

Comportamiento agonístico en machos de elefante marino del sur (*Mirounga leonina*, Carnivora: Phocidae) en la Isla 25 de Mayo, Antártida

Negrete, Javier¹; Juárez, Mariana A.¹; Ferrari, Héctor R.³; Carlini, Alejandro R.²; Mennucci, Jorge A.²; Loza, Cleopatra M.⁴

¹ CONICET, Av. Rivadavia 1917, (C1033AAJ) Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

² Instituto Antártico Argentino, Depto. de Predadores Tope, Cerrito 1248, (C1010AAZ) Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

³ Cátedra de Etología, FCNyM-UNLP, 122 y 60 s/n, (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina.

⁴ FCNyM-UNLP, 122 y 60 s/n, (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina.

Email: negretejavi@hotmail.com

► **Resumen** — Un etograma es una herramienta base en el estudio del comportamiento animal. Sin embargo, para el elefante marino del sur (*Mirounga leonina* Linneo, 1758), especie en la que los machos compiten por el acceso a las hembras reproductivas mediante encuentros agonísticos, los etogramas que se usan se basan en reportes de la literatura, en los cuales se adaptan comportamientos de otras especies o solo se mencionan sin describirlos. Por lo tanto, existen comportamientos de la especie que aún no han sido identificados. Aquí se presenta un etograma referido al comportamiento agonístico de los machos, confeccionado a partir de la observación sistemática de este comportamiento durante tres temporadas reproductivas en la colonia ubicada en las islas Shetland del Sur, Antártida. El mismo cuenta con 27 actos de conducta, 6 de los cuales nunca fueron mencionados en la literatura disponible. Este etograma se comparó con los inventarios presentes hasta el momento para la especie. Además, se obtuvo la frecuencia de ocurrencia de cada acto de conducta en el conjunto de las interacciones agonísticas observadas y se comparó el uso de dichos actos por parte de los machos pertenecientes a distintas jerarquías sociales. Esto permitió caracterizar el comportamiento agonístico de los mismos durante la temporada reproductiva.

Palabras Clave: Etograma, comportamiento agonístico, elefante marino, Antártida.

► **Abstract** — "Agonistic behavior of male southern elephant seals (*Mirounga leonina* Carnivora: Phocidae) at Isla 25 de Mayo, Antarctica". An ethogram is a baseline tool in animal behavioral studies. Nevertheless, for the southern elephant seal (*Mirounga leonina* Linneo, 1758), a species in which males compete for access to females through agonistic encounters, the ethograms that are being used are based on literature reports, in which behaviors are adapted from other species or only mentioned without being described. As a result, some of the behavioral elements of the species are still unknown. Here we present an ethogram of male agonistic behavior obtained from systematic observations during three consecutive breeding seasons in a rookery situated in the South Shetland Islands, Antarctica. It includes 27 behavioral acts, 6 of which have never been mentioned in the available literature for the species. This ethogram was compared to known behavioral inventories for the species. In addition, the frequencies of occurrence of each behavioral act were obtained for the complete set of observed agonistic interactions. A comparison of the use of each behavioral act by males of different social classes was performed. This allowed to characterize the agonistic behavior of each group during the breeding season.

Keywords: Ethogram, agonistic behavior, elephant seal, Antarctic.

INTRODUCCIÓN

El elefante marino del sur (*Mirounga leonina* Linneo, 1758), de aquí en adelante EMS, es una especie poligínica que exhibe un alto grado de dimorfismo sexual. Los machos son de mayor tamaño y pesan hasta 10 veces más que las hembras (Deutsch *et al.*, 1994). Los mismos cuentan además con una probóscide carnosa y un mayor desarrollo de los dientes caninos, características fenotípicas que suelen asociarse a un intenso comportamiento agresivo entre los pinnípedos (Bartholomew, 1970). En el caso del EMS, durante la temporada reproductiva, los machos compiten por el dominio de los grupos de hembras reproductivas, denominados harenes. Esta competencia consiste en interacciones agonísticas a partir de las cuales se establece una jerarquía social, permitiendo a los de mayor rango copular con las hembras reproductivas (Le Boeuf, 1974). En este contexto contar con un inventario de los comportamientos comúnmente observados durante las interacciones agonísticas contribuye al conocimiento de las estrategias empleadas por los machos a fin de incrementar su éxito reproductivo. Dicho inventario se conoce como etograma, y está caracterizado por descripciones de los patrones del comportamiento de una especie (Lehner, 1979), también llamados actos de conducta (Lahitte *et al.*, 2005). Los etogramas son considerados herramientas base para el estudio del comportamiento animal (Heymer, 1977; Immelmann, 1980), contribuyendo a evitar confusiones en la clasificación del comportamiento (Martin y Bateson, 1993). Asimismo, pueden ser utilizados para comparar el comportamiento de individuos de distintas poblaciones o especies (Barlow, 1977).

La primera observación sistemática sobre el comportamiento agonístico en el género *Mirounga* corresponde a las descripciones realizadas por Bartholomew (1952) para la especie del norte (*Mirounga angustirostris* Gill, 1866), de aquí en adelante EMN. Posteriormente, y para la misma especie, Sandegren (1976) confeccionó un etograma parcial del comportamiento agonístico combi-

nando descripciones previas con otras tantas descriptas por el autor. Para el EMS, las primeras descripciones del comportamiento agonístico fueron reportadas por Laws (1956). Dicho autor describe ciertos actos de conducta, mientras que otros tantos son mencionados o bien referidos en figuras. Si bien esta información resulta valiosa, no fue realizada de manera sistemática y trabajos posteriores sobre el comportamiento agonístico (McCann, 1981) en el EMS utilizan, como etograma guía, adaptaciones de los términos empleados para el EMN por Sandegren (1976).

Más recientemente, se puede encontrar en la literatura una serie de trabajos (Galimberti, 1995; Fabiáni, 1996; Braschi, 2004) realizados en la colonia de las Islas Malvinas, que cuentan con etogramas provistos de descripciones claras de los actos de conducta más comúnmente observados en el EMS durante las interacciones agonísticas. En el presente trabajo, se reportan 6 nuevos actos de conducta que vienen a complementar los etogramas presentes hasta el momento sobre el comportamiento agonístico en el EMS. Asimismo, se reporta la frecuencia de ocurrencia de todos los actos de conducta observados, distinguiendo entre aquellos realizados por machos de distintas categorías jerárquicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

La colonia en estudio está ubicada dentro de la ZAEP (Zona Antártica Especialmente Protegida) n°132, situada en la Isla 25 de Mayo (62°14' S, 58°40' O), Islas Shetland del Sur, Antártida.

CRONOLOGÍA DE MUESTREO,

TÉCNICAS DE REGISTRO Y DEFINICIONES

Todas las observaciones de comportamiento fueron realizadas durante los meses de septiembre a noviembre en los años 2006, 2007 y 2008. En cada temporada reproductiva, las observaciones se concentraron en los 2 harenes de mayor tamaño (cantidad de hembras) presentes en la colonia. Estos harenes cuentan a su vez con mayor cantidad de

machos asociados, es decir, machos presentes dentro de un radio de 20 metros desde el borde del harén, lo cual aumenta la posibilidad de observar interacciones agonísticas entre los mismos (JN, observaciones personales).

El esquema de muestreo consistió en 4 días de observaciones semanales desde fines de septiembre (formación de los harenes) hasta el momento en que los harenes contaban con solo 1 hembra (fines de noviembre). Cada día fue dividido en 4 períodos (9, 13, 17 y 20 hs, hora local) de una hora de duración cada uno, durante los cuales un observador se posicionó a 30 metros de distancia desde la hembra más periférica. Si bien todo el harén pudo ser observado desde esta posición, cada observador contaba con binoculares (8 x 36 mm) en caso de que fueran necesarios.

La unidad de comportamiento elegida para la conformación del etograma es el acto de conducta (Lahitte *et al.*, 2005), los cuales están compuestos por posturas y movimientos de los distintos elementos del cuerpo del animal. En las descripciones se definió al macho que realizaba el acto como Emisor, mientras que el individuo al que estaba dirigido el acto, se denominó como Receptor.

Se definió como agonística, todo tipo de interacción entre dos o más machos cuyo resultado fuera el cese de acercamiento o bien el alejamiento de uno de los participantes respecto a la posición del otro (Ferrari,

1995). Dado que las interacciones agonísticas (de aquí en adelante IA) se distinguen fácilmente, se utilizaron las metodologías de ocurrencia de pauta y grupo focal (Altmann, 1974). Mediante estas metodologías se completaron un total de 368 horas de observación que permitieron registrar 1.074 IA.

Adicionalmente, durante el año 2006, se obtuvieron mediante un sistema de cámaras de video (Negrete *et al.*, 2007) un registro filmográfico de 311 de las 1.074 IA. Dado que las imágenes fueron obtenidas simultáneamente a la presencia de un observador en el harén y que además fueron analizadas mediante un software (Netcam Watcher Pro), que permite la reproducción en baja velocidad, se pudo refinar las descripciones realizadas a campo de los actos de conducta involucrados en las IA registradas.

SEGMENTACIÓN Y ESTADOS DE LOS COMPONENTES DEL CUERPO

Con la finalidad de optimizar las descripciones se realizó una segmentación del cuerpo distinguiendo, para algunos componentes del mismo, diferentes estados posibles (Fig. 1 y Tabla 1).

IDENTIFICACIÓN Y CLASIFICACIÓN DE LOS ANIMALES

Un total de 29 machos adultos fueron identificados mediante caravanas plásticas (All Flex Tipo porcino) colocadas en la membrana interdigital de la aleta posterior y en cada flanco del cuerpo se dibujó un nú-

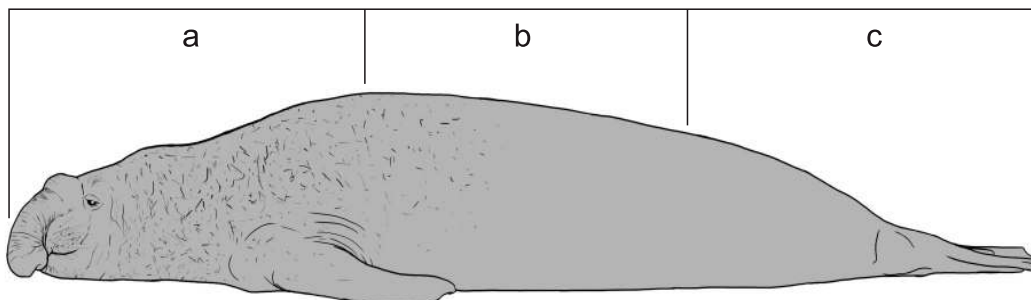


Figura 1. Esquema de una vista lateral del cuerpo de un macho adulto de elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, donde se aprecian los tercios en que se dividió el cuerpo. a) tercio anterior; b) tercio medio; c) tercio posterior (dibujo por Marcos Cenizo).

mero con una mezcla de tintura para cabello y peróxido de hidrógeno. Las observaciones de comportamiento se concentraron en estos machos, siempre que estuvieron asociados a los harenes objeto de estudio.

Los machos observados se clasificaron, según su posición al momento de cada registro, en 2 categorías según su situación en el harén:

– *Alfa*: en el centro.

Tabla 1. Segmentación del cuerpo donde se describen los posibles estados de los distintos componentes en que se dividió el cuerpo de un macho adulto de elefante marino del sur.

Componentes	Estados
1- Miembros anteriores	Plegado: en contacto con el cuerpo en toda su extensión. Extendido: separado del cuerpo.
2- Cabeza, en la que se distingue	Para la nariz o probóscide:
a. Ojos	<i>Retraído</i> : la parte distal curvada dorsalmente hacia la porción proximal de la misma, reduciendo así el volumen por ser un órgano hueco.
b. Boca	<i>Contraído</i> : contrae la base de la probóscide, de forma que la parte distal se proyecta sobre la proximal.
c. Probóscide o nariz	<i>Inflado</i> : la probóscide se llena de aire, aumentando su volumen y tomando una forma globosa.
	<i>Para los ojos</i> :
	<i>Abierto</i> : los párpados no están en contacto
	<i>Cerrado</i> : los párpados están en contacto uno con otro.
3- Tórax , en el que se distingue	<i>Bajo</i> : en contacto con el sustrato.
d. Pecho	<i>Elevado</i> : separado del sustrato.
e. Flancos	
f. Lomo	
4- <i>Cuello</i> : porción comprendida entre el tórax y la cabeza.	<i>Bajo</i> : en contacto con el sustrato. <i>Elevado</i> : separado del sustrato.
5- <i>Ventre</i> : porción ventral desde la base del tórax hasta el orificio penenano.	<i>Bajo</i> : en contacto con el sustrato. <i>Elevado</i> : separado del sustrato.
6- <i>Flancos</i> : laterales al vientre.	
7- <i>Dorso</i> : desde el final del lomo hasta la altura del orificio penenano.	

– *Periférico*: Fuera del harén, entre el borde del mismo y hasta 20 m de la hembra más cercana del harén.

La frecuencia de ocurrencia de cada acto inventariado en el etograma realizado se obtuvo para el total de los machos observados en las tres temporadas. Adicionalmente, se agrupó a los machos según la categoría (alfa o periférico) que mayormente mantuvieron a lo largo de la temporada. Esto permitió obtener la frecuencia con que el conjunto de machos alfa y periféricos realizaron los distintos actos de conducta.

RESULTADOS

ETOGRAMA

El etograma parcial referido al comportamiento agonístico entre los machos adultos de EMS obtenido a partir de las observaciones en la colonia de estudio consta de 27 actos de conducta divididos en varias categorías que se detallan a continuación. Además, 6 de estos actos se esquematizaron a

partir de fotos tomadas durante las observaciones en esta colonia y se presentan en la Figura 2. Dichos actos son considerados nuevos para la especie dado que no coinciden ni se asemejan a las descripciones existentes en la literatura sobre el tema.

Los actos de conducta por sí solos no son agonísticos. Es el contexto o bien el resultado de la interacción lo que le confiere el carácter de agonístico. A continuación se describen los actos de conducta que fueron observados sólo durante ese tipo de interacciones, distinguiéndose los que involucran contacto físico de aquellos que no lo hacen. A modo organizativo, se realiza una segunda distinción en los actos observados, separando los actos de agresión de aquellos de sumisión. Esta última división está basada en el resultado de la interacción y es sólo a partir del mismo que podemos observar e identificar en el animal que resultó derrotado, los actos de sumisión. El resto de los actos observados son considerados como actos ambiguos.

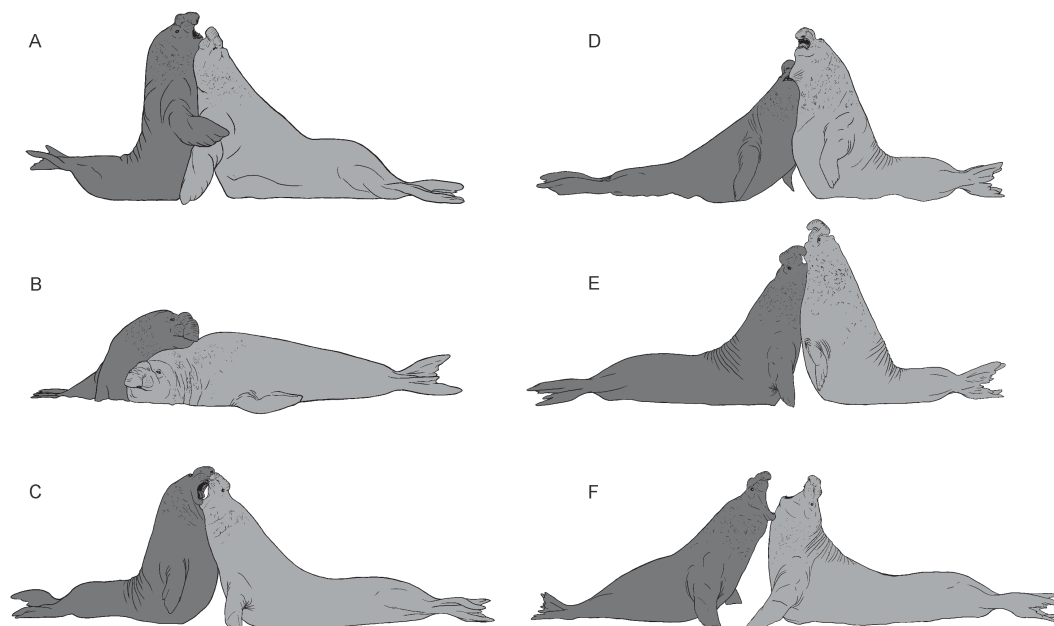


Figura 2. Representaciones gráficas de actos de conducta del elefante marino del sur descritos en este trabajo y no mencionados en la literatura. A: Abrazo, B: Apoyo, C: Boca con Boca, D: Mordida sostenida, E: Sostén avance con mentón, F: Golpe con mentón (dibujos por Marcos Genizo).

ACTOS DE AGRESIÓN

QUE INVOLUCRAN CONTACTO FÍSICO

1. *Abrazo (ABR)*.— El emisor con los dos primeros tercios (anterior y medio) elevados e inclinados hacia un lateral, extiende una aleta anterior, la apoya en el flanco del receptor y empuja con ella en la misma dirección en la que el cuerpo está inclinado, dirigiendo simultáneamente el cuerpo en sentido opuesto, evitando de esta forma caer lateralmente al suelo (Fig. 2 A).

2. *Apoyo (APY)*.— Algún elemento de la porción ventral del cuerpo del emisor está en contacto con algún elemento del receptor, usualmente el flanco o el cuello. En este punto tanto el emisor como el receptor se encuentran con la boca entreabierta, la nariz relajada, las aletas anteriores del receptor están apoyadas en el suelo, mientras que las del emisor pueden o no estarlo (Fig. 2 B).

3. *Boca con boca (BO/BO)*.— Tanto emisor como receptor apoyan su boca entre sí, las cuales en ese momento están totalmente abiertas y dirigiendo la cabeza hacia adelante empujan con la boca el cuerpo del adversario manteniendo siempre el contacto entre bocas (Fig. 2 C).

4. *Empuje con pecho (EMP)*.— El emisor con el tercio anterior elevado y sostenido por las aletas anteriores contacta su pecho con el pecho o flanco del receptor y avanza en dirección opuesta al avance de éste. Existe una variante donde tanto el emisor como el receptor están apoyados sólo sobre sus tercios posteriores.

5. *Golpe con el pecho (GOP)*.— El emisor dirige el pecho hasta colisionar con otra parte del cuerpo del receptor, usualmente también el pecho, generando de esta manera un contacto fuerte y dirigido.

6. *Golpe con boca abierta (GOBA)*.— El emisor dirige la boca, que en ese momento está abierta, hasta colisionar con otra parte del cuerpo del receptor, usualmente el pecho o el cuello, generando de esta manera un contacto fuerte y dirigido principalmente con los caninos superiores. La boca no se cierra en ningún momento.

7. *Mordida (MU)*.— El emisor abre su boca y la dirige hacia alguna parte del cuer-

po del receptor, una vez hecho el contacto, cierra la boca de manera que sus dientes sujeten el tegumento de éste. Luego el emisor suele realizar movimientos laterales de la cabeza (siempre sosteniendo el tegumento). La mordida concluye cuando el emisor abre la boca.

8. *Mordida sostenida (MS)*.— El emisor con el tercio anterior elevado y sostenido por las aletas anteriores, muerde en la parte lateral del cuello del receptor que se encuentra en la misma postura. Una vez hecho el contacto, el individuo emisor dirige su cabeza y cuerpo hacia un lado, manteniendo sujetado mediante la mordida el tegumento del receptor y generando así que éste caiga al suelo (Fig. 2 D).

9. *Sostén avance con mentón (SAM)*.— El emisor con el tercio anterior elevado y en un ángulo obtuso con el tercio medio y posterior (que están bajos), apoya las aletas anteriores en el suelo, cierra la boca, dirige la cabeza hacia atrás y apoya la porción distal de la mandíbula, que queda así alineada con el eje axial del cuerpo, en la parte ventral del cuello del receptor. De esta forma, el receptor queda obligado a mantenerse con los dos primeros tercios elevados y sin capacidad de avanzar en el terreno (Fig. 2 E).

ACTOS DE AGRESIÓN

QUE NO INVOLUCRAN CONTACTO FÍSICO

10. *Desplazamiento dirigido (DZD)*.— El emisor se desplaza frontalmente en dirección a un receptor; durante dicho acto la cabeza puede estar alta o baja.

11. *Resoplido (RE)*.— El emisor expulsa el aire enérgicamente a través de los orificios nasales. La cabeza del emisor está orientada hacia el receptor.

12. *Exposición frontal sobre aletas (EFSA)*.— El emisor se posiciona frontalmente con respecto al receptor y eleva el tercio anterior del cuerpo, las aletas anteriores están extendidas y apoyadas en el suelo. La boca está ampliamente abierta y suele haber vocalizaciones dirigidas (ver más adelante).

13. *Exposición frontal sobre tercio posterior (EFTP)*.— El emisor se posiciona frontalmente con respecto al receptor y eleva los

dos primeros tercios (anterior y medio) del cuerpo, el cual queda sostenido sólo por el tercio posterior. La boca usualmente está entreabierta.

14. *Exposición lateral sobre aletas (ELSA)*.— El emisor se posiciona lateralmente con respecto al receptor y eleva el tercio anterior del cuerpo, las aletas anteriores están extendidas y apoyadas en el suelo.

15. *Exposición lateral sobre tercio posterior (ELTP)*.— El emisor se posiciona lateralmente con respecto al receptor elevando los dos primeros tercios, por lo cual quedan en el sustrato sólo el tercio posterior que sostiene el resto del cuerpo.

16. *Persecución (PC)*.— DZD del macho que resultó dominante contemporáneamente al acto de escape del macho subordinado. La frecuencia de brazadas es mayor que en el caso del DZD. La cabeza está siempre baja y la nariz contraída.

17. *Vocalización dirigida (VD)*.— Vocalización de tono bajo y sostenido, que se emite con la cabeza orientada hacia un contrinicante específico. Este acto puede ser realizado con la cabeza baja o elevada. El tercio anterior también puede estar elevado y las aletas anteriores extendidas y apoyadas en el suelo.

ACTOS DE SUMISIÓN QUE

NO INVOLUCRAN CONTACTO FÍSICO

18. *Retirada (RT)*.— Desplazamiento de un macho en dirección opuesta con respecto al punto en el cual se encuentra el oponente, la orientación de la cabeza es opuesta a la posición del adversario.

19. *Escape (ES)*.— Alejamiento del macho subordinado contemporáneamente a la persecución del macho dominante en la interacción. La diferencia con la retirada es la mayor frecuencia de brazadas en este caso y la cabeza puede estar levemente orientada a la posición del adversario.

20. *Retirada en retroceso (RTR)*.— Alejamiento en posición frontal con respecto al receptor. La cabeza está orientada hacia la posición del receptor pero la dirección del desplazamiento es opuesta. La formación de pliegues tegumentarios en el cuello eviden-

cian su retracción. La probóscide también está retraída.

21. *Vocalización sumisa (VS)*.— La boca del emisor está abierta en su totalidad, la probóscide retraída y la emisión sonora es aguda, de corta duración, repetitiva y semejante a la de una hembra. En cada emisión, el emisor protruye la lengua y realiza movimientos cortos de la cabeza hacia adelante, la que está siempre dirigida hacia el receptor.

22. *Detención (DT)*.— Representa el cese abrupto del desplazamiento dirigido.

ACTOS DE SUMISIÓN QUE INVOLUCRAN CONTACTO FÍSICO

23. *Golpe con mentón (GOCM)*.— El emisor, durante la retirada en retroceso con la boca abierta y la nariz retraída, dirige golpes cortos con la porción distal de la mandíbula, contactando el pecho del receptor (Fig. 2 F).

24. *Mordisco (MO)*.— El emisor durante la retirada en retroceso realiza mordidas cortas, principalmente con los dientes incisivos, en el pecho o cuello del receptor.

ACTOS DE CONDUCTA AMBIGUOS

A continuación, se describen aquellos actos de conducta que fueron observados en ambos contextos, es decir, actos cuya función fue tanto de agresión como también de sumisión. Por ejemplo, se observó que un macho giró pivotando para enfrenar a un rival, pero también se observó que en ocasiones un macho giró pivotando para alejarse de un rival. Por lo cual, la descripción del acto no varía, pero su función está relacionada con el contexto en que fue realizado.

25. *Giro pivotando (GP)*.— Los tercios anterior y posterior del cuerpo están elevados, y se mueven en direcciones opuestas en el plano horizontal generando un movimiento circular del cuerpo, utilizando el vientre como eje o pivote. Las aletas anteriores extendidas traccionan también en direcciones opuestas sobre el suelo ayudando al movimiento giratorio del cuerpo. No hay desplazamiento pero sí cambio en la orientación del cuerpo.

26. *Alerta dirigida (AD)*.— Acto de orientar la cabeza desde cualquier posición en dirección a otro individuo, que originó vocalizaciones u otro estímulo. La cabeza puede ser mantenida baja o elevada, lo mismo se considera para el tercio anterior del cuerpo.

27. *Inacción (IN)*.— Falta de respuesta del receptor ante cualquier acto de conducta interactiva en un período de 15 segundos inmediatos a dicho acto.

FRECUENCIA DE OCURRENCIA DE LOS ACTOS DEL ETOGRAMA

La frecuencia con que cada acto de conducta fue observado en el conjunto de las interacciones agonísticas es presentada en la Figura 3. A su vez, los porcentajes que representan las frecuencias de cada acto en sus respectivas categorías se reporta en la Figura 4. Finalmente, se sumaron las frecuencias de los actos pertenecientes a cada una de las 5 categorías del etograma y se obtuvo el porcentaje que cada una de estas representa en el comportamiento agonístico de los machos (Fig. 5).

COMPARACIÓN ENTRE MACHOS DE DISTINTAS CATEGORÍAS JERÁRQUICAS

Del conjunto de machos observados y marcados durante las tres temporadas reproductivas se seleccionaron 10 individuos cuya posición más frecuente en el harén fue la de macho alfa y 19 que se registraron más frecuentemente como machos periféricos. Las frecuencias porcentuales con que cada grupo realizó los distintos actos de conducta son presentadas en la Figura 6.

Las frecuencias totales de ocurrencia registradas para ambos grupos se sometieron a un análisis de Chi cuadrado utilizando tablas de contingencia 2 x 2. Esta información es presentada en la Tabla 2.

DISCUSIÓN

COMPARACIÓN CON ETOGRAMAS PREVIOS

Como ya se mencionara, los primeros reportes sobre el comportamiento agonístico en el EMS fueron hechos por Laws (1956) en las Islas Georgias del Sur. El mencionado autor, sin llegar a elaborar un etograma, relata distintas interacciones entre machos

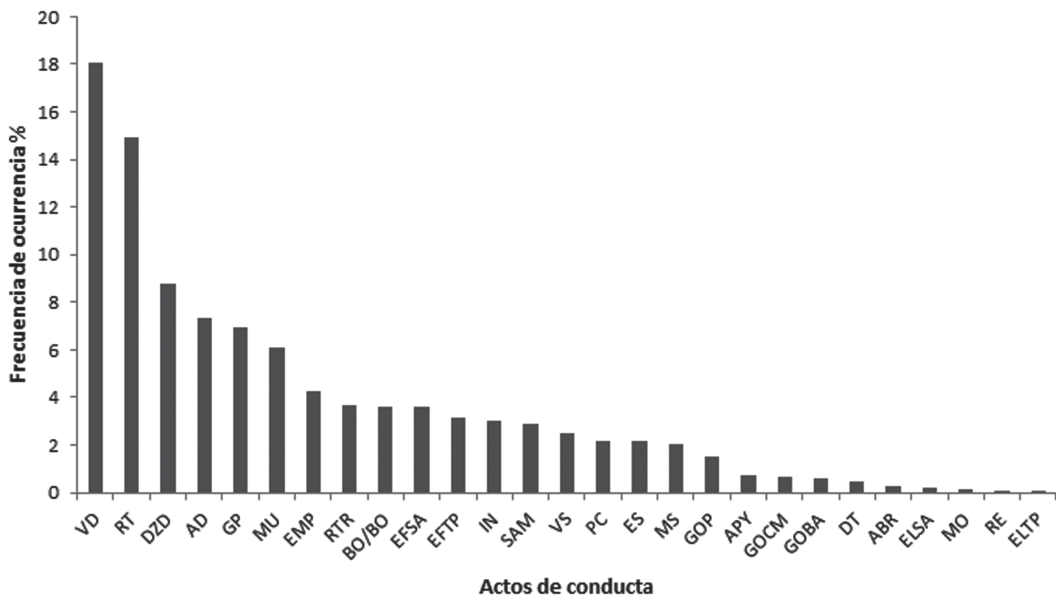


Figura 3. Frecuencias de ocurrencia de los actos de conducta observados en el elefante marino del sur durante las tres temporadas de estudio. Las siglas corresponden a los actos de conducta detallados en el etograma presentado en Resultados.

presentes en la colonia y de esta manera se pueden identificar algunos actos de conducta. En la misma colonia, McCann (1981) adapta las descripciones de los comportamientos agonísticos hechas por Sandegren (1976) para el EMN (*M. angustirostris*) y las utiliza como etograma guía. En un trabajo posterior, McCann (1983) adapta también la terminología utilizada por Harwood (1976) y Andersson (1978) para la foca gris (*Halichoerus grypus*). Los inventarios resultantes cuentan con descripciones escuetas y confusas, así por ejemplo, el acto llamado por este autor «Retreat» es comparable a tres distintos actos aquí identificados. A nuestro entender, los etogramas cuyas descripciones se asemejan más a las aquí realizadas son aquellos elaborados por Galimberti (1995), Fabiáni (1996) y Braschi (2004) para la colonia de EMS ubicada en las Islas Malvinas.

Como se aprecia aquí, la característica

dinámica del comportamiento animal junto con las diferencias en la precisión de las descripciones realizadas genera la posibilidad de registrar nuevos actos de conducta para la misma especie. De allí que los etogramas sean considerados como inventarios provisorios (Ferrari, 1995) y que nuevas observaciones arrojen resultados distintos.

Al comparar el presente etograma con los ya publicados, se encontraron tanto similitudes como diferencias, las mismas se listan a continuación:

1. *Desplazamiento dirigido (DZD)*.— Coincide con la segunda parte “*move towards another...*” de la descripción de *Frontal Approach* de McCann (1981) que adaptó la terminología descrita por Sandegren (1976) para el EMN. Galimberti (1995), Fabiáni (1996) y Braschi (2004) describen y denominan un acto semejante al que llaman *Movimento Orientato*.

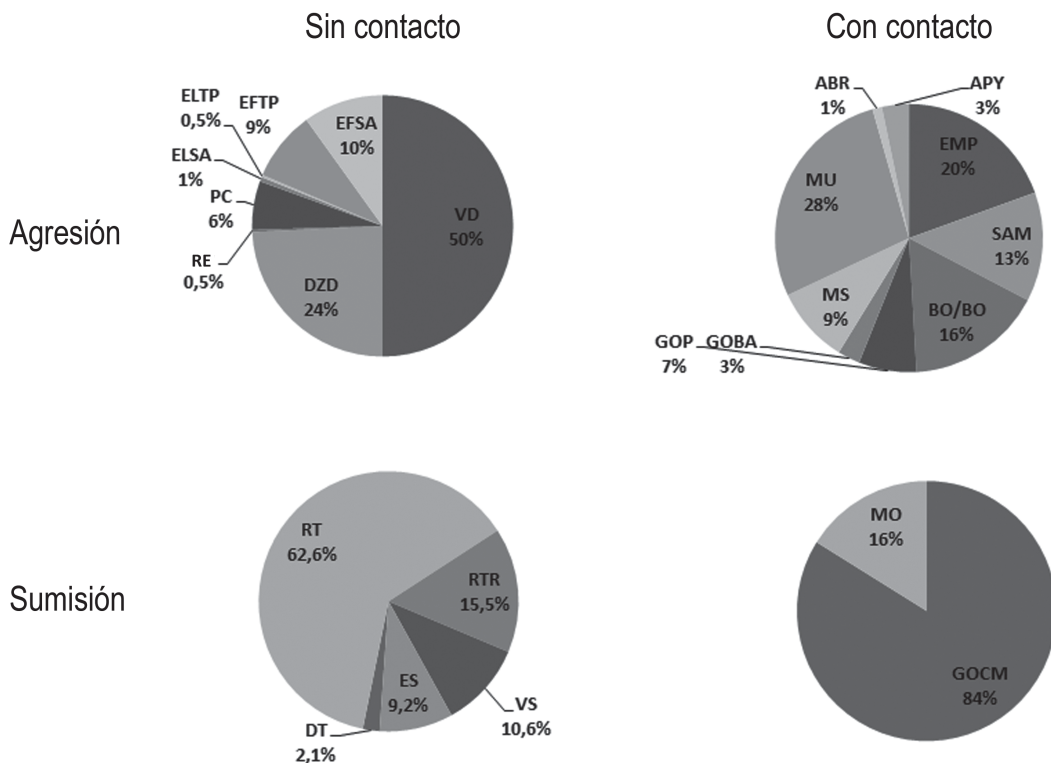


Figura 4. Porcentaje de las frecuencias de ocurrencia de los distintos actos observados en el elefante marino del sur en la respectiva categoría asignada en el etograma. Las siglas corresponden a los actos de conducta detallados en el etograma presentado en Resultados.

Tabla 2. Frecuencias de ocurrencia de los distintos actos de conducta realizados por machos alfa ($n = 10$) y periféricos ($n = 19$) de elefante marino del sur, *Mirounga leonina*. X^2 : tests de Chi cuadrado (tablas de contingencia 2×2 con 1 gl). Siglas corresponden a los actos de conducta descriptos en el etograma de la sección Resultados.

Frecuencias Totales de Ocurrencia				
Actos de conducta	Machos PERIFERICOS	Machos ALFA	X^2	P
<i>Actos de agresión con contacto físico</i>				
ABR	0	2	0,23	P = 0,63
APY	3	22	7,9	P < 0,01
BO-BO	20	106	33,73	P < 0,01
EMP	15	133	58,84	P < 0,01
GOP	12	27	1,94	P = 0,16
GOBA	2	10	2,17	P = 0,14
MU	69	87	0,34	P = 0,56
MS	13	57	15,28	P < 0,01
SAM	12	87	35	P < 0,01
<i>Actos de agresión sin contacto físico</i>				
DZD	79	220	26,77	P < 0,01
RE	4	0	3,42	P = 0,06
EFSA	42	57	0,01	P = 0,91
EFTP	27	58	3,46	P = 0,06
ELSA	1	5	0,7	P = 0,40
ELTP	1	2	0,08	P = 0,77
PC	31	34	0,89	P = 0,35
VD	149	464	65,44	P < 0,01
<i>Actos de sumisión sin contacto físico</i>				
RT	322	34	299,82	P < 0,01
ES	40	3	43,29	P < 0,01
RTR	66	15	50,48	P < 0,01
VS	41	12	26,84	P < 0,01
DT	15	1	15,51	P < 0,01
<i>Actos de sumisión con contacto físico</i>				
GOCM	1	11	4,23	P < 0,05
MO	2	1	0,08	P = 0,78
<i>Actos ambiguos</i>				
GP	109	48	46,08	P < 0,01
AD	68	147	8,63	P < 0,01
IN	48	13	33,13	P < 0,01
TOTAL	1192	1656		
Valor de X^2 total para todos los actos			4198,29	P < 0,01 para 26 gl

2. *Alerta dirigida (AD)*.— Coincide con el *Alert* de McCann (1983) adaptado de un inventario sobre el comportamiento de la foca gris. Asimismo, Galimberti (1995), Fabiáni (1996) y Braschi (2004) describen de forma semejante un comportamiento al cual denominan *Allerta Orientata*.

3. *Escape (ES)*.— Coincide con el *Retreat* mencionado por Laws (1956), mientras que Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) llaman a este acto *Fuga*. Por su parte, el *Retreat* de McCann (1981) es tan amplio («moves away» en el idioma original) que puede coincidir en parte con los actos aquí descriptos como *Escape*, *Retirada* y *Retirada en Retroceso*, dado que todos ellos tienen como resultado el alejamiento con respecto al rival.

4. *Retirada (RT)*.— Laws (1956) lo menciona como *Flee* distinguiéndolo así de *Escape*. Mientras que la descripción de *Allontanamiento* hecha por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) se asemeja a lo que aquí llamamos *Retirada*.

5. *Retirada en retroceso (RTR)*.— Es semejante a lo que Laws (1956) llama *Move back away*. Sin embargo, la descripción más parecida es la realizada por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) para el acto

llamado *Allontanamento a ritroso*.

6. *Vocalización sumisa (VS)*.— Este comportamiento tan típico de la sumisión es mencionado por varios autores, quizás con distintos nombres, pero con descripciones semejantes. Por ejemplo, para Laws (1956) este acto se llama *Whinny*, McCann (1981) lo describe como *V3*, mientras que Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) lo incluyen como parte de un acto denominado *Sottomissione*.

7. *Giro pivoteando (GP)*.— es nombrado por Laws (1956) como *Swivelling* y descrita por Fabiani (1996) y Braschi (2004) como *Giramento su pancia*.

8. *Persecución (PC)*.— Laws (1956) lo llama *Follow* y McCann (1981) le da el nombre de *Chase*, ambos autores sólo lo nombran. Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) lo describen como *Inseguimento*.

9. *Vocalización dirigida (VD)*.— Este acto tan conspicuo dentro de las interacciones agonísticas, coincide con descripciones de otros autores como el *Expiratory roar* de Laws (1956), el *V2* de McCann (1981), o bien la *Vocalizzazione orientata* de Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004).

Ocurrencia de los actos agrupados en categorías

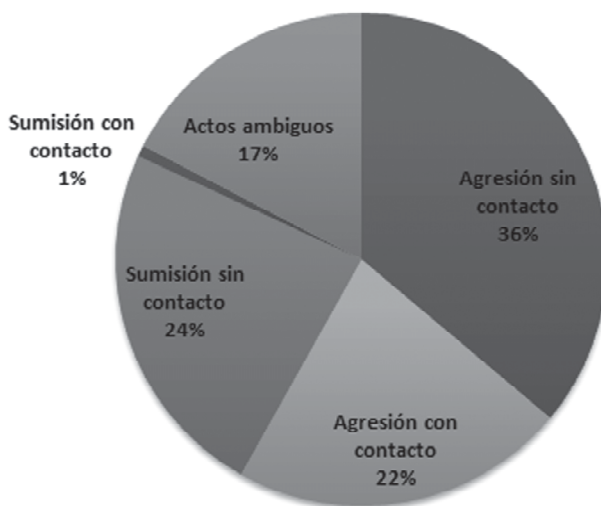


Figura 5. Porcentaje que representa cada categoría en el comportamiento agonístico entre machos de elefante marino del sur.

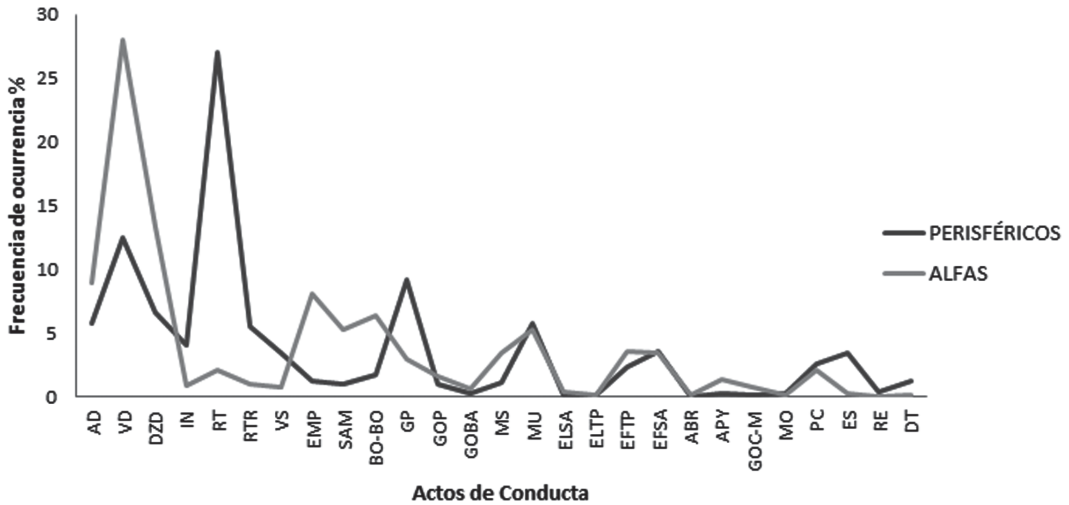


Figura 6. Frecuencias de ocurrencia de los actos de conducta realizados por machos alfa y periféricos de elefante marino del sur. Las siglas corresponden a los actos de conducta detallados en el etograma presentado en Resultados

10. *Mordisco (MO)*.— La única mención o descripción que se asemeja a este acto es el denominado *Nip Bite* de McCann (1981).

11. *Empuje con pecho (EMP)*.— Es semejante al *Push* descrito por Braschi (2004).

12. *Golpe con pecho (GOP)*.— Descripciones semejantes son las de McCann (1981) para el *Chest to Chest*, o bien el *Scontro petto a petto* de Galimberti (1995) y Fabiani (1996).

13. *Golpe con boca abierta (GOBA)*.— Se asemeja al *Slashing blows* de Laws (1956).

14. *Mordida (MU)*.— Fue descrita en todos los inventarios que aquí se comparan *Bite* (Laws, 1956; McCann, 1981) y *Morsi* (Galimberti, 1995; Fabiani, 1996; Braschi, 2004)

15. *Resoplido (RE)*.— Es también mencionada por Laws (1956) como *Bellowing*.

16. *Inacción (IN)*.— Fabiani (1996) y Braschi (2004) le asignan el nombre de *Nessuna azione*. Sin embargo, no especifican un lapso de tiempo para considerarlo como acto.

17. *Exposición frontal sobre tercio posterior (EFTP)*.— Fue mencionado o descrito por todos los autores objeto de esta comparación. Por ejemplo, Laws (1956) lo llama *Threat Rearing up*, McCann (1981) lo describe como *Rear*. Galimberti (1995), Fabiani

(1996) y Braschi (2004) lo nombran como *Esibizione frontale sulla pancia*.

18. *Exposición frontal sobre aletas (EFSA)*.— Coincide con el *Threat side turning* descrito por Laws (1956) y también con la *Esibizione frontale sulle flipper* descrito por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004).

19. *Exposición lateral sobre aletas (ELSA)*.— Coincide con la descripción de Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) del acto llamado *Esibizione laterale sulle flipper*.

20. *Exposición lateral sobre tercio posterior (ELTP)*.— Se asemeja a la *Esibizione laterale sulla pancia* descrita por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004).

De esta comparación se desprende que muchos de los actos descritos en el presente etograma fueron nombrados o reportados en otras colonias. Sin embargo, sólo 7 de ellos fueron considerados por todos los autores. Estos son la retirada, el escape, la vocalización sumisa, la mordida, la persecución, la vocalización dirigida y la exhibición frontal sobre el tercio posterior.

En la colonia en estudio, las frecuencias de muchos de estos actos son las que presen-

taron altos porcentajes de ocurrencia en las respectivas categorías asignadas (ver Fig. 4). Teniendo en cuenta estas categorías, se observó un mayor porcentaje de ocurrencia de actos (de agresión y de sumisión) que no involucran contacto físico (ver Fig. 5). Por lo tanto, la mayoría de las interacciones entre machos en esta colonia se resuelven mediante actos de tipo amenaza o bien con meras exhibiciones. Esta dinámica es característica de interacciones en las que existen asimetrías entre los participantes (Enquist y Leimar, 1983). Si se consideran las altas frecuencias de VD y RT aquí observadas y la función de este tipo de vocalización en la especie (Sanvito *et al.*, 2007), es evidente que los machos que resultaron subordinados en estas interacciones fueron capaces de predecir el resultado de la misma en forma inmediata, sin el costo que representa la escalada en la agresión.

En términos generales, parecería que el comportamiento agonístico del EMS está caracterizado por pocos actos de conducta, entre los que se destacan la VD y la RT. No obstante, aquí se describieron 6 nuevos actos de conducta (Abrazo, Apoyo, Boca con Boca, Mordida sostenida, Sostén avance con mentón y Golpe con mentón) que no fueron mencionados por otros autores. Una posible explicación es que estos nuevos actos hayan sido observados en otras colonias, pero no considerados como actos independientes. No obstante, estos son lo suficientemente conspicuos para ser diferenciados del resto y fueron observados aquí en reiteradas oportunidades. Por ello se estima que el repertorio comportamental de la especie durante las interacciones agonísticas es más amplio de lo que se conocía hasta el momento.

COMPARACIÓN ENTRE MACHOS ALFA Y PERIFÉRICOS

Se observaron diferencias significativas (16 sobre 27 actos) en las frecuencias con que los machos con distinta jerarquía social realizan los distintos actos de conducta. Las principales diferencias están dadas por una mayor frecuencia de actos de sumisión por parte de los machos periféricos, mientras

que los alfa realizan mayormente actos de agresión con y sin contacto físico. Esta situación estaría reflejando las relaciones de dominancia existentes entre estas categorías, pero también pone en evidencia la participación diferencial en distintos tipos de interacciones. Un ejemplo de ello son las diferencias observadas en las frecuencias de actos típicos de las interacciones con contacto físico, como son el EMP, el SAM, el BO/BO y la MS, que fueron siempre mayores en el comportamiento de los machos alfa. Es decir que los machos alfa, al estar defendiendo el harén, deben participar en mayor cantidad de peleas, utilizando un repertorio más amplio de actos durante este tipo de interacciones.

Por su parte, las frecuencias de la mayoría de los actos de sumisión sin contacto físico (RT, RTR, VS, DT y ES) fueron siempre mayores en la categoría de machos periféricos.

Teniendo en cuenta además las diferencias en las frecuencias de actos como la vocalización dirigida, el desplazamiento dirigido y el alerta dirigido, que fue siempre mayor entre los alfa, se aprecia una tendencia en la dinámica de la interacción agonística entre los machos de distinta categoría jerárquica.

En definitiva, los machos alfa, que están defendiendo un recurso (las hembras en el harén), se mantienen usualmente alertas y asumen riesgos iniciando interacciones agonísticas que usualmente resultan en heridas físicas, mientras que los periféricos evitarían, en la mayoría de los casos, participar en las mismas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Walter Coppola, Fernando Galliari y Mercedes Santos por su asistencia en los trabajos de campo. También agradecemos a Marcos Cenizo por los excelentes dibujos realizados que aquí se presentan como Figuras 1 y 2. Nuestros procedimientos son conformes a los Códigos de Ética de experimentación animal. Los permisos de este trabajo fueron otorgados por Dirección Nacional del Antártico (oficina de medioambiente), Argentina. Este trabajo fue solventado

por la Dirección Nacional del Antártico y la Secretaría de Ciencia y Técnica (Picto: 36054).

LITERATURA CITADA

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Andersson, M. 1978. Optimal foraging area: size and allocation of search effort. *Theoretical Population Biology*, 13: 397-409.
- Barlow, G.W. 1977. Modal Action Patterns. En: T. A. Sebeok (ed.), *How Animals Communicate*. University Press, Bloomington, Indiana, pp. 98-134.
- Bartholomew, G. A. 1952. Reproductive and social behavior of the northern elephant seal. *University of California Publications in Zoology*, 47: 369-472.
- Bartholomew, G. A. 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*, 24: 546-559.
- Braschi, C. 2004. Confronti agonistici nell' elefante marino del sud: fattori coinvolti e ruolo delle asimmetrie tra due maschi. PhD thesis. Dipartimento di Biologia Animale e dell' Uomo, Università degli Studi di Roma «La Sapienza», 182 pp.
- Deutsch, C. J., Crocker, D. E., Costa, D. P., Le Boeuf, B. J. 1994. Sex- and age-related variation in the reproductive effort of northern elephant seals. En: B. J. Le Boeuf, R. M. Laws (eds.), *Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology*. University of California Press, Berkeley, pp. 169-210.
- Enquist, M. y Leimar, O. 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387-410.
- Fabiani, A. 1996. Aspecti strutturali e funzionali del comportamento agonistico maschile nell'elefante marino del sud (*Mirounga leonina*). Tesi di Laurea, Università degli Studi di Roma «La Sapienza», 200 pp.
- Ferrari, H. R. 1995. Agonismo: caracterización relacional y aportes teórico-metodológicos. *Revista PINACO* n° 2, pp. 75-78.
- Galimberti, F. 1995. Competizione tra i maschi e selezione sessuale nell' elefante marino del sud (*Mirounga leonina*) della Penisola di Valdés. Tesi di dottorato. Università degli Studi di Roma «La Sapienza», 298 pp.
- Harwood, J. 1976. Time budgets of breeding grey seals at the Monach Isles, Outer Hebrides. I.C.E.S. Council Meeting, Marine Mammals Committee, Copenhagen.
- Heymer, A. 1977. *Ethological Dictionary, German English French*. Parey, Berlin.
- Immelmann, K. 1980. *Introduction to Ethology*. Plenum Press, New York.
- Lahitte, H. B., Ferrari, H. R., Lázaro, L. 2005. *Eto-gramática. Teoría y práctica de la descripción en ciencias del comportamiento*. Nobuko, Buenos Aires.
- Laws, R. M. 1956. The elephant seal (*Mirounga leonina*, Linn.), II: General, social and reproductive behavior. *Falkland Island Dependency Survey Scientific Reports*, 13: 1-88.
- Le Boeuf, B. J. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, 14: 163-76.
- Lehner, P. N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press, New York, 403 pp.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press, New York, 2nd ed.
- McCann, T. S. 1981. Aggression and sexual activity of male southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Journal of Zoology*, 195: 295-310.
- McCann, T. S. 1983. Activity budgets of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during the breeding season. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 61: 111-126.
- Negrete, J., Cantoni, L., Rogers, T., Ciaglia, M. B., Carlini, A. R. 2007. Monitoreo y registro remoto de actividades en mamíferos marinos: desarrollo de un sistema de video, su utilidad y fiabilidad en la Antártida. VI Simposio Argentino y III Latinoamericano sobre Investigaciones Antárticas, CD ROM Comunicación n° CVCO 305 1pp.
- Sandegren, F. E. 1976. Agonistic behavior in the male northern elephant seal. *Behaviour*, 70: 136-158.
- Sanvito, S., Galimberti, F., Miller, E. H. 2007. Vocal signalling of male southern elephant seals is honest but imprecise. *Animal Behaviour*, 73: 287-299.