

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS

**Aloamamantamiento en *Arctocephalus australis* en  
Isla de Lobos (Uruguay): ¿estrategia individual de  
las crías?**

*Franca Stábile*

*Valentina Franco-Trecu, sección Etología, Facultad de Ciencias*

*Bettina Tassino, sección Etología, Facultad de Ciencias*

*Tribunal: Ciro Invernizzi y Natalia Uriarte*

*Febrero de 2013*

# Índice

	<b>Pág.</b>
Agradecimientos	2
Introducción	3
Aloamamantamiento en pinnípedos	4
Objetivos	7
Metodología	8
Área de estudio	8
Colecta de datos	8
Análisis de datos	10
Resultados	12
Objetivo específico 1	14
Objetivo específico 2	14
Discusión	17
Bibliografía	21
Anexo	25

## **Agradecimientos**

Primero que nada quiero agradecer a mis tutoras Valentina y Bettina. Gracias por enseñarme y apoyarme tanto, por la paciencia, por armar todo esto conmigo y por darme para adelante siempre. También quiero agradecerles por los infinitos consejos, la atención, el oído y los abrazos.

A los loberos, el Bocha, Mulato y Palito, por toda su ayuda durante las estadías en la isla, por sus enseñanzas y por la convivencia compartida. También a los fareros Bochetti y Eduardo, Martín y Manuel que siempre se mostraron gentiles y dispuestos a ayudar.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por otorgarme la beca de iniciación a la investigación.

A todos los que me acompañaron en la Isla: Guille, Feli, Clau, Tati, Andre, Sol, Syl, Sam y Jose. Por ayudarme de muchísimas maneras, con planillas, capturas, pinturas, fotos, de todo... Por los lindos momentos compartidos y lo divertidas que se hicieron las estadías a su lado, ¡muchas gracias!

A Guille, por todo... por su amor y apoyo siempre.

A mis amigas, a todas. A Romi, Valen, Mai y Vicky por hacer que esta carrera sea demasiado disfrutable, y por compartir mil cosas y aprendizajes juntas.

A todos mis amigos, a los que entienden lo que hago y a los que no... a Clari y Cami, y a todos los de la facu, que hacen de ella mi segunda casa!!

Y finalmente a mi familia, a mis tíos, abuelos, padres y hermanos por apoyarme siempre y quererme muchísimo. Y a mis padres, por transmitirme esa curiosidad y amor por la naturaleza casi sin darse cuenta... porque soy yo gracias a ellos.

**¡Muchas gracias!**

## Introducción

La teoría evolutiva predice que los progenitores invertirán en su descendencia de manera de maximizar su propio éxito reproductivo a lo largo de su vida (Gomendio 1994). La inversión parental se define como toda acción de los progenitores que aumenta la probabilidad de sobrevivir y reproducirse de su descendencia, con costos para su propia supervivencia y éxito reproductivo futuro (Trivers 1972). Este concepto se relaciona con el “Principio de Asignación” que postula que los organismos cuentan con recursos finitos de energía y/o nutrientes que deben repartir entre su crecimiento, mantenimiento y reproducción (Gadgil & Bossert 1970). Asignar una mayor energía a la reproducción afectará la energía disponible para el crecimiento y manutención del organismo, y podría implicar costos para su supervivencia y reproducción futura.

La fisiología reproductiva en los mamíferos determina que las hembras cuiden a la progenie durante la gestación y la lactancia. Este contexto estimula a los machos a desertar del cuidado parental, volviendo sumamente costosa la reproducción para las hembras. A pesar del alto costo energético que supone la gestación, la lactancia impone costos aún mayores (Gomendio 1994), debido a que la leche es una sustancia rica en nutrientes, hormonas, vitaminas y compuestos inmunológicos (Jensen 1995). Además, la lactancia genera en las hembras estrés fisiológico (Roulin 2002). Si bien durante la lactancia las hembras aumentan la cantidad de alimento que ingieren, suelen perder peso, son más vulnerables a los parásitos, disminuyen su fertilidad y sufren tasas de mortalidad más elevadas que hembras no lactantes (Gomendio 1994).

Dado los elevados costos reproductivos que enfrentan las hembras de mamíferos, se espera que la alimentación y adopción de crías extrañas sean fenómenos raros, por lo que las hembras amamantarían únicamente a sus propias crías. Sin embargo, existen registros en 82 especies de mamíferos en los que las hembras amamantan a crías extrañas, comportamiento llamado aloamamantamiento (Packer et al. 1992). Aunque por lo general las frecuencias de aloamamantamiento son bajas (Packer et al. 1992), este fenómeno se observa comúnmente en especies que comparten dormideros como los murciélagos (McCracken 1984, Wilkinson 1992), que se reproducen comunalmente como los leones (Pusey & Packer 1994) o que carecen de mecanismos fuertes de reconocimiento madre cría, como algunas focas (Boness et al. 1998).

Las hipótesis propuestas para explicar el aloamamantamiento se basan en los costos y beneficios asociados a este comportamiento. El aloamamantamiento es beneficioso para la cría, ya que obtiene alimento extra y posible inmuno-resistencia a variados patógenos y parásitos, y también para su madre; pero se supone que implica costos para la hembra que aloamamanta y para su cría (Roulin & Heeb 1999, Roulin 2002).

Roulin (2002) recopila cinco hipótesis para explicar porqué las hembras aloamamantan. La hipótesis de cuidado parental mal dirigido plantea que las hembras aloamamantan sin percibirlo, beneficiando a la cría que aloamama con costos para sí mismas. En este caso la hembra aloamamanta porque no nota que no es su propio cachorro o porque el cachorro extraño "roba leche" (Packer et al. 1992). La hipótesis de reciprocidad propone que dos hembras alcanzan mayor éxito reproductivo cuando amamantan a sus crías mutuamente que cuando lo hacen solas (Pusey & Packer 1994). En este caso se beneficiarían ambas hembras y sus crías. Por otro lado, la hipótesis de selección de parientes plantea que una hembra aloamamanta a una cría ajena sólo si comparte una proporción de sus genes, beneficiándose por aumento de su eficacia inclusiva (Packer et al. 1992). La hipótesis de evacuación de leche propone que la hembra aloamamanta para evacuar el excedente de leche que su propia cría no consume (Wilkinson 1992). Esto beneficiaría a la hembra, ya que el excedente de leche podría producirle infecciones mamarias. Finalmente la hipótesis de acumulación de experiencia plantea que mediante el aloamamantamiento las hembras acumulan experiencia en el cuidado maternal, y por lo tanto serán hembras inexpertas las que tenderán a realizar este comportamiento. Esto beneficiaría a la hembra con la ganancia de experiencia.

Estas cinco hipótesis no son mutuamente excluyentes (Roulin 2002), de manera que una hembra que necesite evacuar leche, podría hacerlo aloamamantando a un pariente o a un individuo que no lo sea. Si amamanta a un pariente, se verá beneficiada a través de aumentar su eficacia inclusiva, por lo que en este caso ambas hipótesis explicarían el aloamamantamiento.

### **Aloamamantamiento en pinnípedos**

El aloamamantamiento ha sido registrado en varias especies de pinnípedos, y ha sido observado más comúnmente en fócidos (Bowen 1991) donde por ejemplo, en focas monje, *Monachus schauinslandi* se observó que 90% de las hembras amamantan a crías extrañas (Boness et al. 1998); y en focas grises, *Halichoerus grypus*, entre 44% y 77% (Smith 1968).

Generalmente las tasas de aloamamantamiento en otáridos son más bajas que en fócidos (Gemmell 2003, Franco-Trecu et al. 2010). Esto probablemente se relacione con el reconocimiento madre - cría, más desarrollado en otáridos que en fócidos (Bowen 1991), que muchas veces no presentan reconocimiento maternal de las vocalizaciones de la cría, como ocurre en focas monje (Job et al. 1995).

Dentro de los otáridos, se observan diferentes tasas de aloamamantamiento según las especies y poblaciones. Franco-Trecu y colaboradores (2010) reportaron altas tasas de aloamamantamiento para la población de *Arctocephalus australis* de Isla de Lobos. *A. australis* (Zimmermann 1783) o lobo fino sudamericano, es una especie dimórfica perteneciente a la familia de los otáridos, que se distribuye en América del Sur a lo largo de las costas de los océanos Atlántico y Pacífico, desde Brasil (Estado de San Pablo) hasta Perú (sur de Lima) (Vaz Ferreira 1956). En Uruguay la población se estima en 300.000 individuos (Páez 2000), por lo que es considerada la mayor colonia reproductiva de la especie. Esta colonia se reproduce en tres grupos de islas de la costa Atlántica uruguaya: Islas de Torres, Isla de Marco, e Isla e Islote de Lobos (Vaz Ferreira 1956).

En esta especie, las hembras dan a luz a un cachorro concebido en la temporada anterior y pocos días después copulan con un macho territorial (Ponce de León 1983). La gestación y el cuidado de la cría duran aproximadamente 11 meses (Ponce de León 1983), generando que ambas inversiones reproductivas se solapen (Franco-Trecu 2005). Luego del parto, las hembras permanecen en tierra con su cría un período de 11,6 días (dE= 3,48), antes de su primer viaje de alimentación (6,4 días; dE = 5,7). Durante todo el cuidado de la cría, las hembras alternan períodos de asistencia en tierra donde amamantan a sus crías, con períodos de alimentación en el mar (Franco-Trecu 2010). Al regresar a la colonia las hembras deben reconocer a su cachorro entre los demás. En esta reunión madre-cría están involucradas señales vocales, olfativas, visuales y espaciales. Los cachorros juegan un rol activo durante el reconocimiento y raramente responden a hembras que no son sus madres (Phillips 2003). Esto posiblemente se deba a la alta probabilidad de recibir agresiones por parte de las hembras (Phillips 2003), ya que si el riesgo de ser agredido es alto, la frecuencia de respuesta a hembras incorrectas sería menor (Insley 2001).

En la población de Isla de Lobos, el aloamamantamiento representó 3,37% de todos los eventos de amamantamiento, siendo un valor subestimado, ya que sólo se consideraron los aloamamamientos múltiples (Franco-Trecu et al. 2010). La mayor tasa de

aloamamantamientos exitosos se observó en enero, mes en el que además se registraron las mayores tasas de mortalidad de crías (Franco-Trecu et al. 2010).

Pusey & Packer (1994) plantean que la reciprocidad sería beneficiosa cuando por ejemplo, las madres pasan largos períodos lejos de sus crías, o muestran una variación temporal en su éxito de forrajeo. En *A. australis* esta hipótesis es poco probable, ya que si una hembra alimenta otra cría, lo haría mientras la madre de la cría se alimenta en el mar, y al no estar presentes en el mismo momento no pueden saber con quién están colaborando. Esta situación resultaría muy vulnerable de engaños; podrían existir diferencias en la cantidad y calidad de leche de las hembras que participan de la interacción, así como hembras que no colaboren cuando la otra no está.

La hipótesis de acumulación de experiencia sería aplicable a especies en que hembras juveniles y vírgenes amamanten espontáneamente, comportamiento que no ha sido observado en este grupo. Por otro lado, la alta frecuencia de aloamamantamiento reportada para esta población es el resultado de registros de amamantamientos múltiples. Dado que esta especie tiene una cría por año, la hembra no obtendría mayor experiencia maternal al cuidar de dos cachorros a la vez.

Muchas especies de otáridos poseen filopatría femenina (Baker et al. 1995), por lo que hembras emparentadas comparten el área de cría. Además, en el lobo marino del norte *Callorhinus ursinus*, se ha observado que la madre y su cría son capaces de reconocerse por lo menos durante 4 años (Insley 2000). Si las hembras de *A. australis* son capaces de reconocer a un pariente, es posible que las hembras amamanten a parientes, aumentando su eficacia inclusiva.

Sin embargo, es posible que la hipótesis que mejor explique el aloamamantamiento en la población de *A. australis* de Isla de Lobos sea la de cuidado parental mal dirigido. Al llegar de los viajes de alimentación, las hembras de *A. australis* rechazan a los cachorros no propios cuando se les acercan (Harcourt 1991). Además, los aloamamantamientos no exitosos reportados fueron interrumpidos con alarmas o agresiones hacia el cachorro extraño por la hembra (60% de los casos), por su cría (31%) o por ambos (9%) (Franco-Trecu 2005, Franco-Trecu et al. 2010). A pesar de la posibilidad de ser agredido por una hembra, las crías se arriesgan a conseguir alimento que les permita sobrevivir hasta el regreso de sus madres, enfrentándose a un compromiso entre los días de ayuno durante los viajes y a recibir agresiones en un intento de aloamar. Sumado a esto, el ayuno afecta de manera diferencial a la cría según su sexo, siendo las hembras las más vulnerables a los viajes largos (Franco-Trecu 2010). Por otro parte, para las hembras también implica un costo mantenerse alerta, reconocer

a las crías extrañas y alejarlas mediante agresión, especialmente en grupos densos (Boness et al. 1998). Esto podría llevar a que las hembras aloamamanten sin percibirlo, ya sea porque cometen errores durante el reconocimiento, o por “robo de leche” por parte de las crías.

La primera hipótesis que plantea este trabajo es que en la población de *A. australis* de Isla de Lobos la mayoría de los aloamamantamientos se deben a cuidado maternal mal dirigido, ya que las hembras rechazan a los cachorros ajenos cuando se les acercan o intentan aloamamar e interrumpen el aloamamantamiento cuando lo detectan. De esta hipótesis se desprende la siguiente predicción: las crías que aloamamen intentarán no ser detectadas por la hembra, evitando comportamientos activos que la hagan detectable.

La segunda hipótesis plantea que, dado que la duración de los viajes de alimentación afecta a la cría de manera diferencial según su sexo, la frecuencia y duración de aloamamantamiento variará según el sexo y los días de ayuno que presente la cría. De esta hipótesis se desglosa la siguiente predicción: las crías hembras aloamamarán con mayor frecuencia durante largos viajes de alimentación de sus madres, los machos durante viajes de alimentación cortos y ambos sexos aloamamarán con frecuencia similar durante viajes intermedios.

## **Objetivo general**

Estudiar el aloamamantamiento en la población de lobo fino sudamericano *A. australis* de Isla de Lobos.

## **Objetivos específicos**

1. Evaluar cómo afectan el éxito del aloamamantamiento los comportamientos activos y de reconocimiento que realiza la cría ajena.
2. Evaluar cómo varía la frecuencia y duración de aloamamantamiento según el sexo y los días de ayuno que presenta la cría.



## Metodología

### 1- Área de estudio

Las observaciones se realizaron en Isla de Lobos (35°01'S, 54°50'W) durante el período reproductivo 2010/2011 en la zona El Muelle (Fig. 1). Dicha zona está ubicada al norte de la Isla, donde nacen aproximadamente 300 crías de *A. australis* en cada temporada reproductiva (Franco-Trecu 2005).



**Fig. 1.** Isla de Lobos, Uruguay. La zona El Muelle se muestra encerrada por el rectángulo rojo.

### 2- Colecta de datos

Las capturas de crías se realizaron desde principios de diciembre del 2010 hasta finales de enero del 2011. Las crías se capturaron cuando se encontraban alejadas de su madre, se identificaron con caravanas numeradas Allflex N°12 y se registró el sexo (siguiendo protocolos aprobados por la CHEA). Se utilizaron hembras reproductivas marcadas en temporadas anteriores con caravanas Allflex N°4.

Las observaciones se realizaron entre el 29 de diciembre del 2010 y el 19 de enero del 2011 y del 2 al 16 de febrero del 2011; de 07.00 a 10.00 hs y de 17.00 a 20.00 hs, ya que es el horario de mayor presencia de hembras en la colonia (Franco-Trecu 2005).

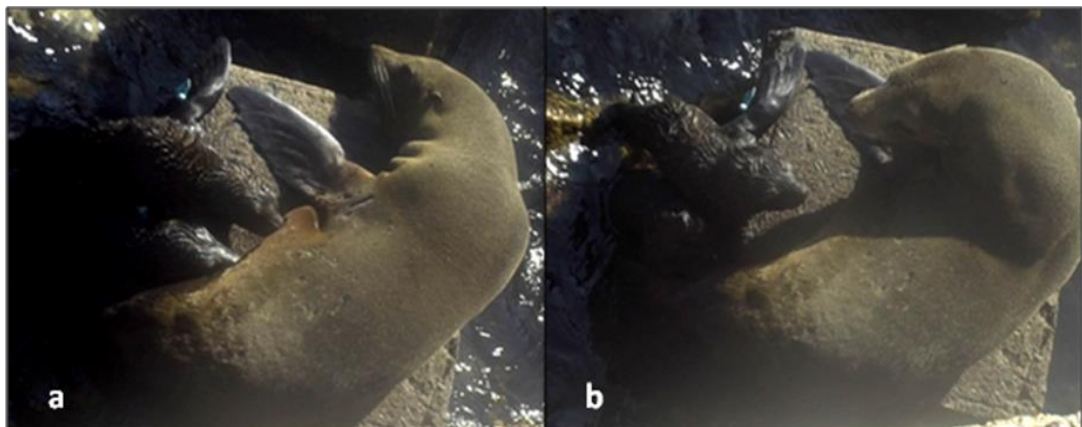
Los eventos de aloamantamiento (**AA**) se consideraron exitosos (**AAe**) cuando se observó una cría extraña mamando de una hembra (Fig. 2), mientras que se consideraron no exitosos (**AAne**) cuando la cría intentó alomamar pero no logró prenderse al pezón de la hembra porque fue rechazada por ésta, su cría o ambos (Fig. 3) (Franco-Trecu et al. 2010).

Cada vez que se observó un AA (exitoso o no) a lo largo de todo el horario de muestreo, se inició un muestreo de animal focal con registro continuo (Martin & Bateson 1991) sobre la cría extraña, la hembra que alomama y la cría propia de esa hembra (si estaba presente), tomándose estos individuos como unidad focal. La duración total del **evento de AA** se consideró desde que un cachorro extraño comienza a alomamar o realiza el primer intento hasta que permanece durante 5 min sin aloamamar o sin intentarlo. El etograma empleado se basó en el realizado por Franco-Trecu (2005) (ver anexo). Con el objetivo de evaluar si los AA siguen el mismo patrón que los amamantamientos, se realizaron dos muestreos focales de 15 min de duración al azar sobre díadas madre-cría que estuvieran amamantando a las 08:30 y a las 18:30 hs.

En 4 ocasiones diarias (07:00, 10:00, 17:00 y 20:00hs) se realizaron muestreos de barrido (Martin & Bateson 1991) de todas las hembras marcadas, registrando su presencia/ausencia con el fin de reconstruir su patrón de viaje de alimentación.



**Fig. 2.** Aloamamantamiento. Dos crías de *A. australis* mamando de una misma hembra.



**Fig. 3.** Aloamamantamiento exitoso, las dos crías están mamando de la misma hembra (a), la hembra rechaza al cachorro con una alarma (b).

### 3- Análisis de datos

Para los eventos exitosos de AA su duración se estimó como el tiempo total en que la cría estuvo alomamando sobre la duración total del evento (duración relativa de AA).

El nivel de significancia de todas las pruebas estadísticas fue 0,05. Las mismas fueron realizadas en el paquete estadístico PAST - Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis Statistical Package (Hammer et al. 2001). Las gráficas se realizaron en el software libre R (R Development Core Team 2008).

## Análisis exploratorio

Dado que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas (Mann Whitney y Kruskal Wallis). Para evaluar diferencias en la duración de AA y amamantamiento entre sexos, se evaluaron diferencias significativas entre la duración de AA y amamantamiento de machos y hembras en las mañanas de enero (me), las mañanas de febrero (mf), las tardes de enero (te) y las tardes de febrero (tf) a través de la prueba Mann Whitney. La comparación de la duración de AA de machos vs hembras para (te) no se realizó porque no hubo registros para los machos. Se evaluaron diferencias entre las duraciones de AA y amamantamientos de enero vs febrero, mañanas vs tardes y entre sexos a través de la prueba Mann Whitney. Para evaluar las diferencias entre las (me), las (mf), las (te) y las (tf) se realizó la prueba Kruskal Wallis.

Se contabilizó la cantidad de AAe y AAne que realizó cada cría. Asimismo se evaluó la correlación entre el número de AAne y AAe realizados por individuo durante toda la temporada reproductiva.

## Objetivo específico 1

La detectabilidad del cachorro extraño se definió en base a la frecuencia relativa de comportamientos activos (CA) que realizó, calculada como el número de CA sobre la duración total del evento de AA. Se consideraron comportamientos activos todos los comportamientos que hacen detectable al cachorro extraño: las prendidas efectivas al pezón de la hembra, las vocalizaciones y los intentos de alomamar.

En cada evento de AAe se contabilizó el número de comportamientos relacionados al reconocimiento (CR) y se definió una frecuencia relativa de comportamientos de reconocimiento como: el número de comportamientos de reconocimiento sobre la duración total del evento. Se consideraron comportamientos relacionados al reconocimiento: la vocalización de la hembra, la vocalización de la cría propia, vocalización de la cría extraña, olfateos y contacto naso-nasal entre la hembra y la cría extraña.

Para evaluar cómo afectan los CA que realiza la cría extraña y los CR presentes, al éxito (duración) del AA, se evaluó la correlación entre la duración relativa de AA con la frecuencia relativa de CA y la frecuencia relativa de CR.

## Objetivo específico 2

A través de los barridos se estimó para las crías con madre marcada el tiempo de ayuno (viaje de alimentación de la madre) y el tiempo de asistencia de la madre. Para cada cría se contabilizó el número de eventos de AA (exitoso y no exitoso), el número de intentos de AA y el tiempo total que alomamó (duración) cada día. Posteriormente estos datos se graficaron en función de los días de registro en la isla (del 29/12/10 al 19/01/11 y del 2/2/11 al 16/2/11). Se evaluaron correlaciones entre la cantidad de días de ayuno de las crías con la frecuencia, duración y número de intentos de AA.

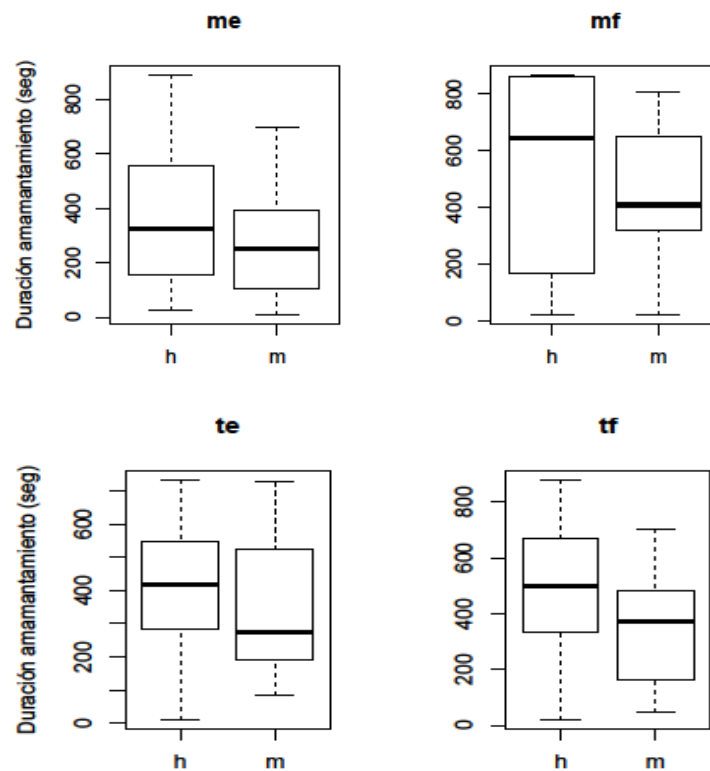
## Resultados

Se registraron 194 eventos de AA (71 exitosos) en 198 hs de observación. El 60,6% (n=43) de los AAe fueron realizados por 13 crías marcadas y el 68,3% (n=84) de los AAne correspondieron a 22 crías marcadas (que incluyen 11 de las 13 anteriores). Además se encontró una correlación positiva entre el número de AAne y AAe por individuo ( $r=0.90$ ,  $p<<0.001$ ), de manera que aquellos individuos que más intentaron, más éxito tuvieron.

Considerando la proporción sexual de crías en la colonia ( $1,1 \delta : 1 \varphi$ ), las crías hembras alomamaron con más frecuencia que los machos, tanto en eventos exitosos ( $1 \delta : 4,4 \varphi$ ) como no exitosos ( $1 \delta : 3,7 \varphi$ ).

La duración de AA entre sexos no mostró diferencias significativas independientemente de la hora (turno) y mes ( $U=866.5$ ,  $p=0.21$ ). La duración de AA de machos y hembras no fue significativamente diferente para ningún grupo ((mf), (me), (te) y (tf)) (Tabla 1). Tampoco se hallaron diferencias significativas en la duración de los AA entre turnos ( $U=790.5$ ,  $p=0.992$ ), meses ( $U=612.5$ ,  $p=0.090$ ) y grupos ( $H=3.02$ ,  $p=0.39$ ).

La duración de amamantamiento es significativamente mayor en febrero que en enero ( $U=1572$ ,  $p=0.03$ ), pero no entre turnos ( $U=1917$ ,  $p=0.41$ ). La duración de amamantamiento en las mañanas de febrero fue significativamente mayor que en el resto de los turnos ( $H=5.63$ ,  $p=0.023$ ) (Fig. 4). La duración de amamantamiento no difiere significativamente entre sexos ( $U=866.5$ ,  $p=0.21$ ), ni tampoco al evaluar diferencias entre grupos (Tabla 1).



**Fig. 4.** Duración de amamantamiento de hembras (h) y machos (m), durante las mañanas de enero (me), mañanas de febrero (mf), tardes de enero (te) y tardes de febrero (tf).

Tabla 1. Resultados del test Mann Whitney (U y p) al comparar la duración de los aloamamantamientos y los amamantamientos para cada grupo de hembras (♀) y machos (♂). Los grupos son hembras y machos de: las mañanas de enero (me), mañanas de febrero (mf), tardes de enero (te) y tardes de febrero (tf). No se registraron aloamamantamientos de crías macho en las tardes de enero por lo que no se pudo realizar dicha comparación.

	Aloamamantamientos		Amamantamientos	
	U	p	U	p
♀me vs ♂me	2,0	0,08	56,0	0,51
♀mf vs ♂mf	6,0	0,70	30,0	0,46
♀te vs ♂te			49,0	0,53
♀tf vs ♂tf	21,5	0,52	44,5	0,13

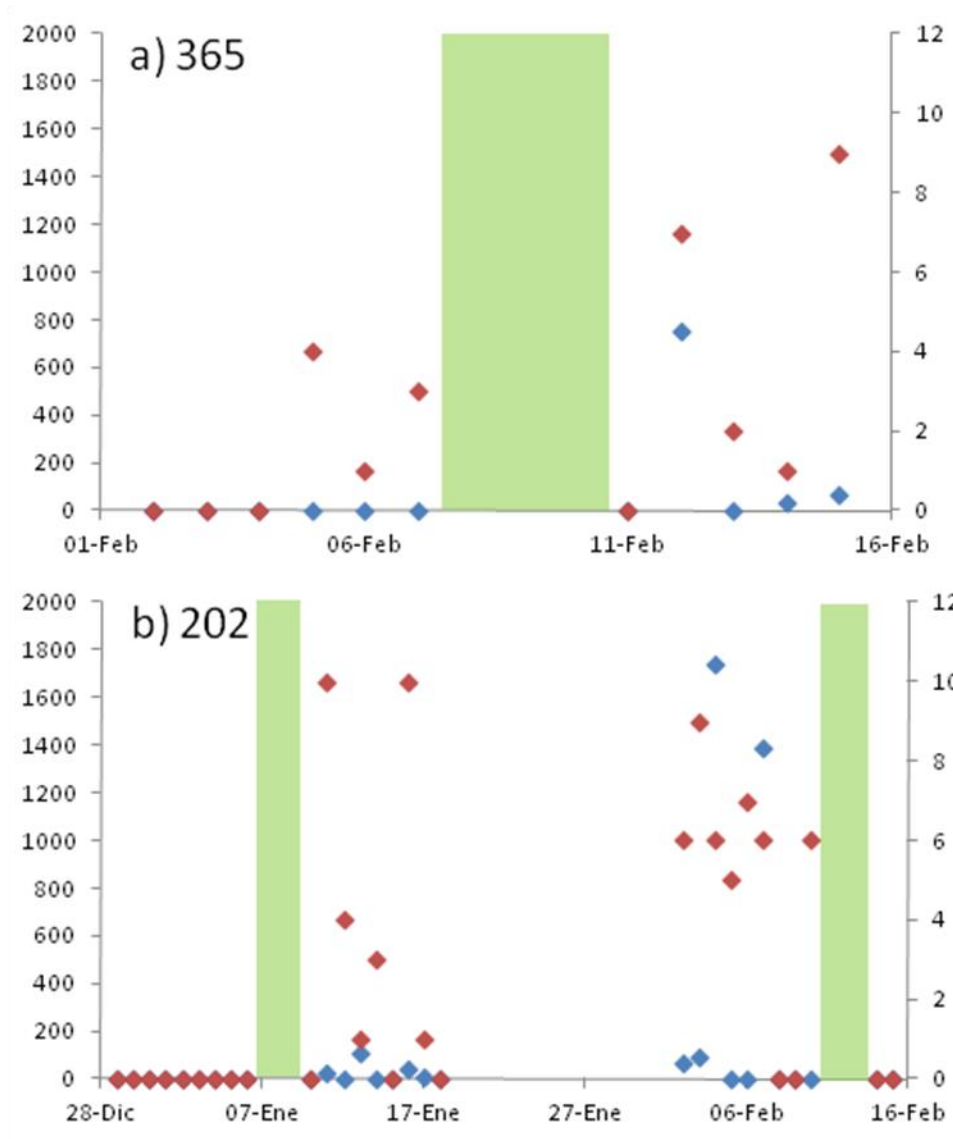
#### Objetivo específico 1

En el 92,5% de los eventos de AAe no se registraron comportamientos de reconocimiento de la hembra o del cachorro extraño (n=80). La presencia de comportamientos de reconocimiento y la duración del AA no están correlacionados significativamente ( $r=0.012$ ,  $p>0,05$ ). Se encontró una correlación positiva entre la frecuencia relativa de CA y el éxito del AA (medido como su duración) ( $r=0.33$ ,  $p<0.05$ ).

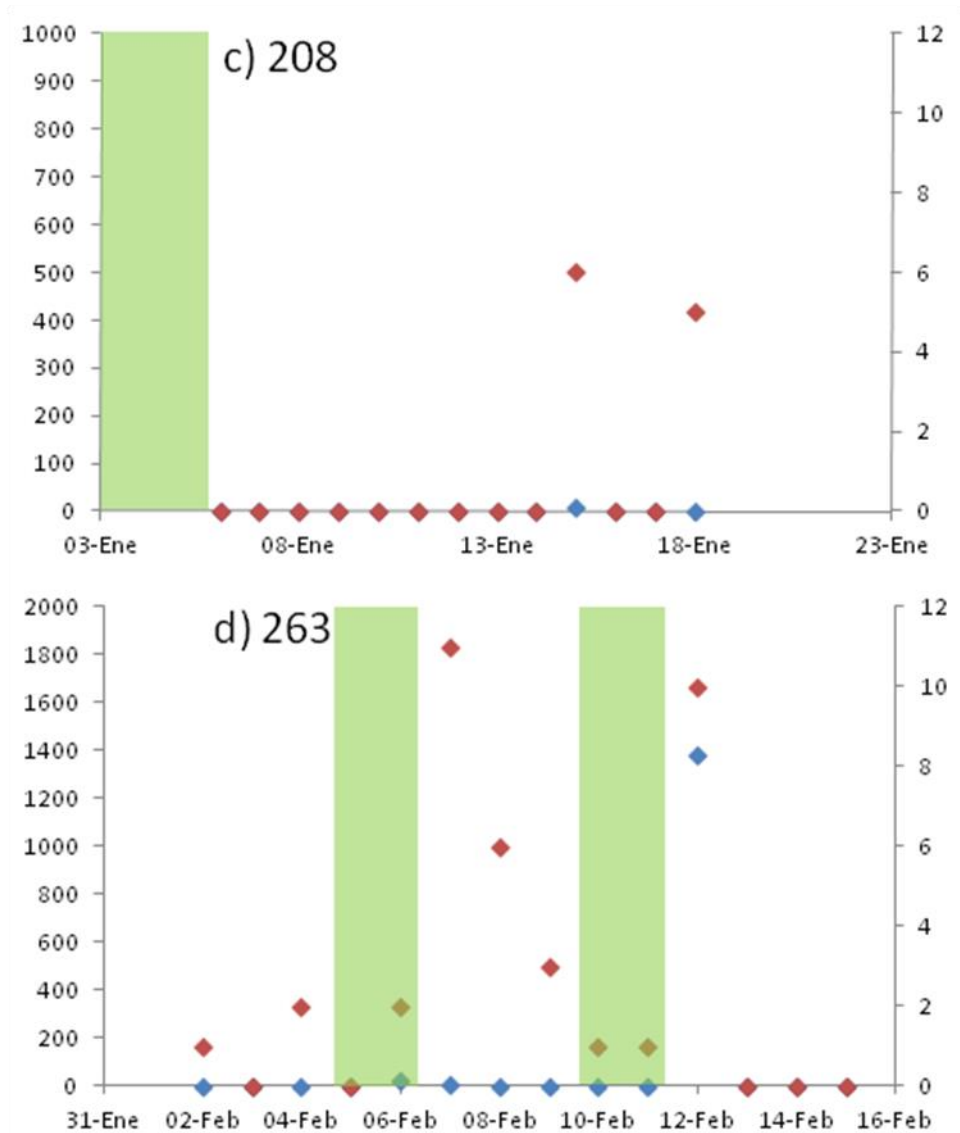
#### Objetivo específico 2

Para analizar este objetivo se contó con 4 casos, ya que 4 de las crías marcadas que frecuentemente estuvieron involucradas en eventos de AA tenían su madre marcada. Esto nos permitió, a través del patrón de asistencias de estas hembras, relacionar la frecuencia de eventos de AA con los días de ayuno que la cría enfrentaba. No fue posible probar la relación entre el sexo y los días de ayuno que enfrentan las crías porque de las 4 crías, 3 fueron hembras, por lo que el tamaño muestral es muy reducido para realizar comparaciones fiables. No se encontró relación entre los días de ayuno de las crías con la frecuencia, duración ni número de intentos de AA ( $r=0.00091$ ,  $p>0.05$ ;  $r=0.016$ ,  $p>0.05$  y  $r=0.07056$ ,  $p>0.05$  respectivamente). Las crías aloamamaron durante viajes cortos así como durante viajes largos, e incluso una cría aloamamó en presencia de su madre (Fig. 5d). La figura 5 (a, b, c y d) detalla el

número de intentos de AA y la duración de los AAe para cada cría, en relación a las ausencias y presencias de sus madres.







**Fig. 5.** Para cada día (fechas: eje x) se observa cuál fue la duración de los AAe (eje principal, marcador celeste) y cuántos intentos de aloamamantamiento (eje secundario marcador rojo) tuvo cada cría 365 (a), 202 (b), 208 (c) y 263 (d). La barra verde corresponde al tiempo en que la madre estuvo en la colonia (asistencia) entre viajes (ayuno de la cría). La ausencia de puntos entre el 19 de enero y el 1 de febrero ((b) 202) se debe a que para estas fechas no se realizaron observaciones.

## Discusión

Los resultados de este trabajo sugieren que la alta frecuencia de AA registrada en esta colonia (Franco-Trecu et al. 2010) podría ser el producto de una estrategia desarrollada por algunos individuos, ya que fueron pocas las crías involucradas en este comportamiento en relación a la cantidad que nacen en esta zona. Por otro lado, la fuerte correlación positiva entre el número de AAne y AAe por individuo sugiere que alcanzar un mayor éxito, podría ser consecuencia de una mayor cantidad de intentos.

La baja presencia de CR durante los eventos de AA, y la ausencia de relación entre estos comportamientos y el éxito del AA, sugieren que el AA en esta población no estaría relacionado con selección de parientes, o que el reconocimiento entre parientes utiliza otros canales diferentes a los considerados. Lo último es poco probable porque en estas especies los canales de reconocimientos utilizados por las díadas madre-cría son el olfativo y el auditivo (Phillips 2003). De todas formas, es necesario realizar análisis de parentesco entre los tríos hembra-cría-cría extraña para descartar completamente la hipótesis de selección de parientes.

Contrariamente a lo que se esperaba, los comportamientos activos que realizó el cachorro (entendido como detectabilidad) no afectaron de forma negativa el éxito del AA. Esto podría deberse a que los intentos de AA se consideraron comportamientos activos. Según el resultado obtenido a nivel individual, una mayor cantidad de intentos se relacionaron significativamente con una mayor cantidad de éxitos, de manera que si bien el cachorro se hace más detectable al realizar más intentos, también aumenta su probabilidad de éxito.

En *Arctocephalus tropicalis* se ha reportado que el AA se debe a parasitismo por parte de las crías extrañas, que roban leche mientras las hembras están sensorialmente disminuidas porque están junto con su propio cachorro o dormidas (De Bruyn et al. 2009). Estos autores plantean que el comportamiento de AA está motivado por la cría extraña y no por la hembra como proponen la mayoría de las hipótesis planteadas por Roulin (2002). Si el AA fuera beneficioso para la hembra, no debería interrumpirlo o evitarlo de manera agresiva, tal como ocurre (Franco-Trecu et al. 2010). Además, las crías son activas a la hora de la interacción, recorriendo la colonia e intentando alomamar repetidas veces de la misma o distintas hembras (obs. pers.). Estos resultados sugieren que en la población de *A. australis* de Isla de Lobos la alta frecuencia de AA debería ser explicada desde el punto de vista de la cría, relacionado a su capacidad de desarrollar dicha estrategia a nivel individual.

En relación al sexo de las crías, la mayor frecuencia de AA de las crías hembra podría deberse a que presentan un menor tamaño al nacer (Baladán et al. 2012) y probablemente menos reservas para afrontar las ausencias maternas o ayunos. En el presente estudio la duración de los AA no variaron significativamente entre meses, a pesar de que estudios previos habían reportado mayores frecuencias en enero (Franco-Trecu et al. 2010). La frecuencia de AA se relaciona con la cantidad de veces que las crías intentan aloamantar, mientras que en un escenario de cuidado maternal mal dirigido, la duración del AA estaría determinada principalmente por la hembra que aloamamanta, ya que es la que finaliza el evento exitoso de AA mediante agresiones o alarmas. En cuanto a los amamantamientos, se registraron diferencias en duración entre enero y febrero, durando más los amamantamientos en febrero, si bien no se encontraron diferencias en la frecuencia de amamantamiento entre estos meses en trabajos previos (Franco-Trecu 2005). Los amamantamientos duraron más durante las mañanas de febrero, coincidiendo con lo reportado previamente para la frecuencia de amamantamiento, que ocurre con mayor probabilidad en los horarios con menores temperaturas (Franco-Trecu 2005).

Roulin (2003) planteó la hipótesis de la función neuroendócrina del aloamamantamiento (FNA), no excluyente a las previamente planteadas (Roulin 2002). Esta hipótesis plantea que a través del AA las hembras reciben una mayor estimulación en sus pezones, permitiéndoles mantener o aumentar las concentraciones de prolactina en su torrente sanguíneo. Esta neurohormona aumenta la inmunocompetencia, mejora la calidad inmunológica de la leche y reduce la fertilidad de las hembras. Se ha visto que cerdas (*Sus scrofa domestica*) que recibieron una mayor estimulación de sus pezones por aloamamantar, tuvieron un aumento del peso de sus glándulas mamarias y una mayor producción de leche durante la lactancia (Auldist et al. 2000). Si esto ocurriese, los costos del aloamamantamiento no serían tales, ya que los beneficios derivados de la estimulación y el aumento de la prolactina podrían llegar a compensar la pérdida de leche.

Se ha reportado que hembras primíparas de león marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) aloamamantan más frecuentemente a crías extrañas, debido a una menor capacidad de reconocer a su propio cachorro. Estas hembras jóvenes serían más tolerantes a los cachorros extraños, dado que el costo de agredir a su propio cachorro por un error de reconocimiento sería mayor que aloamamantar, al menos hasta que el reconocimiento materno-filial esté bien desarrollado (Maniscalco et al. 2007). Reidman & Le Boeuf (1982) reportaron que la mayoría de las hembras de elefante marino del norte (*Mirounga*

*angustirostis*) que aloamamantaron eran jóvenes con poca o ninguna experiencia maternal previa, siendo a su vez las que presentaban menor probabilidad de sobrevivencia de su cachorro. Aunque en el presente estudio no se conoce la edad o experiencia previa de las hembras que aloamamantaron, es una variable a considerar para explorar la incidencia de la experiencia maternal previa en la tolerancia a amamantar crías extrañas.

Respecto a los días de ayuno de los cachorros, la ausencia de relación entre los días de ayuno y la frecuencia, duración y número de intentos de AA puede deberse a que el número muestral utilizado fue bajo, ya que de las crías con madre marcada, solo 4 aloamamaron al menos una vez durante el muestreo.

La ausencia de una relación entre los días de ayuno y la frecuencia y duración de AA, sumado a la alta proporción de AA realizados por pocos individuos y la relación positiva entre el número de AAne y AAe sugieren que esta estrategia individual podría estar influenciada por la experiencia previa. El éxito de la cría al obtener leche de una hembra extraña, funcionaría como un reforzador positivo para que continúe con la búsqueda, en esa misma hembra o en otras, aún a pesar de recibir una agresión o una alarma (obs. pers). Además, podría existir una relación costo-beneficio entre la ganancia (que es variable según la duración del AA), y los costos (las agresiones por parte de la hembra, que también son variables). En este contexto, hay múltiples factores que determinarían el comportamiento de la cría. Por un lado, factores internos, tales como el hambre y la energía disponible. Por otro, factores externos, como poder percibir hembras que no estén alerta y evitar agresiones que pudiera recibir. Y a su vez que la ganancia neta de la búsqueda en cantidad y calidad de leche sea mayor que los costos de conseguirla.

La baja cantidad de individuos involucrados en el comportamiento de AA sugiere que en esta población podría ser producto de síndromes comportamentales. Los síndromes comportamentales, también llamados perfiles o personalidades animales son comportamientos correlacionados expresados en distintos contextos, a lo largo del tiempo (Gosling 2001). Las diferencias comportamentales entre individuos son estables por determinado período de tiempo, por ejemplo, un animal que explora un objeto novedoso más rápidamente que un coespecífico también tenderá a explorarlo más rápidamente semanas más tarde (Verbeek et al. 1994). Asimismo, estas diferencias en el comportamiento se extienden también a diferentes contextos (Sih et al. 2004). Un estudio en el pájaro carbonero común (*Parus major*) muestra que cuanto más rápido un animal se acerca a un objeto novedoso, más

rápido explora un nuevo ambiente, más agresivo se comporta hacia sus coespecíficos y más dispuesto está a correr riesgos (Grootuis & Carere 2005).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo indicarían que en esta población habría unos pocos individuos que tienden a correr más riesgos, que serían quienes intentan mamar de hembras extrañas. El hecho de que este comportamiento sea mantenido a lo largo del tiempo dependería de la propia experiencia y éxito de la cría.

A modo de perspectiva, futuros estudios podrían centrarse en evaluar si éstos individuos que aloaman, también son más propensos a tomar riesgos, ser más exploradores o más agresivos en otros contextos diferentes y a lo largo de su vida. De esta manera, se corroboraría que se trata de síndromes comportamentales. Asimismo, dado que los rasgos de personalidad a menudo tienen importantes componentes hereditarios (Drent et al. 2003), sería interesante evaluar si la descendencia de estos individuos tiende también a ser más arriesgada o a desarrollar el comportamiento de aloamantamiento.

## Bibliografía

Auldist DE, Carlson D, Morrish L, Wakeford CM & King RH. 2000. The influence of suckling interval on milk production of sows. *Journal of Animal Science*, 78: 2026-2031.

Baker JD, Antonelis GA, Fowler CW & York AE. 1995. Natal site fidelity in northern fur seals *Callorhinus ursinus*. *Anim. Behav.* 50: 237-247.

Baladán C. 2012. Dimorfismo sexual en el crecimiento y comportamiento de *Arctocephalus australis* durante los primeros tres meses de vida. Tesis de Licenciatura, UDELAR, Montevideo, Uruguay.

Boness DJ, Craig MP, Honigman L & Austin S. 1998. Fostering behavior and the effect of female density in Hawaiian monk seals, *Monachus schauinslandi*. *Journal of Mammology*, 79: 1060-1069.

Bowen WD. 1991. Behavioural ecology of pinniped neonates. En: *Behaviour of pinnipeds*. D. Renouf (Ed.). University Press, Cambridge, 66-117.

de Bruyn PJN, Cameron EZ, Tosh CA, Oosthuizen WC, Reisinger RR, Mufanadzo NT, Phalanndwa MV, Postma M, Wege M, van der Merwe DS & Bester MN. 2009. Prevalence of allosuckling behaviour in Subantarctic fur seal pups. *Mamm. Biol.* doi:10.1016/j.mambio.2009.11.004.

Drent PJ, van Oers K & van Noordwijk AJ. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 270: 45-51.

Franco-Trecu V. 2005. Comportamiento maternal y aspectos reproductivos de *Arctocephalus australis*, en Isla de Lobos, Uruguay. Tesis de Licenciatura, UDELAR, Montevideo, Uruguay. 74p.

Franco-Trecu V. 2010. Éxito de crianza y hábitos alimenticios en hembras del lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) y su relación trófica con hembras del león marino sudamericano (*Otaria flavescens*). Tesis de Maestría, UDELAR, Montevideo, Uruguay. 90p.

Franco-Trecu V, Tassino 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 & Evolution*, 22 (2): 143-150.

Gadgil M & Bossert WH. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*, 104: 1-24.

Gemmell NJ. 2003. Kin selection may influence fostering behaviour in Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Proc. R. Soc. London*. 270: 2033-2037

Gomendio M. 1994. La Evolución del Cuidado Parental. En: *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. J. Carranza (Ed.). Universidad de Extremadura, España, 407-442.

Gosling SD. 2001. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127: 45-86.

Groothuis TGG & Carere C. 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29: 137-150.

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1). En la web: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.html](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html)

Harcourt R. 1991. Maternal aggression in the South American fur seal in Peru. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 320-325.

Insley SJ. 2000. Long-term vocal recognition in the northern fur seal. *Nature*, 406: 404-405.

Insley SJ. 2001. Mother-offspring vocal recognition in northern fur seals is mutual but asymmetrical. *Animal Behaviour*, 61: 129-137.

Jensen, RG. 1995. *Handbook of milk composition*. London, Academic Press.

Job DA, Boness DJ & Francis JM. 1995. Individual variation in nursing vocalizations of Hawaiian monk seal pups, *Monachus schauinslandi* (Phocidae, Pinnipedia), and lack of maternal recognition. *Canadian Journal of Zoology* 73:975-983.

Maniscalco JM, Harris KR, Atkinson S & Parker P. 2007. Alloparenting in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*): correlations with misdirected care and other observations. *Japan Ethological Society*, 25: 125-131.

Martin P & Bateson P. 1991. *La Medición del Comportamiento*. Madrid: Alianza.

McCracken GF. 1984. Communal nursing in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Science*, 223: 1090-1091.

Paéz E. 2000. Utilización de Bootstrap y análisis de poder en estimaciones de abundancia de cachorros de *Arctocephalus australis*. En: Rey M & Amestoy F (eds.). *Sinopsis de la biología y ecología de las poblaciones de lobos finos y leones marinos de Uruguay. Pautas para su manejo y administración*. INAPE, Montevideo, 55-70.

Packer C, Lewis S & Pusey A. 1992. A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour*, 43: 265-281.

Phillips A. 2003. Behavioral cues used in reunions between mother and pup South American Fur Seals (*Arctocephalus australis*). *Journal of Mammalogy*, 84(2): 524-535.

Ponce de León A. 1983. Aspectos de la reproducción, crecimiento intrauterino y desarrollo postnatal del lobo de dos pelos sudamericano *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) en islas de la República Oriental del Uruguay. Tesis de Licenciatura en Oceanografía Biológica, UDELAR, Montevideo, Uruguay.

Pusey FE & Packer C. 1994. Non-offspring nursing in social carnivores: minimizing the costs. *Behavioral Ecology*, 5: 362-374.

R Development core team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org>.

Riedman ML & Le Boeuf BJ. 1982. Mother-pup separation and adoption in northern elephant seals. *Behav. Ecol. Sociobiol*, 11:203-215.

Roulin A. 2002. Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypothesis and empirical evidence. *Animal Behavior*, 63: 201-208.



Roulin A. 2003. The Neuroendocrine Function of Allosuckling. *Ethology*, 109: 185-195.

Roulin A & Heeb P. 1999. The immunological function of allosuckling. *Ecology Letters*, 2: 319-324.

Sih A, Bell A & Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 372-378.

Smith FA. 1968. Adoptive suckling in the grey seal. *Nature*, 217:762-763

Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. Campbell Editores, Aldine, Chicago.

Vaz-Ferreira R. 1956. Etología terrestre de *Arctocephalus australis* (Zimmermann) ("lobo fino") en las islas uruguayas. *Trabajo Islas Lobos*, 2: 1-22.

Verbeek MEM, Drent PJ & Wiepkema PR. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behavior of male great tits. *Animal Behaviour*, 48: 1113-1121.

Wilkinson GS. 1992. Communal nursing in the evening bat, *Nycticeius humeralis*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 31: 225-235.

## Anexo

### ETOGRAMA

**Amamantamiento (A):** La cría une su hocico al pezón de su madre. La mayoría de las veces es posible ver el movimiento de la garganta y los labios como consecuencia de este comportamiento.

**Aloamamantamiento (AA):** Una cría une su hocico al pezón de una hembra que no es su madre (a esta cría se le llamará cría extraña).

**Intento de aloamamantamiento (IAA):** Una cría examina con su boca y hocico el vientre o flancos de una hembra que no es su madre, buscando el contacto con el pezón.

**Vocalización de la hembra (VOC):** Llamado o grito prolongado de la hembra dirigido a su cría. Generalmente es acompañado de una postura erguida por parte de la hembra, elevando su boca. Frecuentemente se alterna con el comportamiento VOCCH de la cría. Es variable entre los individuos y forma parte del repertorio de comportamientos que participan del reconocimiento materno-filial.

**Vocalización del cachorro (VOCCH):** El cachorro llama, o contesta al llamado de una hembra. La vocalización es como un grito agudo. Frecuentemente se alterna con el comportamiento VOC de la hembra. Al igual que este último es variable entre los individuos y forma parte del repertorio de comportamientos que participan del reconocimiento materno-filial.

**Contacto naso-nasal (NN):** Unión de los hocicos de la hembra y su cría. Esta unidad forma parte del repertorio de comportamientos que participan del reconocimiento materno-filial.

**Olfateo (OLF):** La hembra realiza contacto naso-corporal (con cualquier parte del cuerpo) con una cría extraña. Esta unidad forma parte del repertorio de comportamientos que participan del reconocimiento materno-filial.

**Descanso (D):** La hembra sin su cachorro permanece en un lugar de la colonia, sin desplazarse.

**Contacto pasivo (CP):** Los cuerpos de la hembra y el cachorro se encuentran contiguos, sin realizar movimientos (por ejemplo, dormidos).

**Contacto activo (CA):** Los cuerpos de la hembra y el cachorro están contiguos y en movimiento. Por ejemplo, el cachorro camina por encima de su madre. Incluye juego entre ambos.

**Alarma (AL):** La hembra o el cachorro abre la boca pudiendo o no vocalizar en forma breve y ronca hacia un cachorro extraño.

**Agresión (AG):** La hembra o el cachorro muerde y/o tira a un cachorro extraño que se le acerca o que está en su camino.