

“ESTRUCTURA, DINÁMICA, MEDIACIONES Y  
CONSECUENCIAS DE LAS INTERACCIONES  
AGONÍSTICAS ENTRE MACHOS DE ELEFANTE  
MARINO DEL SUR (*Mirounga leonina*) EN LA ISLA  
25 DE MAYO, ANTÁRTIDA”



TESIS DOCTORAL:

Doctorando: Lic. Javier Negrete

Director: Dr. Néstor Rubén Coria

Co-director: Dr. Ricardo Héctor Ferrari

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

Año 2011

# Índice

Agradecimientos.....	7
Resumen.....	8
Abstract.....	12

## Capítulo I "Introducción general"

<i>I.1 Aspectos generales de la biología y del comportamiento reproductivo de la especie.....</i>	16
<i>I.2 Demografía y Distribución de los asentamientos reproductivos de la especie.....</i>	19
<i>I. 3 Ubicación y aspectos generales del área de estudio.....</i>	21
<i>I. 4. Definición del Comportamiento Agonístico.....</i>	24
<i>I. 5. Importancia, estructura y objetivos de la presente Tesis.....</i>	27

## Capítulo II "Estructura y Disposición espacial de los harenes"

<i>II. 1. Introducción.....</i>	32
<i>II. 2. Materiales y métodos.....</i>	33
<i>II.2.1 Censos.....</i>	33
<i>II.2.1.1 Esquema de censos por temporada.....</i>	34
<i>II.2.2 Categorías asignadas a los machos adultos en relación a su posición en la playa... </i>	35
<i>II.2.3 Tamaño y estructura de los harenes presentes en cada temporada.....</i>	36
<i>II.2.4 Proporción sexual.....</i>	37
<i>II.2.5 Disposición espacial de los harenes.....</i>	38
<i>II.3 Resultados.....</i>	39

II.3.1 Número de hembras en playa.....	39
II.3.2 Tamaño de los harenes durante el PH y PHE.....	40
II.3.3 Estructura de los harenes durante el PH y el PHE.....	42
II.3.4 Estructura de los harenes a lo largo de las temporadas.....	43
II.3.5 Proporción sexual.....	45
II.3.6 Disposición espacial de los harenes en la colonia y densidad de animales.....	48
II.3.7 Densidad de hembras por sector y para la colonia entera.....	50
II.3.8 Distancia entre harenes.....	52
<i>II. 4 Discusión.....</i>	<i>53</i>
II.4.1 Número de hembras reproductivas.....	53
II.4.2 Proporción sexual.....	56
II.4.3 Estructura de los harenes .....	57
II.4.4 Disposición espacial de los harenes y densidad de la colonia.....	59
 <b>Capítulo III "Componentes de la interacción agonística: El etograma"</b>	
<i>III. 1 Introducción.....</i>	<i>64</i>
III.1.1 Etograma.....	64
<i>III.2 Materiales y métodos.....</i>	<i>68</i>
III.2.1 El acto de conducta, el marco conceptual y el etograma.....	68
III.2.2 Emisor, receptor, segmentación y estados de los componentes del cuerpo.....	68
III.2.3 Cronología del muestreo.....	71
III.2.3.1 Observaciones preliminares.....	71
III.2.3.2 Observaciones definitivas.....	71
III.2.3.3 Registro complementario mediante sistema de cámaras de video .....	73

III.2.3.4 Criterio de saturación del etograma.....	76
<i>III.3 Resultados.....</i>	<i>78</i>
III.3.1 Actos de conductas observados sólo durante interacciones agonísticas.....	78
III.3.1.1 Actos de agresión que involucran contacto físico.....	78
III.3.1.2 Actos de agresión que no involucra contacto físico.....	81
III.3.1.3 Actos de sumisión que no involucran contacto físico.....	82
III.3.1.4 Actos de sumisión que involucran contacto físico.....	83
III.3.2.1 Actos de conductas ambiguos.....	83
III.3.3 Criterio de saturación del presente etograma.....	85
<i>III.4. Discusión.....</i>	<i>86</i>
III.4.1 Comparación con los inventarios publicados para la especie.....	86
III.4.1.1 Semejanzas.....	86
III.4.1.2 Diferencias.....	90
III.4.2 Grado de completitud del etograma.....	91
 <b>Capítulo IV "Dinámica de la interacción agonística"</b>	
<i>V. 1 Introducción.....</i>	<i>93</i>
IV.1.1 La interacción agonística.....	93
<i>IV. 2. Materiales y Métodos.....</i>	<i>94</i>
IV.2.1 Definición de la interacción. ....	94
IV.2.2 Tipos de interacciones agonísticas. ....	95
IV.2.3 Ocurrencia de los actos involucrados.....	96
IV.2.4 Duración de las interacciones.....	96
IV.2.5 Transición entre actos.....	97

IV.2.6 Ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada.....	98
<i>IV.3 Resultados.....</i>	<i>99</i>
IV. 3.1 Descripción de la interacción agonística en general.....	99
IV.3.1.1 Ocurrencia de los actos de conducta.....	99
IV.3.1.2 Transición entre los actos de conducta en el conjunto de las interacciones.....	100
IV.3.2 Ocurrencia de actos, transiciones y duración de los distintos tipos de interacciones.....	102
IV.3.2.1 Interacciones SCS.....	102
IV.3.2.2 Interacciones SCA.....	105
IV.3.2.3 Interacciones CCS.....	107
IV.3.2.4 Interacciones CCA.....	110
IV.3.3 Comparación de la duración entre los tipos de interacciones .....	115
IV.3.4 Ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada .....	115
<i>IV.4. Discusión.....</i>	<i>119</i>
IV.4.1 Ocurrencia de los actos de conducta en el conjunto de las interacciones agonísticas.....	119
IV.4.2 Interacciones SCS y SCA.....	121
IV.4.3 Interacciones CCS.....	122
IV.4.4 Interacciones CCA.....	123
IV.4.5 Ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada reproductiva.....	126
 <b>Capítulo V "Dominancia, estrategias agonísticas y éxito reproductivo de los machos identificados".</b>	
<i>V. 1 Introducción.....</i>	<i>130</i>
<i>V.2 Materiales y Métodos.....</i>	<i>131</i>
V.2.1 Identificación de los animales y longitud.....	131

V.2.2 Posición de los machos en la playa y permanencia en la colonia.....	133
V.2.3 Matrices sociométricas e índice de dominancia .....	133
V.2.4 Factores que determinan la dominancia .....	135
V.2.5 Agrupamiento de los machos en relación con los actos realizados .....	135
V.2.6 Éxito reproductivo.....	137
V. 2.7 Machos contemplados en el análisis .....	138
<i>V.3 Resultados</i> .....	<i>140</i>
V.3.1 Tamaño de los animales.....	140
V.3.2 Posición de los machos en la playa.....	141
V.3.3 Matrices e índice de dominancia .....	144
V.3.4 Factores involucrados en la dominancia entre machos .....	148
V.3.5 Agrupamiento de los machos en relación con los actos de conducta realizados.....	152
V.3.6 Éxito reproductivo.....	159
V.3.7 Estrategias agonísticas / reproductivas.....	161
<i>V.4 Discusión</i> .....	<i>165</i>
V.4.1 Tamaño, permanencia y jerarquía.....	165
V.4.2 Estrategias y éxito reproductivo.....	169
<b>Conclusiones finales</b> .....	<b>174</b>
<b>Bibliografía citada</b> .....	<b>182</b>

## Agradecimientos

Agradezco a mis directores Coco y Richard por el esfuerzo dedicado a guiarme a lo largo de este trabajo.

A Mechita Santos, el Negro Mennucci, Arielito, Pete y Berni, por que sin la inconmensurable ayuda que me brindaron este trabajo hubiese sido difícil de concluir.

A Juli, mi gran amor, que de principio a fin estuvo a mi lado incondicionalmente.

A Inesita y mi hermana del alma Luli que a lo largo de mi vida estuvieron siempre a mi lado.

A la memoria de mi viejo querido, siempre estarás en mi corazón y siempre estaré orgulloso de ser tu hijo.

A Carlos Galliari y Alejandra Rummy por impulsarme a concluir este trabajo en los momentos de debilidad.

A mis amigos, Gonza, Santi, Pete, Seba, Sebita, Emi, Beto, Rodo, Jaime, Axel, Clara, Gilda, Flaca, Jorge, Nacho, Nachito, Mati, Idolo, Berni, Dipi, Juancito, Fer, Euge, Tato, Junior, Polaco, Tano y Somi, justamente por ser mis amigos.

A la barra del fulbito de los sábados por todos los buenos momentos

A Seba Poljak, Miguelito Gasco, Walter Coppola, Fer Galliari, Marianita Juarez, Hugo Merlo, Pablo Campana, Agustin Solari, Ignacio Gould, Matias Baviera, Martin Montes, Tiffanie Nelson y tantas otras personas con las que compartí memorables días en la Antártida y que se deslomaron para darme una mano con el trabajo de campo.

A Marcos Cenizo, por los excelentes dibujos realizados para el etograma.

A mi codirectora de beca Dra. Maria Elba Marquez, gracias por todo Mitsu.

Finalmente, pero no por eso menos importante, a la memoria mi director de beca el Dr. Alejandro Carlini que propició y apuntaló este trabajo desde sus inicios y a quien estaré eternamente agradecido por darme esta oportunidad y por enseñarme tanto.

Este trabajo se realizó en el contexto de dos becas doctorales otorgadas por el Instituto Antartico Argentino y el Conicet, a ambas instituciones, muchas gracias.

## Resumen

El elefante marino del sur (*Mirounga leonina*) es una especie que exhibe un alto grado de dimorfismo sexual, siendo los machos adultos más grandes que las hembras tanto en peso como en longitud. Además, los machos presentan dientes caninos más desarrollados y una probóscide carnosa, ambas estructuras relacionadas con una intensa competencia agonística. Esta especie típicamente poligínica, reproduce durante la primavera austral principalmente en islas subantárticas. El límite septentrional de distribución de los sitios reproductivos está representado por la colonia ubicada en América del Sur en la provincia de Chubut, Argentina (Península Valdés), aproximadamente a los 42° de latitud sur. Durante la temporada reproductiva, las hembras se agrupan formando unidades denominadas harenes. Los mismos están dominados por un macho, usualmente conocido como macho Alfa, esta posición (Alfa) se alcanza partir de una intensa competencia agonística entre los machos adultos. De esta forma, se establece en cada temporada una jerarquía social entre los machos presentes y el éxito reproductivo de los mismos está íntimamente ligado al rango jerárquico alcanzado. El presente trabajo se realizó en Península Potter, Isla 25 de Mayo (62°14'S, 58°40'O), Antártida, donde nacen anualmente alrededor de 400 crías de elefante marino del sur. Este sitio representa el límite sur de los asentamientos reproductivos de la especie

Los objetivos principales de este trabajo fueron (i) estudiar la estructura y la dinámica de la interacción agonística entre los machos de la especie. (ii) Correlacionar los resultados de dichas interacciones con el éxito reproductivo de los machos identificando posible estrategias reproductivas. Para ello, se estimaron algunos parámetros característicos de la colonia como el tamaño de los harenes y la disposición espacial de los mismos en relación con las características topográficas del área.



Además, a partir de la observación de las interacciones agonísticas entre los machos, se confeccionó un etograma parcial referido al comportamiento agonístico de los mismos. También mediante las observaciones de comportamiento se registró la ocurrencia de los actos de conducta descriptos y la transición entre éstos. Finalmente, gran parte de los machos presentes en la colonia se inmovilizaron, se midieron, y se marcaron a fin de identificarlos a lo largo de la temporada, e inclusive, entre temporadas reproductivas. Mediante la realización de censos diarios y esquemas de observaciones de comportamiento, se registró el tipo de conducta más frecuentemente exhibida, la posición relativa al harén y el número de cópulas exitosas realizadas por la mayoría de estos machos identificados. El conjunto de la información obtenida se utilizó a fin de identificar estrategias agonísticas y/o reproductivas adoptadas por los machos durante la temporada reproductiva en el área de estudio.

El sitio donde se asienta la colonia de estudio se caracteriza por contar con playas de pendientes suaves y tamaño (ancho y largo) variable, formadas por distintos sustratos. Así, se observan sectores de playas enteramente cubiertas por arenas y gravas finas, como playas en las que el sustrato predominante es el canto rodado de tamaño grande. En esta colonia, la especie seleccionó más frecuentemente playas anchas y con sustratos arenosos para reproducirse. Como consecuencia de ello, la disposición espacial de los harenes a lo largo de la costa fue heterogénea. Los harenes de mayor tamaño se concentraron en las playas mencionadas. Esto generó una variación en la densidad de individuos entre los sectores, con valores que van desde 5,7 hasta 161,6 hembras adultas por kilómetro de playa. Sin embargo, considerando todas las playas accesibles a los animales, la densidad total para la colonia en las distintas temporadas, varió entre 30,5 y 50,4 hembras por kilómetro de playa. Esta densidad total es comparativamente menor a la reportada para la mayoría de las colonias reproductivas de la especie.

En cuanto al tamaño de los harenes, se observaron diferencias en cada temporada, e inclusive, entre temporadas. Por ejemplo, considerando las tres temporadas de estudio, el tamaño de los harenes varió entre 2 y 78 hembras, mientras que el tamaño promedio de los harenes para la colonia en el periodo que abarcó este estudio, fue de 31,4 hembras. Este valor también es menor al observado y reportado en la mayoría de las colonias de la especie con excepción de la ubicada en Península Valdés. Además, se observó una correlación positiva entre el tamaño del harén y la cantidad de machos asociados.

En relación con el comportamiento de los machos, se observaron 740 interacciones agonísticas. A partir de éstas se confeccionó un etograma que reúne la descripción de 27 actos de conducta. Estos actos se agruparon en cinco categorías: actos de agresión con y sin contacto físico, actos de sumisión con y sin contacto físico y finalmente actos ambiguos que tienen una estructura semejante pero pueden ser considerados tanto de agresión como de sumisión. De estos 27 actos, el más frecuentemente observado fue la vocalización dirigida, que corresponde a un acto de agresión sin contacto físico. Considerando que todos los actos de conducta presentes en otros inventarios de la especie fueron observados en este trabajo y que además aquí se describieron 7 nuevos actos, el etograma obtenido complementa la información disponible.

Se identificaron 4 tipos distintos de interacciones agonísticas en los machos de la especie. Las mismas se diferencian por la frecuencia de los actos que las componen, el orden en que aparecen estos actos en la interacción (transiciones) y también por la duración de las mismas (cantidad de actos realizados por ambos participantes). Esta división permitió concluir que la mayoría de las interacciones agonísticas en los machos de la especie son cortas y no involucran contacto físico, se caracterizan también por involucrar un macho que al dirigir algún acto de agresión al rival, obtiene siempre como primera respuesta un acto de sumisión. Sin embargo, las interacciones pueden escalar

a niveles de agresión tales que la duración de las mismas llega a ser superior a los 200 actos de conducta. En este caso, la interacción es compleja y está compuesta por una gran diversidad de actos de conducta, principalmente actos de agresión con contacto físico. Entre éstos se observó que la mordida, el golpe con pecho y la mordida sostenida generan una respuesta de sumisión en el rival determinando el resultado del encuentro.

Finalmente, se inmovilizaron, identificaron y midieron 32 machos adultos durante las tres temporadas. Para estos machos se estimó el tamaño, la cantidad de días que estuvo presente en el área, la posición más frecuente en relación con los harenes y el comportamiento realizado. Lo cual contribuyó a la confección de un índice de dominancia para los machos observados en los harenes elegidos. Este índice permitió ordenar a los machos en una jerarquía social casi lineal y se correlacionó positivamente con el tamaño, la permanencia en playa y el éxito reproductivo de los machos, medido a partir de otro índice. Esta información permitió concluir que en la colonia los machos adoptan dos estrategias distintas. La principal es alcanzar la posición Alfa para lo cual deben contar con un tamaño grande, arribar temprano a la colonia y participar en interacciones largas con mucho contacto físico. Esta estrategia resultó ser la más exitosa en términos reproductivos. Contrariamente la otra estrategia es permanecer cerca de los harenes, no involucrarse en interacciones largas y con contacto físico y evitar el conflicto, alejándose la mayoría de las veces. Esta estrategia permitió que algunos machos periféricos cercanos a los harenes lograran en todos los años un porcentaje de las cópulas observadas. Sin embargo, el éxito reproductivo fue mucho menor al de los machos Alfa. En definitiva, en Península Potter la especie reproduce en baja densidad y con extremados niveles de poliginia generados por diferencias en el tamaño y el comportamiento agonístico de los machos.

## Abstract

The southern elephant seal (*Mirounga leonina*) is a highly sexually dimorphic polygenic species. Adult males are larger than females in body size and weight, and have a large proboscis from which the genus derives its name. Males have more developed canine teeth, associated with intense agonistic competition. The species breeds during the austral spring mainly in Sub-antarctic islands. However, the septentrional boundary of its breeding distribution is represented by the Península Valdés colony on South America, at 42°S. During the breeding season, females group together in harems dominated by an alpha-male. Adult males attain alpha status after intensive agonistic competition, which determines the male social hierarchy and consequently male breeding success. The present study was conducted at Potter Peninsula, Isla 25 de Mayo (62°14'S, 58°40'O), Antarctica, where usually about 400 pups are born each year. This is the southernmost breeding range for the species.

The study aims were (i) to define the structure and dynamics of agonistic interactions between males; (ii) to correlate these interactions with male breeding success, identifying possible strategies of reproduction. Records were taken of harem sizes, and their spatial arrangements in relation to topographic characteristics of the area. A partial ethogram was constructed for male agonistic behaviours, and this was used to record the frequency of occurrence and transition of behaviours. Thirty-two adult males present in the colony were immobilized, measured and marked for individual recognition within and between the three study breeding seasons. Daily censuses and observation schemes provided records of the types of behaviour most frequently exhibited, the position relative to the harem and the number of successful copulations by identified males.

The study area is characterized by beaches with soft slopes of variable width, length and substrate. Some beaches are completely covered by sand and fine gravel;

large boulders are the main substrate on others. In this colony, the largest harems were concentrated on wide beaches covered by fine sand and gravel. This resulted in a heterogeneous spatial distribution of harems along the coast, with a range of 5.7 to 161.6 adult females per km of beach. Across all beaches accessible to the colony, the total density of females varied between seasons from 30.5 to 50.4 per km of beach, and harem sizes varied from 2 to 78 females, with a mean of 31.4. This mean is higher than at Península Valdés, though most other colonies have higher densities and harem sizes.

Males were observed in 740 agonistic interactions. The resulting ethogram connected 27 behavioural types grouped into five categories: aggression with and without physical contact, submissiveness with and without physical contact and ambiguous behaviours (could be either aggressive or submissive). The most frequently observed type was 'directed' aggression without physical contact. Adult males showed four different types of agonistic interaction. These differed in the frequency, order and duration of their component behaviours. The majority of the agonistic interactions between males were short and without physical contact, and received a response of submission. On some occasions, however, more complex aggressive interactions could include a wide diversity of behavioural components in a sequence of more than 200 steps, with no predetermined outcome.

For individually identified males, an index of competitive dominance was constructed from estimates of the frequency of agonistic interactions, frequency of wins, and number of defeated males in the group. The dominance index was tested for a correlation with male body size and length of stay in the colony. An index of breeding success was constructed from the number of copulations made by the male in relation to the number of copulations seen in the group of observed males and the size of the harem. The breeding success index was used to identify possible mating strategies by males. In the present studies 2 different strategies were identified. The main strategy of the males is to acquire an Alfa position (into the harem). To do so the males have to be

for longer periods in the beach and have to be prepared to involve in long and dangerous interactions. By behaving this way the males achieved for most of the observed copulation increasing this way their breeding success. On the other hand the peripheral males closer to the harems retreat for most of the agonistic interactions their involved and although they achieved for some copulations during most of the breeding seasons, they never reach the higher levels of breeding success observed for Alfa males. In summary at Península Potter southern elephant seals breeds under low density conditions and with extremely levels of polygamy generated by differences of male's size and agonistic behavior.

# Capítulo I

## Introducción general

## I.1 ASPECTOS GENERALES DE LA BIOLOGÍA Y DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LA ESPECIE

El elefante marino del sur *Mirounga leonina* (Linné, 1758) es el representante de mayor tamaño entre los fócidos actuales. Esta especie, típicamente poligínica, exhibe un alto grado de dimorfismo sexual (King 1983, Laws 1994) evidenciado por el mayor tamaño de los machos, que pueden llegar a pesar hasta 10 veces más que las hembras (Bryden 1972, Deutsch et al.1994). Los machos presentan una probóscide carnosa, de ahí su nombre vulgar de elefante marino, y un importante desarrollo de los caninos. Estas dos últimas características fenotípicas (Figura I.1.1 y Figura I.1.2), íntimamente relacionadas con un intenso comportamiento agresivo durante el período reproductivo, son comunes entre los pinnípedos poligínicos (Bartholomew 1970).



Figura I.1.1 Foto de la boca de un macho adulto de elefante marino del sur en la cual se aprecia el tamaño relativo de los dientes caninos.





Figura I.1.2 Foto de la región facial de un macho adulto donde se aprecia la probóscide.

El ciclo de vida de esta especie presenta dos etapas terrestres, la reproductiva y la de muda, seguidas ambas por dos etapas pelágicas de alimentación (Laws 1956, Carrick et al. 1962). En líneas generales, la cronología reproductiva comprende gran parte de la primavera austral (septiembre – noviembre), no obstante se han observado

variaciones temporales en los principales eventos reproductivos a lo largo de un gradiente latitudinal. Así, por ejemplo en las colonias de distribución más septentrional, el máximo número de hembras en playa suele registrarse antes que en las colonias más australes (Condy 1979, Boyd 1991, Campagna et al. 1993). Los machos adultos son los primeros en llegar a los asentamientos reproductivos, aproximadamente a mediados del mes de septiembre. Sin embargo, en algunos sitios existen registros de machos adultos inclusive durante el mes de agosto (Sorensen 1950, Angot 1954, Laws 1956). Luego arriban las hembras adultas, las cuales alcanzaron la madurez sexual aproximadamente a los 3-4 años de edad (Carrick et al. 1962). Una vez en la playa, paren habitualmente una sola cría a la cual amamantan por un período de 23 días en promedio, y es en los últimos 2-3 días de este período cuando las hembras se encuentran receptivas a los machos (Carrick et al. 1962). Estos eventos de parición, amamantamiento y cópula suelen llevarse a cabo dentro de agrupamientos denominados harenes, los cuales están conformados como mínimo por 2 hembras, pudiendo alcanzar tamaños de hasta 140 hembras (Laws 1994). Los harenes son dominados o controlados por al menos un macho (Laws 1994). De aquí que el principal objetivo de los machos es lograr dominar un harén, lo que les conferirá un acceso casi irrestricto a las hembras (McCann 1981, Modig 1996). Si bien ello impone una limitación a las posibles estrategias a emplear, existen alternativas como, por ejemplo, el apareamiento con hembras aisladas o bien con hembras periféricas en los harenes de tamaño grande. También son comunes las cópulas con hembras durante su partida al mar, luego del destete del cachorro. Finalmente, en algunas colonias se observó, como estrategia alternativa, la mimetización de los machos con hembras en la periferia del harén (Le Boeuf 1974).

El dominio efectivo de los harenes es consecuencia de la competencia entre los machos en distintas etapas de la temporada reproductiva. La competencia está basada en interacciones agonísticas cuyo resultado establece una jerarquía social

entre los machos (McCann 1981). Estas interacciones agonísticas se caracterizan por diversos elementos o actos de conducta de tipo visual, vocal y aquellos que involucran contacto físico entre los machos, siendo los dos primeros los más frecuentes (Sanvito et al. 2007a). La jerarquía tempranamente establecida, usualmente se mantiene durante toda la temporada. Por lo cual, la mayoría de los encuentros posteriores entre machos involucrados en interacciones previas, se resuelven mediante diferentes pautas de comportamiento de tipo amenaza que no suelen involucrar contacto físico.

Los machos de mayor rango jerárquico dominan los harenes y copulan con las hembras reproductivas, restringiendo a su vez el acceso de los machos de menor rango (Le Boeuf 1974, McCann 1981). Si bien la madurez sexual es alcanzada por los machos aproximadamente a los 4 años, usualmente no participan en las temporadas reproductivas hasta los 7 años, dado que es a esta edad, cuando alcanzan la madurez física requerida para afrontar los encuentros agonísticos (Carrick et al. 1962). Sin embargo, existen registros de machos de 5 años de edad participando en temporadas reproductivas (Galimberti & Boitani 1999, Negrete et al. en prensa). Se trata de individuos de tamaño semejante al de las hembras, con probóscides pequeñas y que no intervienen en los encuentros agonísticos.

## **I.2 DEMOGRAFÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS ASENTAMIENTOS REPRODUCTIVOS DE LA ESPECIE**

El elefante marino del sur tiene una distribución circumpolar y sus áreas reproductivas se encuentran localizadas principalmente en islas subantárticas. La colonia ubicada en la Isla 25 de Mayo (62°14'S, 58°40'O) es una de las más australes, mientras que su límite septentrional es el asentamiento continental ubicado en Península Valdés (42°30'S, 64°O) (Campagna et al. 1993, Laws 1994). Esta especie no sólo exhibe un amplio rango latitudinal de distribución, sino que también es una de las especies de fócidos más abundantes del mundo. Se estima que la población

mundial de ejemplares mayores de 1 año alcanza los 740.000 individuos (McMahon et al. 2005).

Esta población mundial suele dividirse en tres grandes grupos, el de las islas Georgias del Sur, ubicado en el océano Atlántico, el de las islas Macquarie, ubicado en el océano Pacífico y el grupo del archipiélago de Kerguelen, ubicado en el océano Índico (Fig. 1.2.1). Sin embargo, la evidencia genética y el análisis satelital de los movimientos entre sus individuos, sugiere que las colonias situadas en Península Valdés y en las Islas Malvinas pertenecerían, ya no al agrupamiento de las islas Georgias del Sur, sino más bien a un cuarto grupo (Slade et al. 1998, Hoelzel et al. 2001, Lewis et al. 2006). Este nuevo agrupamiento representa el 5 % de la población mundial (McMahon et al. 2005) y tiene la particularidad de ser el único que actualmente se encuentra en aumento en cuanto a su tamaño poblacional (Campagna & Lewis 1992, Lewis et al. 1998, Lewis et al. 2004).

La población de las islas Georgias del Sur representa un 55 % de la población mundial (McMahon et al. 2005) y sus asentamientos están distribuidos en las siguientes islas o archipiélagos: Georgias del Sur, Sandwich del Sur, Orcadas del Sur, Shetland del Sur y las islas Gough y Bovetøya. La mayor cantidad de individuos (aproximadamente el 98%), se encuentra en las islas Georgias del Sur (McMahon et al. 2005). Por su parte, el agrupamiento denominado Kerguelen representa el 30% de la población mundial de la especie y está compuesto por distintas colonias ubicadas en la isla Heard, la isla Marion, la isla Príncipe Eduardo, la isla Posesión, las islas Kerguelen y la isla Crozet. Estos dos últimos sitios, albergan el 98 % de los individuos pertenecientes a este agrupamiento (McMahon et al. 2005). Finalmente, el grupo denominado Macquarie representa el 10% restante de la población mundial (McMahon et al. 2005) y está formado por las poblaciones situadas en la isla Campbell, las islas

Antípodas y en la isla Macquarie, donde reproduce el 99% de los individuos de este agrupamiento.



Figura I.2.1. Ubicación de los principales asentamientos reproductivos del elefante marino del sur (*Mirounga leonina*).

### I. 3 UBICACIÓN Y ASPECTOS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO

El Continente Antártico se extiende en torno al Polo Sur y está circunscrito por el Círculo Polar Antártico a los 66 ° 33' S. Este remoto continente, está completamente rodeado por los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, que lo separan del resto de los continentes por miles de kilómetros (Sudamérica, 1.000 km; África, 3.600 km; Oceanía, 2.200 km). El continente, está cubierto casi en su totalidad por una capa de hielo que oculta su verdadero perímetro. Sin embargo, se estima su superficie en alrededor de 14.000.000 de km<sup>2</sup>, cifra que es mayor si se consideran las islas y archipiélagos cercanos. Es precisamente a este conjunto de continente, islas,

archipiélagos y porciones de mar congelado al que se suele llamar "el Antártico". Asimismo, es el continente de mayor altura media (2.000 metros sobre el nivel del mar), dado que cuenta con sectores de aproximadamente 2.700 metros de cobertura de hielo.

La temperatura mínima registrada en la Antártida fue de -89,3 °C, mientras que la velocidad máxima del viento alcanzó los 320 km/h. Es quizás por este clima extremadamente frío, seco y ventoso que el continente antártico suele ser llamado "desierto blanco". Dentro de este conjunto denominado el Antártico, se distingue el archipiélago de las Islas Shetland del Sur, conformado de norte a sur por la siguiente serie de islas: Clarence, Elefante, 25 de Mayo, Nelson, Roberts, Greenwich, Livingston, Nevada, Decepción, Smith y Baja. Este archipiélago está separado del Continente Americano por el pasaje de Drake, mientras que el territorio más cercano al sur es la Península Antártica. Es precisamente en la Isla 25 de Mayo donde se ubica el área de estudio del presente trabajo de Tesis Doctoral. Esta isla, alberga varios sitios protegidos en base a la flora y fauna que contienen. La colonia que fue objeto de este estudio (Figura I.3.1), se ubica en una Zona Antártica Especialmente Protegida denominada (ZAEP Nro. 132) "Península Potter" (62°14'S, 58°40'O).

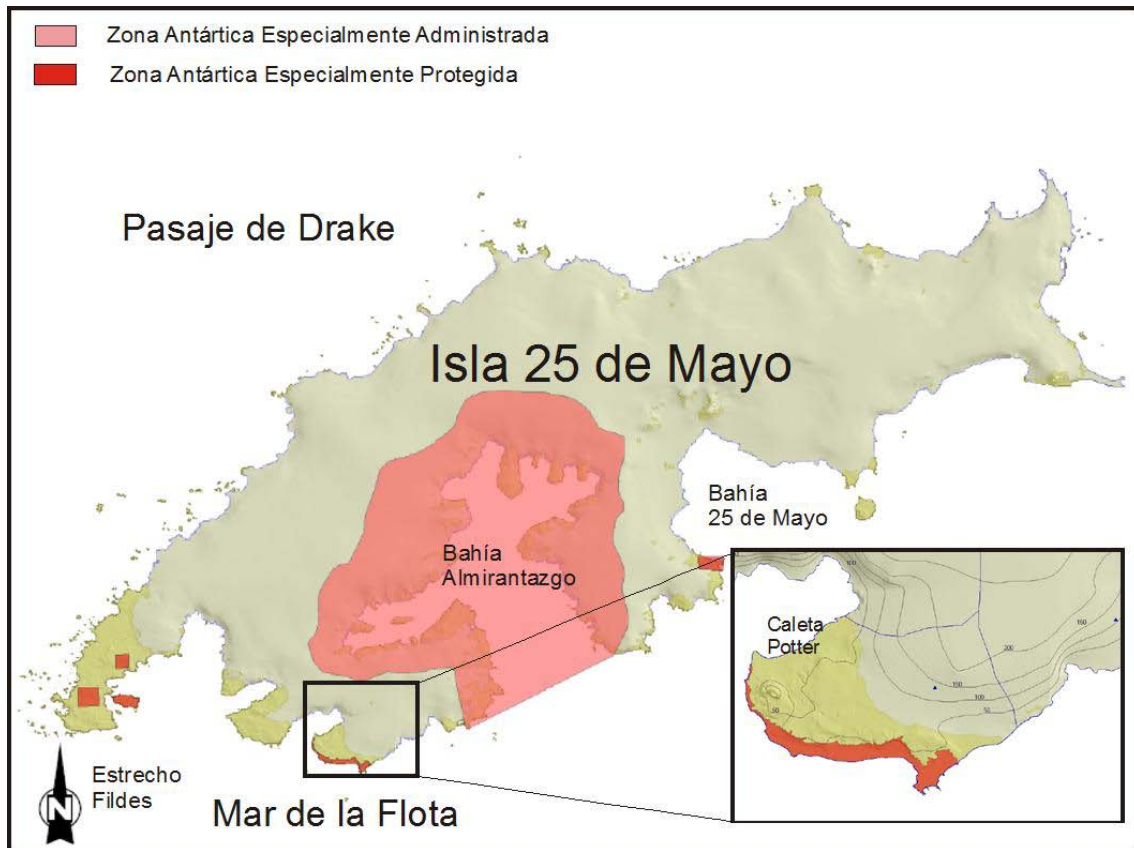


Figura I.3.1. Ubicación y aspecto de la ZAEP N° 132

El clima en el área de estudio puede llegar a ser severo, con temperaturas invernales de hasta  $-20^{\circ}\text{C}$  y velocidades del viento tan fuertes como  $140 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$ . Sin embargo, durante la primavera austral, época en que los elefantes marinos reproducen, la temperatura es más alta. Si se toma por ejemplo el mes de octubre de los años de estudio (2006, 2007 y 2008), la temperatura media registrada fue de  $-0,3$ ;  $-3,4$  y  $-0,3 \text{ C}^{\circ}$  respectivamente (Servicio Nacional de Meteorología, Base Jubany). Por otra parte, la intensidad del viento se mantiene relativamente alta, los valores para el mes de octubre en esos años fueron de  $36,9$ ;  $40,2$  y  $33,6 \text{ kmh}^{-1}$  respectivamente, generando así sensaciones térmicas realmente bajas.

La ZAEP Nro. 132 fue designada como tal bajo propuesta de la República Argentina debido a la riqueza y diversidad de la flora y fauna que alberga. El sitio cuenta con una franja costera de aproximadamente 7 kilómetros de extensión, sus

costas son muy irregulares, con presencia de pequeñas bahías que se forman entre promontorios rocosos y es en estas bahías donde se localizan algunas playas compuestas por una mezcla de arenas y gravas finas. La pendiente suave de las playas confiere un frente costero accesible para diversos animales como el elefante marino del sur.

Numerosas especies de aves se reproducen en el área, como el pingüino papúa (*Pygoscelis papua*) y el pingüino de Adelia (*P. adeliae*), los petreles gigantes (*Macronectes giganteus*) y los petreles de las tormentas (*Oceanites oceanicus* y *Fregetta tropica*), los skúas (*Catharacta sp.*), la paloma antártica (*Chionis alba*), el gaviotín antártico (*Sterna vittata*) y la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*).

Entre los pinnípedos que pueden ser avistados en este sitio, se encuentran la foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*), la foca cangrejera (*Lobodon carcinophaga*), el leopardo marino (*Hydrurga leptonyx*), y algunos ejemplares de lobo marino antártico (*Arctocephalus gazella*). Sin embargo, la única especie que al momento utiliza el área de estudio para reproducirse es el elefante marino del sur (*Mirounga leonina*).

#### **I. 4. DEFINICIÓN DEL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO**

El comportamiento animal puede dividirse en categorías funcionales principalmente en relación con el contexto en el cual se desarrolla, siendo el comportamiento agonístico una de ellas. El término agonístico se utiliza para diferenciar las interacciones sociales de aquellas interacciones que involucran agresiones, como es el ejemplo de la interacción entre un predador y su presa (Rahel & Stein 1988; Lima 1998). Muchas son las definiciones que existen sobre el comportamiento agonístico en la literatura. No obstante, tomando en cuenta la revisión realizada por McGlone (1986) sobre el tema, a continuación se enumeran algunas definiciones. Además, se discutirá brevemente su funcionalidad para finalmente adoptar una definición que sirva de base para este trabajo.



Algunas definiciones:

-Scott & Fredericson (1951): Lo consideran como un grupo de ajustes conductuales asociados con pelear, que incluyen ataque, escape, amenaza, defensa y apaciguamiento.

-Meyer-Holzapfel (1968): Define el comportamiento agonístico como la actitud hostil del animal frente a sus congéneres y frente a otros seres que viven con él en comunidad social. Esto es, un intento de suprimir la libertad de acción del congénere en provecho de su propia actividad.

- Lorenz (1973): Para este autor el agonismo es el instinto que lleva tanto al hombre, como al animal a combatir contra los miembros de su misma especie.

- Lafitte de Mosera & Caprio (1980): Consideran que un animal tiene comportamiento agresivo, cuando manifiesta una clara hostilidad, amenaza e inflige daño a otro animal de igual o diferente especie.

-Wood-Gush (1983): Para el autor es simplemente la tendencia a querer infligir daño físico a otro.

-Bekoff & Byers (1985): Interpretan el agonismo como patrones motores involucrados en agresión (pelea y varios tipos de amenaza) y sumisión.

-Hart (1985): Este autor agrupa dentro de agonismo a los patrones de comportamiento relacionados con el conflicto, son referidos como comportamiento agonístico cuando incluyen amenaza, pelea, comportamiento de sumisión y verdadero ataque. En un sentido estricto, se refieren a comportamientos que pueden causar daño físico a otro animal.

Pasando revista a estas definiciones, se encuentran dos tendencias claras, por un lado están aquellas que definen al comportamiento agonístico a partir de una de

sus consecuencias, en este caso el daño físico, incluyendo además la intencionalidad, lo cual es difícil de medir en forma objetiva. En contrapartida, están las tendencias que utilizan los tipos de comportamiento factibles de observar para construir una definición de agonismo. Es decir, definen desde el ejemplo, y en realidad no queda claro qué es agonismo ya que los ejemplos utilizados requieren una previa definición. Por ejemplo, los términos amenaza o pelea, deberían ser descriptos ya que su estructura varía entre las especies. Es por esto que las definiciones citadas son un tanto confusas. Entonces, la pregunta es ¿cómo definimos objetivamente lo que estamos observando? La respuesta puede estar en el marco conceptual utilizado por Ferrari (1995), quien afirma que "lo agonístico es relacional", es decir que involucra al menos dos individuos y por lo tanto deberíamos hablar de "interacciones agonísticas". A esta afirmación, Ferrari agrega que, "la interacción agonística es egocentrífuga" y concluye que, "una interacción es agonística, cuando resulta en el aumento de distancia entre el organismo sujeto y el organismo objeto de la conducta implicada".

A partir de lo sugerido por este autor, se puede identificar una interacción perteneciente a la categoría funcional del comportamiento denominado agonismo. De esta forma, las descripciones de esquemas de acción, o de actos de conducta (Lahitte et al. 1993) agrupados como comportamiento agonístico, dependerán del resultado de la interacción en la cual fueron observados. Así, se puede hablar de actos de conducta que representan agresión o sumisión cuando se los observa formando parte de una interacción agonística. En síntesis, y como base para la presente Tesis, seguiremos la definición de Ferrari (1995). Este autor considera que "una interacción es agonística cuando el resultado de la misma es el aumento en la distancia entre los contrincantes y/o la detención del acercamiento de uno de ellos". De esta forma, se deja de lado la intencionalidad que tan difícil es de evaluar, se evita el conflicto generado al definir con ejemplos, y además se excluye de la definición el daño físico, que no siempre es el resultado de una interacción agonística.

## **I. 5. IMPORTANCIA, ESTRUCTURA Y OBJETIVOS DE LA PRESENTE TESIS**

El número de individuos del grupo reproductivo ubicado en el área de estudio ha decrecido en los últimos años (A.R. Carlini, datos inéditos). Por lo tanto, la necesidad de profundizar los estudios en esta zona ha sido señalada con especial énfasis durante la Reunión de Especialistas en Focas del Comité Científico de Investigaciones Antárticas que tuvo lugar en Tokio (Japón) en julio de 2000 (SCAR, 2000). Dado que esta población es una de las de mayor tamaño en las islas Shetland del Sur y forma parte además de los criterios empleados para la denominación de la ZAEP N°132, su estudio tiene una obvia importancia en lo referente a la conservación de la biodiversidad del archipiélago.

El comportamiento agonístico puede influenciar la dinámica de una población de distintas formas. El aumento en la tasa de agresión entre machos puede disminuir la supervivencia y la fecundidad de las hembras (Le Galliard et al. 2005), o bien dificultar la recuperación de poblaciones cuyo tamaño sufrió una drástica reducción (Hiruki et al. 1993). El agonismo, puede también incrementar la emigración o prevenir la inmigración (Armitage 1991, Baker & Deitz, 1996). En el elefante marino, los efectos negativos de la agresión, como la disminución en la supervivencia de las crías, ya fueron observados por Christenson & Le Boeuf (1978). Es por ello que el conocimiento de la dinámica y la estructura del comportamiento agonístico en esta colonia podría ayudar a explicar las tendencias poblacionales observadas en los últimos años. Así, la información aquí generada sobre la demografía, el comportamiento y el éxito reproductivo de los machos de la especie, se sumará a la existente sobre la ecología trófica y la bioenergética de la especie en el área. Pudiendo así obtener un amplio panorama de los factores involucrados en la reducción del tamaño de la colonia en Punta Stranger. En este contexto el desarrollo de la presente Tesis cumplió con objetivos centrales de dos Convenciones Internacionales del Sistema del Tratado Antártico, la Convención para la Conservación de Focas (CCAS) y la Convención para

la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), de los cuales la República Argentina es un signatario fundacional.

Teniendo en cuenta lo antes mencionado, los objetivos de la presente Tesis fueron los siguientes:

#### Objetivo general

Estudiar la estructura y dinámica de la interacción agonística entre machos de elefante marino del sur en la Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, Antártida. Identificar posibles estrategias adoptadas por los machos a fin de maximizar su éxito reproductivo.

A fin de alcanzar dicho objetivo general, se plantearon una serie de objetivos específicos que se detallan a continuación.

#### Objetivos específicos

1. Determinar la distribución espacial de los animales en el área de reproducción (substrato en el cual se localizan los harenes y distancia entre los mismos).
2. Comparar la estructura (número y tamaño de los machos y número de hembras) de los diferentes harenes presentes en el área de estudio.
3. Confeccionar un etograma parcial referido al agonismo y compararlo con los ya publicados.
4. Identificar la secuencia de la interacción entre machos presentes en el área de estudio y determinar las frecuencias de transición entre actos de conducta y estimar su probabilidad de ocurrencia.

5. Identificar los principales factores (tamaño, experiencia reproductiva previa, momento de arribo a la colonia) que determinan la jerarquía de los machos dentro de un harén.
6. Correlacionar la estructura de las secuencias observadas con las características de los participantes, y con el resultado de las mismas (matriz sociométrica de dominio).
7. Correlacionar el resultado de cada estrategia agonística con la jerarquía alcanzada por el macho.
8. Establecer posibles variaciones de las estrategias agonísticas, entre estaciones y entre individuos.
9. Obtener medidas del éxito reproductivo de los machos (control sobre las hembras, éxito en la cópula, estimación de las hembras fertilizadas) para cada temporada.
10. En base a la información precedente, identificar posibles estrategias de los machos de la especie para optimizar su éxito reproductivo.

Esta Tesis se estructuró en relación con los objetivos específicos planteados, en 4 capítulos principales. Estos son precedidos por el presente capítulo, donde se introduce en forma general a la especie, el área de estudio y el comportamiento agonístico. En el capítulo II se reúnen los objetivos específicos 1 y 2 a fin de obtener un panorama de la disposición espacial y la estructura de los harenes en la colonia.

El capítulo III, comprende sólo el objetivo específico 3 y tiene por finalidad describir los actos de conducta que componen la interacción agonística, confeccionando así, el correspondiente etograma. Por su parte, en el capítulo IV se desarrollará el objetivo específico 4, a fin de poder describir la interacción agonística

entre los machos de la especie. El capítulo V reúne los contenidos para el desarrollo de los objetivos específicos 5 a 10. A partir, de estos se identifican algunos factores asociados con la dominancia de los machos. Asimismo, en este capítulo se discuten las posibles estrategias agonísticas de los machos y se analiza el éxito reproductivo medido en los mismos.

Finalmente, con el objetivo de remarcar en forma clara los resultados del presente trabajo, se incluye al final del mismo una sección que reúne las conclusiones y los aportes más relevantes del presente trabajo.

Las hipótesis de trabajo planteadas aquí son:

- Existen diferentes tipos de interacciones agonísticas entre los machos de la especie.
- Existen diferentes estrategias reproductivas adoptadas por los machos como consecuencia de su posición en la jerarquía social durante la temporada reproductiva.
- Los machos que adoptan estrategias reproductivas distintas difieren en el tipo de comportamiento agonístico realizado durante la temporada reproductiva.
- El éxito reproductivo de los machos, medido como el número de copulas obtenidas, varía de acuerdo a la estrategia reproductiva adoptada.
- El éxito reproductivo alcanzado por un macho se incrementa durante temporadas sucesivas.

## Capítulo II

# Estructura y disposición espacial de los harenes

## II. 1. INTRODUCCIÓN

Durante la época reproductiva, las hembras adultas del elefante marino del sur se agrupan formando estructuras denominadas harenes (Figura II.1.1) (Van Aarde 1980), mientras que los machos adultos compiten por el acceso y la dominancia de los mismos. Durante el período reproductivo esta especie tiende a ocupar las más remotas regiones del planeta. La mayoría de estos sitios reproductivos se caracterizan por contar con playas de pendientes suaves que facilitan el acceso de estos animales que no suelen ser ágiles en tierra (Van Aarde 1980). Esta especie fue extensamente estudiada a lo largo de su amplio gradiente latitudinal de distribución. Muchos de estos estudios se concentraron en características demográficas tales como la densidad de animales al momento de la reproducción, o bien la proporción de sexos (Carrick et al. 1962, Condy 1979, Bester 1980, Bester & Lengart 1982, Baldi 1992, Campagna et al. 1993, Lewis et al. 1998, Galimberti & Boitani 1999). Sin embargo, la disposición espacial de los harenes en relación con el sustrato fue informada sólo para algunas localidades (Van Aarde 1980, Bester 1980, Lewis et al. 1998, Galimberti & Boitani 1999). Es por ello que en el presente capítulo, se informa la disposición espacial de los harenes en una de las colonias más australes de la especie. Además, se expondrán una serie de características demográficas tales como el tamaño, la disposición espacial y la estructura de estos harenes en el área de estudio durante las temporadas reproductivas 2006, 2007 y 2008. Esta información permitirá realizar comparaciones con otras colonias reproductivas de elefante marino del sur.





Figura II.1.1. Vista completa y en detalle de algunos de los harenes presentes en el área de estudio.

## II. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### II.2.1 Censos

Con la finalidad de cumplir con los objetivos específicos 1 y 2 planteados en el capítulo I, se realizaron censos diarios a lo largo de toda el área de estudio. Los mismos se llevaron a cabo a pie entre las 10:00 y las 14:00 hora local, desde las inmediaciones de la Base Antártica Argentina Teniente Jubany, hasta el promontorio rocoso denominado Peñón 7. Durante los censos se examinó el área comprendida entre la línea de costa y el frente de acantilados que corre paralelamente a ésta (Figura II.2.1).

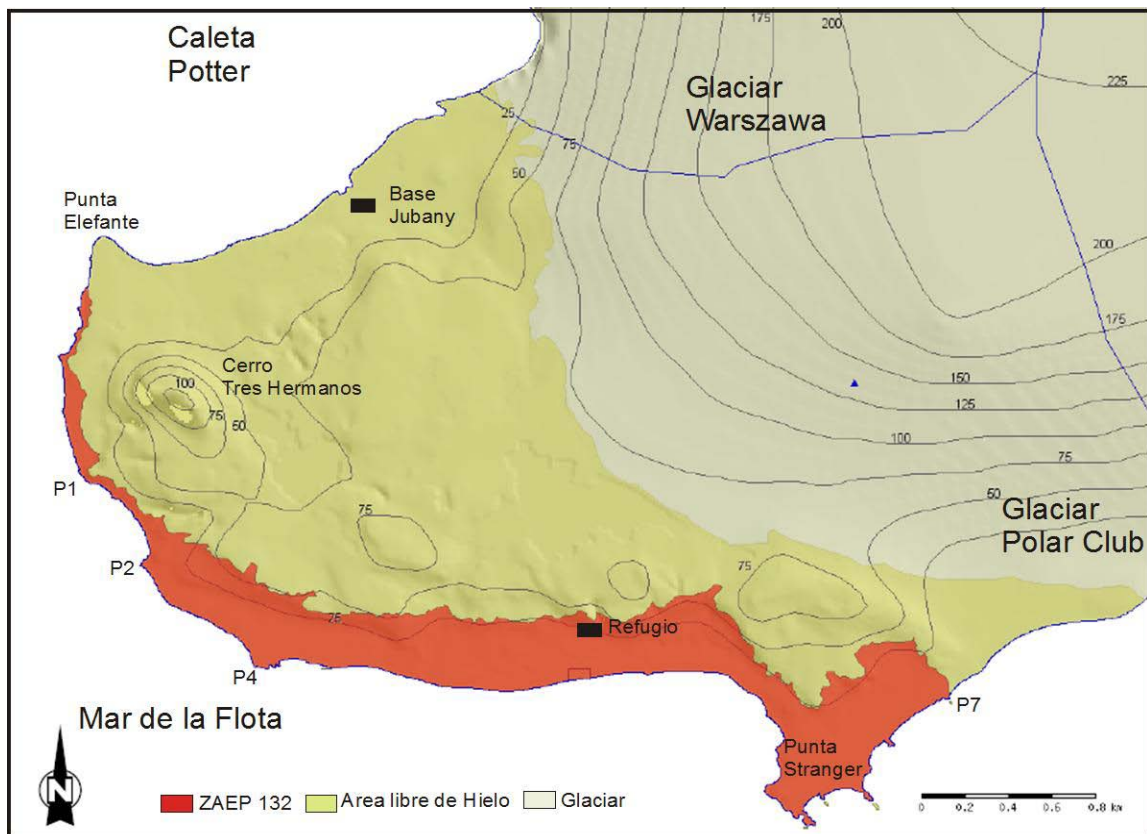


Figura II.2.1 Detalle de la ZAEP y del recorrido realizado durante los censos.

La topografía del lugar, específicamente las salientes rocosas o peñones que delimitan las playas, se utilizaron como límites claros y permanentes para dividir el área de estudio en 7 sectores. La longitud del frente costero, así como el ancho de la playa en estos sectores, se obtuvo a partir de la función de medición de distancias en el Programa *Google Earth* (Versión 5.2 Copyright 2006). En esta área, el programa cuenta con una resolución lo suficientemente alta para las estructuras utilizadas en la delimitación de los sectores. El tiempo aproximado que demoró cada uno de los censos fue de 3 horas.

### **II.2.1.1 Esquema de censos por temporada**

Durante las tres temporadas de estudio, los censos se realizaron hasta el momento en que no se registraron más hembras en la playa. A continuación, se detalla la cronología del muestreo para cada temporada, la cual varió en relación con el momento de arribo al área de trabajo.

#### *Temporada reproductiva 2006*

Durante esta temporada, se realizaron 6 censos semanales comenzando el día 4 de octubre y finalizando el día 23 de noviembre. Así, se obtuvieron 45 censos completos del área de estudio.

#### *Temporada reproductiva 2007*

En esta temporada, el grupo de investigadores arribó al área de estudio el 30 de octubre, fecha en la que se realizó el primer censo, mientras que el último censo se realizó el 22 de noviembre. Sin embargo, con el objeto de obtener un mejor panorama al inicio de la estación reproductiva, se obtuvieron 6 censos previos al arribo del grupo. Los mismos fueron realizados por el investigador invernante en la Base Jubany. El esquema de 6 censos semanales se mantuvo también durante esta temporada, obteniéndose así un total de 33 censos.

*Temporada reproductiva 2008*

Durante la última temporada de estudio, el grupo arribó al área el día 27 de septiembre, Comenzando con el esquema de censos el día 29 de septiembre y finalizando el 22 de noviembre. Dado que este año la periodicidad fue de 3 censos semanales, se obtuvieron un total de 23 censos completos en el área de estudio.

A partir de cada uno de los censos realizados se obtuvieron los siguientes datos:

- ❖ Número de hembras reproductivas en cada harén.
- ❖ Número de hembras reproductivas solitarias.
- ❖ Número e identificación de los machos adultos.
- ❖ Posición relativa de los machos adultos en el harén.

### **II.2.2 Categorías asignadas a los machos adultos en relación con su posición en la playa**

Los machos se clasificaron como Asociados o No Asociados a un harén, en relación con la distancia a la que se encontraban de la hembra periférica más cercana. Esta distancia se estimó utilizando como unidad de medida la longitud estándar promedio de una hembra adulta (de aquí en adelante LSH) (American Society of Mammalogists 1967), que en esta colonia es de aproximadamente 2,7 metros (A. Carlini comunicación personal). De esta forma, se consideró como No Asociados a los machos que se encontraban a más de 10 LSH y Asociados a aquellos que se encontraban a menos de 10 LSH. Asimismo, los machos Asociados se clasificaron en relación a su posición como:

- Alfa: dentro del harén, usualmente en posición central.
- Asistente: dentro del harén, desplazado hacia el borde del mismo y subordinado al macho Alfa.
- Periférico 1: situado entre 0 y 5 LSH de la hembra periférica más cercana.
- Periférico 2: situado a más de 5 y hasta 10 LSH de la hembra periférica más cercana.

### **II.2.3 Tamaño y estructura de los harenes presentes en cada temporada**

El mejor momento para describir la estructura de un harén es durante el tiempo en que la mayor cantidad de hembras reproductivas se encuentran en la playa (Le Boeuf & Briggs 1977). A este momento se lo denomina usualmente como Pico de Hembras (de aquí en adelante PH), y si bien varía entre temporadas, en esta colonia en particular se ubica entre los últimos tres días del mes de octubre y los tres primeros días de noviembre. A partir de la información recolectada en los censos, se estimó el PH en cada temporada.

Además, se estimó la fecha en la cual se encontró el mayor número de hembras receptivas en la colonia. Esta fecha también se estimó para cada temporada y se la denominó como Pico de Hembras en Estro (de aquí en adelante PHE). Para obtener el PHE se supuso lo siguiente: las hembras paren a sus cachorros 4 días después de haber llegado a la colonia, el estro se inicia 19 días después de parir, y finalmente, las hembras se mantienen receptivas por tres días consecutivos (Carrick et al. 1962). Esta fecha se obtuvo a fin de evaluar si la cantidad de machos asociados a los harenes está relacionada con la receptividad de las hembras. En cada temporada, se obtuvo el tamaño promedio de los harenes, así como también el valor de la mediana para dicho parámetro.

La estructura de los harenes se determinó en cada temporada a partir de su tamaño (Nº de hembras), así como también por el número y tipo de machos adultos que están asociados. Esta estructura fue obtenida en cada temporada, tanto durante el PH como al momento del PHE. Adicionalmente, mediante la información de todos los censos realizados a lo largo de la temporada (Tabla II.3.4.1), se obtuvo una visión más dinámica de la estructura de los harenes, utilizando para ello las siguientes cuantificaciones:

- Cantidad máxima de machos asociados en un día.
- Cantidad de días con machos asociados.
- Cantidad de días en que el harén estuvo formado (duración).
- Porcentaje de días con machos asociados.
- Número máximo de machos en las categorías de Asistentes y Periféricos 1 y 2.

#### **II.2.4 Proporción sexual**

La proporción sexual (PS de aquí en adelante) es la relación entre el número de hembras y machos adultos. Aquí, la PS se calculó de tres formas distintas para la colonia entera en cada temporada reproductiva. El número de animales utilizados en cada estimación corresponde al obtenido mediante los censos durante los días en que se registraron tanto el PH como el PHE.

La primera estimación obtenida fue denominada proporción sexual de animales adultos (PSA). Para ello se consideraron todos los animales adultos de ambos sexos presentes en la colonia durante el PH y el PHE. Cabe aclarar que si bien los machos de la especie son sexualmente maduros a partir de los 4 años (Laws 1956), para la estimación de la PSA se incluyeron sólo los machos que exhibían las características

sexuales secundarias desarrolladas, es decir una probóscide evidente y un mayor desarrollo de los caninos superiores e inferiores.

La segunda estimación fue denominada proporción sexual reproductiva (PSR de aquí en adelante). En este caso se tomó en cuenta todas las hembras adultas presentes en la colonia y sólo los machos asociados a los harenes durante ambos picos (PH y PHE).

Finalmente, se obtuvo la proporción sexual dominante (de aquí en adelante PSD), para la cual se consideraron todas las hembras presentes dentro de los harenes y sólo el número de machos Alfa en esos harenes.

### **II.2.5 Disposición espacial de los harenes**

Durante las tres temporadas de estudio, mediante el uso de un dispositivo GPS (marca Garmin, modelo Etrex Legend), se determinó la posición de cada uno de los harenes presentes durante el día 26 de octubre. Esta fecha se eligió por ser aquella en la que la mayoría de los PH de esta colonia fueron observados durante los últimos 14 años en el área (ver Tabla II.3.1). Las coordenadas obtenidas fueron ingresadas en el programa *Google Earth* (Versión 5.2 Copyright 2006), obteniéndose así una serie de 5 imágenes, en las cuales puede reconocerse la posición de los harenes en cada uno de los sectores elegidos para la división del área.

En el presente capítulo los datos se expresan como media  $\pm$  desvío estándar.

## II.3 RESULTADOS

### II.3.1 Número de hembras en playa

Si bien el presente trabajo abarcó sólo tres temporadas reproductivas, cabe mencionar que el actual grupo de investigadores del laboratorio de mamíferos marinos del Instituto Antártico Argentino ha llevado a cabo durante las últimas 14 temporadas reproductivas censos de toda el área de estudio. A partir de los mismos, se cuenta con la fecha precisa en la cual se registró el PH en los últimos años (Tabla II.3.1). En este estudio, el PH pudo obtenerse fehacientemente en el año 2006 y en el año 2008 (27 de octubre en ambos casos). En el año 2007, el grupo de trabajo arribó al área de estudio el 30 de octubre y ese mismo día se realizó un censo de toda la colonia. Dado que en ese censo se registró el mayor número de hembras en la temporada, se consideró esa fecha como el PH para el año 2007. Si bien en las dos temporadas restantes el pico fue en días previos, los censos de años anteriores (ver Tabla II.3.1) reflejan variaciones de hasta 6 días (25 de octubre al 31 de octubre) en el PH entre temporadas, por lo cual la fecha supuesta como pico para el año 2007 no debería diferir demasiado de la fecha real. El total de hembras registradas en el PH corresponde tanto a las hembras agrupadas en harenes como a las que reprodujeron en forma solitaria. Cabe destacar que en las tres temporadas de estudio se registraron únicamente 3 y 6 hembras solitarias, durante el año 2006 y 2008 respectivamente. En 2007 todas las hembras observadas al momento del PH (170) se encontraban formando parte de los harenes. En consecuencia, el porcentaje total de hembras que reprodujo en forma solitaria en la colonia durante las tres temporadas representó apenas el 1,3 % del total de hembras presentes durante el PH.



Las fechas estimadas de PHE fueron el 4 de noviembre en 2006, el 7 de noviembre durante 2007 y el 2 de noviembre durante el año 2008.

**Tabla II.3.1:** PH de los últimos 14 años en la ZAEP N ° 132. Los valores resaltados corresponden a los años que abarca la presente Tesis.

Temporada	Fecha de PH	Número de hembras
1995	26 de octubre	453
1996	25 de octubre	439
1997	26 de octubre	429
1998	No hay dato	No hay registro
1999	28 de octubre	285
2000	26 de octubre	327
2001	26 de octubre	335
2002	30 de octubre	399
2003	31 de octubre	276
2004	28 de octubre	387
2005	27 de octubre	293
2006	27 de octubre	<b>272</b>
2007	30 de octubre	<b>170</b>
2008	27 de octubre	<b>230</b>

### II.3.2 Tamaño de los harenes durante el PH y PHE

La cantidad de harenes presentes en cada temporada durante el PH y PHE, así como el tamaño de los mismos, se presentan en la Tabla II.3.2. En la misma se observa que la cantidad fue de 9, 7 y 5 harenes en los años 2006, 2007 y 2008 respectivamente. Del total de 21 harenes (suma de las tres temporadas) sólo el harén 2, registrado en el 2007, no existía al momento del PHE.

Durante el 2006 el valor mediano del tamaño de los harenes presentes en el PH fue de 18 hembras, mientras que el tamaño promedio para esa temporada fue de  $29,9 \pm 25,5$ . En el año 2007 se registró una mediana de 9 hembras y una media de  $24,3 \pm 30,1$ . Finalmente, durante el 2008 el valor de la mediana fue de 34 hembras, mientras que el tamaño promedio ascendió a  $44,8 \pm 17,4$ . Los valores de la mediana durante el PHE fueron los mismos que durante el PH para las temporadas 2006 y 2007, mientras que en el 2008 la mediana al momento del PHE descendió de 34 a 33 hembras. Como era esperado, los valores de la media en PHE fueron menores a los del PH para las tres temporadas, dado que para ese momento algunas hembras ya habrían abandonado la playa. El harén de mayor tamaño registrado entre las tres temporadas de estudio al momento del PH contó con 78 hembras (harén 4, temporada 2007). Por otra parte, el harén con menor tamaño registrado durante el PH contó con apenas 2 hembras. Este valor se registró en los harenes 1 y 2, ambos durante la temporada 2007.

**Tabla II.3.2.** Cantidad, tamaño y medidas de dispersión obtenidas para los harenes en las tres temporadas de estudio. Los harenes se enumeraron en forma sucesiva desde la base hasta el peñón 7 en cada una de las temporadas.

	2006		2007		2008	
	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE
Harén 1	10	10	2	2	31	26
Harén 2	9	8	2	0	34	33
Harén 3	18	18	22	16	33	32
Harén 4	59	47	78	56	56	52
Harén 5	58	49	54	33	70	65
Harén 6	45	33	3	3		
Harén 7	62	44	9	9		
Harén 8	3	3				
Harén 9	5	3				
Tamaño de la colonia	269	215	170	119	224	208
Mediana	18	18	9	9	34	33
Media	29,9	23,9	24,3	17,0	44,8	41,6
Desvío estándar	25,5	19,4	30,1	20,6	17,4	16,3

### II.3.3 Estructura de los harenes durante el PH y el PHE

La estructura instantánea de los harenes al momento tanto del PH como del PHE obtenida para cada temporada de estudio se presenta a continuación en la Tabla

#### II.3.3.1.

**Tabla II.3.3.1** Estructura de los harenes para las tres temporadas de estudio durante el PH y el PHE.

<b>Temporada 2006</b>	<b>Hembras</b>		<b>Alfa</b>		<b>Asistente</b>		<b>Periférico 1</b>		<b>Periférico 2</b>	
	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE
<b>Harén 1</b>	10	10	1	1	0	0	0	0	0	0
<b>Harén 2</b>	9	8	1	1	0	0	0	0	0	0
<b>Harén 3</b>	18	18	1	1	0	0	0	0	1	2
<b>Harén 4</b>	59	47	1	1	0	0	0	0	0	2
<b>Harén 5</b>	58	49	1	1	0	0	2	1	3	0
<b>Harén 6</b>	45	33	1	1	0	0	0	3	0	0
<b>Harén 7</b>	62	44	1	1	0	0	3	2	1	1
<b>Harén 8</b>	3	3	1	1	0	0	0	0	1	0
<b>Harén 9</b>	5	3	1	1	0	0	0	0	0	0
<b>Temporada 2007</b>	<b>Hembras</b>		<b>Alfa</b>		<b>Asistente</b>		<b>Periférico 1</b>		<b>Periférico 2</b>	
	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE
<b>Harén 1</b>	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0
<b>Harén 2</b>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b>Harén 3</b>	22	16	1	1	0	0	0	0	0	1
<b>Harén 4</b>	78	56	1	1	0	0	2	6	3	0
<b>Harén 5</b>	54	33	1	1	0	0	2	0	5	0
<b>Harén 6</b>	3	3	1	1	0	0	0	0	1	1
<b>Harén 7</b>	9	9	1	1	0	0	0	0	0	1
<b>Temporada 2008</b>	<b>Hembras</b>		<b>Alfa</b>		<b>Asistente</b>		<b>Periférico 1</b>		<b>Periférico 2</b>	
	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE	PH	PHE
<b>Harén 1</b>	31	26	1	1	0	0	1	0	1	2
<b>Harén 2</b>	34	33	1	1	0	0	3	0	1	1
<b>Harén 3</b>	33	32	1	1	0	0	0	1	1	1
<b>Harén 4</b>	56	52	1	1	0	0	0	0	3	0
<b>Harén 5</b>	70	65	1	1	0	0	0	1	3	1

Con el fin de relacionar el tamaño del harén y la cantidad de machos asociados en el momento del PH fue utilizado el coeficiente de correlación de Pearson. Este análisis se realizó en cada temporada (excluyéndose el macho Alfa, que siempre es uno). Consecuentemente, los machos asociados y considerados en el análisis corresponden sólo a aquellos pertenecientes a las categorías de Periféricos 1 y 2. Esta correlación fue positiva y significativa, al nivel de confianza elegido ( $p < 0,05$ ) para las temporadas 2006 ( $r = 0,77$   $p = 0,015$ ) y 2007 ( $r = 0,86$   $p = 0,003$ ), mientras que para la temporada 2008 la correlación no fue significativa ( $p = 0,581$ ). La misma tendencia se observó para el PHE y, al igual que lo observado durante el PH, existieron correlaciones positivas y significativas durante los años 2006 ( $r = 0,73$   $p = 0,026$ ) y 2007 ( $r = 0,80$   $p = 0,032$ ), y una vez más, en el 2008 la correlación no fue significativa ( $p = 0,736$ ).

#### **II.3.4 Estructura de los harenes a lo largo de las temporadas**

La dinámica de cada harén a lo largo de la temporada obtenida en base a las cuantificaciones enumeradas en el punto II.2.3 se presenta a continuación en la Tabla II.3.4.1.

**Tabla II.3.4.1** Estructura de los harenes a lo largo de la temporada. <sup>(1)</sup> y <sup>(2)</sup> Indica el número total de machos a lo largo de la temporada observados en esa posición.

		Tamaño del harén en el PH	Nº Máx. ♂ Asoc. en 1 día	Nº días c/ ♂ Asoc.	Nº días duración Harén	% días c/ ♂ Asoc.	Nº Máx. de ♂P1 <sup>(1)</sup>	Nº Máx. de ♂P2 <sup>(2)</sup>	Nº Días con ♂ Asist.
Temporada 2006	Harén 1	10	2	6	38	15,8	3	4	0
	Harén 2	9	2	10	25	40,0	3	9	0
	Harén 3	18	2	9	33	27,3	5	6	0
	Harén 4	59	3	20	37	54,1	7	27	0
	Harén 5	58	5	31	35	88,6	43	33	3
	Harén 6	45	3	14	31	45,2	11	11	1
	Harén 7	62	8	36	43	83,7	49	39	12
	Harén 8	3	1	5	24	20,8	2	3	0
Temporada 2007	Harén 1	5	1	1	34	2,9	1	0	0
	Harén 1	2	1	3	16	18,8	2	1	0
	Harén 2	2	1	3	9	33,3	3	0	0
	Harén 3	22	3	14	23	60,9	7	12	0
	Harén 4	78	7	24	25	96,0	45	47	1
	Harén 5	54	11	22	26	84,6	33	29	1
	Harén 6	3	1	4	11	36,4	2	2	0
Temporada 2008	Harén 7	9	2	7	21	33,3	0	8	0
	Harén 1	31	2	15	19	78,9	3	18	0
	Harén 2	34	4	13	21	61,9	10	16	0
	Harén 3	33	4	9	21	42,9	5	11	0
	Harén 4	56	3	7	20	35,0	1	12	0
	Harén 5	70	3	14	20	70,0	12	14	0

Al igual que para la estructura de los harenes durante el PH y el PHE, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para estimar la asociación entre el tamaño (obtenido durante el PH) del harén y algunas de las cuantificaciones obtenidas. Los resultados de dicho análisis para cada temporada se presentan en la Tabla II.3.4.2.

**Tabla II.3.4.2.** Valores del índice de correlación de Pearson, obtenidos para la comparación entre el tamaño del harén y las distintas cuantificaciones elegidas. Las correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ) están indicadas en negrita.

Tamaño del harén Vs.	2006	2007	2008
Días c/ ♂ Asociados	<b>r= 0,9</b> <b>p=,001</b>	<b>r=0,96</b> <b>p=,001</b>	r=-0,02 p=,97
Nº máximo ♂ Asociados en un día	<b>r=0,85</b> <b>p=,004</b>	<b>r=0,84</b> <b>p=,016</b>	r=-0,17 p=,788
% días c/ ♂ Asociados	<b>r=0,86</b> <b>p=,003</b>	<b>r=0,96</b> <b>p=,001</b>	r=-0,01 p=,98
Nº máximo ♂ Periféricos (P1+P2)	<b>r=0,87</b> <b>p=,002</b>	<b>r=0,99</b> <b>p=,000</b>	r=0,18 p=,77
♂ Asistentes	r=0,64 p=,061	<b>r=0,94</b> <b>p=,001</b>	0 0

Como se observa en esta tabla, la asociación entre el tamaño del harén y las distintas formas de cuantificación de los machos asociados fue positiva y significativa en casi todos los análisis durante las temporadas 2006 y 2007, con la excepción de los machos asistentes durante el 2006, temporada para la cual se observó una tendencia similar para esta asociación, si bien no significativa a  $P < 0,05$  (Tabla II.3.4.2).

A diferencia de esto, durante el 2008 no existió ninguna asociación significativa entre el tamaño del harén y las cuantificaciones comparadas (Tabla II.3.4.2.).

### II.3.5 Proporción sexual

La PSA para la colonia entera al momento tanto del PH como del PHE para cada temporada es presentada en la Tabla II.3.5.1. Asimismo, en la Tabla II.3.5.2 se presentan los valores correspondientes a la PSR obtenidos para la colonia entera y en cada temporada.

**Tabla II.3.5.1.** PSA de la colonia en cada temporada obtenida durante el PH y el PHE.

<b>PSA durante el PH</b>			
	<b>PH 27/10/2006</b>	<b>PH 30/10/2007</b>	<b>PH 27/10/2008</b>
Hembras adultas	272	170	230
Machos adultos	34	46	41
PSA	<b>1:8</b>	<b>1:3,7</b>	<b>1:5,6</b>
<b>PSA durante el PHE</b>			
	<b>PHE 4/11/2006</b>	<b>PHE 7/11/2007</b>	<b>PHE 31/10/2008</b>
Hembras adultas	217	121	230
Machos adultos	43	23	38
PSA	<b>1:5,0</b>	<b>1:5,3</b>	<b>1:6,1</b>

**Tabla II.3.5.2.** PSR de la colonia en cada temporada obtenida durante el PH y el PHE.

<b>PSR durante el PH</b>			
	<b>PH 27/10/2006</b>	<b>PH 30/10/2007</b>	<b>PH 27/10/2008</b>
Hembras adultas	272	170	230
Machos asociados a harén	20	20	18
PSR	<b>1:13,6</b>	<b>1:8,5</b>	<b>1:12,8</b>
<b>PSR durante el PHE</b>			
	<b>PHE 4/11/2006</b>	<b>PHE 7/11/2007</b>	<b>PHE 31/10/2008</b>
Hembras adultas	217	121	230
Machos asociados a harén	20	15	12
PSR	<b>1:10,9</b>	<b>1:8,1</b>	<b>1:19,2</b>

La tercera proporción sexual, PSD, se calculó para toda la colonia y se presenta en la Tabla II.3.5.3. En la misma se observa que el número de hembras por cada macho Alfa varía entre 20 y 45 hembras aproximadamente, dependiendo de la temporada que se analice.

**Tabla II.3.5.3** PSD para toda la colonia en cada temporada durante el PH y el PHE.

<b>PSD durante el PH</b>			
	<b>PH 27/10/2006</b>	<b>PH 30/10/2007</b>	<b>PH 27/10/2008</b>
Hembras adultas	<b>269</b>	<b>170</b>	<b>224</b>
Machos Alfa	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>5</b>
Proporción sexual	<b>1:29,9</b>	<b>1:24,3</b>	<b>1:44,8</b>
<b>PSD durante el PHE</b>			
	<b>PHE 4/11/2006</b>	<b>PHE 7/11/2007</b>	<b>PHE 31/10/2008</b>
Hembras adultas	<b>215</b>	<b>119</b>	<b>208</b>
Machos Alfa	<b>9</b>	<b>6</b>	<b>5</b>
Proporción sexual	<b>1:23,9</b>	<b>1:19,8</b>	<b>1:41,6</b>

El valor de PSD para cada harén observado (Tabla II.3.5.4), varió entre 2 y 78 hembras por macho Alfa, dependiendo del harén que se analice.

**Tabla II.3.5.4** PSD para cada harén presente en las 3 temporadas durante el PH y PHE.

<b>PSD para cada harén en cada temporada durante el PH y el PHE</b>						
	<b>PH 27/10/2006</b>	<b>PHE 4/11/2006</b>	<b>PH H30/10/2007</b>	<b>PHE 7/11/2007</b>	<b>PH 27/10/2008</b>	<b>PHE 31/10/2008</b>
<b>Harén 1</b>	1:10	1:10	1:2	1:2	1:31	1:26
<b>Harén 2</b>	1:9	1:8	1:2	0	1:34	1:33
<b>Harén 3</b>	1:18	1:18	1:22	1:16	1:33	1:32
<b>Harén 4</b>	1:59	1:47	1:78	1:56	1:56	1:52
<b>Harén 5</b>	1:58	1:49	1:54	1:33	1:70	1:65
<b>Harén 6</b>	1:45	1:33	1:3	1:2		
<b>Harén 7</b>	1:62	1:44	1:9	1:9		
<b>Harén 8</b>	1:3	1:3				
<b>Harén 9</b>	1:5	1:3				



### II.3.6 Disposición espacial de los harenes en la colonia y densidad de animales

La posición satelital obtenida para cada uno de los harenes presentes en el PH durante los tres años de estudio se observan en la Figura II.3.6.1. En dicha figura las flechas rojas marcan los límites utilizados para dividir el área de estudio en los 7 sectores. Además, las marcas celestes corresponden a la posición de los harenes presentes en el año 2006, las marcas rosas representan a los harenes del año 2007, mientras que las marcas verdes indican los harenes presentes en el año 2008. Cada una de estas marcas cuenta con el número asignado a cada uno de los harenes según la temporada. En la siguiente secuencia de imágenes (Figuras II.3.6.2 a II.3.6.5) se presentan con más detalle los sectores donde se registraron los harenes en cada temporada, siguiendo el mismo sentido en que fueron realizados los censos.

**Figura II.3.6.1** Imagen satelital del área de muestreo con la posición de todos los harenes y los límites de los sectores.



**Figura II.3.6.2** Imagen satelital del sector P2-P4 con la posición de los 4 harenes en las 3 temporadas.



**Figura II.3.6.3** Imagen satelital del sector P4-P5, con la posición del harén 2 del año 2006, único harén presente en el sector en las 3 temporadas.



**Figura II.3.6.4** Imagen satelital del sector P5-Pp, con la posición de cada uno de los harenes (14 en total) presentes en el sector en las 3 temporadas.



**Figura II.3.6.5** Imagen satelital de los sector ST-P7 con la posición del harén 9 en el 2006 y el harén 7 en el 2007, únicos en las tres temporadas

### II.3.7 Densidad de hembras por sector y para la colonia entera

En la Tabla II.3.7.1 se presentan las características de las playas (ancho y largo) y el tipo de sustrato de cada uno de los 7 sectores definidos. Asimismo, en esta tabla se muestra la cantidad de harenas por temporada, y finalmente, como medida de densidad se obtuvo para cada sector el número de hembras (tomado durante el PH) por cada 100 metros de frente costero.

**Tabla II.3.7.1:** Características de los sectores y disposición de los harenes.

Denominación y características del sector	Característica geográficas del sector	Longitud del frente costero en metros	Ancho de playa en metros	Cantidad de harenas por temporada		Número de hembras al PH por kilómetro de playa	
<b>Peñón 0 - Peñón 1 (B-P1)</b>	Playas de canto rodado pequeño y vegetación	540	10	2006	0	2006	0
				2007	0	2007	0
				2008	0	2008	0
<b>Peñón 1 - Peñón 2 (P1-P2)</b>	Playa de grava fina y arenas	440	20	2006	0	2006	0
				2007	0	2007	0
				2008	0	2008	0
<b>Peñón 2 - Peñón 4 (P2-P4)</b>	Playas de grava fina y arenas	700	160	2006	2	2006	1.4
				2007	2	2007	1.1
				2008	1	2008	5
<b>Peñón 4 - Peñón 5 (P4-P5)</b>	Playas de canto rodado grande y vegetación	650	50	2006	1	2006	1.4
				2007	0	2007	0
				2008	0	2008	0
<b>Peñón 5 – Pingüinera (P5-PP)</b>	Playas de grava fina y arenas	1460	80	2006	5	2006	16.8
				2007	4	2007	10.8
				2008	5	2008	13.2
<b>Pingüinera – Stranger (PP-C)</b>	Playas rocosas y canto rodado pequeño	710	10	2006	0	2006	0
				2007	0	2007	0
				2008	0	2008	0
<b>Stranger - Peñón 7 (ST-P7)</b>	Playas de canto rodado grande	870	50	2006	1	2006	0.6
				2007	1	2007	1
				2008	0	2008	0

Como medida adicional de densidad se calculó en cada temporada la cantidad de hembras durante el PH por kilómetro de playa para toda la colonia. Para esta estimación se consideró únicamente los frentes costeros de los sectores, dado que

éstos representan la longitud real de playas aptas tanto para la salida de los animales como para el establecimiento de harenas. La sumatoria de estos frentes fue de 5,4 kilómetros y éste es el valor utilizado para obtener dicha medida de densidad. La cantidad de hembras por kilómetro de playa para las temporadas 2006, 2007 y 2008 fue de 50,4; 31,5 y 42,6 respectivamente.

### II.3.8 Distancia entre harenas

La distancia entre harenas se muestra en la Tabla II.3.8.1. La misma varió como consecuencia de la cantidad de harenas por sector. De esta forma, la menor distancia de separación (60 metros) entre harenas se registró durante el año 2006, temporada en la cual se observó la mayor cantidad de harenas (9). Dicha distancia se registró entre 2 harenas que se ubicaron, junto con otros 4, en el sector P5-PP.

En el 2007 la menor distancia (88,5 metros) se observó entre los harenas 1 y 2 que se asentaron en el sector P2-P4, cuyo frente costero es de 700 metros. Durante el año 2008 se registraron 5 harenas a lo largo de toda la costa de la ZAEP nº 132 y la distancia mínima ascendió a 129 metros, un poco más del doble de la mínima registrada durante el 2006.

Tabla II.3.8.1 Distancia entre los harenas expresada en metros para las tres temporadas.

		Entre H1-H2	Entre H2-H3	Entre H3-H4	Entre H4-H5	Entre H5-H6	Entre H6-H7	Entre H7-H8	Entre H8-H9	Media
<b>TEMPORADAS</b>	2006	974	262	308	267	148	60	546	734	<b>412,4</b>
	2007	88,5	1100	550	203	360	900			<b>533,5</b>
	2008	984,5	129,5	439,5	161,5					<b>428,7</b>

## II. 4 DISCUSIÓN

### II.4.1 Número de hembras reproductivas

Debido a que algunas hembras parten al mar antes de que se produzca el PH, y que otras arriban a la colonia después de este momento, el número de hembras que se reproducen en una temporada es mayor al que se registra durante el PH. Sin embargo, McCann (1985) observó que en las islas Georgias del Sur el número de hembras obtenido durante el pico representaba entre el 90 y el 95% del total de hembras reproductivas de esa colonia. En esta población, y suponiendo que el 95 % de las hembras reproductivas estaban presentes durante el PH, la cantidad máxima de hembras que se reprodujeron durante los años de estudio sería de 286 hembras y corresponde a la temporada 2006. Este número es bajo comparado con otras colonias de elefante marino del sur. Por ejemplo, se estima que en las islas Georgias del Sur nacen anualmente alrededor de 100.000 cachorros (Laws 1994). En el archipiélago de Kerguelen aproximadamente 40.000 hembras se reproducen anualmente (Van Aarde 1980), mientras que Carrick et al. (1962) reporta valores de 36.000 hembras para la isla Macquarie. A su vez, en la isla Heard 15.495 hembras fueron registradas durante el pico por Slip & Burton (1999). Igualmente, en la colonia ubicada en Península Valdés, Lewis et al. (1998) comunicaron valores de aproximadamente 11.000 hembras y finalmente, en la isla Marion, se registraron 1.313 hembras durante la temporada reproductiva (Condy 1979). Si bien estas colonias son considerablemente más grandes que la colonia en estudio, existen poblaciones que se acercan a los valores aquí reportados. Por ejemplo, para las Islas Malvinas Galimberti & Boitani (1999) registraron 465 hembras, mientras que se observaron 599 hembras en la isla Crozet (Guinet et al. 1999). Sin embargo, existen algunas colonias más pequeñas que la del área de estudio, como aquella ubicada en la isla Gough, donde Bester (1980) informó un tamaño de aproximadamente 68 hembras. Más recientemente, en otra de las islas

(isla Nelson) que forman el archipiélago de las Shetland del Sur, Carlini et al. (2003) estimaron un tamaño de aproximadamente 135 hembras reproductivas.

Para la colonia en estudio, trabajos previos informan valores de hasta 750 hembras aproximadamente (Vergani 1985, Vergani et al. 1987, Vergani & Stanganelli 1990). Teniendo en cuenta estos valores y los de la Tabla II.3.1, parece existir una clara reducción en el tamaño poblacional de la colonia en estudio. Sin embargo, la falta de censos sistemáticos en las colonias cercanas como la de isla Nelson (aproximadamente 3 km de distancia), o bien la de Punta Patelnia en la isla 25 de Mayo, hace que sea difícil precisar si la colonia está en disminución o si existe una redistribución de los animales en sitios cercanos.

El tiempo de reproducción de los pinnípedos está regulado por el fotoperíodo (Boyd 1991), existiendo en ocasiones un gradiente latitudinal en el tiempo en el que ocurren los principales eventos reproductivos. Como se observa en la Tabla II.4.3.1, el PH se registra con anterioridad en las colonias más septentrionales. En el presente estudio el PH fue registrado en dos oportunidades durante el día 27 de octubre. Esta fecha, comparada con las de la Tabla II.4.3.1, y teniendo en cuenta el gradiente latitudinal, se ajusta a lo esperable para una de las colonias más australes de la especie.

Tabla II.4.3.1 Aspectos demográficos de algunas colonias de *M. leonina*.

Población	Ubicación geográfica	Fecha pico de hembras en playa	Densidad hembras por km de costa	Fuente del dato
Islas Malvinas	52°26'S, 59°05' W	20/10	111	Galimberti & Boitani 1999
Islas Georgias del Sur	54°19'S, 36°25' W	25/10	175-250	McCann 1980, 1985
Archipiélago Kerguelen	49°21'S, 70°12 E	15/10	400-520	Bester & Lenglard 1982, Van Aarde 1980
Isla Macquarie	54°29'S, 157°00' W	16/10	1100	Carrick & Ingham 1960
Isla Heard	53°00'S, 73°30'E	18/10	2188	Carrick et al. 1962
Península Valdés	42°46'S, 63°38'W	2/10	62	Balde et al 1996
Isla Marion	46° 55'S, 37°45' W	17/10	202	Condy 1979
Isla Gough	40° 20' S, 9° 54' W	13/10	22,6	Bester 1980

En cuanto al tamaño de los harenes en la colonia de estudio, se observa que inclusive los valores máximos de media y mediana ( $44,8 \pm 17,4$  y 34 respectivamente) alcanzados durante el 2008 son bajos con respecto a los reportados en otras localidades. Por ejemplo, en la isla Kerguelen la media es de 76 hembras por harén (Bester & Lenglard 1982), en la isla Heard, Gibbney (1957) informó una media de 50 hembras por harén, en la isla Macquarie la media fue de 200-300 hembras por harén (Carrick et al. 1962), mientras que en las islas Georgias del Sur valores de 70-75 hembras por harén fueron comunicados por McCann (1980). Así, la población que más se asemeja a la del presente estudio es la de las Islas Malvinas, donde la mediana es de 31 hembras por harén (Galimberti & Boitani 1999). Por otro lado, se observan valores más bajos de hembras por harén en la colonia de Península Valdés, donde el tamaño medio de los harenes es de 11 a 13 hembras (Campagna et al. 1993), o bien en la isla Gough, donde el harén de mayor tamaño registrado fue de 19 hembras (Bester 1980).

## II.4.2 Proporción sexual

En relación con las estimaciones de la proporción sexual realizadas para la colonia en estudio, se observa que los valores de PSA en cada temporada son considerablemente menores que los valores de PSR para la misma temporada. Estas diferencias se deben a que tanto para el PH como para el PHE, aproximadamente, sólo la mitad de los machos presentes en la colonia se asociaron a los harenes en esas fechas. El valor máximo obtenido para la PSA en los años de estudio fue de 1:8 en el 2006. Este valor es similar al reportado para este grupo reproductivo en trabajos previos (Vergani & Stanganelli 1990, Carlini et al. 2006). No obstante, al comparar este valor con estimaciones semejantes reportadas en distintas colonias, se aprecia que existe mayor cantidad de hembras por cada macho adulto en la mayoría de los asentamientos reproductivos de la especie. Por ejemplo, un valor de 1:13,6 fue comunicado para Península Valdés (Campagna et al. 1993), mientras que para la isla Kerguelen esta proporción sexual es de 1:12,8 (Bester & Lengart 1982). Para las islas Georgias del Sur, McCann (1980) reporta una proporción sexual de 1:13,1 mientras que en la isla Macquarie este valor fue de 1:11 (Carrick et al. 1962). Finalmente, en la colonia de las Islas Malvinas la proporción sexual observada fue de 1:14,5 (Galimberti & Boitani 1999).

La estimación aquí denominada PSD es comparable a la "proporción sexual del harén" reportada también para varias poblaciones. En la colonia en estudio, la cantidad media de hembras por macho Alfa varió entre 19,8 y 44,8. Una vez más, si se compara este valor máximo con los informados en otras colonias, se observa que la cantidad máxima de hembras por macho Alfa es considerablemente mayor en varios asentamientos de la especie. Por ejemplo en las islas Georgias del Sur, McCann (1980) observó que existían 74,2 hembras por macho Alfa. Este valor asciende a



102,3 hembras por macho Alfa en las islas Kerguelen (Van Aarde 1980) y a 277 hembras en la isla Macquarie (Carrick et al.1962).

Únicamente la proporción sexual dominante observada en la población de Península Valdés (1:11) por Campagna & Lewis (1993), es considerablemente menor al reportado aquí. Al igual que lo observado para otros parámetros poblacionales, la PSD máxima (año 2008) estimada aquí es muy similar a la informada para la colonia de las Islas Malvinas, donde Galimberti & Boitani (1999) observaron durante el pico de hembras que el número de hembras por macho Alfa fue de 46,9 y 46,7 en dos temporadas consecutivas. Los valores considerados en la comparación anterior son los valores medios para la colonia. Sin embargo, al analizar cada uno de los harenes en las distintas temporadas vemos que la PSD varía ampliamente, existiendo incluso para la misma temporada (2007) valores que van de 2 hasta 78 hembras por macho Alfa, dependiendo del harén que se analice. Más aún, teniendo en cuenta que en 13 de los 21 harenes presentes en las tres temporadas se registraron valores inferiores al valor medio mínimo (19,8) de la PSD, la cantidad de hembras disponibles para la mayoría de los machos Alfa de la colonia sería bastante baja.

#### **II.4.3 Estructura de los harenes**

La estructura de los harenes fue analizada en forma instantánea tanto para el PH como para el PHE. En ambas fechas se observa la ausencia de machos asistentes en todos los harenes. Sin embargo, al analizar la estructura a lo largo de la temporada se puede apreciar que en 5 de los 21 harenes se registraron machos asistentes, más aún, en 2 de estos 5 harenes hubo machos asistentes en más de un día. La presencia de asistentes se observó siempre en harenes de tamaño superior a las 45 hembras. Este valor coincide con el reportado para la colonia del archipiélago de Kerguelen, donde Bester & Lengart (1982) observaron que harenes menores a 43 hembras no contaban con la presencia de machos asistentes. Por otro lado, y para la misma

colonia, Van Arde (1980) observó que cuando el harén superaba las 30 hembras el macho dominante permitía la presencia de un asistente en el harén. Para la población de Macquarie, el valor por encima del cual se observaron machos en la posición asistente fue 50 hembras (Carrick et al. 1962), mientras que para la isla Marion, Condy (1979) observó que los harenes con menos de 60 hembras no contaron con machos asistentes. Finalmente, en las islas Georgias del Sur, Modig (1996) observó variaciones entre temporadas de entre 66 y 96 hembras en promedio como el tamaño por debajo del cual los machos Alfa no permitían el ingreso de asistentes. El mismo autor comunica que incluso en un harén de 200 hembras nunca se observó la presencia de más de un macho a lo largo de la temporada. Como se observa a partir de esta comparación, el tamaño del harén por encima del cual se registró la presencia de machos asistentes varió entre distintas poblaciones, e incluso, entre temporadas en la misma población. Si bien parece existir un número mínimo, cifrado en alrededor de 30 a 40 hembras, que permite la presencia de machos asistentes, las diferencias entre colonias o bien entre temporadas en la misma colonia, sugiere que otros factores tales como la topografía de la playa a defender y/o la agresividad de los machos Alfa, juegan un rol importante. Los machos Alfa de harenes grandes permitirían la presencia de un macho asistente cuando el tamaño del harén genera un aumento en la oportunidad de los periféricos para copular con hembras sin ser detectados. En este sentido, contar con un macho asistente que contribuya a la defensa del harén puede ser beneficioso inclusive al costo de perder algunas fertilizaciones (Modig 1996). Más aún, el tiempo y las reservas energéticas invertidas por parte de los machos Alfa en defender el harén disminuirían ante la presencia de un asistente, pudiendo utilizarse esta energía y tiempo en actividades sexuales (Modig 1996).

El tamaño del harén influye también en varios aspectos relacionados con los machos periféricos. Como se observa a partir de las correlaciones realizadas, a mayor tamaño de harén mayor es la cantidad de días con machos periféricos asociados y el

número máximo de machos que pueden asociarse a éste en un día particular. La cantidad de machos periféricos asociados a los harenes aumenta con el tamaño del harén durante las estimaciones puntuales (PH y PHE), así como también a lo largo de la temporada (Tabla II.3.4.1). Cabe destacar que dichas correlaciones no fueron significativas para la temporada 2008, lo cual podría deberse a la homogeneidad del tamaño de los harenes en ese año (Tabla II.3.2). La correlación positiva observada podría deberse a que los harenes grandes ocupan superficies mayores. Por lo tanto, la posibilidad de que un macho periférico pueda acercarse sin ser detectado también sería mayor. Por ende, elegir asociarse a un harén de mayor tamaño podría representar una estrategia de los machos periféricos a fin de aumentar su éxito reproductivo.

#### **II.4.4 Disposición espacial de los harenes y densidad de la colonia**

La elección por parte de la especie de un sustrato determinado en el cual se llevarán a cabo los eventos reproductivos, determina una disposición espacial heterogénea de los harenes en la playa. Consecuentemente, la densidad de individuos por kilómetro de costa varía mucho entre las distintas partes de una colonia reproductiva de elefante marino. Como se aprecia en la Tabla II.3.7.1, en el área de estudio, la disposición de los harenes a lo largo de la costa no fue uniforme. Durante las tres temporadas, se observaron harenes en 5 de los 7 sectores (P2-P4; P4-P5; P5-PP; ST-I4; I4-P7). No obstante, sólo en 2 de estos (P2-P4 y P5-PP), hubo harenes durante las tres temporadas consecutivas. Estos últimos sectores presentan frentes costeros amplios, tanto en longitud como en ancho, y ambos están caracterizados por playas de grava fina y arenas, lo cual coincide con las características frecuentemente elegidas por la especie para reproducirse (Van Aarde 1980). Asimismo, fue en estos sectores donde tanto la cantidad como el tamaño de los harenes presentes fueron mayores en todas las temporadas. Como consecuencia, la densidad de hembras

también fue mayor en estos sectores. Particularmente en el sector denominado P5-PP se registraron para las tres temporadas un promedio de 4,6 harenes y el tamaño promedio de los mismos fue de  $41,8 \pm 23,6$  hembras. Fue en este sector donde se asentaron la mayoría de los harenes (67% en el 2006, 57% en el 2007 y 80% en el 2008) durante las tres temporadas, mientras que en los sectores donde se registró sólo un harén en alguna de las tres temporadas, el tamaño de los mismos varió entre 5 y 9 hembras.

Los 2 sectores en los que no se registraron harenes en ninguna de las tres temporadas (P0-P1 y PP-ST) difieren tanto en el sustrato de sus playas como en la longitud de sus frentes costeros (ver Resultados). Sin embargo, todos comparten el hecho de contar con valores bajos en el ancho de sus playas (entre 10 y 20 metros), siendo los más angostos de la ZAEP. Si se considera que el sector P0-P1 cuenta con un sustrato arenoso, sería posible que el tipo de sustrato no sea el único factor que evalúan los individuos al momento de la elección de un lugar adecuado para reproducirse.

Estos resultados coinciden en parte con lo observado en otras colonias, por ejemplo en la isla Kerguelen (49°15'S; 69°30'E), Van Aarde (1980) observó mayores concentraciones de harenes en playas arenosas respecto a las observadas en playas de grava y canto rodado. Una situación semejante fue comunicada por Galimberti & Boitani (1999) para la colonia ubicada en las Islas Malvinas (52°26'S 59°05'O). Estos autores observaron que la totalidad de las unidades reproductivas se hallaban también en playas arenosas con pendientes suaves, delimitadas por zonas rocosas donde no se registraron asentamiento de harenes.

Sin embargo, no en todas las colonias estudiadas la especie elige playas arenosas, por ejemplo, en Península Valdés (42°30'S, 64° O) Lewis et al. (1998) comunicaron que la mayoría de los harenes presentes en el área (57 %) se

distribuyeron en sustratos de canto rodado, un 19 % lo hizo sobre sustratos de arena, y el 24 % restante sobre una combinación de estos tipos de sustrato.

En cuanto a la densidad obtenida para esta colonia, también podemos observar una clara diferencia con respecto a otras colonias (Tabla II.4.1.). En el área de estudio la densidad máxima registrada en los tres años fue de 50,4 hembras por kilómetro de playa durante el 2006. Este número es considerablemente menor al registrado en la mayoría de las poblaciones para las que existen datos en la literatura, con la excepción de la colonia ubicada en la isla Gough (Bester 1980) y la de Península Valdés (Baldi 1992, Lewis et al. 1998). La densidad de animales durante el período reproductivo puede influir en su éxito reproductivo. La alta densidad de individuos en playa aumenta la posibilidad de separación madre-cría, y consecuentemente, aumenta también la mortalidad de las crías, afectando así el éxito reproductivo de las hembras (Christenson & Le boeuf 1977, Le boeuf & Briggs 1977, Van Aarde 1980, Riedman & Le boeuf 1982, McCann 1983). Sin embargo, una alta densidad beneficiaría el éxito reproductivo de los machos dominantes, dado que el costo energético para monopolizar hembras sería menor cuanto más agrupadas estén las mismas (Emleng & Oring 1977). A su vez, la alta densidad en algunas colonias genera la fusión de pequeños harenes en unidades de mayor tamaño (Carrick et al. 1962). Esta situación podría aumentar también el éxito reproductivo de los machos no dominantes, dado que como se mencionara, a mayor tamaño de harén, mayor la probabilidad de copular con una hembra periférica sin ser detectado por el macho Alfa. Los efectos de reproducirse en condiciones de baja densidad fueron reportados por Baldi (1992) para la colonia de Península Valdés. Allí, la especie se reproduce en condiciones de baja densidad, y como consecuencia, un macho dominante de un harén promedio controla la décima parte de las hembras que podría controlar en una colonia con densidades altas.

En resumen, la colonia en estudio está caracterizada por una distribución heterogénea de los harenes. Los individuos seleccionan más frecuentemente playas amplias y con sustratos arenosos al momento de reproducirse. Esto genera que la densidad de hembras varíe entre los distintos sectores del área de estudio.

En relación con el tamaño de los harenes, en esta colonia se observa que los mismos son relativamente pequeños. Esta situación, sumada a la baja densidad promedio de hembras y la amplia distancia de separación entre harenes vecinos (más de 60 metros), en principio facilitaría el dominio efectivo de las hembras por parte de los machos Alfa. A su vez, la baja proporción sexual observada implica muchos machos compitiendo por el acceso a un mismo recurso. Esta situación implicaría un bajo éxito reproductivo de los machos periféricos, favoreciendo el desarrollo de estrategias alternativas por su parte (ver Capítulo V).

# Capítulo III

## Componentes de la interacción agonística:

### El etograma

### III. 1 INTRODUCCIÓN

**III.1.1 Etograma:** ¿Qué es? Con la finalidad de responder esta primera pregunta, se puede decir en pocas palabras que un etograma es un conjunto de descripciones de comportamientos. En la literatura referida al tema se encuentran muchas definiciones de etograma, a continuación enumeraremos algunas de ellas:

- Eibl-Eibesfeldt (1974): Considera que el etograma es el catálogo exacto de todas las formas de comportamiento propias del animal.
- Fagen (1978): Lo define como conjunto de actos, mutuamente excluyentes y colectivamente exhaustivo, referido a un animal o una especie.
- Lehner (1979): Toma la definición de Brown (1975), para quien un etograma "es un conjunto de descripciones amplias de los patrones de comportamientos característicos de una especie".
- Lafitte de Mosera & Caprio (1980): Para estos autores el etograma es una "descripción precisa de la actividad animal, es decir minuciosa descripción de los comportamientos observables en el animal, lo que constituye la faz inicial (observación), del método etológico".
- Martin & Bateson (1986): Lo definen como "un catálogo de descripciones de patrones de comportamientos discretos, típicos de las especie-objeto, que forman el repertorio comportamental básico de la especie".
- Lahitte et al (1993): consideran que un etograma es una lista de actos de conducta, es decir lo que el observador considera implicado en lo que observa.

Como se aprecia de la lista anterior, muchos de estos autores coinciden en incluir en su definición de etograma la descripción como característica relevante; y es en la minuciosidad de dichas descripciones donde se debe poner el mayor esfuerzo a fin de



que los comportamientos puedan ser reconocidos sin confusión alguna. Vale aclarar aquí que al realizar un etograma se suelen tomar ciertos parámetros para determinar si nuestro catálogo está completo (Lehner 1979, Fagen 1978). Sin embargo, y dado que nuestro objeto de estudio es algo tan dinámico como el comportamiento, siempre existe la posibilidad de registrar nuevos actos de conducta en la especie, de ahí la característica de provisoriedad que suele atribuirse a estos inventarios (Ferrari 1995). Más allá de esta característica, los etogramas suelen ser llamados completos cuando en ellos se listan todos los comportamientos de una especie, o bien pueden ser etogramas parciales cuando sólo incluyen descripciones de comportamientos típicos de una categoría funcional, como por ejemplo, la alimentación, el cortejo, el agonismo, etc. (Grier 1984). Ya sean completos o parciales, los etogramas son considerados por muchos etólogos como una herramienta base para el estudio del comportamiento animal (Heymer 1977, Immelmann 1980). Resulta útil contar con un etograma, al menos en una etapa inicial de un estudio de comportamiento, ya que mediante el uso del mismo se obtendrá un panorama más preciso de la estructura del comportamiento objeto de nuestro estudio. El uso de un etograma contribuye principalmente a evitar confusiones en la clasificación del comportamiento (Martin & Bateson 2001). Si por ejemplo se quiere comparar el comportamiento de individuos de distintas poblaciones o bien el mismo tipo de comportamiento entre especies, resulta importante definir de manera inequívoca lo que estamos observando de modo que las comparaciones sean válidas (Barlow 1977). Asimismo, estos inventarios son útiles al momento de realizar estudios cuantitativos, dado que una vez más, para saber cuántas veces un animal realiza un determinado comportamiento en un lapso de tiempo conocido, debemos antes que nada poder diferenciar dicho comportamiento del resto, lo cual es factible mediante el uso de un etograma.

A pesar de que resulta beneficioso contar con un minucioso catálogo de los comportamientos observados en una especie, la tendencia de la etología en las

últimas décadas ha sido la preponderancia de la medición sobre la descripción (Lorenz 1973), con la inmediata consecuencia de la falta de etogramas en muchas especies. El elefante marino del sur no es la excepción. Esta especie es quizás una de las más estudiadas dentro de los fócidos, y son numerosos los trabajos referidos al comportamiento de la misma en la literatura. Sin embargo, las descripciones de esos comportamientos o bien son adaptadas de inventarios de otras especies (McCann 1981, McCann 1983) o la minuciosidad de las descripciones es tan baja que en ocasiones es difícil identificar a qué tipo de acto de conducta se está haciendo referencia (Laws 1956, McCann 1981). Afortunadamente, en los últimos años existen en la literatura algunos trabajos en los cuales, como parte de la metodología, los autores han confeccionado un etograma parcial referido al agonismo para los machos del elefante marino del sur (Galimberti 1995, Fabiani 1996, Braschi 2004).

Como se mencionara en la introducción general, durante la temporada reproductiva los machos del elefante marino del sur compiten por el acceso y dominio de los harenes. Esta competencia consiste en interacciones agonísticas, a partir de las cuales se establece una jerarquía social. La misma les proporciona a los machos de mayor rango tener acceso a copular con las hembras reproductivas, restringiendo a su vez el acceso de los machos periféricos a los harenes (Le Boeuf & Peterson 1969). La jerarquía establecida usualmente se mantiene durante toda la temporada, por lo cual la mayoría de los encuentros posteriores entre machos con experiencias previas se resuelven mediante diferentes patrones de comportamiento de tipo amenaza, que no involucran contacto físico, entre los cuales predominan las vocalizaciones (Sandegren 1976). En este contexto, un etograma con descripciones precisas de los elementos comúnmente observados durante las interacciones agonísticas contribuye, entre otras cosas, al conocimiento de la estructura de esta competencia. La cuantificación de los elementos del comportamiento agonístico puede ser útil para la identificación de estrategias adaptativas de los machos durante la temporada reproductiva. Es por ello

que en el presente capítulo se presenta un etograma parcial referido a la categoría funcional conocida como agonismo. Para la confección del mismo, se realizaron una serie de observaciones sobre los machos adultos de la especie durante las temporadas reproductivas que abarcó el presente estudio. Este etograma se comparará con aquellos inventarios o trabajos disponibles en la literatura que mencionan el comportamiento agonístico de la especie en otras colonias reproductivas. A su vez, los comportamientos aquí listados serán utilizados en las comparaciones entre individuos en capítulos sucesivos, así como también para la descripción de la dinámica de la interacción agonística entre machos de la especie.

## **III.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **III.2.1 El acto de conducta, el marco conceptual y el etograma**

Utilizando las definiciones previamente mencionadas podemos decir que un etograma es un conjunto de descripciones de patrones de comportamientos discretos, o bien como lo llamaremos aquí, actos de conducta, típicos de la especie-objeto y que forman parte del repertorio comportamental básico de la especie. En este caso, nuestra especie-objeto de estudio son los machos adultos del elefante marino del sur. Los actos de conducta serán entonces definidos como un recorte sobre un continuo de movimientos de un individuo, y estarán caracterizados por movimientos y/o posiciones del cuerpo únicos que posibilitarán su identificación en el caso de que vuelva a ser observado. Morris (1988) describe esta metodología como una secuencia de identificación de postura-movimiento-postura. Ahora bien, el marco conceptual o de referencia sobre el cual se realizaron esos recortes es el agonismo (ver definición en el Capítulo I), más precisamente las interacciones agonísticas entre machos adultos de la especie registradas durante la temporada reproductiva. A partir de estos dos elementos, las definiciones de los actos y el marco conceptual sobre el cual realizamos el recorte, se realizó el etograma parcial referido a agonismo y que, en definitiva, será una base de datos ordenada de suma utilidad para decidir en el futuro, por ejemplo, qué es lo que se considera como interacción agonística.

### **III.2.2 Emisor, receptor, segmentación y estados de los componentes del cuerpo**

Como hemos mencionado, la descripción de un acto de conducta implica movimientos o cambios de posiciones de las partes del cuerpo del individuo que está realizando dicho acto. Aquí es preciso agregar algunas definiciones en relación con los individuos sobre los cuales se realizaron las observaciones. En primer lugar, el individuo que realiza el acto en cuestión será llamado de aquí en más Emisor, mientras que el

individuo hacia el cual ese acto está dirigido, será definido como Receptor. Esto es necesario, dado que en el presente trabajo las observaciones se basan en interacciones, por lo cual muchas veces vamos a contar con al menos dos individuos en las descripciones.

Con la finalidad de homogeneizar las descripciones, es necesario utilizar un código que facilite la definición del acto, es decir, se debe poder identificar claramente esas partes o componentes del cuerpo sobre los cuales registraremos sus estados y movimientos. Lógicamente, este código puede variar entre especies y ser tan amplio como el observador lo crea conveniente. Es por ello que aquí utilizaremos una segmentación del cuerpo del macho de elefante marino adulto, atribuyéndole a cada componente corporal, posibles estados o configuraciones que permitirán depurar las descripciones. La segmentación del cuerpo y sus estados posibles se aprecian en la Tabla III.2.2 y la Figura III.2.2.1

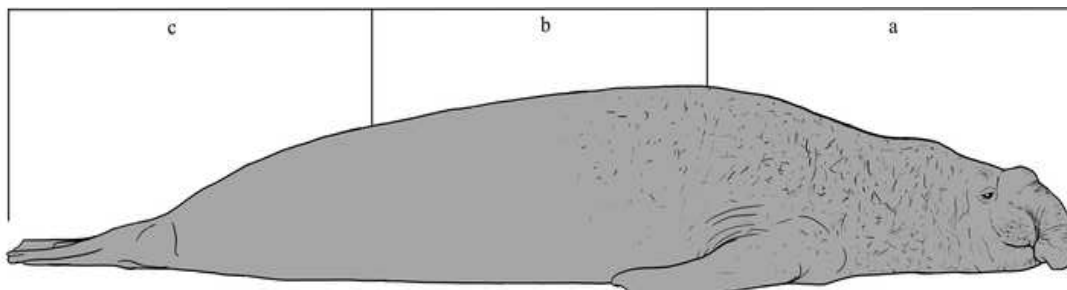


Figura III.2.2.1: Esquema de un macho adulto de elefante marino del sur, identificando los tercios en que se dividió el cuerpo. a: Tercio anterior; b: Tercio Medio; c: Tercio Posterior

COMPONENTES	ESTADOS
1-Aletas anteriores	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Plegado: en contacto con el cuerpo en toda su extensión.</li> <li>➤ Extendido: separado del cuerpo.</li> </ul>
2-Cabeza, en la que se distingue	<p>Para la nariz o probóscide:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Retraída: la parte distal curvada dorsalmente hacia la porción proximal de la misma, reduciéndose así el volumen por ser un órgano hueco.</li> <li>➤ Contraída: se contrae la base de la probóscide, identificable por la presencia de pliegues de la piel entre la base de ésta y los ojos.</li> <li>➤ Inflada: la probóscide se llena de aire, aumentando su volumen y tomando una forma globosa.</li> <li>➤ Relajada: no existe contracción de ningún músculo, el volumen es intermedio entre el del estado inflado y el del estado retraído.</li> </ul> <p>Para los ojos:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Abierto: los párpados no están en contacto.</li> <li>➤ Cerrado: los párpados están en contacto uno con otro.</li> </ul>
3-Tórax, en el que se distingue	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Bajo: En contacto con el sustrato.</li> <li>➤ Elevado: Separado del sustrato.</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>d. Pecho</li> <li>e. Flancos</li> <li>f. Lomo</li> </ul>	
4-Cuello: porción comprendida entre el tórax y la cabeza.	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Bajo</li> <li>➤ Elevado</li> </ul>
5-Ventre: porción ventral desde la base del tórax hasta el orificio peneano.	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Bajo</li> <li>➤ Elevado</li> </ul>
6-Flancos: laterales al vientre	
7-Dorso: desde el final del lomo hasta la altura del orificio peneano.	
En conjunto 1, 2, 3 y 4 forman el Tercio anterior.	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Bajo</li> <li>➤ Elevado</li> </ul>
En conjunto 5, 6, y 7 forman el Tercio medio.	
La porción posterior al orificio peneano, incluyendo las aletas posteriores, forman el Tercio posterior	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Bajo</li> <li>➤ Elevado</li> </ul>

Tabla III.2.2 Componentes corporales utilizados en las descripciones y sus posibles estados.

### **III.2.3 Cronología del muestreo**

#### **III.2.3.1 Observaciones preliminares:**

Durante la temporada reproductiva de 2005, es decir el año anterior a las 3 temporadas que abarca el presente estudio, se efectuaron una serie de observaciones preliminares. Estas observaciones preliminares se llevaron a cabo mediante la técnica de registro denominada *ad-libitum* (Altmann 1974). La misma consiste en registrar todo lo que se considere relevante sin restricciones. Si bien estas observaciones son preliminares, resultan útiles, dado que a partir de las mismas el observador puede familiarizarse con la especie que será objeto de estudio. Por ejemplo, en esta etapa se puede saber entre otras cosas, si es posible registrar el comportamiento que se quiere conocer o bien si los individuos son visibles e identificables. De esta forma, se puede diseñar con mayor facilidad el esquema de observaciones posteriores, eligiendo las técnicas y los métodos de registro más adecuados. En este estudio en particular, mediante estas observaciones preliminares se estableció por ejemplo, una distancia mínima desde la cual se realizaron las observaciones definitivas, la cual no superó los 25 metros aproximadamente desde el borde del harén. Dicha distancia permitió observar todo el harén y los machos asociados al mismo tiempo, sin que hubiese alteraciones aparentes del comportamiento de los animales ante la presencia de un observador.

#### **III.2.3.2 Observaciones definitivas**

La observación, es de alguna manera, la interacción del observador con el objeto de estudio. Principalmente a partir de ella se realiza el recorte necesario para identificar y definir el acto de conducta. Con esta finalidad, en el presente estudio se realizaron una serie de observaciones utilizando una combinación de dos técnicas de registro conocidas como Grupo Focal y Muestreo de Ocurrencia de Pautas (Altmann 1974). La primera metodología consiste en elegir un grupo de individuos, que en este caso son los machos

adultos asociados a un harén, y se procede a observar y registrar los comportamientos que realizan. Para ello es necesario que todo el grupo sea observable simultáneamente, lo cual como se mencionara, fue constatado durante las observaciones preliminares.

La segunda metodología consiste en registrar la ocurrencia de un tipo de comportamiento en un lapso de tiempo determinado. En este caso la técnica se concentró sobre todas las pautas o actos que están agrupados dentro de la categoría funcional denominada agonismo.

Al inicio de cada periodo de observación, el observador se posicionaba a una distancia de aproximadamente 25 metros del borde del harén y procedía a contar e identificar los machos adultos asociados al harén, asignándole a cada uno las categorías descritas en la sección de metodología del Capítulo IV. Una vez finalizada esta etapa de identificación, el observador registraba durante una hora ininterrumpida todas las interacciones agonísticas entre machos describiendo las posiciones del cuerpo y los movimientos que éstos describen en el espacio, identificando en este recorte, un principio y un final de esa secuencia de movimientos para poder así definir los actos de conducta. Todas las observaciones de comportamiento se realizaron durante los meses de septiembre a noviembre. El comienzo de las mismas varió en relación con la fecha de arribo a la colonia. Las observaciones se concentraron en 2 harenes que fueron los de mayor tamaño en la colonia para cada año al momento de comenzar con las observaciones. El criterio de elección de harenes se basó en el tamaño (número de hembras reproductivas) y se supuso que a mayor tamaño de harén, mayor sería el número de machos asociados (ver Capítulo II), y consecuentemente mayor la posibilidad de registrar interacciones agonísticas.

El esquema de muestreo para las observaciones definitivas consistió en 4 días semanales, desde la formación de los harenes hasta el momento en que los harenes contaban con sólo 1 hembra (fines de noviembre). Cada día se dividió en 4 períodos



(9, 13, 17 y 20 h) de una hora de duración. Este esquema se mantuvo durante las tres temporadas. Sin embargo, hubo días en los cuales no se pudieron llevar a cabo las observaciones o bien alguno de los períodos se debió suspender, ya que fuertes vientos, y en ocasiones intensas nevadas, reducen la visibilidad a un punto en el cual el registro del comportamiento es prácticamente imposible. Se completaron un total de 99 horas de observación en el año 2006, 63 horas durante el 2007 y finalmente para el último año (2008), se completaron 81 horas de observación. Se registró un total de 643 interacciones agonísticas aplicando este esquema y mediante el uso de dichas metodologías. Adicionalmente, mediante la metodología *ad-libitum* (Altmann 1974), se registraron 97 interacciones agonísticas entre machos presentes en harenes diferentes a los elegidos para el esquema de muestreo.

### **III.2.3.3 Registro complementario mediante un sistema de cámaras de video**

En la actualidad, el registro del comportamiento animal en ausencia de un observador en el campo es posible gracias a diferentes avances tecnológicos. En este contexto, los sistemas de monitoreo remoto son herramientas valiosas que permiten ampliar la información recolectada tanto bajo condiciones climáticas favorables como adversas. Precisamente, con el objeto de obtener una herramienta complementaria al registro del comportamiento previamente descrito, se desarrolló un sistema de video (Negrete et al. 2007). Dicho sistema básicamente transmite imágenes en forma inalámbrica desde cada puesto de observación hasta una computadora portátil, donde un *software* integra y graba dichas imágenes.

El sistema está formado por 4 puestos de observación (Figura III.2.3.3.1.) y un puesto base de recepción (Figura III.2.3.3.2). De éstos 4 puestos de observación 3 están provistos de una cámara digital IP (AWS 2500) y 1 posee una cámara robótica IP (Panasonic KX-HCM 280A). Esta última puede ser controlada remotamente a fin de cambiar el aumento (zoom) de sus lentes, así como también su dirección. Todas ellas, con sus respectivos compartimentos protectores, se hayan montados sobre trípodes metálicos que permiten variar la inclinación, altura y dirección de la cámaras con respecto al punto de observación. Cada puesto se completa con una antena, un *Access point* ("punto de acceso inalámbrico" Planet WAP-4035), un regulador de tensión, una batería de 12 voltios y un panel solar. Las cámaras, el *Access point* y los reguladores de tensión están protegidos por compartimentos estancos.

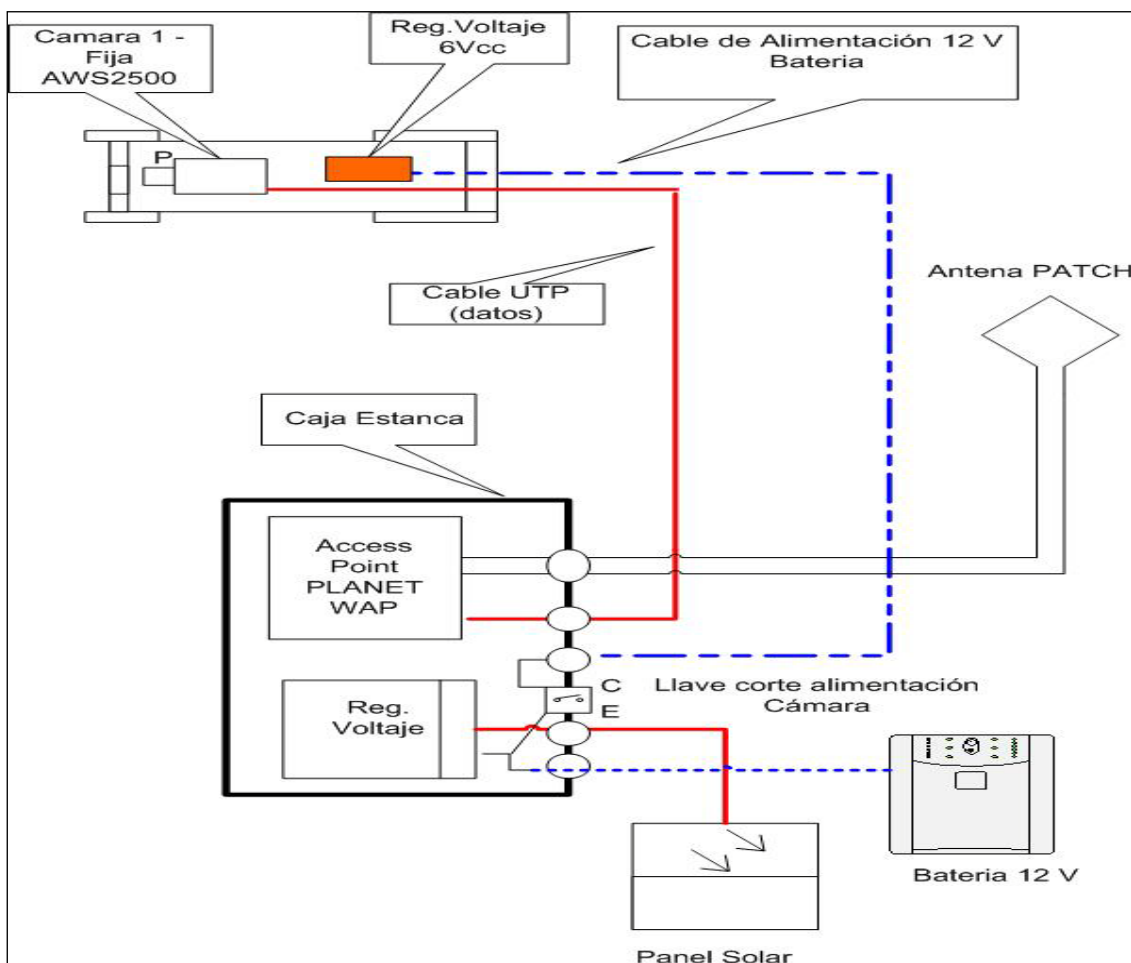


Figura III.2.3.3.1: Esquema de componentes y conexión de cada puesto de observación.

El puesto base, ubicado en el refugio Elefante de la ZAEP, está compuesto por una computadora portátil (HP PAVILION DV 1000) provista de un *software* (Netcam Watcher Pro), una grabadora externa de DVD (Sony DRX-810UL), un *Access point* (Planet WAP-4035), una antena, una batería 12 voltios, un regulador de tensión y un panel solar. Cada puesto, el base o los de observación, obtienen la energía necesaria para el funcionamiento mediante una batería de 12 voltios, la cual se recarga a través del panel solar. Las imágenes capturadas presentan un formato MPEG (Moving Picture Experts Group), y se transmiten en forma inalámbrica mediante el complejo *Access point* – antena que se encuentra conectado a la cámara. Una vez recibidas en el puesto base, el *software* integra y graba las imágenes de las 4 cámaras. Dichas imágenes pueden ser convertidas a formato AVI (Audio Video Interleave, formato estándar para video digital). A fin de evitar la saturación de información en la memoria de la computadora, los archivos se graban periódicamente en DVD mediante la grabadora externa (para más detalles del sistema ver, Negrete et al. 2007).

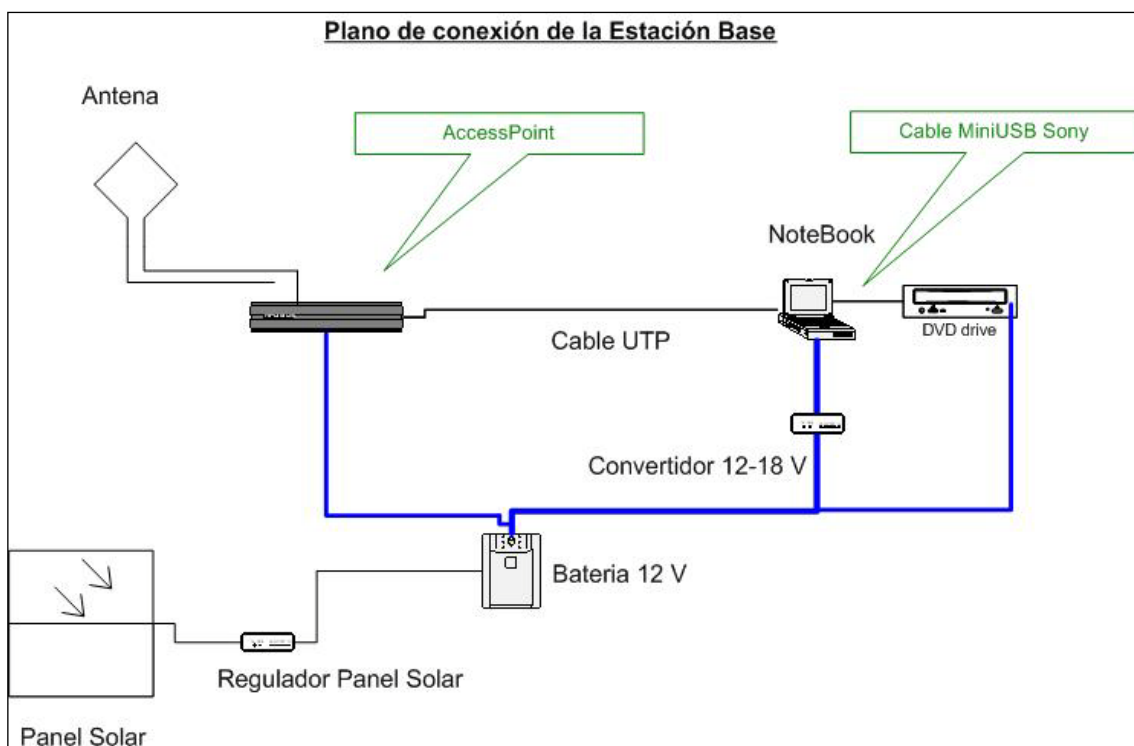


Figura III.2.3.3.2. Esquema de componentes y conexión en el puesto base.

El sistema descrito permitió avanzar considerablemente en la confección del etograma. Se obtuvieron 112 horas de filmación que incluyeron la totalidad (99 horas) de las observaciones realizadas a campo en el año 2006, pudiéndose así refinar las descripciones. Esto fue posible mediante el uso de un *software* (Netcam Watcher Pro), que permite la reproducción de las imágenes almacenadas a una velocidad lo suficientemente baja como para visualizar detalladamente los estados y movimientos de los componentes corporales.

### III.2.3.4 Criterio de saturación del etograma

Si bien un etograma no puede considerarse del todo completo por la simple razón de que la confección del mismo requiere un recorte de la realidad, existen distintos criterios para evaluar el grado de desarrollo del registro. En la literatura se pueden encontrar varios métodos y/o criterios de saturación, que coinciden en evaluar el esfuerzo de observación en relación a lo que ya se ha registrado. Por ejemplo, Hutt & Hutt (1970) proponen graficar el número acumulado de comportamientos observados *versus* las horas de observación. Así, la asíntota en la curva representaría el momento por encima del cual más horas de observación no arrojarían nuevos actos. Más precisamente el esfuerzo de aquí en adelante sería demasiado alto en relación con el registro plausible de obtener. Fagen & Goldman (1977) proponen un índice de cobertura de muestra ( $\theta$ ), el cual se basa en la probabilidad de que el próximo acto de conducta observado sea uno nuevo. Así cuando  $\theta$  se acerca a 1, esta probabilidad es baja. La fórmula para la obtención del índice es:

$$\theta = 1 - (N_1/I)$$

Aquí  $N_1$  es el número de actos observados sólo una vez, mientras que  $I$  corresponde a la cantidad de actos vistos en total. Cuando  $N_1$  es pequeño en relación

con 1, el valor de  $\theta$  se acercará a 1. Este método es particularmente útil para inventarios parciales acotados a un sexo y a una etapa de la vida del animal, dado que así se evita por ejemplo, el error producido justamente por la variación intersexual. El presente estudio reúne estas características, es decir, es acotado a un sexo (los machos) y a una etapa de la vida (la reproducción). Es por ello que la aplicación de tal índice resulta útil para evaluar cuán completo puede considerarse este etograma.

### III.3 RESULTADOS

En esta sección se presentará el etograma parcial referido al comportamiento agonístico entre los machos adultos de elefante marino del sur. El mismo consta de 28 actos de conducta, los cuales se dividieron en varias categorías que se detallan a continuación. A su vez, 6 de estos actos se esquematizaron a partir de fotos tomadas durante las observaciones en esta colonia y se presentan en la Figura III.3.1. Estos corresponden a nuevos actos descriptos que no coinciden ni se asemejan a las descripciones existentes en la literatura sobre el tema.

#### III.3.1 Actos de conducta observados sólo durante interacciones agonísticas.

Como se puntualizó en el Capítulo I, los actos de conducta por sí solos no son agonísticos, siendo el contexto o mejor dicho, el resultado de la interacción lo que hace que ese acto se considere 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. Asimismo, y 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 de agresión.

##### III.3.1.1 Actos de agresión que involucran contacto físico

1. **Agarre (AGR)**: 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. III.3.1 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. III.3.1 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. III.3.1 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 cuerpo 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, generando así que éste caiga hasta contactar con el suelo (Fig. III.3.1 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. III.3.1 E)



### III.3.1.2 Actos de agresión que no involucran contacto físico

1. **Desplazamiento dirigido (DZD):** El emisor se desplaza frontalmente en dirección a un receptor; durante dicho acto la cabeza puede estar alta o baja.
2. **Resoplido (RE):** El emisor expulsa el aire enérgicamente a través de los orificios nasales. La cabeza del emisor está orientada hacia el receptor.
3. **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).
4. **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.
5. **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.
6. **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.

7. **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.
  
8. **Vocalización dirigida (VD):** Vocalización de tono bajo y sostenido, que se emite con la cabeza orientada hacia un contrincante 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.

### **III.3.1.3 Actos de sumisión que no involucran contacto físico**

1. **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.
  
2. **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.
  
3. **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 evidencian su retracción. La probóscide también esta retraída.

4. **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.
  
5. **Detención (DT)**: Representa el cese abrupto del desplazamiento dirigido.

#### **III.3.1.4 Actos de sumisión que involucran contacto físico**

1. **Golpe con mentón (GO C/M)**: 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, es decir el mentón, contactando el pecho del receptor (Fig. III.3.1 F)
  
2. **Mordisco (MO)**: El emisor durante la retirada en retroceso realiza mordidas cortas, principalmente con los incisivos, en el pecho o cuello del receptor.

#### **III.3.2.1 Actos de conducta ambiguos**

A continuación, se describen aquellos actos de conducta que fueron observados en distintos contextos. Más precisamente, son aquellos actos cuya función fue de agresión así como también de sumisión. Por ejemplo, se observó

que un macho giró pivotando para enfrentar 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.

1. **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.
2. **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.
3. **Inacción (IN)**: Falta de respuesta del receptor ante cualquier acto de conducta interactiva, en un período de 15 segundos inmediatos a dicho acto.

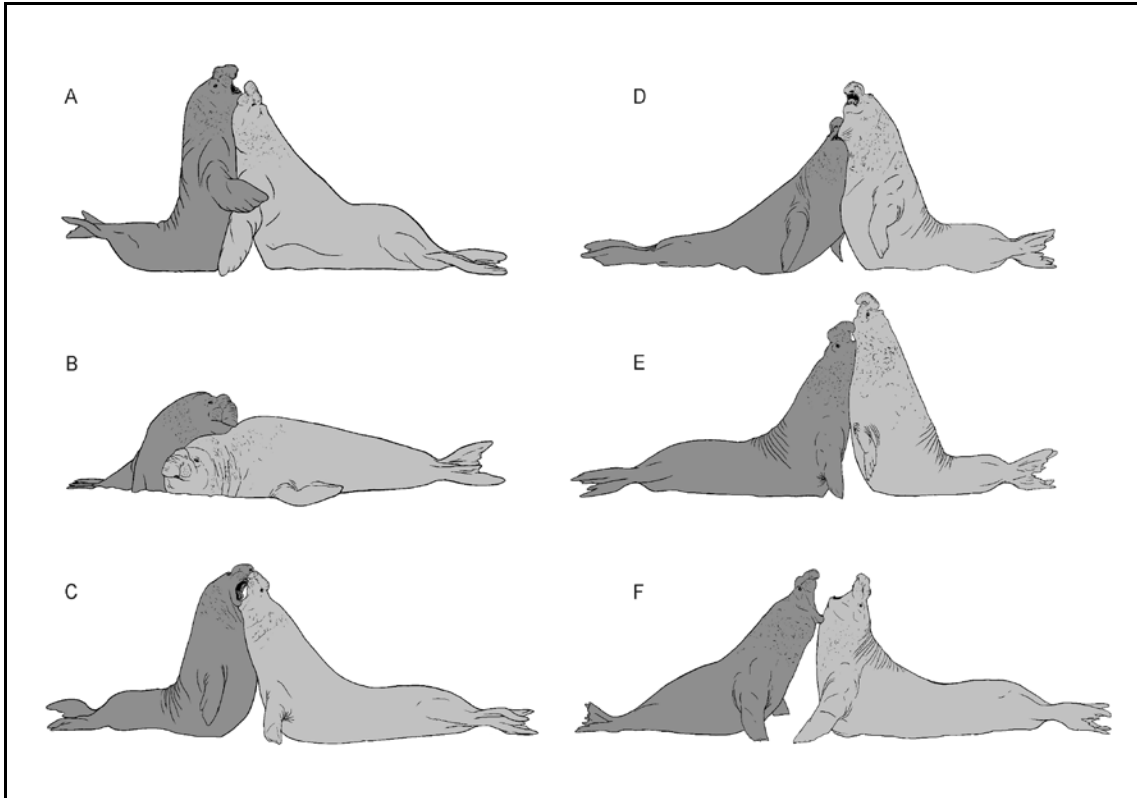


Figura III.3.1 Actos descritos aquí y no mencionados en la literatura. A: Agarre, B: Apoyo, C: Boca con Boca, D: Mordida sostenida, E: Sostén avance con mentón, F: Golpe con mentón

### III.3.3 Criterio de saturación del presente etograma

El índice de cobertura de muestra ( $\theta$ ) en este estudio fue de 0,96 y si se considera que el último nuevo elemento fue descrito aproximadamente durante el primer cuarto del tiempo total de observaciones de comportamientos, el presente etograma se considera completo.

### **III.4. DISCUSIÓN**

#### **III.4.1 Comparación con los inventarios publicados para la especie**

##### **III.4.1.1 Semejanzas**

La estructura de la interacción agonística entre machos del elefante marino del sur, fue detallada sólo en algunas colonias reproductivas de la especie. Por ejemplo, en las islas Georgias del Sur, las primeras menciones sobre este tipo de comportamiento fueron hechas por Laws (1956). El autor no confeccionó un etograma, sin embargo, a lo largo del relato de las interacciones entre los machos, se encuentran algunas descripciones de las posiciones y movimientos que describen las partes del cuerpo de los machos, por lo cual pueden identificarse actos de conducta. En la misma colonia, McCann (1981) adapta las descripciones de comportamientos agonísticos hechas por Sandegren (1976) para el elefante marino del norte (*M. angustirostris*). En otro trabajo McCann (1985) también adapta la terminología descrita por Harwood (1976) y Anderson (1978) para la foca gris, (*Halichoerus grypus*) utilizando de esta forma otra especie para describir el comportamiento del elefante marino del sur. Los inventarios resultantes cuentan con descripciones escuetas y consecuentemente los actos de conducta son ambiguos, haciendo que la comparación con otros inventarios sea difícil de realizar. Más recientemente, para la colonia ubicada en las Islas Malvinas, se han reportado varios etogramas como parte de la metodología utilizada en el estudio de la biología reproductiva y el comportamiento de la especie (Galimberti 1995, Fabiani 1996 y Braschi 2004). Estos inventarios cuentan con descripciones precisas de los patrones y movimientos corporales, por lo cual es factible la identificación de los actos de conducta. Como se observa aquí, existen en la literatura trabajos que pueden servir de base para el conocimiento de la estructura de la interacción agonística en la especie, y precisamente al comparar estos inventarios con el

confeccionado en la presente Tesis encontramos semejanzas en las descripciones realizadas.

A continuación se enumeran los actos de conducta aquí descritos que se asemejan de alguna forma a los de inventarios publicados.

1-Desplazamiento dirigido: 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) en la especie del norte *Mirounga angustirostris*, por lo cual el DZD, también está descrito para dicha especie. En trabajos posteriores Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) describen y denominan un acto semejante al que llaman *Movimento Orientato*.

2-Alerta Dirigida: coincide con el *Alert* de McCann (1983) adaptado de un inventario sobre el comportamiento de la foca gris. Asimismo, Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) describen de forma semejante un comportamiento al cual denominan *Allerta Orientata*.

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

4-Retirada: Laws (1956) lo menciona como *Flee* distinguiéndolo así de *Escape*, por su parte, la descripción de *Allontamiento* hecha por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) se asemeja a lo que aquí llamamos *Retirada*.

5-Retirada en retroceso: Es semejante a lo que Laws (1956) llama *Move backs away*, sin embargo la descripción más parecida es la hecha por Galimberti (1995), Fabiani (1996), y Braschi (2004) para el acto llamado *Allontanamento a ritroso*.

6-Vocalización sumisa: 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 en un comportamiento de Sumisión (*Sottomissione* en el idioma original) y lo describen como una vocalización semejante al de las hembras de la especie.

7-Giro pivotando: es nombrada por Laws (1956) como *Swivelling* y descrita por Fabiani (1996) y Braschi (2004) como *Giramento su pancia*.

8-Persecución: Este acto se encuentra con distinto nombre en la literatura, Laws (1956), lo llama *Follow*, 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: 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).

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



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

12-Golpe con pecho: 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: se asemeja al *Slashing blows* de Laws (1956).

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

15-Exhalación violenta: es también mencionada por Laws (1956) como *Bellowing*.

16-Inacción: 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-EFTP: fue mencionada o descrita 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-EFSA: coincide con el *Threat side turning* descrita por Laws (1956) y también con la *Esibizione frontale sulle flipper* descrita por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004).

19-ELSA: coincide con la descripción de Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004) del acto llamado *Esibizione laterale sulle flipper*.

20-ELTP: se asemeja a la *Esibizione laterale sulla pancia* descrita por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004).

De estos 20 actos en común, llamativamente sólo 6 fueron considerados por todos los autores sujetos de esta comparación. Estos actos son el escape, la vocalización sumisa, la mordida, la persecución, la vocalización dirigida y la exhibición frontal sobre el tercio posterior. En la comparación realizada se observa que la cantidad de actos en común varía en relación con el etograma que se analice. Por ejemplo, sólo 12 actos del presente etograma coinciden con las descripciones de McCann (1981,1983). Cabe destacar que este autor adapta en dos oportunidades actos descritos para otras especies (*Mirounga angustirostris* y *Halichoerus grypus*), lo cual explicaría la baja similitud entre los inventarios. Asimismo, si se considera que la descripción del acto llamado por este autor "*Retreat*" carece de precisión y es comparable a tres actos distintos, la similitud es aún más baja. Por su parte, la comparación con los actos descritos por Laws (1956) arrojó una similitud en 12 de los 27 actos aquí descritos. Si bien este número también es bajo, cabe destacar que en dicho trabajo el autor no pretendió realizar un inventario de actos de conducta, y las descripciones homologables se desprenden de relatos de interacciones entre machos. Finalmente, los inventarios que más se asemejan al presente etograma son los realizados en la colonia de las Islas Malvinas por Galimberti (1995), Fabiani (1996) y Braschi (2004), dado que estos coinciden en 15, 18 y 18 actos respectivamente.

#### **III.4.1.2 Diferencias**

A partir de la misma comparación surgen algunas diferencias, puntualmente, en el etograma aquí confeccionado se han descrito 7 actos de conducta que no han sido mencionados con anterioridad (Agarre, Apoyo, Boca con Boca, Mordida sostenida, Sostén avance con mentón, Golpe con mentón y Detención). Las diferencias observadas pueden deberse a que el recorte realizado por otros autores

fue distinto y, como consecuencia, estos nuevos actos hayan sido observados en otras colonias pero no considerados como actos independientes. Aquí, por ejemplo, se distingue la mordida sostenida de la mordida, mediante la acción de dirigir el cuerpo hacia un lado generando la caída del rival. Es posible, que este acto haya sido observado y considerado sólo como mordida por otros observadores. Algo semejante pudo ocurrir con el acto llamado boca con boca, que puede haber sido considerado también como otra forma de morder. Para el caso del sostén con mentón, es probable que otros observadores lo incluyan en una forma de empuje. Sin embargo, estos actos son lo suficientemente conspicuos para ser diferenciados del resto. Desafortunadamente, la falta de descripción en muchos casos tiene como consecuencia la imposibilidad de realizar comparaciones más fidedignas. Si estos actos no han sido observados en otras colonias de elefantes marinos, se puede considerar que los machos de la especie en la colonia en estudio, cuentan con un repertorio más amplio al momento de interactuar agonísticamente.

#### **III.4.2 Grado de completitud del etograma**

La totalidad de los actos inventariados, descritos, o mencionados por los trabajos realizados hasta el momento en la especie fueron observados en esta colonia. Asimismo, 7 nuevos actos fueron descritos durante el curso de las observaciones. Si a estos hechos sumamos el valor del índice de cobertura de muestra ( $\theta$ ) obtenido en este estudio, se puede considerar que el presente etograma brinda un panorama adecuado de los elementos involucrados en la interacción agonística entre los machos de la especie.

# Capítulo IV:

## Dinámica de la Interacción agonística

## IV. 1 INTRODUCCIÓN

### IV.1.1 La interacción agonística

En especies sociales el comportamiento agonístico ocurre principalmente en dos contextos, como respuesta ante una situación de peligro o bien como consecuencia de la competencia por un recurso escaso (Huntington & Turner 1987, Archer 1988, Andersson 1994). Las interacciones agonísticas usualmente están compuestas por un continuo de comportamientos que van desde la amenaza hasta la sumisión, pudiendo o no involucrar el contacto físico (McGlone 1986). Estas interacciones entre dos o más individuos pueden ser examinadas de distintas formas. Por ejemplo, se puede obtener su estructura registrando qué actos de conducta están involucrados y a partir de ésta, obtener la relación temporal entre 2 o más actos. A su vez, esta relación de transición resulta útil para diferenciar distintos tipos funcionales de comportamientos (Fagen 1981, Yamada 1999). Asimismo, las transiciones entre actos contribuyen a obtener un panorama de la dinámica de la interacción. De esta forma es posible identificar qué actos están asociados al resultado final en un encuentro agonístico (McGlone 1986). Las interacciones agonísticas pueden ser entendidas como un intercambio de actos de conducta que permite a los individuos determinar cual de ellos debe retirarse y cual permanecer (Leimar & Enquist 1984). En este contexto resulta útil evaluar la dinámica entre los actos involucrados. En la teoría clásica se suponía que el único camino para una interacción de este tipo es la escalada (Maynard Smith 1974). Es decir, pasar a actos que implican mayores riesgos (o costos) hasta que uno de los individuos se retira. Estudios posteriores (Parker 1974, Maynard Smith & Parker 1976) mostraron que no necesariamente es así, el nivel de agresión de los actos realizados (con y sin contacto), el tipo de contacto y los riesgos involucrados en el contacto pueden cambiar en la medida en que los individuos no logren establecer quien vence en la contienda. Así, la estructura global de las

interacciones muestra de qué manera se desarrolla este intercambio y correlacionando la de los actos y de las transiciones con características físicas y éxito, se pueden establecer estrategias ganadoras.

En el elefante marino del sur las interacciones agonísticas entre machos son frecuentes durante la temporada reproductiva (Laws 1956, McCann 1981,1983, Modig 1996). Este tipo de comportamiento fue estudiado en distintas poblaciones de la especie (McCann 1981, Sanvito et al. 2007a, Galimberti et al. 2007). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se concentraron en la dominancia resultante de la interacción agonística, y consecuentemente no existen al momento trabajos que describan en profundidad la estructura o la dinámica de esta interacción. Es por ello que el objetivo de este capítulo es determinar la dinámica de la interacción agonística entre los machos de la especie mediante la descripción de la forma en que los actos de conducta se relacionan entre sí. Además de la ocurrencia de transición, la ocurrencia de los actos también se utilizará para describir la estructura y la dinámica de la interacción agonística.

La información obtenida aquí se correlacionará, en Capítulos siguientes, con algunas características físicas de los participantes y con el resultado de las interacciones agonísticas.

## **IV. 2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **IV.2.1 Definición de la interacción**

Como se mencionara en el Capítulo I, una interacción fue considerada como agonística cuando el resultado del intercambio de actos entre al menos dos machos, fue el alejamiento de uno de ellos. Sin embargo, en ciertas interacciones el resultado fue el cese de acercamiento de uno de los machos (acto denominado DT) o bien el cambio de posición en el terreno sin existir alejamiento (acto denominado GP). Este

tipo de interacciones también fueron interpretadas como agonísticas y se incluyen en este análisis. Se consideró una interacción como iniciada cuando un macho efectuó alguno de los actos de agresión descritos en el etograma, mientras que el último acto de sumisión realizado por el macho subordinado en la interacción estableció el final de la misma.

#### **IV.2.2 Tipos de interacciones agonísticas**

A lo largo de los tres años de estudio se registraron 740 interacciones, 643 fueron obtenidas durante el esquema definitivo de observaciones (ver Capítulo III, sección III.2.3.2.), mientras que durante las observaciones denominadas *ad libitum* se obtuvieron 97 interacciones agonísticas adicionales. En todos los casos, se trata de interacciones completas, es decir que se observaron desde su inicio hasta su finalización. Durante las mismas, se registraron los actos de conducta y el orden en que aparecieron en la interacción.

Al observar las transiciones entre los actos de conducta en el conjunto de las interacciones (Figura IV. 3.1.2), se observó una tendencia a la separación entre los actos que involucraron contacto de aquellos que no lo hicieron.

Más aún, al remover los actos de sumisión que relacionaban estas categorías de actos, esta tendencia fue más evidente (Figura IV.3.1.3). Es por ello que se decidió separar las interacciones en 4 categorías.

En principio, las interacciones se dividieron en relación con la presencia de actos de conducta que involucran contacto físico. Para la segunda división se tomó en cuenta la respuesta del receptor ante el primer acto de agresión del emisor. Más precisamente, se evaluó si la respuesta del receptor fue un acto de agresión o de sumisión. Así, en base a estos dos criterios de división, las interacciones quedaron agrupadas en:

- Interacciones sin contacto físico y sumisión como primera respuesta (SCS).
- Interacciones sin contacto físico y agresión como primera respuesta (SCA).
- Interacciones con contacto físico y sumisión como primera respuesta (CCS).
- Interacciones con contacto físico y agresión como primera respuesta (CCA).

Para cada una de estas categorías se obtuvo, la cantidad de interacciones, la ocurrencia de los actos, la duración de las interacciones y la ocurrencia de transición de los actos involucrados.

#### **IV.2.3 Ocurrencia de los actos involucrados**

Para el conjunto de las interacciones agonísticas se contabilizó la cantidad de veces que cada uno de los actos de conducta fue observado. Así, se evaluó qué acto fue el más frecuente en el comportamiento agonístico de los machos de la especie

#### **IV.2.4 Duración de las interacciones**

La duración de las interacciones comprendidas en cada categoría (SCS, SCA, CCS y CCA) fue obtenida mediante el conteo de la totalidad de los actos realizados tanto por el emisor, como por el receptor. Así, siempre que se observó una interacción agonística, se procedió a contar el número de actos de conducta realizados por todos los participantes.

Cabe destacar aquí, que durante las 740 interacciones observadas, siempre hubo sólo dos participantes.

Con el objeto de evaluar si existen diferencias significativas en la duración (cantidad de actos) entre los tipos de interacciones consideradas, se utilizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), debido a que la distribución de los datos no presentaba normalidad (test de Shapiro-Wilk). Ambos análisis se realizaron



mediante el programa Statistica V.7.0. Finalmente, con el objetivo de identificar cuáles eran las categorías que diferían entre sí, se tomaron los grupos de a pares y se realizó un test de Mann-Whitney. Los resultados se consideraron significativamente diferentes a un nivel de probabilidad  $P < 0,05$ .

#### **IV.2.5 Transición entre actos**

Como se mencionara, para cada interacción se registró el orden en que los actos de conducta eran realizados por los participantes. Por ejemplo, suponiendo que el actor realizó el acto AD, se identificó qué acto fue realizado por el receptor en respuesta a AD. Cabe aclarar que en determinadas interacciones, en respuesta al último acto realizado por el emisor, el receptor realizó más de un acto. Esto se observó principalmente al final de las interacciones y se procedió a contabilizar la transición entre ese último acto del emisor y los subsiguientes actos del receptor. Por ejemplo, se observó que ante un acto como VD, el receptor efectuó dos actos (GP y RT), por lo tanto, las transiciones aquí consideradas fueron VD- GP y VD- RT. Este procedimiento se realizó para todas las interacciones y con todos los actos. De esta forma, se cuenta con la ocurrencia de transición de todos los actos involucrados en cada una de las interacciones agrupadas en las 4 categorías. Esta información se volcó en una matriz de transición en la cual tanto las columnas como las filas representan los actos. La matriz resultante fue ingresada en el programa Grafos (versión 1.2.7), que genera a partir de la misma una gráfica o grafo de las relaciones resultantes. Un grafo está formado por nodos que en este caso representan los actos de conducta involucrados. Estos nodos a su vez, están conectados por arcos que representan aquí las veces que se observó la transición entre los actos. La coloración de los nodos se utilizó aquí como referencia de la categoría funcional a la que ese acto pertenece. Además, dado que se trata de un grafo dirigido, se puede observar la dirección de dicha transición. Adicionalmente, cada uno de los arcos cuenta en su trayectoria con un valor que

representa la frecuencia con que se observó dicha transición. En todos los casos se utilizaron sólo las transiciones observadas 5 o más veces, considerando raras aquellas transiciones con ocurrencias inferiores a dicho valor. Así, mediante este programa, se realizó para las interacciones SCS, SCA y CCS un grafo que representa las transiciones entre los actos observados en cada categoría. Por su parte, dado que las interacciones CCA son más largas (ver sección IV.4.5.), se dividieron en tres partes (inicio, centro y final). El inicio está constituido por las transiciones observadas previamente a la aparición del primer acto de conducta con contacto físico. El centro de la interacción está compuesto por todas aquellas transiciones registradas hasta el momento en que uno de los machos realizó un acto de sumisión, el cual queda incluido en esta parte. Mientras que, el final consiste de aquellas transiciones existentes entre el primer y último acto de sumisión observado, quedando también aquí incluidos ambos límites. Por lo tanto, se confeccionaron 6 grafos.

#### **IV.2.6 Ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada**

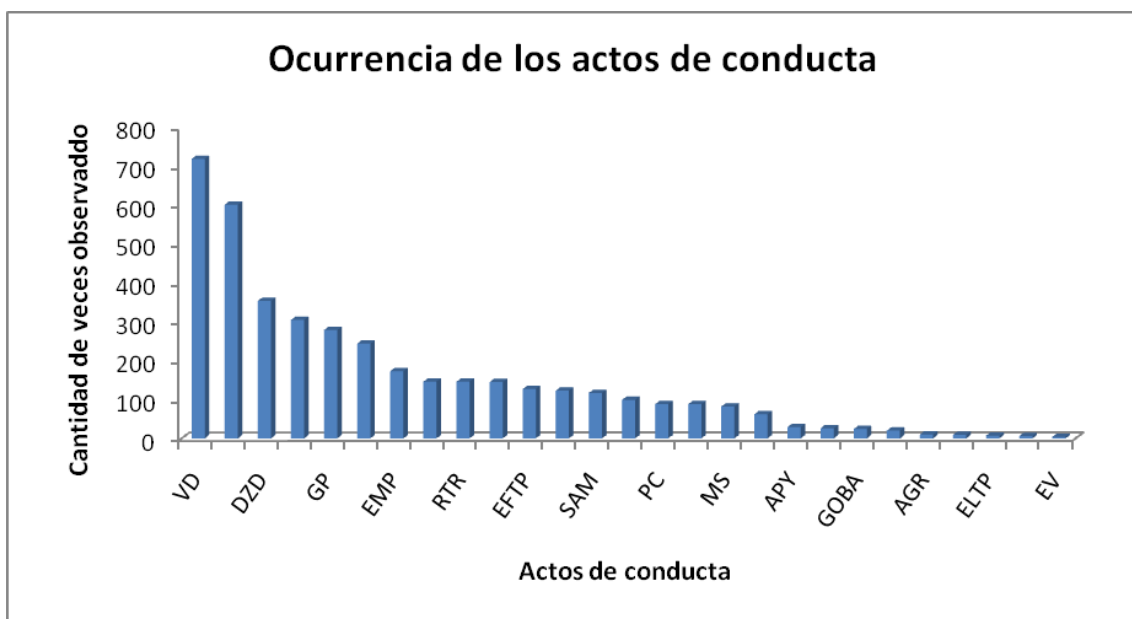
Con el objetivo de identificar si existen momentos de la temporada reproductiva en los cuales el número de interacciones agonísticas es mayor, se sumaron las interacciones registradas por día. Para ello, se consideraron todas las interacciones (740) y sólo los días en los cuales el cronograma de 4 períodos de observación pudo ser completado con éxito. Este número se obtuvo para cada temporada, sin embargo, cabe destacar que durante el año 2007 el grupo de trabajo arribó al área de estudio el día 30 de octubre, razón por la cual no se cuenta con observaciones anteriores a esa fecha.

### IV.3 RESULTADOS

#### IV. 3.1 Descripción de la interacción agonística en general

##### IV.3.1.1 Ocurrencia de los actos de conducta

A continuación se presenta la ocurrencia de los 27 actos que componen las interacciones agonísticas entre machos de elefante marino del sur durante la temporada reproductiva (Figura IV.3.1.1).

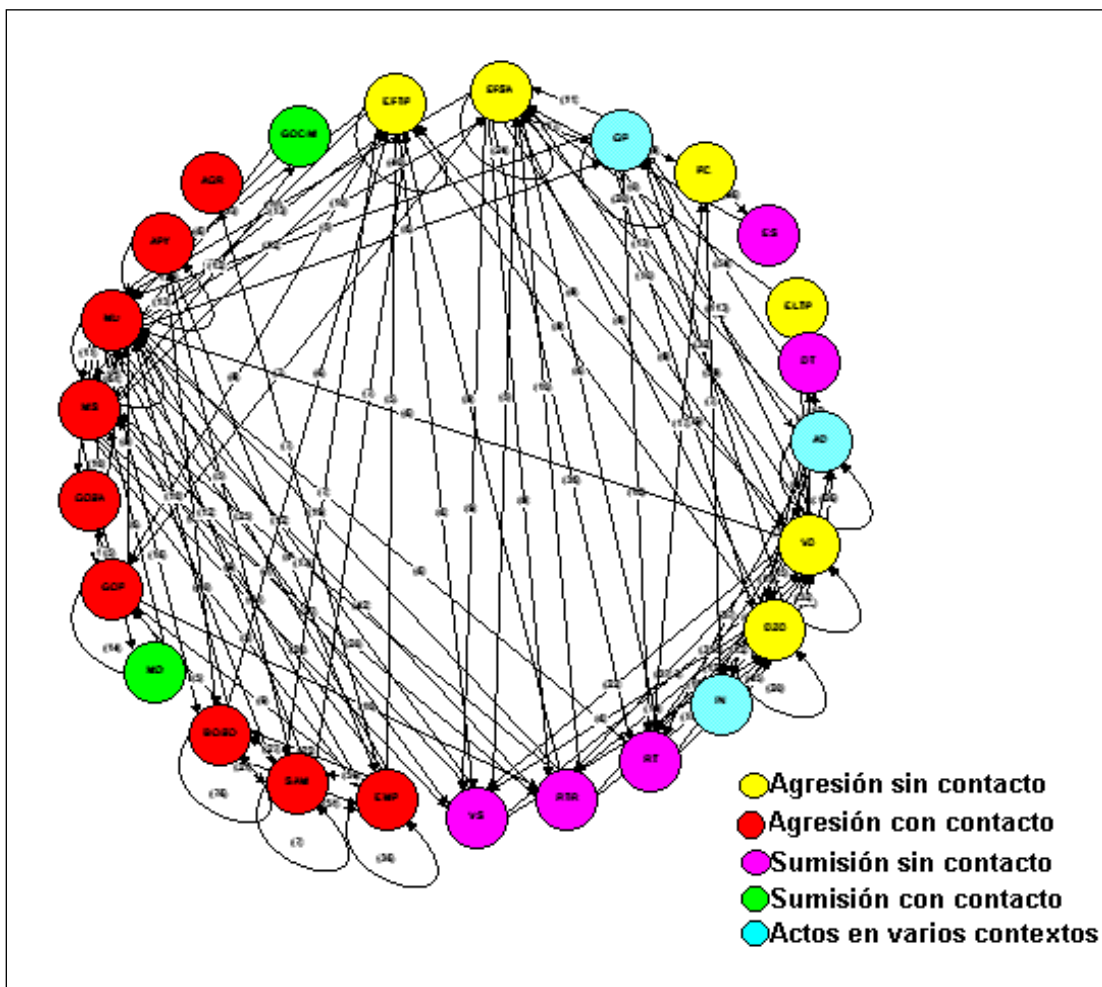


**Figura IV. 3.1.1** Ocurrencia de los actos de conducta obtenida a partir de todas las interacciones agonísticas observadas.

El acto de agresión más frecuentemente observado en el conjunto de las interacciones fue la vocalización dirigida (VD). Mientras que, de los de agresión con contacto, la mordida (MU) fue el acto que más veces fue realizado por los machos. En cuanto a la sumisión, los actos más frecuentes son aquellos que no involucran contacto físico siendo la retirada la respuesta más frecuente de un macho que resultó subordinado en la interacción.

### IV.3.1.2 Transición entre los actos de conducta en el conjunto de las interacciones

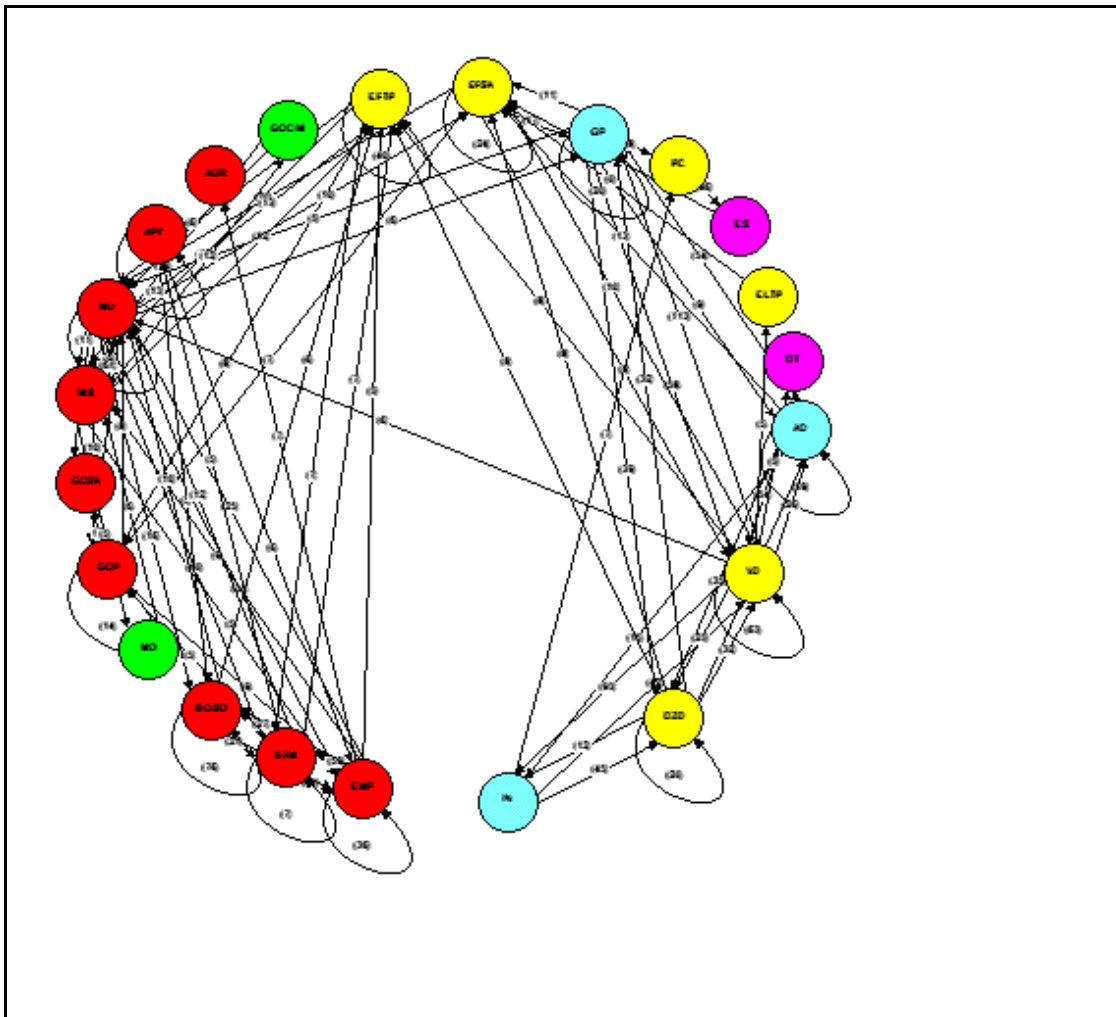
A continuación se presenta en la Figura IV.3.1.2 el grafo de transición entre los actos con observaciones mayores a 5 obtenido a partir del análisis de las transiciones observadas en el total (740) de las interacciones.



**Figura IV.3.1.2** Grafo de las transiciones observadas en el total de las interacciones. Esta figura carece de nitidez y es sólo ilustrativa, dado que la tendencia que se explicó anteriormente puede ser apreciada a partir de la cantidad de arcos observados, inclusive sin observar la ocurrencia total.

En esta figura, se observa que los actos de conducta de cada categoría de agresión (con y sin contacto físico) se relacionaron más frecuentemente entre sí. Esto motivó la división de las interacciones en categorías.

Más aún, cuando se removieron de este grafo los nodos que representan los actos de sumisión más frecuentes (Figura IV.3.1.3) que constituían el principal nexo entre las categorías de actos de agresión, la tendencia se observa con mayor claridad.



**Figura IV. 3.1.3** Grafo de las transiciones del conjunto de interacciones donde se removieron los nodos que representaron los actos de sumisión compartidos por las categorías de actos con y sin contacto físico. Esta figura carece de nitidez y es sólo ilustrativa, dado que la tendencia que se explicó anteriormente puede ser apreciada a partir de la cantidad de arcos observados, inclusive sin observar la ocurrencia total.

### IV.3.2 Ocurrencia de actos, transiciones y duración de los distintos tipos de interacciones

#### IV.3.2.1 Interacciones sin contacto físico y con sumisión como primera respuesta (SCS)

Se registraron un total de 639 interacciones en esta categoría. La cantidad de actos involucrados en las mismas varió entre 2 y 14. La duración más frecuente fue de 2 actos, registrándose 280 interacciones con esta extensión. La duración en cantidad de actos de todas las interacciones SCS observadas, se presentan en la Figura IV.3.2.1.1

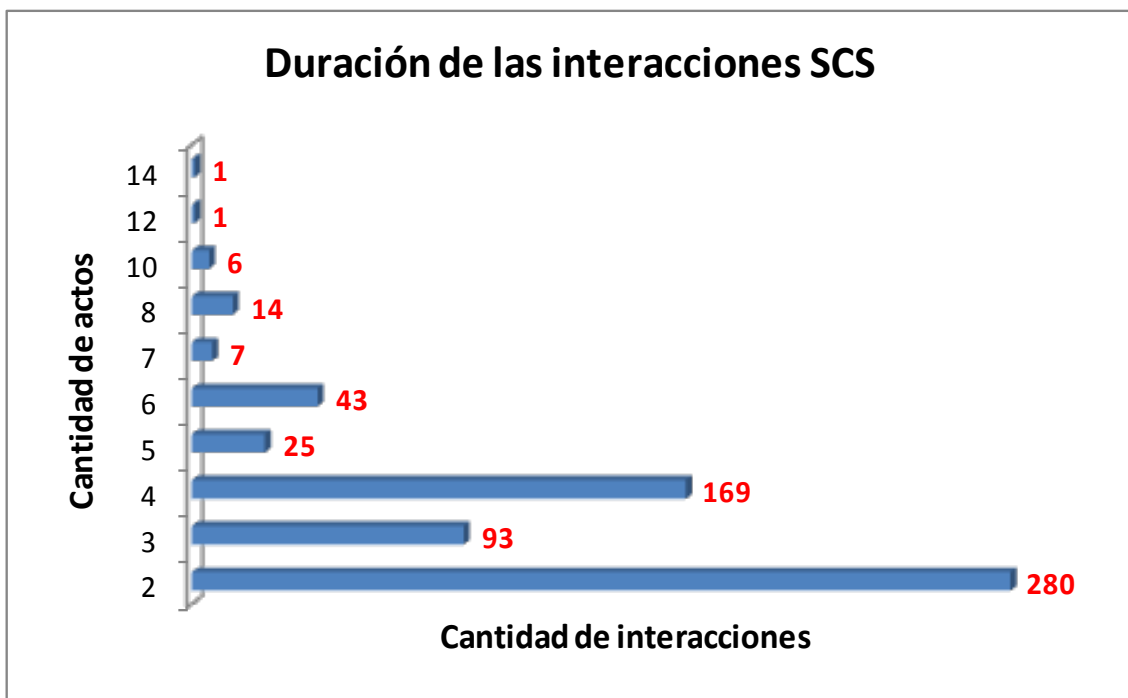


Figura IV.3.2.1.1 Duración, medida en cantidad de actos, de las interacciones SCS.

Las interacciones SCS involucraron 14 actos de conducta distintos, el más frecuente fue la retirada (RT). La ocurrencia de cada uno de los actos en esta categoría se presenta a continuación en la Figura IV.3.2.1.2.

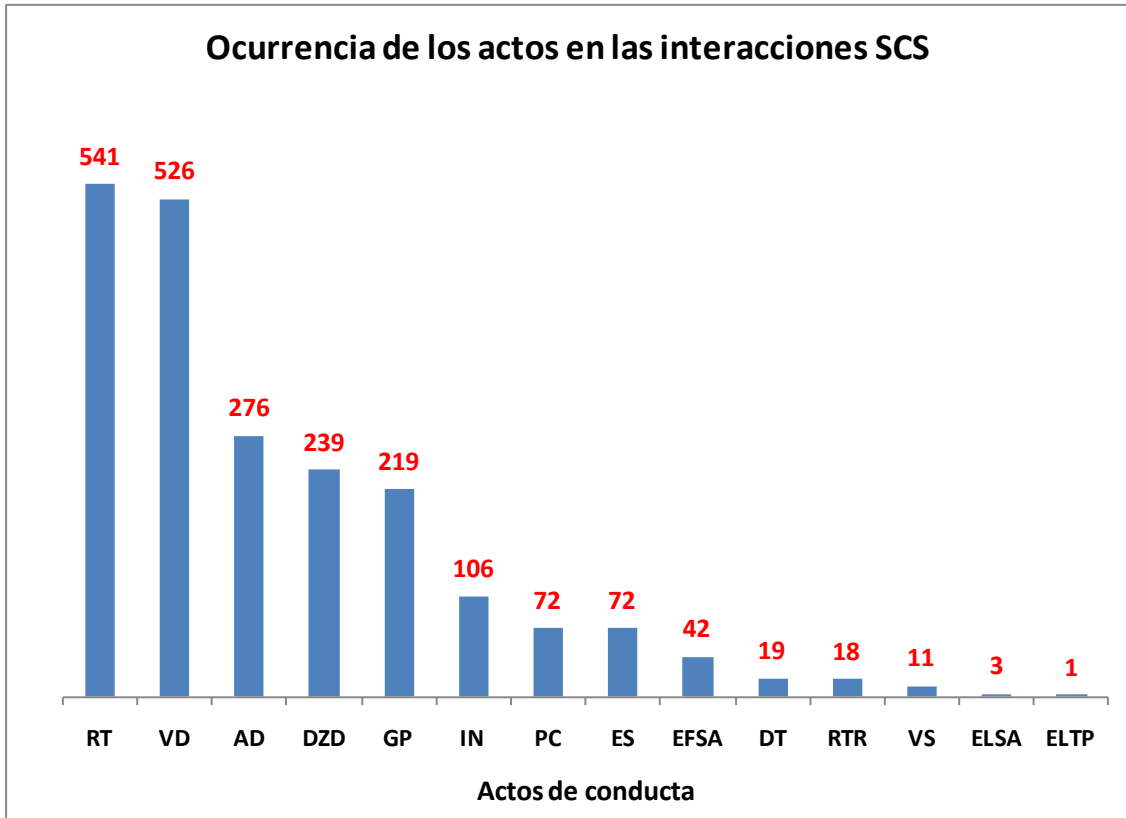
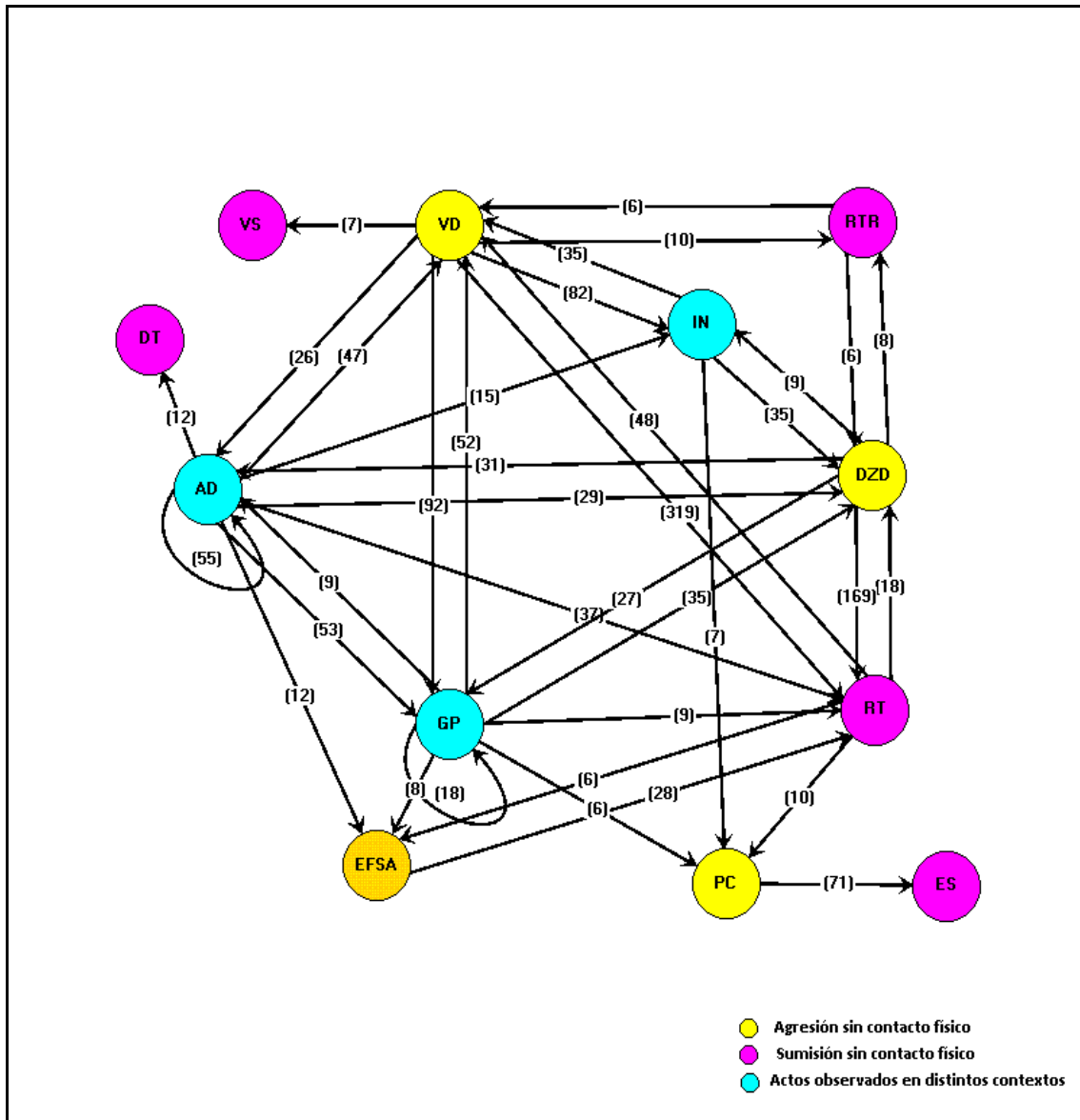


Figura IV.3.2.1.2 Ocurrencia de los actos observados en las interacciones SCS

En cuanto a la relación entre los distintos actos que componen esta categoría, se registraron 74 transiciones distintas. De éstas, 23 fueron observadas una única vez y sólo 37 del total se observaron más de 5 veces. El respectivo grafo (Figura IV.3.2.1.3) se confeccionó a partir de estas 37 transiciones, expresándose la cantidad de veces que fueron observadas.



**Figura IV 3.2.1.3** Grafo de las transiciones observadas entre los actos de conducta de las interacciones SCS.

Como se observa en el grafo, de los 14 actos de conducta registrados, sólo 12 se relacionaron más de 5 veces. Este análisis excluye las dos exhibiciones laterales (ELTP y ELSA).



### IV.3.2.2 Interacciones sin contacto físico y con agresión como primera respuesta (SCA)

La categoría de interacciones SCA reunió un total de 34 interacciones. La duración de las mismas varió entre 3 y 13 actos de conducta, siendo 4 el número de actos más frecuentes en este tipo de interacciones. A continuación se presenta en la Figura IV.3.2.2.1 la duración de las distintas interacciones observadas en esta categoría.

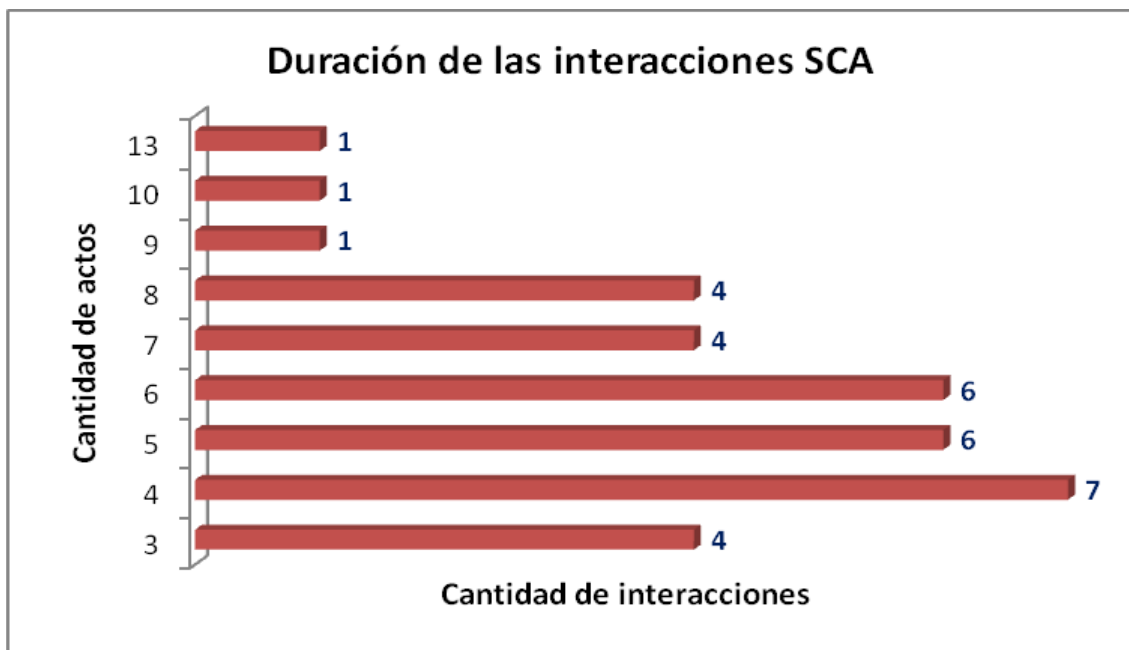


Figura IV.3.2.2.1 Duración, medida en cantidad de actos, de las interacciones SCS.

De un total de 16 actos sin contacto físico inventariados en el etograma, 15 fueron observados durante las interacciones SCA. El único acto que no fue observado aquí, es la exhibición frontal sobre tercio posterior (EFTP). Asimismo, el acto EV fue observado sólo en esta categoría. La ocurrencia de cada uno de estos 15 actos de conducta durante las 34 interacciones, se informa en la Figura IV.3.2.2.2.

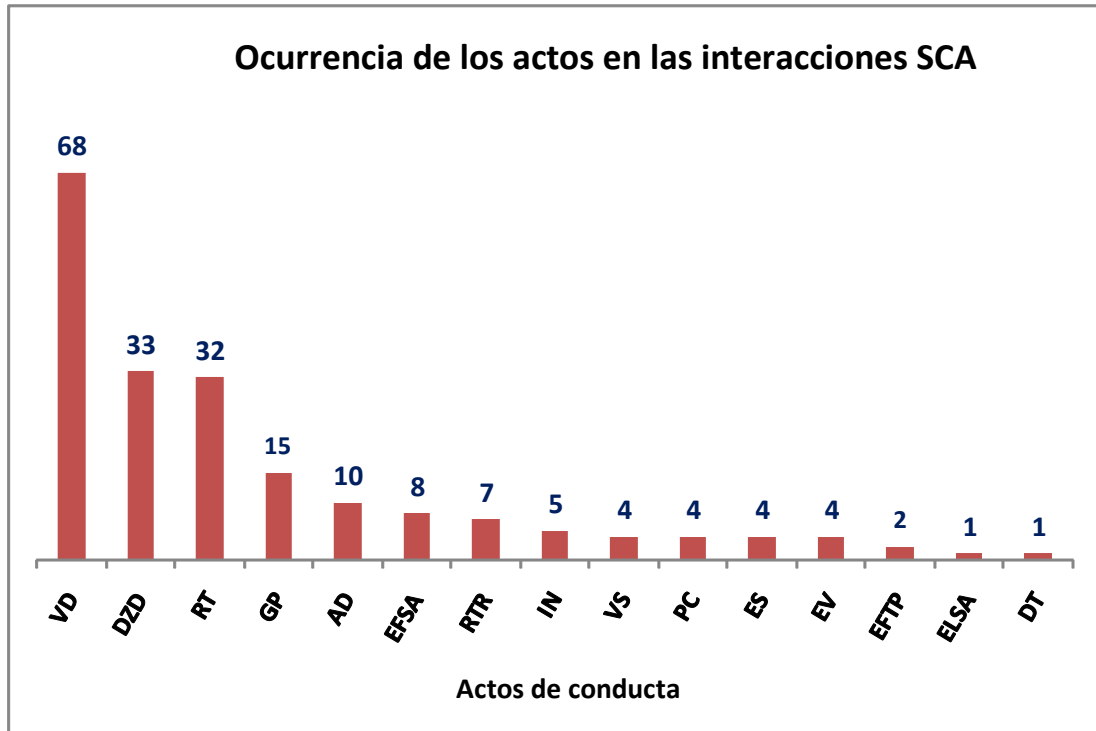
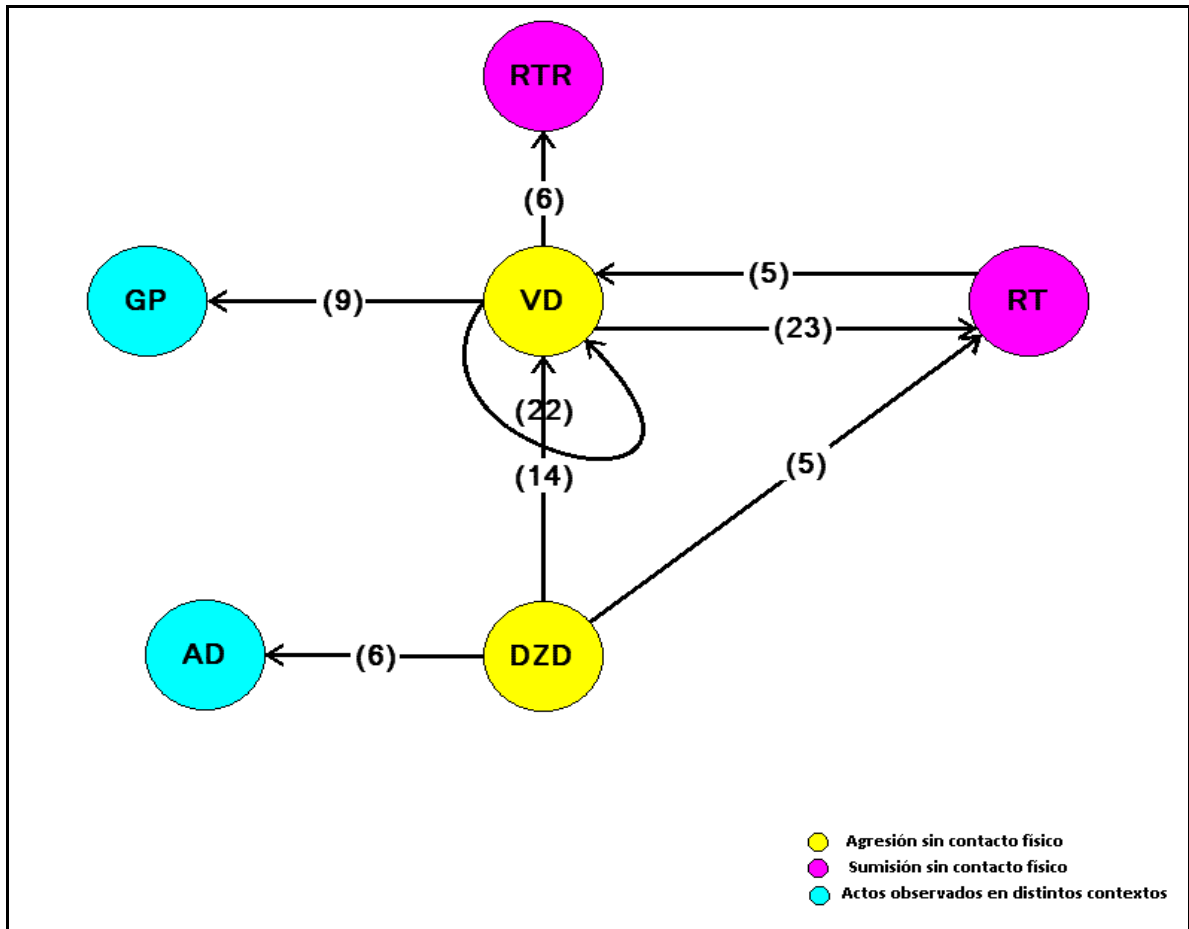


Figura IV.3.2.2.2 Ocurrencia de los actos observados en las interacciones SCA.

Para esta categoría, se registraron en total 51 transiciones distintas entre los 15 actos de conducta. Llamativamente, 26 de estas transiciones fueron observadas por única vez y solamente 8 fueron las transiciones observadas más de 5 veces. Estas 8 transiciones constituyeron la matriz a partir de la cual se obtuvo el respectivo grafo (Figura IV.3.2.2.3).

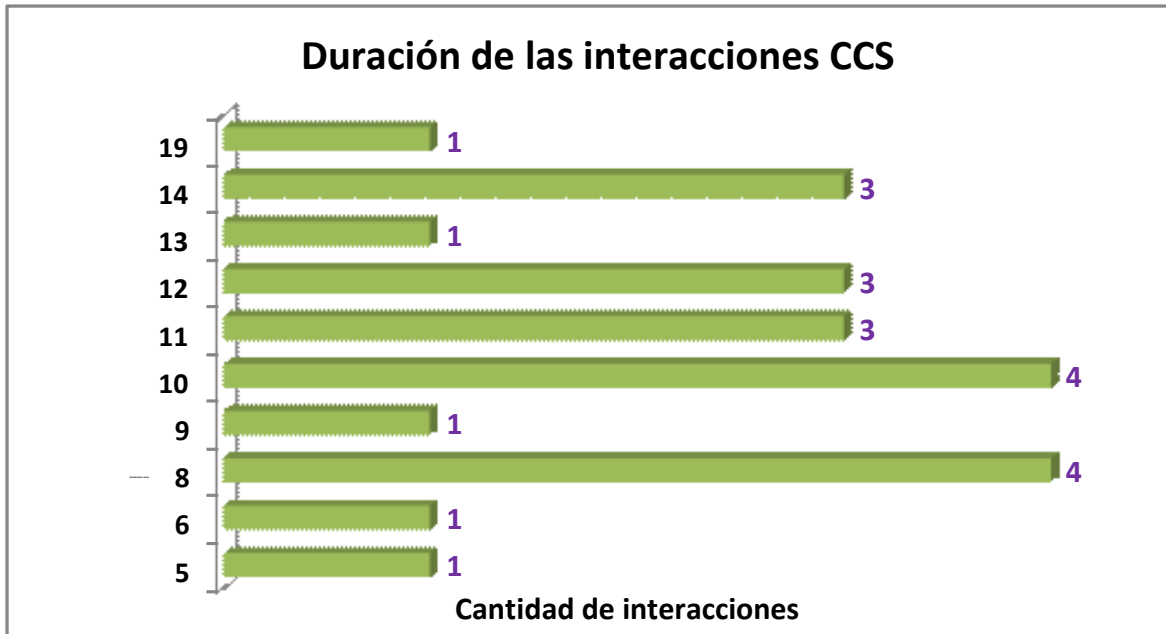


**Figura IV.3.2.2.3** Grafo de las transiciones observadas entre los actos de conducta de las interacciones SCA.

En este grafo se observa que de los 15 actos registrados en las interacciones SCA, únicamente 6 son los actos que más frecuentemente se relacionan entre sí. Una vez más quedan excluidas todas las exhibiciones visuales (EFSA, ELSA y ELTP).

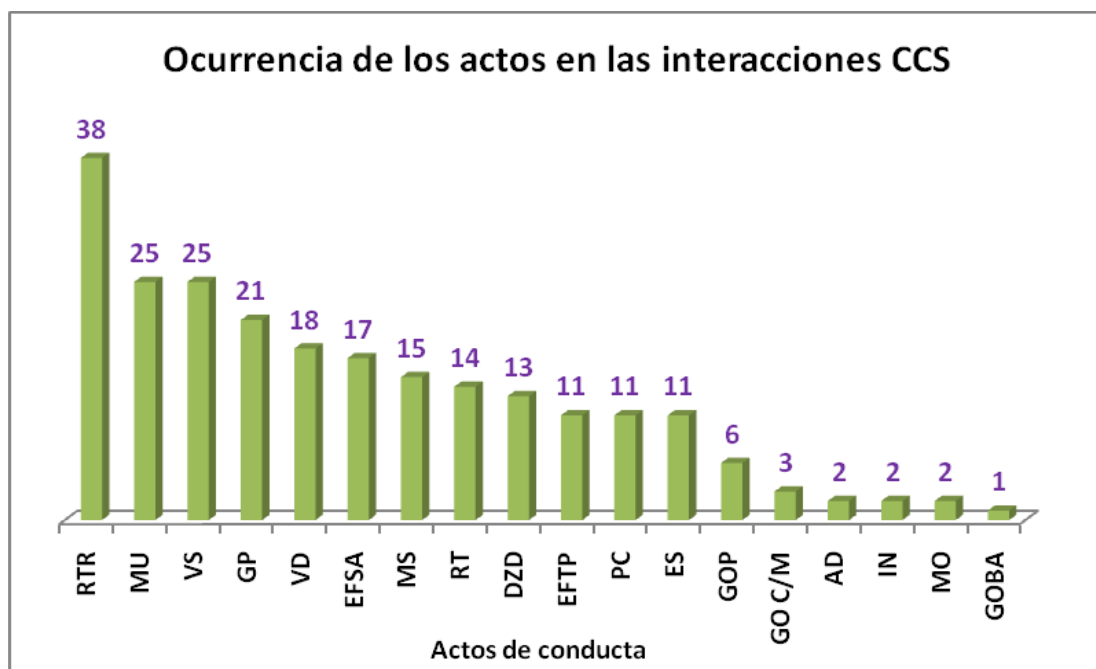
**IV.3.2.3 Interacciones con contacto físico y con sumisión como primera respuesta (CCS)**

Este tipo de interacciones en las que existe contacto físico pero uno de los participantes exhibe algún acto de sumisión antes de dicho contacto, fueron las menos frecuentes (22 interacciones en total). La duración de las mismas varió entre 5 y 19 actos, siendo las más frecuentes de 8 y 10 actos. Las duraciones totales de todas las interacciones CCS observadas se muestran a continuación (Figura IV.3.2.3.1).



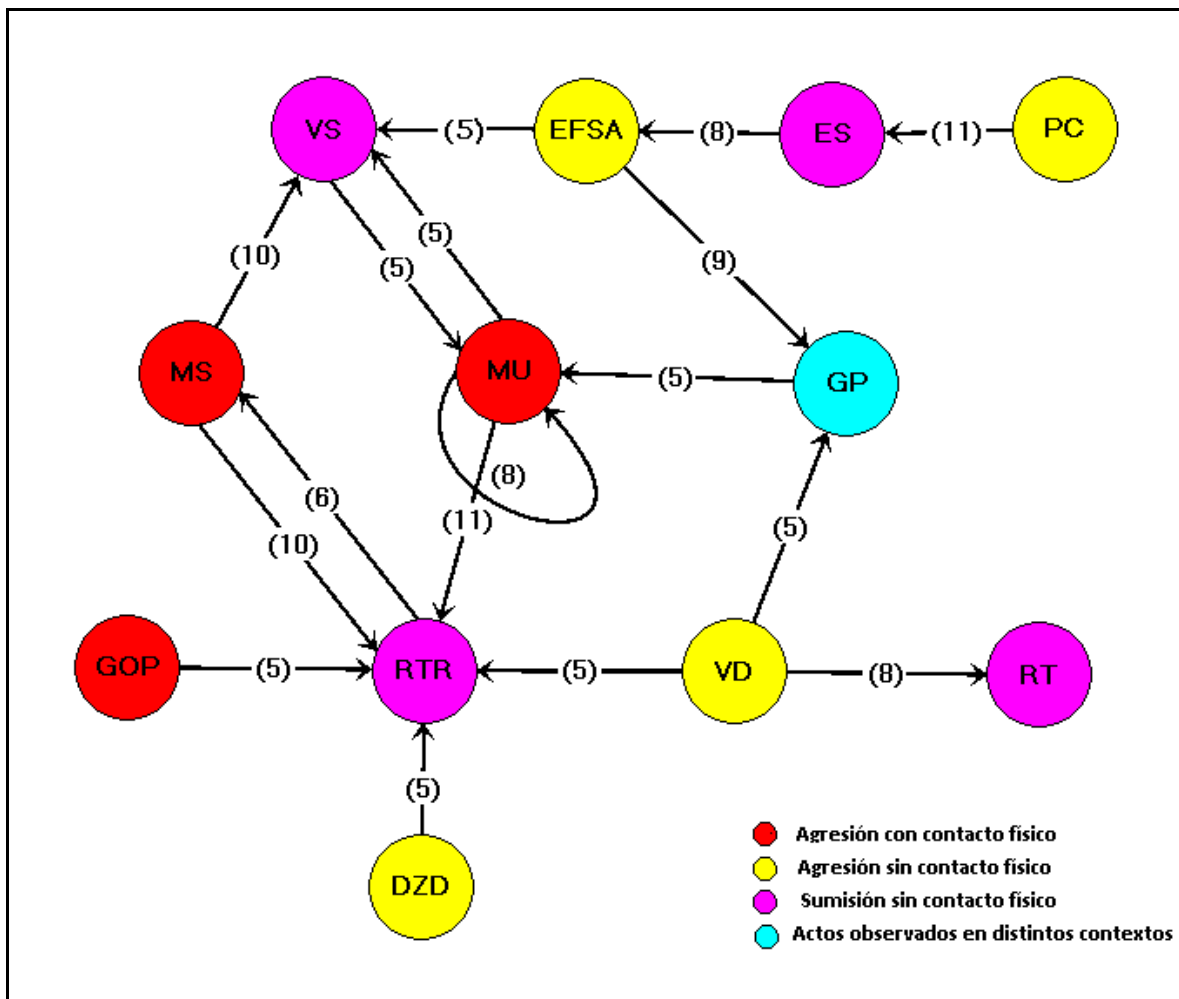
**Figura IV.3.2.3.1** Duración, medida en cantidad de actos, de las interacciones CCS.

En este tipo de interacciones se registró la ocurrencia de 18 actos distintos de los cuales sólo 6 involucran contacto físico. El acto más frecuente fue la retirada en retroceso (RTR). La ocurrencia de cada uno de estos 18 actos se informa a continuación en la Figura IV.3.2.3.2.



**Figura IV.3.2.3.2** Ocurrencia de los actos observados en las interacciones CCS.

Entre estos actos de conducta, se registró un total 70 transiciones distintas. De éstas, 30 fueron observadas sólo 1 vez y únicamente 17 se registraron en 5 o más oportunidades. Consecuentemente, el grafo de las transiciones existentes entre los actos de esta categoría de interacciones se realizó con 17 transiciones distintas y se presenta en la Figura IV.3.2.3.3.



**Figura IV. 3.2.3.3** Grafo de las transiciones observadas entre los actos de conducta de las interacciones CCS.

Aquí se aprecia que de los 18 actos observados durante las CCS, únicamente 12 se relacionaron más frecuentemente. Los actos que se excluyeron en este análisis pertenecen a distintas categorías. En primer lugar desaparecen los actos de sumisión

con contacto físico (GO C/M y MO), también quedan excluidos los actos ambiguos (IN y AD). En cuanto a los de agresión con y sin contacto se excluyen el GOBA y la EFTP respectivamente.

#### IV.3.2.4 Interacciones con contacto físico y con agresión como primera respuesta CCA

Este tipo de interacción, en las que ambos participantes realizan actos de agresión que involucran contacto físico, se observó en 45 oportunidades. La duración de estas interacciones varió entre 6 y 234 actos de conducta, siendo de 9 actos la duración más frecuentemente registrada. En la Figura siguiente (IV.3.2.4.1) se puede observar la duración de cada una de las 45 interacciones CCA.

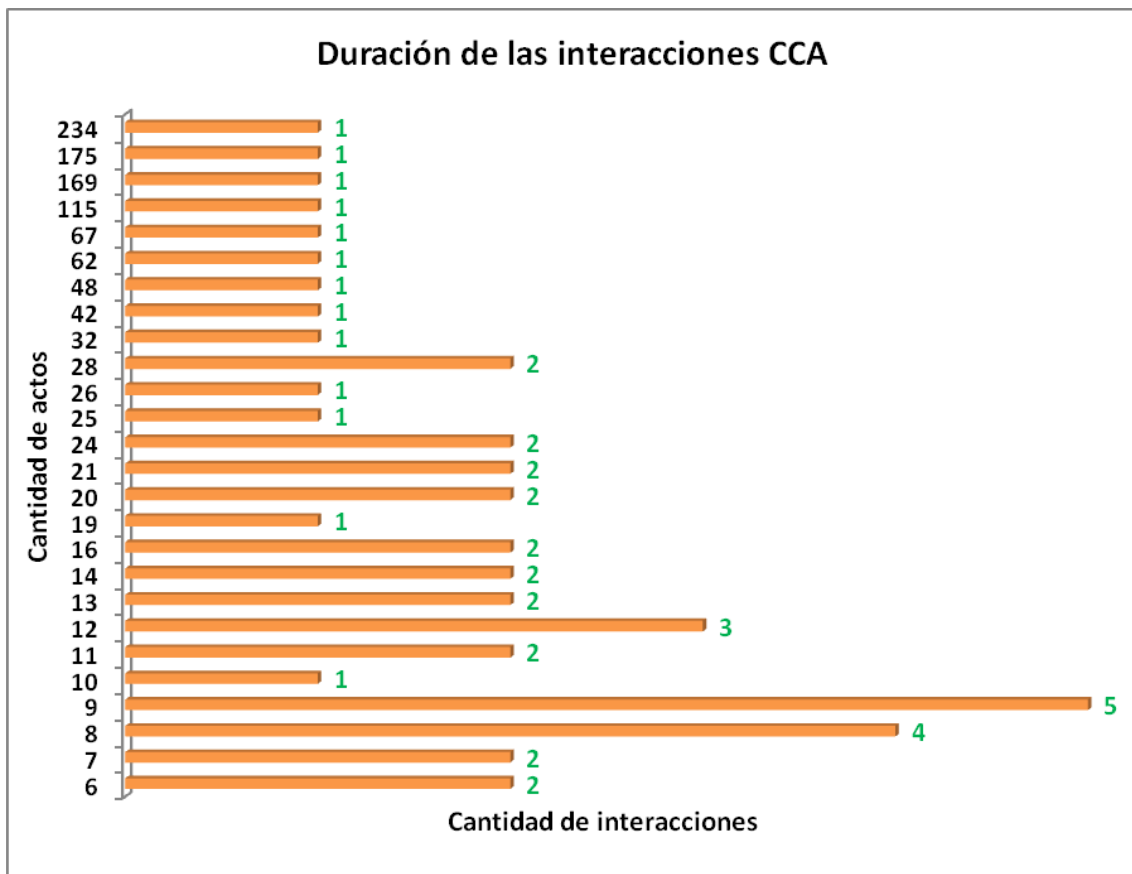


Figura IV.3.2.4.1 Duración, medida en cantidad de actos, de las interacciones CCA.

En esta categoría de interacciones se observó la ocurrencia de 25 de los 27 actos inventariados en el etograma. El acto más frecuentemente observado fue la mordida (MU), y los únicos dos actos no observados fueron la detención (DT) y la exhalación violenta (EV). La ocurrencia de los 25 actos observados durante estas interacciones se muestra en la Figura IV.3.2.4.2.

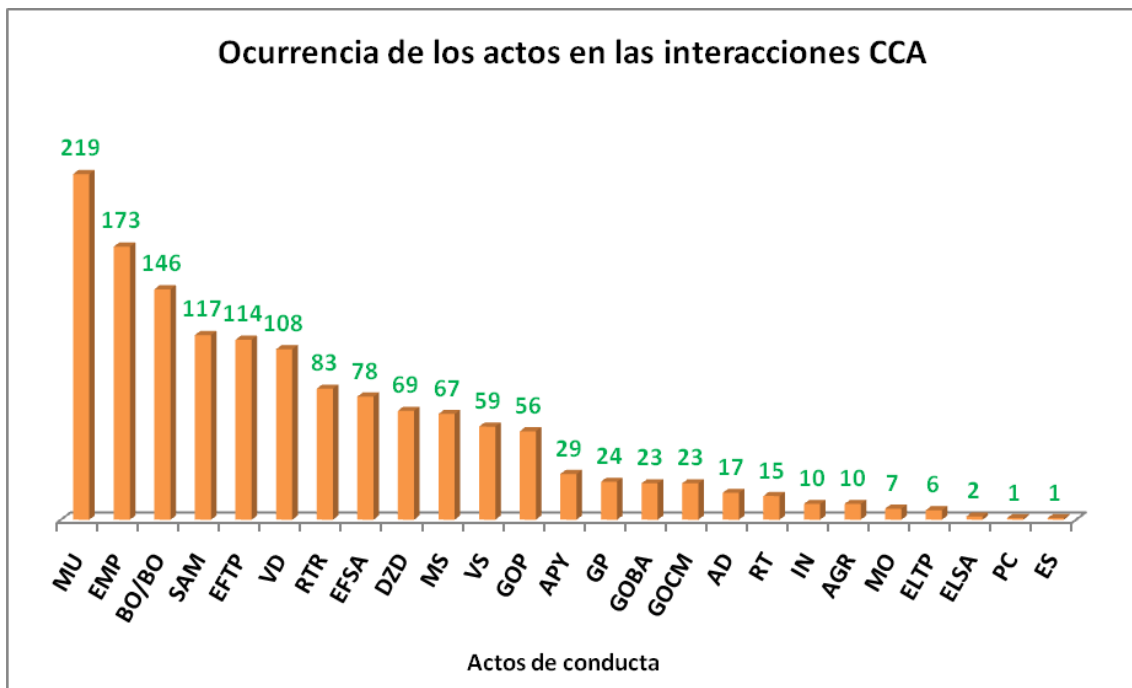
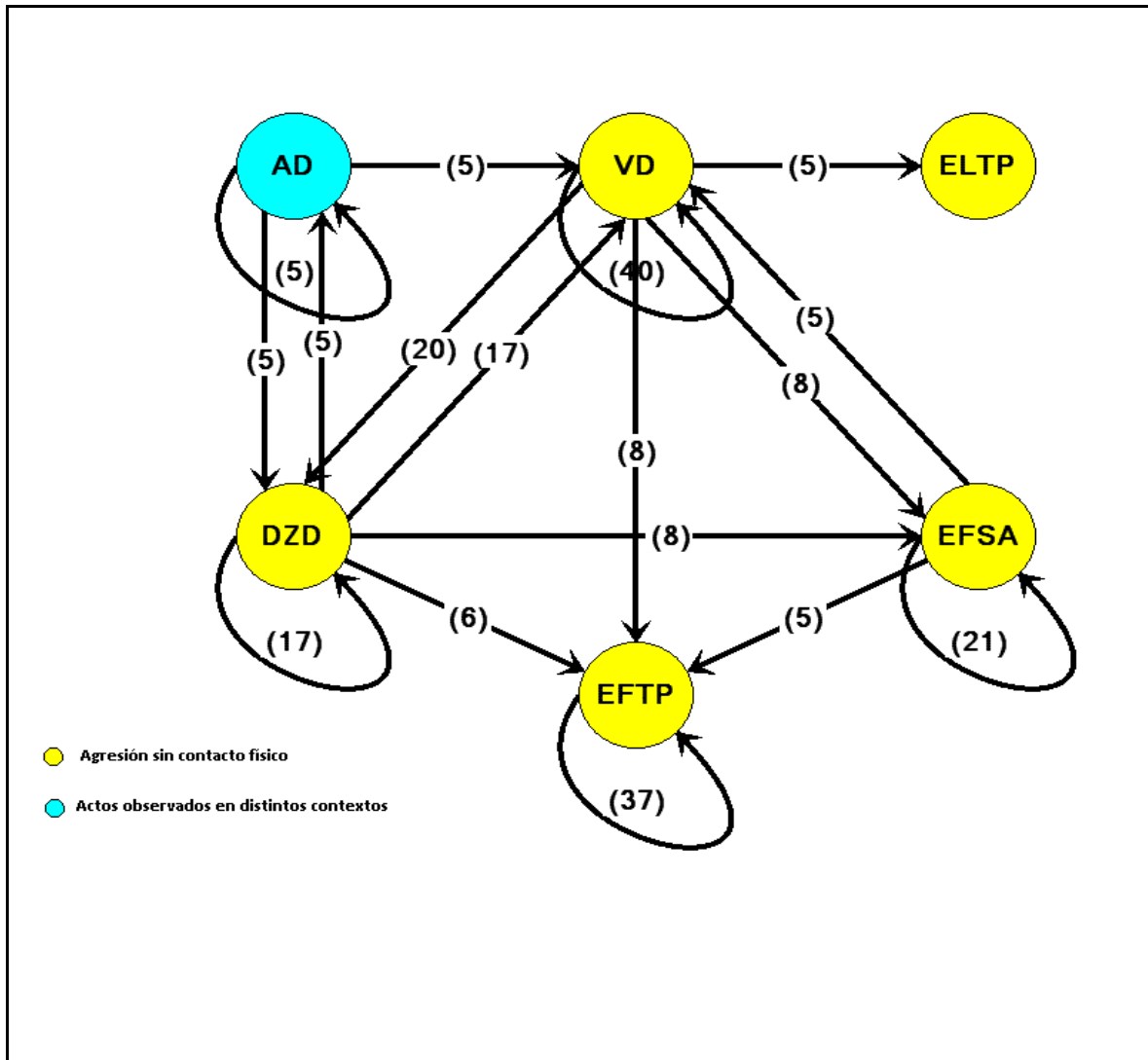


Figura IV.3.2.4.2 Ocurrencia de los actos observados en las interacciones CCA.

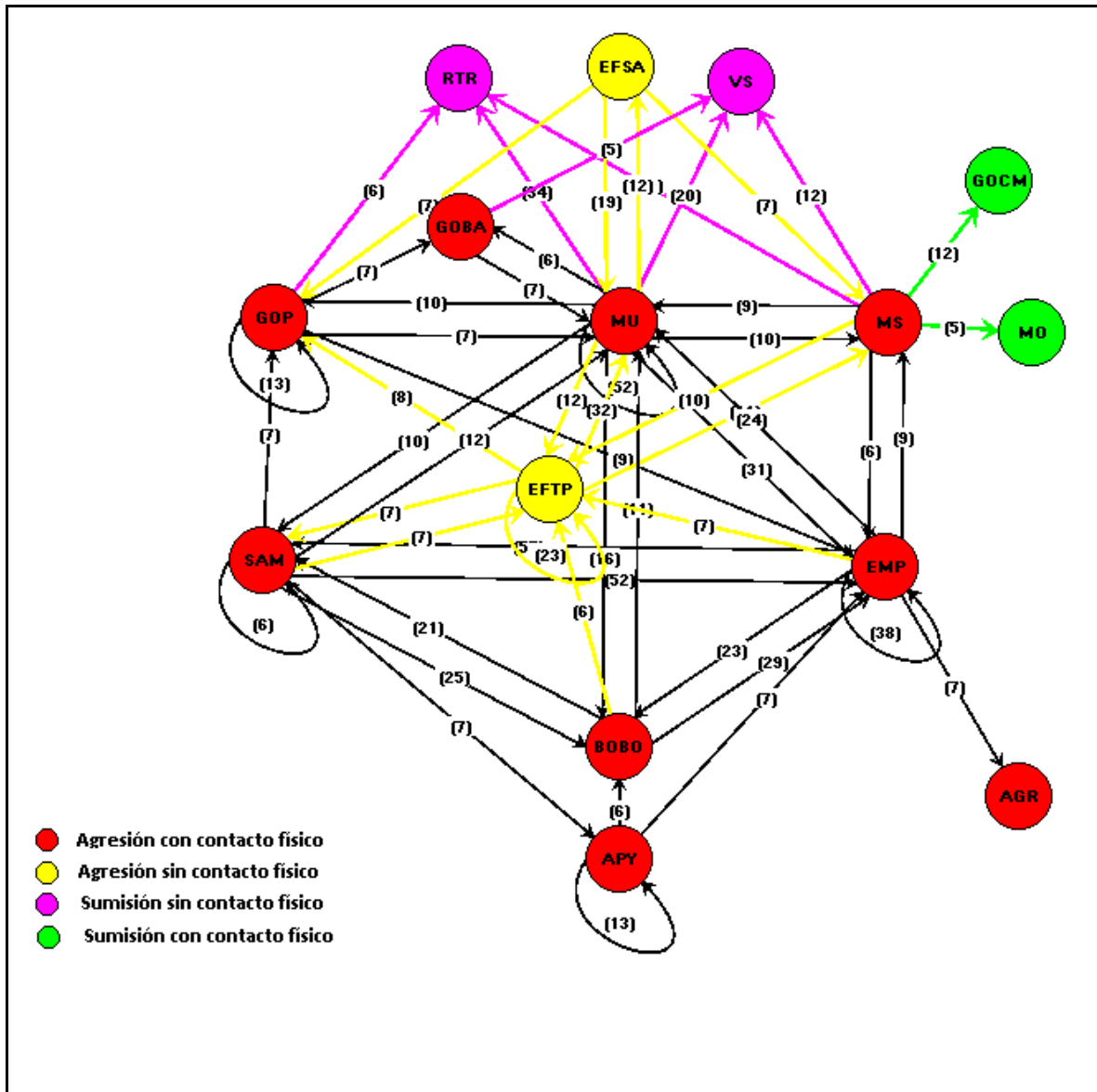
Durante las CCA se registró la mayor cantidad (211) de transiciones distintas entre los actos de conducta. De éstas, 69 ocurrieron por única vez y solamente 90 transiciones se registraron en 5 o más oportunidades. Como se mencionara en la sección de metodología, para este tipo de interacciones se confeccionaron 3 grafos que corresponden al inicio, centro y final de las CCA, los mismos se presentan a continuación en las Figuras IV.3.2.4.3, IV.3.2.4.4 y IV.3.2.4.5 respectivamente.



**Figuras IV.3.2.4.3** Grafo de las transiciones observadas al inicio de las interacciones CCA.

En este grafo se observa la presencia de 4 actos de agresión distintos sin contacto, más la alerta dirigida (AD) relacionándose entre sí. Las transiciones más frecuentes fueron las vocalizaciones dirigidas (VD) recíprocas y las exhibiciones (EFTP), también realizadas recíprocamente.





Figuras IV.3.2.4.4 Grafo de las transiciones observadas en el centro de las interacciones CCA.

Aquí, se destaca la ocurrencia de transiciones que involucraron a todos los actos de conducta agrupados en la categoría de agresión con contacto físico. Asimismo, se observa que sólo las 2 exhibiciones frontales (EFSA y EFTP) representan los actos de agresión sin contacto físico. Mientras que ambas categorías de actos de sumisión (con y sin contacto) están representadas por la totalidad de los actos, a excepción de la retirada (RT).

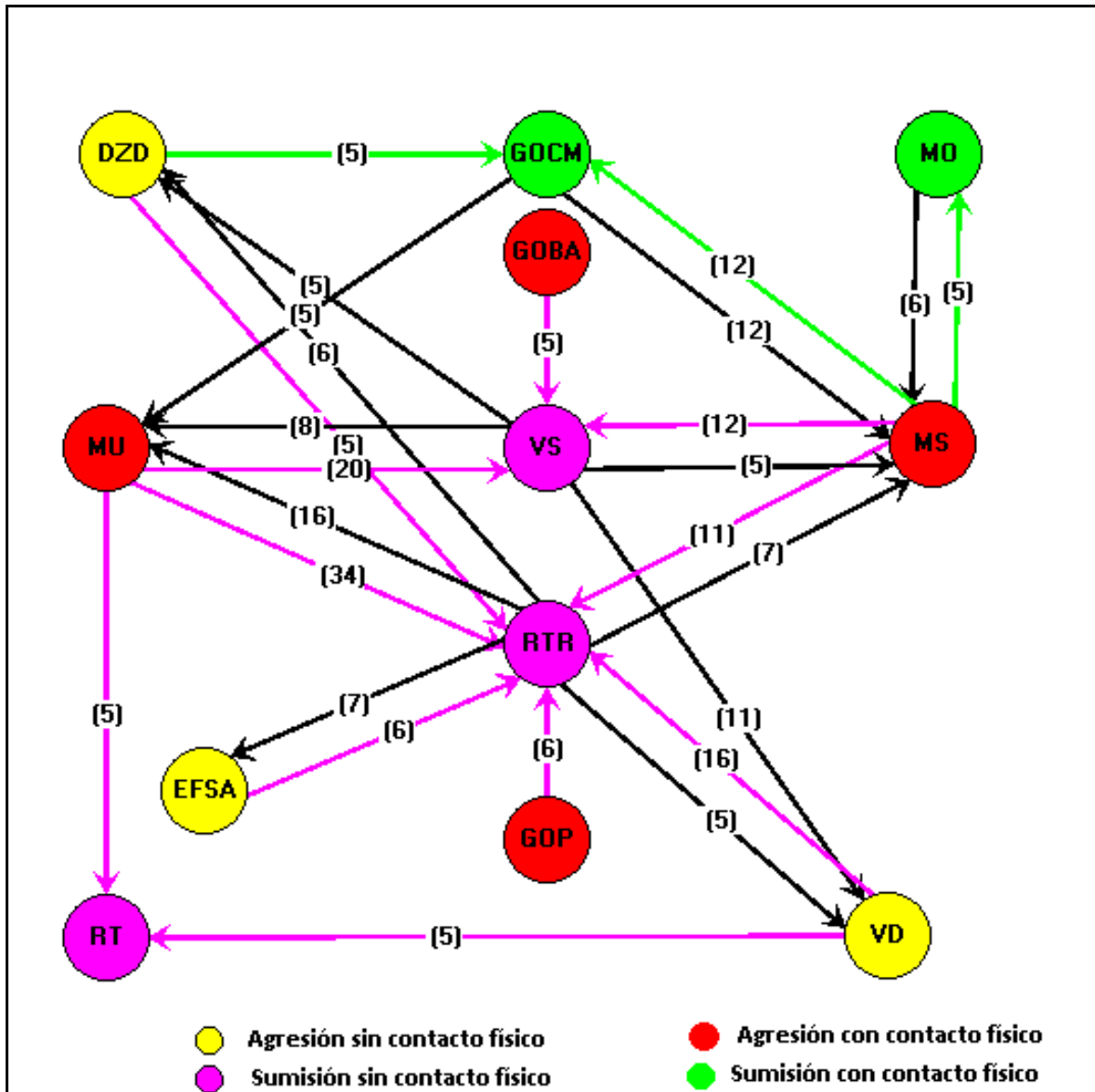


Figura IV.3.2.4.5 Grafo de las transiciones observadas al final de las interacciones CCA.

Durante el final de las CCA, aparecen nuevamente los actos DZD y VD y desaparece la EFTP. De los 9 actos de agresión con contacto solamente quedan 4. Mientras que en la categoría sumisión aparece el acto retirada.

### IV.3.3 Comparación de la duración entre los tipos de interacciones

Existieron diferencias significativas en la duración de las distintas categorías de interacciones a partir del test de Kruskal-Wallis ( $H= 225,96$ ;  $g.l=3$ ;  $p<0,0001$ ).

Para cada tipo de interacción se estimaron la mediana y la moda, los valores de las mismas se presentan a continuación en la Tabla IV.3.3.1.

**Tabla IV.3.3.1.** Tendencias de dispersión para cada tipo de interacción

	<b>SCS</b>	<b>SCA</b>	<b>CCS</b>	<b>CCA</b>
<b>Mediana</b>	3	5,5	10,5	14
<b>Moda</b>	2	4	8	9

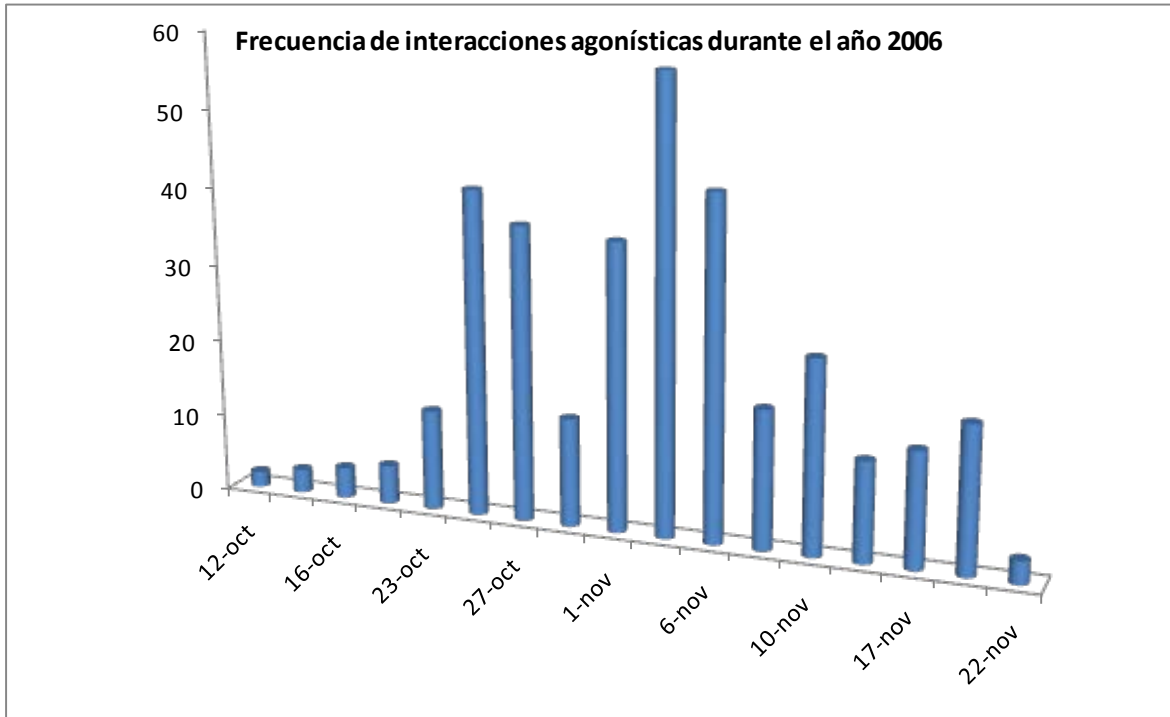
Las diferencias en la duración de las interacciones fueron significativas entre todos los tipos de interacciones. Los valores de U y p obtenidos mediante el test de Mann-Whitney se presentan a continuación en la Tabla IV.3.3.2.

**Tabla IV.3.3.2.** Diferencias entre grupos según valores obtenidos en el Test de Mann-Whitney.

	<b>SCA</b>		<b>CCS</b>		<b>CCA</b>	
	<b>U</b>	<b>p</b>	<b>U</b>	<b>P</b>	<b>U</b>	<b>p</b>
<b>SCS</b>	3506,5	< 0,0001	236	< 0,0001	268,5	< 0,0001
<b>SCA</b>			69	< 0,0001	86	< 0,0001
<b>CCS</b>					298,5	0,004

### IV.3.4 Ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada

El número de interacciones agonísticas por día completo de observación se obtuvo para cada temporada. Durante el año 2006 el esquema previsto de 4 períodos de observación diarios se completó en 17 oportunidades. La ocurrencia de las interacciones agonísticas observadas en esos días se presenta en la Figura IV.3.4.1.



**Figura IV.3.4.1** Cantidad de interacciones agonísticas registradas por día en el año 2006.

Durante la temporada reproductiva del año 2007 la primera observación se realizó el 1 de noviembre, así, se obtuvieron en total 9 días completos de observación. La cantidad de interacciones agonísticas registradas en cada uno de esos días se observa en la Figura IV.3.4.2.

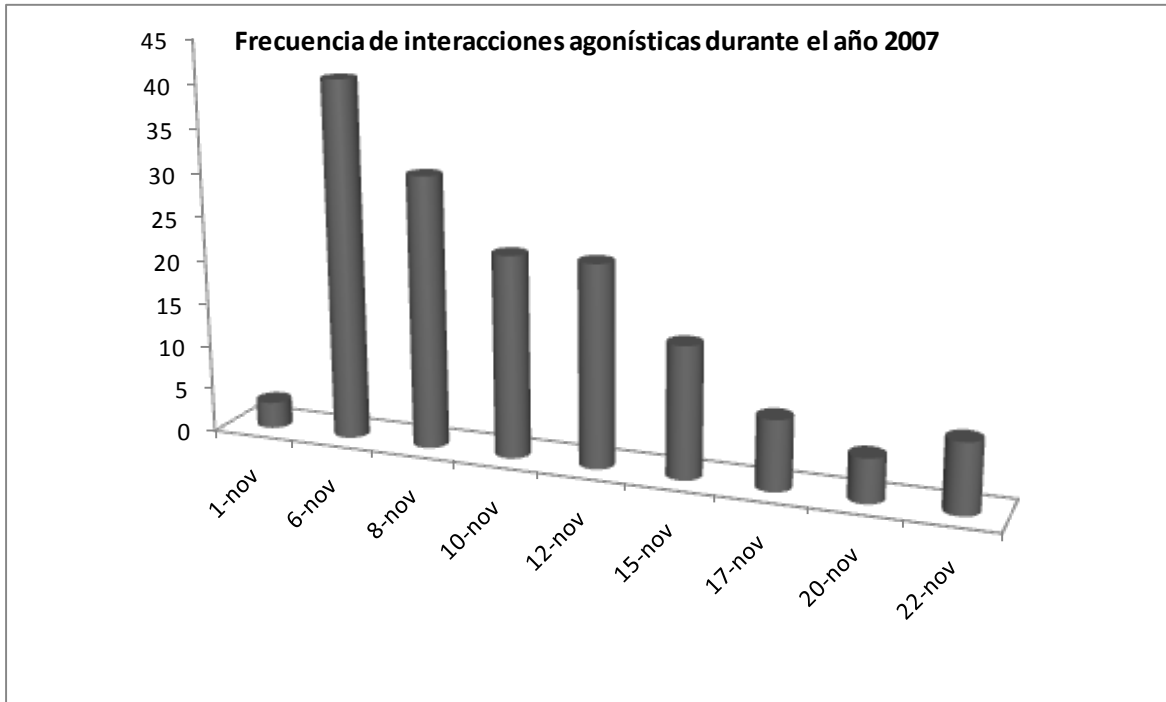


Figura IV.3.4.2 Cantidad de interacciones agonísticas registradas por día en el año 2007.

Finalmente, durante el año 2008 se lograron 17 días completos de observación. La cantidad de interacciones agonísticas observadas ese año es presentada en la Figura IV.3.4.3.

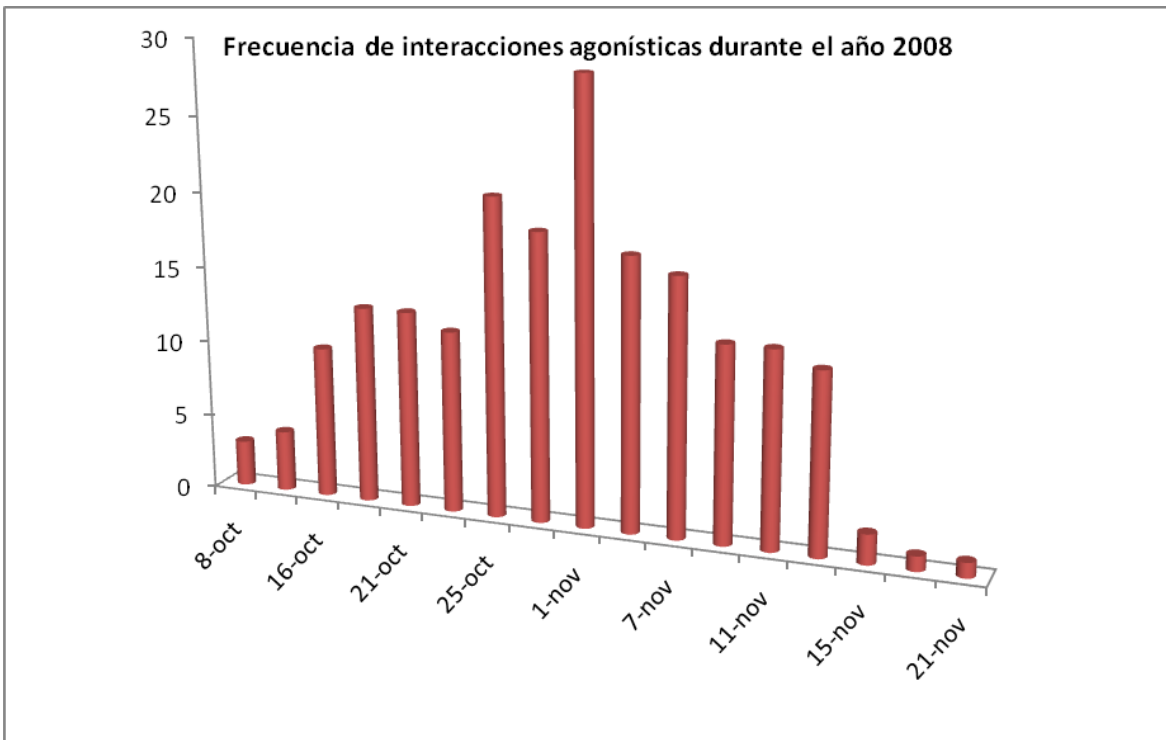


Figura IV.3.4.3 Cantidad de interacciones agonísticas registradas por día en el año 2008

Es destacable que en todos los años, el pico máximo de interacciones agonísticas a lo largo de la temporada se registró en los primeros días del mes de noviembre. Más precisamente, durante el 2006 se observó una mayor cantidad de interacciones durante el 3 de noviembre, mientras que en los años 2007 y 2008 la máxima actividad agonística se observó el 6 y 1 de noviembre respectivamente. Estas fechas son muy cercanas a la fecha estimada de mayor cantidad de hembras en estro (PHE) en cada temporada (ver Capítulo II).

## **IV.4. DISCUSION**

### **IV.4.1 Ocurrencia de los actos de conducta en el conjunto de las interacciones agonísticas**

En especies sociales el comportamiento agonístico ocurre como consecuencia de la competencia por un recurso escaso (Huntington & Turner 1987, Archer 1988, Andersson 1994). Así, la consecuencia de salir victorioso en este tipo de encuentros tiene la clara ventaja del acceso a dicho recurso. Sin embargo, existen también costos asociados al comportamiento agonístico entre individuos coespecíficos, como por ejemplo, la posibilidad de resultar seriamente herido (Gorsuch 1934, Geist 1974, Clutton- Brock et al. 1979). Estos costos podrían ser minimizados mediante el uso frecuente de actos de conducta que no involucraran contacto físico, como lo son las exhibiciones (Lorenz 1966). Ellas pueden ser visuales, sonoras u odoríferas, y son entendidas como comportamientos especializados en el curso de la evolución que tienen principalmente una función comunicativa (Moynihan 1955). En este Capítulo, se aprecia que la mayor ocurrencia corresponde a actos de conducta que tienen la característica de exhibiciones, es decir sin contacto físico. El acto más frecuentemente observado fue la vocalización dirigida (VD). En el elefante marino, la importancia de este tipo de acto fue ampliamente reconocida (Laws 1956, Bartholomew & Collias 1962, Sandegren 1976, McCann 1981). Sin embargo, no fue hasta hace poco tiempo, que su función comunicativa fue elucidada (Sanvito et al. 2007b, 2007c). En estos trabajos los autores concluyen que la vocalización de los machos durante los encuentros agonísticos, informa al contendiente acerca de ciertas características fenotípicas del emisor, como por ejemplo su tamaño y edad. Esto explicaría su alta ocurrencia en las interacciones agonísticas aquí registradas.

Asimismo, y en relación con las exhibiciones o actos de amenaza, Hinde (1981) plantea la "hipótesis del conflicto" para explicar como habrían obtenido su forma las exhibiciones. Se consideró entonces que habrían evolucionado a partir de movimientos de intención tales como las actividades de desplazamiento (Timbergen 1952). De allí que no resulta extraño el alto porcentaje que el desplazamiento dirigido (DZD) representó dentro de la categoría de actos de agresión sin contacto físico. Este acto estaría entonces comunicando la intención por parte del emisor de atacar. En cuanto al resto de los actos en esta categoría, se observaron otros 4 tipos de exhibiciones visuales (ELSA, ELTP, EFSA y EFTP). También se observó otra exhibición sonora denominada exhalación violenta (EV). Las exhibiciones visuales entre machos son frecuentes en aquellas especies con algún tipo de estructura especializada para la lucha (Clutton- Brock et al. 1979, Barrette 1986). En el elefante marino del sur, así como en otras especies con alto dimorfismo sexual, los caninos son los dientes de mayor tamaño y principalmente los inferiores suelen ser notoriamente visibles cuando la boca está abierta (Bartholomew 1970, Sandegren 1976). Esto podría explicar porque de estas últimas 4 exhibiciones visuales, las más frecuentes fueron aquellas en las que el emisor se posicionó frontalmente al receptor (EFSA y EFTP).

En este estudio, el 90,9 % (673) de las interacciones (SCS más SCA) no involucró contacto físico. Como se aprecia en la Figura IV 3.2.1.3 y la Figura IV.3.2.2.3, la respuesta de los machos subordinados ante cinco (GP, AD, VD, DZD y EFSA) de los seis actos de agresión -sin contacto físico- registrados en este tipo de interacciones fue la retirada (RT). Esto explicaría porque el acto de sumisión más frecuentemente observado en el conjunto de las interacciones agonísticas fue precisamente la retirada. Hasta aquí se discute la ocurrencia de los actos más frecuentes en el conjunto de las interacciones (740), a continuación se discutirá los distintos tipos de interacciones agonísticas.



#### **IV.4.2 Interacciones sin contacto físico con sumisión como primera respuesta (SCS) y con agresión como primera respuesta (SCA)**

En este estudio, las interacciones SCS representaron el 86,4 % (639) del total de las interacciones agonísticas observadas. Este tipo de encuentros están caracterizados por duraciones extremadamente cortas, al punto que la mayoría de las veces (moda=2), tan sólo un acto de agresión bastó para que el emisor exhibiera un acto de sumisión. Los actos más frecuentes de agresión y sumisión en esta categoría fueron la VD y la RT respectivamente, e incluso la ocurrencia de transición más alta fue precisamente entre estos actos y en ese preciso orden. Tomando en cuenta lo expuesto y los resultados de Sanvito et al. (2007 b) en relación con la función de la VD, se puede inferir que las interacciones SCS representan un tipo de conflicto en el cual existe alguna diferencia evidente entre los participantes. Así, el macho que resultó subordinado en la interacción fue capaz de predecir el resultado de la misma en forma inmediata, sin el costo que representa la escalada en la agresión. Esto coincide con los modelos de estrategias evolutivamente estables, que dividen a las interacciones agonísticas en simétricas o asimétricas (Enquist & Leimar 1983). De hecho, la mayoría de los conflictos involucran asimetrías tales como la capacidad de pelea, el tamaño, la edad o bien la posesión previa del recurso, entre otras, y la duración de las mismas estará inversamente relacionada con la asimetría entre los participantes (Parker 1974, Maynard Smith & Parker 1976).

Las interacciones SCA se asemejan a las SCS, no sólo por carecer de actos con contacto físico, sino también porque en las primeras los actos de agresión y sumisión más frecuentes siguen siendo la VD y la RT respectivamente. Sin embargo, la duración de las SCA fue mayor que la de las SCS, lo cual respondería al tipo de interacción, dado que en las SCA ambos machos realizaron al menos un acto de agresión. Ahora bien, ¿Cómo explicar la existencia de una interacción en la cual

ambos participantes exhiben agresión pero su duración es corta? La respuesta se puede encontrar observando en el grafo correspondiente (Figura IV. 3.2.3.3.), donde se observa que las transiciones más altas, en orden ascendente, se dan entre el DZD y la VD, la VD recíproca y la VD seguida de retirada. Más aún, no se registran transiciones en la dirección VD-DZD. Entonces, si bien existen actos de agresión por parte de ambos participantes, la resolución del conflicto se da más frecuentemente a partir de la VD. Esto se puede interpretar como un tipo de interacción en la cual, uno de los participantes realiza un acto de agresión tal como DZD o VD ante un determinado macho y la interacción cesa cuando uno de los dos se aleja ante la ocurrencia de la vocalización del otro. Esto apoyaría la otra función atribuida a la VD (Sanvito & Galimberti 2000) como lo es el reconocimiento del rival y la asociación con la experiencia previa. En definitiva, las SCA pueden ser interpretadas también como interacciones en las que existen claras asimetrías entre los individuos, pero uno de ellos falló en el reconocimiento inmediato del rival ya sea iniciando la agresión o bien contestando con un acto de agresión ante un rival superior.

#### **IV.4.3 Interacciones con contacto físico y sumisión como primera respuesta (CCS)**

Este tipo de interacción puede ser interpretada como una variante de las SCS en la cual el alejamiento del macho subordinado no fue suficiente para evitar la escalada de agresión del macho dominante. Esto queda demostrado, en parte, porque el acto más frecuentemente observado fue uno de sumisión (RTR). Asimismo, en el respectivo grafo (Figura IV. 3.2.3.3) se observa que los actos de agresión sin contacto no tuvieron transiciones recíprocas, evidenciando que en la mayoría de los casos uno de los machos ya había adoptado la sumisión antes de que se produzca el contacto. Esto puede ser ejemplificado por la secuencia PC-ES-EFSA-GP-MU, donde ante el inminente contacto por parte del dominante en la interacción, el macho subordinado

gira pivotando (GP) y recibe una mordida (MU). También se observó que los actos de sumisión VD y RTR, fueron seguidos por actos de agresión con y sin contacto, tales como la mordida (MU), la mordida sostenida (MS), el golpe con pecho (GOP), el DZD y la VD. El único acto que dio por finalizada la interacción fue la retirada. Esta escalada en la agresión por parte de una de los machos se interpreta aquí como un mecanismo por el cual los machos que resultan dominantes refuerzan dicha dominancia agrediendo a los subordinados aún después de la aparición de actos de sumisión. Lo llamativo en este tipo de interacciones es que se observaron transiciones recíprocas en el acto mordida, es decir que ante la mordida del emisor, el receptor también realizó ese acto. Esto evidencia que una vez iniciado el contacto, algunos machos -incluso después de haber realizado un acto de sumisión- decidieron realizar un acto de agresión probablemente como consecuencia del bajo éxito de la señal de sumisión realizada.

#### **IV.4.4 Interacciones con contacto físico y agresión como primera respuesta CCA**

Las interacciones CCA registradas representaron apenas un 6 % de las interacciones observadas, este porcentaje fue menor en otras poblaciones. Por ejemplo, en Península Valdés, Baldi (1992) informa que sólo el 3 % de las interacciones fueron peleas. McCann (1981) para las islas Georgias del Sur observó que el porcentaje de interacciones con contacto físico fue de 4 % mientras que en las Islas Malvinas fue del 2 % (Braschi 2004). Aún considerando que el porcentaje de CCA aquí registrado fue mayor que en otras poblaciones, sigue siendo un valor bajo en relación con el comportamiento agonístico en conjunto. Sin embargo, en esta categoría se observaron las interacciones con mayor cantidad de actos realizados por ambos machos así como también la mayor diversidad de actos de conducta (25 de los 27 inventariados). Consecuentemente, esta categoría contó también con la mayor cantidad de transiciones entre esos actos. También a diferencia del resto de las

interacciones, el acto más frecuentemente observado aquí fue la mordida. En cuanto a los actos de sumisión con contacto, si bien en las CCS fueron observados, aquí exhibieron ocurrencias mayores.

Los grafos realizados a partir de las interacciones de tipo CCA permitieron identificar tres etapas claras en estas interacciones. El inicio de las mismas está caracterizado por una compleja dinámica entre todos los actos de agresión sin contacto utilizados. Así, en la Figuras IV.3.2.4.3 se observa que por ejemplo 3 de los 5 actos (VD, DZD y ELSA) se relacionan entre sí en ambas direcciones y que a su vez también tienen respuestas recíprocas, mientras que la ocurrencia de EFTP tiene sólo como respuesta la reciprocidad. Esto último está relacionado con la inminente ocurrencia de alguno de los actos de agresión con contacto físico. Precisamente en el respectivo grafo (Figuras IV.3.2.4.4.), se observa que este acto se relacionó en mayor medida con actos de agresión con contacto físico. Entonces se puede inferir que cuando la ocurrencia de las VD, los DZD o las EFSA recíprocas no logran el objetivo de que uno de los participantes se aleje, ambos machos suelen adoptar la postura de EFTP desde la cual realizarán algún acto de agresión con contacto. Una vez iniciado el contacto, es decir en el centro de las CCA, desaparecen algunos actos del inicio y se observan nuevos actos de agresión. También se observan asociaciones marcadas entre algunos de éstos. En principio, sólo dos actos de agresión sin contacto están involucrados (EFSA y EFTP). La ocurrencia del primero, tiene como respuesta la mordida, la mordida sostenida y el golpe con pecho, mientras que el segundo, como se mencionara, está asociado a casi todos los actos de agresión. Además, aparecen actos tales como el sostén de avance con mentón (SAM), el empuje (EMP), el boca con boca (BO/BO), el agarre (AGR), y el apoyo (APY), que en el resto de las interacciones no fueron registrados. Precisamente, la mayoría de estos actos estuvieron íntimamente relacionados entre sí y con el resto de los de agresión, sin embargo ninguno de ellos fue capaz de generar como respuesta un acto de sumisión.

Haley (1990,1994) concluye que para la especie del norte (*Mirounga angustirostris*) la ocurrencia de la mordida no está relacionada con el resultado de la pelea. Asimismo, en *M. leonina* Braschi (2004) concluye que el resultado de los conflictos de este tipo se relacionan con la fuerza y con niveles hormonales, mientras que la mordida juega un rol secundario. Sin embargo, aquí se observa que los únicos actos que generaron una respuesta sumisa fueron precisamente la MU, la mordida sostenida (MS), el golpe con pecho (GOP) y el golpe con boca abierta (GOBA). Estos actos, a excepción del GOP, tienen en común la intervención de los caninos que en ocasiones generan heridas realmente considerables como se aprecia en la Figura IV.4.5. Más aún, la ocurrencia de los únicos actos de sumisión con contacto físico (GO C/M y MO), aparecen sólo en respuesta a la MS.



**Figura IV.4.5** Heridas registradas en un macho como resultado de una interacción CCA.

En relación con otras asociaciones marcadas, se observa que el acto agarre (AGR) sólo ocurrió en respuesta al de empuje, lo que apoya lo expuesto durante su descripción en cuanto a que su función es la de evitar caer al suelo. Llamativamente, el apoyo (APY) se relacionó siempre con el EMP, el SAM y el BO/BO. Si consideramos que el apoyo es un acto que representa una forma de descanso en la interacción, se puede inferir que los actos que lo preceden son energéticamente costosos. Así, esta etapa del conflicto se adecua bien al modelo propuesto por Payne (1998), denominado *cumulative assessment* en el idioma original. En este modelo, los machos estarían dispuestos a alcanzar un umbral de costo energético antes de rendirse. Así, la estrategia más exitosa sería realizar la mayor cantidad de actos que generen costo energético para el rival. Sin embargo, utilizar este modelo sin la estimación de las reservas energéticas de los participantes y los costos asociados resulta aventurado, y se menciona aquí como una posibilidad más.

En cuanto al final de las CCA (Figura IV.3.2.4.5) ya se mencionó que la respuesta de sumisión está relacionada con ciertos actos, pero además en esta etapa vuelven a aparecer los actos VD y DZD, ambos relacionados con el RTR. Asimismo, se observa que todos los actos de sumisión, salvo la RT, fueron seguidos por actos de agresión, inclusive con ocurrencias iguales a las que lo generaron. En determinadas especies, la aparición de señales de sumisión durante un conflicto genera una reducción de la agresión por parte del contrincante (Darwin 1872, Hinde 1952, Tinbergen 1952). Sin embargo, por lo observado aquí, parecería que en este tipo de interacciones la mayoría de las veces esta función no es exitosa y el único acto que evita la agresión posterior es la retirada.

#### **IV.4.5 Ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada reproductiva**

El comportamiento agonístico en la especie es frecuente al inicio de la temporada reproductiva como consecuencia del establecimiento de la jerarquía (Laws

1956, Le Boeuf & Laws 1994). Sin embargo, a lo largo de la temporada las interacciones agonísticas entre machos son frecuentes, inclusive entre aquellos en los que las relaciones de dominancia ya están establecidas (McCann 1981). En el presente estudio, las observaciones se llevaron a cabo cuando los harenes ya estaban formados, por lo tanto, no se cuenta con datos de interacciones agonísticas con anterioridad al arribo de las hembras. De todas formas, al menos para las temporadas reproductivas del 2006 y 2008 se obtuvo un panorama completo para el resto de la temporada. Como se observa en la Figura IV.3.4.1 y en la Figura IV.3.4.3, la ocurrencia de las interacciones agonísticas mostró dos picos marcados, el primero de ellos (en ambos años) se registró durante el día 25 de octubre. Mientras que el segundo fue el 3 y 1 de noviembre durante el 2006 y 2008 respectivamente. En las dos temporadas reproductivas, la primera cópula se registró el 23 de octubre, por ende para ese momento las hembras comenzaron a estar receptivas. Dado que los machos de esta especie son capaces de detectar mediante el olfato a las hembras que se encuentran receptivas (McCann 1981), resulta lógico esperar que en esas fechas los machos periféricos se acerquen más a los harenes a copular. Como se observa un aumento en la cantidad de interacciones agonísticas, ya sea por la defensa activa del harén por parte del macho Alfa, como por la competencia entre periféricos por un lugar en la playa. Más aún, el pico máximo de interacciones agonísticas en ambos años se registró un día antes del pico de hembras en estro (PHE) estimado en este estudio. Asimismo, en las dos temporadas (2006 y 2008) que fueron observados casi completamente, se registró un descenso en el número de interacciones entre la fecha de la primera cópula (23/10) y la fecha cercana al PHE. Este descenso podría representar un efecto rebote de la alta competencia observada ante la detección de hembras receptivas. Posiblemente, los machos periféricos detecten a las hembras en estro y por ende procedan a tomar riesgos y acercarse más a los harenes a fin de intentar copular. Consecuentemente, los machos Alfa los expulsan mediante

comportamientos agonísticos. Pasado ese primer período de competencia intensa, los machos periféricos desisten en los intentos hasta que nuevamente detecten una cantidad mayor de hembras en estro durante el PHE, aumentando nuevamente la ocurrencia de interacciones agonísticas.

En resumen, en esta especie el comportamiento agonístico habitualmente es simple e involucra pocos actos de conducta. De hecho, gran parte de las interacciones están compuestas por tan sólo un acto por parte de cada macho, siendo la VD y la retirada los actos más frecuentes de agresión y sumisión respectivamente. Sin embargo, existen distintos tipos de interacciones entre los machos, que pueden ser identificadas por el tipo de actos observados, la transición entre éstos y la cantidad de actos (duración) que involucran. La existencia de interacciones como las ACC evidenciaría que en determinados contextos, el agonismo en la especie se complejiza y los machos de la especie son capaces de realizar diversos actos de conducta con el objetivo de vencer al rival. También se puede concluir que el éxito de las señales de sumisión depende del tipo de interacción, siendo menos exitosas en las largas peleas entre machos (ACC).

Además, los resultados aquí obtenidos corroboran lo observado por otros autores en relación con la función y el origen atribuidos a ciertos comportamientos tales como la VD y el DZD.

Finalmente, se observa que la ocurrencia de las interacciones a lo largo de la temporada reproductiva no es constante, existiendo picos de interacciones asociados principalmente con la capacidad de los machos periféricos para detectar la receptividad de las hembras. Esta situación propiciaría una intensa competencia entre los machos periféricos y los machos Alfa, así como también entre los distintos machos periféricos.



# Capítulo V

## Dominancia, estrategias agonísticas y éxito reproductivo de los machos identificados

## V. 1 INTRODUCCIÓN

El tamaño de los machos es el factor más frecuentemente ligado al establecimiento de la jerarquía en ambas especies de elefantes marinos (Le Boeuf 1974, McCann 1981, Haley et al. 1994, Modig 1996). Ya sea en relación con su peso o su longitud, los machos dominantes de la especie son los más grandes. Sin embargo, durante un encuentro agonístico entre dos individuos, otros factores entran en juego además del tamaño, como la motivación o la habilidad para pelear (Maynard Smith & Brown 1986, Enquist & Leimar 1987, 1990), la experiencia previa (Deutsch et al. 1990), o la capacidad de un individuo para estimar las características y la habilidad de su oponente (Cox 1981). Es decir, caracterizar a los machos dominantes tan sólo por su tamaño puede resultar inapropiado, pues no es el único factor que determina el resultado de una interacción. Independientemente de los factores involucrados en la resolución de un conflicto agonístico, estudios previos han concluido que la dominancia resultante está íntimamente ligada al éxito reproductivo de los machos de la especie (McCann 1981, Modig 1996). Así, los machos dominantes son los que logran copular más frecuentemente con las hembras (Le Boeuf 1974, Haley et al. 1994). Sin embargo, el grado de poliginia en la especie varía entre las diferentes colonias (Hoelzel et al. 1999, Galimberti et al. 2002), lo cual evidenciaría el posible desarrollo de estrategias alternativas (Le Boeuf 1974).

En el presente Capítulo se analizará la relación entre el tamaño, la dominancia y el éxito reproductivo de los machos en el área de estudio y se evaluará el rol de la permanencia en la playa como factor involucrado en el establecimiento de jerarquías. Además, se clasificará a los machos en relación con los comportamientos más frecuentemente efectuados durante las interacciones agonísticas.

Finalmente, esta información se utilizará a fin de poder identificar las estrategias reproductivas adoptadas por los machos en el área de estudio.

## V.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### V.2.1. Identificación de los animales y longitud

Durante los primeros 15 días del mes de octubre de 2006, se inmovilizaron 26 machos adultos mediante la combinación de Zoletil 100® (250 mg Zolazepam y 250 mg Tiletamina/ml) y Ketamina® (Clorhidrato de Ketamina 50mg/ml). Estos anestésicos son utilizados frecuentemente en la inmovilización de pinnípedos y han probado ser confiables y seguros. Luego de ser inmovilizados, se obtuvo para cada macho la longitud estándar (LE) medida en línea recta desde el extremo de la probóscide al extremo distal del apéndice caudal.

Adicionalmente, y con la finalidad de identificarlos a lo largo de la temporada e incluso en las siguientes temporadas reproductivas, a estos machos se les realizaron tres distintas marcas (Figura V.2.1).

- Caravanas plásticas (marca *All Flex*, Tipo porcino): las mismas fueron colocadas en la membrana interdigital de la aleta posterior, y cuentan con un número grabado en relieve que es distinto para cada individuo.
- Tintura para ganado (marca *All weather paintstik*): en cada flanco del cuerpo se dibujó un número con una mezcla de tintura para cabello y peróxido de hidrógeno.
- Marca a fuego: en el flanco del animal se realizó una yerra que consistió en un número de dos cifras precedido y seguido por las letras ST. El número identifica al animal mientras que las letras representan el sitio donde fue marcado (Punta Stranger).



**Figura V.2.1** Marca de tintura para ganado realizada durante la inmovilización.

El total de 26 machos adultos inmovilizados e identificados representó un 76 % de los machos adultos presentes en el área al momento del PH del año 2006.

En la segunda temporada (2007), y dado que se arribó al área de estudio durante el pico de hembras, se inmovilizaron sólo 6 nuevos machos, de los cuales se obtuvieron los mismos datos que en la primera temporada. Asimismo, durante esta temporada, 12 machos marcados en el 2006 estuvieron presentes en la colonia. Estos, sumados a los 6 nuevos machos identificados, representaron el 40 % de los machos presentes al momento del PH. El tamaño (LE) se obtuvo para 9 de los 14 machos involucrados en las interacciones de los harenes observados.

Finalmente, durante la temporada 2008, no se inmovilizaron nuevos machos adultos, dado que se encontraban presentes 13 machos marcados en las temporadas previas, lo cual representó el 45 % de los machos presentes en el pico de hembras. De todas formas se marcaron, sólo con tintura, 6 machos adicionales, de los cuales no se obtuvieron medidas pero se pudieron identificar durante las interacciones. Durante este año el tamaño no se obtuvo para los machos observados.

### **V.2.2 Posición de los machos en la playa y permanencia en la colonia**

A partir del esquema de censos detallado en el Capítulo II, se obtuvieron para cada macho identificado en cada temporada los siguientes datos:

- ✓ Cantidad de días presentes en la colonia.
- ✓ Cantidad de harenes a los que estuvo asociado.
- ✓ Posición más frecuente en la playa (ver Materiales y Métodos sección II.2.2).
- ✓ Posición más frecuente cuando se asoció con un harén.

### **V.2.3 Matrices sociométricas e índice de dominancia**

A partir de las interacciones agonísticas entre los machos asociados a los harenes observados, se confeccionó una matriz y un índice de dominancia (ver más adelante) para cada una de las tres temporadas de estudio. Estas matrices son de derrota, por lo tanto, en el sentido de las filas se observan las veces que un macho perdió con el correspondiente macho de la columna.

El uso de índices como medida de dominancia es un componente importante de muchos estudios de comportamiento (de Vries 1998, de Vries & Appleby 2000). Sin embargo, existe una fuerte controversia sobre cuales índices son los apropiados y si pueden ser utilizados en todas las especies (Bayly et al. 2006). En el elefante marino del norte por ejemplo, se ha utilizado el índice de Bradley-Terry (Haley 1994). En la especie del sur (*M. leonina*), Galimberti et al. (2007) utilizaron el índice de Davis propuesto por Gammell et al. (2003) como el más adecuado para especies poligínicas.

No obstante, en el presente trabajo una prueba preliminar de este último índice aplicado a los datos de la matriz, reflejó una escala de dominancia no compatible con lo esperado. Esta diferencia se debe a que dicho índice asume que la probabilidad de

cada individuo de vencer en un encuentro es la misma. Esto no sucede en los machos de la especie, dado que la experiencia previa determina en parte el resultado de la interacción (Sanvito et al. 2007b). Así, inclusive aplicando la corrección sugerida por de Vries et al. (2006), se observó por ejemplo que un macho que tuvo sólo dos interacciones con el macho más dominante y perdió ambas, tenía un índice mayor a otro machos que habían ganado algunas interacciones. Esto es el resultado de un término del índice que le da un peso relativo al rival. Por este motivo, se decidió construir un índice considerando las características de la especie.

$$\text{INDOM (i)} = \frac{V(i)}{IT(i)} + \frac{IT(i)}{ITG} + \frac{MD(i)}{NM-1}$$

Donde:

INDOM (i): es el índice de dominancia para un macho i

V(i): es el número de victorias de ese macho

IT(i): es el número total de interacciones agonísticas en las que ese macho participó

ITG: es el número total de interacciones agonísticas observadas en el grupo de machos comparados

MD(i): es el número de machos derrotados por el macho i

NM: es el número de machos totales comparados

El primer término de este índice cuantifica las victorias totales alcanzadas por un macho, pero no excluye aquellas obtenidas repetidamente sobre el mismo macho.

El segundo término, mide la actividad agonística del macho en relación con el resto de los machos, siendo más activo aquel macho que participó en mayor cantidad de interacciones respecto al total de las observadas en el grupo. Finalmente, el tercer término enfatiza en especial el hecho de que aquellos machos más dominantes

obtienen victorias sobre un número más diverso de machos. De esta forma, se equiparan los valores altos obtenidos por machos que vencieron muchas veces o inclusive, siempre al mismo rival pero que no dominaron a muchos machos distintos. El índice así construido puede entonces tomar valores desde 0 a 3, y a mayor valor del índice mayor será la dominancia de dicho macho sobre el resto. Este último valor correspondería a un macho que ganó todas las interacciones, que intervino en todas las interacciones y que dominó a todos los machos del grupo. Esta situación es poco probable, sin embargo valores cercanos pueden ser alcanzados sólo por machos que participaron muchas veces, ganaron siempre y vencieron a la mayoría de los machos restantes.

#### **V.2.4 Factores que determinan la dominancia**

Con el objetivo de identificar algunos de los factores involucrados en el establecimiento de las jerarquías, se correlacionó el INDOM de cada macho con su tamaño y con su permanencia en la playa (días en que fue observado en la colonia). Para ello, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman. Las correlaciones se consideraron significativas a un valor de  $p < 0,05$ .

#### **V.2.5 Agrupamiento de los machos en relación con los actos realizados**

A fin de identificar posibles similitudes entre los machos en relación con los actos de conducta realizados por estos, se llevaron a cabo los siguientes análisis. En principio, se obtuvo la frecuencia con que cada macho realizó cada uno de los actos de conducta durante todas las interacciones agonísticas en las que participó. Asimismo, se obtuvo la proporción que representó la ocurrencia de cada acto sobre el total de actos realizados por ese macho. Esta información se utilizó para confeccionar una matriz en la cual las filas representan los machos, mientras que las columnas representan los distintos actos de conducta. La matriz resultante con las proporciones

de la ocurrencia de los actos realizados por cada macho se ingresó en el programa Primer-E versión 6.0. Este programa permite realizar un análisis multivariado de datos organizados en matrices. Así, en principio, los datos fueron transformados (Log. X+1) y utilizados para la obtención de una matriz de similitud basada en el coeficiente de similitud de Bray-Curtis. Dicha matriz fue sometida a un análisis MDS (*Multidimensional Scaling* en el idioma original). Mediante el MDS, se obtiene un gráfico en el que se observa la disposición de los machos en un espacio multidimensional. La posición de cada macho en el gráfico está basada entonces en la similitud en las frecuencias de realización de los actos. El MDS utiliza un algoritmo iterativo para encontrar la mejor disposición de los puntos (machos). El valor recomendado es de 20 iteraciones, el presente análisis se realizó con 25 iteraciones y se observó el nivel de *stress*, que en este método representa la fidelidad de la disposición. Cuanto más cercano a cero es el valor del *stress*, más fiel es la representación obtenida. Luego, a partir del gráfico se agruparon los machos cuyas posiciones fueron consideradas cercanas entre sí. En resumen, para cada temporada se obtuvo una representación gráfica de la asociación entre los machos en relación con los comportamientos realizados. Dado que cada grupo está caracterizado por un conjunto de actos de conducta, estas agrupaciones se interpretaron como evidencia de distintas estrategias agonísticas realizadas por los machos durante la temporada.

A fin de evaluar la similitud entre los individuos que componen cada uno de los grupos elegidos, se realizó, también mediante el programa Primer- E, un análisis denominado Simper. El mismo permite visualizar el porcentaje de similitud (basado en el coeficiente de Bray-Curtis) entre los machos de cada grupo analizado. De esta forma, se obtiene también la contribución de los actos a dicha similitud.



### V.2.6 Éxito reproductivo

El número estimado de hembras fertilizadas (ENFI en el idioma original), fue utilizado por varios autores (Le Boeuf 1974, Haley 1994, Haley et al. 1994, Galimberti et al. 2007), como medida del éxito reproductivo en los machos de elefante marino del sur y del norte.

Esta estimación (ENFI) puede expresarse como sigue:  $(CO(i)/CO(t)) \times N^{\circ}H$ , donde,

CO(i)=número de cópulas exitosas del macho i en el harén

CO(t)=total de cópulas registradas en el harén

N<sup>o</sup>H= número máximo de hembras en el harén.

Aquí, se entiende por cópula exitosa toda aquella que supere los 90 segundos desde la intromisión del pene en la vulva (Le Boeuf 1974). Así, en el presente estudio se registró la ocurrencia de cada cópula realizada en los harenes observados y su periferia, contabilizando además, el tiempo desde la intromisión hasta la finalización. En esta especie la cópula es fácilmente identificable debido a la flexión de la región lumbar del macho al momento de la intromisión (Figura V.2.7).



**Figura V.2.7** Cópula de elefante marino del sur, aquí se aprecia la flexión de la región lumbar del macho como señal de la intromisión exitosa.

### **V.2.7 Machos contemplados en el análisis**

Si bien durante todas las temporadas se contó con un número mayor de machos identificados, los análisis arriba mencionados se realizaron sobre los machos que estuvieron asociados o en las cercanías a los harenes observados.

Cabe aclarar, que el número de machos varió entre los análisis. Por ejemplo, durante el *multidimensional scaling* (MDS) como se pretendió establecer un patrón, se tomaron en cuenta sólo aquellos machos que participaron en al menos tres interacciones agonísticas. También a fin de establecer un patrón, la posición en la playa se estimó para los machos que estuvieron presentes al menos tres días en la temporada.

Dado que el INDOM mide la cantidad de machos vencidos, para el cálculo de la dominancia se consideraron todos los machos observados en dichos harenes.

Además, durante el año 2008, dos machos (st57st y st36st) comenzaron como periféricos en los harenes observados y luego fueron Alfa en otros harenes, por ello es que se los incluye en los análisis. Las cópulas registradas para estos machos, provienen de observaciones *ad libitum*.

### V.3 RESULTADOS

#### V.3.1 Tamaño de los animales

Durante el 2006, la longitud estándar (tamaño), se obtuvo para los 17 machos que se observaron interactuando en los harenes elegidos para las observaciones de comportamiento. Mientras que, para el año 2007 se lograron medir 9 de los 14 machos observados en los harenes elegidos. A continuación, se presentan en la Tabla V.3.1.1, la longitud estándar, expresada en metros, de los machos identificados en ambas temporadas.

Tabla V.3.1.1 Longitud estándar de los machos inmovilizados durante el 2006 y 2007.

2006		2007	
Machos	LE (metros)	Machos	LE (metros)
st36st	4,200	st36st	4,220
st37st	3,770	st40st	4,650
st38st	4,390	st41st	4,630
st39st	4,610	st42st	4,060
st40st	4,610	st51st	3,990
st41st	4,600	st56st	4,230
st42st	3,850	st61st	4,400
st45st	4,035	st62st	4,320
st46st	4,010	st63st	4,310
st47st	4,025		
st51st	3,980		
st52st	3,770		
st53st	3,575		
st54st	3,840		
st56st	3,940		
st59st	4,320		
st60st	4,300		

### V.3.2 Posición de los machos en la playa

Para el conjunto de machos identificados se obtuvieron, a partir de los censos, distintos parámetros de su actividad en relación con los harenes. Por ejemplo, para estos machos se contabilizaron los días que estuvieron asociados a los harenes y su posición más frecuente en esos días. También se evaluó la cantidad de harenes frecuentados y la fidelidad o preferencia por un harén determinado. En el caso de que esto último ocurriera se consideró el tamaño de dicho harén al momento del PH (ver Capítulo II). Finalmente, se contabilizó la cantidad de días que estuvieron presentes en la colonia. Esta información es presentada a continuación en la Tabla V.3.2.1 para la temporada 2006, mientras que para las temporadas 2007 y 2008 los parámetros obtenidos se observan en las Tabla V.3.2.2 y la Tabla V.3.2.3, respectivamente.

Tabla V.3.2.1. Parámetros de la actividad de los machos en relación con los harenes durante la temporada reproductiva del año 2006.

Temporada 2006. Cantidad de censos: 45							
Machos	Días asociado a los harenes	Posición más frecuente en el harén	Harén más frecuentado	Cantidad de harenes a los que se asoció	Posición más frecuente en la temporada	Total días presente en la colonia	Tamaño del harén más frecuentado
st36st	36	ALFA (33)	HARÉN 6 (28)	5	ALFA	45	45
st38st	30	ALFA (23)	HARÉN 7 (23)	4	ALFA	37	62
st39st	12	ALFA(12)	HARÉN 7 (12)	1	NO ASOCIADO	28	62
st40st	36	ALFA (36)	HARÉN 5 (29)	3	ALFA	36	58
st37st	19	P1 (10)	SIN PREFERENCIA	3	P1	28	
st41st	25	P1 (12)	HARÉN 7 (15)	4	P1	35	62
st45st	26	P1 (20)	HARÉN 5 (16)	3	P1	29	58
st46st	21	P1 (11)	HARÉN 7 (16)	3	P1	27	62
st47st	19	P1 (10)	HARÉN 7 (16)	3	P1	22	62
st54st	12	P1 (10)	SIN PREFERENCIA	3	NO ASOCIADO	33	
st59st	10	P1 (9)	HARÉN 7 (10)	1	P1	16	62
st60st	3	P1 (2)	HARÉN 5 (2)	2	P1	4	58
st51st	24	P2 (18)	HARÉN 5 (16)	2	P2	26	58
st42st	7	P2 (5)	SIN PREFERENCIA	4	NO ASOCIADO	25	
st53st	3	P2 (2)	SIN PREFERENCIA	3	NO ASOCIADO	14	
st56st	13	P2 (7)	SIN PREFERENCIA	3	NO ASOCIADO	31	

En el año 2006, se observó que el 87,5% (14) de los machos frecuentó más de un harén durante la temporada, el promedio de harenes frecuentados por esos machos fue de 3,2 harenes. También se observó que el 78% (11) de estos machos, tuvieron preferencia por un determinado harén. El nivel de preferencia varió entre los machos. Por ejemplo, el macho st41st eligió asociarse al harén 7 el 60 % de las veces, mientras que este porcentaje asciende a 78% inclusive en un macho que frecuentó 5 harenes distintos como el caso del macho st36st.

Tabla V.3.2.2. Parámetros de la actividad de los machos en relación con los harenes durante la temporada reproductiva del año 2007.

Temporada 2007 cantidad censos: 33							
Machos	Días asociado a los harenes	Posición más frecuente en el harén	Harén más frecuentado	Cantidad de harenes a los que se asoció	Posición más frecuente en la temporada	Total días presente en la colonia	Tamaño del harén mas frecuentado
ST40ST	24	ALFA (24)	HARÉN 4 (23)	2	ALFA	32	78
ST61ST	24	ALFA (23)	HARÉN 5 (23)	1	ALFA	28	54
ST48ST	11	ALFA (11)	HARÉN 6 (11)	1	NO ASOCIADO	27	3
ST36ST	17	P1 (13)	HARÉN 4 (15)	3	P1	25	78
ST56ST	13	P1 (9)	SIN PREFERENCIA	3	P1	21	
ST41ST	13	P1 (12)	HARÉN 4 (13)	1	P1	20	78
ST62ST	8	P1 (6)	HARÉN 5 (6)	2	P1	11	54
ST63ST	9	P1 (5)	HARÉN 4 (9)	1	P1	11	78
OV	8	P1 (5)	HARÉN 4 (5)	1	P1	11	78
ST42ST	8	P2 (6)	SIN PREFERENCIA	3	P2	13	78
ST51ST	10	P2 (10)	HARÉN 5 (8)	2	P2	19	54
ST66ST	4	P2 (3)	HARÉN 5 (3)	2	NO ASOCIADO	14	54
XV	3	P2 (2)	HARÉN 4 (2)	1	NO ASOCIADO	9	78

Durante el 2007 sólo el 46 % (7) de los machos frecuentaron más de un harén y el promedio de harenes frecuentados por estos descendió a 2,4. La preferencia fue semejante, ya que de estos 7 machos, 5 (72%) eligieron asociarse más veces a un harén determinado.

Tabla V.3.2.3. Parámetros de la actividad de los machos en relación con los harenes durante la temporada reproductiva del año 2008.

Temporada 2008. Cantidad de censos: 23							
Machos	Días asociado a los harenes	Posición más frecuente en el harén	Harén más frecuentado	Cantidad de harenes a los que se asoció	Posición más frecuente en la temporada	Total días presente en la colonia	Tamaño del harén más frecuentado
st36st	19	ALFA (11)	HARÉN 2 (10)	4	ALFA	20	34
st40st	20	ALFA (20)	HARÉN 5 (19)	2	ALFA	20	70
st57st	16	ALFA (10)	HARÉN 2 (8)	3	ALFA	20	34
st61st	17	ALFA (16)	HARÉN 4 (15)	2	ALFA	18	56
st48st	3	ALFA (2)	HARÉN 3 (2)	2	NO ASOCIADO	14	33
st62st	7	P1 (5)	SIN PREFERENCIA	4	P1	11	
PAmar	7	P1 (5)	SIN PREFERENCIA	3	P1	11	
PVerde	10	P1 (8)	SIN PREFERENCIA	4	P1	16	
CBca	4	P1 (4)	SIN PREFERENCIA	2	P1	4	
A1253	3	P1 (3)	SIN PREFERENCIA	3	P1	4	
st42st	4	P1 (3)	HARÉN 3 (3)	2	NO ASOCIADO	15	33
st51st	4	P2 (4)	HARÉN 3 (4)	1	P2	7	33
PAzul	6	P2 (4)	SIN PREFERENCIA	2	P2	4	
XRoja	4	P2 (4)	SIN PREFERENCIA	3	NO ASOCIADO	11	
st66st	4	P2 (3)	HARÉN 5 (3)	2	NO ASOCIADO	11	70
st68st	2	P2 (2)	HARÉN 5 (2)	1	NO ASOCIADO	11	70
A104	0	0	0	0	NO ASOCIADO	6	
Azul y rojo	4	P2 (4)	SIN PREFERENCIA	2	NO ASOCIADO	12	

Finalmente, durante el 2008 el 83% (15) de los machos frecuentó más de un harén, y el promedio de harenes frecuentados por éstos fue de 2,7. En cuanto a la preferencia, sólo el 47 % (7) de estos machos eligió asociarse a un harén particular de los que frecuentó.

### V.3.3 Matrices e índice de dominancia

Como se mencionara, el resultado de las interacciones agonísticas entre los machos se utilizó para la confección de matrices de dominancia. A continuación, se presenta en la Figura V.3.3.1 la matriz obtenida a partir de las observaciones realizadas durante la temporada 2006.

		2006																		
		♂	st36st	st37st	st38st	st39st	st40st	st41st	st42st	st45st	st46st	st47st	st51st	st52st	st53st	st54st	st56st	st59st	st60st	
E s d e r r o t a d o	st36st	x	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	st37st	0	x	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	st38st	0	0	x	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	st39st	1	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	st40st	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	st41st	6	0	36	1	0	x	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0
	st42st	0	0	2	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st45st	10	1	5	3	19	6	0	x	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	st46st	3	0	24	1	6	4	0	0	x	4	0	0	0	0	0	0	0	6	0
	st47st	3	0	24	0	12	5	0	4	0	x	0	0	2	0	0	0	0	0	0
	st51st	0	0	0	0	6	0	0	2	1	0	x	0	0	0	0	0	0	0	0
	st52st	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0	0
	st53st	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0	0
	st54st	0	1	1	0	17	2	0	1	1	0	0	0	0	x	0	0	0	0	0
	st56st	1	0	3	0	2	0	0	0	0	6	1	0	0	0	x	0	0	0	0
	st59st	1	0	4	0	9	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	x	0	0	0
	st60st	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	0

Figura V.3.3.1 Matriz de dominancia de los machos observados en la temporada 2006.

Esta matriz fue utilizada para la obtención de un índice de dominancia (INDOM) entre los machos observados. Los valores considerados para la obtención del INDOM, el valor correspondiente de dicho índice para cada macho y la escala jerárquica resultante se presentan en la Tabla V.3.3.2. En esta escala, el macho de la posición 1 es el más dominante.



Tabla V.3.3.2 INDOM de los machos observados durante el 2006.

TEMPORADA 2006								
RANGO JERÁRQUICO	Vi	ITi	ITG	MD	Vi/ITi	ITi/Itg	MD/NM-1	INDOM
st40st	81	81	287	12	1,000	0,282	0,750	2,032
st38st	99	104	287	8	0,952	0,362	0,500	1,814
st39st	13	14	287	5	0,929	0,049	0,313	1,290
st36st	25	32	287	6	0,781	0,111	0,375	1,268
st41st	22	68	287	4	0,324	0,237	0,250	0,810
st47st	17	67	287	3	0,254	0,233	0,188	0,675
st46st	10	58	287	3	0,172	0,202	0,188	0,562
st45st	7	60	287	3	0,117	0,209	0,188	0,513
st59st	7	26	287	2	0,269	0,091	0,125	0,485
st53st	2	5	287	1	0,400	0,017	0,063	0,480
st37st	2	7	287	2	0,286	0,024	0,125	0,435
st51st	2	11	287	1	0,182	0,038	0,063	0,283
st54st	0	23	287	0	0,000	0,080	0,000	0,080
st56st	0	13	287	0	0,000	0,045	0,000	0,045
st42st	0	2	287	0	0,000	0,007	0,000	0,007
st60st	0	2	287	0	0,000	0,007	0,000	0,007
st52st	0	1	287	0	0,000	0,003	0,000	0,003

A continuación, se presenta en la Figura V.3.3.4 la respectiva matriz de dominancia obtenida a partir de las observaciones realizadas durante la temporada 2007.

		2007													
E s d e r r o t a d o	♂	st36st	st40st	st41st	st42st	st48st	st51st	st52st	st56st	st61st	st62st	st63st	st66st	OV	XV
	st36st	X	10	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	st40st	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st41st	2	8	X	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
	st42st	1	4	0	X		0	0	0	8	2	0	0	1	0
	st48st	0	0	1	0	X	1	0	0	1	0	0	0	0	0
	st51st	2	1	1	0	0	X	0	0	4	0	0	0	0	0
	st52st	0	0	0	0	0	0	X	0	1	0	0	0	0	0
	st56st	1	2	4	0	0	0	0	X	9	1	0	0	0	0
	st61st	0	6	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0
	st62st	0	3	0	0	0	0	0	0	12	X	0	0	0	0
	st63st	3	10	0	0	0	0	0	1	0	0	X	1	0	0
	st66st	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	X	0	0
	OV	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
	XV	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2

Figura V.3.3.4 Matriz de dominancia de los machos observados en la temporada 2007.

Una vez más, esta matriz fue la base para la construcción del INDOM de cada macho observado en la temporada 2007. Los valores considerados para la construcción de dicho índice, el índice obtenido por cada macho y la escala jerárquica de la temporada se presentan en la Tabla V.3.3.5.

Tabla V.3.3.5 INDOM de los machos observados durante el 2007.

TEMPORADA 2007								
RANGO JERÁRQUICO	Vi	ITi	ITG	MD	Vi/ITi	ITi/ITg	MD/NM-1	INDOM
st40st	50	50	122	10	1,000	0,410	0,769	2,179
st61st	45	51	122	9	0,882	0,418	0,692	1,993
st36st	11	22	122	6	0,500	0,180	0,462	1,142
st41st	6	23	122	3	0,261	0,189	0,231	0,680
OV	3	8	12	2	0,375	0,066	0,154	0,594
st62st	3	18	122	2	0,167	0,148	0,154	0,468
st66st	1	3	122	1	0,333	0,025	0,077	0,435
st56st	1	18	122	1	0,056	0,148	0,077	0,280
st42st	1	17	122	1	0,059	0,139	0,077	0,275
st51st	1	9	122	1	0,111	0,074	0,077	0,262
st63st	0	15	122	0	0,000	0,123	0,000	0,123
XV	0	6	122	0	0,000	0,049	0,000	0,049
st48st	0	3	122	0	0,000	0,025	0,000	0,025
st52st	0	1	122	0	0,000	0,008	0,000	0,008

Finalmente, durante el año 2008 mediante la observación de interacciones agonísticas entre machos asociados a los harenes, se obtuvo también una matriz de dominancia. La misma es presentada a continuación en la Figura V.3.3.7.

		2008																			
		♂	st36st	st40st	st42st	st48st	st51st	st57st	st60st	st61st	st62st	st66st	st68st	Pazul	Xroja	Pamar	Pverde	Cbca	A1253	A104	Azul y Rojo
E s d e r r o t a d o	st36st	X	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st40st	0	X	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st42st	0	2	X	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st48st	0	6	0	X	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st51st	0	4	1	0	X	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	st57st	4	2	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st60st	0	0	0	1	0	0	X	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st61st	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st62st	3	1	0	3	0	1	0	1	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st66st	0	3	0	0	0	0	0	0	0	X	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	st68st	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pazul	0	6	2	2	0	0	0	3	0	1	0	X	0	0	0	0	2	0	0	0
	Xroja	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0
	Pamar	0	4	1	0	0	0	0	8	0	3	0	0	0	X	1	1	0	0	0	0
	Pverde	11	5	0	0	0	3	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Cbca	0	2	0	1	3	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A1253	0	8	1	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	X	0	1
	A104	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	1
	Azul y Rojo	0	4	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X

Figura V.3.3.7. Matriz de dominancia de los machos observados en la temporada 2008.

A partir esta matriz, se confeccionó también el correspondiente INDOM para cada uno de los machos considerados. Los valores estimados de dicho índice junto con los valores de cada término que lo componen se comunican a continuación en la Tabla V.3.3.8. Asimismo, en esta tabla se aprecia la escala jerárquica obtenida mediante dicho índice. Igual que para el resto de las temporadas, la posición 1 en esta escala corresponde a la mayor jerarquía alcanzada por un macho.

Tabla V.3.3.8 INDOM de los machos observados durante el 2008.

TEMPORADA 2008								
♂	Vi	ITi	ITG	MD	Vi/ITi	ITi/ITg	MD/NM-1	INDOM
st40st	54	55	166	16	0,98	0,33	0,89	2,20
st61st	55	55	166	15	1,00	0,33	0,83	2,16
st36st	18	19	166	3	0,95	0,11	0,17	1,23
st48st	12	19	166	6	0,63	0,11	0,33	1,08
st42st	5	11	166	4	0,45	0,07	0,22	0,74
st66st	4	9	166	2	0,44	0,05	0,11	0,61
Pazul	0	16	166	9	0,00	0,10	0,50	0,60
st57st	4	10	166	2	0,40	0,06	0,11	0,57
Cbca	3	13	166	3	0,23	0,08	0,17	0,48
st68st	2	6	166	1	0,33	0,04	0,06	0,43
st51st	3	10	166	1	0,30	0,06	0,06	0,42
Pverde	2	41	166	2	0,05	0,25	0,11	0,41
Azul y Rojo	2	13	166	2	0,15	0,08	0,11	0,34
Xroja	1	5	166	1	0,20	0,03	0,06	0,29
st62st	1	10	166	1	0,10	0,06	0,06	0,22
Pamar	0	18	166	0	0,00	0,11	0,00	0,11
A1253	0	16	166	0	0,00	0,10	0,00	0,10
A104	0	4	166	0	0,00	0,02	0,00	0,02
st60st	0	2	166	0	0,00	0,01	0,00	0,01

En el curso de las tres temporadas de estudio se observaron 4 reversiones, es decir, existieron 4 díadas de machos (st38st-st41st, st41st-st47st, st39st-st36st y st45st-st51st) en las que se observó que el sentido de la dominancia cambió a lo largo de la temporada. Este valor es bajo y si se tiene en cuenta la cantidad de machos observados evidenciaría un alto grado de linealidad en la jerarquía de los machos en el área de estudio.

#### V.3.4 Factores involucrados en la dominancia entre machos

Durante el año 2006, se obtuvo la longitud estandar de 16 machos observados en los harenes de estudio, esta medida se correlacionó positivamente con el INDOM alcanzado por estos machos ( $sr=0,721$ ,  $p=0,001$ ) y se presenta a continuación en la Figura V.3.4.1

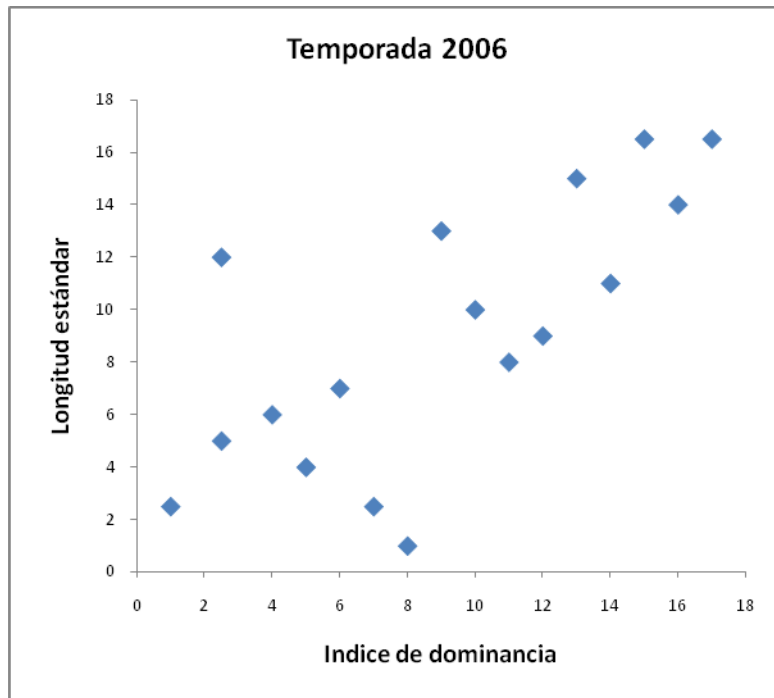


Figura V.3.4.1. Correlación entre el tamaño y la dominancia de los machos identificados durante la temporada 2006.

Asimismo, durante el año 2007 también se obtuvo una correlación positiva ( $r=0,667$ ;  $p=0,043$ ) entre el tamaño de 9 machos y su correspondiente INDOM. Esta correlación es presentada en la Figura V.3.4.2.

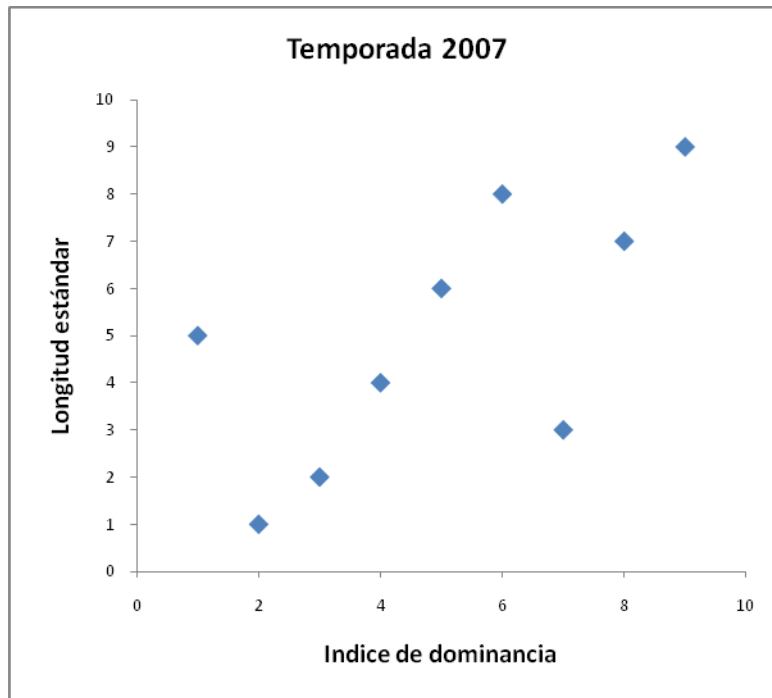


Figura V.3.4.2. Correlación entre el tamaño y la dominancia de los machos observados durante la temporada 2007.

En cuanto a la permanencia en la colonia, también se observó una correlación con el índice de dominancia alcanzado por los machos. Esta correlación fue positiva y significativa durante los años 2006 ( $sr= 0,557$   $p=0,025$ ) y 2008 ( $sr= 0,598$   $p=0,009$ ), mientras que para el año 2007, la relación tuvo una tendencia similar pero no significativa al nivel de confianza elegido ( $sr=0,486$   $p=0,092$ ). Las correlaciones obtenidas durante el año 2006 y 2008 se presentan en la Figura V.3.4.3 y la Figura V.3.4.4 respectivamente.

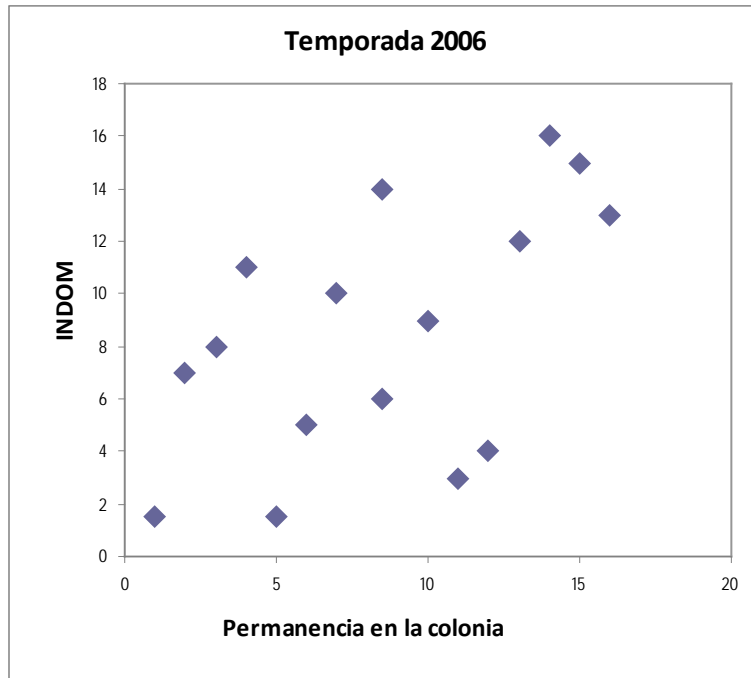


Figura V.3.4.3. Correlación entre la permanencia de los machos en la colonia y su respectivo INDOM durante el año 2006.

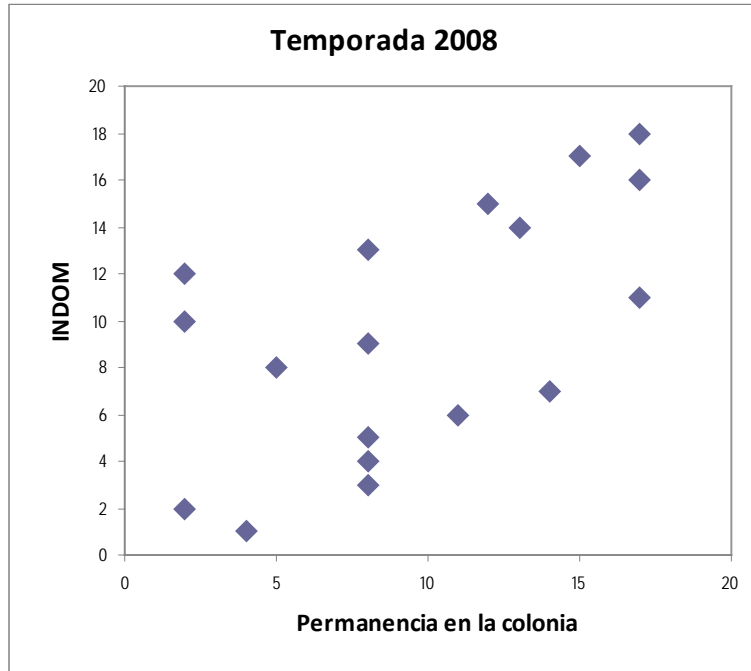


Figura V.3.4.3. Correlación entre la permanencia de los machos en la colonia y su respectivo INDOM durante el año 2008.

### **V.3.5 Agrupamiento de los machos en relación con los actos de conducta realizados**

Para cada temporada, se obtuvo la frecuencia con que cada uno de los machos realizó los distintos actos de conducta durante las interacciones agonísticas en las que participó. Al dividir estas frecuencias por el total de actos realizados, se obtuvo para cada macho la proporción con que realizó cada acto de conducta. Este procedimiento se aplicó para todos los machos observados en los harenes de estudio (observaciones de comportamiento) durante las tres temporadas.

Estas proporciones se analizaron mediante un MDS (ver sección de Materiales y Métodos), y se obtuvo para cada temporada un gráfico de la disposición (en un espacio multidimensional) de los machos en base a similitudes en las proporciones de actos de conducta realizados. Sobre estos gráficos, se identificaron grupos de machos en base a su cercanía. Estos grupos se sometieron a un análisis (Simper) a fin de evaluar el porcentaje de similitud entre los machos pertenecientes a cada grupo. A continuación, se presentan para cada temporada el gráfico y el análisis Simper correspondiente.

Durante la temporada 2006, de los 14 machos considerados, 11 pudieron ser reunidos en tres grupos distintos. De los machos que no se consideraron dentro de los grupos, la posición del st51st es cercana al grupo 2. El st39st si bien fue más frecuentemente observado en la temporada como No asociado, también fue macho Alfa por varios días, lo cual explica su posición más cercana al grupo 1. El macho st53st está alejado de todos los grupos. Este agrupamiento se presenta a continuación en la Figura V.3.5.1.



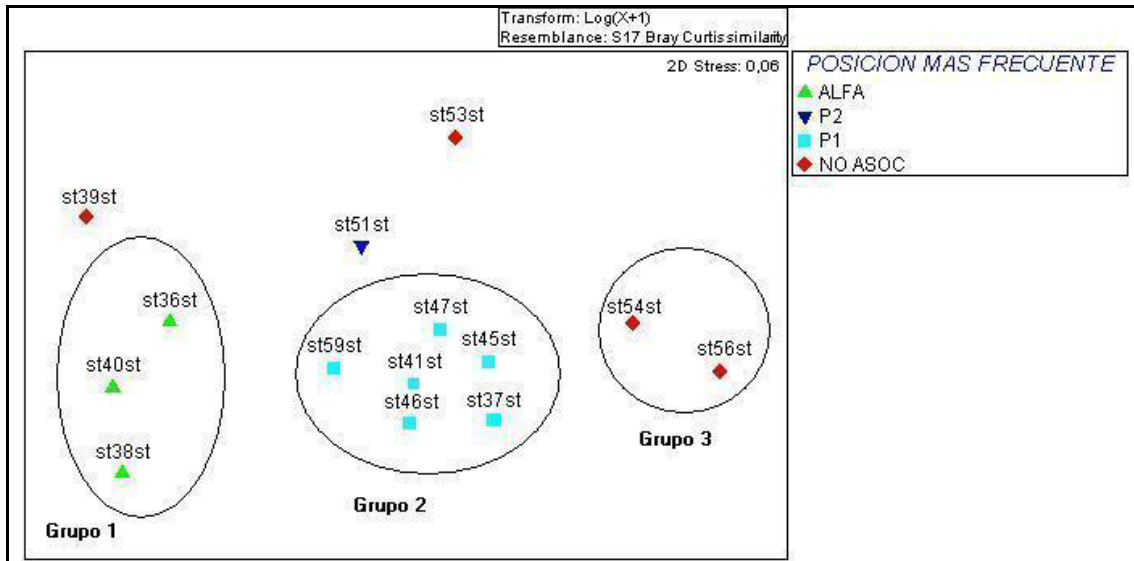


Figura V.3.5.1. Agrupamiento de los machos observados durante el año 2006 en base al análisis MDS realizado.

El porcentaje de similitud dentro de cada grupo y la contribución de los distintos actos a dicha similitud fueron los siguientes:

➤ **Grupo 1: Formado por los machos st36st, st38st y st40st**

- Promedio de similitud: 69,5%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
VD	39,01	39,01
DZD	16,43	55,44
AD	16,38	71,82
EFSA	8,99	80,81
PC	4,87	85,68
MU	4,37	90,05

➤ **Grupo 2: Formado por los machos st37st, st41st, st45st, st46st, st47st y st59st**

- Promedio de similitud: 72,22%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
RT	30,88	30,88
VD	17,97	48,84
GP	11,00	59,85
RTR	9,24	69,09
DZD	6,86	75,94
EFSA	4,19	80,13
AD	3,66	83,79
ES	3,51	87,30

➤ **Grupo 3: Formado por los machos st54st y st56st**

- Promedio de similitud: 73,60%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
RT	68,21	68,21
GP	11,73	79,95
IN	8,12	88,07
AD	7,92	95,99

En este año se observa que la similitud entre los machos de los grupos elegidos rondó entre un 69,5 y un 73,6 %. En cada grupo, los actos que más contribuyen (hasta un 80% aproximadamente) fueron distintos. Por ejemplo, en el grupo 1 la contribución de los actos corresponde sólo a actos de agresión, mientras que en el grupo 2 aparecen tanto actos de sumisión (RT y RTR) como de agresión (VD y DZD) contribuyendo ampliamente a la similitud. Finalmente en el grupo 3 el acto que más contribuye es uno de sumisión (RT) y el resto son actos ambiguos.

En la temporada reproductiva del año 2007 nuevamente pudieron identificarse tres grupos distintos. Éstos agrupan 11 de los 13 machos considerados en el análisis.

De los machos solitarios o no agrupados, el st41st se encuentra en una posición intermedia entre el grupo 1 y el 3, mientras que el macho XV está alejado de todos los grupos. Estas relaciones de agrupamiento se presentan a continuación en la Figura V.3.5.2.

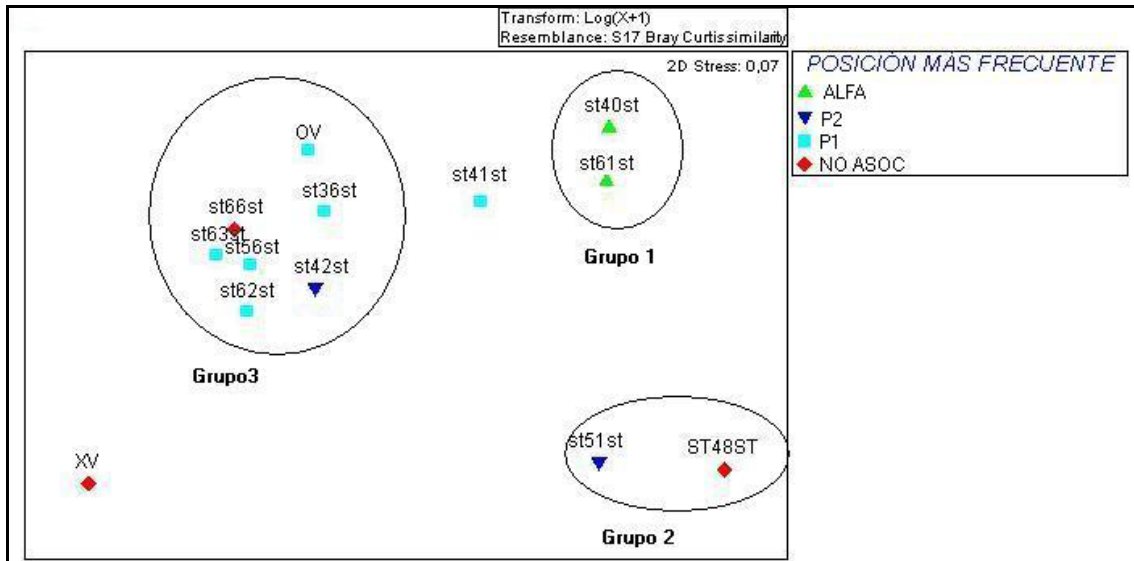


Figura V.3.5.2. Agrupamiento de los machos observados durante el año 2007, en base al análisis MDS realizado.

La similitud dentro de estos grupos así como la contribución de estos actos a la misma fue la siguiente:

➤ **Grupo 1: Formado por los machos st40st y st61st**

- Promedio de similitud: 73,21%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
VD	36,91	36,91
DZD	17,71	54,63
EMP	8,25	62,88
AD	7,07	69,95
BO/BO	7,01	76,96
GP	7,01	83,97
EFTP	6,39	90,35

➤ **Grupo 2: Formado por los machos st36st, st42st, st56st, st62st, st63st, OV y st66st**

- Promedio de similitud: 67,46%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
RT	47,93	47,93
GP	16,12	64,05
IN	11,64	75,69
VD	11,21	86,90
AD	7,50	94,40

➤ **Grupo 3: Formado por los machos st48st y st51st**

- Promedio de similitud: 68,05%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
BO/BO	25,03	25,03
SAM	15,77	40,79
MU	15,77	56,56
EMP	11,62	68,18
EFTP	7,71	75,89
RTR	5,18	81,07
GP	5,18	86,25
EFSA	5,18	91,43

Una vez más, la similitud dentro de los grupos superó el 60% y al igual que en la temporada anterior, los actos que más contribuyeron a esta similitud fueron distintos en cada grupo. Nuevamente, el grupo 1 está caracterizado por actos exclusivamente de agresión con y sin contacto. El grupo 2 tiene la mayor contribución en actos de sumisión y retirada, aunque también aparece la VD como acto de agresión. En cuanto al grupo 3, las mayores contribuciones corresponden a actos involucrados en las interacciones de tipo CCA (ver Capítulo IV).

En la última temporada (2008), el agrupamiento (Figura V.3.5.3) resultó más difícil de interpretar, sin embargo, se identificaron 4 grupos que reúnen en total 14 de los 18 machos analizados. De los machos que no pudieron ser agrupados, se observa que el st48st se posicionó entre los grupos 1 y 4, mientras que la disposición de los machos st42st AFN104 fue lejana al resto de los grupos.

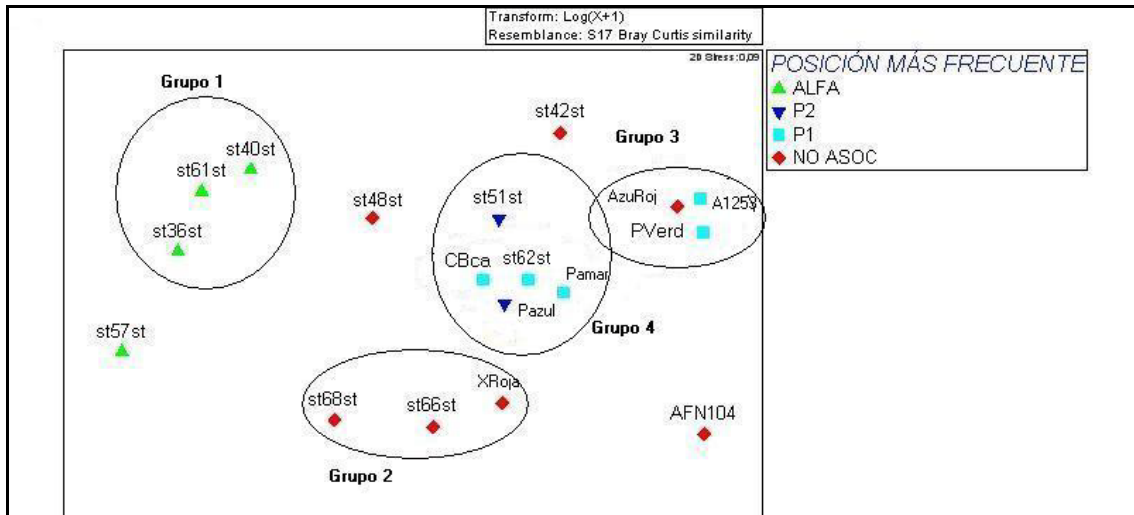


Figura V.3.5.3 Agrupamiento de los machos observados durante el año 2008, en base al análisis MDS realizado

La similitud dentro de cada grupo y la contribución de los actos de conducta a esta similitud fue la siguiente.

➤ **Grupo 1: Formado por los machos st36st, st40st, st61st**

- Promedio de similitud: 72,63 %

Actos	Contribución%	Contribución Acumulada%
VD	24,99	24,99
EMP	12,83	37,82
BO/BO	11,90	49,72
MU	9,05	58,77
DZD	9,04	67,80
SAM	8,96	76,76
AD	4,92	81,68
MS	4,12	85,80
EFTP	3,39	89,19
EFSA	2,26	91,45

➤ **Grupo 2: Formado por los machos st66st, st68st, XRoja**

- Promedio de similitud: 56,09 %

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
MU	18,73	18,73
RT	16,57	35,30
GP	14,91	50,22
VD	11,77	61,99
EFTP	9,05	71,04
EFSA	6,69	77,72
DZD	6,14	83,87
RTR	4,37	88,24

VS                    4,37                    92,61

➤ **Grupo 3: Formado por los machos PVerde, A 1253, AzuRoj**

- Promedio de similitud: 87,44

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
RT	50,00	50,00
GP	25,02	75,02
AD	12,28	87,29
IN	8,43	95,72

➤ **Grupo 4: Formado por los machos st62st, PAma., CBca, st51st y PAzul.**

- Promedio de similitud: 72,14%

Actos	Contribución %	Contribución Acumulada%
RT	24,30	24,30
GP	19,60	43,90
DZD	11,86	55,76
AD	10,19	65,95
VD	6,71	72,66
IN	6,71	79,38
RTR	4,71	84,09
VS	4,71	88,81
ES	3,98	92,79

La similitud de los grupos varió entre 56 y 87 %. El grupo con mayor porcentaje de similitud (3) está caracterizado por actos de agresión y actos ambiguos, mientras que en el de menor similitud (2), los actos que más contribuyeron pertenecen a distintas categorías. Así, encontramos que el 70% de la contribución fue por actos de agresión con contacto (MU), actos de sumisión sin contacto (RT), actos ambiguos (GP) y actos de agresión sin contacto (VD y EFSA). En esta temporada también se observó que en el grupo 1 la contribución fue exclusivamente de actos de agresión con y sin contacto. Finalmente, en el grupo 4 la contribución fue una combinación de actos de agresión y sumisión pero ambos sin contacto físico.

### V.3.6 Éxito reproductivo

La proporción de machos que alcanzó a copular al menos una vez varió entre las temporadas de estudio. Durante el 2006, el 47 % de los machos observados lograron copular, las cópulas observadas se distribuyeron entre 5 machos periféricos y 3 machos Alfa. En esta temporada los machos Alfa (37% de los machos que copularon) realizaron el 74,5% de las cópulas. Por su parte, durante el año 2007, nueve machos (64 % del total de machos) lograron al menos una copula, 2 de éstos fueron machos Alfa, mientras que los 7 restantes fueron machos periféricos. Una vez más, el mayor porcentaje de las cópulas (70 %) fueron realizadas tan solo por dos machos. Mientras que en la temporada 2008 sólo 5 machos (26 %) lograron copular. De de estos, 4 ocuparon la posición de macho Alfa y 1 fue periférico. Así, el 96 % de las cópulas observadas se distribuyó entre los 4 machos Alfa.

A continuación, se presenta en la Tabla V.3.6, el índice de éxito reproductivo (ENFI) obtenido para cada macho en las tres temporadas de estudio. Además, en la misma Tabla se informan los valores de los parámetros considerados para la estimación de dicho índice.

Tabla V.3.6 Valor del ENFI obtenido para los machos en cada temporada de estudio.

<b>2006</b>	<b>Nº CÓPULAS</b>	<b>ENFI</b>	<b>Tamaño del harén</b>
st36st	21	10,05	45
st38st	25	16,49	62
st40st	24	14,81	58
st41st	7	4,62	62
st45st	6	3,70	58
st46st	5	3,30	62
st47st	5	3,30	62
st59st	1	0,62	58
<b>Total cópulas</b>	<b>94</b>		

<b>2007</b>	<b>Nº CÓPULAS</b>	<b>ENFI</b>	<b>Tamaño del harén</b>
st36st	11	10,59	78
st40st	35	33,70	78
st41st	6	5,78	78
st42st	2	1,93	78
st51st	1	0,67	54
st56st	1	0,96	78
st61st	22	14,67	54
st63st	1	0,96	78
st66st	2	1,33	54
<b>Total cópulas</b>	<b>81</b>		

<b>2008</b>	<b>Nº CÓPULAS</b>	<b>ENFI</b>	<b>Tamaño del harén</b>
st36st	14	6,35	34
st40st	19	17,73	70
st57st	11	4,84	33
st61st	28	20,91	56
st62st	3	2,80	70
<b>Total cópulas</b>	<b>75</b>		



Como se puede observar en la Figura V.3.6, el éxito reproductivo de los machos estuvo positivamente correlacionado ( $sr=0,936$   $p<0,001$ ) con su índice de dominancia.

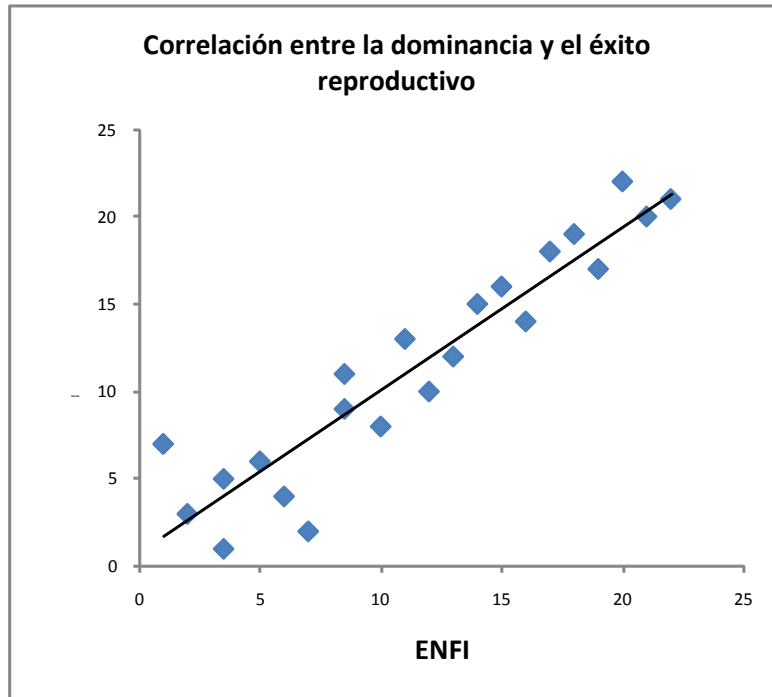


Figura V.3.6 Correlación entre el éxito reproductivo de los machos y su dominancia.

### V.3.7 Estrategias agonísticas/reproductivas.

Con el objetivo de caracterizar a los grupos e identificar estrategias agonísticas y reproductivas se comparó para cada temporada, la posición de los machos, los actos de conducta que los agrupan y el éxito reproductivo obtenido.

Como se observa en la Tabla V.3.7.1 durante la temporada reproductiva del año 2006, aquellos machos cuya posición era la más frecuente en el harén fue también la más frecuente en la temporada y se comportaron de manera semejante. Por ejemplo, todos los machos cuya posición más frecuente en la temporada fue la de

machos Alfa, realizaron más frecuentemente actos de agresión. Asimismo, todos los machos cuya posición más frecuente en la temporada fue la de Periférico 1 (P1), se caracterizaron por una alta frecuencia de retirada y de vocalización dirigida. Por su parte, los machos cuya posición más frecuentemente fue como no asociados o bien como periféricos 2 (P2) se comportaron de manera semejante, realizando en mayor proporción actos de sumisión (RT) y actos ambiguos. También se observó que el comportamiento de estos machos se asemeja por la ausencia del uso de actos de agresión.

En cuanto al éxito reproductivo, sólo los machos que usualmente fueron Alfa o P1, llegaron a copular en la temporada.

Tabla V.3.7.1 Información utilizada para la identificación de estrategias durante el 2006.

MACHO	POSICIÓN MÁS FRECUENTE EN EL HARÉN	POSICIÓN MÁS FRECUENTE EN LA TEMPORADA	ACTOS MÁS FRECUENTES OBTENIDOS MEDIANTE EL ANÁLISIS SIMPER								ENFI
			VD	DZD	AD	EFSA	PC	MU			
st36st	ALFA	ALFA	VD	DZD	AD	EFSA	PC	MU			10,05
st38st	ALFA	ALFA	VD	DZD	AD	EFSA	PC	MU			16,49
st39st	ALFA	NO ASOCIADO	NO AGRUPADO								0
st40st	ALFA	ALFA	VD	DZD	AD	EFSA	PC	MU			14,81
st37st	P1	P1	RT	VD	GP	RTR	DZD	EFSA	AD	ES	4,62
st41st	P1	P1	RT	VD	GP	RTR	DZD	EFSA	AD	ES	0
st45st	P1	P1	RT	VD	GP	RTR	DZD	EFSA	AD	ES	3,7
st46st	P1	P1	RT	VD	GP	RTR	DZD	EFSA	AD	ES	3,3
st47st	P1	P1	RT	VD	GP	RTR	DZD	EFSA	AD	ES	3,3
st59st	P1	P1	RT	VD	GP	RTR	DZD	EFSA	AD	ES	0,62
st51st	P2	P2	RT	GP	IN	AD					0
st53st	P2	NO ASOCIADO	NO AGRUPADO								0
st54st	P1	NO ASOCIADO	RT	GP	IN	AD					0
st56st	P2	NO ASOCIADO	RT	GP	IN	AD					0

Una vez más, durante el año 2007 (Tabla V.3.6.2), los machos que estuvieron más frecuentemente en la posición Alfa se comportaron de manera semejante. Al igual que lo observado en el 2006, los dos actos que contribuyeron en mayor porcentaje a la similitud en este grupo fueron nuevamente la vocalización dirigida (VD) y el desplazamiento dirigido (DZD). Asimismo, tampoco se observaron actos de sumisión en este grupo. Igual que en la temporada anterior, estos machos tuvieron el éxito reproductivo más alto registrado durante el 2007. De los 6 machos que ocuparon usualmente la posición P1, 5 se comportaron de manera similar y 4 de estos 6 obtuvieron al menos una cópula. En cuanto al resto de las posiciones, en esta temporada se observaron diferencias en los comportamientos, existiendo 2 machos que ocuparon la posición P2 y se comportaron igual que los P1. Estos dos machos también consiguieron copular. Mientras que los dos machos restantes que se asemejaron en su comportamiento tuvieron distintas posiciones y éxitos reproductivos.

Tabla V.3.6.2 Información utilizada para la identificación de estrategias durante el 2007.

MACHOS	POSICIÓN MÁS FRECUENTE EN EL HAREN	POSICIÓN MÁS FRECUENTE EN LA TEMPORADA	ACTOS MAS FRECUENTES OBTENIDOS MEDIANTE EL ANÁLISIS SIMPER								ENFI
			VD	DZD	EMP	AD	BO/BO	GP	EFTP		
ST40ST	ALFA	ALFA	VD	DZD	EMP	AD	BO/BO	GP	EFTP		33,7
ST61ST	ALFA	ALFA	VD	DZD	EMP	AD	BO/BO	GP	EFTP		14,67
ST48ST	ALFA	NO ASOCIADO	BO/BO	SAM	MU	EMP	EFTP	RTR	GP	EFSA	0
ST36ST	P1	P1	RT	GP	IN	VD	AD				10,59
ST56ST	P1	P1	RT	GP	IN	VD	AD				0,96
ST41ST	P1	P1	NO AGRUPADO								5,78
ST62ST	P1	P1	RT	GP	IN	VD	AD				0
ST63ST	P1	P1	RT	GP	IN	VD	AD				0,96
OV	P1	P1	RT	GP	IN	VD	AD				0
ST42ST	P2	P2	RT	GP	IN	VD	AD				1,93
ST51ST	P2	P2	BO/BO	SAM	MU	EMP	EFTP	RTR	GP	EFSA	0,67
ST66ST	P2	NO ASOCIADO	RT	GP	IN	VD	AD				1,33
XV	P2	NO ASOCIADO	NO AGRUPADO								0

Finalmente, en la temporada reproductiva del año 2008 (Tabla V.3.6.3), al igual que lo observado en los otros años la mayoría de los machos Alfa se asemejaron en su comportamiento. También en este año el acto que mayor contribución aportó a la similitud del grupo fue la VD, sin embargo, el resto de los actos que contribuyeron en gran medida fueron de agresión con contacto físico. Nuevamente, en este grupo se encontraron los machos con mayor éxito reproductivo.

El resto de los machos se dividieron en tres grupos. Por un lado, algunos machos P1 y P2 se asemejaron por retirarse la mayoría de las veces, pero realizando también actos de agresión como el DZD y la VD. A este grupo, perteneció el único macho periférico (P1) que copuló en la temporada. Los dos machos P1 restantes, se comportaron siempre como machos sumisos. El tercer grupo, corresponde a machos No asociados que exhibieron altas frecuencias tanto de mordida (MU) como de retirada.

Tabla V.3.6.3 Información utilizada para la identificación de estrategias durante el 2008.

MACHO	POSICIÓN MÁS FRECUENTE EN EL HARÉN	POSICIÓN MÁS FRECUENTE EN LA TEMPORADA	ACTOS MÁS FRECUENTES OBTENIDOS MEDIANTE EL ANÁLISIS SIMPER										ENFI
			VD	EMP	BO/BO	MU	DZD	SAM	AD	MS	EFTP		
st36st	ALFA	ALFA	VD	EMP	BO/BO	MU	DZD	SAM	AD	MS	EFTP	6,35	
st40st	ALFA	ALFA	VD	EMP	BO/BO	MU	DZD	SAM	AD	MS	EFTP	17,7	
st57st	ALFA	ALFA	NO AGRUPADO									4,84	
st61st	ALFA	ALFA	VD	EMP	BO/BO	MU	DZD	SAM	AD	MS	EFTP	20,9	
st48st	ALFA	NO ASOCIADO	NO AGRUPADO									0	
st62st	P1	P1	RT	GP	DZD	AD	VD	IN	RTR	VS	ES	2,8	
Pamar	P1	P1	RT	GP	DZD	AD	VD	IN	RTR	VS	ES	0	
Pverde	P1	P1	RT	GP	AD	IN						0	
Cbca	P1	P1	RT	GP	DZD	AD	VD	IN	RTR	VS	ES	0	
A1253	P1	P1	RT	GP	AD	IN						0	
st42st	P1	NO ASOCIADO	NO AGRUPADO									0	
st51st	P2	P2	RT	GP	DZD	AD	VD	IN	RTR	VS	ES	0	
Pazul	P2	P2	RT	GP	DZD	AD	VD	IN	RTR	VS	ES	0	
Xroja	P2	NO ASOCIADO	MU	RT	GP	VD	EFTP	EFSA	DZD	RTR	VS	0	
st66st	P2	NO ASOCIADO	MU	RT	GP	VD	EFTP	EFSA	DZD	RTR	VS	0	
st68st	P2	NO ASOCIADO	MU	RT	GP	VD	EFTP	EFSA	DZD	RTR	VS	0	
A104	0	NO ASOCIADO	NO AGRUPADO										
Azul y Rojo	P2	NO ASOCIADO	RT	GP	AD	IN							

## V.4 DISCUSIÓN

### V.4.1 Tamaño, permanencia y jerarquía

El alto grado de dimorfismo sexual basado en diferencias de tamaño observadas en el elefante marino del sur sugiere que las presiones selectivas estarían favoreciendo el aumento de tamaño por sobre otros factores. Por lo tanto, el alcanzar un tamaño grande debería conferirle al individuo alguna ventaja adaptativa. Como se aprecia aquí, el tamaño de los machos presentes en el área, se correlacionó positivamente con la jerarquía alcanzada por éstos. Lo cual confirma lo observado en otras poblaciones de la especie (McCann 1981, Modig 1996). Ahora bien, ¿qué ventaja representa para un macho poseer un tamaño tan grande? En primer lugar, los machos de la especie ayunan durante todo la temporada reproductiva (Laws 1956), con lo cual, la energía necesaria para afrontar los costos asociados a la competencia y el control de las hembras, provienen de las reservas de energía con que cada macho cuenta al inicio de la temporada. Precisamente, en la especie del norte (Deustch et al. 1990), así como en la del sur (Galimberti et al. 2007), se observó que las actividades asociadas al control de los harenes explican entre el 47 y 52 %, de la diferencias registradas en la pérdida de peso (costo energético) entre machos de diferente rango jerárquico. En este contexto, los machos más grandes contarían con mayores reservas energéticas para afrontar los costos asociados a la reproducción. En relación con esto, en el Capítulo IV, se observó que en las interacciones más largas (CCA), la alta frecuencia en el intercambio de algunos actos de conducta, como el empuje (EMP), podría acarrear un importante costo energético. Este tipo de interacciones fueron usualmente observadas como consecuencia del desafío por la posesión de un harén (Obs. Pers.). En este contexto, el mayor tamaño representaría una ventaja para los machos, dado que podrían afrontar los costos energéticos requeridos tanto para la adquisición de un harén como para la defensa exitosa del mismo.

En cuanto a la relación entre el dominio y la permanencia en playa, (ver sección materiales y métodos, apartado V.2.4), existió una correlación positiva y significativa en dos (2006 y 2008) de las tres temporadas analizadas. Durante el 2007 dicha tendencia fue semejante pero no significancia al nivel de confianza elegido, esto podría deberse a que en ese año en particular, el grupo de investigadores arribó al área de estudio aproximadamente a la mitad de la temporada reproductiva, por lo cual las reales permanencias de los machos en la colonia no se conocieron. Asimismo, si bien para el resto de los años, el arribo de los investigadores al área se produjo durante el comienzo de la lactancia, muchos de los machos que ocuparon la posición de Alfa ya estaban presentes (Obs. Pers.). Por ende, los valores de permanencia de esos machos serían aun mayores, lo cual en teoría generaría una correlación más fuerte.

En términos de estrategias energéticas, resulta lógico esperar que los machos de la especie tendieran a llegar a la colonia en una fecha cercana al momento en que las hembras están receptivas (Haley et al. 1994). Es decir, esto les conferiría la ventaja de prolongar el tiempo de adquisición de reservas energéticas, y como consecuencia arribar a la playa con mayor tamaño. Sin embargo, la correlación observada sugiere que los machos dominantes son aquellos que llegan antes. Lo cual en principio, no tiene mucho sentido dado que las hembras comienzan a estar receptivas aproximadamente 24 días después de su arribo (ver Capítulo II, sección Materiales y Métodos, apartado II.2.3, pico de estro PHE). Si bien en este estudio las fechas precisas de arribo por parte de los machos no se conocen, se observó que los machos más dominantes estuvieron presentes desde el inicio de la temporada. En este contexto, la relación positiva entre la permanencia prolongada en la colonia y la dominancia alcanzada (INDOM), respondería a que la residencia previa estaría actuando como una de las asimetrías que intervienen en la resolución de los conflictos (Leimar & Enquist 1984).

De hecho, en otras especies (Alcock 1975, Davies 1978) se observó que los individuos que son residentes previos en un lugar determinado, ganan considerablemente mayor cantidad de interacciones, inclusive cuando el resto de las asimetrías, como por ejemplo el tamaño, están equilibradas (Riechert 1978). Por lo tanto, el arribo temprano a la colonia podría representar una ventaja adicional para los machos durante las interacciones agonísticas. Además, el hecho de arribar a una colonia posteriormente al establecimiento de la jerarquía social, significaría que el nuevo macho debería competir con muchos machos en poco tiempo a fin de establecer su lugar en esa jerarquía. Precisamente, en la especie del norte Haley (1990) observó que inclusive aquellos machos que llegaron tarde y lograron derrotar a un macho dominante, no adquirieron la categoría del derrotado automáticamente. En este estudio, esta situación puede ser interpretada a partir de los valores de los distintos términos del INDOM y de la matriz de dominancia. Por ejemplo, si observamos el macho st40st, se aprecia que fue el más dominante durante las tres temporadas. Al comparar este macho con el subordinado inmediato en cada temporada, se observa que el valor que más los diferencia es el del tercer término. Con lo cual, parecería que, al menos mediante este índice, la cantidad de rivales que un macho puede derrotar contribuye significativamente a la dominancia alcanzada.

En definitiva, la estrategia de llegar tarde, aunque resulte aparentemente ventajosa en términos energéticos, no necesariamente es la más exitosa. Precisamente, Haley (1994) observó que en el elefante marino del norte, los machos con menor residencia y mayor tamaño no contaban con una ventaja significativa sobre aquellos machos más livianos y con mayor tiempo de residencia. Esto sugiere que el tamaño y la residencia previa estarían actuando en conjunto como factores involucrados en la dominancia de los machos.



Otro de los factores que habitualmente se relaciona con la dominancia y el establecimiento de jerarquías en el elefante marino es la experiencia previa (Deustch 1994). Si bien en el presente estudio no se realizó un análisis relacionando la experiencia con la dominancia, se observa que aquellos machos que regresaron al área de estudio, lograron dominar proporcionalmente mayor cantidad de machos que en temporadas anteriores. Esta tendencia se puede observar en la Tabla V.4.1, en la cual se presenta la proporción de machos que cada individuo dominó en las distintas temporadas. Esta proporción puede no ser enteramente comparable, dado que en algunos casos los machos variaron entre las temporadas. No obstante, se observa en la mayoría de los individuos que regresaron a la colonia una tendencia a dominar proporcionalmente más machos en años sucesivos. Esto podría sugerir que la experiencia previa, es decir la participación en temporadas reproductivas anteriores, influye positivamente en la dominancia.

Rango jerárquico 2006	Proporción de machos dominados	Rango jerárquico 2007	Proporción de machos dominados	Rango jerárquico 2008	Proporción de machos dominados
st40st	1,00	st40st	1,00	st40st	1,00
st38st	no volvió	st61st	0,92	st61st	0,94
st39st	no volvió	st36st	0,85	st36st	0,89
st36st	0,81	st41st	0,77	st48st	0,83
st41st	0,75	OV		st42st	0,78
st47st	no volvió	st62st	0,62	st66st	0,72
st46st	no volvió	st66st	0,54	Pazul	
st45st	no volvió	st56st	0,46	st57st	
st59st	no volvió	st42st	0,38	Cbca	
st53st	no volvió	st51st	0,30	st68st	
st37st	no volvió	st63st	no volvió	st51st	0,44
st51st	0,31	XV		Pverde	
st54st	no volvió	st48st	0,08	Azul y Rojo	
st56st	0,19	st52st	0,00	Xroja	
st42st	0,13			st62st	0,22
st60st	0,06			Pamar	
st52st	0,00			A1253	
				A104	
				st60st	0

Tabla V.4.1 Proporción de machos que cada individuo dominó en cada temporada

#### V.4.2 Estrategias y éxito reproductivo

Como se observa en las tablas V.3.6.1., V.3.6.2 y V.3.6.3, la mayoría de los machos de la especie pueden ser agrupados y caracterizados en relación con su comportamiento y su posición más frecuente en la playa. Sin embargo, la similitud dentro de estos agrupamientos es mayor para los machos Alfa.

La similitud entre estos machos, a base de los actos de conducta que realizaron con mayor frecuencia, tiene varias cosas en común. Por ejemplo, en todas las temporadas de estudio se observa que los machos Alfa realizan diversos actos de agresión con y sin contacto físico, de los cuales, el más frecuente fue siempre la vocalización dirigida (VD). La contribución del resto de los actos de agresión varió en todas las temporadas, sin embargo, el empuje (EMP), el boca con boca (BO/BO) y la

mordida (MU) fueron frecuentes en 2 de las 3 temporadas. Lo cual evidenciaría una alta participación en interacciones del tipo CCA (ver Capítulo 4). Asimismo, en este grupo, la sumisión no aportó nunca a la similitud entre individuos. Finalmente, los machos Alfa también comparten porcentajes considerables de alerta dirigida (AD) en todas las temporadas.

En definitiva, los machos que alcanzan la posición Alfa y logran mantenerla durante períodos prolongados en la temporada, están bastante tiempo alertas y se comportan siempre agresivamente haciendo uso de la mayor diversidad de actos de conducta. Además, la alta participación en interacciones CCA, puede ser consecuencia de la estrategia empleada para ganar el dominio de un harén. Esta estrategia es la más exitosa en términos reproductivos, dado que en todas las temporadas los valores más altos de ENFI corresponden a machos Alfa.

Al igual que lo observado en los machos Alfa, la mayoría de los machos periféricos más cercanos al harén (P1), fueron agrupados por similitudes en la frecuencia con que realizan determinados actos. En este grupo (P1), el acto más frecuente fue siempre la retirada. También en todas las temporadas se observa que los actos de agresión que contribuyen a la similitud en el grupo, fueron siempre aquellos que no involucran contacto físico. Los machos de este grupo también se mantuvieron alerta en todas las temporadas. En resumen, los machos periféricos que se encuentran más cercanos al harén, en la mayoría de las interacciones agonísticas responden retirándose. Además, la ausencia de actos de agresión con contacto físico contribuyendo a la similitud evidenciaría que, inclusive cuando los machos se comportan agresivamente, la escalada en la interacción no es frecuente.

Esta estrategia agonística probablemente responda a que, debido a su cercanía al harén, la mayoría de las veces los P1 interactúan con machos Alfa generándose interacciones asimétricas del tipo SCS. Ahora bien, ¿qué ventaja representa para un macho P1 quedarse en la cercanía de un harén y estar así expuesto a frecuencias altas de agresión por parte de los machos dominantes? Si observamos el éxito reproductivo de los machos que adoptaron esta estrategia, se aprecia que en todas las temporadas al menos un macho logró copular. Muchas de estas cópulas fueron con hembras que regresaban al mar después de destetar a su cachorro, y por lo tanto con una alta posibilidad de estar ya fertilizadas. No obstante, otras tantas cópulas de machos periféricos fueron dentro de los harenes sin ser detectados por los Alfa, o bien en ocasiones en que éste interactuó con otros machos. Por tanto, estar asociado a un harén de tamaño grande en una posición cercana (Tabla V.3.2.3), representa una estrategia alternativa ante la imposibilidad de dominar uno. Los machos agrupados en el resto de las posiciones en la playa, esto es, machos periféricos más lejanos (P2) y machos no asociados, se asemejan mucho menos entre sí. No obstante, durante el año 2006 los machos P2 junto con algunos no asociados se agruparon por similitudes en la frecuencia de actos como la retirada (RT) y actos ambiguos tales como giro pivotando (GP), alerta dirigida (AD) e inacción (IN). Este grupo, además, se caracterizó en esta temporada por la ausencia de actos de agresión. Esto podría explicarse en relación con su distancia al harén. Así, estos machos siempre que interactuaron se retiraron, pero además en ocasiones no respondieron a la agresión dirigida por otro macho (frecuencia de IN). Si se interpreta este agrupamiento como una estrategia de los machos, la misma no es exitosa, dado que durante ese año ningún macho P2 o no asociado alcanzó a copular. Durante el 2007 no se encontró ningún patrón claro y se observó que algunos machos P2 y no asociados se comportaron igual que los machos P1. Mientras que, un macho no asociado (st51st), se comportó de manera muy agresiva, exhibiendo varios actos

típicos de las interacciones CCA, tal como se observa en los machos Alfa. En este año resulta difícil identificar una estrategia, y una posible explicación, es que los machos periféricos (P2) y los no asociados, imitaron el comportamiento de otros machos. Llamativamente, dicho año el grupo de machos (P2 y no asociados) lograron copular. Finalmente, durante el 2008, algunos P2 se comportaron igual que los P1. Curiosamente, algunos machos no asociados se agruparon por exhibir frecuencias semejantes de actos como la mordida y la retirada. Es decir, estos machos, participaron en interacciones de tipo CCA, pero con poco éxito.

En definitiva, alcanzar y mantener la posición de macho Alfa implica usualmente comportarse agresivamente y estar alerta, lo cual generaría un costo energético considerable, y una alta posibilidad de resultar herido. No obstante, el mayor éxito reproductivo asociado a esta posición compensaría estos riesgos. Por otro lado, la estrategia alternativa más claramente identificada aquí y que posibilitó al resto de los machos realizar algunas cópulas, es la de los machos P1. La misma implica mantenerse en una posición cercana al harén, no involucrarse frecuentemente en interacciones energéticamente costosas y que representen riesgos de lesiones y además mantenerse alerta, probablemente a fin de identificar el momento apropiado para copular. El resto de las posiciones no parecen estar asociadas a un comportamiento determinado y no se interpretan aquí como verdaderas estrategias.

## CONCLUSIONES FINALES

El comportamiento agonístico en especies sociales ocurre principalmente como consecuencia de la competencia por un recurso (Huntington & Turner 1987, Archer 1988, Andersson 1994). Este tipo de comportamiento influye en la dinámica de la población, generando por ejemplo el espaciamiento de los individuos. Además, altos niveles de agresión pueden influir negativamente en factores como la supervivencia de las crías (Christenson & Le Boeuf 1978). En tanto que, el principal efecto positivo del comportamiento agonístico es la adquisición del recurso por el cual se genera la competencia.

En el elefante marino, debido a que es una de las pocas especies de fócidos que reproducen bajo condiciones extremas de poliginia (Cassini 1999), el comportamiento agonístico cumple un rol importante en el éxito reproductivo de la especie. Este sistema de apareamiento genera una intensa competencia entre los machos de la especie por el acceso a las hembras reproductoras. La competencia toma la forma de interacciones agonísticas con distintos grados de complejidad, existiendo un conjunto de actos que van desde la amenaza hasta la sumisión, pudiendo o no involucrar el contacto físico.

Durante las interacciones agonísticas entre los machos presentes en Península Potter se identificó la ocurrencia de 27 distintos actos de conducta. Estos fueron agrupados, en relación con la presencia de contacto físico y con su función comunicativa, en las siguientes categorías:

- Actos de agresión con contacto físico
- Actos de agresión sin contacto físico
- Actos de sumisión con contacto físico
- Actos de sumisión sin contacto físico

- Actos ambiguos

A partir de la descripción de estos actos de conducta se confeccionó un etograma parcial referido al comportamiento agonístico de los machos. El mismo cuenta con mayor cantidad de actos que aquellos inventarios disponibles en la literatura (Laws 1956, Galimberti 1995, Fabiani 1996 y Braschi 2004). Particularmente, aquí se han descrito 7 actos de conducta que no han sido mencionados con anterioridad, la mayoría de los cuales involucran contacto físico entre los participantes. Estos son, la mordida sostenida, el sostén con mentón, el boca con boca, el agarre, el apoyo, el golpe con mentón y la detención.

Contar con un etograma en una etapa inicial de un estudio de comportamiento permite identificar unidades discretas (actos de conducta) que pueden ser medidas y comparadas. Por lo tanto, el etograma aquí generado constituye una herramienta útil para futuras investigaciones en la especie.

La frecuencia, el orden y el contexto en que se registraron estos actos, permitió identificar la existencia de 4 tipos distintos de interacciones agonísticas entre los machos de la especie. En principio, las interacciones se dividieron en relación con la presencia de actos de conducta que involucran contacto físico. Para la segunda división, se tomó en cuenta la respuesta del receptor ante el primer acto de agresión del emisor. Así, se identificó un tipo de interacción (SCS) sin contacto físico en la que ante un acto de agresión del emisor, uno de los machos respondió con un acto de sumisión. En el segundo tipo de interacción (SCA) sin contacto físico, ambos machos realizaron al menos un acto de agresión. Además, se identificó un tipo de interacción (CCS) en la que existió contacto físico, pero antes de que este ocurra, uno de los machos ya había exhibido un acto de sumisión. Finalmente, se registró un tipo de interacción (CCA) en las que ambos machos realizaron actos de agresión con contacto físico antes de que uno de ellos asumiera una postura de sumisión.

Puntualmente, en el área de estudio el tipo de interacción más frecuente entre machos fueron las SCS, estas se caracterizan por ser de corta duración, es decir involucran pocos actos de conducta. En este tipo de interacciones, existiría una gran asimetría entre los participantes, al punto tal que la primera, y muchas veces la única respuesta de uno de los machos fue un acto de sumisión. No obstante, se registraron interacciones más complejas (CCA), que están compuestas por una gran diversidad de actos y una duración muy superior a la del resto, incluyendo en ocasiones más de un centenar de actos. Este tipo de interacciones, consta de una etapa inicial donde los participantes evalúan recíprocamente las características físicas del oponente (Sanvito et al. 2007b). Probablemente, debido a que la asimetría es baja (tamaños semejantes), o bien a que el costo de retirarse es alto (perder el dominio de un harén), se produce una escalada en la interacción que genera una alta frecuencia de actos de agresión con contacto físico. Las transiciones entre estos actos evidenciaron que en un momento de la interacción, la ocurrencia de determinados actos de conducta como la mordida, el golpe con boca abierta y la mordida sostenida, genera respuestas de sumisión en el rival. También, se observó que luego de un intercambio frecuente de actos de conducta como el empuje, el boca con boca y el sostén de avance con mentón, los machos efectuaron un acto (el apoyo), que puede interpretarse como un descanso en la interacción. De ser así, los actos que preceden al apoyo serían energéticamente costosos y de esta forma esta instancia de la interacción coincide con un modelo teórico (Payne 1988), que explica las estrategias de los machos en base a los costos energéticos que cada uno esté dispuesto a asumir. Además, se concluye que en esta especie el éxito de las señales de sumisión depende del tipo de interacción, dado que durante las interacciones CCA los machos que resultaron ganadores del encuentro, continuaron atacando inclusive después de la aparición de estas señales.



Si bien en cada tipo de interacción los actos de conducta más frecuentemente observados fueron distintos, al analizar el conjunto de las interacciones agonísticas registradas, se observó que los machos de la especie realizan con mayor frecuencia actos que no involucran contacto físico. Más precisamente, la vocalización dirigida (VD) fue el acto más frecuente en los conflictos agonísticos entre machos.

Finalmente, se observó que el comportamiento agonístico a lo largo de la temporada es dinámico, existiendo mayor cantidad de interacciones agonísticas en determinados momentos de la época reproductiva. Estos picos de agresión se registraron durante la primera semana de noviembre en las tres temporadas, coincidiendo con el momento de mayor cantidad de hembras receptivas en la colonia.

En los machos del elefante marino del sur el resultado del comportamiento agonístico establece una jerarquía social (McCann 1981) y como consecuencia, la mayoría de las interacciones posteriores entre machos con experiencia previa se resuelve rápidamente. Esto fue corroborado por la observación frecuente de interacciones del tipo SCS. Como se mencionara, la duración de este tipo de interacciones respondería a la existencia de una marcada asimetría, probablemente en tamaño, entre los machos participantes. Precisamente, el tamaño es uno de los factores que por lo general se asocia al resultado de un encuentro agonístico y consecuentemente a la jerarquía alcanzada por los participantes (Modig 1996).

En este trabajo se confeccionó un índice de dominancia basado en una serie de proporciones que contemplan, para cada macho, las victorias, la cantidad de interacciones agonísticas en las que participó y la cantidad de machos derrotados, en relación con el grupo de machos observados. Dicho índice se expresa de la siguiente manera:  $INDOM(i) = \frac{V(i)}{IT(i) + IT(i)/ITG + MD(i)} / (NM - 1)$

Donde:

INDOM (i): es el índice de dominancia para un macho dado

V(i): es el número de victorias de ese macho

IT(i): es el número total de interacciones agonísticas en las que ese macho participó

ITG: es el número de interacciones totales observadas en el grupo de machos

MD: es el número de machos derrotados

NM: es el número de machos totales comparados

Este índice permitió ordenar a los machos en una escala jerárquica en cada temporada y permitió correlacionar positivamente la dominancia con el tamaño (longitud estándar) de los machos en dos de las tres temporadas. Estos resultados corroboran lo observado por otros autores en distintas localidades (eg. McCann 1981, Modig 1996), coincidiendo también con lo reportado por Haley (1994), para la especie del norte (*Mirounga angustirostris*). Sin embargo, el tamaño no es el único factor involucrado en el resultado de un encuentro. Por ejemplo, en este trabajo se obtuvo también una correlación positiva entre la dominancia alcanzada por un macho y la cantidad de días presentes en la colonia.

En relación al comportamiento agonístico, en cada temporada mediante un análisis de similitud se logró asociar a los machos con determinados actos de conducta. De esta manera, quedaron definidos grupos de individuos que se comportaron de manera semejante. Por ejemplo, los machos que a lo largo de la temporada ocuparon más frecuentemente una posición central en el harén (macho Alfa) se asemejaron por realizar usualmente actos de agresión. Por el contrario, la similitud entre los machos periféricos cercanos al harén (P1) se basó en la alta frecuencia con que realizaron actos de sumisión.

En cuanto al comportamiento reproductivo, en este estudio se registró para cada macho, la cantidad de veces que logró copular. Este valor dividido por la cantidad de cópulas observadas en el grupo y multiplicado por el tamaño del harén (cantidad de hembras) constituyó un índice descrito por Le Boeuf (1974) que estima el éxito reproductivo de cada macho. El resultado del índice varió entre los grupos de machos, por ejemplo, los machos Alfa obtuvieron los valores más altos en todas las temporadas. Por su parte, si bien en todas las temporadas alguno de los machos P1 logró copular, el índice de éxito reproductivo de estos fue siempre menor al de los machos Alfas de las respectivas temporadas. Finalmente, a partir de un esquema de censos realizados en la colonia, se estimó la posición relativa (al harén) que cada macho ocupó más frecuentemente. De esta manera, el tipo de comportamiento agonístico (actos de conducta realizados con mayor frecuencia) y la posición que habitualmente cada macho ocupa respecto al harén, fueron interpretados como estrategias agonísticas y reproductivas. El éxito reproductivo alcanzado por los distintos machos fue relacionado con la estrategia adoptada.

En la colonia de Península Potter se observó que los machos adoptan dos estrategias claramente diferenciables. La principal estrategia es alcanzar el dominio de un harén, ocupando así la posición de macho Alfa. El comportamiento de los machos que adoptaron esta estrategia, se caracterizó por una alta ocurrencia de la mayoría de los actos de conducta de agresión (con y sin contacto). La vocalización dirigida (VD) fue el acto más frecuentemente realizado por estos machos, pero también en cada temporada los actos de agresión con contacto físico, que caracterizan a las interacciones de tipo ACC, contribuyeron ampliamente a la similitud entre los machos Alfa. Asimismo, el acto denominado alerta dirigida (AD) aportó en distintas proporciones, a la similitud del grupo. En sumatoria, adoptar esta estrategia requiere comportarse siempre en forma agresiva y estar alerta. Lo cual implica asumir ciertos riesgos como por ejemplo estar dispuesto a participar en interacciones largas,

energéticamente costosas y que generan heridas considerables como las que pueden observarse en la Figura IV.4.5. No obstante, los altos valores de éxito reproductivo estimados para los machos que adoptaron esta estrategia, compensarían los riesgos implicados.

Por otro lado, la estrategia alternativa más claramente identificada aquí, y que permitió al resto de los machos realizar algunas cópulas, es la de los machos P1. La misma implica mantenerse en una posición cercana al harén, no involucrarse en interacciones riesgosas como las CCA y además mantenerse alerta. Esto último probablemente asociado a detectar el momento más apropiado para copular.

El resto de las posiciones ocupadas por los machos (periféricos lejanos al harén y no asociados), no parecen estar ligadas a un comportamiento determinado, dado que los agrupamientos obtenidos para estos machos variaron mucho en el tipo de actos que los asemejaban en cada temporada. Por lo cual, en este estudio no se interpretan como verdaderas estrategias.

La dinámica del comportamiento agonístico observado en los machos de la especie y consecuentemente las estrategias adoptadas por estos, puede relacionarse con las características del área reproductiva. En el presente trabajo se observó que las playas de la Península Potter difieren tanto en tamaño como en el tipo de sustrato rocoso. Dado que la especie al momento de reproducirse habitualmente selecciona playas amplias y con sustratos arenosos (Van Aarde 1980), la disposición espacial de los individuos en esta colonia fue heterogénea. Existiendo, por ejemplo, sectores con densidades cercanas a los 161 individuos por kilómetro de playa, mientras que la densidad promedio de la colonia es de alrededor de 40 individuos por kilómetro de playa. En definitiva, la poca cantidad de harenes, el tamaño relativamente pequeño de los mismos, la amplia distancia de separación entre harenes vecinos y la baja proporción sexual observada en la colonia, genera una intensa competencia por

acceder a un recurso escaso. Por lo tanto, la posibilidad de adoptar la estrategia principal (Alfa), está restringida a pocos machos. Esto, a su vez, propicia la aparición de estrategias alternativas, como la adoptada por los machos periféricos (P1).

En resumen, en la colonia reproductiva de península Potter los machos adultos de elefante marino del sur adoptan 2 estrategias agonísticas distintas a fin de poder realizar incrementar su éxito reproductivo. La estrategia más exitosa es la de alcanzar la posición de macho Alfa, esto requiere adoptar un comportamiento agonístico determinado. Mas precisamente, los machos Alfa se mantienen alerta, realizan principalmente actos de agresión y participan en interacciones largas y energéticamente costosas. Asimismo, los machos de la especie que logran alcanzar dicha posición usualmente son de mayor tamaño y permanecen por más tiempo en la colonia.

### BIBLIOGRAFÍA CITADA

**Alcock, J (1975)** Animal behavior: An evolutionary approach. Sinauer Associates  
Sunderland, Mass.

**Altmann J (1974)** Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-  
67.

**Andersson M (1994)** Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.

**Andersson M (1978)** Optimal foraging area: size and allocation of search effort. *Theoretical  
Population Biology* **13**: 397-409.

**Angot M (1954)** Observations sur le mammiferes marins de l' Archipel de Kerguelen.  
*Mammalia* **18**: 1-111.

**Archer J (1988)** The Behavioural Biology of Aggression. Cambridge University  
Press, Cambridge, 257 pp.

**Armitage KB (1991)** Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from  
long-term research. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**:379–407.

- Baker AJ, Dietz JM (1996)** Immigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* **38**: 47–56.
- Balde R, Campagna C, Pedraza S y Le Boeuf B (1996)** Social effects of space availability on the breeding behaviour of elephant seal in Patagonia. *Animal Behaviour* **51**:717-24.
- Baldi R (1992)** Efecto del espacio disponible sobre el comportamiento social y el éxito reproductivo del elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, en la Patagonia. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia. Puerto Madryn, Argentina.
- Barlow GW (1977)** Modal Action Patterns. In: Sebeok TA (ed.), *How Animals Communicate*. University Press, Bloomington, Indiana, pp. 98-134.
- Barrette C (1986)** Fighting behavior of wild *Sus scrofa*. *Journal of Mammalogy* **67** : 177-179.
- Bartholomew GA (1970)** A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution* **24**: 546-559.
- Bartholomew GA & Collias NE (1962)** The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal. *Animal Behavior* **10**: 7-14.

**Bayly KL, Evans CS, Taylor A (2006)** Measuring social structure: a comparison of eight dominance indices. *Behavioral Processes* **73**:1-12.

**Bekoff M & Byers KA (1985)** The development of behavior from evolutionary and ecological perspectives in mammals and birds. In: Hecht MK, Wallace B, Prance GT (eds.), *Evolutionary Biology*, Vol.19, Plenum Press, New York, pp. 215-286.

**Bester MN (1980)** The southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Gough Island. *South African Journal of Zoology* **15**: 235-239.

**Bester MN (1982)** An analysis of the southern elephant seal *Mirounga leonina* breeding population at Kerguelen. *South African Journal Antarctic Research* **12**: 11-16.

**Bester MN & Lenglard PY (1982)** An analysis of the southern elephant seal *Mirounga leonina* breeding population at Kerguelen. *South African Journal of Antarctic Research* **12**: 11-16.

**Boyd IL (1991)** Environmental and physiological factors controlling the reproductive cycles of pinnipeds. *Canadian Journal of Zoology* **69**: 1135-1148.



**Braschi C (2004)** Confronti agonistici nell' elefante marino del sud: fattori coinvolti e ruolo delle asimmetrie tra i maschi. PhD thesis. Dipartimento di Biologia Animale e dell' Uomo, Universita' degli Studi di Roma "La Sapienza".

**Brown JL (1975)** The evolution of behavior. W.W. Norton, New York. 761 pp.

**Bryden MM (1972)** Body size and composition of elephant seals (*Mirounga leonina*): absolute measurements and estimates from bone dimensions. *Journal of Zoology* **167**: 265-276.

**Campagna C & Lewis M (1992)**. Growth and distribution of a southern elephant seal colony. *Marine Mammal Science* **8**: 387-396.

**Campagna C, Lewis M, Baldi R (1993)** Breeding biology of southern elephant seals in Patagonia. *Marine Mammal Science* **9**: 34-47.

**Carlini AR, Márquez MEI, Ramdohr S, Bornemann H, Panarello H, Daneri GA (2001)** Postweaning duration and body composition changes in southern elephant seal (*Mirounga leonina*) pups at King George Island. *Physiological and Biochemical Zoology* **74**: 531-540.

**Carlini AR, Poljak S, Casaux R, Daneri GA, Gasco M (2003)** Southern elephant seals breeding at Nelson Island, South Shetland Island. *Polish Polar Research* **24**: 143-147.

**Carlini AR, Poljak S, Daneri GA, Márquez MEI, Negrete J (2006)** The dynamics of male harem dominance in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at the South Shetland Islands. *Polar Biology* **29**: 796-805.

**Carrick R, Csordas SE, Ingham SE (1962)** Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). IV. Breeding and development. C.S.I.R.O. *Wildlife Research* **7**: 161-97.

**Cassini MH (1999)** The evolution of reproductive systems in pinnipeds. *Behavioral Ecology*. **10**: 612-616.

**Clutton-Brock TH, Albon SD, Gibson RM, Guinness FE (1979)** The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour* **27**: 221-225.

**Condy PR (1979)** Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. *South African Journal of Zoology* **14**: 95-102.

**Cox CR (1981)** Agonistic encounters among male elephant seals: frequency, context, and the role of female preference. *American Zoologist* **21**: 197-209.

**Christenson TE & Le Boeuf BJ (1978)** Aggression in the female northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Behaviour* **64**: 161-171.

**Darwin C (1872)** The expression of the emotions in man and animals. John Murray, London.

**Davies NB (1978)** Territorial defence in the Speckled Wood Butterfly, *Pararge aegeria*: the resident always wins. *Animal Behaviour* **26**: 138-147.

**Deutsch CJ, Haley MP, Le Boeuf BJ (1990)** Reproductive effort of male northern elephant seals: estimates from mass loss. *Canadian Journal of Zoology* **68**:2580–2593.

**Deutsch CJ, Crocker DE, Costa DP, Le Boeuf BJ (1994)** Sex- and age-related variation in the reproductive effort of northern elephant seals. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.), *Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology*, University of California Press, Berkeley, pp. 169-210.

**de Vries H (1998)** Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* **55**: 827-843.

**de Vries H & Appleby MC (2000)** Finding an appropriate order for a hierarchy: a comparison of the I&SI and the BBS methods. *Animal Behaviour* **59**: 239-245.

**de Vries H, Stevens JMG, Vervaecke H (2006)** Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour* **71**: 585-592.

**Eibl-Eibesfeldt I (1974)** Etología: introducción al estudio comparado del comportamiento. Ed. Omega S. A., 643 pp.

**Emlen ST & Oring LW (1977)** Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**: 215–223.

**Enquist M & Leimar O (1983)** Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* **102**: 387-410.

**Enquist M & Leimar O (1987)** Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* **127**: 187-205.

**Enquist M & Leimar O (1990)** The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour* **39**: 1-9.

**Fabiani A (1996)** Aspetti strutturali e funzionali del comportamento agonistico maschile nell'elefante marino del sud (*Mirounga leonina*). Tesi di Laurea, Università degli Studi di Roma "La Sapienza".

**Fagen RM (1978)** Repertoire analysis. In: Cogan P (ed.), *Quantitative Ethology*, Wiley-Intersciencie Publication, New York, pp. 25-44.

**Fagen R (1981)** Animal Play Behavior. Oxford University Press, New York.

**Fagen R & Goldman RN (1977)** Behavioural catalogue analysis methods. *Animal Behaviour* **25**: 261-274.

**Ferrari HR (1995)** Agonismo: caracterización relacional y aportes teórico-metodológicos. *PINACO 2*: 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".

**Galimberti F & Boitani L (1999)** Demography and breeding biology of a small, localized population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Marine Mammal Science* **15**: 159-78.

**Galimberti F, Fabiani A, Sanvito S (2002)** Measures of breeding inequality: a case study in southern elephant seals. *Canadian Journal of Zoology* **80**: 1240-1249.

**Galimberti F, Sanvito S, Braschi C, Boitani L (2007)** The cost of success: reproductive effort in male southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 159-171.

**Gammell MP, De Vries H, Jennings DJ, Carlin CM, Hayden TJ (2003)** David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour* **66**:601–605.

**Geist V (1974)** On the relationship of social evolution and ecology in ungulates.

*American Zoologist* **14**:205-220.

**Gibbney LE (1957)** The seasonal reproductive cycle of the female elephant seal, *Mirounga leonina* Linn., at Heard Island. *Australian National Antarctic Research Expeditions Reports*, B1, 26 pp.

**Gorsuch DM (1934)** Life history of the Gambel quail in Arizona. *University of Arizona Bulletin* **5**:1-89.

**Grier JW (1984)** *Biology of Animal Behavior*. Times Mirror/Mosby College Publishing, St. Louis, 693 pp.

**Guinet C, Jouventin,P, Weimerskirch H (1999)** Recent population change of the southern elephant seal at Îles Crozet and Îles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarctic Science* **11**: 193-197.

**Haley MP (1990)** Fighting and dominance in male northern elephant seals. PhD Thesis.

University Of California, Santa Cruz, 100 pp.

**Haley MP (1994)** Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male northern elephant seal fights. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**: 427-434.

**Haley MP, Deutsch CJ, Le Boeuf BJ (1994)** Size, dominance and copulatory success in male northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Animal Behaviour* **48**: 1249-60.

**Hart BL (1985)** The behavior of domestic animals. W. H. Freeman and Company, New York, 390 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.

**Hinde RA (1952)** The behaviour of the great tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour* Suppl. 2: 1-201.

**Hinde RA (1981)** Animal signals: ethological and games theory approach are not incompatible. *Animal Behaviour* **29**: 535-543.

**Hiruki LM, Stirling I, Gilmartin WG, Johanos TC, Becker BL (1993)** Significance of wounding to female reproductive success in Hawaiian monk seals (*Monachus schauinslandi*) at Laysan Island. *Canadian Journal of Zoology* **71**: 469–474.

**Hoelzel AR, Campagna C, Arnbom T (2001)** Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations. *Proceedings of the Royal Society of London* **268**: 325-332.

**Hoelzel AR, Le Boeuf BJ, Reiter J, Campagna C (1999)** Alpha-male paternity in elephant seals. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **46**: 298-306.

**Huntington F & Turner T (1987)** Animal conflict. Chapman and Hall, New York.

**Hutt SJ & Hutt C (1970)** Direct Observation and Measurement of Behavior. C. C. Thomas, Springfield, 224 pp.

**Immelmann K (1980)** Introduction to ethology. Plenum Press, New York, 237 pp.



**King JE (1983)** Seals of the world. 2d ed. Cornell University Press, Ithaca, 240 pp.

**Laffite de Mosera S & Caprio R (1980)** Glosario de Etología. Universidad de la República. Facultad de Humanidades y Ciencias. Instituto de Biociencias. Departamento de Biología y Etología, Uruguay. Segunda Edición, 154 pp.

**Lahitte HB (1981)** Aportes teórico-metodológicos al estudio del comportamiento. Symposia - VI Jornadas Argentinas de Zoología, pp. 201-221.

**Lahitte H, Hurrell J, Malpartida A (1993)** Ecología de la conducta. De la información a la acción. Ediciones Nuevo Siglo, La Plata, 188 pp.

**Laws RM (1956)** The elephant seal (*Mirounga leonina*, Linn.), II: General, social and reproductive behavior. *Scientific Reports of the Falkland Islands Dependencies Survey* 13: 1-88.

**Laws RM (1994)** History and present status of southern elephant seal populations. In: Le Boeuf B JL, Laws RM (eds.). *Elephant seals. Population ecology, behavior and physiology*, University of California Press, Berkeley, pp. 49-65.

**Le Boeuf BJ & Peterson RS (1969)** Social status and mating activity in elephant seals.

*Science* **163**: 91-93.

**Le Boeuf BJ (1974)** Male- male competition and reproductive success in elephant seals.

*American Zoologist* **14**: 163-76.

**Le Boeuf BJ & Briggs KT (1977)** The cost of living in a seal harem. *Mammalia* **41**: 167-195.

**Le Boeuf, Laws RM (1994)** Elephant Seals: An introduction to the genus. In: *Elephant seals:*

*Population Ecology, Behavior and Physiology*. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.).

University of California Press, Berkeley, pp. 271-289.

**Le Galliard JF, Fitze PS, Ferriere R, Clobert J (2005)** Sex ratio bias, male aggression, and

population collapse in lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:

18231-18236.

**Lehner PN (1979)** Handbook of ethological methods. Garland STPM Press, New York, 403

pp.

**Leimar O & Enquist M (1984)** Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of*

*Theoretical Biology* **111**: 475-491.

**Lewis M, Campagna C, Quintana F, Falabella V (1998)** Estado actual y distribución de la población del elefante marino del sur en la Península Valdés, Argentina. *Mastozoología Neotropical* **5**: 29-40.

**Lewis M, Campagna C, Zavatti J (2004)** Annual cycle and inter-annual variation in the haul-out pattern of an increasing southern elephant seal colony. *Antarctic Science* **16**: 219-226.

**Lewis R, O'Connell T, Lewis M, Campagna C, Hoelzel R (2006)** Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Proceedings of the Royal Society B* **273**: 2901-2907.

**Lima SL (1998)** Nonlethal effects in the ecology of predator–prey interactions. *Bioscience* **48**: 25-34.

**Lorenz K (1966)** On aggression. Harcourt, Brace & World, New York.

**Lorenz K (1973)** The fashionable fallacy of dispensing with description. *Die turwissenschaften* **60**: 1-9.

**Martin P & Bateson P (1986)** Measuring behaviour: an introductory guide (Ed. ita.: La misurazione del comportamento. Una guida introduttiva. Liguori, 1989), Cambridge University Press, London, 187 pp.

**Martin P & Bateson P (2001)** Measuring behaviour: an introductory guide, 2nd ed. Cambridge University Press, New York, 187 pp.

**Maynard Smith J (1974)** The theory of games and the resolution of animal conflict. *Journal of Theoretical Biology* **47**: 209-221.

**Maynard Smith J & Parker GA (1976)** The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**: 159-75.

**Maynard Smith J & Brown RLW (1986)** Competition and body size. *Theoretical Population Biology* **30**: 166-179.

**McCann TS (1981)** Aggression and sexual activity of male Southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Journal of Zoology* **195**: 295-310.

**McCann TS (1983)** Activity budgets of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during the breeding season. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* **61**: 111-26

**McGlone JJ (1986)** Agonistic behavior in food animals: review of research and techniques. *Journal of Animal Science* **62**: 1130-1139.

**McMahon C, Bester MN, Burton HR, Hindell MH, Bradshaw W (2005)** Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaining the recent declines of the Southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mammal Review* **35**: 82-100.

**Meyer-Holzapfel M (1968)** La agresividad en los animales. *Psiquiatría Animal*, Siglo XXI.

**Modig AO (1996)** Effects of body size and harem size on male reproductive behaviour in the southern elephant seal. *Animal Behaviour* **51**: 1295-306.

**Moynihan MH (1955)** Remarks on the original sources of displays. *Auk* **72**: 240-246.

**Negrete J, Cantoni L, Rogers T, Ciaglia MB, Carlini 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, Septiembre de 2007. CD ROM, Comunicación Nro CVCO 305.

**Negrete J, Carlini, AR, Ferrari RH & Coria, NR (2008)** Notes on the behaviour of Precocious Elephant Seal (*Mirounga Leonina*) Males in Harems at the South Shetland Islands, Antarctica. (Comunicación). Enviado a la revista: Contribuciones Científicas del Instituto Antártico Argentino, Marzo 2010, **en Prensa**.

**Parker GA (1974)** Assesment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical Biology* **47**: 223-243.

**Payne RJH (1998)** Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Animal Behaviour* **56**: 651-662.

**Rahel FJ & Stein RA (1988)** Complex predator-prey interactions and predator intimidation among crayfish, piscivorous fish, and small benthic fish. *Oecologia* **75**: 94-98.

**Riechert SE (1978)** Games spiders play: behavioural variability in territorial disputes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **3**: 135-162.

**Riedman ML, Le Boeuf BJ (1982)** Mother-Pup Separation and Adoption in Northern Elephant Seals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**:203-215.

**Sandegren FE (1976)** Agonistic behavior in the male Northern Elephant seal. *Behaviour* **57**: 136-158.

**Sanvito S, Galimberti F (2000)** Bioacoustics of southern elephant seal. II. Individual and geographical variation in male aggressive vocalizations. *Bioacoustics* **10**: 287-307.

**Sanvito S, Galimberti F, Miller EH (2007a)** Observational Evidences of Vocal Learning in Southern Elephant Seals: a Longitudinal Study. *Ethology* **113**: 137–146.

**Sanvito S, Galimberti F, Miller EH (2007b)** Vocal signalling of male southern elephant seals is honest but imprecise. *Animal Behaviour* **73**: 287-299.

**Sanvito S, Galimberti F, Miller EH (2007c)** Having a big nose: structure, ontogeny and function of the elephant seal proboscis. *Canadian Journal of Zoology* **85**: 207-220.

**SCAR (2000)** Report of the 26<sup>th</sup> Meeting of the SCAR group of specialists on seals. Tokio, Japan.

**Slip DJ, Burton HR (1999)** Population status and seasonal haulout patterns of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Heard Island. *Antarctic Science* **11**: 38-47.

**Scott JP & Fredericson E (1951)** The causes of fighting in mice and rats. *Physiological Zoology* **24**: 273.

**Slade RW, Moritz C, Hoelzel AR, Burton HR (1998)** Molecular population genetics of the southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Genetics* **149**: 1945-1957.

**Sorensen JH (1950)** Elephant seals of Campbell Island. *Cape Expedition Series Bulletin* **6**: 1-31.

**Tinbergen N (1952)** The curious behavior of the stickleback. *Scientific American* **187**: 22-26.

**Van Aarde RJ (1980)** Harem structure of the southern elephant seal *Mirounga leonina* at Kerguelen Island. *Revue d'écologie (La Terre et la Vie)* **34**: 31-44.

**Vergani DF (1985)** Estudio comparativo de las poblaciones de Antártida y Patagonia del elefante marino del sur *Mirounga leonina* (Linné, 1758) y su metodología. Tesis Doctoral, UNLP, 94 pp.

**Vergani DF, Lewis MN, Stanganelli ZB (1987)** Observation on haulout patterns and trends of the breeding populations of southern elephant seal at Peninsula Valdés (Patagonia) and Stranger Point (25 de Mayo-King George Island). SC-CAMLR-VI/BG/36:1-9.

**Vergani DF, Stanganelli ZB (1990)** Fluctuations in breeding populations of Elephant seals *Mirounga leonina* at Stranger Point, King George Island 1980-1988. In: Kerry KR, Hempel G (eds.), *Antarctic Ecosystem. Ecological Change and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 241-245.



**Wood-Gush DGM (1983)** Elements of ethology. Chapman and Hall, London, 240 pp.

**Yamada Y (1999)** Quantitative and qualitative differences between adult and juvenile agonistic behavior. *Journal of Ethology* **17**: 63-71.