

Luis CappozzoInvestigador del Conicet en el
Museo Argentino de Ciencias Naturales
Bernardino Rivadavia

Comportamiento reproductivo del lobo marino sudamericano

Los sistemas de apareamiento pueden considerarse expresión del comportamiento reproductivo de un animal, y cómo a través de estos un individuo puede optimizar su éxito reproductivo (tener el máximo número de descendientes posibles).

La teoría acerca de cómo se estructuran los sistemas de apareamiento se ha enriquecido mucho en las últimas dos décadas de investigación en comportamiento animal. Una aproximación interesante para comprender estos sistemas en pinnípedos (lobos marinos, focas y morsas) consiste en examinar la relación existente entre la selección sexual (ver el recuadro 'Selección sexual') y los factores ecológicos involucrados en la determinación de dichos sistemas (topografía, clima, variables oceanográficas, disponibilidad de alimento, etcétera).

Los pinnípedos conforman un grupo de mamíferos que, debido a la existencia de una gran variación en las estrategias reproductivas desarrolladas y a la diversidad de hábitats y climas que utilizan para reproducirse (desde los polos al ecua-

dor), nos brindan una óptima oportunidad para estudiar la influencia de las variaciones ecológicas sobre los sistemas reproductivos. Se considera que los lobos y leones marinos, las focas y las morsas evolucionaron a partir de ancestros terrestres carnívoros (ver el recuadro 'Evolución') y su naturaleza anfibia requirió de numerosas adaptaciones (sea al entorno marino o en zonas costeras, islas e islotes o hielo). En el transcurso de su evolución retuvieron determinadas características terrestres, siendo la más importante el hecho de que deben parir a sus crías en tierra. Las 34 especies actuales que constituyen al grupo poseen importantes adaptaciones fisiológicas, morfológicas y comportamentales a la vida marina, pues se alimentan en el mar de peces, invertebrados y en algunos casos hasta de otros mamíferos marinos, como ocurre con la foca leopardo antártica. Tienen la capacidad de permanecer durante prolongados períodos tanto en tierra como en el mar: los machos de algunas especies pueden pasar hasta dos meses en tierra durante las temporadas de reproducción, también existen algunas especies que pasan hasta varios meses alimentándose en el mar sin regresar a tierra.

¿DE QUÉ SE TRATA?

Los pinnípedos constituyen un grupo de mamíferos marinos. En la evolución de los lobos sudamericanos son varios los factores que modelaron su comportamiento reproductivo y las diferencias entre los sexos que podemos observar en la naturaleza. Una de las principales características es la capacidad de desarrollar un comportamiento reproductivo plástico y cambiante.

Sistemas de apareamiento en los pinnípedos

Este particular grupo de mamíferos marinos, que se estima conquistó el mar hace más de veinte millones de años, son en general gregarios cuando están en tierra, y se concentran en agrupaciones formadas por cientos o miles de individuos. El gregarismo implica una serie de factores que contribuyen a delinear el tipo de sistema reproductivo que utilizan. Los lobos marinos, las focas y las morsas presentan diversos tipos de sistemas de apareamiento (ver el recuadro 'Sistemas de apareamiento'). Muchas especies son altamente poligámicas (cada macho adulto monopoliza numerosas hembras) y sexualmente dimórficas (los machos son de mayor tamaño que las hembras). Otras especies del grupo son monógamas (un macho adulto reproduce con solamente una hembra) y ambos sexos presentan características morfológicas similares, y son del mismo tamaño. La evolución de los sistemas de apareamiento y de las características sociales se vio afectada por factores ecológicos y por características filogenéticas (propia de la historia evolutiva de cada especie y a cómo fueron sus ancestros terrestres).

De las 34 especies de pinnípedos, 20 reproducen en tierra y las otras 13 lo hacen sobre hielo (una, la foca monje del Caribe, se extinguió hace cincuenta años). La poligamia esta asociada a la mayoría de las especies que reproducen en tierra (18 especies de 20 son extremadamente poligámicas y sexualmente dimórficas) y sus colonias reproductivas varían desde tamaños moderados (unas decenas de individuos) a grandes (miles de individuos). La cópula ocurre principalmente en tierra para la mayoría de estas especies, aunque algunas de ellas copulan en el agua.

La temporada de reproducción podría considerarse una ventana temporal que se estrecha a medida que nos



Figura 2. Grupo de crías de lobos marinos sudamericanos en la península Valdés.

acercamos a los polos; en latitudes bajas es de mayor duración, pudiendo existir unos pocos casos (especies que habitan cerca de los trópicos) en los que no existe estacionalidad y hay partos durante la mayor parte del año. En cambio, en aquellas especies que habitan en latitudes altas (polares) todos los eventos relacionados con la reproducción ocurren en un corto tiempo (un par de semanas).

Todas las especies de pinnípedos que reproducen sobre hielo son fócidos o focas verdaderas (excepto las morsas, que son odobénidos) copulan en el agua o bien sobre hielo y, por encontrarse en lugares inhóspitos, es poco lo que se conoce acerca de su comportamiento reproductivo. Entre todos los fócidos, quizá uno de los más conocidos sea el elefante marino, con su representante en el hemisferio sur, *Mirounga leonina* (ver CIENCIA HOY, 26: 25, 1994).

En aquellas especies que representan marcado dimorfismo sexual y un sistema de apareamiento poligínico con defensa de hembras, es esperable que exista un conflicto de intereses por la reproducción entre los sexos. Los machos no cumplen ningún rol en el cuidado de las crías y durante la temporada de reproducción dedican su tiempo exclusivamente a obtener el mayor número de cópulas posibles. Las hembras, en cambio, dedican su tiempo principalmente al cuidado de la cría, aunque en algunas especies existen evidencias de que pueden incrementar su éxito reproductivo ejerciendo algún tipo de elección del compañero de cópula.

Todos los otáridos (lobos y leones marinos) son poligámicos, y en los mamíferos poligínicos el gran tamaño cuando adultos es más beneficioso para los machos que para las hembras. Entre los leones marinos y los lobos marinos peleteros, el éxito de la competencia macho-macho depende en parte de la fuerza, resistencia y habilidad para la lucha que poseen los contendientes. La selección natural favorecerá el gran tamaño y a los individuos más competitivos, que monopolizarán la reproducción. El dimorfismo

sexual en el tamaño es muy marcado entre las distintas especies de otáridos, siendo los machos tres o más veces más grandes que las hembras. Entre los otáridos, y desde la perspectiva de los machos, la poligamia tiene dos formas:

- defensa de hembras (o harén, donde los machos retienen y compiten por las hembras), y
- defensa de recursos (los machos compiten entre sí por territorios).

Estudios acerca de los sistemas de apareamiento en los otáridos sugieren que la mayoría de ellos presentan estrategias semejantes. No obstante, se observan algunas variantes que aquí se desarrollan.

Pinnípedos del Atlántico sudoccidental

En las costas continentales del océano Atlántico sudoccidental habitan solo tres especies de pinnípedos y sus colonias pueden encontrarse a lo largo del litoral marítimo de la Argentina, el Brasil y el Uruguay: el lobo marino del sur o lobo marino de un pelo, *Otaria flavescens* (figura 1), el lobo marino peletero sudamericano o lobo marino de dos pelos, *Arctocephalus australis*, y el elefante marino del sur, *Mirounga leonina* (ver CIENCIA HOY, 26: 25, 1994). Esta lista podría ampliarse si tenemos en cuenta a algunas de las especies antárticas o subantárticas que suelen aparecer en forma ocasional durante los meses de primavera o verano en latitudes más bajas, pudiendo incluso llegar al sur del Brasil (ejemplos de registros: focas leopardo, cangrejas, elefantes marinos, lobos marinos antárticos y subantárticos).

El lobo marino sudamericano, *Otaria flavescens*

Presenta un rango de distribución que abarca la casi totalidad de las costas atlántica y pacífica de Sudamérica. En el océano Atlántico el límite norte de su distribución se encuentra en Torres, al sur del Brasil. No obstante, desplazamientos erráticos de la especie han sido registrados hasta los 13°S. El límite sur en el Atlántico sudoccidental comprende a Tierra del Fuego e islas Malvinas. En el litoral del océano Pacífico se distribuye desde Tierra del Fuego y el sur de Chile hasta Zorritos en el norte del Perú. En las costas del Atlántico se estima que existen aproximadamente 110.000 individuos, concentrados principalmente en la Patagonia, mientras que no existe una estimación reciente sobre la abundancia poblacional de esta especie para el Pacífico, aunque es significativamente menos abundante que en el litoral atlántico.

SELECCIÓN SEXUAL

En los animales cuyos sexos están separados, los machos difieren necesariamente de las hembras por sus distintos órganos de reproducción, que constituyen los caracteres sexuales primarios. Pero, además, los sexos difieren por lo que Hunter ha llamado caracteres sexuales secundarios, los cuales no están directamente relacionados con el acto de la reproducción...

Darwin C, 1871, *The descent of man and selection in relation to sex*, Murray, Londres

Selección sexual

La existencia de dimorfismo en las gametas (óvulos y espermatozoides) y el hecho de que en general los machos compiten entre sí por el acceso a las hembras sugieren que la presión de selección es fuerte sobre la habilidad de los machos por acceder a aparearse, y sobre las hembras por elegir a su compañero de cópula. La consecuencia del comportamiento diferencial entre sexos es que presentan una gran variación en su éxito reproductivo (medido como el número de hijos), debido a la competencia que existe entre ellos y logran ser lo más exitosos posibles en la reproducción a través del mayor número de copulas posible. *Puesto que en tales casos los machos han adquirido su actual estructura, no por estar mejor acondicionados para sobrevivir en la lucha por la existencia, sino por haber ganado alguna ventaja sobre los otros machos, y transmitiéndola a su prole masculina exclusivamente, es indudable que la selección sexual debió tomar aquí una parte muy principal. La importancia de esta distinción fue la que nos indujo a designar esta forma de selección con el nombre de sexual...* (Darwin, 1871).

Selección intra e intersexual

Son dos los mecanismos a través de los cuales opera la selección sexual sobre los individuos, y pueden hacerlo de forma simultánea:

- 1) *Selección intrasexual o competencia intrasexual*: es aquella en la cual individuos de un sexo (en general machos) compiten por el acceso al sexo opuesto.
- 2) *Selección intersexual o selección epigámica*: es aquella en la cual se favorecen determinados atributos de los machos para atraer a las hembras. La elección femenina de la pareja sexual se basaría en estos atributos de los machos.

La intensidad de la selección sexual dependerá de:

- a) la diferencia en el esfuerzo progenitor entre los sexos;
- b) la proporción de machos y hembras disponibles para aparearse al mismo tiempo.

El sexo que menos invierte en la descendencia competirá entre sí por acceder al sexo que más invierte. Los machos compiten entre sí por el acceso a cópulas y pueden hacerlo a través de luchas o despliegues ritualizados.

Inversión en la progenie

El esfuerzo progenitor es la inversión que realizan los padres en todos los descendientes individuales a lo largo de su vida. No obstante, resulta obvio que algunos animales no son cooperativos entre sexos cuando de reproducirse se trata. Las hembras generalmente ponen la mayor parte de su esfuerzo reproductivo en esfuerzo progenitor, mientras que los machos lo hacen en esfuerzo de cópula o apareamiento.



Figura 1. Hembra y macho de lobo marino sudamericano adultos en los que puede observarse el dimorfismo sexual.

El comportamiento de esta especie ha sido estudiado en detalle en la península Valdés, Argentina, desde principios de la década de los 80. La mayor parte de los estudios se realizó en la Reserva Provincial de Fauna de Punta Norte, en la península Valdés. La temporada de cría transcurre entre mediados de diciembre y mediados de febrero. Existen colonias que podemos denominar permanentes, por encontrarse animales durante todo el año, y colonias de reproducción, que solo se forman con la finalidad de reunir machos y hembras maduros para copular. Por tratarse de colonias de reproducción, la temporada se inicia con la llegada de los primeros machos adultos a principios de diciembre, seguidos por las primeras hembras adultas durante la segunda quincena de diciembre.

Los machos adultos pueden alcanzar los 2,5-3m de longitud y los 300-350kg de peso; mientras que las hembras miden en promedio 1,8m y alcanzan los 100-120kg de peso (figura 1). Los primeros nacimientos exitosos ocurren hacia fines de diciembre. Las crías al nacer son de color negro (pelaje embrionario), pesan alrededor de

12kg y miden aproximadamente 80cm de largo (figura 2). La diferencia que existe entre machos y hembras adultos ya se manifiesta en los recién nacidos: las crías machos son 10% más pesadas y el 4% más largas que los recién nacidos hembras. No obstante, el crecimiento de los dos sexos es semejante durante los primeros meses de vida, aunque mantienen las diferencias que se observan al nacer. Esto es una consecuencia directa de la historia filogenética de los lobos marinos y fue moldeado por el proceso de selección sexual (ver recuadro 'Selección sexual'). La presión de la selección sobre estos animales resultó en que los machos de mayor tamaño fuesen más exitosos desde el punto de vista reproductivo (dejaron un mayor número de descendientes) y la consecuencia de este proceso es que el dimorfismo sexual ya se manifieste al momento de nacer aunque represente un mayor costo energético para una hembra preñada gestar un macho que una hembra.

Estrategias reproductivas

La topografía del área en la que se congregan es determinante en el tipo de estrategia de reproducción que desarrollan los lobos marinos. Si el sustrato es homogéneo y no presenta sitios con ventajas sobre otros, entonces los machos defenderán hembras próximas al *estro* (momento de la ovulación). En sitios en los que el sustrato sobre el cual se asienta la colonia resulta heterogéneo, con recursos por los cuales competir (por ejemplo, lugares con sombra o piletones de marea donde se puedan refrescar a las horas de máximo calor), entonces los machos defenderán territorios en los que se concentrarán las hembras para copular (figura 3).

En el primer caso, los machos adultos y las primeras hembras son los individuos que irán definiendo el área reproductiva central (área de alta densidad, ARC, figura 5) hasta cubrir, en plena temporada, aproximadamente 500m de costa en la cual los machos adultos residentes defienden hembras en vez de territorios. Este tipo de sistema reproductivo es denominado *poligínico con defensa de hembras*. Las hembras dan a luz una única cría a los dos días, en promedio, de arribar al área de cría; a los siete días de producido el parto, están sexualmente receptivas y se produce la cópula (figura 6); dos días después de copular realizan la primera excursión de alimentación al mar. A partir de este momento, la estrategia de las hembras consiste en viajes de alimentación al mar, de dos a tres días de duración, alternados con permanencias en la lobería para alimentar a sus crías, de dos días de duración. Esta estrategia de lactancia es exclusiva de los lobos marinos pues las focas concentran el período de lactancia en poco tiempo (4 a 60 días) y las madres permanecen ayudando al lado de sus crías. Por el contrario, el período de lactancia de los lobos marinos se extiende entre los ocho



Figura 3. Macho adulto de *Otaria flavescens* defendiendo un territorio con recursos.



Figura 4. Grupo reproductor de lobo marino sudamericano en la costa de Santa Cruz, donde se observa una topografía heterogénea por recursos por los cuales competir (sombra y agua para termorregular).

y los doce meses, pudiendo prolongarse en circunstancias especiales (por ejemplo, durante largos períodos de escasez de alimento como ocurre durante los eventos de El Niño en las colonias del Perú). Cada vez que las hembras adultas lactantes regresan de sus viajes de alimentación del mar deben ubicar a su cría entre cientos de otras crías que se agrupan a la espera de sus madres; la identificación es posible gracias a la vocalización y al olor de la madre y de la cría, que responde al llamado (figura 7).

La permanencia de los machos residentes en el ARC varía entre quince a sesenta días y durante estos prolongados ayunos los machos subsisten asimilando la grasa acumulada bajo su piel. Cuanto más tiempo permanezca un macho adulto en el ARC, más cópulas exitosas obtendrá (en promedio 4 a 5). Existe un número importante de machos que son sexualmente maduros y que no tienen acceso al ARC. Estos machos subadultos, en general de menor tamaño, desarrollan estrategias alternativas de reproducción. Un ejemplo son las redadas grupales de entre cuatro a cuarenta machos, durante las cuales se produce una fuerte redistribución de animales en la colonia: separación madre-cría, raptos de hembras por machos no residentes, se obtienen o se pierden nuevas posiciones en el ARC, o raptos de crías por parte de

machos subadultos. Durante estas redadas grupales, los participantes se concentran en un área pequeña del ARC y compiten por posiciones o por hembras. Como consecuencia de estas redadas o ataques grupales, alrededor del 20% de las cuatrocientas crías que nacen cada año en Punta Norte se vio expuesto al rapto por parte de los machos subadultos y el 1,3% de estas crías muere por el maltrato que reciben. Durante este fenómeno, que fue observado en la península Valdés y, con mucha menor frecuencia, en las colonias uruguayas de esta especie, las hembras se ven sometidas a riesgo físico y se altera la colonia reproductiva. Los machos subadultos que realizan estas redadas grupales están sexualmente maduros, pero no alcanzaron su talla máxima y por lo tanto están en inferioridad de condiciones para competir. Durante estos ataques obtienen experiencia al estar en contacto con los machos adultos residentes e incluso pueden obtener alguna hembra y hasta lograr alguna cópula exitosa. No hace mucho, algunos biólogos interpretaban este comportamiento como 'antisocial'; no obstante, aunque algunos miembros de la colonia pueden resultar con daños físicos o pueden separarse madres y crías, debemos entender que los comportamientos que se observan en la naturaleza, aunque desde una perspectiva humana resul-

■ SISTEMAS DE APAREAMIENTO ■

Competencia y recursos limitantes

Los sexos pueden ser vistos como formadores de una alianza compleja en la cual cada uno intenta maximizar su propio éxito en propagación de genes.

- Los machos pueden fertilizar, potencialmente, un número de gametas femeninas ilimitadas, a una velocidad que depende tan solo de la tasa de producción de esperma. La conclusión que se desprende de este punto es que la reproducción sexual *anisogámica* (fusión de gametas de diferentes tamaños) llevó a las hembras a ser un recurso escaso por el cual los machos compiten entre sí. En los mamíferos, la hembra pasa meses gestando a su cría. Durante ese mismo tiempo, los machos podrían potencialmente fertilizar cientos de otras hembras. Las hembras invierten más que los machos en cada descendiente a través de alimento o cuidado de la prole.
- Los dos sexos utilizan diferentes estrategias para incrementar su éxito reproductivo: los machos encontrando y fertilizando numerosas hembras diferentes; las hembras, utilizando la energía obtenida a partir del alimento en la producción de gametas o descendientes.

Del segundo punto se concluye que existe relación entre la inversión de recursos, sean estos gametas u otras formas de cuidado de la descendencia y la competencia sexual.

Selección sexual y sistemas de apareamiento

Los sistemas de apareamiento son la expresión de cómo un animal puede maximizar su éxito reproductivo. Se define la

poligamia como cualquier sistema de apareamiento en el cual algunos de los miembros de un sexo tienen acceso reproductivo a más de un miembro del sexo opuesto durante una temporada reproductiva determinada. La poligamia se conoce como *poliginia* cuando son los machos los que adquieren múltiples hembras y como *poliandria* cuando se invierte el rol de los sexos. Los tipos de poliginia existentes pueden clasificarse en tres categorías:

- 1) *Defensa de recursos*: donde los machos controlan a las hembras de forma indirecta, a través del monopolio de recursos críticos.
- 2) *Defensa de hembras*: donde los machos controlan a las hembras directamente, en general en aquellos sistemas donde las hembras son gregarias. Esta categoría puede definirse como harén.
- 3) *Dominancia del macho*: donde las cópulas o los recursos limitantes no son económicamente monopolizables. Los machos se congregan durante la temporada reproductiva y las hembras son las que seleccionan cópulas en dichas congregaciones.

En las últimas tres décadas se han realizado importantes avances en el ámbito de la teoría de los sistemas de apareamiento. Estos esfuerzos estuvieron centrados en la interrelación existente entre la selección sexual y los factores ambientales que determinan la dispersión espacial y temporal de los machos y las hembras (por ejemplo, distribución de recursos, presión de predación). Las restricciones ecológicas sobre los sistemas de apareamiento imponen límites sobre el grado en el cual puede actuar la selección sexual.

ten poco 'agradables', de alguna forma resultan adaptativos para los individuos que los realizan que así pueden obtener algún tipo de ventaja frente al resto: en este caso, experiencia en las luchas o sus primeras cópulas exitosas. Existen otras estrategias reproductivas alternativas, menos exitosas para quienes las desarrollan, entre las que se pueden mencionar la interceptación de hembras que llegan o salen del mar y la formación de parejas o harenes solitarios que se ubican en las cercanías de las colonias reproductivas.

La situación cambia cuando estudiamos las estrategias reproductivas desarrolladas por los machos de la misma especie en otras colonias con condiciones topográficas y microclimáticas diferentes. Los requerimientos de termorregulación en el lobo marino del sur, asociados con el tipo de topografía sobre el cual se asienta la colonia, harán variar el tipo de estrategia reproductiva, el éxito reproductivo y el sistema de apareamiento. En Puerto Pirámides, a 80km de Punta Norte, también en la península Valdés, los machos de lobo marino del sur no desarrollan ataques conjuntos o redadas y, a dife-

rencia de lo que ocurre en Punta Norte, aquí los machos adultos defienden territorios (recursos 'húmedos') que presentan piletones de marea y/o sombra sobre la plataforma de arenisca en la cual se asienta la colonia. Se observó que aquellos machos que defendían piletones de marea copularon significativamente más veces durante una temporada reproductiva, que aquellos en territorios sin recursos defendibles. La casi totalidad de las cópulas exitosas observadas en Puerto Pirámides ocurrieron en territorios con piletones de marea (¡agua refrescante en las horas de temperaturas extremas!). En Punta Norte, la situación fue marcadamente distinta, como consecuencia de lo homogéneo de su topografía, ya que se trata de extensas playas de pedregullo y canto rodado. En estas condiciones, un macho adulto, para ser exitoso, debe estar en el ARC y mantenerse en su puesto por el mayor tiempo posible.

En especies con sistema reproductivo poligínico, como el que estamos analizando, los machos adultos pueden forzar a las hembras a copular. Sin embargo, existen evidencias tanto en situaciones donde se presentan te-



Figura 5. ARC en la Reserva de Fauna de Punta Norte, península Valdés.

rritorios 'húmedos' (Puerto Pirámides) como en aquellos casos donde la topografía es homogénea (Punta Norte), en que las hembras adultas pueden desarrollar comportamientos que tiendan a maximizar su seguridad y éxito reproductivo en situaciones físicas y sociales adversas. La mayoría de las hembras de Punta Norte forman parte de harenes de grandes machos adultos localizados en el ARC. Además, muchas de las hembras adultas copulan con un macho diferente al cual se asocian al momento de arribar a la colonia reproductiva, y algunas de estas hembras copulan con más de un macho durante el estro (cuando la hembra es sexualmente receptiva pues está ovulando). En esta situación, ambos sexos desarrollan estrategias que tienden a maximizar el éxito reproductivo: a) las hembras tienen la oportunidad de ejercer cierta elección del compañero de cópula, aun en condiciones adversas, al copular con machos diferentes, y b) los machos adultos residentes adaptan sus estrategias según la topografía, a través de la defensa selectiva de hembras próximas al estro en Punta Norte y a través de la obtención de territorios con piletones de marea (recurso) en Puerto Pirámides.

Corolario

Hemos tratado de interpretar cómo la selección sexual actuó a lo largo de la historia de los lobos marinos estudiando el comportamiento reproductivo actual, y cómo modeló diferencias entre los sexos, que se manifiestan no solo en las diferencias de tamaño y características morfológicas (dimorfismo sexual) sino también en las diferentes estrategias que desarrollan los dos sexos

para ser exitosos en la reproducción. La selección natural es sinónimo de reproducción diferencial (es decir que algunos individuos dejan más cantidad de hijos que otros), y una forma de estudiar esto es analizando las estrategias de apareamiento. En ellas podemos ver variaciones en función de las características de los animales. Los lobos marinos del Atlántico sudoccidental presentan diferentes estrategias para reproducirse y además cada variante tiende a que cada individuo obtenga el máximo beneficio posible: los machos intentarán obtener el máximo número de cópulas (aunque no siempre una cópula signifique un hijo), y las hembras tratarán de ser fertilizadas por aquellos machos mejor dotados.



Figura 6. Cópula de lobos marinos sudamericanos.

La filogenia de los mamíferos es bien conocida gracias al abundante registro fósil existente. El apogeo de los mamíferos que se produjo al final del período Plioceno (antes de la era glacial, hace aproximadamente 2 millones de años). Es durante el Terciario cuando los mamíferos consiguen (al igual que las aves) colonizar prácticamente todos los hábitats de nuestro planeta. Por tal motivo, el éxito que tuvieron los mamíferos permite que los encontremos en los desiertos, en las selvas, en el agua (continental y oceánica), bajo la tierra e incluso en el aire; incluyendo un rango que abarca desde los polos hasta el ecuador. Este éxito rotundo o esta adaptabilidad serían debidos a tres características principales (aunque no las únicas):

- 1) adquisición de endotermia (mantienen constante la temperatura corporal);
- 2) diferenciación y desarrollo del cerebro, y
- 3) desarrollo embrionario en el cuerpo de la madre (viviparidad).

Actualmente se considera que los pinnípedos tuvieron su origen a partir de formas terrestres carnívoras. Sin embargo, aún persiste la controversia respecto de su origen mono o difilético (una o dos líneas evolutivas). El registro fósil señala que los lobos marinos y las morsas derivan de un grupo de formas terrestres carnívoras relacionadas con la familia de los úrsidos (a la que pertenecen los osos actuales), mientras que las focas verdaderas probablemente deriven de un primitivo grupo de mustélidos (al cual pertenecen los tejones y armiños, entre otros). La postura que favorece el difiletismo es la más aceptada. Probablemente esto se deba a la falta de registro fósil de la filogenia de las focas, aunque recientemente se ha considerado la postura del origen monofilético de los pinnípedos a partir de estudios de genética. En cualquiera de ambos casos podemos imaginar como antecesor a un mamífero carnívoro terrestre de hábitos costeros del tamaño de una nutria actual, que hace más de 20 millones de años habitaba la zona costera del Pacífico occidental y que se alimentaba en el mar.



Figura 7. Madre y cría de *Otaria flavescens* identificándose mutuamente por medio de la vocalización y el olor.

Resumiendo, a partir de lo que se comentó en este artículo se refuerza la idea de plasticidad que presentan los otáridos con relación a su comportamiento reproductivo y a las estrategias de apareamiento. Esta flexibilidad se debe a la variedad de situaciones con las que se encuentran en el medio, como la variedad de la topografía sobre la cual se establecen las colonias de cría y reproducción, la variación de la temperatura (sea esta diaria o estacional), la presencia de recursos defendibles (que estimularían la conducta territorial en *Otaria flavescens*) y variables sociales (que derivan de las diferentes clases de edad que componen la colonia y de su experiencia). En última instancia, esta flexibilidad se debe a fuerzas selectivas a las que los animales deberán responder y así maximizar el éxito reproductivo a través de la plasticidad de su comportamiento. Cualquier cambio producido en este sentido será modelado por la selección sexual. **CH**

Las fotografías que ilustran esta nota fueron tomadas por el autor.

LECTURAS SUGERIDAS

CAPPOZZO HL (e/p), 'South American Sea Lion', en *Encyclopedia of Marine Mammals*, Academic Press, Nueva York.

CARRANZA J (ed.), 1994, *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*, Universidad de Extremadura, Cáceres.

KREBS JR & DAVIES NB, 1997, *Behavioural Ecology. An Evolutionary*

Approach, Fourth Edition, Blackwell Science Ltd.

RENOUF D (ed.), 1991, *The Behaviour of Pinnipeds*, Chapman and Hall, University Press, Cambridge.

RIEDMAN M, 1990, *The Pinnipeds: Seals, Sea Lions and Walruses*, University of California Press, Berkeley.