



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

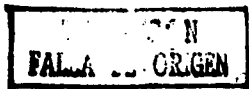
CONDUCTA TERRITORIAL DE LOBO MARINO
Zalophus californianus EN LA LOBERA LOS CANTILES,
ISLA ANGEL DE LA GUARDA, GOLFO DE
CALIFORNIA, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A :

MARIA DEL CARMEN GARCIA RIVAS



México, D. F.

1992



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 está 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.

I N D I C E

I. RESUMEN.....	2
II. ABSTRACT.....	4
III. INTRODUCCION.....	5
A. Historia Natural del lobo marino común.....	7
B. Generalidades de la territorialidad.....	10
III. ANTECEDENTES.....	13
IV . OBJETIVOS.....	15
V. AREA DE ESTUDIO.....	17
VI. METODOLOGIA.....	26
VII. RESULTADOS.....	32
1. Beneficios de la territorialidad.....	32
2. Costos de la territorialidad.....	33
2.1 Adquisición de los territorios.....	33
2.2 Permanencia.....	35
2.3 Conducta general.....	45
2.4 Conducta territorial agonística.....	50
2.5 Conducta enfocada a las hembras.....	60
3. Variación de la territorialidad.....	61
3.1 Equilibrio de las funciones conductuales.....	61
3.2 Variación individual de la conducta.....	63
3.3 Variación entre machos permanentes y sucesores.....	64
4. Optimización de la estrategia territorial.....	66
4.1 Permanencia.....	66
4.2 Conducta territorial.....	68
4.3 Influencia de la topografía en el éxito reproductivo.....	71
VIII. DISCUSION.....	75
1. Beneficios de la territorialidad.....	75
2. Costos de la territorialidad.....	76
2.1 Adquisición de los territorios.....	76
2.2 Permanencia.....	78
2.3 Conducta general.....	82
2.4 Conducta territorial agonística.....	83
2.5 Conducta enfocada a las hembras.....	88
3. Variación de la territorialidad.....	88
3.1 Equilibrio de la conducta.....	88
3.2 Variación individual de la conducta.....	89
3.3 Variación entre machos permanentes y sucesores.....	90
4. Optimización de la estrategia territorial.....	92
4.1 Permanencia territorial.....	92
4.2 Conducta.....	93
4.3 Influencia de la topografía en el éxito reproductivo.....	94

IX CONCLUSIONES	95
X AGRADECIMIENTOS	101
XI REFERENCIAS.....	103
APENDICES	109
1. Características topográficas y formaciones de los territorios.....	109
2. Clasificación de las categorías de sexo y edad de lobos marinos.....	110
3. Etograma.....	112

I. RESUMEN

El lobo marino común Zalophus c. californianus, se agrupa para la temporada de reproducción desde mayo a agosto en sitios aislados y protegidos, su sistema social reproductivo es poligínico y territorial. Durante este tiempo los machos adultos no se alimentan, por lo que requieren administrar adecuadamente su gasto energético para obtener eficientemente el éxito reproductivo. En este trabajo se consideró a la conducta y permanencia territorial como parámetros indicadores del gasto energético; y a las cópulas como el principal indicador de los beneficios de la territorialidad de los machos de lobo marino.

El presente estudio tiene como objetivo central el conocer la conducta territorial del lobo marino común durante su periodo de reproducción. Los objetivos particulares son los siguientes: describir las áreas territoriales así como los machos que las ocupan; conocer si existe alguna preferencia topográfica de los animales hacia los territorios; elaborar el etograma de los machos reproductivos; conocer la variación individual conductual y su relación con el éxito reproductivo. Finalmente se estimó la influencia de la conducta y características topográficas de los territorios para la optimización de la estrategia territorial.

El estudio se realizó en un Área reproductiva de la Lobera "Los Cantiles", isla Angel de la Guarda. Se realizaron observaciones conductuales de los machos territoriales, intrusos y hembras de manera *ad libitum*, de ocurrencia de eventos y de registros focales. Se elaboraron mapas descriptivos de las características topográficas.

De acuerdo a la fecha de llegada y tiempo de permanencia a los territorios los machos se agruparon en: machos transitorios, individuos que llegaron en la tercera semana de mayo y que presentaron una permanencia de $x=2.4 \pm 2.03$ días. No tuvieron éxito reproductivo; machos permanentes, se presentaron con una mayor frecuencia en la primera semana de Junio y con una duración promedio de 62.9 ± 15.5 días, el 66% de éstos machos copuló; y, los machos sucesores que se presentaron frecuentemente en la cuarta semana de julio y segunda de agosto con una permanencia de 14.2 ± 13.3 días, solo el 4.5% de estos machos copuló.

En relación a la conducta territorial de los machos, esta se agrupó en 4 categorías funcionales: DESCANSO, PATRULLAJE DEL TERRITORIO, AGRESIVIDAD, y, ATENCIÓN A HEMBRAS. Al analizar los registros de estas conductas en 21 machos se detectaron variaciones individuales. Las variaciones conductuales entre los machos permanentes y sucesores mostraron diferencias significativas en las conductas de descanso y agresividad, las cuales fueron mayores para los machos sucesores. La variación de las fechas de llegada, permanencia, y la conducta entre los machos permanentes y sucesores sugiere que son machos con variantes de la estrategia territorial. Por su parte los machos transitorios se proponen como individuos de menor grado de madurez territorial y experiencia, en etapa de aprendizaje.

En relación al éxito reproductivo, los machos permanentes más exitosos presentaron valores más altos en la conducta de cuidado de hembras, y menores en las de descanso.

Se registraron entradas de machos intrusos jóvenes, subadultos, adultos, y grupos en los territorios. La entrada de intrusos en los territorios puede sugerir el aprendizaje de las pautas territoriales por los más jóvenes, así como la obtención de una jerarquía social en el caso de los adultos y subadultos.

Se confirma la libre entrada de las hembras en los territorios, lo cual puede promover la competencia entre machos, favoreciendo la calidad de los machos ocupantes de los territorios.

I. INTRODUCCION

Desde el siglo pasado, los mamíferos marinos se han utilizado en campos tan variados como en las industrias, alimenticia, aceitera y peletera, en el ramo militar, y, para espectáculos e investigación. Durante las dos últimas décadas la preocupación por la conservación y aprovechamiento adecuado de este recurso se ha acentuado, desarrollándose un marcado incremento en los estudios de estos organismos. Recientemente ha surgido otro factor que ha determinado el creciente interés en las investigaciones, el cual se trata de la interacción existente entre los mamíferos marinos y las pesquerías (Aguayo, 1989).

Desde el punto de vista de la cadena trófica, los mamíferos marinos se encuentran en la parte superior de la pirámide alimentaria (Aguayo, 1989), ocupando un lugar importante dentro de los ecosistemas marinos. Su abundancia y posición del nivel trófico, son índices que reflejan el estado de la producción primaria, por lo que el estudio de estos organismos facilita la caracterización de los ecosistemas marinos.

El lobo marino común Zalophus californianus, es una especie muy familiar para el hombre, principalmente por el uso que se le ha dado en espectáculos y como animales de exhibición. En relación a México, particularmente en el Golfo de California, el aprovechamiento de este recurso data desde hace dos mil años por los antiguos pobladores de Baja California, Sonora y Sinaloa (Lluch, 1969). Con un fin comercial, se cazó durante algunos años en el siglo pasado y en los años cincuentas del presente siglo lo que afectó a la población. Desde 1962 el lobo marino se encuentra en veda, situación que permitió a la población recuperarse (Zavala 1990, Morales, 1990), no obstante se ha detectado su uso como carnada de palangres tiburonereros en pesquerías ribereñas del Golfo de California. Por otro lado, se reportado la muerte accidental de la especie, al tratar de robar el producto de los pescadores y atorarse en las redes. Hasta la fecha no se ha estimado como afectan estas pérdidas en la población, tampoco se ha cuantificado el daño económico en las pesquerías, por lo que el estudio de estos pinípedos cobra primordial importancia en la política conservacionista y económica del país.

Para poder implementar una estrategia de conservación apropiada de cualquier recurso, se requiere de un conocimiento científico que de fundamento a las decisiones que se tomen. En México, las investigaciones científicas sobre lobo marino se han centrado principalmente en algunos aspectos de su biología general, hábitos alimentarios y dinámica poblacional en la costa del Pacífico. Para el Golfo de California, los primeros estudios por investigadores mexicanos fueron realizados por el Dr. Lluch (1969), quien hace referencia sobre la demografía, aprovechamiento y biología general de la especie. Sobre la dinámica poblacional se han reportado el mayor número de trabajos, Aurióles (1982) menciona la fluctuación estacional de algunas loberas de la Región Central del Golfo. Morales (1985), dentro de los aspectos del ciclo de vida del lobo marino en el islote El Rasito, informa el número poblacional y sus variaciones a lo largo del período reproductivo. Maravilla (1986) reporta un trabajo sobre este tema en 5 colonias reproductoras. Aurióles (1988) menciona algunos factores que influyen en la distribución, así como en la mortandad de los animales. Zavala (1990) da a conocer un trabajo sobre la población del lobo marino en las Islas del Golfo de California. Por su parte Morales (1990) reporta la demografía de la población de la Isla Angel de la Guarda.

Por otro lado, Aurióles y colaboradores (1981) señalan la dieta de los lobos marinos. Este mismo tema fue tratado por Orta (1988) para un islote del Golfo, recientemente Sánchez (1992) da a conocer las especies consumidas en dos loberas de la Isla Angel de la Guarda.

En relación a la conducta reproductiva dentro del Golfo de California, los trabajos han sido generales. Lluch (1969) describe las principales pautas conductuales, Morales (1985) menciona las fechas de partos, cópulas, y arribo de los animales, así como los días de permanencia de los machos en los territorios. Sin embargo, no se han contemplado de manera más formal investigaciones sobre conducta del lobo marino en su medio natural, las cuales tienen una estrecha relación con fenómenos demográficos, conocimientos necesarios para aprovechar adecuadamente a este importante recurso renovable. El significado de la conducta para el estudio de las poblaciones, ha sido mencionado desde los inicios de la etología. Fabricius, (1971), señala el papel fundamental que desempeña la conducta para la adaptación de los individuos al medio. Por otro lado en el ciclo reproductor de los vertebrados, en especial de los mamíferos, el comportamiento cobra un papel básico, debido a su íntima relación con las actividades fisiológicas (Matthews, 1971).

En el caso del lobo marino, su sistema social de reproducción es la poliginia, mediante el establecimiento de territorios (Peterson y Bartholomew, 1967). El conocer algunos aspectos como: los costos y beneficios que se involucran en la estrategia territorial; la distribución de los recursos y características topográficas del territorio; la variación individual en la conducta territorial; así como los factores que incrementan el éxito reproductivo de los individuos (optimización de la estrategia territorial); nos darán la información básica para evaluar la adecuación de los organismos.

A. HISTORIA NATURAL DEL LOBO MARINO COMUN.

El lobo marino común, pertenece a la familia *Detiidae*, se reconocen tres subespecies: *Z.c.wollebaeki*, *Z.c.japonicus* y *Z.c.californianus*, siendo esta última la encontrada en aguas mexicanas. Para esta subespecie (King, 1983) reportó su distribución a lo largo de la costa norte de América, desde la Columbia Británica en Canadá, hasta el Golfo de California, donde Zavala (1990) informó la presencia de 28,000 animales

Esta especie presenta un marcado dimorfismo sexual, los machos, tienen una longitud media de 2.24 m y un peso medio de 392.15 Kg a la edad de 13 años, son más oscuros y corpulentos que las hembras, principalmente en la región del cuello y torax (Lluch, 1969). También presentan una cresta sagital bien desarrollada que le confiere un abultamiento en la parte superior de la cabeza (Scheffer, 1958). Las hembras presentan una coloración café clara, su longitud media es de 1.74 m, alcanzando un peso medio de 110.6 kg cuando tienen una edad aproximada de 10 años. Por su parte los críos al nacer tienen una longitud entre 0.6 y 0.85 m, y un peso de 6 a 12 kg. Las hembras se reproducen entre los 6 y 11 años de edad, siendo las hembras de 8 años, la clase reproductora dominante. Los machos se reproducen desde los 8 años siendo los machos de 11 años los que tienen una dominancia en la reproducción (Lluch, op. cit.). Estos pinípedos tienen una longevidad aproximada de 18 años en vida libre.

Su alimentación consiste principalmente en cefalópodos y varias especies de peces, entre las cuales se reportan como las más consumidas por la población del Golfo de California las de *Sardinops sagax*, *Scomber japonicus*, *Haemulopsis* sp., *Sebastes* sp. y *Merluccius* sp. (Orta, 1988) y los géneros de *Aulopus*, *Neobythies* y *Pronotogramus* (Auriotes, 1988). Por su parte Sánchez (1992) menciona al género *Diaphus* sp. y las especies *Trichurus nitens* y *Coelorhynchus scaphopsis* como presas principales de la Lobera Los Cantiles, y, *Trichurus nitens* y *Coelorhynchus scaphopsis* como especies principales en la lobera de la Isla Granito.

Al igual que la mayoría de los pinípedos, los lobos marinos son altamente gregarios, se reúnen en islas, islotes y sitios protegidos de depredadores terrestres formando loberas. Su sistema de reproducción es la poliginia y el establecimiento de territorios. El periodo reproductivo se inicia con el establecimiento de los machos en las áreas territoriales, sobre la orilla de la playa y con una parte acuática, territorios en donde las hembras llegan a parir para posteriormente copular (Peterson y Bartholomew, 1967). Las hembras paren una cría por año, después de una gestación de 11 meses, y pueden ser fecundadas en el periodo de lactancia (King, 1983). Durante todo este tiempo los machos territoriales no se alimentan. Para establecer y mantener su territorio, los machos presentan vocalizaciones y patrones conductuales específicos a la reproducción. La conducta de adquisición de territorios entre machos adultos se basa principalmente en peleas mediante empujones y mordidas en el cuello, mientras que para mantener su territorio entre vecinos, los individuos cuidan los límites enfrentándose con vocalizaciones, movimientos de cabeza y cuello. Estas conductas también se desarrollan para defensa ante adultos intrusos no territoriales (Peterson y Bartholomew, op. cit.).

Para el Golfo de California la temporada de reproducción inicia en mayo, cuando los machos adultos establecen sus territorios (Morales, 1985). Dependiendo de la fecha de llegada y el tiempo de permanencia de los machos sultanes se han distinguido dos tipos de territorios: los transitorios, ocupados por machos adultos y subadultos al inicio y fin de la temporada reproductiva; y los permanentes, ocupados por machos dominantes adultos durante el periodo de partos y cópulas (Morales et al. 1987). Su estancia territorial es de 46.6 días en promedio (Morales, 1985). El máximo de nacimientos se ha estimado en la segunda y tercera semanas de junio (Morales, 1985; 1990), la mayor frecuencia de copulas durante la tercera semana de julio y la finalización de este periodo a mediados de agosto, con la salida de los machos territoriales (García et al., 1988a). Zavala (1990) reporta por lo menos la presencia de los machos territoriales durante todas las estaciones del año, excepto en invierno. En relación a los trabajos para la población de la costa del Pacífico se han detectado diferencias en las fechas de establecimiento de los territorios reproductivos así como en la permanencia de los machos. Odell (1972) informó la llegada de los machos en la segunda de junio y una permanencia de 27 días.

Estas diferencias en la conducta y permanencia territorial entre los lobos de la costa del Pacífico y los del Golfo de California requieren de un mayor estudio para definir si son simples variaciones en la subespecie, o bien son diferencias que pueden reflejar un fenómeno de especiación entre estas dos poblaciones. El conocer con precisión la conducta territorial de los machos del Golfo de California, aportará los conocimientos básicos para resolver este problema.



MACHO DE LOBO MARINO BAJO EL AGUA
SE APRECIA LA CRESTA SAGITAL



HEMBRAS, CRIOS Y MACHO SULTAN EN UN TERRITORIO REPRODUCTIVO.

B. GENERALIDADES DE LA TERRITORIALIDAD

En la literatura se pueden encontrar diversas definiciones de territorio, desde una simple área defendida o exclusiva, hasta la mención del ahuyentamiento de rivales. Davies (1978) lo define más ampliamente como: el espaciamento individual o grupal en el hábitat de la especie. Recientemente Poole (1985) la describe como: "un área de la cual los animales de la misma especie son excluidos por una combinación de avisos, amenazas o luchas". De acuerdo con este autor, el área puede ser defendida por un solo individuo, una pareja, una familia o un grupo social; por individuos de uno u otro sexo, siendo que en general los machos son más territoriales que las hembras.

De acuerdo a su función Barash (1974, en Davies, 1978) distingue tres tipos de territorios: grandes territorios, donde los individuos se reproducen, crían y alimentan; territorios utilizados únicamente para criar; y, territorios usados únicamente para aparearse, donde no se defienden recursos (leks).

En la mayoría de las especies los machos reproductores pueden sostener y defender sus territorios durante todo el año, aun cuando sean visitados por las hembras sólo en el periodo reproductivo. En otros casos los machos son territoriales sólo en la estación reproductora, defendiendo áreas pequeñas usadas únicamente para reproducirse; esta situación se presenta en Otariidae y en algunas focas (Poole, 1985).

La estrategia territorial puede limitar indirectamente en algunas especies, la densidad de la población (Edwards, 1962, en Davies, 1978; Hediger, 1961 en Hall, 1969). También hay que considerar la calidad del hábitat ya que ésta determina la densidad (Davies, 1978).

ECONOMIA DE LA DEFENSA DEL TERRITORIO.

Para que un territorio sea económico debe tener recursos de uso exclusivo del dueño, y cuya defensa no involucre un mayor gasto de energía que el beneficio obtenido. De esta manera los animales no formarán territorios donde los recursos son muy abundantes, o donde varían de forma imprevisible.

Para conocer las ventajas selectivas de la territorialidad o estrategia territorial, se debe considerar los costos y beneficios que conlleva ésta. Brown (1964, en Davies, 1978) menciona que un animal mantiene un territorio, siempre y cuando obtenga beneficios en términos de su adecuación. Para los individuos con territorios de reproducción, el beneficio consiste en el éxito reproductivo. En el caso de especies polígamas, un individuo puede aumentar su adecuación si tiene acceso directo a varias hembras, acumulando de esta manera más copulas.

Los costos principales para sostener un territorio son el patrullaje y la expulsión de los intrusos. El patrullaje dependerá de la habilidad locomotora del animal y del tamaño del territorio. A su vez el tamaño y forma de los territorios varía de acuerdo a la disposición de los recursos.

La estrategia territorial es más eficiente si se disminuyen los costos y aumentan los beneficios. Considerando que en la territorialidad las hembras pueden entrar y salir libremente a los territorios, los machos deben tener una estrategia enfocada a retener a las hembras para aumentar su éxito reproductivo. Esta estrategia tendrá que ser más efectiva cuando se encuentre el mayor número de hembras en estró. Por tanto, para que un macho obtenga un éxito reproductivo mayor debe adquirir o seleccionar un territorio que incluya varios sitios en los cuales las hembras puedan criar y cuidar bien a sus hijos. Por otro lado la calidad del macho también influye en la atracción a las hembras, ya que éstas seleccionan tanto las condiciones del territorio, como las características del macho (Orians, 1969 en: Davies 1978).

Una manera para reducir el costo del patrullaje y la expulsión de los intrusos sin combatir con ellos, es con señales claras y avisos, usando despliegues especiales. Las marcas de orina, fecas y glándulas olorasas son utilizadas en los mamíferos terrestres. Otras especies usan señales sonoras y conductuales como es el caso de los lobos marinos. Aunque este método puede atraer a los depredadores, es muy eficaz, pues informa a los competidores de la misma especie la localización precisa del territorio defendido. Por otra parte, las posturas corporales juegan un papel importante en la defensa y en la intimidación de los oponentes.

El costo de la defensa se puede reducir al operar el fenómeno denominado "Querido enemigo". El macho territorial es más tolerante con un vecino conocido que con otro macho que va de paso o es una visita extraña al grupo.

VARIACION EN LA ESTRATEGIA TERRITORIAL.

Para la gran mayoría de especies territoriales, se han distinguido variaciones en la conducta territorial en una misma población. Considerando a la territorialidad como una estrategia, es decir una vía alternativa de acción, las variaciones son comunes dentro del término de Estrategia Evolutivamente Estable (EEE). De acuerdo con Maynard Smith (1972), una estrategia es EE si es adoptada por la mayoría de la población y además no es fácilmente sustituida por otra. Las EEE se clasifican como continuas, presentando variaciones sutiles en un gradiente, o bien ser discontinuas, en el caso que las que las variaciones pueden definirse. Los sistemas biológicos presentan en su mayoría estrategias continuas. También las EEE se pueden definir en puras y mezcladas. Las puras son aquellas donde a una condición dada, presentan una estrategia única; las mezcladas son una combinación de estrategias que se presentan cada una con una probabilidad propia, bajo ciertas condiciones. La variación de las EEE esta limitada por el genotipo de la población. Una estrategia es adoptada dependiendo del fenotipo del individuo y de las condiciones del medio. Los resultados de una estrategia pueden ser una menor o mayor adecuación.

II. ANTECEDENTES

De acuerdo con Sánchez (1987) entre los primeros estudios etológicos en pinípedos se pueden mencionar los de George Steller, quien en 1741 realiza observaciones conductuales en los lobos marinos Eumetopias jubatus en la isla de Bering, (Steller, 1751 en Peterson, 1968). Posteriormente, Scammon en 1874 además de referirse a algunos aspectos sobre la demografía de los pinípedos, aborda generalidades conductuales. En 1968, Peterson da a conocer un trabajo acerca de la conducta social de los pinípedos, específicamente a la ecología, ciclos conductuales, territorios, harems y el significado funcional de la conducta social.

Una de las especies de pinípedos más estudiadas en vida libre es el elefante marino Miroounga angustirostris. Entre los trabajos iniciales de la conducta reproductiva podemos mencionar los de Le Boeuf (1974), quien relaciona la importancia de la jerarquía social de los machos con su actividad sexual, Cox y Le Boeuf (1977) por su parte resaltan como mecanismo de selección sexual la incitación de las hembras en la competencia de los machos. El trabajo de Odell (1972) señala aspectos conductuales reproductivos. En 1985 Le Boeuf presenta un amplio trabajo sobre la biología de los elefantes marinos abordando con especial interés tópicos sobre la conducta reproductiva de la especie, cuidado materno y comportamiento de los machos adultos.

En relación a los otáridos, Gisiner (1985) presenta una tesis doctoral sobre la territorialidad de los machos y la conducta reproductiva de los lobos marinos de Steller Eumetopias jubatus. Recientemente se distinguen los trabajos de Campagna y Le Boeuf (1988) sobre la conducta reproductiva de los lobos marinos del sur Otaria byronia especialmente en temas relacionados con la conducta agresiva de los machos, respuesta de las hembras ante los diferentes machos, y las diferencias de éxito reproductivo entre machos.

Respecto al lobo marino de California, Zalophus c. californianus se pueden mencionar los trabajos clásicos de Peterson y Bartholomew (1967), quienes abordan la historia natural y la conducta del lobo marino, entre la que destacan el comportamiento territorial de los machos. Schusterman y Dawson (1988), relacionan las vocalizaciones, dominancia y territorialidad de los machos. Por su parte Odell (1972) aborda temas sobre la conducta reproductiva de los machos, mencionando el período de permanencia y duración de los machos territoriales.

Pocos son los trabajos específicos de conducta reproductiva hechos por mexicanos, Daniel Lluch (1969) describe algunos patrones conductuales del lobo marino tanto en tierra como en el agua, menciona la territorialidad y jerarquización de la especie en aguas del Golfo de California .

Por su parte el grupo de trabajo de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, UNAM, inició los estudios referentes al lobo marino dentro del Programa de Investigación "Biología de los Mamíferos Marinos del Pacífico Mexicano" (Aguayo, 1982). En 1983 inician investigaciones acerca del comportamiento reproductivo en una lobera de la costa del Pacífico, abarcando aspectos sobre la estancia territorial, conducta agonística y tiempos de inversión en las distintas actividades de los machos, así como la descripción de las conductas más comunes de partos y cópulas. También se determinó el impacto turístico y a la presencia del coyote, como los principales agentes perturbadores en esta lobera ocasionando el 100% de la mortandad de las crías (Sánchez, 1987; Sánchez y Aguayo 1987a; 1987b).

Dentro del Golfo de California, el grupo de trabajo desarrolló en 1983 y 1984, estudios sobre aspectos reproductivos en la lobera del islote "El Rasito", donde se dan a conocer las fechas de llegada de los machos territoriales, el periodo de nacimientos y de cópulas, así como aspectos generales sobre la conducta reproductiva. (Morales, 1995; Morales y Aguayo, 1986).

En 1985 se desarrolla el Proyecto de Investigación denominado : "Reproducción de Zalophus californianus en la Isla Angel de la Guarda y de Phoca vitulina en la Bahía de Todos Santos e Isla San Martín, B.C." (Aguayo, 1984) abarcando estudios sobre la conducta reproductiva de la especie en la lobera de la Isla Angel de la Guarda, Golfo de California. Con este proyecto se inician las observaciones sobre la territorialidad de los machos de lobo marino. En 1987 se amplían los estudios, desarrollando el Proyecto : "Ecología del lobo marino común en el Golfo de California" (Aguayo et al., 1987) el cual enmarca esta tesis de licenciatura. Como resultando de las investigaciones se han generado cuatro trabajos iniciales (García et al., 1988a; 1988b; García y Aguayo, 1990a; 1990b) que mencionan las diferencias conductuales entre las loberas del Pacífico y del Golfo. En 1989 se da a conocer un trabajo que describe los apareamientos en la lobera de la Isla Angel de la Guarda (García y Aguayo, 1989) . Finalmente en 1991 se presenta un trabajo sobre las Áreas de preferencia de las hembras en los territorios (García y Aguayo, 1991a).

Con la presente tesis se pretende conocer la conducta territorial de los machos adultos del lobo marino, considerando que como en cualquier territorio reproductivo, los beneficios de la defensa territorial de los machos de lobo marino común, son la obtención directa de las cópulas, mientras que los costos involucrados residen principalmente en:

- a) el tiempo que permanece el macho en el territorio, sobre todo si tomamos en cuenta que el macho se encuentra en ayuno.
- b) las conductas generadas (peleas) en adquirir un buen territorio (mientras mejor sea el territorio más competencia habrá).
- c) las actividades de patrullaje y defensa hacia intrusos.
- d) las conductas enfocadas a atraer a hembras.

El tratar de disminuir los gastos y aumentar la probabilidad de mantener hembras receptivas en los territorios optimiza la economía territorial del macho. La atracción de hembras puede aumentar con la disposición de un Área territorial que contenga las condiciones adecuada para la crianza y defensa ante depredadores.

Por otro lado el disminuir los costos puede involucrar un tiempo de permanencia óptimo y oportuno en los territorios; así como una disminución en las conductas agonísticas. El conocer la manera en que los machos optimizan su estancia territorial, es una parte primordial para estimar la adecuación de los individuos.

III. OBJETIVOS

A. GENERAL

Describir la territorialidad de los machos del lobo marino común en la lobera "Los Cantiles".

B. PARTICULARES

a) Describir las pautas conductuales territoriales de los machos sultanes y determinar su función, durante el periodo reproductivo.

b) Conocer si el número de hembras y crios, son factores importantes para medir el éxito reproductivo de los machos, es decir los beneficios de la territorialidad.

c) Describir las características topográficas que seleccionan los machos para establecer sus territorios.

d) Establecer el periodo de la permanencia territorial en la Lobera Los Cantiles.

e) Describir el comportamiento de los machos territoriales enfocado a los machos intrusos, establecer si existe variación de acuerdo a las diferentes categorías de edad de los intrusos.

f) Estimar con base al tiempo de permanencia y la conducta de los machos, si existen variaciones en la estrategia territorial.

g) Describir con base a la conducta de los animales, el equilibrio energético de la estrategia territorial.

h) Establecer si en los machos territoriales sus conductas agonísticas, así como las enfocadas a las hembras, pueden incrementar su posibilidad de copular.

i) Conocer la influencia de la topografía, en la economía territorial.

IV. AREA DE ESTUDIO

La Isla Angel de la Guarda está localizada en la parte Norte del Golfo de California, entre los paralelos 29°00' y 29°34' de latitud Norte, y, los meridianos 113°33' y 113°09' de longitud Oeste (Secretaría de Marina, 1987). Separada de la península por el Canal de Ballenas, cuya amplitud mínima es de 13 km, es la segunda isla más grande del Golfo de California, con una longitud aproximada de 80 km y una anchura máxima de 20 km, ocupando un área de 895 km² (Gastil et al. 1983). Figura 1.

Distribuida a lo largo de la isla hay una cadena montañosa de abruptas pendientes, alcanzando su máxima altura en el extremo norte con 1315 metros sobre el nivel del mar. La costa de su porción occidental es regular y está compuesta en su gran mayoría por acantilados rocosos mientras que la región oriental presenta además de una gran bahía, relieves tan distintos como extensas playas de cantos rodados, numerosos acantilados y, una pequeña laguna en su extremo sur (Secretaría de Marina, 1979). Su composición geológica es en su mayoría de basamento volcánico del Mioceno; sedimentario marino del Plioceno(?). (Gastil et al. 1983).

Un factor que cambia la topografía de la costa es la variación de mareas; en el Golfo de California son en su mayoría semidiurnas, presentando dos mareas bajas y dos mareas altas en 24 horas, con una amplitud aproximada de 3.5 m para esta región, ocasionando fuertes corrientes que se acentúan entre las islas (Instituto de Geofísica UNAM, 1986).

La vegetación se compone principalmente por distintas especies de choya, matorrales, cardonales y nopaleras. En áreas cercanas a la costa existen jaujas y plantas rastreras resistentes a la salinidad. Entre los vertebrados que habitan la isla predominan los reptiles, principalmente lagartijas, iguanas y serpientes; aves marinas como gaviota parda, gaviota común, petreles, pájaros bobos, cormoranes, pellicanos, Águilas pescadoras, entre las más numerosas. Tierra adentro se llegan a observar buteos de distintas especies. Dentro de los mamíferos terrestres sólo se han reportado ratones y murciélagos, característica que favorece a la presencia de los lobos marinos en la isla, al no haber un depredador terrestre importante.

La Lobera "LOS CANTILES" se localiza al noreste de la Isla Angel de la Guarda, con coordenadas 29°13' de latitud Norte y 113° 29' de longitud Oeste. Tiene una extensión aproximada de 1300 m, su perfil es irregular, encontrando principalmente playas de cantos rodados con numerosas bahías, y, acantilados. Sus riberas están formadas por base de acantilados de extensión variable con cuevas y grietas de poca profundidad en su base, intercaladas por playas de grava de rocas de desprendimiento rodeadas por acantilados de 30 a 60 m de altura, excepto por una playa de grava que es la parte final de un extenso arroyo ubicado al norte de la lobera (Morales, 1990).

Su topografía submarina es irregular, con profundidades que van de 0 a 15 m en los primeros 30 m de costa, en su gran mayoría se presentan pendientes suaves.

El Área de estudio dentro de la lobera se centró específicamente en su extremo norte, seleccionando y nominando 4 zonas, descritas a continuación de norte a sur, modificadas de Morales (1990):

ZONA A.- Es una Bahía compuesta por cantos rodados, tiene una extensión aproximada de 45 m de largo por 25 m de anchura y una pendiente suave de 20°. En la parte norte y muy bien protegida se encuentra una cueva de aproximadamente 1.50 m de altura por 2 m de profundidad. Dispuestas irregularmente en la segunda mitad de la playa se encuentran rocas aisladas de desprendimiento de textura rasposa que forman fosas y dividen el área en pequeñísimas bahías y ensenadas. En la parte final de la playa se encuentra una barrera de rocas planas de conglomerado y de 20 m de extensión, la cual tiene hendiduras y canales donde se estanca el agua. Figura 2.

ZONA B.- Es una playa de cantos rodados con 110 m de longitud por 50 m de anchura. Tiene una pendiente de 15° a 20° en sus primeros 20 m para luego hacerse más abrupta. Está limitada en su parte sur por una pared de acantilado de aproximadamente 10 m de altura. Figura 3.

ZONA C.- Compuesta por la base del acantilado la cual forma 2 grandes bloques de rocas planas a manera de piso, el primero de 15 m de largo y 10 m de ancho, y el segundo de 20 m de largo, con una anchura de 70 m, y, proyectándose hasta 50 m a la costa. Los dos están formados por rocas planas de textura rasposa con algunas fosas y hendiduras con agua de estancamiento. En sus paredes se observa una zona con numerosas cuevas y sitios protegidos del sol. Entre los dos bloques de acantilado se encuentra una playa de cantos rodados y piso de roca con 10 m de extensión, cuya parte acuática es una bahía de aguas tranquilas con rocas de desprendimiento en su parte central. El segundo bloque posee también una pequeña bahía de 10 m, con aguas tranquilas protegida por rocas de desprendimiento y por el propio piso del acantilado. Figura 4.

ZONA D.- Corresponde a una playa de cantos rodados con una longitud de aproximadamente 35 m de largo por 25 m de ancho. Su pendiente sube suavemente (20°). Se encuentra limitada en el norte por una continuación del acantilado C, la cual forma un piso de rocas planas de textura rasposa de 15 m; y al sur por una base de acantilado de 40 m de longitud formando una barra de 7 m de altura con distintos pisos a manera de escalera. En sus paredes hay numerosas cuevas, una, en la parte norte, de 1.2 m de altura por 3 m de profundidad. En la región sur encontramos cuatro, de diversos tamaños, siendo la principal de 4 m de profundidad por 1 m de altura. Junto a estas cuevas encontramos un Área de rocas de desprendimiento de más de 1 m de altura, sirviendo de sitios de protección donde se forman pequeñas fosas. Figura 5.

CAMBIOS DE MAREA EN LA LOBERA LOS CANTILES.

Los cambios de marea abarcan extensiones hasta de 50 m en un plano horizontal, y 2.2 m vertical, cuando se presentan las mareas vivas. Durante las mareas bajas se observa una emersión general de todas las barras y pies de acantilado, así como las rocas de desprendimiento de hasta 2 m de altura que se encuentran en lugares costeros. En las playas de cantos rodados se llegan a descubrir cantos más grandes de hasta 30 cm de radio y con textura resbalosa. Cuando se presentan las mareas altas en la zona A se sumerge la barra rocosa de 2.3 m de altura, inundándose los territorios y uniéndose con la zona B, la cual es una playa extensa de cantos rodados causando la agrupación de las hembras y juveniles en la misma, y en algunas ocasiones la pérdida de los límites territoriales de algunos machos. En la zona C desaparecen los pisos de roca, quedando en su mayoría territorios acuáticos. Figura 6. Por su parte en la zona D se sumerge el piso rocoso, algunas cuevas de la pared de la playa con una altura de 1.4 m se inundan, quedando descubierta únicamente la playa de cantos rodados.

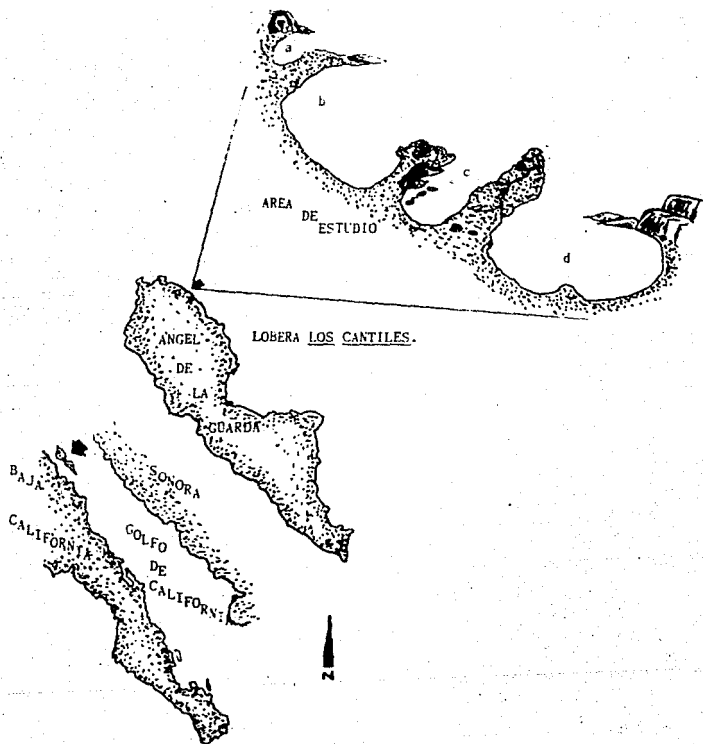


FIGURA 1. LOCALIZACION DE LAS ZONAS A, B, C Y D DEL AREA DE ESTUDIO SELECCIONADA EN LA LOBERA LOS CANTILES, ISLA ANGEL DE LA GUARDA, GOLFO DE CALIFORNIA, MEXICO.

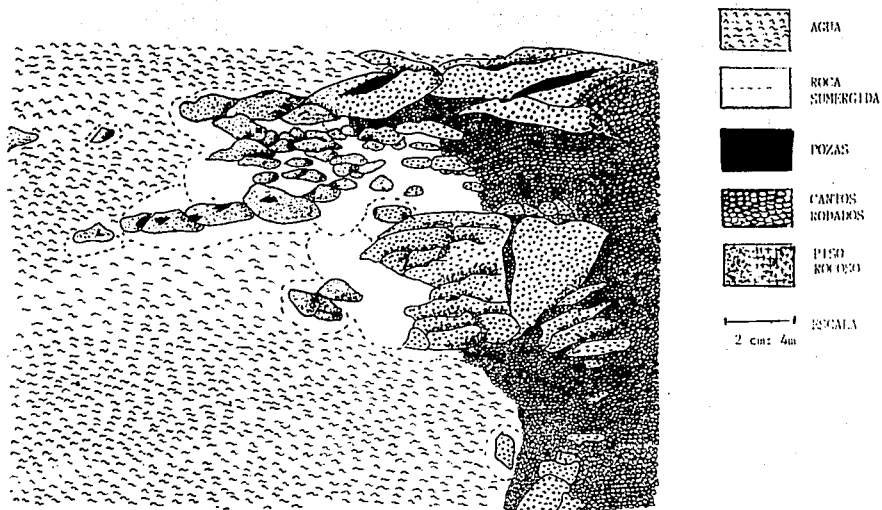


FIGURA 2. Características topográficas y descripción esquemática de la Zona A, Lobera "Los Cantiles", Isla Angel de la Guarda, Golfo de California.

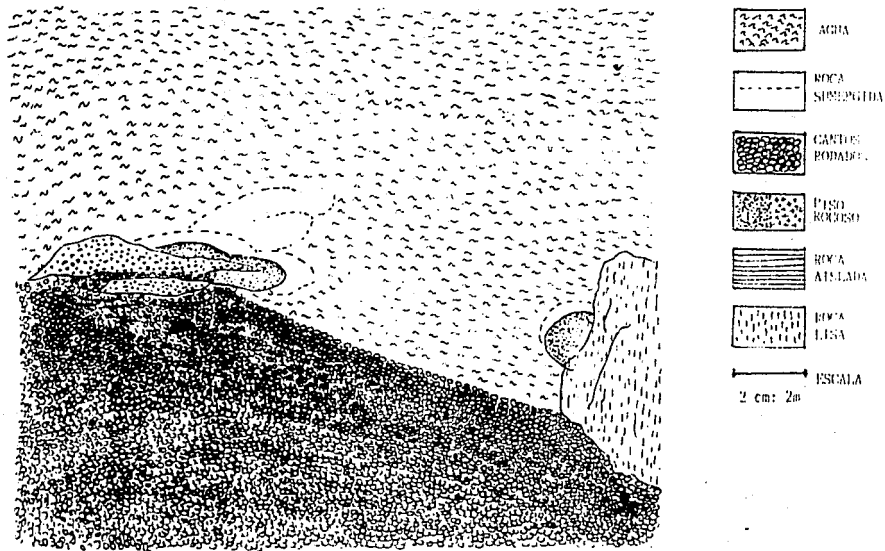


FIGURA 3. Características topográficas y descripción esquemática de la Zona B, Lobera "Los Cantiles", Isla Ángel de la Guarda, Golfo de California.

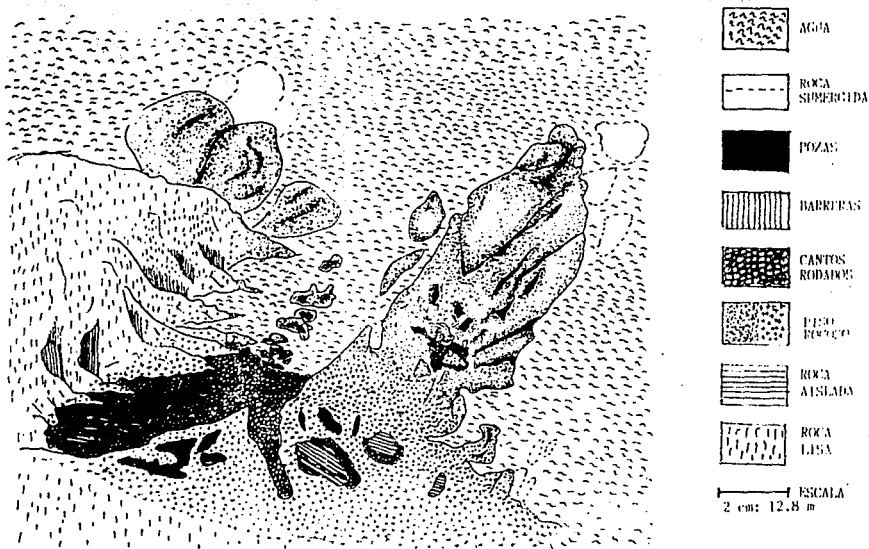


FIGURA 4. Características topográficas y descripción esquemática de la Zona C, Lobera "Los Cantiles", Isla Angel de la Guarda, Golfo de California.

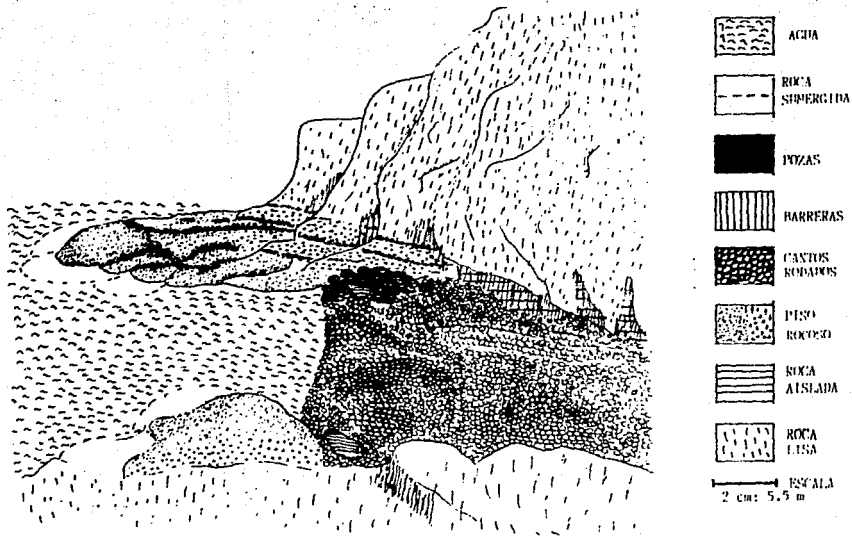


FIGURA 5. Características topográficas y descripción esquemática de la Zona D, "Los Cantiles", Isla Angel de la Guarda, Golfo de California.

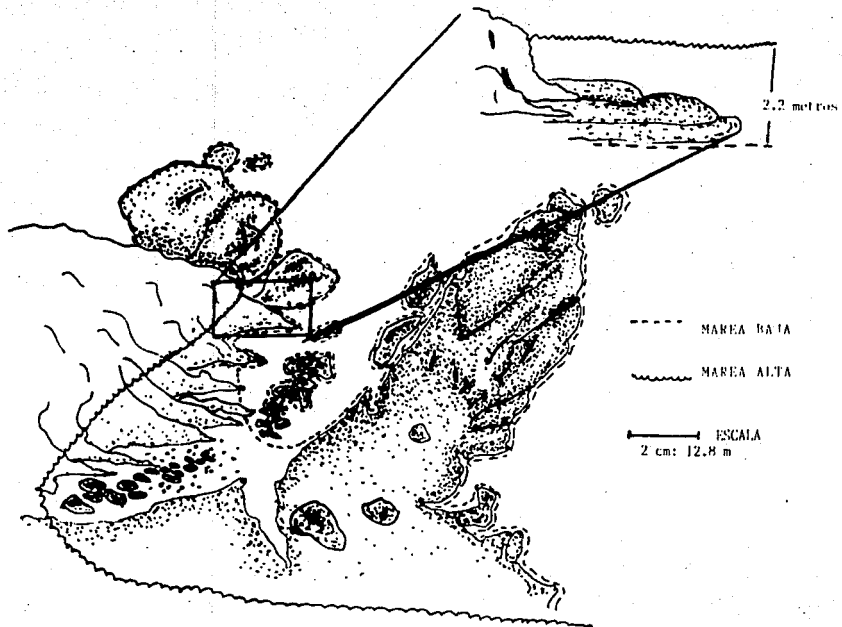


FIGURA 6. DIFERENCIA ENTRE MAREA BAJA Y ALTA DE LA ZONA C, LOBERA "LOS CANTILES", ISLA ÁNGEL DE LA GUARDA, GOLFO DE CALIFORNIA.

V. METODOLOGIA

A. REGISTRO DE DATOS

Este estudio se realizó durante los periodos de reproducción del lobo marino en los años de 1985 a 1989. En 1985, el trabajo de campo tuvo una duración de tres meses, del 9 de mayo al 5 de agosto. En 1986 las observaciones se iniciaron el día 15 de mayo finalizando el 9 de agosto. Durante 1987 el periodo de trabajo comprendió del 4 de junio al 20 de agosto; en 1988 los registros se iniciaron el 8 de junio para finalizar el 20 de agosto. En 1989 el trabajo se inició el 6 de junio terminando el 10 de agosto. En el Cuadro 1 se muestra por año el número de días y las horas de observación empleados para desarrollar la presente investigación, en 5 años de estudio se acumularon un total de 271 días y 1372 horas de observación.

CUADRO 1. Horas y días del esfuerzo de observación en la lobera "Los Cantiles". Veranos 1985-1989.

ANO	DIAS	HORAS
1985	60	193.5
1986	62	203.8
1987	68	558.6
1988	41	197.2
1989	50	221.3
TOTAL	5	271
		1372.4

Las observaciones se realizaron diariamente entre las 6:00 y 20:00 horas con la ayuda de binoculares 10 X 50 y 8 X 40, telescopios y cámaras reflex con lentes de 50, 70, 120 y 200 mm., y cuentabultos. Los registros se realizaron en territorios reproductivos, considerando estos como áreas defendidas por machos adultos, con la presencia de hembras adultas y juveniles. Los sitios de observación se seleccionaron considerando su accesibilidad sin causar perturbación en los animales, así como poder observar el mayor número de territorios posibles.

Para cumplir con los objetivos del trabajo se realizaron las siguientes actividades:

1. Descripción de las Areas territoriales.
2. Censos de los animales por territorio.
3. Identificación de Animales.
4. Observaciones conductuales.

1. DESCRIPCIÓN DE LAS AREAS TERRITORIALES

Para conocer si existe un determinado tipo de sustrato para la selección de los territorios se calcularon los porcentajes de cada característica topográfica. En 1985 mediante observaciones ad libitum se distinguieron los límites territoriales al localizar las pautas agonísticas entre machos vecinos. Durante los primeros días de trabajo en 1986 se pintaron cuadrantes de 5 metros en las zonas A, B, C y D, los cuales sirvieron de referencia para estimar el tamaño y características topográficas de los territorios con la ayuda de mapas y fotografías. Los distintos tipos de sustratos se clasificaron de acuerdo al tamaño, morfología, textura de la roca, además de analizar la cobertura del agua en mareas medias. Se consideraron también las formaciones topográficas que cambian el terreno como pozas, cuevas y barreras (Ver apéndice 1).

2. CENSOS POR TERRITORIO

Para conocer el número y categoría de los animales, así como la presencia diaria de los machos adultos en cada territorio se realizaron censos durante todos los años de estudio en las Zonas C y D a las 6:00, 10:00, 14:00 y 18:00 horas, especificando; fecha, hora y nivel de marea. La diferenciación de los animales de acuerdo a su sexo y edad se realizó en base a las 5 categorías (Machos Adultos, Machos Subadultos, Hembras, Jóvenes y Críos) propuestas por Le Boeuf et al. (1983) y modificadas por investigadores como Aurioles (1982), Morales (1985), Sánchez (1987), Zavala (1990). De acuerdo a su comportamiento se incluyó la categoría de machos adultos territoriales, definida por Morales et al. (1987). A partir de 1986 se definieron e incluyeron las categorías de hembras con cría, hembras en agua además de especificar características conductuales que ayuden a la clasificación de los individuos (Ver apéndice 2).

3. IDENTIFICACION DE LOS ANIMALES.

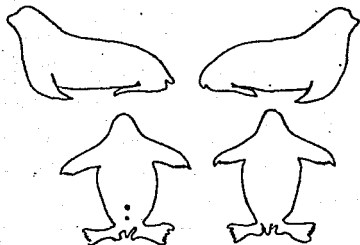
Para realizar el registro conductual de los machos, se individualizaron esquemáticamente mediante el registro de características morfológicas diferenciables (complexión, desarrollo de la cresta, coloración, presencia de cicatrices) y características conductuales distintivas (forma de nado, vocalización) (Forma I).

4. OBSERVACIONES CONDUCTUALES .

En 1985 se realizaron de manera ad libitum en las zonas A, B, C y D durante las horas luz (6:00 a 20:00 hrs), con uno o dos observadores. A partir de estas observaciones iniciales se lograron distinguir 26 pautas conductuales (ETOGRAMA, Ver apéndice 3), las cuales se clasificaron tanto en estados (despliegues conductuales con una duración larga o difícil de definir ya que cambian paulatinamente), como en eventos (actividades específicas, conspicuas con inicio y fin definido), por lo que se decidieron realizar técnicas focales para el registro de los primeros, mientras que para los eventos se midió su ocurrencia a un tiempo dado. En 1987 y 1988 los registros se efectuaron en las zonas C y D, 5 días por semana, en tres turnos cubriendo las horas luz y con dos observadores.

1. Focales.- Después de localizar a los machos se seleccionaban de manera aleatoria observando a cada uno durante 6 minutos continuos, se registraba su actividad específica cada medio minuto para obtener 13 registros. Fekes (com. personal).

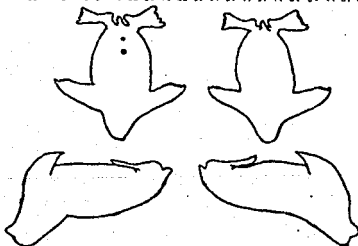
2. Eventos.- Durante cada turno se observaban a la vez todos los territorios para registrar los eventos ocurridos para cada macho. (Ver ETOGRAMA, Apéndice). Se anotaba el esfuerzo de observación invertido para éste muestreo.



NOMBRE
 TERRITORIO
 COLOR
 COMPLEJION
 CICATRICES
 SEÑAS PARTICULARES

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
MAYO																															
JUNIO																															
JULIO																															
AGOSTO																															

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
CLAS																														
CICL																														
USC																														
AV																														



SEÑAS PARTICULARES
 CICATRICES
 COMPLEJION
 COLOR
 LOCALIZACION
 MO-194

FORMA I
 Esquema para individualización de machos.

B. ANALISIS DE RESULTADOS.

1. **BENEFICIOS TERRITORIALES.** Como se mencionó anteriormente los territorios de reproducción tienen como uno de los beneficios principales el éxito reproductivo. Para medir el éxito reproductivo de los individuos, no basta conocer el número de descendientes criados, se requiere conocer la proporción de descendientes fértiles y la producción de los mismos, es decir el número de nietos (Clutton-Brock, 1965). En el caso del lobo marino común es difícil conocer si los crios que están en el territorio son del macho que lo ocupa, mucho más difícil es conocer si su descendencia ha sido fértil. Para este estudio, se consideró inicialmente a las cópulas como medida de éxito reproductivo. Ya que este evento fue en algunas ocasiones difícil de observar principalmente por su corta duración y, como lo señala Odell (1972), su mayor frecuencia durante la noche, se trató de obtener otros parámetros para medir el éxito reproductivo. Se realizaron correlaciones de Spearman (Siegel, 1983) entre las cópulas y algunas variables que representan el éxito del macho.

Se seleccionaron el número promedio de hembras en tierra, número de días que los machos presentaron grupos de hembras en el agua, y el número de crios, condiciones que aumentan las posibilidades de éxito del macho, ya que como se mencionará más adelante la mayoría de las hembras que copularon se derivaron de estos grupos por lo que su presencia en los territorios pueden ser un factor determinante. Para conocer si las hembras que se encuentran en tierra son las que copularán con el macho sultán, se consideró el número promedio registrado durante toda la temporada para el análisis. Finalmente los crios pueden ser factores que indiquen la presencia de sus madres y por lo tanto la presencia de hembras que entren en estro después de parir.

2. **CARACTERISTICAS TOPOGRAFICAS DE LOS TERRITORIOS.** Se calcularon los porcentajes de las diferentes características topográficas de cada Area territorial.

3. **PERMANENCIA TERRITORIAL.** Se registro la permanencia de los machos muestreados de 1985 a 1988, se agruparon de acuerdo a su fecha de llegada y tiempo de permanencia en machos transitorios, permanentes y sucesores. Se obtuvo el promedio para cada categoría, así como el porcentaje de machos exitosos.

4. CONDUCTA TERRITORIAL. Se obtuvo en 21 machos, la proporción de las conductas de descanso, agonísticas, actividades enfocadas a las hembras y patrullaje. La últimas tres se consideraron como costos de la territorialidad. En relación a la defensa territorial ante intrusos se estimó la variación de respuestas con la prueba de Chi cuadrada.

Para las conductas agonísticas entre vecinos, se analizó la influencia de las barreras naturales y la experiencia de los machos mediante la prueba de U de Mann-Whitney. Las conductas agresivas ante intrusos se analizaron en relación al tipo de respuesta del macho, se realizaron pruebas de Chi cuadrada para conocer si existía diferencia de conducta del sultán ante las distintas categorías de edad de intrusos.

5. VARIACION DE LA CONDUCTA TERRITORIAL. Se estimó la variación individual entre los 21 machos con las pruebas de Kruskal-Wallis y Chi cuadrada. La variación entre los machos permanentes y sucesores se calculó con las pruebas de Kruskal-Wallis y T de Student. Por último se analizaron las relaciones entre las conductas (Spearman), después de haber sido normalizada la muestra mediante la aplicación de logaritmos.

6. INFLUENCIA DE LAS CONDUCTAS AGONISTICAS Y LAS ENFOCADAS A LAS HEMBRAS, EN EL EXITO REPRODUCTIVO. Se realizaron correlaciones de Spearman entre las cópulas y: las conductas agonísticas, así como las enfocadas hacia las hembras de 12 machos permanentes.

7. INFLUENCIA DE LA TOPOGRAFIA EN EL EXITO REPRODUCTIVO. Se realizó un análisis multifactorial para estimar como influya cada característica topográfica para la obtención de las cópulas.

Con el objeto de conocer si la topografía ayuda a disminuir los costos territoriales de los machos, se analizó la influencia de las barreras naturales de las vecindades de los territorios en la conducta agonística entre vecinos (ver sección 3).

VII. RESULTADOS

1. BENEFICIOS DE LA TERRITORIALIDAD. ÉXITO REPRODUCTIVO.

En el Cuadro 2 se muestra el número de cópulas registradas en el área de estudio durante los años de 1985 a 1989. Se reportaron 89 cópulas en total, el 95.5% fueron acuáticas de las cuales el 70.5% de las hembras derivaron de grupos de flotación.

CUADRO 2. Número y medio donde se realizaron las cópulas, y origen de las hembras que copularon. Zonas A, B, C, y D.

AÑO	# COPULAS	TIERRA		AGUA		HEMBRA DERIVADA DE GRUPO	
		#	%	#	%	#	%
85	25	2	8.0	23	92.0	23	92.0
86	28	1	3.6	27	96.4	17	62.96
87	20	1	5.0	19	95.0	6	60.0
88	16	0	0.0	16	100.0	9	56.25
TOTAL	89	4	4.5	85	95.5	55	70.51

En el Cuadro 3 se muestra la correlación entre el número de cópulas y los 3 factores seleccionados como importantes para estimar el éxito reproductivo de los machos. Resalta que el factor más significativo fué el número de días con grupos de flotación, se aprecia una tendencia a aumentar el número de cópulas, conforme hay un mayor número de hembras en la parte terrestre del territorio.

CUADRO 3. Correlación (Spearman) entre el número de cópulas y: promedios de número de críos, y, número de hembras en tierra, así como el número de días con grupo de flotación de los machos sultanes.

FACTORES	r
número de días con grupo de flotación.	.78*
número de hembras en tierra.	.42
número de críos.	.17
n=8	r=.643 p<.05
	r=.833 p<.01
	*= valores significativos (p<0.05)

2. COSTOS DE LA TERRITORIALIDAD

2.1 ADQUISICION DE LOS TERRITORIOS

2.1.1. DESCRIPCION DEL TAMANO Y TOPOGRAFIA DE LOS TERRITORIOS.

En el Cuadro 4 se muestran la superficie y los porcentajes de las características topográficas de 7 territorios localizados en las zonas C y D. Se presentaron gran variedad de valores para el tamaño y la topografía de los territorios. Se registraron superficies territoriales de 120 m², hasta 1925 m² con promedio de 640 ± 563 m, resalta que el territorio más grande también presentó mayor superficie de agua, mientras que el territorio más pequeño careció de superficie acuática

En relación a la topografía, excepto un territorio, el C2, todos presentaron áreas acuáticas, con valores del 15.2% al 57.7%, y cuyo promedio de 28.2% ± 16.7% representa un tercio de la superficie territorial total, siendo este valor el mayor en comparación a las características topográficas restantes. Resalta en el Cuadro 4 que el territorio que carece de agua, presentó pozas, además de ser el de menor superficie con 120 m². Cabe señalar que estos resultados se registraron durante mareas medias por lo que la cobertura del agua depende del nivel de marea, durante las mareas altas todos los territorios presentaron áreas acuáticas. Todos los territorios presentaron piso rocoso, para este caso el territorio C2 obtuvo el valor mayor (46.8%), representando casi la mitad de su superficie. El promedio de este tipo de sustrato fue el segundo más alto con un 27.6%. Otro sustrato que predominó en las Áreas territoriales presentándose en 6 de los 7 territorios fue la roca aislada, con valores de 1.1% a 15.1% y un promedio de 8.08% ± 5.8%. La playa de cantos rodados fue característica de cuatro territorios, su promedio alcanzó el 14.3 ± 16.3%. En tres territorios de los siete se observaron barreras, cuevas y pozas, cuyos promedios fueron de 9.0% ± 10.8%, 6.3% ± 8.5% , y 0.9% ± 1.21%. Finalmente la característica que se presentó en el menor número de los territorios fue la roca sumergida, se aprecia que el valor más alto corresponde al territorio de mayor proporción acuática.

CUADRO 4. Tamaño de los territorios (metros) y porcentaje de la superficie cubierta por las distintas características topográficas. Zonas C y D.

TERR	CARACTERISTICAS					TOPOGRAFICAS					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
C1 35	22	770	9.3	17.9	10.2	7.2	21.9	4.8	28.6	0	
C2 12	10	120	0	0	15.4	36.8	46.8	0	0	1.1	
C3 45	12	540	0	0	10.1	0	21.1	0	39.1	3.4	
C4 55	35	1925	0	0	1.1	0	33.2	6.8	57.1	1.8	
D1 15	12	180	10.9	0	4.7	40.6	18.7	0	25.1	0	
D2 30	18	540	24.1	24.1	15.1	16.1	11.6	0	15.2	0	
D3 27	15	405	0	0	0	0	40.0	0	32.7	0	
----- PROMEDIOS Y DESVIACION -----											
	31.2	17.7	640	6.3	9.0	8.0	14.3	27.6	1.6	28.2	0.9
	14.2	8.0	563.8	8.5	10.8	5.8	16.3	11.7	2.6	16.6	1.2

TERR=# de territorio						6= roca aislada					
1= Largo (m)						7= cantos rodados					
2= ancho (m)						8= piso rocoso					
3= superficie (m ²)						9= roca sumergida					
4= cuevas						10= agua					
5= barrera						11= pozas					

2.2 PERMANENCIA TERRITORIAL. Se registraron un total de 114 machos territoriales durante los años de 1985 a 1988 en las zonas A, B, C Y D. Se agruparon con base a su fecha de llegada y tiempo de permanencia en 3 grupos: transitorios, permanentes y sucesores.

TRANSITORIOS. Se agruparon en esta categoría a los machos que no ocuparon en forma definitiva los territorios. El Cuadro 5 muestra el nombre, fecha (semana) de llegada y salida a los territorios, y días de permanencia, de los machos de esta categoría. Se registró un total de 20 machos, lo que representa el 17.5% de la muestra. En la Figura 7 se relacionaron las fechas de permanencia, con el periodo de partos y apareamientos, se aprecian los valores más altos tanto de llegada y salida en la tercera semana de mayo, cuando inician los partos. Su estancia no abarcó el periodo de apareamientos, es decir la presencia de hembras receptivas. Su tiempo de permanencia obtuvo un promedio de 2.4 ± 2.03 días. Fueron fácilmente desplazados por otros machos.

CUADRO 5. Nombre de los machos transitorios, año de ocupación, fecha de llegada y salida (semanas), y días de permanencia.

NOMBRE DEL MACHO	AÑO	SEMANA		DIAS DE PERMANENCIA
		LLEGADA	SALIDA	
Triángulo	85	2 mayo	3 mayo	4
Cochi	85	2 "	3 "	6
Dominó	86	2 "	3 "	9
Cuadros	85	3 "	3 "	2
Perro	85	3 "	3 "	1
Miticaras	86	3 "	3 "	1
Dormilón	86	3 "	3 "	3
Pecas	85	3 "	3 "	1
Valiente	86	3 "	3 "	2
Precoz	87	3 "	3 "	1
Tigre	85	3 "	3 "	1
Dedos	86	4 "	4 "	3
Mascarilla	86	4 "	4 "	4
Canizo	87	4 "	4 "	1
Rambo	86	4 "	4 "	3
Mandrill	85	4 "	4 "	1
Bigotes	86	4 "	4 "	2
Dominó	85	1 "	1 junio	1
Crestón	87	1 "	1 "	1
Liso	87	2 "	2 "	1
TOTAL = 20				PERMANENCIA X=2.4 ± 2.03

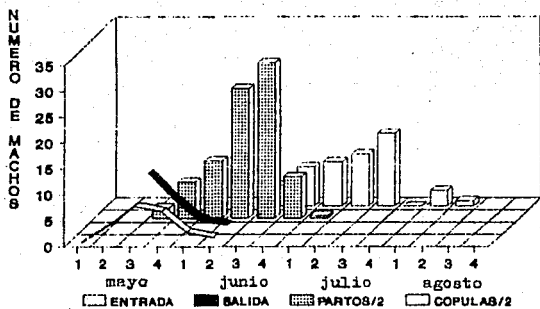


FIG 7. FECHAS DE ENTRADA Y SALIDA DE LOS MACHOS TRANSITORIOS A LOS TERRITORIOS.

PERMANENTES. Se definieron dos tipos de machos permanentes, los tempraneros y los tardíos. Los permanentes tempraneros fueron los adultos que llegaron a mediados o finales de mayo, durante el periodo de partos, permaniendo durante la mayoría de la temporada y abarcando el periodo de apareamientos. Se registraron 48 machos permanentes tempraneros, lo que representa el 42.1% del total de los machos. En el Cuadro 6 y la Figura 8 se aprecia la frecuencia más alta de entradas, en la tercera semana de mayo, observándose otro incremento en la primera de junio. Las fechas de salida alcanzaron sus valores máximos en la cuarta semana de junio. La estancia para esta categoría varió de 36 a 92 días, obteniendo un promedio de 62.9 ± 15.5 días. El 41.66% de estos machos copuló.

CUADRO 6. Nombre de los machos permanentes tempraneros, año de ocupación, fecha de llegada y salida (semanas), y días de permanencia.

NOMBRE MACHO	AÑO	SEMANA		P.	NOMBRE MACHO	AÑO	SEMANA		P.
		LLEGADA	SALIDA				LLEGADA	SALIDA	
Guerito	88	1*	4agos.71		Gallo	86	2 mayo	2agos.83	
Conste.	88	1*	4 // 71		Tuerto	86	2 //	2 // 77	
Sonrisa	88	1*	4 // 64		Marcas	85	3 //	3 // 52	
Aleta	88	1*	4 // 71		Gallo	87	3 //	2 // 82	
Otro	88	1*	4 // 71		Tuerto	87	3 //	2 // 78	
Rayon	88	1*	4 // 71		Rayo	85	3 //	2 // 79	
Nariz	88	2*	3julio37		Punk	85	3 //	2 // 78	
Roca	88	2*	2agos.60		Ronco	87	3 //	2 // 80	
Plutón	88	2*	2 // 62		Teo	87	3 //	3 // 88	
Hélíce	88	2*	2 // 62		Aleta	87	3 //	3 // 92	
Braulio	88	2*	2 // 56		Verano	87	3 //	3 // 92	
Ptafle.	88	2*	2 // 62		Medial	87	4 //	3julio49	
Pecasil	88	2*	2 // 58		Feo	86	4 //	4 // 60	
Ronco	88	2*	2 // 61		Rayo	86	4 //	2agos.73	
Scarfac	88	2*	4julio44		Feo	88	1 junio	4julio50	
Scarfac	86	4*	4 // 48		Marcas	86	1 //	4 // 54	
Bermuda	86	4*	2agos.48		Feo	87	1 //	4 // 49	
Ronco	86	4*	2 // 42		SantoP.	87	1 //	2agos.55	
Cardenal	86	4*	2 // 43		Feo	85	1 //	2 // 63	
Neptuno	86	2mayo2	// 59		Scarfac	87	1 //	3 // 70	
Montura	86	2 //	4 // 72		Verano	88	1 //	4 // 71	
Gallo	85	2 //	4 // 72		Conste	87	1 //	4 // 79	
Conste.	86	2 //	4 // 80		Pecasil	87	2 //	3julio35	
Tuerto	85	2 //	1 // 74		Allende	88	3 //	4agos.60	

TOTAL = 48 DIAS DE PERMANENCIA X = 64.16 ± 14.53

MACHOS EXITOSOS = 20, 41.66%

* no se conoce con precisión la fecha de llegada.

P. = Días de permanencia en el territorio.

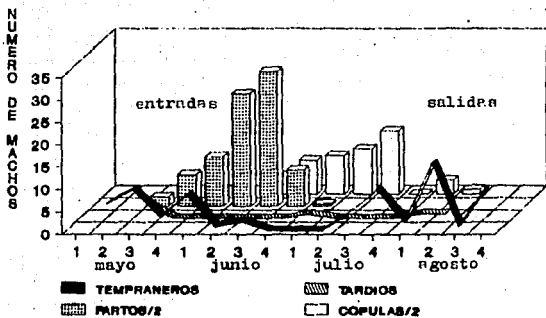


FIG 8. FECHAS DE ENTRADA Y SALIDA DE LOS MACHOS PERMANENTES A LOS TERRITORIOS.

Los machos permanentes tardíos fueron los machos que llegaron en la tercera semana de junio estableciendo sus territorios dentro de los territorios de los machos tempraneros en sitios donde no se forman comúnmente grupos de flotación. Solamente se registraron tres machos para esta categoría, valor que representa el 2.6% del total. Se aprecia en la Figura 8 y el Cuadro 7 que la fecha de entrada de estos individuos es en la tercera de junio. Sus fechas de salida concuerdan con el periodo de los permanentes tempraneros. Obtuvieron un promedio de 34 ± 14.76 días de permanencia. Para esta categoría el 33.3% copuló.

CUADRO 7. Nombre de los machos permanentes tardíos, año de ocupación, fecha de llegada y salida (semanas), y días de permanencia.

NOMBRE DEL MACHO	AÑO	SEMANA LLEGADA	SEMANA SALIDA	DIAS DE PERMANENCIA
Vikingo	88	3 junio	1 agos.	36
Constelación	85	3 "	1 julio	15
Verano	86	3 "	2 agos	51
TOTAL = 3		PERMANENCIA X = 34 ± 14.76		



"EL FEO" MACHO SULTAN PERMANENTE DE MAYOR EXITO REPRODUCTIVO

SUCESORES. Adultos que ocuparon los territorios al desplazar a los machos permanentes, ó bien cuando estos machos ya habian abandonado los territorios. Se registraron individuos que llegaron a finales del periodo de cópulas denominándose sucesores oportunos, e individuos que arribaron fuera de este llamándose a su vez sucesores tardios. Para la primera categoría se observaron un total de 23 machos, lo que representa el 20.2% del total de los machos. El Cuadro 8 y la Figura 9 muestra las fechas de llegada y salida de esta categoría, se aprecia la entrada de estos machos desde la cuarta semana de junio, ocupando los territorios durante el periodo más fuerte de cópulas. Sin embargo el máximo de entradas se registró en la cuarta semana de julio, ya que ha terminado el máximo de apareamientos. Su duración varió de 1 a 47 días, obteniendo un promedio de 18.8 ± 13.7 días. Se registro un 13.24% de sucesores oportunos exitosos.

Se muestra en el Cuadro 9 un total de 20 machos sucesores tardios, valor que representa el 17.54% de la muestra. Se aprecia en la Figura 9 sus fechas máximas de entrada en la segunda semana de agosto, cuando ya que terminó el periodo de cópulas. Sus fechas de salida alcanzaron sus máximos en la segunda y cuarta semanas de agosto. Su duración territorial varió de 1 a 15 días, obteniendo un promedio de 6.7 ± 4.1 días.

CUADRO 8. Nombre de los machos sucesores oportunos, año de ocupación, fecha de llegada y salida (semanas), y días de permanencia.

NOMBRE DEL MACHO	AÑO	SEMANA LLEGADA	SEMANA SALIDA	DIAS DE PERMANENCIA
Muesca	88	4 junio	3 julio	27
Tenor	88	4 //	1 agos.	37
Luna	88	4 //	1 "	47
Bicolor	88	4 //	1 "	47
Balonpie	88	4 //	1 "	40
MD	87	1 julio	1 julio	4
Cerezo	86	1 "	1 agos.	30
Zapatos B.	88	2 //	2 julio	3
Quintito	87	2 "	4 "	12
Guero	86	2 "	4 "	15
Marcas	87	3 //	2 agos.	20
Pancho	85	3 //	2 "	20
Bodoque	37	3 //	4 "	33
Profesor	87	4 //	4 julio	1
Silla	87	4 //	4 "	3
Cochi II	85	4 //	2 agos.	14
Collarín	86	4 //	2 "	10
Payaso	86	4 //	2 "	16
Allien	87	4 //	2 "	14
Montura	85	4 //	2 "	14
Gallo II	85	4 //	2 "	11
Ronco II	86	4 //	2 "	5
Jack	86	4 //	2 "	10
TOTAL = 23 MACHOS EXITOSOS= 3				
DIAS DE PERMANENCIA X=18.82 ± 13.74				

CUADRO 9. Nombre de los machos sucesores tardíos, año de ocupación, fecha de llegada y salida (semanas), y días de permanencia.

NOMBRE DEL MACHO	AÑO	SEMANA		DÍAS DE PERMANENCIA
		LLEGADA	SALIDA	
Península	85	1 agos.	3 agos.	14
Babyface	86	1 "	1 "	1
Volcán	86	1 "	2 "	8
Campeón	86	1 "	2 "	11
Difícil	86	2 "	2 "	1
Gordis	86	2 "	2 "	1
Disputa	87	2 "	2 "	2
General	86	2 "	2 "	4
Marcas	86	2 "	2 "	6
Rayita	86	2 "	2 "	5
Valedor	87	2 "	3 "	6
Newface	87	2 "	3 "	5
News	87	2 "	4 "	15
Incognito	87	2 "	4 "	13
Poseidón	87	3 "	4 "	9
Huella	87	3 "	4 "	9
El Otro	87	3 "	4 "	7
Mani	87	3 "	4 "	3
Almo	88	3 "	4 "	7
Aldi	88	3 "	4 "	7
TOTAL = 20		DÍAS DE PERMANENCIA X = 6.7 ± 4.12		

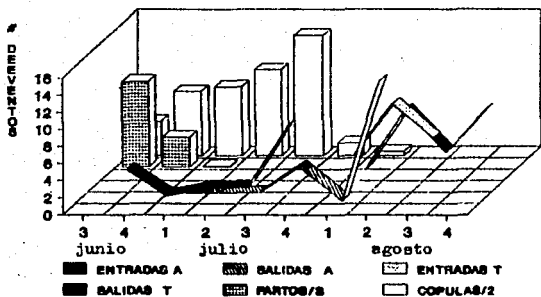


FIG 9. FECHAS DE ENTRADA Y SALIDA DE LOS MACHOS SUCEBOS A LOS TERRITORIOS

2.3. CONDUCTA GENERAL.

El Cuadro 10 muestra el nombre de las pautas conductuales las cuales se describen con detalle en el Etograma (Apéndice 3), también se especifica el medio donde se desarrollaron y su grado de actividad. Se describieron 26 pautas conductuales de los machos territoriales observados durante el estudio. De acuerdo a su función se agruparon en Conductas de: Descanso, patrullaje o custodia del territorio, atención a hembras y conductas agonísticas.

Dentro de las conductas de descanso se agruparon todas las pautas donde el macho no realizó ningún movimiento o conducta activa. En el patrullaje o custodia del territorio se agruparon todas las conductas asociadas al mantenimiento del territorio sin estar dirigidas directamente a los intrusos o hembras. En todas ellas se apreció el recorrido del sultán en el área territorial, así como la vocalización del macho. Por su parte la función de atención a hembras se relaciona con las conductas del macho dirigidas directamente a las hembras, durante las actividades el macho podía tener contacto con ellas. También se registraron vocalizaciones, aunque de una manera menos frecuente que en las conductas clasificadas en patrullaje. Dentro de la agresividad se agruparon todas las actividades agonísticas del macho dirigidas a machos intrusos o vecinos. En las pautas de choque de cuellos, carga directa, nado en giros y peleas se registró contacto. Ocasionalmente vocalizaron los machos. Nunca se presentó agresividad a hembras.

Por otro lado se agruparon de acuerdo a su grado energético en activas o pasivas, se aprecia que el descanso podía ser indistintamente pasivo o activo, mientras que para las funciones restantes predomina la variante activa.

CUADRO 10. Clasificación de las pautas territoriales de machos de lobo marino de acuerdo a su función, medio en donde se desarrollaron y grado de actividad.

FUNCIÓN	PAUTA CONDUCTUAL	MEDIO	GRADO DE ACTIVIDAD
DESCANSO	A) Acostado en tierra	T	a p
	B) Flotando	A	a p
	C) Erguido en tierra	T	a p
PATRULLAJE	A) Patrullaje Pasivo	A	p
	B) Patrullaje Activo	A	a
	C) Caminata	T	a
	D) Carrera	T	a
ATENCIÓN A HEMBRAS	A) Vigilancia	A T	p
	B) Patrullaje Custodia	A	a
	C) Descanso en Grupo	A	p
	D) Acarreo	A T	a
	E) Apaciguamiento	T	a
	F) Acarreo Intensivo	A	a
	G) Solicitud Hembra en Gpo	A	a
	H) Nado Conjunto	A	a
	I) Nado Circular	A	a
	J) Montas fallidas	A T	a
	K) Cópula	A	a
AGRESIVIDAD	A) Amenaza	A T	p
	B) Persecución	A T	a
	C) Nado Paralelo	A	a
	D) Enfrentamiento	A T	a
	E) Cabeceo	A T	a
	F) Choque de cuellos	A T	a
	G) Nado en giros	A	a
	H) Peleas	A T	a
TOTAL	26 PAUTAS	21 ACUATICAS 13 TERRESTRES	22 ACTIVAS 7 PASIVAS
A=ACUATICAS T=TERRESTRES	a=activas p=pasivas		

En el Cuadro 11 y la Figura 10 se agruparon los valores de las funciones de descanso, patrullaje, atención a hembras y agresividad de 21 machos, así como los valores promedio de la muestra. Se aprecia que el descanso fué la conducta promedio con los valores más altos, seguida de patrullaje, atención a las hembras y finalmente la agresión, es decir en orden de gasto energético, excepto el descanso las variaciones activas predominaron para cada función.

CUADRO 11. Porcentajes de las pautas conductuales de machos territoriales.

CONDUCTA	DESCANSO		PATRULLAJE		HEMBRAS		AGRESIVIDAD	
	act	pas	act	pas	act	pas	act	pas
MACHO								
tuerto	26.1	15.2	32.1	14.8	9.1	2.0	.1	.4
cons.	35.6	12.7	20.6	19.9	8.5	1.8	.3	.6
aleta	30.6	10.3	14.5	30.2	5.7	6.4	.7	1.4
gallo	25.2	15.4	19.4	34.2	1.1	1.3	.5	2.3
verano	44.9	14.6	21.3	14.6	1.8	.1	1.6	.8
media	22.2	4.3	24.5	36.7	4.1	5.9	.6	1.1
feo	12.3	3.1	12.3	18.7	19.5	32.1	1.3	.3
santo	34.5	11.8	27.5	21.4	1.6	.3	1.1	1.4
guero	57.8	8.2	19.3	9.0	2.0	1.4	.9	1.4
otro	25.8	3.8	8.0	28.4	8.4	26.3	.3	.5
cons.	35.0	12.8	13.3	23.4	4.8	10.0	.5	.4
aleta	39.5	5.8	11.7	29.0	4.8	7.6	.1	1.4
rayano	53.3	5.6	17.8	15.5	.8	3.9	1.4	1.4
verano	39.5	7.2	20.3	26.1	1.6	2.9	.1	2.0
feo	17.6	5.2	5.7	16.1	.2	51.7	1.6	1.7
sonri.	11.5	3.8	15.1	35.0	5.4	27.1	.4	1.4
nuevo	33.6	16.1	14.1	15.1	13.1	.9	5.3	1.9
marcas	31.4	23.2	6.2	25.5	6.2	2.7	1.1	1.1
viky	56.6	3.2	8.2	27.1	0.2	0.6	0.0	3.6
allende	42.5	10.2	11.2	28.3	0.6	3.6	1.6	1.9
allien	23.3	13.4	5.5	25.7	14.1	16.5	0.6	0.6
X=	33.2	9.8	15.6	23.5	5.5	9.8	1.0	1.3
dv=	12.7	5.3	7.1	7.4	5.1	13.2	1.1	.7
X generales=	Desc=43.18		Pat=39.21		Hemb=15.37		Agre=2.37	
dv generales=	14.02		9.38		15.26		1.41	

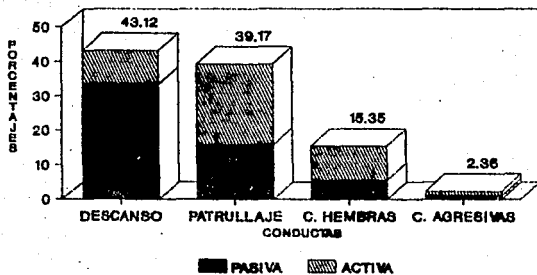


FIG 10. PORCENTAJES DE LAS 4 CATEGORIAS FUNCIONALES DE LAS PAUTAS DE CONDUCTA DE 21 MACHOS SULTANES.

De acuerdo con el medio donde se desarrollaron las pautas se agruparon en acuáticas o terrestres. En el Cuadro 12 se muestran los valores porcentuales de las pautas acuáticas y terrestres de 21 machos registrados en los años de 1987 y 1988. Se aprecia en el Cuadro que algunas de las actividades podían desarrollarse tanto en el agua como en tierra. Resalta que de las 34 variantes, 21 fueron en el agua, representando el 61.76%.

Las pautas acuáticas presentaron valores de 35.12% correspondientes al macho New, hasta los valores de 82.97% y 85.66 % de Sonrisas y Feo II respectivamente. Se aprecia que el promedio correspondiente a las pautas desarrolladas en el agua fue significativamente mayor a las efectuadas en tierra. En el Cuadro se aprecia que sólo 3 machos sobrepasaron el 50% en actividades terrestres. El valor más alto del promedio de los 21 machos correspondió al medio acuático con un 64.13%.

CUADRO 12. Porcentajes de las pautas conductuales acuáticas y terrestres de los machos sultanes.

NOMBRE MACHO	PAUTAS ACUATICAS	TERRESTRES
Tuerto	70.48	29.51
Constelación	56.10	43.89
Aleta	72.06	27.93
Gallo	81.58	18.41
Verano	55.42	44.57
Media Luna	74.48	25.51
Marcas	45.27	54.72
Feo	74.85	25.14
Santo	63.02	36.97
Allien	69.32	30.67
New	35.12	64.87
Otro	66.00	34.00
Constelación II	50.29	49.79
Aleta II	70.71	29.28
Rayón	68.90	31.09
Verano	62.31	37.68
Feo II	82.97	17.02
Guero	45.25	54.74
Sonrisas	85.66	14.33
Vikingo	52.99	47.00
Allende	64.02	35.97
PROMEDIO	64.13±13.02	35.86±13.02

2. 4 CONDUCTA TERRITORIAL AGONISTICA

2.4.1 Entrada de intrusos a los territorios. Con el objeto de conocer la conducta de los sultanes ante la entrada de otros machos a los territorios, así como la reacción de estos, se registró el comportamiento (Ver Etograma, Apéndice 3) de 7 machos territoriales de la zonas C y D, y los intrusos observados en 1987. Se calcularon los porcentajes generales.

CATEGORIA DEL INTRUSO. En la Figura 11 se muestran los porcentajes de las categorías de intrusos. La categoría que entró a los territorios con mayor frecuencia fué la de los jóvenes 1, se aprecia una tendencia a disminuir conforme aumenta la edad del intruso. Resalta la entrada de intrusos en agrupaciones, con un valor del 8%.

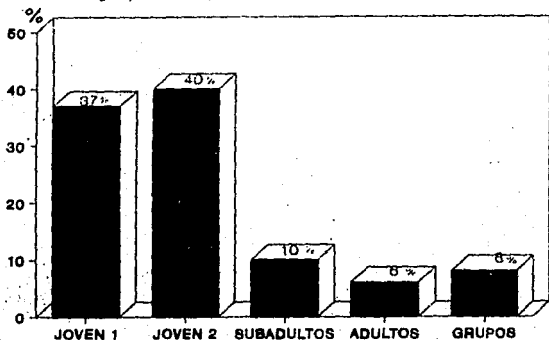


FIG 11. FRECUENCIA DE LAS CATEGORIAS DE INTRUSOS EN LOS TERRITORIOS.

RESPUESTA DEL MACHO SULTAN. En la Figura 12 se muestran los porcentajes del tipo de respuesta de los machos al entrar los intrusos, sin considerar su categoría. Se registraron tres respuestas posibles del macho: la persecución, la amenaza y la indiferencia. La persecución es la actividad de mayor gasto energético pues implica que el macho sultán se desplaza dentro o fuera de su territorio. La amenaza es una exhibición, es decir un ritual de conductas, se relaciona con el aviso del sultán para prevenir la entrada del intruso. Finalmente, la indiferencia se reportó cuando el macho advertía a los intrusos, o cuando pasaban inadvertidos. La conducta que predominó fue la persecución seguida de las indiferencias y finalmente las amenazas.

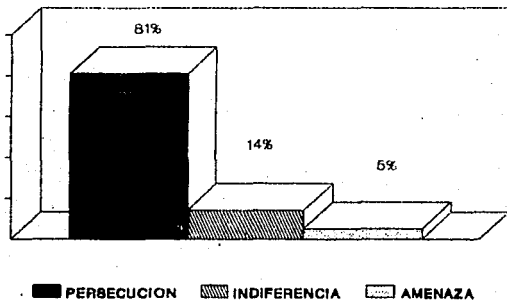


FIG 12. RESPUESTA DE 7 SULTANES ANTE LA ENTRADA DE INTRUSOS A SUS TERRITORIOS.

REACCION DEL INTRUSO ANTE LA RESPUESTA DEL MACHO. En la Figura 13 se muestra el porcentaje de los distintos tipos de reaccion de los intrusos, ante la persecucion, amenaza e indiferencia de los sultanes. Se registraron 3 diferentes tipos de reaccion de los intrusos, la huida, la salida pasiva y la permanencia. La dos primeras implican el abandono del territorio siendo la primera más rapida y de mayor gasto energético. Se aprecia que ante cualquier respuesta, el intruso en la mayoría de las veces abandona el territorio. Ante las persecuciones el intruso reaccionó en un 97% con huidas y tan sólo el 3% con salidas pasivas, es decir siempre sale del territorio. Cuando el macho amenazó el intruso huyó en un 59% y en un 20% salió, resalta la permanencia en un 20%. Finalmente para las indiferencias el intruso respondió en un 79% con salidas pasivas, y el 21% permaneció en el territorio.

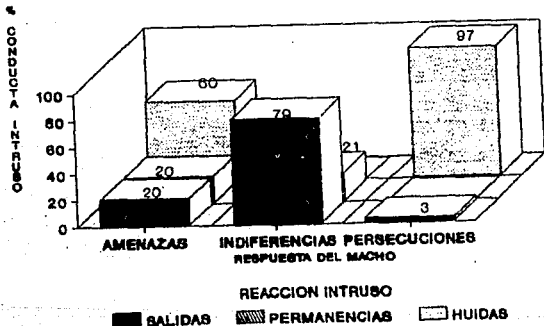


FIGURA 13. REACCION DE INTRUSOS ANTE LA RESPUESTA DE LOS MACHOS SULTANES.

ANÁLISIS POR CATEGORÍA DE INTRUSOS. Para conocer si existían diferencias significativas de la respuesta del macho y de la reacción del intruso entre cada categoría de éstos últimos, se realizó el análisis de las categorías de intrusos adultos, subadultos y jóvenes, los grupos no se consideraron.

RESPUESTA DEL MACHO PARA CADA CATEGORÍA DE INTRUSOS. La Figura 14 muestra el porcentaje de persecuciones, amenazas e indiferencia para cada categoría de intrusos.

Persecuciones. Los jóvenes recibieron valores mayores a los adultos y subadultos. Se aprecia una tendencia a disminuir los valores de las persecuciones conforme aumenta la edad del intruso. No se encontraron diferencias significativas ($\chi^2=4.6$, $p>3$).

Amenazas. El valor más alto se presentó para los adultos. No se encontraron diferencias significativas entre las categorías de intrusos. ($\chi^2=5.6$ $p>.41$).

Indiferencia. De acuerdo a la Figura 14, los valores más altos de indiferencia se presentaron para las categorías de subadultos y adultos (25% y 22%), mientras que para los jóvenes los valores fueron menores (12%). Se encontraron diferencias de la respuesta del macho entre las 3 categorías de intrusos ($\chi^2=10.47$; $p>.02$). Resalta en la Figura 14 que los machos adultos son los intrusos que presentan los valores más altos de indiferencia.

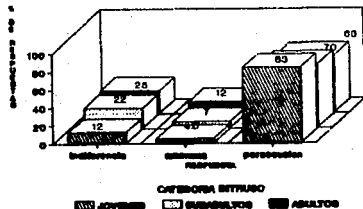


FIGURA 14 RESPUESTA DE GALTANES ANTE LA ENTRADA DE LAS CATEGORÍAS DE INTRUSOS.

REACCION DE INTRUSOS ANTE LAS RESPUESTAS DE LOS MACHOS. Para conocer si existe variación de comportamiento entre la edad y jerarquía de los intrusos, se analizó la reacción de cada categoría ante una misma respuesta del macho. Las Figuras 15, 16 y 17 muestran el porcentaje obtenidos.

Ante las persecuciones resalta en la Figura 15, que todas las categorías huyeron en porcentajes mayores al 90%, siendo el valor de los adultos el más bajo, no se presentaron diferencias significativas. Para la salida los valores la variación fue significativa ($\chi^2=5.99$, $p=.2$) entre las 3 categorías, ocasionada unicamente por los machos.

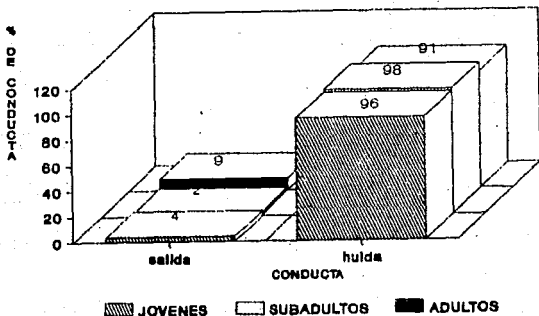


FIGURA 15. REACCION DE LOS INTRUSOS ANTE LA PERSECUCION DE LOS SULTANES.

Como muestra la Figura 16, ante las amenazas se presentaron permanencias, salidas y huidas. Los jóvenes permanecieron menos del 15%, mientras que los subadultos alcanzaron el 57%. Se presentaron diferencias significativas entre las categorías, ($\chi^2=90.67, p<.001$). En las salidas se observan valores muy diferentes ($\chi^2=158.8, p<.001$), siendo los más altos los de adultos, con un 67%. Resalta la ausencia de huidas por parte de los intrusos adultos, mientras que los jóvenes alcanzaron al 80%. Se encontraron diferencias entre las categorías ($\chi^2=102.8, p<.001$). En general se aprecia una tendencia de permanecer en los territorios conforme aumenta la edad del intruso.

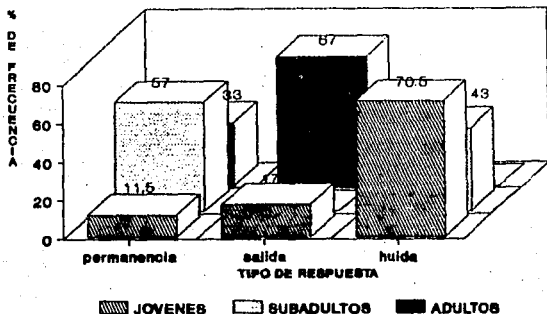


FIGURA 16. REACCION DE INTRUSOS ANTE LA AMENAZA DE MACHOS SULTANES.

Indiferencia Ante la indiferencia del macho, sólo se obtuvieron las conductas de permanencia y salida de intrusos (Figura 17). Los jóvenes salieron notablemente más que los adultos y subadultos, resalta que hay una mayor permanencia de los subadultos en relación a los adultos. Se obtuvieron variaciones significativas entre todas las categorías (permanencia, $\chi^2=45.6$ p<.001), (salidas, $\chi^2=19$, p<.001).

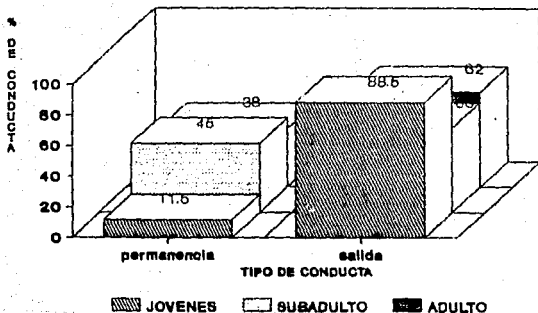


FIGURA 17. REACCION DE INTRUSOS ANTE LA INDIFFERENCIA DE LOS SULTANES.

2.4.2. Conductas agonísticas entre vecinos. La Figura 18 muestra los porcentajes de los tres tipos de conductas agonísticas, se aprecia que el 93% fueron enfrentamientos, 2% fueron cabeceos y el 5% restante correspondió a enfrentamientos con mordidas (Ver etograma, Apéndice 3).

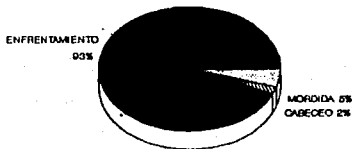


FIG 18. FRECUENCIA DE AGRESIVIDAD ENTRE VECINOS.

Para conocer como influye la experiencia y las barreras topográficas en las conductas agonísticas entre vecinos, se clasificaron los valores de enfrentamiento/hr promedio de una muestra de 45 parejas de machos vecinos en: vecinos por primera vez, sin experiencia y vecinos en años anteriores, es decir vecinos con experiencia previa, a su vez para estas dos clasificaciones se agruparon en vecinos con y sin barreras topográficas en los límites de sus territorios. Se obtuvieron los promedios de cada grupo y compararon con la prueba de U Mann-Whitney.

El Cuadro 13 muestra los valores de las parejas de vecinos por primera vez, es decir sin experiencia, agrupados en vecinos con barreras topográficas y sin ellas. Se aprecia que las frecuencias más altas las obtuvieron los vecinos sin barreras topográficas ($\bar{x}=0.66 + 0.56$). Se obtuvo variación significativa entre estos dos grupos ($U=6$, $n=17,18$, $p < 0.0001$).

CUADRO 13. Frecuencia de enfrentamientos entre las parejas de machos sultanes sin experiencia previa como vecinos (vecinos por primera vez), agrupados de acuerdo a la topografía de sus territorios.

sin barreras topográficas		con barreras topográficas	
Nombre machos	frecuencia (enf./hr)	Nombre machos	frecuencia (enf/hr)
alien-marcas	1.50	alien-gallo	.21
alien-santo	3.00	cons.-verano	.20
aleta-cons.	1.43	gallo-santo	.10
aleta-gallo	0.15	marcas-verano	.05
aleta-tuerto	0.52	otro-allende	.01
feo-marcas	0.38	cons.-rayón	.02
feo-santo	0.28	cons.-alien	.10
gallo-marcas	0.43	aleta-allende	.13
gallo-verano	0.46	rayón-cons.	.02
otro-cons.	0.35	rayón-aleta	.04
otro-aleta	0.60	rayón-sonrisas	.03
rayón-verano	0.35	rayón guero	.02
rayón-allende	0.51	verano-guero	.05
allende-verano	0.51	verano-viky	.19
verano-sonrisas	0.17	sonrisas-viky	.13
feo-guero	0.42	rayón-viky	.11
feo-viky	0.88	marcas-santo	.07
viky-guero	0.86		
PROMEDIO	= 0.66 ± 0.56	PROMEDIO	= 0.08 ± 0.06

En el Cuadro 14 se agruparon los valores de los vecinos con experiencia en el grupo de los vecinos con barreras topográficas, y el grupo de vecinos sin ellas. Para este caso no se realizaron las pruebas debido al pequeño número de muestra, sin embargo se aprecia que los vecinos con barreras obtuvieron valores mucho más bajos. Al comparar los valores de los promedios del Cuadro 13 y 14 se aprecia que los vecinos experimentados obtuvieron una menor frecuencia de conductas agonísticas. Este es el caso de los machos Aleta y Constelación, vecinos con barreras topográficas, quienes disminuyeron sus conductas de 1.43 a 0.71 enf/hr; y de Constelación y Verano, vecinos con barreras topográficas los cuales presentaron una disminución de 0.20 a 0.07 eventos por hora.

CUADRO 14. Frecuencia de enfrentamientos entre las parejas de machos sultanes con experiencia previa como vecinos (vecinos por segunda vez), agrupados de acuerdo a la topografía de sus territorios.

sin barreras topográficas		con barreras topográficas	
Nombre machos	frecuencia (enf./hr)	Nombre machos	frecuencia (enf/hr)
cons.-tuerto	.40	cons.-gallo	.08
cons.-aleta	.71	cons.-verano	.07
		aleta-verano	.02
PROMEDIO	= 0.55 ± 0.21	PROMEDIO	= 0.05 ± 0.03

2.5 CONDUCTA TERRITORIAL ENFOCADA A LAS HEMBRAS. ACARREOS.

Los acarreos son la persecución del macho a las hembras que transitan en la parte acuática de los territorios impidiéndoles la salida de éste, o bien obligándolas a entrar y permanecer (Etograma, Apéndice 3). La Figura 19 muestra los valores acumulados de una muestra de 21 machos sultanes agrupados de acuerdo al número de hembras acarreadas en un evento. Se registraron 821 acarreos a grupos de hembras que variaron de uno hasta cinco individuos, resalta el valor de 721 acarreos a hembras solitarias; 63 fueron a grupos de 2 hembras; 27 fueron a tercias; 5 a grupos de cuatro hembras y solamente 3 acarreos a grupos mayores de 5. De los 821 acarreos, 451 (55%) fueron exitosos, es decir las hembras permanecieron en los territorios.

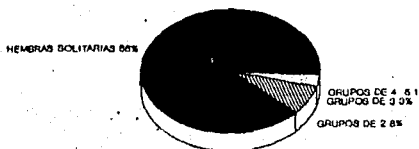


FIG 19. PORCENTAJE DE ACARREOS A GRUPOS DE 1, 2, 3, Y, 4 Y 5 HEMBRAS HACIA LOS TERRITORIOS DE MACHOS DE LOBO MARINO.

3. VARIACION DE LA TERRITORIALIDAD

3.1 EQUILIBRIO ENTRE LAS FUNCIONES CONDUCTUALES.

Con el propósito de conocer si las funciones conductuales de descanso, patrullaje, atención a las hembras, y agonísticas, en sus variantes activas y pasivas están interrelacionadas se realizaron pruebas de Spearman de los valores de 21 machos los resultados se muestran en el Cuadro 15 y la Figura 20. Se obtuvieron valores significativos entre el Cuidado de Hembras activo y: Descanso pasivo ($r = -.602$ $p < .01$), Descanso activo ($r = -.510$ $p < .01$), y Patrullaje pasivo ($r = -.538$ $p < .01$). Entre el Patrullaje activo y Agresividad pasiva ($r = -.387$, $p < .01$). Finalmente entre la Agresividad activa y Hembras pasivo ($r = -.509$ $p < .01$).

CUADRO 15. Correlación (Spearman) entre las conductas territoriales de los machos de lobo marino común.

FUNCIONES CONDUCTUALES	desc.p.	desc.a.	pat.p.	pat.a.	hem.p.	hem.a	agr.p
descanso pasivo				$r = .359$ $p < .05$			
descanso activo	.12			$r = .508$ $p < .01$			
patrullaje pasivo	.15	.19					
patrullaje activo	-.31	-.29	-.18				
hembras pasivo	-.26	.18	-.03	-.03			
hembras activo	-.60*	-.51*	-.53*	.29	.15		
agresividad pasivo	.02	.16	-.14	-.38*	-.08	-.01	
agresividad activa	.20	-.12	-.02	.21	-.50*	-.23	-.29
		n=21		*valores significativos			

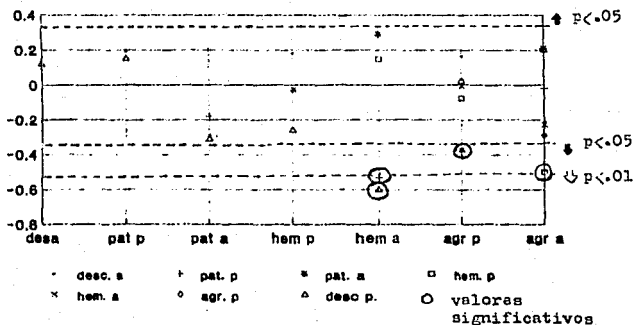


FIG 20. CORRELACION ENTRE LAS CONDUCTAS TERRITORIALES DE 21 MACHOS SULTANES.

3.2 VARIACION INDIVIDUAL DE LA CONDUCTA .

Con el propósito de conocer las variaciones entre la conducta de los 21 machos registrados (Cuadro 11), se aplicó el análisis de varianza de Kruskal-Wallis, se obtuvo un valor de $H=17.15$ $p>.001$ $gI=3$, lo que representa que la conducta de cada macho varió significativamente.

El Cuadro 16 muestra los valores de acarreos a hembras, entrada de intrusos, y enfrentamientos entre vecinos de una muestra de 7 machos registrados en 1987. Se aplicó la prueba de Chi cuadrada a cada tipo de conducta. De los tres tipos conductuales se obtuvieron diferencias significativas entre los machos. (acarreo $x = 76.57$ $p< 0.001$; intrusos $x = 758.4$ $p<0.001$; vecinos $x=76.57$ $p<0.001$). Resalta que el macho alien, macho sucesor oportuno, presentó los valores más altos para las tres actividades, por su parte el macho permanente más exitoso (El Feo) fué de los machos que presentaron los valores más altos de acarreo y de entrada de intrusos, mientras que los correspondientes a los enfrentamientos fueron los segundos más bajos.

CUADRO 16. Valores de acarreo, entrada de intrusos a los territorios y enfrentamientos entre vecinos, de 7 machos territoriales .

CONDUCTA (eventos/hora)			
	ACARREO HEMBRAS	ENTRADA DE INTRUSOS	ENFRENTAMIENTOS ENTRE VECINOS
MACHO			

alien	0.65	2.80	0.82
tuerto	0.63	0.34	0.28
feo	0.54	0.96	0.20
aleta	0.52	0.41	0.60
constelación	0.30	0.07	0.58
gallo	0.29	0.57	0.47
marcas	0.23	0.37	0.39
santo	0.07	0.22	0.19

PROMEDIOS	0.40	0.71	0.44

CHI CUADRADA	76.57	758.4	76.57

3.3 VARIACION DE LA CONDUCTA ENTRE MACHOS PERMANENTES Y SUCESORES. Con el objeto de conocer si los machos permanentes y sucesores que se establecieron durante el periodo de cópulas presentan variaciones conductuales entre ellos se aplicó la prueba de T de Student para las cuatro funciones conductuales de una muestra de 21 machos sultanes.

En el Cuadro 17 y la Figura 21 se muestran los promedios de las funciones conductuales de los machos permanentes y sucesores, se aprecia que para las dos categorías el descanso y el patrullaje fueron las más frecuentes, mientras que la función de conductas enfocadas a las hembras fueron menos de la mitad de éstas, mientras que la agresividad alcanzó valores muy bajos. Al comparar los valores entre los permanentes y sucesores se obtuvieron diferencias significativas entre el patrullaje pasivo ($t=2.12$, $p=.023$), siendo los machos permanentes los que obtuvieron los valores más altos. Para la agresividad pasiva y activa también se presentaron diferencias, ($t=1.53$, $p=.141$; $t=1.402$, $p=.177$), siendo los machos sucesores los que presentaron las conductas más elevadas.

CUADRO 17. Promedios y valores de significancia (T Student) de las funciones de conducta territorial entre los machos permanentes y sucesores.

CONDUCTAS	MACHOS PERMANENTES (valores promedio)	MACHOS SUCESORES	T	prob
desc. p.	.332 ±0.126	.332 ±0.155	0.009	0.993
desc. a.	.090 ±0.044	.116 ±0.076	1.019	.321
pat. p.	.178 ±0.071	.100 ±0.041	2.482	.023*
pat. a.	.223 ±0.080	.261 ±0.064	1.043	.310
hem. p.	.060 ±0.062	.069 ±0.060	.297	.769
hem. a.	.102 ±0.149	.086 ±0.108	.241	.812
agr. p.	.007 ±0.006	.015 ±0.019	1.536	.141*
agr. a.	.010 ±0.007	.016 ±0.011	1.402	.177*
n=21				**valores significativos

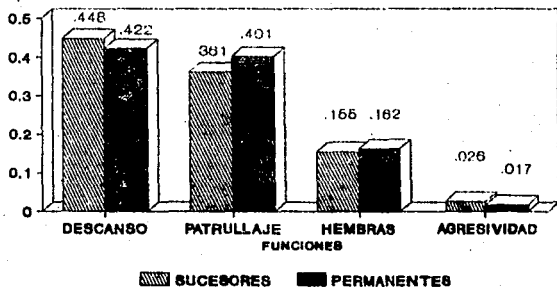


FIG 21. COMPARACION DE LAS FUNCIONES CONDUCTUALES ENTRE MACHOS PERMANENTES ANTICIPADOS Y SUCEBRES OPORTUNOS.

4. OPTIMIZACION DE LA ESTRATEGIA TERRITORIAL.

Como se mencionó anteriormente el economizar la estrategia territorial reside en reducir los gastos territoriales, tales como: el tiempo de permanencia, las conductas agonísticas y las enfocadas a las hembras; pero también aumentar los beneficios, es decir las cópulas. A continuación se analizan las tendencias que favorecen a la economía territorial, se seleccionaron a los machos permanentes tempraneros, ya que como se mencionó anteriormente fué la categoría más frecuente, por otro lado los valores de su duración en el territorio son los más largos reportados hasta ahora por ésta subespecie, por lo que es importante realizar un análisis más exhaustivo de sus características.

4.1 PERMANENCIA. Para conocer la duración más frecuente de los machos permanentes tempraneros de mayor éxito, se realizó un histograma de frecuencia (Figura 22) agrupando a todos los sultanes de ésta categoría en intervalos de de 10 días de permanencia, se calculó el porcentaje de los machos exitosos para cada intervalo. Se aprecia en la Figura que dos intervalos fueron los que obtuvieron el mayor número de machos, el intervalo de 46 a 55 días de permanencia, y el correspondiente a 76-85 días. En relación al éxito, para los intervalos más frecuentes (46 a 85 días) se aprecia una tendencia de aumentar el éxito conforme se incrementa la duración, los valores más altos de éxito corresponden al intervalo de 76 a 85 días con un 83% de machos que copularon. Para el intervalo de mayor estancia territorial el porcentaje de machos exitosos disminuyó.

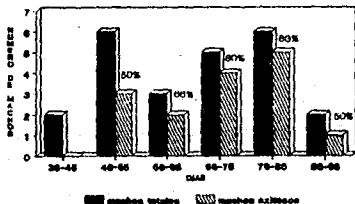


FIGURA 22. DÍAS DE PERMANENCIA DE LOS MACHOS PERMANENTES EN LOS TERRITORIOS

Para conocer que factores pueden favorecer al éxito de los machos de acuerdo a su tiempo de permanencia, se relacionaron sus fechas de llegada y salida con el período de nacimientos y cópulas. En la Figura 23 se muestra el número de machos que llegó para cada semana, así como el valor con respecto a sus fechas de abandono de los territorios. Se aprecia que el inicio del período de partos en la lobera fué en la tercera semana de mayo, presentando sus valores máximos en la tercera de junio, por su parte el período de cópulas inicio en la tercera de junio, presentando sus máximos en la tercera de julio, es decir que un mes después de que las hembras dan a luz entran en estro. Resalta en la Figura que la segunda semana de mayo es la fecha más frecuente que usan los machos exitosos para ocupar los territorios, fecha que se representa una semana antes al inicio de los partos en la lobera. Por otro lado la mitad de estos machos abandonaron el territorio durante la cuarta semana de julio, cuando el máximo de cópulas había terminado, la otra mitad termina de abandonar la lobera en la segunda semana de agosto.

Para conocer la tendencia que siguen los individuos más exitosos, se agruparon a los machos de acuerdo a la semana que entraron en los territorios, posteriormente se promedió el número de cópulas entre el número de machos obteniéndose un índice (cópulas /macho, Fig 23), se aprecia que los machos que acumularon más cópulas llegaron la cuarta semana de mayo. De igual manera se analizaron a los machos de acuerdo a sus fechas de salida, los resultados indican que salieron la cuarta semana de julio.

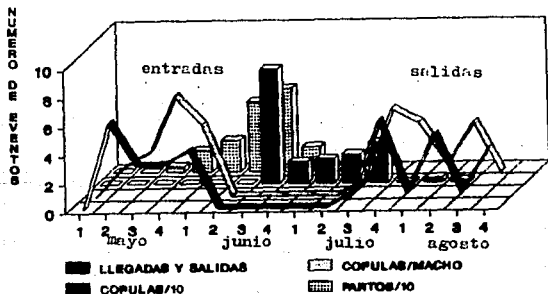


FIGURA 23. VARIACION SEMANAL DE LLEGADA Y SALIDAS DE MACHOS PERMANENTES EXITOSOS EN RELACION AL PERIODO PARTOS Y COPULAS.

4.2. CONDUCTA TERRITORIAL

4.2.1. Influencia de las conductas agonísticas en el éxito reproductivo. Para conocer como influyen las conductas agonísticas en el éxito reproductivo se correlacionó el número de cópulas con los valores de las conductas de agresividad de los 21 machos del Cuadro 11. La Figura 24 muestra el valor de las conductas agonísticas en su variedad pasiva y activa y el número de cópulas para cada macho, se aprecia una tendencia de aumentar el número de cópulas conforme los machos tienen menos conductas agresivas. Al realizar las correlaciones, se encontró significancia ($r = -.411$, $p < .05$) en las conductas agresivas más energéticas, es decir que los individuos que tuvieron una mayor agresividad obtuvieron un menor número de cópulas, mientras que para la agresividad pasiva los resultados no presentaron valores significativos, no obstante también fueron negativos ($r = -.297$, $p > .05$), fenómeno que refleja una tendencia a disminuir el éxito de los sultanes conforme aumenta la agresividad pasiva.

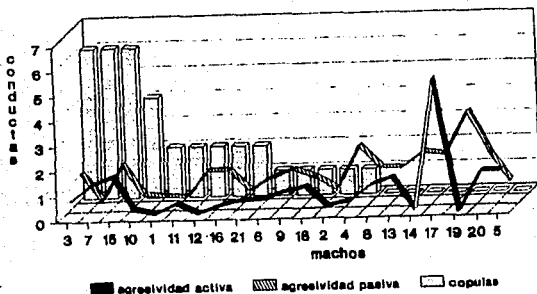


FIG 24. NUMERO DE COPULAS Y VALORES DE LAS CONDUCTAS AGONISTICAS DE 21 SULTANES

4.2.2. Influencia de las conductas enfocadas a las hembras en el éxito reproductivo. El Cuadro 18 muestra los valores de las correlaciones obtenidas entre las cópulas y las pautas conductuales enfocadas a las hembras. Se obtuvieron valores significativos entre las cópulas y las conductas del cuidado de hembra activo ($r=.767$, $p<.01$), entre las cópulas y los acarreos ($r=.766$ $p<.01$), así como las cópulas y el éxito de los mismos ($r=.764$, $p<.01$), es decir que existe una tendencia a aumentar el éxito de los machos conforme eieven su inversión en las conductas enfocadas a las hembras. Esta situación se aprecia claramente en las Figuras 25 y 26. En la Figura 25 se muestran los valores de las cópulas y los respectivos para las conductas enfocadas a las hembras variedad pasiva y activa de 21 machos. Resalta que los machos que presentaron los valores más altos de las conductas enfocadas a las hembras presentaron los valores más altos de las cópulas. La Figura 26 representa el número de cópulas, acarreos y éxito de los mismos de ocho machos, se aprecia una tendencia a disminuir estas conductas en los machos de menor número de cópulas.

CUADRO 18. Correlación (Spearman) entre las cópulas (éxito reproductivo) y las conductas enfocadas a las hembras.

TIPO DE CONDUCTA	r	
hem. p.	.353	r=.359 p<.05
hem. a.	.767*	r=.508 p<.01 n=21
acarreo	0.766*	r=.643 p<.05
éxito de acarreo	0.764*	r=.833 p<.01 n=8

* valores significativos

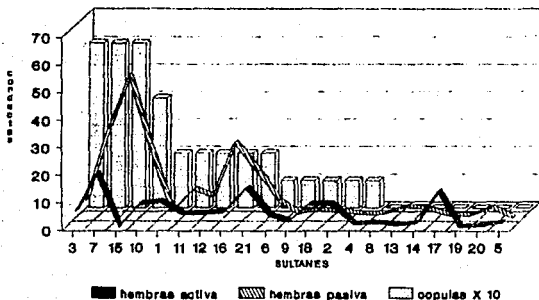


FIG. 25. NUMERO DE COPULAS Y VALOR DE LAS CONDUCTAS HACIA HEMBRAS DE 21 SULTANES.

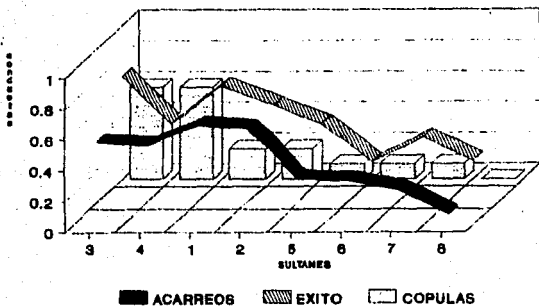


FIG. 26. NUMERO DE COPULAS Y VALORES DE ACARREOS Y EXITO DE 21 SULTANES.

4.3 INFLUENCIA DE LA TOPOGRAFIA EN EL EXITO REPRODUCTIVO.

Como se mencionó anteriormente la mayoría de las cópulas se realizaron en el agua y con hembras derivadas de grupos de flotación, por lo que los territorios que posean las cualidades específicas para la formación de estos grupos, favoreceran a incrementar el éxito del macho sultán. En la Figura 27 se representa la localización en los territorios de la zona C y D, donde se forman estos grupos en tres diferentes niveles de marea, así como la proporción de las cópulas registradas de los años 85 a 89 para cada Área territorial. Resalta que los territorios C1, C3 y D1, presentaron grupos durante las tres mareas, así como el mayor valor de apareamientos.

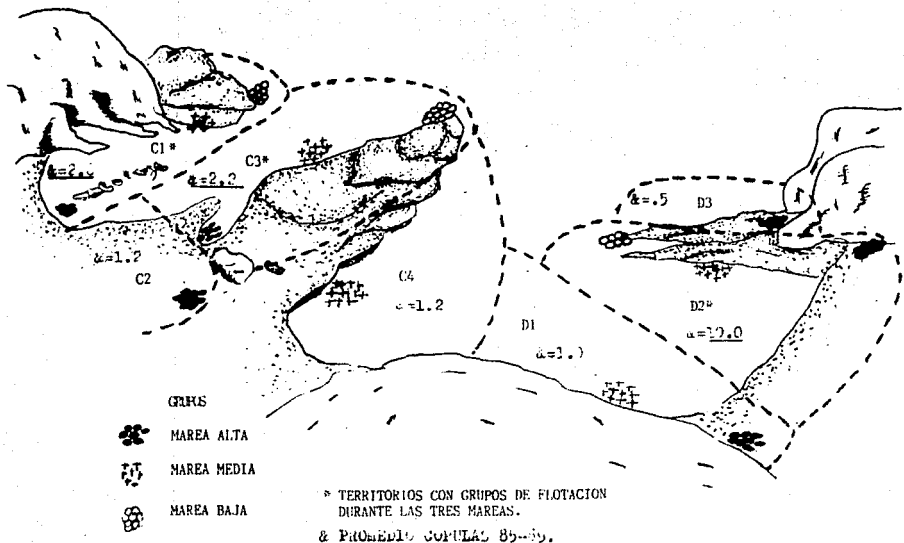


FIGURA 21. LOCALIZACION DE GRUPOS DE FLOTACION EN LAS ZONAS C Y D, EN TRES DIFERENTES NIVELES DE MAREA, LOBERA LOS CABLES, GOLFO DE CALIFORNIA.

Para conocer si además de las áreas acuáticas existe algún sustrato terrestre que promueva el éxito reproductivo de los machos se realizaron dos análisis; el primero enfocado a conocer las áreas de preferencia de las hembras, y el segundo con el objeto de conocer la relación entre el número de cópulas del sultán y los porcentajes de las características topográficas de su territorio. Para el primero se para analizó la distribución de las hembras, hembras con crío y críos en el territorio que se presentaron más cópulas (D2) en el año de 1989.

El Cuadro 19 y la Figura 28 muestran las Áreas de preferencia de las hembras y hembras con crío. Para la categoría de hembras adultas se distingue una preferencia al agua (26.6%), playas (24.1%) y barreras (18.04%), por su parte las hembras con crío se localizaron en mayor proporción en la playa (33.6%) y barreras (26.9%).

CUADRO 19. Sustrato de preferencia de las hembras adultas y hembras con crío en un territorio reproductivo de la lobera Los Cantiles, Golfo de California, verano de 1989.

categorias	topografía %					
	PLAYAS	CUEVAS	BARRERAS	ROCAS AISLADA	PISO ROCOSO	AGUA
HEMBRAS	26.61	12.93	18.04	4.81	13.53	24.06
HEMB./CRIO	33.61	15.54	26.88	13.36	10.08	0

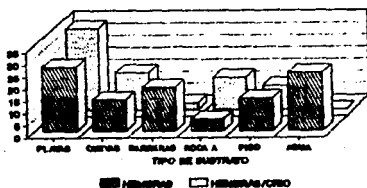


FIG 28. SUSTRATO DE PREFERENCIA DE LAS HEMBRAS Y HEMBRAS CON CRÍO EN UN TERRITORIO REPRODUCTIVO

El segundo análisis se representa en el Cuadro 20. se muestran las correlaciones entre las cópulas y los tipos de sustrato del Cuadro 4, se aprecia que no se consideró la parte acuática para el análisis, además se agruparon los sustratos de barreras, cuevas, y rocas aisladas en la categoría de sitios protegidos, ya que estas características ofrecen aislamiento y protección a hembras y crios.

CUADRO 20. Correlación (Spearman) entre las características topográficas de los territorios y su número de cópulas promedio por año.

CARACTERISTICAS	r
Sitios protegidos	0.36
Piso rocoso	-0.34
Cantos rodados	0.03
n=7	r=.714 p<.05 r=.893 p<.01

Para conocer si es más de una característica terrestre la que influye en el éxito reproductivo se realizaron regresiones lineales entre las cópulas y los factores, sitios protegidos/piso rocoso ($r=.95^*$), cantos rodados/piso rocoso ($r=.20$), sitios protegidos/cantos rodados. Sólo se obtuvieron valores significativos entre los apareamientos y el factor sitios protegidos/piso rocoso esto representa que al aumentar el sitio protegido en relación al piso rocoso se observa una tendencia a incrementar el número de cópulas en los territorios.

VIII. DISCUSION

1. BENEFICIOS DE LA TERRITORIALIDAD. EXITO REPRODUCTIVO. De acuerdo al Cuadro 2 el 95.5% de las cópulas fueron acuáticas, siendo el 70.5% de hembras derivadas de grupos de flotación, lo cual refleja la importancia del medio acuático para que los animales se sociabilicen y alcancen el éxito reproductivo.

Estos valores difieren a los reportados por Odell (1972) para las loberas del Pacífico, quien señala que el 60 % de las cópulas se realizan en agua. Esta diferencia se puede atribuir a que las temperaturas mayores del Golfo de California provocan una mayor estancia de las hembras en el agua para termorregularse, como lo señala Heath (1985) y, por consecuencia los animales tengan una mayor oportunidad de: que el macho detecte el estado estral de la hembra, se reconozcan, y, estimulen sexualmente en este medio.

La correlación positiva entre las cópulas y el número de días de grupo de flotación mostrada en el Cuadro 3 confirma la relación del medio acuático para las actividades sexuales, de tal manera que los machos que posean una parte acuática donde se formen estas congregaciones estarán favorecidos para obtener el éxito reproductivo. Aunque no se obtuvo correlación significativa entre el número de cópulas y el número de hembras en tierra, se aprecia una tendencia a relacionarse directamente. Este hecho señala que aunque no todas las hembras que se encuentran en un territorio copulan con el macho sultán, éste aumentará su posibilidad de alcanzar el éxito reproductivo si tiene un valor alto en el número de hembras. Estos resultados ponen de manifiesto la selección de las hembras hacia el macho sultán. Finalmente, el número de crios no es un parámetro directo del éxito del macho, lo cual puede reflejar que aunque un territorio tenga las características adecuadas para la crianza, el macho sultán no es el seleccionado por las madres para los apareamientos. Este hecho resalta la necesidad de iniciar los estudios genéticos que ayuden a conocer el éxito reproductivo de los sultanes.

2. COSTOS DE LA TERRITORIALIDAD

2.1. ADQUISICION DE LOS TERRITORIOS

2.1.1. DESCRIPCION TOPOGRAFICA DE LOS TERRITORIOS Como se mostró en el Cuadro 4, el tamaño de los territorios varió de 120 m² hasta 1925 m², estas diferencias en el tamaño de los territorios; señala la variedad de costos invertidos para el cuidado de las áreas territoriales, ya que ha medida que sea más grande el territorio, habrá más gasto energético en el patrullaje. Más adelante se discutirá si el tamaño de los territorios se relaciona con el éxito reproductivo de los machos. Por otro lado, estos valores son mayores a los 15 m² a 291 m² reportados por Odell (1972) para los territorios de la isla de San Nicolás. Esta diferencia refleja una mayor superficie de sitios disponibles para la reproducción en el Golfo de California.

Seis de los siete territorios presentaron áreas acuáticas durante marea media, además de obtener los porcentajes más altos, durante la marea alta todos presentaron áreas acuáticas. Estos resultados reflejan que los territorios con áreas acuáticas son los adecuados para realizar las actividades reproductivas. Esta condición concuerda con la frecuencia de los apareamientos en el medio marino mencionada anteriormente. Por otro lado puede reflejar que las actividades del macho sultán se desarrollen preferentemente en el medio acuático. La parte acuática también se relaciona con la termorregulación de los animales, ya que constantemente se registró a los individuos refrescándose en estas áreas. Cabe mencionar que el sultán del territorio que carecía de agua (C2) se refrescaba en la poza localizada dentro de su Área territorial. Finalmente la presencia de una parte acuática representa la salida al mar, permitiendo a hembras y juveniles salir a alimentarse. Las áreas acuáticas como condición de los territorios fue reportada anteriormente por Peterson y Bartholomew (1967) para las loberas del Pacífico.

El piso rocoso fue el sustrato que ocupó el segundo orden de cobertura, lo que representa la importancia de esta característica topográfica para el establecimiento de los territorios, su función principal es el descanso de los animales en tierra. El que sea preferente a las playas de cantos rodados para cumplir con esta función, puede deberse a que en el piso rocoso se localizan las barreras y pozas, lo cual le atribuye al territorio mayor variedad topográfica para cumplir con distintas funciones. Esta preferencia hacia el piso rocoso marca una diferencia con las loberas de Santa Cruz las cuales son en su mayoría de playas de arena, situación que puede propiciar diferencias en el comportamiento de los animales entre estas dos poblaciones.

La roca aislada, las barreras y las cuevas proporcionan protección a los animales, especialmente a los crios. En el Cuadro 4 se aprecia que el único territorio que no presentó roca aislada, obtuvo los valores más altos de barrera, lo cual señala la importancia de que existan en las áreas territoriales sitios indicados para la crianza.

La playa de cantos rodados se relaciona con los partos, trabajos anteriores (García y Aguayo, 1991b) demuestran que el 51% de los nacimientos se realiza en este sustrato, esta condición puede reflejar la facilidad de acceso que tienen las hembras preñadas a estas áreas. Finalmente las rocas sumergidas sólo se presentaron en los dos territorios más grandes, siendo en el mayor, reflejo de la gran superficie acuática.

Con todos estos resultados se puede inferir que los territorios de lobos marinos en la lobera Los Cantiles se caracterizan básicamente por la presencia de 3 sustratos: el área acuática, el piso rocoso, y las rocas aisladas. Estas tres características proporcionan a los animales sitios de sociabilización, especialmente de apareamientos, sitios de descanso, así como lugares propicios para la crianza. Más adelante se discute que tipo de sustrato puede favorecer al éxito reproductivo.

2.2 PERMANENCIA TERRITORIAL

MACHOS TRANSITORIOS. Las fechas de permanencia de los machos transitorios fuera del periodo de hembras receptivas (Figura 7), así como su permanencia territorial tan breve (2.4 ± 2.03 días, Cuadro 5), provoca la ausencia de éxito reproductivo de estos machos. Lo anterior sugiere que los machos transitorios ocupan los territorios para obtener una capacitación o jerarquía adecuada para el sostenimiento de territorios en temporadas subsiguientes.

La presencia de estos machos ya había sido reportada. Morales (1985) los describió para la lobera El Rasico distinguiendo también la presencia de machos subadultos con estas características a principios de mayo. De esta manera se propone una sucesión de machos de distintas edades al inicio de la temporada reproductiva, machos que ocupan las áreas territoriales con el objeto de adquirir jerarquía y experiencia. Estos desplazamientos entre machos finalizan cuando los machos adultos ya experimentados establecen sus territorios.

Esta forma de adquirir experiencia puede ser común para especies sociabilizadas en territorios reproductivos, como es el caso del lobo marino de Steiler Eumetopias jubatus (Gisiner, 1985), y para el lobo marino del Sur Otaria byrona Campagna y Le Boeuf (1987), especies a las que han sido reportados machos subadultos y adultos que se establecen en los territorios al inicio de la temporada.

MACHOS PERMANENTES. Se distinguieron a los machos permanentes tempranos y machos permanentes tardíos. Se pueden considerar como los ocupantes de los territorios definitivos. De acuerdo con la Figura 8 y el Cuadro 6, las fechas de mayor frecuencia de llegada para los machos permanentes tempranos coincide con la de inicio de los partos, condición que puede ser importante para el reconocimiento de la pareja, así como para que los machos promuevan la entrada de las hembras al estro. Estos individuos son los que se mantienen durante todo el periodo de apareamientos, situación que se refleja en ser la categoría que obtuvo el mayor porcentaje de machos exitosos, es decir los sultanes que tienen mayor probabilidad de copular. Su prolongada permanencia (62.9 días) representa un gasto energético alto, situación que sugiere que los machos de esta categoría deberán tener un ahorro en actividades desgastantes, más adelante se discute las variaciones conductuales entre las distintas categorías de los machos. El difícil desplazamiento de estos machos, permite inferir que son machos de alta jerarquía social.

Al comparar las fechas de establecimiento de los machos permanentes tempraneros con las registradas para la lobera de San Nicolas (Odell, 1972), se encuentra un adelanto de dos semanas para las loberas del Golfo de California. Respecto a las fechas de salida la frecuencia más alta se registró entre el 22 y 27 de julio, por lo que en el Golfo de California los territorios se prolongan por 2 semanas más, como también lo señala Zavala (1990). Por su parte el promedio de estancia para esta categoría de 62.9 ± 15.5 días, supera a las estimaciones para la lobera de San Nicolas: los 9 días informados por Peterson y Bartholomew (1967); y a la cifra posteriormente modificada por Odell (1972) para esta misma lobera siendo de 27 días de permanencia. Este autor también señala la estancia territorial del lobo marino de California como una de las menores en relación a otros pinípedos. Con lo reportado en este trabajo, la estancia del lobo marino común del Golfo de California es ahora una de las más prolongadas. Estas diferencias de las fechas de llegada, salida, así como el tiempo de estancia entre los machos permanentes del Golfo de California y las respectivas para los individuos de la costa de Estados Unidos, sugiere que las altas temperaturas del Golfo de California permite ampliar el periodo de reproducción de los animales, ya que se presentan las condiciones necesarias para que las hembras entren en estro y los machos permanezcan en celo.

De acuerdo con Odell (1972), una de las causas principales para que los machos abandonen los territorios es la necesidad de alimentarse. En el caso de la población del Pacífico los machos se desplazan hacia el norte para encontrar las áreas de alimentación (King, 1983). La alta productividad del Golfo de California a lo largo del año (Secretaría de Gobernación-UNAM, 1988), sugiere que los machos de esta localidad se alimenten ocasionalmente durante el periodo reproductivo. Esta inferencia se apoya con las observaciones de dos machos territoriales con indicios de haberse alimentado. El primero, un macho de la zona C en agosto de 86, quien mordisqueaba un pulpo en la boca, desgraciadamente se sumergió y no se pudo comprobar si se lo comió, sin embargo no observaron restos del cefalópodo en el mar; el otro registró se realizó en junio de 1989, cuando un macho escupió restos de peces, después de estar ausente en su territorio durante toda la mañana.

De igual forma, la alta productividad del Golfo sugiere que los machos se alimentan en áreas cercanas a las loberas de reproducción, desgastándose menos, lo que le permite obtener una estancia territorial más prolongada. Esta situación se ve apoyada por lo reportado por Zavala (1990), quien señala la presencia de los machos territoriales en las áreas reproductivas durante todo el año, excepto en invierno, para la Provincia Norte en el Golfo de California. Se recomiendan a lo largo del año, para aclarar esta variante.

Respecto a los machos permanentes tardíos, se registraron sólo 3 individuos (Cuadro 7), por lo que se sugiere continuar las observaciones de estos individuos, no obstante su llegada posterior y la ocupación de áreas donde no hay grupos de flotación, manifiesta que son machos competidores de menor jerarquía a los dueños del territorio que ocuparon, situación que no les permitió desplazarlos. Se registró la cópula en tierra de un macho, fenómeno que refleja que aunque no es común la formación de los grupos de flotación en sus áreas, los machos permanentes tardíos pueden aparearse con hembras disponibles en otros lugares.

MACHOS SUCESORES. De acuerdo con el Cuadro 8 y la Figura 9, las fechas de inicio para los machos sucesores oportunos se registraron desde la tercera semana de junio, su máximo se presentó en la cuarta semana de julio, situación que restringe su probabilidad de encontrar hembras receptivas y se refleja en un menor porcentaje de machos exitosos en comparación con los machos permanentes. No obstante el promedio de permanencia menor (16.8 ± 13.7 días), involucra costos más bajos, situación que le atribuye un equilibrio entre los gastos y beneficios de esta variante en la estrategia territorial. Con el objeto de conocer cuál es la variante más eficaz, más adelante se discute las diferencias conductuales entre estas dos categorías.

En comparación con la fecha de llegada de los machos sucesores del islote el Rasito reportada a partir de la tercera semana de julio, (Morales y Aguayo 1986), la sucesión en los Cantiles es prematura especialmente en la zona A, diferencia que puede ser resultado a la irregularidad de la zona, ya que en años anteriores fue una zona de solteros, por lo que los machos adultos entren frecuentemente en esta área.

Por su parte los machos sucesores tardíos presentaron el máximo de entradas durante la segunda semana de agosto cuando ya terminó el periodo de hembras receptivas, por lo involucra a machos sin posibilidad de copular. Estos individuos al igual que los machos transitorios, se proponen como adultos jóvenes que se encuentran adquiriendo experiencia y jerarquía, para posteriormente ocupar áreas territoriales permanentes. Lo anterior se apoya con el registro de dos machos (machos "Verano" y "Constelación", Cuadro 9 y Cuadro 7).

Los machos sucesores tardíos ya han sido registrados en otra lobera del Golfo de California (Morales y Aguayo, 1986), y también se han informado en la isla San Nicolás por Peterson y Bartholomew (1967), quienes reportan esta sucesión de machos como un fenómeno común a lo largo del período reproductivo. En otros otáridos se han reportado machos adultos que visitan las áreas territoriales después de que la mayor actividad reproductiva se ha presentado, siendo éste el caso para Arctocephalus spp. (Miller, 1975), Otaria byrona (Campagna et al., 1988) y Eumetopias jubatus (Gisiner, 1985), quien también señala que los beneficios obtenidos para estos machos es la facilidad de adquisición de un territorio reproductivo en los años subsiguientes a su ocupación. Situación que apoyaría lo propuesto en este estudio.

Por todo lo anterior se logra distinguir de acuerdo a la permanencia de los machos reproductores por lo menos tres variantes de la estrategia territorial: los machos permanentes tempranos, los machos permanentes tardíos y los machos sucesores oportunos.

Los permanentes tempranos ocupan los territorios desde el inicio del período reproductivo abarcando la mayoría del tiempo en que se presentan las hembras en estro, por lo que tienen una amplia posibilidad de aparearse, son machos con alta jerarquía por lo que son difíciles de desplazar.

La estrategia de los individuos permanentes tardíos reside en llegar más tarde a los territorios y ocupar los sitios con pocas hembras en grupos de flotación por lo que no sean defendidos por los machos permanentes tempranos, evitando el enfrentamiento directo pues su jerarquía es menor. Aunque estos machos también se encuentran en el período de hembras en estro, tienen menos posibilidad de copular.

Por su parte los machos sucesores oportunos establecen sus territorios al final de la temporada, desplazando a los permanentes ya cansados, o bien ocupando los territorios ya abandonados, por su permanencia tan corta durante el período reproductivo, tienen menos posibilidades de copular. Son de menor jerarquía que los permanentes pues evitan el enfrentamiento directo cuando los primeros se encuentran en buenas condiciones físicas.

Por otro lado la adquisición de la experiencia territorial y jerarquía se propone a través de estancias transitorias ya sea al inicio o al fin de la temporada, cuando no hay ninguna posibilidad de copular.

2.3. CONDUCTA GENERAL.

De las cuatro funciones, tres se consideraron de gasto energético: la de patrullaje, la relacionada con la atención del macho a las hembras y las agresivas. La de descanso implica la recuperación de energía por parte del macho. Además el patrullaje es la función donde predominan las exhibiciones conductuales.

De acuerdo con la Figura 10, la función activa que predominó fue el patrullaje, éste hecho implica por un lado, que el macho mediante exhibiciones conductuales puede anuenterar a intrusos sin tener que enfrentarlos o perseguirlos, ahorrando un gasto energético y promoviendo la economía territorial. Por otro lado el patrullaje también provoca la atracción de las hembras hacia su área territorial, sin tener que perseguirlas. La atención directa a las hembras (15%) refleja la interacción directa de los machos a las hembras mediante la cual pueden reconocerse y estimularse sexualmente.

Las agresiones fueron en su mayoría a manera de exhibición y con poco contacto físico, lo que refleja que la conducta es un indicador de agresión, promoviendo a que los individuos disminuyan el desgaste físico y ahorrar energías, características importantes en un sistema reproductivo como el del lobo marino común, en donde los machos territoriales no se alimentan durante éste periodo. Por su parte Peterson y Bartholomew (1967), señalan el uso de conductas agresivas estereotipadas para evitar la pérdida de los individuos. Por otro lado Peterson (1968) atribuye a los despliegues conductuales como los factores más importantes en el mantenimiento del territorio, ya que logró observar a un macho que aún sin colmillos posea un territorio reproductivo exitoso. El 2% de la agresividad puede reflejar la competencia entre sultanes, ya que aunque las exhibiciones conductuales durante el patrullaje evitan a los intrusos, se requiere el uso de conductas más agresivas para evitar y alejar a los machos intrusos que logren entrar a las áreas territoriales.

En relación al medio donde se desarrollaron las pautas conductuales, el promedio de los porcentajes de las 26 pautas conductuales realizadas por 21 machos sultanes. Indica que los valores más altos correspondieron al medio acuático (64.13%), comparadas con los valores para el medio terrestre (35.86%) en la Lobera Los Cantiles (Cuadro 12). Este hecho estaría indicando la tendencia de la población de Zalophus c. californianus en esta región del Golfo de California a sociabilizarse y realizar sus actividades reproductivas mayoritariamente en el medio acuático en contraste con lo realizado por la población de esta subespecie en la costa de California. Odell (1972) informó que en esa región los machos sultanes, solamente ejecutan actividades reproductivas en el agua en los escasos días calurosos. Estas diferencias y las mencionadas anteriormente en relación al medio donde se desarrollan las cópulas, sugiere la tendencia a la subespeciación entre estas dos poblaciones.

2.4 CONDUCTA TERRITORIAL AGONISTICA

2.4.1. Entrada de intrusos a los territorios.

CATEGORIAS DE INTRUSOS. En la Figura 11 se mostr6 la presencia de j6venes I, j6venes II, subadultos, adultos, asi como intrusos en grupo en los territorios. Es importante resaltar que para esta especie no habian sido reportadas agrupaciones de intrusos. Los grupos de machos solteros que entran a los territorios ya se habian reportado para otras especies como es el caso del lobo marino del sur Otaria flavescens (Vaz Ferreira, 1987; Le Boeuf y Campagna, 1988), y, para el lobo fino de Alaska Canis lupinus (Peterson, 1968). A diferencia de estas especies donde los grupos se conforman por subadultos para secuestrar crios y interaccionar con las hembras, la conducta y estructuras de los grupos de intrusos de Zalophus californianus, sugiere el agrupamiento de individuos para el aprendizaje de las pautas territoriales con lideres o con individuos que tienen un poco de m6s experiencia.

La presencia de todas las categorias de edad de los machos intrusos, sugiere que dentro de los territorios adem6s de realizarse funciones reproductivas, los animales se agrupan en ellos para efectuar distintas funciones dependiendo de la edad en la que se encuentren.

La entrada de j6venes I puede involucrarse con la lactancia fuera de tiempo a6n despu6s de haber sido destetados, esta interacci6n con las hembras concuerda con lo reportado por Morales (1990), quien indica que los j6venes y las hembras tienen un patr6n de fluctuaci6n similar a lo largo del periodo reproductivo. Otra causa de la presencia de los j6venes I en los territorios, aplicable tambi6n a los j6venes II, es la interrelaci6n con animales de su misma edad para el desarrollo de conductas agonisticas a manera de juego y aprendizaje, las cuales como lo sealan Peterson y Bartholomew, (1967) son realizadas desde sus primeros meses de vida, ya que la pr6ctica continua de los despliegues agonisticos le confieren una mayor efectividad. Por su parte los subadultos entran a los territorios tratando de tener un acercamiento sexual con las hembras, asi como para apreender el ritual agonistico y establecer las jerarquias desde sus etapas m6s j6venes. La presencia de intrusos adultos unicamente se present6 para desplazar a los machos ocupantes, siendo en realidad la 6nica categoria que puede ser competitiva.

RESPUESTA DEL MACHO TERRITORIAL. Como se indicó en la Figura 12, el macho persigue al intruso en un 81%, situación que refleja la alta agresividad de los machos territoriales durante el periodo reproductivo y la mínima tolerancia de los sultanes a machos de cualquier edad dentro de su territorio. Las amenazas son las pautas conductuales para evitar la entrada de los intrusos a los territorios resalta que son actividades sin contacto físico y de bajo costo energético, este hecho sugiere que los machos sultanes ahorran gastos territoriales al desarrollar esta conducta como alternativa para alejar intrusos de sus territorios. Se obtuvo una marcada mayoría de persecuciones en relación a las amenazas, hecho que era de esperarse pues cuando los intrusos ya están dentro de los territorios, poco sirve al macho sultán las conductas de prevención. Mas adelante se compara la efectividad entre la amenaza y la persecución, característica que se relaciona con la frecuencia en que se desarrolle cada una de ellas. Las persecuciones fueron más frecuentes que las amenazas, lo que manifiesta un mayor gasto generado por el macho. Por su parte las indiferencias se desarrollaron en la mayoría de las veces durante los momentos de descanso del macho sultán, este hecho manifiesta que los intrusos seleccionan el momento oportuno para entrar a los territorios y pasar inadvertidos. En otras ocasiones el sultán detectó y toleró la presencia de los intrusos, esta tolerancia puede implicar una estrategia del sultán para ahorrar energía, ya que aunque el macho no provoque el abandono de los intrusos en los territorios, estos salen tarde o temprano.

REACCION DEL INTRUSO ANTE LA RESPUESTA DEL MACHO. En la Figura 13 se observa que ante las persecuciones del macho sultán, las huidas fué el recurso más socorrido por el intruso abandonando activamente los territorios. Este hecho permite inferir que la persecución del macho sultán hacia el intruso es muy efectiva. Por su parte, cuando el macho sultán era indiferente, los intrusos salían la mayoría de las veces de una forma pasiva, y las pocas veces que permanecieron en los territorios se mostraban a la expectativa del macho, este hecho concuerda con los trabajos de Schusterman y Dawson (1968) para Zalophus californianus, quienes mencionan que la permanencia de los intrusos es tan larga como se mantengan inadvertidos visual y fónicamente, situación que también depende de la categoría del intruso, como se discutirá mas adelante.

La efectividad de la conducta agresiva de persecución confiere al macho sultán un equilibrio entre los costos y beneficios implicados en las conductas agonísticas, ya que aunque la persecución exige un gasto energético alto, fué la más frecuente de las tres al ser la más efectiva para ahuyentar intrusos. Por otro lado, el que los intrusos salgan aún sin ser agredidos por los sultanes señala que los intrusos no cumplieron el objetivo de establecer jerarquías a través de la ritualización. El abandono voluntario de los intrusos, apoya la infrencia propuesta anteriormente, la cual menciona que la indiferencia es una estrategia económica del sultán para ahuyentar intrusos.

ANÁLISIS POR CATEGORÍA DE INTRUSOS

RESPUESTA DEL MACHO. La Figura 14 muestra los porcentajes de los tres tipos de respuesta del macho territorial para los intrusos jóvenes, subadultos y adultos.

Persecuciones. Como se indicó en la Figura 12, las persecuciones fué la pauta conductual agonística más frecuentemente utilizada por los sultanes. Se aprecia que para las tres categorías de intrusos es la pauta que alcanza los valores más altos señalando que ante la entrada de intrusos, el macho sultán los persiguió sin importarle la edad. Este hecho corrobora que el sultán desarrolla conductas efectivas aunque sean de alto costo energético para alejar intrusos y mantener su territorio. Resalta en la Figura 14, que las categorías de menor edad fueron las más perseguidas, lo que sugiere que los jóvenes al no ser agredidos físicamente durante la persecución del sultán, no se preocupen por entrar de una manera oportuna o reaccionar ante la amenaza.

Amenazas. Para cualquier categoría las amenazas alcanzaron los valores más bajos, hecho que era de esperarse, pues cuando los intrusos ya están dentro del territorio es más efectivo que el macho persiga al intruso que sólo amenazarlo. No obstante los valores entre las categorías presentaron diferencias significativas, especialmente por los adultos quienes alcanzaron los valores más elevados, situación que implica el uso más difundido de las amenazas, por sultanes y machos adultos intrusos, ya que estas categorías son las de mayor experiencia en la ritualización y respeto de jerarquía.

Indiferencia. Como se muestra en la Figura 14, las tres categorías de intrusos obtuvieron valores similares de indiferencia del sultán, siendo marcadamente menores en relación con las persecuciones, lo cual apoya la gran agresividad desplegada por el macho ante la entrada de cualquier intruso. Resalta en la Figura 14, la tendencia de presentar mayor indiferencia las categorías de más edad, siendo que los machos adultos son los intrusos que presentaron los valores más altos de indiferencia. Considerando que en la mayoría de las indiferencias el intruso pasa inadvertido por el macho sultán, los adultos se sugieren como la categoría de mayor experiencia para entrar oportunamente a los territorios y poder ocuparlos. Este hecho se confirma con las observaciones de machos de sucesión que llegan días antes de su ocupación, presentando conductas de vigilancia hacia los territorios. Los resultados permiten inferir que la experiencia para entrar en los territorios de manera oportuna se va adquiriendo con la edad.

REACCION DE INTRUSOS ANTE LAS RESPUESTAS DE LOS MACHOS.

Ante la persecución. La Figura 15 muestra los porcentajes de reacción de los intrusos ante las persecuciones del sultán, resalta que todas las categorías huyeron del territorio en más de un 90%, hecho que comprueba la efectividad de esta conducta agonística del sultán para ahuyentar a los intrusos de cualquier edad. Aunque no se presentaron diferencias significativas entre las categorías, se aprecia en la Figura que los intrusos adultos huyeron en menor proporción lo cual a su vez propició una elevación significativa para el valor de salidas pasivas, este hecho puede implicar la resistencia de los adultos para abandonar los territorios pues es considerada la única categoría realmente competitiva, también este incremento en las salidas pasivas se relaciona con la ritualización entre adultos de las conductas agonísticas.

Ante la amenazas. Cuando los sultanes amenazaban a los intrusos (Figura 16), los jóvenes reaccionaron abandonando el territorio, hecho que señala la baja jerarquía de los jóvenes, así como la falta de experiencia en la ritualización agonística. Por su parte los intrusos adultos salen pasivamente más de la mitad de las veces, condición que sugiere el desarrollo del ritual agonístico de esta categoría y el macho sultán. Finalmente los subadultos permanecen en mayor proporción que los adultos, hecho que refleja su falta de experiencia en el uso de este ritual.

Ante la indiferencia. La Figura 17 muestra que ante las indiferencias todas las categorías salieron en mayor proporción que permanecieron, lo cual apoya el hecho de que la indiferencia sea una estrategia del sultán sin costo energético para que los intrusos abandonen el territorio. Se aprecia en la Figura que los subadultos son los intrusos que permanecieron con los valores más altos, situación que refleja su falta de experiencia por lo que permanecen en los territorios aún sin desarrollar el ritual agonístico. Por su parte los adultos salen más que permanecen, ya que al no haber realizado la ritualización y establecimiento de jerarquía, no les confiere ninguna ventaja permanecer en los territorios. Finalmente los juvenes es la categoría que sale con mayor frecuencia, hecho que refleja que es la conducta más activa en los territorios reproductivos.

2.4.1. Conducta agonística entre vecinos. Como se muestra en la Figura 18 los enfrentamientos sin contacto físico obtuvieron valores más altos que aquellos que presentaron contacto, hecho que refleja la relevancia de las exhibiciones de conducta ritual sin agresión directa para delimitar la jerarquías entre los machos en la sociabilización de la especie. Este fenómeno promueve el uso de actividades de bajo costo energético y el menor desgaste físico.

De acuerdo con el Cuadro 13, los vecinos nuevos que presentaron barreras topográficas tienen significativamente menos conductas agonísticas, que los que carecían de estas, situación que señala la influencia de la topografía en los límites territoriales. La disminución de conductas agresivas en territorios con barreras topográficas, confiere a los sultanes un ahorro energético en el mantenimiento territorial. Para las loberas del Pacífico, la disminución de agresividad entre vecinos con barreras topográficas ya había sido reportada por Peterson y Bartholomew (1967).

Al comparar el Cuadro 13 y 14, se encontró una mayor actividad agonística entre los machos vecinos por vez primera, que los vecinos en otras temporadas, tanto para el grupo con barreras topográficas, como para el que no las presentó. Lo anterior refleja la importancia de las experiencias previas y el aprendizaje de las pautas agonísticas, para que los sultanes reconozcan las jerarquías y establezcan sus límites territoriales con un mínimo costo energético. El que el macho tolere más a vecinos conocidos que a nuevos vecinos, sugiere que los lobos marinos responden al fenómeno denominado "querido enemigo" dentro de su estrategia territorial, fenómeno reportado en otras especies en donde se ha comprobado la reducción de los costos territoriales. Esta capacidad de los machos sugiere el aprendizaje de los individuos para llegar a obtener una economía territorial.

2.5 CONDUCTA TERRITORIAL ENFOCADA A LAS HEMBRAS. ACARREOS.

Considerando que tanto las cópulas, como los acarreos son en el agua, el que los machos acarreen a hembras solas en un porcentaje mayor que el correspondiente a hembras en grupo (Figura 15), permite inferir que el macho aprovecha estos acercamientos para reconocer y detectar el estado fisiológico de la hembra, así como para provocar la estimulación de la pareja para las actividades sexuales.

Como se mencionó en los resultados, cuando las hembras eran acarreadas no siempre permanecieron en los territorios, condición que refleja la libertad que tienen estas en transitar y seleccionar a los machos con los que copularán, ya que como lo menciona Fisher (1930), esta selección asegura de alguna manera la mitad de su descendencia. Por otro lado la selección sexual femenina promueve la competencia entre los machos, situación que favorece a que los territorios sean ocupados por machos sultanes de calidad y por lo tanto a mejorar la población.

3. VARIACION DE LA TERRITORIALIDAD

3.1 EQUILIBRIO ENTRE LAS CONDUCTAS.

Como se aprecia en la Figura 20 y el Cuadro 15 se obtuvo correlación inversa entre la función de atención a las hembras activo y las funciones de descanso y patrullaje pasivo. La primera correlación refleja que algunos machos disminuyeron su descanso para enfocar sus conductas a las hembras, este hecho resalta que la función más importante de los sultanes es la reproducción, de igual manera el que los machos disminuyan el patrullaje pasivo para atender hembras confirma esta condición, además el patrullaje pasivo es, en relación con las funciones restantes las de menor descuido del mantenimiento del territorio. La correlación inversa entre el patrullaje pasivo y la agresividad pasiva muestra dos opciones en la estrategia territorial, la primera caracterizada por un cuidado constante del territorio mediante el patrullaje pasivo, evitando la entrada de intrusos y presentar menos conductas agonísticas; y la segunda en la que los machos disminuyen su patrullaje y con ello aumenta la probabilidad de que entren los intrusos, hecho que se refleja en una alta inversión en las conductas agresivas.

Finalmente, los valores inversos entre las conductas pasivas de hembras y agresividad refleja por un lado, la importancia de que los sultanes aumenten sus actividades hacia las hembras disminuyendo otras, y por otro lado, que los machos territoriales que presentaron más conductas agresivas, disminuyeron sus conductas enfocadas hacia las hembras. Hecho que puede ser reflejo de que las hembras eviten a sultanes con alto grado de agresividad, esta situación responde al fenómeno de la selección de las hembras a los machos de mayor jerarquía y calidad, los cuales debido a su alta dominancia, presentan menos conductas agonísticas ofreciéndoles a las hembras un territorio con las características adecuadas para la crianza.

Las correlaciones obtenidas en el Cuadro 15 y la Figura 20 representa la interacción que existe entre las funciones conductuales, es decir que cuando los machos varían los valores de alguna función, tendrán que modificar los valores correspondientes a la función interrelacionada, este hecho señala el equilibrio entre los gastos generados por las actividades y la recuperación del sultán.

3.2 VARIACION INDIVIDUAL DE LA CONDUCTA .

Como se mostró en el Cuadro 16, la conducta de los machos varió entre sí de una manera significativa, lo que indica la plasticidad que tiene la especie para administrar las distintas actividades territoriales, las cuales son efectuadas a través de patrones conductuales definidos y estereotipados. Estos resultados se apoyan en lo señalado por Lorenz (1966), quien describe la conducta como patrones instintivos y aprendidos que se modifican dependiendo del medio, para este estudio los machos muestreados presentaron diferencias en el tamaño y características topográficas de los territorios, condiciones que pueden influir en la conducta de los machos.

La variación en las conductas repercute en el éxito reproductivo de los individuos, más adelante se discute cuales son las conductas que favorecen a la adquisición de las cópulas.

Al analizar casos particulares, se mencionó en los resultados que el macho sucesor oportuno, obtuvo los valores más altos en las tres conductas; los relacionados con los acarreos reflejan la gran actividad desplegada para atraer hembras, ya que tiene pocas posibilidades de encontrar hembras en estro; por otro lado sus valores altos de intrusos y enfrentamientos representa la gran competencia durante el período de sucesión. En relación al macho permanente más exitoso resalta los valores altos de intrusos, hecho que se relaciona con la gran competencia que tiene éste territorio al ser uno de los más favorecidos para la formación de los grupos de flotación. Los machos analizados ocuparon el mismo territorio, por lo que su diferencia conductual se atribuye principalmente a la disponibilidad de hembras en estro, es decir las hembras influyen directamente en la conducta de los machos. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Peterson y Bartholomew (1967) para la lobera de San Nicolás, quienes reportan que la conducta de los machos se ve estrechamente relacionada con la presencia de las hembras. Por otro lado los valores mayores de intrusos y enfrentamientos del macho sucesor se relacionan con el momento en que hay más competencia, al llegar un mayor número de machos.

3.3 VARIACION CONDUCTUAL ENTRE MACHOS PERMANENTES Y SUCESESORES.

De acuerdo al Cuadro 17 se encontraron diferencias significativas entre las conductas de los machos permanentes y sucesores. Los permanentes obtuvieron valores menores en conductas agonísticas, mientras que su patrullaje de manera pasiva fue mayor, lo que refleja que esta categoría utiliza más este tipo de conductas estereotipadas de aparente bajo gasto energético para el cuidado del territorio, permitiéndoles mantenerse por más tiempo en él. Lo anterior demuestra un gasto menor en sus actividades. Esta situación se ve asociada al diferente tiempo de permanencia de cada categoría; el costo de los permanentes es mucho mayor por lo que deberán ahorrar en sus actividades, condición que se refleja en un descanso mayor.

Los valores mayores de la agresividad pasiva en los machos sucesores sugiere una mayor competencia durante su estancia, (Figura 20) la cual es ocasionada por la llegada de machos adultos dispuestos a ocupar los territorios, estas actividades de alto costo energético puede realizarlas debido a su corta permanencia.

Tanto las variaciones individuales como las variaciones por categoría de machos en la estrategia territorial, pueden responder al concepto de Estrategia Evolutivamente Estable (EEE) discutido por Parker (1986). Una EEE se define como la estrategia adoptada por la mayoría de los miembros de una población. En los sistemas biológicos las EEE pueden ser puras o mezcladas, las primeras sólo tienen una alternativa en ciertas condiciones; mientras que para las estrategias mezcladas, existen vías alternativas para realizar la acción, bajo una condición dada. Como resultado se obtienen individuos con diferente adecuación, pero en conjunto la población se encuentra en equilibrio.

Con los resultados obtenidos en el presente estudio se puede inferir que la estrategia territorial de los machos de lobo marino, es una Estrategia Evolutivamente Estable mezclada, con, por lo menos dos formas alternativas. La primera, caracterizada por los machos permanentes, los cuales para la obtención del éxito reproductivo se encuentran en los territorios durante la mayor parte de la temporada reproductiva abarcando completamente el período de partos y cópulas, con un gasto energético grande generado por el número alto de días de permanencia, pero con bajos costos en relación a la conducta agonística. Y la segunda, la presentada por los machos sucesores, los cuales se establecen en los territorios al final del período de cópulas, presentan una permanencia corta, lo que les permite efectuar gastos en conductas agonísticas de alto costo energético.

De acuerdo a las características de los machos, podrán realizar una u otra variante, para la estrategia de los machos permanentes se proponen individuos de un alto grado jerárquico y experiencia, para que de esta manera puedan sostener el territorio durante una larga permanencia, estas características implican machos adultos maduros experimentados.

Por su parte la variante de los machos sucesores, es caracterizada por machos que despliegan un gran gasto energético en conductas agresivas durante un período muy corto de tiempo, es decir involucra a machos adultos jóvenes que aún se encuentran estableciendo su jerarquía.

Estos resultados señalan que las dos variantes de la estrategia territorial se desarrolla por los machos sultanes a lo largo de su vida reproductiva, dicho en otras palabras, existe a lo largo de la vida reproductiva de los machos territoriales de los lobos marinos dos facetas o variantes en la estrategia territorial, la primera realizada en sus etapas de sultán joven y sin experiencia y la segunda cuando el macho ya maduro ha adquirido una mayor jerarquía y experiencia reproductiva.

4. OPTIMIZACION DE LA TERRITORIALIDAD.

4.1 PERMANENCIA TERRITORIAL. Se aprecia en la Figura 22 una tendencia de aumentar el porcentaje de los machos exitosos conforme aumenta su permanencia lo anterior implica que entre más tiempo los machos permanezcan en los territorios, más oportunidad tendrán de copular. También se aprecia en la Figura que en el intervalo de mayor duración disminuye el porcentaje de los machos exitosos, condición que era de esperarse pues las estancias muy prolongadas abarcan periodos sin hembras en estro (principalmente en mayo y agosto), tal como se aprecia en la Figura 23. situación que causa un gasto innecesario de energía. De esta manera se infiere que para que los machos sultanes puedan hacer más eficiente su estrategia territorial, deberán estar presentes las fechas en que se encuentre el mayor número de hembras para poder detectar su estado fisiológico. Dicho en otras palabras, el estado fisiológico de las hembras condiciona la conducta del macho.

Con lo anterior se esperaría que los machos que están presentes desde la tercera de junio, y principalmente en la tercera de julio, son los machos que copulan con mayor frecuencia. Los resultados muestran que los machos exitosos abarcan de la tercera semana de mayo para salir en la cuarta de julio, lo que representa cuatro semanas de adelanto al periodo de hembras receptivas. Este adelanto sugiere que los machos lleguen desde el momento del parto para interactuar con las hembras y promover a que estas entren en estro. Al analizar a los machos que obtuvieron mayor número de copulas, es decir a los más eficientes, se aprecia que llegaron principalmente en la cuarta semana de mayo, es decir dos semanas más tarde, situación que refleja que los machos que obtienen más copulas son también los que reducen su periodo de permanencia y por tanto economizan el gasto territorial.

4.2 CONDUCTA TERRITORIAL

4.2.1 Influencia de las conductas agonísticas en el éxito reproductivo La correlación inversa entre las cópulas y la agresividad (Figura 24), representa que los machos que tienen menos despliegues con los intrusos, obtienen un mayor éxito reproductivo. La baja agresividad del macho puede reflejar una alta jerarquía y por tanto una alta calidad del individuo, situación que puede favorecer a que las hembras lo seleccionen. Por otro lado esta baja agresividad también se relaciona con la baja frecuencia de peleas entre vecinos, y entradas de intrusos en los territorios, estas características proporcionan a las hembras tranquilidad territorial para la crianza y el descanso de las mismas.

4.2.2 Influencia de las conductas enfocadas a las hembras en el éxito reproductivo La correlación significativa entre las actividades enfocadas a las hembras, los acarreos, éxito, y las cópulas (Cuadro 18, Figuras 25 y 26), demuestra la importancia que tiene el cuidado del macho hacia las hembras, ya que este cuidado favorece al reconocimiento entre la pareja y a la estimulación fisiológica de los individuos hacia las actividades sexuales. Esta característica puede señalar que en los lobos marinos la sociabilización previa a los apareamientos es un comportamiento común de la especie.

4.3 INFLUENCIA DE LA TOPOGRAFIA EN EL EXITO REPRODUCTIVO

Los valores más altos de apareamientos en los territorios donde se forman grupos de flotación durante las tres mareas mostrados en la Figura 27, confirma la importancia del medio acuático para la realización de las actividades reproductivas, así como el papel determinante de estos grupos para que los machos detecten a las hembras en estro y realicen las actividades de cortejo.

En el Cuadro 19 y la Figura 28 se muestran las características topográficas que prefieren las hembras y machos con crío en la parte terrestre del territorio. La predominancia de las dos categorías a los sitios protegidos, refleja la importancia de este sustrato para que la lactancia, crianza y descanso se realice en un lugar seguro, esta situación confiere a los machos con territorios que contengan estas formaciones una mayor posibilidad de copular al encontrar hembras que puedan ser inseminadas. Como se mostró la Gráfica, las hembras prefieren las playas de cantos rodados a los pisos rocoso, característica que puede relacionarse con la vía de acceso más fácil para pasar de la parte acuática hacia la parte terrestre, ya que las playas presentaron una pendiente suave, mientras que para llegar al piso rocoso, los animales tenían que brincar, especialmente durante las mareas muy bajas.

Durante el presente estudio el territorio 2D fue el que presentó más cópulas en todas las temporadas (García, en elaboración) por lo que se infiere que además de las cualidades del macho, las características del territorio son determinantes para la atracción a las hembras. Esta condición que concuerda con el modelo propuesto por Orians (1969 en: Krebs y Davies, 1978) para los territorios reproductivos, quienes mencionan que las hembras no solamente seleccionan al macho, sino también las características territoriales, ya que un territorio de calidad que es competido entre machos asegura las cualidades del macho.

Para el segundo análisis, no se encontró correlación entre las cópulas y los distintos sustratos (Cuadro 20), es decir no hay un sustrato terrestre específico que promueve el éxito reproductivo, no obstante al realizar la relación entre los factores de parejas de sustratos se obtuvo una tendencia a aumentar las cópulas conforme se incrementa los sitios protegidos en relación al sustrato rocoso. Estos resultados concuerdan con lo mencionado anteriormente, las hembras receptivas prefieren los sitios protegidos para la crianza y la lactancia.

Finalmente el análisis de conductas agonísticas entre vecinos (Sección 2.4.2) comprueba la importancia de las barreras naturales para promover a un ahorro en los gastos territoriales y por lo tanto a un mayor éxito reproductivo.

IX. CONCLUSIONES

1. El 95.5% de las cópulas observadas en las zonas A, B, C y D de la Lobera Los Cantiles durante los veranos 85 a 89 se desarrollaron en la parte acuática de los territorios.
2. Los grupos de flotación son congregaciones de más de dos hembras que flotan sin movimiento en las áreas acuáticas sin oleaje de los territorios reproductivos.
3. La presencia de los grupos de flotación promueve a las actividades sexuales y es un reflejo confiable del éxito reproductivo de los machos sultanes. El 70.51% de las hembras que copularon derivaron de estos grupos.
4. La presencia de las hembras en la parte terrestre de los territorios durante toda la temporada de reproducción no es un parámetro confiable del éxito reproductivo de los machos.
5. Actualmente el número de crios no se considera un indicador directo del éxito de los sultanes, sin embargo a través de la técnica genética sería un parámetro confiable.
6. La superficie promedio de los territorios es de 540 m², la mayor reportada para la especie.
7. Los territorios de reproducción en los Cantiles se caracterizan por la presencia de tres sustratos, siendo estos en orden de importancia: El área acuática, el piso rocoso y las rocas aisladas. En el primero se desarrollan las actividades de reconocimiento y estimulación de los machos. El piso rocoso y las rocas aisladas, proporcionan a las hembras los mejores sitios para la crianza.

8. Se distinguieron 3 variantes de la permanencia de los machos adultos que presentaron conducta territorial: machos transitorios, machos permanentes y machos sucesores.

9. Los machos transitorios entraron y salieron a los territorios con mayor frecuencia en la tercera semana de mayo. Su estancia promedio fue de 2.4 ± 2.03 días. Fueron fácilmente desplazados por otros sultanes. No copularon y representaron el 17.5% de la muestra.

10. Los machos permanentes se clasificaron a su vez en tempraneros y tardios. Los primeros fueron sultanes de alta jerarquía que llegaron desde finales de mayo para permanecer durante el periodo de partos y cópulas. Son machos experimentados difíciles de desplazar y salieron con mayor frecuencia en la cuarta semana de julio. Su estancia promedio fue de 62.9 ± 15.5 , la más extensa reportada para la especie. Representaron el 42.1 % de la muestra y el 41.68% de estos machos copuló. Su larga permanencia en los territorios implicó un gasto energético alto, el cual se reflejó en el uso de pautas conductuales de gasto moderado (patrullaje), además de presentar en raras ocasiones pautas agonísticas energéticas. Los individuos permanentes tardios fueron sultanes de baja jerarquía que llegaron a los territorios en la tercera de junio, cuando los tempraneros ya se habían establecido. Ocuparon las áreas de los territorios desfavorecidas para la formación de los grupos de flotación. Salieron en julio y agosto, obteniendo un promedio de permanencia de 34 ± 14.7 días. Representaron el 2.6% de la muestra. El 33.3% copuló.

11. Los machos sucesores fueron sultanes jóvenes que clasificaron en oportunos y tardios. Los oportunos ocuparon los territorios al desplazar a los permanentes a finales de la temporada, o bien, se establecieron en los territorios abandonados. Llegaron con mayor frecuencia en la cuarta semana de julio y salieron en la primera de agosto, obteniendo una permanencia promedio de 18.8 ± 13.7 días. Abarcaron el final del periodo de cópulas. Representaron el 20.2% de los machos. El 13.24% se apareó. Los machos sucesores tardios se establecieron de la primera a la cuarta semana de agosto con una duración promedio de 6.7 ± 4.1 días. No abarcaron el periodo de apareamientos. Representaron el 17.54% de los sultanes.

12. La estrategia de los sultanes permanentes (tempraneros y tardíos) y la de los sucesores oportunos son las utilizadas para la adquisición del éxito reproductivo. Por su parte, la correspondiente a los machos transitorios y los sucesores tardíos se proponen como estrategias para adquirir experiencia y jerarquía territorial. A lo largo de la vida reproductiva de los machos hay dos facetas de la estrategia territorial, la primera, realizada en su etapa de sultán joven a través de la cual adquiere experiencia y jerarquía. Y la segunda por machos maduros y con experiencia a través de la cual adquieren el éxito reproductivo.

13. La conducta territorial de los machos se describió en 26 pautas; las cuales se agruparon en 4 categorías funcionales: descanso, patrullaje, actividades enfocadas a las hembras y agresividad. El descanso adquirió el mayor porcentaje (43.12%), implica la recuperación del macho. El patrullaje fue la función activa que predominó (39.17%), es la categoría que agrupa pautas de gasto energético moderado, implica el cuidado del territorio ante intrusos, la delimitación de las fronteras ante los vecinos, y la exhibición y atracción hacia las hembras sin tener contacto físico. Las actividades enfocadas a las hembras presentaron el 15.35%, dentro de esta clasificación se agruparon las conductas de relación evidente con las hembras, especialmente las sexuales. Finalmente, la función agonística

fue la de menor porcentaje (2.36%), agrupa conductas energéticas relacionadas con alejar competidores.

14. El 61.76% de las conductas territoriales se desarrollaron en el agua, situación que confirma la importancia de la parte acuática del territorio.

15. Se reportaron la entrada de intrusos jóvenes Fase I y II, subadultos, adultos y, por vez primera para la especie, se observaron entradas de intrusos en grupo. Se propone la entrada de los adultos y subadultos para adquirir una jerarquía social o desplazar al macho territorial. En el caso de los jóvenes para el aprendizaje de las pautas conductuales territoriales.

16. Las respuestas de los sultanes para alejar a los intrusos fueron: persecución, amenaza e indiferencia. La persecución fue la más frecuente (81%), implica un mayor gasto energético pero una mayor efectividad. La indiferencia (14%) implicaba la entrada de los intrusos cuando el macho descansaba, o bien la tolerancia del macho a intrusos. Las amenazas (5%) se caracterizaron por conductas ritualizadas de gasto energético moderado.

17. Ante la respuesta de los machos, los intrusos frecuentemente abandonaron el territorio en forma de huida o salida moderada. Pocas veces permanecieron en los territorios. Cuando los machos persiguieron a los intrusos, los intrusos reaccionaron en un 97% con huidas, confirmando la efectividad de la conducta. Ante la amenaza, el intruso huyó en un 59% y ante la indiferencia, los intrusos salieron moderadamente en un 79%.

18. Cuando los intrusos jóvenes entraron a los territorios, el sultán los persiguió en un 84%, reaccionando los jóvenes a su vez con huidas (96%). Las pocas ocasiones que fueron amenazados (4%) huyeron en mayor frecuencia (70.5%). Cuando los sultanes fueron indiferentes (12%), los jóvenes salieron (88.5%) de manera pasiva. La categoría de jóvenes fué la de mayor tránsito en los territorios. A la entrada de los subadultos el sultán frecuentemente persiguió (70%) provocando la huida de los intrusos (98%). Amenazó sólo en un 7%, reaccionando a su vez los subadultos con la permanencia (53%), reflejando su poca experiencia para la ritualización. Finalmente, el macho fué indiferente en un 22%, los subadultos salieron en un 55% de las ocasiones. Los intrusos adultos fueron perseguidos en un 63%, reaccionando con la huida (91%). Al ser amenazados (12%) los adultos frecuentemente salieron de manera pasiva (67%). El sultán fué indiferente en un 25%, hecho que refleja la experiencia de los adultos para entrar oportunamente. La indiferencia provocó la salida de los intrusos en un 62%.

19. La mayoría de la conducta agonística entre sultanes vecinos fue sin contacto físico (93%), hecho que refleja la frecuencia de la ritualización en la estrategia territorial. La frecuencia de las pautas agresivas entre sultanes vecinos cuando presentaron barreras topográficas en sus fronteras, y cuando los vecinos ya se conocían, es decir que se aplica el fenómeno de "querido enemigo".

20. Los machos sultanes guían hacia sus territorios a las hembras que nadan cerca de estos (acarreos), el 55% de las veces las hembras permanecieron en ellos. Los machos aprovechan estos acercamientos para detectar el estado fisiológico de las hembras y estimularlas sexualmente.

21. Se comprueba el libre tránsito de las hembras en los territorios, hecho que apoya la selección de las hembras a los machos y promueve la competencia entre los sultanes.

22. Se muestran evidencias de que al aumentar las conductas de los sultanes enfocadas a las hembras, se disminuye el descanso y el patrullaje. Cuando aumenta la agresividad disminuye el patrullaje y las conductas enfocadas a las hembras. Hecho que señala un equilibrio entre los gastos generados por las actividades territoriales y la recuperación del sultán, lo cual se conoce como equilibrio entre las funciones conductuales.

23. Se muestran evidencias de que la conducta territorial individual entre 21 sultanes varió significativamente.

24. Se obtuvo variación significativa entre la conducta de los machos permanentes y los sucesores, diferencia que radica en los valores menores de las conductas agonísticas y mayores en el patrullaje pasivo de los permanentes. Estas diferencias se relacionan con la variación de permanencia de cada categoría, los sultanes permanentes tienen una estancia mayor.

25. Las diferencias conductuales entre los machos permanentes y sucesores, así como las diferencias individuales de los permanentes, refleja que la estrategia territorial de los machos es una estrategia evolutivamente estable (EEE) mezclada, con por lo menos tres formas alternativas, la de los machos permanentes tempraneros, la de los permanentes tardíos y la de los sucesores oportunos.

26. Los factores que favorecen el éxito reproductivo de los machos territoriales son:

A) Para la estrategia de machos permanentes tempraneros es llegar a los territorios en la cuarta semana de mayo obteniendo una estancia entre 76 y 85 días, duración que permite al macho estar presente desde el inicio de los partos para interactuar con las hembras y estimularlas, así como abarcar el periodo cuando se encuentra el mayor número de hembras en estro.

B) Aumentar las conductas enfocadas a las hembras, y disminuir las conductas agonísticas.

C) La ocupación de territorios con lugares acuáticos disponibles para la formación de grupos de flotación y sitios protegidos (roca aislada y piso rocoso) adecuados para la crianza.

27) Los factores que reducen el Costo territorial son:

A) Disminuir la estancia territorial, tratando de abarcar las fechas del máximo de nacimientos (tercera de junio) y máximo de copulas (tercera de julio).

B) Ocupar territorios con barreras naturales y con vecinos inmediatos ya conocidos, lo que promueve a reducir las conductas agresivas.

C) Disminuir los enfrentamientos entre vecinos pero incrementar las de patrullaje, las cuales son conductas de menor gasto energético que también señalan las fronteras de los territorios.

D) Enfocar las conductas más agresivas hacia los intrusos adultos, mientras que para los jóvenes invertir conductas menos costosas como la amenaza.

28. Las variaciones de la permanencia y conducta de los sultanes, así como las diferencias de las características de los sustratos territoriales entre la Lobera Los Cantiles y la de la Isla San Nicolás sugiere una tendencia a la especiación por lo que se recomienda iniciar estudios de genética comparativa.

29. Se sugiere iniciar estudios sobre la formación de grupos de flotación en otras loberas del Golfo de California y del Pacífico.

30. Es importante alargar el periodo de observación de las fechas de llegada y salida de los machos territoriales y ampliar la muestra de individuos observados.

31. Se recomienda continuar con los estudios sobre la entrada de intrusos en grupo a los territorios para determinar su función.

32. Se sugiere iniciar los estudios sobre la bioenergética de las pautas conductuales para conocer con claridad los gastos de energía provocados por las diferentes actividades.

33. Se recomienda individualizar a los machos sultanes con precisión para conocer su comportamiento reproductivo a lo largo de su vida. De igual manera es importante la individualización de las hembras para conocer el proceso de selección sexual.

X AGRADECIMIENTOS

Definitivamente gracias a la paciencia de mi familia, y a aquellos que no pudieron esperarme...

A lo largo de este trabajo conté con tantas personas que participaron de una u otra manera, además de conocer a muchas otras en los impresionantes lugares del Golfo de California, que agradezco sinceramente a aquellos que no sean mencionados.

Inicialmente agradezco a todo el personal del Laboratorio de Mamíferos Marinos, compañeros entusiastas que comparten conmigo el gusto por estas espectaculares criaturas.

Agradezco especialmente al Dr. Aguayo, quien me inició en este campo y ha guiado pacientemente a lo largo de este trabajo con gran dedicación y abierta amistad. Sinceramente gracias por los consejos y numerosas hueveadas durante la asesoría de mi tesis.

Al M. en C. Benjamín Morales Veja, amigo incondicional y maestro que cuidadosamente me preparó y formó en el trabajo de campo y gabinete en el ámbito específico de los lobos marinos, así como a sus valiosas correcciones en su carácter de sinodal. Igualmente expreso mi agradecimiento a los biólogos Luis F. Bourillón M. y Alfredo Zavala G. por sus valiosos consejos y enseñanzas, así como los gratos momentos que compartimos juntos como compañeros de trabajo y grandes amigos.

A Arturo Vargas C. y Margarita Sánchez A. quienes forman parte del proyecto de investigación del lobo marino, teniendo la oportunidad de trabajar en conjunto durante varios años. También agradezco a Sergio Nolasco P., Rafael Campos, Lourdes Flores O., Nelly Valdéz T., Alejandro Torres G., Guillermo Sosa B., Sergio P., Cristina Gomar, Gisela Haackel, Livia Franco, colegas y amigos que participaron incondicionalmente en el difícil trabajo de campo, de la misma manera agradezco a los alumnos que contribuyeron al trabajo.

Con gran admiración y cariño agradezco a la Dra. Francisca Fekes por su valioso asesoramiento en la metodología y redacción. De igual manera agradezco a la Dra. Carolin Heath por transmitirme desinteresadamente sus amplios conocimientos sobre el lobo marino.

También agradezco a colegas y amigos que participaron de una u otra manera con el estudio de campo, haciendo más llevadera nuestra estancia en la Isla. Gabriela Montaña, Bruno Castresana, Carmen Pozo de la Tijera, Juan Carlos Martínez C. Alejandro Martínez, Gerardo Pozo de la Tijera, A. Alida Rosales, Armando Jaramillo, Francisco García y Samuel Ch., alumnos del colega y amigo M. en C. Jorge Urban R., de la Universidad Autónoma de Baja California, La Paz, B.C.S. quienes contribuyeron en la toma de datos.

A los vecinos de Isla Rasa, en especial a Emilio Tobón G. quien participó con inigualable entusiasmo en la temporada de 1987. A la Dra. Enriqueta Velarde por apoyar el Proyecto para su financiamiento a través de Conservación Internacional. Un agradecimiento especial a nuestros colegas y amigos del Instituto Tecnológico de estudios Superiores de Monterrey campus Guaymas, especialmente al Dr. Lloyd Findley y a Omar Vidal, quienes además de ofrecernos su ayuda incondicional durante nuestra estancia en Guaymas, nos ofrecieron una amistosa compañía. Al Maestro Adolfo Grandos y al Dr. Efraín Alvarez Berrego del C.I.C.E.S.E. por su confianza y apoyo para la medición de parámetros climáticos.

Un afectuoso agradecimiento a la tripulación de los barcos José Andrés, Felipe Angeles, santa Mónica, Erick, Poseidón, quienes además de ofrecernos su desinteresada amistad nos brindaron víveres y material de sobrevivencia. Brindo un especial espacio a mis más que amigos, a mi "familia", los pescadores de Puerto Refugio, a Chema, Nelo, Chivo, Chuy, Pablito, Héctor, Junior, Burro y a todos aquellos que me hicieron sentir como en casa, especialmente al Pulga, quien nos dejó un grato recuerdo, a su memoria...

A mis sinodales Carlos Alvarez F., Ricardo Mondragón y Jose Luis Osorno, por su valioso tiempo y cuidadosa corrección a los borradores de mi Tesis. También deseo agradecer a Jesus Serrano por sus colaboraciones en la estadística.

Este trabajo no habría podido ser realizado de no haber sido apoyado por la Secretaría de marina, quien dispuso de sus embarcaciones para el traslado del personal y equipo desde el puerto de Guaymas, Son. hasta la Isla Angel de la Guarda. En especial a todo el personal de la Sexta Zona Naval, a las patrullas P-01, P-10, P-08, P-14 quienes participaron intensamente durante este trabajo. De igual manera agradezco al CONACYT cuyo apoyo económico en el proyecto PCEBNA-021326 durante 1985 fué indispensable, además de apoyarme con una beca durante la realización de mi tesis. Mi más sincero agradecimiento a los directivos de Productos Lácteos Deshidratados, en especial al Sr. Norman González por su apoyo por los donativos aportados. Al Sr. Alvarez del Castillo, quien teniendo a cargo la dirección de las tiendas de autoservicio de la UNAM colaboró para el financiamiento de este trabajo.

Finalmente agradezco a aquellos que lograron hacer posible este trabajo, en especial a los lobos marinos y habitantes amigos de la Isla Angel de la Guarda.

XI REFERENCIAS

- Aguayo L., A. 1982. Biología de los Mamíferos Marinos en el Pacífico Mexicano. Programa de Investigación. No publicado. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. 12 pp.
- Aguayo L., A. 1984. Reproducción de Zalophus californianus en la Isla Angel de la Guarda y de la Phoca vitulina en la Bahía de Todos Santos en Isla San Martín. B.C. Proyecto de Investigación. CONACyT PCECBNA-02132. No publicado. Laboratorio de Vertebrados. Facultad de Ciencias, UNAM. 13 pp.
- Aguayo L., A. 1989. Los mamíferos marinos y las pesquerías. pp 59-64. En: Memorias del VI Simposio sobre Fauna Silvestre. Fac. Med. Vet. UNAM. México, D.F.
- Aguayo L.A., B. Morales V., L.F. Bourillon M., A. Zavala G. y M.C. García R. 1985. Ecología del lobo marino en la Isla Angel de la Guarda. Proyecto de Investigación. No publicado. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. 13 pp.
- Alcock, J. 1989. Animal Behavior: An Evolutionary Approach. Fourth Edition. Sinauer Associates. Mass. 596 pp.
- Aurióles G., D. 1982. Contribución al conocimiento de la conducta migratoria del lobo marino de California Zalophus californianus. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S. 74 pp.
- Aurióles G., D. 1988. Behavioral Ecology of California Sea Lions in the Gulf of California. Ph. D. Thesis. University of California. Santa Cruz. 174 pp.
- Aurióles, G. D., C. Fox, F. Sinsal y J. Fith. 1981. Alimentación del lobo marino de Isla Isototes, B.C.S. Informe General. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California., La Paz, Baja California Sur. 17 pp.
- Campagna, C. y B.J. Le Boeuf. 1988. Reproductive Behavior of Southern Sea Lions. Behavior. 104 (3-4) 233-261.
- Campagna, C., Le Boeuf B. J., y H.L. Carpozzo. 1988. Group Raids: A mating Strategy of male southern sea lions. Behavior. 105 (3-4): 225-249.

- Clutton-Brock T.H. 1985. Éxito reproductivo en el ciervo común. *Scientific American*. Investigación y Ciencia. No. 103. Abril 1985. pp: 45-46.
- Cox, C.R. y B.J. Le Boeur. 1977. Female incitation of Male competition. A Mechanism in Sexual Selection. *Amer. Natur.* 11. (1978):317.
- Davies, N.B. 1978. Ecological Questions About Territorial Behavior. pp: 317-350. En: J.R. Krebs and N.B. Davies, (Ed.). *Behavioral Ecology and Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific. Pub. First. Edition. 220 pp.
- Fabricius E. 1971. La conducta de los animales. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Argentina. 264 pp.
- Fekes, F. 1987. Comunicación personal.
- García R. M.C., B. Morales V., y A. Aguayo L. 1988a. Estrategias de Reproducción del lobo marino común Z. californianus en el Golfo de California, México. Trabajo presentado en la XIII Reunión Internacional Sobre el Estudio de los Mamíferos Marinos. La Paz, B.C.S. Del 9-11 Abril. 22 pp.
- García R. M.C., B. Morales V., y A. Aguayo L. 1988b. Actividad conductual enfocada a las hembras para la obtención del éxito reproductivo de los machos de Lobo Marino en el Golfo de California. Memorias VI Simposio Ciencias en Sistemas Biológicos. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. pp:46-57.
- García R., M.C. y A. Aguayo L. 1989. Importancia sobre la experiencia territorial de los machos de lobo marino para la obtención del éxito reproductivo. Trabajo presentado en la XIV Reunión Internacional Sobre el Estudio de los mamíferos Marinos. La Paz, B.C.S. Del 28-31 de Marzo de 1989. 19 pp.
- García R., M.C. y A. Aguayo L. 1990a. Factores que influyen en la conducta reproductiva de machos de lobo marino común. Trabajo presentado en la XV Reunión Internacional Sobre el Estudio de los Mamíferos Marinos. La Paz, B.C.S. Del 18-20 de Abril de 1990. 34 pp.
- García R., M.C. y A. Aguayo L. 1990b. Conductas territoriales de machos de lobo marino común que incrementan el éxito reproductivo. Trabajo presentado en el XXXIII Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas. Guadalajara, Jal. Del 5 al 9 de agosto de 1990. 22 pp.

- García R., M. C. y A. Aguayo L. 1991a. Áreas de preferencia de los lobos marinos en los territorios reproductivos. Trabajo presentado en la XVI Reunión Internacional Sobre el Estudio de los Mamíferos Marinos. Nuevo Vallarta, Nayarit. Del 2-5 de abril de 1991. 12 pp.
- García R., M.C. y A. Aguayo L. 1991b. Observaciones de partos de lobos marinos en la lobera Los Cantiles, Golfo de California, Trabajo presentado en el XI Congreso Nacional de Zoología, Mérida, Yuc. 2-7 Octubre de 1991. Cartel.
- García R., M.C. y A. Aguayo L. 1991c. Conducta Territorial de machos de lobo marino común y su relación con el éxito reproductivo, Lobera Los Cantiles, Golfo de California. Trabajo presentado en el I Congreso Nacional de Mastozoología, Xalapa, Ver. México. 7-9 Noviembre de 1991. AMMAC. 16 pp.
- García R. M.C. En elaboración. Influencia de las características topográficas de los territorios en el éxito reproductivo de los machos de lobo marino común.
- Gastil, G., J. Minch y R. P. Phillips. 1983. The geology and ages of the islands. pp:13-25 En T. J. Case y M. L. Cody (Eds) Island biogeography in the Sea of Cortez. University of California Press, Berkeley, 1983. 321 pp. 13-25.
- Gisner, C. R. 1985. Male Territorial and Reproductive Behavior in the Steiler Sea Lion Eumetopias jubatus. Ph. D. Thesis. Univ. of California. Santa Cruz.146 pp.
- Hall, T. E. 1969. La dimensión oculta. Siglo XXI Editores. México. 255 pp.
- Heath, C.B. 1985. Final Report of Research Activities Performed under Permit # 120685-333 021737. Informe de la Secretaría de Pesca, México. No publicado. 15 pp.
- King, J.E. 1983. Seals of the world. British Museum (Nat. Hist.) London. 154 pp.
- Instituto de Geofísica, U.N.A.M. 1986. Datos Geográficos Serie A. Oceanografía. Tablas de Predicción de Mareas. 1987. Fuertes del Océano Pacífico.U.N.A.M. 415 pp.
- Le Boeuf, B.J. 1974. Male-male competition and Reproductive Success in Elephant Seals. Amer. Zool: 163-175.
- Le Boeuf, B.J., D. Aurióles G., R. Condit, C. Fox, R. Gisner, R. Romero y F. Sinsel. 1983. Size and Distribution of the California Sea lion population in Mexico. Proc. Calif. Acad. Sci., 43 (7): 77-85.

- Liuch B.D. 1969. Dos Mamíferos Marinos de B.C. Inst. México, D.F.. Recur. Nat. Renov., México, D.F. 69 pp.
- Lorenz, K. 1966. La evolución de la conducta. pp: 1-15 En: Hombre y Animal. Estudios sobre comportamiento. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. 144 pp.
- Maravilla C., M.O. 1986. Fluctuaciones Estacionales del lobo marino de California Zalophus californianus (Lesson 1828). Allen, 1880, en 5 Colonias reproductoras de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. 65 pp.
- Matthews, H.L. 1971. The life of Mammals. Londres, Weidenfeld y Nicholson. Vol I. 1969. 340 pp.
- Maynard S., J. 1985. El Gen egoísta. Public. Press. 89 pp.
- Miller, E.H. 1974. A paternal Role in Galapagos Sea lions. Evolution. 28: 473-476.
- Morales V., B. 1985. Aspectos del ciclo de vida del Lobo Marino Zalophus californianus en el islote El Rasito, Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 75 pp.
- 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, U.N.A.M. 110 pp.
- Morales V.B. y A. Aguayo L. 1986. Observaciones sobre la Territorialidad de Zalophus californianus (Lesson, 1828) en dos loberas del Golfo de California, México. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. XI Reunión Internacional sobre Mamíferos Marinos, 2-6 de Abril, 1986. Guaymas, Son. México. 15 pp.
- Morales V.B. y A. Aguayo L., y M. C. García R. 1987. Algunos factores de corrección y consideraciones sobre los censos de lobos marinos Zalophus californianus en el Golfo de California, México. Trabajo presentado en la XII Reunión Internacional sobre Mamíferos Marinos. La Paz, B.C.S. México. 22-26 de Abril, 1987. 18 pp.
- Odell, D.K. 1972. Studies on the Biology of the California sea lion and the Northern Elephant Seal on San Nicolas Island, California. Tesis de Doctorado. Universidad de California, Los Angeles. 178 pp.

- Orta D., F. 1988. Hábitos alimentarios y censos globales del lobo marino (Zalophus californianus) en el islote El Racito, Bahía de las Animas, B.C. México, durante 1986-87. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, Méx. 136 pp.
- Parker G.A. 1986. Evolutionarily Stable Strategies. pp: 30-61 p. En: J.R. Krebs and N.B. Davies, (Ed.). Behavioral Ecology and Evolutionary Approach. Blackwell Scientific. Pub. Second Edition. 375 pp.
- Peterson, R.S. 1968. Social behavior in Pinnipeds with particular reference to the northern fur seal. pp: 3-53 En: The Behavior and Physiology of Pinnipeds. (eds. R. Harrison, R.C. Hubbard, R.S. Peterson, C.E. Riee y R.J. Schusterman), 3-53 Appleton Century Crofts, New York. 191 pp.
- Peterson, R.S. y Bartholomew, G.A. 1967. The Natural History and Behavior of the California Sea lion. Am. Soc. Mammal. Spec. Pub. No 1. 79 pp.
- Poole, T.B. 1985. Social Behavior in Mammals. Blackie and Son Limited. Glogow. 248 pp.
- Sánchez R., V.H. 1987. Observaciones sobre el comportamiento durante el periodo reproductivo del lobo marino común Zalophus californianus en la Lobera Morro de Santo Domingo, Baja California, México. No publicado. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 105 pp.
- Sánchez R., V.H. y A. Aguayo L. 1987a. Observaciones sobre el comportamiento durante el periodo reproductivo de Zalophus c. californianus en la Lobera Morro de Santo Domingo, B.C. México. Trabajo presentado en la XII Reunión Internacional sobre Mamíferos Marinos, 22-25 de abril de 1987. La Paz, B.C.S. 15 pp.
- Sánchez R., V.H. y A. Aguayo L. 1987b. El Coyote Canis latrans como depredador de lobo marino común Zalophus c. californianus Trabajo presentado en el V Simposio Ciencias en Sistemas Biológicos. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 22-26 de junio 1987. México. 25 pp.
- Sánchez A., M. 1992. Contribución al conocimiento de los hábitos alimentarios del lobo marino Zalophus californianus en las Islas Angel de la Guarda y Granito, Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México 74 pp.

- Scammon, Ch. M. 1874. The Marine Mammals of the Northwestern coast of North America. John H. Carmany and Co. San Francisco. Reprinted (1968). Dover Publications, Inc. New York, U.S.A. 319 pp.
- Scheffer, V.B. 1958. Seals, sea lions and walruses. A review of the Pinnipedia. Stanford, California. Stanford University Press. 179 pp.
- Schusterman J., R. y Ronald G. Dawson. 1968. Barking, Dominance, and Territoriality in Male Sea Lions. Science 71(60): 434-436.
- Secretaría de Marina. 1979. Derrotero de las Costas Sobre el Océano Pacífico de México, América Central y Colombia. Pub. Secretaría de Marina No. 102. México D.F. 1979. 349 pp.
- Siegel S. 1972. Estadística no paramétrica. Segunda Edición. Ed. Trillas. México 344 pp.
- Vaughan T. A. 1987. Mamíferos. Tercera Edición. Nueva Editorial Interamericana, S.A. de C.V. 479 pp.
- Vaz Ferreira, R. 1987. Competencia macho-macho en el león marino sudamericano Otaria flavescens y actividad reproductora. pp: 91-94. En: Anales de la Segunda Reunión de trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. Fundación Brasileña para la Conservación de la Naturaleza. Rio de Janeiro, RJ. Brasil. 119 pp.
- Zavala G., A. 1990. La población del lobo marino común Zalophus californianus (Lesson, 1828) en las islas del Golfo de California, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 235 pp.

APENDICE 1

CARACTERISTICAS TOPOGRAFICAS Y FORMACIONES DE LOS TERRITORIOS.

tipología en los mapas



AGUA. Parte del territorio acuático donde no se alcanza a detectar el fondo, aún en las mareas más bajas no se descubre.



ROCA SUMERGIDA. Roca que forma parte del piso acuático del territorio y siempre está cubierta de agua, se desconoce con precisión su textura.



CANTOS RODADOS. Playas compuestas de rocas cuyo espesor varía de 1 a 25 cm.



PISO ROCOSO. Placas de rocas que forman el piso de los territorios, de acuerdo a su textura puede ser rugoso por la presencia de balanos, o liso.

FORMACIONES:



FOZAS. Hendiduras en el piso del territorio donde se estanca el agua con el cambio de mareas, formando fosas someras donde descansan y se refrescan los animales. Estas se presentaron en el piso rocoso.



CUEVAS. Hendiduras techadas en la pared del acantilado. De diferentes profundidades y tamaños. Generalmente son lugares sombreados y frescos donde pueden resguardarse los animales.



BARRERAS. Se refiere a formaciones donde la roca se encuentra formando paredes de alturas que varían entre 0.2 y 1.0 metros.



ROCA AISLADA. Son rocas de desprendimiento que se encuentran dispuestas en los territorios, con tamaños que varían de 0.7 a 1.2 metros.

APENDICE 2

CLASIFICACION DE LAS CATEGORIAS DE SEXO Y EDAD DE LOBOS MARINOS

A) MACHOS ADULTOS

Lobos con cresta sagital bien desarrollada, con una longitud promedio de 2.13 m (Lluch, 1969), complexión robusta y cuello fortalecido. Frecuentemente presentan heridas en el cuello y extremidades. Como una subdivisión de los machos adultos, se distinguieron de acuerdo a sus características conductuales y a su localización en machos con y sin territorio.

1. Machos adultos territoriales o sultanes. Machos adultos que frecuentemente se encuentran activos, vigilando y defendiendo un área en la lobera, mediante despliegues y vocalizaciones. Son muy poco tolerantes a la presencia cercana de otros machos por lo que se les observa dispersos sobre la línea de costa. (Morales et al., 1987)

A su vez dentro de esta clasificación se distinguió a machos territoriales "reproductivos" y "no reproductivos". Los primeros se encuentra defendiendo áreas situadas en el centro de la lobera donde están presentes hembras y críos; los machos territoriales "no reproductivos" son machos adultos defendiendo territorios ausentes de hembras y crías. Estos territorios se encuentran en las orillas de la lobera.

2. Machos adultos no territoriales Con las mismas características morfológicas de la categoría anterior pero sin comportamiento territorial. Se encuentran en las zonas conocidas como de solteros, frecuentemente muestran despliegues y conducta agonística, pero sin defender un área.

B) MACHOS SUBADULTOS.

Lobos con cresta sagital evidente, su longitud va de 1.7 a 2.0 m, cuello robusto y complexión mediana con pocas y pequeñas cicatrices. Se localizan generalmente en las zonas de solteros, donde se les observa mostrando despliegues y conducta agonística entre ellos (Morales et al., 1987). Su presencia en los territorios es poco frecuente y oportunista.

C) HEMBRAS ADULTAS. Lobos sin cresta sagital evidente, con una longitud entre 1.4 m y 1.8 m (Lluch, 1969), complexión delgada y rostro de facciones más finas que los machos. Su pelaje es de color café claro y con pocas cicatrices. Tienen a agruparse entre ellas y con jóvenes y críos (Morales et al., 1987). Se localizan en áreas donde existe la vigilancia de los machos territoriales.

D)HEMBRAS CON CRIO. Hembras adultas a las que se puede comprobar la presencia de su crío en el momento del censo, ya sea porque se encuentre lactando, o bien que además de encontrarse muy cercana a la crío, haya un reconocimiento o actividad hembra-crío.

E)HEMBRAS EN AGUA. Hembras adultas que se encuentran transeúntes en la parte acuática del territorio, o bien formando GRUPOS DE FLOTACION a los que se les define como la congregación de 3 o más hembras flotando.

F)JOVENES. En esta categoría están tanto machos como hembras. Son lobos con una longitud entre 1.2 y 1.8 m. con color de pelaje variado. En el caso de los jóvenes machos, estos pueden llegar a presentar un esbozo de cresta sagital y una coloración café oscura. Su tamaño máximo llega a ser muy similar al de una hembra. Tienden a agruparse en zonas separadas de las hembras adultas. En el caso de las hembras jóvenes, su cuerpo es delgado, su longitud varía de 1.0 m a 1.3 m. Su coloración tiende a ser clara y se les puede observar en los grupos de hembras adultas. A jóvenes de ambos sexos de 1 a 2 años en ocasiones se les puede ver todavía lactando. (Morales et al., 1987). Los lobos que pertenecen a esta categoría son generalmente activos agrupándose y desplazándose en los territorios.

G)CRIOS. Cachorros con una longitud de 0.7 a 1.2 m (Morales y Aguayo, 1990), con una coloración café-grisáceo al nacer, manteniéndola por 4 ó 5 días, para posteriormente cambiar a café oscuro. Durante sus 2 primeros meses de vida, se observan junto a las hembras. Después de ese tiempo es común observarlos agrupados entre ellos a las orillas de los territorios y alejados de las hembras (Morales et al., 1987).

APENDICE 3

ETOGRAMA

Las 26 pautas conductuales se clasificaron de acuerdo a su función en las categorías de Descanso, Patrullaje, Atención a Hembras y Agresión. Categorías funcionales descritas en en trabajos anteriores (García et al., 1988a; 1988b; García y Aguayo 1989; 1990b, 1991c).

De acuerdo a su grado de actividad cada pauta conductual se calificó en activa o pasiva; para el registro se adicionaba un subíndice: a=activo, -p=pasivo.

1. DESCANSO. (DESC.). Son las conductas donde no se muestra movimiento o conducta activa (Figura 1).

a) Acostado en tierra. El animal se puede encontrar acostado sobre su dorso con el cuerpo extendido, o bien sobre su costado con el cuerpo ligeramente curvado y las aletas anteriores y posteriores recogidas sobre el abdomen. El macho 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 (Lluch, 1969).

b) Flotando. Cuando el lobo está acostado en el agua sobre su vientre con las aletas recogidas exponiendo el dorso a la superficie, o bien, sobre un costado y con las aletas del lado opuesto extendidas fuera del agua formando un ángulo de 90° en relación al eje de su cuerpo.

c) Erguido en tierra. El animal en tierra o a media agua, se encuentra sobre sus aletas anteriores y con el cuello levantado entre 60° y 90°, la cabeza puede estar al frente o echada completamente hacia atrás.

En la modalidad activa el animal puede encontrarse con los ojos abiertos o vocalizando con ladridos de baja intensidad y frecuencia.

2. PATRULLAJE Y CUSTODIA DEL TERRITORIO (PAT.). Son todas las conductas que representan un mantenimiento del territorio sin estar ligadas directamente a la agresión de intrusos o relacionarse con las hembras. (Figura 2).

a) Patrullaje Pasivo. El macho dentro de su territorio acuático o nada o se desplaza lentamente en superficie o a media agua mediante giros y cambios de posiciones; el nado puede ser delimitando sus fronteras territoriales o bien sin rumbo ni dirección definida. Su vocalización es lenta y de intensidad media.

b) Patrullaje Activo. El macho 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 éste, o bien cruzándolo longitudinalmente. Su vocalización lleva un ritmo y es de alta intensidad. El animal vocaliza dentro y fuera del agua.

c) Caminata. De acuerdo a lo reportado por Lluch (1969), para la locomoción normal, el animal erguido en tierra se desplaza ya sea apoyando sus aletas anteriores alternadamente, en tanto las posteriores avanzan casi simultáneamente e inclinando el cuello hacia el lado contrario de la extremidad delantera que avanza. Al adelantar las extremidades posteriores, el cuello se inclina hacia adelante y moviendo la cabeza de un lado hacia el otro, el animal vocaliza a un ritmo regular, y sincronizando sus movimientos.

Otra forma de caminata es adelantar simultáneamente los miembros anterior y posterior del mismo lado, flexionando el tronco hacia adelante y del lado contrario, para posteriormente adelantar el otro costado con su acompañado movimiento del tronco. La vocalización también es rítmica y de acuerdo con sus movimientos.

d) Carrera. Lluch (1969), informa que la carrera se efectúa cuando los animales avanzan simultáneamente con los miembros anteriores para a continuación recoger en un solo tiempo las posteriores. La cabeza la mueven hacia arriba y adelante facilitando el trabajo de las posteriores. La vocalización es rítmica y de frecuencia media.

3. ATENCION A HEMBRAS (HEM.). A ésta categoría pertenecen todas las conductas del macho dirigidas directamente hacia las hembras. El macho puede encontrarse en diferentes posturas de la categoría de descanso o patrullaje. (Figura 3).

a) Vigilancia. Cuando el macho está acostado, erguido o desplazándose, en agua o tierra, y dirige su atención hacia las hembras mediante la vista, el tacto, olfato, o bien vocalizando.

b) Patrullaje Custodia. Actividad donde el macho nada a una distancia de no más de 3 m del grupo de flotación. Su velocidad puede ser lenta o rápida, su trayectoria puede ser alrededor del grupo en superficie, o por debajo de este sin alterar su conformación, o bien entrecruzando el grupo al sumergirse, o salir entre las hembras y alcanzar a tocarlas con su hocico o rozarlas con alguna parte de su cuerpo. El macho vocaliza continuamente y con una mayor frecuencia del agua, a una velocidad e intensidad media y con un ritmo constante.

c) Descanso en el Grupo. Cuando el macho flota en cualquiera de las posiciones ya descritas para el descanso, pero a una distancia no mayor de los 3 m del grupo de flotación, ó bien, dentro del grupo de flotación. Ocasionalmente vocaliza dentro ó fuera del agua. También algunas veces llega a tocar con su hocico a alguna hembra, ó bien rozaría con alguna parte de su cuerpo.

d) Acarreo. Actividad descrita como el acercamiento ó persecución del macho hacia una ó más hembras para acorralarlas y dirigir las hacia el lugar donde se encuentran las otras hembras en su territorio, preferentemente hacia el grupo de flotación cuando éste está presente. Las hembras acarreadas pueden estar como pasajeras en su territorio; ó bien, salir del grupo de flotación para dirigirse a la parte terrestre del territorio ó viceversa; ó bien, estar ya sea en el grupo de flotación ó en tierra para salir del territorio. Esta actividad es acompañada de frecuentes vocalizaciones de intensidad media y en algunos casos el macho llega a tocar la hembra con su hocico ó aleta, ó bien la roza suavemente, rara vez se describieron embestidas (agresivas) fuertes hacia las hembras para impedir su salida del territorio.

e) Apaciguamiento. Reacción del macho ante hembras que se encuentran interactuando agresivamente, mordiéndose ó gruñendo entre ellas, ya sea por los crios, espacio vital ó causas desconocidas. La reacción del macho es a manera de acercamiento e interposición entre ellas, ó bien simplemente una vocalización dirigida hacia las hembras en conflicto.

Para estas actividades se registró la vocalización, especificando cuando era en agua ó tierra, y los roces ó acercamiento del hocico por parte del macho hacia las hembras.

f) Solicitud de cópula. Se agruparon las conductas del macho enfocadas a la obtención inmediata de la cópula. Modificado de García y Aguayo (1989).

1. ACARREO INTENSIVO. Cuando el macho además de acorralar a la hembra y dirigirla a su territorio, evita que se vaya hacia tierra, obligando a la hembra a permanecer en la parte acuática territorial. Si hay grupo de flotación, el macho evita que se integre a éste, y, nada custodiándola constantemente. Su vocalización es de alta frecuencia e intensidad. Es frecuente que el macho roce, olfatee, ó tenga cualquier tipo de contacto físico con la hembra.

2. SOLICITUD DE HEMBRA EN GRUPO. Cuando el macho encontrándose en Patrullaje Custodia, dirige su atención hacia alguna hembra, ya sea: olfateándola, abrazándola con su aleta anterior, rozándola, ó vocalizando hacia ella.

g) Actividad Sexual Comportamiento de interacción macho-hembra, el cual casi siempre finaliza en el apareamiento.

1. NADO CONJUNTO. Cuando 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 éste. Algunas veces se observan saltos fuera del agua y piruetas.

2. NADO CIRCULAR. Cuando la pareja nada a manera de persecución, formando una trayectoria circular en un mismo lugar y sin desplazarse.

Para estas dos pautas conductuales los animales pueden llegar a rozarse con todo el cuerpo, ó, tocarse con los hocicos. El macho vocaliza muy poco, y, únicamente en el agua.

h) Montas Fallidas. Dentro de esta categoría se agruparon los abrazos sexuales de la pareja, de corta duración y separación rápida. El abrazo puede ser: Vientre-Vientre, cuando el macho sostiene a la hembra con sus aletas anteriores por los costados para situarla frente a frente. Dorso-Ventral, el macho abraza a la hembra por sus cuartos posteriores, situando la región posterior de la hembra a la altura del orificio peniano. Modificado de García y Aguayo (1989).

i) Cópula. Cuando 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 monta fallida y una monta real (Peterson y Bartholomew, 1967). Durante la penetración el abrazo del macho es más completo, 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, también se observa en el macho una flacidez en sus aletas posteriores durante los movimientos pélvicos, los cuales tienen distintos ritmos de intensidad. No hay vocalización del macho. Modificado de García y Aguayo, 1989).

Durante las cópulas también se describieron las conductas de las hembras (Modificado de García y Aguayo, 1989) en:

Solicitud de la hembra.

1. Nado cercano al macho.- Cuando la hembra nada insistentemente en un área cercana al macho, el nado carece de patrón definido, la hembra puede estar sola o acompañada de un joven ó hembra. Cuando esta conducta se intensifica la hembra puede llegar a rozar al macho. El macho se puede encontrar flotando o nadando en el agua, con cualquiera de las actividades acuáticas ya descritas, y respondiendo ó no a la hembra.

2. Exposición del Área genital al macho.- Cuando la hembra al encontrarse con el macho, flota dejando descubierta su parte posterior separando sus aletas para mostrar su Área perianal. El macho generalmente responde olfateando el Área.

3. Monta al macho.- La hembra abraza los cuartos posteriores del macho, el macho generalmente se voltea y toca el hocico de la hembra, tratando de zafarse para posteriormente abrazar a la hembra.

4. Monta a otras hembras.- La hembra abraza a otras hembras por los cuartos posteriores. Conducta observada dentro y fuera del grupo de flotación.

Separación o término de la cópula.

1. Separación del macho. Cuando el macho al finalizar los movimientos pélvicos, deja de abrazar a la hembra sin ninguna conducta previa de la hembra para propiciar la separación.

2. Liberación de la hembra. Cuando la hembra trata de zafarse del macho, con movimientos continuos y de lado a lado. El macho puede o no separarse inmediatamente.

3. Mordida. La hembra voltea la cabeza y muerde bruscamente el cuello del macho para provocar la separación, el macho puede o no soltarla inmediatamente.

Conducta posterior a la cópula.- En esta categoría se agrupan todas las actividades de interacción de la pareja después de la cópula y que al igual que en las actividades previas pueden ser: Nado conjunto y Nado en círculos.

Permanencia de la hembra en el territorio.- La hembra después de la cópula puede o no permanecer en el territorio, ya sea en la parte acuática dentro o fuera del grupo, ó bien, en la parte terrestre del Área territorial.

4. AGRESIVIDAD (AGR.). Dentro de esta categoría funcional se agrupan todas las conductas agonísticas enfocadas a defender el territorio. El receptor de esta agresividad puede ser un macho intruso de cualquier edad, macho territorial vecino, ó alguna hembra joven. Las hembras adultas tienen libre acceso a los territorios y nunca se registró alguna agresividad del macho hacia ellas. (Figura 4).

a) Amenaza. Cuando el macho territorial descansando en tierra o en agua con las posturas ya descritas, vocaliza frecuente e intensamente hacia el intruso, siendo su único movimiento el de incorporarse cuando se encuentra acostado, no se percibe desplazamiento hacia el extraño.

b) Persecución. El macho se desplaza hacia el intruso ya sea con carrera ó caminata, si está en tierra, ó bien, nadando a

cualquier velocidad cuando se encontró en el agua. No hay vocalización inicial, pero si el intruso no sale de su territorio el macho incrementa su frecuencia e intensidad de sonido y velocidad de nado.

c) Nado Paralelo. Conducta presentada entre dos machos adultos, es frecuente entre machos territoriales vecinos. Esta categoría conductual generalmente ocurre cuando alguno de los machos vecinos se acerca a la frontera entre ambos, provocando un acercamiento del vecino. Los dos machos nadan lado a lado con una misma velocidad y a lo largo de los límites, vocalizando ambos constantemente dentro y fuera del agua, con una intensidad y frecuencia alta. Esta conducta también se describió entre machos adultos territoriales y machos adultos intrusos. El nado paralelo es la principal conducta que ayuda al observador a definir los límites territoriales de los machos.

d) Enfrentamiento. Actividad entre dos machos que puede ser en agua o en tierra. En agua frecuentemente se origina del nado paralelo, cuando los machos se detienen bruscamente, situándose erguidos frente a frente con el cuello a 45 a 90 abren su boca desmesuradamente y en ocasiones la cierran bruscamente, tirando mordidas pero sin tener contacto físico. La vocalización se presenta al final de la actividad. En tierra los animales tienen la misma posición excepto que su cuello baja más, quedando casi acostados. También vocalizan sólo al final. Algunas veces se presentan gruñidos. Esta actividad es frecuente entre vecinos que coinciden en las fronteras, por lo que en algunas ocasiones esta conducta puede presentarse hasta en 3 vecinos comunes, denominándose a ésta variante enfrentamiento compuesto.

e) Cabeceo. Actividad similar a la conducta anterior pero con movimientos rápidos de lado a lado de la cabeza de los machos.

Las conductas descritas a continuación son las más agresivas e implican contacto físico. Rara vez hay vocalización.

f) Choque de cuellos. Ataque entre dos machos, posterior al enfrentamiento y originada cuando uno de los machos erguidos frente a frente, se adelanta y une el cuello del otro con su propio cuello, impidiéndole levantarse. Algunas veces se registran embestidas, y empujones, ocasionalmente mordidas.

g) Carga directa. Interacción entre dos machos, en donde uno de ellos recarga su cuello sobre la parte anterior del cuerpo del contrincante, impidiéndole levantarse. A diferencia del cuellazo, los dos animales se encuentran orientados con la misma dirección. Puede ser en agua o en tierra. Pueden haber mordidas durante la interacción.

h) Nado en Giros. Interacción entre dos machos, los cuales situados frente a frente en el agua, muerden las aletas posteriores del contrario, entrecruzando sus cuerpos y girando frecuentemente en el agua.

DESCRIPCION DE EVENTOS. Las pautas conductuales registradas con esta técnica fueron:

a) Acarreos de Hembras. Para el registro de este evento ya descrito, se consideró el nombre del macho, número de hembras acarreadas, y el éxito del mismo el cual se definió como positivo cuando las hembras permanecían en el territorio por lo menos un minuto. Esta definición se realizó a partir del seguimiento de hembras, obteniendo que cuando estas permanecían en el territorio durante el primer minuto, se mantenían por lo menos más de una hora.

b) Grupo de Flotación. Para este evento se registraba, hora de inicio del grupo de flotación (ó la hora de su primer registro), localización, duración, número de hembras, y la actividad del macho territorial. Este evento se corroboraba cada hora hasta su finalización.

c) Cópulas. Para este evento se registraban además de las conductas ya descritas, los tiempos invertidos para cada actividad, la descripción de la hembra.

d) Entrada de intrusos. Consistió en la entrada a los territorios de machos de las distintas categorías de edad, en el registro se especificaba:

1. El número y la categoría del intruso. La categoría de jóvenes se clasificó a su vez en jóvenes fase I y II. Los jóvenes I se describieron como machos de 1 a 2 años de edad, etapa en la cual los caracteres del dimorfismo sexual no están bien definidos, algunos machos ya tienen los testículos escrotados. Los jóvenes II se caracterizaron por ser machos jóvenes de 3 y 4 años que ya tienen un esbozo de su cresta sagital, son de coloración más oscura que la hembra y en ocasiones se puede apreciar el rostro más tosco.

2. La respuesta del macho territorial, la cual se clasificó en:

INDIFERENCIA.- Cuando el macho no presentaba ningún cambio de conducta ante la entrada del intruso. Cabe aclarar que el macho podía estar dormido y no detectar la entrada del intruso, o aún percatándose de la presencia del intruso no modificar su actividad.

AMENAZA.- Conducta ya descrita.

PERSECUCION.- Conducta ya descrita.

3. La reacción del intruso, la cual podía ser de tres tipos:

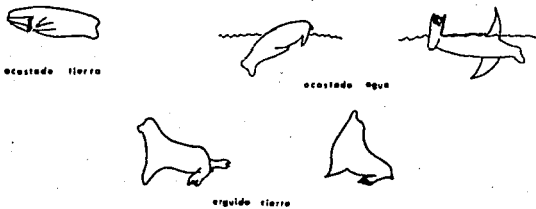
PERMANENCIA.- Cuando el intruso permanece en el territorio por más de 30 segundos.

SALIDA VOLUNTARIA.- El intruso salía del territorio por agua en nado lento, y por tierra en caminata.

HUIDA.- El intruso abandonaba el territorio en carrera o nado rápido.

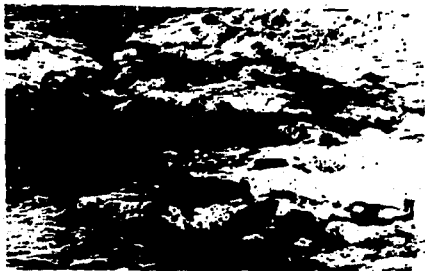
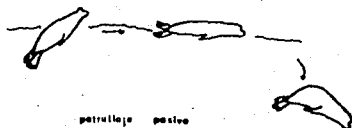
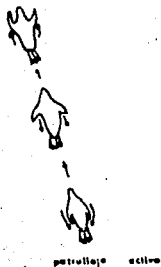
e) Conductas agonísticas entre vecinos Despliegues agresivos entre machos territoriales vecinos. Podían ser cabeceos y enfrentamientos, especificando si había mordidas.

f) Peleas entre machos. Las peleas pueden ser entre machos adultos intrusos y el macho territorial con el objeto de desplazar a éste último, o bien entre vecinos para ampliar sus fronteras (evento menos frecuente). Para el registro de este evento se anotaba la hora de inicio y fin del evento, descripción del macho intruso, o nombre de los machos vecinos, tipo de agresiones y duración de cada una de ellas.



ocostado tierra

FIGURA 1. Principales posturas de la conducta de DESCANSO de machos territoriales de lobo marino común.



patrullaje pasivo

FIGURA 2. Principales conductas de PATRULLAJE de los machos territoriales de lobo marino común.

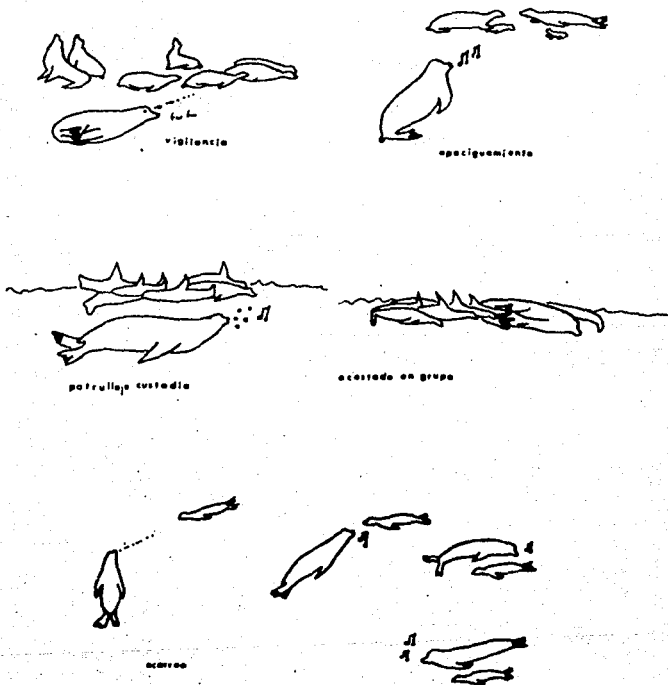


FIGURA 3. Principales conductas enfocadas a las HEMBRAS de machos territoriales de lobo marino común.