

DIMORFISMO SEXUAL EN EL CRECIMIENTO Y COMPORTAMIENTO DE *Arctocephalus australis* DURANTE LOS TRES PRIMEROS MESES DE VIDA.



CLAUDIA ANTONELLA BALADÁN CORBO

Tutores: MSc. Valentina Franco-Trecu

Dr. Pablo Inchausti

*...¿qué es en definitiva el mar?
¿Por qué fascina? ¿Por qué tienta?
es menos que un azar / una zozobra /
un argumento contra dios / seduce
por ser tan extranjero y tan nosotros
tan hecho a la medida
de nuestra sinrazón y nuestro olvido...*

Mario Benedetti

Agradecimientos

A mis tutores, Valentina Franco-Trecu y Pablo Inchausti, por confiar en mí, por el tiempo que me dedicaron y por la paciencia.

A Bettina Tassino y Alvaro Soutullo, por sus valiosos aportes en la corrección de esta tesina.

A los loberos: Palito, Bocha y Mulato por su invaluable ayuda durante las estadías en la Isla.

A toda mi familia, especialmente a mi madre y a mi padre, por apoyarme desde siempre...en todo.

A mis amigas del G9, por estar desde el inicio...

A todos mis compañeros y profesores de Ciencias y a todos los que se cruzaron en este camino y formaron parte de él...

¡Gracias!

Tabla de contenido

Índice de Figuras.....	6
Índice de Tablas.....	8
Resumen.....	9
Introducción.....	10
Dimorfismo sexual en pinnípedos.....	12
Métodos de muestreo transversal y longitudinal.....	15
Especie objeto de estudio.....	16
Hipótesis y objetivos.....	17
Materiales y Métodos.....	18
Área de estudio.....	18
Colecta de datos.....	18
Análisis de datos.....	19
Capítulo 1: Tasas de crecimiento y diferencias morfológicas de crías de <i>Arctocephalus australis</i>	
Resultados.....	23
Discusión.....	27
Capítulo 2: Dimorfismo sexual en el comportamiento de las crías de <i>Arctocephalus australis</i>	
Resultados.....	30
Discusión.....	37
Capítulo 3: Diferencias intersexuales en tasas de crecimiento utilizando dos diseños de muestreo: longitudinal vs transversal	
Resultados.....	41
Discusión.....	42
Conclusiones.....	44
Perspectivas.....	45
Anexo.....	46
Bibliografía.....	47

Índice de Figuras

Figura 1. Diferencias entre sexos (h=hembras; m=machos) en a) Masa inicial (m_i) b) Índice de condición corporal inicial (lcc_i) para crías de lobo fino. La barra color negro representan la media, el extremo inferior de la caja corresponde al percentil 25% y el extremo superior al percentil 75%, los máximos y mínimos se representan con las barras delgadas. Los círculos corresponden a valores extremos

23

Figura 2. Diferencias entre sexos (h=hembras; m=machos) de a) frecuencia de amamantamiento (f_S) b) frecuencia de comportamiento activo (f_A) para crías de lobo fino (Aa). La barra color negro representan la media, el extremo inferior de la caja corresponde al percentil 25% y el extremo superior al percentil 75%, los máximos y mínimos se representan con las barras delgadas. Los círculos corresponden a valores extremos

24

Figura 3. Relación de la masa inicial (m_i) con el índice de condición corporal inicial (lcc_i) de las crías de *Arctocephalus australis* durante el mes de diciembre de las 5 temporadas reproductivas

25

Figura 4. Estimados de las transiciones entre estados de comportamiento activo, pasivo y amamantamiento, correspondiente al modelo seleccionado para el mes de diciembre. Las flechas color rosa indican la transición del estado pasivo-activo y la probabilidad de permanecer en el mismo estado comportamental de las hembras y las azules de los machos

30

Figura 5. Transición del estado comportamental activo al amamantamiento durante el mes de diciembre para las crías de lobo fino sudamericano en Isla de Lobos. La línea azul corresponde a las crías macho, mientras que la rosada corresponde a las crías hembras. El valor 0 de masa inicial corresponde a la media de las masas iniciales de cada sexo

32

Figura 6. Transiciones entre estados de comportamiento activo, pasivo y amamantamiento, correspondiente al modelo seleccionado para el mes de febrero. Los valores corresponden a los estimados de las transiciones entre estados. Las flechas color rosa indican la transición del estado pasivo-activo para las hembras y las azules de los machos

34

Figura 7. Transición del estado comportamental activo al amamantamiento durante el mes de febrero para las crías de lobo fino sudamericano en Isla de Lobos. La línea azul corresponde a las crías macho, mientras que la rosada corresponde a las crías

hembras. El valor 0 de masa inicial corresponde a la media de las masas finales de cada sexo 35

Figura 8. Tasas de crecimiento (tc) de las crías hembras (h) y machos (m) de *A. australis*, con sus correspondientes medias y desvíos estándar. Se observa que las hembras presentan una media mayor en sus tasas de crecimiento. Los bordes de las cajas representas los percentiles 25% y 75% 40

Índice de Tablas

Tabla 1. Comportamientos de los cachorros que fueron agrupados en activos, pasivos y amamantamiento	18
Tabla 2. Número de cachorros (ch) de <i>Arctocephalus australis</i> capturados, marcados y pesados; cantidad de barridos realizados en cada temporada	22
Tabla 3. Valores de AIC y devianza de algunos de los modelos propuestos para el mes de diciembre. Modelo 1: transición de estado activo a amamantamiento diferente entre sexos; Modelo 2: transiciones de estado pasivo a activo diferente entre sexos; Modelo 3: transiciones de estados activo a amamantamiento y activo a pasivo diferentes entre sexos	29
Tabla 4. Estimados del modelo seleccionado para explicar la transición del comportamiento activo al amamantamiento en las crías de lobo fino sudamericano. IC se refiere al intervalo de confianza	30
Tabla 5. Estimados correspondientes a la transición del estado pasivo al activo para las crías machos y hembras pertenecientes al modelo seleccionado con la masa de febrero como co-variable. En paréntesis se indica el intervalo de confianza (IC)	31
Tabla 6. Valores de AIC y devianza de los modelos propuestos para el mes de febrero. Modelo 1: transición de estado pasivo a activo diferentes entre machos y hembras; Modelo 2: transiciones de estado sin diferencias entre sexos y sin inclusión de la masa como co-variable; Modelo 3: transiciones de estados (todas) diferentes entre machos y hembras sin inclusión de la masa como co-variable	33
Tabla 7. Estimados del modelo seleccionado para explicar la transición del comportamiento pasivo al activo en las crías de lobo fino sudamericano. IC se refiere al intervalo de confianza	33
Tabla 8. Valores de los interceptos correspondientes a la transición del estado pasivo al activo para las crías machos y hembras. En paréntesis se indica el intervalo de confianza (IC)	34

RESUMEN

La selección sexual es un conjunto de fuerzas selectivas que actúan de modo diferente en machos y hembras, provocando las diferencias entre los sexos dentro de una misma especie. En los pinnípedos, el tamaño corporal de los machos se convierte en una variable importante para el éxito, que dependerá de la competencia intra-sexual, ya sea mediante luchas o despliegues comportamentales. El objetivo de este trabajo fue evaluar la existencia de dimorfismo sexual en el crecimiento y comportamiento de crías de lobo fino (*A. australis*) durante los primeros tres meses de vida. Los muestreos se realizaron en Isla de Lobos durante las temporadas reproductivas del 2006-2011. Se registraron masas, perímetro axilar y longitud de las crías para calcular tasas de crecimiento e índice de condición corporal. Se analizaron las secuencias de los comportamientos en el programa MARK a través de modelos multi-estado. La masa y el índice de condición corporal inicial fueron significativamente mayores para los machos aunque no se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento ni en las masas finales. Los modelos comportamentales seleccionados incorporaron la masa como co-variable e incluyeron diferencias intersexuales en la transición activo a amamantamiento en diciembre, y pasivo a activo en febrero, siendo los machos quienes tuvieron mayor probabilidad de realizar dichas transiciones. El crecimiento de las crías podría hacerse evidente durante etapas posteriores en la vida de los individuos, previo a la etapa reproductiva, cuando los machos necesiten del acceso a recursos para aumentar su tamaño y poder enfrentarse a otros machos en las luchas por las hembras. El hecho de que las masas se equiparan hacia finales del tercer mes de vida estaría dado por una mayor probabilidad de transición hacia estados activos en los machos, debido al gasto energético que estas actividades suponen. Finalmente, en este trabajo también se evaluó la existencia de diferencias en las tasas de crecimiento mediante dos métodos de muestreo: transversal y longitudinal. No se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento entre sexos al utilizar un diseño longitudinal, pero se encontraron resultados opuestos al utilizar un diseño transversal. Esto indicaría que el método de muestreo y su consecuente análisis de datos influyen en el resultado obtenido. Un diseño de muestreo longitudinal parece ser el más acertado cuando el objetivo es estudiar el crecimiento de los individuos, ya que esto es afectado por variables individuales y/o estrategias maternas.

INTRODUCCIÓN

Según Charles Darwin, la supervivencia de los individuos sería un factor fundamental en el proceso evolutivo de las especies (Carranza 1994). Sin embargo muchos fenómenos de la naturaleza no eran explicados por la teoría de la selección natural. Las astas de algunos cérvidos y los coloridos plumajes en algunas especies de aves, generaron preguntas acerca de cómo evolucionaron estas características metabólicamente costosas y que implican un riesgo en la supervivencia de los individuos que las poseen. Además, si ambos sexos enfrentaron los mismos problemas de supervivencia, ¿por qué los individuos machos y hembras de algunas especies difieren en tamaño y forma? Darwin responde algunas de estas interrogantes al publicar, en 1871, su libro *“El origen del hombre y de la selección en relación al sexo”*. Allí define la selección sexual como un conjunto de fuerzas selectivas que actúan de modo diferente en machos y hembras, provocando las diferencias entre los sexos dentro de una misma especie (Carranza 1994). Dos fuerzas actúan en la selección sexual: la competencia intrasexual por miembros del sexo opuesto y la elección de pareja (también llamada selección intersexual). Estos procesos tienen como consecuencia la aparición de caracteres sexuales secundarios como por ejemplo las ornamentaciones, un mayor tamaño corporal, los coloridos plumajes y otras características particulares (Carranza 1994).

Para estudiar en detalle estos procesos descritos por Darwin, Bateman (1948) investigó el éxito reproductivo de individuos machos y hembras de *Drosophila melanogaster*. Los datos de estos experimentos revelaron que:

- 1-el éxito reproductivo de los machos es más variable que el de las hembras
- 2-el éxito reproductivo de las hembras no dependía de su habilidad para atraer machos y
- 3- el éxito reproductivo de las hembras no aumentaba significativamente después de la primer cópula (al contrario de lo que ocurría con los machos, donde el éxito reproductivo aumentaba linealmente con el número de cópulas).

Según Bateman, estos resultados podían explicarse en función de la inversión que realiza cada sexo para generar sus gametos. Este tipo de células se originan en un proceso conocido como anisogamia, donde las hembras producen gametos grandes, inmóviles y con una gran reserva de nutrientes (óvulos) y los machos producen pequeños gametos, móviles y sin reserva alimenticia (espermatozoides) (Carranza 1994). La anisogamia genera un conflicto de intereses entre los sexos debido a que los machos invierten muy poca energía en la producción de sus gametos mientras que las hembras invierten una considerable cantidad de energía en la producción de sus óvulos (Trivers 1972). Por esta razón, el éxito reproductivo de los machos no está limitado por su habilidad para producir células reproductivas, sino por su capacidad para fertilizar los gametos femeninos. De manera opuesta, el éxito reproductivo de las hembras no está limitado por la capacidad de lograr que sus gametos sean fertilizados, sino por el hecho de producirlos (Trivers 1972) y por la disponibilidad energética para enfrentar la preñez y lactancia. Por este motivo, en los mamíferos, la supervivencia de las crías depende en gran medida del cuidado maternal (90% de las familias de mamíferos presentan este tipo de cuidado) y hasta ahora no se han reportado casos en donde el cuidado de las crías dependa exclusivamente de los machos (Gross 2005).

Trivers (1972) definió a la inversión parental como toda inversión que un progenitor hace por una cría, aumentando su posibilidad de supervivencia y reproducción, y disminuyendo su propia probabilidad de producir otras crías. La teoría evolutiva predice que los progenitores invertirán en cada una de sus crías maximizando su propio éxito reproductivo a lo largo de su vida (Carranza 1994). Para las hembras, los costos derivados de la reproducción pueden llegar a ser considerablemente grandes. En particular, la lactancia es energéticamente más costosa que la gestación (Arnould 1997) y las hembras lactantes deberían aumentar la cantidad de comida que ingieren. Además son más vulnerables a parásitos, pierden peso y poseen tasas de mortalidad mayores que las hembras no lactantes. Las dificultades que las hembras enfrentan en el acceso a los recursos repercuten negativamente en la cantidad de leche que pueden producir por unidad de tiempo y

como consecuencia las crías crecen más despacio (Carranza 1994). El modelo de Trivers-Willard (1973), postulado para especies poligínicas, predice que las hembras en buena condición física producirán crías machos, ya que estos tienen un mayor éxito reproductivo potencial (Carranza 1994).

El tamaño corporal en los machos se convierte en una variable importante debido a que su éxito reproductivo (estimado entre otras variables a través del número de cópulas a las que acceda) (Krebs & Davis 1987), dependerá de la competencia con los individuos del mismo sexo, ya sea mediante luchas o despliegues comportamentales (Carranza 1994). En algunas especies, como el ciervo *Cervus elaphus*, se encontró que el éxito reproductivo de los machos está relacionado positivamente con su crecimiento y tamaño corporal (Clutton-Brock et al. 1987). En los pinnípedos, una de las características sexualmente dimórficas más destacada es el tamaño, donde los machos de algunas especies tienen un mayor tamaño en comparación con las hembras (Ralls & Mesnick 2002).

Dimorfismo sexual en Pinnípedos

Entre las 36 especies de pinnípedos se observa el mayor rango de dimorfismo sexual en el tamaño corporal dentro del grupo de los vertebrados. En algunas especies, los machos adultos pueden llegar a ser 10 veces más grandes que las hembras, mientras que en otras especies, las hembras pueden llegar a ser ligeramente más grande que los machos (Ralls & Mesnick 2002). El sistema de apareamiento abarca un rango que va desde la monogamia serial hasta la poliginia extrema (Atkinson 1997), lo cual se correlaciona con el grado de dimorfismo que presentan dichas especies (Ralls & Mesnick 2002). Generalmente, los machos de especies poligínicas tienen un mayor tamaño corporal y grandes caninos, que podrían favorecerlos al momento de la lucha con otros machos por el acceso a las hembras (Ralls & Mesnick 2002). Esto ocurre particularmente en tres especies de la familia Phocidae (género *Mirounga* y *Halichoerus grypus*) y en especies de la familia Otariidae, donde están incluidos los lobos y leones marinos. La mayoría de estas especies se caracterizan por aparearse en tierra, donde los machos pueden

defender a las hembras (Ralls & Mesnick 2002) o territorios (ej. *Arctocephalus australis*) (Franco-Trecu 2005).

El tamaño y la supervivencia de los machos adultos estará determinado, entre otras cosas, por el crecimiento neonatal (Brandon et al. 2004). El mismo podría estar influenciado por factores fisiológicos propios de cada sexo o por la inversión maternal, de manera que un aumento de dicha inversión sobre las crías machos determinaría mayor tamaño al nacer y durante la ontogenia (Capozzo et al. 1991, Lunn & Arnould 1997). Además de la inversión maternal, estas crías deberían poseer la capacidad de crecer más rápido que las hembras, no solamente para beneficio de su supervivencia, sino para defender territorios y mantener harenes (Osman et al. 2010). Sin embargo, no se ha reportado en qué momento del desarrollo se observa el dimorfismo sexual en el tamaño y tasas de crecimiento. Existe evidencia que sugiere que esto podría no ser tan obvio durante el primer año de vida de las crías ya que en este período presentan limitaciones fisiológicas relacionadas con el crecimiento (Osman et al. 2010), sin embargo algunos trabajos encontraron diferencias en el tamaño de las crías durante los primeros meses de vida (Capozzo et al. 1991, Ono & Boness 1996). En la mayoría de los mamíferos, las tasas de crecimiento de las crías tienen relación con el grado de inversión maternal durante el período de lactancia y son afectadas por características maternas, como la masa corporal, patrones de alimentación y experiencia (Georges & Guinet 2000, Arnould 1997, Smiseth & Lorentsen 1995) así como por características de las crías, como la masa al nacer o el comportamiento (Guinet et al. 1999, Georges & Guinet 2000) reportándose relaciones entre el crecimiento y comportamiento en varias especies de mamíferos (Shackleton 1973). Los cachorros de muchas especies de mamíferos son capaces de administrar la energía adquirida de la leche materna, adoptando distintas estrategias comportamentales. Por ejemplo, en algunas especies de otáridos, las crías machos podrían disminuir los comportamientos activos como el juego o el nado, utilizando la energía para el crecimiento (Ono & Boness 1996). De forma alternativa o complementaria las crías machos podrían mamar con más frecuencia que las hembras (Ono & Boness 1996) e incluso mamar

de hembras que no son sus madres, comportamiento registrado en la colonia de Isla de Lobos, Uruguay (Franco-Trecu et al. 2010). Se han reportado relaciones positivas entre el crecimiento y el comportamiento pasivo y el consumo de leche en crías machos de leones marinos de California (Green et al. 2010). Además de los aspectos comportamentales para el ahorro de energía, existen factores fisiológicos, como una menor tasa metabólica basal, que podrían favorecer un crecimiento diferencial de las crías machos (Ono & Boness 1996).

En relación a las diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento de las crías de otáridos, los resultados son ambiguos: mientras algunas investigaciones reportan una mayor tasa de crecimiento para las crías macho (Childerhouse et al. 2005, Green et al. 2010, Guinet et al. 1999, Ono & Boness 1996) otros estudios indican que las tasas de crecimiento de ambos sexos fueron similares (Chilvers et al. 1995, Capozzo et al. 1991, Chambellant et al. 2003). Los distintos resultados pueden estar relacionados a la disponibilidad de alimento en el año del estudio, a las características de la población o a los métodos de muestreo y análisis utilizados. Los trabajos que investigan tasas de crecimiento en pinnípedos utilizan muestreos longitudinales o transversales, pero se ha observado que la detección de diferencias en las tasas de crecimiento entre sexos depende del método utilizado (Lunn et al. 1993).

Métodos de muestreo transversal y longitudinal

En el muestreo longitudinal se trabaja con individuos marcados, de manera que el intervalo entre registros sucesivos de masa corporal para cada individuo es conocido y no tiene que ser igual en todos los casos. En el método transversal se trabaja con una muestra de individuos no identificados, donde los períodos entre registros deben ser iguales para toda la muestra. El primer tipo de muestreo mencionado resulta adecuado para aquellas investigaciones que evalúan las estrategias maternas individuales, ya que las tasas de crecimiento son calculadas para cada individuo marcado. Sin embargo, el trabajo de recaptura de los individuos puede resultar complicado en algunas ocasiones (por ejemplo si el terreno donde se

encuentran las crías dificultad el traslado, o si el tamaño de la población es muy grande). Por esta razón, en muchas investigaciones se utiliza un diseño transversal para calcular las tasas de crecimiento. Debido a que las capturas no se limitan solamente a individuos marcados, el diseño transversal tiene la ventaja de conseguir un mayor tamaño de la muestra (Reid 2002). Sin embargo, se ha observado que el muestreo utilizado puede afectar los resultados. En general, en los estudios con muestreo longitudinal no se encontraron diferencias entre sexos (Lunn et al. 1993, Georges & Guinet 2000, Trillmich 1986, Boltnev et al. 1998) mientras que los que utilizaron diseño transversal reportan mayor tasa de crecimiento para los machos (Reid 2002, Goldsworthy 1994, Arnould & Hindell 2002).

Especie objeto de estudio

En Uruguay se encuentra la mayor colonia reproductiva del lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) con una población estimada aproximadamente en 300.000 individuos (Páez 2000). El lobo fino es una especie sexualmente dimórfica en tamaño corporal, con un sistema de apareamiento poligínico, donde los machos defienden territorios en las áreas utilizadas por las hembras, quedando una gran proporción de ellos relegada a la periferia de la colonia. A pesar de tratarse de una especie sexualmente dimórfica en tamaño corporal, poco se conoce del crecimiento diferencial entre sexos, en qué momento del desarrollo comienza la diferenciación morfológica y cuáles son los factores que lo determinan. Durante los viajes de alimentación de las hembras, las crías forman agregaciones en la colonia, que aumentan de tamaño a medida que avanza la temporada reproductiva al igual que las interacciones entre crías. Los machos presentan una mayor frecuencia de interacciones, sin embargo predomina el comportamiento de descanso (Rivas & Franco-Trecu 2009). El comportamiento de las crías podría ser un factor que influye en su crecimiento, por lo cual es importante investigar la relación entre dichas variables.

Hipótesis

El dimorfismo sexual en el tamaño corporal observado en adultos de *A. australis* comenzará en etapas tempranas de la vida (primeros meses) a través de un rápido y temprano crecimiento de los machos en comparación con las hembras. Esto lo lograrán mediante el desarrollo de tácticas comportamentales que favorezcan la reserva de energía para el crecimiento (ej. mayor frecuencia de comportamientos pasivos).

Objetivos

1- Evaluar la existencia de dimorfismo sexual en el crecimiento y comportamiento de cachorros de A. australis durante los primeros tres meses de vida.

1.1- Identificar la existencia de diferencias intersexuales en la masa corporal, índice de condición corporal y tasas de crecimiento de los cachorros.

1.2- Evaluar diferencias intersexuales en las frecuencias y secuencias de comportamientos activos, pasivos y de amamantamiento en cachorros.

2- Evaluar la capacidad de detección de diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento de dos métodos de análisis diferentes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en la Isla de Lobos, Uruguay (35°01'S, 54°50'W), durante la temporada reproductiva del lobo fino sudamericano (noviembre a febrero) de los años 2006-2007 (temporada 1), 2007-2008 (temporada 2), 2008-2009 (temporada 3), 2009-2010 (temporada 4) y 2010-2011 (temporada 5). Los datos de esta última temporada fueron colectados por mi, mientras que los registros de las temporadas anteriores fueron tomados de una base de datos colectados por Franco-Trecu. Las observaciones se realizaron en el área reproductiva "El Muelle" (localizada al NE de la Isla) donde nacen aproximadamente 300 crías cada año (Franco-Trecu 2005).

Colecta de datos

Al inicio de cada temporada se capturaron y marcaron cachorros de lobo fino, con caravanas Allflex N° 12 en ambas aletas pectorales. En cada captura se registró además del sexo de los cachorros, su masa corporal (balanza digital con precisión 20g), longitud estándar y perímetro axilar. Semanalmente se recapturaron los cachorros marcados accesibles para repetir los registros. El protocolo de manipulación utilizado fue previamente aprobado por la Comisión Honoraria de Experimentación Animal de la UdelaR.

Los registros comportamentales de las crías se realizaron únicamente en la temporada 5, entre las 7:00 y 10:00, horario donde la cantidad de individuos en el área es mayor (Franco-Trecu 2005). Los datos de esta temporada fueron colectados con el objetivo de realizar esta pasantía. Cada una hora se realizaron muestreos de barridos (Martín & Bateson 1991) de los cachorros marcados registrándose su comportamiento. Los comportamientos registrados se basaron en el etograma de Franco-Trecu (2005) (ver Anexo) y fueron posteriormente clasificados en tres

categorías (activos, pasivos y amamantamiento) (Tabla 1). En los casos que fue necesario, las observaciones se realizaron con binoculares 10 x 50.

Tabla 1. Comportamientos de los cachorros que fueron agrupados en activos, pasivos y amamantamiento

Activo (A)	Contacto activo Juego Buceo Traslado Agresión
Pasivo (P)	Descanso Contacto pasivo Traslado pasivo Contacto naso-nasal
Amamantamiento (S)	Amamantamiento Búsqueda

Análisis de datos

Objetivo 1.1- Identificar la existencia de diferencias intersexuales en las masas, índice de condición corporal y tasas de crecimiento de los cachorros.

Se calcularon las tasas de crecimiento (T_c) y el índice de condición corporal (I_{cc}) de las crías a través de las siguientes ecuaciones:

$$T_c = (P_f - P_i) d^{-1} \quad (\text{Ono \& Boness 1996}) \text{ ec.1}$$

Donde:

P_f = peso en la última captura

P_i = peso en la primera captura

d = días que separa la primera y la última captura.

$$I_{cc} = \eta * r^2 * h \quad (\text{modificado de Luque \& Auriolés 2001}) \text{ ec.2}$$

Siendo:

$h = \text{largo}$

$r = \text{perímetro axilar} / 2\pi$

En este último caso se consideró que el volumen de un cachorro se aproxima al volumen de un cilindro.

Se evaluó normalidad y homogeneidad de varianzas a través de una prueba Shapiro-Wilk y Bartlett respectivamente. Debido a que no se cumplieron los supuestos, se utilizó la prueba no paramétrica Mann-Whitney (Montgomery 2005) para evaluar diferencias entre las tasas de crecimiento, el índice de condición corporal inicial y en las masas corporales iniciales y finales entre machos y hembras.

Se evaluó la relación de las variables tasa de crecimiento (Tc), índice de condición corporal (Icc) y masa inicial (mi) mediante modelos lineales. Se eligió como mejor modelo aquel que presentó el mayor R^2 ajustado y un p valor < 0.001 . Todos los análisis se realizaron en el software libre R (R Development Core Team 2011).

Objetivo 1.2- Evaluar diferencias intersexuales en las frecuencias y secuencias de comportamientos activos, pasivos y de amamantamiento en cachorros.

Se calcularon las frecuencias relativas de comportamiento pasivo, activo y amamantamiento y se evaluaron diferencias entre sexos a través de una prueba no paramétrica Mann-Whitney ya que no se cumplieron los supuestos de normalidad de los datos y homogeneidad de varianza. Las secuencias de los comportamientos fueron analizadas en el programa MARK (Cooch & White 2010) a través de modelos multi-estado (Bradshaw et al. 1993). Los mismos fueron utilizados para explorar las diferencias en las frecuencias y secuencias de los comportamientos de cachorros con respecto al sexo. Estos modelos permiten considerar las transiciones

estocásticas entre estados mutuamente excluyentes e implican el seguimiento longitudinal de individuos cuyos estados son registrados a través del tiempo (Cooch & White 2010). Son utilizados particularmente en procesos que, por ejemplo, describen la historia de vida de un individuo que en un momento determinado ocupa uno de unos pocos estados posibles (Hougaard 1999). En este caso, los “estados” harán referencia a diferentes comportamientos o grupos de comportamientos (Tabla 1).

Los supuestos para realizar los modelos en MARK fueron las siguientes:

1. Las probabilidades de supervivencia son constantes, independientes del sexo, ya que las observaciones correspondientes a individuos que murieron en alguna etapa del muestreo fueron descartadas.
- 2- La probabilidad de observar a un individuo en estado activo es diferente a la probabilidad de observarlo en estado pasivo o mamando.

Utilizando un test de bondad de ajuste, se verificó que los datos se ajustaran a los supuestos del modelo Arnason-Schwarz (para modelos multi-estado) el cual supone que:

- 1- cada individuo marcado en estado r en la población en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de ser reobservado (p_i).
- 2- cada individuo marcado en la población, en estado r , en el tiempo (i), tiene la misma probabilidad de sobrevivir y cambiar al estado s al tiempo ($i+1$).
- 3- las marcas (caravanas en este trabajo) no se pierden o faltan.
- 4- el tiempo esperado entre observaciones sucesivas es idéntico para los individuos en el mismo estado.

En el caso de los dos últimos puntos, se asumió que ambos se cumplen, aunque a veces esto no sea posible en la realidad. Sin embargo, los dos primeros supuestos son los más importantes a la hora de testear la bondad de ajuste (Cooch & White 2010). El test se realizó mediante un bootstrap con 100 simulaciones de las historias

de capturas. Se calculó el estadístico c como la devianza del modelo elegido dividido la media de las devianzas obtenidas en el bootstrap.

También se introdujo la masa inicial como co-variable para investigar la existencia de una relación entre la masa y las transiciones comportamentales. La elección del modelo se basó en el criterio de información de Akaike (AIC) (Bolker 2008). Además del AIC, también se consideró el valor de devianza para la selección de modelos (Bolker 2008). Para visualizar el modelo seleccionado se realizó un gráfico donde la probabilidad de transición comportamental fue la variable dependiente, por lo cual se utilizó un modelo de regresión logística. La masa estandarizada fue considerada como variable independiente.

$$\text{Masa estandarizada} = \text{masa} - \text{media de la masa} / \text{desvío estándar}$$

Objetivo 2- Evaluar la detección de diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento utilizando dos métodos diferentes de análisis.

Se utilizó una matriz de datos, que incluyó los pesos iniciales (diciembre) y finales (febrero) de 15 crías (7 hembras y 8 machos). Estos individuos coincidieron aproximadamente en la cantidad de días que separaron el primer y último pesado (55 días \pm 5 días). Se evaluó la existencia de diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento de las crías mediante un diseño longitudinal (ANOVA) y un diseño transversal (prueba T-Welch). El muestreo longitudinal de este trabajo fue posible gracias a la identificación de los individuos y a los registros del peso de los cachorros a intervalos de tiempo regulares. El muestreo transversal se originó a partir de la misma matriz de datos y fue generado obteniendo las masas mediante la técnica de re-muestreo "BOOTSTRAP" (Efron & Tibshirani 1993) con 1.000 réplicas.

CAPÍTULO 1. TASAS DE CRECIMIENTO Y DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS DE CRÍAS DE *Arctocephalus australis*.

RESULTADOS

Un total de 434 cachorros fueron marcados en las 5 temporadas y se calculó la tasa de crecimiento de 180 de ellos (Tabla 2). Debido a que no se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento entre temporadas, se analizaron los datos de las 5 temporadas en conjunto.

Tabla 2. Número de cachorros (ch) de *Arctocephalus australis* capturados, marcados y pesados; cantidad de barridos realizados en cada temporada.

<u>Temporada</u>	<u>Ch marcados</u>	<u>Ch pesados al menos 2 veces</u>	<u>Barridos</u>
2006-2007	54	16	-
2007-2008	35	15	-
2008-2009	54	40	-
2009-2010	92	24	-
2010-2011	199	85	286

No se encontraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre sexos para todo el período de muestreo ($U=4093$, $p=0.89$, $n=180$) aunque los machos presentaron un mayor promedio de su tasa de crecimiento. Además, dichas tasas fueron independientes de la masa inicial ($p=0.06$, $R^2=0.02$). Durante diciembre, mes en que ocurre el pico de nacimientos (Franco-Trecu 2005) tanto la masa inicial como el índice de condición corporal fueron significativamente mayores para las crías machos (m_i : $U=2686$, $p<0.001$; lcc_i : $U=2739$, $p<0.001$) (Fig. 1a y b). En cuanto a la masa de febrero, no se encontraron diferencias intersexuales ($U=745.5$, $p=0.94$), sin embargo los machos fueron más largos durante todo el período ($F=6.21$, $p<0.05$).

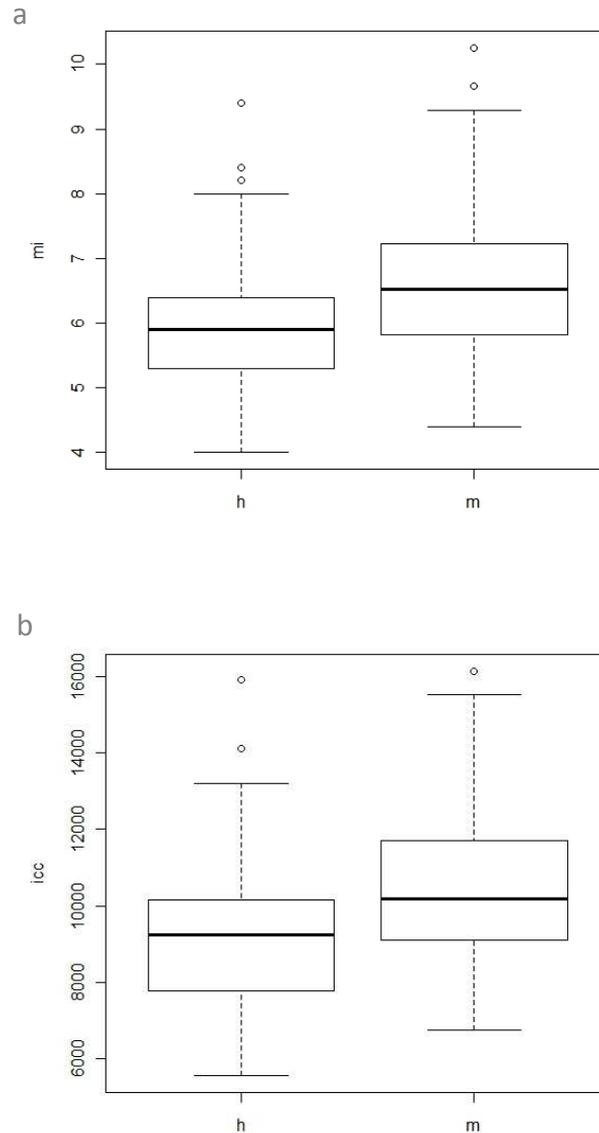


Figura 1. Diferencias entre sexos (h=hembras; m=machos) en a) Masa inicial (m_i) b) Índice de condición corporal inicial (icc_i) para crías de lobo fino. La barra color negro representan la media, el extremo inferior de la caja corresponde al percentil 25% y el extremo superior al percentil 75%, los máximos y mínimos se representan con las barras delgadas. Los círculos corresponden a valores extremos.

En relación al comportamiento, la frecuencia de amamantamiento (fS) fue igual entre sexos (U=745.5, p=0.94) (Fig. 2a) mientras que la frecuencia de comportamientos activos (fA) fue mayor para los machos, pero de forma no significativa (U=1341, p=0.059) (Fig. 2b).

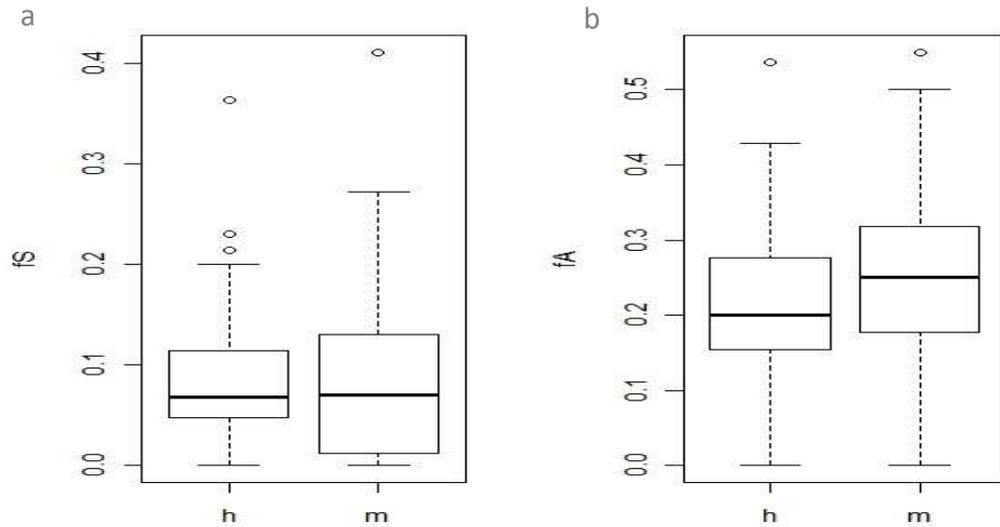


Figura 2. Diferencias entre sexos (h=hembras; m=machos) de a) frecuencia de amamantamiento (fS) b) frecuencia de comportamiento activo (fA) para crías de lobo fino (Aa). La barra color negro representan la media, el extremo inferior de la caja corresponde al percentil 25% y el extremo superior al percentil 75%, los máximos y mínimos se representan con las barras delgadas. Los círculos corresponden a valores extremos.

El modelo $lcc_i \sim m_i * sex$ se caracterizó por presentar una relación lineal significativa entre la masa inicial (m_i) y el índice de condición corporal inicial (lcc_i) de las crías en el mes de diciembre ($p < 0.001$, $R^2 = 0.43$, Fig. 3).

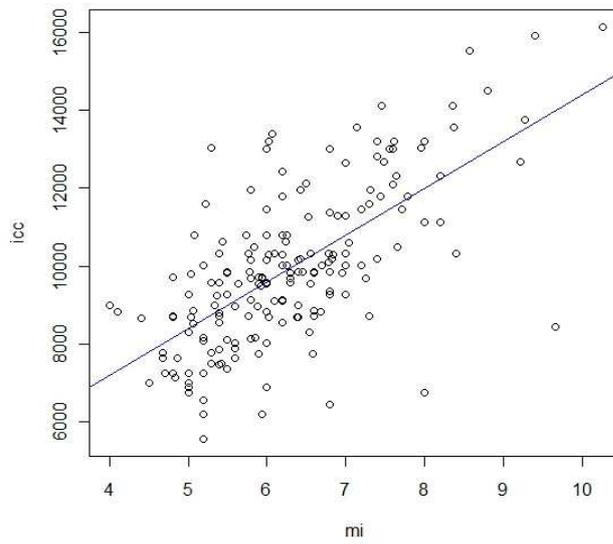


Figura 3. Relación de la masa inicial (m_i) con el índice de condición corporal inicial ($I_{cc,i}$) de las crías de *Arctocephalus australis* durante el mes de diciembre de las 5 temporadas reproductivas.

DISCUSIÓN

No se reportó un crecimiento diferencial durante los primeros tres meses de vida de las crías de lobo fino, rechazándose la hipótesis que proponía que los machos crecen más rápido en las etapas tempranas de su vida. Sin embargo, se encontró que los machos poseen una masa e lcc mayor (al nacer) que las hembras. Esto reflejaría un dimorfismo sexual prenatal y podría indicar diferencias en la inversión maternal durante la gestación de acuerdo al sexo de la cría o podría estar dado por diferentes requerimientos fisiológicos que implica la gestación de uno u otro sexo.

Estudios realizados en especies como *Otaria flavescens*, *Zalophus californianus* y *Phoca vitulina* reportan dimorfismo sexual temprano, donde los machos presentan un mayor tamaño al nacer (Capozzo et al. 1991, Ono & Boness 1996, Bowen et al. 1993). El grado de dimorfismo sexual en crías de estas especies es similar al observado en neonatos de *Arctocephalus gazella* donde los machos pesan entre 9 y 18% más que las hembras (Trillmich 1986, Capozzo et al. 1991). Los resultados de esta pasantía descartan la existencia de dimorfismo sexual en las tasas de crecimiento en los primeros tres meses de vida, como fue reportado también en *Otaria flavescens*, *A. gazella*, *A. tropicalis*, y en el fócido *Halichoerus grypus* (Capozzo et al. 1991, Lunn et al. 1993, Chambellant et al. 2003, Georges & Guinet 2000, Smiseth & Lorentsen 1995). Lunn & Arnould (1997) proponen que la ausencia de diferencias en las tasas de crecimiento se debe a una inversión equitativa por parte de las madres, sin embargo en esta pasantía no se incluyeron algunas variables relacionadas a la inversión maternal como son la condición corporal materna, los futuros costos reproductivos para las mismas o la duración de los viajes de alimentación. De todas formas, la evaluación del efecto de los comportamientos revela que las hembras no amamantan de forma diferencial a sus crías durante los primeros tres meses de vida. Los elefantes marinos del sur (*Mirounga leonina*),

altamente dimórficos, tampoco presentan diferencias intersexuales en el gasto que realizan las hembras durante la lactancia, aunque los machos nacen con mayor masa corporal (McCann et al. 1989), al igual que lo reportado en este trabajo.

Es posible que en nuestra población las diferencias en las frecuencias de amamantamiento se observen en otro momento de la lactancia, como podría ser en la etapa previa al destete. Además, la edad de destete podría ser diferente entre sexos y esto podría relacionarse con un mayor crecimiento de uno u otro sexo. También es posible que no se encontraran diferencias en las tasas de crecimiento porque los machos comienzan a crecer más rápido que las hembras durante el estadio juvenil, como se ha reportado para otras especies de otáridos (Lunn & Arnould 1997, Gentry 1981). El crecimiento juvenil dependería en gran medida de la disponibilidad de recursos durante este período y no exclusivamente del gasto maternal realizado durante la lactancia (Lunn & Arnould 1997). El crecimiento de las crías puede no ser evidente durante las primeras semanas de vida, como por ejemplo ocurre en *Arctocephalus forsteri*, donde se ha reportado que las crías presentan un rápido crecimiento entre los 60 y 200 días de edad teniendo un pico en el valor de su peso a los 200 días (Chilvers et al. 1995).

La existencia de diferencia en la masa corporal e índice de condición corporal de las crías al nacer, junto con la estrategia comportamental de la madre, son factores que determinan la supervivencia del cachorro. En *A. australis*, la mortalidad de las crías macho es afectada por la duración de los viajes de alimentación de sus madres además de por la tasa de amamantamiento durante el período perinatal (Franco-Trecu, 2010). El dimorfismo sexual temprano explicaría que las crías machos sean capaces de soportar ayunos más prolongados que las hembras, al menos durante las primeras semanas de vida, ya que mayor masa y tamaño se asocian con mayor cantidad de reservas energéticas. Estudios previos realizados en Isla de Lobos indican que cuando las hembras realizan viajes muy largos, las crías de ambos sexos sufren efectos negativos, sin embargo éstos se hacen evidentes antes para las crías hembras (Franco-Trecu, 2010).

Hacia el final del primer trimestre de vida de las crías las diferencias intersexuales en la masa corporal desaparecen, manteniéndose únicamente las diferencias en el largo de los cachorros (machos más largos). Al cabo de tres meses de vida, las crías hembras de *A. australis* podrían equiparar su masa a la de los machos mediante dos factores que afectan el crecimiento: por un lado, el comportamiento y por otro la tasa metabólica. Las crías de ambos sexos son más activas en ausencia de sus madres y por lo tanto, aquellos cachorros que aumenten su gasto energético realizando ciertas actividades o que posean elevadas tasas metabólicas (Lunn et al. 1993), podrían gastar una mayor proporción de sus reservas durante cada viaje de alimentación de sus madres. Como consecuencia, estas crías presentarían una menor tasa de crecimiento en comparación con crías menos activas o con menor tasa metabólica (Lunn et al. 1993).

Debido a que no se encontraron diferencias en la frecuencia de amamantamiento, la equiparación de masas de machos y hembras no estaría explicada por este factor. Sin embargo, los machos desplegaron más comportamientos activos, si bien la diferencia con respecto a las hembras no fue significativa. Cuando los machos realizan más comportamientos activos, el gasto energético que ello supone podría explicar que las hembras igualen sus masas con la de éstos luego de cierto tiempo. Las actividades como el juego, el nado y el traslado suponen una elevada demanda de energía (Green et al. 2010) y esto explicaría que no se mantengan las diferencias de peso al nacer respecto a las hembras. Trivers (1972) sostiene que una gran agresividad y comportamiento activo de búsqueda se relacionan con una mayor tasa metabólica. En humanos adultos y animales domésticos, son los machos quienes presentan mayores tasas metabólicas (Guinet et al. 1999) y quizá también podría ser el caso de las crías de *A. australis*.

A continuación se presentan los resultados del análisis de las secuencias y frecuencias del comportamiento de las crías, de manera que se pueda comprender mejor la relación entre el dimorfismo sexual en el tamaño y masa con el comportamiento.

CAPITULO 2. DIMORFISMO SEXUAL EN EL COMPORTAMIENTO DE LAS CRÍAS DE *Arctocephalus australis*.

RESULTADOS

En todos los modelos (Tabla 3) se postuló que la supervivencia era idéntica para ambos sexos y que la probabilidad de que la cría fuera observada en estado de comportamiento activo era diferente a la probabilidad de que fuera observada en estado de comportamiento pasivo o amamantando. Estos modelos se diferenciaron en la variación de las probabilidades de transición de estados de comportamiento entre sexos.

El modelo seleccionado para el mes de diciembre incorporó a la masa inicial como variable explicativa e incluyó diferencias entre los sexos de las crías para la transición del estado activo a amamantamiento (AIC= 3804) (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de AIC y devianza de algunos de los modelos propuestos para el mes de diciembre. Modelo 1: transición de estado activo a amamantamiento diferente entre sexos; Modelo 2: transiciones de estado pasivo a activo diferente entre sexos; Modelo 3: transiciones de estados activo a amamantamiento y activo a pasivo diferentes entre sexos.

MODELO	AIC	DEVIANZA
1	3804	3782
2	3809	3787
3	3810	3781

Tabla 4. Estimados del modelo seleccionado para explicar la transición del comportamiento activo al amamantamiento en las crías de lobo fino sudamericano. IC se refiere al intervalo de confianza.

	Estimado macho - (IC)	Estimado hembra - (IC)
Transición Activo-Amamantamiento	0.05 – (0.03-0.07)	0.02 – (0.01-0.05)

Según los estimados de este modelo (Tabla 4), existen diferencias entre los sexos en la transición del comportamiento activo a amamantamiento, presentando los machos una mayor probabilidad de realizar dicha transición. En la figura 4 se muestran las probabilidades de las transiciones entre comportamientos y las probabilidades de permanecer en el mismo estado comportamental de las crías de lobo fino.

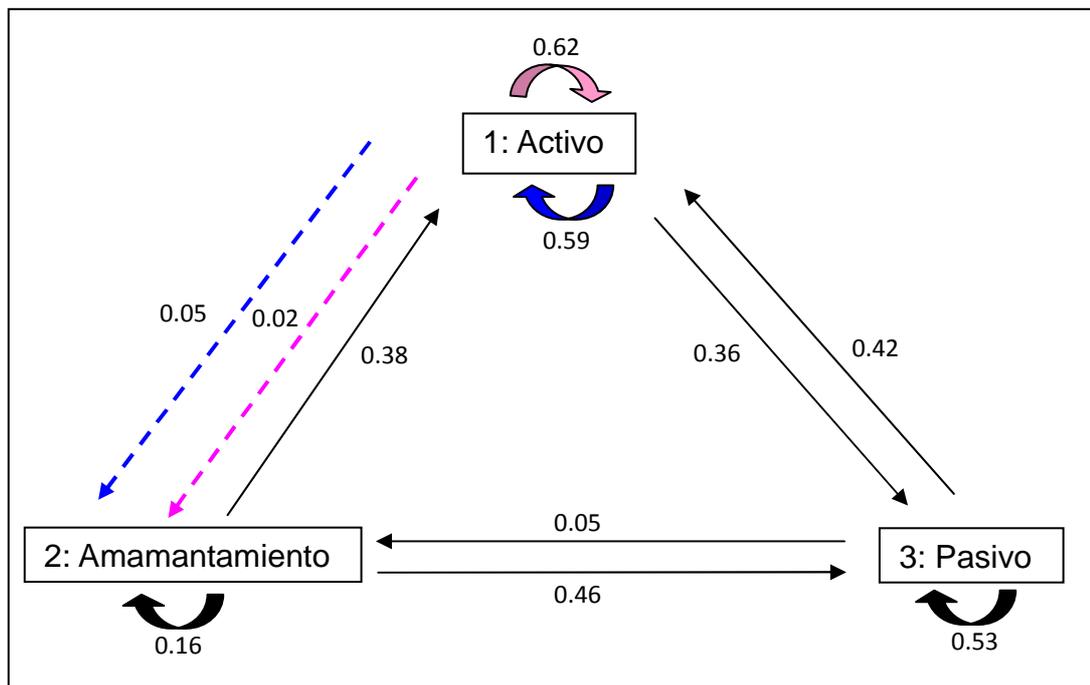


Figura 4. Estimados de las transiciones entre estados de comportamiento activo, pasivo y amamantamiento, correspondiente al modelo seleccionado para el mes de diciembre. Las flechas color rosa indican la transición del estado pasivo-activo y la probabilidad de permanecer en el mismo estado comportamental de las hembras, las azules de los machos.

La probabilidad de mantenerse en estado activo de un instante de tiempo al siguiente fue mayor para las hembras (0.62) que para los machos (0.59). La

probabilidad de permanecer en estado pasivo fue mayor que la probabilidad de permanecer amamantando para las crías de ambos sexos (Fig. 4).

La probabilidad de que las hembras realicen la transición del estado activo al amamantamiento no varía en función de su masa corporal. Sin embargo, los machos de menor peso tienen mayores probabilidades de realizar dicha transición, mientras que los que poseen un peso superior a la media tienen una probabilidad de transición similar a la de las hembras (Fig. 5).

Tabla 5. Valores de los interceptos correspondientes a la transición del estado activo al amamantamiento para las crías machos y hembras. En paréntesis se indica el intervalo de confianza (IC).

	Macho (IC)	Hembra (IC)
Intercepto	-3.01 (-3.52, -2.50)	-3.63 (-4.40, -2.87)

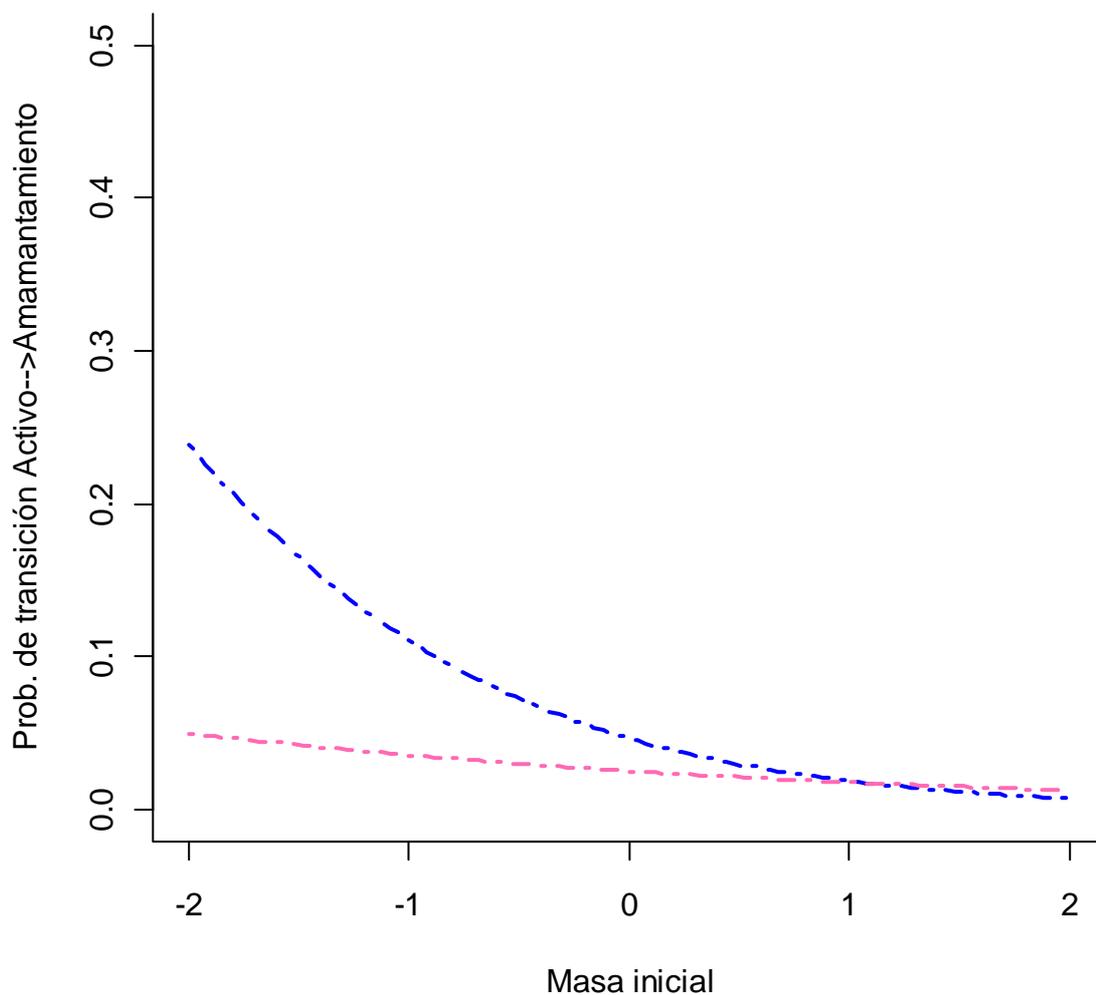


Figura 5. Transición del estado comportamental activo al amamantamiento durante el mes de diciembre para las crías de lobo fino sudamericano en Isla de Lobos. La línea azul corresponde a las crías macho, mientras que la rosada corresponde al de las crías hembras. El valor 0 de masa inicial corresponde a la media de las masas iniciales de cada sexo (machos= 6.68kg, hembras= 5.85).

El modelo seleccionado para el mes de febrero incluyó a la masa corporal de este mes como variable explicativa y consideró que la transición del estado pasivo a activo variaba con el sexo de las crías (AIC=3027) (Tabla 6). Los estimados para dicho modelo se muestran en la Tabla 7 e indican que los machos tienen una mayor probabilidad de realizar la transición del estado pasivo al activo.

Tabla 6. Valores de AIC y devianza de los modelos propuestos para el mes de febrero. Modelo 1: transición de estado pasivo a activo diferentes entre machos y hembras; Modelo 2: transiciones de estado sin diferencias entre sexos y sin inclusión de la masa como co-variable; Modelo 3: transiciones de estados (todas) diferentes entre machos y hembras sin inclusión de la masa como co-variable.

MODELO	AIC	DEVIANZA
1	3027	3004
2	3030	3012
3	3037	3006

Tabla 7. Estimados del modelo seleccionado para explicar la transición del comportamiento pasivo al activo en las crías de lobo fino sudamericano. IC se refiere al intervalo de confianza.

	Estimado macho - (IC)	Estimado hembra - (IC)
Transición Pasivo-Activo	0.59 - (0.53-0.65)	0.53 - (0.45-0.61)

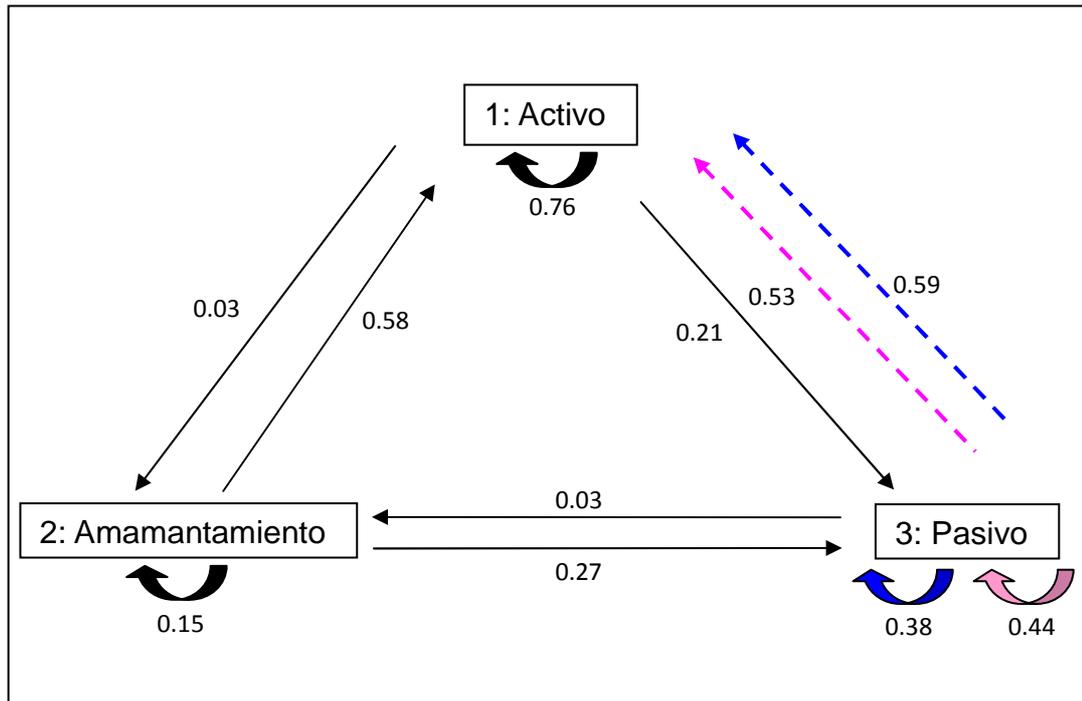


Figura 6. Transiciones entre estados de comportamiento activo, pasivo y amamantamiento, correspondiente al modelo seleccionado para el mes de febrero. Los valores corresponden a los estimados de las transiciones entre estados. Las flechas color rosa indican la transición del estado pasivo-activo para las hembras y las azules de los machos.

La probabilidad de mantenerse en estado pasivo de un instante de tiempo al siguiente fue menor para los machos que para las hembras, mientras que la probabilidad de que las crías de ambos sexos se mantuvieran en estado activo fue mayor que la probabilidad de que se quedaran amamantando (Figura 6).

En el caso de las crías hembras, la probabilidad de realizar transiciones desde el estado pasivo hacia el estado activo aumenta a medida que aumenta su masa corporal. Para los machos, esta probabilidad se mantiene constante en relación a sus masas (Fig. 7).

Tabla 8. Valores de los interceptos correspondientes a la transición del estado pasivo al activo para las crías machos y hembras. En paréntesis se indica el intervalo de confianza (IC).

	Macho (IC)	Hembra (IC)
Intercepto	0.38 (0.13, 0.62)	0.12 (-0.18, 0.44)

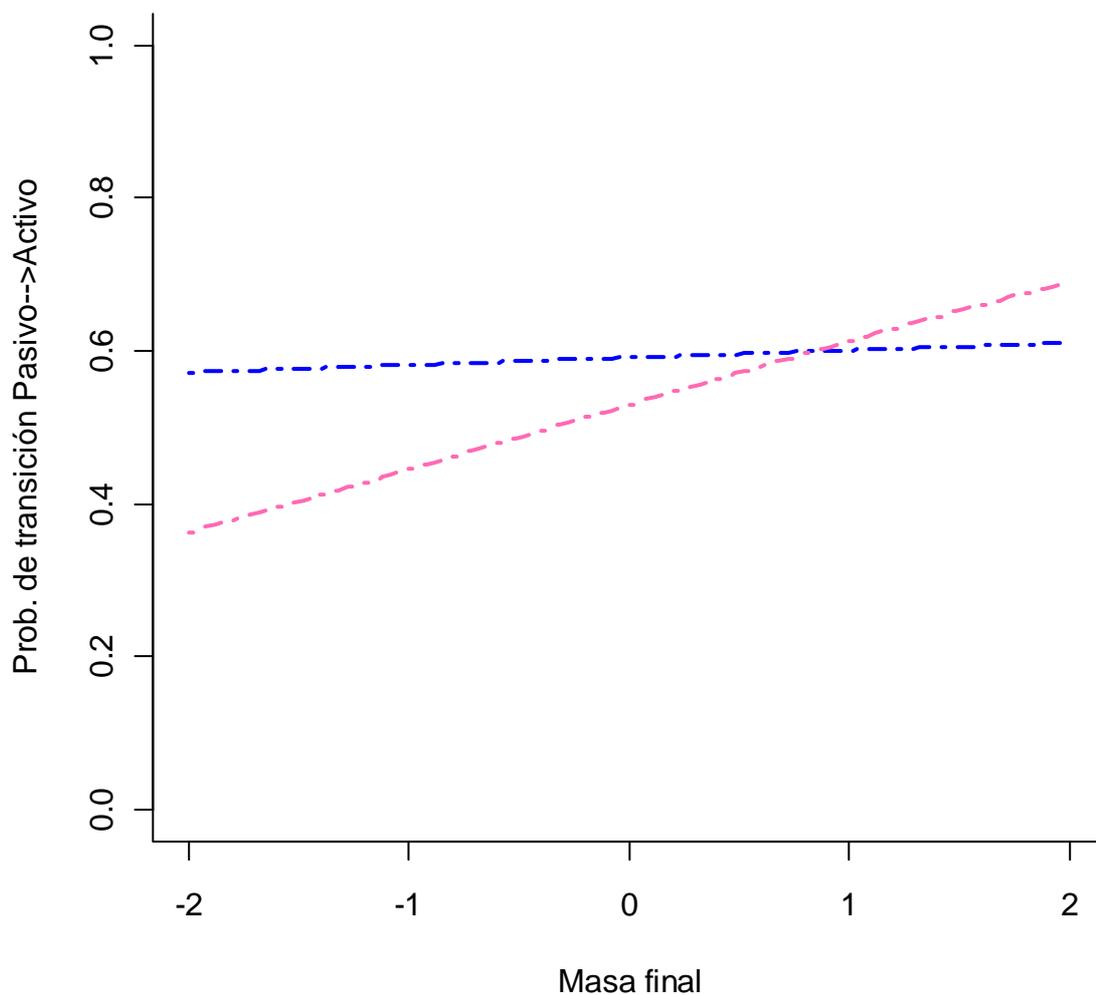


Figura 7. Transición del estado comportamental activo al amamantamiento durante el mes de febrero para las crías de lobo fino sudamericano en Isla de Lobos. La línea azul corresponde a las crías macho, mientras que la rosada corresponde a las crías hembras. El valor 0 de masa inicial corresponde a la media de las masas finales de cada sexo (machos= 6.96 kg, hembras=6.36 kg).

DISCUSIÓN

Las crías de *A. australis* presentaron dimorfismo sexual en el comportamiento, en particular para las transiciones del comportamiento activo a amamantamiento en diciembre y del comportamiento pasivo a activo en febrero, siendo los machos quienes exhibieron mayor probabilidad de realizar dichas transiciones. Los modelos seleccionados incorporaron la masa de las crías como co-variable, indicando una relación entre ésta y las transiciones comportamentales en ambos meses. Durante el primer mes de vida, los machos aumentaron su masa y presentaron mayor probabilidad de transición al amamantamiento aunque la frecuencia de dicho comportamiento fue similar a la de las hembras. Por otra parte, en febrero presentaron una mayor propensión a la actividad lo cual implicaría un gasto de energía que podría influir en su crecimiento corporal.

El comportamiento de las crías puede influir en el crecimiento corporal en algunos vertebrados (Geist 1971, Krebs et al. 1973) y en muchos casos una mayor actividad por parte de los machos tiene una relación negativa con las tasas de crecimiento de dicho sexo (Green et al. 2010). En el capítulo anterior reportamos que los machos nacen con una masa mayor pero no mantienen esta diferencia a los tres meses de edad, a pesar de que los individuos de ambos sexos crecen a una tasa inicial similar. Este hecho podría explicarse en términos de un uso diferencial de la energía durante los primeros meses (Ono & Boness 1996) siendo el comportamiento un proceso regulador del gasto energético a nivel individual (Ono & Boness 1996). En este trabajo, durante febrero las crías macho presentaron una mayor probabilidad de realizar transiciones de comportamientos pasivos a activos, que resultan energéticamente más costosos, lo que tendría implicancias en el crecimiento individual.

A pesar de que se encontraron diferencias entre sexos en las tasas de crecimiento, el dimorfismo sexual en tamaño corporal en la edad adulta es evidente en esta especie. Es posible que dichas diferencias intersexuales en tamaño corporal

se hagan notorias durante la etapa juvenil (2-6 años de edad). Un claro ejemplo se observa en *A. gazella*, donde los machos triplican su tamaño durante este período (Lunn & Arnould 1997). De esta manera el tamaño que los machos alcancen en la edad adulta dependería principalmente de la disponibilidad de recursos y del acceso que logren tener a ellos durante su edad juvenil, pero no del gasto que realicen sus madres en los primeros meses de vida (Lunn & Arnould 1997). Por otro lado, las crías hembra al tener mayor probabilidad de permanecer en estado pasivo, tendrían un gasto energético menor, equiparando su masa corporal a la de los machos en un corto período de tiempo.

En diciembre, ambos sexos exhibieron mayor probabilidad de pasar del estado de amamantamiento al pasivo que del amamantamiento al activo. También se observó que existe una menor probabilidad de que las crías realicen la transición del pasivo hacia el amamantamiento lo cual podría deberse a que el mismo depende de la presencia/ausencia de la madre. El modelo seleccionado para este mes incluyó la masa inicial de las crías (estandarizada) como co-variable explicativa, indicando que existe una relación entre la masa y las transiciones del comportamiento activo a amamantamiento. Las crías macho con masas menores a la media poblacional, son las que tienen mayores probabilidades de pasar al estado de amamantamiento, representando una vía para aumentar su masa durante las primeras semanas de vida. Franco-Trecu (2010) reportó que la tasa de transferencia de leche durante el período perinatal juega un rol importante en la sobrevivencia de las crías macho, mientras que en las hembras no tuvo un efecto significativo. El modelo a su vez indica que en las crías hembra la probabilidad de transición hacia el amamantamiento es independiente de su masa inicial. Estas podrían ser las razones por las que las crías macho tengan mayor tolerancia a largos viajes de alimentación de sus madres, soportando ayunos más prolongados que las crías hembra (Franco-Trecu 2010).

Por otra parte, el modelo seleccionado para febrero (Tabla 6) incluyó diferencias entre los sexos en la probabilidad de transición del estado pasivo al activo, incorporando la masa (estandarizada) de las crías en este mes como co-variable explicativa de dicha transición. Los machos mantuvieron constante la probabilidad de transición del estado pasivo al activo independiente de su masa corporal. Sin embargo, la probabilidad de realizar esta transición varió para las hembras, dependiendo de su peso. Aquellas con menor masa mostraron menores probabilidades de desplegar comportamientos activos, mientras que las que poseían una masa superior a la media, similar a la de los machos, mostraron mayor probabilidad de realizar transiciones hacia comportamientos activos. Esto sugiere que pesos bajos en las crías hembra no permitirían soportar el desgaste energético que implicaría el despliegue de comportamientos activos.

La probabilidad de permanencia de las crías de ambos sexos en el estado pasivo disminuyó en este mes con respecto a diciembre, sugiriendo un aumento en la actividad. La probabilidad de que las crías permanezcan amamantando en dos instantes de tiempo sucesivos fue similar en diciembre y febrero. Durante estos meses, la utilización diferencial de la energía adquirida a través de la lactancia puede influir en el crecimiento de las crías. En *A. gazella* y *A. pusillus doriferus* aunque el consumo de leche es similar entre sexos (Arnould et al. 1996, Arnould & Hindell 2002), las hembras tienden a reservar energía en forma de lípidos mientras que los machos privilegian la síntesis de tejido muscular (Arnould et al. 1996, Arnould & Hindell 2002, Luque & Aurióles 2001).

Diferentes investigaciones han mostrado resultados contradictorios en relación a las tasas metabólicas de machos y hembras (Ono & Boness 1996, Guinet et al. 1999, Luque & Aurióles 2001). Los resultados de este trabajo indican que la equiparación de masas entre los sexos hacia finales del segundo mes de vida podría estar influenciada por una mayor tasa metabólica en las crías macho, quienes utilizarían una mayor proporción de sus reservas (Lunn et al. 1993) en comparación con las hembras.

Nuestros modelos indican que existe un dimorfismo sexual temprano en los comportamientos de *A. australis* que probablemente influyan en su supervivencia y éxito futuro. Esto podría suceder no solo por las diferencias en los comportamientos y probabilidades de transición entre éstos, sino por el efecto que ciertos comportamientos tienen sobre las tasas de crecimiento y/o masas de las crías, que afectan su supervivencia.

CAPITULO 3. DIFERENCIAS INTERSEXUALES EN TASAS DE CRECIMIENTO UTILIZANDO DOS DISEÑOS DE MUESTREO: LONGITUDINAL VS TRANSVERSAL

RESULTADOS

Diseño longitudinal

Se cumplió el supuesto de normalidad de los residuos ($W=0.9339$, $p=0.3123$) y se verificó la homogeneidad de varianzas ($p=0.8704$). Aunque la media (X) de las tasas de crecimiento de las hembras (0.06, D.E=0.02) fue mayor en que la de los machos (0.05, D.E=0.02, Fig. 8), no se encontraron diferencias significativas entre sexos ($F=0.51$, $p=0.49$, $n=15$).

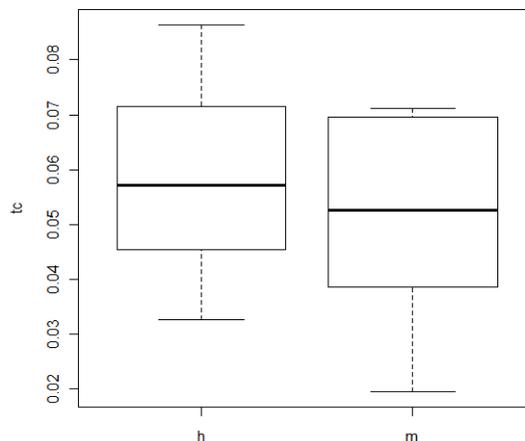


Figura 8. Tasas de crecimiento (tc) de las crías hembras (h) y machos (m) de *A. australis*, con sus correspondientes medias y desvíos estándar. Se observa que las hembras presentan una media mayor en sus tasas de crecimiento. Los bordes de las cajas representan los percentiles 25% y 75%.

Diseño transversal

Mediante este diseño, se encontraron diferencias significativas entre sexos en las tasas de crecimiento de las crías ($t = -26.6301$, $p < 2.2e-16$).

DISCUSIÓN

En investigaciones previas donde se han evaluado diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento se han utilizado tanto métodos de muestreo transversal como longitudinal, reportándose resultados opuestos. En este caso se puso a prueba ambos métodos sobre un mismo set de datos, para evaluar la consistencia de los resultados.

Un trabajo reciente en el lobo marino de Juan Fernández (*Arctocephalus philippii*) donde se comparó las tasas de crecimiento a través del método transversal, con un muestreo previo que utilizó el método longitudinal obtuvo resultados opuestos (Osman et al. 2010). Además, estudios que utilizaron un diseño de muestreo transversal reportaron que las crías machos crecen más rápido que las hembras (Doidge et al. 1984, Kerley 1985, Mattlin 1981), mientras que mediante muestreo longitudinal no se reportaron diferencias entre los sexos en las tasas de crecimiento (Doidge y Croxall 1985, Lunn et al. 1993).

En este trabajo tampoco se registraron diferencias entre sexos en las tasas de crecimiento, coincidiendo con los resultados obtenidos en el capítulo 1, donde no se encontraron diferencias en una muestra de 180 individuos. Esto concuerda con trabajos donde al utilizar un diseño longitudinal no se encontraron diferencias intersexuales. (Lunn et al. 1993, Guinet & Georges 2000, Chambellant et al. 2003)

Por otra parte, al simular un diseño transversal con el mismo set de datos, aparecen diferencias significativas en las tasas de crecimiento de ambos sexos, resultado que coincide con los obtenidos en otros estudios con diseño transversal (Goldsworthy 1995, Arnould & Hindell 2002).

Por lo tanto, concluimos que el diseño de muestreo y análisis utilizado afecta el resultado obtenido. En nuestro trabajo, el hecho de que las tasas de crecimiento fueron calculadas a partir del promedio del peso de cada sexo, pudo introducir un error al análisis que luego se magnificó al realizar el bootstrap. Es posible que realizar un promedio del peso de cada sexo no sea acertado, ya que cada individuo tiene su propia historia de vida (una edad particular, condición física e incluso la

existencia de una influencia de la estrategia maternal adoptada) y al calcular dicho promedio no se toma en cuenta la influencia de estos factores. En otros casos las diferencias se podrían atribuir a sesgos relacionados con el muestreo y con la biología de los individuos estudiados. Probablemente, en los trabajos que utilizan un muestreo transversal, el cálculo de las tasas de crecimiento están sesgados ya que no se conoce la verdadera edad de las crías. Un diseño de muestreo longitudinal parece ser el más acertado cuando el objetivo es estudiar el crecimiento de los individuos, ya que esto es afectado por variables individuales y/o estrategias maternas.

CONCLUSIONES

Las diferencias entre sexos en la masa y tamaño de las crías de *A. australis* al nacer, podría ser un indicador de la existencia de una inversión diferencial durante la gestación o podría resultar de diferencias en los requerimientos fisiológicos de cada sexo. En los siguientes tres meses, las crías crecen a una tasa similar y hacia finales de febrero las masas de ambos sexos se equiparan.

En relación a las transiciones comportamentales de las crías, se reportaron diferencias entre sexos en diciembre y febrero, para las transiciones activo a amamantamiento en diciembre y pasivo a activo en febrero. Los machos presentan una mayor probabilidad de desplegar dichas transiciones y de permanecer en estado activo de un instante de tiempo al siguiente. Por el contrario, las crías hembras tienen más probabilidades de permanecer en estado pasivo, por lo cual se podría deducir que este tipo de comportamientos favorece que las hembras equiparen sus masa a la de los machos hacia finales de febrero. La masa inicial se relaciona con el comportamiento de las crías durante el mes de diciembre, y la masa de febrero con el comportamiento durante este mes.

La magnitud de las diferencias entre sexos en las tasas de crecimiento depende del método de muestreo utilizado. El muestreo longitudinal resulta un método más acertado a la hora de seguir la historia de un individuo a lo largo del tiempo y cuando el objetivo es evaluar tasas de crecimiento, lo mejor es utilizar un método que considere implícitamente las historias de vida de cada individuo.

PERSPECTIVAS

Este trabajo es un acercamiento a dilucidar las características del dimorfismo sexual en crías de *A. australis* utilizando las tasas de crecimiento, el índice de condición corporal, la masa corporal y el comportamiento como variables relacionadas al crecimiento de las crías. Considero que para detectar diferencias en las curvas de crecimiento en ambos sexos se debe muestrear durante un período más prolongado. En la mayoría de los mamíferos, el crecimiento de los individuos aumenta considerablemente en la etapa juvenil, período en el cual se disparan factores hormonales que determinan el crecimiento diferencial. Para evaluar la existencia de una inversión maternal diferencial durante la lactancia de las crías es necesario aumentar el período de muestreo hasta el destete y considerar variables como la condición corporal de la madre, las frecuencias de amamantamiento, la duración de los viajes de alimentación y el futuro costo reproductivo que sufren las hembras que crían uno u otro sexo.

Anexo

Etograma

D: Descanso. El cachorro permanece en un lugar de la colonia, sin desplazarse.

CA: Contacto activo. El cachorro se encuentra junto a su madre, moviéndose sobre ella o cerca de la misma).

J: Juego. El cachorro está en contacto o próximo a otro/s, mientras se mordisquean, se empujan, recrean ostentaciones de individuos adultos.

B: Buceo. El cachorro se encuentra sumergido en el agua, desplazándose en ella.

TCH: Traslado del cachorro (se traslada por sus propios medios, de forma activa)

TP: Traslado pasivo (el cachorro es sujetado en la boca de la hembra y trasladado de forma pasiva)

A: Amamantamiento (el cachorro une su hocico al pezón de la hembra).

BS: Búsqueda (el cachorro examina con su boca y hocico el vientre de su madre, con el fin de encontrar los pezones para mamar).

NN: Contacto naso-nasal (unión de los hocicos de la hembra y su cría).

AGCH: Agresión (una cría amenaza a otra, abriendo su boca, emitiendo una vocalización e incluso mordiéndolo).

VOCH: Vocalización (el cachorro llama, o contesta al llamado de una hembra).

CHAH: Alarma hacia hembras (el cachorro abre la boca dirigiendo una señal de alarma hacia una hembra).

Bibliografía

Arnould, J. P. Y. (1997). Lactation and the cost of pup-rearing in Antarctic fur seals. *Marine Mammal Science*, 13(3), 516-526.

Arnould, J. P. Y. & Hindell, M. A. (2002). Milk consumption, body composition and pre-weaning growth rates of Australian fur seal (*Arctocephalus pusillus doriferus*) pups. *Journal of Zoology (London)* 256:351–359.

Arnould J. P. Y., Boyd, I. L. & Socha, D. P. (1996). Milk consumption and growth efficiency in Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) pups. *Can. J. Zool.* 74:254–266.

Atkinson, S. (1997). Reproductive biology of seals. *Reviews of Reproduction* 2, 175–194.

Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2 (Pt. 3): 349–368.

Bolker, B. M. (2008). *Ecological models and data in R*. Princeton University Press.

Boltnev, A.I., York, A.E. & Antonelis, G.A. 1998. Northern fur seal young: inter-relationships among birth size, growth, and survival. *Can. J. Zool.* 76: 843–854.

Bowen, D., Oitedalo, T., Boness, D. J. & Iversons, J. (1994). The effect of maternal age and other factors on birth mass in the harbour seal. *Can. J. Zool.* 72: 8-14.

- Bradshaw, C. J. A., Harcourt, R. G., & Davis, L. S. (2003). Male-biased sex ratios in New Zealand fur seal pups relative to environmental variation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53:297–307.
- Brandon, E. A. A., Calkins, D. G., Loughlin, T. R. & Davis, R. W. (2005). Neonatal growth of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) pups in Alaska. *Fisheries Bulletin.* 103, 246-257.
- Capozzo, H. Luis; Campagna, Claudio; Monserrat, J. (1991). Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. *Marine Mammal Science*, 7(4), 385-394.
- Carranza, J. (1994). Reproducción. En *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. J. Carranza (Ed.). Universidad de Extremadura.
- Chambellant, M. ., Beuplet, G. ., Guinet, C. & Georges, J.-Y. (2003). Long-term evaluation of pup growth and preweaning survival rates in subantarctic fur seals, *Arctocephalus tropicalis*, on Amsterdam Island. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1222-1232.
- Childerhouse, S.; Gibbs, N. ., McAlister, G.; McConnell, H.; McNally, N. & Sutherland, D. (2005). Distribution, abundance and growth of New Zealand sea lion *Phocarctos hookeri* pups on Campbell Island. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39, 889-898.
- Chilvers, B. L.; Wilson, K.-J. & Hickling, G. J. (1995). Suckling behaviours and growth rates of New Zealand fur seals, *Arctocephalus forsteri*, at Cape Foulwind, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 22, 263-270.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. (1987). Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago.

- Cooch, E. & White, G. (2010). Program MARK. A gentle introduction. 9a edición
<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>> (con acceso 01/05/2012)
(Bradshaw, Harcourt, & Davis, 2003).
- Darwin, C. (1871). The descent of man and selection in relation to sex. 2° ed.
London: John Murray.
- Doidge, D. W. & Croxall, J. P. (1985). Diet and energy budget of the Antarctic fur seal,
Arctocephalus gazella, at South Georgia. Pp. 543-550, in Antarctic nutrient
cycles and food webs (W. R. Siegfried, P. R. Condy, and R. M. Laws, eds.).
Springer-Verlag, Berlin, Germany, 700 pp.
- Doidge, D. W., Croxall, J. P. & Ricketts, C. (1984). Growth rates of Antarctic fur seal
Arctocephalus gazella pups at South Georgia. *Journal of Zoology (London)*,
203:87-93.
- Efron, B. & Tibshirani, R. J. 1993. An introduction to the bootstrap. London, U.K.:
Chapman & Hall.
- Franco-Trecu, V. (2005). Comportamiento maternal y aspectos reproductivos de
Arctocephalus australis en isla de Lobos – Uruguay. Monografía de grado,
Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Franco-Trecu, V., Tassinio, B. & Soutullo, A. (2010). Allo-suckling in the South
American fur seal (*Arctocephalus australis*) in Isla de Lobos, Uruguay: cost or
benefit of living in a group? *Ethology, Ecology and Evolution*, 22:2, 143-150.
- Geist, V. (1971). The Mountain Sheep: A study in behaviour and evolution. Chicago
Univ. Press, Chicago, 399.

- Gentry, R. L. (1981). Northern fur seal *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758). Pages 143-160 in S. H. Ridgway and R. J. Harrison, eds. Handbook of marine mammals. Academic Press.
- Georges, J-Y. & Guinet, C. (2000). Early mortality and perinatal growth in the subantarctic fur seal (*Arctocephalus tropicalis*) on Amsterdam Island. *Journal of Zoology*, 251(3), 277-287.
- Goldsworthy, S. D. (1995). Differential expenditure of maternal resources in Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at Heard Island, southern Indian Ocean. *Behavioral Ecology* 6:218–228.
- Green, D. S.; Young, J. K.; Hernández-Camacho, C. J. & Gerber, L. R. (2010). Developing a non-invasive indicator of pinniped health: Neonate behavior and growth in California sea lions (*Zalophus californianus*). *Ciencias Marinas*, 36(3), 311-321.
- Gross, M. R. (2005). The evolution of parental care. *The Quarterly Review of Biology*. Volume 80, N° 1, pp. 37-45.
- Guinet, C. & Georges, J. Y. (2000). Growth in pups of the subantarctic fur seal (*Arctocephalus tropicalis*) on Amsterdam Island. *Journal of Zoology (London)* 251:289–296.
- Guinet, C., Goldsworthy, S. D. & Robinson, S. (1999). Sex differences in mass loss rate and growth efficiency in Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) pups at Macquarie Island. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46, 157-163.
- Hougaard, P. (1999). Multi-State Models: A Review. *Lifetime Data Analysis*, 5, 239–264.

- Kerley, G. I. H. (1985). Pup growth in the fur seals *Arctocephalus tropicalis* and *A. gazella* on Marion Island. *Journal of Zoology (London)*, 205:315-324.
- Krebs, J. & Davies, N. (1987). *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, C. J., Gaines, M. S., Keller, B. L., Myers, J. H., Tamarin, R.H. (1973). Population cycles in small rodents. *Science* 179: 35–41
- Lunn, N. J., Boyd I. L., Barton T. & Croxall, J. P. (1993). Factors affecting the growth rate and mass at weaning of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. *Journal of Mammalogy* 74:908–919.
- Lunn, N. J. & Arnould, J. P. Y. (1997). Maternal investment in Antarctic fur seals: evidence for equality in the sexes? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(6), 351-362.
- Luque, S. P. & Aurióles-Gamboa, D. (2001). Sex differences in body size and body condition of California sea lion (*Zalophus californianus*) pups from the Gulf of California. *Marine Mammal Science*, 17(1):147-160.
- McCann, T.S., Fedak, M.A., Harwood, J. (1989). Parental investment in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25 : 81-87
- Martin, P. & Bateson P. (1991). *La medición del comportamiento*. Alianza Universidad Editorial, Madrid.
- Mattlin, R. H. (1981). Pup growth of the New Zealand fur seal *Arctocephalus forsteri* on the Open Bay Islands, New Zealand. *Journal of Zoology (London)*, 193:305-314.

- Montgomery, D.C. (2005). Design and analysis of experiments. 5th edition. John Wiley & Sons, INC, USA.
- Ono, K. A., & Boness, D. J. (1996). Sexual dimorphism in sea lion pups: differential maternal investment, or sex-specific differences in energy allocation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(1), 31-41.
- Osman, L. P., Moreno, C. A. & Trites, A. W. (2010). Growth rates and differential investment in male and female Juan Fernández fur seal pups. *Journal of Mammalogy*, 91(5):1188-1196.
- Páez, E. (2000). Utilización de Bootstrap y análisis de poder en estimaciones de abundancia de cachorros de *Arctocephalus australis*. Rey, M & Amestoy, F (eds). Pp. 55-70. En: Sinopsis de la biología y ecología de las poblaciones de lobos finos y leones marinos de Uruguay. pp. 55-70. Pautas para su manejo y administración. Proyecto URU/92/003. INAPE, Montevideo.
- Pradel, R., Wintrebert, C.M.A., Gimenez, O. (2003). A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59: 43-53.
- Ralls, K. & Mesnick, S. L. (2002). Sexual dimorphism. En *Encyclopedia of Marine Mammals*.
- Reid, K. (2002). Growth rates of Antarctic fur seals as indices of environmental conditions. *Marine Mammal Science* 18:469–482.
- Rivas, M. & Franco-Trecu, V. (2009). Comportamiento de agregación de las crías de lobo marino sudamericano *Arctocephalus australis*, en Isla de Lobos, Uruguay. Resumen Jornadas Uruguaya de Comportamiento Animal, Uruguay.

Shackleton, D. M. (1973). Population quality and bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis* Shaw). Ph.D. dissertation, University of Calgary, Alberta.

Smiseth, P. T., & Lorentsen, S-H. (1995). Evidence of equal maternal investment in the sexes in the polygynous and sexually dimorphic grey seal (*Halichoerus grypus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(3), 145-150.

Trillmich, F. (1986). Maternal investment and sex allocation in the Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19:157–164.

Trivers, R. (1972). *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Edited by Bernard Campbell, Universidad de California, Los Angeles. Aldine Publishing Company, Chicago.