

**Centro de Investigación Científica y de  
Educación Superior de Ensenada**



**SECUENCIAS DE COMPORTAMIENTO EN FOCA  
ELEFANTE DEL SUR (*MIRONOTA LEONINA*): ESTRUCTURA Y FUNCIÓN**

**TESIS**

**MAESTRIA EN CIENCIAS**

**THALÍA ERIKA MARTINEZ SIERRA-PENICHE**

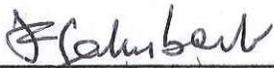
**Ensenada, Baja California, México, Diciembre de 2005**

TESIS DEFENDIDA POR  
**Thalía Erika Martínez Sierra-Peniche**  
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



---

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski  
*Director del Comité*



---

Dr. Filippo Galimberti  
*Miembro del Comité*



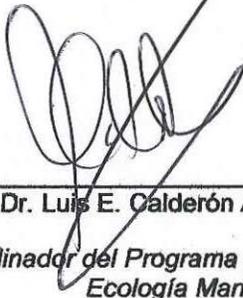
---

Dra. Elena Soñana Arellano  
*Miembro del Comité*



---

Dr. Vitaly Kober  
*Miembro del Comité*



---

Dr. Luis E. Calderón Aguilera  
*Coordinador del Programa de Posgrado en Ecología Marina*



---

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales  
*Director de Estudios de Posgrado*

1 de diciembre de 2008

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
DE ENSENADA**



---

**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS  
EN ECOLOGÍA MARINA**

---

**SECUENCIAS DE COMPORTAMIENTO EN FOCA  
ELEFANTE DEL SUR (*MIROUNGA LEONINA*): ESTRUCTURA Y FUNCIÓN**

**TESIS**

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

Presenta:

**THALÍA ERIKA MARTINEZ SIERRA-PENICHE**

Ensenada, Baja California, México, Diciembre de 2008.

**RESUMEN** de la tesis de **Thalia Erika Martínez Sierra-Peniche**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Diciembre 2008.

Resumen aprobado por:




---

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski  
Directora de Tesis

La capacidad de comunicación entre individuos ha surgido como línea de estudio importante en la ecología del comportamiento. Durante una confrontación (comportamiento agonístico) se desarrolla una batalla de poder para convencer al oponente por medio del intercambio de señales. En este trabajo se considera que el sistema de comunicación se basa en la estructura del etograma y secuencias de pautas de acción modular (PAM-elemento semifijo del etograma a nivel poblacional, variable a nivel individual) de las confrontaciones entre machos de foca elefante del sur (*Mirounga leonina*). La hipótesis indica que dicho etograma y las secuencias se ven influenciados por el contexto y los rasgos fenotípicos de los individuos. Los objetivos fueron, describir y evaluar la complejidad del etograma y las secuencias agonísticas, así como relacionarlas con algunos aspectos del fenotipo de los individuos y el contexto en que ocurren. Se analizaron 10855 secuencias de comportamiento extraídas de observaciones etológicas de cuatro temporadas reproductivas (1993-1996) en dos poblaciones de foca elefante del sur, Punta Delgada (DEL-Argentina) e Isla Sea Lion (SLI-Islas Falkland o Malvinas). Se consideraron como factores de influencia dos variables extrínsecas (población y fase reproductiva) y tres rasgos fenotípicos (tipo de interactivo, categoría de edad y estado reproductivo). Se evaluó la estructuración de las secuencias y la capacidad de comunicación del sistema a través de un análisis basado en ciertos aspectos elementales de la teoría de la información. Los resultados indicaron que el etograma agonístico es sencillo (15 SPAMs, que son PAM simplificadas), los elementos vocales y de exhibición prevalecen sobre pautas de agresión directa y lucha. Hay diferencias entre las poblaciones, en SLI las interacciones son más complejas y la capacidad de comunicación es más baja con respecto a DEL. La estructura de las secuencias se estabiliza conforme avanza la temporada reproductiva. Los rasgos fenotípicos diferentes entre contrincantes afectan el comportamiento; los machos similares interactúan más complejamente que los machos disímiles, la comunicación se hace más difícil. Además, machos actores son agresivos por medio de alertas vocales, mientras que los machos reactivos son defensivos con alejamientos. Hay una evolución hacia una simplificación del etograma y mayor efectividad en la comunicación con la categoría de edad, pues hay mayor presencia de elementos vocales y menos contacto en machos adultos que en machos subadultos. Los machos con más asociación a un harén presentan una estructuración más simple y por lo tanto una mayor capacidad comunicativa. Hasta ahora, no existía información sobre la estructuración del etograma agonístico de machos de FEN, este trabajo aporta nueva evidencia sobre ciertos aspectos del mismo: la estructura secuencial es simple y el sistema de comunicación es moldeable con el fin de evolucionar y cumplir con la función de transmitir de forma efectiva información. Un análisis de este tipo, a mayor profundidad, podría tener aplicaciones en la teoría y práctica en biología de la conservación.

**Palabras Clave:** foca elefante del sur, *Mirounga leonina*, Península de Valdés, Islas Falkland (Malvinas), comportamiento agonístico entre machos, secuencias de comportamiento, teoría de la información

**ABSTRACT** of the thesis presented by Thalía Erika Martínez Sierra-Peniche as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México December, 2008.

The communication capacity between individuals has become a core feature in studies regarding behavioral ecology. During a confrontation (agonistic behavior) occurs an arm race of persuasion between interactors by the exchange of signals. In this work, we considered that the communication system of the confrontations between male southern elephant seals (*Mirounga leonina*- FES), is based on the structure of the agonistic ethogram and sequences of its modal action patterns (PAM: semi-flexible element of the ethogram at population level but variable at individual level). The hypothesis was that both the ethogram and sequences are influenced by the context and the phenotype of the individuals. The objectives were to describe and evaluate the complexity of ethogram and sequences; and to link them to some aspects of the individuals' phenotype and the context in which they occur. We analyzed 10855 behavior sequences extracted from ethological observations during four reproductive seasons (1993-1996) in two populations of FES, Punta Delgada (DEL-Argentina) and Sea Lion Island (SLI- Falkland Islands). Two extrinsic variables (population and reproductive phase) and three phenotypic features (type of interactor, age category and reproductive state) were considered as influential factors. Furthermore, we examined the structure of the sequences and the communication capacity of the system by means of elementary aspects of Information Theory. Results indicated that the agonistic ethogram is simple (15 SPAM- simplified PAM); vocal and exhibition elements prevail over direct aggression and fight. There are differences between the two populations, SLI has more complex interactions and the communication capacity is lower than at DEL. Sequences' structure stabilizes as the reproductive season progresses. Difference in phenotypic traits between opponents affects their behavior: similar males interact in a more complex way than asymmetrical males, and communication becomes more difficult. Furthermore; actors are aggressive mostly employing vocalizations, while reactors are defensive and move away. There is an evolution towards a simplification of the ethogram and a more effective communication with the age category, since there is a higher frequency of vocal elements and less contact in adult than in sub adult males. Males with more association to a harem display a more simple structure and a greater communication capacity. Until now, no information existed regarding the structure of the agonistic ethogram of FEN males, this work contributes with new evidence on certain aspects of it: structure and communication system are not only simple, but also are altered by phenotypic and context differentiation, furthermore it probably evolves to a more effective information diffusion. This kind of analysis, in a deeper involvement, could have applications in the theory and practice of conservation biology

## **DEDICATORIAS**

**A l'océan et qui hante mes rêves et permet me submerger dans ses immensités et explorer ses merveilles**

**Au silence qui ne vit plus en moi. Je t'ai nommé et tu as disparu !**

**A tous ceux qui ne sont plus avec moi, mais qui demeureront dans mon cœur et mémoire éternellement.**

**A ma famille et amis qui m'aiment et m'accompagnent dans cette expédition.**

## AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) por haberme brindado la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de posgrado y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me proporcionaron para llevar a cabo mis estudios.

A la Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski, investigadora del Departamento de Biología de la Conservación (CICESE) por aceptarme como su estudiante de maestría, el constante apoyo y paciencia, además de las invaluable aportaciones a esta tesis.

Al Dr. Filippo Galimberti y la Dra. Simona Sanvito del Elephant Seal Research Group (ESRG-Italia e Islas Falkland) por haber proporcionado los datos y asesoría a este proyecto de investigación, por la confianza, guía y comentarios a lo largo del desarrollo de esta tesis. A incontables personas que estuvieron involucradas en la recolección de datos de campo y su procesamiento, en especial la dedicación de la Dra. Anna Fabiani por la captura, revisión y procesamiento de datos de campo, base de este trabajo.

A la Dra. Elena Solana Arellano, investigadora del Departamento de Ecología y al Dr. Vitaly Kober, investigador del Departamento de Ciencias de la Computación (CICESE), por aceptar ser miembros de mi comité de tesis y sus valiosas observaciones al documento presente.

Al Dr. Luis E. Calderón Aguilera (Coordinador del Posgrado en Ecología Marina) por su interés, disposición, ayuda y continuo entusiasmo.

A toda la planta académica del Posgrado de Ecología Marina por sus invaluable enseñanzas a lo largo de mi estancia en este centro.

A la planta de la Dirección de Estudios de Posgrado por su disposición y ayuda en trámites administrativos, que en caso contrario provocarían caos.

A todos aquellos que facilitaron la transición a tierras ensenadenses, en especial a Maru, Erica y Gemma por abrir su casa a esta humilde forastera.

A las “Malashierbas” Betty, Lupita, y en especial a Mariana (la Sonchain de todos los días) por la confianza, las risas, las piñas, el albur, los buenos ( y malos) momentos en los que estuvieron junto a mí. Gracias por los bellos recuerdos y amistad que se eternizarán sin importar la distancia.

Por último pero más importante, mil y un gracias a mi familia (Ruquis, Eskuincool y Ajos) por siempre estar a mi lado y ayudarme a nadar en este océano llamado vida.

## CONTENIDO

	<b>Página</b>
<b>RESUMEN</b> .....	i
<b>ABSTRACT</b> .....	ii
<b>DEDICATORIAS</b> .....	iii
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	iv
<b>CONTENIDO</b> .....	vi
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	ix
<b>LISTA DE TABLAS</b> .....	xii
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
I.1. Evolución del comportamiento agonístico .....	1
I.2. Secuencias de comportamiento .....	3
I.3. La foca elefante .....	7
I.4. Hipótesis .....	10
I.5. Objetivos.....	10
<b>II. MÉTODOS</b> .....	11
II.1. Área de estudio.....	11
II.2. Trabajo de campo.....	15
II.3. Análisis de datos .....	16
II.3.2. Variables de influencia en el etograma consideradas en los análisis .....	21
II.3.2.1. Variables extrínsecas.....	22
II.3.2.2 Variables intrínsecas (rasgos fenotípicos).....	22

## CONTENIDO(continuación)

	<b>Página</b>
<b>III. RESULTADOS.....</b>	<b>25</b>
III.1. Descripción del Etograma.....	25
III.2. Influencia de variables extrínsecas sobre las SPAMs.....	34
III.2.1. Población .....	34
III.2.2. Fase Reproductiva.....	36
III.3. Influencia de rasgos fenotípicos sobre el etograma .....	40
III.3.1. Tipo de interactor.....	40
III.3.2. Categoría de edad.....	41
III.3.3. Estado reproductivo instantáneo .....	49
III.4. Complejidad del etograma y las secuencias considerando ciertos factores.....	57
III.4.1 Etograma .....	57
III.4.2. Población .....	59
III.4.3 Categoría de edad.....	60
III.4.4. Estado reproductivo instantáneo .....	64
<b>IV.DISCUSIÓN.....</b>	<b>68</b>
IV.1. Etograma agonístico .....	68
IV.2. Efecto del contexto: fases y población .....	70
IV.3. Efecto del fenotipo de los individuos .....	71
IV.4. Estructura y comunicación, .....	75
IV.5. Limitaciones y Perspectivas .....	78

**CONTENIDO (continuación)**

<b>V. CONCLUSIONES.....</b>	<b>80</b>
<b>VI. REFERENCIAS.....</b>	<b>82</b>
<b>VII. ANEXOS .....</b>	<b>89</b>

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1: Península de Valdés y Punta Delgada, Argentina, área de estudio en las temporadas reproductivas de 1993 y 1994. © ESRG .....	12
Figura 2: Islas Falkland (Malvinas), donde Isla Sea Lion, la más sureña, fue el área de estudio en las temporadas reproductivas de 1995 y 1996. © ESRG .....	13
Figura 3: Isla Sea Lion. Las flechas indican el inicio y final del área de estudio, que comprende la sección este de la isla. © ESRG.....	13
Figura 4: Vocalización orientada (VO) entre machos. Macho a la derecha (VOA/F), macho a la izquierda (VOA/S) © ESRG.....	26
Figura 5: Exhibición frontal (EF).Macho a la derecha en EFP y macho a la izquierda en EFF. © ESRG.....	27
Figura 6: Mordedura en cuello (MC) © ESRG .....	28
Figura 7: Empuje (PUSH) © ESRG. ....	29
Figura 8: Sumisión (SO con retracción de probóscide) del macho a la derecha frente a una vocalización (VO con la probóscide alargada) y exhibición del macho a la izquierda. La © ESRG .....	30
Figura 9: Distribución de frecuencias porcentuales de N° PAM y N° trans del total de las secuencias .....	33
Figura 10: Distribución del N° Trans por población. Nótese que el eje Y presenta una interrupción entre 40 y 110 .....	35
Figura 11: Distribución del N° PAMs distintas por población. ....	36
Figura 12: Distribución del N° Trans. de las cuatro fases reproductivas. Nótese que el eje Y presenta dos interrupciones entre 40 y 65, y 80 y 115.....	37
Figura 13: Distribución del N° PAM de las fases reproductivas. ....	39
Figura 14: Porcentajes de ocurrencia de las SPAMs por tipo de interactor. M1= macho actor, M2=macho reactor .....	41

## LISTA DE FIGURAS (continuación)

	Página
<p>Figura 15. Ejemplos de tendencias observadas en las SPAMs con respecto a la categoría de edad para machos actores. (a) vocalización: tendencia semi monotónica positiva, (b) sumisión: tendencia semi monotónica negativa con punto de cambio en SAM3, (c): empuje: tendencia negativa general, pero no bien definida, (d) alejamiento: dos tendencias, positiva en una primera parte y negativa entre SAM3 y AD, punto de cambio en SAM3. ....</p>	43
<p>Figura 16. Ejemplos de tendencias observadas en las SPAMs con respecto a la categoría de edad para machos reactivos. (a) alejamiento: doble tendencia, positiva de SAM2 a SAM4 (punto de cambio) y negativa hasta AD, (b) vocalización: doble tendencia, negativa de SAM2 a SAM3 (punto de cambio) y positiva hasta AD, (c) alerta orientada: tendencia no definida a lo largo de las 4 categorías, (d) mordedura: tendencia positiva con punto de cambio en SAM4.....</p>	45
<p>Figura 17: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes para diadas de machos de categorías de edad iguales. Los valores numéricos indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección, y las flechas curvas indican una repetición de la pauta.....</p>	47
<p>Figura 18: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes de diadas de machos de categorías de edad iguales. Los valores numéricos indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección, en donde las flechas curvas indican un repetición de la pauta .....</p>	49
<p>Figura 19: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes para diadas de machos de estados reproductivos instantáneos iguales. Los valores indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección, en donde de las flechas curvas indican una repetición de la pauta. ....</p>	55
<p>Figura 20: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes de diadas de machos de estados reproductivos instantáneos distintos. Los valores numéricos indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección. ....</p>	57
<p>Figura 21: Pendiente de Shannon para el total de las secuencias. ....</p>	59
<p>Figura 22: Pendiente de Shannon de las poblaciones. DEL y SLI. ....</p>	60
<p>Figura 23: Pendientes de Shannon de los machos actores por categoría de edad. ....</p>	61

**LISTA DE FIGURAS (continuación)**

	Página
Figura 24 Pendientes de Shannon de los machos reactivos por categoría de edad .....	62
Figura 25; Pendiente de Shannon de los tipos de diada por categoría de edad diferentes (E dif) e iguales (E igu.).....	63
Figura 26: Pendientes de Shannon de los machos actores por tipo de asociación al harén.....	65
Figura 27: Pendientes de Shannon de los machos reactivos por tipo de asociación al harén.....	66
Figura 28: Pendiente de Shannon de los tipos de diada por estado distinto (S dif) y estados iguales (S.igu).....	67

## LISTA DE TABLAS

Página

Tabla I. Datos poblacionales de DEL (Galimberti <i>et al.</i> , 2000b) y SLI (Galimberti y Boitani, 1999). Las proporciones de sexos se leen hembra: macho. ....	14
Tabla II: Frecuencias de las SPAMs. Se muestra el porcentaje de cada SPAM (% SPAM) con respecto al valor total de ocurrencias, al igual que el porcentaje de secuencias en las que la pauta ocurre por lo menos una vez (% SEC). $N_{SPAM} = 41847$ , $N_{SEC} = 10855$ . ....	32
Tabla III. Porcentaje de ocurrencia por SPAM precedente (% Prec.) y sucesiva (% Suc.). ....	34
Tabla IV: Resumen estadístico descriptivo de la distribución de N° Trans. por fase.....	37
Tabla V: Valores de pruebas de Mann-Whitney $_{Std}$ (Z) aplicadas al N° Trans. por pares de fases .....	38
Tabla VI: Resumen estadístico descriptivo de la distribución del N° PAM por fase .....	38
Tabla VII: Valores de pruebas de Mann-Whitney $_{Std}$ (Z) aplicadas al N° PAM por pares de fases .....	39
Tabla VIII: Diferencias en las frecuencias de SPAMs entre pares de fases reproductivas.....	40
Tabla IX: Valores de correlación ( $r_s$ ) entre las fases. (estimación paramétrica de $p$ con corrección de Bonferroni) .....	40
Tabla X: Prueba de tendencia de Cochran-Armitage (C-A) en las categorías de edad para el macho actor. Z: valor estandarizado de C-A, $p$ : significación. La última columna indica el sentido de la tendencia (+ = positiva; - = negativa).....	42
Tabla XI: Prueba de tendencia de Cochran-Armitage (C-A) en las categorías de edad para el macho reactor. Z: valor estandarizado de C-A, $p$ : significancia, la última columna indica el sentido de la tendencia (+: positiva).....	44
Tabla XII: Digramas más frecuentes de diadas de machos de categorías de edad iguales. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y el porcentaje acumulado (% Acum.).....	46

## LISTA DE TABLAS (continuación)

	Página
Tabla XIII: Digramas más frecuentes de las diadas de machos de categorías de edad distintas. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y porcentaje acumulado (% Acum.).....	48
Tabla XIV: Valores de las pruebas G aplicadas a pares de diadas por estado reproductivo instantáneo (p corregidas con Bonferroni). ....	50
Tabla XV: Porcentajes de ocurrencias por pauta entre los diferentes estados reproductivos instantáneos, para macho actor. ....	51
Tabla XVI: Valores de correlación ( $r_s$ ) entre los estados reproductivos instantáneos para macho actor (estimación paramétrica de p con corrección de Bonferroni).....	51
Tabla XVII: Porcentajes de ocurrencias por pauta entre los diferentes estados reproductivos instantáneos para macho reactor. ....	52
Tabla XVIII: Valores de correlación ( $r_s$ ) entre estados instantáneos para macho reactor (estimación paramétrica de p con corrección de Bonferroni).....	52
Tabla XIX: Digramas más frecuentes de SPAMs cuando las diadas presentan machos de estados reproductivos instantáneos iguales. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y el porcentaje acumulado (% Acum.).....	54
Tabla XX: Digramas más frecuentes de las diadas de machos de estados reproductivos instantáneos distintos. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y acumulado (% Acum.).....	56
Tabla XXI: Entropías individuales de las SPAMs. $H_{0i}$ =entropía de orden cero individual; $H_{1i}$ =entropía de primer orden individual. ....	58
Tabla XXII: Valores entrópicos y pendiente de Shannon de los machos actores por categoría de edad. ....	61
Tabla XXIII: Valores entrópicos y pendientes de Shannon de los machos reactores por categoría de edad.....	62
Tabla XXIV: Entropías y pendiente de Shannon para diadas de categorías de edad iguales ( $E=$ ) y distintas ( $E\neq$ ). ....	63

**LISTA DE TABLAS (continuación)**

	Página
Tabla XXV: Valores entrópicos y pendiente de Shannon de los machos actores por tipo de asociación al harén.....	64
Tabla XXVI: Valores entrópicos y pendientes de Shannon de los machos reactivos por tipo de asociación al harén.....	65
Tabla XXVII: Entropías y pendiente de Shannon para diadas de estados iguales (S=) y estados distintos (S≠).....	67

---

## I. INTRODUCCIÓN

---

### I.1. Evolución del comportamiento agonístico

La habilidad de reconocerse entre individuos es de gran importancia, tanto en especies de individuos solitarios como especies sociales, pues en ambos casos siempre hay lugar a que ocurra una interacción, lo que da pie a que exista algún tipo de comunicación. El término comunicación, se ha definido como el intercambio de información entre individuos, una emisión y recepción de señales que afecta el comportamiento de los individuos que interactúan (Krebs *et al.*, 1993). Este proceso, en principio no azaroso, ya sea por sustitución o repetición de señales se conoce como ritualización (Tinbergen *et al.*, 1991; Houser, 1997; Krebs y Davies, 1997). Dichas señales pueden ser de dos tipos: referencial o aferente. La señal de tipo referencial aporta información sobre el entorno (ej.: ubicación de alimento, presencia de depredadores), en este caso se habla de cooperación; y la transmisión de información es benéfica para todos los involucrados. La señal de tipo aferente contiene información sobre el individuo, como identidad, rasgos o aptitud, y/o intenciones del individuo emisor, conocidas como señales valorativas (Maynard-Smith, 1974; Parker, 1974). Aquí, generalmente el beneficio es para el emisor, aunque se argumenta que también se ve beneficiado el receptor (Bradbury y Vehrencamp, 1998).

Durante una confrontación, existe un conflicto de intereses entre los participantes, por lo que se desarrolla una batalla de poder de convencimiento por el intercambio de señales (agresivas o defensivas que constituyen el etograma agonístico de una especie) y la información que éstas contienen. En esta confrontación, se lleva a cabo una continua evaluación de la capacidad y habilidad de lucha entre involucrados, el uso de señales será reflejo de ello, la evaluación se basa principalmente en los riesgos y beneficios que se ven implicados, y se procura reducir los primeros y optimizar los segundos. Un elemento importante es la redundancia pues por un lado corrigen posibles errores de detección e identificación de señal y por otro lado proveen de más información pues cada repetición puede cumplir un papel funcional distinto, lo que puede ser beneficioso al momento de una

interacción. En el caso de los costos, existen varios orígenes. Uno de ellos va implícito en el desarrollo y manutención de rasgos fenotípicos, como el tamaño y caracteres sexuales secundarios que afectan el desenlace de una confrontación; otro origen es aquel que depende de la energía y tiempo implicado en la emisión de la señal, lo que a su vez depende de la tenacidad y motivación. También hay costos interespecíficos, relacionados como la ocurrencia de heridas, costos fisiológicos y pérdida de recurso, además de costo interespecífico implicado en el riesgo de depredación, la atracción de depredadores, pues los individuos hacen abierta su presencia (Bradbury y Vehrencamp, 1998). La evaluación de riesgos y beneficios se explica por la teoría de juego evolutiva (derivación de la teoría de juego en economía), que indica que cuando dos individuos interactúan, el comportamiento óptimo dependerá del contexto y del comportamiento de ambos participantes; aquel individuo que proporcione la mejor estrategia será quién gane. En este caso, los individuos tienen un comportamiento plástico, relacionado con la toma de decisiones tácticas a corto plazo y a decisiones estratégicas a largo plazo, es decir que no hay un control sobre la estrategia, sino que ésta se rige por selección natural, en donde los beneficios se traducen en aptitud, por lo que a largo plazo puede verse reflejada en la población y convertirse en estrategia estable evolutiva (ESS) (Maynard-Smith, 1974).

Se ha establecido que la comunicación pudiese estar basada en intercambio de información honesta (o señales de valoración) que aportan información fidedigna sobre el potencial de retención de recursos (RHP), o deshonestas (indica falsedad, ej. Mimetismo batesiano) para manipular individuos (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Por lo que las estrategias mencionadas tienen como origen una coevolución de dos presiones selectivas, la primera es sobre la perspectiva del emisor, quien elegiría entre transmitir señales honestas, o deshonestas para manipular al contrincante; y la segunda es sobre la perspectiva del receptor quien deberá interpretar las señales e intuir si hay o no manipulación. Este último tendrá diferentes formas de confrontar una señal deshonestas devaluar la señal, detallar la señal, ignorar la señal o poner a prueba al emisor (Bradbury y Vehrencamp, 1998), pero cada caso implica un costo distinto, por lo que existe la noción de la que la ocurrencia de señales deshonestas es baja. Pues, se cree que la producción y evaluación señales deshonestas conlleva un costo no siempre considerado. Esto ha dado origen a la propuesta

de que la señalización deshonestas es un factor importante en la comunicación, incluso ser un rasgo evolutivamente estable (Grafen, 1990). En 1975, Zahavi sugirió el principio de la desventaja (Handicap Principle) que establece que las señales son fiables si implican, para ser eliminadas, cierto costo que sólo puede ser evaluado y sobrellevado por individuos capaces, por lo que se habla de diferenciación de calidad entre individuos. Básicamente la fiabilidad de la comunicación aumenta proporcionalmente con la inversión en una señal dada (Zehavi *et al.*, 1997), por lo que dicha señal será considerada como honesta y será indicador de la calidad del individuo (Grafen, 1990). Si la señalización es honesta, los beneficios y costos netos de una interacción se equilibran de tal forma que los individuos involucrados evitan costos excesivos involucrados en una pelea. Con respecto a ello, Enquist y Leimar (1983) comentaron que el costo involucrado en una interacción aumenta conforme se desarrolla la misma, es decir que a mayor duración de la interacción los individuos hacen más esfuerzo, y tienen más gasto. Por esta misma razón, las peleas son poco frecuentes y se opta por la resolución de conflictos con señales de menor inversión y riesgo. Dichas señales se observan dentro de una secuencia de comportamiento, la cual puede ser cuantificada y relacionada con diferentes factores detonantes externos o internos por medio de mediciones de amplitud, frecuencia, periodicidad, intensidad, duración y tipo de las conductas (Dewsbury, 1989)

## I.2. Secuencias de comportamiento

La base de todo estudio de comportamiento es la definición del etograma, siendo este un catálogo de posturas corporales comunes a un grupo de individuos, conocidas como pautas de acción fija (PAF), descritas por Konrad Lorenz en 1950 como elementos estereotipados, innatos o aprendidos (por asociación o imitación) realizadas tras un estímulo externo. Sin embargo, en 1969, George Barlow, tras una revisión de dicho término, determina que, debido a una variabilidad existente entre individuos, el término apropiado es pauta de acción modular (PAM), y éste ha suplantado al primero (Houck y Drickamer, 1996). Se define como la base de las secuencias de comportamiento comunes a todos los miembros de un grupo, de forma que cada uno lo moldea y expresa de forma

ligeramente distinta (Barrows, 2000) y pueden ser cuantificadas para conocer su representatividad (Golani *et al.*, 1999). Altmann (1974) estableció las bases para llevar a cabo una correcta observación del comportamiento, pues propuso una guía para el registro cuantitativo de las observaciones de comportamiento en campo, sugiere que existen métodos que presentan más o menos ventajas unas con respecto a las otras y que la elección del tipo de colecta es esencial para cumplir con los objetivos propuestos en un proyecto.

A pesar de existir elementos semifijos en el comportamiento, su relación en forma de secuencias no lo es, pues éstas adquieren estructura multidimensional debido a un sinnúmero de factores que afectan de una u otra manera al comportamiento, y finalmente se verán reflejados en las secuencias. El análisis de secuencias de comportamiento permite comprender el fundamento de la conducta animal, pilar de procesos de selección sexual, territorialidad, establecimiento de jerarquías de dominancia, ya sea por cooperación o por resolución de conflictos de interés (Krebs *et al.*, 1993). La conducta se puede dividir y estudiar en tres niveles básicos (pero la multidimensionalidad puede expandir dicho horizonte). El primer nivel es el mismo etograma y la PAM. En este caso existen diferentes aproximaciones, desde la evaluación de la integridad del etograma por Fagen y Goldam (1977), o la descripción y cuantificación del mismo. Ejemplos de estos estudios son un trabajo sobre tiburón *Carcharhinus limbatus* (Ritter y Godknecht, 2000) u otro sobre el comportamiento de la foça elefante del norte (Sandegren, 1976). El segundo nivel contempla la organización de estas PAMs en secuencias de comportamiento individuales, y muestran una sucesión en el tiempo (Berdoy, 1993). Finalmente, el tercer nivel es la combinación de dichas secuencias durante la interacción entre individuos, con un intercambio de señales. El estudio de este último se ha realizado empleando diferentes técnicas, Slater (1973), realizó una compilación sobre tipos de análisis secuencial, explicando las ventajas y desventajas de cada técnica. Algunos ejemplos son el empleo de técnicas visuales, por análisis de clúster, componentes principales (PCA) y de escalamiento multidimensional (MDS) (Morgan *et al.*, 1974) para evaluar asociaciones entre PAMs (o entre individuos), pero también se pueden realizar diagramas de flujo que muestren las transiciones entre PAMs. Por otra parte, se han desarrollado técnicas que no sólo consideran asociación y transición entre eventos, sino también su temporalidad y

continuidad, por medio de series binarias en tiempo, que consideran series de eventos en tiempo discreto (Cox y Snell, 1989) o por medio de análisis log lineal que consideran probabilidades de transición entre eventos (Bakeman y Quera, 1995; Bakeman y Gottman, 1997). Se ha aplicado con mayor frecuencia el análisis por medio de modelos de cadenas de Markov continuas (CTMC), que considera la asociación y dependencia entre eventos consecutivos y permite modelar la continuidad secuencial por medio de probabilidades (Gottman y Roy, 1989; Haccou y Meelis, 1995). Este listado de técnicas lleva implícita un escalamiento en complejidad de análisis. Cada una presenta ventajas y desventajas con respecto a las demás. En una descripción se tiene información no cuantificada, por medio de una técnica visual se cuantifica parcialmente la información se obtienen posibles asociaciones entre elementos y ellas se pueden apreciar gráficamente, pero se pierde objetividad pues el investigador selecciona las formas de aglomeración más convenientes y la evaluación estadística no siempre es correcta pues los datos deben cumplir con diversos supuestos. Los análisis que consideran tiempo, tienen la ventaja de que se puede fragmentar las secuencias, permitiendo hacer una estimación de la evolución de las mismas en diferentes bloques temporales, sin embargo, el grado de resolución temporal afecta la precisión y se requieren grandes bases de datos para hacer más efectiva la estadística utilizada.

Una nueva aproximación al análisis del comportamiento, surgió en 1948 con la Teoría de la Información de Shannon, matemático empeñado en maximizar la transferencia de sonido en líneas telefónicas que terminó demostrando que toda fuente de información se puede medir a través de su capacidad de comunicación. A pesar de este origen y tener aplicaciones en ingeniería (telefonía), la teoría de la información se ha empleado en etología para evaluar sistemas de comunicación inherentes al comportamiento animal (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Se utiliza la entropía como medida de la aleatoriedad e incertidumbre de los mensajes necesarios para transmitir información durante la comunicación, y el principio indica que entre más entropía presenta un sistema de comunicación, es menos predecible y más complejo (Shannon y Weaver, 1949). Lamentablemente, en general el análisis de secuencias de comportamiento presenta desventajas, pues la incertidumbre se ve directamente afectada por el número de pautas

definidas, en caso de tener una mala definición de elementos, la incertidumbre puede ser sobreestimada, por ejemplo si se realiza una división extrema del comportamiento, o subestimada, si se realizan demasiadas agrupaciones de pautas. Por lo tanto, una de las principales dificultades que conlleva este tipo de análisis cae en la capacidad de identificación de señales por parte de los observadores (confiabilidad de las observaciones), además del reconocimiento adecuado de la respuesta de los individuos observados. Además, las señales no siempre pueden categorizarse en mensajes y cantidades de información fijas, pues dependen de componentes sensoriales de los organismos bajo estudio y de características de los mismos individuos y el contexto. Por si fuera poco, a pesar de que la técnica tiene la ventaja de permitir evaluar diferentes grados de interacción entre pautas, con cada nivel se gana en complejidad pero se pierde información, lo que se debe compensar con bases de datos muy amplias que generalmente involucran una continuidad temporal de colecta de datos del orden de años (Wilson, 2000). Sin embargo esta técnica tiene la gran ventaja de no sólo clasificar y graduar el comportamiento, sino que le da un valor a la comunicación, pues la complejidad se traduce en predictibilidad y capacidad comunicativa. Se ha empleado en sistemas sociales, como un trabajo realizado en mono Rhesus (*Macaca mulatta*) (Altmann, 1965), mientras que Hazlett y Estabrook, en 1974, analizaron el comportamiento agonístico de especies de cangrejos ermitaños (*Microphrys bicornutus*). Desde entonces esta técnica ha permitido adentrarse en la evaluación de la complejidad de etogramas agonísticos como en el caso de camaleón de carolina, *Anolis carolinensis* (Cooper, 1977) o en el cangrejo de río *Procambarus acutus acutus* (Gherardi y Pieraccini, 2004), que involucran un análisis multivariado de diferentes componentes del etograma y del contexto en el cual se está evaluando el mismo. También se ha empleado para comparar la complejidad de sistemas de información entre individuos de una misma especie considerando la ontogenia, como un trabajo realizado sobre los silbidos del delfín *Tursiops truncatus* (McCowan *et al.*, 1999) e incluso entre diferentes especies y tipos de repertorios de comunicación, incluyendo alfabetos en estudios antropológicos (McCowan *et al.*, 2002; McCowan *et al.*, 2005). Por otra parte, este tipo de análisis ha fungido como base para evaluar los procesos de transmisión de información y sistemas de comunicación considerando el contenido y complejidad de la redes sociales,

como en los trabajos sobre diferentes especies de hormigas (Reznikova y Ryabko, 1994, 2000).

### 1.3. La foca elefante

Perteneciente a la familia Phocidae, el género *Mirounga*, cuyos integrantes representan a los fócidos de mayor tamaño, presenta una distribución antitropical y se divide en dos especies: la foca elefante del norte, *M. angustirostris* (Gill 1866) se localiza en el hemisferio norte (de ahora en adelante FEN) y la foca elefante del sur, *M. leonina* (Linnaeus 1758) en el hemisferio sur (de ahora en adelante FES) (Le Boeuf y Laws, 1994). Ambas especies presentan ciclos anuales en dos etapas, marina (fase de alimentación) y terrestre (fases de reproducción, muda y reposo). Por lo general en ambas especies, las hembras pasan entre nueve y diez meses en el mar y los machos ocho meses, por lo que únicamente durante las etapas terrestres se pueden apreciar grandes congregaciones de individuos, generalmente en las mismas playas año tras año, ya que son filopátricos (Lewis *et al.*, 1996; Fabiani *et al.*, 2006). Se han documentado dos migraciones de alimentación, una tras la temporada reproductiva y otra tras la temporada de muda, pero estas fases están temporalmente separadas entre hembras, machos juveniles y machos adultos. En FES, los machos adultos migran hacia el sur durante los meses de noviembre a febrero, desde los 36°S y las hembras desde los 41°S (Campagna *et al.*, 1999), alcanzando en ambos casos incluso las costas antárticas a los 61°S (Muelbert *et al.*, 2004) y regresan a tierra (islas y costas) en los meses restantes para llevar a cabo las otras dos fases de su ciclo.

Al igual que otros pinnípedos, la foca elefante ayuna durante la temporada reproductiva, por lo que es esencial una buena alimentación para asegurar la acumulación adecuada de grasa que les proveerá energía para sus actividades terrestres (Le Boeuf y Laws, 1994). Los machos de FES pueden pesar alrededor de tres o cuatro toneladas y medir cinco metros de largo (Ling y Bryden, 1992) mientras que las hembras miden poco menos de tres metros y presentan variaciones de peso alrededor de los 700 kg (Bell *et al.*, 2005). El dimorfismo sexual se observa también en el crecimiento de la probóscide y la presencia de placas pectorales (rugosidades) en los machos a lo largo de su desarrollo. Se ha notado

que los machos aumentan rápidamente en tamaño y volumen tras la pubertad, viven aproximadamente 16 años y alcanzan la madurez sexual a los cinco, sin embargo, deberán transcurrir hasta tres años antes de reproducirse, pues deberán madurar socialmente (ocupar cierto rango en la jerarquía reproductiva) para poder integrarse al stock reproductivo (Laws, 1956; Jones, 1981; Renouf, 1991).

Durante la temporada reproductiva, machos y hembras reproductoras forman congregaciones importantes (Le Boeuf y Laws, 1994). El sistema de apareamiento de la foca elefante es la poliginia, y se basa en la defensa por parte del macho de un harén (grupo de por lo menos dos hembras). Al inicio de la temporada reproductiva, los machos arriban a las playas y compiten entre ellos, generalmente sólo se ven involucrados dos individuos a la vez, y el encuentro tiene un resultado claro: uno pierde y el otro gana. Esto les permite posicionarse dentro de una jerarquía de dominancia que les proporcionará mayor o menor acceso a las hembras, como respuesta a la maduración social por peleas (Laws, 1956; Le Boeuf, 1972). Durante este proceso, las hembras arriban a tierra, se forman los harenes y de acuerdo al rango de dominancia que se está estableciendo, los machos se posicionan entre ellas. El macho de mayor rango, será dueño del harén, tiene control casi total y se posiciona en el centro del harén, siendo el único que puede copular sin ser interrumpido, por ende tiene mayor éxito reproductivo (Laws, 1956). Dependiendo del tamaño del harén, pueden existir machos secundarios, conocidos también como machos beta, que dominan un grupo reducido de hembras. También pueden presentarse otros machos con relación al harén: marginales, periféricos, en pareja o solitarios (Le Boeuf y Laws, 1994), que tienen mayor o menor acceso a las hembras dependiendo de la fragilidad del sistema jerárquico. En particular en FES, las relaciones de dominancia son lineales y estables (Galimberti *et al.*, 2003).

En los pinnípedos, las jerarquías sociales por dominancia son resultado de interacciones entre individuos, esto es, la emisión y recepción de señales por medio de sonidos, exhibiciones visuales de caracteres sexuales secundarios o contacto. En estas influyen tanto el contexto ambiental, como los rasgos morfológicos de los individuos y su habilidad de lucha. Por lo tanto, hay competencia que permite que las jerarquías y los rangos pueden cambiar a lo largo de una misma temporada reproductiva dependiendo de la

habilidad de los interactores y de su capacidad de proveer de información adecuada, lo que tiene como función el modificar el comportamiento del oponente (Renouf, 1991). Se conoce el repertorio de comportamiento agonístico de FEN, Sandegren (1976) determinó y describió el significado social de las PAM, y encontró 16 variantes. Respecto a FES, McCann (1981) determinó 14 tipos de acciones en las interacciones entre individuos. Las características físicas de los machos no sólo tienen un efecto importante en la estrategia reproductiva de la especie: A mayor tamaño, mejor control de las hembras en tierra; además, la presencia de rasgos sexuales secundarios les permite no sólo identificarse, sino que son elementos esenciales de las interacciones competitivas. Por otra parte, el comportamiento agonístico y por ende, las dinámicas de dominancia se han asociado también al contexto, por ejemplo el tamaño del harén (Modig, 1996) o el espacio disponible (Baldi *et al.*, 1996). Los encuentros están compuestos principalmente por elementos visuales y acústicos, los despliegues de pelea intensa son poco frecuentes y en general el comportamiento es poco agresivo (Galimberti, 1995; Fabiani, 1996; Braschi, 2004). Algunos trabajos realizados en comportamiento de foca elefante se han centrado en las vocalizaciones, pues forman parte esencial del comportamiento agonístico de estos organismos (Bartholomew y Collias, 1962). Se ha mostrado que el uso de los PAMs vocales presentan una variabilidad individual (Galimberti y Sanvito, 2000), por lo que podrían aportar información sobre el fenotipo de los individuos y/o identidad (Sanvito *et al.*, 2007b). Por otra parte se han realizado trabajos sobre el comportamiento agonístico de la especie en cuanto a sus aspectos estructurales y funcionales (Fabiani, 1996), y Braschi (2004) evaluó factores que intervienen en la resolución de conflictos, particularmente el potencial de retención de recursos (RHP, acrónimo en inglés).

Hasta ahora, el análisis del comportamiento se ha centrado en el resultado de las interacciones y diferenciación de rasgos fenotípicos con el fin de explicar las dinámicas de dominancia, pero en ello se cree que también influyen las secuencias mismas y su estructuración. En foca elefante, éste es el primer trabajo que se realiza sobre el tema. El conocimiento sobre la estructura del comportamiento permite entender y predecir lo que los organismos harán. Generalmente los análisis de este tipo se han llevado a cabo a partir de observaciones de comportamiento en cautiverio y por lo tanto su interpretación para

predecir el comportamiento en vida libre es complicado (Cassini, 1999). Por otro lado, los estudios se han hechos en sistemas complejos, en los que el comportamiento social involucra a múltiples interactores a la vez. En la foca elefante, el repertorio es sencillo, las interacciones se desarrollan entre dos individuos, un pierde y otro gana, y finalmente la fase terrestre facilita la observación del comportamiento (en comparación con otras especies sociales marinas), y los individuos son reconocibles en su ámbito natural. Además presentan una organización social bien establecida y conocida, por lo que un estudio sobre secuencias de comportamiento puede aportar información relevante sobre cómo es que se obtiene dicha organización.

#### 1.4. Hipótesis

El comportamiento agonístico no es azaroso, tanto la ocurrencia de las pautas de acción modular como las secuencias de las mismas durante una interacción se ven influenciadas por el contexto y los rasgos fenotípicos de los individuos.

#### 1.5. Objetivos

- a) Describir y evaluar la complejidad del etograma agonístico de los machos de la foca elefante del sur.
- b) Describir y cuantificar las secuencias de comportamiento en las interacciones entre machos.
- c) Relacionar las pautas de acción modular y las secuencias con algunos aspectos del fenotipo de los individuos y el contexto en que ocurren.
- d) Evaluar la complejidad estructural de las secuencias.

---

## II. MÉTODOS

---

### II.1. Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo durante cuatro temporadas reproductivas (1993-1996), divididas (dos y dos) entre dos sitios distintos. En 1993 y 1994, las observaciones se realizaron en Punta Delgada (DEL de ahora en adelante) ubicada en la Península de Valdés (Patagonia, Argentina- 63°39'S ,42°47' W, Fig. 1). Es una zona de topografía irregular con playas amplias y extendidas, tanto rocosas como arenosas, y con una importante variación del nivel de marea, donde se censaron aproximadamente 5 km de costa. La población de este sitio presenta un asentamiento continental, en donde la concentración de individuos es baja, los harenes son pequeños y estos se distancian unos de los otros debido a la extensión de la costa y la topografía (Campagna *et al.*, 1993). Se ha observado que el crecimiento poblacional ha sido continuo desde 1975 (Lewis *et al.*, 1998) y presenta diferencias significativas genéticas con respecto a poblaciones aledañas, como aquellas de las Islas Falkland, South Georgia, Isla Heard e Isla Macquarie (Fabiani *et al.*, 2003).

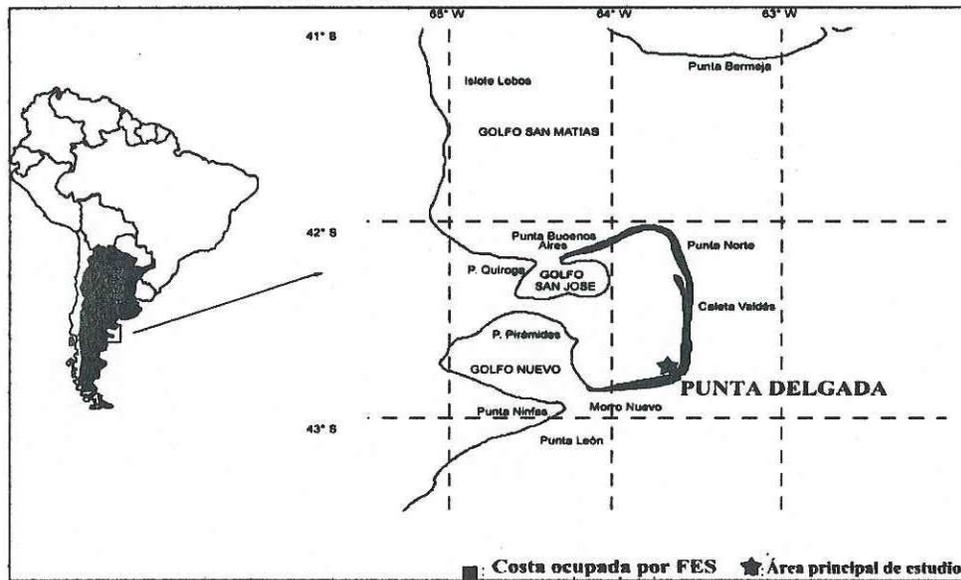


Figura 1: Península de Valdés y Punta Delgada, Argentina, área de estudio en las temporadas reproductivas de 1993 y 1994. © ESRG

En 1995 y 1996, se realizaron observaciones en el segundo sitio de estudio: Isla Sea Lion (SLI en adelante-  $52^{\circ}26$  S y  $59^{\circ}05$  O), que se ubica a 1127 km al sureste de DEL, en las coordenadas. SLI forma parte del conjunto de islas pertenecientes a las Islas Falkland (Malvinas). El archipiélago está formado por más de 700 islas, situadas al sur del Océano Atlántico, a 483 km al sureste de Argentina (Figs. 2 y 3). SLI es de las más pequeñas al sur del archipiélago; sin embargo, representa el sitio de reproducción de foca elefante de mayor importancia y concentración con respecto al conjunto de islas. Las playas son de fácil acceso, pues son arenosas y con poca pendiente. Esta población está parcialmente cerrada, por un lado se ha observado que la población está genéticamente relacionada con otras poblaciones, pues hay poca influencia de individuos de otras poblaciones de sitios cercanos como South Georgia e incluso la Península de Valdés. Sin embargo recientemente se han reportado migraciones de largo alcance desde la población de la isla Macquarie (Fabiani *et al.*, 2003). Las observaciones se hicieron en una franja de playa de 7.2 km.

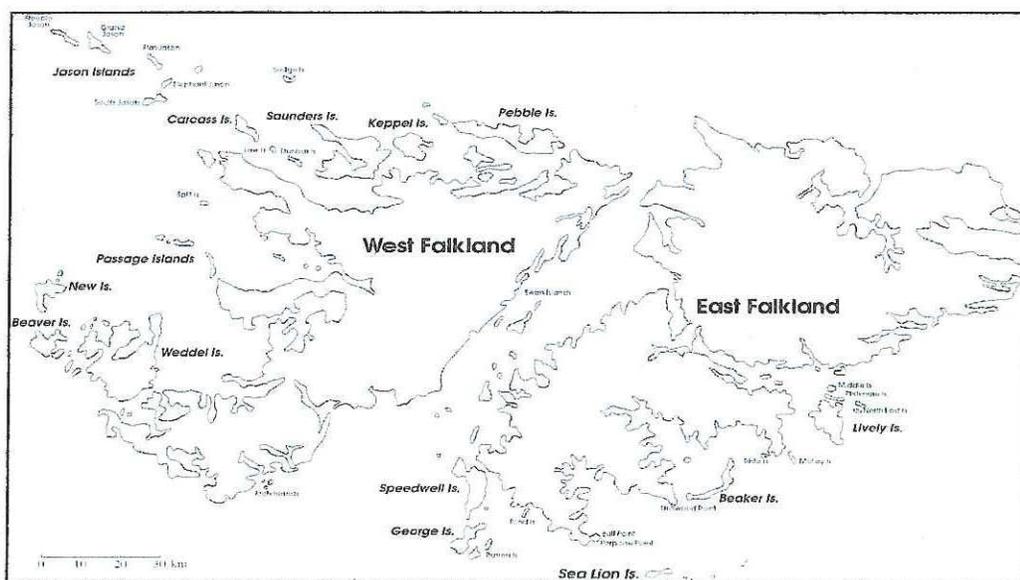


Figura 2: Islas Falkland (Malvinas), donde Isla Sea Lion, la más sureña, fue el área de estudio en las temporadas reproductivas de 1995 y 1996. © ESRG

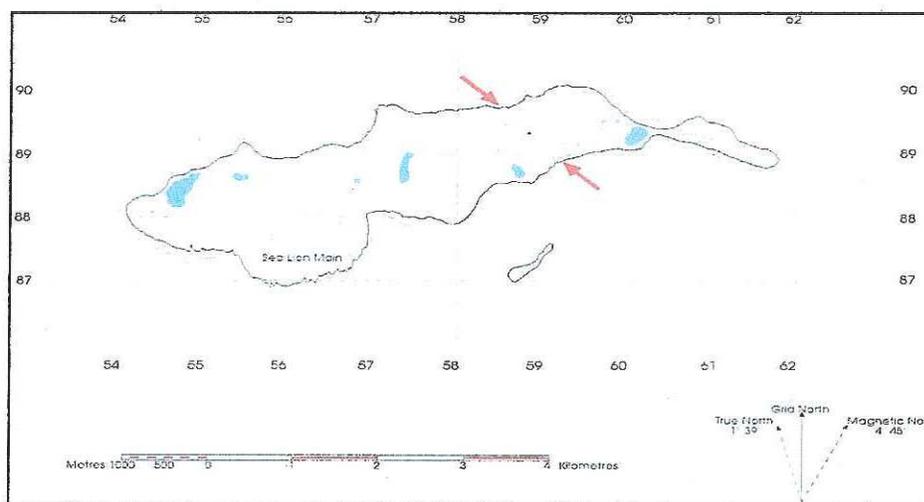


Figura 3: Isla Sea Lion. Las flechas indican el inicio y final del área de estudio, que comprende la sección este de la isla. © ESRG

Las poblaciones son similares en cuanto a estructura, las temporadas ocurren en estaciones similares, con un desfase de 18 días, y el máximo de abundancia de hembras ocurre durante la misma semana (con respecto al inicio de la temporada), los harenes son más grandes en promedio en DEL, aunque en SLI hay mayor número de machos por harén, aunque el tamaño máximo de harén es mayor en SLI (Tabla I).

Tabla I. Datos poblacionales de DEL (Galimberti *et al.*, 2000b) y SLI (Galimberti y Boitani, 1999). Las proporciones de sexos se leen hembra: macho.

	DEL	SLI
Día de máxima abundancia de hembras en la temporada	02-Oct	20-Oct
Proporción de sexos (reproductores) <sup>1</sup>	11:1	10:1
Nº promedio de hembras en harén	47	31
Nº hembras por macho dueño	9-108:1	3-119:1

Galimberti *et al.* (2000c, 2000a, 2000b) indicaron que la actividad social entre sexos opuestos es mayor en DEL que en SLI. Hay más similitud fenotípica entre individuos de DEL que de SLI, los machos de DEL son de menor tamaño, presentan una menor variación en cuanto al mismo y las asimetrías de capacidad de retención de recurso (RHP) son menos importantes. Esto se atribuye a que en DEL existe un mayor cambio de machos con respecto a su posición en el harén y las diferencias de factores ya mencionados. Campagna *et al.* (1993) indicaron que los machos secundarios de la población de DEL son poco estacionarios, se desplazan continuamente a lo largo de las amplias playas y entre diversos harenes; en contraste se ha observado que aquellos de SLI cambian poco de harén, pues la población es pequeña y localizada, prácticamente aislada (Galimberti y Boitani, 1999). En sí, la estructura social es más estable en SLI, debido a que el sistema jerárquico de dominancia es fuertemente lineal, y a una mayor diferenciación entre machos en cuanto a su capacidad de retención de recursos (RHP por su acrónimo en inglés; (Galimberti *et al.*, 2002; Galimberti *et al.*, 2003). Durante las temporadas de observación en SLI, los machos fueron de gran tamaño, con un control de harén particular, pues los machos dueños se

<sup>1</sup> Proporción entre hembras reproductoras y machos reproductores (activos en la reproducción)

mantuvieron como tales a lo largo de toda la temporada (F. Galimberti, comunicación personal).

## II.2. Trabajo de campo

Previo a las observaciones etológicas se identificaron los individuos para facilitar su reconocimiento, para lo cual se realizó un marcaje. En este caso se emplearon dos tipos de marcas, el primero corresponde a la decoloración del pelo de los animales mediante tinte para cabello aplicado a los costados de los individuos y el segundo tipo de marcaje corresponde a marcas plásticas (Jumbo Rototags, Dalton Supplies) con un número de serie, las cuales se colocaron en las aletas posteriores, en la membrana interdigital de la aleta (Galimberti y Boitani, 1999)

Se realizaron periodos de observación de dos horas continuas sobre los harenes desde puntos fijos, llevándose a cabo un registro general de datos, de los cuales en esta tesis sólo se emplearon los referentes a interacciones macho-macho. Los datos se registraron en hojas de apuntes y se emplearon simultáneamente relojes y cronómetros digitales para medir el tiempo de las acciones. En total se realizaron 1732 periodos de observación (SLI: 1276 y DEL: 456) involucrando como máximo a tres observadores en DEL y cuatro en SLI. De esta forma se obtuvieron dos tipos de datos: El primer tipo de datos aporta la información general, como la ubicación, temporalidad y tamaño de harén, además de la identidad de los machos y sus rasgos fenotípicos como categoría de edad y estado reproductivo; el segundo tipo de datos abarca los componentes de las secuencias agonísticas entre machos. En total se analizaron 10855 secuencias, reuniendo un total de 41847 ocurrencias de las diferentes pautas de acción modular que involucraron a 376 machos. Debido a que existe un sesgo en la observación del comportamiento al considerar un solo harén (o pocos), pues el comportamiento social se ve afectado por la disponibilidad de individuos (a su vez influenciado por el contexto demográfico y social), se procuró realizar observaciones en todos los harenes presentes en cada temporada. De esta forma, al realizar observaciones sobre distintos grupos con distintas estructuras demográficas y sociales, se pudo observar la gama completa de comportamiento social y demográfico de

las poblaciones. Por otra parte, se procuró tener un balance logístico en las observaciones, es decir que todos los harenes y machos se observaron casi por igual, por lo que suponemos que no hubo sesgo sistemático de observación. La tasa de reconocimiento de individuos de machos interactuantes fue de 95% o más, por lo que no hubo sesgo debido a identificación diferencial de los individuos.

### II.3. Análisis de datos

#### II.3.1. Procedimientos

Se describió cualitativamente el etograma agonístico de los machos. La estructuración y definición del etograma para este trabajo se basó en la categorización de comportamiento de la foca elefante del sur descrita por Galimberti (1995), la cual puede ser comparada con la codificación de comportamiento de la población de la foca elefante de Georgia del Sur elaborada por McCann (1981); ésta, a su vez es semejante al etograma definido para la foca elefante del norte por Sandegren (1976). Cada pauta de acción modular (PAM) permitió identificar un movimiento principal, y éstas a su vez se agruparon en pautas de acción modular simplificadas (SPAMs). Además, se realizó una agrupación de las SPAMs que permitió resumir la base de datos, sin modificar su contenido y manteniendo una descripción adecuada general. La agrupación se basó en la intención que se le puede atribuir a cada SPAM, y se les dio el nombre de grupos de pautas de acción modular (de ahora en adelante GPAM)

La integridad del etograma se evaluó por medio del índice de Good (Fagen y Goldman, 1977), que permite estimar la cobertura de la muestra por medio del número de tipos de comportamiento (en este caso, PAMs) que ocurren una vez en la muestra. Está dado por la siguiente ecuación:

$$\hat{\Theta}_g = 1 - \frac{N_1}{I} \quad (1)$$

En donde  $N_1$  es el número de SPAMs observadas una vez en la muestra, e  $I$  es el número de actos del repertorio completo. Este índice varía entre 0 y 1, y estima qué tan completo es el

repertorio de acción observado, en cierta forma mide la capacidad de observar el comportamiento en su totalidad.

Se calcularon frecuencias relativas de las SPAMs, y las distribuciones del número de transiciones por secuencia (N° Trans) y del número de pautas distintas que aparecen por lo menos una vez por secuencia (N° PAM), obteniéndose estadísticos descriptivos (mediana, cuartiles, etc.) del etograma en general y también respecto a ciertas variables de influencia. Dichos estadísticos permitieron obtener la distribución de frecuencias de los datos, en este caso se trabajó con conteos (variables discretas), que no presentaban distribución normal, sino muy asimétrica. Por lo tanto, la medida de tendencia central más adecuada es la mediana, al ser más robusta, y poco sensible a datos extremos. Además, se calcularon porcentajes de ocurrencia de dígramas y se realizaron pruebas de independencia ( $\chi^2$ ) y asociación (Cramer) entre las SPAMs precedente y sucesiva. Los análisis de este trabajo se basaron en tres tipos de variables de respuesta:

A. El número de transiciones por secuencia (N° Trans.) y el número de PAMs distintas que aparecían por lo menos una vez por secuencia (N° PAM). En este caso, las variables son semi-continuas, pues se obtuvieron a partir de la cuantificación de las ocurrencias de las PAMs y las transiciones por secuencia, por lo que se hicieron comparaciones mediante pruebas de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (Adler, 1997).

B. Las frecuencias de las SPAMs y GPAMs.

- i. Se evaluó la homogeneidad de las frecuencias entre las clases de las diferentes variables mediante la prueba del logaritmo de la razón de verosimilitud (PLRV), conocido como prueba G. dicha prueba se emplea en tablas de contingencia y su estadístico está dado por la siguiente ecuación:

$$G = 2 * \sum_i O_i * \ln\left(\frac{O_i}{E_i}\right) \quad (2)$$

En donde  $O_i$  es la frecuencia observada,  $E_i$  es la frecuencia esperada.

- ii. Para analizar tendencias en proporciones de las SPAMs de acuerdo a las categorías de edad se empleó la prueba de Cochran-Armitage, que se usa para datos ordinales. Se evaluó una prueba de hipótesis direccional, por medio de la cual se quiere rechazar la

hipótesis nula (las proporciones son iguales entre categorías de edad). Generalmente se aplica a tablas de contingencia con formato 2 x R, que marcan la relación entre dos variables. La ecuación de la prueba se basa en el cálculo del coeficiente de regresión aplicada a las proporciones de los diferentes niveles (R) de las variables (Armitage, 1955).

En estos dos casos (A y B), a menos que se indique lo contrario en el texto, las pruebas se realizaron con estimación de probabilidad de Monte-Carlo considerando 1000 réplicas (MC<sub>1000</sub>). Esto permite tener una estimación de la probabilidad por medio del cálculo de réplicas a partir de los mismos datos a los que se le aplica la prueba, lo cual proporcionó mayor robustez al estadístico. Por otra parte, todas las pruebas estadísticas se evaluaron con un nivel de significación  $\alpha=0.05$ , y en el caso de comparaciones pareadas, debido a la multiplicidad de comparación, dicho nivel se corrigió por medio de la corrección de Bonferroni (aunque cabe mencionar que es fuertemente conservativa). Dicha corrección indica que si se están evaluando n hipótesis dependientes (o independientes), el valor de significación debe emplearse para cada hipótesis por separado, es decir 1/n veces del valor empleado para una sola hipótesis. Se emplea la ecuación siguiente:

$$p' = \frac{1}{n} * p \quad (3)$$

Donde p es el valor de significación original y p' el valor corregido (Rice, 1989).

Para los análisis se emplearon los paquetes estadísticos Statistica 7.1 (StatSoft Inc., 2007), pero también se hizo uso del programa y StatXact 4.0 (Cytel Software Corporation, 1995) para realizar pruebas de Cochran-Armitage (C-A) y pruebas G.

C. Las probabilidades de ocurrencia y transición de las SPAMs: Las probabilidades de transición se resumieron en una matriz de transición, técnica de agrupación de datos que permitió evaluar hipótesis de dependencia y asociación entre elementos de comportamiento (en este caso SPAMs) precedente y sucesivo durante una interacción (Cairns, 1979). En este estudio, la base de datos presentó las secuencias de pautas durante cada interacción y las características contextuales en las que dicha secuencia ocurrió. Para crear matrices de transición a partir de esta base se emplearon criterios de

selección de secuencias, considerando diferentes variables de influencia extrínsecas e intrínsecas. Para cada matriz obtenida, los factores marginales de las matrices, fueron las SPAMs de las secuencias seleccionadas y cada celda interna indica la probabilidad de ocurrencia de los pares de pautas consecutivas. Se consideraron por separado tres niveles de organización: uno, las pautas de los dos machos (la secuencia completa), y los otros dos las pautas de cada macho por separado, puesto que cada uno fue más o menos propenso a emplear pautas en específico.

Estas matrices de transición permitieron, 1) crear esquemas cinemáticos, representación gráfica de la probabilidad de transición entre par de SPAMs (digramas), y 2) comparar la estructura interna de primer orden de las secuencias. En el primer caso, los esquemas se crearon a partir de las probabilidades de transición de aquellos digramas que en conjunto acumulaban no más del 70% de ocurrencia del total de digramas existentes. En total se obtuvieron 225 digramas realizables, sin embargo, de éstos aproximadamente 70 son poco frecuentes (menos del 1%). Por otra parte, se observó que con pocos digramas (menos de 10) se acumulaba el 50 % de la ocurrencia total, por lo que el corte en 70% se consideró adecuado y representativo de los digramas más importantes. En el segundo caso, las matrices se evaluaron por medio de análisis de entropías de Shannon de la teoría de la información, la cual está basada en los supuestos de equiprobabilidad y estocasticidad de los elementos a los cuales se les atribuye una probabilidad de ocurrencia, dependiendo de los elementos que la compongan. Por lo general, esta probabilidad se estima a partir de las observaciones de muchos individuos y se supone que las secuencias son resultado de un único proceso de Markov, que indica que la probabilidad condicional de estados futuros, dado el estado presente y pasado, depende únicamente del estado presente. En sí, se crea una continuidad secuencial conocida como cadena de Markov, cuyas tres características principales son: 1) Los estados que la componen deben estar ligados entre sí, es decir que es posible pasar de un estado, en uno o más pasos, a cualquiera de los otros estados; 2) no hay periodicidad, es decir que la repetición de un elemento no depende de un número específico de transiciones anteriores; y 3) es un proceso finito (Haccou y Meelis, 1995). Al definir las secuencias de comportamiento como cadenas de Markov, en las que existe una transmisión de mensajes entre individuos, y aplicando el principio de entropía en la

comunicación, la teoría de la información permite tener una medida de la complejidad estructural del comportamiento, por medio de la evaluación probabilística de secuenciación entre elementos durante la comunicación (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Dicha complejidad se puede cuantificar de acuerdo a la valoración de la entropía a diferentes niveles de estructuración entre los elementos básicos de análisis. Cada nivel se conoce como orden entrópico y se basan en la probabilidad de ocurrencia de un elemento con respecto a un elemento anterior (orden 1), dos elementos anteriores (orden 2), tres elementos (orden 3) y así hasta el nivel de organización que se desee evaluar (Shannon y Weaver, 1949). En consecuencia se puede examinar cómo una pauta de comportamiento se ve influenciada por diferentes contextos secuenciales.

En este trabajo se calculó la entropía en tres niveles de estructuración de las secuencias de comportamiento. La entropía máxima ( $H_{m\acute{a}x}$ ) mide la complejidad básica del repertorio de comportamiento y está dada por la ecuación siguiente:

$$H_{m\acute{a}x} = -\log_2\left(\frac{1}{N}\right) \quad (4)$$

En donde  $N$  es el total de pautas que conforman el repertorio de comportamiento. La base logarítmica 2 se debe a que en un sistema de información, la unidad básica se conoce como dígito binario (bit) que hace referencia a una selección dicotómica de elementos para formar la secuencia, por lo que el valor  $H_{m\acute{a}x}$  varía entre 0, cuando un solo evento compone el repertorio, y un máximo de  $\log N$ .

La entropía de orden cero mide la estructura interna de organización de la secuencia tomando en cuenta las diferentes probabilidades de ocurrencia de cada evento:

$$H_0 = -\sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i \quad (5)$$

En donde  $p_i$  es la probabilidad del evento  $i$  y el término que considera la sumatoria es la entropía de orden cero individual de los eventos ( $H_{0i}$ ).

La entropía de primer orden toma en consideración la probabilidad condicional de ocurrencia de un evento dado que ya ocurrió otro anteriormente, por lo que analiza la estructura interna de los eventos entre sí mismos:

$$H_1 = -\sum_{i,j=1}^N p(ij) * \log_2 p(j|i) \quad (6)$$

En donde  $p(ij)$  es la probabilidad conjunta de los eventos  $i$  y  $j$ ,  $p(j|i)$  es la probabilidad condicional de la pauta  $j$  dado que ya ocurrió  $i$  y  $N$  el número total de pautas (Shannon y Weaver, 1949)

La variación entrópica del repertorio de comportamiento debido al aumento en orden, se puede evaluar por medio de una regresión de los valores entrópicos obtenidos con respecto al orden entrópico correspondiente, por lo que se obtiene la pendiente entrópica. Debido a que a cada nivel organizacional se aumenta en complejidad (más dependencia entre elementos) la entropía disminuye, y dicha pendiente es negativa, es decir que a mayor rango entrópico deben obtenerse menores valores de incertidumbre. A mayores pendientes negativas se les asocia una mayor capacidad comunicativa, y tienen como causa una alta complejidad estructural o una alta estereotipia en el sistema de comunicación, lo cual depende del volumen de datos que se esté analizando (Gherardi y Pieraccini, 2004). Un elemento importante en este trabajo es que la regresión realizada se basó únicamente en tres puntos ( $H_{\text{máx}}$ ,  $H_1$  y  $H_0$ ), que además no son variables numéricas, sino de rango, por lo que no se cumplen los supuestos necesarios para poder realizar una regresión lineal adecuada estadísticamente. Sin embargo, McCowan y colaboradores (McCowan *et al.*, 1999; McCowan *et al.*, 2002; 2005) indican que dichas pendientes pueden emplearse para comparar los diferentes sistemas de comunicación que ocurren entre individuos, grupos, clases, fases, especies, etc. Los mismos autores obtienen las pendientes entrópicas a partir de no más de cuatro órdenes entrópicos, por lo que dicho análisis (tanto el de este trabajo como los citados) no se basa en la significación de la regresión entre los puntos, por donde únicamente se emplea el valor obtenido de la pendiente.

### II.3.2. Variables de influencia en el etograma consideradas en los análisis

Se realizaron comparaciones estadísticas múltiples y pareadas de las variables respuesta ya mencionadas considerando diferentes variables de influencia en el comportamiento. En este caso hay dos tipos de variables: 1) variables extrínsecas son aquellas ajenas a los individuos

(contextuales) como la población, una variable temporal (fase reproductiva) y 2) variables intrínsecas, como ciertos rasgos fenotípicos como la categorías de edad (relacionada con la experiencia), el estado reproductivo instantáneo (dominancia) y el tipo de interactor, al igual que el efecto del comportamiento de los mismos interactores. Es importante mencionar que en este trabajo, todos los análisis realizados son univariados, por lo que siempre se evaluó la totalidad de la base de datos.

### II.3.2.1. Variables extrínsecas

*Población:* En este trabajo se obtuvieron datos de dos poblaciones, DEL y SLI, por lo que se realizaron comparaciones entre éstas.

*Fase reproductiva:* La temporada reproductiva es el periodo durante el cual se congregan individuos en las playas con la finalidad de reproducirse y se divide en cuatro fases. La primera es la pre-reproductiva (PRERI), comienza junto con la temporada, dura tres o cuatro semanas durante las cuales arriban los individuos, se empiezan a congregarse y la jerarquía de dominancia no ha sido completamente establecida. La segunda es la fase pre-pico (PREPI), dura aproximadamente cuatro semanas, y en ésta los harenes se han definido y aumenta el flujo de individuos. Entre las semanas ocho y 11 ocurre la tercera fase o fase pico (PICO), durante la cual se alcanza el número máximo de hembras. Por último se define la fase post-pico (POSTPI), en la que tanto hembras como machos parten de la zona reproductiva, en el transcurso de una semana. La temporada reproductiva concluye en la semana 12.

### II.3.2.2 Variables intrínsecas (rasgos fenotípicos)<sup>2</sup>

Se consideró el tipo de interactor como factor de efecto importante en el etograma agonístico, debido a que el papel que juegan los individuos en una interacción afecta su propio comportamiento y por ende serán distintas las acciones empleadas entre los

---

<sup>2</sup> En la sección Anexos, se localiza un resumen de acrónimos y definiciones de todos los términos y acotaciones empleados en este trabajo

participantes. Los rasgos de posicionamiento, dominancia, experiencia, tamaño y edad están íntimamente ligados y todos se relacionan con el estado reproductivo de los individuos (McCann, 1980). El uso de la categoría de edad y estado instantáneo permiten colapsar por conjunto de rasgos fenotípicos (como total) sin tener que medir o estimar cuantitativamente cada uno de ellos, por lo que se simplifica el análisis.

*Tipo de interactor:* En una interacción agonística (secuencia de pautas de comportamiento desarrollada por dos individuos), se define al macho actor (M1) como aquel individuo que inicia la interacción y al macho reactor (M2) como aquél que responde al primero.

*Categoría de edad:* La categoría de edad se estimó con base en la morfología que permite clasificar por edades a los individuos. Se han definido tentativamente ocho categorías de edad, en función del desarrollo de la probóscide y de las placas del cuello, e independientemente del tamaño corporal. Las categorías de edad son: individuos de un año (Y), de dos años (YY), juveniles de tres años (JUV), cuatro clases de subadultos: SAM1 (cuatro años), SAM2 (cinco años), SAM3 (seis años), SAM4 (siete años) y finalmente los individuos adultos con ocho o más años de edad (AD); (Galimberti y Boitani, 1999). La congruencia de la clasificación se cotejó con datos de vida de los individuos que estuvieron presentes en tres o más temporadas reproductivas, al igual que por comparación entre categorías de edad y edad real de machos que fueron marcados desde su nacimiento, por lo que es un sistema confiable de clasificación (Galimberti y Boitani, 1999). En este trabajo se consideraron las interacciones que involucraban únicamente a machos subadultos (SAM2, SAM3, SAM4) y adultos (AD), pues las categorías de edad más bajas (incluyendo SAM1) son poco representativas en el total de las luchas.

*Estado reproductivo instantáneo:* Se define con base en la distancia a la que se encuentra el macho del harén (de la hembra ubicada en la parte más externa del mismo) al momento de la observación (Galimberti, 1995). El harén se define como un grupo de por lo menos dos hembras separadas por más de 10 longitudes estándar de cuerpo de otros grupos (LEC = aprox 2.6 m; (American Society of Mammalogists, 1967). En un harén se pueden observar machos dueños de harén (H, por el acrónimo en inglés de "holder") localizados entre las hembras a 0 LEC, machos beta (B) que también están entre hembras pero en menor número, machos periféricos (PE) ubicados entre 1 a 5 LEC, machos marginales (M, 6 a 10

LEC), machos solitarios (S, a más de 10 LEC) y machos en pareja (PA), que son los que se encuentran con una hembra y ambos están alejados de otros individuos (Galimberti y Boitani, 1999). Puesto que se analizó una base de datos grande, los individuos se agruparon en tres clases principales, el conjunto de machos PE, M, B, S y PA se agruparon en "machos no dueños" (NH), por otra parte los machos con estados PE, M o B se agrupan en machos asociados a una harén (MAH), y finalmente el macho dueño (H). De esta forma se pudo evaluar el efecto de la posición relativa de los machos en su comportamiento.

---

### III. RESULTADOS

---

#### III.1. Descripción del Etograma

Cada PAM permite identificar un movimiento principal, en este trabajo se emplearon 15 pautas de acción modular simplificadas (SPAMs), que agrupan a una o más de las 52 PAMs observadas en campo. A continuación se da la descripción de cada una de estas pautas, con los modificadores y las siglas que las representarán a lo largo del escrito.

*Vocalización Orientada* (VO, Fig. 4): Vocalización de tono bajo dirigida a un adversario específico. Este tipo de vocalización se ha subdividido en dos tipos. En el primero (VOA) el macho orienta su cabeza hacia lo alto, ya sea con las aletas anteriores sosteniendo el torso alzado (VOA/F), o con las aletas anteriores relajadas a lo largo de los flancos (VOA/S). El segundo tipo de vocalización orientada se caracteriza por la orientación de la cabeza hacia abajo (VOB), el individuo vocaliza con la cabeza apenas levantada del suelo. Se ha notado que hay una variación individual en el empleo de VOA y VOB: aunque la mayoría de los machos emplea VOA, se ha observado que algunos tienden a emplear preferentemente VOB, en ciertos casos casi recostados sobre el suelo, y en rara ocasión emplean VOA (Galimberti, comunicación personal).



**Figura 4: Vocalización orientada (VO) entre machos. Macho a la derecha (VOA/F), macho a la izquierda (VOA/S) © ESRG**

*Alerta orientada (AO):* Focalización de la atención sobre otro macho y orientación hacia este mismo con el torso en tierra. Existen dos modalidades de esta SPAM: Con la cabeza alzada (AO/A) o con la cabeza baja (AO/B)

*Ninguna acción (NA):* Ocurre cuando un macho no muestra señal alguna de atención, defensa o ataque hacia otro macho.

*Movimiento orientado (MO):* Desplazamiento de un individuo en dirección hacia otro macho.

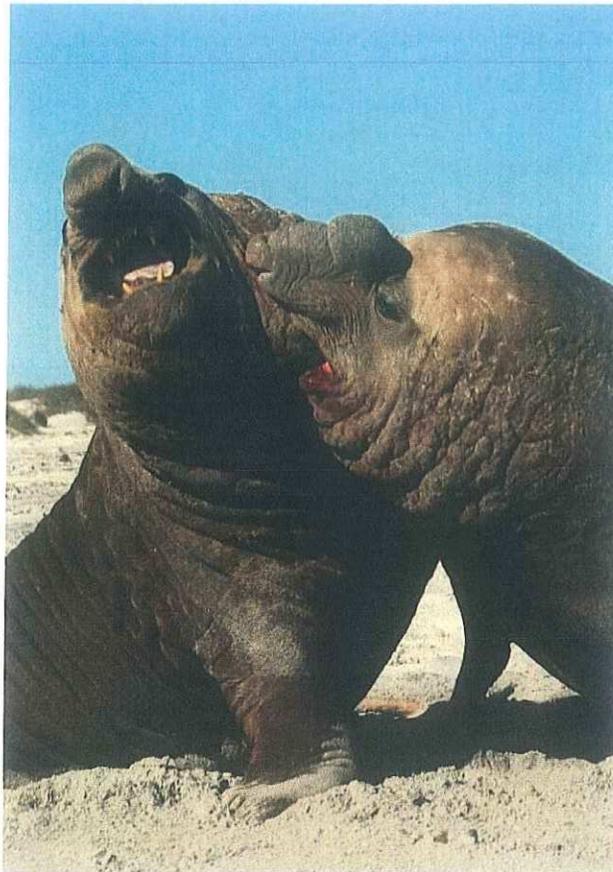
*Exhibición (E):* Exhibición visual, subdividida en 2 elementos. La exhibición frontal (EF), en la que se observa un posicionamiento frontal al otro macho, y alza la parte anterior del cuerpo (Fig. 5). Se han observado 2 variantes de esta SPAM, ya sea con alza de la cabeza y parte anterior del torso, mientras las extremidades anteriores permanecen en el suelo (EFF), o con alza de todo el torso hasta la altura de la zona pélvica, y sólo permanece en tierra la tercera parte posterior sosteniendo a todo el cuerpo (EFP). Por otra parte, existe la

exhibición lateral (EL) en la que el macho se dispone lateralmente con respecto al oponente. También existen dos variantes. Por un lado, ELF indica una exhibición lateral anterior con alza de cabeza y parte anterior del torso, las extremidades anteriores permanecen en el suelo y, por otro lado, ELP se caracteriza por el alza de todo el torso hasta la altura de la zona pélvica, sólo permanece en tierra la tercera parte posterior sosteniendo al cuerpo.



**Figura 5: Exhibición frontal (EF).Macho a la derecha en EFP y macho a la izquierda en EFF. © ESRG**

*Mordedura (M):* Existen diferentes variantes a la SPAM de mordedura, cada una definida por la zona corporal en la que ocurre la mordida. MC se caracteriza por la acción de uno de los dos individuos al morder el cuello a su oponente (Fig. 6). MD define la acción de morder la zona dorsal-caudal de un individuo, el ataque es a espaldas del oponente y es precedido por acercamiento sin exhibición visual ni vocal por parte de ninguno de los individuos involucrados. Finalmente, MM indica mordida en sitio no definido.



**Figura 6: Mordedura en cuello (MC) © ESRG**

*Encuentro pecho a pecho (CC):* Choque de cuello y pecho entre dos machos. Se puede observar una secuencia de golpes recíprocos entre los individuos dados con el cuello.

*Empuje (PUSH):* Empuje continuo (Fig 7). Ambos machos apoyan su pecho en el del oponente y ejercen presión, puede haber fases intercaladas de golpes con cuello



**Figura 7: Empuje (PUSH) © ESRG.**

*Alto (STOP)*: Una acción se detiene por la intervención de otro individuo. Se divide en seis tipos de acuerdo a la acción que fue interrumpida: STOP (AG) indica interrupción de agresión hacia una hembra, STOP (AP) acercamiento a una hembra, STOP (AV) acercamiento a una hembra en específico, STOP (AVH) acercamiento al harén, STOP (CO) interrupción de cópula y STOP (HE) desplazamiento de una hembra.

*Persecución (INS)*: Movimiento direccionado rápido, en sincronía al movimiento de otro macho en fuga.

*Sumisión (SO)*: Serie de PAMs ligadas: retracción de probóscide, apertura de boca y vocalización más aguda y frecuente que las vocalizaciones agresivas (Fig. 8).



**Figura 8:** Sumisión (SO con retracción de probóscide) del macho a la derecha frente a una vocalización (VO con la probóscide alargada) y exhibición del macho a la izquierda. La © ESRG

*Alejamiento (AL):* Movimiento dirigido de un individuo, giro sobre panza produciéndose un distanciamiento con respecto a otro individuo.

*Alejamiento en Reversa (ALR):* Movimiento llevado a cabo por un individuo con el fin de alejarse de otro. En este caso el desplazamiento se realiza en posición frontal con respecto al oponente. Dicho movimiento se puede subdividir en dos tipos, en el primero la cabeza se mantiene en lo alto (ALR/A). En el segundo, la cabeza se mantiene baja durante el movimiento (ALR/B).

*Fuga (FU):* Movimiento direccionado rápido en sincronía al movimiento de otro macho que persigue.

*Giro sobre panza (GP):* El macho vencedor alza la parte anterior de su cuerpo y gira 180° sobre su abdomen, dando la espalda al contrincante vencido.

La agrupación de las PAMs de acuerdo a su intención general, dio lugar a cinco tipos de GPAMs:

*Espera (W)*: Los individuos permanecen sin movimiento aparente, en este caso se conjuntan la alerta orientada (AO) y la no acción (NA)

*Exhibición (D)*: Los individuos realizan algún movimiento dirigido relativamente simple, este grupo concentra a las pautas exhibición (E), giro sobre panza (GP) y vocalización orientada (VO).

*Agresión directa (A)*: El individuo agrede al oponente sin que ocurra contacto. Aquí se encuentran el movimiento orientado (MO) y la persecución (INS).

*Pelea (F)*: Involucra a pautas que indican un contacto directo entre individuos, por lo que se ven agrupados el encuentro pecho a pecho (CC), la mordedura (M) y el empuje (PUSH).

*Retroceso (R)*: En donde se reúnen el alto (STOP), el alejamiento (AL), el alejamiento en retroceso (ALR), la fuga (FU) y la sumisión (SO), que son pautas indicativas de una derrota.

Con base en las frecuencias individuales de las SPAMs, la integridad del etograma es alta (Índice de Good = 0.99), es decir, es poco probable que se observen nuevas pautas de comportamiento si se aumentara el número de observaciones. Las SPAMs más representativas son: alejamiento, vocalización, movimiento orientado y alerta orientada (Tabla II, ver Anexo con lista de acrónimos de las SPAMs).

**Tabla II: Frecuencias de las SPAMs. Se muestra el porcentaje de cada SPAM (% SPAM) con respecto al valor total de ocurrencias, al igual que el porcentaje de secuencias en las que la pauta ocurre por lo menos una vez (% SEC).  $N_{SPAM} = 41847$ ,  $N_{SEC} = 10855$ .**

<b>SPAM</b>	<b>% SPAM</b>	<b>% SEC</b>
<b>AL</b>	31.86	93.17
<b>VO</b>	24.76	74.91
<b>MO</b>	17.85	51.40
<b>AO</b>	9.78	21.70
<b>E</b>	3.43	3.92
<b>NA</b>	2.61	7.69
<b>ALR</b>	1.79	4.32
<b>SO</b>	1.66	4.12
<b>PUSH</b>	1.19	1.04
<b>FU</b>	1.19	3.83
<b>M</b>	0.93	2.43
<b>STOP</b>	0.83	1.82
<b>INS</b>	0.79	2.80
<b>CC</b>	0.69	1.04
<b>GP</b>	0.64	2.40
<b>TOTAL</b>	100.00	

El N° trans. y N° PAM por secuencia estuvieron fuertemente correlacionadas entre sí (correlación de Spearman:  $r_s=0.888$ ,  $n=10855$ ,  $p<0.0001$ ). La distribución de N° PAM distintas presenta una mediana=2 (desviación absoluta de la mediana, DAM=0.77) y sesgo=2.66, donde 98.48% de las secuencias presenta menos de diez pautas distintas. La distribución del N° trans, presentó una mediana=2 (DAM=0.93), sesgo=14.49, donde 96.80 % de las secuencias tuvo menos de cinco transiciones (Fig. 9).

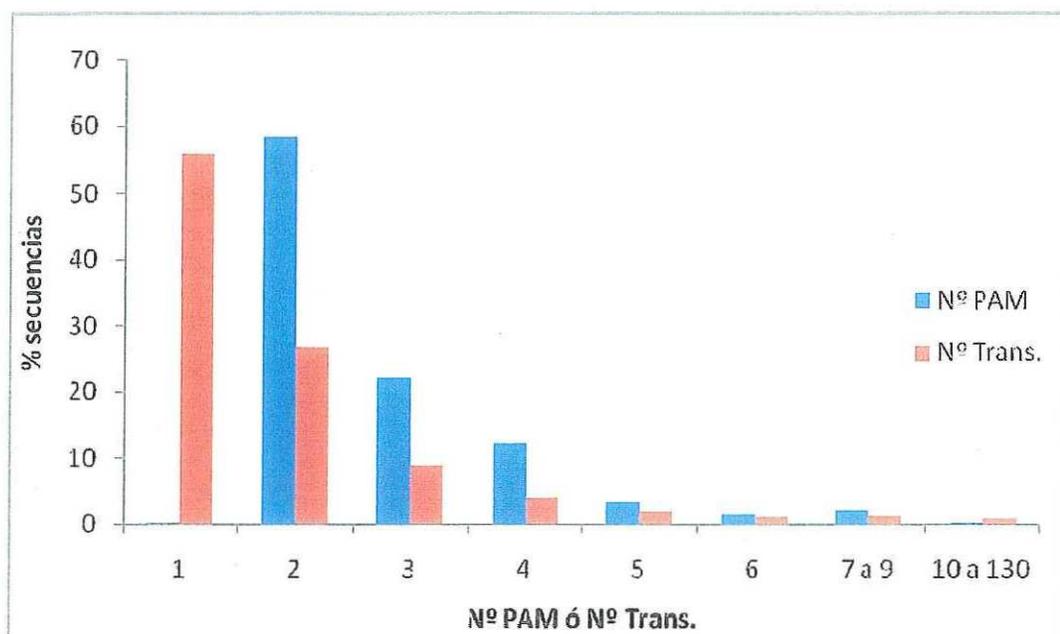


Figura 9: Distribución de frecuencias porcentuales de Nº PAM y Nº trans del total de las secuencias

Por otra parte, se observó que en una secuencia, las pautas consecuentes no son independientes (prueba de independencia Chi cuadrada:  $\chi^2_{196} = 7709.02$ ,  $n=225$ ,  $p < 0.0001$ , sin estimación de probabilidad de MC) y su asociación es relativamente baja (Cramer:  $C=0.384$ ). Los porcentajes de ocurrencia de cada SPAM de acuerdo a si es pauta precedente o pauta sucesiva se resumen en la tabla III.

Tabla III. Porcentaje de ocurrencia por SPAM precedente (% Prec.) y sucesiva (% Suc.).

SPAM	% Prec.	% Suc.
AL	12.60	45.05
ALR	1.68	1.89
AO	9.45	8.56
CC	1.02	1.03
E	5.03	5.01
FU	0.73	1.77
GP	0.43	0.39
INS	0.93	1.06
M	1.31	1.30
MO	24.64	13.42
NA	2.75	3.89
PUSH	2.04	2.04
SO	1.59	1.76
STOP	0.96	1.16
VO	34.85	11.68
total	100	100

La pauta origen principal es la vocalización, seguida por el movimiento orientado y el alejamiento. Las pautas respuesta, son las mismas tres, pero en orden inverso (AL, MO y VO).

### III.2. Influencia de variables extrínsecas sobre las SPAMs

#### III.2.1. Población

La distribución del N° Trans. entre las poblaciones de Península Valdés (DEL) e Isla Sea Lion (SLI) fue significativamente diferente (Mann-Whitney<sub>std</sub>:  $Z=-18.75$ ;  $n_{DEL}=6835$ ,  $n_{SLI}=4020$ ,  $p=0.0001$ ). (Fig. 10).

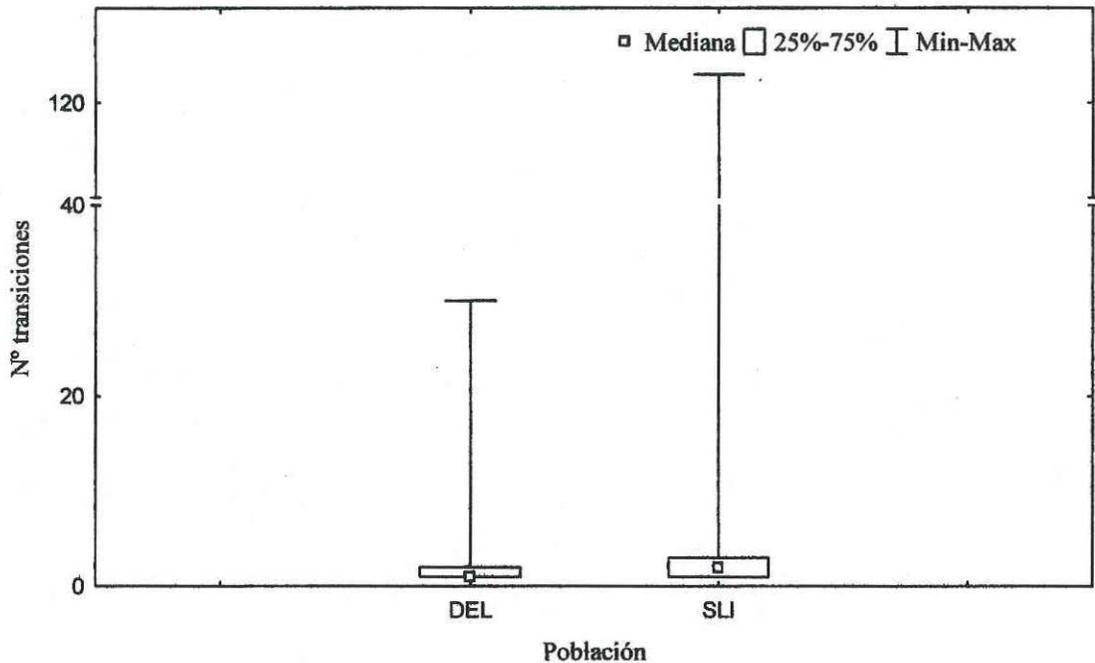
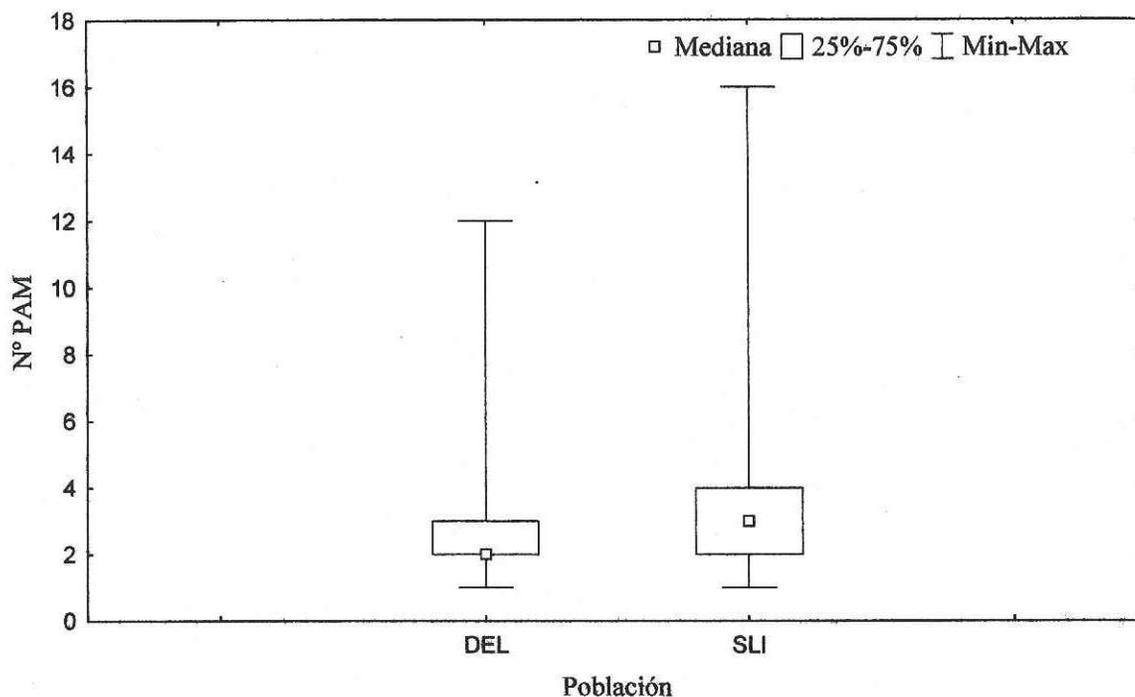


Figura 10: Distribución del Nº Trans por población. Nótese que el eje Y presenta una interrupción entre 40 y 110

En DEL (Med=1, cuartiles=1-2, min.=1, máx.=30, sesgo=5.52) los datos presentan una variación importante con respecto a la mediana, ésta se encuentra en la porción inferior del rango inter-cuartil. Por otra parte, en SLI (Med=2, cuartiles=1-3, min.=1, máx.=123, sesgo=16.04) la mediana está centrada en el rango inter-cuartil, pero el sesgo es mayor que en DEL.

La distribución del Nº PAMs distintas por secuencia entre las poblaciones de Península Valdés (DEL) e Isla Sea Lion (SLI) fue significativamente diferente (Mann-Whitney<sub>std</sub>:  $Z=-16.77$ ;  $n_{DEL}=6835$ ;  $n_{SLI}=4020$ ;  $p=0.0001$ , Fig. 11).



**Figura 11: Distribución del N° PAMs distintas por población.**

Ambas poblaciones presentan una variación en la distribución del N° PAMs por secuencia con respecto a la mediana. En DEL (Med=2, cuartiles=2-3, min.=1, máx.=12, sesgo=2.86), la mayoría de los datos se encuentra por encima de ella, mientras que en SLI (Med=3, cuartiles=2-4, min.=1, máx.=16, sesgo=2.28). La variación de la mediana está centrada entre los cuartiles, aunque se presentan valores muy extremos

La distribución de las frecuencias de las SPAMs entre las dos poblaciones fue significativamente diferente (PLRV:  $G=2627.05$ ;  $p=0.0001$ ).

### III.2.2. Fase Reproductiva

Los valores estadísticos de las distribuciones por N° Trans. en las secuencias por fase (Fig.12) se resumen en la tabla IV.

Tabla IV: Resumen estadístico descriptivo de la distribución de N° Trans. por fase

Estadística	preri	prepi	pico	postpi
mediana	2	1	1	2
cuartil inferior	1	1	1	1
cuartil superior	3	2	2	2
mínimo	1	1	1	1
máximo	38	123	68	22
sesgo	4.99	20.72	15.81	4.81

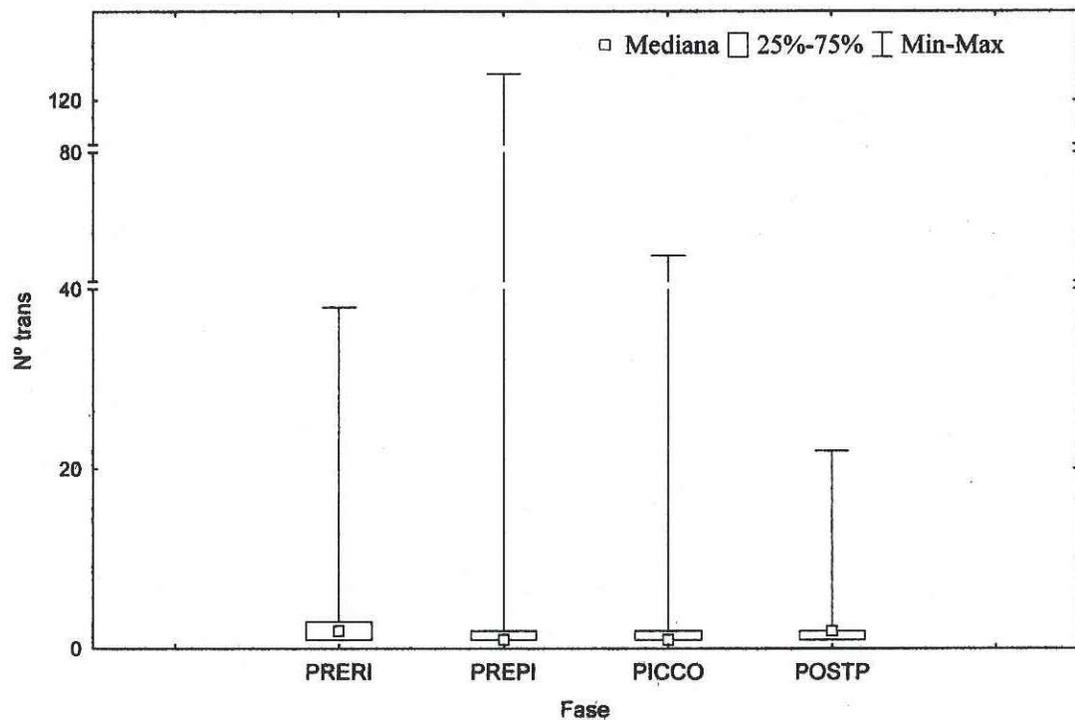


Figura 12: Distribución del N° Trans. de las cuatro fases reproductivas. Nótese que el eje Y presenta dos interrupciones entre 40 y 65, y 80 y 115

La fase con mayor variación de transiciones es la pre-pico, la fase más centralizada es la pre-reproductiva pues su mediana se encuentra centrada entre los cuartiles inferior y

superior, lo cual no ocurre en las otras fases, en las cuales los datos se localizan en su mayoría por debajo de la mediana.

**Tabla V: Valores de pruebas de Mann-Whitney  $_{Std}(Z)$ .aplicadas al N° Trans. por pares de fases**

<b>comparación</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
<b>preri y prepi</b>	<b>5.91</b>	<b>0.0001</b>
<b>preri y pico</b>	<b>10.16</b>	<b>0.0001</b>
<b>preri y postpi</b>	<b>3.78</b>	<b>0.0001</b>
<b>prepi y pico</b>	<b>8.7</b>	<b>0.0001</b>
<b>pico y postpi</b>	<b>-4.78</b>	<b>0.001</b>
<b>prepi y postpi</b>	<b>-0.83</b>	<b>p&gt;0.05</b>

Las distribuciones del N° Trans. por fase son distintas (Kruskal-Wallis:  $H=206.99$ ;  $p=0.0001$ ), cuyas diferencias se obtuvieron por medio de pruebas pareadas de Mann-Whitney (Tabla V)

La tabla VI presenta los valores estadísticos de las frecuencias del N° PAM por fase reproductiva (fig.13)

**Tabla VI: Resumen estadístico descriptivo de la distribución del N° PAM por fase**

	<b>preri</b>	<b>prepi</b>	<b>pico</b>	<b>postpi</b>
<b>mediana</b>	3	2	2	2
<b>cuartil inferior</b>	2	2	2	2
<b>cuartil superior</b>	4	3	3	3
<b>mínimo</b>	1	1	1	1
<b>máximo</b>	12	16	12	9
<b>sesgo</b>	1.73	2.43	2.76	1.89

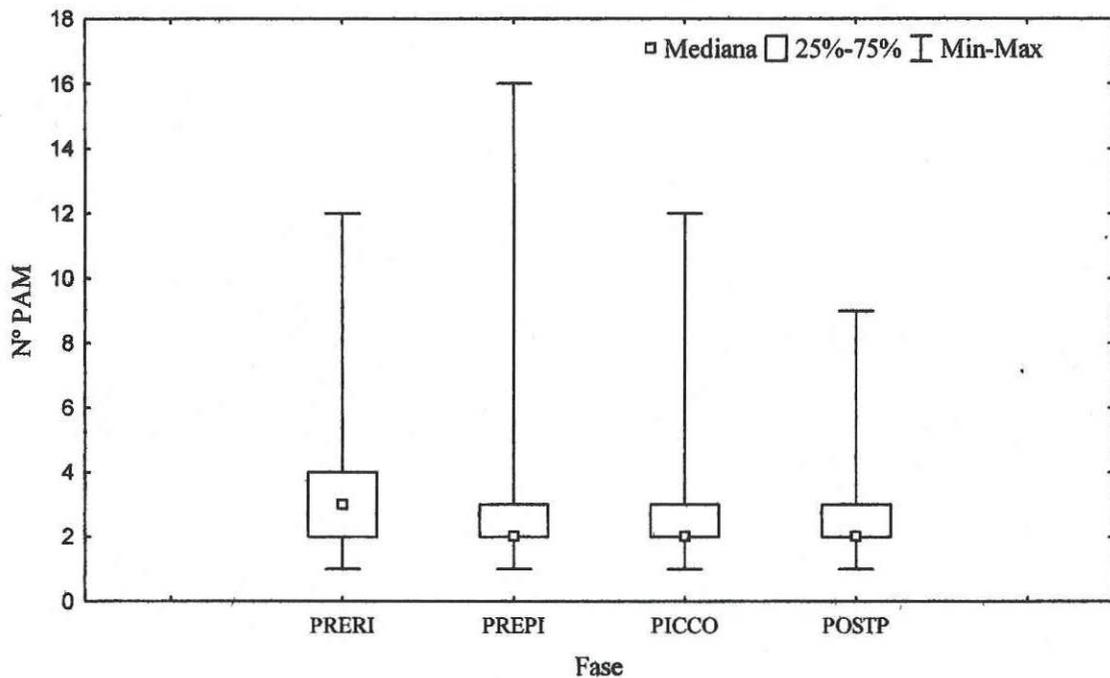


Figura 13: Distribución del N° PAM de las fases reproductivas.

La fase con mayor variación es nuevamente la pre-pico y la fase pre-reproductiva la más centralizada, mas su mediana se encuentra centrada entre los cuartiles inferior y superior. Las distribuciones del N°.PAM distintas en una secuencia por fases son distintas (Kruskal-Wallis:  $H=185.34$ ;  $p<0.0001$ ), las diferencias se evaluaron por medio de pruebas pareadas (Tabla VII)

Tabla VII: Valores de pruebas de Mann-Whitney<sub>Std</sub> (Z) aplicadas al N° PAM por pares de fases

Comparación	Z	p
preri y prepi	5.12	0.0001
preri y pico	9.29	0.0001
preri y postpi	3.81	0.001
prepi y pico	8.76	0.0001
pico y postpi	3.79	0.001
prepi y postpi	0.06	>0.05

Las fases prepico y postpico no son estadísticamente diferentes en cuanto al N°. PAM

Las distribuciones de frecuencias de las SPAMs entre las fases son heterogéneas (PLRV:  $G=1896.32$ ;  $p=0.0001$ ), las diferencias se evaluaron por pruebas pareadas (Tabla VIII), mientras que las correlaciones se presentan en la tabla IX

Tabla VIII: Diferencias en las frecuencias de SPAMs entre pares de fases reproductivas.

Comparación	G	p
preri vs. prepi	544.79	0.0001
preri vs. pico	2185.39	0.0001
preri vs. postpi	887.59	0.0001
prepi vs. pico	600.89	0.0001
prepi vs. postpi	1146.16	0.0001
pico vs. postpi	270.25	0.0001

Tabla IX: Valores de correlación ( $r_s$ ) entre las fases. (estimación paramétrica de p con corrección de Bonferroni)

	preri	prepi	pico	postpi
preri		0.868	0.872	0.832
prepi	$p<0.0001$		0.929	0.751
pico	$p<0.0001$	$p<0.0001$		0.911
postpi	$p<0.0001$	$p<0.0001$	$p<0.01$	

Las fases con mayor correlación son la prepico y la pico.

### III.3. Influencia de rasgos fenotípicos sobre el etograma

#### III.3.1. Tipo de interactor

Las frecuencias de las pautas entre los dos tipos de interactores (macho actor y macho reactor) son heterogéneas. (PLRV:  $G=36627.33$ ;  $p=0.0001$ ).

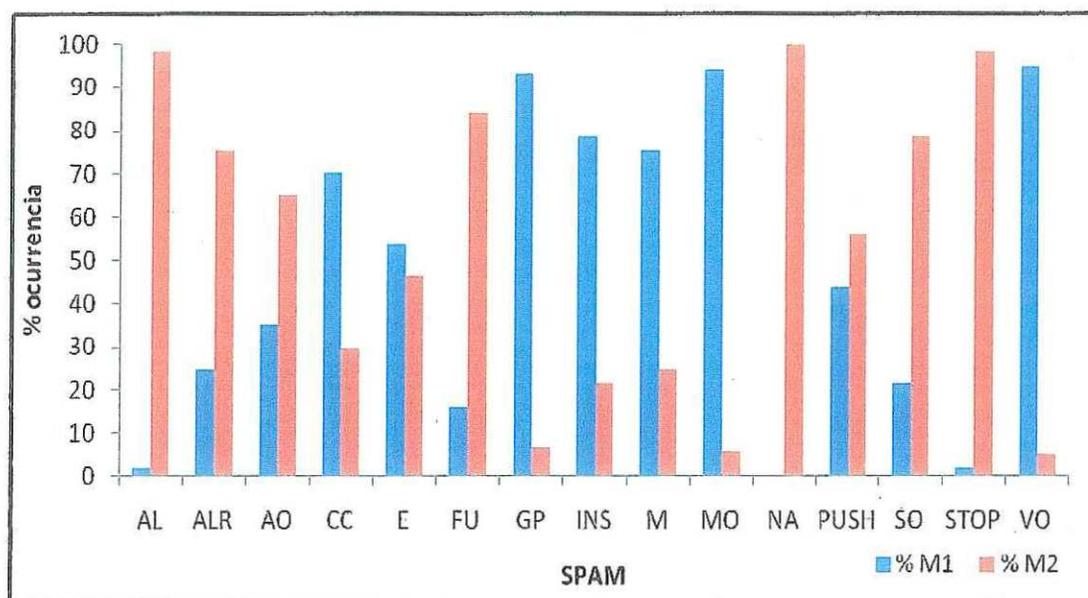


Figura 14: Porcentajes de ocurrencia de las SPAMs por tipo de interacto. M1= macho actor, M2=macho reactor

Ciertas pautas de agresión (VO y MO) se atribuyen mayormente a machos actores, mientras que los machos reactivos se caracterizan por emplear más ciertas pautas de retroceso (AL, ALR, FU, SO, STOP; Fig. 14).

### III.3.2. Categoría de edad

Las distribuciones de N° Trans. por secuencia son diferentes en las distintas combinaciones de diadas de categoría de edad (Kruskal-Wallis:  $H_{22}=359.25$ ;  $p=0.0001$ ) lo mismo ocurre con las distribuciones de N° PAM distintas (Kruskal-Wallis:  $H_{22}=336.34$ ;  $p=0.0001$ ).

No hay homogeneidad en las frecuencias de pautas entre categorías de edad (PLRV:  $G=966.45$ ;  $p=0.0001$ ). Empero, la frecuencia de las SPAMs pueden tener una tendencia según la categoría de edad, por lo que se analizaron los datos por medio de una prueba de tendencia de Cochran-Armitage. Los resultados de dicha prueba, aplicada a las SPAMs del macho actor por categoría de edad, se presentan en la tabla X (Fig.15), mientras que los del macho reactor se presentan en la tabla XI (Fig. 16).

**Tabla X: Prueba de tendencia de Cochran-Armitage (C-A) en las categorías de edad para el macho actor. Z: valor estandarizado de C-A, p: significación. La última columna indica el sentido de la tendencia (+ = positiva; - = negativa).**

<b>SPAM</b>	<b>C-A</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>	<b>Tendencia</b>
AL	548	-8.003	0.0001	(-) SAM 3 a AD
ALR	427	-8.469	0.0001	(-) SAM 3 a AD
AO	3839	0.8761	>0.1	
CC	460	-10.21	0.0001	(-) SAM 3 a AD
E	1727	-19.54	0.0001	(-) SAM 2 a AD
FU	194	-3.772	0.0006	no hay tendencia monotónica
GP	727	5.292	0.0001	no hay tendencia monotónica
INS	694	0.9468	>0.1	
M	763	-1.582	>0.05	
MO	1.88x10 <sup>4</sup>	-6.495	0.0001	(-) SAM 3 a AD
NA	11	0.113	>0.5	
PUSH	512	-9.162	0.0001	no hay tendencia monotónica
SO	329	-9.475	0.0001	(-) SAM 2 a AD
STOP	15	0.8608	>0.1	
VO	2.76x10 <sup>4</sup>	22.55	0.0001	(+) SAM 2 a AD

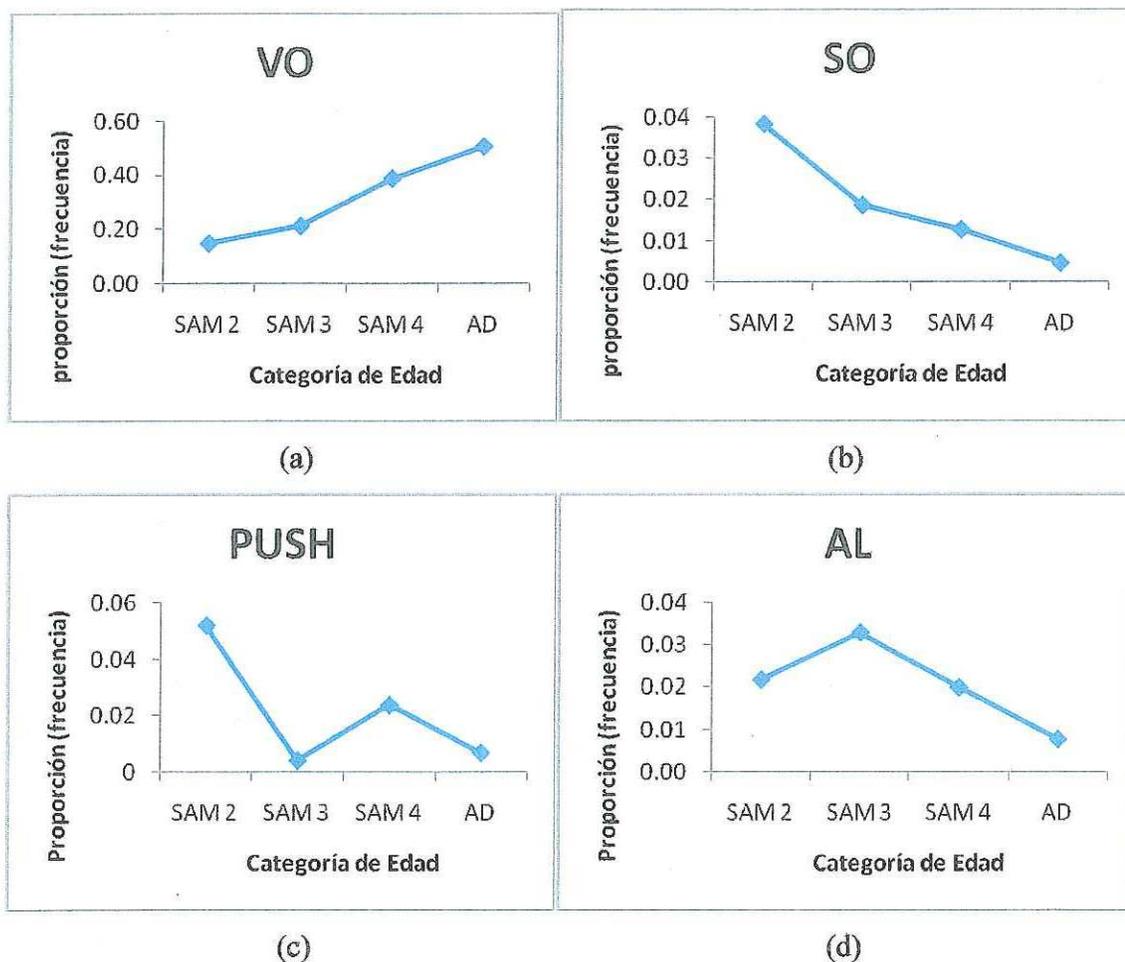


Figura 15. Ejemplos de tendencias observadas en las SPAMs con respecto a la categoría de edad para machos actores. (a) vocalización: tendencia semi monotónica positiva, (b) sumisión: tendencia semi monotónica negativa con punto de cambio en SAM3, (c): empuje: tendencia negativa general, pero no bien definida, (d) alejamiento: dos tendencias, positiva en una primera parte y negativa entre SAM3 y AD, punto de cambio en SAM3.

Hay una relación inversa entre frecuencia de SPAMs y categoría de edad, a excepción de la tendencia de VO, la cual es directamente proporcional a la categoría de edad. Sin embargo, estas tendencias no son siempre monotónicas, ni con el mismo sentido (negativo o positivo) a lo largo de las cuatro categorías de edad, sino que se observó un punto de cambio en las categorías de edad SAM 2 ó SAM 3.

**Tabla XI: Prueba de tendencia de Cochran-Armitage (C-A) en las categorías de edad para el macho reactor. Z: valor estandarizado de C-A, p: significancia, la última columna indica el sentido de la tendencia (+: positiva)**

<b>SPAM</b>	<b>C-A</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>	<b>Tendencia</b>
<b>AL</b>	23490	-6.254	0.0001	(+) SAM2 a SAM4
<b>ALR</b>	1082	0.323	>0.3	
<b>AO</b>	5289	2.013	0.01	No hay tendencia monotónica
<b>CC</b>	162	0.225	>0.4	
<b>E</b>	1424	5.310	0.0001	(+) SAM3 a AD
<b>FU</b>	774	0.306	>0.3	
<b>GP</b>	50	3.169	0.0001	No hay tendencia monotónica
<b>INS</b>	151	1.979	<0.03	(+) SAM3 a AD
<b>M</b>	224	3.532	0.001	(+) SAM2 a SAM 4
<b>MO</b>	944	5.182	0.0001	(+) SAM3 a AD
<b>NA</b>	2146	3.324	0.0001	(+) SAM3 a AD
<b>PUSH</b>	643	5.670	0.0001	(+) SAM3 a AD
<b>SO</b>	1002	0.222	>0.4	
<b>STOP</b>	637	0.484	>0.3	
<b>VO</b>	1281	10.030	0.0001	(+) SAM 3 a AD

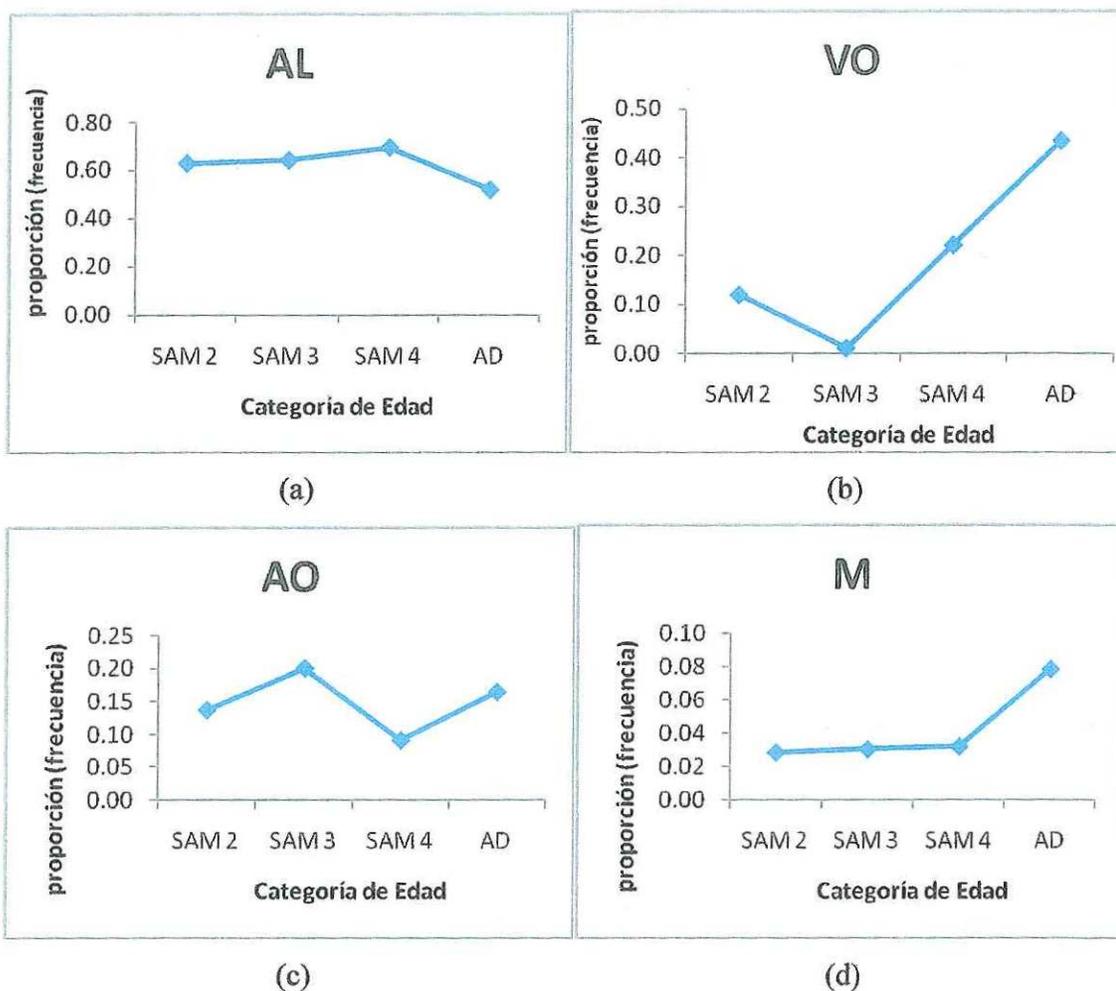


Figura 16. Ejemplos de tendencias observadas en las SPAMs con respecto a la categoría de edad para machos reactivos. (a) alejamiento: doble tendencia, positiva de SAM2 a SAM4 (punto de cambio) y negativa hasta AD, (b) vocalización: doble tendencia, negativa de SAM2 a SAM3 (punto de cambio) y positiva hasta AD, (c) alerta orientada: tendencia no definida a lo largo de las 4 categorías, (d) mordedura: tendencia positiva con punto de cambio en SAM4

En general, se observa una relación directa proporcional con la categoría de edad. Sin embargo, no es monótonica ni con el mismo signo entre las cuatro categorías de edad, sino que se observa un punto de cambio, ya sea en la categoría de edad SAM 3 ó en la SAM 4.

Las frecuencias de GPAM entre tipos de interactivo considerando las diadas son diferentes. Las frecuencias de GPAM de machos actores de categoría de edad distinta ( $E \neq$ ) fueron significativamente diferentes de machos de categoría de edad igual ( $E =$ ) (PLRV:

7;  $p=0.0001$ ). También en el caso de machos reactivos, estas comparaciones muestran diferencias significativas (PLRV:  $G=263.54$ ;  $p=0.0001$ ).

Se evaluaron digramas (secuencia de dos SPAMs) en dos partes, por un lado las secuencias que involucraban a machos de edades iguales y por otro a aquéllas que involucraban a machos de edades distintas. Hay diferencias significativas entre digramas de machos de categorías de edad iguales y los de machos de categorías distintas (PLRV:  $G=2275.17$ ;  $p=0.0001$ ; Tabla XII)

Tabla XII: Digramas más frecuentes de diadas de machos de categorías de edad iguales. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y el porcentaje acumulado (% Acum.).

Digrama	%	% Acum.
VO-AL	20.4	20.4
MO-AL	13.8	34.2
AL-MO	5.5	39.7
AL-VO	4.2	43.9
AO-MO	3.5	47.4
VO-AO	3.5	50.9
MO-AO	3.3	54.2
AO-AO	3.0	57.2
AO-VO	2.8	60.0
E-E	2.7	62.7
VO-VO	1.9	64.7
VO-NA	1.5	66.2
AO-AL	1.5	67.7
PUSH-PUSH	1.4	69.1

El digrama más representativo es vocalización-alejamiento, seguido por movimiento orientado-alejamiento con porcentajes mayores al 10%, los demás digramas presentan valores inferiores al 5%. La ocurrencia de pautas de alerta orientada, exhibición, vocalización y empuje provocan en el contrincante la misma acción como respuesta. En este caso se observó que con 5 digramas, se cubre el 50% de las digramas observados en el total de las secuencias y que los digramas más frecuentes involucran generalmente a una

pauta de alerta. Las probabilidades de transición de los digramas más representativos se muestran en la figura 17.

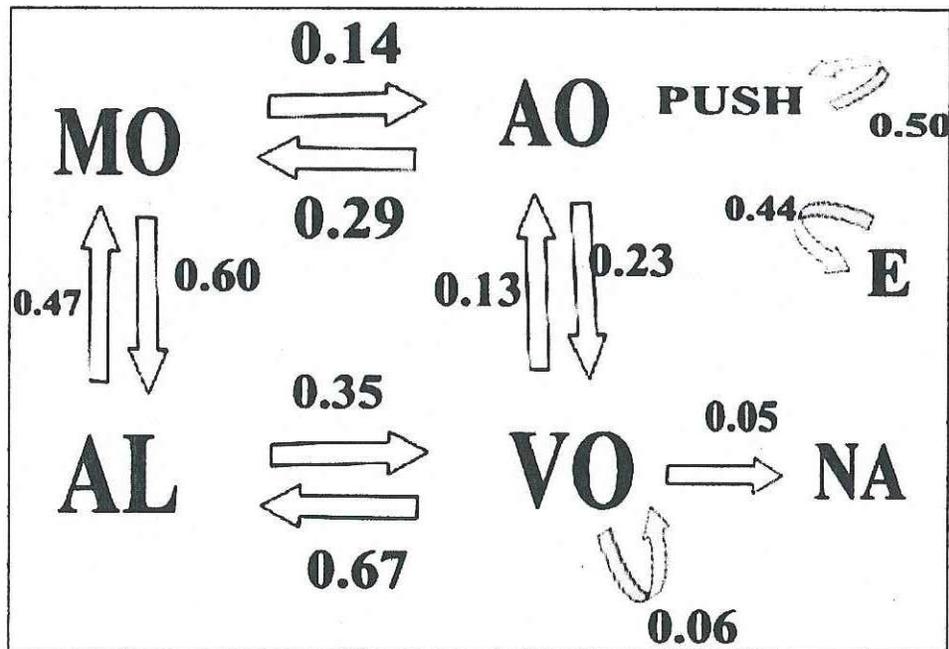


Figura 17: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes para diadas de machos de categorías de edad iguales. Los valores numéricos indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección, y las flechas curvas indican una repetición de la pauta

Se presentan siete SPAMs entre los digramas más representativos, cuyas probabilidades de transición más importantes se dan entre pautas de agresión (VO, MO) y alejamiento (AL), por otra parte, se observa que la probabilidad de transición del empuje (PUSH) es alta, lo que es lógico debido a que es un contacto bidireccional importante entre los individuos, aunque la frecuencia de dicho digrama es baja.

Los digramas más frecuentes de diadas en donde los machos son de categorías de edad distintas se resumen en la tabla XIII.

**Tabla XIII: Digramas más frecuentes de las diadas de machos de categorías de edad distintas. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y porcentaje acumulado (% Acum.).**

<b>Digrama</b>	<b>%</b>	<b>% Acum.</b>
<b>VO-AL</b>	26.6	26.6
<b>MO-AL</b>	17.6	44.2
<b>AL-MO</b>	6.1	50.4
<b>AL-VO</b>	4.6	55.0
<b>VO-AO</b>	3.4	58.4
<b>AO-AO</b>	3.2	61.6
<b>AO-MO</b>	3.0	64.6
<b>MO-AO</b>	2.7	67.3
<b>AO-VO</b>	2.5	69.8

El digrama más representativo es vocalización-alejamiento seguido por movimiento orientado-alejamiento, ambos con valores porcentuales mayores al 10%. A excepción del digrama AL-MO, los valores de los demás digramas están por debajo del 5% de frecuencia. Únicamente la ocurrencia de la pauta de alerta orientada provocan en el contrincante la misma acción como respuesta. Por otra parte, se observa que con tres digramas, se cubre el 50% de los digramas observados en el total de las secuencias, y que los digramas más frecuentes involucran generalmente también una pauta de agresión. Las probabilidades de transición de los digramas más representativos se muestran en la figura 18.

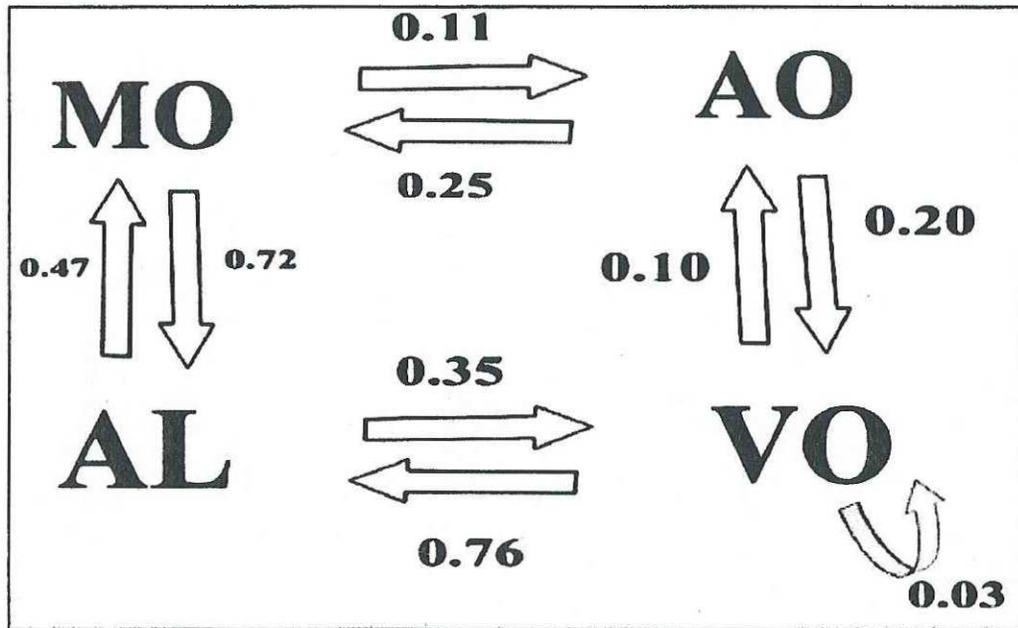


Figura 18: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes de diadas de machos de categorías de edad iguales. Los valores numéricos indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección, en donde las flechas curvas indican un repetición de la pauta

Se presentan cuatro SPAMs entre los digramas más representativos, cuyas probabilidades de transición más importantes se dan entre pautas de agresión y alejamiento, siendo las transiciones más importantes entre VO y AL, así como MO y AL.

### III.3.3. Estado reproductivo instantáneo

Las distribuciones del N° Trans. entre combinaciones de diadas de estados instantáneos reproductivos no son significativamente diferentes (Kruskal-Wallis:  $H_{29}=50.12$ ;  $p>0.05$ ), el mismo resultado se obtiene al analizar N° PAM en las secuencias (Kruskal-Wallis:  $H_{29}=50.12$ ;  $p>0.05$ ).

No hay homogeneidad en las proporciones de SPAMs entre estados. (PLRV:  $G=19050.62$ ;  $p=0.0001$ ), se realizaron pruebas pareadas para establecer en donde residen las diferencias (Tabla XIV; lista de acrónimos en Métodos 3.2.1 y Anexo)

**Tabla XIV: Valores de las pruebas G aplicadas a pares de diadas por estado reproductivo instantáneo (p corregidas con Bonferroni).**

<b>Comparación</b>	<b>G</b>	<b>p</b>
<b>H vs. B</b>	589.89	0.0001
<b>H vs. M</b>	6568.95	0.0001
<b>H vs. PE</b>	13187.33	0.0001
<b>H vs. PA</b>	301.99	0.0001
<b>H vs. S</b>	13086.29	0.0001
<b>B vs. M</b>	541.49	0.0001
<b>B vs. PE</b>	508.85	0.0001
<b>B vs. PA</b>	132.16	0.0001
<b>B vs. S</b>	503.95	0.0001
<b>M vs. PA</b>	230.103	0.0001
<b>M vs. PE</b>	190.72	0.001
<b>M vs. S</b>	208.809	0.001
<b>PA vs. PE</b>	245.92	0.0001
<b>PA vs. S</b>	192.93	0.0001
<b>PA vs. S</b>	929.67	0.0001

Los estados presentan distribuciones de frecuencias de SPAMs distintas entre sí. Se evaluaron los porcentajes de ocurrencia de las SPAMs por estado, resumido en las tablas XV para machos actores, cuyas correlaciones ( $r_s$ ) por rangos están dadas en la tabla XVI. Para machos reactivos, los mismos cálculos se observan en las tablas XVII y XVIII).

**Tabla XV: Porcentajes de ocurrencias por pauta entre los diferentes estados reproductivos instantáneos, para macho actor.**

	H	B	M	PE	PA	S
AL	16.88	2.16	5.19	22.51	0.87	52.38
ALR	14.59	0.00	4.32	24.32	0.54	56.22
AO	47.75	3.02	3.31	7.95	1.27	36.71
CC	10.84	0.99	8.87	8.87	0.00	70.44
E	11.97	1.05	8.55	30.53	0.26	47.63
FU	23.38	5.19	10.39	36.36	0.00	24.68
GP	76.11	5.26	2.43	2.02	2.43	11.74
INS	58.20	1.56	1.56	12.89	0.00	25.78
M	17.87	2.41	8.25	26.12	0.00	45.36
MO	54.91	1.40	2.79	15.55	0.73	24.63
NA	0.00	33.33	0.00	50.00	0.00	16.67
PUSH	11.06	0.00	7.83	53.46	0.00	27.65
SO	10.81	0.68	6.76	31.08	0.68	50.00
STOP	0.00	0.00	16.67	83.33	0.00	0.00
VO	71.39	2.28	1.98	13.03	0.78	10.55

Las pautas de retroceso (AL, ALR y SO) tienen mayor representación en machos solitarios y las pautas de alerta (VO, AO, MO) en machos dueños de harén con valores cercanos o mayores al 50% en machos actores.

**Tabla XVI: Valores de correlación ( $r_s$ ) entre los estados reproductivos instantáneos para macho actor (estimación paramétrica de  $p$  con corrección de Bonferroni)**

	H	B	M	PE	PA	S
H		0.845	0.644	0.652	0.755	0.727
B	$p < 0.0001$		0.626	0.514	0.739	0.664
M	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$		0.887	0.591	0.920
PE	$p < 0.0001$	$p > 0.05$	$p < 0.0001$		0.583	0.791
PA	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$		0.667
S	$p < 0.0001$	$p < 0.001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	

Se observó que los estados más relacionados son H y B, seguidos por PE y M, mientras que Pa puede considerarse como intermediario entre estos dos grupos y S el estado con menor similitud a los demás, presentando la correlación más baja con B.

**Tabla XVII: Porcentajes de ocurrencias por pauta entre los diferentes estados reproductivos instantáneos para macho reactor.**

	H	B	M	PE	PA	S
AL	1.66	1.10	11.28	44.69	0.31	40.96
ALR	6.00	0.00	12.73	33.27	1.82	46.18
AO	8.89	0.08	11.97	27.70	1.81	49.56
CC	12.39	23.89	0.88	16.81	0.88	45.13
E	14.93	0.00	6.33	40.12	0.60	38.01
FU	6.55	0.49	8.50	39.08	0.49	44.90
GP	16.67	0.00	22.22	22.22	5.56	33.33
INS	22.06	0.00	13.24	33.82	1.47	29.41
M	15.96	0.00	5.32	26.60	2.13	50.00
MO	21.90	0.00	8.35	29.12	0.23	40.41
NA	6.44	0.00	9.24	42.76	0.75	40.80
PUSH	13.61	5.10	6.12	43.54	0.00	31.63
SO	5.23	0.19	11.78	29.53	2.06	51.21
STOP	1.49	0.60	12.20	71.13	2.08	12.50
VO	23.11	1.11	5.18	43.25	0.55	26.80

Los estados de macho solitario y macho periférico presentan entre los dos, los porcentajes más altos (superiores a 40%) en prácticamente todas las pautas en los machos reactores.

**Tabla XVIII: Valores de correlación ( $r_s$ ) entre estados instantáneos para macho reactor (estimación paramétrica de  $p$  con corrección de Bonferroni)**

	H	B	M	Pe	Pa	S
H		0.684	0.535	0.5730	0.576	0.582
B	$p > 0.5$		0.387	0.468	0.310	0.473
M	$p > 0.5$	$p < 0.015$		0.927	0.781	0.946
PE	$p > 0.5$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$		0.687	0.825
PA	$p < 0.011$	$p > 0.5$	$p > 0.5$	$p > 0.05$		0.719
S	$p > 0.5$	$p < 0.015$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p > 0.5$	

En este caso, se observó que no todos los estados están estadísticamente relacionados unos con los otros. Los estados más similares son M y S, seguidos por una similitud en menor grado con PE (ambos estados). Por otro lado H y PA presentan una relación en menor grado entre sí, pero importante.

Las frecuencias de GPAM entre tipos de interactor considerando las diadas son diferentes. Por un lado para machos actores de estado instantáneo distinto ( $S \neq$ ), éstas fueron significativamente diferentes a aquéllas de machos de estado instantáneo igual ( $S =$ ) (PLRV:  $G=866.15$  ( $p=0.0001$ )). También en el caso de machos reactivos, estas comparaciones mostraron diferencias significativas (PLRV:  $G=1067.82$   $p=0.0001$ ).

Se evaluaron los digramas en dos partes, por un lado las secuencias que involucraban a machos de estados instantáneos similares y por otro a aquellas que involucraban a machos de estado instantáneo distinto, los más frecuentes se resumen en la tabla XIX. La frecuencia de digramas entre los dos tipos de diadas son significativamente diferentes (PLRV:  $G=7601.35$ ;  $p=0.0001$ )

**Tabla XIX: Digramas más frecuentes de SPAMs cuando las diadas presentan machos de estados reproductivos instantáneos iguales. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y el porcentaje acumulado (% Acum.)**

<b>Digrama</b>	<b>%</b>	<b>% Acum.</b>
MO-AL	14.5	14.5
VO-AL	12.5	27
AO-AO	4.1	31.1
MO-AO	4.1	35.2
E-E	4.0	39.2
AO-MO	3.4	42.5
AL-MO	3.0	45.6
AL-VO	2.7	48.3
VO-VO	2.3	50.6
AO-VO	2.3	52.9
VO-AO	2.2	55.1
AO-AL	1.9	57.0
<b>PUSH-PUSH</b>	1.9	58.9
MO-VO	1.5	60.4
MO-MO	1.4	61.7
MO-ALR	1.3	63.1
ALR-MO	1.3	64.4
MO-SO	1.3	65.7
VO-MO	1.1	66.8
E-SO	1.1	67.9
E-ALR	1.0	68.9
VO-NA	1.0	69.8

El digrama más representativo es movimiento orientado-alejamiento seguido por vocalización-alejamiento, con valores porcentuales mayores al 10%, el resto de los valores observados son menores al 5%. Nuevamente aparecen pautas de exhibición y empuje, que a su vez tienen la misma acción como respuesta. Se observó que con nueve digramas, se cubre el 50% de las digramas observados en el total de las secuencias y que los digramas más frecuentes involucran generalmente una pauta de alerta. Las probabilidades de transición de los digramas más representativos se muestran en la figura 19.

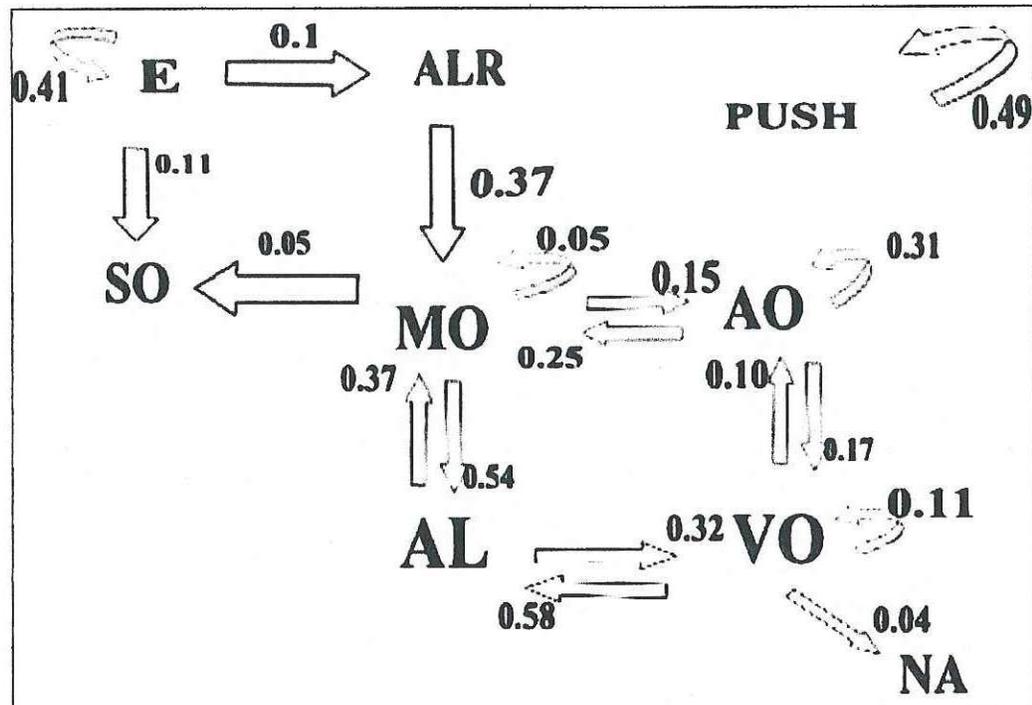


Figura 19: Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes para diadas de machos de estados reproductivos instantáneos iguales. Los valores indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección, en donde de las flechas curvas indican una repetición de la pauta.

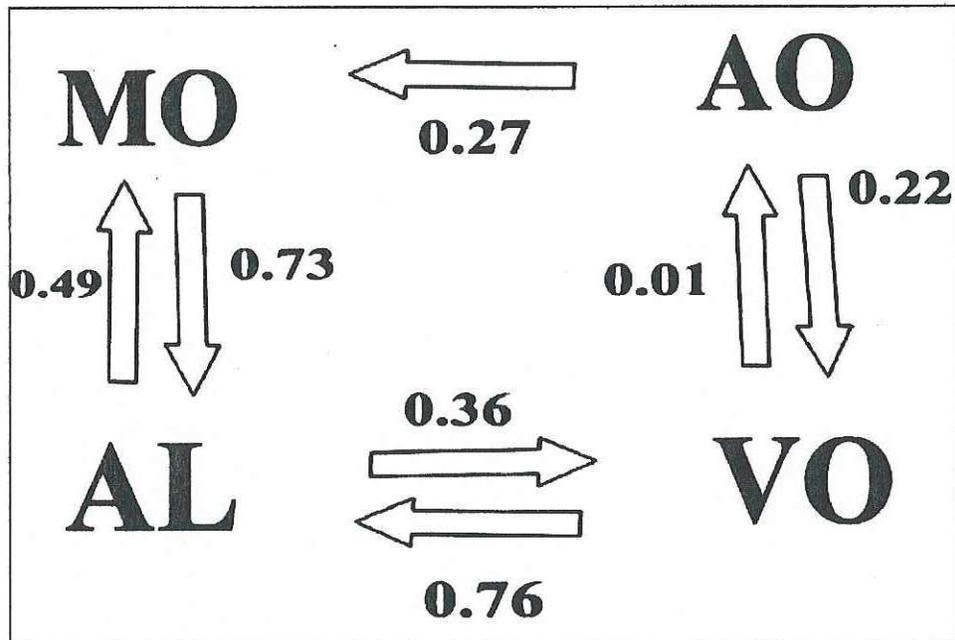
Se presentan nueve SPAMs entre los digramas más representativos, cuyas probabilidades de transición más importantes se dan entre pautas de agresión y alejamiento, pues se observa que las transiciones más importantes ocurren entre la vocalización y/o el movimiento orientado y el alejamiento; además tanto el empuje como la exhibición presentan una regresividad también importante.

Los digramas más frecuentes de diadas en que los machos son de estados reproductivos instantáneos distintos se resumen en la tabla XX.

**Tabla XX: Digramas más frecuentes de las diadas de machos de estados reproductivos instantáneos distintos. Los valores están dados en porcentaje de ocurrencia (%) y acumulado (% Acum.)**

<b>Digrama</b>	<b>%</b>	<b>% Acum.</b>
<b>VO-AL</b>	28.7	28.7
<b>MO-AL</b>	16.6	45.4
<b>AL-MO</b>	7.0	52.4
<b>AL-VO</b>	5.0	57.5
<b>VO-AO</b>	3.9	61.4
<b>AO-MO</b>	3.2	64.6
<b>AO-VO</b>	2.7	67.3

El digrama más representativo es vocalización-alejamiento seguido por movimiento orientado-alejamiento, ambos con valores porcentuales mayores al 10%; el resto de los valores, a excepción de AL-MO son menores al 5%. Se observó que con tres digramas se cubre el 50% de las digramas observados en el total de las secuencias y que los digramas más frecuentes involucran generalmente una pauta de agresión. Las probabilidades de transición de los digramas más representativos se muestran en la figura 20.



**Figura 20:** Esquema cinemático de las transiciones más frecuentes de diadas de machos de estados reproductivos instantáneos distintos. Los valores numéricos indican la probabilidad de transición, las flechas su dirección.

Se presentan cuatro SPAMs entre los digramas más representativos, cuyas probabilidades de transición más importantes se dan entre la vocalización y el alejamiento, al igual que entre el movimiento orientado y el alejamiento.

#### III.4. Complejidad del etograma y las secuencias considerando ciertos factores

##### III.4.1 Etograma

Se evaluó la aportación individual de cada SPAM a la entropía general del etograma (Tabla XXI).

**Tabla XXI: Entropías individuales de las SPAMs.  $H_{0i}$ =entropía de orden cero. individual;  $H_{1i}$ =entropía de primer orden individual.**

<b>SPAM</b>	<b><math>H_{0i}</math></b>	<b><math>H_{1i}</math></b>
<b>AL</b>	0.53	0.179
<b>VO</b>	0.50	0.419
<b>MO</b>	0.40	0.290
<b>AO</b>	0.33	0.284
<b>E</b>	0.17	0.117
<b>NA</b>	0.14	0.026
<b>ALR</b>	0.10	0.047
<b>SO</b>	0.10	0.028
<b>PUSH</b>	0.086	0.038
<b>FU</b>	0.086	0.004
<b>M</b>	0.06	0.011
<b>STOP</b>	0.06	0.006
<b>INS</b>	0.06	0.004
<b>CC</b>	0.05	0.013
<b>GP</b>	0.05	0.004
<b>TOTAL</b>	2.73	1.471

Los valores entrópicos del etograma fueron:  $H_{\text{máx}}=4.17$ ,  $H_0=2.726$ ,  $H_1=1.471$ . La pendiente entrópica presentó un valor  $b=-1.349$  (Fig. 21).

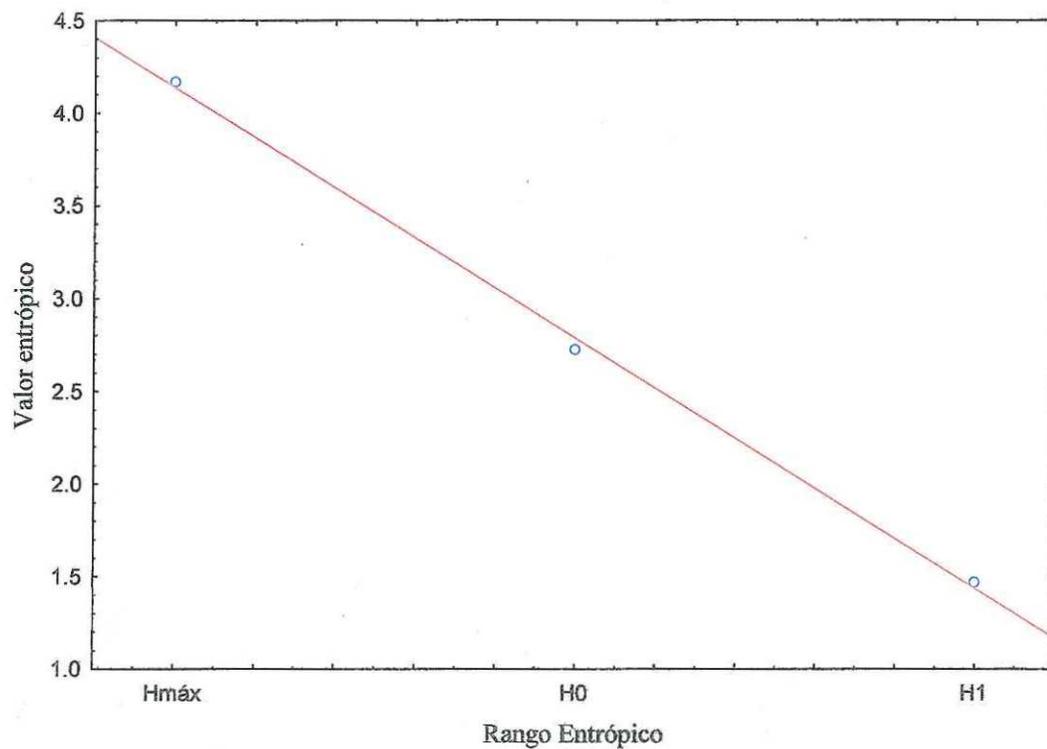


Figura 21: Pendiente de Shannon para el total de las secuencias.

### III.4.2. Población

En DEL los valores entrópicos fueron  $H_{máx}=3.81$ ,  $H_0=1.74$ ,  $H_1=1.05$ , por lo que la pendiente entrópica presentó un valor  $b = -1.38$ , mientras que en SLI los valores entrópicos fueron:  $H_{máx}=3.91$ ,  $H_0=2.39$ ,  $H_1=1.6$ , por lo que la pendiente entrópica presentó un valor  $b=-1.16$  (Fig. 22).

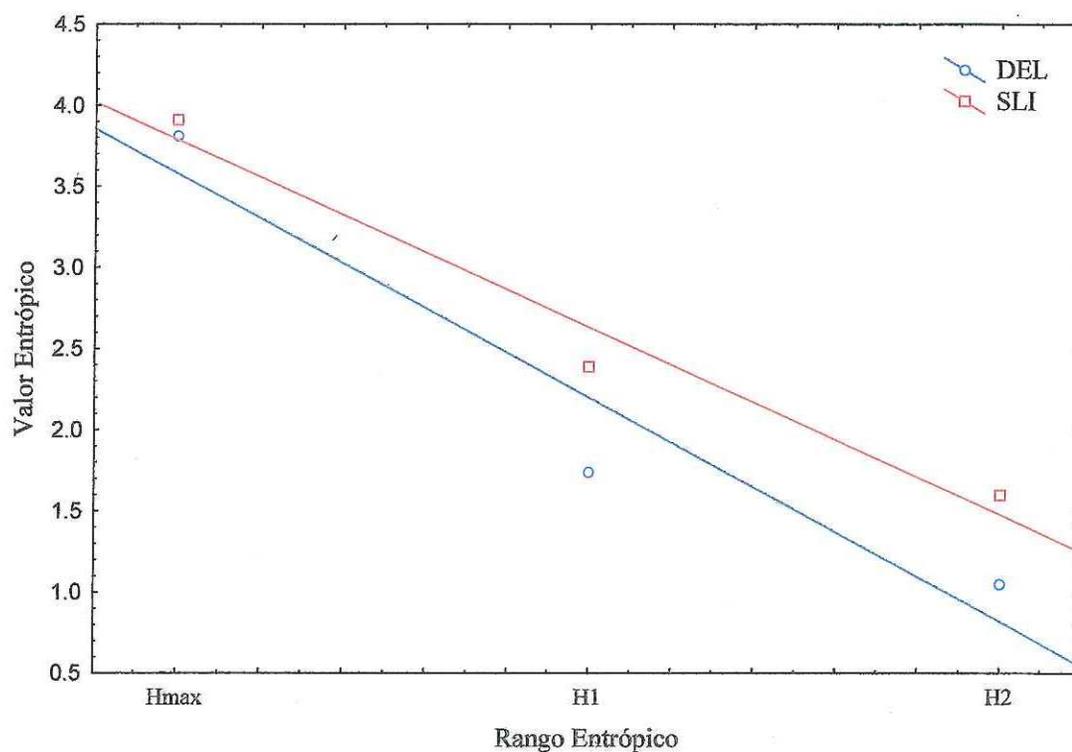


Figura 22: Pendiente de Shannon de las poblaciones. DEL y SLI.

Se observa que la pendiente de DEL es más negativa que la de SLI, lo cual sugiere que los machos en DEL tienen un sistema de comunicación más estereotipado que los machos en SLI.

#### III.4.3 Categoría de edad

Se evaluaron las entropías por categoría de edad, por un lado para los machos actores, y por otro para los machos reactivos. Las entropías asociadas a los machos actores por categoría de edad, al igual que los valores de pendiente, se resumen en la tabla XXII.

Tabla XXII: Valores entrópicos y pendiente de Shannon de los machos actores por categoría de edad.

	SAM2	SAM3	SAM4	AD	SAM
$H_{m\acute{a}x}$	3.81	3.46	3.91	3.91	3.91
$H_0$	3.29	2.65	3.05	2.8	3.13
$H_1$	2.03	1.06	1.51	1.28	1.66
Pendiente	-0.89	-1.2	-1.2	-1.32	-1.13

La pendiente más negativa se le atribuye a la categoría de edad de machos adultos, y la de menor valor es la de la categoría SAM2. Se observa que las pendientes entre los pares de categorías de edad son diferentes entre sí a excepción de las pendientes de entropía de SAM2 y SAM4. Por otra parte cabe notarse que la pendiente de AD es más negativa que la de los subadultos (SAM) (Fig. 23).

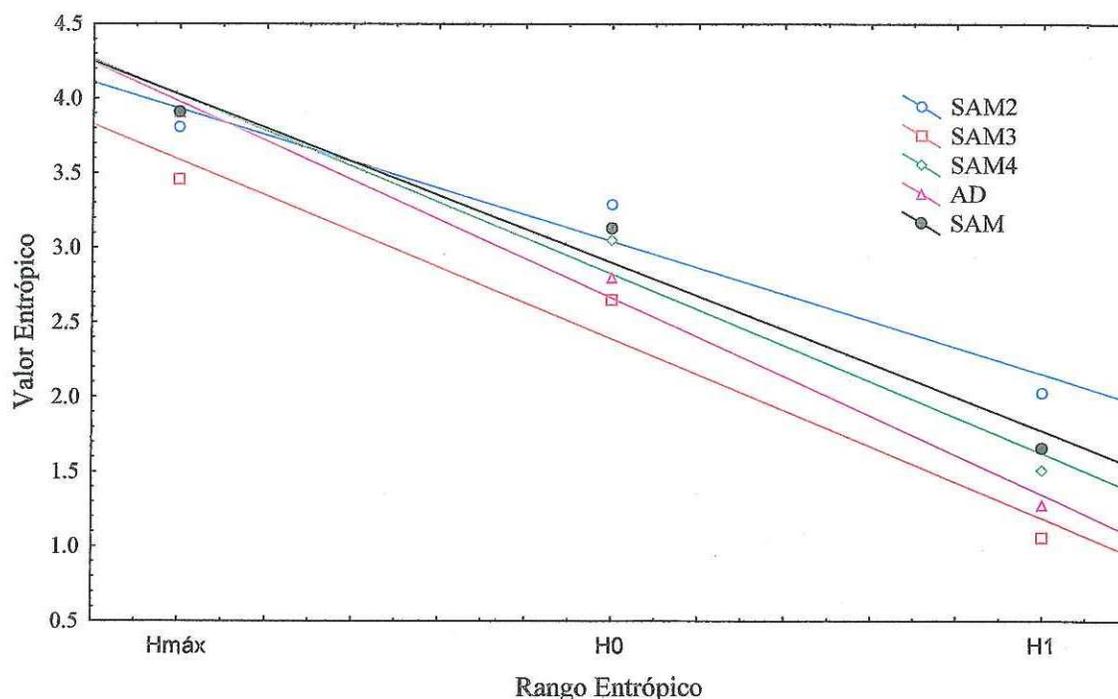


Figura 23: Pendientes de Shannon de los machos actores por categoría de edad.

Las entropías y pendientes asociadas a los machos reactivos por categoría de edad se resumen en la tabla XXIII (fig. 24)

Tabla XXIII: Valores entrópicos y pendientes de Shannon de los machos reactivos por categoría de edad.

	SAM2	SAM3	SAM4	AD	SAM
Hmáx	3.91	3.91	3.91	3.91	3.91
H0	2.97	2.72	2.75	3.04	2.8
H1	1.53	1.25	1.18	1.5	1.29
Pendiente	-1.19	-1.33	-1.37	-1.2	-1.31

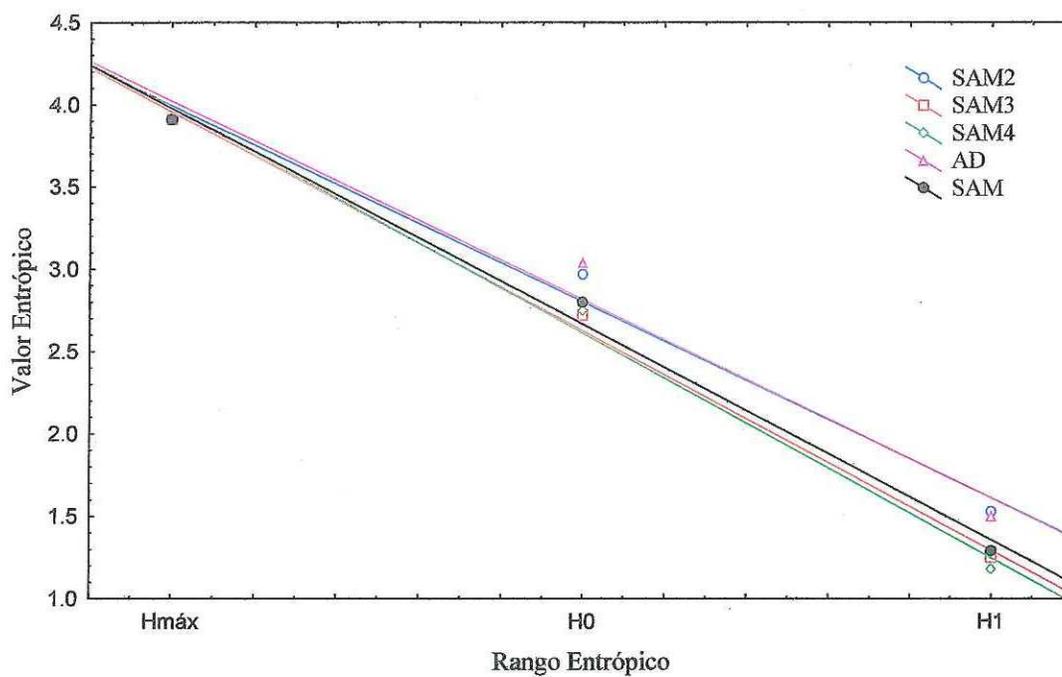


Figura 24 Pendientes de Shannon de los machos reactivos por categoría de edad

La pendiente más negativa se le atribuye a la categoría de edad de machos subadultos 4, y la de menor valor es la de la categoría SAM2, aunque ésta es similar a la de AD. Además, la pendiente de SAM es más negativa que la de los adultos (Fig. 24).

Se realizó una comparación de las entropías obtenidas de las secuencias que involucraban a machos de la misma categoría de edad y machos de categorías de edad distintas. Las entropías asociadas a los tipos de diadas al igual que los valores de pendiente respectivos se resumen en la tabla XXIV (fig.25)

Tabla XXIV: Entropías y pendiente de Shannon para diadas de categorías de edad iguales (E=) y distintas (E≠).

	E ≠	E =
Hmáx	3.91	3.7
H0	2.79	2.82
H1	1.31	1.02
pendiente	-1.30	-1.34

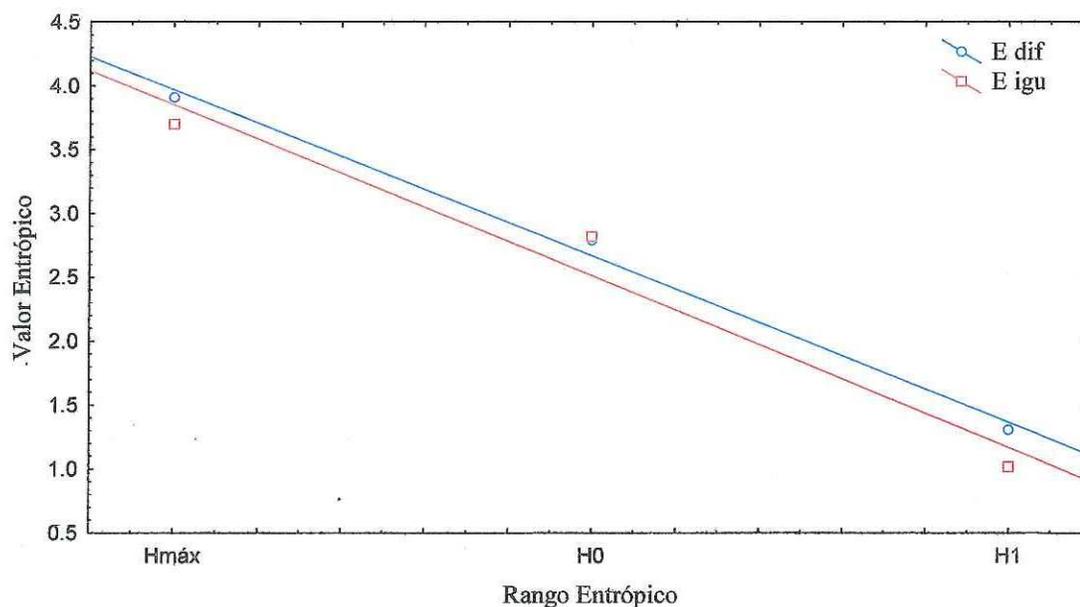


Figura 25: Pendiente de Shannon de los tipos de diada por categoría de edad diferentes (E dif) e iguales (E igu.).

La pendiente más negativa se atribuye a diadas en las que los machos son de la misma categoría de edad, aunque la diferencia es mínima.

#### III.4.4. Estado reproductivo instantáneo

Se evaluaron por separado las entropías asociados al macho actor (Tabla XXV; Fig.26) y al macho reactor considerando la agrupación de estados reproductivos instantáneos de los machos por asociación al harén (Tabla XXVI, Fig.27).

**Tabla XXV: Valores entrópicos y pendiente de Shannon de los machos actores por tipo de asociación al harén**

	MAH	NH	H
<b>Hmáx</b>	3.91	3.91	3.91
<b>H0</b>	3.09	3.17	2.51
<b>H1</b>	1.54	1.75	1.00
<b>Pendiente</b>	-1.19	-1.08	-1.46

En este caso solamente se compararon las pendientes entre machos dueños de harén (H) y las otras dos categorías, pues los machos no dueños (NH) incluyen a los machos asociados al harén (MAH).

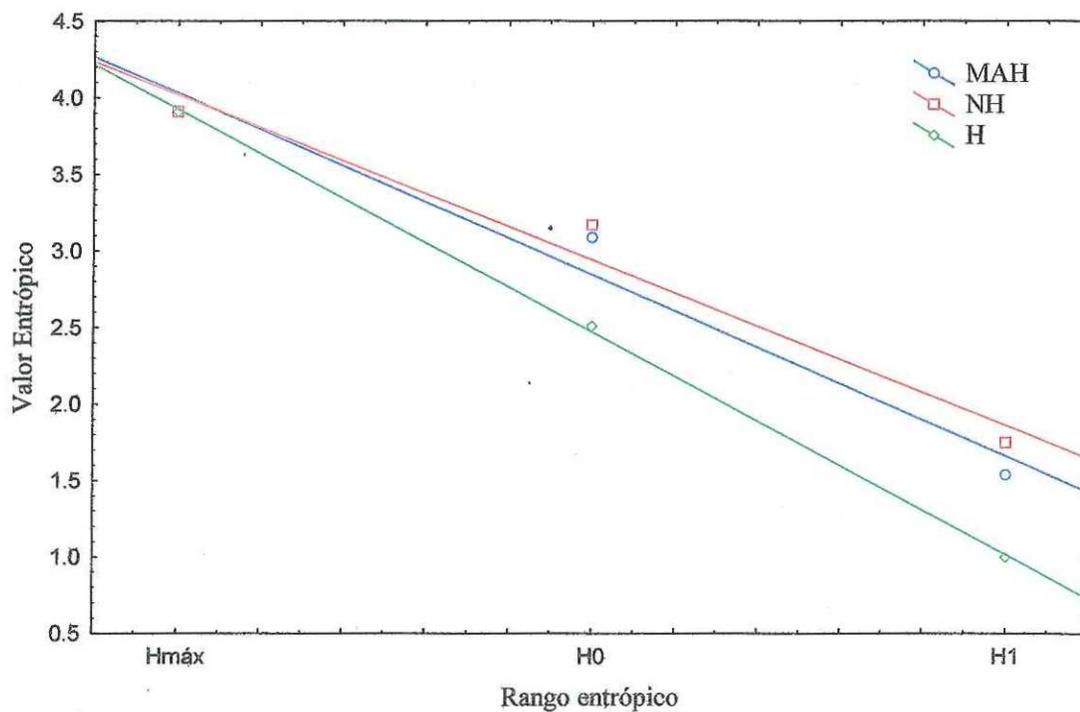


Figura 26: Pendientes de Shannon de los machos actores por tipo de asociación al harén

Los machos dueños de harén presentan la pendiente entrópica más negativa en cualquiera de las dos comparaciones, lo que indica que se comunican de forma más compleja.

Tabla XXVI: Valores entrópicos y pendientes de Shannon de los machos reactivos por tipo de asociación al harén

	MAH	NH	H
$H_{máx}$	3.91	3.91	3.91
$H_0$	2.78	2.87	3.20
$H_1$	1.16	1.35	1.70
Pendiente	-1.36	-1.28	-1.11

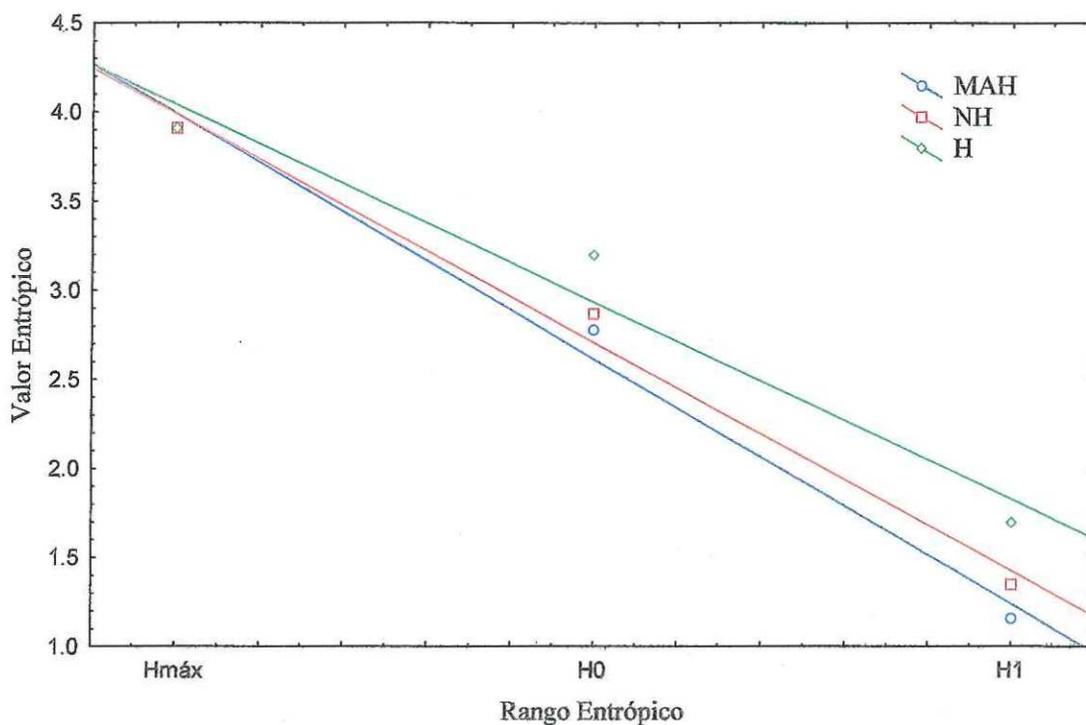


Figura 27: Pendientes de Shannon de los machos reactivos por tipo de asociación al harén

Nuevamente sólo se compararon las pendientes entre machos dueños de harén (H) y las otras dos categorías. Se observa que tanto los machos asociados al harén como los machos no dueños presentan una pendiente ligeramente más negativa que los machos dueños de harén, lo que indica que su comunicación es más compleja.

Se realizó una comparación de las entropías obtenidas de las secuencias que involucraban a machos del mismo estado reproductivo instantáneo y machos de estados distintos. Las entropías asociadas a los tipos de diadas al igual que los valores de pendiente respectivos se resumen en la tabla XXVII (Fig.28)

Tabla XXVII: Entropías y pendiente de Shannon para diadas de estados iguales (S=) y estados distintos (S≠).

	S=	S≠
<b>Hmáx</b>	3.91	3.7
<b>H0</b>	2.71	2.92
<b>H1</b>	1.18	1.22
<b>pendiente</b>	-1.37	-1.24

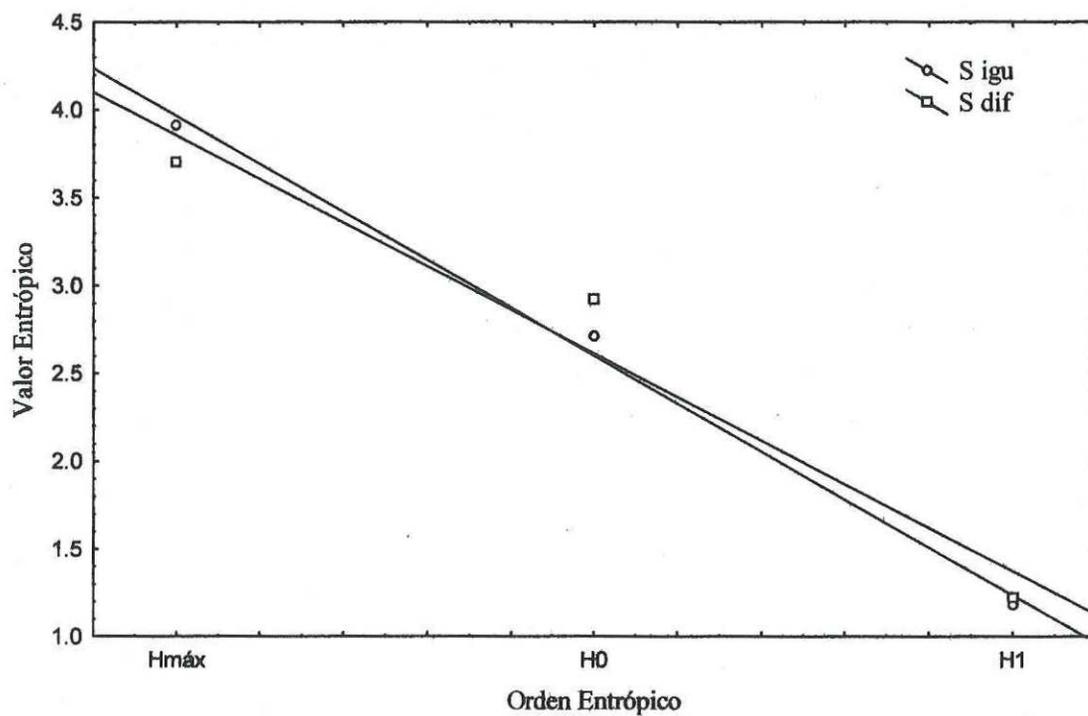


Figura 28: Pendiente de Shannon de los tipos de diada por estado distinto (S dif) y estados iguales (S.igu)

Se observa que la pendiente es más negativa cuando los machos son de estados iguales, la comunicación es más compleja.

---

## IV.DISCUSIÓN

---

### IV.1. Etograma agonístico

En este trabajo, el etograma de la foca elefante del sur presentó 52 pautas (PAMs) basadas en 15 pautas principales (SPAMs), de las cuales seis fueron de agresión y seis de derrota, mientras que en el resto los individuos permanecieron estáticos. Sin embargo, en un estudio realizado por McCann (1981), se identificaron 14 pautas, nueve indicaban agresión y cinco derrota, mientras que en un trabajo realizado por Sandegren (1976) el etograma agonístico de FEN se definió por 16 pautas modulares, de las cuales 10 son agresivas y siete que indicaban derrota. En estos dos trabajos, se hace mayor énfasis en las vocalizaciones, pues se identificaron hasta cuatro tipos distintos de ellas. McCann indica que una de las vocalizaciones se emplea únicamente frente a hembras (V0), mientras que las otras tres ocurren en encuentros agonísticos, pero al igual que en el trabajo de Sandegren, tres de estas vocalizaciones se emplean en situaciones de agresión y la cuarta en situación de sumisión; en este trabajo se diferenciaron únicamente dos vocalizaciones una agresiva y una que indicaba derrota. Sanvito y Galimberti (2000;, 2003) desglosaron los componentes de las vocalizaciones, que les permitió evaluar la estructura de esta PAM y hacer una comparación entre DEL y SLI. A pesar de las diferencias de descripción, los etogramas de McCann, Sandegren y el obtenido en este trabajo son muy similares, lo que parece indicar que el comportamiento de foca elefante es muy estereotipado. En comparación al etograma agonístico de otros pinnípedos, el de FES es variado, por ejemplo la foca de puerto (*Phoca vitulina*) presenta un etograma agonístico de ocho pautas (Sullivan, 1982), el lobo marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) presenta también ocho elementos agonísticos (Gentry, 1974). El etograma de otros organismos sociales, como el de mandas de caballos muestra 44 pautas (McDonnell y Haviland, 1995), mientras que el de leones africanos (*Panthera leo*) 14 pautas (Rudnai, 1973), además con respecto a otros trabajos sobre comportamiento agonísticos, se notó que el del cangrejo de río (*Procambarus acutus acutus*) consta de 20 PAMs (Gherardi y Pieraccini, 2004), y finalmente el del camaleón de Carolina (*Anolis*

*carolinensis*) cuenta con 26 pautas (Cooper, 1977), por lo que a grandes rasgos el etograma de FES es simple.

La integridad del etograma calculada en este trabajo fue de 0.99. Es decir que el esfuerzo de campo fue suficiente, y por lo tanto se estima que la descripción del comportamiento agonístico de la foca elefante del sur fue adecuada y completa. Resultados similares se recuperaron de publicaciones con respecto a otros repertorios de comportamiento, como el de monos Rhesus (0.999), niños (0.999) y hormigas obreras de la especie *Leptothorax curvispinosus* (0.999) (Fagen y Goldman, 1977).

En este trabajo, al considerar tanto la frecuencia de ocurrencia como el número de interacciones en las que aparece cierta PAM una o más veces, la pauta más representativa es el alejamiento (AL, Tabla II). Por su parte, Bartholomew y Collias (1962) notaron en FEN que gran parte de las interacciones entre machos de diferentes niveles jerárquicos se resuelve con la vocalización del macho dominante y la reacción de alejamiento del macho subordinado, aunque ello no se observa en una población de FEN ubicada en San Benito, Baja California, México (Galimberti, comunicación personal). Estos resultados, son lógicos pues la interacción se termina al retirarse uno de los dos contrincantes; como indica Galimberti (1995), el resultado explícito de la contienda agonística es la dislocación espacial, aquel individuo que pierde se aleja. Considerando únicamente las pautas de agresión, las más representativas de FES son la vocalización (VO), el movimiento orientado (MO) y la alerta orientada (AO, Tabla II), mientras que en FEN (Sandegren, 1976) las pautas más representadas son la erección de probóscide el acercamiento frontal (MO) y la exhibición de cuello (E). En FES, la erección de probóscide no se ha clasificado como PAM, pues ocurre durante MO y VO. Sin embargo, la descripción de Sandegren de dicho movimiento se asemeja a la de la PAM "movimiento de cabeza" (en la que hay una erección de probóscide) del etograma de FEN (Galimberti, comunicación personal). Dicha pauta no está representada en FES, por lo que es la que marca una real diferencia entre los etogramas agonísticos de las dos especies.

Se observó que existe una dependencia importante entre pautas sucesivas, este resultado permitió establecer que las secuencias de comportamiento podrían ser resultado de un proceso de Markov. Las pautas precedentes más importantes son la vocalización

(VO), el movimiento orientado (MO) y el alejamiento (AL), inversamente a las pautas sucesivas (Tabla III). Tanto en FEN como en FES, las secuencias de los elementos “no contacto” son las principales, y tanto en este trabajo como en el de Sandegren (1976) se observó que las pautas de agresión por contacto son las menos empleadas (ej.: PUSH). Cabe destacar que las vocalizaciones surgen como pauta recurrente en segundo plazo (después del alejamiento); pero principal con respecto a las demás y son consideradas como el componente clave del comportamiento agonístico de foca elefante tanto del norte como del sur (Renouf, 1991). Tanto en FES (McCann, 1981; Sanvito y Galimberti, 2003) como en FEN (Bartholomew y Collias, 1962; Sandegren, 1976) se han definido cuatro tipos de emisiones vocales en los machos. Sin embargo, se ha observado que las vocalizaciones desempeñan un papel distinto en ambas especies, pues Galimberti y Sanvito (comunicación personal, evaluación preliminar) han notado que en SLI los machos principales resuelven las confrontaciones de forma efectiva por medio de vocalizaciones en vez de persecuciones. Por otra parte, también comentan que en una población de FEN (San Benito, Baja California, Méx.), los machos que vocalizan no obtienen dicho resultado, por ende se desplazan de forma que hacen retroceder al oponente. A pesar de ello, se puede decir que el comportamiento agonístico de FES es muy similar al de FEN, ambos son sencillos y con una alta estereotipia principalmente basada en PAMs expresivas más que táctiles.

#### IV.2. Efecto del contexto: fases y población

En este caso, se consideraron únicamente dos variables externas, una espacial y otra temporal. La primera, toma como referencia la población, en este trabajo se notó que no todas las pautas se repiten en ambas poblaciones, pero puede deberse en parte a la diferencia de esfuerzo de campo (definición de nuevas SPAMS, mayor agudeza de observación).

De acuerdo a estas diferencias entre poblaciones, se esperaría que la estructuración de las secuencias de DEL fuese más compleja que la de SLI, pues los machos son más similares y hay más variabilidad en la estructura social; sin embargo los resultados muestran lo contrario: SLI presenta una mayor complejidad estructural. Esto podría ser causado por el mayor aislamiento de la población en SLI particularmente se observó que durante las

temporadas de estudio la manutención de la jerarquía de dominancia fue muy importante. Estos elementos permiten suponer que hay una dificultad muy marcada de recambio y reubicación en un harén, los machos dueños de harén se mantuvieron como tal a lo largo de toda la temporada, aunado a la poca movilidad de los individuos, se esperaría observar muchas interacciones entre mismos machos, probablemente aumentándose la diversidad de pautas y agresividad a cada interacción, es decir las secuencias entre mismos individuos se hacen más complejas.

Con respecto a la segunda variable externa, la fase de la temporada reproductiva, los resultados observados indican que durante las dos primeras fases de la temporada reproductiva (antes de alcanzarse el pico reproductivo) las interacciones son extensas y variables en cuanto a las PAMs con respecto a etapas posteriores (Figs. 12 y 13). En otras palabras, se puede decir que hay una evolución hacia una simplificación de las interacciones. Esto puede ser consecuencia de la táctica reproductiva. En etapas pre reproductivas los individuos deben establecer las relaciones de dominancia entre sí, la resolución de contiendas generalmente ocurre por medio de agresión directa. La complejidad de interacciones y cambios en las jerarquías son más importantes, (Carlini *et al.*, 2002). En etapas posteriores (pico y postpico), se observó que las secuencias presentan, generalmente, menos pautas y menos transiciones, los individuos se vuelven más reservados y móviles (Laws, 1956). Una vez establecida la jerarquía de dominancia, los individuos optan por definir las contiendas de forma más convencional, sin luchas.

#### IV.3. Efecto del fenotipo de los individuos

En el análisis que contempló el tipo de interactor, se observó que el comportamiento entre oponentes es distinto (Fig. 14). Los machos que inicia una interacción tienden a emplear SPAMs de agresión o intimidación, mientras que machos reactivos emplean principalmente SPAMs de defensa. Esto puede deberse a la diferencia de las finalidades de cada tipo de interactor, por un lado machos actores generalmente se encuentra defendiendo un recurso (ej. Macho dueño de harén defendiendo su posición) o tratando de adquirir el control de un recurso (ej.: machos externos procurando tomar control de harén)

Respecto a la categoría de edad se observó que tanto en machos actores como en machos reactivos existe, en varias pautas, una relación de su frecuencia con la categoría de edad de los individuos. Particularmente, la vocalización es una pauta que presenta una tendencia positiva proporcional a la edad (sin importar el tipo de interactivo. Figs. 15a y 16a), lo que permite sugerir que los machos hacen mayor uso de esta pauta conforme crecen, posiblemente debido a una mejor valoración de la misma por medio de pruebas de tipo ensayo y error, imitación, aprendizaje y adaptación. Las vocalizaciones se han identificado de acuerdo a sus rasgos acústicos. En FES; Sanvito y colaboradores (Sanvito *et al.*, 2007a; Sanvito *et al.*, 2007c) mostraron que dichos rasgos se ven afectados por desarrollo mismo de los individuos (evolución obligada), pero que hay un cambio en la vocalización debido a la imitación y aprendizaje y copiado (evolución elegida). En FEN, Le Boeuf (1974) indicó que existe una mayor estabilidad en el repertorio vocal de los machos adultos; y Shipley *et al.* (1981, 1986) notaron que las vocalizaciones de machos juveniles son versiones muy variables de las vocalizaciones emitidas por machos adultos. En un trabajo sobre lobo marino de Steller, Gentry (1974) sugiere que el comportamiento en las primeras fases del desarrollo puede tener una repercusión significativa en la estabilidad y flexibilidad del comportamiento en edad adulta, lo mismo pudiese estar ocurriendo con la vocalización en FES pues se ha demostrado que se hace más frecuente y efectiva en machos de edad avanzada (Sanvito *et al.*, 2007a).

Al considerar las demás pautas se percibió (a grandes rasgos) que existe una relación inversa de su frecuencia con la categoría de edad en machos actores: a mayor categoría de edad, los machos presentan una menor variedad de SPAMs. Por otra parte, en machos reactivos, se observó una relación proporcional entre las frecuencias y la categoría de edad, puede ser resultado de una participación en más interacciones como reactivos por parte de machos adultos. Ya sea que se observe el comportamiento de los machos actores o reactivos, se puede especular que al igual que ocurre una evolución en el empleo de la vocalización, también puede ocurrir la misma adaptación con las demás pautas. Se puede suponer que hay una evolución del etograma individual durante su desarrollo, por medio de una maduración de elementos básicos (probablemente innatos), integración y adaptación de nuevos elementos, a través del aprendizaje y evaluación de los comportamientos de otros

individuos por medio de un continuo proceso de “prueba y error” que permite seleccionar ciertos patrones sobre otros.

El estado reproductivo instantáneo es un rasgo volátil, pues puede ser distinto para un macho mismo a cada interacción. Se consideró que las observaciones sobre el estado reproductivo general de los individuos, pueden ser válidas en observaciones que se basan en el estado instantáneo, pues el estado reproductivo general puede considerarse como el estado promedio del conjunto de estados reproductivos instantáneos. En este trabajo, se observó que existe un decrecimiento en variedad de pautas de una secuencia conforme los individuos están más relacionados con el harén, generalmente las pautas más representadas son de agresión indirecta y alejamiento (Tablas XVI y XVIII). Dichos resultados pueden deberse al hecho de que los machos solitarios, generalmente son machos con menos presencia, en desplazamiento o cercanos a agrupaciones de machos juveniles, quizá por lo mismo no han establecido una presencia importante y participen en menos contiendas, además de que rara vez ganan una contienda. Por su lado, los machos que presentan más SPAMs de contacto son los periféricos y marginales, probablemente por ser más susceptibles a estar en interacciones pues el macho dueño de harén (o beta) los identifica como intrusos y para otros machos (incluyendo otros periféricos) son la primera barrera de acceso a hembras externas de los harenes. Finalmente, los machos dueños de harén son quienes se ven involucrados en interacciones constantes, factor que depende en parte del tamaño del harén (Modig, 1996), como del número de machos asociados al mismo y de la “personalidad” (agresividad) del macho dueño de harén (F. Galimberti, comunicación personal); pero son estos mismo que emplean principalmente la vocalización, además Laws, (1956) notó que se involucran menos en interacciones de lucha. En sí, estas observaciones podrían explicar porque los machos dueños de harén presentan poca variedad de pautas, es decir que sus interacciones son poco complejas. Probablemente esto con el fin de mantener un balance de la energía para mantenerse como dueño de harén, reproducirse y para subsistir sin alimento, pues se ha observado que dichos machos pierden una porción importante de su masa corporal a lo largo de la temporada (Deutsch *et al.*, 1990; Galimberti *et al.*, 2007).

Los digramas obtenidos de interacciones en las que los machos son similares (sea categoría de edad o estado reproductivo) son más diversas en cuanto a pautas empleadas, y con SPAMs más (tablas XII y XIX) que cuando los interactuantes son distintos (tablas XIII y XX). Las diferencias por dominancia no son completamente claras pues los individuos presentarán rasgos fenotípicos similares que les proveen de aptitudes semi-equivalentes, es decir que los individuos requieren de más tiempo y esfuerzo para resolver un encuentro. Dicho resultado va en acorde con observaciones realizadas en otros casos. Por ejemplo, Leimar y Enquist (1984), comentaron que las interacciones se hacen más largas y complejas cuando las asimetrías entre individuos no son claras para obtener y enviar mejor información. En FEN (Haley, 1994) y en FES (Braschi, 2004) se observó que a menor diferencia entre individuos en cuanto a su capacidad de retención de recursos (RHP-relacionado con factores fenotípicos), mayor es la frecuencia de encuentros intensos, complejos y largos. Otro resultado indicó que las probabilidades de transición más representativas ocurren entre vocalización (VO) y alejamiento (AL), los valores son más altos ocurren cuando la diada comprende individuos con rasgos distintos, es decir que la vocalización es más efectiva en estos casos. Sanvito et al (2007a) indicaron que cuando hay diferencias fenotípicas muy marcadas, la vocalización es suficiente para esclarecer contiendas; y cuando las diferencias son pequeñas dicha SPAM no es suficientemente robusta en cuanto a la información, debido a una imprecisión en la información transmitida, y por ende la valoración del oponente no es certera, se requieren de SPAMs más agresivas, más contacto. En *M. leonina* se ha sugerido que la vocalización es una señal honesta (Sanvito et al., 2007a, 2007b; 2007c), además se ha comentado la existencia de señalamiento honesto y deshonesto con el fin de resolver un conflicto de intereses para reducir los costos implicados en el mismo (Bradbury y Vehrencamp, 1998)., por lo que se puede esperar que en una secuencia agonística los machos empleasen principalmente pautas honestas para indicar su estatus (edad, dominancia, tamaño, etc.) y con eso ahuyentar a oponentes sin invertir demasiado esfuerzo. Se puede suponer que el uso de señales honestas, como la vocalización, probablemente permite que las secuencias de comportamiento sean más sencillas, por lo que se reduciría la complejidad estructural con el simple hecho de transmitir información fidedigna. Si se reduce la complejidad

secuencial, la efectividad del proceso de comunicación aumenta, por lo que se puede estipular que el etograma agonístico de FES, presenta una complejidad estructural es baja, con alta efectividad y buena capacidad de comunicación, quizá mediada, en parte, por la presencia de elementos honestos.

#### IV.4. Estructura y comunicación.

Las secuencias de comportamiento son una forma de comunicación de mucha importancia, pues durante la emisión y recepción de señales en un enfrentamiento se transmite información y ésta afecta la estructura social y el sistema reproductivo. Sibly y McFarland (1976) argumentaron que la estructuración y complejidad del comportamiento es parte del material adaptativo de los individuos y por ende es un factor más que permite que los organismos tengan una adecuación y éxito dentro de su ambiente. La teoría de la información permite relacionar la estructuración de secuencias con la complejidad de la comunicación, en donde valores de entropía son representativos del grado de incertidumbre (predictibilidad) de la comunicación mediada por el etograma, una mayor incertidumbre estructural, podría estar indicando una menor capacidad de comunicación. En este caso, se obtuvo un valor de entropía de 4.17 en el etograma agonístico de FES. En un trabajo que evaluó sistemas de comunicación por medio del comportamiento agonístico del cangrejo de río, Gherardi y Pieraccini (2004) obtuvieron el mismo valor entrópico, lo que permite decir que ambos sistemas son igual de complejos y estereotipados. Con respecto a otros sistemas de comunicación, se localizaron trabajos concentrados en el sistema vocal. Por ejemplo, tanto el alfabeto ruso como el inglés y el árabe presentan una entropía máxima de 5; en delfines (adultos) el repertorio de silbidos es de 4.75 y el de chirridos de mono ardilla adultos de 2.81 (McCowan *et al.*, 2002). Con respecto a estos sistemas, el nivel de incertidumbre de la comunicación del etograma agonístico de FES se encuentra en el mismo rango ( $<5$ ), el etograma es sencillo (muy estereotipado), con lo cual se puede concluir que la estructura de la comunicación es relativamente simple y posiblemente que la capacidad de comunicar información con las SPAMs del etograma de FES es alta.

Otra forma de comparación entre sistemas de comunicación, propone la obtención de pendientes entrópicas a partir de los rangos y valores entrópicos calculados (McCowan *et al.*, 1999). En este caso, se obtuvieron los valores entrópicos de tres rangos entrópicos ( $H_{\text{máx}}$ ,  $H_0$  y  $H_1$ ) del etograma y se calculó la pendiente entrópica (-1.16). De acuerdo a datos recopilados por McCowan (1999), el alfabeto ruso tiene una pendiente de -0.50, el alfabeto inglés presenta un valor de -0.57, por su parte, el alfabeto árabe tiene una pendiente de -0.80, la música uno de -0.68, la del repertorio de silbidos de tursiones adultos es de -1.34, el repertorio de chasquidos de mono ardilla adulto -0.79 (McCowan *et al.*, 2002) y por último el repertorio agonístico de cangrejo de río (*Procambarus acutus acutus*) presentó un valor de pendiente de -1.019 (Gherardi y Pieraccini, 2004). En este trabajo la pendiente entrópica es mayor a la de otros sistemas mencionados (excepto el de silbidos de delfín), sin embargo al no tenerse una evaluación del mismo número de órdenes entrópicos (3 en este trabajo, 4 en los demás) no se puede llegar a una conclusión justa con respecto a la comparación de las complejidades de dichos sistemas y el de FES. Empero, el mismo valor es indicativo de que el etograma es repetitivo y la comunicación transmitida por las SPAMs es adecuada. Al desglosar los valores obtenidos, se observó que en cuanto a incertidumbre individual de las SPAMs (tanto  $H_0$  como  $H_1$ ), aquellas con mayor aporte son la vocalización (VO), el movimiento (MO) y alerta orientados (AO), además del alejamiento (AL) (Tabla XXI), aunado a su amplia representación en las secuencias y significativa efectividad, se puede decir que tienen una capacidad de comunicación es alta.

Se observó que los valores entrópicos están fuertemente mediados por las variables de influencia seleccionadas en este trabajo. Para empezar, los resultados mostraron que DEL y SLI tienen una complejidad general muy similar. Sin embargo al aumentar en rango entrópico, se observó que SLI tiene los valores entrópicos más altos, por lo que la pendiente entrópica de DEL cae más rápido (figura 22), lo que indica que la complejidad estructural de DEL es más simple que la de SLI. Dichos resultados, pudiesen ser causados por las características ya mencionadas como el aislamiento de SLI (Discusión, apartado 2), y permite concluir que la comunicación es más estereotipada y simple, quizá incluso más efectiva en DEL que en SLI.

Con respecto a la categoría de edad, se observó que aparentemente ocurre una evolución del comportamiento a lo largo de la vida de los individuos. A grandes rasgos los valores entrópicos calculados indicaron que los machos actores de mayor edad, tienen una estructuración secuencial menos compleja, y por lo tanto las pendientes entrópicas tienden a ser más negativas en machos adultos (Tabla XXII, Fig. 23). Sin embargo, en el caso de machos reactivos, los individuos más jóvenes son quienes presentan una menor complejidad, y la pendiente entrópica es más negativa (Tabla XXIII, Fig. 24). Esta diferenciación por tipo de interactivo es resultado de que los machos adultos son más experimentados y la variación de su repertorio, sin importar el papel que jueguen, es menor a la de machos más jóvenes. Por otra parte se ha demostrado, tanto en FES (Sanvito y Galimberti, 2000) como en FEN (Shiple *et al.*, 1981), que las vocalizaciones de los machos evolucionan conforme crece el individuo, por lo que probablemente exista una tendencia a una señalización principalmente honesta con el fin de reducir riesgos. McCowan y colaboradores notaron que tanto en el sistema vocal de delfines (*Tursiops truncatus*) (McCowan *et al.*, 1999; McCowan *et al.*, 2002) como en los chirridos de mono ardilla (*Saimiri sciureus*) (McCowan y Newman, 2000) ocurre una evolución, la organización estructural se constriñe más, se hace más redundante con la edad., es decir que disminuye la variación del uso de señales. Probablemente lo mismo ocurre en FES, los machos aprenden y agudizan su capacidad de emisión y recepción de información, por ende se puede decir que la complejidad del etograma se reduce, la comunicación es más eficaz y simple conforme se desarrollan los individuos.

Cuando se compararon los valores entrópicos entre diadas de machos de categorías de edades similares y distintas, se observó que existe una diferenciación entrópica baja (Tabla XXIV, Fig. 25). Sin embargo, en diadas de machos de la misma categoría de edad tienen una mayor complejidad estructural, lo que implica una mayor redundancia y/o diversidad; es decir que la comunicación se complica. Esto se puede deber a la propia similitud entre individuos, quienes deben emplear estrategias menos convencionales con el fin de ganar la contienda: a menor asimetría mayor es la intensidad de interacción (Leimar y Enquist, 1984). Sin embargo, esto no implica que la transmisión de información es menos eficaz, sino que la competencia no está sesgada por experiencia (atribuida por la edad) y los

individuos están pasando por un proceso de experimentación y evaluación de efectividad de las señales, para integrarlas a sus etograma.

El análisis por estado reproductivo mostró que la entropía general es igual entre machos dueños de harén y los que no lo son (ya sea NH o MAH). Sin embargo al escalar en orden entrópico se observó que en machos actores, los individuos dueños de harén son aquellos que presentan la menor complejidad estructural (Tabla XXV, Fig. 26). Esto indica que conforme aumenta la capacidad de control de harén (dominancia), los individuos presentan una comunicación menos compleja. Se puede decir que estos individuos al ya tener una posición, tenderán a simplificar para seguir manteniendo el control, y evitar altos costos y riesgos. El mayor control del harén es, en parte, consecuencia de una mayor dominancia (experiencia). Ésta provee a los individuos de una mejor calidad y capacidad de lucha (directa o indirecta), por lo que individuos más capaces tenderán a emplear señales más costosas (generalmente honesta) a exhibirlas y sostenerlas en una interacción, (Zehavi *et al.*, 1997). Los machos reactivos con menor asociación al harén (menor rango de dominancia) tenderán a mostrar una secuenciación compleja (tabla XXVI, Fig. 27); lo que puede indicar, como ya se ha mencionado, que son estos individuos los que se arriesgan más con tal de obtener un beneficio y por ende su comunicación es más variable. Los individuos pueden ganar acceso al harén e incluso control del mismo en dado caso de que su estrategia sea mejor que la del oponente. Al comparar los valores entre diadas de machos de estados reproductivos similares y distintos, se observó que las diadas de machos del mismo estado reproductivo tienen una mayor complejidad estructural (tabla XXVII, Fig. 28) lo que podría ser indicativo, nuevamente, de que la comunicación es más complicada entre iguales.

#### IV.5. Limitaciones y Perspectivas

El presente trabajo se enfrentó a diversas dificultades, principalmente debido a que el análisis de secuencias de comportamiento requiere de un conocimiento bien fundamentado de teorías, procesos y modelos matemáticos de secuenciación, y el tiempo disponible para concluir con la maestría fungió como limitante para cubrir adecuadamente esta necesidad.

Asimismo, la literatura sobre el tema no es reciente y en caso de serlo, el acceso es restringido y costoso. Se empleó la Teoría de la Información de Shannon como método de análisis, aunque fue creada para sistemas de ingeniería, por lo que es tan sólo una de las aproximaciones para cuantificar la complejidad de la estructura de secuencias, quizá incluso no la mejor a pesar de que se ha explotado como método de análisis. Se trabajó con el supuesto de que existe estacionalidad en los individuos y en las secuencias, al igual que equiprobabilidad entre eventos para poder realizar un análisis. Sin embargo, esto no ocurre tal cual, por lo que este trabajo, al igual que otros que emplean la misma teoría, es sólo una aproximación a lo que puede estar ocurriendo en la realidad. Existe demasiado azar y variabilidad debido a la naturaleza misma de los individuos, ya sea a nivel de diada, de los individuos e incluso a nivel secuencial.

Es importante mencionar que en cada prueba se evaluó la totalidad de la base de datos, los análisis realizados son univariados, por lo que para mejorar la significancia de los resultados, en este trabajo se cumplieron los objetivos e hipótesis propuestos y es el primer paso en el esclarecimiento de la estructura y función del comportamiento agonístico de la foca elefante del sur, por lo que esta tesis es apenas un esbozo de lo que se puede hacer en un análisis secuencial. Para tener una mejor apreciación del comportamiento agonístico secuencial en FEN se recomienda realizar un análisis multivariado que incluya variables adicionales del fenotipo de los individuos (edad, tamaño, experiencia, dominancia, etc.) y del contexto (tamaño de harén, razón de sexos, etc.) para tener un mejor entendimiento de su efecto en el comportamiento agonístico. Así mismo, considerar variables de tiempo continuas (análisis de Markov) o emplear otros métodos de análisis a nivel multivariado y modelaje (modelos log lineales), e incluso evaluar la evolución estructural del comportamiento a nivel de individuo a través de su desarrollo (series de tiempo en individuos que se hayan observado desde el inicio de su maduración sexual). Estos tipos de análisis permitirían crear modelos matemáticos que facilitarían la extrapolación de datos y observaciones etológicas, quizá apoyar teorías de especiación, predecir el comportamiento de los individuos en situaciones dadas tanto de poblaciones naturales o en cautiverio, relacionarlo con cambios en hábitat, estrés de origen antropogénicas y por ende formar parte de una evaluación de conservación.

---

## V. CONCLUSIONES

---

El repertorio de comportamiento agonístico de FES se pudo describir adecuadamente, ya que se obtuvo un índice de integridad de 0.99, y esto también significa que es estructuralmente sencillo y altamente estereotipado con 52 PAMs en 15 SPAMs. La vocalización y el alejamiento son las pautas más importantes, la primera provoca la segunda en la mayoría de los casos, por lo que resuelve casi todos los encuentros. Otras pautas importantes son de agresión indirecta, las pautas de contacto y agresión directa son poco frecuentes. El comportamiento de un individuo afecta el comportamiento del oponente, hay dependencia y asociación entre SPAMs precedente y sucesiva en una secuencia. Todas las SPAMs presentan un valor importante de información, pues afectan el comportamiento del oponente, sin embargo las más informativas son la vocalización, el movimiento orientado y la alerta orientada. A grandes rasgos el etograma de FES es un sistema de comunicación efectivo, la comunicación de puede suponerse parcialmente honesta debido a la gran recurrencia de la vocalización, sin embargo no se ha comprobado que las demás pautas sean señales honestas.

Existe una diferenciación poblacional en el comportamiento: en SLI, las interacciones son más largas y diversas que en DEL. Esto se puede deber a características diferenciales entre las poblaciones como un mayor aislamiento, menor movilidad y mayor linealidad y estabilidad en la jerarquía en SLI. Por otra parte, se observó una diferenciación temporal de la frecuencia de las pautas por fase de la temporada reproductiva, la estructura de las secuencias se estabiliza conforme avanza la temporada.

Las frecuencias de SPAMs son dependientes de rasgos fenotípicos de los individuos como el tipo de interactador, de la categoría de edad y el estado reproductivo instantáneo. En machos actor, de mayor categoría de edad y dueño de harén, las frecuencias de las SPAMs son inversamente proporcionales a la categoría de edad, A diferencia de esto, en el caso de machos reactivos, de menor categoría de edad y no dueño de harén, las frecuencias de las SPAMs son directamente proporcionales a la categoría de edad, las más representativas son de retroceso. Además el comportamiento es más diverso, ya sea por una mayor personalidad agresiva o por una falta de maduración de su comportamiento. En cualquier

caso, se observó que la vocalización presenta una tendencia proporcional a la categoría de edad. Esto podría estar indicando que hay una simplificación del etograma conforme los machos maduran, probablemente la habilidad de transmitir y recibir información efectiva evoluciona con la adquisición de experiencia (a más edad y probablemente más dominancia).

Por otra parte, se notó que la asimetría en rasgos entre machos interactuantes afecta la complejidad del etograma y estructuración de secuencias. Machos iguales de categoría de edad o mismo estado reproductivo interactúan más intensamente cuando se enfrentan: más diversidad de pautas y repetición de las mismas al igual que una mayor longitud de secuencias, es decir que la estructuración secuencial es más compleja, lo que indicaría que la comunicación es menos efectiva entre iguales, los machos deben recurrir a más pautas para contrapesar la falta de asimetrías fenotípicas.

---

**VI. REFERENCIAS**


---

- Adler, F. 1997. *Modeling the Dynamics of Life*. Brooks/Cole Publishing company, Pacific Grove, CA. 784 pp.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*. 59: 227-266 p.
- Altmann, S. 1965. Sociobiology of Rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. *Journal of Theoretical Biology*. 8: 490-522 p.
- American Society of Mammalogists. 1967. Standard measurements of seals. *Journal of Mammalogy*. 48: 459-462 p.
- Armitage, P. 1955. Test for linear trends in proportions and frequencies. *Biometrics*: 375-386 p.
- Bakeman, R. y J. M. Gottam 1997. *Observing Interaction. An Introduction to Sequential Analysis*. Cambridge University Press, Segunda Edición. Cambridge. 207 pp.
- Bakeman, R. y V. Quera 1995. *Analyzing Interaction. Sequential Analysis with SDIS and GSEQ*. Press Syndicate of the University of Cambridge, Primera Edición. Cambridge. 155 pp.
- Baldi, R., C. Campagna, S. Pedraza y B. J. Le Boeuf. 1996. Social effects of space availability on the breeding behaviour of elephant seals in Patagonia. *Animal Behaviour*. 51: 717-724 p.
- Barrows, E. 2000. *Animal Behavior Desk Reference*. CRS Press, Segunda Edición. London. 922 pp.
- Bartholomew, G. A. y N. E. Collias. 1962. The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal. *Animal Behaviour*. 10: 7-14 p.
- Bell, C. M., H. R. Burton, M. A. Lea y M. A. Hindell. 2005. Growth of female southern elephant seals *Mirounga leonina* at Macquarie Island. *Polar Biology*. 28: 395-401 p.
- Berdoy, M. 1993. Defining bouts of behaviour: a three-process model. 46: 387-396 p.
- Bradbury, J. y S. Vehrencamp 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Inc, Primera Edición. Sunderland, MA. 882 pp.
- Braschi, C. 2004. Confronti Agonistici nell'elefante marino del sud: Fattori coinvolti e ruolo delle asimmetrie tra due maschi (Male agonistic behavior in the southern elephant seals: factors and asymmetries involved in conflict). *La Sapienza, Roma*. 182 pp.

- Cairns, R. 1979. The analysis of social interactions. Lawrence Erlbaum Associates, Inc., Primera Edición. New Jersey. 243 pp.
- Campagna, C., M. A. Fedak y B. J. McConnell. 1999. Post-breeding distribution and diving behaviour of adult male southern elephant seals from Patagonia. *Journal of Mammalogy*. 80: 1341-1352 p.
- Campagna, C., L. Lewis y R. Baldi. 1993. Breeding biology of southern elephant seal in Patagonia. *Marine Mammal Science*. 9: 34-47 p.
- Carlini, A. R., S. Poljak, G. A. Danerí, M. E. Márquez y J. Plötz. 2002. Dynamics of male dominance of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) during the breeding season at king George Island. *Polish Polar Research*. 23: 153-159 p.
- Cassini, M. H. 1999. Importancia de la etología en la conservación. *Etología*. 7: 69-75 p.
- Cooper, W. J. 1977. Information analysis of agonistic behavioral sequences in male iguanid lizards, *Anolis carolinensis*. *Copeia*. 1977: 721-735 p.
- Cox, D. y E. Snell 1989. Analysis of binary data. CRC Press, Second Edition. UK. 236 pp.
- Cytel Software Corporation. 1995. StatXact. Cambridge, MA.
- Deutsch, C. J., M. P. Haley y B. J. Le Boeuf. 1990. Reproductive effort of male northern elephant seals: estimates from mass loss. *Canadian Journal of Zoology*. 68: 2580-2593 p.
- Dewsbury, D. 1989. Comparative psychology, ethology, and animal behavior. *Annual Reviews Psychology*. 40: 581-602 p.
- Enquist, M. y O. Leimar. 1983. Evolution of fighting behavior: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*. 102: 387-410 p.
- Fabiani, A. 1996. Aspetti strutturali e funzionali del comportamento agonistico maschile nell' elefante marino del sud (*Mirounga leonina*). (Structural and functional aspects of male agonistic behavior in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Università degli Studi di Roma "La Sapienza", Roma, Italy. 200 pp.
- Fabiani, A., F. Galimberti, S. Sanvito y A. R. Hoelzel. 2006. Relatedness and site fidelity at the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, breeding colony in the Falkland Islands. *Animal Behaviour*. 72: 617-626 p.
- Fabiani, A., A. R. Hoelzel, F. Galimberti y M. C. Muelbert. 2003. Long-range paternal gene flow in the southern elephant seal. *Science*. 299 p.

- Fagen, R. M. y R. N. Goldman. 1977. Behavioural catalogue analysis methods. *Animal Behaviour*. 25: 261-274 p.
- Galimberti, F. 1995. Competizione tra i maschi e selezione sessuale nell' elefante marino del sud (*Mirounga leonina*) della Penisola di Valdés. (Intermale competition and sexual selection in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) of the Valdés Peninsula). Università degli Studi di Roma "La Sapienza", Roma, Italia. 289 pp.
- Galimberti, F. y L. Boitani. 1999. Demography and breeding biology of small, localized population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Marine Mammal Science*. 15: 159-178 p.
- Galimberti, F., L. Boitani y I. Marzetti. 2000a. Female strategies of harassment reduction in southern elephant seals. *Ethology Ecology and Evolution*. 12: 367-388 p.
- Galimberti, F., L. Boitani y I. Marzetti. 2000b. The frequency and costs of harassment in southern elephant seals. *Ethology Ecology and Evolution*. 12: 345-365 p.
- Galimberti, F., L. Boitani y I. Marzetti. 2000c. Harassment during arrival on land and departure to sea in southern elephant seals. *Ethology Ecology and Evolution*. 12: 389-404 p.
- Galimberti, F., A. Fabiani y L. Boitani. 2003. Socio-spatial levels in linearity analysis of dominance hierarchies: a case study on elephant seals. *Journal of Ethology*. 21: 131-136 p.
- Galimberti, F., A. Fabiani y S. Sanvito. 2002. Measures of breeding inequality: a case study in southern elephant seals. *Canadian Journal of Zoology*. 80: 1240-1249 p.
- Galimberti, F. y S. Sanvito 2000. Power analysis of population trends in southern elephant seals of the Falkland Islands. Elephant Seal Research Group, Milano. 13 pp.
- Galimberti, F., S. Sanvito, C. Braschi y L. Boitani. 2007. The cost of success: reproductive effort in male southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Behavioral Ecology Sociobiology*. 62: 159-171 p.
- Gentry, R. 1974. The development of social behavior through play in the Steller Sea Lion. *American Zoologist*. 14: 391-403 p.
- Gherardi, F. y R. Pieraccini. 2004. Using information theory to assess dynamics, structure, and organization of crayfish agonistic repertoire. *Behavioural Processes*. 65: 163-178 p.
- Golani, I., N. Kafkafi y D. Drai, 1999. Phenotyping stereotypic behaviour: collective variables, range of variation and predictability. *Applied Animal Behaviour Science*. 65: 191-220 p.

- Gottman, J. M. y A. Roy 1989. Sequential analysis: A guide for behavioral researchers. Cambridge University Press, New York. 275 pp.
- Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*. 144: 517-546 p.
- Haccou, P. y E. Meelis 1995. Statistical analysis of behavioural data: an approach based on time-structured models. Oxford University Press. 396 pp.
- Haley, M. P. 1994. Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male northern elephant seal fights. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 34: 427-434 p.
- Houck, L. y L. Drickamer, Eds. 1996. Foundations of Animal Behavior: Classic Papers with Commentaries, University of Chicago Press. 843 pp.
- Houser, M. 1997. The Evolution of Communication. MIT Press, Cambridge, MA. 760 pp.
- Jones, E. 1981. Age in relation to breeding status of the male southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L), at Macquarie Island. *Australian Wildlife Research*. 8: 327-334 p.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies 1997. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Blackwell, Cuarta Edición. Oxford. 464 pp.
- Krebs, J. R., N. B. Davies y J. Parr 1993. An introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Publishing, Tercera Edición. Oxford. 420 pp.
- Laws, R. M. 1956. The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) I, II, III Falkland Islands Dependencies Survey. Falkland Islands. 233 pp.
- Le Boeuf, B. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*. 14: 163-176 p.
- Le Boeuf, B. J. 1972. Sexual behaviour in the northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. *Behaviour*. 41: 1-34 p.
- Le Boeuf, B. J. y R. H. Laws 1994. Elephant seals: an introduction to the genus. In Elephant seals population ecology, behavior and physiology. Berkeley, CA: University of California Press. 1-26 p
- Leimar, O. y M. Enquist. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 111: 475-491 p.
- Lewis, L., C. Campagna y F. Quintana. 1996. Site fidelity and dispersion of southern elephant seals from Patagonia. *Marine Mammal Science*. 12: 138-147 p.

- Lewis, M., C. Campagna, F. Quintana y V. Falabella. 1998. Estado actual y distribución de la población del elefante marino del sur en la Península de Valdés, Argentina. *Mastozoología Neotropical*. 51: 29-40 p.
- Ling, J. K. y M. M. Bryden. 1992. *Mirounga leonina*. *Mammalian Species*. 39: 1-8 p.
- Maynard-Smith, J. 1974. The theory of games and animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 47: 209-221 p.
- McCann, T. 1980. Population structure and social organization of Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*. 14: 133-150 p.
- McCann, T. S. 1981. Aggression and sexual activity of male southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Journal of Zoology of London*. 195: 295-310 p.
- McCowan, B., L. R. Doyle y S. F. Hanser. 2002. Using information theory to assess the diversity, complexity, and development of communicative repertoires. *Journal of Comparative Psychology*. 112: 166-172 p.
- McCowan, B., L. R. Doyle, J. m. Jenkins y S. F. Hanser. 2005. The appropriate use of Zipf's law in animal communication studies. *Animal Behaviour*. 69: 1-7 p.
- McCowan, B., S. F. Hanser y L. R. Doyle. 1999. Quantitative tools for comparing animal communication systems: information theory applied to bottlenose dolphin whistle repertoires. *Animal Behaviour*. 57: 409-419 p.
- McCowan, B. y J. Newman. 2000. The role of learning in chuck call recognition by squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour*. 137: 279-300 p.
- McDonnell, S. y J. Haviland. 1995. Agonistic ethogram of the equid bachelor band. *Applied Animal Behaviour Science*. 43: 147-188 p.
- Modig, A. O. 1996. Effects of body size and harem size on male reproductive behaviour in the southern elephant seal. *Animal Behaviour*. 51: 1295-1306 p.
- Morgan, B. J. T., M. J. A. Simpson, J. P. Hanby y J. Hall-Craggs. 1974. Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour*. 56: 1-43 p.
- Muelbert, M. C., R. B. Robaldo, P. E. Martínez, E. P. Colares, A. Bianchini y A. Setzer. 2004. Movement of southern elephant seals (*Mirounga leonina* L.) from Elephant Is. South Shetlands, Antarctica. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 47: 461-467 p.
- Parker, G. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 47: 223-243 p.

- Renouf, D. 1991. The behaviour of pinnipeds. Chapman and Hall, First Edition. London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. 410 pp.
- Reznikova, Z. y B. Ryabko. 1994. Experimental study of the ants' communication system with the application of the Information Theory approach. *Memorabilia Zoologica*. 48: 219-236 p.
- Reznikova, Z. y B. Ryabko 2000. Using Information Theory approach to study the communication system and numerical competence in ants. From Animals to Animats 6. Proceeding of the Sixth International Conference on Simulation of Adaptive Behaviour, Cambridge, Massachusetts, London, The MIT Press. 6 pp.
- Rice, W. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*. 43: 223-225 p.
- Ritter, E. y A. Godknecht. 2000. Agonistic displays in the Blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*). *Copeia*. 2000: 282-284 p.
- Rudnai, J. 1973. The social life of the lion. Washington Square East, Wallingford. 130 pp.
- Sandegren, F. E. 1976. Agonistic behaviour in the male northern elephant seal. *Behaviour*, 57: 136-157 p.
- Sanvito, S. y F. Galimberti. 2000. Bioacoustics of southern elephant seals. II. Individual and geographical variation in male aggressive vocalizations. *Bioacoustics*. 10: 287-307 p.
- Sanvito, S. y F. Galimberti. 2003. Source level of male vocalizations in the genus *Mirounga*: repeatability and correlates. *Bioacoustics*. 14: 45-57 p.
- Sanvito, S., F. Galimberti y E. Miller. 2007a. Development of aggressive vocalizations in male southern elephant seals (*Mirounga leonina*): maturation or learning? *Behaviour*. 145: 137-170 p.
- Sanvito, S., F. Galimberti y E. Miller. 2007b. Vocal signaling of male southern elephant seals is honest but imprecise. *Animal Behavior*. 73: 287-299 p.
- Sanvito, S., F. Galimberti y E. H. Miller. 2007c. Observational evidences of vocal learning in southern elephant seals: a longitudinal study. *Ethology*. 113: 137-146 p.
- Shannon, C. y W. Weaver 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois, Urbana. pp.
- Shipley, C., M. Hines y J. Buchwald. 1981. Individual differences in threat calls of northern elephant seal bulls. *Animal Behavior*. 29: 12-19 p.

- Shiple, C., M. Hines y J. Buchwald. 1986. Vocalizations of northern elephant seal bulls: development of adult characteristics during puberty. *Journal of Mammalogy*. 67: 526-536 p.
- Sibly, R. y D. McFarland. 1976. On the fitness of behaviour sequences. *The American Naturalist*. 110: 601-617 p.
- Slater, P. 1973. Describing sequences of behavior. *Perspectives in Ethology*. Bateson, P and P Klopfer. New York, Plenum Press: 131-153.
- StatSoft Inc. 2007. *Statistica*. Tulsa, OK.
- Sullivan, R. 1982. Agonistic behavior and dominance relationships in the Harbor Seal, *Phoca vitulina*. *Journal of Mammalogy*. 63: 554-569 p.
- Tinbergen, N., M. Dawkins, T. Halliday y R. Dawkins 1991. *The Tinbergen Legacy*. Springer, Oxford. 146 pp.
- Wilson, O. E. 2000. *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press, Edición de Aniversario N°25. Cambridge, MA. 697 pp.
- Zehavi, A., A. Zahavi, M. Ely y A. Balaban 1997. *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Oxford University Press, Oxford. 286 pp.

---

**VII. ANEXOS**


---

Tabla de Acrónimos y descripciones de las variables

<i>Acrónimo</i>	<i>Descripción</i>
PAM	Pauta de Acción Modular
SPAM	Pauta de acción modular simplificada
GPAM	Pauta de acción modular agrupada
<b>Tipos de interactor</b>	
M1	Macho actor: inicia una interacción
M2	Macho reactor: responde
<b>Categoría de edad</b>	
SAM2	macho subadulto tipo 2
SAM3	macho subadulto tipo 3
SAM4	macho subadulto tipo 4
SAM	machos subadultos 2, 3 y 4
AD	macho adulto
<b>Estado reproductivo instantáneo</b>	
H	Macho dueño de harén
PA	Macho en pareja
S	Macho solitario
PE	Macho periférico
M	Macho marginal
B	Macho beta
MEH	Macho externo a un harén: S y C
MAH	Macho asociado a un harén: P, M y B
NH	Macho no dueño: P, M, B, S y C
<b>Fases reproductivas</b>	
PRERI	Pre-reproductiva
PREPI	Pre-pico
PICO	Pico
POSTPI	Post-pico

Tabla de Acrónimos y descripción de las pautas de Acción Modulas Simplificadas y Agrupadas

<b>Pautas de acción modular Simplificadas (SPAM)</b>	
AL	Alejamiento
ALR	Alejamiento en reversa
AO	Alerta orientada
CC	Encuentro pecho a pecho
E	Exhibición
FU	Fuga
GP	Giro sobre panza
INS	Persecución
M	Mordida
MO	Movimiento orientado
NA	Ninguna acción
PUSH	Empuje
SO	Sumisión
STOP	Interrupción de cierta acción por otro individuo
VO	Vocalización orientada
VOA	Vocalización donde macho orienta cabeza hacia lo alto
<b>Pautas de acción agrupadas (GPAM)</b>	
W	Espera (AO, NA)
D	Exhibición (E, GP, VO)
A	Agresión directa (MO, INS)
F	Pelea (CC, M, PUSH)
R	Retroceso (STOP, AL, ALR, FU, SO)