

Agresividad entre hembras y separación madre-cría en el lobo marino del sur, en Chubut, Argentina

Aggressiveness between females and mother-pup separation in the southern sea lion, in Chubut, Argentina

BIBIANA L. VILA* y MARCELO H. CASSINI*

Estanislao del Campo 1260 (1602), Florida, Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN

Las hembras del lobo marino del sur, *Otaria byronia* (de Blainville, 1820), fueron estudiadas durante la temporada reproductiva, entre su llegada a la colonia y su primera salida al mar. La frecuencia de agresiones observadas en hembras aumentó con: (a) el nivel de la marea, (b) las horas de más calor, (c) el número de hembras del grupo reproductor, (d) el ingreso de una nueva hembra al grupo, (e) el tamaño de la hembra, y, (f) las agresiones recibidas por su cría. Se somete a prueba la hipótesis de que existe una relación directa entre la agresividad de las hembras y el cuidado de las crías. Por otra parte, se analizaron las causas próximas de las separaciones madre-cría, encontrándose como causa más importante la interposición del macho entre la madre y la cría. También se encontró que las separaciones fueron más frecuentes con marea alta, durante tormentas, durante la entrada al grupo de machos satélites, en grupos reproductores con una sola hembra y en hembras pequeñas. Finalmente, se obtuvieron datos generales sobre la reproducción en la colonia.

Palabras claves: Comportamiento agresivo, lobo marino del sur, relación materno-filial, reproducción.

ABSTRACT

Female southern sea lion, *Otaria byronia* (de Blainville, 1820), individuals were studied during the breeding season, from their arrival to the colony to their first sea journey. The aggression frequency observed per female increased with: (a) tide level, (b) hottest daily hours, (c) number of females in the reproductive group, (d) arrival of a new female in a group, (e) female size; and, (f) frequency of aggressions received to her offspring. The hypothesis of a direct relation between females aggressiveness and parental care is tested. Besides, proximal causes of mother-pup separations were analyzed, being male intrusion the main source of perturbation. Separations were more frequently seen during high tide, storms, satellite male incursions, and in single female groups, or in small females. Finally, general data of colony reproduction were obtained.

Key words: Aggressive behaviour, southern sea lion, mother-infant relationships, reproduction.

INTRODUCCION

Las especies de la familia Otariidae son poligínicas, gregarias y dimórficas sexualmente en el tamaño corporal (Bartholomew 1970). Durante la época reproductiva, las hembras se congregan en densos grupos donde los machos pelean por controlar el acceso a éstas (Stirling 1977). El resultado de esta competencia es una cierta varianza en el éxito reproductivo de los machos (Gentry 1970, Le Boeuf 1974, Campagna & Le Boeuf 1988).

A diferencia de los machos, virtualmente todas las hembras de los otáridos

se reproducen y sólo pueden tener una cría por año (Gentry & Kooyman 1986), por lo que lograrían un incremento en su eficacia reproductiva a través de: (1) la selección de la pareja, apareándose preferencialmente con un macho dominante (Halliday 1985); y, (2) la inversión maternal (Trivers 1972), maximizando la probabilidad de supervivencia de la cría (Clutton-Brock *et al.* 1982).

Las hembras de los otáridos paren y copulan en un corto período de varios días que va desde el arribo a la colonia reproductiva hasta su primera salida al mar; luego comienzan a abandonar periódica-

* Dirección actual: Zoology Department, Oxford Univ., South Parks Road, OX1 3PS, Oxford, Inglaterra.
(Recibido el 15 de noviembre de 1989).

mente la colonia para alimentarse y a regresar para amamantar a sus crías (Gentry 1970, Marlow 1975, Odell 1975, Trillmich 1986). La inversión en el cuidado y alimentación de las crías dura hasta edades que varían de cuatro meses a tres años (Gentry & Kooyman 1986).

Hemos concentrado nuestra atención en ese primer período que denominaremos "crítico", en el que las hembras del lobo marino del sur *Otaria byronia* (de Blainville, 1820) permanecen en tierra y las crías tienen pocos días de vida.

Debido a que los eventos reproductivos de las hembras están sincronizados (Campagna & Le Boeuf 1988), el período crítico ocurre normalmente durante los días de mayor concentración de animales y de actividad en la colonia. Por lo tanto, durante este período las hembras paren, alimentan y cuidan a sus crías en un medio limitado por la presencia y la actividad de muchas otras hembras. La agresividad entre hembras de *O. byronia* durante el período crítico sería una manifestación de la competencia que se establece entre las hembras por maximizar el cuidado maternal.

En los pinnipedios que forman grandes agregaciones durante la temporada reproductiva, la separación de la madre y la cría es un evento clave que aumenta la probabilidad de muerte de los cachorros y, por lo tanto, afecta el éxito reproductivo de las hembras (Riedman & Le Boeuf 1982). Esto se debe a que al separarse de sus madres las crías quedan expuestas a las causas de muerte por inducción social, que en el lobo marino del sur son el aplastamiento por machos y la falta de alimentación por alejamiento de la madre (Ximenez 1975), la caída al mar (observación personal) y el rapto por machos juveniles (Campagna *et al.* 1988).

Durante el período crítico, la mortalidad de las crías debería ser elevada ya que la intensa actividad de la colonia, sumada al menor desarrollo materno de las crías recién nacidas, harían menos factibles los reencuentros entre las madres y sus cachorros. Ximenez (1975) encontró que más de las dos terceras partes de la mortalidad de cachorros antes que abandonaran una

colonia de *O. byronia* se produjo durante los primeros 20 días de vida. Los efectos perjudiciales de la separación temporal de los miembros de la díada madre-cría también han sido descritos para otras especies de mamíferos (Frase 1978, Bateson & Young 1981).

Los objetivos de este trabajo fueron: (1) obtener información básica sobre la actividad reproductiva general de las hembras de lobo marino del sur en una colonia poco estudiada, (2) estudiar la conducta agresiva de las hembras e indagar su relación con factores sociales y ambientales, y, (3) describir las causas inmediatas y los factores ambientales y sociales que influyen sobre las separaciones de madres y crías durante el período crítico.

MÉTODOS

Este trabajo se realizó en Puerto Pirámides (42°35'S, 64°17'W), Península Valdés, Provincia de Chubut, Argentina. La lobería se ubicaba sobre una restinga de arena consolidada. El área de la restinga estudiada con mayor intensidad se dividió en tres tipos de zonas: (1) zonas con hondonadas con agua o con rocas que proyectaban sombra ($n = 11$), (2) zonas sin agua ni sombra ($n = 5$); y, (3) barrancas o segmentos del borde de la restinga con un ángulo, que permitía el acceso de los animales cuando había marea media o baja ($n = 2$).

Se realizaron observaciones diarias de 8.00 h a 20.00 h con binoculares 8 x 30. El período de observaciones abarcó el mes de enero de 1985. Los animales se identificaron individualmente con pintura. Las hembras se siguieron en el período que va desde el parto a la primera salida al mar. Se definió como grupo reproductor al macho y al conjunto de hembras y crías que se ubicaban en su área de influencia. El tamaño de las hembras se estableció en forma relativa a las otras hembras del grupo reproductor en grandes y pequeñas. Se utilizó un criterio de separación madre-cría cuando éstas se alejaban a más de una unidad hembra de distancia (1,8 m en promedio, Ximenez 1975).

Los comportamientos fueron registrados con dos métodos estandarizados (Altman 1974):

(a) *Método de paneo*: Cada media hora se registraban: (1) el número de vocalizaciones agonísticas de los machos en el primer minuto de observación; (2) presencia y zona de ocurrencia de partos y cópulas; (3) ubicación de los animales marcados, y, (4) estado de la marea (alta, media o baja).

(b) *Método de animal focal*: Se elegía al azar una hembra marcada y se la seguía 30 min, registrándose: (1) las agresiones emitidas y recibidas por la hembra elegida (AHH) (Cassini 1985); (2) las agresiones de la hembra hacia crías extrañas (Cassini 1985); (3) las agresiones recibidas por la cría de la hembra marcada; (4) los amamantamientos; (5) las interposiciones de machos entre la hembra y su cría, y, (6) las separaciones madre-cría (SMC).

En este trabajo seguiremos la nomenclatura propuesta por Oliva (1988) para el lobo marino del sur.

RESULTADOS

Información básica

Las hembras entraron en estro entre el tercer y séptimo día después del parto (media = 5,25; n = 4) y fueron, por primera vez, al mar entre el primer y quinto día después de aparearse (media = 1,75; n = 8). La duración de las cópulas fue de $10,2 \pm 3,5$ min promedio (n = 32). Cada hembra marcada permaneció en una misma zona desde su llegada hasta la primera salida al mar. Del 7 al 21 de enero el número de machos censados diariamente sobre la restinga se mantuvo entre 50 y 53. La proporción de sexos de animales adultos fue de 4,3 hembras por macho.

Los movimientos de marea generaban desplazamientos diarios de 2 a 5 m de los animales en sentido transversal a la línea de costa. Durante la pleamar, el agua inudaba parcialmente la restinga y los grupos reproductores se alejaban del borde, ubicándose en zonas un poco más elevadas.

Cuando la marea bajaba, los animales se movían hacia el borde, aparentemente buscando zonas que quedaron húmedas con la pleamar. Durante estos períodos de mareas altas la actividad de la colonia se incrementó: (a) los machos emitieron una frecuencia promedio de 5,81 vocalizaciones agonistas por minuto, mientras que con marea media y baja, la frecuencia promedio fue de 3,97 ($t = 3,64$; $gl = 304$, $P < 0,05$); y, (b) las hembras se agredieron más y sufrieron más SMC (ver más adelante).

El 95,2% de los partos (n = 62) y el 90,5% de las cópulas (n = 74) ocurrieron en las zonas con piletas o sombra.

Agresividad entre hembras

Los resultados de AHH se expresan en promedios de agresiones por hembra por intervalo de observación de 30 min.

Los factores ambientales y sociales que afectaron la frecuencia de AHH fueron los siguientes:

(a) *Marea*. Con marea alta, la frecuencia promedio de AHH fue de 11,93 mientras que con mareas media y baja fue de 6,44; siendo la diferencia estadísticamente significativa ($t = 3,03$; $gl = 125$; $P < 0,01$).

(b) *Hora del día*. Se analizaron las frecuencias de agresiones en función de la hora del día. Se encontró que durante la mañana las agresiones aumentaron significativamente ($F = 5,07$; $gl = 1,75$; $P < 0,05$) (Fig 1a), y que a la tarde la relación entre las AHH y la hora se invierte ($F = 5,32$; $gl = 1,71$; $P < 0,025$) (Fig 1b).

(c) *Número de hembras del grupo reproductor*. La Fig. 2 muestra cómo las AHH están directamente relacionadas con el número de hembras en el grupo reproductor ($F = 13,35$; $gl = 1,138$; $P < 0,001$).

(d) *Tamaño de las hembras*. Para cada hembra marcada se calculó un índice porcentual del número de agresiones que emitió sobre el total de agresiones (i.e., emitidas y recibidas). El valor promedio de este índice para las hembras grandes fue significativamente mayor que para las hembras chicas (Tabla 1).

(e) *Entrada de una hembra al grupo reproductor*. Existió una diferencia importante entre las agresiones recibidas por las

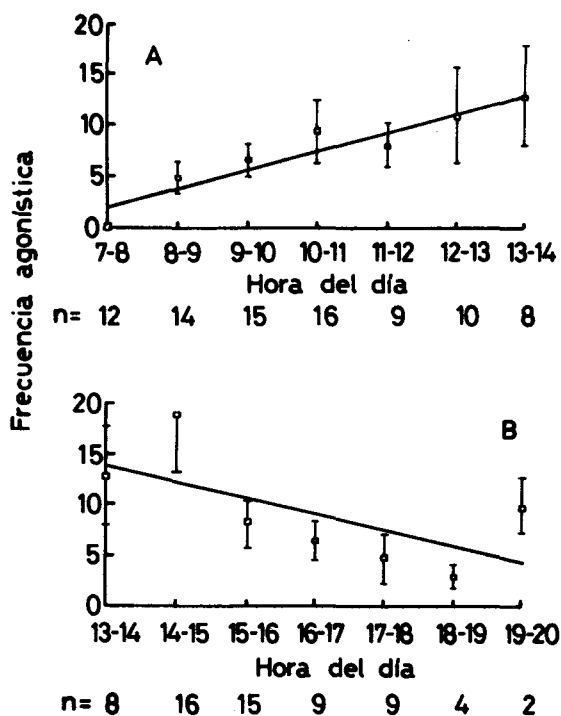


Fig. 1: Promedios de frecuencias de agresiones por hembra y por intervalo de observación en función de la hora del día. Enero 1985, Puerto Pirámides, Chubut, República Argentina. A) Mañana ($y = -4,97 + 1,30x$; $r = 0,25$). B) Tarde ($y = 33,19 - 1,55x$; $r = 0,26$). Las barras corresponden a los errores estándar.

Means frequencies of aggressive encounters per female and per observation period, and standard errors in relation to hours of day. A) Morning ($y = 4.97 + 1.30x$; $r = 0.25$). B) Afternoon ($y = 33.19 - 1.55x$; $r = 0.26$).

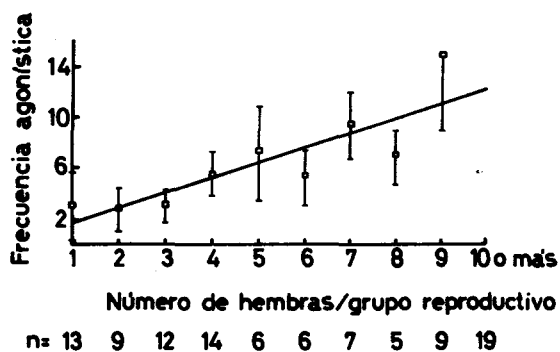


Fig. 2: Promedios de frecuencias de agresiones por hembra y por intervalo de observación en función del número de hembras en el grupo reproductivo ($y = 4,33 + 0,39x$; $r = 0,30$). Las barras corresponden a los errores estándar.

Means frequencies of aggressive encounters per female and per observation period, and standard errors in relation to numbers of females in the reproductive group ($y = 4.33 + 0.39x$; $r = 0.30$).

hembras recién llegadas del mar y que ingresaban a un grupo reproductor y las hembras residentes en los mismos. Mientras que las primeras recibieron un promedio de 7,6 agresiones en los primeros 2 min de permanecer en el grupo, las segundas recibieron un promedio de 2,8 agresiones cada 30 min.

(f) *Frecuencia de agresiones recibidas por la cría*. Existió una correlación negativa entre este índice porcentual de agresiones emitidas sobre el total de AHH de una hembra, y la frecuencia de agresiones recibidas por sus crías ($n = 18$; $r = -0,44$; $P < 0,05$).

Separaciones madre-cría

— Causas inmediatas de las separaciones madre-cría:

Se analizaron los fenómenos que ocurrían previo a las separaciones y que podrían determinar sus ocurrencias. Las posibles causas elegidas para ser registradas y sus porcentajes de ocurrencia observados fueron: (a) la interposición de machos entre la hembra y la cría (73,9%); (b) las agresiones emitidas o recibidas por la madre (0%); (c) las agresiones recibidas por la cría (0%); (d) el "vagabundeo" de la cría (4,4%); (e) la cópula de la madre (4,4%); y, (f) el oleaje durante mareas altas (4,3%). El 13,0% restante corresponde a causas no determinadas.

— Factores ambientales y sociales que afectaron las separaciones madre-cría:

(a) *Marea*. Hubo una regresión significativa entre la frecuencia de intervalos de observación en los que se observaron SMC y el estado de la marea ($F = 588,00$; $gl = 1,1$; $P < 0,05$; $r = 0,99$).

(b) *Tormentas*. Se analizó el efecto de dos tormentas sobre la actividad de la lobría. Se observó el desmembramiento de grupos reproductores con desplazamientos masivos de hembras hacia el mar con abandono de sus crías. En una tormenta se registró el ingreso al mar de 48 hembras en 30 min.

(c) *Grupos reproductores con una sola hembra*. El promedio de las frecuencias de

TABLA 1

Promedios del índice AHH (100 x agresiones emitidas/agresiones totales, por hembra), y de las frecuencias por intervalo de observación de SMC de amamantamientos en función del tamaño de las hembras (enero 1985, Puerto Pirámides, Chubut, República Argentina). Los valores entre paréntesis corresponden a los desvíos estándar.

Means of the AHH index (100 x aggression initiated/total aggressions per female) and the frequency of mother-pup separation per observation period in relation to female's size. Standard deviations in parenthesis.

	Tamaño de las hembras		t de Student
	Grandes (n = 8)	Chicas (n = 6)	
Indice AHH	78,88 (18,22)	51,92 (16,83)	2,89*
Separaciones	0,05 (0,10)	0,23 (0,18)	2,34*
Amamantamiento	0,40 (0,17)	0,20 (0,07)	2,72*

* P < 0,05.

separaciones por intervalo de observación fue de 0,41 para hembras solas con un macho; y de 0,13 para hembras de grupos con más de una hembra ($F = 6,50$; $gl = 1,15$; $P < 0,025$).

(d) *Ataques de machos satélites* (Vaz Ferreira 1975). Los ataques produjeron SMC no cuantificadas.

(f) *Tamaño de las hembras*. Las hembras más grandes sufrieron menos separaciones que las hembras más chicas (Tabla 1).

DISCUSION

Agresividad entre hembras

En mamíferos, la elevada inversión parental que realizan las madres en la gestación y en el amamantamiento está acompañada por conductas que aseguran la sobrevivencia de la cría (Trivers 1972). Las hembras emplean una variedad de estrategias para asegurarse la sobrevivencia de sus crías y la agresividad de las madres formaría parte de estas estrategias. Por ejemplo, en los babuinos *Theropithecus gelada* se observa que existe una relación directa entre las agresiones que emite una hembra y su éxito reproductivo, medido un número de crías (Dunbar & Dunbar 1977).

En mamíferos marinos la agresión de las madres hacia otras hembras reforzaría la protección de los cachorros, ya que las

crías de hembras más agresivas reciben menos mordiscos y sacudidas (Bartholomew & Collias 1962, Le Boeuf *et al.* 1972, Christenson & Le Boeuf 1978). Boness *et al.* 1982 encontraron evidencias que relacionan positivamente la sobrevivencia de la cría con la agresividad de las madres de focas grises *Halichoerus grypus*.

Los resultados que obtuvo Cassini (1985) que apoyan la idea de que existe una relación entre la agresividad entre hembras y el cuidado de los cachorros de lobo marino del sur fueron: (a) que la frecuencia de AHH aumentó cuando se incrementó la frecuencia de partos; y, (b) que existió una relación directa entre la frecuencia de AHH por hembra y el número de crías del grupo reproductor. Una prueba adicional obtenida en nuestro trabajo fue la relación inversa entre la frecuencia de AHH emitidas por una hembra dada y la frecuencia de agresiones recibidas por su cría.

La mayoría de las hembras de mamíferos agreden por espacio o alimento (Thouless & Guinness 1986). En los lobos marinos las hembras agrupadas en tierra no se alimentan y el valor funcional de la agresión sería el de obtener un mejor espacio físico en el cual criar a su cachorro e incrementar su éxito reproductivo. Varios resultados de nuestro trabajo pueden analizarse bajo la perspectiva de esta hipótesis funcional de la agresividad entre hembras de *O. byronia*. El aumento de las agresiones por hembra, relacionado con un mayor número

de hembras dentro del grupo reproductor, podría estar reflejando una mayor competencia por el espacio. El rechazo de las hembras residentes hacia hembras que intentaban ingresar a su grupo reproductor también puede interpretarse como una forma de impedir el incremento en el número de hembras del grupo y la consiguiente disminución de los espacios adecuados disponibles.

Cuando algún recurso es limitante y las hembras se agrupan, puede ocurrir que el éxito reproductivo de una hembra residente decline con cada hembra adicional que se reúna al grupo. Esto ocurre, por ejemplo, en los grupos reproductores de vicuñas *Vicugna vicugna* (Franklin 1983). Para las hembras de *O. byronia* los recursos escasos serían los espacios con agua (de las piletas) o con sombra (proyectada por las rocas), que serían utilizados por las hembras y las crías para regular la temperatura corporal. La mayor frecuencia de AHH al mediodía estaría indicando un aumento en la competencia entre las hembras por acceder a un espacio con ese recurso escaso en las horas de más calor.

Por otra parte, el desplazamiento y reubicación de las hembras durante la marea alta sería el origen del aumento de las AHHs durante ese período.

En mamíferos, a partir de las agresiones, se generan relaciones de dominancia entre las hembras. Por ejemplo, en ungulados, los rangos sociales entre hembras están relacionados con la edad, el peso o el tamaño de los animales (Thouless & Guinness 1986). En los lobos marinos encontramos que las hembras de mayor tamaño agreden más que las hembras más pequeñas. Además, estas últimas sufrieron más separaciones de sus crías y las amamantaron con menos frecuencia, lo que relacionaría la agresión entre hembras a su éxito reproductivo.

Separaciones madre-cría

En mamíferos la distancia física entre la madre y la cría es de fundamental importancia, sobre todo en los primeros días de vida de los cachorros. Durante los días siguientes al nacimiento la mayoría de

las madres y sus crías se mantienen en contacto o muy cerca, siendo la madre la encargada de mantener esta proximidad. Este fenómeno está muy generalizado en la clase y se observa en muchas especies: marmotas *Marmota monax* (Barash 1974), picas *Ochotona princeps* (Whitworth 1984), gatos *Felis catus* (Schneirla *et al.* 1963), perros *Canis familiaris* (Rheingold 1963), ratas *Rattus norvegicus* (Grotta & Adler 1969), monos (Berman 1980; Ingram 1977, Simpson *et al.* 1986) y otros. En las focas de Groenlandia, *Phoca groenlandica*, se ha observado que las crías de pocos días están acompañadas por sus madres el 90% del tiempo y las madres se mueven hacia sus cachorros cuando éstos se alejan (Kovacs 1987).

En los fócidos la existencia de huérfanos es común en varias especies (Kovacs & Lavigne 1986). Se cree que algún disturbio inmediatamente posterior al nacimiento que causa la separación de la díada sería el factor más importante para explicar la existencia de huérfanos (Kovacs 1987). En nuestro trabajo analizamos cuáles fueron las causas próximas o los disturbios que separaron a las madres de sus crías. La principal causa próxima fue la interposición de machos entre la hembra y su cría. Esta interposición podría deberse a que el macho interaccionaba con la hembra o como consecuencia de su actividad de defensa territorial. En el *Meriones unguiculatus* las crías de hembras con machos sobreviven menos que las crías de hembras solas, ya que la presencia del macho disminuye la frecuencia de comportamientos de cuidado de la madre hacia sus crías, debido a la actividad sexual del macho (Ahroon & Idura 1976).

Se pueden relacionar los factores ambientales y sociales que influyeron en las separaciones con su causa inmediata. Con marea alta y durante los ataques de machos satélites hubo un aumento de las agresiones entre machos. Este aumento sería el que provocaba mayor número de interposiciones y, por lo tanto, de separaciones madre-cría. En la foca de Groenlandia también se observan variaciones de comportamiento en las madres debido a factores ambientales, como la temperatura, la

velocidad del viento, la nubosidad y la condición del hielo (Kovacs 1987).

Resumiendo, la agresividad entre hembras de *O. byronia* tendría una función relacionada con el cuidado de las crías. El recurso por el cual competirían las hembras al agredirse sería un espacio apropiado para el cuidado de la cría en sus primeros días de vida. Por su parte, las separaciones de la madre y su cría, que aumentan los riesgos de muerte de la cría, son provocadas fundamentalmente por las interposiciones de machos entre las hembras y sus crías. Existen varios factores ambientales y sociales que afectan la frecuencia de separaciones y que actuarían aumentando la probabilidad de interposiciones de machos.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la siguientes personas por sus comentarios sobre el manuscrito o por su ayuda con este proyecto: José Pepitoni, José María Musmeci y Mauricio Papini.

LITERATURA CITADA

- AHROON JK & FG IDURA (1976) The influence of the male on maternal behaviour in the mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Animal Behaviour* 24: 372-375.
- ALTMANN J (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- BARASH DP (1974) Mother-infant relations in captive woodchucks (*Marmota monax*). *Animal Behaviour* 22: 446-448.
- BARTHOLOMEW GA (1970) A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution* 49: 227-267.
- BARTHOLOMEW GA & NE COLLIAS (1962) The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal. *Animal Behaviour* 10: 7-14.
- BATESON P & M YOUNG (1981) Separation from the mother and the development of play in cats. *Animal Behaviour* 29: 173-180.
- BERMAN CM (1980) Mother-infant relationship among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago. A comparison with captive pairs. *Animal Behaviour* 28: 860-873.
- BONESS DJ, SS ANDERSON & CR COX (1982) Functions of female aggression during the pupping and mating season of grey seals, *Halichoerus grypus* (Fabricius). *Canadian Journal of Zoology* 60: 2270-2278.
- CAMPAGNA C & BJ LE BOEUF (1988) Reproductive Behaviour of Southern Sea Lions. *Behaviour* 104: 233-261.
- CAMPAGNA C, BJ LE BOEUF & L CAPPOZZO (1988) Group raids: A mating strategy of male southern sea lions. *Behaviour* 105: 224-249.
- CASSINI MH (1985) Comportamiento social de las hembras adultas del lobo marino del sur, *Otaria byronia* (de Blainville, 1820) durante la temporada de cría. *Revista Latinoamericana de Psicología* 17: 339-350.
- CLUTTON-BROCK TH, FE GUINNESS & SD ALBON (1982) *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
- CHRISTENSON TE & BJ LE BOEUF (1978) Aggression in the female northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Behaviour* 64: 161-171.
- DUNBAR RIM & EP DUNBAR (1977) Dominance and reproductive success among gelada baboons. *Nature* 266: 351-352.
- EMLEN ST & LW ORING (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- FRANKLIN WL (1983) Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. En: Eisenberg SF & Kleinman DG (eds). *Advances in the Study of Mammalian Behaviour*: 573-629. Special Publication N° 7. The American Society of Mammalogists.
- FRASE D (1978) Observations on the behavioural development of suckling and early-weaned piglets during the first six weeks after birth. *Animal Behaviour* 26: 22-30.
- GENTRY RL (1970) Social behavior of the Steller sea lion. Ph. D. thesis, University of California, San Diego.
- GENTRY RL & GL KOOYMAN (1986) Introduction. En: Gentry RL & Kooyman GL (eds). *Fur Seals. Maternal Strategies on land and at sea*, 3-27. Princeton: Princeton University Press.
- GROTA LS & R ADLER (1969) Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour* 17: 722-729.
- HAMILTON JE (1934) The Southern sea lion *Otaria byronia* (de Blainville). *Discovery Reports* 8: 269-318.
- HALLIDAY TR (1985) The study of mate choice. En: Bateson P (ed). *Mate choice*. Cambridge: Cambridge University Press.
- INGRAM JC (1977) Interactions between parents and infants and the development of independence in the common marmoset. (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour* 25: 811-827.
- KOVACS KM (1987) Maternal behaviour and early behavioural ontogeny of harp seals, *Phoca groenlandica*. *Animal Behaviour* 35: 844-855.
- KOVACS KM & DM LAVIGNE (1986) Maternal investment and neonatal growth in phocid seals. *Journal of Animal Ecology* 55: 1035-1051.
- LE BOEUF BJ (1974) Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist* 14: 163-176.
- LE BOEUF BJ (1978) Sex and evolution. En: McGill TE, Dewsbury DA & Sachs BD (eds). *Sex and Behaviour*: 3-33. Plenum Publishing Corporation, New York.
- LE BOEUF BJ, RJ WHITING & RF GAUTT (1972) Perinatal behaviour of northern elephant seals and their young. *Behaviour* 46: 123-156.
- MARLOW BJ (1975) The comparative behaviour of the Australasian sea lions, *Neophoca cinerea* and *Phocartos hookeri* (Pinnipedia: Otariidae). *Mammalia* 169: 374-478.
- ODELL DK (1975) Breeding biology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Rapports et Procés Verbaux, Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 169: 374-378.

- OLIVA D (1988) *Otaria byronia* (de Blainville, 1820), the valid scientific name for the southern sea lion (Carnivora: Otariidae). *Journal of Natural History* 22: 767-772.
- RHEINGOLD HL (1963) Maternal behaviour in the dog. En: Rheingold HL (ed). *Maternal Behaviour in Mammals*: 169-202. John Wiley, New York.
- RIEDMAN MH & BJ LE BOEUF (1982) Mother-pup separation and adoption in northern elephant seals. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 11: 203-215.
- SCHNEIRLA TC, JS ROSENBLATT & E TOBACH (1963) Maternal behaviour in the cat. En: Rheingold HL (ed). *Maternal Behaviour in Mammals*: 122-168. John Wiley, New York.
- STIRLING I (1975) Factors affecting the evolution of social behaviour in the Pinnipedia. *Rapports et Procés Verbaux, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*; 169: 219-227.
- SIMPSON MSA, AE SIMPSON & SHOWE (1986) Changes in the rhesus mother-infant relationships through the first four months of life. *Animal Behaviour* 34: 1528-1539.
- THOULESS CR & FE GUINNESS (1986) Conflict between red deer hinds: The winner always wins. *Animal Behaviour* 34: 1166-1171.
- TRILLMICH F (1986) Attendance behaviour of the Galapagos sea lions. En: Gentry RL & Kooyman GL (eds). *Fur seals: Maternal strategies on land at sea*: 196-208. Princeton University Press, Princeton.
- TRIVERS RL (1972) Parental investment and sexual selection. En: Campbell B (ed). *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Press, Chicago.
- VAZ FERREIRA R (1975) Behaviour of the Southern Sea Lion *Otaria flavescens* (Shaw) in the Uruguayan islands. *Rapports et Procés Verbaux, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*; 169: 219-227.
- WHITNORTH MR (1984) Maternal care and behavioural development in pikas. *Animal Behaviour* 32: 743-752.
- XIMENEZ I (1975) Dinámica de la población de *Otaria flavescens* en el área de Península Valdés y zonas adyacentes (Provincia de Chubut, República Argentina). Centro Nacional Patagónico, Informe Técnico 1.4.1., 15 pp.