

UCH-FC
MA5-B
542c
C.L

COMUNICACION MADRE-CRIA
EN EL
LOBO FINO DE JUAN FERNANDEZ
Arctocephalus philippii.

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas

FACULTAD DE CIENCIAS

por

HERNAN A. DIAZ MUÑOZ

Marzo, 1994

25 OCT 2000



Profesor guía: Dr. Humberto Maturana Romecín.

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

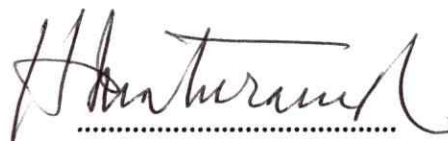
**INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de
Magister presentada por el candidato:

HERNAN ALEJANDRO DIAZ MUÑOZ

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para
optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Fisiología y
Neurobiología.

**Director de Tesis:
Dr. Humberto Maturana R.**



.....

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Mario Rosenmann

25 OCT 2000

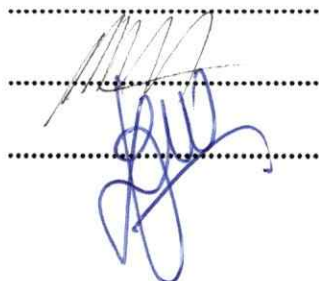


.....

Dr. Fernando Lolas

Dr. Mario Penna

Prof. José Yáñez



.....

A Paula y Camila

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis tiene una larga historia de acontecimientos que la han ido configurando a través de la historia, no podría dejar de mencionar a las personas con quienes inicié esta aventura del conocimiento de la conducta de los animales y con las cuales mantuvimos largas conversaciones sobre el tema, arrullados por el ruido del mar, el calor de una fogata y la presencia de los delfines de Isla Chafaral. Jorge Gibbons, Juan Capella y Yerko Vilina, compañeros de aventuras en el mundo de los animales.

Los Drs. John Francis y Daryl Boness, quienes con su experiencia me enseñaron la rigurosidad de la observación y el análisis del fascinante mundo conductual de los lobos marinos. Al National Zoological Park, Smithsonian Institution, Department of Zoological Research, quien financió íntegramente la realización de esta investigación y donde realicé gran parte de los análisis que construyen los resultados de este trabajo.

Los amigos que, interesados en la realización de este tipo de estudios, colaboraron en implementar los elementos necesarios para la finalización de este trabajo, tampoco pueden estar ausentes, Solano Henriquez, quien, con su compañía y apoyo, hizo menos cansadora la tarea de concluir este trabajo.

También quiero mencionar a aquellos con quienes extrapolamos, interpolamos y especulamos en torno a la conducta humana y animal en entrenadas reuniones de los martes en la tarde, Paula Arriagada, Claudio Ortiz y Marcelo Fontecilla, con quienes compartí largas reflexiones en torno a la psicología animal y humana.

A Marisol Sepúlveda y Hugo Ochoa, con quienes compartí la experiencia de vivir literalmente aislado, durante largo tiempo, junto a los lobos marinos.

La experiencia de la crianza, aún siendo difícil y por momentos, casi insostenible es, de cualquier modo, un fenómeno fascinante, Paula y Camila, me han enseñado más de lo que ustedes creen.

La aventura del pensamiento científico es, a veces difícil pero entretenida, agradezco a mi familia por haberme apoyado siempre en la elección de este juego.

He querido dejar para el final a quienes se constituyeron en mi segundo hogar, al Laboratorio de Epistemología Experimental y Biología del Conocer de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. En largos 10 años de estadía, las conversaciones y reflexiones en torno a la biología de lo humano han dejado una profunda huella en mi quehacer.

Al Dr. Humberto R. Maturana quien me mostró la pasión de la persecución de las preguntas propias y la libertad de pensamiento.

A Jompoma (también a Jorge Mpodozis), de quien si tuviera que decir algo adecuado, probablemente sería lo que él quisiera que yo dijese, pero como eso sería muy largo de escribir, y ya no caben más capítulos en mi tesis, espero que esta aclaración sea suficiente.

A Cecilia y Elisa, que compartieron más que el espacio físico del laboratorio, la verdad es que sin ustedes... ni siquiera imagino ese lugar.

Finalmente quiero agradecer a la explicación que me constituye en el aquí y el ahora de mi experiencia, en la cual todas las personas antes mencionadas, son los nodos que tienden y distienden esta enmarañada red.

INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS	xi
LISTA DE FIGURAS	xiii
RESUMEN	xvi
CAPITULO 1: INTRODUCCION	1
PARTE I ANTECEDENTES GENERALES	1
Comunicación y reconocimiento individual	1
Pinnipedia	2
PARTE II ALGUNAS PROPOSICIONES CONCEPTUALES	5
PARTE III LAS PREGUNTAS	8
PARTE IV OBJETIVOS	10
CAPITULO 2: METODOLOGIA	12
PARTE I SITIO E INDIVIDUOS	12
Lugar de estudio	12
Individuos	15
PARTE II IDENTIFICACION Y CATASTRO	16
Identificación de hembras y crías	16
Edad, sexo y relación hembra-cría	19
Área de muestreo, censo y localización	20
Medición de la temperatura del aire y del sustrato	22

PARTE III RECOLECCION DE DATOS	23
Observaciones conductuales	23
Localización y conducta	24
Actividad locomotriz de las crías	26
Reuniones madre-cría	27
Registro de la frecuencia de vocalizaciones de crías	28
Registro de vocalizaciones	30
PARTE IV ANALISIS SONOGRAFICO	33
Equipo y configuración	33
Análisis inicial y correlación de parámetros	34
Análisis final	35
Definición de las variables acústicas usadas en el análisis	36
CAPITULO 3: RESULTADOS	40
PARTE I CONDUCTA DE LAS HEMBRAS	40
PARTE II PERIODO PERINATAL Y RELACION MADRE-CRIA	44
PARTE III CONDUCTA DE LAS CRIAS	46
Clasificación y caracterización de las conductas	47
Descripción del desarrollo de las conductas más frecuentes de las crías, durante su ontogenia temprana	55
Conducta de descanso	56
Conducta de movimiento	57
Movimiento en el lugar	57
Movimiento cambiando de lugar	59
Conducta rascarse (groomming)	60
Postura sentado erguido	61
Conducta agresiva y juego agresivo	62
Actividad locomotriz de las crías	63
THL	63
TMAP	65

PARTE IV REUNIONES MADRE-CRIA	66
Caracterización de los	
sub-eventos componentes de una reunión	66
Descripción cuantitativa de las reuniones madre-cría	69
Desplazamiento de	
hembras y crías hasta el sitio de reunión	73
Distribución horaria de las reuniones madre-cría	74
Fidelidad de sitio en los eventos de reunión	76
Acercamiento corporal al momento de la reunión	78
Dinámica temporal de los sub-eventos y distribución	
de hitos conductuales en las reuniones madre-cría	79
Participación de las vocalizaciones en los eventos de	
reunión	81
PARTE V ANALISIS DE LA CONDUCTA	
VOCAL DE LAS CRIAS Y DE	
VOCALIZACIONES DE HEMBRAS Y CRIAS	82
Conducta vocal de las crías y presencia de las madres	82
Descripción de la vocalización PAC de las hembras	84
Análisis de variabilidad de los	
diferentes parámetros vocales de las hembras	90
Variabilidad intraindividual de las hembras	90
F1, F2 y F3	90
FM1, FM2 y FM3	91
FMIN y FMAX	92
Descripción de la vocalización PC de las crías	93
Variabilidad intraindividual de las crías	101
F1, F2 y F3	101
FM1, FM2 y FM3	102
FMIN y FMAX	103
Variación interindividual de los	
Parámetros vocales de hembras y crías	104
Discriminación individual basada en las vocalizaciones	105
Probabilidad de identificación errónea	
de hembras y crías usando como	
identificador las llamadas PAC y PC	108
Vocalización agresiva o de amenaza de la cría	109

CAPITULO 4: DISCUSION	115
PARTE I ONTOGENIA TEMPRANA DE LAS CRIAS	115
Clasificación y agrupación de conductas más frecuentes	115
PARTE II REUNIONES MADRE-CRIA	118
Participación diferencial de hembras y crías en la reunión	118
Dinámica temporal y frecuencia de las interacciones madre-cría	120
PARTE III COMUNICACION Y RECONOCIMIENTO INDIVIDUAL	122
Participación del reconocimiento espacial	122
Participación del olfato	123
Participación de las vocalizaciones	124
PARTE IV EFECTIVIDAD DEL RECONOCIMIENTO INDIVIDUAL	128
Adopción y cuidado alomaternal	128
Sistemas de reconocimiento	129
PARTE V RECONOCIMIENTO DISCRIMINATIVO Y ENTRENAMIENTO	132
Reconocimiento interindividual	132
Efectividad del reconocimiento y protocolo de entrenamiento	133

PARTE VI MODOS DE VIDA, ESTRATEGIAS DE CUIDADO MATERNAL Y ENTRENAMIENTO	135
Modos de vida	135
Estrategias de cuidado maternal	136
Entrenamiento reciproco y reconocimiento individual	138
Imprinting	139
Efectividad del reconocimiento. Fócidos y otáridos	142
PARTE VII CONCLUSIONES	145
REFERENCIAS	149

LISTA DE TABLAS

- Tabla I Largo promedio de viajes de forrajeo y estadias en tierra para hembras del lobo fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*.
- Tabla II Códigos de conductas y posturas de crías.
- Tabla III Ocurrencia de eventos de reunión de la temporada reproductiva para el Lobo Fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*.
- Tabla IV Comparación mensual de las características de los eventos de reunión para el lobo fino de Juan Fernández.
- Tabla V Comparación mensual. Crías pasivas.
- Tabla VI Comparación mensual. Reuniones sin desplazamientos.
- Tabla VII Desplazamientos de hembras y crías. Comparación mensual.
- Tabla VIII Promedio de edad de crías para rangos de distancia al sitio de parición.
- Tabla IX Latencia de los Sub-eventos reunión madre-cría.
- Tabla X Distribución de hitos conductuales en reuniones madre-cría.
- Tabla XI Estadística descriptiva del análisis de las vocalizaciones PAC de hembras de *Arctocephalus philippii*.
- Tabla XII Estadística descriptiva del análisis de las vocalizaciones PC de las crías de *Arctocephalus philippii*.

- Tabla XIII Porcentajes de identidad generados por el análisis discriminante para las distintas hembras estudiadas.
- Tabla XIV Porcentajes de identidad generados por el análisis discriminante para las distintas crías estudiadas.
- Tabla XV Probabilidad de identificación errónea. hembras y crías de *A. philippii* [PAC & PC].
- Tabla XVI Porcentajes de identidad generados por el análisis discriminante basado en vocalizaciones agresivas de crías de *Arctocephalus philippii*.
- Tabla XVII Probabilidad de identificación errónea basada en vocalizaciones agresivas de crías de *Arctocephalus philippii*.
- Tabla XVIII Resumen de los porcentajes de individuos correctamente clasificados usando el análisis discriminante. Comparación de *A. philippii*, *C. ursinus* y *M. angustirostris*.
- Tabla XIX Estrategias de cuidado maternal para Otáridos.
- Tabla XX Estrategias de cuidado maternal para Fócidos.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Mapa del Archipiélago de Juan Fernández. Islas Róbinson Crusoe, Santa Clara y Alejandro Selkirk.
- Figura 2 Tarjeta de identificación de animales.
- Figura 3 Roquerío de El Tongo.
- Figura 4 Planilla de muestreo utilizada para el registro de conductas y localizaciones horarias.
- Figura 5 Planilla de muestreo utilizada para el registro *Ad libitum* de reuniones madre-cría.
- Figura 6 Planilla de muestreo utilizada para el registro de frecuencia de vocalizaciones de crías. Muestreo *Ad libitum*.
- Figura 7 Sonograma mostrando las variables acústicas utilizadas en el análisis de las vocalizaciones PAC y PC de hembras y crías de *Arctocephalus philippii*.
- Figura 8 Duración de los viajes de forrajeo y estadias en tierra de hembras de *Arctocephalus philippii*.
- Figura 9 Porcentajes de las conductas más frecuentes para crías de 0 a 60 días de edad.
- Figura 10 Conductas 01,02, 04. "Descansando".
- Figura 11 Variación de la temperatura ambiental y del sustrato en la lobería El Tongo.
- Figura 12 Conductas 30, 32, 33. "Moviéndose en el lugar".
- Figura 13 Conductas 31, 34, 35. "Moviéndose cambiando de lugar".

- Figura 14 Conductas 41, 44, 45. "Rascándose".
- Figura 15 Conductas 06, 07, 09. "Sentado erguido".
- Figura 16 Conductas 73, 80. "Agresión con cría" y "Juego agresivo con cría".
- Figura 17 Movilidad de las crías durante los dos primeros meses de vida
Muestreo THL.
- Figura 18 Movilidad de las crías durante los dos primeros meses de vida
Muestreo TMAP.
- Figura 19 Porcentaje de reuniones hembra-cría durante el día.
- Figura 20 Porcentaje de arriros de hembras desde el mar.
- Figura 21 Distribución de las reuniones madre-cría con respecto al sitio de parición.
- Figura 22 Proporción del primer acercamiento corporal entre madre y cría al momento de una reunión.
- Figura 23 Variación del porcentaje de actividad vocal diaria para crías de *A. philippii*.
- Figura 24 Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos FEM2 y FEMB.
- Figura 25 Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos SLI y MER.
- Figura 26 Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos FEM3 y FEMA.
- Figura 27 Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos PAU y TRO.
- Figura 28 Coeficientes de variación intraindividual de las hembras analizadas. Parámetros F1, F2 y F3.
- Figura 29 Coeficientes de variación intraindividual de las hembras analizadas. Parámetros FM1, FM2 y FM3.
- Figura 30 Coeficientes de variación intraindividual de las hembras analizadas. Parámetros FMIN y FMAX.

- Figura 31 Sonogramas de vocalización PC. Dos emisiones del mismo individuo (CAM).
- Figura 32 Sonogramas de la vocalización PC. Individuos PLO y VOO.
- Figura 33 Sonogramas de la vocalización PC. Individuos CHO y LUN.
- Figura 34 Sonogramas de la vocalización PC. Individuos LOL y KAT.
- Figura 35 Sonogramas de la vocalización PC. Individuos R2D y HAL.
- Figura 36 Sonogramas de la vocalización PC. Individuos CYN y TRO.
- Figura 37 Coeficientes de variación intraindividual de las crías analizadas. Parámetros F1, F2 y F3.
- Figura 38 Coeficientes de variación intraindividual de las crías analizadas. Parámetros FM1, FM2 y FM3.
- Figura 39 Coeficientes de variación intraindividual de las crías analizadas. Parámetros FMIN y FMAX.
- Figura 40 Perfil de variabilidad intraindividual para los distintos parámetros vocales de hembras y crías de *Arctocephalus philippii*.
- Figura 41 Sonogramas de vocalizaciones agresivas de crías. Individuos UNI y CYN.
- Figura 42 Sonogramas de vocalizaciones agresivas de crías. Dos emisiones de la misma cría.
- Figura 43 Sonogramas de vocalizaciones agresivas de crías. Individuos R2D y CAM.

RESUMEN

En el contexto de varias preguntas en torno a la estructuración de los sistemas comunicativos y de reconocimiento interindividual de los animales, se realiza un estudio del modo de vida establecido en la relación madre-cría, durante los dos primeros meses de vida de los cachorros del lobo fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*.

El trabajo contempla tres tópicos centrales que confluyen en caracterizar el espacio de interacciones materno-infantiles durante el periodo antes descrito, tales tópicos son:

- a) Caracterización del desarrollo ontogénico-conductual de los cachorros de *A. philippii*, durante los dos primeros meses de vida.
- b) Caracterización de las interacciones conductuales asociado a los eventos de reunión madre-cría, y
- c) Análisis sonográfico de las emisiones vocales PAC (Pup Attraction Call) y PC (Pup Call) de hembras y crías, respectivamente, con el fin de fundamentar la especificidad de un sistema comunicativo basado en tales vocalizaciones.

Los resultados mostraron que existe una alta especificidad en el reconocimiento materno-infantil de esta especie y que en tal sistema confluyen, al menos, tres componentes centrales:

i) Localización Geográfica: se muestra que los cachorros de *A. philippii* tienden a volver regularmente a los sitios de descanso de las hembras, ubicados a pocos metros del lugar de parición.

ii) Reconocimiento Olfativo: todas las aproximaciones corporales que se realizan en el momento de una reunión hembra-cría involucran la participación de la región nasal de, al menos, uno de los dos participantes y el 60% de tales aproximaciones resulta ser del tipo nariz-nariz.

iii) Reconocimiento Vocal: el análisis discriminante de las vocalizaciones PAC y PC de hembras y crías reveló un alto porcentaje de identidad para las emisiones vocales de ambos grupos de animales, sustentando, así, un sistema de reconocimiento altamente específico, basado en tales vocalizaciones.

Finalmente, los resultados obtenidos permitieron comparar las modalidades de cuidado parental asociadas a los sistemas de reconocimiento de otras especies de Pinnípedos, permitiendo confrontar las estrategias divergentes observadas para fócidos y otáridos, en el contexto de la especificidad del reconocimiento individual.

Se propone que la especificidad de los sistemas de reconocimiento establecida durante la ontogenia temprana de los animales, que se desarrolla en la interacción materno-infantil, se asocia a un sistema de entrenamiento y aprendizaje recíproco que se genera entre padres e infantes. Y que la variabilidad de los sistemas comunicativos y de reconocimiento individual, en términos de la especificidad y estereotipia de los elementos discriminativos, vocalizaciones, por ejemplo, resulta de los distintos protocolos de entrenamiento recíproco estabilizados durante la ontogenia y filogenia de la relación madre-cría.

CAPITULO 1: INTRODUCCION

PARTE I ANTECEDENTES GENERALES

► Comunicación y reconocimiento individual.

Los sistemas de comunicación y reconocimiento individual han sido ampliamente estudiados en una variedad de organismos (Wilson, 1975; Brown, 1975; Green & Marler, 1979). Las observaciones conductuales que revelan el tratamiento diferencial que se establece entre ciertos individuos, ha abierto la pregunta por el mecanismo que subyace a este tipo de interacciones y al modo como estos encuentros se estabilizan a lo largo de la ontogenia y filogenia de los animales (Hamilton, 1964; Schleidt, 1976; Barlow, 1977; Jenssen, 1978; Byers & Bekoff, 1986).

Bajo esta mirada, ha adquirido especial relevancia la relación existente entre las estrategias de cuidado parental y el reconocimiento materno-infantil (Falls, 1982; Jones et al, 1987; Gould, 1983). La participación de la historia de interacciones entre padres e infantes parece jugar un rol central en el devenir de los encuentros futuros y, de alguna manera, el grado de reconocimiento entre éstos, generalmente, varía inversamente con la continuidad del contacto entre hembras y cachorros (Insley, 1989; Riedman, 1989).

Especial énfasis ha sido puesto en los sistemas comunicativos que involucran la participación del espacio sonoro/auditivo (Beer, 1970; Falls, 1982; Gubernik, 1981; Gould, 1983; Fenton, 1985). En mamíferos, tales estudios incluyen principalmente a roedores, murciélagos, ungulados y primates (Espmark, 1971, 1975; Marler & Hobbett, 1975; Waser, 1977; Ehret, 1980; Snowdon & Cleveland, 1980; Rosenblat & Siegal, 1981). Mientras que los trabajos realizados en pinnípedos, han adquirido mayor presencia sólo durante la última década (Petrinovich, 1974; Trillmich, 1981; Renouf et. al., 1983; Shirpley et. al., 1981; Roux & Jourventin, 1987; Insley, 1989; Damon, 1992; Insley, 1992).

En particular, trabajos que involucran reconocimiento vocal entre madres y cachorros de pinnípedos, se han realizado en seis especies: Galápagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis* y Galápagos sea lion, *Zalophus californianus* (Trillmich, 1981); Subantarctic fur seal, *Arctocephalus tropicalis* (Roux & Jourventin, 1987), Northern fur seal, *Callorhinus ursinus* (Insley, 1989, 1992); Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris* (Petrinovich, 1974; Insley, 1989, 1992) y Hawaiian monk seal, *Monachus schauinslandi* (Damon, 1992).

► Pinnipedia.

Los Pinnípedos son mamíferos semiacuáticos cuyos periodos reproductivo y de crianza se realizan totalmente en tierra o en hielo. Son animales poligínicos con una amplia variabilidad en el modo como se realiza esta poliginia (Bartholomew, 1970; Riedman 1990; Boness, 1991).

Cuando se reúnen en tierra conforman sistemas sociales de apareamiento, rigidamente estructurados, con machos dominantes, subadultos restringidos a áreas de difícil acceso a las hembras, hembras, crías y animales juveniles.

Lo particular de este grupo de animales es que, si bien todas las actividades realizadas durante la época reproductiva se dan en tierra, la alimentación de las hembras se realiza enteramente en el mar, usualmente a kilómetros de distancia del sitio reproductivo, lo que las obliga a abandonar periódica y regularmente a sus crías, las que permanecen en ayuno total hasta el regreso de la madre (Gentry & Kooyman, 1986; Croxall & Gentry, 1987; Riedman, 1990).

Cuando la hembra regresa, debe localizar a su cría en una colonia donde el número de animales asciende fácilmente a decenas o cientos de ellas, localización e identificación que debe repetirse continuamente, tanto al regreso de los viajes de forrajeo al mar, como al volver de los viajes termorregulatorios que las hembras realizan todos los días, durante el periodo de permanencia en tierra.

El largo de los viajes de forrajeo al mar y la duración de las estancias en tierra, entre viajes de alimentación, varían para las distintas especies de pinnípedos. Estas modalidades involucran, desde un contexto fisiológico, diferencias observables, por ejemplo, a nivel de la proporción relativa de componentes grasos y proteínicos de la leche materna. El contenido de grasa y proteínas de la leche materna de los fócidos es de 40-50% y 5-14% respectivamente, mientras que en otáridos el contenido graso alcanza un 20-35% con un 10-14% para las proteínas (Riedman, 1990).

Complementariamente, los fócidos, no forrajean o lo hacen mínimamente durante la etapa de lactancia, destetan a sus crías en un periodo que va desde los cuatro a los 50 días, un periodo breve, pero intenso. Las crías son más grandes al nacer, se alimentan varias veces al día y crecen más rápido que los cachorros de otáridos, que pueden permanecer con sus madres por periodos que van desde los cuatro meses hasta los tres años (Riedman & Ortiz, 1979; Stewart & Lavinge, 1980; Le Boeuf & Ortiz, 1977; Costa et. al., 1985; Costa & Gentry, 1986, Riedman, 1990).

Desde un contexto social, se observan diferencias en el grado de cercanía (attachment) y/o del reconocimiento mutuo o individual que se establece entre madres y crías. Este tipo de observaciones permitiría comparar las diferencias y semejanzas en la estructuración social y en las modalidades comunicativas que sustentan los sistemas de reconocimiento de ambos grupos.

PARTE II ALGUNAS PROPOSICIONES CONCEPTUALES

La palabra "comunicación" es, actualmente, un concepto ampliamente generalizado. Por tal motivo, resulta difícil, y al mismo tiempo delicado, determinar sus límites operacionales, sus restricciones, o sus usos más apropiados para los diferentes contextos en los cuales es utilizado. Una amplia literatura al respecto sustenta diversas miradas, teóricas y experimentales, que fundamentan la comprensión general de dicho término, estableciendo finalmente, los criterios desde los cuales adquieren sentido los trabajos realizados en el área.

Al mismo tiempo, cuando el estudio de la comunicación se centra en animales, surge un ámbito mayor de elementos y distinciones, que involucra, entre otras cosas, el modo como los animales son observados y la manera como las relaciones que ellos establecen son entendidas (Willey & Richards, 1977; Green & Marler, 1979; Morton, 1982; Miller, 1991).

En este contexto, este trabajo pretende definir, algunos de los términos que, tradicionalmente, involucran mecanismos explicativos implícitos. Estos, inevitablemente, se constituyen como los elementos centrales que sustentan cualquier proposición experimental y/o teórica, por lo que considero relevante explicitarlos:

Conducta: Se entenderá por conducta a la dinámica de relación distinguida entre organismo y medio, expresada en términos de la frecuencia de estados de actividad relativa, movimientos, cambios posicionales y/o posturales, con referencia a un contexto (medio) definido por el que hace la distinción.

Sistema Social: Aquella agrupación de animales en la cual las interacciones que se establecen entre los individuos participantes, especifican los límites operacionales del sistema y definen el espacio de realización de dichos individuos en tanto componentes del sistema (Maturana & Varela, 1984).

Los diferentes modos de interacción que se establezcan a lo largo de la ontogenia de un grupo de animales, constituirán el diseño estructural específico, que definirá el estilo particular de vivir en sociedad, de ese grupo de animales.

Comunicación: Se hablará de comunicación, cada vez que sea posible distinguir que dos o más animales interactúan de manera tal que dichas interacciones revelan un gatillamiento mutuo de conductas, espacial y/o temporalmente coordinadas (Maturana & Varela, 1984).

Un espacio comunicativo será aquel contexto conductual definido por el surgimiento de una o más interacciones comunicativas.

Los patrones conductuales distinguidos como los componentes participantes de un espacio comunicativo, tales como: gestos, posturas, sonidos, etc., se denominarán conductas comunicativas.

1

PARTE III LAS PREGUNTAS

Varias preguntas sustentan la motivación de este trabajo de tesis. La mayor parte de ellas apuntan a encontrar una relación más o menos nítida entre la historia de interacciones establecida durante la relación madre-cría, en etapas tempranas de la ontogenia de los animales, y el grado de rigidez o flexibilidad del sistema comunicativo y de reconocimiento individual que se establece entre estos.

Para hacer esto se propone estudiar el detalle de la relación materno-infantil en el lobo fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*, durante el periodo perinatal y describir cualitativa y cuantitativamente, el desarrollo de las conductas de las crías, en un contexto ontogénico-etológico, que permita configurar el espacio conductual temprano y las variantes de los encuentros interindividuales entre hembras y cachorros. La comparación de estos resultados con aquellos obtenidos para otras especies de pinnípedos permitirá conformar un esquema más o menos completo de la relación que es posible establecer entre la historia de cuidado perinatal y la efectividad del reconocimiento individual, como un componente central en la estructuración del sistema comunicativo y social de un grupo de animales.

La explicitación de las preguntas que fundamentan la aproximación experimental y teórica de esta tesis sugieren el contexto en el cual se enmarca este trabajo. Una discusión más detallada de éstas será abordada en el capítulo IV.

- 1) *¿De que factores depende la efectividad del reconocimiento individual?*

- 2) *¿Cuáles son y cómo participan las diferentes restricciones estructurales y operacionales de un grupo de animales, en la definición de los límites de plasticidad de los encuentros interindividuales, que se dan durante la ontogenia?*

- 3) *¿De qué manera participa la relación materno-infantil en la generación y estabilización de un tipo de encuentro interindividual conservado?*

- 4) *¿Cómo se modulan los repertorios comunicativos y de reconocimiento individual, en concordancia con las restricciones ontogénicas y filogénicas propias de un grupo de animales?*

PARTE IV OBJETIVOS

El objetivo central de este estudio, es determinar la participación diferencial de las distintas conductuales, que dan cuenta de los fenómenos de comunicación y reconocimiento materno-infantil, durante el periodo reproductivo del lobo fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*.

Considerando que el periodo de crianza de esta especie se desarrolla totalmente en tierra, lo que permite observar una amplia gama de conductas e interacciones comunicativas, se recolectaron datos que permiten estructurar un panorama detallado del desarrollo ontogénico-conductual de los cachorros de *A. philippii*, durante los dos primeros meses de vida.

Un estudio sonográfico que implicó el registro magnetofónico de llamadas de hembras y crías, intenta detectar la participación de regularidades sonoras en el repertorio vocal de los animales que indiquen la participación de un espacio comunicativo de reconocimiento, asociado a las vocalizaciones.

El estudio de la participación de dos elementos más: ubicación espacial y olfato, durante las reuniones observadas en los dos primeros meses del periodo de crianza, pretende configurar un sistema más amplio de componentes, que en su conjunto caractericen el sistema de reconocimiento mutuo o individual, en el contexto de las interacciones comunicativas propias de esta especie.

Finalmente, este estudio pretende abrir la discusión en torno a la estructuración de los sistemas comunicativos y de reconocimiento individual, desde una aproximación etológica, la que involucra la comparación de este ámbito de encuentros conductuales en varias especies del orden Pinnipedia y proponer un mecanismo explicativo que de cuenta de dicha variabilidad.

CAPITULO 2: METODOLOGIA

PARTE I SITIO E INDIVIDUOS

► Lugar de estudio.

La recolección de datos se realizó durante las estaciones reproductivas correspondientes a los años 1990-91 y 1991-92 en el roquerío de El Tongo en Isla Alejandro Selkirk ($33^{\circ}46'S$, $80^{\circ}47'W$) la que forma parte del Archipiélago de Juan Fernández (Figura 1). Es una isla de origen volcánico, al igual que las otras dos que componen el archipiélago y consta casi totalmente de playas de rocas y/o piedras que son utilizadas año tras año como sitios de reproducción para el lobo fino de Juan Fernández. Durante el resto del año el lugar permanece deshabitado, con presencia esporádica de pescadores y/o guardaparques que confluyen regularmente durante la estación reproductiva, la que coincide con la actividad de caza de langostas por parte de los habitantes de Isla Róbinson Crusoe.

El lugar de estudio corresponde al roquerío de El Tongo, ubicado en el extremo norte de Lobería Vieja, una playa de rocas de dos a tres km de largo que se extiende en la cara Suroeste de la Isla. Esta zona, de relativamente fácil acceso desde tierra y mar, reúne cerca del 70% de la población mundial del lobo fino (Torres, 1987; datos no publicados). El Tongo es una playa que tiene entre 20 a 30 metros de profundidad y 54 metros de

largo. Detrás de esta se sitúa un pequeño acantilado de cinco metros de alto y 20 de largo, permite la observación directa de los animales, desde un lugar, 25 metros distante de la línea de rompiente.

Un islote de unos 160 m² y cinco metros de alto, encara el sitio de estudio a 20 metros de la costa. Frente a éste, en el lado que mira al roquerío, se establecen territorios acuáticos de un número variable de entre dos a seis machos y es frecuentemente utilizado por las hembras que, durante las horas de calor, realizan viajes termorregulatorios al mar.

► Individuos.

El último censo realizado para la Isla Alejandro Selkirk arrojó una cantidad aproximada de 16.000 animales para la totalidad de la isla (Francis & Ochoa, com. pers.). Aproximadamente 3.000 de ellos se sitúan en la zona costera cercana al campamento, extendiéndose en diferentes loberías a lo largo de la costa, hasta un acantilado infranqueable desde tierra, continuando por el borde de dicho pie de monte, en laderas e islotes costeros, accesibles sólo desde el mar mediante embarcación o por aire en helicóptero.

El roquerío de El Tongo, reúne a un total de aproximadamente 370 animales, que se pueden dividir en: Machos Territoriales, Hembras, Crías, Juveniles, Machos Subadultos y Machos no territoriales (la categoría Juveniles, no discrimina el sexo de los individuos).

PARTE II IDENTIFICACION Y CATASTRO

> Identificación de hembras y crías.

Antes de la parición se marcaron 20 hembras mediante "pellets" de pintura lanzados con una honda desde el sitio de observación. Estas bolsas de pintura están cubiertas por una preparación de gelatina deshidratada la que se rompe fácilmente, ante la presión de un golpe, liberando su contenido. Se usaron seis colores diferentes de pintura, de dilución al aceite, la que permanecía por aproximadamente una semana sin prestar dificultades para la identificación. Pasado dicho periodo, los animales eran remarcados utilizando el mismo método. Ocurrida la parición, las crías eran marcadas del mismo modo, para después ser capturadas y marcadas definitivamente mediante tinción del pelo con aclarador Lady Clairol™ (Clairol Inc., NY) en las zonas de la cabeza, espalda y posterior, con iniciales mayúsculas latinas, que indicaban una relación de identidad con su respectiva madre.

Paralelamente, se confeccionaron tarjetas de identificación individual para cada pareja madre-cría, donde, mediante dibujos, eran indicados detalles que permitían distinguir heridas, cortes, diferencias en la coloración del pelaje, patrones de manchas de pintura, etc. Estas fichas eran actualizadas periódicamente con el fin de incorporar las modificaciones recientes y las nuevas marcas de pintura (Figura 2).

Se escogieron prioritariamente aquellas hembras que contaban con un seguimiento de años anteriores (Francis & Boness com. pers.), de las cuales se contaba con tarjetas de identificación previas. La elección del resto de las hembras respetó el criterio de identificabilidad, en términos de privilegiar a aquellas que presentaban notorias marcas naturales, como patrones de coloración característicos, heridas prominentes y/o cortes de características específicas en las aletas.

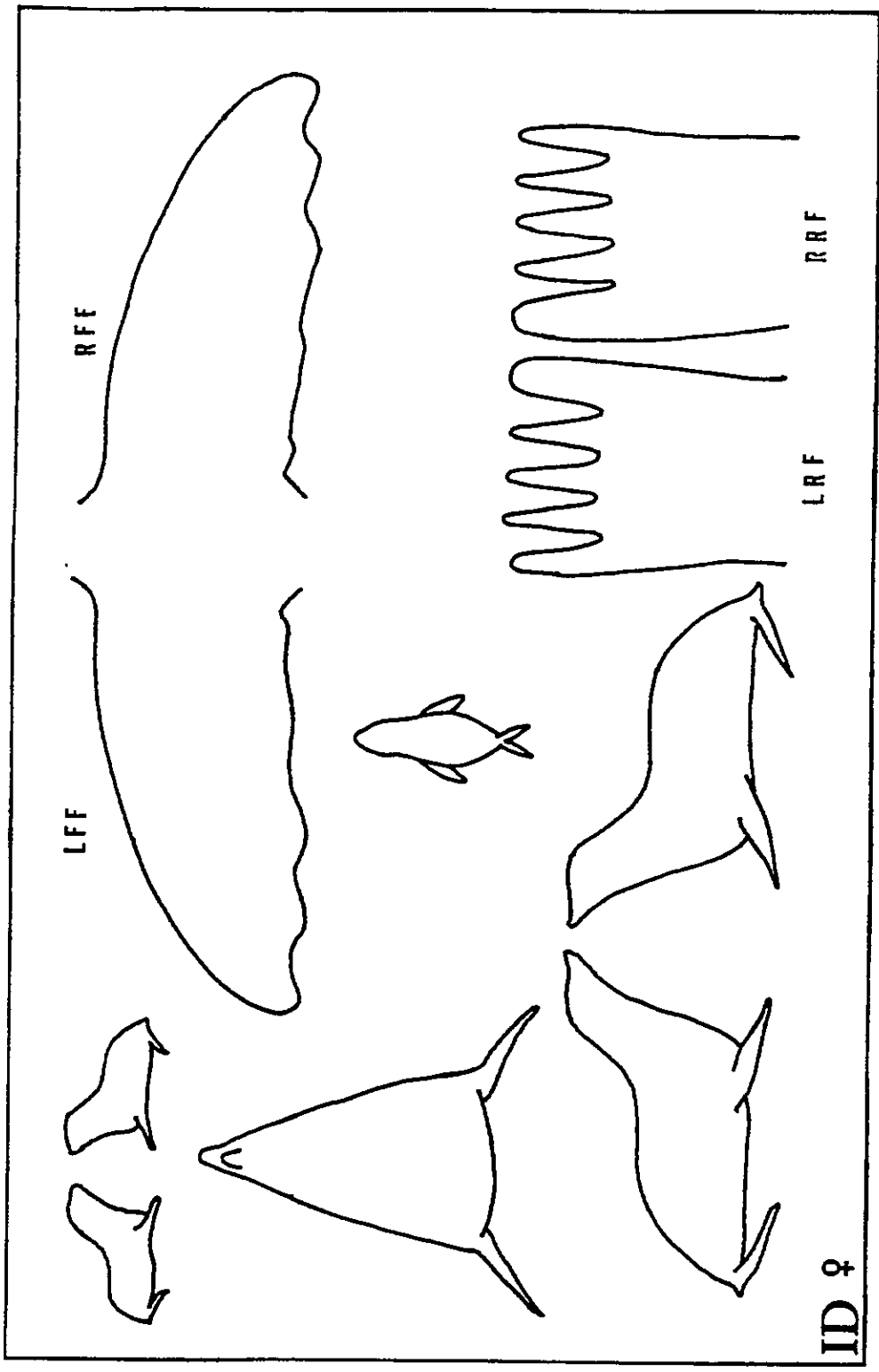


FIGURA 2

Tarjeta de Identificación de Animales.

LFF: Aleta anterior izquierda; **RFF:** Aleta anterior derecha; **LRF:** Aleta posterior izquierda
RRF: Aleta posterior derecha

► Edad, sexo y relación hembra-cría.

Las hembras cercanas al momento de parición, eran reconocidas por su tamaño y vientre prominente, pero principalmente por conductas características de hembras próximas a parir (Ver capítulo III, Conducta de hembras). Las crías que no eran observadas nacer antes de la última hora de muestreo (21:00 hr) y que eran registradas durante el periodo de observación del día siguiente, eran consideradas como nacidas en el día que fueron observadas, dejando la observación "overnight" en su respectiva tarjeta de identificación. La fecha de nacimiento y la edad fueron estimadas por observación del parto, presencia y condición de la placenta liberada o por la presencia, largo y condición de resto del cordón umbilical aún fijo a la cría. La presencia de éste sugiere una edad de entre uno a cuatro días (Johnson & Johnson, 1984). Dado que la observación de partos es poco frecuente, ya que la mayoría de estos ocurren durante la noche, casi la totalidad de las relaciones filiales entre hembras y cachorros se basaron en criterios de cercanía e interacción, ya que las madres, mientras descansan, no aceptan otro contacto corporal que no sea el de su cría y amamantan sólo a esta última, con muy escasos eventos de amamantamiento a crías extrañas. El criterio de cercanía resulta ser bastante confiable porque durante los tres primeros días de vida de la cría, ésta permanece en estrecho contacto con la madre y ambas muestran una mínima movilidad durante dicho periodo. El criterio para el rango de cercanía utilizado, consistió en una distancia igual o menor al largo promedio de una cría.

El sexo fue determinado en cada evento de captura efectuado, uno a la semana de vida de las crías y otro, aproximadamente al mes y medio de nacidos. La determinación se basó en la presencia o ausencia de la abertura peneana, más un chequeo del color y forma de la región anal de los individuos, que en las hembras presenta un color rosado más intenso.

► Área de muestreo, censo y localización.

Con el fin de registrar las posiciones relativas de hembras y crías durante cada día de muestreo, se utilizó un mapa de la lobería de El Tongo, dividido en una grilla de 180 cuadrantes, de cuatro metros por lado cada uno, que abarcaban un área total de 1.200 m² en tierra y 2.880 m² sobre la superficie del mar (Figura 3). Doce veces al día, todos los días, desde las 9:00 hasta las 21:00 hr, se tomaba un registro horario de las ubicaciones y las conductas de todas las hembras y crías marcadas. Tres veces al día (9:00 , 14:00 y 19:00 hr), se realizaba un censo de todos los animales del área de muestreo, anotando su ubicación, temperatura ambiental y del sustrato, velocidad relativa del viento y condición del oleaje, sobre el mapa antes mencionado.

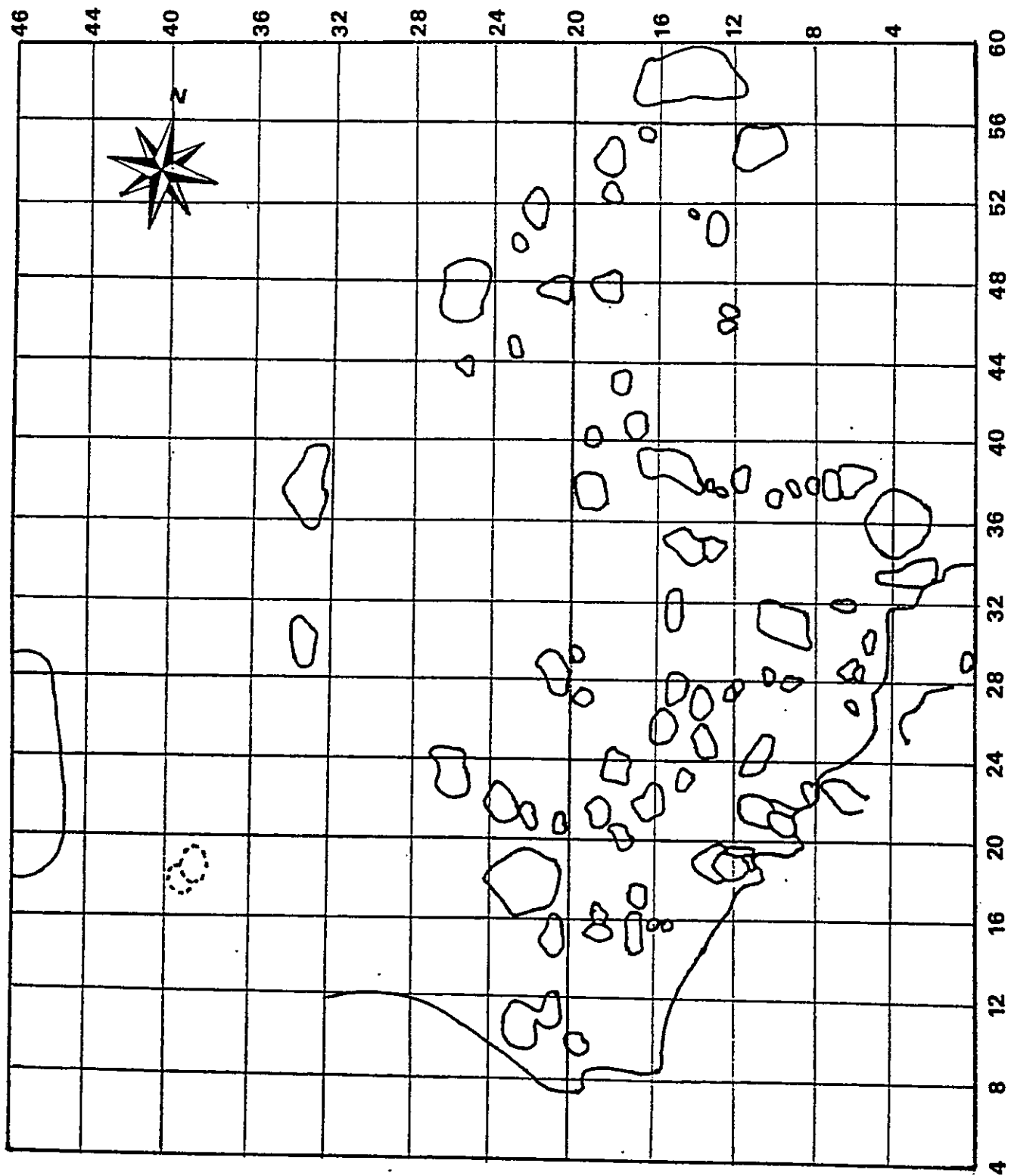


FIGURA 3
Roquerío de El Tongo.

►Medición de la temperatura del aire y del sustrato.

Las temperaturas del aire y del sustrato fueron registradas en un termómetro digital Fisher, con dos sondas YSI tipo 400, una de ellas fija a una roca (temperatura del sustrato) y la otra en contacto con una esfera de plástico negra, la que permite estimar la temperatura del aire. Ambas mediciones, en °C, se realizaron para cada hora del día durante el periodo de muestreo y cada registro contempló un doble chequeo de la temperatura observada. Los resultados obtenidos se muestran en la Figura 11.

PARTE III RECOLECCION DE DATOS

► Observaciones conductuales.

Durante la temporada reproductiva correspondientes al periodo '90-91, se realizó la caracterización y agrupación de las conductas de las crías observadas durante los dos primeros meses de vida. Tal clasificación aparece en la Tabla II. Ésta fue actualizada al año siguiente y el registro conductual de los cachorros respetó tales criterios clasificatorios.

Se llevó a cabo un estudio descriptivo de los eventos de reunión madre-cría lo cual permitió confeccionar la planilla de muestreo utilizada durante la estación reproductiva del año siguiente.

Finalmente, se realizó un muestreo de frecuencia de emisiones vocales de crías durante todo el periodo de muestreo, con el fin de correlacionar dicha actividad con patrones temporales, de temperatura y/o de actividad y presencia de las madres.

El resto de los datos fueron recolectados durante la temporada reproductiva '91-92.

Las observaciones fueron realizadas durante el día (9:00 a 21:00 hr), con binoculares 6x20, desde un sitio de observación ubicado cinco m por sobre el nivel de la lobería y a 20 m de la línea de rompiente. El registro involucró, por un lado, el seguimiento horario de localización y conducta para cada uno de los individuos marcados y, por otro, un muestreo *ad libitum* (Altmann, 1973) de los detalles de los eventos de reunión entre madres y cachorros.

1. Localización y Conducta

Cada hora, desde las 9:00 hasta las 21:00 hr, se realizó un muestreo individual, para cada individuo marcado. Tal muestreo incluyó: la posición ocupada, en términos de un sistema de coordenadas XY, y la conducta realizada durante ese instante. Para esto último, se contaba con una caracterización conductual diseñada previamente, basada en un detallado análisis observacional de las diferentes posturas, movimientos e interacciones que era posible distinguir en la población de animales. Un total de 53 categorías fueron utilizadas, divididas en subgrupos dependiendo si representaban estados de actividad o estados interactivos (Tabla II). La Figura 4 muestra la planilla de muestreo utilizada para este tipo de registros.

ID Cría	A			B			D		
HORA	Conducta	X	Y	Conducta	X	Y	Conducta	X	Y
09	01	32	04						
10	01	32	04						
11	01	32	04						
12	04	32	04						
13	04	32	04						
14	45	28	19						
15	31	29	04						
16	45	34	04						
17	04	34	04						
18	04	34	04						
19	04	34	04						
20	60	34	07						

FIGURA 4

Planilla de Muestreo Utilizada para el Registro de Conductas y Localizaciones Horarias.

El estudio de la variación temporal de las conductas muestreadas, durante los dos primeros meses de la ontogenia de las crías (Figuras 10, 12, 13, 14, 15 y 16), agrupó el total de conductas observadas, para todas las crías, en periodos de cinco días, tomándolo como día cero, la fecha de nacimiento de cada cachorro. En otras palabras, cada lapso de muestreo, agrupa la presencia, en porcentaje, de cada conducta analizada, para todas las crías, en ese rango de edad. El porcentaje se expresa en función del total de eventos registrados para cada conducta particular.

3.- Actividad locomotriz de crías

THL (Trip Hourly Location): El registro de localizaciones horarias, descrito en el punto anterior, permite estimar la movilidad diaria de cada cría, considerando las distancias entre las localizaciones obtenidas para cada hora del día. Así, desde las 9:00 hasta las 20:00 hr., se sumaron las distancias establecidas entre cada punto de coordenadas muestreadas horariamente, obteniéndose un diagrama de viajes que contemplaba un trazo continuo de líneas rectas entre cada punto.

TMAP (Trip Map): Con el fin de comparar la estimación anterior con la actividad real de las crías, cada día se realizó un *focal animal sample* (Altmann, 1973) de actividad locomotriz en el cual se dibujó, sobre el mapa de la lobería, todo el recorrido realizado por una cría durante el día. Dicho trazo se midió bajo una plantilla cuadrículada transparente a escala de la lobería, obteniéndose, de esta manera, el recorrido real diario para esa cría.

Cada día se escogía una cría determinada, dependiendo del orden alfabético de la letra que la identificaba. Si este individuo no era localizado durante el primer registro de localización horaria, el seguimiento focal se realizaba con la cría que le sucedía. Un total de 41 mapas de recorrido real se obtuvieron desde el 14 de diciembre del '91 hasta el 24 de enero del '92.

Cada fecha de muestreo determinaba una edad específica de la cría que era seguida. El rango de edades monitoreadas varió desde los 15 a los 58 días, para los 41 registros. No todas las edades de ese rango pudieron ser obtenidas, ya que el protocolo de

muestreo hace muy difícil seguir más de una cría diaria, y la fecha en que se realiza el registro determina la edad a la cual corresponde dicho mapa.

Todas las crías fueron muestreadas un par de veces, una durante los primeros 20 días y otra durante el segundo periodo de 21 días, excepto la cría CHO, que tiene dos registros en la última etapa.

Para las edades 15, 24, 25, 32, 33, 35, 37, 39, 43, 48, 50, 56 y 58 se obtuvo un solo registro. Para las edades 19, 34, 51 y 53, dos registros. Tres registros para las edades 47 y 55. Y cuatro para las edades 28 y 54.

2. Reuniones madre-cría

Los detalles de las reuniones madre-cría se registraron mediante un muestreo *ad libitum* de cada uno de estos eventos, en que participaban hembras conocidas. Este consistió en seguir el curso conductual, temporal y espacial de cada suceso de reunión desde su inicio, registrando la siguiente información:

§ Fecha del Muestreo.

§ Identidad de la Hembra (Fem ID).

§ Hora del Arribo de la Hembra (Arr Ⓞ).

§ Coordenadas del lugar de Arribo de la Hembra (Arr Loc).

§ Hora de la primera Vocalización PAC (Pup Attraction Call) de la Hembra (PAC Ⓞ).

§ Coordenadas del sitio de emisión de la Vocalización PAC (PAC Loc).

- § Hora de la primera Vocalización PC (Pup Call) de la Cría (PC \odot).
- § Coordenadas del sitio de emisión de la Vocalización PC (PC Loc).
- § Hora de la Reunión entre Madre y Cría (Reu \odot).
- § Coordenadas donde se da la Reunión (Reu Loc).
- § Tipo de viaje de la Hembra (Forrajeo o Termorregulatorio).
- § Primer Acercamiento entre Madre y Cría al momento de la Reunión.
- § Observaciones de los detalles del encuentro.

La Figura 5 muestra la planilla de muestreo utilizada para el seguimiento de los eventos muestreados en una reunión madre-cría.

No	Fecha	Fem ID	Arr \odot	Arr Loc	PAC \odot	PAC Loc	PC \odot	PC Loc	Reu \odot	Reu Loc	Viaje	Contacto	Observaciones
68	1912	Mary K	1852	24,20	1854	22,11	1854	23,12	1855	21,11	R	5	
69	1912	Teresa	1901	32,20	1902	30,12	1905	29,04	1906	29,05	R	1	
70	1912	Ipy	1943	31,18	1944	28,11	1944	27,06	1946	27,08	R	6	

FIGURA 5

Planilla de Muestreo Utilizada para el Registro *Ad libitum*, de Reuniones Madre-Cría.

➤ Registro de frecuencia de vocalizaciones de crías.

Para registrar la frecuencia de los eventos vocales PC de las crías durante el día, se diseñó una modalidad de muestreo que implicaba dividir cada hora del tiempo total del muestreo diario, en ventanas temporales de 10 minutos cada una. En cada unidad de 10 minutos se procedió a registrar la presencia o ausencia de emisión vocal (PC), asociada o

no a un evento de reunión madre-cría, para cada cría previamente identificada. La acumulación horizontal indicaba la frecuencia de vocalización para cada una cría particular durante el día y la acumulación vertical indicaba la frecuencia de vocalizaciones de todas las crías durante el periodo de muestreo diario.

La Figura 6 muestra la planilla de muestreo utilizada para el registro de frecuencia de vocalizaciones PC de crías.

Fecha	09 Hrs.						10 Hrs.						11 Hrs.						12 Hrs.												
ID Cría	0	1	2	3	4	5	6	0	1	2	3	4	5	6	0	1	2	3	4	5	6	0	1	2	3	4	5	6			
2											x		x	x																	
4																	x									x					
6					x	x	x	x				x				x				x											
9			x		x							x														x	x				
10		x	x	x				x								x	x										x	x	x		
15											x			x																	
16																															
17							x																								
18																															
19			x								x																	x			
20		x									x																				
21																												x			
22																												x			
23																															
24		x	x	x																											
25																												x			
26																															
27			x	x																											
28																															
29																												x			
30				x		x																						x			
31																															
+				x	x																							x	x	x	x
-			x	x																									x	x	

FIGURA 6

Planilla de Muestreo Utilizada para el Registro de Frecuencia de Vocalizaciones PC.
Muestreo *Ad libitum*.

► Registro de vocalizaciones.

Los registros en cinta magnetofónica fueron colectados para todas las crías marcadas entre uno y 10 días de vida. Con el fin de efectuar la mínima perturbación posible en la lobería, se ingresó y capturó a todas las crías seleccionadas durante la primera semana de muestreo. En esta ocasión, además, se procedió a pesar, medir, sexar y marcar definitivamente a los cachorros.

Los registros vocales de las crías fueron colectados en ausencia de la madre, a una distancia de entre 50 cm a 1 m de la fuente, usando una grabadora portátil Sony Professional Walkman, Stereo Cassette-Corder (WM-DC6) y un micrófono direccional Sennheizer MKH816T con un protector de viento Rycote. Una fuente de poder Sennheizer BP-2 (12 volt AB) acoplada al micrófono era reemplazada periódicamente para mantener un óptimo nivel de grabación. Todos los registros fueron realizados a velocidad normal de grabación, en cinta metálica HD7, Digital Master de 100 min, Modelo HD7-100SE, en un nivel de grabación de entre +5 a +7. Todos los registros fueron, además, monitoreados mediante audífonos Sony MD-MR51 acoplados a la grabadora. Las baterías de la grabadora y el pre-amplificador del micrófono eran reemplazados cuando la potencia de salida caía aproximadamente en un 20%, medido en un voltímetro.

Para obtener los registros de vocalizaciones, las crías eran apartadas unos pocos metros del área de trabajo a una zona con menor interferencia de viento. En estas condiciones de semi-aislamiento, las crías, a esta edad, emiten espontáneamente un solo tipo de llamada característica, denominada Pup Call (PC) y que corresponde a la

vocalización típica en las interacciones materno-infantiles. Cuando los animales no vocalizaban espontáneamente (cinco casos), una fácil evocación de la llamada se obtenía al imitar la vocalización característica de una hembra, denominada Pup Attraction Call (PAC), esta técnica surtía efecto inmediatamente y la cría continuaba vocalizando por un tiempo prolongado, permitiendo tomar el registro necesario.

Se realizó otro registro de vocalizaciones de crías aproximadamente al mes de vida, en esta ocasión las crías raramente vocalizaban espontáneamente y la mayoría de los registros fueron evocados. A esta edad, las crías, además, emiten un nuevo tipo de vocalización denominado "Pup Aggressive Call" (PAgC), que usualmente se mezcla con el PC, en una sola emisión. El análisis preliminar de todas las vocalizaciones recolectadas, permitió que estos registros fueran eliminados del estudio posterior, gracias a que ambas vocalizaciones son claramente diferentes.

Aprovechando la alta emisión espontánea de vocalizaciones agresivas de las crías en este periodo, se recolectaron grabaciones de este tipo de llamadas en 10 de las 20 crías marcadas, con el fin de complementar el estudio, comparando la variación de los distintos parámetros vocales para ambos tipos de vocalizaciones.

Conjuntamente, se realizaron registros, desde una posición cercana al sitio de observación, de crías en su ambiente natural, con el fin de comparar las eventuales diferencias dependientes del método de muestreo, que implicaba separar momentáneamente a los animales de la lobería.

Las vocalizaciones de las hembras fueron realizadas del mismo modo antes descrito. Dada la imposibilidad de capturar a todas las hembras marcadas por la dificultad que esto implica y por la alta perturbación que esto genera en la lobería, los registros fueron tomados desde una posición ubicada por debajo del sitio de observación en un muestreo *ad libitum* (Altmann, 1973), en horas de la tarde, cuando las hembras regresaban de sus viajes diarios al mar y relocalizaban a sus crías, vocalizando repetidamente mientras avanzaban hasta a su sitio de descanso.

PARTE IV ANALISIS SONOGRAFICO

►Equipo y configuración.

Para el análisis acústico de las vocalizaciones de crías y hembras de *Arctocephalus philippii*, se utilizó un sonógrafo Kay Elemetrics Modelo 5500. Los sonogramas obtenidos fueron impresos en papel térmico mediante una impresora térmica de escala de grises Kay 5510. Las vocalizaciones fueron analizadas a la velocidad a la cual fueron grabadas usando un filtro de entrada con un formato de frecuencia de 0-4 Hz. El rango dinámico de atenuación fue variado para mejorar la intensidad y la calidad de las vocalizaciones grabadas. Se utilizó un filtro de banda estrecha (15 Hz @ 2 kHz de frecuencia de entrada; Tamaño de Transformación = 512 puntos) con el fin de obtener una óptima resolución de los parámetros de frecuencia y un filtro de banda ancha (300 Hz @ 4 kHz de frecuencia de entrada; Tamaño de transformación = 50 puntos) que permite una resolución temporal más precisa de las vocalizaciones.

Dicho análisis fue realizado en el Laboratorio de Sonido del National Zoological Park, Department of Zoological Research, Smithsonian Institution, Washington D.C., con la asesoría de los Drs. Francis, Morton y Derrickson.

► Análisis inicial y correlación de parámetros

Se analizaron visualmente aproximadamente 350 vocalizaciones de 20 crías y 300 vocalizaciones de 20 hembras, con el propósito de determinar la cantidad y la calidad de las vocalizaciones adecuadas para un óptimo análisis sonográfico. El criterio de eliminación se basó principalmente en la interferencia producida por el ruido de fondo (viento, olas u otras vocalizaciones de animales) y la mezcla de dos o más tipos distintos de emisiones vocales realizada por el mismo individuo durante la misma emisión.

En una primera etapa, se utilizó un número de aproximadamente 50 vocalizaciones de cinco crías, en distintos contextos de muestreo, con el fin de determinar aquellos parámetros vocales más claramente medibles. En los casos de interferencia del ruido de fondo, se utilizaron diversas modalidades de resolución del programa sonográfico que permitían reducir considerablemente elementos distorsionadores o facilitaban la visualización de ciertos límites del registro en la pantalla, mediante cambios de color asociados a factores como intensidad y frecuencia de las ondas. Las variables acústicas finalmente analizadas incluyeron: duración (D), número de partes (P), frecuencias mínima (Fmin) y máxima (Fmax), las tres primeras frecuencias de mayor intensidad (F1, F2 y F3) y la modulación de frecuencia de estos tres máximos de energía (FM1, FM2 y FM3).

Se analizaron estos mismos parámetros en, aproximadamente, 150 vocalizaciones del tipo agresivo (PAgC), obtenidas en el segundo evento de captura, con el fin de obtener una estimación no sólo estadística de las diferencias intra e interindividuales, sino, también, una comparación más amplia que involucrara el repertorio natural de la especie.

Se examinaron cambios en las vocalizaciones dependientes de la edad o del contexto de muestreo, pero no se encontraron diferencias significativas durante el primer mes y medio de vida de los cachorros, cuando fueron tomadas las muestras, en los distintos parámetros analizados.

► Análisis final

La etapa final contempló un análisis detallado de 160 vocalizaciones PC de un total de 16 crías, 120 vocalizaciones PAC de un total de 12 hembras y 45 vocalizaciones PAgC de un total de 9 cachorros. El tamaño muestral disminuyó de los valores iniciales ya que el análisis estadístico de discriminación de grupos, exige un N igual para todas las variables. Lo anterior obligó a eliminar a aquellos individuos que presentaran carencia en algún valor de los 10 parámetros vocales medidos.

Así, el análisis final de las vocalizaciones incluyó a los siguientes individuos:

CRIAS (PC): LUN(1), CHO(2), CAM(3), PLO(4), CYN(5), HAL(6), ZUM(7), EMM(8), R2D(9), LOL(10), KAT(11), DOD(12), BEW(13), TER(14), VOO(15), SAN(16).

CRIAS (PA_{gg}C): LUN(1), CHO(2), CAM(3), CYN(4), ZUM(5), EMM(6), R2D(7), UNI(8), YAM(9).

HEMBRAS: ELI(1), FEMA(2), FEMB(3), FEM1(4), FEM2(5), NH(6), PUN(7), MER(8), FEMI(9), FEM3(10), SLI(11), TRO(12).

La hembra número 12 (TRO), pertenece a la especie *Arctocephalus tropicalis*, y es comparada con el resto de los individuos sin ser incluida en el análisis estadístico utilizado para determinar la variabilidad vocal de *A. philippii*. Comparte el estudio por ser un caso especial de reproducción de esta especie en el Archipiélago de Juan Fernández. En los últimos tres años se ha detectado la presencia regular de 4 a 5 parejas de *A. tropicalis*, reproduciéndose en la colonia, conjuntamente con *A. philippii*.

► **Definición de las variables acústicas usadas en el análisis.**

La figura 7 muestra los parámetros cuantitativos que se midieron de las vocalizaciones de hembras y cachorros:

§ **Duración de la llamada (D):** Tiempo, en segundos, del periodo comprendido entre el inicio y el final de una única emisión acústica medida en el armónico de mayor amplitud.

§ **Número de partes (N):** Número de componentes sonoros separados unos de otros por segmentos de silencio o sonido que no implicaba vocalización.

§ **Frecuencia mínima (F_{min}):** Frecuencia de menor energía visible en el espectro de análisis con filtro de banda estrecha.

§ **Primer máximo de frecuencia (F1):** Frecuencia a la cual aparece el primer máximo de energía, revelado en el espectro de intensidad, en algunos casos esta frecuencia coincide con la frecuencia fundamental de la vocalización.

§ **Segundo máximo de frecuencia (F2):** Frecuencia a la cual aparece el segundo "peak" de mayor energía, revelado en el espectro de intensidad, a veces coincidía con el primer armónico de la vocalización y otras, se concentraba entre el 4º y 6º armónico.

§ **Tercer máximo de frecuencia (F3):** Frecuencia a la cual aparece el tercer "peak" de mayor energía, revelado en el espectro de intensidad, a veces coincidía con el segundo armónico de la vocalización, mientras que en otras ocasiones se concentraba entre el 10º y el 13º armónico.

§ **Rango de modulación del primer máximo de frecuencia o frecuencia fundamental (FM1):** Diferencia entre los valores de frecuencia máximo y mínimo de la frecuencia fundamental.

§ **Rango de modulación del segundo máximo de frecuencia (FM2):** Diferencia entre los valores de frecuencia máximo y mínimo del primer armónico.

§ Rango de modulación del tercer máximo de frecuencia (FM3): Diferencia entre los valores de frecuencia máximo y mínimo del segundo armónico.

§ Frecuencia máxima (Fmax): Armónico de mayor frecuencia visible en el espectro de análisis con filtro de banda estrecha.

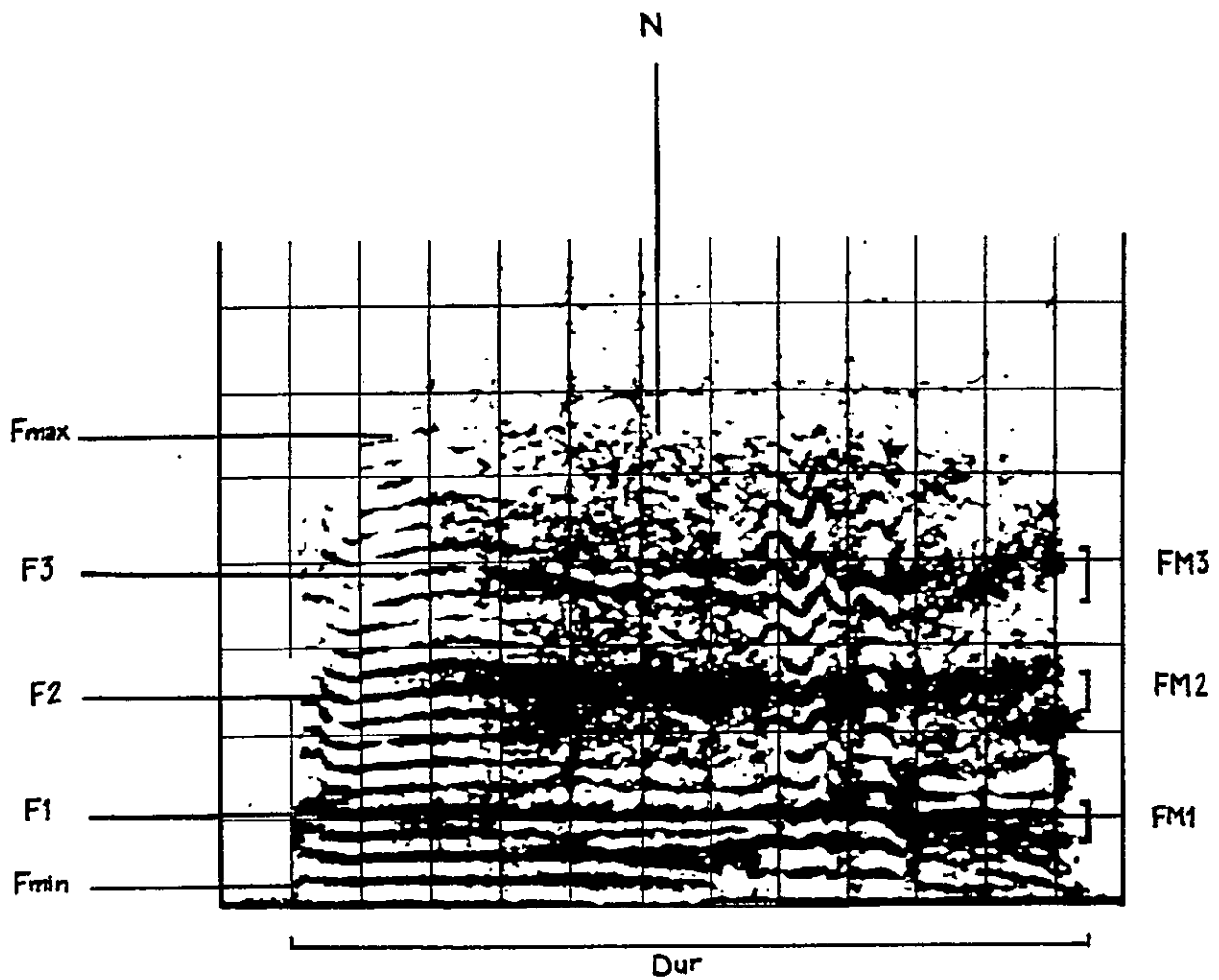


FIGURA 7

Sonograma mostrando las 10 variables acústicas utilizadas en el análisis de las vocalizaciones PAC y PC de hembras y crías de *Arctocephalus philippii*.

Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada, 1 Khz.

CAPITULO 3: RESULTADOS

PARTE I CONDUCTA DE LAS HEMBRAS

Las hembras llegan a la lobería, en promedio, una semana antes de parir. Durante este periodo se establecen en territorios definidos previamente por los machos adultos, que han llegado con anterioridad a éstas. Usan como sitios de descanso lugares más o menos específicos, prioritariamente rocas altas y lisas, alejadas de los límites establecidos por los machos territoriales. En estos lugares hay una alta frecuencia de conductas disruptivas e interacciones fuertemente agresivas y violentas.

A pesar que el contacto interindividual (tigmotaxis) es fuertemente evitado en los individuos adultos de esta especie, sólo las hembras más grandes, de más edad y con más historia en la lobería, desplazan agresivamente a otras hembras cuando el sitio de descanso ha sido ocupado, manteniendo mucho más regularmente estos territorios preferenciales.

Antes de parir, la hembra, considerablemente menos móvil y más agresiva, permanece recostada de espalda o de lado, cambiando de posición a intervalos regulares. Frecuentemente, desde la misma posición, se inclina hacia adelante y olfatea su vulva, que en esta etapa se halla dilatada, con secreción de líquido amniótico, en ocasiones, mezclado con sangre.

Las pariciones son poco frecuentes de observar. La mayoría de ellas ocurren durante la noche o muy temprano en la mañana, pero las veces en que se han observado, tienen un desarrollo rápido y las crías muestran presentación anterior o posterior casi en igual proporción.

La cría nace envuelta en la membrana del amnios, de la que es rápidamente liberada por los dientes de la madre. Los movimientos del recién nacido son temblorosos y poco coordinados, con frecuentes sacudidas de la cabeza, la actividad vocal comienza dentro del primer minuto después de la parición, iniciándose, así, un intenso intercambio de vocalizaciones con la madre que puede durar hasta media hora después del parto.

Si la cría no vocaliza o no realiza el despliegue de movimientos antes mencionado, la hembra la levanta por el cuello, tomándola con los dientes, y la cambia de posición. A veces, esta actividad puede ser bastante brusca, si el cachorro no muestra señales de reacción a los movimientos o vocalizaciones de la madre.

Al nacer, el pelaje es de color negro y húmedo, cubierto de meconio. Las aletas anteriores y posteriores presentan un aspecto blando y débil, pero a la hora de vida ya muestran el aspecto de una cría normal. El único vestigio de la reciente parición, es algún trozo del cordón umbilical que permanece pegado al abdomen y que se mantiene húmedo hasta el segundo o tercer día de nacido.

La fecha promedio de las pariciones de las hembras muestreadas fue el 25 de noviembre, con una desviación de 5,5 días. La Tabla I muestra el promedio y las desviaciones estándar del periodo perinatal, el largo de los viajes de forrajeo y el largo de la estadía en tierra para las hembras, durante el periodo de muestreo.

Tabla I
Duración promedio de viajes de forrajeo y estadías en tierra para hembras
del Lobo Fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*.
 Estación Reproductiva '91-92.

Suceso	Duración Promedio (días)	S.D. (días)	N
Periodo Perinatal	10,74	3,02	22
1 ^{er} Viaje	8,29	5,17	22
1 ^a Estadía	4,79	4,02	21
2 ^o Viaje	11,87	7,13	19
2 ^a Estadía	5,09	2,45	16
3 ^{er} Viaje	11,17	6,15	10
3 ^a Estadía	3,68	2,28	8
4 ^o Viaje	9,16	2,68	4
4 ^a Estadía	3,81	0,55	3

El promedio total para los viajes de forrajeo es de 10,12 días (s.d. = 1,67) y el de la estadías en tierra, entre viajes, de 4,34 días (s.d. = 0,7). El valor obtenido para la duración de los viajes de forrajeo, es el más largo descrito para pinnípedos.

Durante este periodo las crías quedan solas y ayunan hasta la llegada de la madre. No se observa adopción como un fenómeno regular y el cuidado alomaternal es muy infrecuente, sólo dos casos en la temporada '90-91, en una lobería distinta, distante 1 km. del lugar de estudio, donde la concentración de animales y la perturbación humana es considerablemente mayor que la registrada en El Tongo.

Por el contrario, el sistema de reconocimiento individual, entre madres y cachorros de esta especie, parece ser extremadamente fino. Los casos en que se ha observado a una cría amamantando de una hembra que no es su madre, en la totalidad de las ellas la hembra no se ha percatado de la presencia del cachorro extraño. Cuando lo hace, lo rechaza inmediatamente mediante despliegues agresivos con la boca abierta o directamente mordiendo al animal.

PARTE II PERIODO PERINATAL Y RELACION MADRE-CRIA

Las conductas de cuidado de las crías se extienden durante aproximadamente cinco meses, desde finales de noviembre hasta mediados del mes de marzo. A pesar que se observan nacimientos durante casi todo el periodo, la mayor parte de ellos ocurren durante las últimas semanas de noviembre. El 90.5% de los cachorros marcados nacieron durante este periodo. El pelaje natal de las crías es negro, miden aproximadamente 55-60 cm de largo y pesan, entre los cero y dos días, 5.76 kg (s.d.= 0.38, N=60), y al mes de vida, 9.11 kg (s.d.= 1.44, N=60).

Durante la época de estudio, un total de 60-65 parejas madre-cría ocupaban el área de muestreo en el roquerío de El Tongo. Las madres con recién nacidos permanecían en tierra ocupando un sitio de descanso, usualmente específico, ubicado a corta distancia del sitio de parición. Estos sitios varían entre sí con respecto a la distancia a la línea de rompiente; a zonas con suelo de roca, piedras o tierra; a la altura referida al nivel del mar y a zonas con mayor o menor grado de sombra durante el día. Las conductas de *descanso sola*, *postura sentada erguida*, *amamantamiento* y *descanso con la cría*, registradas para las hembras, se realizan preferentemente en los sitios antes mencionados.

Las hembras, en sus viajes termorregulatorios, abandonan el roquerío poco antes del mediodía (11:00-12:00 hr) volviendo periódicamente a tierra durante el ciclo diario, pero permaneciendo, durante estas estancias, preferencialmente en zonas inespecíficas y

cercanas a la línea de rompiente, desde donde regresan definitivamente a tierra, a descansar con sus crías durante el atardecer (19:00 hr). El tiempo usado en esta conducta es dependiente de las condiciones climáticas y se correlaciona significativamente con la variación de la radiación solar durante el día (Francis & Boness, 1991). Las crías comienzan sus aproximaciones al mar poco tiempo después de nacer (2-3 días) permaneciendo cerca de la rompiente junto con otros cachorros. Los viajes al mar de parejas hembras-cria son escasos, usualmente las primeras actividades natatorias de los cachorros se dan en ausencia de la madre, pero en los casos que se ha observado ingreso al mar en compañía materna, éstos se dan durante las horas de la tarde (17:00-18:00 hr) o cerca del mediodía (11:00-12:00 hr). Las crías de *Arctocephalus philippii* son altamente precoces, obteniendo alta movilidad al día de nacido. A partir de la primera semana de vida, pasan, proporcionalmente, más tiempo cerca del agua, en pequeñas pozas que se forman entre las rocas a lo largo de la línea de rompiente, en donde pueden ser amamantadas durante los periodos recurrentes de retorno de la madre durante el día.

PARTE III CONDUCTA DE LAS CRIAS

Como se ha mostrado, esta especie presenta el promedio más largo de viajes de alimentación de las hembras (9-11 días), durante este periodo, que se repite regularmente con intervalos de cuatro a cinco días, en que las madres vuelven a ocupar la lobería, las crías permanecen sin ningún cuidado materno y sin alimentación (Figura 8).

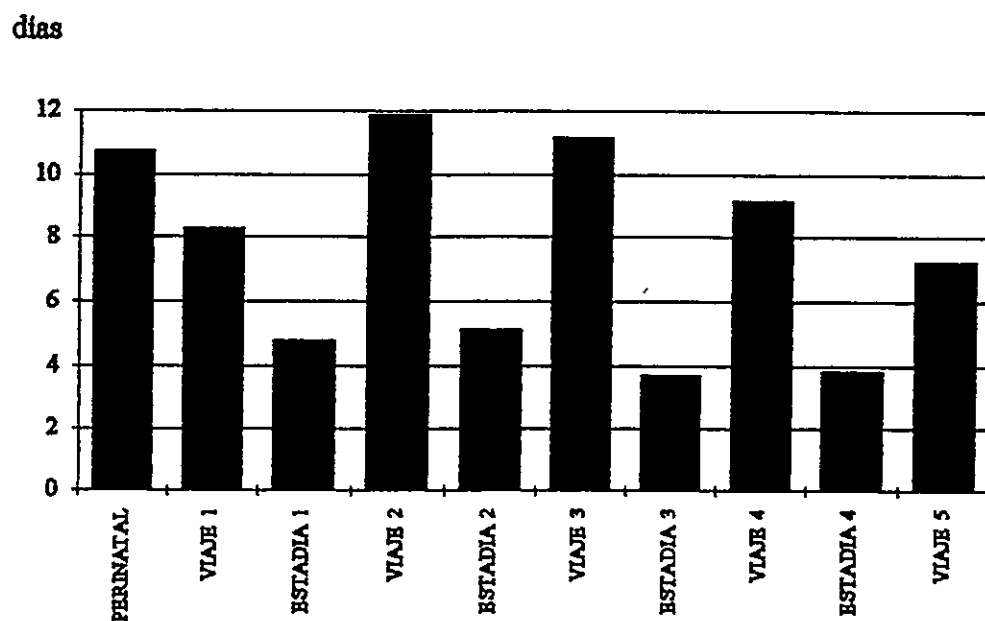


FIGURA 8

Duración de los viajes de forrajeo y estancias en tierra de hembras de *Arctocophagus philippi*.

La conducta de los cachorros varía en los sucesivos periodos de abandono y retorno materno, dependiendo de su edad. Así, mientras la actividad de éstas es relativamente baja y la mayoría de las conductas se realizan en soledad, durante el primer viaje de la madre, para el segundo evento, las crías presentan mayor grado de movilidad y se reúnen en grupos, realizando actividades en conjunto.

► **Clasificación y caracterización de las conductas.**

La Tabla II muestra los códigos utilizados y la caracterización del repertorio conductual de crías, muestreado durante la época de estudio. Las conductas han sido clasificadas, según el nivel de actividad, en: posturas, conductas de descanso y conductas motrices, cada una de éstas, a su vez, ha sido subdividida dependiendo de si son interactivas y/o vocales o no vocales dependiendo del caso.

Tabla II
Códigos de Conductas y Posturas de Crías

CODIGO	CONDUCTA	DESCRIPCION
01	Descansando sola	El animal descansa de espalda, costado o abdomen sobre el terreno, no muestra movimiento y sus ojos están cerrados.
02	Descansando con la madre	El animal descansa de espalda, costado o abdomen, con los ojos cerrados, en compañía de la madre.
03	Descansando con otra hembra	El animal descansa de espalda, costado o abdomen, con los ojos cerrados, en compañía de una hembra extraña.
04	Descansando con cría(s)	El animal descansa de espalda, costado o abdomen, con los ojos cerrados, en compañía de una o más crías.
05	Descansando con un macho	El animal descansa de espalda, costado o abdomen, con los ojos cerrados, en compañía de un macho adulto o subadulto.
06	Sentada erguida sola	El animal se encuentra apoyado sobre sus aletas anteriores y mantiene erguido el torso con la cabeza levantada, los ojos pueden estar cerrados o abiertos.
07	Postura sentada erguida con la madre	El animal apoyado sobre sus aletas anteriores, la cabeza levantada, en compañía de su madre.
08	Postura sentada erguida con otra hembra	El animal apoyado sobre sus aletas anteriores, la cabeza levantada, en compañía de una hembra extraña.
09	Postura sentada erguida con cría(s)	El animal apoyado sobre sus aletas anteriores, la cabeza levantada, en compañía de una o más crías.
00	Postura sentada erguida con un macho	El animal apoyado sobre sus aletas anteriores, la cabeza levantada, en compañía de un macho adulto o subadulto.

16	Presente, conducta no observada	El animal se encuentra detrás o debajo de algún objeto tal que, desde el sitio de observación, no es posible observar su conducta.
18	No visible	El animal no es visible y su posición es desconocida.

20	Nariz-nariz con la madre	Acercamiento mutuo nasal con la madre.
21	Nariz-nariz con cría	Acercamiento mutuo nasal con otra cría
23	Nariz-espalda con cría	Acercamiento nasal de la cría muestreada con la espalda de otra cría.
24	Nariz-aleta anterior con madre	Acercamiento nasal de la cría muestreada con la aleta anterior de la madre.
25	Nariz-aleta posterior con madre	Acercamiento nasal de la cría muestreada con la aleta posterior de la madre.

30	Moviéndose en el lugar solo	El animal se encuentra sentado-erguido mientras realiza movimientos regulares de la mitad superior del cuerpo y/o movimientos rotatorios del cuello en forma de S, cambiando la orientación del eje de la cabeza, generalmente los ojos están cerrados.
31	Moviéndose cambiando de lugar	El animal se desplaza caminando una distancia mayor al largo promedio de una cría.
32	Moviéndose en el lugar con la madre	El animal realiza los mismos movimientos del código (30), pero en compañía de la madre.
33	Moviéndose en el lugar con cría(s)	El animal realiza los mismos movimientos del código (30), pero en compañía de una o más crías
34	Moviéndose cambiando de lugar con la madre	El animal se desplaza caminando una distancia mayor al largo promedio de una cría, en compañía de la madre.
35	Moviéndose cambiando de lugar con cría(s)	El animal se desplaza caminando una distancia mayor al largo de una cría, en compañía de una o más crías.

40	Nadando solo	El animal, desplazándose mediante sus aletas, flotando o sumergiéndose solo en el mar.
41	Rascándose solo	El animal se frota alguna parte del cuerpo con sus aletas anteriores o posteriores, o con algún objeto externo como una roca o un trozo de madera , solo.
42	Bebiendo	El animal ingiere agua de mar.
44	Rascándose junto a la madre	El animal se rasca de la manera descrita en el código (41), en compañía de la madre, la que puede estar realizando cualquier conducta.

45	Rascándose junto a una cría	El animal se rasca de la manera descrita en el código (41), en compañía de una o más crías, las que pueden estar realizando cualquier conducta.
46	Nadando junto a cría(s)	El animal flotando, desplazándose o sumergiéndose en el mar en compañía de una o más crías.

50	Vocalizando en el lugar solo	El animal emite una o más vocalizaciones (usualmente PC), sin cambiar de lugar y solo.
51	Vocalizando moviéndose solo	El animal emite una o más vocalizaciones (usualmente PC), desplazándose y cambiando de lugar, solo
52	Vocalizando con la madre	El animal y la madre vocalizan conjuntamente, ambos puede estar en movimiento o en un sitio específico.
53	Vocalizando con cría(s)	El animal y una o más crías en su proximidad, vocalizan al unísono o alternadamente (usualmente PC o PAgC).

60	Amamantándose de la madre	El animal ingiere leche succionando los pezones de su madre.
61	Amamantándose de otra hembra	El animal ingiere leche succionando los pezones de una hembra extraña.
62	Postura de amamantamiento con la madre	El animal se aproxima a los pezones de la madre mientras mantiene el cuello estirado y los bigotes en movimiento antero-posterior.

63	Postura de amamantamiento con otra hembra	El animal se aproxima lentamente a la región abdominal de una hembra extraña, con el cuello estirado y los bigotes inmóviles pegados a los costados de la cara.
----	---	---

70	Agresión contra la madre	El animal muerde alguna parte del cuerpo de la madre.
71	Agresión contra otra hembra	El animal muerde alguna parte del cuerpo de una hembra extraña.
72	Agresión contra una macho	El animal muerde alguna parte del cuerpo de un macho adulto o subadulto.
73	Agresión contra cría(s)	El animal realiza movimientos de ataque y retirada hacia una o más crías, los cambios de posición son rápidos, con escasos movimientos circulares en forma de S, usualmente vocalizaciones de gruñidos y casi siempre mordeduras con tirones y sacudida de cabeza antes de soltar la piel o las aletas del agredido.

80	Juego agresivo	El animal despliega conductas de ataque y retirada hacia una o más crías, esta vez los movimiento son relativamente lentos y notoriamente más circulares, en forma de S, usualmente esta actividad es interrumpida por periodos estáticos en donde los animales se observan mutuamente, girando la cabeza hacia ambos costados y atrás, las mordeduras son escasas o de baja intensidad, el blanco preferencial es la zona del cuello y los animales mantienen la boca semiabierta en cada evento de mordida, mientras están en contacto con el cuello de la otra cría. Escasamente hay vocalizaciones en forma de gruñidos. La estabilidad de la pareja de individuos que se enfrenta es laxa, es decir, pueden intercambiar compañeros de actividad repetidas veces, sin una preferencia marcada, para el caso donde asisten más de dos crías participando de esa actividad.
81	Despliegue territorial	El animal se mueve en círculo en torno a un área definida por la longitud de su cuerpo, agrediendo con ataques, gruñidos y mordidas a cualquier cría que se encuentre dentro del área definida en dicho movimiento.
82	"Whickering"	El animal emite una vocalización típica y usualmente inespecífica para animales adultos, que consiste en la expulsión entrecortada del aire a través de las narices o la boca semiabierta, generando un sonido del tipo "uff, uff, uff" o "puff, puff, puff".

83	"Whickering" con movimientos	El animal emite la vocalización antes descrita (82), mientras realiza movimientos de desplazamiento unidireccionales o circulares en un área similar a la definida para un despliegue territorial (81).
84	Rugido	El animal emite una vocalización del tipo "roar". Esta conducta no se observó durante los dos primeros meses de vida de los individuos.
85	Huida	El animal escapa de otra cría que la sigue.
86	Persecución	El animal persigue a otra cría que escapa de ella.
87	Postura copulatoria (macho)	El animal monta a otro individuo.
88	Postura copulatoria (hembra)	El animal es montado por otro individuo.

90	Juego solo	El animal dirige su atención hacia objetos móviles o inmóviles los cuales pueden ser piedras, trozos de madera o algas, los mueve con las aletas o tomándolos con el hocico, o se aproxima y aleja de ellos con movimientos regulares
95	Juego en El Estero	El animal se encuentra junto a otras crías en un estero de agua dulce que forma pozones de mediana profundidad y donde acostumbran a desplazarse las crías cuando alcanzan el 1½ mes de edad. El sitio se encuentra distante a unos 80 a 100 m del sitio utilizado normalmente por los animales.

► **Descripción del desarrollo de las conductas más frecuentes de las crías, durante su ontogenia temprana.**

La Figura 9, muestra los porcentajes de las conductas más frecuentes, para el periodo de muestreo, incluyendo crías hasta los dos meses de vida. El 34,7% de conductas no incluidas en el gráfico, corresponden a las restantes 36 conductas descritas, las que completan el total del muestreo, con porcentajes menores al 1%.

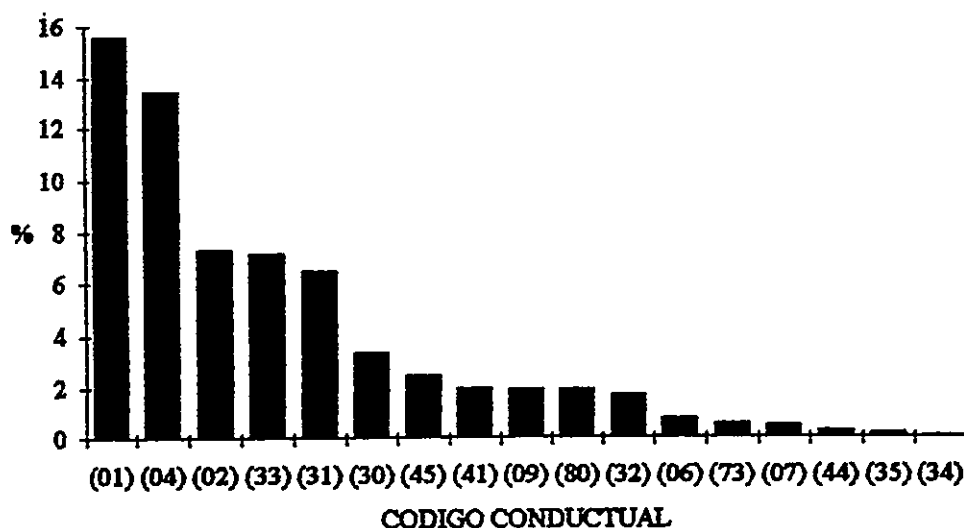


FIGURA 9

Porcentaje de conductas más frecuentes para crías de 0 a 60 días de edad.
65,3% del total de conductas muestreadas.

Códigos Utilizados

- | | |
|---|--|
| 01 Descansando Solo. | 33 Moviéndose en el Lugar con Cria(s). |
| 02 Descansando con la Madre. | 34 Moviéndose cambiando de Lugar con la Madre. |
| 04 Descansando con Cria(s). | 35 Moviéndose cambiando de Lugar con Cria(s). |
| 06 Sentado Erguido Solo. | 41 Rascándose Solo. |
| 07 Sentado Erguido con la Madre. | 44 Rascándose junto a la Madre. |
| 09 Sentado Erguido con Cria(s). | 45 Rascándose junto a Cria(s). |
| 30 Moviéndose en el Lugar Solo. | 73 Agresión contra Cria(s). |
| 31 Moviéndose cambiando de Lugar Solo. | 80 Juego Agresivo. |
| 32 Moviéndose en el Lugar con la Madre. | |

§ Conducta de Descanso

La actividad de descanso es la mayoritaria de todas las actividades muestreadas. La cría permanece sola, junto a su madre o junto a otras crías. El contacto corporal se presenta en esta etapa de vida tanto con la madre como con otras crías, situación que no se observa en animales adultos, quienes mantienen distancia de sus congéneres, evitando el contacto mediante despliegues agresivos y/o cambios de posición.

A lo largo de la ontogenia de los animales, desde el primer día, hasta los dos meses de vida, las crías presentan un patrón de descanso similar y mayoritario para el descanso solo y con otras crías, mientras que el descanso con la madre es alto durante los diez primeros días pero disminuye y se mantiene casi constante hasta el final del muestreo, que coincide con los 60 días de edad (Figura 10).

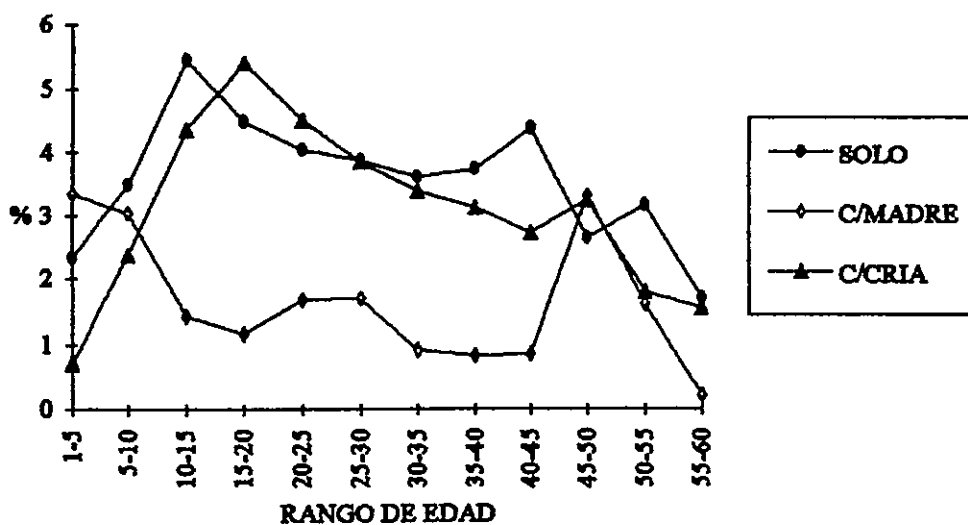


FIGURA 10
Conductas 01, 02, 04 "Descansando"
Todos los Rangos de Edad están expresados en días.

§ Conducta de Movimiento

Esta conducta es la segunda más frecuente del total muestreado y ha sido dividida en dos categorías: movimiento en el lugar y movimiento cambiando de lugar.

- **Movimiento en el lugar:** Esta conducta es similar a la conducta de descanso, usualmente se da en condiciones en que la cría se encuentra sentada erguida y los movimientos son efectuados por la cabeza y/o las aletas. Se observa mayoritariamente en momentos del día donde la temperatura del sustrato alcanza los 30° ó más (Figura 11), entre las 14:00 y las 17:00 hr, tanto en aquellas crías que permanecen en tierra como en aquellas que ocupan la zona cercana a la línea de rompiente. Sin embargo, el grado de atención, entendido como la probabilidad de ser perturbados o apartados de la actividad que realizan, es menor en estas últimas quienes muestran un mayor grado de interacción con otros animales, cambiando su actividad a interacciones agresivas, conducta de rascarse o breves episodios de juego agresivo. Las que permanecen en tierra se muestran menos proclives a cambiar de actividad y ante perturbaciones mayores como la presencia de crías en movimiento ambulatorio cercano o en directo contacto con ellas, incidentalmente dirigen la mirada hacia el elemento perturbante y cambian levemente de posición para permanecer en su conducta original.

A medida que las crías crecen, su actividad de movimiento en el lugar con otras crías se hace mayor que en circunstancias de soledad o en compañía de su madre, las cuales son constantes, siendo, de todos modos, mayor el tiempo que pasan solas que con la madre (Figura 12).

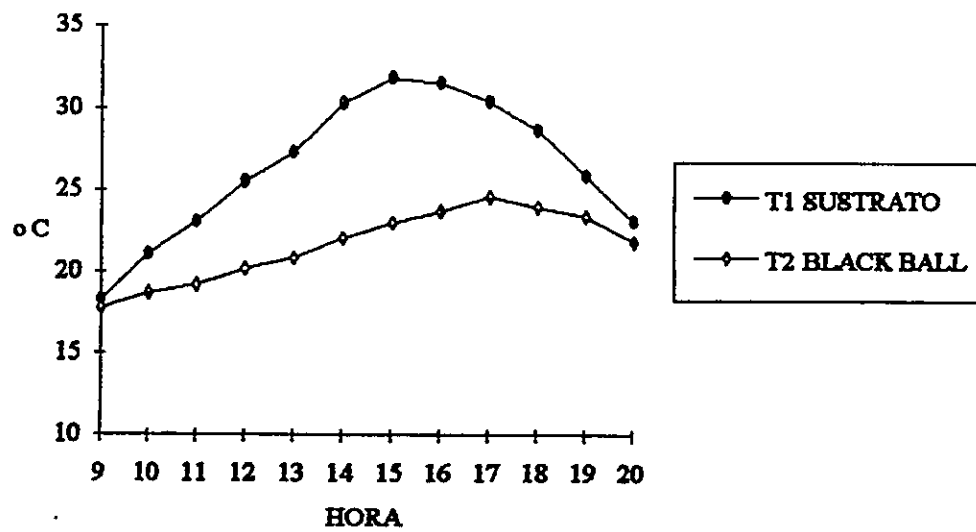


FIGURA 11
Variación de la temperatura ambiental y del sustrato de la lobería "El Tongo".

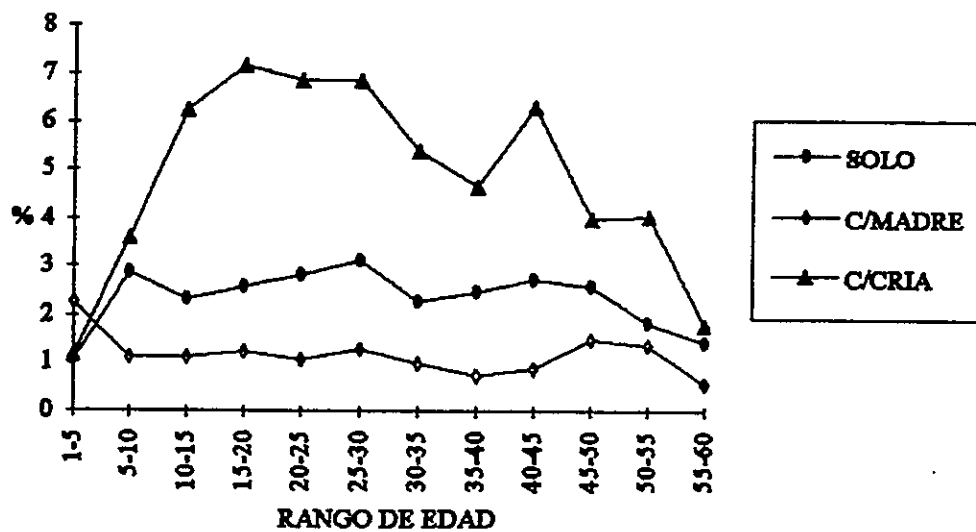


FIGURA 12
Conductas 30, 32, 33 "Moviéndose en el lugar"

- **Movimiento cambiando de lugar:** Esta conducta se encuentra representada mínimamente para los casos que considera compañía de la madre o de otra cría, con porcentajes cercanos al 0%. La conducta ambulatoria aparece prioritariamente en condiciones de soledad, siguiendo un patrón variable desde los 10 días de edad. Antes de este periodo esta actividad es menor (Figura 13).

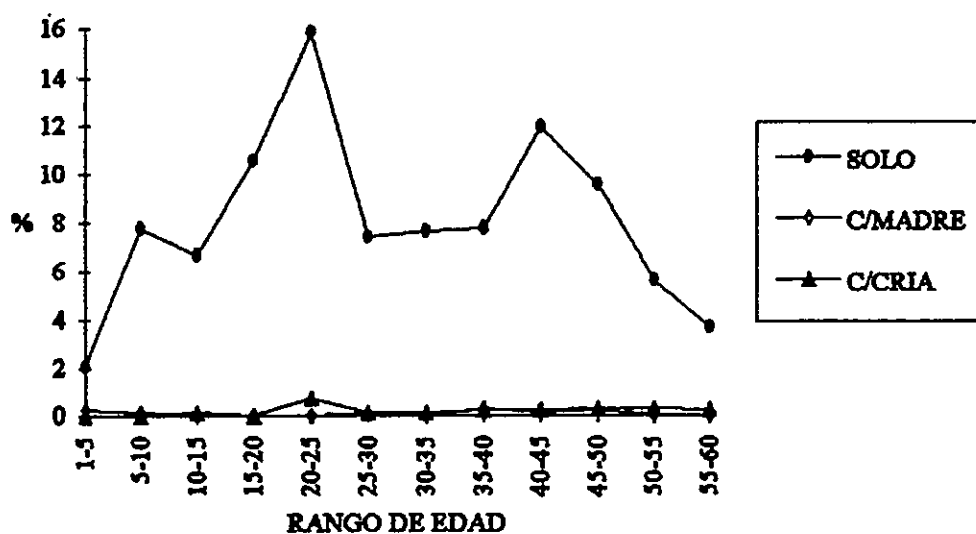


FIGURA 13
Conductas 31, 34, 35 "Movándose cambiando de lugar"

§ Conducta Rascarse (Grooming)

La realización de esta actividad en compañía de la madre está en el porcentaje más bajo de las tres modalidades antes mencionadas (con la madre, sola o con otra (s) cría(s)). En soledad y en compañía de otras crías aumenta hasta los 15 a 20 días de edad, siendo mayor el porcentaje de esta actividad cuando es realizada en conjunto con otras crías, por lo menos hasta los 35-40 días, desde donde las diferencias de porcentaje comparada con la actividad en solitario, no son tan claras (Figura 14).

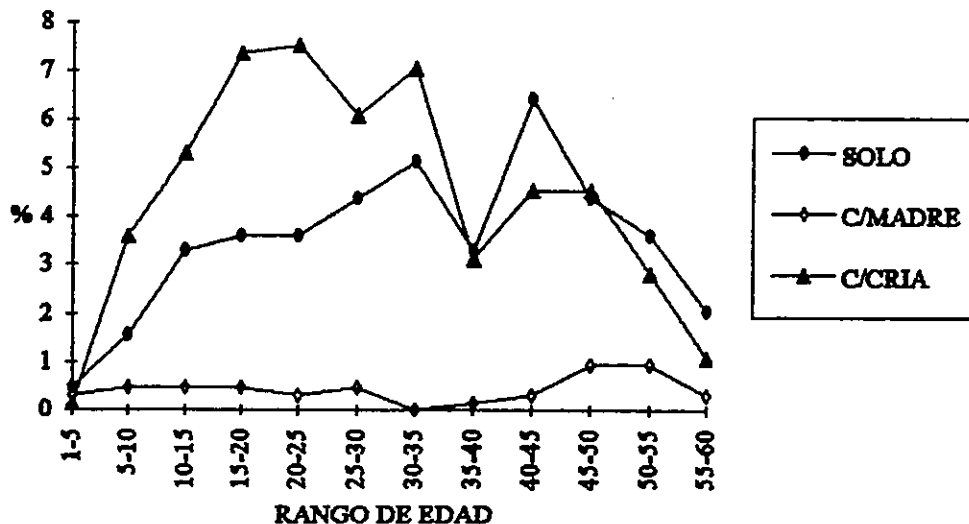


FIGURA 14
Conductas 41, 44, 45 "Rascándose"

Esta conducta se da mayoritariamente cuando los animales se encuentran en pozas de agua entre las rocas cerca de la línea de rompiente. En esta zona acostumbran a reunirse la mayoría de las crías, durante las horas de mayor temperatura, por lo cual no resulta extraño que esta actividad presente un alto porcentaje de realización en compañía de animales de la misma clase de edad.

§ Postura Sentado Erguido

Esta postura es la más característica y distintiva de este tipo de animales y está presente desde los primeros días de vida. Progresivamente, los cachorros prefieren permanecer en esta postura en compañía de otras crías, mientras que solos y en compañía de su madre muestran un porcentaje claramente menor, siendo ligeramente mayor la realización de dicha postura en soledad que con la madre. Sin embargo, las tres modalidades parecen decaer conjuntamente al final del periodo de muestreo, entre los 45 y los 60 días de edad (Figura 15).

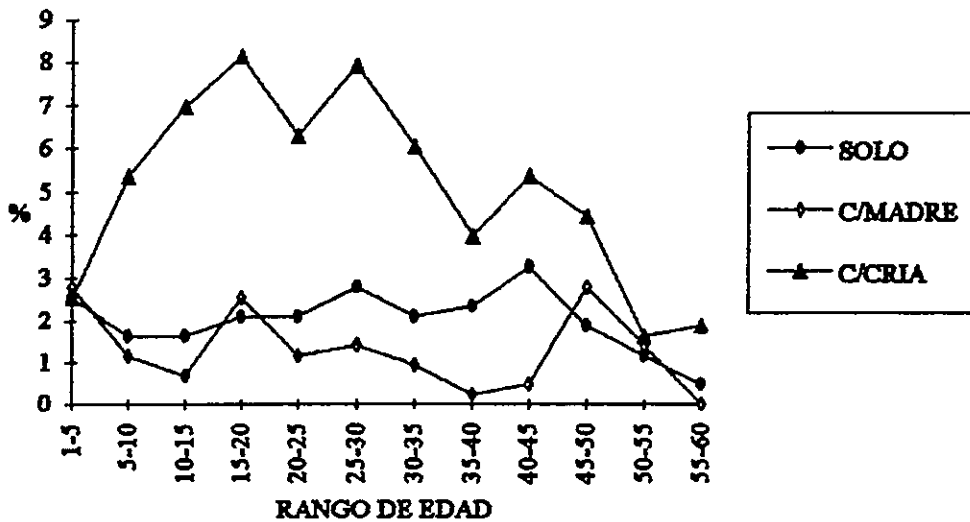


FIGURA 15
Conductas 06, 07, 09 "Sentado Erguido"

§ Conducta Agresiva y Juego Agresivo

Ambas conductas son observables desde los primeros días de vida de los animales, pero muestran una diferencia significativa al comparar el total de eventos, para una y otra conducta ($t = 4.98$, g.l. = 22, prueba de dos colas, $p < 0.01$). El promedio de actividad agresiva, durante los primeros 60 días, alcanzó un promedio de $6,08 \pm 3,45$; mientras que las conductas de juego agresivo, un promedio de $21,42 \pm 10,35$.

Los patrones temporales observados para ambos tipos de conductas (Figura 16) están significativamente correlacionados entre sí, ($r = 0,542$; $p < 0,1$). Tal correlación se discutirá en el capítulo 4.

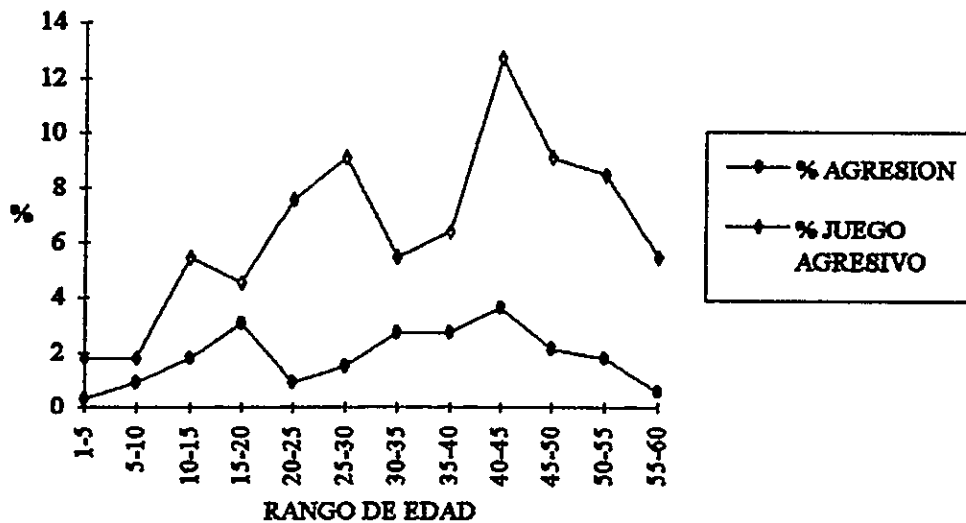


FIGURA 16
Conductas 73, 80 "Agresión con cría" y "Juego agresivo con cría"

Las observaciones realizadas durante los periodos de captura, para crías entre uno y cuatro días de edad, sugieren que los cachorros machos son más agresivos que las hembras, dado que, ante la perturbación humana, responden con despliegues agresivos mucho más frecuentemente que las hembras (Ochoa y Sepulveda, com. pers.). Sin embargo, las observaciones de los animales en su ambiente natural no muestran diferencias significativas en la cantidad de eventos agresivos asociados al sexo ($t = 1,704$; $p > 0,05$).

Por su parte, la conducta de juego agresivo tampoco presenta diferencias al comparar machos y hembras ($t = 0,54$; $p > 0,05$).

► Actividad locomotriz de las crías.

THL: La actividad obtenida midiendo el trazo continuo de líneas rectas a partir de los datos de localizaciones horarias, muestra una actividad locomotriz esencialmente constante de las crías entre los 15 y los 60 días de edad (Figura 17). La distancia promedio recorrida por los animales durante el día, para las distintas edades es de 48,61m (s.d.= 18,48) y no muestra modificaciones asociadas al crecimiento de las crías. Estos resultados aparecen contradictorios con lo que se observa directamente en terreno, en donde resulta notorio el aumento de los desplazamientos diarios efectuados por las crías a medida que crecen. Los resultados obtenidos por este método pueden indicar, por una parte, que la ventana temporal de muestreo de sólo un registro para cada hora del día, es muy grande para tener acceso a los movimientos ambulatorios de menor envergadura y/o, por otra, pueden sugerir que, a pesar que la actividad locomotriz aumenta con la edad,

como parece obvio de la observación directa de los animales en terreno, éstos acostumbran a volver regularmente al sitio de muestreo despues de alejarse considerablemente de éste.

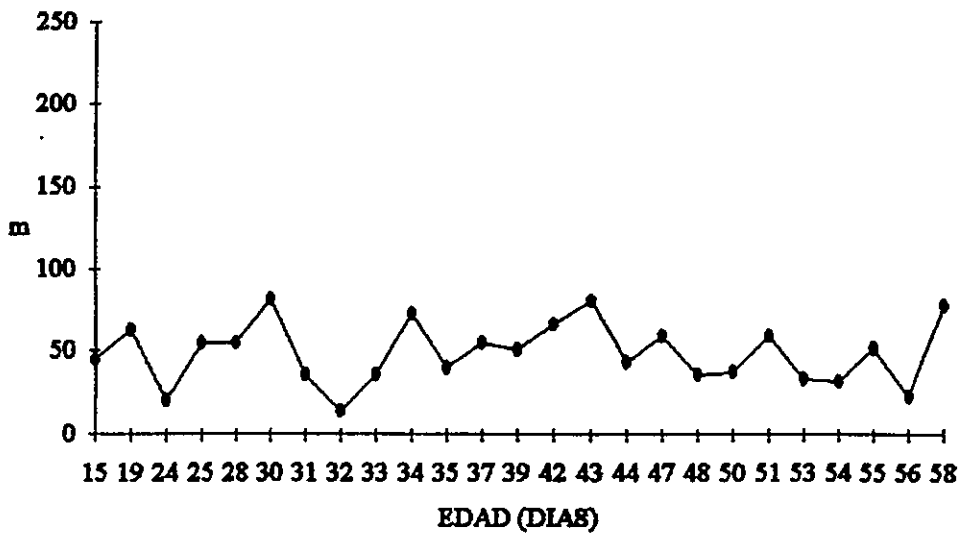


FIGURA 17

Movilidad de las crías durante los dos primeros meses de vida. Muestreo THL.

TMAP: El promedio de actividad locomotriz obtenido a partir de la medición directa de todo el recorrido de la cría durante el día (Ver Metodología) es de 104,45m (s.d.= 51,06), poco más del doble obtenido por THL (Figura 18). Además, se observa una correlación positiva asociada con el aumento de edad de las crías ($r = 0,47$, $p < 0,05$), con una pendiente estimada de 1,98 ($p < 0,05$), TMAP aumenta entonces aproximadamente dos metros por día de incremento en edad.

Lo anterior confirma la observación en terreno que la actividad locomotriz de las crías aumenta en concordancia con la edad y sugiere, considerando los resultados obtenidos del muestreo THL, que los animales tienden a volver a sitios preferencialmente más usados.

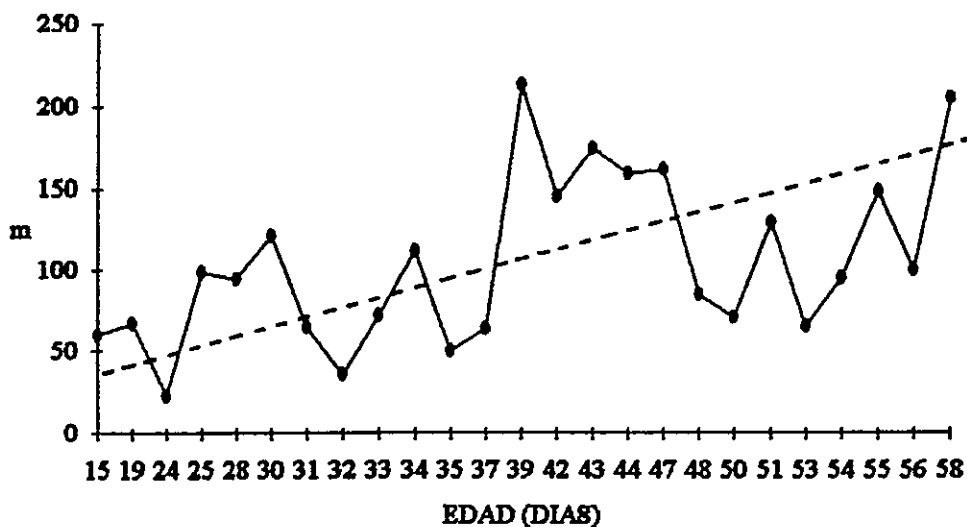


FIGURA 18
Movilidad de las crías durante los dos primeros meses de vida. Muestreo TMAP

PARTE IV REUNIONES MADRE-CRIA

En rigor, la palabra "reunión" hace referencia al momento específico en el cual dos individuos se encuentran en un lugar común, sin embargo se ha decidido usar este término para caracterizar todo el proceso, desde la llegada materna hasta el amamantamiento, por ser una palabra ampliamente descriptiva del fenómeno. Tal proceso incluye varios sub-eventos componentes, los que se han preferido dividir para mostrar más detalladamente los aspectos temporales del proceso, teniéndose presente que es un evento continuo.

► **Caracterización de los Sub-eventos componentes de una reunión.**

- **Llegada de la Hembra:** La hembra llega desde el mar y entra a tierra por una zona bien definida de la línea de rompiente que, generalmente, no abarca más de 10 metros de longitud. Avanza aproximadamente un metro y se sacude el exceso de agua en el mismo lugar.

- **Llamada de la Hembra:** La hembra mira a uno o ambos lados y emite una vocalización de alta energía, denominada llamada de atracción a la cría (Pup Attraction Call). La cabeza realiza un movimiento hacia adelante y arriba, quedando la línea de la mandíbula ligeramente levantada por sobre la horizontal. Esta actividad puede repetirse

dos o tres veces antes que la hembra cambie de lugar y avance hacia el sitio de descanso, en promedio entre 10 y 20 metros de la rompiente.

- *Llamada de la Cría:* Una o varias crías emiten una vocalización denominada llamada de la cría (Pup Call), inmediatamente después de un evento de vocalización de la madre, que puede no ser el primero de ésta.

- *Desplazamiento de la Cría:* La cría comienza a moverse casi inmediatamente en dirección de la llamada de la hembra, observándose vocalizaciones alternadas entre ambos individuos (PAC-PC-PAC-PC-...).

- *Desplazamiento de la Hembra:* La hembra puede moverse en dirección de la llamada de la cría o bien mantener un desplazamiento dirigido hacia su sitio de descanso, esto último es más frecuente y se hace igual al primero cuando la cría vocaliza y se desplaza desde el sitio de descanso preferido por la hembra.

- *Reunión:* Hembra y cría se encuentran físicamente, después que recorrieron sendas distancias desde el lugar donde emitieron su primera vocalización. Dicha reunión se establece inmediatamente después que la hembra olfatea a la cría mediante un acercamiento nariz-nariz.

Si la cría resulta no ser hija de la hembra, ésta la rechaza inmediatamente mediante un despliegue agresivo denominado "amenaza con la boca abierta" (Open Mouth Threat), si la cría no se aleja después de dicha postura la hembra lanza rápidas

mordeduras al cachorro hasta que éste se aleja, acto seguido la hembra sigue emitiendo PAC.

Si la cría es hija de la hembra, el contacto nariz-nariz se prolonga y se extiende a otras áreas del cuerpo como cuello y costados, la cría entra en contacto corporal más estrecho, generalmente uniendo su zona pectoral con la de la madre.

- *Cambio de Vocalización de la Cría:* Conjuntamente con el contacto corporal estrecho que se establece entre hembra y cachorro, en la reunión, este último modifica su vocalización, pasando a una en que la respiración asociada a la emisión vocal se hace entrecortada pero manteniendo un esquema sonoro mas o menos similar al del PC. Este tipo de vocalización, descrita también para otras especies, se denomina "llamada de contacto de la cría" (Pup Contact Call).

- *Desplazamiento Conjunto:* Después del evento anterior, madre y cachorro se desplazan juntos hacia el sitio de descanso preferencialmente usado por la hembra. En esta etapa, si la cría se retrasa o se queda atrás producto de su mayor dificultad para el desplazamiento, la hembra se detiene y vuelve a llamar, esta vez girando su cuello hacia el costado y atrás, dirigiendo la mirada hacia la cría. Cuando esto ocurre, la hembra suele esperar en dicho sitio hasta que la cría se aproxima lo suficiente como para caminar juntos.

- *Amamantamiento:* Hembra y cachorro se detienen en el sitio de reposo y la madre permanece sentada erguida en compañía de su cría. Después de un rato la hembra se tiende de costado levantando la aleta pectoral que queda libre sobre el abdomen. Exponiendo así los pezones de donde el cachorro comienza a amamantar inmediatamente.

► Descripción cuantitativa de las reuniones madre-cría.

La Tabla III muestra el resumen total de las características de las reuniones madre-cría para la temporada reproductiva muestreada. Dado que la mayoría de los autores sugiere que el rol principal en las reuniones es llevado a cabo por la madre, resulta interesante notar que, en esta especie, la participación de las crías es central en el éxito de la reunión. Lo anterior se observa al comparar la participación de las crías en las reuniones exitosas observadas. Si la cría no responde al llamado materno (crias pasivas) sólo el 19% de estas se reune definitivamente con su madre, mientras que aquellas que responden (crias activas) alcanzan el 81% de éxito (Tabla V).

Por otra parte, el 40% de las hembras que llaman y no se desplazan del lugar donde se realizó la emisión vocal, se reúnen exitosamente con su cría. Mientras que sólo el 8% de las crías obtienen igual resultado si no se desplazan del sitio desde donde vocalizaron (Tabla VI).

Tabla III

**Ocurrencia de eventos de reunión de la temporada reproductiva para el
Lobo Fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*.
Estación Reproductiva '91-92.**

Los muestreos fueron realizados desde el 25 de noviembre de 1991 hasta el 16 de
enero de 1992.

Eventos de Reunión Muestreados	238
<i>Reuniones Exitosas</i>	154 (66,9%)
Crías que Inician Evento de Reunión	32 (20,8%)
Crías Pasivas¹	53 (23%)
Crías Pasivas (Reunion +)	10 (18,9%)
Crías Pasivas (Reunión -)	43 (81,1%)
Reuniones Exitosas sin Movimiento de Hembras	61 (39,6%)
Reuniones Exitosas sin Movimiento de Crías	13 (8,4%)

¹Crías pasivas son aquellas que no vocalizan en respuesta a la llamada materna.

Al comparar mensualmente las características de las reuniones (Tabla IV), se observa que el porcentaje de las reuniones exitosas es mayor cuando las crías son mayores (2º mes de vida). Las crías tienden a responder menos al llamado materno durante el primer mes de vida. Las reuniones exitosas, sin desplazamiento de la cría, son mayores para este mismo periodo, mientras que las hembras no muestran diferencia y parecen desplazarse, hasta el sitio de reunión, en igual proporción durante los dos meses. Las reuniones con intercambio vocal (vocalizaciones mutuas), son también mayores en el segundo mes lo que concuerda con la observación acerca del porcentaje de crías pasivas, que es menor para este mismo periodo.

Las reuniones no exitosas para crías pasivas son siempre más frecuentes que las exitosas, tanto en el primer mes como en el segundo (Tabla V) y tanto durante el primer como en el segundo periodo, las reuniones sin desplazamiento de hembras son significativamente mayores que las reuniones sin desplazamiento de crías (Tabla VI).

Tabla IV

Comparación mensual de las características de los eventos de reunión para el Lobo Fino de Juan Fernández

	1 ^{er} Mes (0-29 días)	2 ^o Mes (30-59 días)
Intentos de Reunión	86	144
Reuniones Exitosas	47 (55%)	107 (74%)
Crías que Inician Evento de Reunión	9 (19,1%)	23 (21,5%)
Crías Pasivas (Reunión +)	5 (10,6%)	5 (4,7%)
Crías Pasivas (Reunión -)	24 (51,1%)	19 (17,7%)
Reuniones sin Mov. de Hembras	15 (31,9%)	46 (42,9%)
Reuniones sin Mov. de Crías	8 (17%)	5 (4,7%)
Reuniones con Vocalización Mutua	41 (87,2%)	93 (86,9%)
Eventos con Arrivo y Emisión PAC	69 (80,2%)	101 (70,1%)

Tabla V**Comparación mensual. Crías pasivas.****(Reunión + v/s Reunión -)**

	Reunión +	Reunión -	Signif. ($\alpha = 0,05$)
1 ^{er} Mes	10,6%	51,1%	+
2 ^o Mes	4,7%	17,7%	+

Tabla VI**Comparación mensual. Reuniones sin desplazamientos.****(Hembras v/s Crías)**

	Hembras	Crías	Signif. ($\alpha = 0,05$)
1 ^{er} Mes	31,9%	17%	+
2 ^o Mes	42,9%	4,7%	+

►Desplazamientos de hembras y crías hasta el sitio de reunión.

Con el propósito de indagar un poco más acerca del rol diferencial en la participación de hembras y crías, sugerido para los eventos de reunión, se midieron las distancias promedio de desplazamientos de madres y cachorros desde el sitio en el cual vocalizaban por primera vez hasta el lugar donde se realizaba el primer acercamiento corporal. La Tabla VII muestra los resultados promedio y la desviación estándar, junto con la comparación mensual para los desplazamientos de hembras de cachorros hasta el lugar de reunión.

Tabla VII**Desplazamiento de hembras y crías. Comparación mensual.**

	Distancia (m) 1 ^{er} Mes	Distancia (m) 2 ^o Mes	Test de Wilcoxon ($\alpha = 0,05$)
Hembras	4,07 (s.d.= 5,71)	2,78 (s.d.= 4,92)	- ($Z = -1,66$; $p = 0,09$)
Crías	3,37 (s.d.= 3,45)	5,09 (s.d.= 3,78)	+ ($Z = 2,92$; $p < 0,01$)

A pesar que el promedio de desplazamientos obtenido para las hembras, durante el primer mes es mayor que el observado durante el segundo periodo, el análisis estadístico no revela una diferencia significativa para estos dos valores. Las hembras, entonces, no modifican las distancias recorridas en sus desplazamientos durante el primer y segundo mes, mientras que un aumento significativo del promedio de tales distancias, durante el segundo periodo, sí se observa para los cachorros.

► Distribución horaria de las reuniones madre-cría.

La distribución temporal de los eventos de reunión durante el día (Figura 19) sigue un patrón similar al mostrado para el porcentaje de arribos de hembras a tierra y al de temperatura del sustrato. Los valores máximos del porcentaje de reuniones se dan entre las 15:00 y las 19:00 hr, que coincide con las horas en que la temperatura del sustrato comienza disminuir después de alcanzar su valor máximo, a las 15:00 hr (Figura 11). Los arribos de las hembras también son máximos para este periodo (15:00-18:00 hr.) (Figura 20), cuando vuelven de sus viajes termorregulatorios.

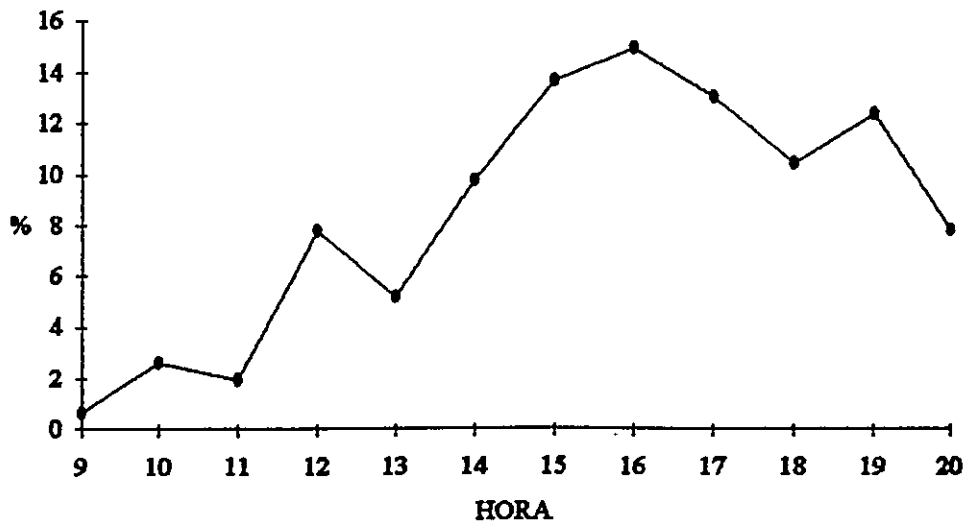


FIGURA 19
 Porcentaje de reuniones Hembra-Cría durante el día.

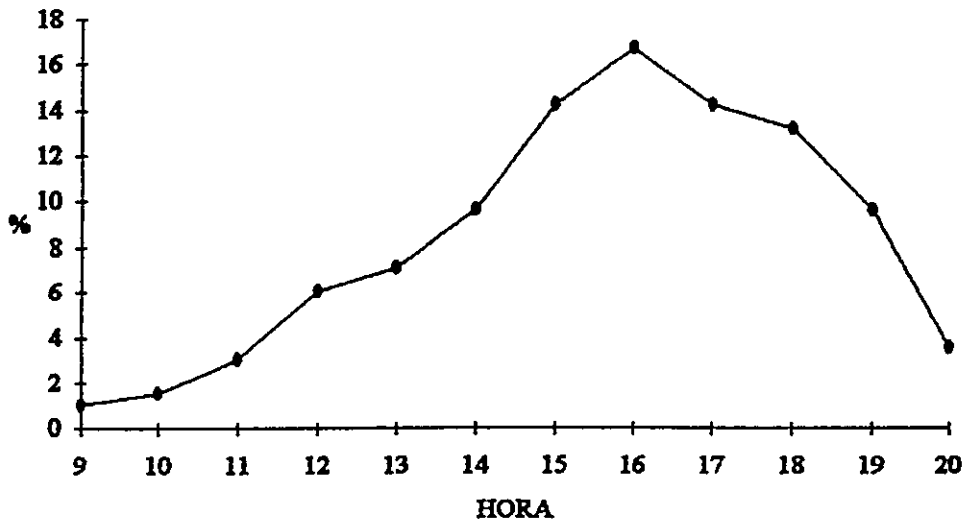


FIGURA 20
 Porcentaje de arribos de hembras desde el mar.

► Fidelidad de sitio en los eventos de reunión.

A pesar que el rango de movilidad alcanzado por las crías, hasta los dos meses de edad, alcanza los 220 metros (Figura 18), estas se reúnen con sus madres a una distancia promedio de 5,71 m de sus sitios de parición (s.d. = 2,24) mostrando que, a pesar de la alta movilidad que es alcanzada, los cachorros tienden a regresar continuamente a lugares cercanos al sitio de parición, donde las hembras establecen sus sitios de descanso.

La distribución de las distancias se acumula para aquellas menores a los nueve metros, siendo escasas las oportunidades en que madre y cachorro se reúnen a distancias mayores a los 12 metros. Un número considerable de reuniones se llevan a cabo para distancias entre cero y tres metros al sitio de parición (Figura 21).

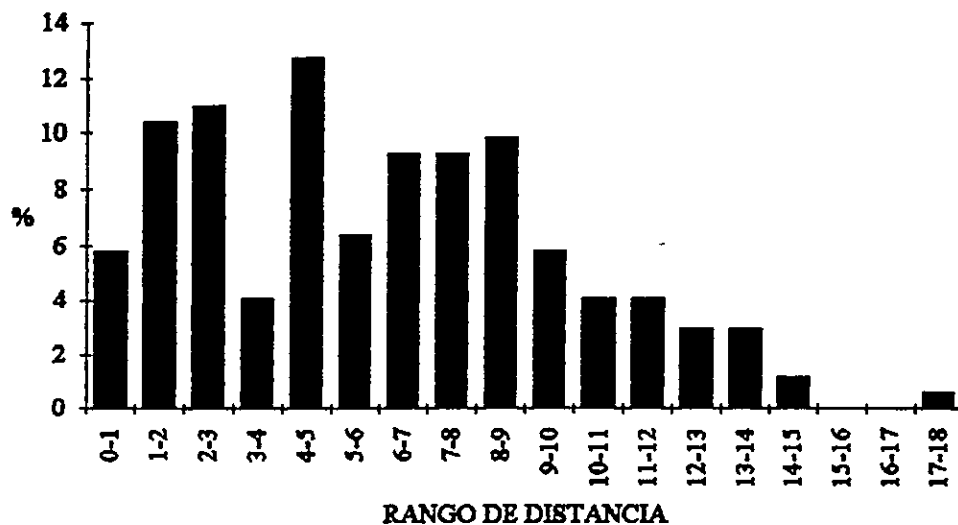


FIGURA 21
Distribución de las reuniones madre-cría con respecto al sitio de parición.

No es nítida una correlación positiva entre el aumento de la edad de la cría y el aumento en las distancias de reunión referidas al sitio de parición. A pesar de esto, el único valor promedio de edad más bajo (*), que se observa en la Tabla VIII, coincide con el rango de distancia entre cero y un metro al sitio de nacimiento. Interesantemente, dicho rango de edad concuerda con el periodo en el cual las hembras regresan de su primer viaje de forrajeo.

Tabla VIII
Promedios de edad de las crías para rangos de distancia al sitio de parición.

Rango de Distancia (m)	Promedio de Edad de Crías (s.d.)
* 0-1	* 18,9 (18,73)
1-2	30,0 (13,23)
2-3	39,42 (10,06)
3-4	39,14 (10,89)
4-5	29,40 (16,30)
5-6	41,00 (10,40)
6-7	36,23 (14,92)
7-8	35,35 (15,38)
8-9	42,20 (10,74)
9-10	40,1 (11,37)
10-11	43,71 (12,63)
11-12	37,33 (12,30)
12-13	42,50 (4,72)
14-15 ²	30,00 (14,14)

²No se observaron reuniones en el rango 13-14 metros.

► Acercamiento corporal al momento de la reunión.

El seguimiento de la dinámica conductual de los eventos de reunión permitió mostrar que, prácticamente en la totalidad del primer acercamiento corporal observados entre hembras y cachorros, participa la región nasal de, al menos, uno de los dos individuos (Figura 22).

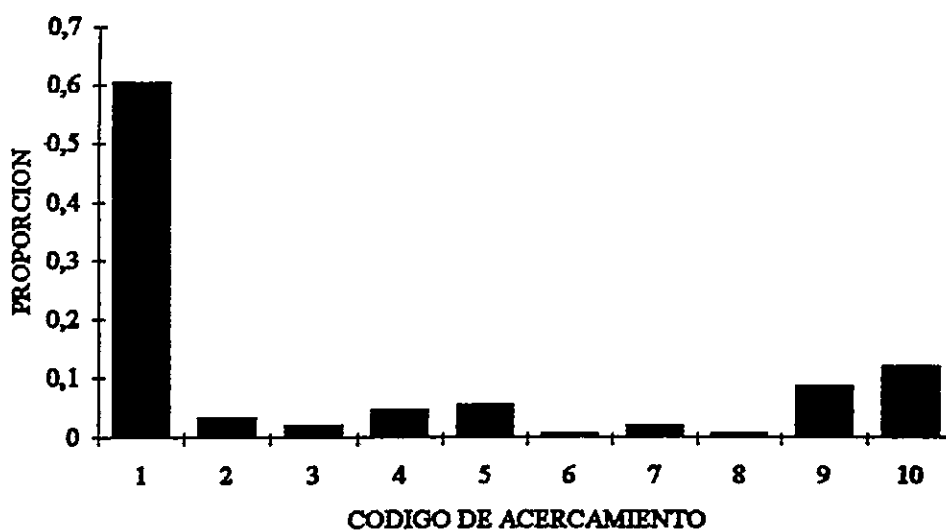


FIGURA 22

Proporción del primer acercamiento corporal entre madre y cría al momento de una reunión.

Códigos Utilizados³

- | | |
|------------------------------|------------------------------|
| 1 = Nariz - Nariz | 6 = Nariz - Región pectoral |
| 2 = Nariz - Cabeza | 7 = Región posterior - Nariz |
| 3 = Nariz - Región Posterior | 8 = Lado - Nariz |
| 4 = Nariz - Espalda | 9 = Sin aproximación |
| 5 = Nariz - Lado | 10 = No observada |

³Madre - Cría.

Los ocho tipos de contactos registrados, durante el muestreo de las reuniones, incluyen la participación de la nariz de al menos uno de los participantes, alcanzando un valor superior al 60% las aproximaciones nariz-nariz entre hembra y cría al momento de la reunión. El resto de las categorías se reparte más o menos uniformemente en los siete tipos restantes, que incluyen, siempre, a la región nasal de alguno de ellos, en contacto con alguna región del cuerpo del otro

►Dinámica temporal de los Sub-eventos y distribución de Hitos Conductuales en las reuniones madre-cría.

En cada uno de los sub-eventos de una reunión madre-cría, es posible distinguir ciertos hitos conductuales, determinados por momentos específicos. Así, es posible determinar el momento particular en el cual la hembra llega a tierra o vocaliza, el momento en que la cría emite la primera llamada, o el momento en que se reúnen o amamantan.

Un estudio de la dinámica temporal de los sub-eventos de las reuniones, implica determinar el tiempo de latencia observado entre cada uno de tales hitos. Tal estudio se muestra en la Tabla IX. Se muestran, además, los valores mínimos y máximos que especifican los límites del rango de variación.

La distribución de los distintos hitos conductuales, expresados en valores totales y en porcentaje (Tabla X), permite realizar una comparación descriptiva de dichos eventos para ambos meses.

Tabla IX**Latencia de los Sub-eventos reunión madre-cría**

⊖	Promedio (min.)	Rango (min.)
Arribo Hembra - Pup Attraction Call	8,47	-39 ⇔ 307
Pup Attraction Call - Pup Call	3,87	-4 ⇔ 210
Pup Attraction Call - Reunión	8,68	0 ⇔ 409
Pup Call - Reunión	4,53	-1 ⇔ 408
Reunión - Amamantamiento	2,31	0 ⇔ 120

Tabla X**Distribución de Hitos Conductuales en reuniones madre-cría**

Evento	N Total	% 1 ^{er} Mes	% 2 ^o Mes
Llegadas de Hembras (Arr)	188	43,09	56,91
Llamadas de Atracción a la cría (PAC)	201	36,81	63,19
Llamadas de la Crías (PC)	154	29,87	70,13
Reuniones (Reu)	154	30,52	69,48
Arr & PAC	170	40,58	59,44
PAC & PC	149	30,87	69,13
PAC & Reu	144	31,94	68,06
PC & Reu	139	30,21	69,79
PAC & PC & Reu	139	30,21	69,79

► Participación de las vocalizaciones en los eventos de reunión.

Del total de 154 reuniones exitosas, durante los dos meses de muestreo, sólo cinco de ellas se efectuaron en ausencia de vocalizaciones mutuas. Este bajo porcentaje total (3,25%), se compone de un caso para el primer mes (0,65%) y cuatro durante el segundo periodo (2,60%).

Tal observación muestra la relevancia de las interacciones vocales como participantes centrales en el proceso de localización y reconocimiento interindividual, en esta especie.

PARTE V ANALISIS DE LA CONDUCTA VOCAL DE LAS CRIAS Y DE VOCALIZACIONES DE HEMBRAS Y CRIAS

► Conducta vocal de las crías y presencia de las madres.

La conducta vocal de las crías, entendida como la frecuencia de vocalizaciones PC, emitidas a lo largo del día, muestra tres regiones de actividad definidas por la presencia de dos máximos durante un día típico (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0,01$). Tales valores máximos se encuentran en la mañana, a las 10:00 hr., y en el atardecer, a las 19:00 hr. (Figura 23).

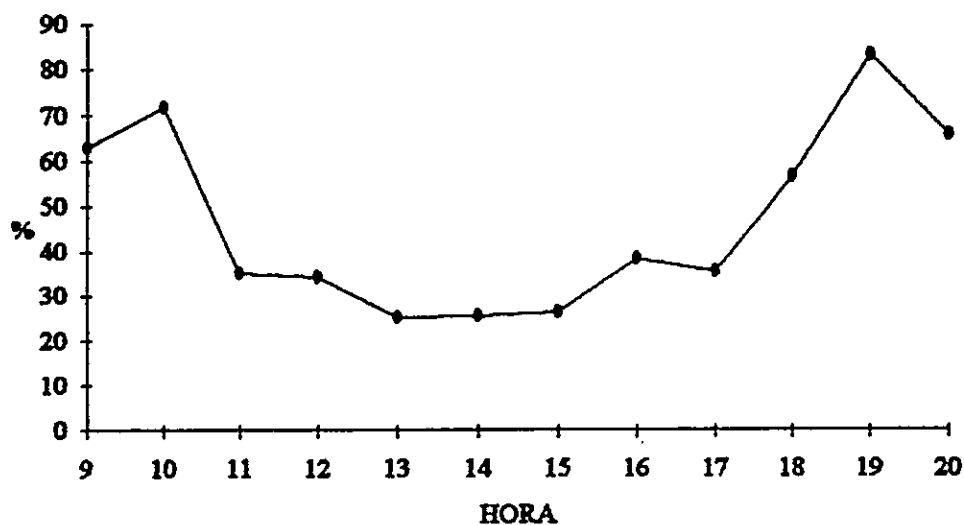


FIGURA 23
Variación del porcentaje de actividad vocal diaria para crías de *A. philippii*.

Esta distribución de la actividad vocal, coincide inversamente con la curva de temperatura para un día típico y los valores máximos coinciden con la presencia de las hembras en tierra, la que se correlaciona significativamente con la variación de la temperatura (Francis & Boness, 1991).

Durante la mañana, las hembras permanecen descansando, mientras las crías acostumbran a moverse alejándose algunos metros de su madre, para volver e interactuar con ésta nuevamente. Cuando la temperatura empieza a aumentar y el sustrato alcanza los 20 a 25°C, entre las 10:00 y 11:00 hr, las hembras adquieren la postura sentada-erguida y comienzan a desplazarse hacia el agua, dejando a sus cachorros en tierra. Durante las 12:00 y las 16:00 hr las hembras permanecen en el mar (rafting) a una distancia de 20 a 24 metros de la orilla, frente a un islote de unos 160 m² y cinco metros de alto (Ver Figura 3, Mapa de la Lobería). Entre las 16:00 y las 17:00 hr las hembras comienzan a regresar a tierra, permaneciendo en la línea de rompiente, usualmente recostadas sobre rocas húmedas, donde permanecen rascándose con las aletas o contra las rocas, regularmente. Eventualmente vuelven al mar, pero esta vez por periodos de corta duración, regresando al mismo lugar o muy cerca del sitio desde donde salieron.

Entre las 18:00 y las 19:00 hr las hembras regresan definitivamente a su lugar de descanso original en la lobería. Periodo que coincide con el segundo máximo de la frecuencia de vocalizaciones de las crías y con la disminución de la temperatura.

► Descripción de la vocalización PAC de las hembras.

Las figuras 24 a 27 muestran los sonogramas obtenidos para ocho hembras del total de animales analizados, la figura 27 corresponde a la vocalización PAC de *Arctocephalus tropicalis*.

La llamada de atracción a la cría (PAC), emitida por la hembra de *A. philippii*, acumula la mayor parte de la energía de la vocalización en las bajas frecuencias, concentrándose ésta en el rango de 585-705 Hz. Su duración fluctúa entre uno a dos segundos y es una llamada continua, sin episodios de silencio durante la emisión. Después del primer máximo de frecuencia, la energía de emisión de los armónicos siguientes muestra valores bajos, generalmente decrecientes, con respecto al primero. El rango de modulación de frecuencia para el primer máximo y para los dos siguientes armónicos de alta energía, fluctúa alrededor de los 379 Hz, aumentando en el sentido creciente del número de armónicos. En la mayoría de los casos se observan hasta 10 ó 12 armónicos claramente definidos. La frecuencia mínima, que principalmente es generada por vibración de las cuerdas vocales, y la frecuencia máxima alcanzan, en promedio, valores cercanos a los 400 y 5400 Hz. respectivamente (Tabla XI).

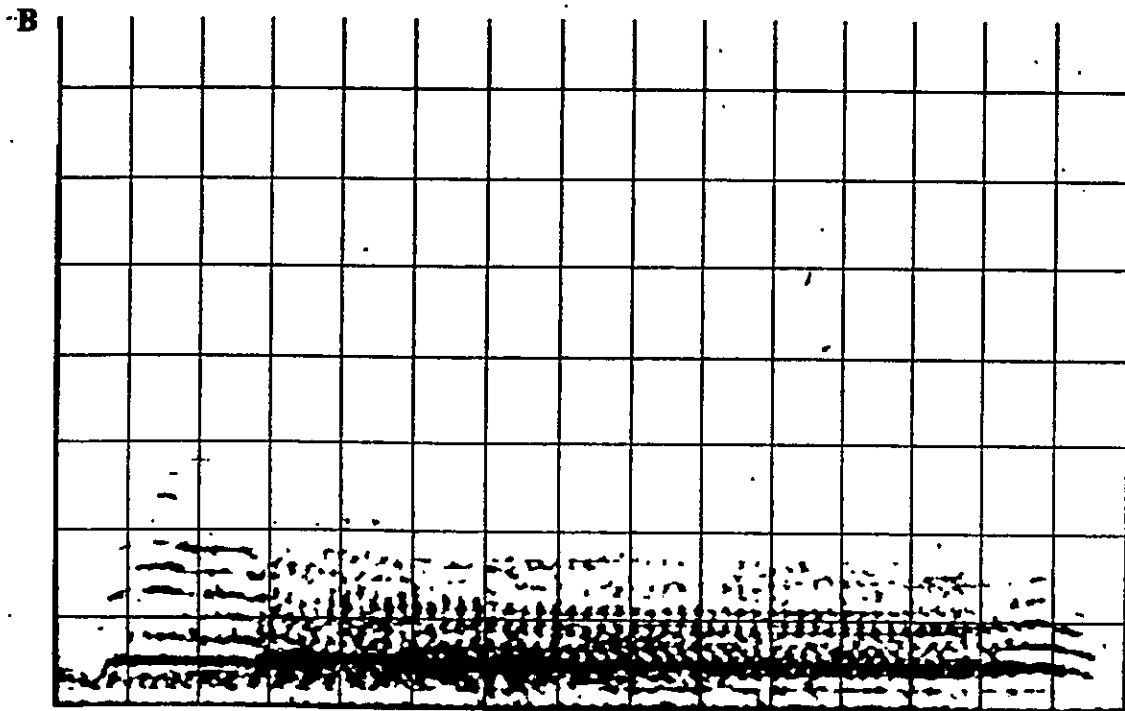
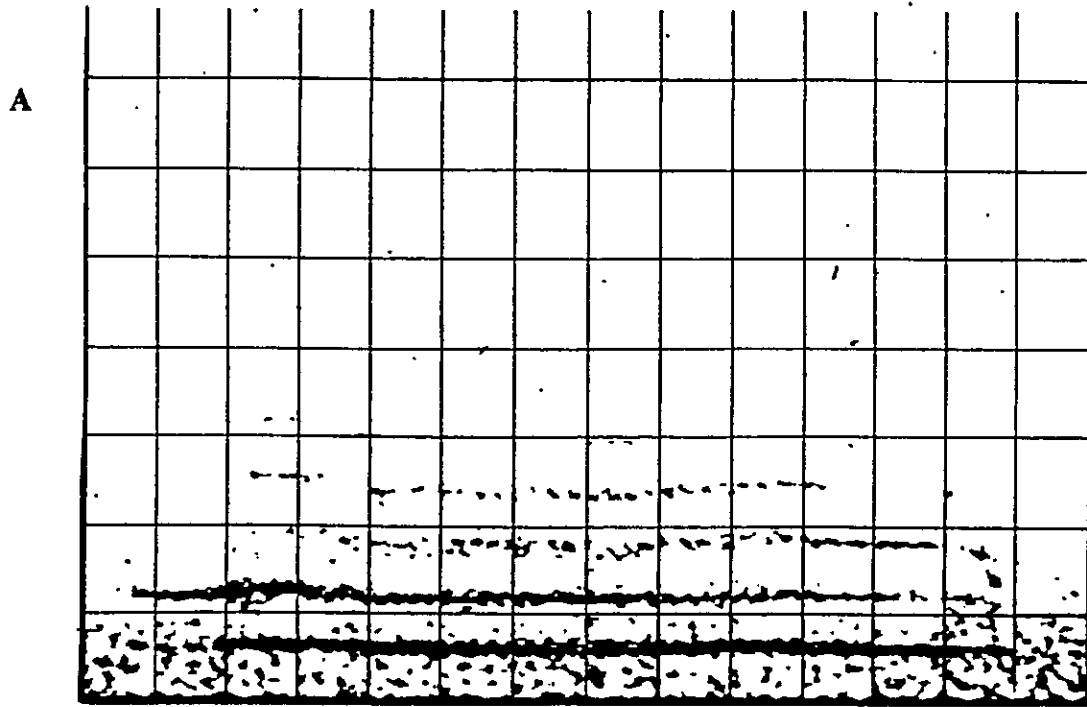
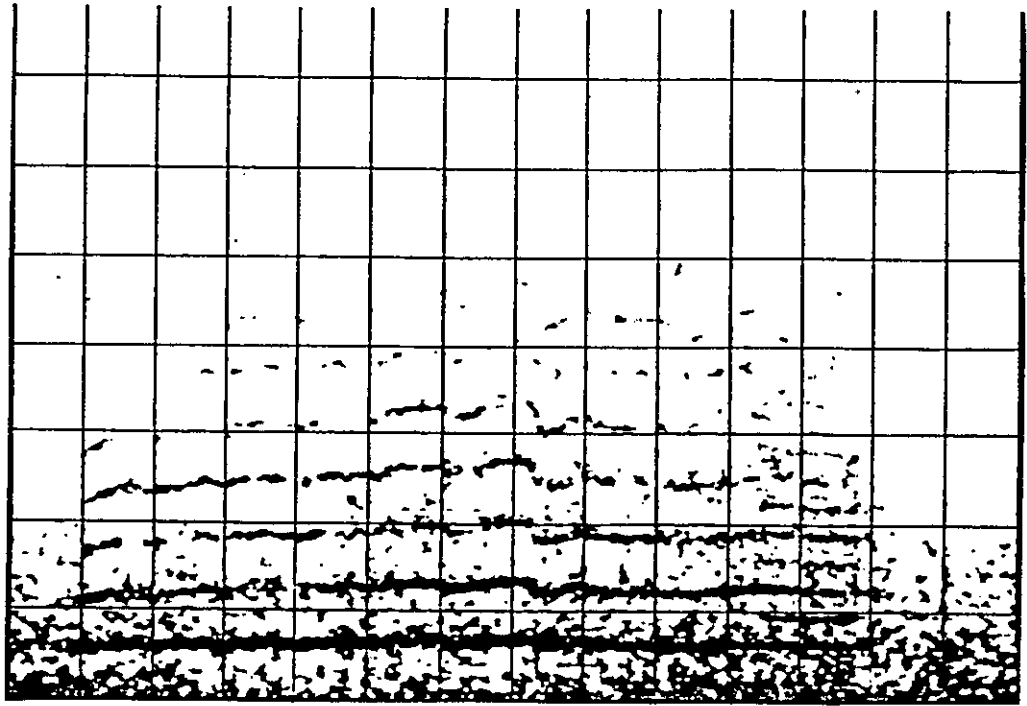


FIGURA 24
 Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos FEM2 y FEMB
 Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
 1 KHz.

A



B

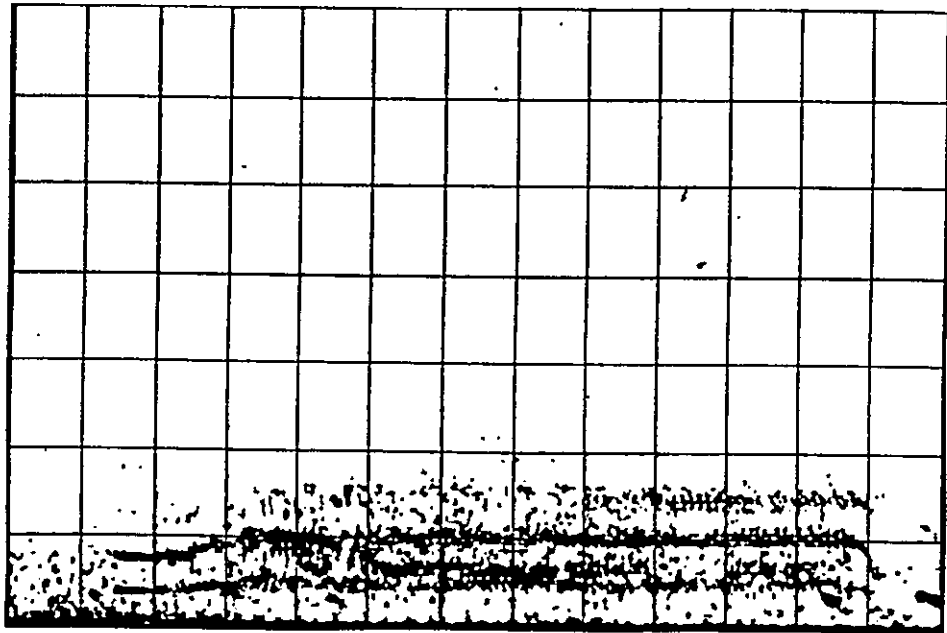


FIGURA 25

Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos SLI y MER
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

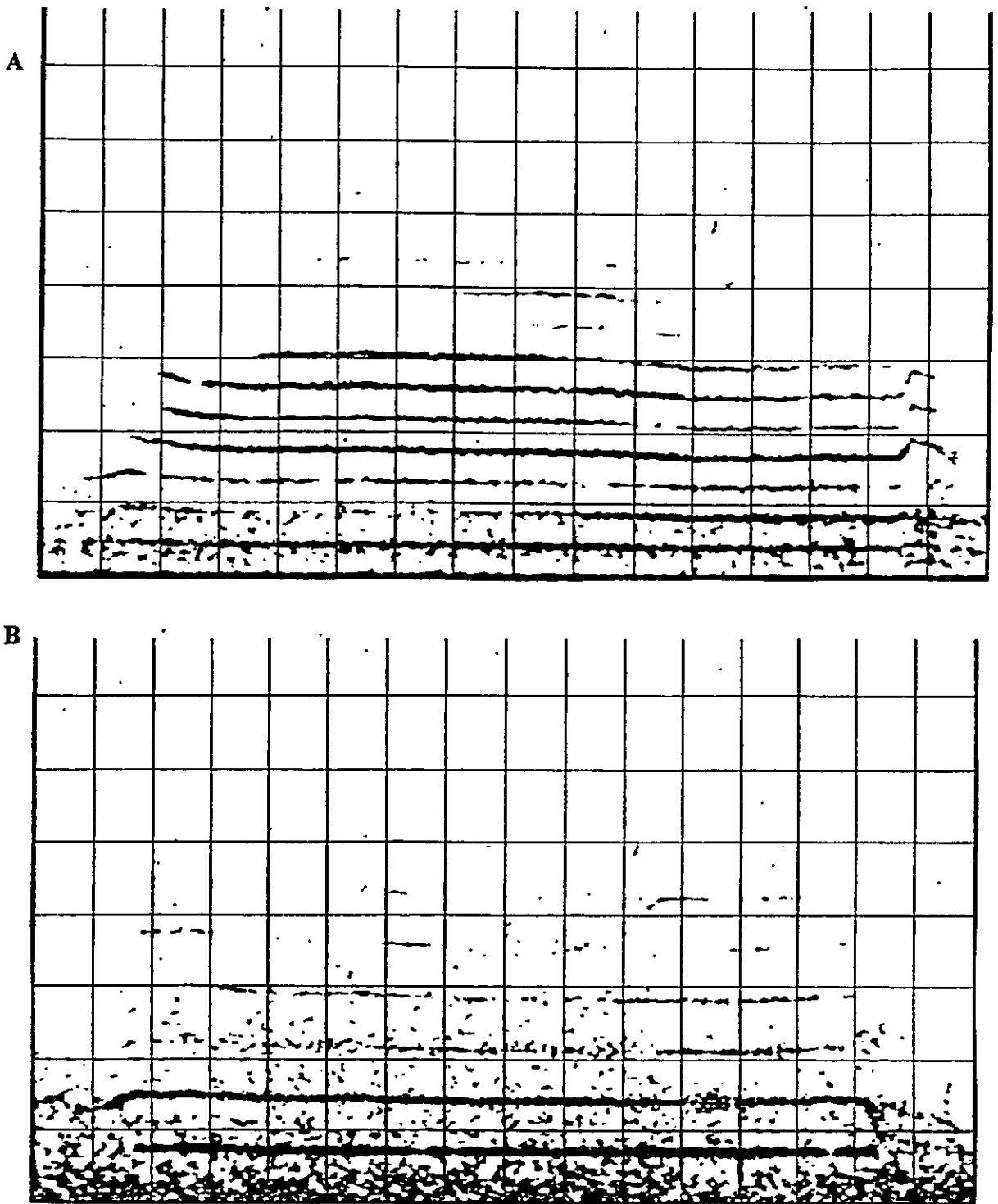


FIGURA 26
 Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos FEM3 y FEMA
 Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
 1 KHz.

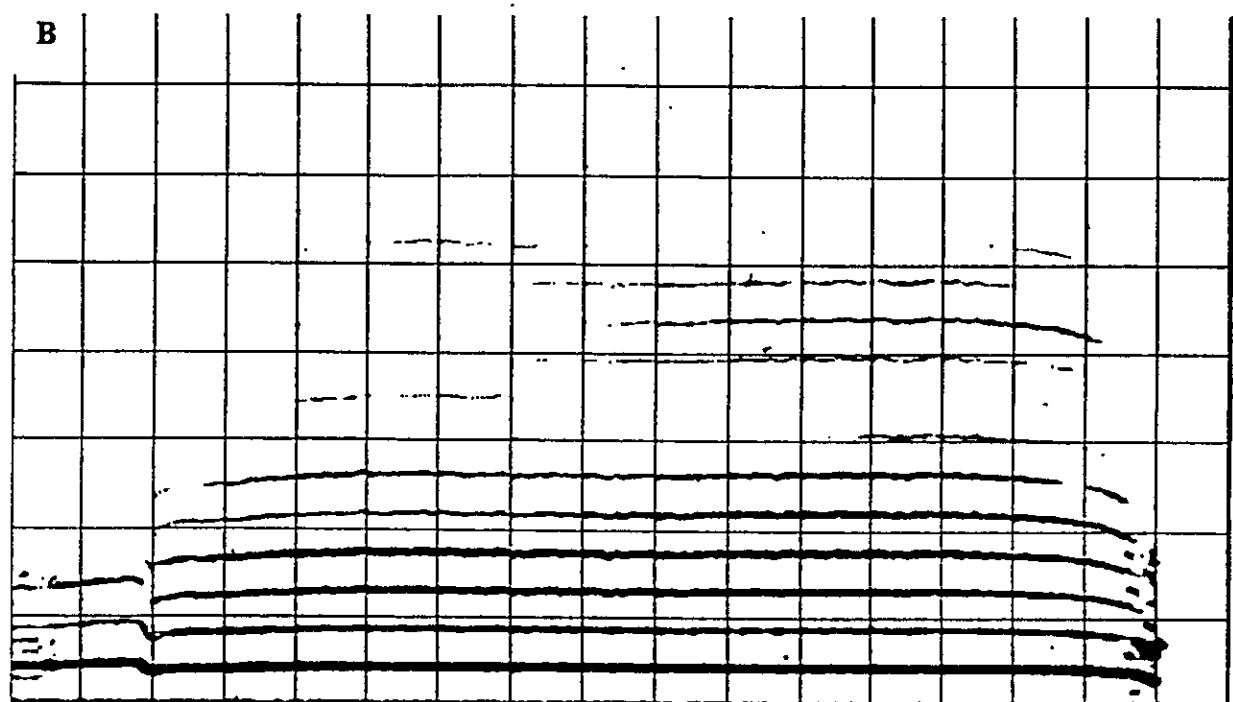
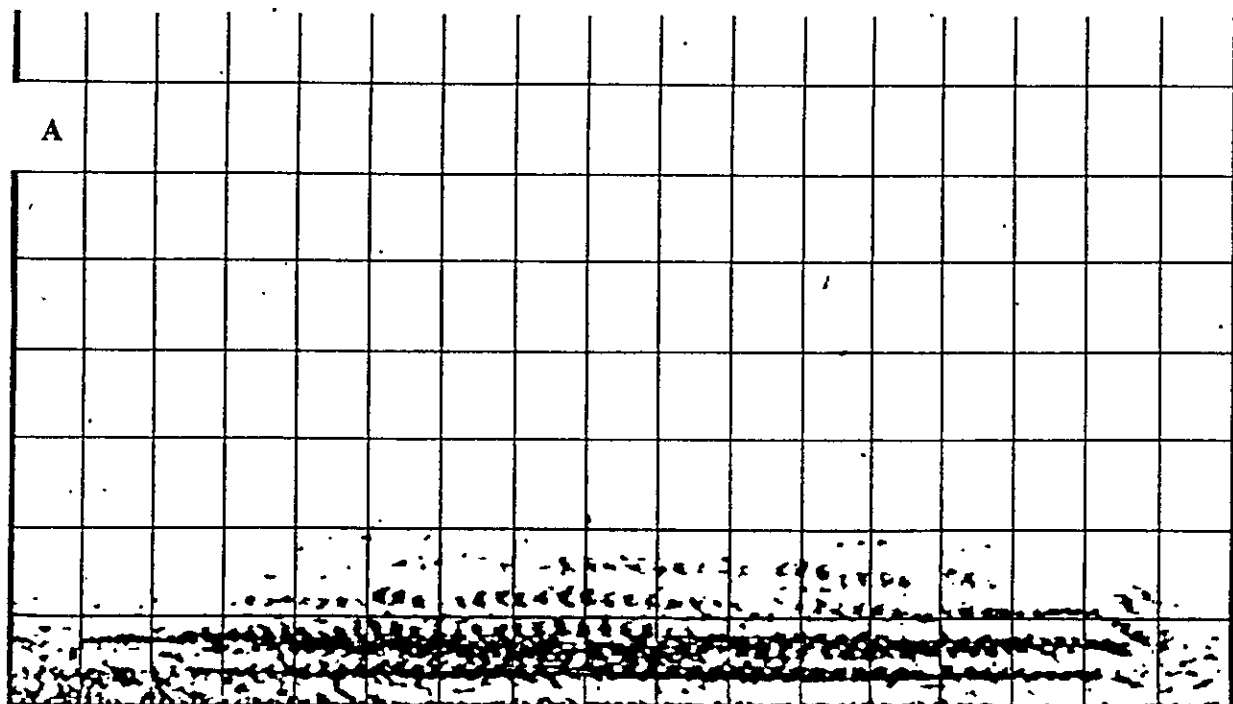


FIGURA 27

Sonogramas de la vocalización PAC. Individuos PAU y TRO (*A. tropicalis*)
 Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
 1 KHz.

Tabla XI

Estadística descriptiva del análisis de las vocalizaciones PAC de hembras de *Arctocephalus philippii*.

Parámetro Vocal	Media	S. D.	C. V. (Intraindividual)	N
Duración (Segundos)	1,421	0,317	18,26	110
F1 (Hz)	663,090	105,801	13,59	110
F2 (Hz)	1355,000	208,743	13,31	110
F3 (Hz)	2229,318	503,398	19,86	110
FM1 (Hz)	312,545	113,521	19,85	110
FM2 (Hz)	365,000	115,993	21,58	110
FM3 (Hz)	392,181	132,446	22,77	110
Fmin (Hz)	414,545	148,408	36,47	110
Fmax (Hz)	5201,727	1186,532	21,36	110

> Análisis de variabilidad de los diferentes parámetros vocales de las hembras.

Un sistema de reconocimiento basado en cualquier rasgo individual, precisa al menos, de dos condiciones fundamentales que debe cumplir dicho rasgo, si es compartido por la población de animales. Tales requerimientos son: una alta variación interindividual (o intrapoblacional) y una baja variación intraindividual. Esto permite que, dentro de un amplio espectro de posibles configuraciones distintivas de la población, una alta especificidad individual, en un contexto de variabilidad mayor, sustente un sistema de reconocimiento basado en la discriminación de tales particularidades.

> Variabilidad intraindividual de las hembras.

• F1, F2 y F3.

La figura 28 muestra los coeficientes de variación intraindividual, de las hembras analizadas, para los parámetros vocales F1, F2 y F3. Los bajos valores observados para F1, 10 de los cuales son inferiores al 10%, indican que este parámetro podría ser un buen componente distintivo de las vocalizaciones, útil para una discriminación. Los dos máximos siguientes, no sobrepasan el 25% de variabilidad, encontrándose, para la mayoría de los individuos, en un rango entre el 10% y el 20%.

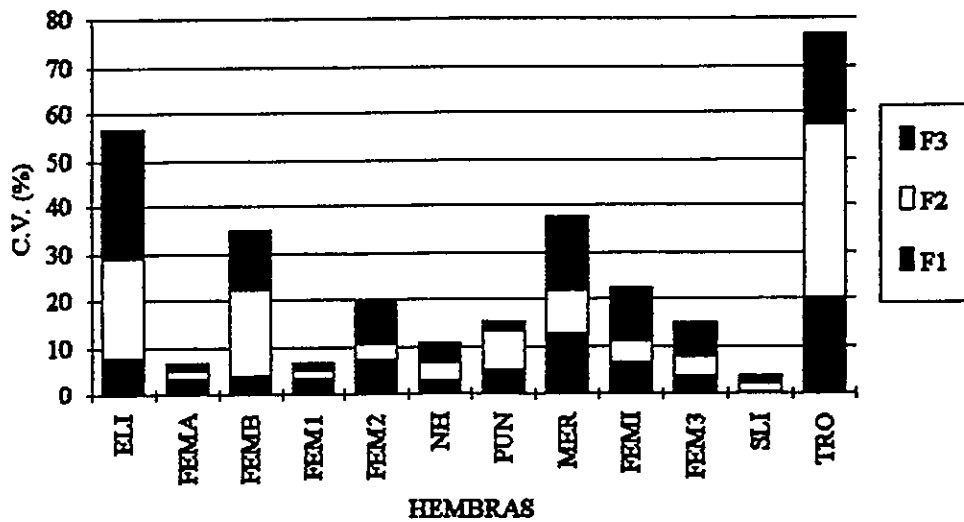


FIGURA 28
 Coeficientes de variación intraindividual de las hembras analizadas.
 Parámetros F1, F2 y F3.

Llama la atención que los valores de variabilidad son considerablemente más altos, para F1 y el segundo máximo de frecuencia (F2), en el caso de la hembra de *A. tropicalis* (TRO), teniendo, F3, valores similares a los de *A. philippii*.

• FM1, FM2 Y FM3.

La figura 29 muestra los coeficientes de variación intraindividual para los valores de modulación de frecuencia de los tres primeros armónicos de mayor energía (FM1, FM2 y FM3).

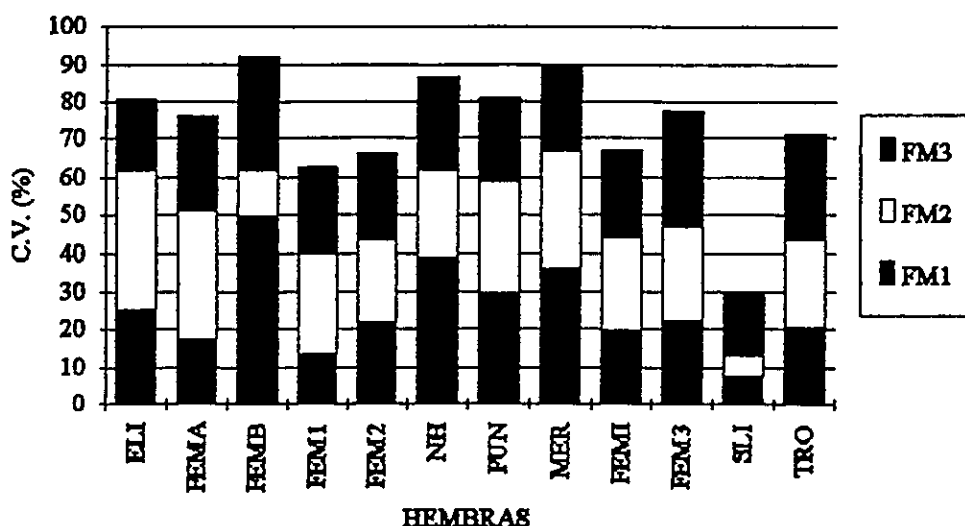


FIGURA 29
 Coeficientes de variación intraindividual de las hembras analizadas.
 Parámetros FM1, FM2 y FM3.

Valores de variabilidad más alta que para los parámetros de frecuencia, la mayoría de ellos entre el 20 y el 30%, se observan para las tres modulaciones de frecuencia.

• **FMIN y FMAX.**

Un amplio rango de variabilidad intraindividual se observa para el parámetro vocal FMIN (Figura 30), que va desde valores cercanos al 5%, hasta casi el 40%. Los coeficientes de variación para la frecuencia máxima (FMAX), muestran un rango más restringido, extendiéndose desde cerca del 10% hasta casi el 25%.

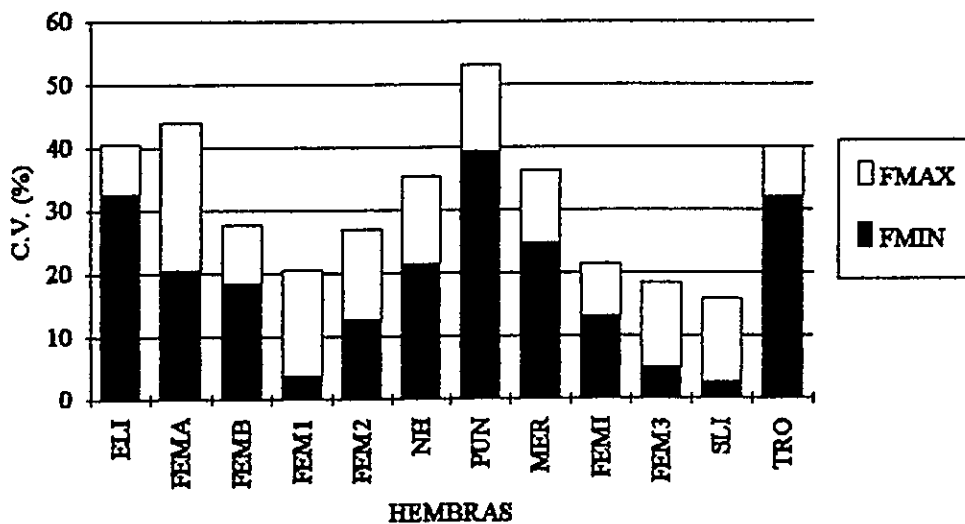


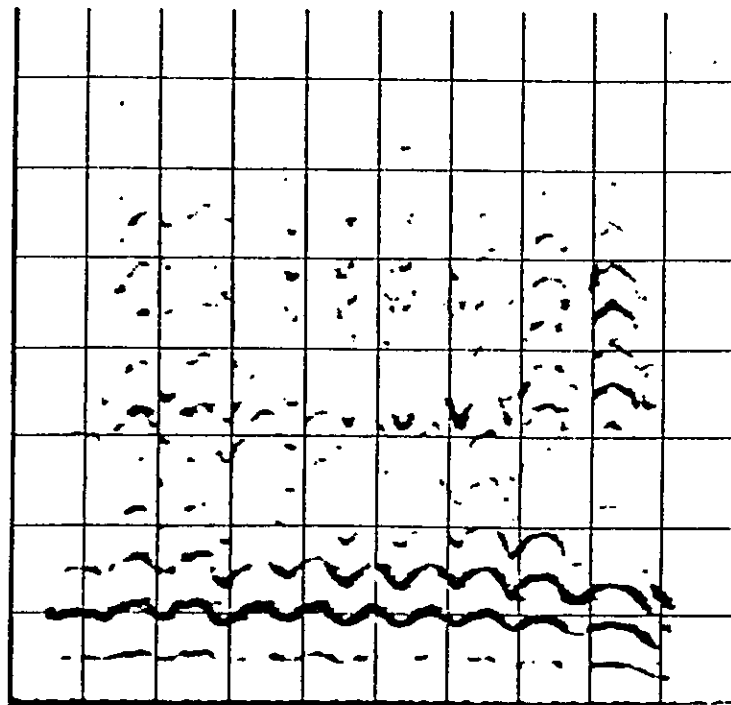
FIGURA 30
 Coeficientes de variación Intraindividual de las hembras analizadas.
 Parámetros FMIN y FMAX.

La confrontación de estos valores, con aquellos obtenidos para la variabilidad interindividual, permitirá construir un diagrama más completo acerca del valor o peso relativo que presentan los distintos parámetros de una vocalización, en el contexto de la identificación y el reconocimiento individual.

➤ **Descripción de la Vocalización PC de las Crías.**

Las figuras 31 a 36 muestran los sonogramas obtenidos para 11 de las crías analizadas. La figura 31 corresponde a dos llamadas PC de la misma cría (CAM) y la figura 36B, la llamada de atracción a la hembra de una cría de *Arctocephalus tropicalis* (TRO).

A



B

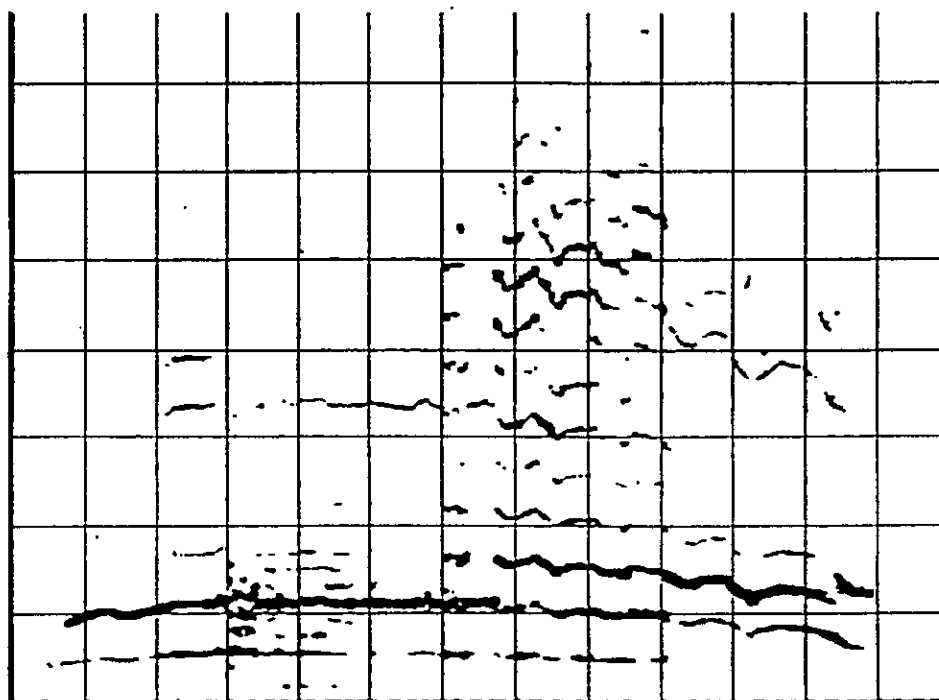
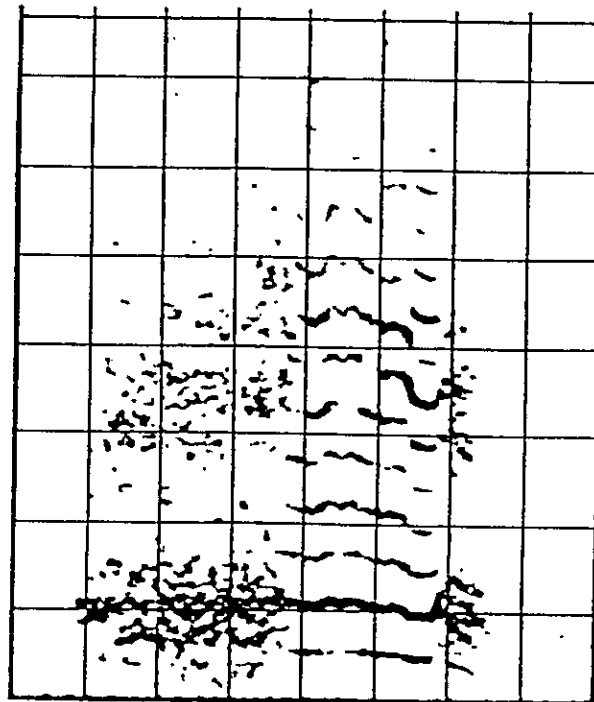


FIGURA 31

Sonogramas de la vocalización PC. Dos emisiones del mismo individuo (CAM).
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

A



B

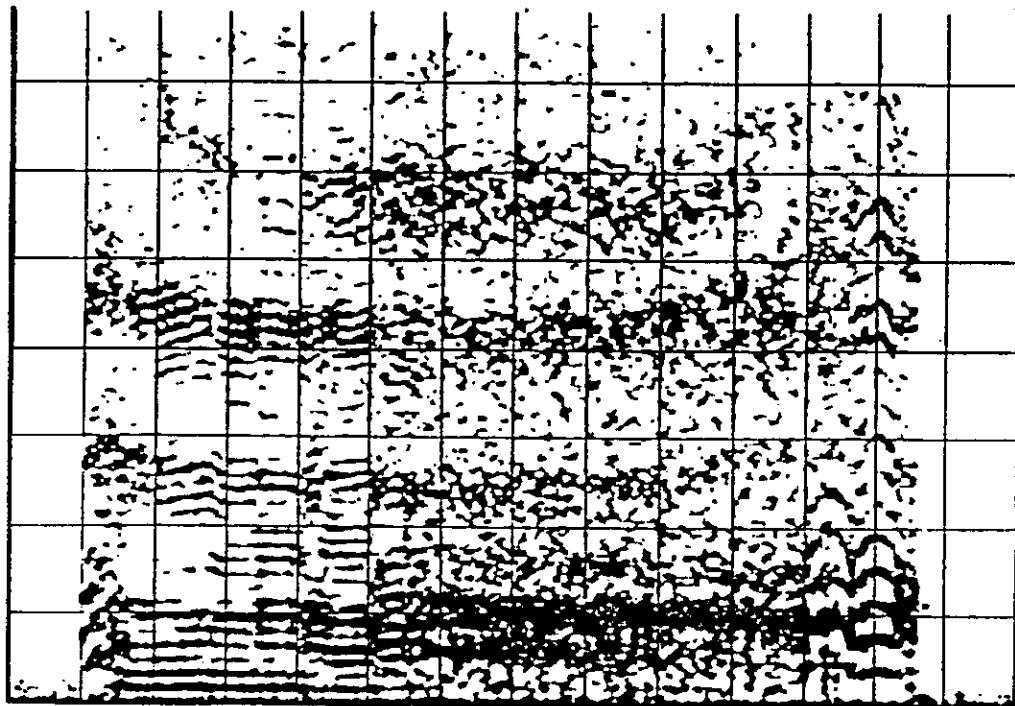
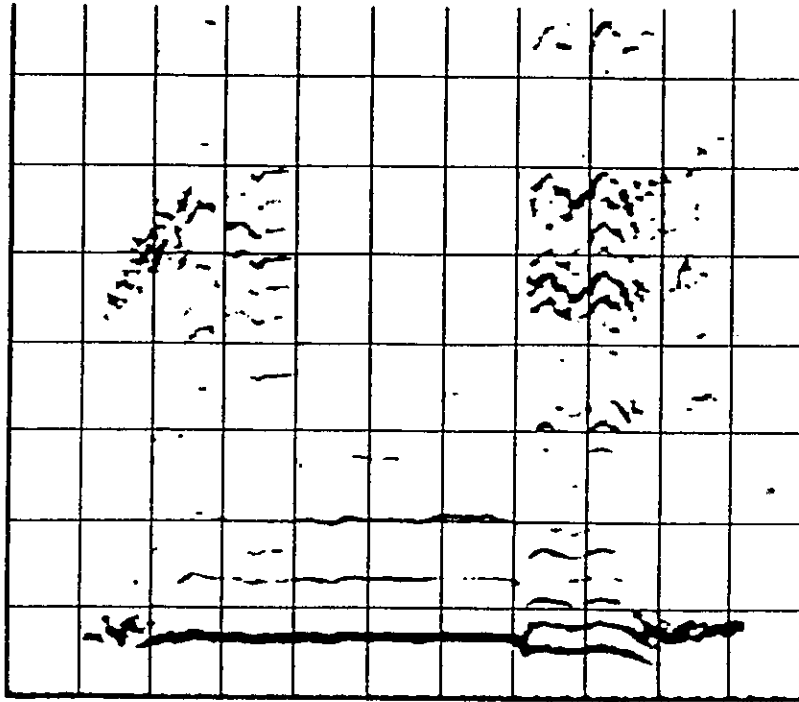


FIGURA 32

Sonogramas de la vocalización PC. Individuos PLO y VOO
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

A



B

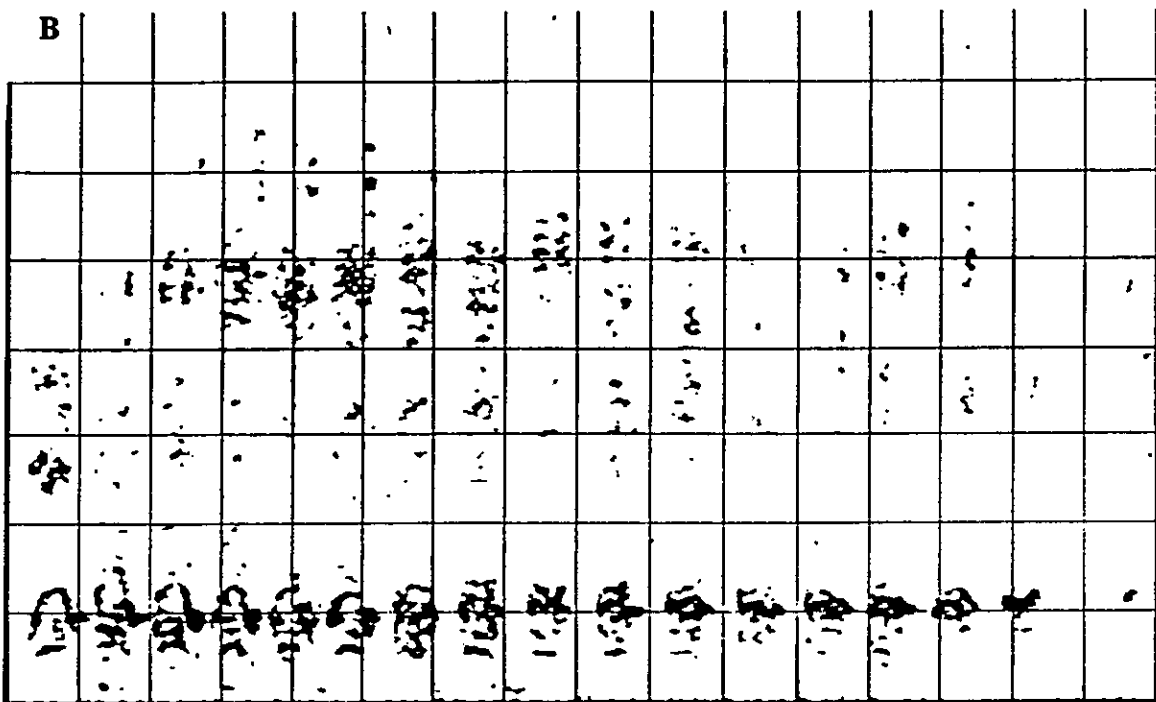
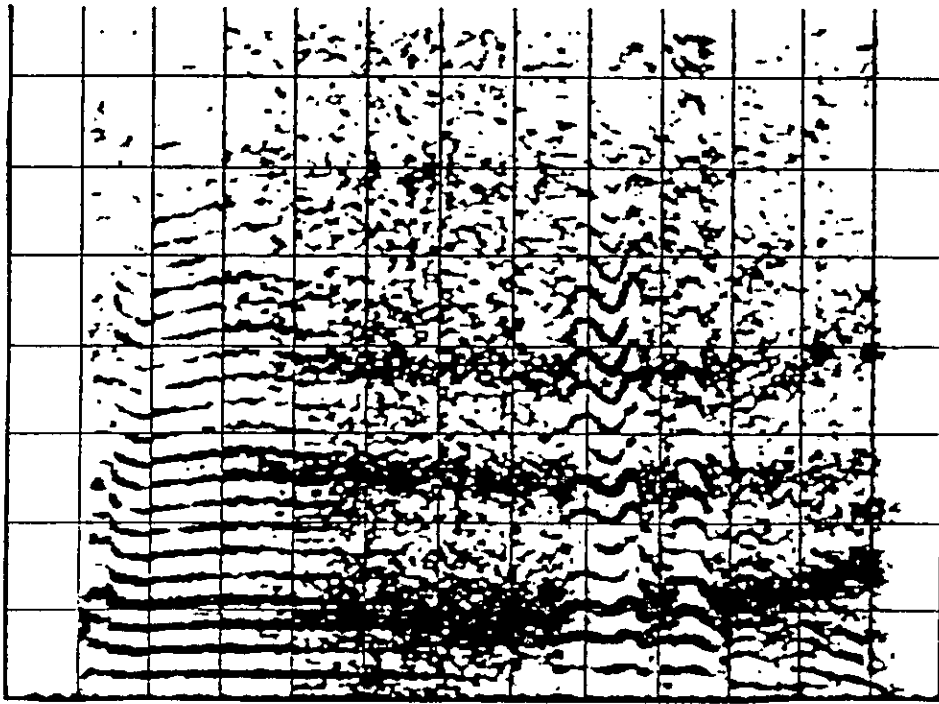


FIGURA 33

Sonogramas de la vocalización PC. Individuos CHO y LUN
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

A



B

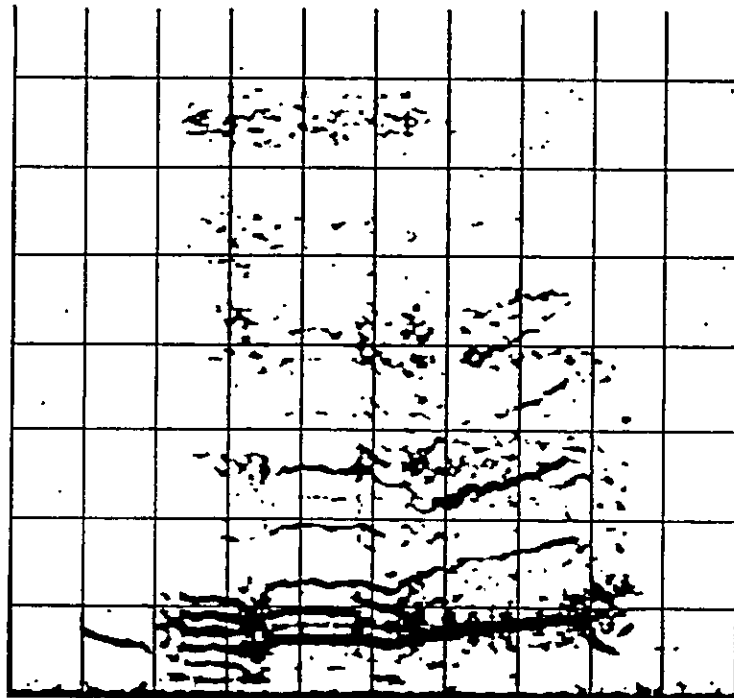
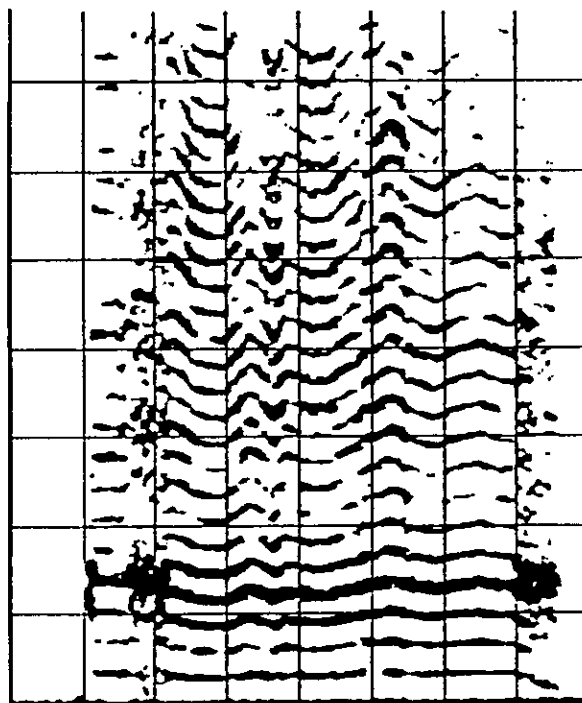


FIGURA 34

Sonogramas de la vocalización PC. Individuos LOL y KAT.
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

A



B

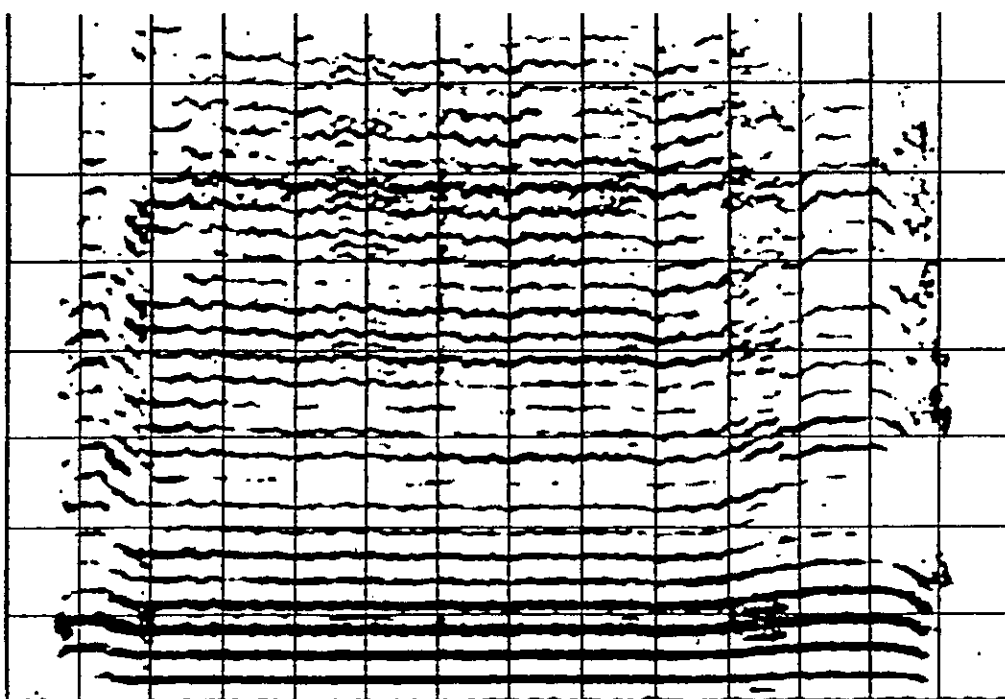
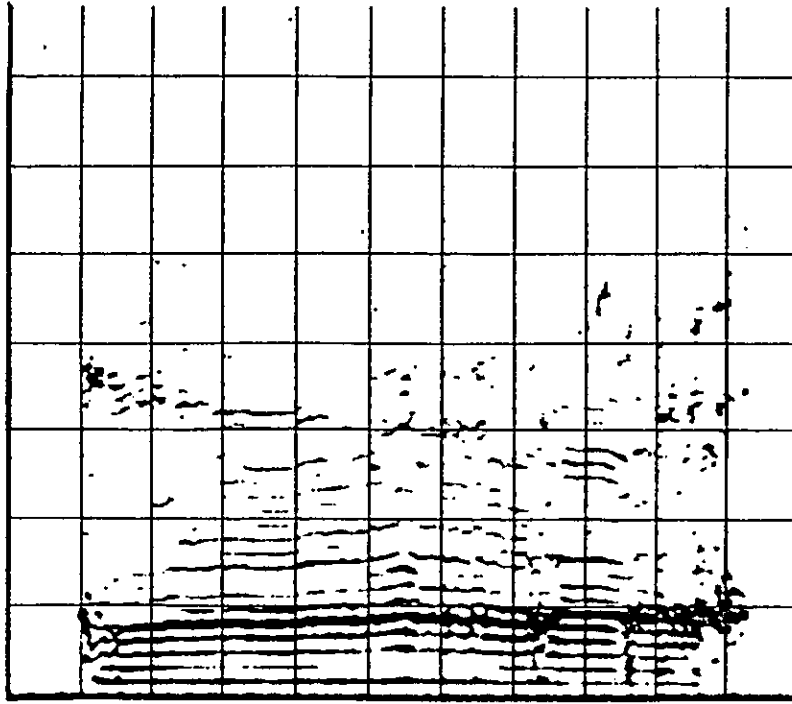


FIGURA 36

Sonogramas de la vocalización PC. Individuos R2D y HAL
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

A



B

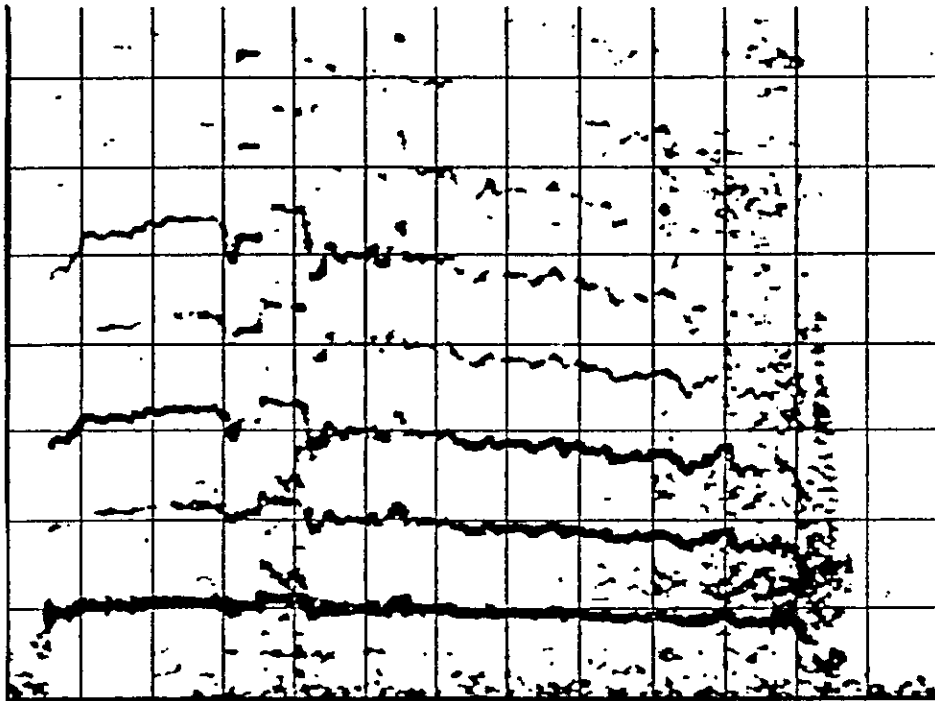


FIGURA 36

Sonogramas de la vocalización PC. Individuos CYN y TRO (*A. tricapita*)
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

La llamada de la cría (PC), usualmente referida como de respuesta al llamado o búsqueda de la hembra, tiene una duración promedio menor a un segundo. Al oído humano, se asemeja al balido de una oveja (beeee, baaaa). Usualmente presenta entre 10 a 25 armónicos, situándose los tres primeros armónicos de mayor energía en frecuencias cercanas a los 980, 3000 y 4600 Hz, respectivamente. Los armónicos aparecen destacados por la disminución brusca de la energía de emisión, observada, entre ellos. La diferencia de energía observada para estos dos eventos es considerablemente más marcada que la que se observa en las vocalizaciones de hembras.

Los rangos de modulación de frecuencia para los tres primeros máximos de energía, son, en promedio, siempre mayores que los rangos de modulación para los respectivos máximos, en las hembras.

Las frecuencias mínima y máxima se encuentran mas allá de los extremos promedio, encontrados para tales frecuencias en las hembras (Tabla XII).

Tabla XII

Estadística descriptiva del análisis de las vocalizaciones PC de crías de *Arctocephalus philippii*.

Parámetro Vocal	Media	S.D.	C.V. (Intraindividual)	N
Duración (Segundos)	0,899	0,22	20,89	160
F1 (Hz)	987,012	209,50	20,51	160
F2 (Hz)	2992,625	435,72	10,50	160
F3 (Hz)	4603,938	603,71	12,42	160
FM1 (Hz)	455,750	152,57	24,35	160
FM2 (Hz)	697,375	321,49	27,93	160
FM3 (Hz)	813,750	327,46	30,73	160
Fmin (Hz)	258,125	112,15	35,68	160
Fmax (Hz)	7609,906	293,263	2,69	160

► **Variabilidad intraindividual de las crías.**

• **F1, F2 y F3.**

Una variabilidad un poco mayor que la obtenida para las hembras, se observa en los valores de F1 de las crías (Figura 37). Los porcentajes van desde cerca del 5% hasta alcanzar el 20 ó 22%, la mayor parte de ellos se encuentra, sin embargo, entre el cinco y el 12%, en un rango similar al de las hembras. El segundo máximo (F2) se enmarca desde el cuatro al 10% de variación, habiendo dos valores superiores a este rango, uno de ellos (CHO) alcanzando, aproximadamente, el 35%. El rango de variabilidad para F3, se sitúa entre el tres y el 18%.

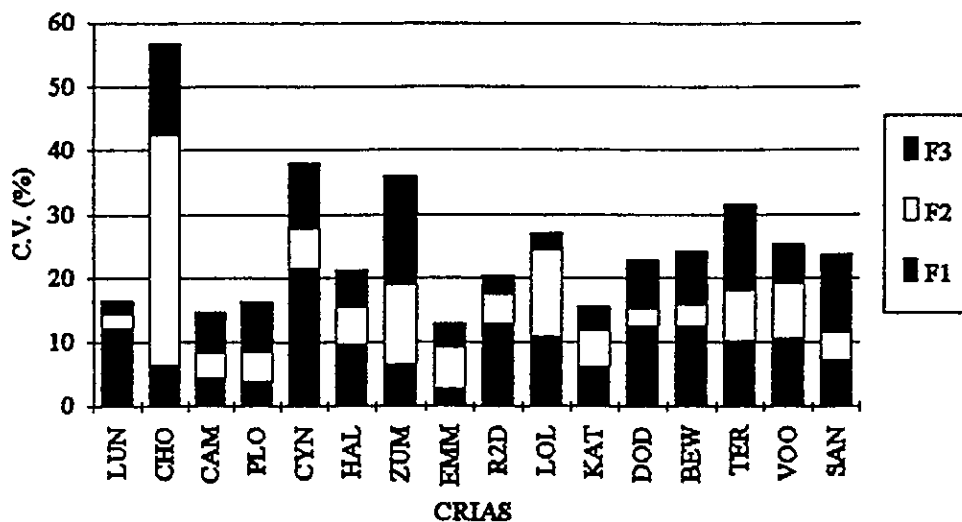


FIGURA 37
 Coeficientes de variación Intraindividual de las crías analizadas.
 Parámetros F1, F2 y F3.

• FM1, FM2 Y FM3.

Al igual que las hembras, los coeficientes de variación para la modulación de la frecuencia, son mayores que los valores de variación encontrados para F1, F2 y F3 (Figura 38). En general, fluctúan entre el 10 al 50%, siendo un poco menor el rango de FM1 (15 - 42%), la mayoría de ellos entre el 10 y el 30%. FM2 varía entre el 22 y el 50%, mientras que FM3 muestra porcentajes mayores, que van desde el 18 al 50%, la mayor parte de ellos, entre el 38 y el 50%.

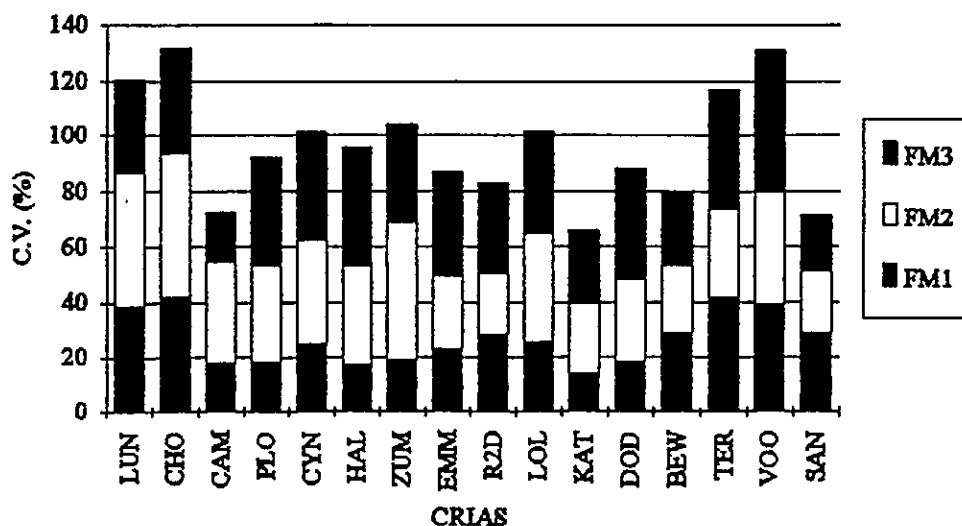


FIGURA 38
 Coeficientes de variación Intraindividual de las crías analizadas.
 Parámetros FM1, FM2 y FM3.

• **FMIN y FMAX.**

Los coeficientes de variación para la frecuencia máxima son sustancialmente mayores que los observados para la frecuencia mínima (Figura 39), que no sobrepasan el 10%. Casi la totalidad de ellos se encuentra por debajo del 5%, mientras que, más de la mitad de los valores de variación de la frecuencia máxima, son superiores al 20%. Notoriamente, cuatro de ellos sobrepasan el 40%.

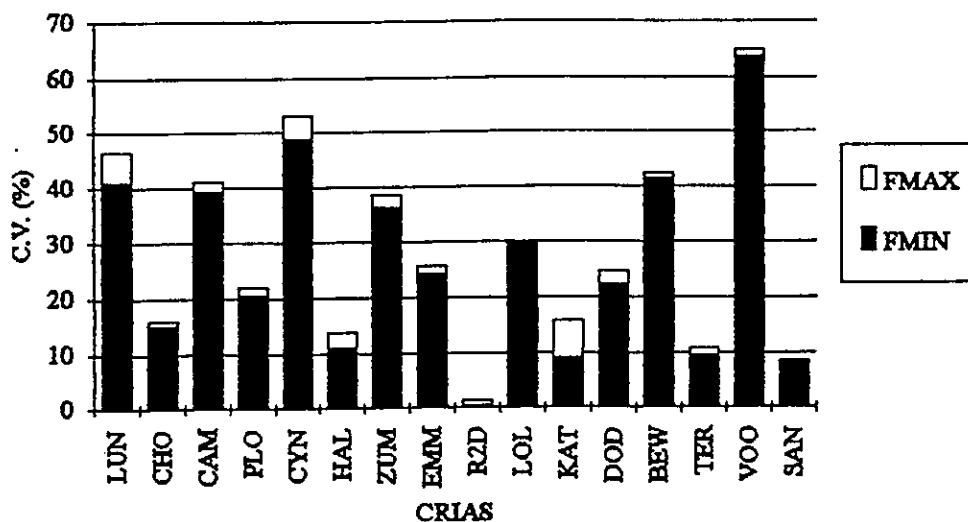


FIGURA 39
 Coeficientes de variación Intraindividual de las crías analizadas.
 Parámetros FMIN y FMAX.

► **Variación intrarindividual de los parámetros vocales de hembras y crías.**

La Figura 40 muestra el perfil de variación intraindividual para los distintos parámetros vocales, obtenido para hembras y crías. Los coeficientes de variación fueron calculados dividiendo la desviación estándar por el promedio obtenido a partir de las medias individuales de cada parámetro vocal.

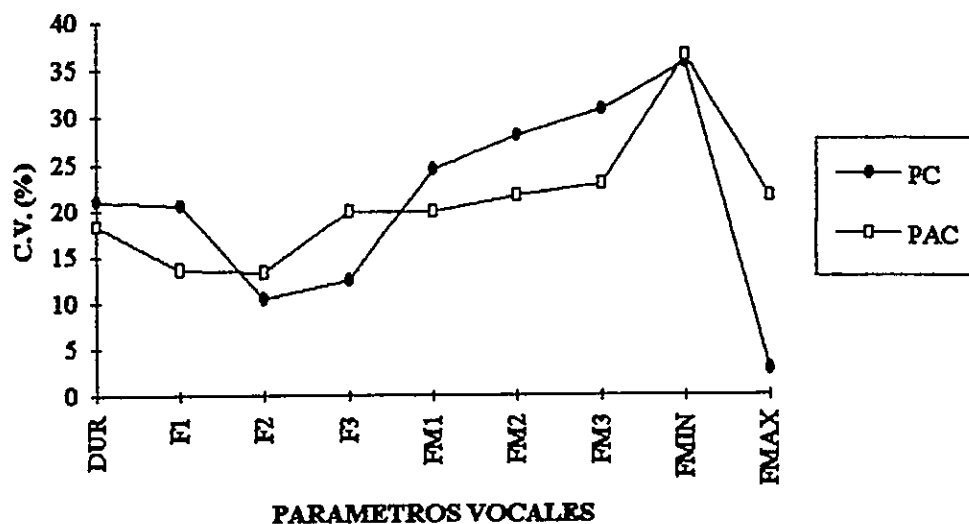


FIGURA 40

Coefficiente de variación Intraindividual para los distintos parámetros vocales de hembras y crías de *Arctocephalus philippii*.

► **Análisis discriminante de las vocalizaciones.**

Un análisis discriminante utilizando las variables antes mencionadas, consiste en la obtención de una función de discriminación, que permita distinguir una vocalización de otra, tomando en cuenta la maximización de la variabilidad interindividual y la minimización de la intraindividual.

Los resultados se expresan en una matriz cuadrada, con un porcentaje que indica el grado de identificabilidad, esperado por el análisis de cada grupo, crías en este caso, con respecto a ellas mismas (correlación cruzada) o, de otro modo, la probabilidad de identificarlo incorrectamente, si se usa como indicador el porcentaje complementario.

Las Tablas XIII y XIV, muestran los porcentajes obtenidos del análisis discriminante, para hembras y crías, usando todas las variables medidas, junto con la obtención del mismo valor, esta vez, para diferentes agrupaciones de las mismas variables acústicas.

Tabla XIII

Porcentajes de Identidad generados por el Análisis Discriminante para las distintas hembras estudiadas.

Hembra	F1	F1, F2 & F3	F1 & FM1	FM1, FM2 & FM3	Fmin & Fmax	TODAS
ELI	0	60	60	80	30	80
FEMA	90	100	90	30	40	90
FEMB	0	70	40	40	60	100
FEM1	30	30	70	40	60	90
FEMII	90	80	60	0	70	100
NH	0	90	60	0	60	100
PUN	30	80	10	40	0	90
MER	0	40	0	0	10	90
FEMI	30	90	70	50	70	100
FEM3	80	100	80	20	50	80
SLI	100	100	100	40	40	90

Sin considerar la conjunción de todos los parámetros analizados, solamente aquella configuración que incluye a las tres primeras frecuencias de alta energía, permite la identificación de todos los individuos analizados.

Tabla XIV

Porcentajes de Identidad generados por el Análisis Discriminante para las distintas crías estudiadas.

Cría	F1	F1, F2 & F3	F1 & FM1	FM1, FM2 & FM3	Fmin & Fmax	TODAS
LUN	0	70	0	30	50	90
CHO	40	70	70	0	50	90
CAM	40	50	20	20	50	90
PLO	0	20	20	10	20	100
CYN	90	90	90	30	20	90
HAL	0	80	10	30	40	90
ZUM	50	30	50	60	0	80
EMM	40	60	20	0	20	100
R2D	20	30	20	20	50	80
LOL	0	90	50	60	30	100
KAT	60	100	90	20	70	90
DOD	90	90	90	80	10	100
BEW	30	30	40	30	0	80
TER	10	10	40	50	0	60
VOO	20	50	20	0	30	50
SAN	10	30	10	0	0	60

Al igual que las hembras, una combinación que contemple los tres primeras frecuencias, entrega porcentajes distintos de cero, para todas las crías muestreadas.

► Probabilidad de identificación errónea de hembras y crías usando como identificador las llamadas PAC y PC respectivamente.

La Tabla XV muestra la probabilidad de identificar erróneamente a las hembras y crías de *A. philippii*, considerando la complementariedad de distintos parámetros obtenidos de las vocalizaciones PAC y PC de las tablas XIII y XIV. Las combinaciones usadas son las mismas de las Tablas XIII y XIV.

Tabla XV
Probabilidad de Identificación errónea
hembras y crías de *A. philippii* [PAC & PC]

Parámetros Vocales	Probabilidad de Identificación Errónea [Hembras]	Probabilidad de Identificación Errónea [Crías]
F1	0,58	0,69
F1, F2 & F3	* 0,24	* 0,44
F1 & FM1	0,42	0,60
FM1, FM2 & FM3	0,69	0,72
Fmin & Fmax	0,55	0,72
TODAS	⇒ 0,08	⇒ 0,15

Los resultados muestran que las hembras son siempre más identificables que las crías. Dicho de otro modo, si el elemento discriminador se basa en las vocalizaciones PAC y PC, se hará una discriminación más efectiva, menos cercana al error, en un grupo de hembras que en un grupo de crías.

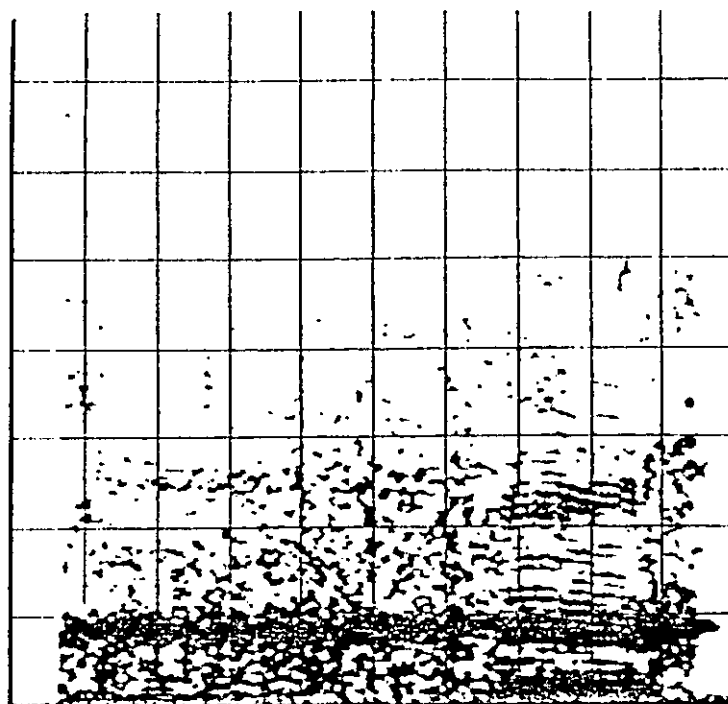
Para ambos grupos de animales, la menor probabilidad de error cae al considerar todas las variables en conjunto (\Rightarrow) y luego, aquella configuración que incluye a las tres primeras frecuencias de alta energía (*). Una mala discriminación se obtiene al considerar sólo los rangos de modulación de frecuencia o sólo la conjunción de frecuencias mínima y máxima.

► Vocalización agresiva o de amenaza de la cría.

Cuando las crías alcanzan entre cinco a siete días de vida, aparece una vocalización que no es observable antes de este periodo. Ante la perturbación humana o ante encuentros agresivos con otros individuos, la cría emite una vocalización de baja frecuencia, cuyo primer máximo de energía de emisión se encuentra, en promedio, cerca de los 700 Hz ($\bar{x} = 698,67$; s.d. = 72,7). Los armónicos que le siguen decaen bruscamente, asemejándose al perfil de energía de la llamada PAC de la hembra. Usualmente presenta más de una parte, es decir el cierre regular de la glotis durante la vocalización genera intervalos regulares de silencio durante la emisión. Se observaron para el total de las vocalizaciones analizadas, entre una a siete partes, con un promedio de 2,31 (s.d. = 1,41). Su duración promedio fue de 1,07 segundos (s.d. = 0,36).

Las figuras 41 a 43 muestran los sonogramas obtenidos para las vocalizaciones agresivas de cinco crías muestreadas, la figura 42 muestra dos vocalizaciones de la misma cría (YAM) y la figura 43B, una vocalización compuesta de la cría CAM, donde, hasta la mitad de la segunda parte corresponde a una vocalización agresiva y el periodo restante, la parte final de una llamada PC.

A



B

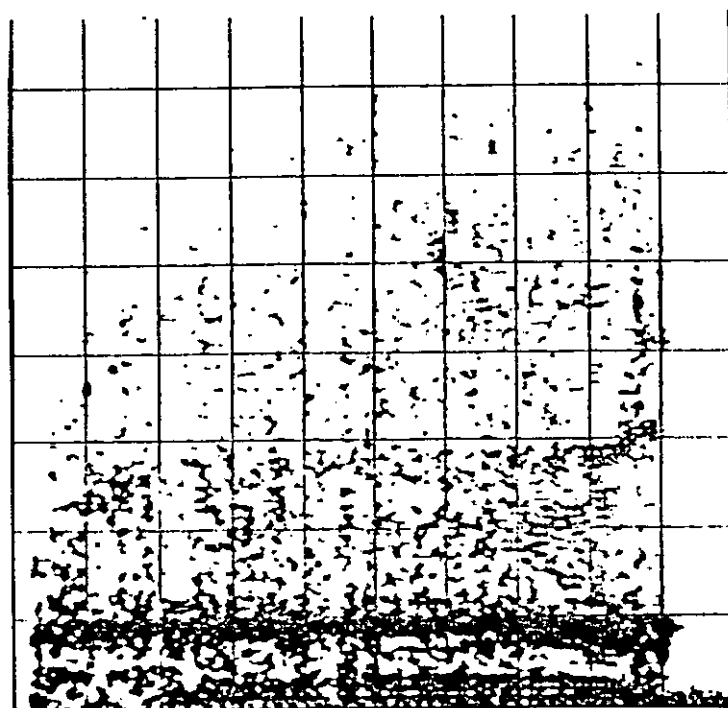


FIGURA 41

Sonogramas de vocalizaciones agresivas de crías. Individuos UNI y CYN
Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
1 KHz.

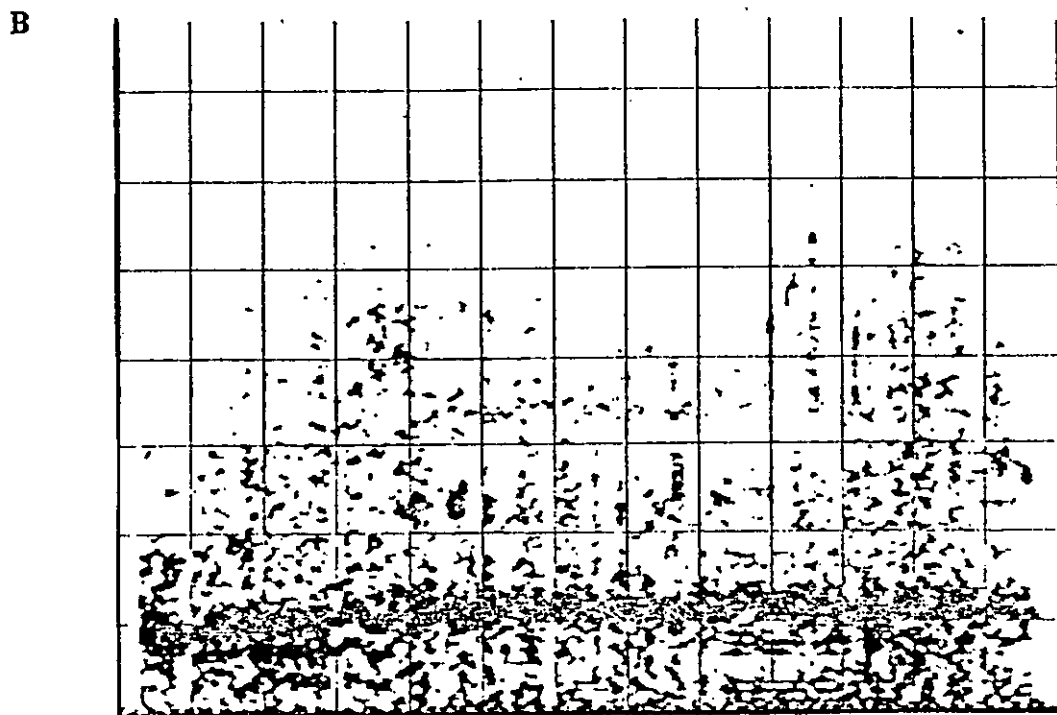
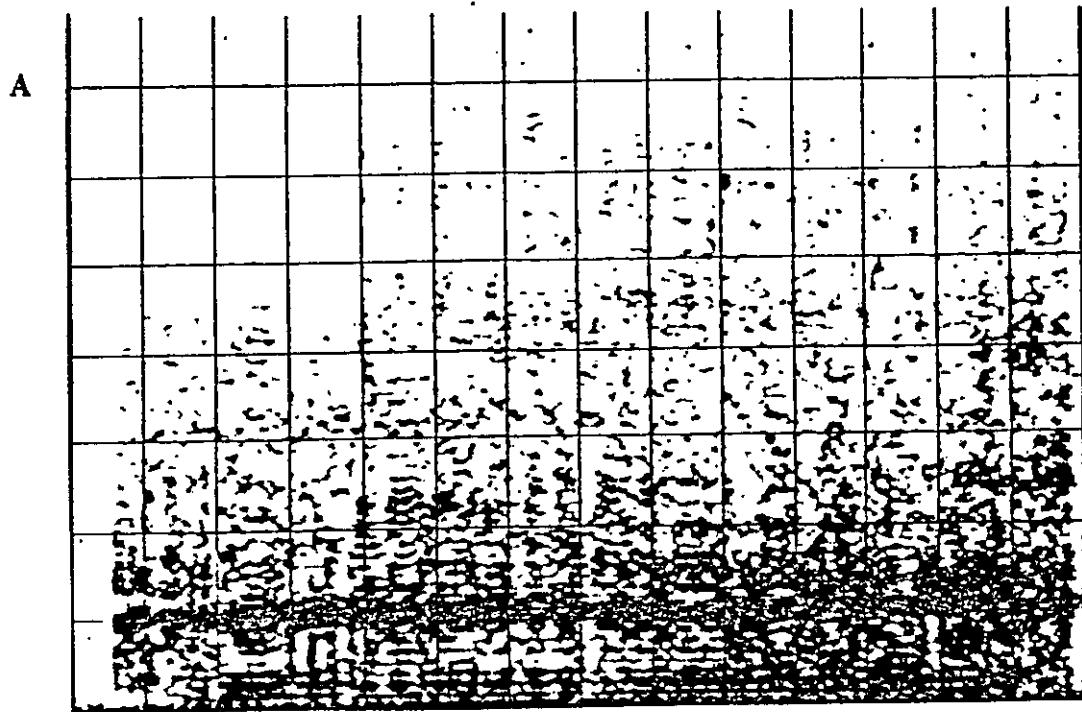
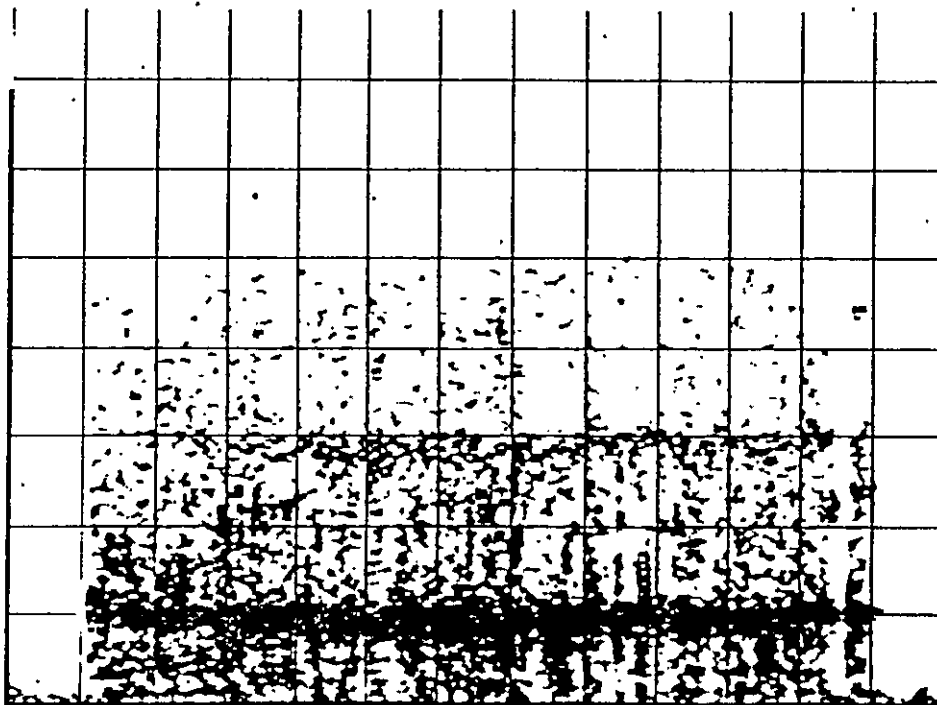


FIGURA 42

Sonogramas de vocalizaciones agresivas de crías. Dos emisiones de la misma cría (YAM)
 Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada,
 1 KHz.

A



B

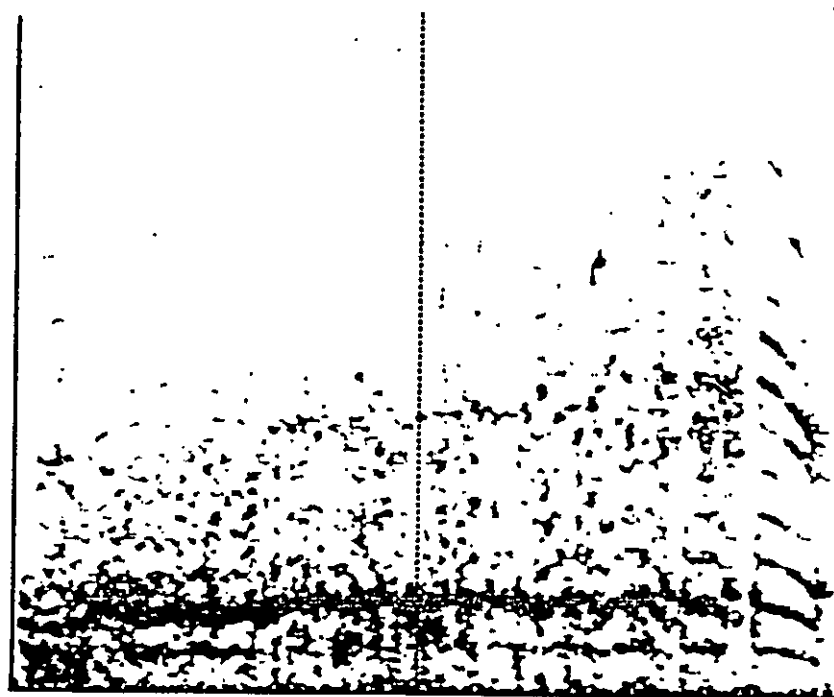


FIGURA 43

Sonogramas de vocalizaciones agresivas de crías. Individuos R2D y CAM, este último mostrando una vocalización compuesta PAGC + PC

Cada división de la abscisa corresponde a 0,1 seg y cada división de la ordenada, 1 KHz.

Al oído humano, dicha vocalización resulta bastante similar para todos los individuos, sin embargo, el análisis discriminante muestra un alto grado de individualidad para dichas emisiones. La Tabla XVI muestra los porcentajes de identidad generados por dicho análisis.

Tabla XVI
Porcentajes de Identidad generados por el análisis discriminante
basado en vocalizaciones agresivas de crías de *Arctocephalus philippii*

Cría	F1	F1, F2 & F3	F1 & FM1	FM1, FM2 & FM3	FMIN & FMAX	TODAS
LUN	40	60	60	60	100	100
CHO	0	60	20	60	0	100
CAM	0	0	60	80	0	100
CYN	0	40	20	0	60	100
ZUM	80	100	80	60	40	100
EMM	100	100	60	80	40	100
R2D	20	40	20	20	20	80
UNI	20	60	60	40	0	80
YAM	80	80	80	80	20	60

En este caso, la conjunción de algunos parámetros vocales, muestra que sólo aquel que considera F1 y FM1 permite una identificación de todos los individuos muestreados. A diferencia de las vocalizaciones PC y PAC, donde sólo la conjunción de F1, F2 & F3, permitía la identificación total de los animales estudiados.

La Tabla XVII muestra la probabilidad de Identificación errónea usando las mismas combinaciones.

Tabla XVII

Probabilidad de identificación errónea

basada en vocalizaciones agresivas de crías de *Arctocephalus philippii*.

Parámetros Vocales	Probabilidad de Identificación Errónea [PAgC]
F1	0,62
F1, F2 & F3	* 0,40
F1 & FM1	0,49
FM1, FM2 & FM3	0,47
Fmin & Fmax	0,69
TODAS	⇒ 0,09

La mínima probabilidad de identificación errónea, se encuentra al considerar todos los parámetros vocales (⇒), y es similar a la encontrada para la vocalización PAC de las hembras. La siguiente (*) es, al igual que la encontrada para las vocalizaciones PAC y PC, aquella configuración que incluye a las tres primeras frecuencias de alta energía.

CAPITULO 4: DISCUSION

PARTE I ONTOGENIA TEMPRANA DE LAS CRIAS

► Clasificación y agrupación de conductas más frecuentes.

Las conductas más frecuentes observadas durante los dos primeros meses de vida de los cachorros de *Arctocephalus philippii*, se agrupan nitidamente en, al menos, tres categorías predominantes, que constituyen cerca del 58% del total graficado en la Figura 9. Tales categorías son:

i) **Actividades de Descanso:** Las actividades de *descanso solo* (15,6%), *descanso con cría* (13,5%) y *descanso con la madre* (7,1%), constituyen el primer grupo de conductas más frecuentes durante los dos primeros meses de vida. Esta categoría reúne el 36,2% del total de conductas muestreadas más frecuentes.

ii) **Actividades Motrices:** El segundo grupo de conductas lo forman los códigos 33 (moviéndose en el lugar con cría) con un 7%, el código 31 (moviéndose cambiando de lugar solo) con un 6,5% y el 30 (moviéndose en el lugar solo) con un 3,5%. En conjunto, constituyen el 17% de las conductas más frecuentes.

iii) **Actividad de Rascarse:** Las dos modalidades, rascándose junto a cría (2,9%) y rascándose solo (2,1%), conforman el tercer grupo de actividades muestreadas más frecuentes, constituyendo, en conjunto, un 5%.

Después de dicha agrupación, el resto de las conductas más frecuentes, comienzan a entremezclarse, sin delimitar un patrón de actividad claramente conjunto como se observa en las ocho primeras categorías conductuales de la Figura 9.

Resulta interesante notar que en los tres grupos mencionados, se observan actividades realizadas en conjunto con otros miembros de la misma clase de edad. El 26,5% del total de actividades más frecuentes de los cachorros se realiza en compañía de una o más crías. Tal afirmación se ve confirmada al observar los resultados expresados en las Figuras 10, 12, 14 y 15 donde los perfiles de actividad, durante los dos primeros meses de vida, muestran una mayor frecuencia de conductas realizadas en conjunto por las crías, durante casi todo el periodo de muestreo.

No ocurre lo mismo en la conducta de movimiento cambiando de lugar (Figura 13), esta actividad se realiza, durante todo el periodo de muestreo, esencialmente en solitario.

Las conductas de agresión y juego agresivo están correlacionadas entre sí con un valor para $r = 0,542$; $\alpha < 0,1$ (Fig. 16). Dicha correlación sugiere que la conducta de agresión surge, en estos animales, primariamente asociada a actividades de juego o como una modificación de ésta. Lo anterior aparece mejor fundamentado, cuando se observa que, en el rango de edad entre uno y cinco días, la conducta agresiva registrada es cercana

a cero, haciéndose más notoria durante el periodo comprendido entre los cinco y 10 días de edad, para alcanzar, recién en el tercer periodo (10 a 15 días de edad), un valor similar al que la actividad de juego presenta desde el inicio. Al mismo tiempo, esta última conducta, es significativamente mayor que la actividad agresiva, al menos, durante los dos primeros meses de vida de los animales, lapso en el que se centró este estudio ($t = 4,98$, g.l. = 22, prueba de dos colas, $p < 0,05$).

PARTE II REUNIONES MADRE-CRIA

► Participación diferencial de hembras y crías en la reunión.

La mayoría de los autores concuerdan con que el rol participativo central en el éxito de una reunión materno-infantil, recae principalmente en las hembras, al menos durante los dos primeros meses de vida de las crías (Laws, 1956; Bartholomew, 1959; Peterson & Bartholomew, 1967; Fodgen, 1971; Petrinovich, 1974; McNab & Crawley, 1975), aun cuando algunos sugieren que la participación de las crías, mayores de dos meses de edad, es también importante (Peterson & Bartholomew, 1967; Rand, 1967). Los resultados obtenidos de la descripción cuantitativa de los eventos de reunión muestreados, para los dos primeros meses de vida de las crías, en esta especie (Tablas III, IV, V y VI), muestran que los cachorros tienen una participación central en el porcentaje de reuniones exitosas establecidas durante dicho periodo.

El porcentaje de crías que, en un evento de reunión, no vocalizan en respuesta al llamado materno y consiguen reunirse exitosamente con su madre, es cuatro veces menor que el alcanzado por aquellas crías que sí responden a la vocalización materna. Esta diferencia significativa es consistente para ambos meses de muestreo.

Las reuniones exitosas observadas sin desplazamiento materno alcanzan un 32%, para el primer mes, mientras que aquellas en las que no se desplaza la cría, un 17%. Esta

diferencia también se observa durante el segundo mes, con una diferencia de porcentajes más notoria, de 43 y 5% para hembras y cachorros respectivamente, indicando que la participación de las madres en los eventos de reunión se encuentra menos restringida que la de las crías.

Tomando en cuenta estas dos observaciones, es posible decir que si las crías no vocalizan en respuesta al llamado materno y/o no se desplazan desde su posición, hasta el lugar donde la madre se encuentra, el porcentaje de reuniones exitosas es mínimo, revelando que la participación de los cachorros es, por un lado, crucial y, por otro, menos autónoma que la de las hembras, en determinar el éxito de las reuniones materno-infantiles.

Al mismo tiempo, en el total de eventos de reunión muestreados, los desplazamientos medidos para los animales, desde el sitio desde donde emiten la primera vocalización, hasta el lugar de reunión, varía significativamente para las crías, siendo mayor el desplazamiento durante el segundo mes, 3,37 m (s.d. = 3,45) v/s 5,09 m (s.d. = 3,78) ($Z = 2,92$; $p < 0,01$). No así para las hembras en que, a pesar que el promedio de desplazamientos obtenido para el segundo mes, es menor que para el primero, tal diferencia no fue estadísticamente significativa.

Considerando, además, que los resultados del análisis de discriminación de vocalizaciones, indica que las hembras de *A. philippii* son, vocalmente, más identificables que las crías, la actividad del reconocimiento recaería, primariamente, en los cachorros.

► Dinámica temporal y frecuencia de las interacciones madre-cría

Como lo muestran Francis & Boness (1991), la conducta de las hembras de *Arctocephalus philippii* se encuentra relacionada con la variación de radiación solar durante el día. Así, las hembras abandonan la lobería cuando la radiación solar alcanza entre los 0,6 y los 0,8 cal/cm²/min, entre las 11:00 y las 13:00 hr. La temperatura del sustrato para este periodo llega en promedio a los 25° C y la del aire a los 20° C.

El porcentaje mayor de reuniones madre-cría se da las 16:00 hr y coincide con la hora de mayor porcentaje de arribos de hembras desde el mar. Un segundo aumento de las reuniones aparece a las 19:00 hr, el que coincide con el regreso definitivo de las hembras a sus lugares de descanso, después de permanecer cerca de la línea de rompiente yendo y viniendo del agua regularmente, actividad que se prolonga desde las 16:00 hasta las 19:00 hr aproximadamente. A las 19:00 hr la temperatura del aire y del sustrato alcanzan un promedio de 23 y 26° C, respectivamente, temperatura similar a la observada en el momento en que las hembras abandonan el roquerío. El porcentaje de éstas que aun se encuentran en el agua (rafting) es bajo, cercano al 10% (Francis & Boness, 1991).

Los valores que aparecen en la tabla X, en referencia a los hitos conductuales registrados de las reuniones madre-cría, muestran un aumento sustancial de todos los porcentajes de tales eventos para el segundo mes de muestreo. Aumentos de más del doble, con respecto al primer mes, se observan para las llamadas de las crías (PC), reuniones (Reu), intercambio vocal madre-cría (PAC & PC), llamada de la hembra y reunión (PAC & Reu), llamada de la cría y reunión (PC & Reu) y reuniones con participación vocal mutua (PAC & PC & Reu).

Tales resultados parecen indicar que la actividad de hembras y cachorros asociada a los eventos de reunión se hace más intensa durante el segundo mes. El límite entre el primer y el segundo mes de vida de las crías, coincide con la mitad del periodo en que las hembras realizan su segundo viaje de forrajeo, que se extiende, en términos de la edad de las crías, entre los 24 y los 36 días de vida. Si observamos el gráfico de actividad locomotriz medido mediante el mapa de desplazamientos individuales (TMAP), el aumento de dicha actividad es también notorio después de los 36 días. El segundo viaje de la hembra es, también, el más largo registrado durante todo el periodo de muestreo, en promedio cerca de 12 días.

Lo anterior sugiere una posible relación entre la dinámica de presencias y ausencias maternas, por un lado, y la actividad y desarrollo ontogénico-conductual de los cachorros, por otro.

PARTE III COMUNICACION Y RECONOCIMIENTO INDIVIDUAL

Los resultados de este estudio muestran que el sistema comunicativo que se establece durante el curso de la relación madre-cría del lobo fino de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*, es lo suficientemente definido, como para permitir un sistema de reconocimiento que explique el alto grado de especificidad en la relación de cuidado materno-infantil.

Tal sistema comunicativo se basa en, al menos, tres modalidades perceptuales distintas, las que serán discutidas independientemente.

► Participación del reconocimiento espacial

La curiosa disonancia encontrada entre los muestreos THL y TMAP (Figs. 17 y 18), permiten sospechar que, aún cuando la actividad locomotriz de las crías aumenta con la edad y éstas se alejan progresivamente de la zona ocupada durante las tres o cuatro primeras semanas de vida, los cachorros tienden a volver, recurrentemente, a dichos sitios, donde la presencia de las hembras es regular. Éstas establecen sitios de descanso más o menos específicos, que tienden a mantener durante toda la estación reproductiva, incluso año tras año (Francis & Boness, com. pers.).

Tal sospecha se confirma al observar la distribución de las distancias relativas, de los sitios de reunión madre-cría, con respecto al sitio de parición de las hembras (Fig. 21).

En el contexto del desplazamiento que estos animales muestran en tierra y considerando que la longitud promedio de una hembra alcanza entre los 120 y los 150 cm, una distancia promedio de 5,71 m al sitio de parición, es una distancia reducida en la cual, cachorro y hembra, se reúnen regularmente. Similares observaciones han sido sugeridas para *C. ursinus* (Peterson, 1968) y más recientemente, para *A. tropicalis* (Roux & Jouventin, 1987).

Notoriamente, en *A. philippii*, cerca del 27% de las reuniones se realiza en un rango de distancia, menor a los tres metros. Mientras que sólo el 16% del total muestreado ocurre para distancias mayores a los 10 metros.

► Participación del olfato.

Varios autores concuerdan en que el sentido del olfato es uno de los componentes que participa en el sistema de reconocimiento individual de hembras y cachorros (Ross, 1972; Trillmich, 1984; Eibl-Eibesfeld, 1984; Insley, 1989; Riedman, 1990). Sin embargo, la necesidad de estudios cuantitativos en el área, se hace evidente para permitir comparaciones y conclusiones más amplias del fenómeno.

La alta frecuencia de aproximaciones corporales, en que participa la región nasal de los participantes, en *Arctocephalus philippii* (Fig. 22), permite proponer que el sentido del olfato participa de un modo importante en el proceso de reconocimiento y aceptación definitiva de la cría.

Lo anterior resulta evidente al comprobar que en todas las aproximaciones observadas, la región nasal de al menos uno de ellos se encuentra siempre involucrada. Aun más, en el 60% de los casos observados, tal acercamiento incluye la región nasal de ambos individuos.

► Participación de las vocalizaciones.

La participación del espacio vocal en el proceso de localización y reconocimiento materno-infantil, aparece como otro componente central que participa del sistema comunicativo en la relación madre-cría de esta especie.

Los fundamentos de esta afirmación se sustentan, primariamente, en las siguientes observaciones cuantitativas, obtenidas del seguimiento de los encuentros entre madres y cachorros, durante los dos primeros meses del cuidado materno:

i) *En el 87,4% de los eventos de reunión muestreados se observa participación de la llamada materna (PAC).*

ii) *En el 66,95% de tales eventos se observa participación de la llamada de la cría (PC).*

iii) *Del total de intentos de reunión registrados, en el 73,91% de los casos la hembra vocaliza inmediatamente después que llega desde el mar.*

iv) *El 96,75% de las reuniones exitosas, realizadas durante los dos primeros meses de vida, se realiza con la participación vocal de al menos uno de los integrantes.*

v) *El 87,01% de estas mismas reuniones contempla una participación vocal mutua.*

Se hace evidente que esta modalidad comunicativa juega un rol no despreciable en la contingencia de los encuentros materno-infantil de esta especie.

El análisis discriminante, implementado con el fin de indagar la especificidad vocal de los individuos, en las emisiones PAC y PC, reveló un alto grado de identidad vocal basado en la conjunción de los parámetros sonoros utilizados.

La Tabla XVIII permite comparar los porcentajes de identificación correcta obtenidos, utilizando los 10 parámetros vocales analizados para hembras y crías de *A. philippii*, con el mismo valor obtenido para hembras y crías de Northern Elephant Seal (*Mirounga angustirostris*) y Northern Fur Seal (*Callorhinus ursinus*), usando 15 variables acústicas de las vocalizaciones PAC y PC, de esas especies (Insley, 1989).

Tabla XVIII

Resumen de los porcentajes de individuos correctamente identificados usando el Análisis Discriminante. Comparación de *A. philippii*, *C. ursinus* y *M. angustirostris*.

	<i>A. philippii</i>		<i>C. ursinus</i>		<i>M. angustirostris</i>	
	Hembras	Crías	Hembras	Crías	Hembras	Crías
%	91,8	84,4	82,2	78,8	53,8	63,8

Tanto para hembras como para crías, los porcentajes de individuos correctamente identificados, son mayores para el caso de *Arctocephalus philippii* que para las otras dos especies, indicando que el sistema de reconocimiento para el lobo fino de Juan Fernández, basado en las vocalizaciones, es más específico que el de las dos especies citadas.

Aún considerando sólo los parámetros de frecuencias de alta energía (F1, F2 y F3), para hembras de *A. philippii*, el porcentaje de individuos identificados correctamente es alto (76,4%), situándose entre los valores de *C. ursinus* y *M. angustirostris*, los que consideran un total de 15 variables acústicas (Insley, 1989).

PARTE IV EFECTIVIDAD DEL RECONOCIMIENTO INDIVIDUAL

► Adopción y cuidado alomaternal.

A pesar que los sistemas de reconocimiento parecen estar bien desarrollados en pinnípedos, se observan diferencias notables al comparar las dos familias más distintivas del orden: Otariidae y Phocidae.

Mientras que los otáridos aparecen como un grupo de animales con sistemas de reconocimiento altamente específicos, cerca del 50% de las especies de la familia Phocidae reportan fenómenos de cuidado alomaternal o adopción. Tales conductas surgirían, en el contexto del reconocimiento individual, como errores en el mecanismo que da cuenta de tal identificación.

Formas de adopción han sido descritas, para Odobenidae, en *Odobenus rosmarus* (Fay, 1982) y para Phocidae, en *Monachus schauinslandi* (Johnson & Johnson, 1984; Boness, 1990), *Mirounga angustirostris* (Reiter et al., 1981; Riedman & Le Boeuf, 1982; Riedman, 1982), *Halichoerus grypus* (Fodgen, 1968, 1971; Bonner, 1975; Burton et al., 1975; Anderson, 1979) y *Leptonychotes weddelli* (Stirling, 1975).

Sólo en dos especies de otáridos se ha descrito conductas de adopción bien establecidas. Para *Neophoca cynerea*, (Marlow, 1972; Walker & Ling, 1981) y para Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella*, (McCann, 1987). Y como fenómeno poco común, para Northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, (Bartholomew, 1959), South African fur seal, *Arctocephalus pusillus pusillus*, (Rand, 1955), Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi*, (Riedman, datos no public.), California sea lion, *Zalophus californianus*, (Francis, 1987; Boness, datos no public.; Schusterman, datos no public.), Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*, (B. Gisiner, datos no public.) y Juan Fernández fur seal, *Arctocephalus philippii*, (Ochoa, com. pers.) en la lobería Los Harenes, en Isla Alejandro Selkirk, donde la concentración de animales y la perturbación humana es alta.

► Sistemas de reconocimiento.

Varios factores han sido propuestos con el fin de dar cuenta de la ineficiencia en el mecanismo de reconocimiento individual, estos tendrían que ver, principalmente, con la densidad de animales registrada para las distintas colonias, lo cual dificultaría el re-encuentro materno-infantil y favorecería las equivocaciones. El grado de perturbación provocado por la intensa actividad territorial de los machos adultos, obligaría a las hembras a cambiar continuamente de ubicación, disminuyendo así la probabilidad de re-localizar a la cría. Y la perturbación provocada por la presencia humana, provocaría sucesivos reordenamientos en la estructura espacial de la colonia de animales, lo cual dificultaría la reubicación de los individuos.

Sin embargo, ninguno de los factores antes mencionados, explica satisfactoriamente el alto grado de conductas de adopción (69%), observado en *Monachus schauinslandi* (Boness, 1990). Y, en *Arctocephalus philippii*, a pesar que la densidad de animales puede llegar hasta 2 hembras por metro cuadrado, en el periodo peak de la estación reproductiva, no se observa adopción ni cuidado alomaternal como un fenómeno regular.

Paralelamente, se ha encontrado que, asociado al alto porcentaje de conductas de adopción y cuidado alomaternal observado en *M. schauinslandi*, un precario sistema de reconocimiento no permite sustentar un mecanismo de identificación basado en las vocalizaciones de crías. Damon (1992) muestra que el análisis discriminante para las vocalizaciones de esta especie, arroja porcentajes de identificación errónea de un 86%, basado en la configuración de 12 parámetros vocales de las emisiones PC de las crías.

El trabajo de Insley (1989), que compara la efectividad del reconocimiento vocal para Northern elephant seal y Northern fur seal, encuentra que, a pesar que el reconocimiento individual es sustentable para un sistema que involucre la identificación basada en las vocalizaciones de ambas especies, *C. ursinus* muestra un mejor sistema de reconocimiento que el de *M. angustirostris*. Al mismo tiempo, esta última especie, presenta un 18% de adopción o cuidado alomaternal (Boness, 1991), mientras que en Northern fur seal, observaciones de esta índole, aparecen sólo esporádicamente (Riedman, 1990).

Desde una perspectiva que considere este tipo de fenómenos dentro de conductas altruistas (Hamilton, 1964; Wilson, 1975), no es nítido el costo reproductivo esperable para las hembras que realizan este tipo de actividad. En *M. schauinslandi*, donde el porcentaje de adopción es uno de los más altos para pinnípedos, se reporta la primera evidencia que indica que la conducta de adopción no incurre en un costo reproductivo para las hembras, ya que ninguno de los estimadores del éxito reproductivo medido (largo del periodo de amamantamiento individual, tamaño de la cría al momento del destete y sobrevivencia al primer año de vida) se correlacionaron negativamente con el grado de adopción (Boness, 1991).

Las diferencias entre fócidos y otáridos parecen estar más relacionadas con las divergentes estrategias de cuidado maternal que muestran estos dos grupos y se sugiere que la constante necesidad de localización de las crías a la que se ven sometidos los otáridos, dado que las hembras abandonan continuamente la colonia reproductiva, favorecería el desarrollo de un sistema de reconocimiento más específico que el de fócidos, donde la ausencia materna no es un fenómeno frecuente (Riedman, 1990).

Sin embargo, no es claro, aún, el modo como participan estas modalidades de cuidado maternal, en la estructuración y estabilización de los diversos sistemas de comunicación y reconocimiento individual observado en los pinnípedos .

PARTE V RECONOCIMIENTO DISCRIMINATIVO Y ENTRENAMIENTO

Con el fin de generar un contexto desde el cual sea posible explicar las diferencias que surgen al comparar fócidos y otáridos, a la luz de los resultados de este trabajo, en esta parte de la discusión quiero fundamentar algunas nociones referidas al proceso y a las modalidades del entrenamiento y aprendizaje en animales. Éstas, serán necesarias para la formulación de las conclusiones finales de este trabajo.

► Reconocimiento interindividual.

En pinnípedos, el reconocimiento materno-infantil, mutuo o individual, es un proceso que se modifica con la historia de los participantes. En otras palabras, los animales aprenden a reconocerse mutuamente en el transcurso de las interacciones que se establecen durante su ontogenia temprana. Un momento importante dentro de las primeras etapas de vida de los animales, lo constituyen aquellas interacciones que se dan inmediatamente después del nacimiento, proceso que se conoce más ampliamente como "imprinting" (Lorentz, 1935; Hess, 1973; Hess & Petrivich, 1977).

Tal reconocimiento, no sólo se establece entre individuos conespecíficos, sino que también se da entre animales y humanos. Una variedad de ejemplos interesantes son mencionados en los trabajos de Schusterman (1985), durante entrenamientos de *Zalophus californianus*. Estos animales aprenden a reconocer preferencialmente la voz de sus

cuidadores humanos, mostrando conductas de interacción preferencial, dirigidas hacia éstos, con mayor frecuencia que hacia sus congéneres. Al mismo tiempo, en estos mismos animales, en condiciones de cautiverio, se ha mostrado que el enlace establecido entre madres y cachorros puede durar varios años y posiblemente durante toda la vida (Hanggi & Schusterman, 1987).

En vida libre, se ha propuesto que el reconocimiento individual depende de una variedad de factores que afectan el grado de especificidad observado en los encuentros interindividuales. Sin embargo, poca atención se ha puesto en mirar las etapas tempranas de los encuentros interindividuales, como historias de entrenamiento y aprendizaje recíproco, establecidas entre los animales.

► Efectividad del reconocimiento y protocolo de entrenamiento.

Un protocolo de entrenamiento, en el que se le enseña a un animal a realizar cierta discriminación conductual, asociada a un estímulo, mide la efectividad de este reconocimiento en términos de la cantidad de respuestas correctas alcanzada por el individuo, en un número limitado de sesiones. Dicha medición temporal se denomina curva de rendimiento (o aprendizaje), que el animal muestra en la realización de la tarea discriminativa fijada.

Uno de los métodos más eficaces, para la obtención de altos rendimientos de aprendizaje en protocolos de entrenamiento, fue diseñado por Thorndike (1911), Pavlov (1927) y Skinner (1938), quienes introdujeron el término de refuerzo (positivo y

negativo), como un componente central en los procesos de entrenamiento. En la actualidad, se entiende por refuerzo positivo a aquel factor que presentado en conjunción con el estímulo, tiende a aumentar la probabilidad de una siguiente aparición de la conducta deseada (Pryor, 1985).

En protocolos de entrenamiento con animales, se obtienen mejores rendimientos comparativos, usando refuerzo positivo. El refuerzo, principalmente usado, es comida. (Pryor, 1985).

Una restricción del ámbito de conductas posibles del animal, dirigida a favorecer la relación interactiva estímulo-refuerzo, se traduce en el sometimiento previo de los individuos a una privación de alimento; lo cual aumenta, significativamente, el porcentaje de respuestas correctas obtenidas durante las sesiones de entrenamiento.

Tal privación, situa al animal en un contexto, desde el cual se observa, que cualquier estímulo presentado, en concordancia con el refuerzo alimento, es fuertemente asociado, de manera tal que, después de un número no muy prolongado de sesiones, es posible obtener rendimientos por sobre el 90% de efectividad, en ejercicios de prueba para el reconocimiento diferencial del estímulo.

En concordancia con lo anterior, los animales tienden a estabilizar, fuertemente, el patrón de conductas desplegado en la ejecución de la respuesta entrenada (Pryor, 1985).

PARTE VI MODOS DE VIDA, ESTRATEGIAS DE CUIDADO MATERNAL Y ENTRENAMIENTO

► Modos de vida.

La mayor parte del conocimiento que se tiene de los pinnípedos se basa en observaciones realizadas durante la época reproductiva, el resto del tiempo los animales van al mar y su seguimiento continuo se dificulta enormemente. A pesar de esto, el tiempo que pasan en tierra, particularmente en el caso de otáridos, es notablemente largo. Los machos territoriales ayunan, en promedio, 2,5 meses, mientras que en fócidos el periodo de ayuno varia desde 4 semanas (*Lobodon carcinophagus*, *Cystophora cristata* y *Halichoerus grypus*), a 2 o 3 meses (*Mirounga angustirostris* y *Mirounga leonina*). Todas las hembras de otáridos se alimentan durante la época reproductiva, aún cuando un periodo de ayuno de una semana, en promedio, se da entre el nacimiento de la cría y el primer viaje de forrajeo al mar. Las hembras de fócidos, por su parte, permanecen con sus cachorros hasta el destete, manteniendo un ayuno de entre 2 hasta 7 semanas (Riedman, 1990).

► Estrategias de cuidado maternal.

La Tabla XIX muestra los periodos de cuidado perinatal, largo promedio de los viajes de forrajeo y tiempo de atención de la cría, entre viajes de forrajeo, para algunas especies de otáridos.

TABLA XIX
Estrategias de cuidado maternal para Otáridos.

Los valores están expresados en días.

Especie	Perinatal	Forrajeo	Atención
<i>Zalophus californianus californianus</i>	6,5	3,0	2,1
<i>Eumetopias jubata</i>	6,7	2,5	1,0
<i>Zalophus californianus wolfebaeki</i>	6,8	1,0	0,6
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	7,0	1,5	2,3
<i>Callorhinus ursinus</i>	7,0	6,0	2,5
<i>Otaria byronia</i>	7,6	2,8	2,3
<i>Arctocephalus townsendi</i>	9,1	3,6	?
<i>Arctocephalus philippii</i>	10,7	10,1	4,3
Promedio (S.d.)	7,7 (1,47)	3,8 (2,95)	2,16 (1,2)

La Tabla XX muestra la duración del periodo perinatal para algunas especies de fócidos.

TABLA XX

Estrategia de Cuidado Maternal para Fócidos.

Los valores están expresados en días.

Especie*	Perinatal
<i>Cystophora cristata</i>	11,9
<i>Halichoerus grypus</i>	18,9
<i>Lobodon carcinophagus</i>	28,0
<i>Mirounga leonina</i>	28,0
<i>Mirounga angustirostris</i>	35,0
<i>Monachus schauinslandi</i>	42,0
<i>Leptonychotes weddellii</i>	45,5
Promedio (s.d.)	30,0 (12,02)

* En la mayoría de las especies de fócidos, las hembras no realizan viajes de forrajeo.

Las diferencias observadas en las estrategias de cuidado maternal para otáridos y fócidos, se traducen en dos estilos de vida divergentes, que difieren fundamentalmente en el modo como se establecen las historias de interacción entre madres y crías.

Mientras que las crías de fócidos pasan casi todo el tiempo del periodo perinatal con sus madres, siendo alimentadas varias veces al día, los cachorros de otáridos están expuestos a un curso de interacciones que fluctua entre breves periodos de atención materna y ausencias de cuidado maternal que van desde 1 a 11 días. Durante estos periodos, los cachorros mantienen un ayuno total, sin amamantar hasta la llegada de la madre. En otáridos las ocasiones de cuidado alomaternal y/o adopción son escasas y esporádicas y cuando una cría es sorprendida amamantando de una hembra que no es su madre, o se aproxima a una hembra que emite PAC, ésta, usualmente, lo muerde.

► Entrenamiento recíproco y reconocimiento individual.

La dinámica de relaciones que se establece, entonces, entre un cachorro de otárido y su madre, durante el periodo perinatal, es homóloga a la dinámica de interacciones establecida durante un protocolo de entrenamiento que contempla refuerzos positivos (la llegada materna y el amamantamiento) y refuerzos negativos (agresiones por parte de hembras extrañas). Conjuntamente a la realización de estos encuentros, siempre están presente las vocalizaciones PAC y PC de los individuos.

Para las crías, el estilo de los encuentros que se dan entre parejas madre-cachorro en otáridos, tiene la forma de un protocolo de entrenamiento, en el cual el estímulo presente es la emisión PAC de la hembra y el refuerzo, el alimento. Paralelamente, el cachorro ha permanecido durante un largo periodo en ausencia de la madre, lo cual se ha traducido en una privación total del alimento. Al mismo tiempo, dadas las condiciones de entrenamiento antes descritas, los animales tienden a estabilizar el patrón de conductas desplegadas durante el desarrollo de la respuesta (Pryor, 1985), de manera que la estereotipia de la vocalización PC, queda altamente favorecida.

Los sistemas de reconocimiento se sustentan en condiciones en que sea posible observar una alta variabilidad interindividual, o intrapoblacional, y una baja variabilidad intraindividual, es decir una alta estereotipia. La historia de interacciones que comparten la mayor parte de los cachorros de otáridos, favorece ampliamente una estereotipia de las vocalizaciones de atracción a la madre (PC), lo cual facilitaría el desarrollo de mecanismos de discriminación vocal, implementados desde las hembras.

►Imprinting.

El intenso intercambio de vocalizaciones, en asociación con el prolongado periodo de interacciones olfativas que se dan inmediatamente después de la parición, sugiere la presencia de un mecanismo de imprinting que favorecería la especificidad del sistema de reconocimiento. El enlace que se establece durante este periodo se mantiene por largo tiempo, aún después del destete, y en *Zalophus californianus*, en cautiverio, Schusterman (1985) ha mostrado que este proceso se da también entre animales y humanos, donde los primeros aprenden a interactuar preferentemente y a reconocer específicamente a sus cuidadores.

El mecanismo de imprinting ha sido descrito como un fenómeno que ocurre en etapas tempranas de la vida de los individuos (Lorenz, 1935), en otras palabras, es un proceso que le ocurre a los neonatos, en la interacción con la madre⁴, mientras que no ha sido puesta mucha atención a los cambios conductuales y fisiológicos que le ocurren a las hembras durante este mismo periodo.

Varios trabajos, realizando experimentos de "playback", comprueban la habilidad que muestran las hembras en reconocer las vocalizaciones de su propia cría (Trillmich, 1981; Roux & Jouventin, 1984; Renouf, 1985). Dado que la vocalización PC de los cachorros varía cada año, con cada nuevo individuo que la madre pare, es de suponer que las hembras de otáridos se vean sometidas, año tras año, a un proceso de aprendizaje que resulta en el reconocimiento discriminativo de su cachorro. Lo anterior abre, entonces, la

⁴ En este caso la palabra "madre" se usa en sentido genérico, es decir, no hace relación a la presencia estricta de una hembra en la relación con el cachorro.

pregunta por el proceso de entrenamiento por el cual pasan las hembras, el cual parece ser menos aparente que el de las crías.

Poco antes, durante y 1 o 2 días después el parto, las hembras de otáridos se muestran más agresivas en las interacciones con sus congéneres e inmediatamente después del parto, la atención se centra fundamentalmente en la cría. Los registros citados más abajo, corresponden a momentos de 2 muestreos *ad libitum* de pariciones de *A. philippii* observadas durante la temporada reproductiva '91-92.

Fecha: 17 de Noviembre

Lugar: Roquerío El Tongo

Hora: 10:01

- 1001 Parición en 24,20
- 1002 La hembra cambia a la cría de posición levantándola con los dientes.
- 1003 La hembra vocaliza.
- 1004 La hembra pone su cuerpo sobre el de la cría. Los movimientos de esta última son muy lentos, aún no vocaliza.
- 1006 Aleta anterior de la hembra en contacto con el cuerpo de la cría. PAC.
- 1007 PAC nuevamente, la cría no responde.
La hembra levanta a la cría, que no ha vocalizado desde la parición y la mueve 2 o 3 metros más lejos de la rompiente, hacia el fondo de la lobería (23,18).
- 1010 PAC y la hembra aproxima su cabeza hasta entrar en contacto con la cabeza de la cría, la hembra cambia de posición a la cría nuevamente (1 metro).
- 1012 Continúa emisión de PAC, la hembra muerde la cabeza de la cría. Ésta aún no responde.
- 1014 PAC y la hembra muerde nuevamente a la cría.
- 1016 Mordida y cambio de ubicación de la cría. PAC continuamente.
- 1019 Cuello de la hembra sobre el cuerpo de la cría.
- 1020 Los últimos 3 minutos sin vocalización materna.
- 1022 La cría sacude la cabeza. La hembra muerde a una cría cercana.
- 1023 Continúa agresión "open mouth threat" de la madre hacia hembras vecinas.
- 1028 La hembra está sentada erguida, la cría realiza lentos movimientos con el cuerpo y sacudidas de cabeza. Aún sin respuesta vocal PC.
- 1030 La hembra muerde el pabellón auditivo de la cría. PAC, no hay respuesta.
- 1034 La hembra en postura de amamantamiento. La cría no cambia de posición.
- 1035 La hembra muerde a la cría nuevamente y la cambia de posición, levantándola con los dientes.
- 1037 Chequeo olfativo con la nariz de la madre por el cuerpo de la cría.

☪☪☪

Fecha: 30 de Noviembre, 1991

Lugar: Roquerío El Tongo

Hora: 09:55

T₁: 22,2°C

T₂: 25,6°C

- 0955 Parición en 25,08. PAC y PC en el mismo minuto, la hembra vocaliza primero.
- 0959 Continúa aproximación y contacto nariz-nariz; continua el intercambio vocal.
- 1000 La hembra adopta la postura de amamantamiento y muerde a otra hembra que se encuentra muy cerca y que había desplegado "open mouth threat" hacia la cría recién parida.
- 1002 La hembra cambia de posición y adopta postura sentada erguida en frente de la cría.
- 1003 Continúa el intercambio vocal y el contacto nariz-nariz y nariz-posterior con la cría. "Open mouth threat" a una hembra vecina.

ᄀᄀᄀ

Es, particularmente, notable el despliegue de conductas que muestran la hembras durante todo el tiempo que rodea el evento de la parición. Hugo Ochoa, durante la temporada reproductiva '91-92 del lobo fino de Juan Fernández, en comunicación personal, relata el despliegue de conductas maternas, por parte de una hembra recién parida, en la lobería Los Harenes, dirigidas hacia un macho adulto que se encontraba muy cerca del sitio de parición. La cría nació sin vocalizar inmediatamente y quedó en una posición fuera de la visión de la hembra. Ésta emitió PAC, aproximaciones nariz-nariz y contacto corporal del cuello, hacia un macho territorial que se encontraba próximo a ella.

De tales observaciones, resulta obvio que los cambios conductuales por los que pasa una hembra durante la parición, son notoriamente drásticos y deben involucrar un cambio fisiológico también radical, asociado al espacio de conductas desplegadas. Simultáneamente el intercambio vocal entre hembra y cachorro es intenso durante este periodo. Todo lo anterior favorecería un "imprinting materno", de las vocalizaciones y de otras características como el olor de la cría, asociado a un momento crítico en la fisiología de la madre durante la parición; de un modo similar a como opera el mecanismo de imprinting clásico, durante el mismo periodo crítico, en el nacimiento de la cría.

El favorecimiento de la estereotipia vocal de las llamadas de los cachorros, como resultado de la historia de entrenamiento-aprendizaje por la que pasan estos animales, confluiría, junto con lo expresado en el párrafo anterior, a aumentar la eficiencia del sistema de discriminación y reconocimiento por parte de las hembras, mediante la disminución de la variabilidad intraindividual de las vocalizaciones PC de las crías.

Esto explicaría, desde un contexto que rescata la historia de interacciones interindividuales entre madres y cachorros, el alto grado de conductas alomaternales y fenómenos de adopción observados en fócidos, en contraposición con la alta especificidad encontrada en otáridos.

► Efectividad del reconocimiento. Fócidos y Otáridos.

Es interesante notar que los dos modos divergentes de cuidado maternal que presentan fócidos y otáridos se traducen en historias de interacción madre-cría que

especifican diferentes modalidades de entrenamiento en el reconocimiento recíproco. El largo periodo que pasan juntos, hembras y crías de fócidos, con casi nulos eventos de ausencia materna y donde la cría amamanta varias veces al día, constituye una modalidad de entrenamiento laxa, las crías no están restringidas a periodos de ayuno y los eventos de relocalización son escasos ya que las hembras se separan pocas veces y por poco tiempo, de sus cachorros. Al mismo tiempo, se ha mostrado que la especificidad del sistema de reconocimiento individual es baja. La alta frecuencia de cuidado alomaternal y adopción en fócidos es concordante con lo anterior y notablemente mayor que la observada en otáridos.

Los altos porcentajes de identificación errónea encontrados para Hawaiian monk seal (Damon, 1992) coinciden con la especie que posee el segundo periodo más largo de cuidado de la cría (Tabla XIX). La comparación de los sistemas de reconocimiento vocal de Northern fur seal y Northern elephant seal (Insley, 1989) muestran que el sistema de reconocimiento encontrado en *C. ursinus* es mucho más específico que el de *M. angustirostris*, (ver Tabla XVIII) especialmente en lo que se refiere a la estereotipia de las vocalizaciones.

Callorhinus ursinus es un otárido, con periodos de forrajeo de 6 días y 2,5 días de atención entre viajes. *Mirounga angustirostris* es un fócido con un largo del periodo perinatal de 35 días donde se observa un 18% de conductas de cuidado alomaternal y adopción (Boness, 1991).

Dentro de los otáridos también es posible observar diferencias en el grado de especificidad del sistema de reconocimiento basado en las vocalizaciones. Por ejemplo, *A.*

philippii muestra porcentajes de identificación errónea mas bajos que los de Northern fur seal (ver Tabla XVIII). En *Arctocephalus tropicalis*, Roux & Jouventin (1987), al configurar todas los posibles combinaciones en parejas, para 5 hembras y 5 crías, usando prueba *t* de Student con $\alpha = 0,01$, muestran que las diferencias significativas entre las parejas analizadas, considerando como parámetros vocales la duración, la primera y la segunda frecuencias de mayor energía, son positivas en un 66,6% de los casos, con igual valor encontrado para hembras y cachorros. Al considerar sólo la frecuencia fundamental como parámetro vocal, este es significativamente diferente para el 100% de la configuración de parejas de crías y para el 80% de las parejas de hembras.

Estas diferencias podrían abordarse, analizando con más detalle la particularidad de las modalidades del cuidado perinatal, dentro de la familia Otariidae.

Arctocephalus philippii, que aparece con el sistema de reconocimiento de más alta especificidad para el grupo, muestra, concordantemente, los viajes de forrajeo de las hembras más largos descritos.

En este contexto sería útil estudiar las diferencias y semejanzas observables en la duración del periodo perinatal (antes del primer viaje de forrajeo de las hembras), el tiempo de ayuno al que se encuentran sometidas las crías (largo de los viajes maternos) y el largo de la estadía materna entre viajes de forrajeo, asociado a la especificidad del sistema de reconocimiento observado.

PARTE VII CONCLUSIONES

Emlen & Oring (1977) proponen que los factores determinantes de los sistemas de apareamiento, se relacionan con la selección sexual y con restricciones ecológicas y filogenéticas. Un trabajo reciente (Boness, 1991) ubica en un sistema de interrelaciones, un conjunto de factores que participarían en la determinación de los sistemas de apareamiento en otáridos. Tales factores confluirían para dar cuenta del grado de poliginia observado en estos animales, en términos del un equilibrio establecido entre un potencial poliginico y una habilidad para capitalizar parte de dicho potencial.

El factor ecológico primario sería la separación espacial del recurso alimento y los sitios de parición en tierra. Factores secundarios serían el clima y la topografía de las playas donde se establecen los sitios reproductivos.

Factores sociales estarían asociados a diferentes grados de gregariedad que presentan las hembras, en un contexto de machos territoriales en continua interacción agresiva por el monopolio de éstas.

Los factores filogenéticos implican la terrestriedad ancestral, las modificaciones estructurales asociadas a la vida acuática, el estro seguido prontamente después del parto, la implantación retardada del embrión y la actividad de lactancia propia de los mamíferos.

Todos estos factores confluirlan en determinar el grado de monopolización de las hembras por parte de los machos y, finalmente, en la forma del sistema de apareamiento observado (Boness, 1991).

Simultáneamente con lo anterior las estrategias de cuidado maternal se han ido modulando en concordancia con tales restricciones, dando como resultado diferentes modalidades de relación madre-cría durante las etapas tempranas de la ontogenia de los individuos. Este trabajo muestra que, tales modalidades se revelan en distintas historias de entrenamiento recíproco en el reconocimiento individual, lo cual se traduce en el grado de especificidad del sistema de reconocimiento entre madres y cachorros. Todo esto permite el surgimiento de distintas conductas de encuentro social entre los animales, tales como el cuidado alomaternal y la adopción, v/s sistemas altamente estructurados con sistemas de reconocimiento más rígidos.

Los resultados encontrados al estudiar el sistema comunicativo establecido entre hembras y crías de *Arctocephalus philippii*, permiten realizar comparaciones más amplias que involucran los detalles del modo de vida de otras especies de pinnípedos. Permiten, además, proponer un mecanismo general, concomitante a la estructuración de los sistemas de apareamiento, que rescata el espacio de encuentro conductual temprano entre madres y cachorros.

Lo anterior permitiría dar cuenta de la estructuración y estabilización de distintos sistemas comunicativos y de reconocimiento interindividual, los que confluirlan en la estabilización de los distintos estilos particulares de vivir en sociedad de un grupo de animales.

Este mecanismo de entrenamiento recíproco, parece estar más extendido dentro del reino animal. En aves, por ejemplo, donde el cuidado parental perdura aún después que las aves han aprendido a volar, se ha mostrado que el sistema de reconocimiento comienza a desarrollarse en un periodo cercano al abandono del nido por parte de las crías. Antes de este evento, los padres son incapaces de distinguir individualmente a los polluelos (Falls, 1982; Jones et al., 1987).

Tales observaciones apoyarían la propuesta de esta tesis, sobre un mecanismo en el cual:

a) La historia de interacciones regulares y conservadas que se establece entre padres e infantes, durante la ontogenia temprana de las crías, configura modalidades de entrenamiento recíproco, que resultan en la estabilización de distintos sistemas comunicativos y de reconocimiento individual.

b) Estos sistemas varían en el grado de discriminación y especificidad interindividual, dependiendo de la rigidez o laxitud de dicha historia de interacciones, que tiene la forma de un protocolo de entrenamiento recíproco. Tal proceso se estabiliza en la conservación de una historia ontogénica y filogénica de relaciones paterno-infantiles.

c) La rigidez o laxitud de tales protocolos especifican los posibles espacios de variabilidad conductual, reflejados en el grado de cercanía (o attachment) de los encuentros interindividuales, configurando, de este modo, los diversos estilos particulares del vivir en sociedad.

REFERENCIAS

- Altmann, J. (1973) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267
- Anderson, S. S. (1979) Cave Breeding in another phocid seal, *Halichoerus grypus*. In *The Mediterranean monk seal*, ed. K. Ronald and R. Duguy, 151-155. Oxford: Pergamon.
- Barlow, G. W. (1977) Modal action patterns. In: *How Animals Communicate*, pp. 98-134, T. A. Sebeok (ed.), Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Bartholomew, G. A. (1959) Mother-young relations and the maturation of pup behavior in the Alaska fur seal. *Animal Behaviour* 7:163-171.
- Bartholomew, G. A. (1970) A model for the evolution of pinnipeds polygyny. *Evolution*, 24:546-559.
- Beecher, M. D. (1982) Signature systems and kin recognition. *American Zoologist*, 22:477-490.
- Beer, C. G. (1970) On the response of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to the calls of adults II. Age changes and response to different types of call. *Animal Behavior* 18:661-677.
- Boness, D. J. (1990) Fostering behaviour in the Hawaiian monk seal: Is there a reproductive cost? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:113-122.
- Boness, D. J. (1991) Determinants of mating system in the Otariidae (Pinnipedia). In *The behaviour of pinnipeds*. D. Renouf. Ed. Chapman and Hall, London.
- Bonner, W. N. (1975) Population increase of grey seal (*Halichoerus grypus*) on Sable Island, Nova Scotia. *J. Zool. (London)* 188:477-500.
- Brown, J. L. (1975) *The Evolution of Behavior*. Norton & Co., New York.

- Byers J. A. & M. Bekoff (1986) What does kin recognition means? *Ethology*, 72:342-345.
- Burton, R. W., S. Anderson & C. F. Summers. (1975) Perinatal activities in the grey seal, *Halichoerus grypus*. *J. Zool. Soc. Lond.* 177:197-201.
- Costa D. P. & R. L. Gentry (1986) Free-ranging energetics of northern fur seal. In: *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*, ed. R. L. Gentry & G. L. Kooyman, 79-101. Princeton, N. J.: Princeton Univ. Press.
- Croxall J. P. & R. L. Gentry (1987) Ed. *Status, biology and ecology of fur seals. Proceeding of an International Symposium and Workshop, Cambridge, England. April 23-27, 1984.* N.O.A.A. Technical Report NMFS No. 51.
- Damon, A. J. (1992) The role of Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi* Matschie, 1905) pup vocalizations in maternal recognition and foster care. Master thesis. University of Maryland.
- Ehret, G. (1980) Development of sound communication in mammals. *Advances in the study of behaviour*. 11:179-225.
- Eibl-Eibesfeld, I. (1984) The natural history of the Galápagos sea lion (*Zalophus californianus wolleaeki*, Sivertsen) In: *Key environments: Galápagos*. Perry. Ed. p. 207-214. Pergamon Press, Oxford.
- Emlen, S. T. & L. W. Oring (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Espmark, Y. (1971) Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship. Field observations and play-back experiments. *Behaviour* 40:295-301.
- Espmark, Y. (1975) Individual characteristics in the calves of reindeer calves. *Behaviour* 54:50-59.
- Falls, J. B. (1982) Individual recognition of sounds in birds. In: *Acoustic communication in birds. Volume 2: Song learning and its consequences.* Chapter 8. D. H. Kroodsma, E. H. Miller & H. Ouellet. Ed. Academic Press, New York.

- Fay, F. H. (1982) Ecology and biology of the Pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. North American Fauna No. 74. U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D. C.
- Fenton, M. B. (1985) Communication in the Chiroptera. Indiana University Press, Bloomington Indiana.
- Fodgen, S. C. (1968) Suckling behaviour in the grey seal (*Halichoerus grypus*) and the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). J. Zool. London 154:415-420.
- Fodgen, S. C. (1971) Mother-young behavior at grey seal breeding beaches. J. Zool. Soc. Lond. 164:61-92
- Francis, J. M. (1987) Inter-female aggression and spacing in the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) and California sea lion (*Zalophus californianus*). Ph. D. diss. University of California, Santa Cruz.
- Francis J. M. & D. J. Boness (1991) The effect of thermoregulatory behaviour on the mating system of the Juan Fernández fur seal, *Arctocephalus philippii*. Behaviour 119 (1/2) pp.104-126.
- Gentry, R. L. & G. L. Kooyman (1986) Fur seals: Maternal strategies on land and at sea. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 291p.
- Gould, E. (1983) Mechanisms of mammalian auditory communication. Special Publication of the American Society of Mammologists. 7:265-342.
- Green, S. & P. Marler (1979) The analysis of animal communication. In: Handbook of Behavioral Neurobiology. Vol. 3: Social Behavior and Communication, pp. 73-158, Marler & J. G. Vandenberg (eds.), Plenum, New York.
- Gubernik, D. J. (1981) Parental and infant attachment in mammals. In: Parental care in mammals, D. J. Gubernik & P. H. Klopfer. Ed. Plenum Press, New York.
- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. Journal of Theoretical Biology. 7:1-52.
- Hanggi E. B. & R. J. Schusterman (1987) Kin recognition in captive California sea lions (*Zalophus californianus*). J. Comp. Psychol. 104:368-372.

- Hess, E. H. (1973) *Imprinting: Early experience and the developmental psychology of attachment*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Hess E. H. & S. Petrovich (1977) Eds. *Imprinting*. Strudsburg, Pa.: Dowden, Huchttinson & Ross.
- Insley, S. J. (1989) *Vocal recognition between mothers and pups in the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) and northern fur seal (*Callorhinus ursinus*)*. Master's thesis, University of Victoria, British Columbia, Canada.
- Insley, S. J. (1992) *Mother-offspring separation and acoustic stereotypy: a comparison of call morphology in two species of pinnipeds*. *Behaviour* 120:102-122.
- Jenssen, T. A. (1978) *Display behavior of male Anolis opalinus (Sauria, Iguanidae): A case of weak display stereotypy*. *Animal Behavior* 27:173-184.
- Johnson, B. W. & P. A. Johnson (1984) *Observation of the Hawaiian monk seal on Laysan from 1977 through 1980*. U. S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. NOAA-TM-NMFS-SFWC-49. 65p.
- Jones, I. L., J. B. Falls & A. J. Gaston (1987) *Vocal recognition between parentes and young of ancient murrelets, *Sythliboramphus antiquus**. *Anim. Behav.* 35:1405-1415.
- Laws, R. M. (1956) *The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.), Part 3: The phisiology of reproduction*. Falkland Islands Dependence Survey, London. Science Report No. 15, 66p.
- Le Boeuf, B. L. & C. L. Ortiz (1977) *Composition of elephant seal milk*. *Journal of Mammalogy* 58:683-685.
- Lorentz, K. (1935) *Der Kumpan in der Umwelt des Vögels*. *J. Ornithol.* 83:213.
Traducido en K. Lorentz. 1970. *Studies in Animal and Human Behavior*, vol. 1. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- Marler, P. & L. Hobbett (1975) *Individuality in the log-range vocalization of wild chimpanzees*. *Z. Tierpsychol.* 38:97-109.
- Marlow, B. J. (1972) *Pup abduction in the Australian sea lion. *Neophoca cinerea**. *Mammalia* 36:161-165.

- Maturana, H. R. & F. Varela (1984) *El Árbol del Conocimiento*. Ed. Universitaria.
- McCann, T. S. (1987) Female fur seal attendance behavior. In: *Status, Biology and Ecology of Fur Seals*. J. Croxall & R. L. Gentry. Ed. p. 83-94. Proceeding of an International Symposium and Workshop, Cambridge, England. April 23-27, 1984. N.O.A.A. Technical Report NMFS-51.
- McNab A. G. & M. C. Crawley (1975) Mother and pup behavior in the New Zealand fur seal, *Arctocephalus fosteri*. *Mauri Ora* 3:77-88.
- Miller, E. H. (1991) Communication in pinnipeds, with special reference to non-acoustic signalling. In: *The behaviour of Pinnipeds*. Ed. D. Renouf. Chapman & Hall, London.
- Morton, E. S. (1982) Grading, Discreteness, Redundancy and Motivation-Structural rules. In *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 1. pp.183-212. Academic Press. Inc.
- Pavlov, I. (1927) *Conditioned reflexes*. London: Oxford University Press.
- Peterson, R. S. (1968) Social behavior in pinnipeds. In: *The behavior and physiology of Pinnipeds*. R. J. Harrison, R. C. Hubbard, R. S. Peterson, C. E. Rice & R. J. Schusterman, Ed. Appleton-Centry-Crofts, New York.
- Peterson R. S. & G. A. Bartholomew (1967) *The natural history and behaviour of the california sea lion*. Am. Soc. Mammal., Spec. Publ. No 1, Allen Press, Lawrence, Kansas.
- Petrinovich, L. (1974) Individual recognition of pup vocalization by northern elephant seal mothers. *Z. Tierpsychol.* 34:308-312.
- Pryor, K. (1985) *Don't shoot the dog! The new art of training and teaching*. Bantam Books. New York.
- Rand, R. W. (1955) Reproduction of the Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus*. *Proc. Zool. Soc. London* 124:717-740.
- Rand, R. W. (1967) *The Cape fur seal (Arctocephalus pusillus)*, 3. General behavior on land and at sea. Department of Commerce and Industries, South Africa. Div. Fish. Invest. Rep. No. 60.
- Reiter, J., K. Panken & B. J. Le Boeuf (1981) Female competition and reproductive success in Northern elephant seals. *Anim. Behav.* 29:670-687.

- Renouf, D. (1985) A demonstration of the ability of the Harbour seal (*Phoca vitulina*) to discriminate among pups vocalizations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 87:41-46.
- Renouf, D., J. Lawson & L. Garborko (1983) Attachment between harbor seal (*Phoca vitulina*) mothers and pups. *J. Zool. Soc. Lond.* 199:179-187.
- Riedman, M. L. (1982) The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Quarterly Review of Biology* 57:405-435.
- Riedman, M. L. (1990) *The Pinnipeds. Seals, sea lions and Walruses.* University of California Press. Berkeley/Los Angeles. Oxford.
- Riedman M. L. & C. L. Ortiz (1979) Changes in milk composition during lactation in the northern elephant seal. *Physiological Zoology* 52:240-249.
- Riedman, M. L. & B. J. Le Boeuf (1982) Mother-pup separation and adoption in northern elephant seal. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:203-215.
- Ross, G. J. (1972) Nuzzling behavior in captive Cape fur seals. *Internat. Zoo Yearbook* 12:183-184.
- Rosenblat, J. S. & H. I. Siegal (1981) Factors governing the onset and maintenance of aternal behavior among nonhuman primates. The role of hormonal and nonhormonal factors. In: *Parental Care in Mammals.* D. J. Gubernick & P. H. Klopfer, Ed. Plenum Press, New York.
- Roux J. P. & P. Jourventin (1987) Behavioral cues to individual recognition in fur seal, *Arctocephalus Tropicalis*. In: *The status, biology and ecology of fur seals.* J. P. Croxall & R. L. Gentry, Ed. N.O.A.A.
- Schleidt, W. M. (1976) On individuality: the constitutens of distinctiveness. In: *Perspectives in Ethology.* Volume 2, pp. 299-310, P. Bateson & P. Klopfer (eds.), Plenum Press, New York.
- Shirpley, C., M. Hines & J. S. Buchwald (1981) Individual differences in threath calls of northern elephant seals bulls. *Animal Behavior*, 29:12-19.
- Schusterman, R. J. (1985) Imprinting in California sea lions. In: *Proceedings of the sixth biennial conference on the biology of marine mammals*, Nov. 22-26 Vancouver, British Columbia.

- Skinner, B. F. (1938) *The Behaviour of Organisms*. New York & London: Appleton Century.
- Snowdon, C. T. & J. Cleveland (1980) Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. *Animal Behavior*, 28:717-727.
- Steward R. E. & D. M. Lavinge (1980) Neonatal growth of northwest Atlantic harp seals, *Pagophilus groenlandicus*. *Journal of Mammalogy* 61:670-680.
- Stirling, I. (1975a) Factors affecting the evolution and social behaviour in the pinnipeds. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 169:205-212.
- Stirling, I. (1975b) Adoptive suckling in pinnipeds. *Journal of the Australian Mammal Society* 1:386-391.
- Thorndike, E. L. (1911) *Animal Intelligence*. New York & London: Academic Press.
- Trillmich, F. (1981) Mutual mother-pup recognition in Galápagos fur seals and sea lions: cues used and functional significance. *Behaviour* 78:21-42.
- Trillmich, F. (1984) The natural history of the Galápagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis* Heller. In: *Key Environments: Galápagos*. R. Perry, Ed. p. 215-223. Pergamon Press, Oxford.
- Walker G. E. & J. K. Ling (1981) Australian sea lion -*Neophoca cinerea*. In: *Handbook of marine mammals*. Vol 1, The walrus, sea lions, fur seals and sea otters, ed. S. H. Ridgway & R. J. Harrison, 99-118. London: Academic Press.
- Waser, P. M. (1977) Individual recognition, intragroup cohesion and intergroup spacing: evidence from sound playback to forest monkeys. *Behaviour* 60:28-74.
- Wiley, R. H. & D. G. Richards (1977) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3:69-94.
- Wilson, E. O. (1975) *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.