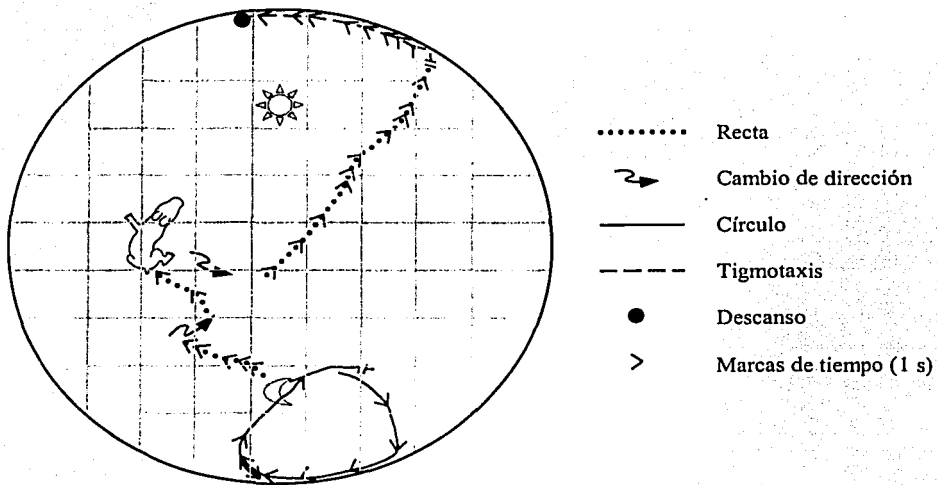


Figura 3. Categorías conductuales registradas. Se muestran fragmentos de la trayectoria de un gazapo sobre el gradiente fuerte. Los distintos tipos de línea indican la conducta ejecutada por el sujeto. Las marcas de tiempo aparecen cada segundo e indican la dirección de la trayectoria.

5.4 Análisis de datos

5.4.1 Prueba interobservador

Dado que factores como la percepción subjetiva del observador pueden interferir con la medición de la conducta (Lehner 1996), y dado que este estudio involucró a un solo observador, se decidió reclutar a un segundo observador y realizar una evaluación de la confiabilidad interobservador. Este tipo de prueba indica hasta qué grado dos o más observadores obtienen los mismos resultados cuando miden la misma conducta (Martin y Bateson 1993). Una manera simple de medir la confiabilidad entre observadores es obtener el *índice de concordancia*. Por ello se procedió a comparar los registros de ubicación del hocico y de conducta ejecutada, obtenidos de manera independiente por dos observadores al medir la conducta de 12 gazapos (2 gazapos de cada condición experimental). Sin tomar en cuenta la conducta tigmotóxica (ver más adelante), la concordancia encontrada entre ambos observadores resultó ser de 0.73 para la ubicación del hocico y de 0.74 para las conductas ejecutadas. Estas cifras resultan ser muy bajas para un estudio en cual las pruebas conductuales han sido video-grabadas y por lo tanto pueden ser analizadas más de una vez, a diferencia de los estudios donde la conducta sólo se analiza en el momento en que ocurre.

Analizando cuidadosamente los registros de ambos observadores, se encontró que la ocurrencia de desacuerdos se vio favorecida por los siguiente factores:

- a. Paralaje, debido a la posición en que quedaba la cuadrícula de medición al ser colocada sobre la pantalla del monitor.
- b. Paralaje, debido al ángulo con respecto a la pantalla del monitor desde el cual cada observador midió la conducta.
- c. No revisar que los registros del hocico, cuando el gazapo lo movía de un cuadro a otro, quedaran en coordenadas adyacentes.
- d. El empleo por parte de los observadores de distintas definiciones para registrar la misma categoría conductual.
- e. Desfasamiento temporal en el registro de la posición del hocico o de la conducta ejecutada.

Sólo en la etapa inicial del trabajo la tigmotaxis no fue considerada para obtener el índice de concordancia, dado que los observadores no pudieron registrarla para cada sujeto.

Esto sucedió porque la definición de dicha categoría conductual era muy ambigua y los observadores no lograban identificarla con precisión. Por ejemplo, un observador llegó a considerar como tigmotaxis cualquier contacto que los gazapos tuvieran con la pared, mientras que el otro observador sólo llegó a considerar como tigmotaxis el desplazamiento en el cual los gazapos se mantenían en contacto con la pared por más de cinco segundos.

Para aumentar la confiabilidad de los registros de la posición del hocico, los observadores acordaron: colocar la cuadrícula de medición sobre el monitor haciéndola coincidir con el mayor número de puntos de referencia marcados sobre la arena (imagen proyectada en el monitor), ubicarse perpendicularmente a la superficie del monitor durante el registro, y cuidar que las coordenadas registradas fueran adyacentes cuando el gazapo movía su hocico de un cuadro a otro. La confiabilidad en el registro de las conductas se incrementó al revisar detenidamente y en repetidas ocasiones, las definiciones de las categorías conductuales observadas en los videos de los gazapos. Por último, se aplicó una fórmula lógica para compensar los no-acuerdos provenientes de registros que estaban desfasados en el tiempo. Dicha fórmula contaba medio punto, en lugar del cero correspondiente al no-acuerdo, cada vez que los registros de posición del hocico o conducta ejecutada se encontraban desfasados en el tiempo por un segundo.

En la etapa final del estudio se tomaron en cuenta tanto los factores arriba mencionados como la conducta de tigmotaxis para realizar la prueba interobservador, y entonces fue posible aumentar el índice de concordancia a 0.91 para los registros de posición del hocico y a 0.91 para las conductas ejecutadas. La comparación de dichos registros se realizó para 6 gazapos (1 de cada condición experimental), con las medidas obtenidas por dos observadores de manera independiente.

5.4.2 Estadística

Debido a que la distribución de los datos no fue normal, se decidió emplear un análisis no paramétrico para comparar los datos de diferentes muestras (Siegel y Castellan 1998, Daniel 2000). Tanto los datos del porcentaje del tiempo de prueba que los gazapos permanecieron en la zona térmica de inicio en las condiciones 'Fuerte – Inicio Frío', 'Fuerte – Inicio Caliente', 'Suave – Inicio Frío' y 'Sin Gradiente', como los datos del porcentaje del tiempo de prueba que los sujetos dedicaron a la ejecución de distintas

conductas locomotoras en las condiciones 'Fuerte – Inicio Frío', 'Suave – Inicio Frío' y 'Sin Gradiente', fueron sometidos a la prueba estadística Kruskal-Wallis. Una vez realizado dicho análisis se compararon pares de muestras independientes, aplicando la prueba de Mann-Whitney.

Para describir los datos obtenidos en las distintas condiciones experimentales, siempre se emplearon las medianas y los rangos intercuartiles (tercero y primero, $Q_3 - Q_1$), a menos que se indicara lo contrario. El análisis estadístico de los datos se realizó empleando el programa SPSS 10.0, mientras en la elaboración de las gráficas se usaron los programas Microsoft Excel 2000 y SigmaPlot 2001.

6 Resultados y discusión

6.1 Termotaxis

Para responder a la pregunta ¿pueden los gazapos de cero días de edad orientarse hacia el calor al ser colocados sobre un gradiente de temperatura? Se dividió la arena en dos zonas térmicas y se midió el porcentaje del tiempo de prueba que los gazapos permanecieron dentro de la zona térmica de inicio. Dicha división fue la misma para las arenas de los gradientes fuerte y suave. El criterio de división empleado para obtener dos zonas térmicas fue la mediana de las temperaturas registradas sobre el gradiente fuerte (Fig. 4). Dado que al dividir el gradiente suave por la mediana de sus temperaturas se obtuvieron dos zonas térmicas muy similares a las obtenidas para el gradiente fuerte, se consideró más práctico utilizar en ambos gradientes la división mostrada en la Fig. 4.

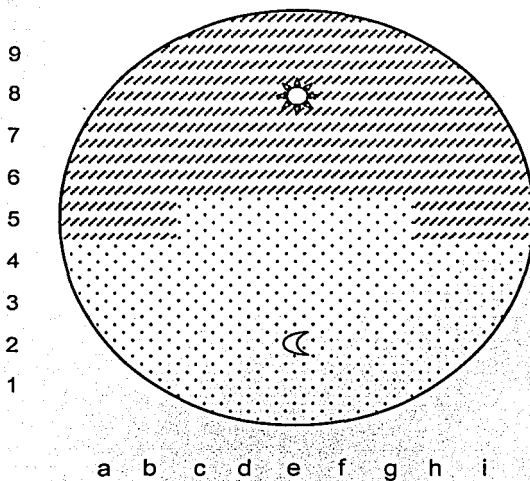


Figura 4. Zonas térmicas y puntos de inicio en los gradientes fuerte y suave. Se muestran las zonas térmicas en que fue dividida la arena para analizar la habilidad termotáctica de los gazapos. En cada zona se indican los puntos de inicio con una luna y un sol, simbolizando el frío y el calor respectivamente. Los rangos de temperatura registrados fueron: en el gradiente fuerte, zona fría 11.7 – 27.6 °C y zona caliente 27.7 – 43.0 °C; y en el gradiente suave, zona fría 27.8 – 30.8 °C y zona caliente 30.9 – 43.0 °C.

Antes de comparar pares de condiciones entre sí, se aplicó la prueba estadística de Kruskal-Wallis a las condiciones 'Sin Gradiente', 'Fuerte – Inicio Frío', 'Fuerte – Inicio Caliente' y 'Suave – Inicio Frío'. Dicho análisis estadístico demostró que existen diferencias

significativas, en el porcentaje del tiempo de prueba que los gazapos permanecieron dentro de la zona térmica de inicio de las cuatro condiciones mencionadas ($H = 24.6$, $g.l. = 3$, $p = 0.0001$).

Los sujetos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío' sólo permanecieron 23% del tiempo de prueba en la zona térmica de inicio, mientras que los sujetos de la condición 'Sin Gradiente' permanecieron 96.5% del tiempo de prueba en un área cuya dimensión era idéntica a la zona térmica de inicio en la condición 'Fuerte – Inicio Frío' (Fig. 5). La aplicación de la prueba Mann-Whitney demostró que esta diferencia fue significativa ($U = 0.000$, $p = 0.001$), lo cual confirma que los gazapos de cero días de edad se orientan hacia el calor al ser expuestos a un gradiente térmico.

Para demostrar que los gazapos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío' se orientaron positivamente hacia el calor, y no se apartaron azarosamente de la zona térmica de inicio, se compararon los porcentajes del tiempo de prueba que los sujetos de las condiciones 'Fuerte – Inicio Frío' y 'Fuerte – Inicio Caliente' permanecieron dentro de su zona térmica de inicio. Dicho porcentaje fue de 23% y 100% para cada una de las condiciones, respectivamente (Fig. 5). Al evaluar la diferencia aplicando la prueba Mann-Whitney se encontró significativa ($U = 0.000$, $p = 0.001$), lo cual demuestra que el desplazamiento o el no-desplazamiento observado en los gazapos colocados sobre el gradiente térmico fuerte, ocurrió en respuesta a las diferencias de temperatura que percibieron al inicio de su prueba conductual.

Por último, y para determinar en qué medida los gazapos podían diferenciar las temperaturas presentes sobre un gradiente térmico, se expuso a una muestra de sujetos al gradiente suave en la condición 'Suave – Inicio Frío'. En primer lugar se observó si los gazapos de esta condición eran capaces de orientarse hacia el calor, lo cual se confirmó al encontrar que el porcentaje del tiempo de prueba que permanecieron en la zona térmica de inicio (30.3%), fue significativamente menor al porcentaje de tiempo que permanecieron en la misma zona los gazapos de la condición 'Sin Gradiente' (96.5%) ($U = 23$, $p = 0.005$) (Fig. 5).

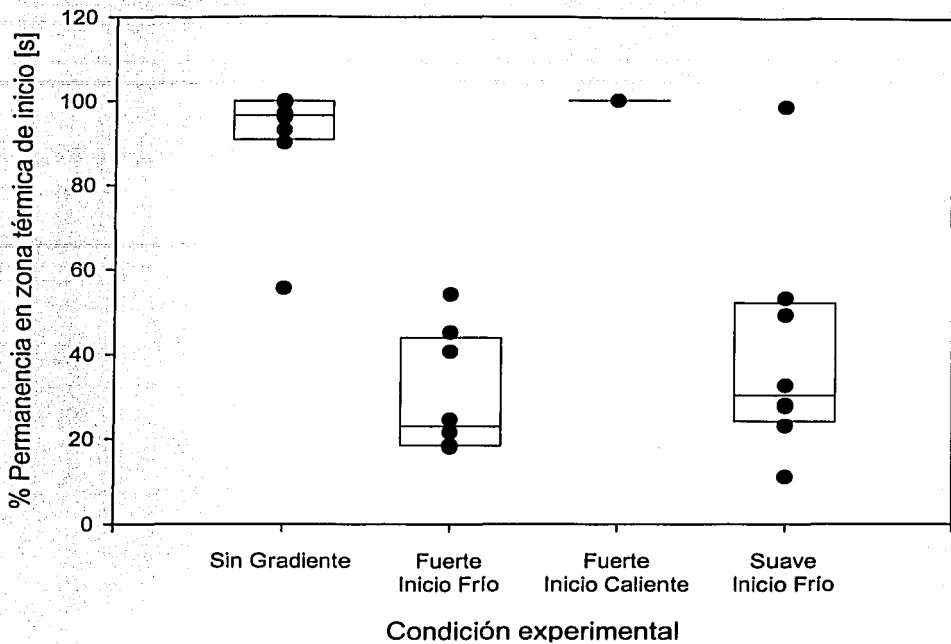


Figura 5. Porcentaje del tiempo de prueba que los gazapos de cuatro condiciones experimentales permanecieron en la zona térmica de inicio. Diagrama de cajas y puntos. Las cajas delimitan el rango intercuartil $Q_3 - Q_1$ (línea superior e inferior, respectivamente) y muestran la mediana (línea que divide la caja) para cada condición. Los puntos, sobrepuestos en algunos casos, representan a los gazapos ($n = 8$ / condición).

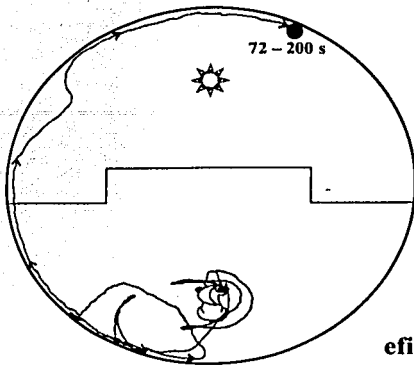
Al observar que la presencia de un gradiente térmico suave no impide a los gazapos orientarse hacia el calor, y que incluso no existe diferencia significativa entre el porcentaje del tiempo de prueba que los sujetos de las condiciones 'Suave - Inicio Frío' y 'Fuerte - Inicio Frío' permanecieron en la zona térmica de inicio ($U = 23, p > 0.1$), se procedió a comparar el desempeño conductual de los gazapos con relación a las diferencias de temperatura presentes en la zona fría en las condiciones 'Suave - Inicio Frío' y 'Fuerte - Inicio Frío'. Cabe recordar que las temperaturas presentes en la zona térmica de inicio del gradiente suave y del gradiente fuerte, fueron muy diferentes. Por ejemplo, al calcular todas

las posibles diferencias de temperatura que podían percibir los gazapos al desplazarse de un cuadro a otro dentro de la zona térmica de inicio, se encontró que en promedio los sujetos de la condición 'Suave – Inicio Frío' estaban expuestos a incrementos de temperatura de hasta 0.4 °C y decrementos de hasta -1.1 °C, mientras que los sujetos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío' experimentaban incrementos de temperatura de hasta 3.9 °C y decrementos de hasta -4.3 °C al desplazarse dentro de la misma zona. Esta diferencia fue probablemente la que causó que los porcentajes de tiempo dentro de la zona térmica de inicio variaran marcadamente entre los sujetos de la condición 'Suave – Inicio Frío', quienes llegaron a permanecer desde un 11% hasta un 98.5% del tiempo de prueba en la zona térmica de inicio. Dicha variación fue menor entre los sujetos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío', quienes permanecieron entre un 18% y un 54% del tiempo de prueba en la zona térmica de inicio. Bajo tal perspectiva, el comportamiento de los gazapos de la condición 'Suave – Inicio Frío' pareció ser menos homogéneo que el de los gazapos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío' (Fig. 5).

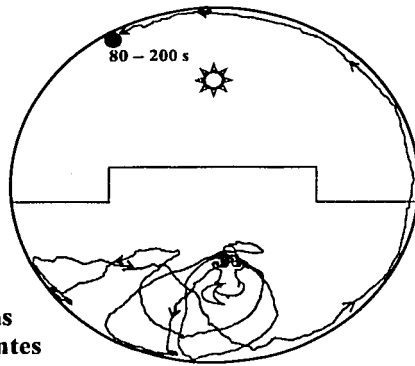
6.2 Conductas ejecutadas durante la termotaxis

Todas las categorías conductuales definidas fueron registradas en las condiciones experimentales 'Fuerte – Inicio Frío' y 'Suave – Inicio Frío', pero no siempre fueron ejecutadas por cada gazapo. Cada individuo describió una trayectoria única durante la prueba, aparentando algunas ser más eficientes que otras para alcanzar una temperatura fisiológicamente apropiada para descansar (Fig. 6). Esto pareció ser causado por el tipo de gradiente al que los gazapos fueron expuestos, pues los ocho sujetos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío' llegaron a descansar sobre temperaturas cercanas a la termoneutra mientras que sólo seis sujetos de la condición 'Suave – Inicio Frío' llegaron a descansar y lo hicieron sobre temperaturas un poco mayores a la reportada como termoneutra (Tabla 1).

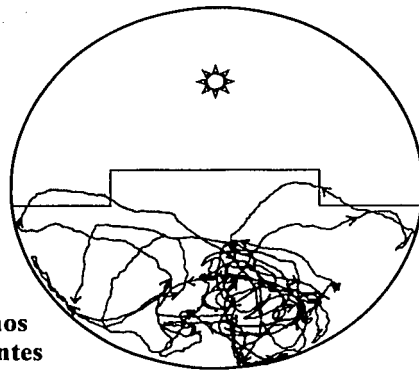
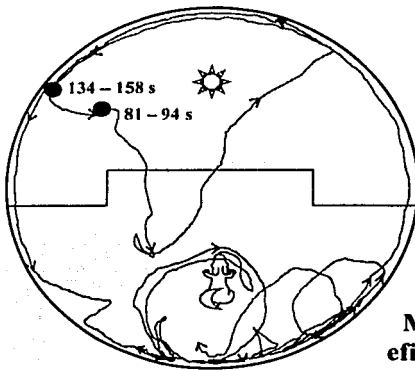
Fuerte – Inicio Frío



Suave – Inicio Frío



**Más
eficientes**



**Menos
eficientes**

Figura 6. Trayectorias ejecutadas por cuatro gazapos en dos condiciones experimentales distintas. Se muestra la trayectoria (línea continua), la dirección de la trayectoria cada 10 s (flechas >) y los lugares dónde los gazapos permanecieron en descanso (círculos rellenos ●). Los tiempos mostrados en segundos [s] corresponden a los períodos de la prueba en los cuales se encontró a los gazapos en descanso.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Para responder a la pregunta ¿permite a los gazapos la ejecución de conductas locomotoras específicas, orientarse hacia el calor? Se midió el porcentaje del tiempo en actividad que los gazapos de las condiciones ‘Sin Gradiente’, ‘Fuerte – Inicio Frío’ y ‘Suave – Inicio Frío’ dedicaron a cada una de las conductas locomotoras (Fig. 7). Antes de comparar los porcentajes del tiempo en actividad que los sujetos de las condiciones mencionadas dedicaron a la ejecución de las conductas círculo, cambio de dirección, otras, recta, y tigmotaxis, se realizó la prueba de Kruskal-Wallis. Se encontró que en las condiciones ‘Sin Gradiente’, ‘Fuerte – Inicio Frío’ y ‘Suave – Inicio Frío’ no existen diferencias significativas entre los porcentajes del tiempo en actividad dedicados a la ejecución de cambio de dirección, otras y recta ($H = 1.2 \text{ g.l.} = 2 p > 0.1$, $H = 1.9 \text{ g.l.} = 2 p > 0.1$, $H = 1.2 \text{ g.l.} = 2 p > 0.1$, respectivamente), pero sí entre los porcentajes del tiempo en actividad dedicados a la ejecución de círculo y tigmotaxis ($H = 4.7 \text{ g.l.} = 2 p < 0.01$, $H = 5.9 \text{ g.l.} = 2 p = 0.05$, respectivamente).

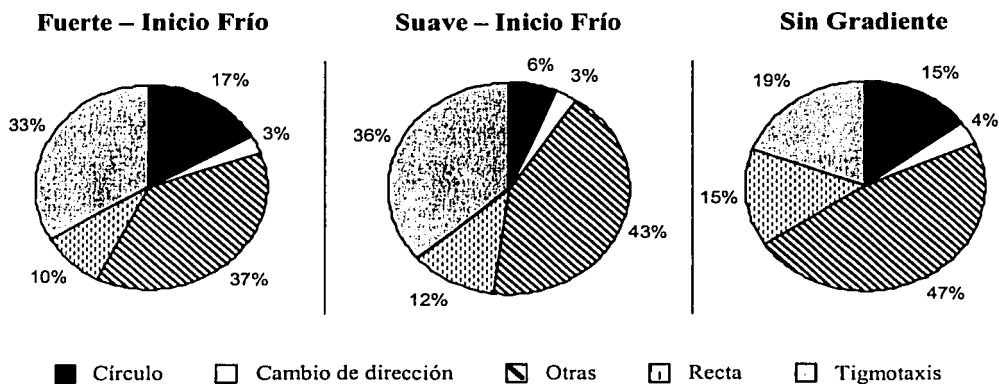


Figura 7. Porcentaje del tiempo en actividad que los gazapos de tres condiciones experimentales dedicaron a la ejecución distintas conductas locomotoras. Los porcentajes del tiempo de prueba que los gazapos dedicaron a la ejecución de las conductas se muestran junto a cada sección.

La única conducta cuyo porcentaje de ejecución difirió significativamente entre las condiciones 'Fuerte – Inicio Frío' y 'Suave – Inicio Frío', al compararse por medio de la prueba de Mann-Whitney, fue la de círculo ($U = 13, p < 0.05$). Lo cual indica que las temperaturas percibidas por los gazapos al inicio de la prueba determinan el porcentaje del tiempo en actividad que estos dedicarán a la ejecución de la conducta círculo, 17% en la condición 'Fuerte – Inicio Frío' al iniciar sobre temperaturas menores a 25 °C y 6% en la condición 'Suave – Inicio Frío' al iniciar sobre temperaturas mayores a 25 °C (Figs. 4 y 7). Es probable que la percepción de una temperatura menor a 25 °C al iniciar la prueba, cause que los gazapos ejecuten la conducta de círculo durante determinado tiempo, como ocurrió en las condiciones 'Fuerte – Inicio Frío' y 'Sin Gradiente' donde los gazapos ejecutaron dicha conducta durante un porcentaje de tiempo similar (Fig. 7).

La latencia del descanso permitió observar la influencia que tiene el tipo de gradiente sobre el tiempo requerido por los gazapos para orientarse hacia el calor. Por ejemplo, se observó que los gazapos expuestos a la condición 'Fuerte – Inicio Frío' requirieron cerca de la tercera parte del tiempo de prueba para llegar a descansar sobre temperaturas que caen dentro de la zona termoneutra, mientras que los gazapos expuestos a la condición 'Suave – Inicio Frío' requirieron poco más de la mitad del tiempo de prueba para llegar a descansar sobre temperaturas superiores a las reportadas como termoneutras (Tabla 1). La influencia que tiene el tipo de gradiente térmico sobre la capacidad de los gazapos para orientarse hacia el calor también puede ser observada en el número de ocasiones en que se les observó ir en contra del gradiente térmico. Sólo la mitad de los sujetos expuestos a la condición 'Fuerte – Inicio Frío' llegaron a caminar del calor hacia el frío, mientras todos los sujetos expuestos a la condición 'Suave – Inicio Frío' presentaron esta conducta (Tabla 1). Esto puede estar indicando que iniciar la prueba conductual en la zona fría de un gradiente donde las diferencias de temperatura son sutiles, no permite a los gazapos distinguir con certeza en qué dirección deben desplazarse para dirigirse hacia el calor.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

| Parámetro medido | Condición experimental | | |
|--------------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | Fuerte | Suave | Sin Gradiente |
| | Inicio Frío | Inicio Frío | |
| | Mediana ($Q_3 - Q_1$) | Mediana ($Q_3 - Q_1$) | Mediana ($Q_3 - Q_1$) |
| Latencia del descanso [s] | 75.5 (103 - 69.5) | 103.5 (193 - 76.5) | 200 (200 - 200) |
| Temperatura seleccionada [°C] | 36.2 (36.8 - 34.6) | 39.3 (40.4 - 37.3) | - |
| Tiempo total en descanso [s] | 96.5 (126.3 - 67) | 74.5 (106.8 - 11.3) | 0 (0 - 0) |
| # de gazapos en descanso | 8 | 6 | 0 |
| # gazapos en sentido contrario | 4 | 8 | - |

Tabla 1. Parámetros medidos a las categorías conductuales. Las medianas y rangos intercuartiles ($Q_3 - Q_1$) sólo se calcularon para tres de los cinco parámetros medidos.

Una nueva aplicación de la prueba de Mann-Whitney mostró que el porcentaje del tiempo empleado en tigmotaxis fue significativamente mayor en los gazapos de las condiciones 'Fuerte - Inicio Frío' y 'Suave - Inicio Frío' que en aquellos de la condición 'Sin Gradiente' ($U = 13, p < 0.05$ y $U = 12, p < 0.05$, respectivamente), lo cual indica que la ejecución de la conducta tigmotaxis guarda alguna relación con la presencia del gradiente térmico en las condiciones 'Fuerte - Inicio Frío' y 'Suave - Inicio Frío'. No se encontró diferencia significativa en el tiempo dedicado a tigmotaxis entre las condiciones 'Fuerte - Inicio Frío' y 'Suave - Inicio Frío' ($U = 25, p > 0.1$), lo cual señala que la ejecución de dicha conducta no se ve afectada por la intensidad del gradiente térmico (Fig. 7). Sin embargo, al observar que los gazapos dedicaron más de la tercera parte del tiempo en actividad a la ejecución de tigmotaxis en las condiciones 'Fuerte - Inicio Frío' y 'Suave -

Inicio Frío' (Fig. 7), se consideró probable que la presencia de una pared estuviera resultando indispensable para lograr la orientación hacia el calor.

6.3 Orientación hacia el calor empleando únicamente estímulos térmicos

El diseño del presente experimento estuvo basado en los resultados obtenidos en los gradientes térmicos lineales e intentó responder a la pregunta ¿pueden los gazapos orientarse hacia el calor guiándose solamente por estímulos térmicos, sin presentar tigmotaxis? Duda que surgió al observar que la mayoría de los gazapos expuestos a los gradientes fuerte y suave, caminaban junto a la pared mientras se dirigían hacia el calor.

Para descartar la posibilidad de que la tigmotaxis estuviera conduciendo a los gazapos hacia fuentes de calor, se fabricó un gradiente térmico concéntrico que evitaba el contacto de los gazapos con la pared. Tal gradiente presentaba dos zonas térmicas en su superficie, una caliente en el centro y una fría en la periferia, divididas por la mediana de las temperaturas registradas sobre el mismo (Fig. 8).

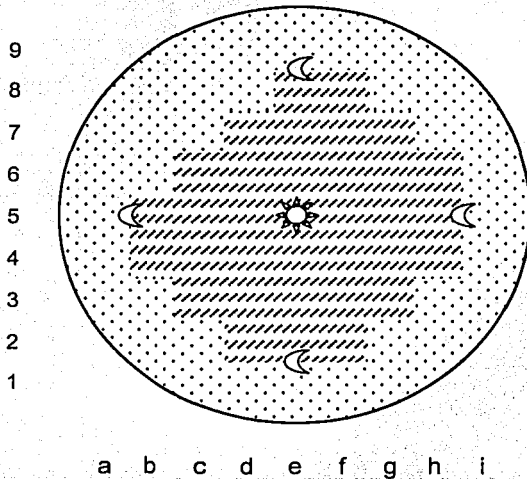


Figura 8. Zonas térmicas y puntos de inicio en el gradiente concéntrico. Se muestran las zonas térmicas en que se dividió la arena con el fin de evaluar la habilidad termotáxica de los gazapos. Los puntos de inicio se indican con cuatro lunas y un sol, que simbolizan el frío y el calor, respectivamente. A pesar de haber sido colocados sobre la intersección de dos zonas, los gazapos iniciados en la zona fría estuvieron rodeados por temperaturas menores a 25 °C. Los rangos de temperatura registrados fueron: zona fría 14.4 – 22.7 °C y zona caliente 22.8 – 42.8 °C.

Al observar que la mayoría de los gazapos de las condiciones 'Concéntrico – Inicio Frío' y 'Concéntrico – Inicio Caliente', se ubicaban por más del 80% del tiempo de prueba en una zona caliente que sólo representaba el 43.3% de la superficie de la arena y evitaban una zona fría que cubría la mayor superficie de la arena, se tuvieron buenas razones para pensar que dichos gazapos podían orientarse hacia el calor en el gradiente concéntrico (Fig. 9).

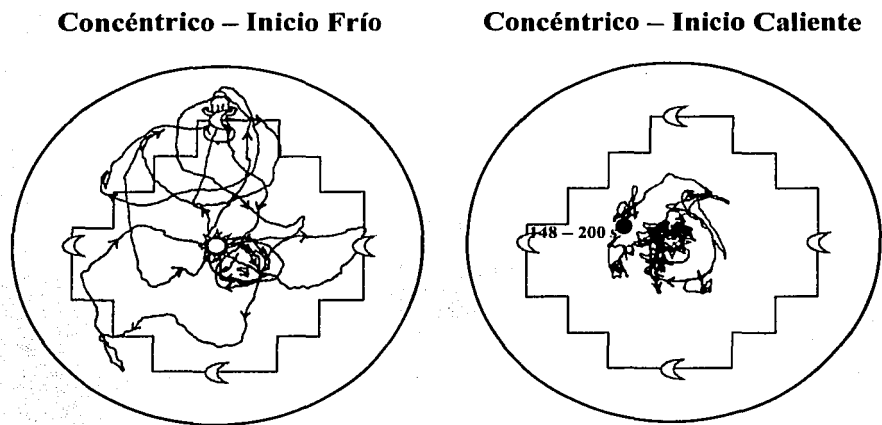



Figura 9. Trayectorias ejecutadas por dos gazapos en dos condición experimentales. Se muestra la trayectoria (línea continua ) , la dirección de la trayectoria cada 10 s (flechas >) y los lugares dónde los gazapos permanecieron en descanso (círculos rellenos ●). Los tiempos mostrados en segundos [s] corresponden a los períodos de la prueba en los cuales se encontró a los gazapos en descanso.

Para comprobar que la temperatura percibida al inicio de la prueba era el factor que determinaba si los gazapos se desplazaban o no en busca de calor, se comparó el porcentaje del tiempo de prueba que los gazapos permanecieron en su zona térmica de inicio. Dicho porcentaje correspondió al 8.5% en la condición 'Concéntrico – Inicio Frío' y al 98.3% en la

condición 'Concéntrico – Inicio Caliente' (Fig. 10), diferencia que fue encontrada altamente significativamente por la prueba de Mann-Whitney ($U = 0.000$, $p = 0.001$).

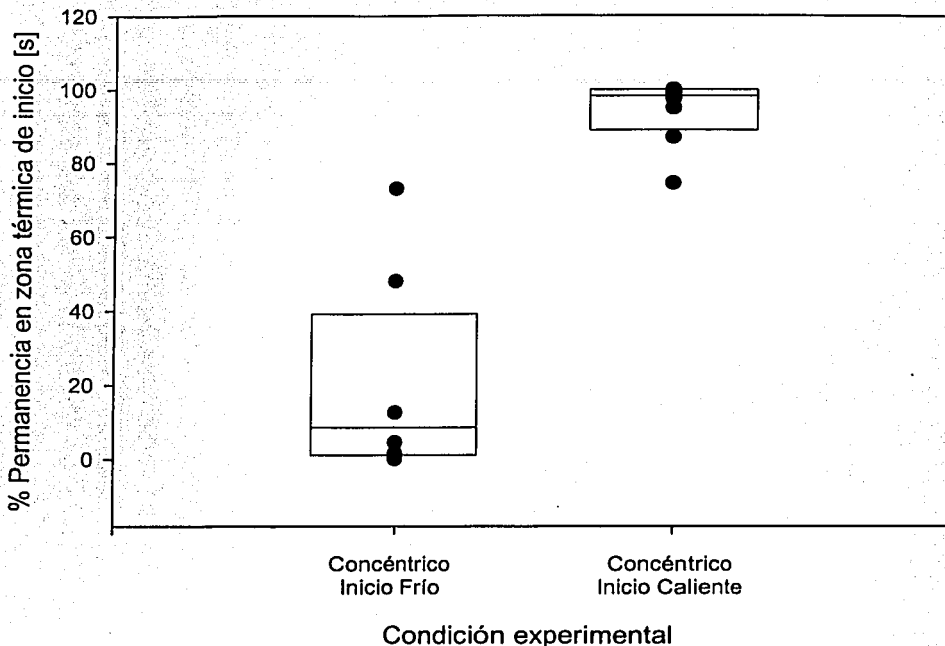


Figura 10. Porcentaje del tiempo de prueba que los gazapos de dos condiciones experimentales permanecieron en la zona térmica de inicio. Diagrama de cajas y puntos. Las cajas delimitan el rango intercuartil $Q_3 - Q_1$ (línea superior e inferior, respectivamente) y muestran la mediana (línea que divide la caja) para cada condición. Los puntos, sobrepuestos en algunos casos, representan a los gazapos ($n = 8$ / condición).

Una vez confirmada la capacidad de los gazapos para orientarse hacia el calor en el gradiente concéntrico, se observó el porcentaje del tiempo en actividad dedicado a la ejecución de tigmotaxis para determinar si esta conducta había sido inhibida. Dicho porcentaje fue del 6% para los sujetos de la condición 'Concéntrico – Inicio Frío' y de 0%

para los sujetos de la condición 'Concéntrico – Inicio Caliente' (Fig. 11), lo cual confirma que los gazapos expuestos al gradiente concéntrico se orientaron hacia el calor guiándose en gran medida por los estímulos térmicos y no por medio de la tigmotaxis.

Aunque las condiciones experimentales no son directamente comparables, cabe mencionar que el tiempo dedicado a recta por los gazapos del gradiente concéntrico fue casi dos veces mayor al dedicado por los gazapos de los gradientes lineales y de la condición carente de gradiente (Figs. 7 y 11), lo cual pudo haber surgido para compensar la casi ausente conducta tigmotáxica en el gradiente concéntrico.

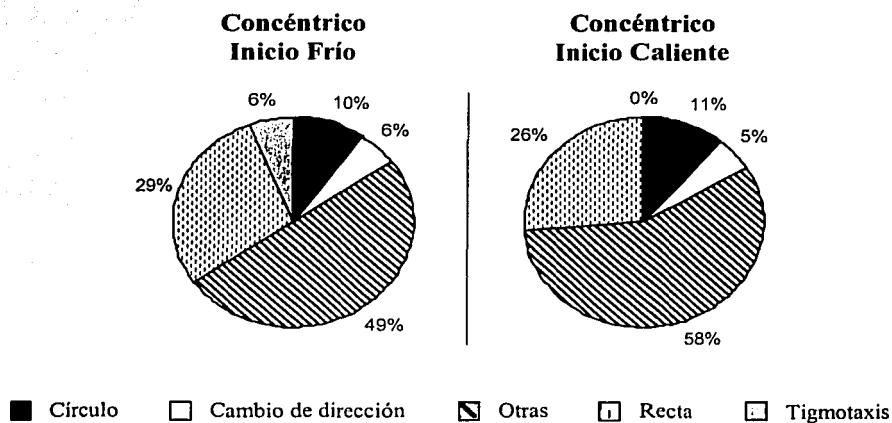


Figura 11. Porcentaje del tiempo en actividad que los gazapos de dos condiciones experimentales dedicaron a la ejecución distintas conductas locomotoras. Los porcentajes del tiempo de prueba que los gazapos dedicaron a la ejecución de las conductas se muestran junto a cada sección.

El planteamiento de este último experimento, por estar basado en los resultados de un experimento anterior, no contó con un control específico. Se apoyó en los resultados de la condición 'Sin Gradiente', para afirmar que los gazapos llegan a desplazarse junto a la pared cuando son expuestos a una arena donde la temperatura no varía. Una condición

control, en la cual los gazapos inicien la prueba sobre los mismos puntos en que inician los sujetos de la condición 'Concéntrico – Inicio Frío', daría mayor consistencia a los resultados obtenidos en el gradiente concéntrico.

7 Discusión general

La metodología desarrollada en este trabajo no sólo resultó adecuada para confirmar la capacidad de las crías de conejo para orientarse hacia el calor, sino que permitió investigar dicha capacidad en distintos gradientes térmicos, describir algunas conductas locomotoras ejecutadas por las crías y eliminar la presencia de estímulos tigmotáxicos durante la localización de fuentes de calor.

Conforme a lo esperado, los gazapos ejecutaron movimientos termotáxicos al ser colocados sobre un gradiente térmico. Esto concuerda con los resultados obtenidos por otros investigadores (Jeddi 1971, Satinoff *et al.* 1976, Hull y Hull 1982), quienes al exponer gazapos aislados o grupos de gazapos a un gradiente térmico observaron que éstos se desplazaban en busca de fuentes de calor externas que les permitieran mantener la temperatura de sus cuerpos constante. El aporte de esta investigación a dicho conocimiento previo está relacionado con la localización de temperaturas fisiológicamente apropiadas, pues se encontró que tanto la intensidad del gradiente como la posición inicial de los gazapos influyeron en la precisión con la cual estos lograban ubicarse sobre zonas cercanas a su temperatura termoneutra. Las temperaturas seleccionadas para descansar por los gazapos de las condiciones 'Fuerte - Inicio Frío' 36.2 (36.8 - 34.6) °C y 'Concéntrico - Inicio Caliente' 36 (37.2 - 34.5) °C, cayeron en la mitad de los casos dentro del rango de temperaturas reportadas como termoneutras para las crías de conejo, 32 - 36 °C (Bernard y Hull 1964, Hull 1965, Hardman *et al.* 1969b, Várnai *et al.* 1970, Sokal y Sincalir 1976). Mientras que las temperaturas seleccionadas para descansar por los gazapos de las condiciones 'Fuerte - Inicio Caliente' 38.4 (38.4 - 37.7) °C, 'Suave - Inicio Frío' 39.3 (40.4 - 37.3) °C y 'Concéntrico - Inicio Frío' 37.8 (40.3 - 36.4) °C, se aproximaron más a los resultados reportados por Hull y Hull (1982) quienes observaron que los gazapos de cero días de edad seleccionaban temperaturas poco menores de 40 °C al ser expuestos a un gradiente térmico.

La capacidad de los gazapos para orientarse hacia el calor no varió de manera significativa entre los sujetos expuestos a los gradientes fuerte y suave, lo que sí varió de manera cualitativa entre dichos sujetos fue la capacidad de localizar una temperatura

fisiológicamente apropiada para descansar. A diferencia de los gazapos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío', no todos los gazapos de la condición 'Suave – Inicio Frío' presentaron la conducta de descanso y cuando lo hicieron seleccionaron temperaturas por arriba del óptimo fisiológico (Tabla 1). Es probable que los gazapos de la condición 'Suave – Inicio Frío' hayan seleccionado tales temperaturas para tratar de compensar la pérdida de calor sufrida al permanecer por más tiempo en su zona térmica de inicio, y al mantenerse más activos (mayor latencia del descanso) que los gazapos de la condición 'Fuerte – Inicio Frío'.

La habilidad locomotora mostrada por los gazapos de este estudio fue semejante a la descrita por Hull y Hull (1982) ya que a pesar de haber sufrido caídas esporádicas, los gazapos recorrieron por lo menos 60 cm en menos de 200 s. Dicha habilidad resulta estar muy desarrollada en los conejos neonatos si la comparamos con la de las crías de otros mamíferos altriciales como los ratones (Ogilvie y Stinson 1966). Es probable que tal desarrollo locomotor haya surgido en los gazapos para compensar algunas situaciones extraordinarias durante las prolongadas ausencias maternas. Por ejemplo, si por alguna razón algún gazapo llegara a separarse del grupo y requiriera regresar al mismo, su madre no estaría ahí para auxiliarlo (Hudson y Distel 1982, Ross *et al.* 1959), y dicha acción dependería sólo de las capacidades locomotoras que el sujeto presente para desplazarse dentro del nido en busca de sus hermanos.

Las conductas locomotoras ejecutadas por los gazapos durante la búsqueda de una zona caliente en un gradiente pueden reconocerse como termotáxicas si consideramos, como lo hizo Leonard (1974) en hamsters dorado y Johanson (1979) en ratas, que a pesar de interrumpir por períodos breves su desplazamiento hacia el calor y que en algunas ocasiones se observó a los gazapos alejarse del mismo, estos siempre dirigieron sus movimientos hacia el calor. Aunque algunas de las conductas locomotoras descritas (recta, cambio de dirección, círculo y tigmotaxis) probablemente están relacionadas con la termotaxis, no fue posible encontrar si los gazapos utilizan distintas estrategias para orientarse hacia el calor, pues al enfrentar distintas condiciones térmicas los sujetos dedicaron un tiempo similar a la ejecución de cada conducta mencionada. El único indicio de un posible empleo de diferentes estrategias de orientación fue la conducta círculo, cuyo

porcentaje de ejecución difirió significativamente dependiendo de la temperatura sobre la cual los gazapos iniciaron su prueba, menor a 25 °C en la condición 'Fuerte – Inicio Frío' y mayor a 25 °C en la condición 'Suave – Inicio Frío' (Figs. 4 y 7).

El gradiente concéntrico elaborado permitió determinar que las crías de conejo son capaces de orientarse hacia el calor haciendo uso de los estímulos térmicos principalmente. Los gazapos expuestos a dicho gradiente encontraron fría la periferia de la arena y por ello evitaron el contacto con la pared, lo cual aseguró que sus movimientos de orientación hacia el calor estuvieran guiados en gran medida por las temperaturas que percibían. Aunque la ausencia de contacto con la pared no impidió que los gazapos se orientarán hacia el calor en un gradiente concéntrico, sí tuvo una gran influencia sobre el número de gazapos que presentaron la conducta de descanso, siendo sólo tres en la condición 'Concéntrico – Inicio Frío' y cuatro en la condición 'Concéntrico – Inicio Caliente' ($n = 8$ sujetos / condición). Esto puede estar sugiriendo que para presentar la conducta de descanso, una vez localizada una temperatura fisiológicamente apropiada para ello, los gazapos necesitan recibir estímulos táctiles en los costados, como ocurre cuando están agrupados en el sitio más caliente del nido (Hudson y Distel 1982, Pacheco-Cobos *et al.* 2003).

Un aspecto a mencionar es que se encontraron algunos puntos en los que la metodología de este trabajo pudiera ser mejorada. Por ejemplo, dado que es recomendable que más de una persona esté involucrada en el registro y análisis de la conducta, resulta indispensable hacer énfasis en la definición de todas las categorías conductuales antes de comenzar a registrarlas. Así, mediante la realización de pruebas intra o interobservador en distintas etapas del estudio, será posible dar confiabilidad a los datos obtenidos por uno o más observadores. También es aconsejable trazar la cuadrícula de medición directamente sobre la arena, para evitar errores de registro originados por colocar de manera diferente dicha cuadrícula sobre el monitor al analizar los videos de las pruebas conductuales. Dado que no fue posible determinar la estrategia que los gazapos siguieron para orientarse hacia el calor, pues los sujetos de las condiciones 'Fuerte – Inicio Frío', 'Suave – Inicio Frío' y 'Sin Gradiente' dedicaron a la ejecución de distintas conductas locomotoras un porcentaje de tiempo similar (Fig. 7), se recomienda enfocar los esfuerzos de un futuro estudio a la

realización de un análisis descriptivo de los videos, para conocer la secuencia de conductas locomotoras que conducen a los gazapos hacia el calor de manera eficaz en un gradiente térmico.

El trabajo realizado no sólo reveló información sobre las capacidades termotáxicas de los conejos recién nacidos, sino también permitió formular nuevas preguntas. Una surgida al observar los movimientos tanto de la cabeza como del cuerpo de las crías durante la exploración de un gradiente térmico, fue ¿en qué partes del cuerpo se localizan los receptores sensoriales que permiten a los gazapos percibir la temperatura y las diferencias de temperatura? Nuevamente, es recomendable el análisis descriptivo de videos para generar hipótesis que traten de dar respuesta a tal interrogante.

También valdría la pena revisar los pesos que presentaron las crías al nacer, para saber si estos guardan alguna relación con las marcadas diferencias individuales que mostraron las crías en sus trayectorias de orientación hacia el calor. Se sabe que los gazapos que nacen con mayor peso dentro de la camada, crecen más rápido y muestran conductas que resultan ventajosas para obtener leche durante el amamantamiento (Drummond *et al.* 2000, Bautista 2002). Sin embargo, también es posible que la habilidad termotáxica de cada gazapo no tenga relación alguna con su jerarquía dentro de la camada.

No hay que olvidar que al nacer los gazapos cuentan con un sentido del olfato altamente desarrollado (Hudson y Distel 1983, 1985, Hudson 1985), a diferencia de otros mamíferos altriciales como los hamsters dorado quienes no presentan sentido del olfato sino hasta su séptimo día de vida (Leonard 1974). Por esta razón es necesario investigar las posibles propiedades que tienen los estímulos térmicos como reforzadores de la conducta. En otras palabras ¿pueden los gazapos asociar estímulos que son de gran relevancia en su ambiente, como los olores, a estímulos térmicos como el frío o el calor?

Por último y en un intento por hallar cómo procesa el sistema nervioso central de los gazapos las diferencias de temperatura que perciben, cabe preguntarse si el desarrollo de un algoritmo que pueda ser programado en un sistema artificial puede ayudarnos a entender la manera se lleva a cabo la termotaxis. Este es un trabajo que actualmente se está llevando a cabo en nuestro laboratorio (Pacheco-Cobos 2001).

8 Conclusiones

- Los conejos se orientan hacia el calor desde las pocas horas de nacidos, sin requerir para ello exposiciones previas a un gradiente térmico.
- La eficiencia con la cual los gazapos se ubican dentro de temperaturas fisiológicamente apropiadas, está influida por la intensidad del gradiente.
- Los gazapos pueden orientarse hacia el calor usando la información térmica disponible y sin presentar tigmotaxis.
- Se requiere de un análisis más fino, como la secuencia de las conductas ejecutadas, para entender mejor la estrategia termotáctica.

9 Bibliografía

- Adler J (1987) How motile bacteria are attracted and repelled by chemicals: an approach to neurology. *Biol Chem* 368:163-173
- Alberts J (1978a) Huddling by rat pups: multisensory control of contact behavior. *J Comp Physiol Psychol* 92:220-230
- Alberts J (1978b) Huddling by rat pups: group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. *J Comp Physiol Psychol* 92:231-245
- Bautista A (2002) Importancia termorregulatoria de la presencia de los hermanos para el crecimiento y sobrevivencia de las crías del conejo europeo doméstico (*Oryctolagus cuniculus*). Tesis. Maestría en Neuroetología. Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana, Xalapa de Enríquez Veracruz, p 78
- Bernard E, Hull D (1964) The effect of environmental temperature on the growth of newborn rabbits reared in incubators. *Biol Neonat* 7:172-178
- Blumberg M, Sokoloff G (1998) Thermoregulatory competence and behavioral expression in the young of altricial species - Revisited. *Dev Psychobiol* 33:107-123
- Brown R, Herrnstein RJ (Trad Ortiz M) (1994) Motivación: movimientos forzados, instinto e impronta. Dpto Public Fac Psicol UNAM
- Cassata G, Kuhn F, Witmer A, Kirchhofer R (2000) A steep thermal gradient thermotaxis assay for the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Genesis* 27:141-144
- Collet T (1983) Sensory guidance of motor behaviour. En: Halliday T, Slater P (eds) *Animal behaviour: causes and effects*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 40-74
- Daniel W (2000) Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. 3ª ed, Limusa Noriega Editores, México D.F.
- Dawkins M, Hull D (1964) Brown adipose tissue and the response of newborn rabbits to cold. *J Physiol* 172:216-238
- Dingle H (1996) *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press, New York
- Drickamer L, Vessey S, Meikle D (1996) *Animal behavior: mechanisms, ecology,*

evolution. WBC, Dubuque

- Drummond H, Vázquez E, Sánchez-Colón S, Martínez-Gómez M, Hudson R (2000) Competition for milk in the domestic rabbit: survivors benefit from littermate deaths. *Ethology* 106:511-526
- Dusenbery D (1992) *Sensory ecology: how organisms acquire and respond to information*. WH Freeman and Company, New York
- Fanjul M (2002) Regulación de la temperatura. En: Escobar B, Aguilar R (eds) *Motivación y conducta: sus bases biológicas*. El Manual Moderno, México D.F. pp 213-236
- Fraenkel G, Gunn D (1961) *The orientation of animals: kinesis, taxes and compass reactions*. Dover Publications, New York
- Gerhart J, Krischner M (1997) The exploratory behavior of biological systems. En: *Cells, embryos and evolution: toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability*. Blackwell Science, Oxford
- Gordon C (1993) *Temperature regulation in laboratory rodents*. Cambridge University Press, New York
- Hardman M, Hey E, Hull D (1969a) Energy sources for thermogenesis in the newborn rabbit. *J Physiol* 201:84P-85P
- Hardman M, Hey E, Hull D (1969b) Fat metabolism and heat production in young rabbits. *J Physiol* 205:51-59
- Heim T, Hull D (1966) The blood flow and oxygen consumption of brown adipose tissue in the newborn rabbit. *J Physiol* 186:42-55
- Hill J (1961) Reaction of the newborn animal to environmental temperature. *Brit Med Bull* 17:164-167
- Hudson R (1985) Do newborn rabbits learn the odor stimuli releasing nipple-search behavior? *Dev Psychobiol* 18:575-585
- Hudson R (1998) Potential of the newborn rabbit for circadian rhythms research. *Biol Rhyth Res* 29:546-555
- Hudson R, Cruz Y, Carrillo P, Martínez-Gómez M (1998) Conducta maternal en el conejo europeo: un recordatorio de la diversidad en mamíferos. En: Velázquez-Moctezuma J (ed) *Biología de la reproducción*. UAM-I, México D.F., pp 419-439

- Hudson R, Cruz Y, Lucio R, Ninomiya J, Martínez-Gómez M (1999) Temporal and behavioral patterning of parturition in rabbits and rats. *Physiol Behav* 66:599-605
- Hudson R, Distel H (1982) The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behaviour* 79:255-271
- Hudson R, Distel H (1983) Nipple location by newborn rabbits: behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour* 85:260-275
- Hudson R, Distel H (1985) The contribution of olfactory and tactile modalities to the nipple-search behaviour of newborn rabbits. *J Comp Physiol A* 157:599-605
- Hudson R, Distel H (1989) Temporal pattern of suckling in rabbit pups: a model of circadian synchrony between mother and young. En: Reppert S (ed) *Development of circadian rhythmicity and photoperiodism in mammals*. Perinatology Press, Boston, pp 83-102
- Hudson R, Distel H (1998) The female rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) as a model for the study of mammalian reproductive processes. En: Martínez-Gómez M, Velázquez-Moctezuma J (eds) *Bases neurobiológicas y ecológicas de la conducta*. UAT, UAM, UV, UNAM, México, pp 1-14
- Hudson R, Schaal B, Martínez-Gómez M, Distel H (2000) Mother-young relations in the European rabbit: physiological and behavioral locks and keys. *World Rabbit Science* 8:85-90
- Hull D (1965) Oxygen consumption and body temperature of newborn rabbits and kittens exposed to cold. *J Physiol* 177:192-202
- Hull D, Segall M (1965a) The contribution of brown adipose tissue to heat production in the newborn rabbit. *J Physiol* 181:449-457
- Hull D, Segall M (1965b) Sympathetic nervous control of brown adipose tissue and heat production in the newborn rabbit. *J Physiol* 181:458-467
- Hull D, Segall M (1965c) Heat production in the newborn rabbit and the fat content of the brown adipose tissue. *J Physiol* 181:468-477
- Hull J, Hull D (1982) Behavioral thermoregulation in newborn rabbits. *J Comp Physiol Psychol* 96:143-147
- Jeddi E (1971) Thermoregulatory efficiency of neonatal rabbit search for fur comfort contact. *Int J Biometeor* 15:337-341

- Jeddi E (1972) De l'existence d'une interr lation n o-natale entre comportement thermor gulateur et d veloppement du comportement alimentaire. *J Physiologie* 65 (suppl):131A+
- Gilge B, Kuhnt B, Landerer W, Rest S (2000) Circadian thermoregulation in suckling rabbit pups. *J Biol Rhythms* 15:329-335
- Johanson I (1979) Thermotaxis in neonatal rat pups. *Physiol Behav* 23:871-874
- Kleene S (1986) Bacterial chemotaxis and vertebrate olfaction. *Experientia* 42:241-250
- Kudo R (Trad Acosta A) (1966) Protozoolog a. 1^a ed en espa ol de la 5^a ed en ingl s, Compa a Editorial Continental, M xico, D.F.
- Lagerspetz K (2000) Thermal avoidance and preference in *Daphnia magna*. *J Therm Biol* 25:405-410
- Land M (1983) Sensory stimuli and behaviour. En: Halliday T, Slater P (eds) *Animal behaviour: causes and effects*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 11-39
- Lehner P (1996) *Handbook of ethological methods*. 2nd ed, Cambridge University Press, Cambridge
- Leonard C (1974) Thermotaxis in golden hamster pups. *J Comp Physiol Psychol* 86:458-469
- Leonard C (1982) Shifting strategies for behavioral thermoregulation in developing golden hamsters. *J Comp Physiol Psychol* 96:234-243
- Lowenstein O (1966) *The senses*. Penguin Books, Baltimore
- Madge D (1961) Preferred temperatures of land arthropods. *Nature* 190:106-107
- Manson M (1990) Introduction to bacterial motility and chemotaxis. *J Chem Ecol* 16:107-112
- Mare  A, Panfilov A, Hogeweg P (1999) Migration and thermotaxis of *Dictyostelium discoideum* slugs, a model study. *J Theor Biol* 199:297-309
- Martin P, Bateson P (1993) *Measuring behaviour: an introductory guide*. 2nd ed, Cambridge University Press, Cambridge
- Mori I, Ohshima Y (1995) Neural regulation of thermotaxis in *Caenorhabditis elegans*. *Nature* 376:344-348

- Mount L (1963) Environmental temperature preferred by the young pig. *Nature* 199:1212-1213
- Newkirk K, Silverman D, Wynne-Edwards K (1995) Ontogeny of thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus campbelli*). *Physiol Behav* 57:117-124
- Ogilvie D, Stinson R (1966) The effect of age on temperature selection by laboratory mice (*Mus musculus*). *Can J Zool* 44:511-517
- Pacheco-Cobos (2001) La interacción biología-electrónica, prometedora para el estudio de los mecanismos de orientación. *Gaceta Biomédicas 7 UNAM, México D.F.*
- Pacheco-Cobos L, Rosetti M, Distel H, Hudson R (2003) To stay or not to stay: the contribution of tactile and thermal cues to coming to rest in newborn rabbits. *J Comp Physiol A* 189: 383-389
- Poff K, Skokut M (1977) Thermotaxis by pseudoplasmodia of *Dictyostelium discoideum*. *Proc Natl Acad Sci* 74:2007-2010
- Prosser CL, Heath JE (1991) Temperature. En: Ladd PC (ed) *Environmental and metabolic animal physiology*. 4th ed, Wiley-Liss, New York, pp 109-165
- Randall D, Burggren W, French K (1997) *Animal physiology: mechanisms and adaptation*. 4th ed, Freeman, New York
- Ross S, Denenberg VH, Frommer GP, Sawin PB (1959) Genetic, physiological and behavioral background of reproduction in the rabbit: V. Nonretrieving of neonates. *J Mammal* 40:91-96
- Rouvinen-Watt K, Harri M (2001) Observations on the thermoregulatory ontogeny of mink (*Mustela vison*). *J Therm Biol* 26:9-14
- Rovee-Collier C, Hayne H, Collier G (1997) Behavioral thermoregulation in chicks: the best nest. *Dev Psychobiol* 31:231-244
- Satinoff E, McEwen GN Jr, Williams B (1976) Behavioral fever in newborn rabbits. *Science* 193:1139-1140
- Schmidt-Nielsen K (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. 5th ed, Cambridge University Press, New York
- Siegel S, Castellan N (1998) *Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta*. 4^a ed, Trillas, México D.F.

- Slater PJB (Trad Bevia H, Resines A) (2000) El comportamiento animal, Cambridge University Press, Madrid
- Sokal M, Sinclair J (1976) Effect of temperature on growth of newborn rabbits. *Biol Neonat* 28:1-11
- Stamp D (1983) The organisation of motor patterns. En: Halliday T, Slater P (eds) *Animal behaviour: causes and effects*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 75-99
- Sullivan R, Shokrai N, Leon M (1988) Physical stimulation reduces the body temperature of infant rats. *Dev Psychobiol* 20:225-235
- Thomas J (1995) Some like it hot. *Current Biol* 5:1222-1224
- Várnai I, Farkas M, Donhoffer S (1970) Thermoregulatory heat production and the regulation of body temperature in the newborn rabbit. *Acta Physiologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 38:299-315
- Willmer P, Stone G, Johnston I (2000) *Environmental physiology of animals*. Blackwell Science, Oxford

10 Anexo

Hoja de registro

| | | | | | |
|--------|-----------|-------------|---------------------------|------------------|---|
| Fecha | 21 ene 02 | Experimento | Concéntrico - Inicio Frío | Día | 0 |
| Gazapo | RM | Coneja | 43 | Investigador (a) | |

| | Cuadro | Conducta | | Cuadro | Conducta | | Cuadro | Conducta | | Cuadro | Conducta |
|-----|--------|----------|-----|--------|----------|-----|--------|----------|-----|--------|----------|
| 1 | e9 | r | 51 | e8 | r | 101 | f9 | r | 151 | h6 | o |
| 2 | e9 | cd | 52 | e8 | r | 102 | f9 | cd | 152 | h6 | o |
| 3 | e9 | r | 53 | e8 | o | 103 | f8 | r | 153 | h6 | o |
| 4 | e9 | t | 54 | f8 | o | 104 | g8 | r | 154 | h5 | cd |
| 5 | f9 | t | 55 | e8 | o | 105 | g7 | r | 155 | g4 | o |
| ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... |
| ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... |
| ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... |
| ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... |
| ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... | ... |
| 50 | f8 | r | 100 | f9 | o | 150 | g6 | r | 200 | e4 | d |

Se muestra una réplica recortada de la hoja empleada para registrar la posición del hocico y la conducta ejecutada por los gazapos, durante cada segundo de su prueba conductual.