



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**SISTEMA DE APAREAMIENTO DEL LOBO MARINO DE  
CALIFORNIA (*Zalophus californianus californianus*)  
EN LA ISLA ÁNGEL DE LA GUARDA, BC, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS  
(Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos)  
P R E S E N T A  
MARÍA DEL CARMEN GARCÍA RIVAS

Directores: Dr. Luis Medrano González

M. en C. Enrique González Soriano



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es producto de diez años de trabajo en Golfo de California e innumerables revisiones y recomendaciones de trabajo de gabinete. Agradezco sinceramente a aquellos que no sean mencionados.

Agradezco...

A mis directores de tesis, Dr. Anelio Aguayo, Dr. Luis Medrano, Dr. Enrique González y Dr. David Auriolos. Gracias por su dedicación; su tiempo y esfuerzo finalmente pudo concluirse en esta tesis y en lo más importante, mi formación profesional. Gracias Anelio; muchos años y kilómetros se reflejan en logros. Gracias Luis por tu esmerado trabajo y enseñanzas.

A mis sinodales, Dr. Eduardo Morales, Dr. Juan Pablo Gallo y Dr. Hugh Drumond. Gracias por sus cuidadosa revisión y por aportarme sus valiosos comentarios y recomendaciones.

A mis colegas y estudiantes quienes, además de ser amigos, me acompañaron y ayudaron en el trabajo de campo. Gracias a Benjamín Morales, Alfredo Zavala, Luis Bourillón, Lourdes Flores, Sergio Nolasco, Arturo Vargas, Margarita Sánchez, Nelly Valdez, Alejandro Torres, Gisela Haeckel, Guillermo Sosa, Emilio Tobón, Alicia Bautista, Mauricio Ramírez, Débora Cruz, Verónica Reyero, Jabel Ramírez, Julio Prieto, Ma. Elena Martínez, Arturo Serrano, y los estudiantes de los dos grupos de Biología de Campo que participaron en la toma de datos. Agradezco por compartir la docencia a mis amigos Alfredo Zavala y Julio Prieto; gracias "Ticher".

A la Dra. Carolin Heath por su apoyo en el campo y recomendaciones a la investigación y a la Dra. Francisca Fekes por su asesoría en la metodología.

A los estudiantes y amigos de la Universidad de Baja California Sur que participaron en la colecta de campo, Gabriela Montaña, Bruno Castresana, Alida Rosales, Armando Jaramillo y Samuel Chávez, estudiantes de mi colega y amigo Dr. Jorge Urbán.

A los colegas y amigos del Instituto Tecnológico de Monterrey, Dr. Lloyd Findley y Dr. Omar Vidal, por su apoyo en la logística durante las estancias en el Puerto de Guaymas, Sonora.

A la tripulación de las embarcaciones turísticas "José Andrés" "Erik" y "Poseidón" quienes nos permitieron hacer más llevadera las temporadas de campo.

Un especial reconocimiento a los pescadores de Puerto Refugio quienes me enseñaron a oír y a ser hijos del mar, Chema, Nelo, Chivo, Chuy, Pablito, Héctor, Junior, Burro y al Pulga (en su memoria). Gracias amigos!

Este trabajo pudo realizarse gracias al apoyo logístico de la Secretaria de Marina, en especial al personal de la Sexta Zona Naval.

Por supuesto que este trabajo se logro con el apoyo de mi familia; papá, mamá, mayor, menor y las pequeñas,,,,,Gracias!

Gracias a los lobos, deseando que no se extingan.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. ANTECEDENTES.....	5
2.1. Generalidades sobre los sistemas de apareamiento.....	5
2.1.1. Monogamia.....	5
2.1.2. Poliginia.....	6
2.1.3. Poliandria.....	6
2.2. Sistemas de apareamiento de los mamíferos.....	7
2.3. Sistemas de apareamiento de los otáridos.....	8
2.3.1. Origen y factores que favorecen la poliginia.....	8
2.3.2. Factores que determinan el sistema de apareamiento.....	8
2.3.3. Variabilidad de los sistemas de apareamiento.....	9
2.3.4. Elección femenina.....	10
2.4. El lobo marino de California, <i>Zalophus californianus californianus</i> .....	11
2.4.1. Descripción y distribución.....	11
2.4.2. Alimentación y depredación.....	12
2.4.3. Sistema de apareamiento.....	13
2.4.4. Comportamiento reproductivo de los machos.....	13
2.4.5. Nacimientos y cuidado parental.....	14
2.4.6. Comportamiento copulatorio.....	14
2.4.7. Comportamiento y desplazamiento de las hembras.....	14
3. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN.....	15
3.1. Objetivos.....	15
3.1.1. Objetivo general.....	15
3.1.2. Objetivos particulares.....	15
4. ÁREA DE ESTUDIO.....	16
5. MÉTODOS.....	17
5.1. Esfuerzo y personal de observación.....	17
5.2. Registro de datos.....	18
5.2.1. Observaciones de conducta.....	18
5.2.2. Medición y descripción de los territorios.....	19
5.2.3. Censos de animales.....	19
5.2.4. Grupos de flotación.....	19
5.2.5. Identificación de los machos.....	20
5.2.6. Clasificación del tamaño de los machos.....	20
5.2.7. Registro de parámetros ambientales.....	20
5.3. Análisis de datos.....	20
5.3.1. Censos.....	20
5.3.2. Registros conductuales y morfológicos.....	20
5.3.3. Territorios.....	21
5.3.4. Programas utilizados.....	22

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	23
6.1. Estructura de la población reproductiva.....	23
6.1.1. Distribución de las hembras en los territorios.....	23
6.1.2. Proporción sexual.....	24
6.1.3. Machos en reproducción.....	27
6.1.4. Variación en la tasa copulatoria de los machos.....	27
6.2. Descripción y uso de los territorios.....	27
6.2.1. Características territoriales.....	27
6.2.2. Presencia y sucesión de los machos en los territorios.....	28
6.2.3. Reproducción en los territorios.....	30
6.2.4. Estimación de la calidad (Q) de los territorios.....	30
6.2.5. Clasificación de los territorios.....	31
6.2.6. Factores bióticos que afectan el apareamiento en los territorios.....	31
6.2.7. Correlación de variaciones entre territorios.....	35
6.3. Características reproductivas de los lobos marinos.....	39
6.3.1. Comportamiento de las hembras.....	39
6.3.2. Características reproductivas de los machos.....	39
6.4. Elección femenina.....	40
6.5. Revisión de la teoría actual del sistema de apareamiento de la subespecie.....	44
7. CONCLUSIONES.....	46
8. AGRADECIMIENTOS.....	48
9. REFERENCIAS.....	49
10. APÉNDICES.....	55
10.1. Lista de figuras.....	55
10.2. Lista de cuadros.....	56
10.3. Glosario.....	57
10.4. Repertorio conductual de los machos territoriales.....	58
10.5. Datos de comportamiento y tasa copulatoria de machos territoriales.....	62

## RESUMEN

Describir el sistema de apareamiento de una especie es fundamental para comprender determinantes ambientales e intrínsecos de su reproducción así como para estimar el tamaño poblacional efectivo. El objetivo del presente estudio fue caracterizar el sistema de apareamiento de los lobos marinos de California (*Zalophus californianus californianus*) en la Isla Ángel de la Guarda, Baja California, México. El estudio se realizó en la lobera Los Cantiles en los veranos de 1985 a 1994 mediante observaciones desde sitios altos que incluyeron censos y registros de conducta en los que se identificó a los machos individualmente. Asimismo, se analizaron las características topográficas de los territorios reproductivos y a cada uno se asignó un valor de calidad mediante valores normalizados de áreas propicias para la crianza y estancia de las hembras.

En los territorios reproductivos, la proporción sexual operacional promedio de los diez años fue de 7.22 hembras por macho con una densidad promedio de 0.027 hembras/m<sup>2</sup>. En el 68.7% de los machos territoriales (21.5% de los machos adultos) se observaron apareamientos. Se encontró una alta varianza en la tasa copulatoria entre los machos lo que sugiere una intensa selección sexual. Las hembras presentaron una distribución compleja en tiempo y espacio y con movimientos impredecibles a excepción de aquellos relacionados con la termorregulación. Los machos de mayor talla, que en principio pueden permanecer por más tiempo ocupando un territorio y tienen mayor experiencia territorial, presentaron más comportamientos intersexuales, incluida la vocalización, así como una mayor tasa copulatoria. Los machos mostraron fidelidad a los territorios reproductivos cuando los ocuparon por más de un año.

Las características del sustrato de los territorios se relacionaron estrechamente con la tasa copulatoria de los lobos siendo más importantes los sustratos que se relacionan con la termorregulación de las hembras y la protección de los críos. Estos son, accidentes topográficos de protección al oleaje y piso rocoso. Se observó congruencia general entre territorios ante variaciones en su calidad para la ocupación de las hembras, la abundancia, densidad y predictibilidad de las hembras, ocurrencia de partos, actividad de flotación de las hembras, tasa copulatoria, grado de recambio de machos, menor ocurrencia de machos marginales y menor ocurrencia de tiburones. El distinto grado de congruencia entre los factores físicos y biológicos mencionados, los divide en una clase relacionada con el reconocimiento y preferencia de los lobos de ambos sexos y otra relacionada con la calidad de territorio para las hembras. La congruencia parcial entre las preferencias de ocupación de los lobos de ambos sexos y la calidad de los territorios para la estancia de las hembras, sugiere la posible existencia de elección femenina por los machos cuando los territorios que ocupan tienen una calidad mínima.

El sistema de apareamiento de los lobos marinos de California en Los Cantiles se puede determinar, por lo tanto, como de competencia entre los machos por territorios con recursos críticos para la reproducción de las hembras. Este estudio muestra la posibilidad de que haya algún papel de la elección femenina pero se requieren estudios *ad hoc* para caracterizarla.

## ABSTRACT

Description of the mating system of a species is important to understand environmental determinants of its reproduction as well as to estimate the effective population size. The goal of this study was to determine the mating system of the California sea lion (*Zalophus californianus californianus*) at Ángel de la Guarda Island, Baja California, México. The work was developed on the rockery Los Cantiles during the summers from 1985 to 1994 by observation from high locations. Observations included censuses and behavioral records in which individual males were identified. Also, topographical characteristics of reproductive territories were analyzed estimating a value of quality for each by means of normalized values of areas appropriate for nursing and stay of females.

The operational sex ratio in reproductive territories along the ten years was 7.22 females per male with a density of 0.027 hembras/m<sup>2</sup>. 68.7% of territorial males (21.5% of total adult males) were observed to have copulations. A high variance on the copulation rate was observed suggesting an intense sexual selection. Females had a complex distribution in time and space with unpredictable movements excepting those related with thermal regulation. Larger males which, in principle, are able to occupy a territory for longer and have greater territorial experience, showed more intersexual behaviors, vocalizations included, as well as a higher copulation rate. Males also showed fidelity to breeding territories when they occupied them for more than one year.

The substrate characteristics of territories were closely related with the copulation rate of sea lions on them being more important those substrates related with thermal regulation of females and protection of the newborns. These are topographical items of protection against waves and rocky floor. General congruence was observed among territories to variations in their quality for females occupation, females abundance, density, predictability and thermal regulation activity, births occurrence, copulation rate, exchange of males, less occurrence of marginal males and less occurrence of sharks. The differential degree of congruence among these factors subdivide them in a class related with recognizing and preference by sea lions of both sexes and another class related with territory quality for females. This partial congruence between occupation preferences by sea lions of both sexes and territory quality, suggests the possible existence of female choice for males when territories have a minimum quality.

The mating system of California sea lions at Los Cantiles can then be defined as competition between males for territories with critical resources for the reproduction of females. This study shows the possibility for a role of female choice but a research *ad hoc* is required to solve this issue.

## 1. INTRODUCCIÓN

En México hay 45 - 49 especies de mamíferos marinos de los que se conoce relativamente poco en medios públicos y académicos. A pesar de la creciente popularidad de estos animales y del creciente interés científico por su estudio, la información sobre los mamíferos marinos en México disponible al público es aún escasa y abundante en inexactitudes. Sin embargo, los mamíferos marinos en México están involucrados en diferentes problemáticas de protección al ambiente entre las cuales, la interacción de estos animales con las pesquerías es tal vez la que más problemas económicos y sociales genera. El auge de las actividades de observación turística de los mamíferos marinos y la degradación de las costas mexicanas en asociación al crecimiento del turismo, son asimismo problemas preocupantes para la conservación de estos animales y de los ecosistemas marinos en general.

El lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828), es en México el pinnípedo más abundante, de distribución más amplia y el que más interacciona con las actividades humanas. Es particularmente importante en México la interacción de estos animales con las pesquerías en la que ocurre la muerte de algunos lobos marinos al enredarse en las artes de pesca con una consecuente pérdida económica de los pescadores (Aurioles, 1988; Zavala y Esquivel, 1991; Sánchez, 1992; Harcourt *et al.*, 1994, García 1995). Los lobos marinos se usan asimismo como carnada en palangres tiburoneros (Fleischer y Cervantes, 1990). La visita de turistas a algunas loberas de reproducción asimismo perturba la conducta de los lobos marinos y ocasiona la salida de los animales de las áreas reproductivas causando en situaciones extremas la muerte de los críos al ser abandonados por su madre. El aprovechamiento de los lobos marinos de California en México se remonta al menos hasta hace dos mil años por los antiguos pobladores de Baja California, Sonora y Sinaloa. Durante algunos años del siglo XIX y hasta la década de los 1950 se cazaron lobos marinos comercialmente para utilizar la grasa, piel y los órganos sexuales de los machos adultos (Lluch, 1969). Actualmente, el lobo marino de California es uno de los pinnípedos más utilizado en cautiverio para espectáculos y exhibición (Isaza-Lay y Aguayo, 1988). Aunque se calcula que la cacería comercial representó una disminución importante en el número de machos (Lluch, 1969; Aurioles, 1988), se desconocen con exactitud los efectos poblacionales causados por esta captura. El censo científico publicado más antiguo en el Golfo de California se realizó en 1966 por Lluch (1969) y sólo cubrió cuatro de las 13 islas actualmente pobladas por lobos marinos en la región norte del Golfo de California. Se calcula que la población del Golfo de California desde entonces hasta inicios de los 1990 creció con una tasa intrínseca de crecimiento de 5.2%, que es de alrededor de 25,000 a 30,000 animales y de mantenerse estas condiciones, la población podría alcanzar la capacidad de carga en aproximadamente 20 años (Aurioles y García 2005; Zavala, 1993). Los primeros intentos por proteger a los lobos marinos fueron los del Presidente Comonfort en 1858 (Luch, 1969) pero hasta 1972 fue que se decretó su veda total aunque desde entonces excepcionalmente se otorgaron concesiones y permisos especiales de captura. Actualmente, el lobo marino de California se encuentra dentro de la lista de especies en protección especial (Diario Oficial de la Federación, 06/03/2002) y no aparece en ninguna de las listas de CITES. La población que habita las islas del Golfo de California se encuentra dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California (Diario Oficial de la Federación, 17/05/1991). Su captura con fines de exhibición e investigación sólo se permite con un aval científico que demuestre que no se afecta a la población. El lobo marino común es uno de los mamíferos marinos más estudiados en nuestro país; representa 16.1% del total de las investigaciones sobre mamíferos marinos informadas entre 1979 y 1992 a la Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos (Aurioles, 1993). La mayoría de los estudios sobre esta especie en México se han dedicado a la ecología poblacional y en menor grado a la reproducción, conducta, alimentación, fisiología y genética. Actualmente, la

información obtenida se encuentra en proceso de integración para generar un plan de manejo particular para la especie en México así como para organizar la investigación a futuro.

En este proceso es importante determinar la relación que tiene el lobo marino de California con la variación de las condiciones de su hábitat y ello involucra entre otras cosas, el estudio de la biología de la reproducción, particularmente el sistema de apareamiento en tanto que de este depende mucho la relación entre el tamaño poblacional absoluto y el efectivo (Krebs y Davies, 1984). Para las colonias de lobos marinos de California en el Pacífico, se había postulado clásicamente que el sistema de apareamiento del lobo marino es de tipo poligínico con defensa de recursos en donde el macho defiende un área donde se encuentran recursos críticos para las hembras (Peterson y Bartholomew, 1967). Sin embargo, estudios recientes que han permitido individualizar a las hembras, sugieren para esta población un sistema de apareamiento de tipo lek en el cual las hembras eligen directamente a los machos (Heath y Francis, 1987; Heath, 1989). En el caso de la población de lobos marinos del Golfo de California, Lluch (1969), describió un sistema de apareamiento similar al primero aunque menciona cambios en la reproducción de esta población tras la captura de los años 1960. En la Lobera de la Isla Granito, en la cual se capturó el 50% de los machos adultos de esta colonia, este autor observó lo siguiente: 1) Una proporción hembra/macho siete veces mayor comparada con colonias no explotadas; 2) Disminución en los despliegues agonísticos entre machos territoriales; 3) Ocupación territorial por machos subadultos; 4) Disminución del número de hembras con cría; 5) Un nivel de perturbación alto de la conducta ante la presencia humana la cual provocaba la muerte de los críos por aplastamiento. Lluch (1969) sugirió que el decremento en el número de los machos ocasionó una disminución en la presión de selección sexual y que esto pudo modificar el sistema de apareamiento de la población.

Para caracterizar el sistema de apareamiento actual de los lobos marinos de California es importante estudiar los factores ambientales que afectan la reproducción. Por ello, tal caracterización es relativa a una localidad y periodo particulares. En este trabajo he tratado de determinar el sistema de apareamiento del lobo marino de California en la lobera Los Cantiles, Isla Ángel de la Guarda, Baja California en el periodo 1985 a 1994 y de determinar la variación individual del éxito reproductivo de los machos en relación con la heterogeneidad de sus territorios. Este es un estudio basado en observaciones desde sitios altos por lo que propongo que en el futuro se integren estudios genéticos y fisiológicos que logren definir las relaciones de parentesco en asociación con la conducta de los animales.

En la primera parte de los resultados analizo la estructura de la población reproductiva indicando la proporción de hembras por macho en el sitio, el porcentaje de machos que se aparean anualmente, así como la distribución espacial y temporal de las hembras. En la segunda sección relaciono las características bióticas y abióticas de los territorios con las tasas de apareamiento para distinguir los recursos críticos o aquellos que promueven la agregación de las hembras proponiendo tres clases de territorio de acuerdo a su uso en la crianza, apareamiento y descanso de las hembras. En la tercera sección describo las características conductuales y morfológicas que muestran los machos durante la reproducción y su relación con su éxito de apareamiento así como el comportamiento de las hembras y su relación con los apareamientos. En la cuarta sección analizo el posible papel de la elección femenina en la reproducción de los lobos marinos en el sitio y periodo de estudio e integro los resultados en una quinta y última sección.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. Generalidades sobre los sistemas de apareamiento

Los sistemas de apareamiento se refieren a la manera en que los individuos se relacionan entre sí para reproducirse sexualmente (Barash, 1982; Davies, 1991). De acuerdo con el número de congéneres con los que un individuo se aparea, los sistemas de apareamiento se definen como monogamia, poligamia y promiscuidad. La monogamia ocurre cuando un individuo se aparea con uno sólo individuo. La poligamia se presenta cuando individuos de un sexo se aparean con más de un individuo del otro sexo. En el caso de un macho que se aparea con varias hembras, la poligamia se denomina poliginia y cuando una hembra se reproduce con varios machos se conoce como poliandria. La promiscuidad se refiere al caso en que individuos de ambos sexos se aparean con más de un individuo. Los sistemas de apareamiento también se pueden distinguir cronológicamente en simultáneos y secuenciales. De acuerdo a la duración de la pareja, Selander (1965) los clasificó en perennes y estacionales. Una de las clasificaciones clásicas y que incluye la evolución de los sistemas de apareamiento es el modelo desarrollado por Emlen y Oring (1977). Estos autores proponen que los sistemas de apareamiento varían dependiendo de la distribución de los recursos (alimento, sitios de anidación o crianza, sitios de descanso) que determinan la distribución de los organismos y por tanto el proceso de encuentro de las parejas. Estos autores resaltan que los sistemas de apareamiento se definen en gran parte por la manera en que un sexo accede al otro y al cuidado parental. Posteriormente, Davies (1991) recalzó la fuerte influencia de la distribución de las hembras sobre la de los machos que depende a su vez de la distribución de los recursos ambientales necesarios para la reproducción. En general, se considera que los sistemas de apareamiento optimizan un balance entre costos energéticos y beneficios reproductivos tal como lo plantea Williams (1966) para cualquier proceso sociobiológico. Para entender los sistemas de apareamiento hay que considerar cuáles son los costos de la reproducción para cada sexo entendiendo por costos 1) La producción de gametos; 2) El encuentro y apareamiento; 3) El encuentro y unión de los gametos y 3) Los cuidados aportados por los padres hacia la progenie. Este conjunto de procesos fisiológicos y conductuales es al que se denomina inversión parental (Trivers 1972).

**2.1.1. Monogamia:** La monogamia usualmente se relaciona con una igualdad en el cuidado parental por parte de ambos sexos. Esto sucede cuando las necesidades de cuidado de la progenie son tan elevadas que en él deben involucrarse ambos padres. Se presenta una relación directa entre el cuidado parental y la adecuación para ambos sexos (Barash, 1982). En los mamíferos la igualdad en el cuidado parental es rara debido a la viviparidad y al amamantamiento por las hembras. En algunos carnívoros como lobos, zorros y coyotes así como en monos y marmotas, excepcionalmente el padre aporta alimento a los cachorros cuando ya ha ocurrido el destete y la pareja permanece unida.

**2.1.2. Poliginia:** De acuerdo a la manera con que el macho tiene acceso a las hembras se reconocen cuatro variantes: 1) Poliginia con defensa de las hembras o harém; 2) Poliginia con defensa de recursos; 3) Dominancia entre machos y 4) La competencia suave o difusa entre los machos.

**2.1.2.1. Defensa de hembras o harém:** El macho controla directamente el acceso a un grupo de hembras. Este es el caso para muchos ungulados en quienes las hembras se agrupan en la mayor parte del año permitiendo que sean monopolizadas por algún macho (Emlen y Oring, 1977; Davies, 1991).

**2.1.2.2. Defensa de recursos:** El macho controla el acceso a las hembras ocupando recursos críticos para éstas. Los recursos críticos pueden ser alimento, sitios de anidación, de crianza o lugares donde se evite la depredación. Un ejemplo de esto son los colibríes de Anna (*Calypte anna*) donde los machos defienden los sitios donde se localiza el néctar (Wolf y Hainsworth, 1971). La defensa de recursos se distingue de la defensa de las hembras porque en el primer caso 1) La defensa masculina de las áreas debe ser independiente de los movimientos de las hembras; 2) La agresividad de los machos se desarrolla en los límites territoriales y no tiene relación con los desplazamientos de las hembras (Boness, 1991); 3) Las áreas defendidas por los machos son exclusivas ante competidores o bien son exclusivas de los sitios de apareamiento (Floody y Arnold, 1975) y 4) La agresión de los machos se mantiene aún en la ausencia de las hembras.

**2.1.2.3. Dominancia entre machos:** Los machos se agrupan durante el periodo reproductivo en áreas sin recursos críticos adonde las hembras acuden para elegir pareja. El acceso a las hembras representa un gasto energético alto para los machos ya sea porque los recursos tienen una gran dispersión espacio-temporal o bien porque las hembras receptivas se encuentren de manera muy sincrónica. En esta variante se distinguen 1) La poliginia explosiva que es característica de organismos con ciclos de vida cortos, el periodo de apareamiento ocurre en un intervalo breve y sincrónico, la proporción sexual es cercana a la unidad y la selección sexual es suave y 2) Los leks en donde las hembras presentan un estró moderadamente sincrónico y los machos son elegidos de acuerdo a ciertas características específicas. Los machos compiten por la dominancia, posición y jerarquía. Las hembras eligen a los machos y después de aparearse abandonan las áreas. La proporción sexual operacional y la varianza del éxito reproductivo son altas. Bradbury (1981) menciona que la mayoría de las especies presentan un sistema intermedio entre leks y defensa de recursos. Para los leks sugiere cuatro características distintivas: 1) No hay cuidado parental de los machos; 2) Los machos se agregan primero en una área donde llegan posteriormente las hembras a copular; 3) Los sitios de defensa no contienen recursos críticos para las hembras y 4) Las hembras eligen a su pareja. De acuerdo con Hoglund y Alatalo (1995), las tres primeras características son aceptadas por la mayoría de los investigadores pero la elección femenina es un tema aún muy debatido (Beehler y Foster, 1988). El resultado de la variedad de criterios ha conducido a la propuesta de tres modelos de este sistema de apareamiento: 1) Preferencia de hembras (Bradbury, 1981), 2) *Hotspot* o puntos calientes (Bradbury *et al.*, 1986) y 3) *Hotshot* o refugio de hembras (Beehler y Foster, 1988). Los modelos se diferencian por el tamaño del ámbito hogareño de las hembras, la preferencia por machos congregados y el grado en que las hembras y los machos controlan la distribución de los apareamientos. En todos estos modelos, el éxito reproductivo del macho depende parcialmente de su habilidad por atraer hembras aunque en el segundo se menciona que los machos visitan áreas que las hembras frecuentan. Los criterios de selección utilizados por las hembras pueden estar en las características fenotípicas de los machos o bien en su ubicación en las áreas reproductivas lo cual puede indicar su jerarquía (Gibson y Bradbury, 1985). Hoglund y Alatalo (1995) mencionan que las características distintivas de los leks es la agregación de machos en exhibición en zonas visitadas por las hembras para aparearse.

**2.1.2.4. Competencia suave:** Se caracteriza porque los machos buscan a las hembras receptivas sin defender un territorio. Hay agresión entre los machos por el acceso a las hembras pero no tienen territorios. Dentro de este sistema se presenta una variante denominada explosiva caracterizada por periodos reproductivos muy sincrónicos. Ejemplo de ello es la rana del bosque, cuyas hembras entran en receptividad simultáneamente en sólo una noche del año. Esta situación crea una intensa selección

sexual en donde los machos invierten su energía en encontrar al mayor número de hembras en el menor tiempo posible (Barash, 1982).

**2.1.3. Poliandria:** Este sistema se presenta en especies donde las hembras no desarrollan cuidado parental. En el caso de algunas especies ovíparas, los machos se encargan de incubar el huevo mientras que las hembras se aparean con varios machos los cuales sólo copulan una vez ya que, al hacerse cargo de la progenie, se consideran excluidos. Esta condición genera competencia intrasexual entre las hembras para tener acceso a los machos. No se han registrado casos homólogos a los de los leks de los machos. Dentro de este sistema de apareamiento se han informado dos variantes: la defensa de recursos y el acceso regulado.

**2.1.3.1. Poliandria por defensa de recursos:** Las hembras compiten y defienden los recursos críticos para los machos. Al igual que en el caso recíproco, los recursos pueden ser el alimento, sitios de anidación o lugares que disminuyan la depredación. En el grado en que los recursos se agrupan, las hembras pueden tener un mayor número de cópulas. En este sistema de apareamiento se presenta dimorfismo sexual como se ha informado para la jacana americana, *Jacana spinosa* (Emlen y Oring, 1977).

**2.1.3.2. Poliandria con acceso a machos regulado por las hembras:** Las hembras controlan el acceso a los machos a través de interacciones entre ellas. Ejemplo de ello son las gallinas nativas de Tasmania, *Trybonyx mortierii* (Maynard Smith y Ripath, 1972).

## 2.2. Sistemas de apareamiento de los mamíferos

Una característica distintiva de los mamíferos que se relaciona estrechamente con los sistemas de apareamiento, es el cuidado parental intenso por la hembra como producto de la viviparidad (con excepción de los monotremas), la lactancia y la crianza en general. Este hecho limita el cuidado parental del padre a la descendencia por lo que los mamíferos tienen en general algún grado de poliginia. Raras veces los mamíferos son monogámicos y sólo en el caso de algunas sociedades humanas pueden ser poliándricos (Daly y Wilson, 1983). De acuerdo con Emlen y Oring (1977) y Barash (1982), se puede considerar que el sistema de apareamiento de los mamíferos está definido por seis factores principales: 1) El tiempo y la intensidad del cuidado parental (tiempo de amamantamiento y dependencia parental social de las crías), 2) Tipo de alimentación de los individuos de la especie, 3) Grado de socialización de los miembros de la especie, 4) Distribución espacial y temporal de los recursos, 5) Área de distribución de la población y 6) Locomoción y dispersión de los individuos.

Si los requerimientos de alimentación y cuidado del crío son elevados, la hembra requerirá de una pareja para poder cubrirlos. Estas condiciones favorecen la monogamia y tal es el ejemplo de algunos carnívoros como coyotes y zorros así como de algunos primates donde el padre contribuye con la cacería para alimentar a los críos. En el caso contrario, las hembras cubren las necesidades del crío además de las propias favoreciendo al desarrollo de sistemas polígamos. El grado de socialización de la especie influye en la elección femenina por la pareja. En especies altamente socializadas, las hembras pueden elegir a los machos tanto por sus características físicas como por sus atributos sociales. Este es el caso de algunos primates cercopitécidos (Barash, 1982).

La distribución de los animales afecta el encuentro y acceso a la pareja. En especies densamente agrupadas, como los herbívoros y los pinnípedos, la oportunidad que tienen los machos por aparearse con más de una pareja es muy alta. Otro factor que influye en los sistemas de apareamiento es el desplazamiento de los animales. Particularmente los

herbívoros realizan largos viajes para conseguir su alimento por lo que los machos sólo se aparean si siguen a la manada. En especies muy disgregadas y con poca movilidad, los machos recorren áreas extensas para encontrar hembras en estro y copular con ellas. Si las hembras cubren los requerimientos de los críos, el macho no forma pareja y se dedica a buscar otras hembras. También las especies disgregadas tienen poca oportunidad de que organismos del mismo sexo interactúen, compitan, o desarrollen estructuras muy ornamentadas por lo que generalmente son especies poco dimórficas. En general, se observa que características sexuales muy elaboradas y dimórficas se asocian con un alto nivel de selección intrasexual (Emlen y Oring, 1977).

### 2.3. Sistemas de apareamiento de los otáridos

**2.3.1. Origen y características que favorecen la poliginia:** Los otáridos son mamíferos marinos del orden Carnivora cuyo sistema de apareamiento se ha clasificado como poliginico. El origen de la poliginia en los otáridos no se conoce con exactitud. Mitchell y Tedford (1973) señalan que el otárido fósil *Allodesmus*, cuyo registro data del Mioceno, presenta colmillos desarrollados y signos de ayunos prolongados y que esto es evidencia de un sistema de apareamiento poliginico. De acuerdo con Bartholomew (1970) y Stirling (1983), entre las características de los otáridos que favorecen la poliginia y la selección sexual están: 1) Su intenso gregarismo que es producto principalmente de la gran susceptibilidad de los pinnípedos ante la depredación de carnívoros terrestres, 2) El parto en tierra que tiene una distribución espacial predecible ya que los sitios de partos son específicos y son recursos que el macho puede cuidar, 3) Un estro medianamente sincrónico relacionado con la implantación tardía del blastocisto, 4) Su alimentación pelágica y la precocidad de los críos que permite que las hembras cubran por sí mismas sus requerimientos alimentarios sin la necesidad de una pareja.

**2.3.2 Factores que determinan el sistema de apareamiento:** A continuación se discuten para los otáridos los seis factores analizados en el punto 2.2. que determinan el sistema de apareamiento en los mamíferos (Cuadro 1).

**2.3.2.1. Inversión parental:** En general, los cachorros de los otáridos son precociales y dependen únicamente de la madre, la ausencia de inversión parental del padre permite que los machos puedan aparearse con varias hembras. La única evidencia de cuidado parental por parte de los machos es la informada por Barlow (1972) para el lobo marino común de las Galápagos, *Zalophus californianus wolfebaeki*, en donde menciona que los machos acarrearán a los críos hacia la parte terrestre cuando los tiburones entran a los territorios. Miller (1974) discute que estas evidencias son insuficientes ya que los machos que ocupan los territorios pueden o no ser los padres de los críos además de que la defensa territorial inter e intraespecífica está muy desarrollada en esta subespecie. Los periodos de amamantamiento varían de cuatro a 36 meses (p.ej. el lobo fino antártico, *Arctocephalus gazella* y el lobo fino de las galápagos, *Arctocephalus galapagoensis*, respectivamente) siendo el más común de seis meses (Boness, 1991). Durante este periodo, los críos quedan solos cuando las hembras salen a conseguir su propio alimento. Después de la lactancia, los cachorros capturan su alimento por sí mismos y se independizan de su madre.

**2.3.2.2. Alimentación:** Los machos territoriales no se alimentan durante la reproducción mientras que las hembras salen al mar para adquirir su alimento. La duración y número de viajes de alimentación que éstas realizan entre el periodo de parto y el estro varía dependiendo de la especie así como de la disponibilidad de los recursos alimentarios. Este periodo es importante ya que es el momento en que el macho asegura la cópula con hembras receptivas. En el caso de la subfamilia Arctocephalinae, las hembras entran en

estros poco después del parto, no salen a alimentarse hasta después de copular y esto se traduce como un control del macho sobre el apareamiento de las hembras. En la subfamilia otariinae, las hembras tienen un periodo largo entre la cópula y el estro y realizan de dos a cinco viajes de alimentación antes de aparearse por lo que el macho controla mucho menos el apareamiento de las hembras. Otro hecho que permite a los machos de los otáridos ampliar el tiempo de encuentro con las hembras y por tanto su oportunidad de aparearse con más hembras, es su capacidad de ayunar. Los periodos de ayuno en los machos de los otáridos varían dependiendo del clima, tamaño del cuerpo y duración de la temporada reproductiva. Los periodos más amplios de ayuno se han documentado en las especies más grandes. Según McCann (1980), *A. gazella*, cuyo peso es de 135 Kg presenta un ayuno de 34 días mientras que en el lobo marino de Steller, *Eumetopias jubatus*, su peso medio es de 1000 Kg y su ayuno es de 46 días.

**2.3.2.3. Distribución temporal de las hembras receptivas:** En los otáridos el estro es relativamente sincrónico, se han estimado intervalos de 18 hasta 112 días con una media de 20 a 35 días (Boness, 1991). De acuerdo con Crushing (1959), la amplitud del periodo de apareamiento se relaciona con la distribución de las especies. En latitudes altas, la sincronía del estro aumenta debido a la estacionalidad que hace que varios factores ambientales importantes para el parto y el amamantamiento, como la temperatura y la disponibilidad de alimento, sean adecuados sólo en un periodo breve durante el año. Especies de bajas latitudes, donde la estacionalidad es menos marcada, como es el caso de *Zalophus c. wollebaki* y *A. galapagoensis*, tienen un periodo amplio de apareamiento, hasta 60 días. En *A. gazella*, el periodo de apareamiento dura tres semanas.

**2.3.2.4. Distribución espacial de los animales:** La distribución espacial de los otáridos presenta una relación estrecha con áreas de alta productividad y disponibilidad del alimento. Estos pinnípedos habitan en islas oceánicas y en regiones costeras principalmente en latitudes templadas y polares. Cuando se encuentran en tierra, su distribución es marcadamente agregada para evitar la depredación tanto del ambiente terrestre como del acuático. Esta densidad permite a los machos tener acceso a varias hembras (Bartholomew, 1970).

**2.3.2.5. Grado de socialización de la especie:** Otro factor que afecta la distribución de los animales es la jerarquización de los machos. Peterson y Bartholomew (1967) señalan que en la mayoría de los otáridos hay jerarquías de dominancia. Los machos de menor grado se ubican en áreas periféricas denominándose machos marginales. La presencia de esta categoría de machos induce de dos maneras a que las hembras se refugien en los territorios centrales. La primera ocurre cuando ellas se congregan en las áreas donde se presentan los machos de mayor jerarquía para evitar apareamientos con los machos marginales quienes son menos competentes (McLaren, 1967; Bartholomew, 1970). La segunda sucede cuando las hembras se refugian en territorios centrales para eludir el hostigamiento sexual de los machos marginales evitando agresiones que las pueden lesionar a ellas y/o a sus críos (Trillmich, 1984; Campagna *et al.*, 1989).

**2.3.2.6. Locomoción de los individuos:** La locomoción de los otáridos durante la reproducción se relaciona en gran medida con la temperatura ambiental. Estos organismos se mueven hacia el agua cuando la temperatura se eleva. En el caso del lobo marino de California, este movimiento ocurre a partir de los 28 °C (Whittow *et al.*, 1972). Los movimientos de las hembras disminuyen el control de los machos para aparearse con ellas.

**2.3.3. Variabilidad de los sistemas de apareamiento:** Boness (1991) menciona que se han informado tres variantes de la poliginia en los otáridos de acuerdo a la clasificación de Emlen y Oring (1977): 1) Defensa directa a las hembras (harém), 2)

Defensa de recursos y 3) Leks. Boness (1991) también informa la dificultad para distinguir las dos primeras estrategias ya que los recursos críticos de las hembras se relacionan con localidades para parir que el macho defiende y que podemos percibir como defensa hacia las hembras. De las especies de otáridos estudiadas, la defensa de recursos es el sistema de apareamiento descrito para la mayoría, habiéndose informado en: *Arctocephalus forsteri*, *A. gazella*, *Callorhinus ursinus*, *E. jubatus*, *Otaria flavescens* y *Z. californianus*. Asimismo, se ha sugerido en *A. pusillus pusillus*, *A. p. doriferus* y *A. tropicalis*. En este sistema, los machos llegan a las áreas reproductivas antes que las hembras, pueden defender territorios con y sin hembras, las hembras receptivas se localizan muy cerca de los lugares de parto, el sustrato es discontinuo y las interacciones entre los machos son relativamente bajas. Los movimientos de las hembras son pocos y altamente predecibles (Boness, 1991).

El sistema de defensa directa de las hembras se ha sugerido en tres especies aunque no se ha distinguido con precisión de la defensa de recursos. El caso mejor documentado sobre la defensa de hembras es el reportado por Campagna y Le Boeuf (1988) para la colonia de *O. flavescens* en Punta Norte, Argentina. Las evidencias informadas son: 1) Algunos machos pierden su posición por seguir a las hembras, 2) Los machos defienden preferentemente a las hembras cercanas al estro, 3) Los machos siguen a las hembras cuando se desplazan por efectos de temperatura u otro tipo de perturbación, 4) Su agresividad se desarrolla tratando de evitar perder el control de las hembras, 5) Algunos machos abandonan sus territorios cuando las hembras salen de él, 6) Las agresiones se correlacionan positivamente con la presencia de las hembras y 7) Los machos intrusos tratan de capturar hembras y no posiciones.

En el caso *A. gazella*, la especie exhibe tres características correspondientes a la defensa de recursos: 1) Los machos llegan a las áreas reproductivas antes que las hembras, 2) Las hembras se aparean en el sitio de alumbramiento (Bonner, 1968) y 3) El sustrato donde se localizan es discontinuo. Asimismo, hay tres características del macho relacionadas con la defensa de las hembras: 1) Los machos persiguen a las hembras que intentan salir del territorio, inclusive agredirlas, 2) En ocasiones rompen los límites territoriales y 3) Presentan mayor actividad agonística cuando las hembras están receptivas (García *et al.*, 1995b).

Francis y Boness (1991) informan para los lobos finos de Juan Fernández, *Arctocephalus philippii*, una relación estrecha entre la conducta de los machos y los desplazamientos de termorregulación de las hembras. Estos datos sugieren que los sistemas de apareamiento en los otáridos pueden presentarse de manera mixta, especialmente cuando los costos de los sistemas son altos, ya sea por una fuerte competencia entre los machos o por desplazamientos de las hembras. Dos especies se proponen con poliginia parecida al sistema de lek: 1) El lobo marino de Nueva Zelanda, *Phocarctos hookeri* (Marlow, 1975) y 2) El lobo marino de California *Z. c. californianus* (Heath y Francis 1983, 1987; Heath, 1989). En ambos, la elección de pareja por parte de las hembras es una de las características que sugiere este sistema de apareamiento. En el caso del lobo de Nueva Zelanda, las hembras receptivas dejan a sus críos y recorren los territorios por lo que los machos tienen muy poco control sobre ellas. En el lobo marino de California, la no coincidencia entre los sitios de parto y apareamiento es el factor más importante para sugerir un sistema de tipo lek.

**2.3.4. Elección femenina:** En general, la elección femenina es un comportamiento poco evidente y ha dado lugar mucha controversia (Beehler y Foster, 1986). En los otáridos se supone que la elección femenina se puede presentar en aquellas especies donde las hembras antes de entrar en estro tienen la oportunidad de interactuar con otros machos así como en especies donde las hembras muestran solicitud al apareamiento (Heath,

1989; Boness, 1991). Se tienen algunos ejemplos de ello en *P. hookeri*. Las hembras recorren la lobera sin presentar oposición de los machos para salir de sus territorios (Gentry y Roberts en Heath, 1989). En *E. jubatus*, los machos tratan de evitar que las hembras salgan de su territorio pero con poco éxito (Gisiner, 1985). Las hembras de los lobos finos del Perú, *Arctocephalus australis*, presentan desplazamientos antes de entrar al estro además de mostrar comportamiento de solicitud de apareamiento (Majluf, 1987). Las hembras de los lobos finos de Sudáfrica, *Arctocephalus pusillus pusillus* salen a alimentarse antes del estro (Rand, 1967). Las hembras de *A. philiphii*, presentan movimientos termorregulatorios y algunas de ellas muestran preferencia por aparearse en un territorio específico (Francis y Boness, 1991). En *Z. c. californianus*, Heath (1989) interpreta que la alta movilidad de las hembras y una marcada solicitud por copular indican elección femenina.

**Cuadro 1.** Características ambientales y conductuales de los sistemas de apareamiento en los otáridos.

	<b>Defensa de recursos</b>	<b>Defensa de hembras</b>	<b>Leks</b>
Tipo de territorio	Discontinuo	Continuo	No definido
Localización de las hembras	Misma al parto	Misma al parto	Diferente al parto
Sincronía estral	Alta	Muy alta	Baja
Movimientos de las hembras	Pocos y predecibles	Muy pocos predecibles	Frecuentes e impredecibles
Periodo entre el parto y el primer viaje trófico	Corto	Corto	Largo
Efecto del macho marginal	Medio	Alto	Ausente
Elección femenina	Inconspicua o previa al parto	Inconspicua o previa al parto	Conspicua o postparto
Agresividad entre los machos	Independiente de las hembras, sin cambio temporal	Independiente de las hembras, aumenta durante el estro	Independiente de las hembras, aumenta durante el estro
Defensa de las hembras	Ausente	Directa	Indirecta
Control del macho a los movimientos de las hembras	Indirecto	Directo	Ausente
Relación entre permanencia de los machos y las hembras	Independiente	Simultánea	Simultánea

#### **2.4. El lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus***

**2.4.1. Descripción y distribución:** El lobo marino común de California es una especie con un marcado dimorfismo sexual. Los machos son de coloración café oscura. A la edad de 13 años alcanzan tallas de hasta 2.3 m de longitud y peso de 392 Kg (Lluch, 1969). Son robustos, especialmente del cuello y tórax y en la cabeza presentan una cresta sagital desarrollada que se ve como una hinchazón (Figura 1). Este es el principal carácter dimórfico de la especie el cual comienza a desarrollarse en ambos sexos a los cinco años de edad (Orr *et al.*, 1970) teniendo un crecimiento mayor en los machos. Las hembras son de coloración café claro, su longitud a los diez años de edad es de 1.8 m con un peso aproximado de 105 Kg (Lluch, 1969). Durante la etapa juvenil, el dimorfismo sexual es menos marcado; en los machos pueden apreciarse los testículos al entrar a la pubertad la cual se inicia alrededor de los tres años de edad. Los críos al nacer son de coloración café oscura y su longitud es en promedio de 0.76 m para los machos y 0.72 m para las hembras (Morales y Aguayo, 1992). Después de cinco meses mudan su pelaje tornándose más claros. Estos pinnípedos tienen una longevidad aproximada de 18

años en vida libre. En cautiverio se tienen registros de 19 años para un macho y de 20 y 30 años para dos hembras (Ehlers, 1957; Crandall, 1964). La anatomía del cráneo y dientes distingue diferencias marcadas entre ambos sexos, principalmente en el aparato nasal y masticador (Vázquez, 1993; Vázquez *et al.*, 2000).

*Z. c. californianus* se distribuye desde Vancouver, Canadá hasta Mazatlán, México. Existen registros de lobos marinos en las cercanías de Acapulco (Gallo y Ortega, 1986) y diversos avistamientos no publicados frente a las costas de Nayarit y Colima. Durante la reproducción, su distribución se restringe desde la costa de California hasta la de Mazatlán. La mayor abundancia de los lobos marinos durante el periodo reproductivo en la población de la costa californiana es en las Islas Santa Bárbara, San Clemente, San Nicolás y San Miguel y ocasionalmente en las Islas Farallón. En la costa del Pacífico mexicano encontramos a esta especie en las siguientes islas: Guadalupe, San Benito y Cedros. Dentro del Golfo de California se conocen 40 loberas que representan 14% de la población mundial (Le Boeuf *et al.*, 1983; Zavala, 1990). La población de la región de las Grandes Islas ocupa 22.6% de las áreas insulares y su distribución se relaciona con sitios protegidos del viento y con una alta productividad marina cercana (Zavala, 1993). Estudios recientes demuestran su preferencia hacia islas de tamaño mediano (Aurioles y Zavala, 1994).



**Figura 1.** Morfología externa del lobo marino de California, *Z. californianus californianus*. En primer plano se observan un macho, una hembra y un crío en un territorio reproductivo en el Golfo de California.

**2.4.2. Alimentación y depredación:** La dieta de los lobos marinos consiste principalmente de peces, cefalópodos y algunos moluscos. En la Isla Angel de la Guarda Sánchez (1992) distinguió 34 especies de peces presa siendo sólo cuatro de importancia comercial, estos son, merluza, anchoveta, macarela y mojarrón chino.

Entre los principales depredadores se encuentran los tiburones y las orcas (King, 1983). Para la población del Golfo de California se ha informado del tiburón chato, *Carcharinus leucas* (Estes, en Riedman, 1990), Morales (1990) estimó que 10% de los críos nacidos en la lobera Los Cantiles son presas de esta especie.

**2.4.3. Sistema de apareamiento:** Las hembras de los lobos marinos de California alcanzan la madurez sexual a la edad de cuatro años (Lluch, 1969) y en ocasiones desde los tres años (observación personal). Los machos están sexualmente maduros desde los ocho años siendo la categoría de 11 años los dominantes en la población reproductora (Lluch, 1969). Durante la reproducción, los lobos marinos adultos y algunos jóvenes forman colonias reproductivas localizadas en costas aisladas sin depredadores. Los machos defienden territorios semiacuáticos a los que llegan hembras para parir, copular y cuidar a sus críos. Por su parte, los machos subadultos y algunos jóvenes se establecen en sitios aledaños a los reproductivos a los que se llama áreas de solteros. El establecimiento y mantenimiento de los territorios lo realizan los machos adultos, también conocidos como sultanes o machos territoriales, mediante pautas conductuales y vocalizaciones (Peterson y Bartholomew, 1967). Como se mencionó, Heath y Francis (1987) y Heath (1989) propusieron la existencia de un sistema de apareamiento tipo lek al estudiar las poblaciones de las Islas del Canal, California. Entre las características que mencionan estos autores son: 1) Las áreas de parto no coinciden con las de apareamiento, 2) Los ámbitos hogareños de las hembras son grandes, 3) El macho no controla los desplazamientos de las hembras, 4) Las hembras solicitan a los machos con los que van a copular en áreas donde los machos se localizan en territorios y 5) El comportamiento de la hembra se refleja en una alta varianza del éxito reproductivo de los machos. Estos autores también mencionan que se presentan dos características diferentes al modelo clásico de lek propuesto por Bradbury (1981): 1) Los territorios de exhibición son grandes, 2) Las áreas de nacimiento y cópula no están tan separadas.

**2.4.4. Comportamiento reproductivo de los machos:** El periodo reproductivo varía geográficamente. En la población del Golfo de California, el periodo de reproducción tiene una duración de mayo a agosto y es más amplio que el de las loberas del Pacífico (Morales, 1985; Auriolos, 1988; Morales y Aguayo, 1992; García, 1992; García y Aguayo, 1994). Durante este periodo, los machos ayunan y los territorios son defendidos por diferentes machos en sucesión, inclusive por subadultos que se presentan fuera del periodo receptivo de la hembra. En un estudio en la lobera Los Cantiles (García, 1992) los machos territoriales se clasificaron con base en su fecha de llegada y tiempo de permanencia en tres grupos: transitorios, permanentes y sucesores. Los transitorios son machos que ocupan los territorios en la tercera semana de mayo, su tiempo promedio de permanencia es de  $2.4 \pm 2.0$  días y generalmente son adultos jóvenes. Los machos permanentes llegan a mediados o finales de mayo, durante el periodo de partos, ocupan los territorios la mayoría de la temporada de reproducción abarcando la parte más intensa del periodo de apareamiento y se retiran a fines de julio permaneciendo en promedio  $62.9 \pm 15.5$  días. Estos machos rara vez son desplazados por intrusos lo que sugiere una jerarquía social alta. Los sucesores llegan a finales del periodo reproductivo y tienen una permanencia promedio de  $18.8 \pm 13.7$  días. En comparación con los sucesores, los sultanes permanentes utilizan más frecuentemente conductas estereotipadas de baja actividad física lo que tal vez les permita su prolongada permanencia (García, 1992). El 93% de las interacciones entre los machos es sin contacto físico de las cuales 62% se desarrolla en la parte acuática. En el caso de las peleas, el 92% se realiza en el agua. Los machos con barreras topográficas emplearon menos tiempo en actividades agonísticas y tuvieron más cópulas (García, 1992). Parecen

existir relaciones de dominancia más o menos establecidas entre los machos y esto se ha corroborado en cautiverio (Schusterman y Dawson, 1968).

**2.4.5. Nacimientos y cuidado parental:** El nacimiento ocurre luego de seis a ocho meses de la implantación del blastocisto la cual se retrasa entre tres y cinco meses (Daniels, 1981). Los nacimientos inician a partir de mayo, las hembras paren un solo crío y llevan al cabo todo el cuidado parental. Los partos en la lobera Los Cantiles ocurren en el periodo entre el 8 de mayo y el 12 de julio con su máxima frecuencia en la tercera semana de junio. Los nacimientos estudiados en esta lobera entre 1985 y 1991 fueron más frecuentes en la madrugada y en playas de cantos rodados siendo 60% caudales y el resto cefálicos con una duración promedio de  $10 \pm 8$  y  $3 \pm 3$  minutos respectivamente. Durante los primeros tres días después del parto, las hembras no se separan de sus críos; posteriormente salen a realizar sus viajes de alimentación a mar abierto los cuales en la Isla Ángel de la Guarda tienen una duración promedio de 1.9 a 2.5 días (Heath 1989; García y Aguayo 1993). El periodo de lactancia se estima entre 300 y 365 días siendo uno de los más largos comparados con otras especies (King, 1983). Ocasionalmente se han registrado jóvenes de uno, dos y tres años lactando (Vargas, 1991; observación personal). En los dos primeros meses, las hembras invierten un promedio de 44% de su tiempo de tierra en la alimentación del crío (García *et al.*, 1993a). El tiempo promedio de amamantamiento para la lobera Los Cantiles es de 26 minutos aunque en casos donde las madres alimentan simultáneamente a cachorros y jóvenes, el tiempo se reduce pudiendo provocar la muerte del crío (Vargas, 1991). Los cachorros de los pinnípedos se consideran precociales teniendo al nacer la habilidad de un perro de aproximadamente tres meses (Bartholomew, 1970). Registros en el campo permitieron reconocer la enseñanza del nado por las madres hacia el crío (observaciones personales).

**2.4.6. Comportamiento copulatorio:** El periodo de apareamientos en la lobera Los Cantiles es de la primera semana de junio a la cuarta de julio durante un total de 73 días; la máxima frecuencia de cópulas se presenta en la segunda semana de julio. Entre 1985 y 1994, 97.2% de los apareamientos en esta lobera fueron acuáticos siendo que 74.6% de las hembras involucradas se encontraban previamente agrupadas en el agua en grupos de flotación (conjunto de dos o más hembras que se encuentran flotando en la parte acuática del territorio). El 67% de los apareamientos se efectuaron a partir de la solicitud de los machos y 33% por las hembras en contraste al 70% informado para las hembras del Pacífico (Heath, 1989). El 95.8% de los apareamientos fueron en posición dorsoventral, con una duración promedio de  $3.3 \pm 1.4$  min, se desarrollaron en sitios acuáticos definidos de 1 a 2 m de profundidad, sin viento ni corrientes. Estos son lugares que favorecen la formación de los grupos de flotación de los cuales derivan la mayoría de las hembras próximas a copular (García, 1992; García y Aguayo 1994; García *et al.*, 1988; García, 1995).

**2.4.7. Comportamiento y desplazamiento de las hembras:** En los territorios las hembras se localizan tanto en la parte terrestre como en la acuática. En la lobera Los Cantiles las hembras permanecen 83% de su tiempo en contacto con el agua formando grupos de flotación (García, 1992) tiempo mayor al 37% informado para San Nicolás (Heath, 1989). Esta permanencia en los grupos de flotación permite a las hembras interactuar más frecuentemente con los machos que en San Nicolás (2.7 interacciones en Los Cantiles vs 0.3 interacciones en San Nicolás cada 15 minutos). Los movimientos de las hembras en los territorios se relacionan estrechamente con sus necesidades termorregulatorias (Peterson y Bartholomew, 1967; Odell, 1972). A diferencia de otras especies, los machos de los lobos marinos de California tienen poca influencia en las hembras para que se mantengan dentro de los territorios (Francis, 1987). En la lobera los

Cantiles 55% de la hembras acarreadas por los machos permanecieron en los territorios (García, 1992) mientras que las hembras de las loberas de California respondieron en 2% al comportamiento de acarreo (Francis, 1987). Otra causa de que las hembras salgan de los territorios es la alimentación ya que el periodo entre el parto y el estro de 28 días no les permite ayunar. Estos movimientos de las hembras son un factor que les permite tener contacto con otros machos y aparentemente poder elegir pareja (Heath, 1989).

### 3. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

Generalmente se acepta que en *Z. c. californianus* ocurre poliginia territorial con defensa de recursos pero, hasta donde sabemos, no existe un análisis concreto y detallado de los factores ambientales y biológicos que lo determinan ni del posible papel de elección de parte de las hembras hacia los machos. Existen reportes en las islas californianas de que en *Z. c. californianus* dicha elección puede existir y de que la determinación territorial puede ser reproductivamente poco efectiva. En virtud de la dependencia del sistema de apareamiento de diversos factores ambientales, caracterizar este sistema necesariamente tiene validez sólo para el sitio donde se hace y en este trabajo se eligió a la lobera Los Cantiles en la Isla Ángel de la Guarda como un sitio modelo del Golfo de California. De acuerdo con los antecedentes descritos arriba, se buscó caracterizar el sistema de apareamiento de los lobos marinos observando los hábitos de las hembras y los machos en relación con las características topográficas de los territorios. Al determinar el sistema de apareamiento del lobo marino se ha buscado identificar factores ambientales y biológicos importantes para la reproducción y así dar elementos para una mejor conservación de esta especie sujeta a protección especial en México.

### **3.1. Objetivos**

**3.1.1. Objetivo general:** Caracterizar el sistema de apareamiento del lobo marino de California en la lobera Los Cantiles, Isla Ángel de la Guarda, Baja California, México a través de un análisis de la relación de los hábitos de las hembras, particularmente los relacionados con la crianza, algunas características físicas y conductuales de los machos y la tasa copulatoria con las características topográficas de los territorios.

#### **3.1.2. Objetivos particulares:**

**3.1.2.1:** Describir los hábitos de los machos y hembras adultas en los territorios de reproducción, particularmente los relacionados con la crianza y el apareamiento.

**3.1.2.2:** Identificar algunas características de los machos relacionadas con su éxito reproductivo.

**3.1.2.3:** Analizar la relación de las características físicas de los territorios con la tasa copulatoria como medida del éxito reproductivo de los machos que ocupan esos territorios.

#### 4. ÁREA DE ESTUDIO

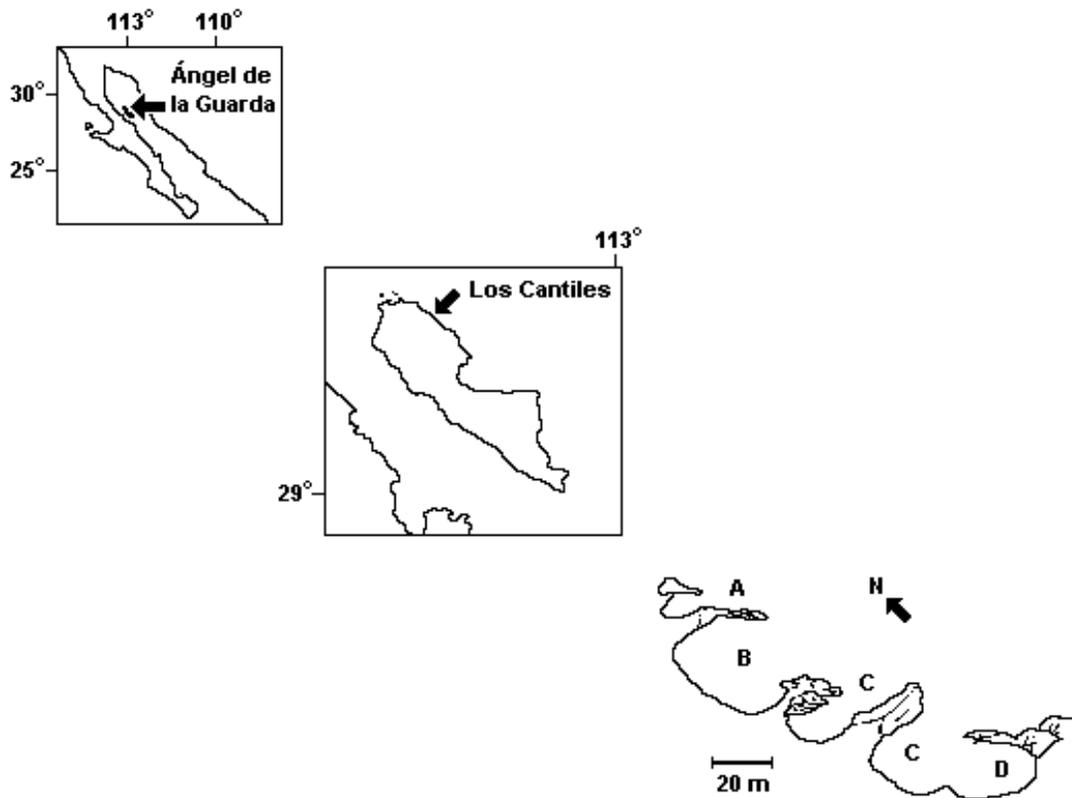
La Isla Ángel de la Guarda se localiza en el norte del Golfo de California en la Región de las Grandes Islas entre los paralelos 29° 00' y 29° 34' N y los meridianos 113° 33' y 113° 09' W. La isla tiene una longitud de 77 Km y un ancho máximo de 20 Km ocupando un área total de 895 Km<sup>2</sup> (Secretaría de Marina, 1979). La lobera Los Cantiles se encuentra en la parte noreste de la isla y se sitúa en las coordenadas 29° 13' N y 113° 29' W (Figura 2).

El clima de la Región de las Grandes Islas es árido y desértico. La precipitación es de menos de 100 mm/año, las lluvias más importantes se presentan entre junio y octubre a causa de las tormentas tropicales y huracanes del Pacífico nororiental (Harris en Alvarez-Borrego, 1983). La temperatura ambiental es de 14 a 16 °C en enero y de 30 a 32 °C en julio (Roden, 1964) con máximas de 38 a 43 °C (Bahre, 1983) y hasta un registro de 47 °C para la lobera Los Cantiles durante julio de 1994 (García *et al.*, 1995a). La temperatura superficial promedio del agua varía entre 15 y 16 °C en enero y 27 y 28 °C en julio (Alvarez-Borrego, 1983). Los vientos predominantes son del noroeste de noviembre a mayo y del sureste en verano y otoño. El intervalo promedio de mareas en el área es de 2 a 2.5 m (Roden, 1964).

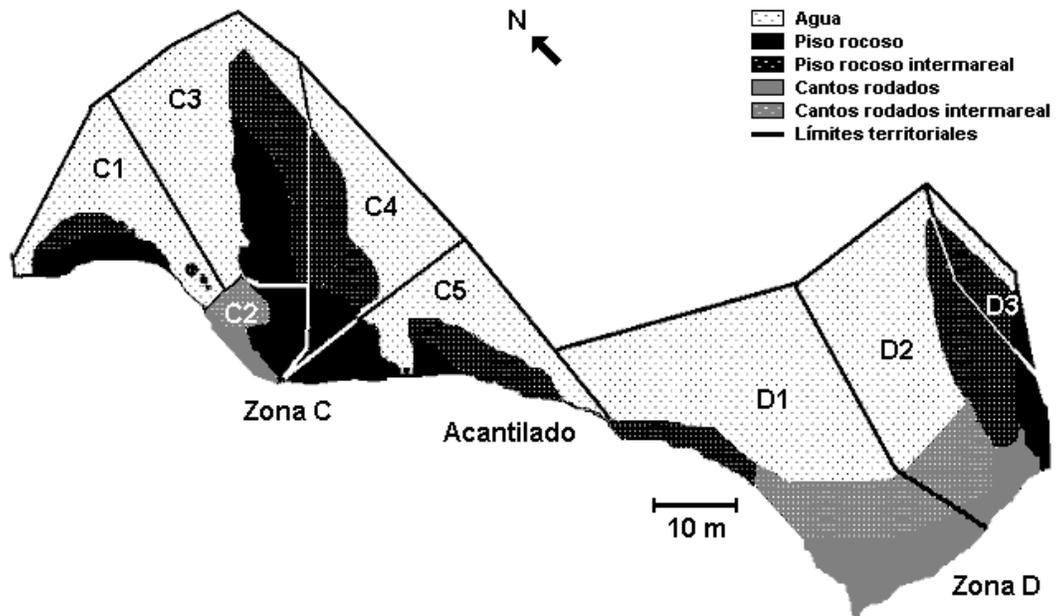
La costa de la isla está formada en su gran mayoría por acantilados y playas de cantos rodados. Particularmente el litoral de Los Cantiles está surcado por bases de acantilados de extensión variable. En ellos es frecuente la presencia de cuevas y grietas de poca profundidad intercaladas con derrumbes y rocas de desprendimiento rodeadas por paredes de 30 a 60 m de altura, excepto una playa de grava que es la parte final de un extenso arroyo al norte de la lobera (Morales, 1990). La topografía submarina es irregular con profundidades que van de cero a 15 m en los primeros 30 m de la costa y pendientes suaves (García, 1992). El área de estudio dentro de la lobera se centró específicamente en su extremo norte en las zonas denominadas C y D (Morales, 1990) las cuales tienen cinco y tres territorios, respectivamente, definidos como los sitios donde los machos territoriales despliegan comportamientos agonísticos con sus vecinos y/o los sitios donde no permiten la entrada a machos intrusos.

La zona C comprende la base del acantilado la cual forma un piso con dos grandes bloques de rocas planas, el primero de 15 m de largo y 10 m de ancho, el segundo con forma triangular proyectado hasta 50 m de la costa hacia el NE y cuya base tiene una longitud de 70 m. El piso presenta numerosas grietas, hendiduras y canales donde se estanca el agua con los cambios de marea. Ambos bloques abarcan una superficie de aproximadamente 673 m<sup>2</sup>. Entre los dos bloques se encuentra una playa de cantos rodados con parches de piso rocoso, su longitud es de alrededor de 10 m con una superficie de 132 m<sup>2</sup>. Su parte acuática es una bahía de aguas tranquilas con rocas de desprendimiento en su parte central. Al este del segundo bloque también se forma una bahía pequeña de 10 m de longitud protegida por el propio piso del acantilado (Figura 3).

La Zona D es una bahía orientada hacia el este con una playa de cantos rodados de 40 m de largo por 15 m de ancho, una pendiente de 10° bordeada por dos acantilados. El acantilado del extremo norte se extiende formando una terraza de unos 25 m<sup>2</sup> con piso de rocas planas. En su margen sur, el acantilado forma una barra plana de piso rocoso hacia el mar que se continúa por peldaños descendentes en forma de escalones hacia la bahía. Hacia la playa, la pared del acantilado presenta cuevas pequeñas de 4 m de profundidad, 1 m de altura y un área con rocas de desprendimiento siendo la mayor de 1 m de altura. Durante las mareas medias se forman pozas pequeñas a consecuencia de la pleamar. Tierra adentro, las paredes de los acantilados se unen formando una cañada (Figura 3).



**Figura 2.** Localización y esquema de la lobera Los Cantiles, Isla Ángel de la Guarda, Golfo de California.



**Figura 3.** Esquemas de las zonas C y D en la lobera Los Cantiles.

## 5. MÉTODOS

### 5.1. Esfuerzo y personal de observación

El estudio comprendió observaciones desarrolladas de mayo a julio en los años de 1985 a 1994 durante las horas de luz acumulando un total de 2006 horas (Cuadro 2). Se organizaron tres turnos de observación durante el día; el primero de 06:00 a 10:00, el segundo de 10:00 a 14:00 y el tercero de 14:00 a 18:00 hrs. En cada turno, las observaciones se hacían por dos personas; los observadores experimentados lo hacían solos. El personal se conformó por investigadores y por tesisistas de licenciatura y maestría con más de un año de experiencia en campo, servicios sociales y estudiantes de octavo semestre de las Facultades de Ciencias y de Veterinaria UNAM así como por estudiantes de la Universidad de Baja California Sur. También colaboraron investigadores y estudiantes del Fullerton College.

**Cuadro 2.** Esfuerzo de observación anual en la lobera Los Cantiles, Golfo de California.

Año	Fecha de inicio	Fecha de fin	Tiempo de observación (hr)
1985	9 mayo	16 julio	193.5
1986	15 mayo	9 agosto	203.8
1987	4 junio	20 agosto	558.6
1988	8 junio	20 agosto	197.2
1989	6 junio	1 agosto	221.3
1990	20 julio	31 julio	034.5
1991	2 julio	18 julio	062.1
1992	8 julio	31 julio	166.6
1993	14 junio	30 julio	226.7
1994	30 junio	31 julio	142.0
<b>Total</b>			<b>2006.3</b>

### 5.2. Registro de datos

**5.2.1. Observaciones de conducta:** Las observaciones se realizaron en dos sitios desde tierra. El primer sitio se localizó en la zona C sobre un risco a 40 m de altura y a una distancia de 30 a 150 m de los animales. El segundo sitio estuvo a una altura de 12 m sobre el acantilado de la zona D. En las observaciones se utilizaron binoculares 10 X 50, telescopio de 200 mm, contadores manuales y reloj con cronómetro.

**5.2.1.1. Comportamiento de machos:** Se registró el comportamiento de 64 machos identificados en los meses de junio y julio de 1986 a 1993. Las observaciones se realizaron diariamente en turnos de cuatro a seis horas dependiendo del número de observadores en las cuatro zonas de estudio. Los registros se desarrollaron mediante la técnica focal (Altmann, 1974). El orden para registrar los machos se seleccionaba al azar por medio de una tabla de números aleatorios. Cada individuo se observó ininterrumpidamente durante seis minutos, se anotaron las pautas presentada en intervalos de medio minuto obteniendo un total de 13 registros para cada observación focal. Se consideró el repertorio conductual descrito por García (1992) en 41 pautas (detalladas en la sección 10.4) y cuatro categorías funcionales: 1) Descanso, 2) Patrullaje, 3) Agresividad y 4) Sexual.

#### **5.2.1.2. Registro de partos, apareamientos y ocurrencia de machos marginales:**

Estas conductas se registraron como eventos, los cuales son actividades específicas y conspicuas con principio y fin definidos. Los registros se realizaron en dos o tres de los turnos diarios dependiendo del número de personas que participaban con el objetivo de abarcar todas las horas luz. Los registros se realizaron con observaciones *ad libitum* de toda el área de estudio. Cuando los eventos ocurrían se especificaba la hora, lugar, territorio y duración así como las características particulares de cada evento y el tiempo total invertido para estos registros. Cabe señalar que los apareamientos en otras especies se consideran un buen indicador del éxito reproductivo de los machos como es el caso de *Mirounga angustirostris* y *Arctocephalus forsteri* (Campagna *et al.*, 1993; Davenport *et al.*, 1996).

#### **5.2.1.3. Registro de hembras:**

Durante la temporada de 1993 se realizaron observaciones focales de cinco hembras individualizadas y con fechas de parto conocidas. Los registros se obtuvieron mediante la técnica focal con 8 minutos de duración anotando la pauta desarrollada por la hembra cada 30 segundos. Se identificaron 78 pautas (Ramírez, 1998) y se agruparon en cuatro categorías para su análisis: 1) Recuperación. Pautas de descanso y/o que elevan el grado de bienestar del animal, 2) Parental, comportamientos donde la hembra interactúa con su progenie (crío o joven). Los animales se encuentran a menos de 1 m de distancia y sin interferencia de la topografía o de otro animal. Se incluye el amamantamiento, 3) Agonísticas. Pautas que muestran defensa o ataque hacia otros individuos y 4) Acuáticas. Actividades de la hembra que se desarrollan en el agua.

#### **5.2.2. Medición y descripción de los territorios:**

Al inicio de las observaciones en 1986, cuatro observadores midieron los territorios de las zonas C y D utilizando cintas métricas de 40 m. En las áreas descubiertas de agua pintaron cuadrantes de 25 m<sup>2</sup> con colorante epóxico. Posteriormente, se realizaron esquemas de estos territorios con dibujo de imitación y fotografías sobre hojas cuadrículadas, se señalaron los cuadrantes pintados para estimar la superficie. En áreas donde no fue posible pintar, se estimó la superficie con la ayuda de sitios de referencia de tamaño conocido. Los límites de los territorios se consideraron a partir de los lugares donde se presentaban los enfrentamientos entre machos territoriales vecinos (Peterson y Bartholomew, 1967). La caracterización de los sustratos se realizó con base en el tamaño de las rocas, morfología del área y la cobertura de agua.

#### **5.2.3. Censos de animales:**

Con ayuda de contadores manuales, se realizaron conteos de los animales en toda la lobera y por territorios. Los primeros se realizaron mensualmente durante los diez años de estudio en la totalidad de la lobera. Se eligió el método propuesto por Zavala (1990) contando las categorías de machos adultos territoriales, machos adultos solteros, machos subadultos, hembras adultas, jóvenes y críos. Los censos territoriales se realizaron desde tierra en las zonas C y D durante todos los años de estudio. Cada hora se contó el número de hembras y críos por cada uno de los ocho territorios. A lo largo de los diez años de estudio, se recopiló un total de 21 censos generales y 4300 censos territoriales.

#### **5.2.4. Grupos de flotación:**

De acuerdo con García (1992), un grupo de flotación es la congregación de más de dos hembras que se mantienen flotando pasivamente en un lugar acuático del territorio y por no menos de un minuto. En los años de 1997 hasta 1994 en los territorios de la zona C y D se registraron estos grupos. Cuando se formaban se anotaba la localización, el momento de inicio y término de la agrupación y cada hora se anotaba cuántas hembras se encontraban flotando.

**5.2.5. Identificación de los machos:** A lo largo del estudio en las zonas C y D se reconocieron por medio de rasgos y cicatrices particulares a 64 machos sultanes. Para disminuir el error, de cada individuo se obtuvo un registro fotográfico y un esquema para comparar entre los diferentes años a los ocupantes del mismo territorio. Estos animales fueron reconocidos siempre por la misma persona.

**5.2.6. Clasificación del tamaño de los machos:** Los machos se clasificaron de acuerdo a la complexión de su cuello y cuerpo en machos grandes y pequeños. Los machos grandes se distinguieron por ser machos robustos cuyo diámetro del cuello era mayor que la longitud de este, su cuerpo en general era ancho. Los machos pequeños eran machos cuyo diámetro del cuello era menor a la longitud de este, su cuerpo en general era más esbelto que el de los machos grandes. La estimación la realizó una sola persona analizando observaciones en el campo y comparando los registros fotográficos de los machos.

**5.2.7. Registro de parámetros ambientales:** La radiación solar se midió cada hora mediante un radiómetro solar Weathermeasure modelo R-401 durante julio de 1994.

### 5.3. Análisis de datos

#### 5.3.1. Censos:

**5.3.1.1. Número de hembras en los territorios:** A excepción del análisis para la variación entre semanas, sólo se consideraron los censos correspondientes al periodo de cópulas para cada año. Para comprobar si las hembras se distribuían de una manera normal se analizaron los censos parciales mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Se estimó en los territorios el número promedio de hembras, machos y la proporción sexual.

Para analizar la normalidad entre años se estimó el valor promedio de cada año y se compararon entre sí. Igualmente en el caso de la variación semanal, se promediaron los números por semana de todos los años y se compararon entre sí. Con relación a la variación por hora del día, los censos se agruparon en intervalos de dos horas desde las 06:00 a las 20:00 horas y se estimó el promedio para cada periodo. Su comparación igualmente se realizó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los registros se agruparon para cada territorio y se analizó la distribución de las hembras entre ellos.

**5.3.1.2. Factor de flotación:** La intensidad de la actividad de flotación de las hembras en cada territorio se determinó como el producto del número de hembras de cada grupo de flotación, el número de estas agrupaciones y su duración.

**5.3.1.3. Número de machos:** Diariamente se corroboraba por lo menos una vez la presencia de los machos territoriales identificados en su área. De haber cambios, se realizaba una nueva ficha de identificación.

#### 5.3.2. Registros conductuales y morfológicos:

**5.3.2.1. Conducta de hembras:** A partir de los registros focales de las hembras, se estimó la frecuencia relativa de las cuatro categorías de comportamiento para cada hembra quincenalmente.

**5.3.2.2. Tasa copulatoria de machos:** La tasa copulatoria se calculó al dividir el número de cópulas observadas sobre las horas de observación invertidas por cada macho identificado en un territorio definido. La tasa copulatoria se correlacionó con el número de hembras en tierra, número de hembras en agua y número de críos de cada territorio mediante la prueba de Spearman.

**5.3.2.3. Conducta de machos:** A partir de los registros focales de los machos, se estimó el porcentaje de ocupación individual en cada una de las cuatro categorías de conducta. También se calculó el promedio para el conjunto observado.

**5.3.2.4. Tamaño de machos y frecuencia copulatoria:** Se comparó la tasa copulatoria entre machos chicos y grandes con la prueba de U de Mann-Whitney.

### 5.3.3. Territorios:

**5.3.3.1. Calidad de los territorios:** Se estimó un valor de calidad  $Q$  con base en sus características topográficas. Para cada característica topográfica se determinó un promedio ( $P$ ) y desviación estandar ( $V$ ) de área entre los diferentes territorios. Las características entonces se normalizaron como  $X_n = (X_i - P)/V$  donde  $X_n$  es la característica normalizada del territorio y  $X_i$  su valor original (Cuadro 5). La calidad de cada territorio se determinó entonces como la sumatoria de las características normalizadas. Se estimaron cuatro tipos de calidades en cuyo orden de numeración ascendente se consideraba una característica topográfica adicional como sigue:

$$Q_1 = X_{\text{superficie total}} + X_{\text{exposición}}$$

$$Q_2 = Q_1 + X_{\text{superficie de piso rocoso}}$$

$$Q_3 = Q_2 + X_{\text{superficie de agua}} + X_{\text{superficie de cantos rodados}}$$

$$Q_4 = Q_3 + X_{\text{barreras}}$$

**5.3.3.2. Similitud entre los territorios:** Se determinaron las distancias euclidianas entre cada combinación pareada de territorios  $a$  y  $b$ , con base en las características del Cuadro 5, como:

$$D_{ab} = [\sum_n (X_{na} - X_{nb})^2]^{1/2}$$

donde  $D_{ab}$  es la distancia entre los territorios  $a$  y  $b$  y  $X_{na}$  y  $X_{nb}$  son los valores normalizados  $X_n$  de cada característica topográfica en  $a$  y  $b$  respectivamente. La matriz de distancias se resolvió en un dendrograma mediante el algoritmo UPGMA.

**5.3.3.3. Factores bióticos que afectan los territorios:** Para conocer si la entrada de los tiburones y la visita de machos marginales intrusos a los territorios afectan la tasa copulatoria de los machos sultanes, se correlacionaron estos eventos entre sí mediante la prueba de Spearman.

**5.3.3.4. Correlación de variaciones entre territorios:** El número promedio de hembras en los territorios, como medida de preferencia de las hembras, se correlacionó con la densidad de las hembras, el inverso del coeficiente de variación del número de hembras como medida de predictibilidad en la ocurrencia de hembras, la tasa de partos por hembra y por hora, la actividad total de flotación, la tasa copulatoria, valores de calidad de territorio, valores de área de cada sustrato, el recambio de los machos, la ocurrencia de machos marginales y la ocurrencia de tiburones. Estos factores se correlacionaron

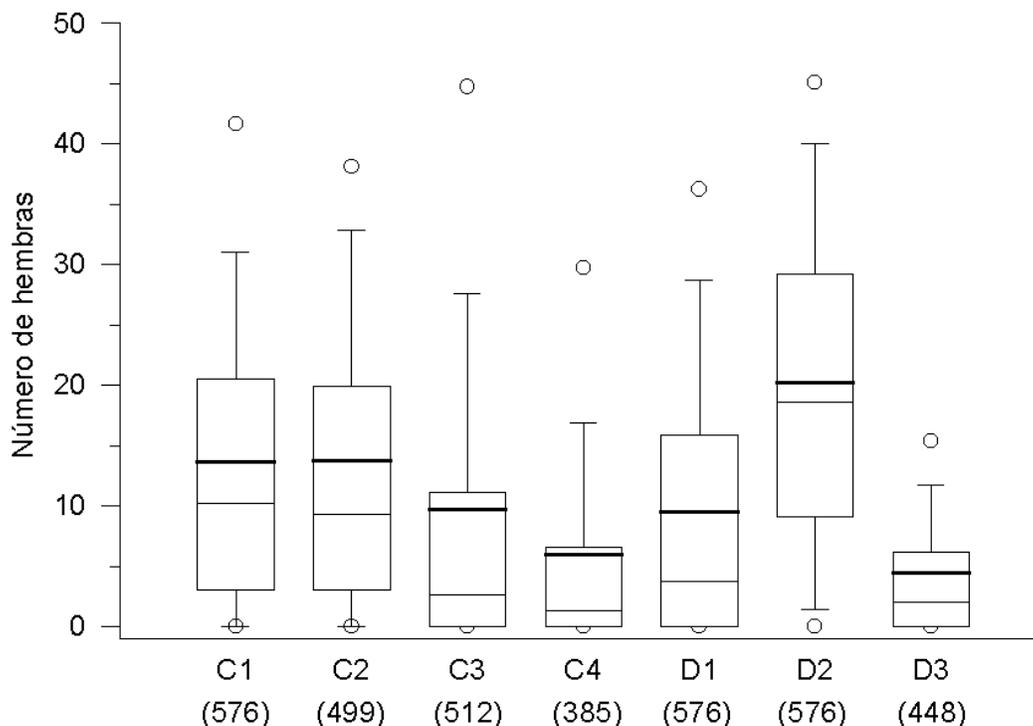
entre sí mediante regresiones lineales cuyos valores de  $r^2$  se conjuntaron como una matriz de similitudes la cual se utilizó para generar un dendrograma por el algoritmo UPGMA que describe similitudes en el patrón de variación entre los territorios.

**5.3.4. Programas utilizados:** Las bases de datos elementales, las normalizaciones y otros cálculos sencillos se hicieron con Excel. Las pruebas estadísticas de Kolmogorov-Smirnov,  $\chi^2$ , U de Mann-Whitney, t de Student y correlación de Spearman se realizaron con los programas Statgraphics y Statistic. Los cálculos de distancias se determinaron con el programa Euclides desarrollado *ex profeso* por L. Medrano. El análisis de cúmulos se hizo con el programa MVSP. Las gráficas y regresiones se hicieron en Sigmaplot y las figuras en Paintbrush.

## 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 6.1. Estructura de la población reproductiva

**6.1.1. Distribución de las hembras en los territorios.** De acuerdo a los conteos de hembras por territorio de 1985 a 1994, el número promedio de hembras a lo largo del estudio varió para cada territorio en el tiempo habiendo también diferencias consistentes entre territorios con algunos teniendo mayor abundancia de hembras (D2) y otros con menor abundancia de ellas (C4, y D3). Esta distribución no uniforme puede considerarse como un factor que puede promover la competencia entre los machos (Figura 4).



**Figura 4.** Diagramas de caja del número de hembras en siete territorios de la loba Los Cantiles (1985-1994). Se especifica para cada territorio el número de conteos entre paréntesis, la media con una línea gruesa, la mediana con una línea delgada, la desviación estándar y los valores extremos.

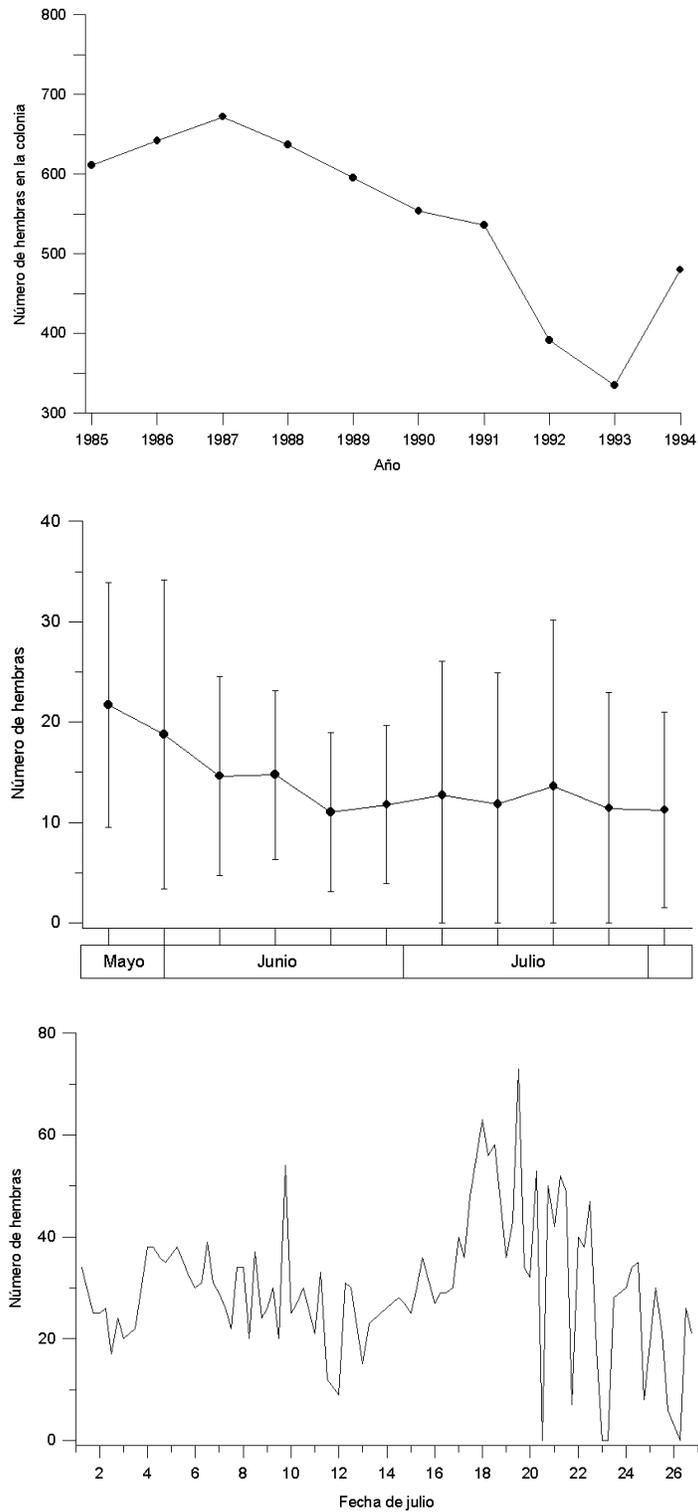
El número de hembras por año, semana y hora del día varió de manera significativa. La variación anual se ha relacionado con la disponibilidad de alimento para cada año (Zavala, 1990; Auriolos, 1988). A lo largo del ciclo reproductivo, las fluctuaciones se relacionan principalmente con los eventos como partos y cópulas. A lo largo del día la variación en la abundancia de las hembras se puede relacionar con la disponibilidad del alimento (la alimentación en la población se considera nocturna, Sánchez, 1992) y con la temperatura ambiental (Figura 5). Se observa que, a medida que aumenta el valor de la radiación y por tanto de la temperatura, se presenta un mayor número de hembras en el agua ( $R_s=0.31$   $n=91$   $p=0.003$ ; Figura 6). Estudios anteriores muestran que las hembras de los lobos marinos de California expuestas a temperatura elevadas se mueven hacia el agua y/o adoptan posturas de termorregulación para evitar el sobrecalentamiento (Witthow *et al.*, 1972; Witthow, 1987; Odell, 1972, 1974). En la loba de los Cantiles,

estudios anteriores muestran un patrón caracterizado por el aumento del número de hembras en el agua o sobre la línea de costa en las horas de mayor temperatura (García *et al.*, 1988; García, 1995). Probablemente éstos son los únicos movimientos predecibles de las hembras. Existe pues variación espacial y temporal en la abundancia de las hembras en los territorios en distintos plazos que contribuye a la impredecibilidad en la ocurrencia de las hembras en un lugar y periodo dado.

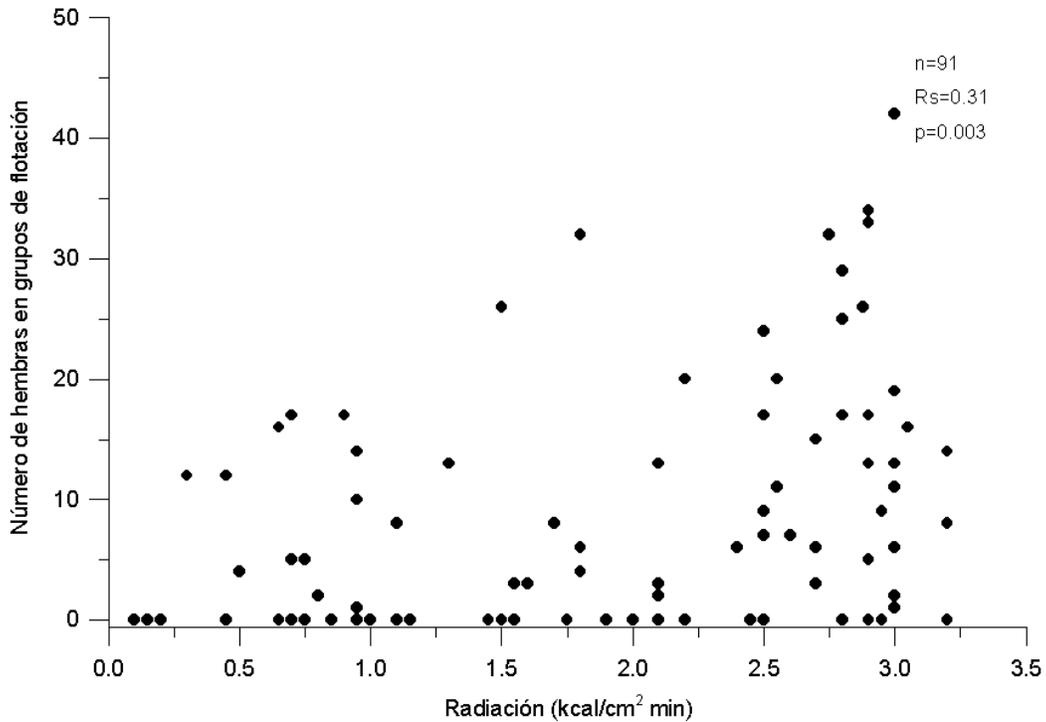
En general, se distinguen tres características de la población de lobos marinos del Golfo de California que disminuyen la posibilidad de que los machos controlen los movimientos de las hembras receptivas: 1) Un amplio período entre el parto y el apareamiento (entre 28 y 31 días, observaciones personales). Este tiempo obliga a las hembras a salir de los territorios para alimentarse, 2) Una distribución disgregada de las hembras en los territorios lo cual impide que el macho pueda cuidar simultáneamente a todas las hembras en su territorio y 3) El efecto del substrato, temperatura, marea y hora del día que desencadena movimientos impredecibles de las hembras. La hora del día y fecha no son factores que determinen los movimientos de las hembras en los territorios por lo que para el macho es difícil predecir y por tanto controlar la salida de las hembras de su territorio. El único factor natural relacionado con algún patrón reconocible en el movimiento de las hembras a corto plazo en los territorios parece la temperatura.

Se distinguieron dos indicadores del pobre control de los machos sobre los movimientos de las hembras: 1) La baja influencia de los machos para que las hembras permanezcan en sus territorios. Sólo 55% de las veces el comportamiento de acarreo de los machos hacia las hembras fue exitoso (García, 1992). Este comportamiento también fue informado para otras loberas y es diferente a otras especies como los lobos finos del norte (*Callorhinus ursinus*) en donde los machos monopolizan a las hembras casi en un 100% (Francis, 1987) y 2) Ausencia del efecto del macho marginal que en otras especies obliga a la hembras a refugiarse en los territorios para evitar ser montadas (McLaren, 1967; Bartholomew, 1970; Le Boeuf y Mesnick, 1990). Las hembras de los lobos marinos de California pueden transitar libremente sin el acoso sexual de los machos marginales y por tanto el comportamiento y áreas de preferencia de las hembras cobra un papel definitivo en el apareamiento.

**6.1.2. Proporción sexual:** Este valor refleja el grado de poliginia del macho y se calcula a partir del número de machos residentes y hembras con crío en una lobera (Boness, 1991). Al considerar únicamente los machos territoriales, el valor obtenido fue entre 6.13 y 11.16 hembras por macho (Cuadro 3). De 1985 a 1992 los machos territoriales correspondieron al 54% y 70% del total de los machos. En los años subsecuentes casi no se presentaron machos solteros, años que coincidieron en una disminución de abundancia en los territorios reproductivos. Estos resultados sugieren considerar para la estimación de proporción sexual sólo a los machos territoriales. Otra estimación se realizó a partir de 4300 censos de una muestra de ocho territorios en diez veranos. El número de hembras varió entre cero y cuarenta con una media de 7.22 hembras por macho. En ambas estimaciones la proporción sexual secundaria fue menor al promedio de 15.18 hembras por macho para 12 loberas del Golfo de California estimado por Auriol y Zavala (1995) y tres veces menor a los valores de 25, 23 y 19 hembras por macho informadas para las loberas de las islas del canal (Francis, 1987; Boness, 1991). Esta menor proporción sexual puede ser resultado de una menor disponibilidad de sitios para la crianza y alimentación de las hembras o bien del efecto causado por la captura realizada en la primera mitad del siglo XX. El valor de 7.22 hembras por macho es más parecido a los informados para los lobos finos *A. Forsteri* y *A. p. pusillius* con valores de 7.9 (Millar, 1975a) y 7.5 (Rand, 1967) que presentan poliginia con defensa de recursos.



**Figura 5.** Superior: Número máximo de hembras observado en la lopera Los Cantiles durante los veranos de los años 1985 a 1994. Medio: Número promedio semanal de hembras del territorio D2 de la lopera Los Cantiles entre 1985 y 1994). Inferior: Número de hembras del territorio D2 de la lopera Los Cantiles registrado cada 4 horas en julio de 1994.



**Figura 6.** Relación entre los valores de radiación y el número de hembras flotando en el territorio D2 en julio de 1994.

La densidad de esta colonia se calculó en 0.027 hembras/m<sup>2</sup> considerando toda el área territorial de los machos. Esto es diez veces menor al 0.25 hembras/m<sup>2</sup> calculado por Boness (1991) para las loberas del Pacífico. Esta menor densidad de hembras en Los Cantiles puede explicar la aparente atención de los machos hacia los grupos de flotación donde las hembras se distribuyen de manera más agregada (García, 1992).

**Cuadro 3.** Conteo de machos solteros (MS), machos territoriales (MT), Porcentaje de MT respecto al total de machos (fMT), hembras (H) y proporción de hembras por machos territoriales (H/MT).

<b>Año</b>	<b>MS</b>	<b>MT</b>	<b>fMT (%)</b>	<b>H</b>	<b>H/MT</b>
1985	32	60	65.21	611	10.18
1986	50	60	54.54	693	11.55
1987	35	65	65.00	680	10.46
1988	54	68	55.73	739	10.86
1989	64	70	52.23	655	9.35
1990	29	63	68.47	442	7.01
1991	27	66	70.79	435	6.13
1992	38	58	60.41	378	6.51
1993	7	43	86.00	333	7.74
1994	5	43	89.58	480	11.16
<b>Promedio</b>	<b>34.10</b>	<b>59.60</b>	<b>66.79</b>	<b>544.60</b>	<b>9.09</b>
<b>Desv. Est.</b>	<b>18.91</b>	<b>9.51</b>	<b>12.64</b>	<b>146.81</b>	<b>2.06</b>

**6.1.3. Machos en reproducción:** Para conocer la proporción sexual activa, se consideró el número de machos territoriales que copularon. En el Cuadro 4 se presenta el número de machos permanentes y sucesores de ocho territorios de las zonas C y D. El 68.65% de los machos permanentes se observaron haberse apareado. Los machos sucesores representan un poco menos de la mitad de los machos territoriales pero sólo 5.6% de ellos se aparearon. Estos machos antes de ocupar los territorios se ubican en las áreas de solteros por lo que se sugiere que los machos de las áreas de solteros tienen al menos una baja oportunidad de aparearse. Esto es indicativo de una selección sexual intensa para los machos de esta lobera. Se sugiere realizar estudios genéticos para determinar el éxito reproductivo directamente.

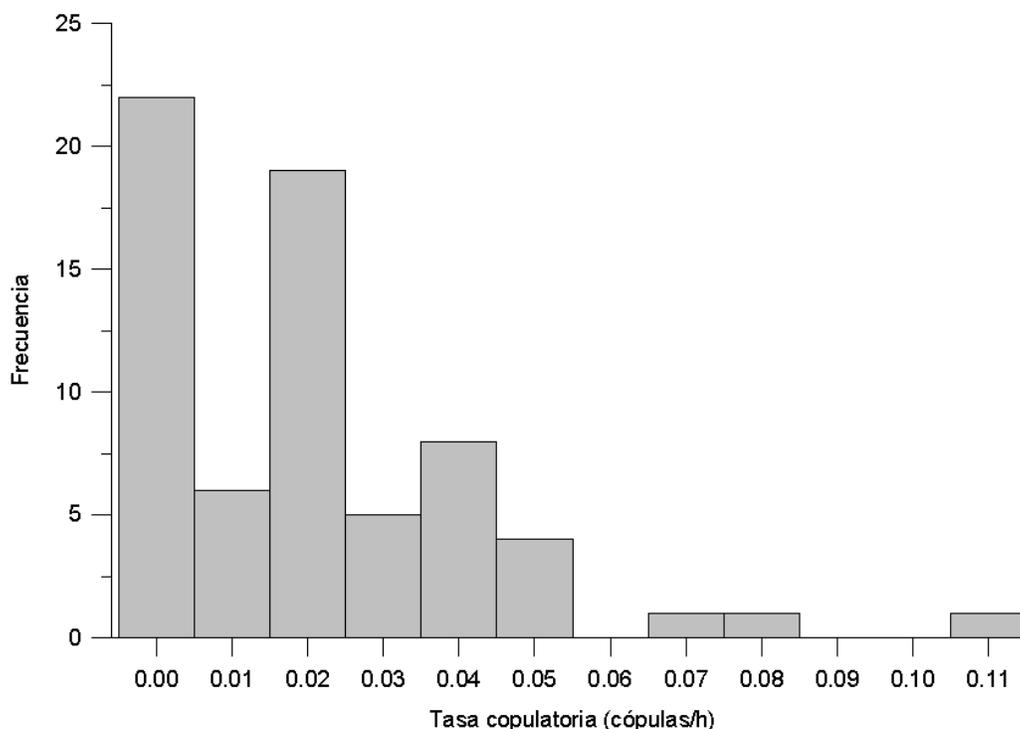
**Cuadro 4.** Número de machos permanentes y sucesores y porcentaje de machos que se aparearon en ocho territorios de lobera Los Cantiles 1985-1988.

	Número total de machos	Número con apareamiento	Porcentaje con apareamiento
Permanentes	67	46	68.56
Sucesores	53	3	5.66
<b>Total</b>	<b>120</b>	<b>49</b>	<b>40.83</b>

**6.1.4. Variación en la tasa copulatoria de los machos:** Mediante el análisis de Kolomogorov-Smirnov se observó que la distribución de la tasa copulatoria entre los machos territoriales no fue normal ( $n=68$ ,  $p=0.0129$ ) y que ésta presenta una alta varianza. Se sumó la tasa copulatoria de todos los años para tener una medida de éxito reproductivo global de cada macho identificado. La tasa copulatoria total promedio fue 0.062 cópulas/h y su desviación estándar fue 0.131 cópulas/h ( $CV=211\%$ ; Cuadro 8). Esto es un indicador de especies poligínicas en donde pocos individuos reúnen una gran proporción de las cópulas. Resalta que, de 152 apareamientos registrados en 10 años, 44 (29%) corresponden a un individuo (Feo; Figura 7). Este valor supera el 16% del lobo fino del norte considerado como uno de los valores más altos (Boness, 1991).

## 6.2. Descripción y uso de los territorios

**6.2.1. Características territoriales:** En el Cuadro 5 y la Figura 3 se muestran las características topográficas de los territorios. Se distinguieron seis descriptores topográficos de acuerdo al tipo de substrato y formaciones en los territorios: 1) Agua. Superficie cubierta de agua aún en las mareas más bajas, 2) Piso rocoso. Placas de rocas que forman el piso de los territorios, 3) Cantos rodados. Pisos de rocas oblongas de superficie lisa cuyo diámetro varía de 1 a 50 cm, 4) Zona intermareal. La superficie de cantos rodados y piso rocoso que se inunda y descubre con los cambios de marea, 5) Territorios con barreras. Formaciones del piso rocoso y/o rocas de más de 1 m de diámetro que conforman paredes cuya altura es mayor de 0.5 m y 6) Exposición del territorio. Se refiere a la condición del territorio de acuerdo al perfil de la costa y su relación con la exposición al viento y corrientes marinas. Se calculó la superficie de cada característica basándose en la medición directa e indirecta de los territorios. Se distinguió una gran variedad de territorios pero el substrato encontrado en mayor superficie en siete de los ocho territorios fue el agua. La zona intermareal se presentó en todos los territorios y fue el segundo en tamaño. Ambos substratos son de gran importancia para evitar el sobrecalentamiento de los animales.



**Figura 7.** Tasa copulatoria de 63 machos territoriales en la loba Los Cantiles (1985-1994).

**6.2.2. Presencia y sucesión de los machos en los territorios:** Los territorios C1 y D2 presentaron machos durante todas las temporadas reproductivas; el territorio C5 no fue ocupado por machos en seis temporadas y sólo ocasionalmente era visitado por hembras; tampoco en este se observó ningún apareamiento. Este territorio no parece tener importancia para la reproducción y tal vez los machos lo ocupen solamente para poner en práctica actividades territoriales como sucede en otras especies (Gentry, 1970; Cuadro 6).

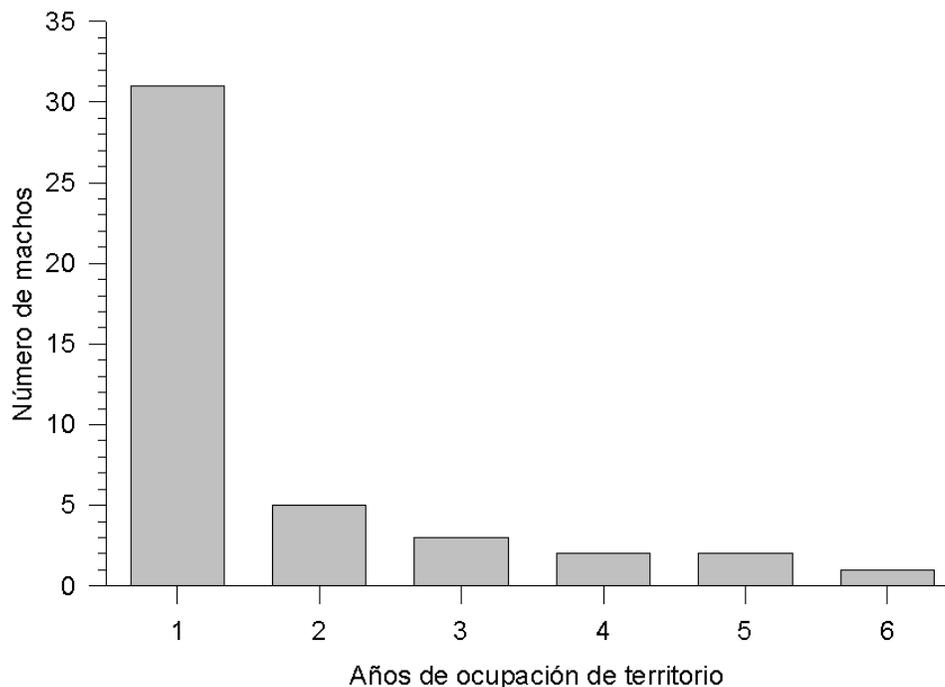
**Cuadro 5.** Características topográficas de ocho territorios reproductivos. Se muestra la superficie (m<sup>2</sup>) de las primeras cuatro características, así como el índice de barreras y exposición (1=predominante, 0.5=moderada, 0=ausente).

	Agua	Piso rocoso	Cantos rodados	Intermareal	Total	Barrera	Exposición
C1	128.1	48.8	0.0	61.3	238.2	1.0	1.0
C2	0.0	35.0	45.6	10.0	90.6	1.0	1.0
C3	306.3	103.1	45.6	149.4	604.8	1.0	1.0
C4	386.3	146.9	0.0	160.0	693.2	1.0	1.0
C5	178.1	93.8	0.0	66.9	338.8	1.0	1.0
D1	226.0	0.0	148.0	202.4	576.4	0.5	1.0
D2	270.8	35.2	38.0	236.8	580.8	1.0	1.0
D3	14.0	22.0	0.0	106.8	142.8	1.0	0.0
<b>Promedio</b>	<b>188.7</b>	<b>60.6</b>	<b>34.6</b>	<b>124.2</b>	<b>408.2</b>	<b>0.94</b>	<b>0.75</b>
<b>Desv. Est.</b>	<b>136.8</b>	<b>49.2</b>	<b>50.6</b>	<b>76.8</b>	<b>233.9</b>	<b>0.18</b>	<b>0.46</b>

**Cuadro 6.** Presencia de machos durante diez temporadas reproductivas en ocho territorios (X= presente; 0 =ausente).

	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	Total
C1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	10
C2	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	8
C3	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	8
C4	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0	9
C5	0	0	X	X	X	X	0	0	0	0	4
D1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0	9
D2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	10
D3	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	7

La mayoría de los machos (70.45%) ocuparon los territorios solamente durante un verano; 9.3% se mantuvo por dos veranos; la estancia más larga fue de seis temporadas presentada por un solo macho (Figura 8). Estas cifras son menores a las informadas para la lobera San Nicolás en California en donde la mitad de los machos ocuparon los territorios por lo menos dos años (Heath, 1989). Esta situación es similar a la observada por Gisiner (1985) para el lobo marino de Steller. De los machos que regresaron por más de un año a las áreas territoriales, todos excepto uno, ocuparon el mismo territorio. Este macho cambió de un territorio donde casi no se presentaron apareamientos a un territorio medianamente exitoso. La fidelidad de los machos a sus territorios se presenta en la mayoría de los otáridos con la posible excepción de *Arctocephalus forsteri* que puede defender hasta dos diferentes territorios en una misma temporada reproductiva (Miller, 1975b). La fidelidad de los machos territoriales puede contribuir al reconocimiento de la pareja.

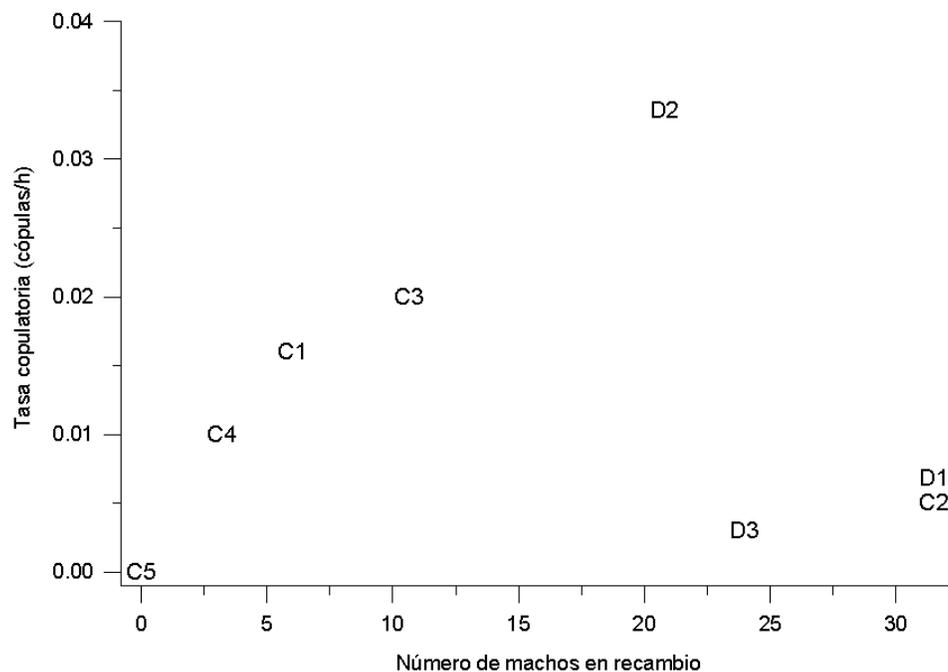


**Figura 8.** Distribución de la ocupación territorial de machos por veranos en ocho territorios.

Existe una aparente relación entre el recambio entre los machos, medido como el número de machos diferentes, que ocuparon los territorios en diferentes años y la tasa copulatoria promedio. Se aprecia para cinco territorios una relación positiva que demuestra que en aquellos territorios con más apareamientos hay una mayor competencia por ocuparlo. El resto de los territorios presentan altos grados de recambio así como una baja tasa copulatoria y éstos son los tres donde la abundancia de las hembras es irregular (Figura 9).

**6.2.3. Reproducción en los territorios:** La tasa copulatoria varió para cada territorio (Figura 10) y estuvo relacionada con el número de hembras presentes (Spearman  $R_s=0.347$ ;  $n=067$ ;  $p=0.004$ ; Figura 11). Ya que los apareamientos de esta lobera son en el agua (García y Aguayo, 1994) se relacionaron las hembras que se encuentran en grupos de flotación y la tasa copulatoria, obteniéndose una relación estadísticamente significativa ( $R_s=0.398$ ;  $n=52$ ;  $p=0.001$ ; Figura 12). El territorio D2 al tener los valores más altos del número de hembras (Figura 4), el mayor recambio anual de machos sultanes (Figura 9), una alta actividad de flotación (Figura 12) así como el mayor número de partos y tasa copulatoria (Figura 13), podría considerarse como el territorio más competido y el que presenta mejores condiciones topográficas para la reproducción.

**6.2.4. Estimación de la calidad (Q) de los territorios:** El grado de exposición y el área total de los territorios parecen constituir dos factores que conforman mucho de lo adecuado de los territorios para la reproducción a juzgar por la relación directa con la tasa copulatoria. La adición del piso rocoso en consideración para la calidad brinda la relación más cercana entre la tasa copulatoria y la calidad. La superficie acuosa, de cantos rodados y la presencia de barreras no parecen ser restrictivas en la reproducción en estos territorios en tanto que son características que todos los territorios presentan en grado considerable (Figura 14).



**Figura 9.** Relación entre el número de machos total de recambio, como medida de competencia y el promedio de la tasa copulatoria (1985-1994) por territorio.

La protección contra el viento es una característica de calidad que se presenta en la mayoría de las loberas del Golfo de California (Zavala, 1993). Esta protección disminuye el oleaje favoreciendo la formación de los grupos de flotación así como el nado de los críos. La protección incluye también la protección contra la caída de rocas u otros elementos que pudieran dañar o perturbar a los animales. El piso rocoso ya ha sido sugerido como sustrato importante para la distribución de los lobos marinos en el Golfo de California (Zavala, 1990). En el piso rocoso se forman pozas de agua con los cambios de marea; los lobos usan estos sitios para refrescarse por lo que prefieren ocupar los territorios con estas características. El sustrato asociado al agua (agua y zona intermareal) en promedio abarca las dos terceras partes de la superficie de los territorios estudiados. La preferencia hacia las pozas de marea, agua y lugares sombreados es característica de los otáridos en lugares cálidos y se relaciona con la disipación del calor de los animales (Vaz Ferreira y Palerm, 1961; Miller, 1971; Gentry, 1973; Bester, 1977; Trillmich y Trillmich, 1984; Eibel-Eibesfeldt, 1984; Campagna, 1987; Withow, 1987; Francis y Boness, 1991). Los apareamientos en esta lobera se realizan todos en sitios acuáticos y por hembras derivadas de los grupos de flotación (García, 1992). La presencia de barreras puede ser importante en los territorios exitosos, tal vez porque ofrece aislamiento para las hembras cercanas al parto y críos recién nacidos (Peterson y Bartholomew, 1967). Las barreras también pueden servir a los machos de esta especie para definir los límites territoriales (García, 1992) tal y como lo señala McCann (1980) para los pinnípedos territoriales.

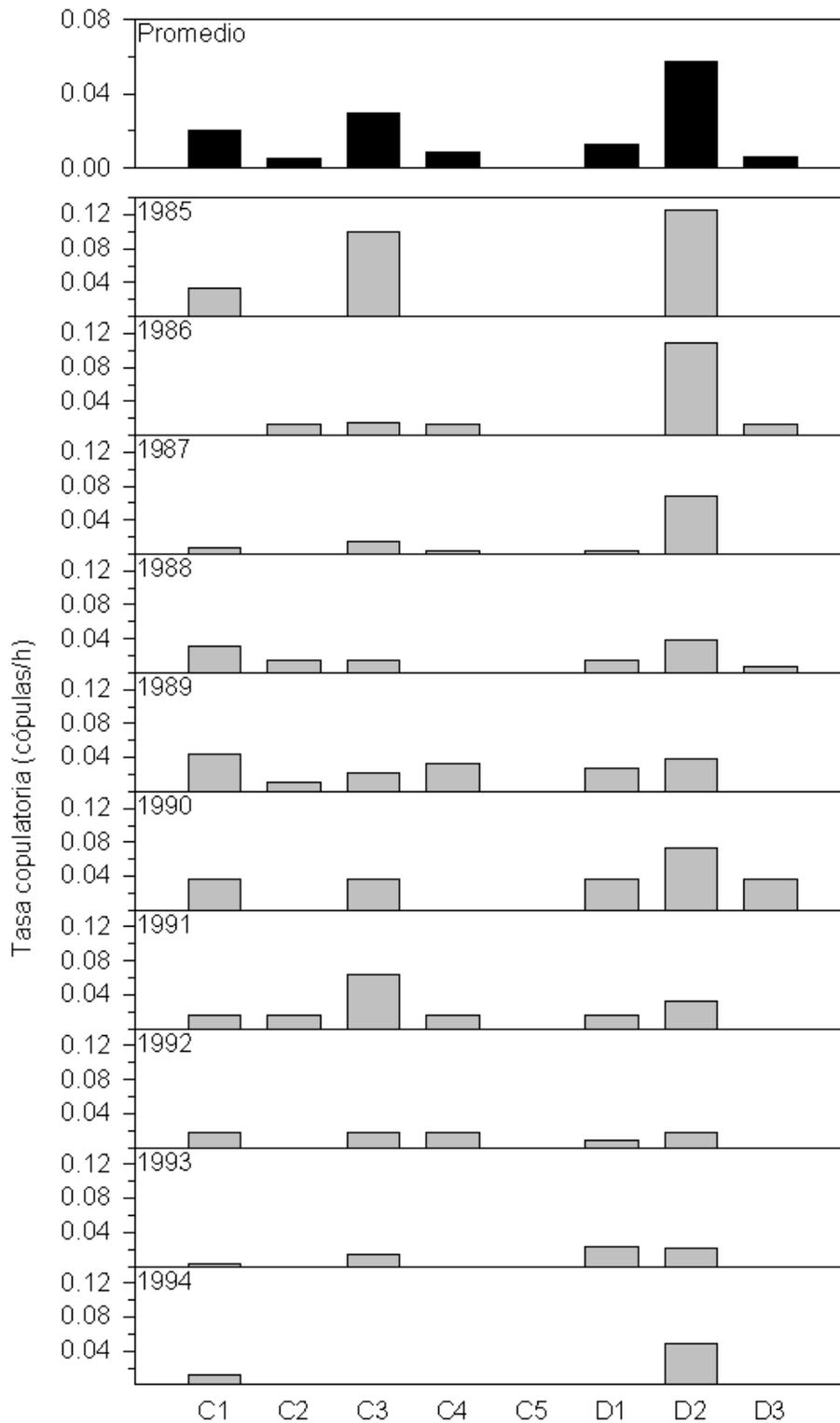
Ampliando lo señalado en la sección 6.2.3., el territorio D2 presenta los valores de calidad más altos y con ello una alta densidad de hembras, tasa de partos, actividad de flotación, tasa copulatoria y recambio de machos. Este es pues un territorio adecuado para la reproducción y muy competido por los machos.

**6.2.5. Clasificación de los territorios:** Para reconocer la importancia de los diferentes factores en la reproducción en los territorios, se elaboró un dendrograma mediante el análisis de cúmulos de los caracteres territoriales normalizados del Cuadro 5. Se obtuvo un árbol con tres grupos principales (Figura 15), uno de ellos por los territorios C3, C4 y D2 los cuales son los territorios de más calidad, conformados por piso rocoso, áreas protegidas y cantos rodados. Estos territorios aparecen como sitios adecuados para el parto y la crianza asegurando la permanencia de las hembras durante su receptividad por lo que sucedan aquí la mayoría de los apareamientos. El segundo grupo se caracterizó por áreas extensas de piso rocoso conformado por los territorios C1, C2, C5 y D3, su calidad fue mediana y se caracterizan por ser sitios frecuentes de parto y crianza con excepción de C5. Destaca que en el territorio C2 se observó una alta ocurrencia de partos, tal vez porque al presentar sombra casi todo el día así como lugares terrestres durante las mareas altas, facilita la crianza y el descanso. La última rama correspondió al territorio D1 formado en su mayoría por cantos rodados. Este territorio se caracteriza por ser un sitio con la presencia esporádica de hembras receptivas que crían en otros territorios.

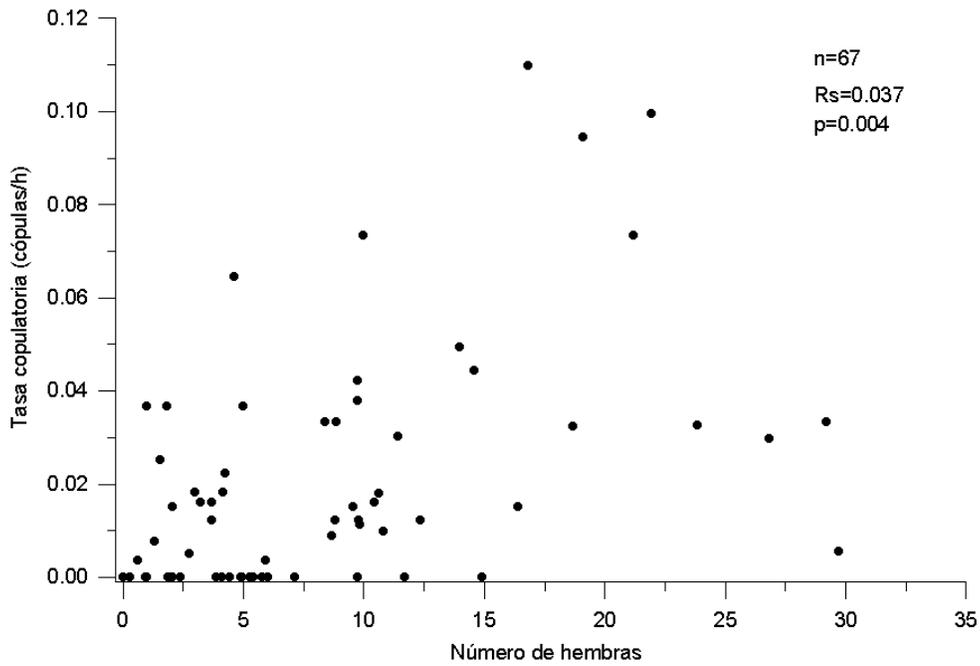
#### **6.2.6. Factores bióticos que afectan el apareamiento en los territorios:**

**6.2.6.1. Efecto de machos marginales:** Existe una correlación negativa entre la presencia de machos marginales y la tasa copulatoria en los territorios (Figura 16). Esto indica que en Los Cantiles, los machos marginales irrumpen más en los territorios

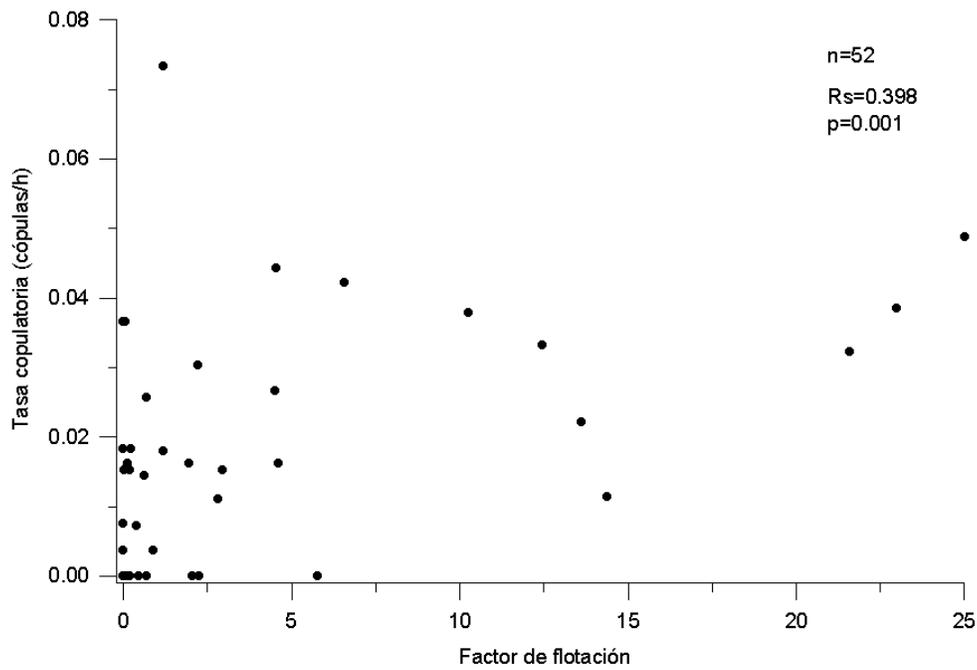
reproductivos menos competidos lo cual sugiere la existencia de relaciones de jerarquía entre los machos más o menos establecidas.



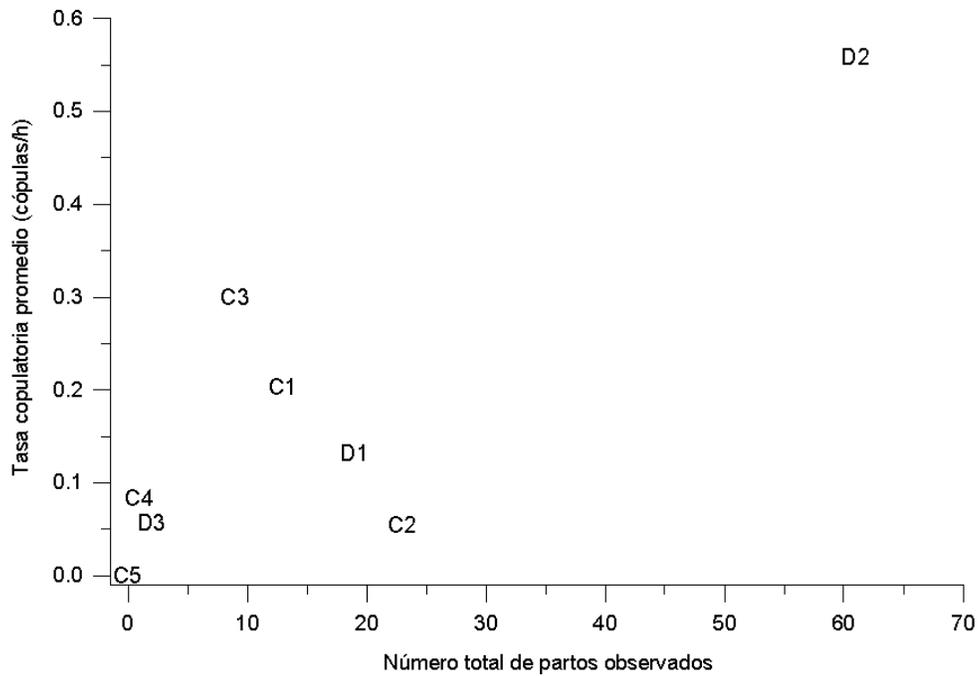
**Figura 10.** Tasa copulatoria promedio y anual en ocho territorios de la lopera Los Cantiles (1985-1994).



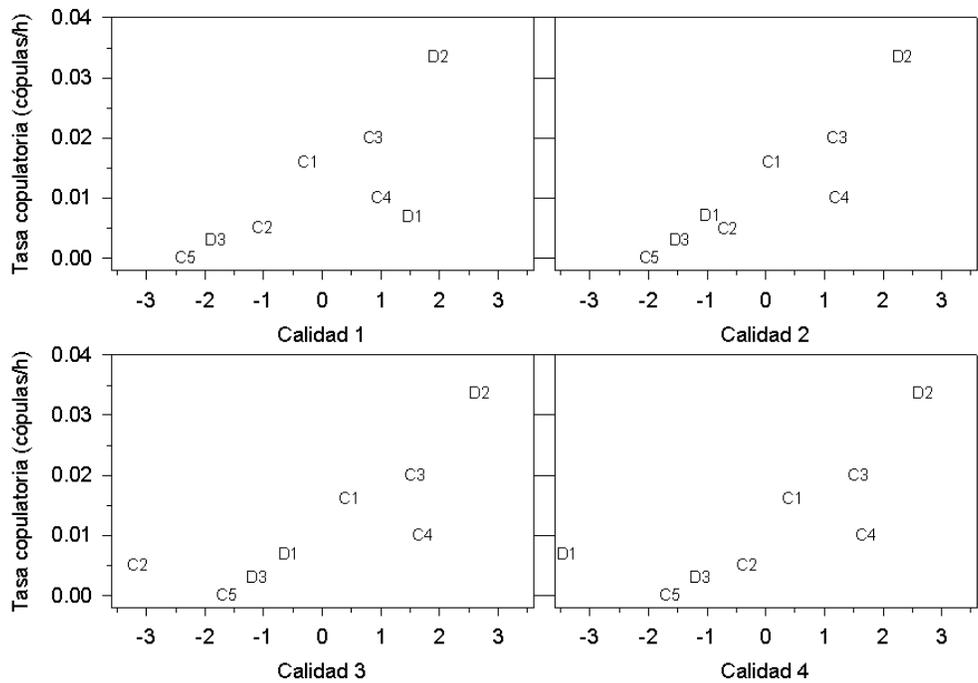
**Figura 11.** Relación entre el número de hembras y la tasa copulatoria en ocho territorios reproductivos en la lobera Los Cantiles de 1985 a 1994.



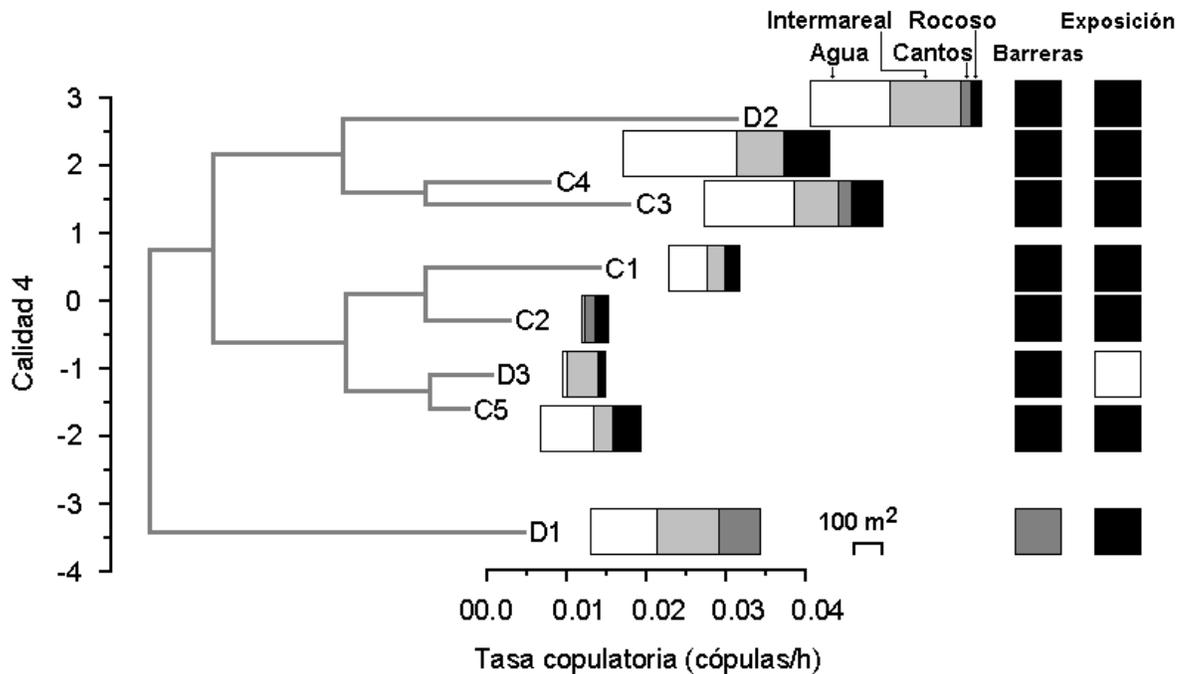
**Figura 12.** Relación entre la actividad de flotación y la tasa copulatoria en ocho territorios reproductivos en la lobera Los Cantiles de 1985 a 1994.



**Figura 13.** Comparación entre el número de total de partos y el promedio de la tasa copulatoria de ocho territorios en la lobera Los Cantiles de 1985 a 1994.



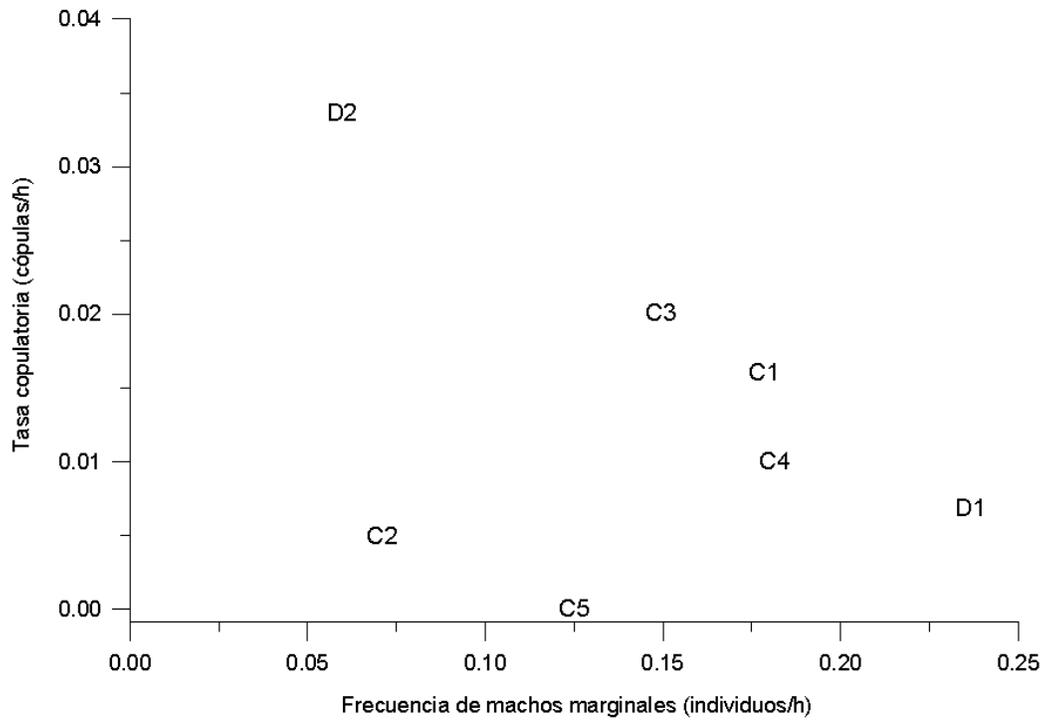
**Figura 14.** Valores de calidad de ocho territorios en la lobera Los Cantiles y su tasa copulatoria promedio de 1985 a 1994.



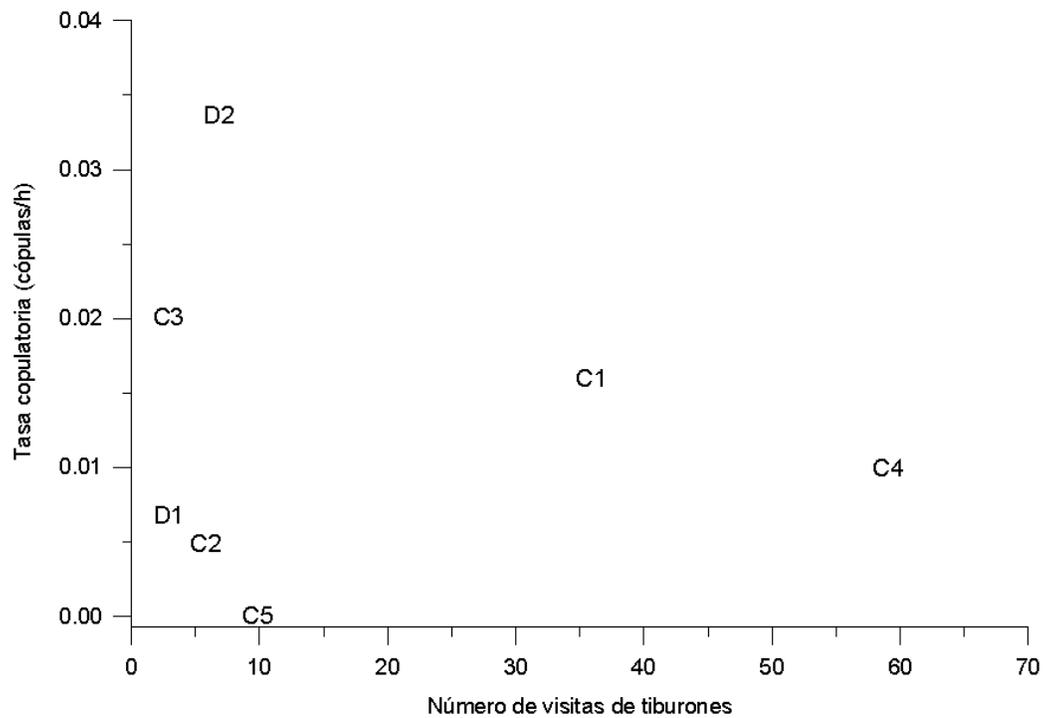
**Figura 15.** Dendrograma de los territorios obtenido a partir de sus características topográficas y su relación con la medida de calidad 4 y la tasa copulatoria. Se muestran esquemas de topografía del área así como la calificación de barreras y exposición.

**6.2.6.2. Presencia de tiburones:** Los territorios con más apareamientos presentaron los valores más bajos de ocurrencia de tiburones. Esta menor incidencia de depredadores puede reflejarse como otro valor positivo a estos territorios ya que significa una mayor sobrevivencia de los críos. Por otro lado, estos depredadores ocasionan la disgregación de los grupos de flotación (observaciones personales), los cuales son de importancia para el apareamiento (García, 1992; Figura 17). La menor ocurrencia de tiburones en los territorios más propicios para la reproducción se considera en la característica topográfica de exposición.

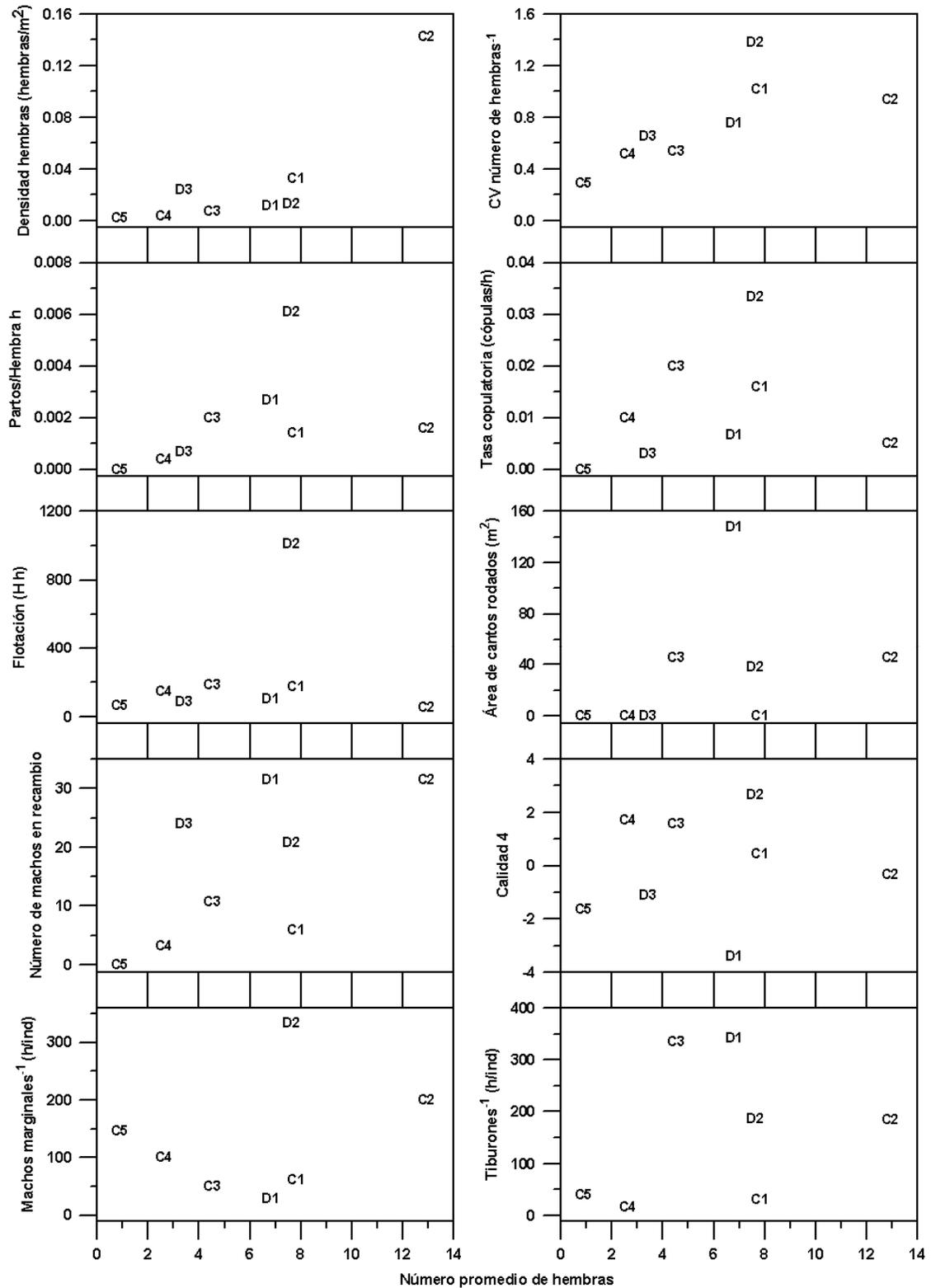
**6.2.7. Correlación de variaciones entre territorios:** La densidad de las hembras es la variable con mayor correlación con el número de hembras y crece aceleradamente con respecto a esta última. Esto es reflejo del gregarismo de las hembras, particularmente en el territorio C2. El inverso del coeficiente de variación del número de hembras, como medida de predictibilidad de ocurrencia con las hembras así como las ocurrencias de partos, cópulas y flotación muestran también un crecimiento acelerado con respecto al número de hembras en los territorios con excepción del territorio C2 que tiene valores altos de hembras pero bajos valores de los factores mencionados. Se observan tres clases de territorios definidos por la tasa copulatoria con respecto al número de hembras: 1) C3, C4 y D2 que presentan altas copulatorias ante valores dados de ocurrencia de hembras, 2) C1, C5, D1 y D3 que presentan tasas copulatorias medias y 3) C2 que presenta una alta ocurrencia de hembras pero muy baja tasa copulatoria. Como se mencionó, el primer grupo se caracteriza por territorios amplios con alta diversidad de elementos topográficos, el segundo grupo son territorios de topografía diversa y área pequeña (C1, C5 y D3) o viceversa, territorios grandes con topografía poco diversa (D1). El territorio C2 es el más pequeño y carece prácticamente de elementos acuáticos por lo que difícilmente en él pueden ocurrir apareamientos (Figuras 15, 18).



**Figura 16.** Relación entre la ocurrencia de machos marginales y la tasa copulatoria en siete territorios reproductivos.



**Figura 17.** Relación entre la ocurrencia de tiburones y la tasa copulatoria en siete territorios reproductivos.

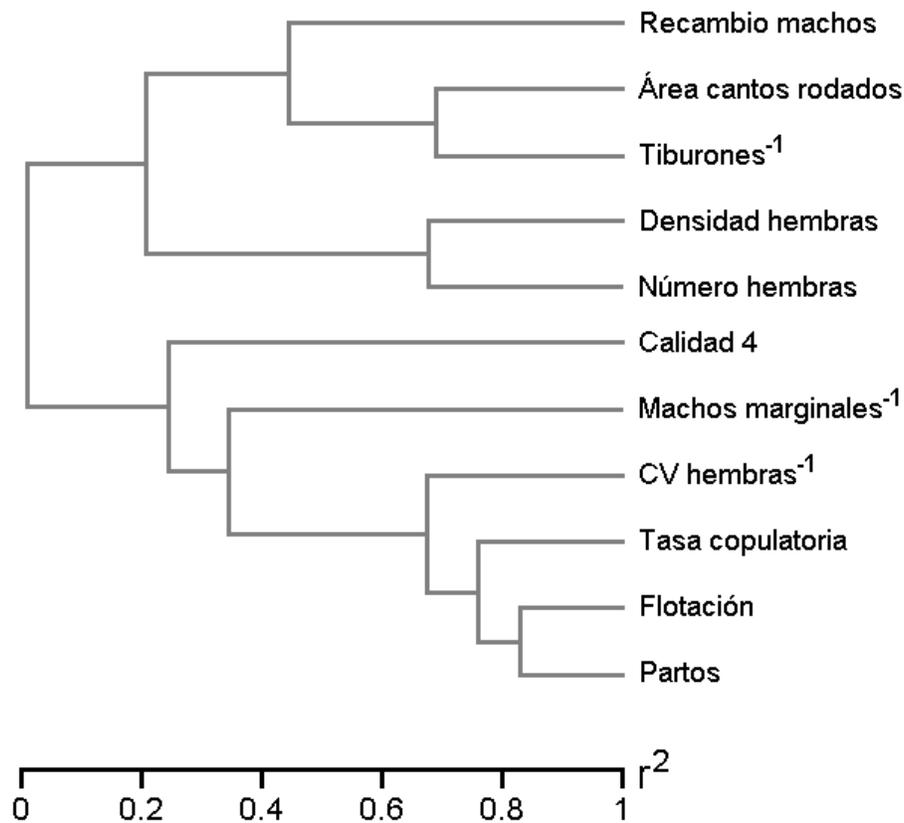


**Figura 18.** Variaciones entre territorios ante factores físicos y biológicos con respecto al número de hembras en los territorios

De todos los elementos topográficos de los territorios, solamente la extensión de cantos rodados tiene un patrón similar al de la ocurrencia de partos cópulas y flotación

sugiriendo que este puede ser un elemento importante en el reconocimiento de calidad de los territorios. El número de machos en recambio, la calidad 4, el inverso de la ocurrencia de machos marginales y el inverso de la ocurrencia de tiburones, tienen patrones en general paralelos a la ocurrencia de las hembras pero poco definidos y variables entre los territorios (Figura 18).

Un análisis de cúmulos hecho sobre las correlaciones entre todas estas variables muestra una distinción primaria entre elementos relacionados con la estancia de las hembras y otros relacionados con el reconocimiento. En el primer grupo se encuentran correlacionados las ocurrencias de partos, flotación y cópulas, la predictibilidad de las hembras y la ocurrencia de machos marginales en conjunto con la calidad 4. Esto significa que las actividades de las hembras y su inaccesibilidad a machos marginales están definidas por la topografía entera de los territorios sintetizada en el valor de calidad. Sin embargo, la elección de territorios por las hembras está más asociada a su gregarismo, definido por la densidad y a caracteres topográficos clave como el área de cantos rodados y la protección contra el oleaje y depredadores. Estas características asimismo son las que reconocen los machos que compiten por la ocupación de los territorios (Figura 19). Como la elección de territorio de las hembras correlaciona poco con la calidad global del mismo y correlaciona parcialmente con el grado de competencia entre los machos, se abre la posibilidad de que las hembras elijan los territorios, tendiendo a agregarse, por los machos que los ocupan si los territorios cumplen con características mínimas para la crianza y su estancia (Figura 19).



**Figura 19.** Dendrograma de factores físicos y biológicos de acuerdo con sus variaciones entre los territorios.

### 6.3. Características reproductivas de los lobos marinos

**6.3.1. Comportamiento de las hembras:** El perfil temporal de comportamiento de cinco hembras durante el verano de 1993 para las categorías conductuales agonísticas, acuáticas, parentales y de recuperación se muestra en la Figura 20. Sólo las dos primeras conductas se comportaron de manera similar en las cinco hembras. Con excepción de una hembra, todas las restantes fueron menos agresivas después del parto. En tres de las cinco hembras la agresión alcanzó valores de cero en el momento del apareamiento. Esta actitud de la hembra puede permitir que los machos detecten su estado fisiológico mediante el olfateo (García y Aguayo, 1994; Wartzok, 1991). En general se considera que el apareamiento en los pinnípedos se efectúa cuando las hembras disminuyen la agresión hacia los machos permitiendo la cópula (Peterson, 1968).

En todos los casos, el comportamiento acuático aumentó conforme se acercaba el periodo receptivo alcanzando durante esta semana los valores máximos. Como se señaló, 97.2% de 101 apareamientos registrados entre 1985 y 1991 en Los Cantiles fueron acuáticos (García y Aguayo, 1994). La actividad acuática de las hembras tal vez aumente de manera directa por la elevación de temperatura ambiental permitiendo una mayor interacción hembra-macho ya que estos últimos permanecen en promedio 65% de su tiempo en el agua además de que las hembras se agrupan de manera más agregada en este medio (García, 1992). El comportamiento femenino de solicitud de apareamiento se basa en posturas de sumisión y exposición de su región genital en el agua con lo que el macho detecta el momento de estro (Peterson y Bartholomew, 1967; García y Aguayo, 1994). Otro factor que influye en el aumento de la actividad acuática de las hembras es la independencia paulatina entre la madre y el crío (Reyero, 1996).

### **6.3.2. Características reproductivas de los machos:**

**6.3.2.1. Tamaño:** Los machos de tallas más grandes presentaron tasas copulatorias más altas (Figura 21) en coincidencia con Bartholomew (1970) quien propone que esta característica es un factor importante en la selección sexual. En otros pinnípedos también se ha demostrado que ésta es una característica favorable en el éxito copulatorio. Le Boeuf y Reiter (1988) informaron que los machos de elefantes marinos con mayor talla tuvieron más descendencia. Troy (1996) demostró para el lobo fino de Nueva Zelanda que los machos que se aparearon fueron significativamente más grandes que aquellos que no obtuvieron ningún apareamiento. Las tallas mayores en los lobos marinos de California puede significar 1) Una mayor reserva energética que permite aumentar su permanencia territorial, 2) Mayor capacidad física para vencer a los competidores, 3) Mayor supervivencia ante el ataque de tiburones y 4) Tal vez, elección femenina de las hembras por machos de mayor talla.

**6.3.2.2. Comportamiento:** El Cuadro 7 muestra el valor de correlación entre la ocurrencia de cuatro categorías de comportamiento de 63 machos territoriales y su tasa copulatoria. Sólo el comportamiento intersexual presentó una correlación estadísticamente significativa. Este comportamiento se define como las pautas conductuales de los machos territoriales dirigidas a las hembras tales como olfateos, vocalizaciones, roces, movimientos del macho para evitar que las hembras salgan de los territorios y abrazos (Sección 10.4.). Esta relación sugiere que la cópula depende de la habilidad de los machos para detectar el estro de las hembras. De acuerdo con Heath (1989) el comportamiento intersexual es mayor en Los Cantiles que en San Nicolás (2.7 vs 0.3 encuentros cada 15 segundos). La mayor actividad intersexual en Los Cantiles puede causar un porcentaje menor de la solicitud femenina por la cópula (33% en Los Cantiles vs 70% en San Nicolás). La mayor solicitud por parte de las hembras en la lobera de San Nicolás a su vez puede resultar del mayor número de hembras por macho

(22 en San Nicolás vs 7 en los Cantiles). También es importante recalcar que la duración en la receptividad de las hembras de los otáridos es muy corta y parecen copular sólo una vez durante el estro. Probablemente, el periodo de estro de las hembras en San Nicolás es más breve que en Los Cantiles, debido a la estacionalidad más marcada asociada a la latitud y la mayor cantidad de hembras se relacione con la alta ocurrencia de solicitud de las hembras para la cópula.

**6.3.2.3. Vocalizaciones:** Al relacionar el número de hembras en los territorios y el número de vocalizaciones de los machos que los ocupan se obtuvo una correlación estadísticamente significativa ( $R_s=1$ ;  $n=4$ ). Se observó que, a medida que se acerca la época de apareamientos, los machos vocalizan más ( $R_s=8$ ;  $n=4$ ; Figura 22). Si bien las vocalizaciones pueden causar que las hembras se acerquen al territorio, también pueden ser un efecto derivado de la presencia de las hembras. Las vocalizaciones en todo caso pueden considerarse como parte de la atención de los machos a las hembras discutida en la sección anterior.

**6.3.2.4. Experiencia territorial y éxito reproductivo:** La mitad de los machos que copularon permaneció ocupando territorios por más de un año mientras que los machos con más de dos años de experiencia siempre tuvieron cópulas. El macho que se mantuvo durante siete años en su territorio (1985 a 1991) fue el macho de mayor éxito en cada año de estudio. Un poco menos de la mitad de los machos con un año de ocupación no presentaron apareamientos en la observación (Figura 23). Este fenómeno es similar al ocurrido en la lobera de San Nicolás en donde 56% de los machos con dos años de ocupación se aparearon, mientras que sólo el 27% de los machos territoriales primerizos copularon (Heath, 1989). En poblaciones de elefantes marinos se ha podido comprobar que los machos que tienen más años en los territorios son los que presentan la mayor tasa copulatoria (Le Boeuf y Reiter, 1998). Dada la filopatria de hembras y machos a los territorios de reproducción, esto puede implicar tal vez reconocimiento de las hembras a machos con los que se han apareado o bien una habilidad creciente de los machos para atender a las hembras y detectar el estro.

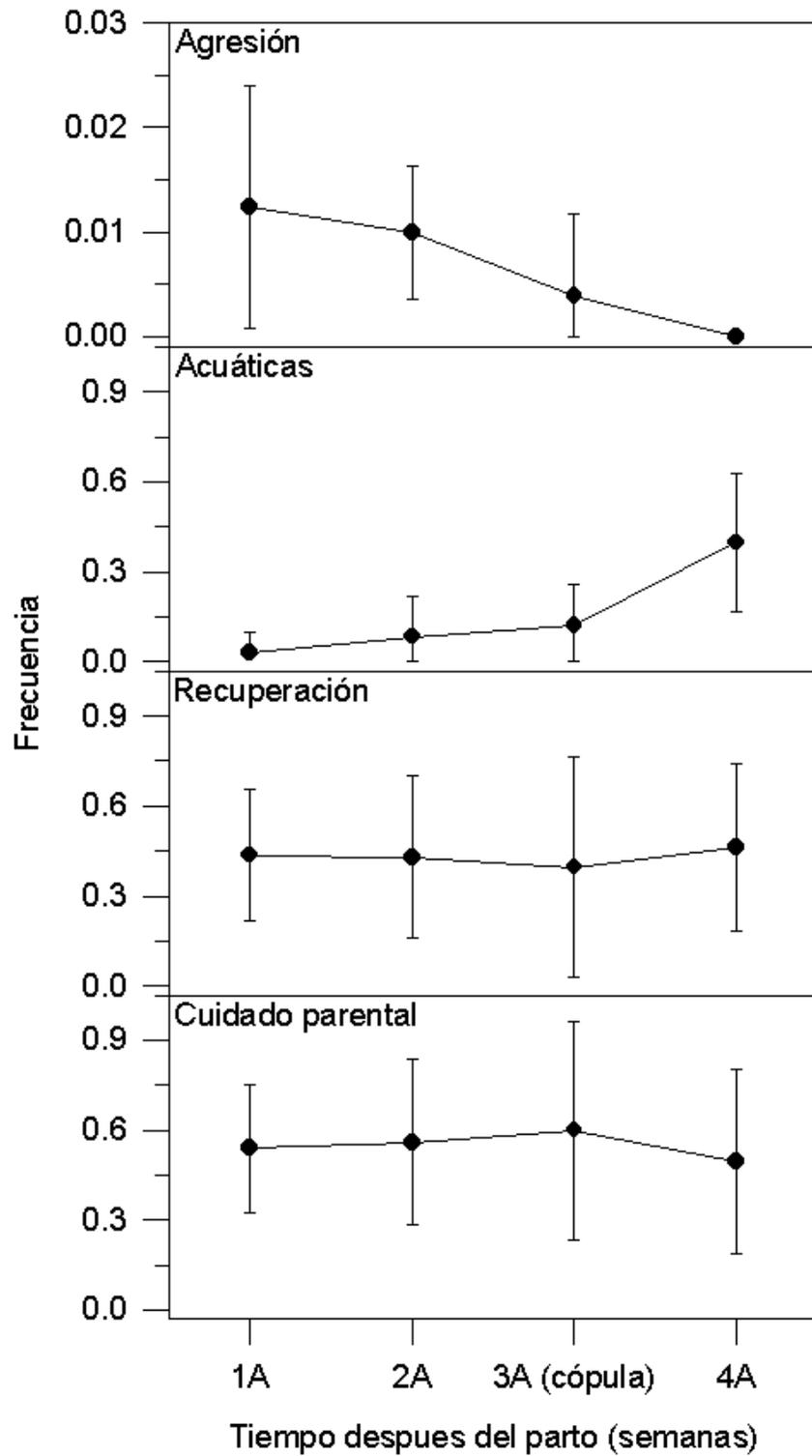
**6.3.2.5. Características de los machos que favorecen el apareamiento:** En resumen, se proponen las siguientes características de los machos que favorecen su éxito reproductivo: 1) Habilidad para encontrar y delimitar territorios con características adecuadas en tiempo y espacio para la reproducción de las hembras; 2) Corpulencia; 3) Conductas de atención hacia las hembras incluyendo vocalizaciones y habilidad para detectar el estro y 4) Defensa del territorio contra machos intrusos y depredadores que depende de la corpulencia y la experiencia. Este conjunto puede resumirse en un óptimo de vigor físico y experiencia territorial.

## 6.4. Elección femenina

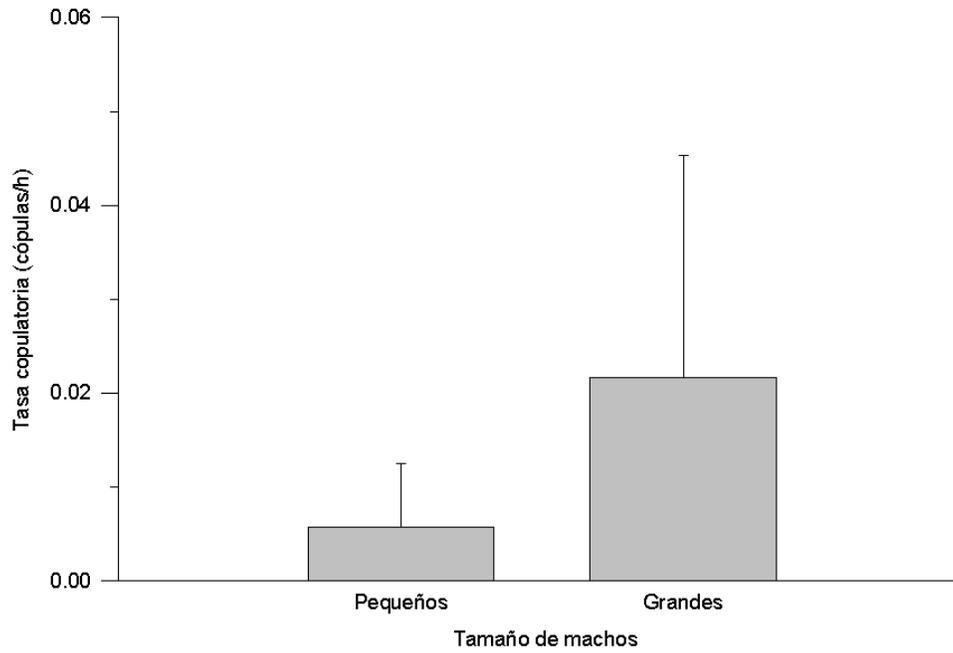
Uno de los temas más controversiales sobre los sistemas de apareamiento es el papel de la elección femenina. La elección femenina y su repercusión en el éxito reproductivo de los machos es un tema que sigue en discusión, especialmente por lo inconspicuo de este comportamiento (Bradbury *et al.*, 1986; 1989; Beehler y Foster, 1988). La elección femenina hacia los machos se consideraba exclusiva para los sistemas de tipo lek pero Gosling y Petrie (1990) demostraron la existencia de elección femenina en sistemas de defensa de recursos por lo que han aumentado las investigaciones para conocer este comportamiento.

De manera general, los beneficios atribuidos a la elección femenina son 1) Herencia de factores genéticos de adecuación para la progenie (Bradbury y Gibson, 1983); 2) Evitar que las hembras se contagien de parásitos u otras enfermedades, 3) Mayor probabilidad

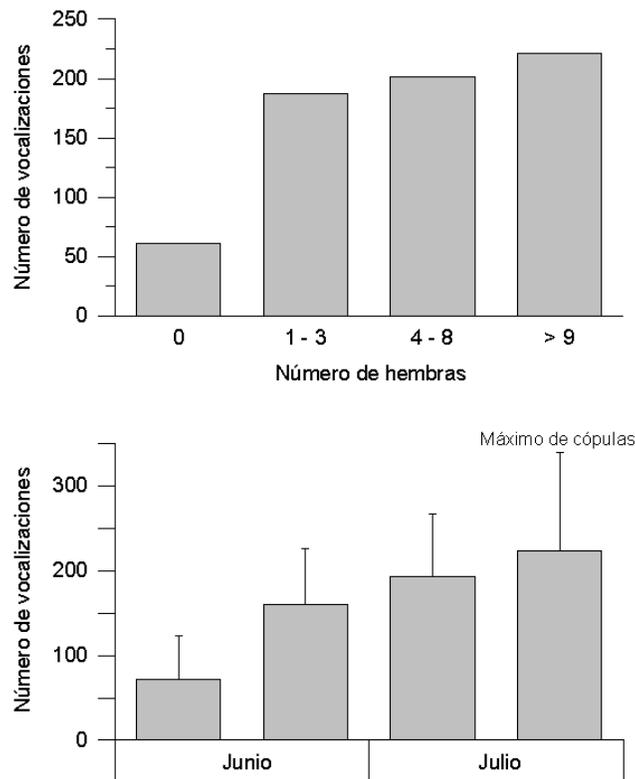
de fertilización, 4) No interrupción de cópulas por machos marginales y 5) Estancia en territorios adecuados para el parto y la crianza.



**Figura 20.** Comportamiento semanal promedio de cinco hembras a lo largo del verano de 1993 en la lobera Los Cantiles.



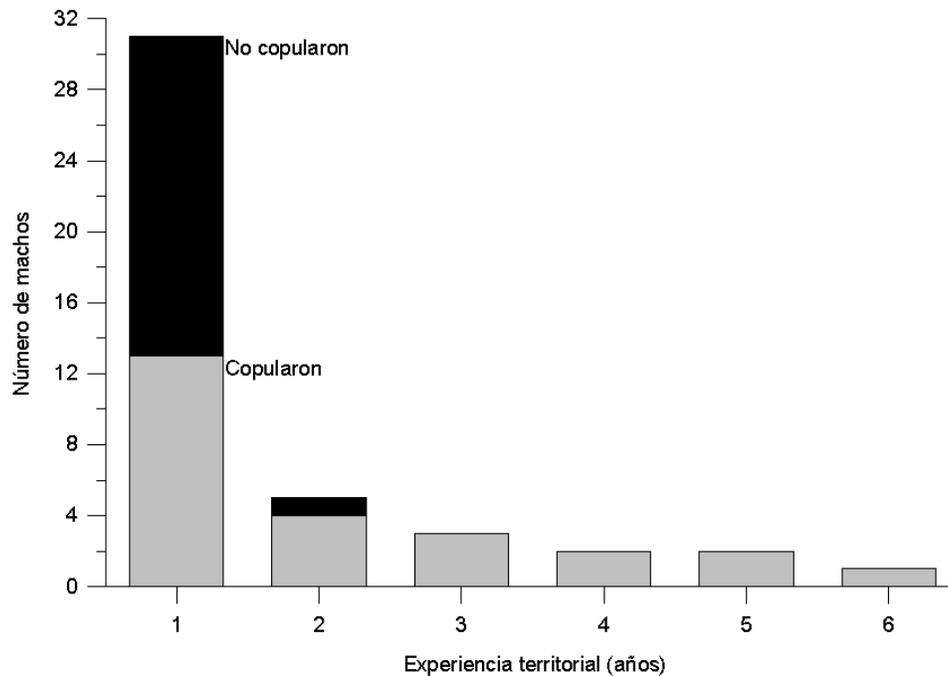
**Figura 21.** Tasa copulatoria promedio de 32 machos pequeños y 28 grandes.



**Figura 22.** Superior: Número de vocalizaciones en tres minutos de siete machos según el número de hembras (Zonas C y D) Inferior: Número de vocalizaciones promedio de siete machos (en tres minutos) a lo largo de la temporada reproductiva.

**Cuadro 7.** Valores de correlación de Spearman ( $R_s$ ) y probabilidades asociadas ( $p$ ) entre cuatro categorías de comportamiento y la tasa copulatoria de 63 machos territoriales en la lobera Los Cantiles.

	$R_s$	$p$
Descanso	0.168	0.183
Patrullaje	0.124	0.327
Intersexual	0.321	0.011
Agonística	0.023	0.851



**Figura 23.** Frecuencia de apareamiento de machos de acuerdo a su experiencia territorial.

Sólo en pocas especies de otáridos se ha demostrado que las hembras presentan un comportamiento de elección de pareja (Wartzok, 1991). Los ejemplos se basan principalmente en la libertad que tienen las hembras para moverse entre los territorios. En los lobos marinos de Hooker, *Phocarcos hookeri*, las hembras recorren la lobera sin que los machos impidan que salgan (Gentry y Roberts en Heath, 1989). En los lobos de Steller, los machos tratan de evitar aunque con poco éxito que las hembras salgan de su territorio (Gisiner, 1985). Las hembras de los lobos finos del Perú presentan desplazamientos interterritoriales antes de entrar al estro además de mostrar comportamiento de solicitud de apareamiento (Majluf, 1987). Las hembras de lobos finos de Sudáfrica, salen a alimentarse antes del estro pudiendo tener opción de elegir machos en sus viajes de alimentación (Rand, 1967). Las hembras de los lobos finos de Juan Fernández, presentan movimientos termorregulatorios y algunas de ellas muestran preferencia por aparearse en un territorio específico (Francis y Boness, 1991). En los lobos marinos de California *Z. californianus californianus* Heath (1989) considera que la alta movilidad de las hembras y la marcada solicitud por copular en las loberas de California son indicadores de la elección femenina.

Entre los factores que pueden hacer posible la elección femenina en la lopera Los Cantiles se pueden considerar los siguientes: 1) Un periodo largo entre el parto y el apareamiento que se traduce como la oportunidad temporal para seleccionar, 2) Ausencia del control por los machos (territoriales y marginales) en los movimientos de las hembras por lo que éstas pueden desplazarse libremente entre los territorios sin riesgo de ser heridas o copuladas por ellos, 3) La independencia del crío que permite a la hembra tener tiempo para la selección, 4) La disposición lineal de los territorios en un trayecto de 1.3 Km que permite que la hembra reconozca a los territorios o machos con facilidad, 5) Poca presión de depredación por tiburones que limite los desplazamientos de las hembras durante el período receptivo. En este estudio, sin embargo, no se observa independencia entre los sitios de parto y crianza y de apareamiento de las hembras de manera que no puede distinguirse entre la elección de sitios particulares para la reproducción y la elección de machos particulares para el apareamiento. Sin embargo, en este estudio se observa independencia parcial entre la calidad de los territorios para la estancia y actividades reproductivas de las hembras y su elección de territorio la cual coincide con el grado de competencia entre los machos. Como se mencionó, esto deriva en parte de que un factor de calidad para las hembras es también su densidad pero también se abre la posibilidad de que, dada una calidad mínima reconocible de los territorios, las hembras elijan a los machos. Una caracterización genética del éxito reproductivo de los machos y un seguimiento de hembras individuales se requieren para resolver este problema.

### **6.5. Revisión del sistema de apareamiento de la subespecie**

El sistema de apareamiento del lobo marino común en la lopera Los Cantiles se asemeja al característico de la defensa de recursos; los machos defienden territorios donde llegan las hembras a parir y copular. En esta colonia se presentan cinco características específicas que concuerdan con un sistema de apareamiento por defensa de recursos: 1) El substrato de la lopera es heterogéneo, 2) Los machos territoriales ocupan los territorios antes que las hembras, 3) Se presenta la delimitación de las fronteras territoriales y la permanencia durante los meses de reproducción (desde los partos hasta los apareamientos), 4) La defensa y límites territoriales no dependen de los desplazamientos de las hembras y se mantienen en toda condición, 5) Los machos no obligan a las hembras a mantenerse dentro de su territorio (Gosling y Petrie, 1990).

La relación entre número de partos, apareamientos y recambio de los machos en los territorios demuestra que el sistema de apareamiento depende de la distribución de las hembras en los territorios y la competencia de los machos para ocuparlos. Los machos compiten más intensamente por los territorios que contienen aparentemente recursos críticos para las hembras a lo largo de todo el período reproductivo ya que las necesidades de las hembras varían temporalmente dependiendo de la edad del crío y la temperatura ambiental. Este sistema promueve diferenciación en los territorios por lo que para las actividades de manejo y conservación de la especie se sugiere identificar áreas de solteros, áreas reproductivas alfa y áreas reproductivas beta.

El sistema de apareamiento de defensa de recursos o territorios para la especie se ha aceptado clásicamente desde su postulación (Peterson y Bartholomew, 1967). Recientemente Heath y Francis (1983, 1987) y Heath (1989) proponen que en una lopera de California el sistema de apareamiento podría ser semejante a un lek modificado (áreas de agrupamiento de machos en exhibición en donde llegan las hembras con el único fin de aparearse no habiendo recursos críticos para ellas) considerando tres características distintivas de este tipo de sistema de apareamiento (Emlen y Oring, 1977; Bardbury y Veherencamp, 1977): 1) Poca predictibilidad en la localización de las hembras en estro, 2) Los machos se ubican en las áreas después de la llegada de la

última hembra situación que no se presentó en la lopera Los Cantiles y 3) Las áreas de parto y crianza no corresponden con las de apareamiento en contraposición a lo observado en La Lopera los Cantiles donde se observa correlación entre la frecuencia de partos y la de apareamientos.

Estas diferencias entre las colonias del Pacífico y las del Golfo de California demuestran la influencia de los factores ambientales sobre los sistemas de apareamiento (Trivers y Willard, 1973; Wilson, 1975; Emlen y Oring, 1977). Como se indicó en la sección anterior, la independencia parcial entre la calidad de los territorios para la estancia de las hembras y sus críos y la elección de las hembras por los territorios en Los Cantiles, sugieren la existencia de un cierto papel de elección femenina por los machos dada una calidad mínima de los territorios pero caracterizar tal elección reclama estudios *ad hoc*. En los otáridos sólo en una especie se ha logrado demostrar la existencia de diferentes sistemas de apareamiento, siendo el caso de los lobos marinos del sur *Otaria flavescens* donde la temperatura y la topografía diferencian el sistema de apareamiento en colonias con ambientes distintos (Campagna, 1987).



## 7. CONCLUSIONES

- 1) La distribución temporal de las hembras es compleja con variaciones anuales, estacionales y a lo largo del día. Estas fluctuaciones se asocian a la temperatura, viento, disponibilidad de alimento, luminosidad y cobertura acuática del territorio. La distribución espacial de las hembras es heterogénea entre los territorios reproductivos, sus variaciones obedecen al gregarismo de las hembras, la topografía territorial, la presencia de depredadores, la ocurrencia de machos marginales y tal vez también a las características de los machos territoriales.
- 2) El control de los machos sobre las hembras es escaso, debido probablemente al amplio periodo entre el parto y la cópula y los movimientos impredecibles de las hembras mencionados arriba. Esto permite la posibilidad de que las hembras puedan elegir pareja independientemente del territorio en el que tengan a sus críos. Se necesita de estudios genéticos y de marcaje de las hembras para conocer la identidad de los padres de los críos y para conocer los movimientos de las hembras fuera de los territorios.
- 3) La densidad de las hembras en los territorios es 10 veces menor que la encontrada en loberas de California. La proporción sexual promedio secundaria fue de 7 hembras por macho y la proporción activa fue 15 hembras por macho territorial. Esto es menor a la proporción 20 hembras por macho encontrada en loberas de California.
- 4) Las hembras en Los Cantiles presentan menos frecuencia de solicitud de cópula a los machos que las hembras de las loberas de California. El apareamiento en Los Cantiles asimismo se vincula fuertemente a la formación de grupos de flotación de las hembras en los cuales las hembras se congregan para la termorregulación. La ocurrencia de las hembras en los grupos de flotación se incrementa y su agresividad disminuye al acercarse la época de apareamiento.
- 5) Se presentó una alta varianza en el éxito de apareamiento de los machos. Se estima que sólo el 21% de los machos se aparean. 43% de los machos ocuparon un territorio reproductivo sólo por un año siendo menos de la mitad los que se aparearon. La máxima estancia territorial fue de seis años ocurrida en sólo un macho. Todo esto es indicativo de una presión de selección sexual fuerte.
- 6) Los machos de mayor talla, que pueden permanecer por más tiempo ocupando un territorio, que presentan más comportamientos intersexuales, incluida la vocalización y experiencia territorial, son los que presentaron una mayor tasa copulatoria. Los machos mostraron fidelidad a los territorios reproductivos cuando los ocuparon por más de un año. El éxito de los machos de Los Cantiles para aparearse depende así de su habilidad para elegir y ocupar un territorio, su habilidad y fuerza para defender el territorio de otros machos y depredadores y habilidad para detectar el estro de las hembras.
- 7) Las características del sustrato de los territorios se relacionan estrechamente con la tasa copulatoria de los mismos, siendo los más importantes los sustratos que se relacionan con la termorregulación de las hembras y la protección de los críos. Estos son, accidentes topográficos de protección al oleaje y piso rocoso. De acuerdo a sus características topográficas se definieron tres tipos de territorios: 1) Un grupo de territorios se consideraron sitios ideales para el parto y la crianza por lo que la presencia continua de las hembras se refleja en una mayor incidencia de cópulas, 2) Otro grupo se caracteriza por sitios intensivos de labores de parto y crianza con menor número de apareamientos y 3) Un tercer tipo son sitios que tienen presencia

esporádica de hembras receptoras que crían en otros territorios y no presentan apareamientos.

- 8) Se observa congruencia general entre territorios ante variaciones en su calidad para la ocupación de las hembras, la abundancia, densidad y predictibilidad de las hembras, ocurrencia de partos, actividad de flotación de las hembras, tasa copulatoria, grado de recambio de machos, menor ocurrencia de machos marginales y menor ocurrencia de tiburones. Así, el sistema de apareamiento de los lobos marinos de California en Los Cantiles se puede determinar como de competencia entre los machos por territorios con recursos críticos para la reproducción de las hembras. Sin embargo, el distinto grado de congruencia entre los factores físicos y biológicos mencionados, los divide en una clase relacionada con el reconocimiento y preferencia de los lobos de ambos sexos y otra relacionada con la calidad de territorio para las hembras. La congruencia parcial entre las preferencias de ocupación de los lobos de ambos sexos y la calidad de los territorios para la estancia de las hembras, sugiere la posible existencia de elección femenina por los machos cuando los territorios que ocupan tienen una calidad mínima.

## 9. REFERENCIAS

- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49 (3-4): 465-472.
- Alvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. pp 427-449. En: Ketchum, B. H. (ed). *Estuaries and enclosed seas*. Elsevier. Amsterdam.
- Aurioles, G. D. 1988. Behavioural ecology of California sea lions in the Gulf of California. Tesis de doctorado. University of California. Santa Cruz, CA.
- Aurioles, G. D. 1993. Programa nacional de mamíferos marinos. pp 139-159. En: Salazar y González N. E. (eds). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO-CIQROO. México, DF.
- Aurioles, G. D. y García, R. M. C. 2005. El lobo marino de California. pp 398-399. En: Ceballos, G. y Oliva, G. (eds). *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica-CONABIO. México, DF.
- Aurioles, G. D. y Zavala G. A. 1995. Algunos factores ecológicos que determinan la distribución y abundancia del lobo marino *Zalophus californianus*, en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 20 (4): 535-553.
- Bahre, C. J. 1983. Human impact: The Midriff Islands. pp.291-306. En: Case, T. J. y Cody, M. L. (eds). *Island biogeography in the Sea of Cortez*. University of California Press. San Diego, CA.
- Barash, D. P. 1982. *Sociobiology and behaviour*. Elsevier. New York, NY.
- Barlow, G. W. 1972. A paternal role for bulls of the Galapagos Islands sea lion. *Evolution* 26: 307-308.
- Bartholomew, G. A. 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution* 24: 546-559.
- Beehler, B. M. y Foster, G. M. 1988. Hotshots, hotspots and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist* 131: 203-219.
- Bester, M. N. 1977. Habitat selection, seasonal population changes and behaviour of the Amsterdam fur seal, *Arctocephalus tropicalis*, on Gough Island. Tesis de doctorado. University of Pretoria. Pretoria.
- Boness, D. J. 1991. Determinants of mating systems in the otariidae (pinnipedia). pp 1-44. En: Renouf D. (ed). *The behaviour of pinnipeds*. Chapman and Hall. New York, NY.
- Bonner, W. N. 1968 The fur seal of South Georgia. *British Antarctic Survey Science Report* 56: 1-81.
- Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. pp 138-169. En: Alexander, R. D. y Tinkle, D. (eds). *Natural selection and social behaviour: recent research and new theory*. Chiron Press. New York, NY.
- Bradbury, J. W. y Verhrencamp, S. L. 1977. Social organization and foraging in emballonurid bats, III: Mating systems. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 2: 1-17.
- Bradbury, J. W. y Gibson, R. 1983. Leks and mate choice. pp 109-138. En: Bateson, P. (ed). *Mate Choice*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Bradbury, J. W., Gibson, R. y Tsai, I. M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Animal Behaviour* 34: 1694-1709.
- Bradbury, J. W., Verhrencamp, S. L. y Gibson, R. 1989. Dispersion of displaying male sage grouse. The role of female dispersion. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 24: 15-24.
- Campagna, C. 1987. The breeding behaviour of the southern sea Lion. Tesis de doctorado. University of California. Santa Cruz, CA.
- Campagna, C. y Le Boeuf, B. J. 1988. Reproductive behaviour of southern sea lions. *Behaviour*. 104: 233-262.
- Campagna, C., Bisioli, C., Quintana, F., Pérez, F. y Vila, A. 1989. Female southern sea lion benefit from colonial reproduction. 21<sup>st</sup> Ethology Conference. 29.
- Campagna, C., Lewis, M. y Baldi, R. 1993. Breeding biology of southern elephant seal in Patagonia. *Marine Mammal Science* 9: 34-47.

- Crandall, L. S. 1964. The management of wild mammals in captivity. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Crushing, D. H. 1959. On the nature of production in the sea. Fisheries Investment. London Service. 2(21):1-40.
- Daly, M. y Wilson, M. 1983. Sex, evolution and behaviour. 2a ed. Madsworth. Belmont, California
- Daniels, J. C. Jr. 1981. Delayed implantation in the northern fur seal *Callorhinus ursinus* and other pinnipeds. Pp 84 . En: Flint, A. P. I., Renfree, M. B. y Weir B. J. (eds). Embryonic diapause in mammals. Journal of Reproduction and Fertility. Supplement 29.
- Davenport, S., Harcourt, R. G. y Lambert, D. 1996. Does reproductive success in male New Zealand fur seals correspond to mating success and what is the relationship between territory quality and reproductive success? International Symposium and workshop on otariid reproductive strategies and conservation. Washington, DC.
- Davies, N. B. 1991. Mating systems. pp 263-300. En: Krebs, J. R. y Davies, N. B. (eds). Behavioural ecology: an evolutionary approach. 3a ed. Blackwell. New York, NY.
- Diario Oficial de la Federación 17-05-1991.
- Diario Oficial de la Federación 30-12-1991
- Diario Oficial de la Federación. 2002. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. 6 de marzo de 2002. 1-56.
- Ehlers, K. 1957. Über die Seelowin (*Eumetopias californianus*) 'Inge' der Tiergrotten Bremerhaven. Zool. Gart. Leipzig 23: 189-194.
- Eibel-Eibesfeldt, I. 1984. The natural history of the galapagos sea lion (*Zalophus californianus wollebaeki*, Siversten). pp 207-214. En: Perry R. (ed). Key Environment Series: Galapagos: Pergamon Press. Oxford.
- Emlen, S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.
- Fleischer, L. y Cervantes, F. F.1990. Abundancia de lobos marinos *Zalophus californianus* en la región de Guaymas, Sonora, México y su impacto en la pesca ribereña. pp 41-59. En: Estudios sobre lobo marino en el noreste de México. Secretaría de Pesca. México, DF.
- Floody, O. R. y Arnold, A. P. 1975. Uganda kob (*Adenota kob thomasi*): Territorial and spatial distributions of sexual and agonistic behaviours at territorial ground. Zeitschrift für Tierpsychologie 37: 192-212.
- Francis, J. M. 1987. Interfamilial aggression and spacing in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* and the California sea lion, *Zalophus californianus*. Tesis de doctorado. University of California, Santa Cruz, CA.
- Francis, J. M. y Boness, D. J. 1991. The effect of thermoregulatory behaviour on the mating system of the Juan Fernández fur seals, *Arctocephalus philippi*. Behaviour 119: 104-126.
- Gallo, J. P. y Ortega, O. A. 1986. The first report of *Zalophus californianus* in Acapulco, México. Marine Mammal Science 2: 158.
- García, A. M. C. 1995. Caracterización y dinámica de grupos de flotación de *Zalophus californianus* (Lesson, 1828) en la Lobera Los Cantiles durante las temporadas reproductivas 1993 y 1994. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guadalajara. Guadalajara, Jal.
- García, R. M. C. 1992. Conducta territorial del lobo marino común *Zalophus californianus* en la lobera Los Cantiles, Isla Ángel de la Guarda, Golfo de California, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- García, R. M. C., Aguayo, L. A. y Morales, V. B. 1988. Actividad conductual enfocada a las hembras para la obtención del éxito reproductivo de los machos de lobo marino en el Golfo de California, México. pp 18-23. En: VI Simposio Ciencias en Sistemas biológicos. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- García, R. M. C. y Aguayo, L. A. 1993. Observaciones de nacimientos y conducta de partos de lobos marinos en el Golfo de California, México. XVIII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, BCS.

- García, R. M. C., Cruz de la Serna, D., Ramírez, L. M. y Bautista, V. A. 1993a. Influencia del fenómeno El Niño en el comportamiento reproductivo del los lobos marinos del Golfo de California, México. XVIII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, BCS.
- García, R. M. C. y Aguayo, L. A. 1994. Comportamiento copulatorio del lobo marino común *Zalophus californianus* en el Golfo de California, México. Revista de Información Científica de la Universidad Autónoma de Baja California. 2: 35-42.
- García, R. M. C., Cortez, A. M. y González, S. A. 1995a. Influencia de la radiación solar en la permanencia en tierra de lobos marinos *Zalophus c. californianus* en la Isla Angel de la Guarda. XIX Simposio de biología de campo y 1er Coloquio estudiantil de tercera Etapa. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- García, R. M. C., Aguayo, L. A. y Torres, D. 1995b. Aspectos conductuales de los machos de lobo fino antártico *Arctocephalus gazella*, en cabo Shirreff, Isla Livingston, Antártica, durante la fase de apareamiento. Serie Científica INACH 45: 101-112.
- García, R. F. J. 1995. Ecología alimentaria del lobo marino comun de California, *Zalophus californianus californianus* en los Islotes, B.C.S. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, BCS.
- Gentry, R. L. 1970. Social behaviour of the Steller sea lion. Tesis de doctorado. University of California. Santa Cruz, CA.
- Gentry, R. L. 1973. Thermoregulatory behaviour of eared seals. Rapports Proces Verbaux des Reunions du Conseil International pour L'exploration de la Mer 169: 189-194.
- Gibson, R. M. y Bradbury, J. M. 1985. Sexual selection in lekking sage grouse: Phenotypic correlates of male mating success. Behaviour, Ecology and Sociobiology. 18: 117-123.
- Gisiner, R. C. 1985. Male territorial and reproductive behaviour in the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*. Tesis de doctorado. University of California. Santa Cruz, CA.
- Gosling, L. M. y Petrie, M. 1990. Lekking in topi: a consequence of satellite behaviour by small males at hotspots. Animal Behaviour 40: 272-287.
- Harcourt, R., Aurióles, D. y Sánchez, J. 1994. Entanglement of California Sea lions at Los Islotes, Baja California Sur, México. Marine Mammal Science 10: 122-125.
- Heath, C. B. 1989. The behavioural ecology of the California sea lion. Tesis de doctorado. University of California. Santa Cruz, CA.
- Heath, C. B. y Francis, M. J. 1983. Breeding behaviour in the California sea lion at Mugu Lagoon and San Nicolas Island. Ecology Research Symposium 3: 145-150.
- Heath, C. B. y Francis M. J. 1987. Mechanisms and consequences of mate choice in the California sea lions. 7th Biennial conference on the biology of marine mammals. Vancouver, British Columbia.
- Hoglund, J. y Alatalo, R. V. 1995. Leks. Princenton University Press. Princeton, NJ,
- Isaza-Lay, L. y Aguayo, L. A. 1988. Comparación entre el aprendizaje de *Tursiops truncatus* y de *Zalophus californianus*. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaiso 19: 99-110.
- King, J. E. 1983. Seals of the world. British Museum of Natural History. London.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B. 1984. Behavioural ecology: an evolutionary approach. 2a Ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Le Boeuf, B., Aurióles, D., Condit, R., Fox, C., Gisiner, R., Romero, R. y Sinsel, F. 1983. Size and distribution of the California sea lion population in México. Proceedings of the California Academy of Sciences 43 (7): 77-85.
- Le Boeuf, B. J. y Reiter, J. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. pp 344-363. En: Clutton-Brock, T. H. (ed). Reproductive success University of Chicago Press. Chicago, IL.
- Le Boeuf, B. y Mesnick, S. 1990. Sexual behaviour of male northern elephant seals: I. Lethal injuries to adult females. Behaviour 116(1-2): 143-162.
- Lluch, B.D. 1969. El lobo marino de California *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) Allen 1880. Observaciones sobre su ecología y explotación. pp 1-69. En: Dos

- Mamíferos Marinos de Baja California. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, DF.
- Majluf, P. 1987. Reproductive ecology of female South American fur Seals at Punta San Juan, Perú. Tesis de doctorado. University of Cambridge. Cambridge.
- Marlow, B. J. 1975. The comparative behaviour of the Australian sea lions, *Neophoca cinerea* and *Phocartos hookeri*. *Mammalia* 39: 159-230.
- Maynard Smith, J. y Ridpath, M. G. 1972. Wife sharing in the tasmania native hen, *Trybonyx mortierii*: A case of kin selection? *American Naturalist* 106: 447-452.
- McCann, T. S. 1980 Territoriality and breeding behaviour of adult male Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella*. *Journal of Zoology* 192: 295-310.
- McLaren, I. A. 1967. Seals and group selection. *Ecology* 48: 104-110.
- Miller, E. H. 1971. Social and thermoregulatory behaviour of the New Zeland fur seal (*Arctocephalus forsteri*, Lesson, 1828). Tesis de maestría. University of Canterbury. Christchurch.
- Miller, E. H. 1974. A paternal role in the Galapagos sea lions?. *Evolution* 28: 473-506.
- Miller, E. H. 1975a. Annual cycle of fur seals, *Arctocephalus forsteri* (Lesson, 1828) on the Open Bay Islands, New Zeland. *Science* 29: 139-152.
- Miller, E. H. 1975b. Social and evolutionary implications of territoriality in adult male New Zeland fur seal *Arctocephalus forsteri* (Lesson, 1828) during the breeding season. *Rapports Proces.-verbaux des Reunions du Conseil International pour L'exploration de la Mer* 169: 170-187.
- Mitchell, E. y Tedford R. H. 1973. The Enaliarctinae: A new group of extinct aquatic carnivora and a consideration of the origin of the Otariidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 151: 205-285.
- Morales, V. B. 1985. Aspectos del ciclo de vida del lobo marino en el Islote el Rasito, Golfo de California, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- Morales, V. B. 1990. Parámetros reproductivos del lobo marino en la Isla Angel de la Guarda, Golfo de California, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- Morales, V. B. y Aguayo, A. 1992. Nacimientos y modelos de crecimiento de las crías de lobo marino. *Ciencias Marinas*, 18 (1): 109-123.
- Odell, D. 1972. Studies on the biology of the California sea lion and the northern elephant seal on San Nicolas Island, California. Tesis de doctorado. University of California. Los Angeles, CA.
- Odell, D. 1974. Behavioural thermoregulation in the California sea lion. *Behavioural Biology* 10: 231-237.
- Orr, R. T. Schonewald, J. y Kenyon, K. W. 1970. The California sea lion: skull growth and a comparasion of two populations. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 37 (11): 381-394.
- Peterson, R. S. 1968. Social behaviour in pinnipeds with particular reference to the northern fur seal. pp 3-53. En: Harrison, R. J., Hubbard, R. C., Peterson, R. S., Rice, C. E. y Schusterman, R. J. (eds). *The Behaviour and physiology of Pinnipeds*. Appleton-Century-Crofts. New York, NY.
- Peterson, R. S. y Bartholomew, G. A. 1967. The natural history of the California sea lion. *American Society of Mammalogy*. Special publication 1. California, E.U.A.
- Reyero, H. V. P. 1996. Estudio preliminar sobre la formación de agrupamientos de críos de lobo marino común, *Zalophus californianus*, como estrategia que favorece su protección. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- Ramírez, L. M. A. 1998. Comportamiento de hembras de lobo marino común, *Zalophus californianus*, en la lobera Los Cantiles. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- Rand, R. W. 1967. The cape fur seal *Arctocephalus pusillus* 3. General behaviour on land and at sea. *South Africa. Divison Sea and Fisheries Investment Report* 60: 1-39.

- Riedman, M. 1990. The pinnipeds. Seals, sea lions and walruses. University of California Press. (lugar)
- Roden, G. I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. En: Andel Van Tj., H. y Shor, G. (eds). Marine geology of the Gulf of California. Proc. Six. Sci. Symp IV. The Gulf of California: Origin, evolution, waters, marine life and resources.
- Sánchez, A. M. 1992. Contribución al conocimiento de los hábitos alimentarios del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* en las islas Angel de la Guarda y Granito, Golfo de California, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México, DF.
- Schusterman, J. R. y Dawson, R., 1968. Barking, dominance and territoriality in male sea lions. *Science* 7(60): 434-436.
- Secretaría de Marina. 1979. Derrotero de las costas sobre el Océano Pacífico de México, América Central y Colombia. Secretaría de Marina. Publicación 102. México, DF.
- Selander, R. K. 1965. On mating systems and social selection. *American Naturalist* 99: 129-141.
- Stirling, I. 1983. The evolution of mating systems in pinnipeds. pp 489-527. En: Eisenberg, J. F. y Kleiman, D. G. (eds). Recent Advances in the study of behaviour. American Society of Mammalogists Special publication 7. California, E.U.A.
- Trillmich, F. 1984. The natural history of the Galapagos fur seal (*Arctocephalus galapagoensis*, Heller 1904). pp 215-223. En: Perry R. (ed). Key environment series: Galapagos. Oxford Pergamon Press, Inglaterra.
- Trillmich, F. y Trillmich, K. G. K. 1984. The mating systems of pinnipeds and marine iguanas: convergent evolution of polygyny. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 209-216.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. pp 136-179. En: Campbell, B. (ed). Sexual selection and the descent of man, 1871-1971. Aldine. Chicago, IL.
- Trivers, R. L. y Willard, D. E. 1973 Natural selection of parental ability to vary the sex ratio. *Science* 17: 90-92.
- Troy, S. 1996. Variation in male territorial behaviour in New Zealand fur seals, *Arctocephalus forsteri*, in South Australia. International Symposium and workshop on otariid reproductive strategies and conservation. Washington, DC.
- Vargas, C. A. 1991. Conflicto entre hermanos en el Lobo marino comun, *Zalophus californianus*. XVI Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Bahía de Banderas, Nay.
- Vaz Ferreira, R. y Palerm, E. 1961. Efectos de los cambios meteorológicos sobre agrupaciones terrestres de pinnipedios. Universidad de la República de Montevideo. Facultad de Humanidades y Ciencias. *Revista* 19: 281-293.
- Vázquez, C. M. J. G. 1993. El cráneo del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* Lesson. 1828 (Carnivora: Otariidae) en el Golfo de California. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- Vázquez-Cuevas, M. J., Aguayo-Lobo, A. y Medrano-González, L. 2000. El desarrollo del cráneo del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) / Skull development of the California sea lion (*Zalophus californianus californianus*). *Ciencias Marinas* 26(1): 145-176.
- Wartzock, D. 1991. Physiology of behaviour in pinnipeds. pp 236-239. En: Renouf, D. (ed). The Behaviour of pinnipeds. Chapman and Hall. New York, NY.
- Wilson, D. S., 1975. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 72: 143-146.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction and refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- Withow, G. C. 1987. Thermoregulatory adaptations in marine mammals: interacting effects of exercise and body mass. A review. *Marine Mammal Science* 3(3): 220-241.
- Whittow, G. C, Matsuura D. T. y Lin Y. C. 1972, Temperature regulation in the California Sea Lion (*Zalophus californianus*). *Physiological Zoology* 45: 68-77.

- Wolf, L. L. y Hainsworth, F. J. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52: 980-988.
- Zavala, G. A. 1990. La población del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) en las islas del Golfo de California México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México DF.
- Zavala, G. A. 1993. Biología poblacional del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) en la región de las Grandes Islas del Golfo de California, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México DF.
- Zavala, G. A. y Esquivel, M. C. 1991. Observaciones y comentarios sobre la interacción de mamíferos marinos con pesquerías litorales en aguas mexicanas. XVI Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos, La Paz, BCS.

## 10. APÉNDICES

### 10.1. Lista de figuras

- Figura 1.** Morfología externa del lobo marino de California, *Z. californianus californianus*. En primer plano se observan un macho, una hembra y un crío en un territorio reproductivo en el Golfo de California.
- Figura 2.** Localización y esquema de la lobera Los Cantiles, Isla Ángel de la Guarda, Golfo de California.
- Figura 3.** Esquemas de las zonas C y D en la lobera Los Cantiles.
- Figura 4.** Diagramas de caja del número de hembras en siete territorios de la lobera Los Cantiles (1985-1994). Se especifica para cada territorio el número de conteos entre paréntesis, la media con una línea gruesa, la mediana con una línea delgada, la desviación estándar y los valores extremos.
- Figura 5.** Superior: Número máximo de hembras observado en la lobera Los Cantiles durante los veranos de los años 1985 a 1994. Medio: Número promedio semanal de hembras del territorio D2 de la lobera Los Cantiles entre 1985 y 1994). Inferior: Número de hembras del territorio D2 de la lobera Los Cantiles registrado cada 4 horas en julio de 1994.
- Figura 6.** Relación entre los valores de radiación y el número de hembras flotando en el territorio D2 en julio de 1994.
- Figura 7.** Tasa copulatoria de 63 machos territoriales en la lobera Los Cantiles (1985-1994).
- Figura 8.** Distribución de la ocupación territorial de machos por veranos en ocho territorios.
- Figura 9.** Relación entre el número de machos total de recambio, como medida de competencia y el promedio de la tasa copulatoria (1985-1994) por territorio.
- Figura 10.** Tasa copulatoria promedio y anual en ocho territorios de la lobera Los Cantiles (1985-1994).
- Figura 11.** Relación entre el número de hembras y la tasa copulatoria en ocho territorios reproductivos en la lobera Los Cantiles de 1985 a 1994.
- Figura 12.** Relación entre la actividad de flotación y la tasa copulatoria en ocho territorios reproductivos en la lobera Los Cantiles de 1985 a 1994.
- Figura 13.** Comparación entre el número de total de partos y el promedio de la tasa copulatoria de ocho territorios en la lobera Los Cantiles de 1985 a 1994.
- Figura 14.** Valores de calidad de ocho territorios en la lobera Los Cantiles y su tasa copulatoria promedio de 1985 a 1994.
- Figura 15.** Dendrograma de los territorios obtenido a partir de sus características topográficas y su relación con la medida de calidad 4 y la tasa copulatoria. Se muestran esquemas de topografía del área así como la calificación de barreras y exposición.

- Figura 16.** Relación entre la ocurrencia de machos marginales y la tasa copulatoria en siete territorios reproductivos.
- Figura 17.** Relación entre la ocurrencia de tiburones y la tasa copulatoria en siete territorios reproductivos.
- Figura 18.** Variaciones entre territorios ante factores físicos y biológicos con respecto al número de hembras en los territorios
- Figura 19.** Dendrograma de factores físicos y biológicos de acuerdo con sus variaciones entre los territorios.
- Figura 20.** Comportamiento semanal promedio de cinco hembras a lo largo del verano de 1993 en la lobera Los Cantiles.
- Figura 21.** Tasa copulatoria promedio de 32 machos pequeños y 28 grandes.
- Figura 22.** Superior: Número de vocalizaciones en tres minutos promedio de los machos según el número de hembras. Inferior: Número de vocalizaciones en tres minutos a lo largo de la temporada reproductiva.
- Figura 23.** Frecuencia de apareamiento de machos de acuerdo a su experiencia territorial.

## 10.2. Lista de cuadros

- Cuadro 1.** Características ambientales y conductuales de los sistemas de apareamiento en los otáridos.
- Cuadro 2.** Esfuerzo de observación anual en la lobera Los Cantiles, Golfo de California.
- Cuadro 3.** Conteo de machos solteros (MS), machos territoriales (MT), Porcentaje de MT respecto al total de machos (fMT), hembras (H) y proporción de hembras por machos territoriales (H/MT).
- Cuadro 4.** Número de machos permanentes y sucesores y porcentaje de machos que se aparearon en ocho territorios de lobera Los Cantiles 1985-1988.
- Cuadro 5.** Características topográficas de ocho territorios reproductivos. Se muestra la superficie (m<sup>2</sup>) de las primeras cuatro características, así como el índice de barreras y exposición (1=predominante, 0.5=moderada, 0=ausente).
- Cuadro 6.** Presencia de machos durante diez temporadas reproductivas en ocho territorios (X= presente; 0 =ausente).
- Cuadro 7.** Valores de correlación de Spearman ( $R_s$ ) y probabilidades asociadas ( $p$ ) entre cuatro categorías de comportamiento y la tasa copulatoria de 63 machos territoriales en la lobera Los Cantiles.
- Cuadro 8.** Nombre de los machos, talla (0=chico; 1=grande), comportamiento (frecuencia porcentual) y tasa copulatoria (TC; cópulas/h) de ocupaciones territoriales en la lobera Los Cantiles.

### 10.3. Glosario

**Áreas de solteros:** Áreas de la lobera donde se reúnen machos y animales jóvenes en las que no hay apareamientos ni partos.

**Conducta agonística:** Conductas de agresión entre los individuos o en detrimento mutuo.

**Conducta intersexual:** Conductas que animales de un sexo determinado despliegan con relación a animales del sexo contrario.

**Crío precocial:** Críos que nacen desarrollados lo suficientemente para ser autónomos en poco tiempo. Normalmente esta autonomía se refiere a la capacidad de locomoción.

**Éxito reproductivo:** Número de descendientes fértiles de un individuo. En este trabajo se consideró a la tasa copulatoria como un indicador.

**Factor de flotación:** Valor de cantidad y tiempo de individuos en conducta de flotación.

**Grupos de flotación:** Congregación de más de dos hembras que se mantienen flotando por más de un minuto.

**Historia reproductiva:** Registro individual del número de apareamientos de los machos y partos en el caso de las hembras a lo largo de su vida.

**Inversión parental:** Conjunto de conductas y funciones que tienen los individuos para favorecer la sobrevivencia de su descendencia. La inversión parental podría conceptualizarse como la energía que usan los individuos en su reproducción.

**Macho territorial o sultán:** Macho adulto que ocupa un territorio reproductivo.

**Macho permanente:** Macho territorial que permanece en un territorio reproductivo por más de un mes y durante la temporada de apareamientos.

**Macho sucesor:** Macho que sustituye al macho permanente en la ocupación de un territorio reproductivo, generalmente al término de la temporada de reproducción.

**Macho marginal:** Macho sexualmente maduro que se localizan en los márgenes de los territorios de reproducción sin llegar a ocuparlos.

**Patrullaje:** Comportamiento de un macho enfocado a cuidar el territorio reproductivo.

**Proporción sexual:** Proporción entre machos y hembras. En la biología poblacional es de interés la proporción entre machos y hembras que se reproducen. A este caso particular se denomina proporción sexual efectiva.

**Recambio de machos:** Proceso de sustitución de los machos que ocupan territorios reproductivos.

**Recursos críticos:** Conjunto de características de una zona determinada que son necesarios para la reproducción.

**Selección sexual:** Selección natural que se refiere a la consecución del apareamiento entre organismos de reproducción sexual. En los mamíferos la selección intrasexual se refiere comúnmente a la competencia entre los machos por el apareamiento. La selección intrersexual o elección femenina se refiere a la selección dirigida por las preferencias de las hembras.

**Sincronía estral:** Periodo de estro que, en una población, incluye desde el momento en que la primera hembra lo presenta hasta que lo presenta la última en una temporada reproductiva.

**Territorio reproductivo:** Área donde se congregan machos, hembras y críos y donde ocurren partos y apareamientos. En el caso del lobo marino de California un territorio se puede identificar como la zona que un macho territorial defiende contra el ingreso de otros machos.

#### **10.4. Repertorio conductual de los machos territoriales**

Este repertorio se compone de 41 pautas conductuales las cuales se clasificaron en posturas básicas y acciones. Las primeras se definen con la posición del cuerpo de los individuos; las acciones se definen como la actividad de un organismo con una secuencia o serie de posturas en un ambiente dado. Se distinguieron cuatro categorías de acuerdo a las siguientes funciones:

**10.4.1 Descanso:** Comportamientos con bajo nivel de actividad y/o función de restablecimiento físico.

**10.4.1.1. Acostado en tierra:** El macho se apoya sobre su dorso sobre el suelo con el cuerpo extendido o bien sobre su costado con el cuerpo ligeramente curvo y las cuatro aletas recogidas sobre el abdomen. El animal puede también estar apoyado sobre su vientre con la cabeza baja, las aletas anteriores recogidas y debajo de su cuerpo o extendiéndolas ocupando una mayor superficie de apoyo en su vientre.

**10.4.1.2. Erguido en tierra:** El animal en tierra o semisumergido en la zona de rompiente apoya su peso sobre sus aletas anteriores y vientre; el cuello está levantado, la cabeza puede estar al frente o echada completamente hacia atrás exhibiendo el cuello y tórax.

**10.4.1.3. Sentado:** El macho en tierra o semisumergido, se apoya sobre sus aletas posteriores con el cuello levantado, la cabeza puede estar al frente o echada completamente hacia atrás.

**10.4.1.4. Flotando:** El animal se encuentra en el agua acostado sobre su vientre con las aletas recogidas exponiendo el dorso a la superficie o bien sobre su costado y con las aletas del lado opuesto extendidas perpendicularmente fuera del agua.

**10.4.1.5. Olfateo:** El macho dirige la cabeza hacia alguna parte de su cuerpo pegando a ella la nariz y abriendo y cerrando las fosas nasales.

**10.4.1.6. Frotamiento.:** El animal fricciona con el hocico, la nuca u otro elemento corporal, alguna región de su cuerpo. Generalmente frota sus costados.

**10.4.1.7. Rascado:** Frotamiento con las uñas de alguna región del cuerpo.

**10.4.1.8. Mordisqueo:** Frotamiento con los dientes de alguna región del cuerpo.

**10.4.2. Patrullaje y custodia del territorio:** Son todas las conductas que representan un mantenimiento del territorio sin estar ligadas directamente a la agresión de intrusos o relacionarse con las hembras. Generalmente, estas conductas involucran el recorrido del territorio.

**10.4.2.1. Patrullaje pasivo:** El macho camina o nada lentamente en superficie o a media agua mediante giros y cambios de posiciones. El nado generalmente delimita sus fronteras territoriales pero no tiene dirección definida. Su vocalización es pausada y de volumen medio.

**10.4.2.1.1. Caminata:** El animal erguido en tierra se mueve adelantando las patas delanteras alternadamente, una de ellas ligeramente más adelantada que la otra en tanto que las traseras avanzan simultáneamente. El cuello se inclina hacia el lado contrario de la pata delantera que avanza. Al adelantar las miembros traseros, el cuello se inclina hacia adelante. Otra forma de caminata es adelantar simultáneamente los miembros anterior y posterior del mismo lado, flexionando el tronco hacia adelante y al lado contrario, para adelantar después el otro costado acompañado al movimiento del tronco (modificado de Lluch, 1969).

**10.4.2.1.2. Nado:** El animal en el agua mueve las aletas anteriores simultáneamente, extendiéndolas y plegándolas a su cuerpo, mientras utiliza las aletas posteriores como timón o estabilizadores (modificado de Peterson y Bartholomew, 1967).

**10.4.2.2. Patrullaje activo:** El macho galopa o nada en superficie rápidamente con aletazos prolongados y coordinados, algunas veces se sumerge pero no pierde ni la velocidad ni el rumbo. El nado generalmente lo realiza en las fronteras de su territorio siguiendo como trayectoria los límites de este o bien cruzándolo longitudinalmente. Su vocalización es rítmica, frecuente, dentro y/o fuera del agua.

**10.4.2.2.1. Galope:** Desplazamiento más rápido que la caminata; el lobo se apoya en los talones de sus aletas traseras mientras adelanta las extremidades anteriores; la cabeza oscila verticalmente y la columna vertebral se mueve ondulando en dicho plano. El animal mueve la cabeza hacia abajo y avanza casi simultáneamente las extremidades posteriores. La onda recorre al animal en dirección anteroposterior, luego adelanta cada una de las extremidades traseras, la columna ondula en dirección cefálica y al mismo tiempo levanta la cabeza reiniciando la secuencia (modificado de Peterson y Bartholomew, 1967).

**10.4.3. Conductas intersexuales:** Conductas de los machos territoriales dirigidas a las hembras.

**10.4.3.1. Vigilancia:** El macho en cualquier postura, acuática o terrestre, dirige su atención hacia las hembras mediante la vista, el tacto y olfato o bien vocalizando.

**10.4.3.2. Custodia:** Actividad donde el macho nada lento o rápido a una distancia de no más de 3 m de un grupo de flotación de hembras. Su trayectoria puede ser 1) En superficie y alrededor del grupo, 2) Por debajo de este, 3) Entrecruzando el grupo desde superficie al fondo. En ningún momento, el macho altera la conformación del grupo. Ocasionalmente, el macho toca, roza o indaga con su hocico a las hembras. El macho vocaliza rítmicamente a una velocidad y volumen medio.

**10.4.3.3. Descanso en el grupo:** El macho flota en cualquiera de las posiciones ya descritas para el descanso pero a una distancia no mayor de los 3 m de un grupo de flotación o bien dentro del grupo de flotación. Ocasionalmente, el macho vocaliza dentro o fuera del agua, toca, roza u olfatea a alguna hembra.

**10.4.3.4. Acarreo:** El macho se acerca o persigue a una o más hembras para acorralarlas y dirigir las hacia el lugar donde se encuentra el resto de las hembras en su territorio, especialmente hacia un grupo de flotación si lo hay. El macho puede tocar a la hembra con su hocico, aleta o costado. Rara vez el macho impide la salida de las hembras del territorio mediante embestidas fuertes. El macho vocaliza constantemente. Esta actividad casi siempre es acuática.

**10.4.3.5. Apaciguamiento:** Reacción del macho ante hembras que se encuentran interactuando. El macho se interpone entre ellas y las olfatea, o bien simplemente dirige una vocalización hacia ellas.

**10.4.3.6. Apareamiento:** Se compone de pautas todas acuáticas. Se distinguieron tres fases. 1).Solicitud o cortejo; 2) Cópula y 3) Pautas postcopulatorias.

#### **10.4.3.6.1. Solicitud o cortejo:**

**10.4.3.6.1.1. Acarreo intensivo:** El macho además de acorralar a una hembra y dirigirla a su territorio, evita que ésta se vaya hacia tierra obligándola a permanecer en la parte acuática territorial. Si hay un grupo de flotación, el macho evita que se integre a este y nada custodiándola constantemente. El macho aumenta la frecuencia y volumen de las vocalizaciones. Es común que el macho roce, olfatee y tenga contacto físico con la hembra.

**10.4.3.6.1.2. Abrazos sexuales:** Se describieron dos tipos: 1) Vientre-vientre Ocorre cuando el macho sostiene a la hembra con sus aletas anteriores por los costados para situarla frente a frente y 2) Dorso-ventral. Ocorre cuando el macho abraza a la hembra por sus cuartos posteriores, situando la región posterior de la hembra a la altura del pene.

**10.4.3.6.1.3. Solicitud en pareja o cortejo:** 1) Nado conjunto. El macho y la hembra nadan juntos y sincrónicamente dentro del territorio. El nado es rápido en superficie y a lo largo del territorio dando giros bruscos al llegar a los límites de este. Algunas veces se observan saltos fuera del agua y piruetas y 2) Nado circular. La pareja nada uno detrás de otro formando una trayectoria circular. Para estas dos pautas conductuales los animales pueden llegar a rozarse con todo el cuerpo o tocarse con los hocicos. El macho vocaliza muy poco y únicamente en el agua.

**10.4.3.6.1.4. Cópula fallida:** Dentro de esta categoría se agruparon los abrazos sexuales de la pareja de corta duración y separación rápida.

**10.4.3.6.2. Cópula:** El macho abraza a la hembra en cualquiera de sus dos modalidades, llegando a introducir el pene. Se observan movimientos pélvicos, los cuales son los que determinan la diferencia entre una cópula fallida y una efectiva (Peterson y Bartholomew, 1967). Durante la penetración, el abrazo del macho es más cerrado, se observa una separación de las aletas posteriores en la hembra y una flexión de la región peniana del macho para sostener y apoyar la parte perianal de la hembra. Las aletas posteriores del macho se aprecian flácidas durante los movimientos pélvicos, los cuales tienen distintos ritmos e intensidad. No hay vocalización del macho.

#### **10.4.3.6.3. Separación o término de la cópula:**

**10.4.3.6.3.1. Separación del macho:** El macho se separa de la hembra al finalizar los movimientos pélvicos sin ninguna conducta previa y aparente de la hembra para propiciar la separación.

**10.4.3.6.3.2. Separación de la hembra:** La hembra trata de zafarse del macho con movimientos continuos y de lado a lado. En ocasiones, la hembra gira la cabeza y muerde bruscamente el cuello del macho para provocar la separación.

**10.4.3.6.3.3. Actividad postcopulatoria:** Se consideraron las pautas de interacción de la pareja después de tres minutos que ocurrió la cópula. Al igual que en las actividades previas, pueden ser nado conjunto y nado en círculos.

**10.4.4. Conductas agonísticas:** Esta categoría agrupa las conductas de agresión de los machos hacia vecinos territoriales o intrusos machos de cualquier edad o jóvenes en general.

**10.4.4.1. Amenaza:** El macho, sin desplazarse, gruñe y/o vocaliza hacia un o más individuos.

**10.4.4.2. Exhibición de boca:** El macho gira la cabeza hacia atrás, abre totalmente el hocico, descubriendo sus caninos y emite un gruñido.

**10.4.4.3. Persecución:** El macho emisor camina, corre, o nada hacia el receptor.

**10.4.4.4. Nado en giros:** Una pareja de machos se encuentra en el agua, se persiguen en una trayectoria circular cerrada y con los cuerpos entrecruzados alcanzando las aletas posteriores del otro individuo.

**10.4.4.5. Nado paralelo:** Conducta observada entre dos machos territoriales o dirigida hacia un intruso adulto. Ocurre cuando alguno de los machos se acerca a la frontera territorial. Se caracteriza porque los dos machos nadan lado a lado con una misma velocidad y a lo largo de los límites. Ambos vocalizan con una intensidad y frecuencia alta dentro y/o fuera del agua. El nado paralelo es la principal conducta que ayuda al observador a definir los límites territoriales de los machos.

**10.4.4.6. Enfrentamiento:** Actividad acuática o terrestre entre dos o tres individuos. Los machos se encuentran erguidos de frente con el cuello flexionado y la boca completamente abierta mostrando los caninos. En ocasiones cierran la boca bruscamente tirando mordidas al aire. Su vocalización aumenta de volumen al final. En tierra, los animales tienen la misma posición excepto que su cuello baja más quedando casi acostados. Algunas veces se presentan gruñidos.

**10.4.4.7. Cabeceo:** Actividad similar a la conducta anterior pero con movimientos rápidos de lado a lado de la cabeza de los animales.

**10.4.4.8. Empujón:** El macho se desplaza al frente con el hocico abierto hacia otro lanzando su peso contra este.

**10.4.4.9. Choque de cuellos:** Los machos se encuentran erguidos frente a frente, el emisor recarga su cuello sobre el dorso del receptor impidiéndole levantarse.

**10.4.4.10. Carga directa:** Los animales se encuentran lado a lado con la misma dirección; uno de ellos recarga su cuello y tórax sobre la parte dorsal anterior del cuerpo del receptor impidiéndole levantarse.

**10.4.4.11. Mordida:** Generalmente ocurre tras una amenaza, cuando el animal focal encaja los dientes sobre el cuerpo del receptor.

### 10.5. Datos de comportamiento y tasa copulatoria de machos territoriales

**Cuadro 8.** Nombre de los machos, talla (0=chico; 1=grande), comportamiento (frecuencia porcentual) y tasa copulatoria (TC; cópulas/h) de ocupaciones territoriales en la lobera Los Cantiles.

	Año	Talla	Descanso	Patrullaje	Sexual	Agresión	TC
Gallo	1986	0	55.61	27.80	12.90	4.39	0.012
Rayo	1986	0	45.60	46.70	5.40	2.17	0.012
Constela	1986	1	61.00	26.90	0.71	4.80	0.014
Marca	1986	1	26.61	51.75	11.98	9.64	0.000
Constela	1986	0	18.75	55.25	18.75	7.25	0.012
Feo	1986	1	31.20	38.20	8.15	8.15	0.110
Tuerto	1987	0	60.30	38.10	0.75	0.75	0.000
Aleta	1987	0	40.96	44.84	2.11	2.11	0.014
Santo	1987	0	46.42	49.02	2.60	2.60	0.000
Gallo	1987	0	40.72	53.74	2.99	2.99	0.400
Veran	1987	0	59.54	36.02	2.46	2.46	0.000
Media	1987	1	26.67	61.38	1.83	1.83	0.004
Allende	1987	0	36.81	31.29	1.22	1.22	0.026
Tuerto	1987	0	41.37	46.90	0.53	0.53	0.007
Feo	1987	1	15.47	31.14	1.74	1.74	0.042
Constela	1987	0	48.39	40.55	0.92	0.92	0.000
Vikingo	1987	1	59.91	35.48	3.68	3.52	0.000
Güero	1987	1	66.12	28.46	3.52	2.43	0.008
Verano	1987	0	46.83	46.46	4.66	2.23	0.000
Sonrisas	1987	0	15.42	50.16	32.55	1.86	0.015
Allien	1987	0	52.81	39.60	4.29	4.29	0.000
Rayón	1988	1	59.03	33.40	4.83	4.83	0.000
Constela	1988	0	47.84	36.82	14.92	0.97	0.015
Feo	1988	1	22.87	21.85	52.00	3.38	0.038
Otro	1988	1	29.76	34.47	34.82	0.94	0.030
Marcas	1989	1	36.90	36.70	56.70	4.51	0.000
Otro	1989	1	12.90	42.40	42.40	2.90	0.044
Callao	1989	0	23.50	48.90	48.90	5.40	0.000
Cascada	1989	0	50.30	27.80	27.80	5.20	0.000
Verano	1989	0	47.30	48.00	2.94	1.50	0.000
Rayón	1989	1	28.00	29.60	41.60	0.50	0.030
Pete	1989	1	63.30	32.60	0.000	3.80	0.000
Ojón	1989	0	39.00	18.20	39.70	2.80	0.040
Constela	1989	0	37.70	37.70	20.10	4.10	0.011
Feo	1989	1	18.60	34.20	45.10	1.70	0.027
Verano	1990	0	56.02	36.88	5.60	1.41	0.037
Callao	1990	0	50.30	38.18	9.09	2.42	0.037
Catarata	1990	0	36.31	39.66	15.64	8.38	0.073
Flauta	1990	0	45.38	43.85	10.00	0.76	0.037
Gamborín	1990	1	50.31	41.51	2.51	5.66	0.370
Arlequín	1990	0	39.39	47.88	11.52	1.21	0.000
Rayón	1990	1	54.12	32.82	5.41	2.35	0.000
Bozo	1990	0	32.90	51.40	13.50	1.90	0.000

**Cuadro 8.** Continúa...

	<b>Año</b>	<b>Talla</b>	<b>Descanso</b>	<b>Patrullaje</b>	<b>Sexual</b>	<b>Agresión</b>	<b>TC</b>
Feo	1991	1	27.50	37.70	32.40	2.10	0.320
Rayón	1991	1	47.50	26.70	24.20	3.10	0.016
Gamborín	1991	1	48.30	33.30	15.80	2.20	0.064
Callao	1991	0	34.60	52.80	7.60	4.70	0.016
Lluvia	1991	1	29.50	59.90	8.30	2.10	0.016
Constela	1992	1	43.50	38.80	15.50	1.90	0.016
Fermín	1992	1	33.87	37.04	21.10	8.18	0.018
Callao	1992	0	32.29	52.08	13.89	1.73	0.018
Papión	1992	0	50.25	41.79	5.41	2.36	0.000
Bozo	1992	0	32.34	41.82	24.91	0.92	0.000
Gamborín	1992	1	43.65	42.47	12.52	2.15	0.018
Vigilante	1992	1	45.10	37.25	12.95	4.70	0.090
Rayón	1992	1	42.55	40.93	15.44	1.07	0.018
Callao	1993	0	42.52	44.80	9.40	1.27	0.005
Gamborín	1993	1	57.91	30.84	10.86	0.36	0.000
Colación	1993	0	61.89	25.98	10.35	1.78	0.024
Godzilla	1993	1	38.70	30.85	28.17	2.31	0.022
<b>Promedio</b>			<b>41.94</b>	<b>39.63</b>	<b>15.38</b>	<b>2.80</b>	<b>0.062*</b>
<b>Desv. Est.</b>			<b>13.12</b>	<b>9.36</b>	<b>12.91</b>	<b>2.07</b>	<b>0.131*</b>

\* Para cada macho se obtuvo la suma total de la tasa copulatoria de todos los años como medida del éxito reproductivo total individual. De estos valores se determinaron el promedio y la desviación estándar.