USO DE LOS NUTRIENTES Y ENERGIA EN EL ELEFANTE MARINO DEL SUR *MIROUNGA LEONINA*, (MAMMALIA, PHOCIDAE) EN LA ISLA 25 DE MAYO, ANTARTIDA.

TESIS DOCTORAL:
Lic. Alejandro Ricardo Carlini

Director: Dr. Héctor Panarello
Co-Director: Dr. Alfredo Carlini

Universidad Nacional de La Plata
2010

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de Tesis por el apoyo durante la realización de este trabajo. Al Dr. Panarello, porque mucho tiempo atrás me permitió realizar las primeras mediciones, a Fredy porque siempre está. A Seba Poljak, Ramón Conde, Miguel Gasco, Gustavo Daneri, Miguel Alcalde, Ricardo Montiel, Javier Negrete, Esteban Soibelzon, Martín Ciancio, Leandro Balboni, Gonzalo Daniele, Germán Moreira, Walter Coppola, Mecha Santos, Hugo Merlo, Ignacio Gould y Matías Baviera, con casi todos ellos compartí campañas en la Isla 25 de Mayo, gracias por el imprescindible apoyo durante el desarrollo de este u otros trabajos relacionados, pero en especial, gracias por hacer que el trabajo se hiciese pasando también muy buenos momentos. A Jorge Mennucci, por las campañas, por su obsesiva prolijidad y por su constante ayuda para encontrar algún trabajo perdido en el tiempo. A Mitsu Márquez a Coco Coria y a Silvia Bujan, por su amistad y por estar cuando los tiempos eran menos venturosos. A Aldo Corbalán, porque siempre me dió una y dos manos cuando lo necesité.

A la memoria de Susana Valencio, quién fue paciente para enseñarme como procesar las primeras muestras de sangre y a Estela Ducós y Cristina Dapeña por el procesamiento de cantidad de ellas. A Caro, porque durante años corrigió mi inglés y por raro que parezca, ahora también corrigió el primer borrador de este trabajo.

Al Instituto Antártico, por permitirme el desarrollo de este y otros trabajos en la Antártida. A mis padres, porque siempre quise agradecerles

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS ii

RESUMEN ix

ABSTRACT xiii

CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1. DISTRIBUCIÓN Y ASPECTOS GENERALES DE LA BIOLOGÍA DEL ELEFANTE MARINO DEL SUR 2

I. 2. CARACTERÍSTICAS GENERALES Y UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO 5

I. 3. ÁREA DE MUESTREO 7

I. 4. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA GENERAL DEL TRABAJO 9

CAPÍTULO II PATRONES DE SALIDA A TIERRA A LO LARGO DEL AÑO

II.1. INTRODUCCIÓN 14

II.2. MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 Área de estudio 16

II.2.2 Censos durante la temporada reproductiva 16

II.2.3 Producción de crías 16

II.2.4 Patrones anuales de salida a tierra 18

II.3. RESULTADOS

II.3.1 Variaciones numéricas durante las temporadas 2001 a 2003 22

II.3.2 Patrones anuales de salida a tierra

Animales juveniles (1 a 3 años de edad) 23

Machos subadultos (4 a 6 años) 24

Machos adultos **25**

Hembras adultas **26**

Variación en el número total de animales y ciclo anual por edades **27**

II.4. DISCUSIÓN

II.4.1 Período reproductivo

Gradación latitudinal de los eventos de la reproducción **30**

Duración del período reproductivo **32**

II.4.2 Patrones anuales de salida **32**

CAPÍTULO III AYUNO DE LOS CACHORROS DESPUÉS DEL DESTETE

III.1. INTRODUCCIÓN **38**

III.2. MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 Peso al destete y pérdida de peso **40**

III.2.2 Cambios en la composición corporal

Técnicas de campo **42**

Análisis de las muestras **43**

Cálculo del total de agua corporal **44**

Composición corporal **45**

Reservas de energía y gastos de energía durante el ayuno **45**

III.2.3 Temperatura **46**

III.2.3 Análisis estadísticos **47**

III.3. RESULTADOS

III.3.1 Cambios de peso y duración del ayuno **48**

Peso al destete **49**

Duración del ayuno y cambios de peso **50**

III.3.2 Tiempo de ayuno y pérdida de peso en relación con la temperatura **56**

III.3.3 Composición corporal

Composición corporal al destete **57**

Cambios en la composición corporal **58**

Composición corporal al final del ayuno **63**

III.4. DISCUSIÓN **64**

III.4.1 Peso al destete **65**

III.4.2 Duración del ayuno y cambios de peso **71**

III.4.3 Pérdida de peso en relación con las condiciones ambientales **74**

III.4.4 Composición corporal al destete **75**

III.4.5 Uso de los materiales corporales durante el ayuno **76**

Contribución de la proteína a los gastos de energía **79**

Tasa metabólica durante el ayuno **80**

CAPÍTULO IV TRANSFERENCIA DE NUTRIENTES DURANTE LA LACTANCIA

IV.1. INTRODUCCIÓN **85**

IV.2. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1 Descripción general de la técnica de muestreo a campo **88**

IV.2.2 Captura de los animales e inmovilización **88**

IV.2.3 Técnica de pesado de los animales **90**

IV.2.4 Identificación de los animales, medidas y obtención de la muestra de sangre **91**

IV.2.5 Cambios de peso durante la lactancia **92**

IV.2.6 Inyección de agua pesada

Día de parición (1er procedimiento) **93**

Cerca del final de la lactancia (2do procedimiento) **93**

Destete del cachorro (3er procedimiento) **94**

IV.2.7 Análisis de las muestras **94**

IV.2.8 Cálculo del total de agua corporal **95**

IV.2.9 Composición corporal

Constituyentes corporales **96**

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía durante la lactancia **97**

IV.2.10 Temperatura **98**

IV.2.11 Análisis estadísticos **99**

IV.3. RESULTADOS

IV.3.1 Cambios de peso durante la lactancia

Hembras **100**

Cachorros **104**

Variación interanual en el peso perdido por las hembras **107**

IV.3.2 Composición corporal **109**

Reservas corporales al inicio de la lactancia **111**

Uso de la energía y las reservas corporales durante la lactancia **114**

Ganancia de reservas de energía en los cachorros **119**

Eficiencia de la transferencia de nutrientes y energía en relación con las temporadas y el sexo del cachorro **123**

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con la condición corporal al arribo de la hembra (porcentaje de grasa) **123**

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con los gastos totales de la madre **126**

IV.3.3 Temperatura **126**

IV.4 DISCUSIÓN

El modelo de lactancia en los fócidos **128**

El elefante marino del sur **133**

Comparación con el elefante marino del norte **142**

Reservas corporales al arribo **143**

Uso de las reservas durante la lactancia **148**

El rol del porcentaje de grasa inicial en la pérdida de materiales corporales **150**

El rol del porcentaje de grasa inicial en la eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía **151**

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con los gastos totales de la madre **154**

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con las temporadas y el sexo del cachorro **156**

Inversión maternal en relación con el sexo del cachorro **158**

Costos totales de la lactancia en relación con la reproducción al año siguiente **159**

CAPÍTULO V ESTIMACIÓN DE LOS REQUERIMIENTOS DE ALIMENTO Y ENERGÍA

V. I. INTRODUCCIÓN **164**

V.2. MATERIALES Y MÉTODOS

V.2.1 Crecimiento **167**

Obtención de las medidas **168**

Animales inmovilizados **168**

Animales solamente fotografiados **169**

Edad de los animales capturados **171**

Ecuaciones y medidas utilizadas para estimar el crecimiento **171**

Estimación del peso **173**

V.2.2 Tablas de vida **173**

V.2.3 Gastos de energía durante los diferentes períodos **174**

V.2.3.1 Gastos de energía durante la reproducción **175**

V.2.3.1.1 Hembras reproductoras **175**

Gastos asociados al desarrollo del feto y la placenta **176**

Gastos previos a la parición **176**

Gastos después de parir **177**

V.2.3.2.2 Machos reproductores **177**

V.2.3.2 Gastos de energía durante la muda **178**

V.2.3.2.1 Gastos de energía durante la muda para los juveniles 1 a 3 años **178**

V.2.3.2.2 Gastos de energía durante la muda en hembras desde los 4 años **180**

V.2.3.2.3 Gastos de energía durante la muda en machos de 4 a 6 años y en machos desde los 7 años **180**

V.2.3.3 Gastos de energía relacionados con el crecimiento del animal **181**

V.2.3.4 Gastos metabólicos durante los viajes de alimentación **181**

V.2.4 Composición de la dieta y densidades de energía **182**
V.2.5 Estimación del consumo de alimento **183**
V.3 RESULTADOS
V.3.1 Crecimiento **185**
V.3.2 Peso de los animales **188**
V.3.3 Gastos de energía durante el período de muda para los animales de 1 a 3 años **190**
V.3.4 Gastos de energía en las hembras y machos para las diferentes edades **192**
V.3.5 Gastos de energía en las hembras y machos para la población **195**
V.3.5 Consumo de alimento **198**
V.4. DISCUSIÓN **200**
Costos metabólicos en el mar **201**
Supervivencia de los animales **203**
Composición de la dieta **205**
Comparación con otros estudios **206**

CONCLUSIONES FINALES **214**
BIBLIOGRAFÍA **221**

RESUMEN

El elefante marino, del sur *Mirounga leonina*, el más grande de los pinnípedos actuales, es una especie sexualmente dimórfica y poligínica. Presenta una distribución circumpolar con un amplio rango latitudinal, reproduce principalmente en islas subantárticas y es un importante consumidor de peces y cefalópodos en el océano Austral. El presente trabajo se realizó en Península Potter, Isla 25 de Mayo (62˚14'S, 58˚40'O), Antártida, donde anualmente nacen alrededor de 400 cachorros. La localidad de estudio se encuentra en el límite sur para los asentamientos reproductivos de la especie. El grupo se alimenta principalmente al sudoeste de la Península Antártica, alrededor de las Islas Shetland del Sur y en el mar de Weddell, áreas cuyo manejo depende de la Convención para la Conservación de los Recursos Marinos Antárticos. En la región de la Península Antártica, una de las áreas del planeta donde los efectos del cambio climático es más evidente, se ha comprobado la reducción en la extensión y la duración del hielo marino, lo que modifica la composición regional del plancton, el conjunto de las redes tróficas y, con toda probabilidad, también afecta a los predadores tope como el elefante marino.

El presente trabajo tuvo como objetivos (i) estudiar el modo en que el elefante marino del sur adquiere y utiliza los nutrientes y la energía durante las diferentes etapas de su ciclo anual (reproducción, muda y alimentación) y (ii) evaluar cómo las demandas de energía cambian en relación con la edad para los individuos y el conjunto de las clases de edad, brindando un índice del consumo de recursos que tiene la población bajo estudio en el ecosistema antártico. Para ello se describió el ciclo anual para el grupo, se cuantificaron los cambios de peso y energía durante el ayuno de los cachorros y la muda

de los juveniles y se midieron los costos totales y los cambios de peso y composición corporal en pares madre-cachorro. El conjunto de la información obtenida se relacionó con aquella proveniente de las curvas de crecimiento para la población para obtener una estimación de los requerimientos de alimento y energía del grupo estudiado. Se utilizaron diferentes metodologías, principalmente censos poblacionales para describir las variaciones numéricas, cambios de peso y de composición corporal en diferentes períodos en tierra obtenidos a partir de la técnica de dilución isotópica para obtener estimaciones de los gastos de energía, y la recaptura de animales en diferentes edades para construir curvas de crecimiento para la población.

La duración del ayuno post-destete para los cachorros, basada en tres temporadas para ambos sexos, fue de 39,6 días ± 7,7 días, (rango 13-59 días, n=386). Los cachorros más grandes al destete ayunaron más tiempo mientras gastaban diariamente un porcentaje menor de su peso inicial. La temperatura ambiental influyó en las tasas de pérdida de peso, con mayores pérdidas relacionadas a menores temperaturas**.** En relación con sus reservas al destete, los cachorros perdieron durante el ayuno 40,9 % ± 17,0 % de su grasa y 22,1% ± 8,7 % de su proteína, lo que representó 37,9 % ± 13,7 % de las reservas de energía al destete. La tasa metabólica calculada a partir de los cambios en la composición corporal, y suponiendo que toda la proteína perdida se catabolizó, fue de 23,5 Mj/día ± 8,9 Mj/día, y no difirió entre los sexos. El porcentaje de grasa al destete explicó alrededor de un 32% de la variabilidad observada en la pérdida diaria de proteína, un 43% de la observada en la pérdida de grasa, un 40% de la variabilidad observada en la tasa metabólica y un 47 % en la densidad de energía del kilogramo perdido. Tanto el peso de destete, como la composición corporal al destete, influyeron en el tiempo de ayuno de los cachorros y en el tipo de material utilizado durante ese ayuno. La capacidad de utilizar los diferentes materiales corporales, en

relación con los disponibles al destete, puede ser una adaptación crítica que permita a los cachorros de la especie ayunar en tierra durante el tiempo de maduración fisiológica necesario, previo a su primer viaje de alimentación. Una vez en el mar, los mayores pesos de destete, que se traducen en mayores pesos al finalizar el ayuno, brindarán al cachorro mayores reservas absolutas que, combinadas con menores gastos por unidad de peso, brindarán un tiempo extra para la localización del alimento y, al menos en principio, una mayor probabilidad de supervivencia.

El peso post-parto de las hembras fue 689 kg ± 129 kg, n=40 y perdieron durante la lactancia 241 kg ± 129 kg. La pérdida de peso representó un gasto promedio de 5218 Mj ± 1402 Mj, a partir del uso de un 23 % ± 6 % de las reservas de proteína, un 58 % ± 13 % de las reservas de grasa, y un 51 % ± 10 % de las reservas de energía presentes el día de parición. En general, sus cachorros reservaron un 55 % ± 23 % de la proteína, un 44 % ± 17 % de la grasa, y un 45 % ± 13 % de la energía perdida por sus madres. Tanto el peso después de parir como la energía disponible a su arribo a la colonia tuvieron un efecto significativo en los gastos que realizó la hembra durante una temporada dada. La eficiencia con que se realizó dicho gasto varió especialmente en relación con la condición corporal (% de grasa) de la hembra al arribo a la colonia y la cantidad absoluta de reservas utilizadas. Se encontró evidencia que hembras con proporciones de grasa mayores ahorran proteína durante la lactancia. La estrategia global desplegada por la especie, que permite acortar la lactancia y utilizar importantes cantidades de recursos, está ligada a su éxito durante los períodos de alimentación en el mar, que, a su vez, parecen depender en gran medida de la extensión del hielo marino en la región de la Península Antártica.

Los gastos totales de energía estimados para una hembra se incrementan desde alrededor de 5000 Mj/año el primer año de vida hasta alrededor de 20000 Mj/año a los

10 años de edad, permaneciendo aproximadamente constantes de allí en adelante. En los machos, dicho gasto se incrementó desde los 6000 Mj/año en el primer año hasta alrededor de 70000 Mj/año a los 9 años de edad. La energía utilizada para crecer sólo fue importante, en términos comparativos, para las hembras en sus primeros 4 años de vida (9-15 % del gasto total anualizado), mientras que en los machos de la especie se observó un claro incremento en la cantidad relativa de energía dedicada al crecimiento a partir de los 4-6 años, momento en el cual el macho invierte en su crecimiento alrededor del 20 % del gasto anualizado**.**

Los gastos de energía estimados para la población de Punta Stranger fueron 3,24 x 10^7 Mj/año, mientras que los requerimientos de energía globales para cubrir esos gastos (basados en una dieta de 50% cefalópodos y 50% peces) se estimaron en 4,24 x 10^7 Mj/año, obtenidos a partir del consumo de 4300 toneladas de cefalópodos y 4300 toneladas de peces anualmente. A pesar de que los machos no contribuyen a la crianza del cachorro, y sólo una parte de ellos realmente reproducen, demandan un mayor porcentaje (58,7 %) del total estimado del consumo para el grupo. Los ejemplares de ambos sexos consumen proporciones aproximadamente similares de recursos hasta los 4 años de edad. Desde los 6 a 9 años de edad los machos de la población consumen una mayor cantidad de recursos que las hembras de la población. Sin embargo, a partir de esa edad, dado el mayor número de hembras que sobreviven, la porción de recursos consumidos por cada sexo vuelve a ser similar.

ABSTRACT

The southern elephant seal (*Mirounga leonina*) is the largest of pinnipeds, and represents an extreme of polygyny and sexual dimorphism. The species shows a circumpolar distribution, with a number of separate populations breeding in a broad range of latitudes and it is an important consumer of prey resources (mainly fish and cephalopods). The present study was conducted at Potter Peninsula, Isla 25 de Mayo (62˚14'S, 58˚40'W), Antarctica, where usually around 400 pups are born each year. The colony is located in the southernmost breeding range for the species. The feeding areas for the group are mainly located to the south-west of the Antarctic Peninsula, the surroundings of the South Shetland Islands and the Weddell Sea. In the Antarctic Peninsula Region, one of the regions of the world where the climatic change appears more evident, a decrease in the frequency of cold years with the associated reduction of extensive sea ice and its effects on plankton abundance and composition has been recorded, and concurrent responses in top predators such as elephant seals are expected.

The aims of the present work were (i) to study the use and acquisition of energy in southern elephant seals during different stages of their annual cycle (breeding, moulting and foraging) and (ii) to evaluate how energetic demands change for an individual animal and for the different age classes, thus providing an estimate of the food consumption of the population in the Antarctic ecosystem. In order to do this, the annual cycle of the group was described, the changes in weight and body composition in pups during post-weaning period and in juveniles during moulting were quantified, and the energy costs and changes in body composition in mother-pup pairs were measured. This information was linked to data on the lifetime growth pattern of the group to obtain an estimation of energy and food requirements for the population. Different techniques

and methodologies were used, mainly population censuses to describe haul-out patterns, serial weight changes and isotope dilution measurements of body composition to determine energy expenditure, and a mark-recapture technique to obtain growth patterns for the population.

Overall, pup postweaning duration was 39.6 d ± 7.7 d, (range 13-59 d, n=386, sexes combined). Heavier pups at weaning fasted longer and had a lower daily percentage of mass loss than lighter pups. Temperature had an influence on mass loss rates, with lower temperatures associated with greater losses. During the postweaning fast pups lost 40.9 % ± 17.0 % of the fat, 22.1 % ± 8.7 % of the protein and 37.9 % ± 13.7 % of the energy they had at weaning. On the basis of the changes in body composition and assuming that all the protein lost was used to meet energetic demands, metabolic rate was 23.5 Mj/d ± 8.9 Mj/d. Fat percentage at weaning accounted for 32 % of the variation in the daily protein loss, 43 % of the variation in the daily fat loss, 40 % of the variation in the metabolic rate and 47 % of the variation in the energy density of the mass lost. Weaning mass, as well as weaning body composition had an effect on the duration of postweaning and the type of body material used during the postweaning fast. The plasticity in the utilization of body materials regarding the fat and protein reserves present at weaning may be a critical adaptation, since it allows pups to remain on land after weaning, developing the physiological and behavioral maturation necessary before their first foraging trip. Once in the sea, heavier pups at weaning, which are also heavier at the end of the fasting period, will have greater absolute reserves. This, combined with a lower mass-specific mass loss rate, will give pups some extra time to locate the prey, which in turn may be connected with higher survival probabilities.

Mother post-partum mass was 689 kg ± 129 kg and mass loss during lactation 241 kg ± 129 kg, n=40. During the lactation period females spent a mean of 5218 Mj ±

1402 Mj, which resulted in the loss of 23 % ± 6 % of the initial body protein, 58 % ±13 % of the initial body fat and 51 % ± 10 % of the initial energy reserves. Post-parturition mass, as well as total energy reserves, had an important effect on the total energy expenditure during the lactation period. Transfer efficiency was mainly related to body condition (fat percentage upon arrival) and the total amount of reserves utilized. There was evidence that fatter females were able to spare protein during lactation. Overall, the strategy adopted by the species, which allows them to shorten the lactation period using an important amount of reserves, is linked to the foraging success during the at sea periods, which in turn seems to be related to the sea ice extent in the Antarctic Peninsula Region.

The estimated energy expenditure of individual females increased from around 5000 Mj/year during the first year to 20000 Mj/year at age 10, remaining approximately stabilized thereafter. Male energy expenditure increased from around 6000 Mj/year during the first year to 70000 Mj/year at age 9. In females, energy expenditure associated with growth was relatively important only until they were 4 years of age (amounting to approximately 9-15 % of the annual energy budget), while in males there was a sharp increase at age 4-6, when it represented 20 % of the total annual energy expenditure.

The energy expenditure of the Stranger Point population was estimated to be 3.24×10^7 MJ/year, while gross energy requirements (based on a diet composed of 50 % fish and 50 % cephalopods) were estimated to be 4.24×10^7 Mj/year. The total biomass consumed to meet these requirements was estimated to be 4300 metric tonnes of cephalopods and 4300 metric tonnes of fish per year. Although the male component of the population contributes nothing to the energy costs of raising a pup, males utilized a greater proportion (58.7 %) of the total resources than females. Both sexes consume a

similar portion of the total resources until they are 4 years old. From 6 to 9 years of age the male component consumes a greater proportion of the resources than females. However, after the age of 9 and considering the greater number of females that survive, the portions of resources consumed by each sex group become similar again.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

I. 1. DISTRIBUCIÓN Y ASPECTOS GENERALES DE LA BIOLOGÍA DEL ELEFANTE MARINO DEL SUR

El elefante marino del sur *Mirounga leonina* (Linné, 1758), el más grande de los pinnípedos actuales, es una especie sexualmente dimórfica y poligínica (King 1983, Laws 1994). La especie tiene una distribución circumpolar con un amplio rango latitudinal, se reproduce principalmente en islas subantárticas y cuenta con un único asentamiento continental situado en Península Valdés, Argentina. El elefante marino del sur es una de las especies de fócidos más abundantes del mundo; su población mundial asciende a alrededor de 740.000 individuos mayores de 1 año, con una producción anual cercana a las 190.000 crías (McMahon et al. 2005). Presenta tres agrupamientos principales: el de las Islas Georgias del Sur, el de Kerguelen y el de Macquarie, si bien la evidencia genética y los movimientos entre los individuos sugieren que los grupos que se reproducen en Península Valdés y en las Islas Malvinas, generalmente incluidos en el grupo de Georgias, podrían conformar un cuarto agrupamiento (Slade et al. 1998, Hoelzel et al. 2001, Lewis et al. 2006). La población de Georgias y la de Península Valdés se encuentran situadas en el océano Atlántico, la población de Kerguelen se ubica en el océano Índico y la población de Macquarie en el océano Pacífico (Fig. I-1). De ellas, la población de Georgias comprende alrededor del 55% de los animales, la de Península Valdés alrededor del 5%, la de Kerguelen un 30% y la de Macquarie un 10% (McMahon et al. 2005).

La población de Georgias tiene asentamientos reproductivos situados en las Islas Georgias del Sur, Islas Orcadas del Sur, Islas Shetland del Sur e Islas Sandwich del Sur (todas ellas en el arco de Scotia), las Islas Gough y Bovetøya. De estos sitios, el mayor número de individuos se concentra en las Islas Georgias del Sur (alrededor del 98% del total para este grupo). La población de Península Valdés es el único grupo que ha

mostrado un importante incremento poblacional en su principal asentamiento que se encuentra en la península (Campagna & Lewis 1992, Lewis et al. 1998, Lewis et al. 2004). La población de Kerguelen comprende los grupos situados en las Islas Kerguelen, la Isla Heard, la Isla Crozet, la Isla Marion, la Isla Príncipe Eduardo y la Isla Posesión. De estas islas, en las Islas Kerguelen y la Isla Crozet se encuentran alrededor del 98% de la población. Finalmente, la población de Macquarie comprende los grupos situados en la Isla Macquarie, la Isla Campbell y las Islas Antípodas. Sin embargo, el 99% de los individuos del grupo se reproduce en la Isla Macquarie (Fig. I-1).

Figura I-1. Ubicación de los principales agrupamientos reproductivos del elefante marino del sur (*Mirounga leonina*).

El ciclo de vida del elefante marino del sur tiene dos etapas terrestres en las cuales se reproduce y muda, y dos etapas pelágicas de alimentación, una post-reproducción y una post-muda (Laws 1956a, Carrick et al. 1962a). La reproducción se produce entre septiembre y noviembre, cuando las hembras forman grupos denominados harenes en los cuales amamantan a sus crías por aproximadamente 23 días. Durante esta etapa, los machos adultos compiten activamente por el control de los harenes, con el objeto de obtener un mayor número de cópulas. Así como ocurre con la reproducción, la muda tiene fechas más o menos precisas de salida a tierra, aunque varían en relación con la edad y el sexo del animal. Las hembras adultas mudan entre diciembre y febrero, los animales juveniles lo hacen desde noviembre a diciembre, mientras que los machos adultos entre febrero y abril.

Un aspecto fundamental y directriz en las estrategias empleadas por el elefante marino es su capacidad para ayunar, la cual a su vez se relaciona con su capacidad para reservar nutrientes. El ayuno permite y moldea las diferentes estrategias empleadas por la especie. Durante la reproducción, permitirá a los machos permanecer cerca de los harenes y de ese modo monopolizar un mayor número de hembras; en las hembras, dado que permanecen junto a sus crías amamantándolas durante toda la lactancia, posibilita la concentración de la inversión materna; y en los cachorros después del destete, la capacidad para ayunar les concede el tiempo necesario para realizar los ajustes fisiológicos necesarios antes de realizar su primer viaje de alimentación. Finalmente, el ayuno durante la muda, se interpreta como una estrategia que permite a los animales ahorrar la energía que gastarían para mantener la temperatura en el agua, dada la intensa irrigación de las capas superiores del tegumento que tiene lugar durante este período (Ling 1967, 1968).

Como se desprende de lo dicho anteriormente, durante su ciclo de vida el elefante marino del sur tiene una neta separación, tanto temporal como espacial, entre los períodos de ganancia y pérdida de energía. Ello permite el estudio de estas fases en forma separada y brinda a la vez la posibilidad de realizar estudios longitudinales tendientes a comparar la partición de los recursos utilizados/adquiridos en cada una de ellas.

I. 2. CARACTERÍSTICAS GENERALES Y UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

En conjunto, el continente antártico tiene un clima excepcionalmente frío, seco y ventoso, con niveles de precipitaciones comparables a las zonas más desérticas del mundo. El archipiélago de las Islas Shetland del Sur, junto con el oeste de la Península Antártica y las Islas Orcadas del Sur, conforma la denominada antártida marítima, donde el clima es menos seco y durante la primavera-verano también hay precipitaciones en forma de lluvia. De norte a sur, el archipiélago de las Islas Shetland del Sur comprende las siguientes Islas: Clarence, Elefante, 25 de Mayo, Nelson, Roberts, Greenwich, Livingston, Nevada, Decepción, Smith y Baja (Fig. I-2). Al sur, se encuentra separado de la Península Antártica por el Mar de la Flota, mientras que al norte el pasaje de Drake lo separa del continente americano. Durante la primavera-verano las costas de estas islas presentan escasos lugares libres de hielo donde se localizan numerosas colonias reproductivas de aves y mamíferos marinos.

El clima de la Isla 25 de Mayo en general es severo, con temperaturas invernales que alcanzan los –20ºC y vientos de hasta 140 km · h^{-1}. La temperatura media anual en la isla en el año 2001 fue de –1,17ºC ± 3,81ºC (rango –16,6-7,3 ºC), siendo sus promedios mensuales mínimos durante el mes de julio –6,33ºC y los mayores durante diciembre 1,85ºC. Durante la primavera-verano, si bien el clima es en general más benigno, los vientos son similares en intensidad, lo que produce sensaciones térmicas cuyo promedio es de alrededor de –10º C.

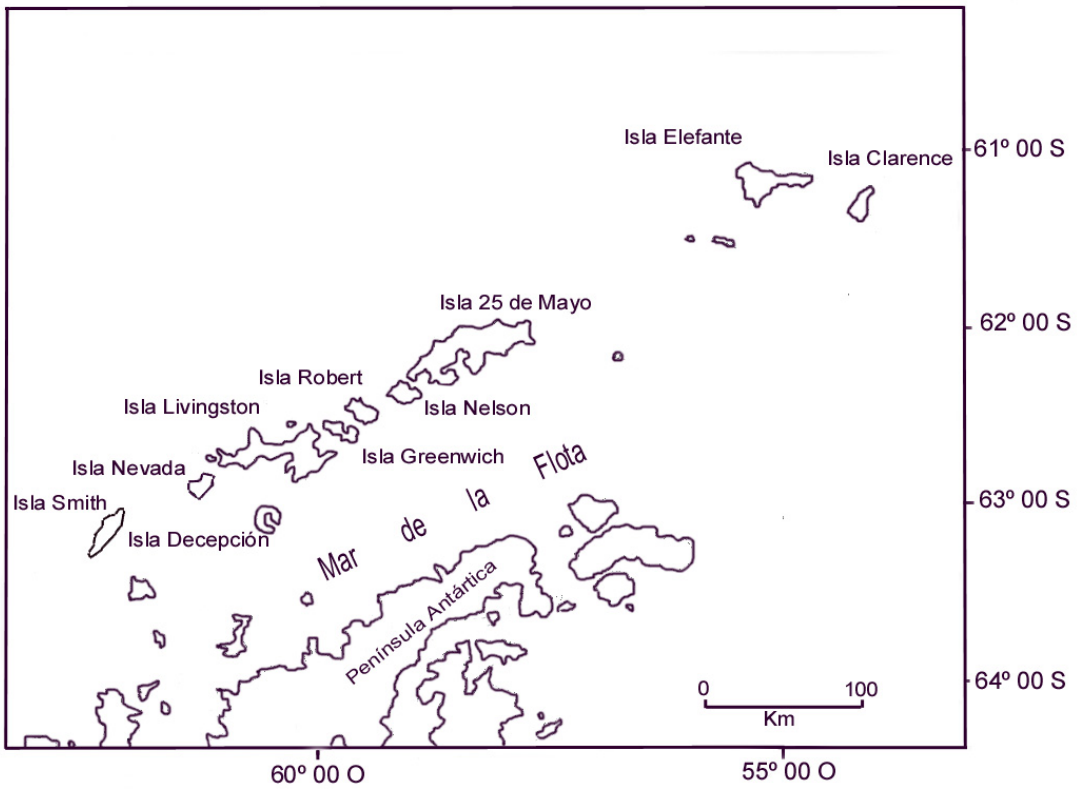

Figura I-2. Islas Shetland del Sur en relación con la Península Antártica.

I. 3. ÁREA DE MUESTREO

El área de muestreo se encuentra en Península Potter, Isla 25 de Mayo (62˚14'S, 58˚40'O), dentro de la Zona Antártica Especialmente Protegida "Península Potter" (ZAEP Nro. 132) (Figs. I-3 y I-4), designada como tal bajo la recomendación RCTA XIII-8 como propuesta de la República Argentina, debido a la riqueza y diversidad de la flora y fauna que alberga. Los planes de manejo del área, así como los permisos necesarios para realizar los muestreos, son otorgados por la Dirección Nacional del Antártico conforme a criterios que garanticen la protección de las especies allí presentes.

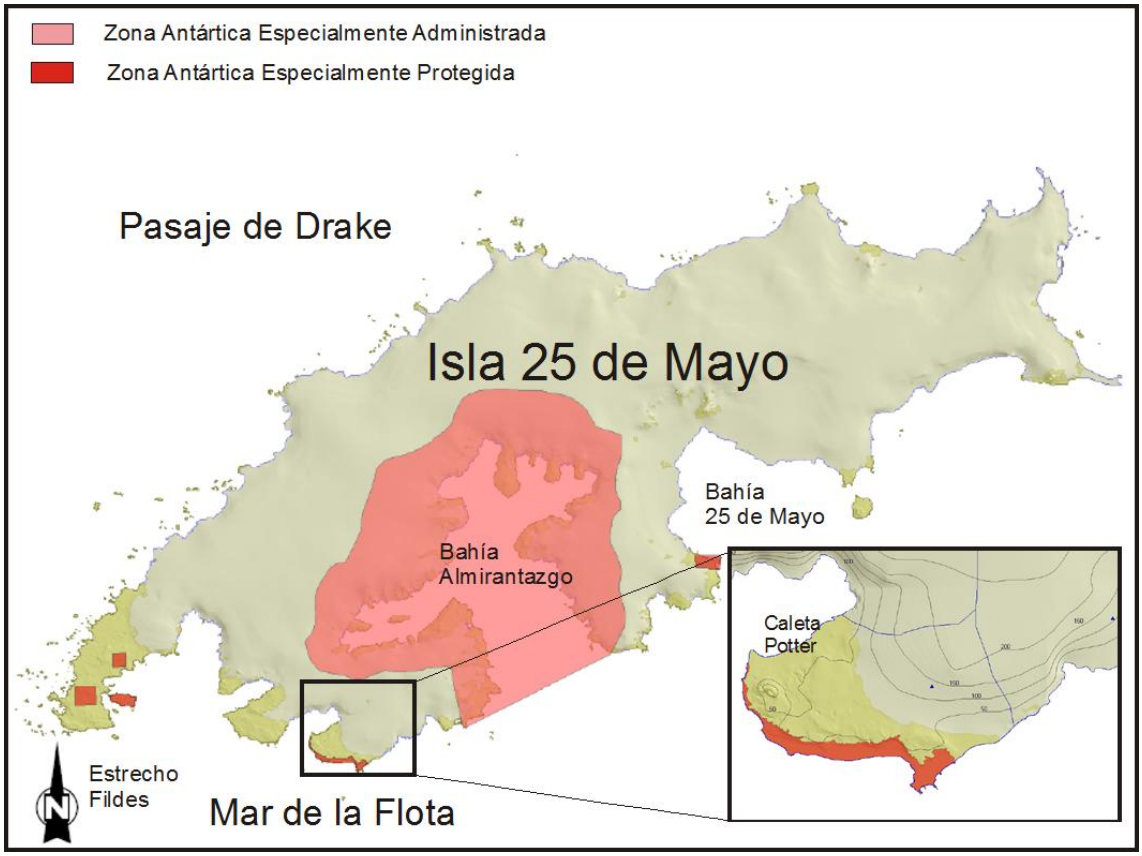

Figura I-3. Isla 25 de Mayo y recuadro con la zona de trabajo. Modificado de King George Island GIS Project (KGIS).

Además de los elefantes, se observan ocasionalmente otras focas y lobos marinos en el área, como es el caso de individuos no reproductores de la foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*), de la foca cangrejera (*Lobodon carcinophaga*) y del leopardo marino (*Hydrurga leptonyx*), y ejemplares de lobo marino antártico (*Arctocephalus gazella*). En la zona también hay importantes colonias reproductoras de pingüino papúa (*Pygoscelis papua*) y de pingüino de Adelia (*P. adeliae*) y sitios de nidificación de petrel gigante (*Macronectes giganteus*), de paloma antártica (*Chionis alba*), de gaviotín antártico (*Sterna vittata*), de skúas (*Catharcta sp*.), de gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) y de petreles de las tormentas (*Oceanites oceanicus* y *Freguetta tropica*).

El grupo reproductivo de elefante marino del sur de la Isla 25 de Mayo se encuentra en el límite sur de los asentamientos de la especie. Nacen aproximadamente 400 cachorros anualmente a lo largo de 7 km entre Punta Elefante y Peñón 7, en playas ubicadas en las cercanías de la Base Antártica Jubany (Fig. I-4). La costa en general esta libre de hielo en la primavera temprana, si bien en ciertos años, el hielo marino puede extenderse cientos de metros hacia el mar, dificultando el acceso de los animales a los sitios de reproducción. Las playas donde tienen lugar las actividades de reproducción y muda del elefante están formadas por arena y canto rodado de tamaño mediano, estructuras basálticas y morrenas laterales. En general, cuando arriban las hembras y hasta mediados de octubre, la playa está cubierta de nieve, si bien las condiciones en las cuales tiene lugar la reproducción varían mucho de un año al otro. Difícilmente, sin embargo, las playas se encuentren cubiertas de nieve más allá de noviembre.

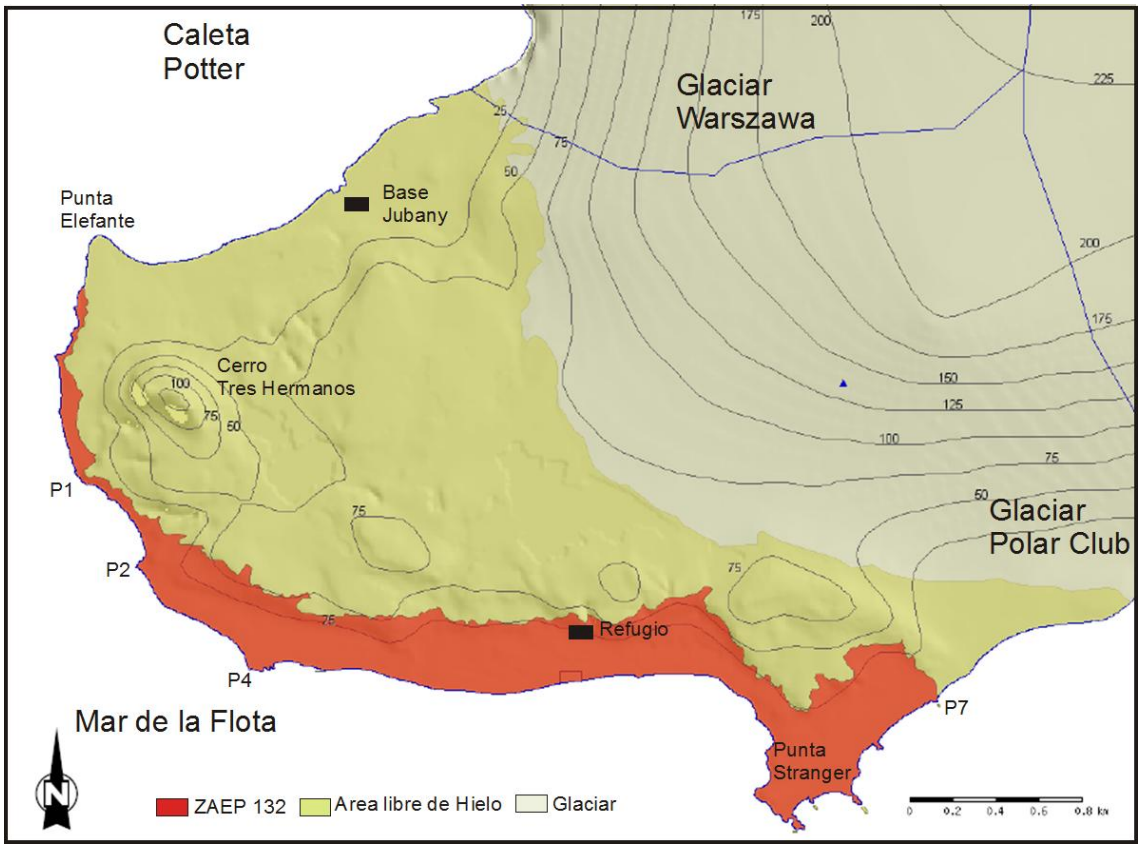

Figura I-4. Area de muestreo en la Isla 25 de Mayo. Modificado de King George Island GIS Project (KGIS).

I. 4. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA GENERAL DEL TRABAJO

Un objetivo central de las investigaciones en focas desarrolladas en la Antártida e islas Subantárticas es el de obtener información acerca de sus tasas de crecimiento, la supervivencia, la energética, la dieta, los lugares de alimentación y los patrones de buceo, que pueda ser utilizada para diagnosticar el estado del ecosistema antártico. El elefante marino del sur es un consumidor importante de recursos en el océano austral, en especial de peces y cefalópodos. Croxall et al. (1985) estimaron que en el arco de

Scotia los elefantes consumían alrededor del 75 % de los cefalópodos y el 45 % de los peces consumidos por las aves y focas en la región. Más recientemente Santos et al. (2001) estimaron que los elefantes ingerían del 19 % al 36 % del total de cefalópodos consumidos anualmente en aguas antárticas por el conjunto de otras focas, las aves, los zifios y el cachalote. Las áreas de alimentación durante el período posterior a la muda para las hembras del grupo que se reproduce en península Potter están ubicadas al sudoeste de la Península Antártica (Bornemann et al. 2000) y corresponden a las áreas denominadas 48.1 y 88.3 por la Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos, mientras que aquellas utilizadas por los machos adultos del grupo se encuentran especialmente en las áreas 48.1 y 48.5 (Tosh et al. 2009). El área de la Península Antártica es una de las regiones del planeta donde se encontraron mayores evidencias del calentamiento global (Smith et al. 1999, Hughes 2000, Ingolfsson et al. 2003), y numerosos estudios indican que los cambios recientes del clima en el área están afectando la distribución y abundancia de las especies, la cronología de sus ciclos biológicos y las relaciones interespecíficas (Hughes 2000, Croxall et al. 2002), lo cual se relaciona especialmente con la variación en la extensión y duración de la cobertura del hielo marino (Fraser & Hoffmann 2003, Atkinson et al. 2004, Ducklow et al. 2007).

Por lo dicho anteriormente, la información recolectada en el presente trabajo puede proveer una línea de base importante que permita futuras comparaciones, al integrar información de las diferentes fases del ciclo de vida anual del elefante marino para diferentes clases de edad y sexo, y al examinar la partición de los recursos utilizados y su potencial interdependencia. Asimismo, la cuantificación del consumo de este depredador tope es, sin duda, un elemento relevante para conocer el impacto que produce en los recursos marinos, y los potenciales efectos que puedan tener los cambios

en la disponibilidad de la presa en su abundancia y distribución, contribuyendo de este modo al manejo y conservación de los recursos vivos marinos antárticos.

Teniendo en cuenta lo anterior, los objetivos de este trabajo fueron los siguientes:

Objetivos generales

1. Estudiar el modo en que el elefante marino del sur adquiere y utiliza los nutrientes y la energía durante las diferentes etapas de su ciclo anual (reproducción, muda y alimentación).
2. Evaluar cómo las demandas de energía cambian en relación con la edad para: (i) los individuos y (ii) el conjunto de la clase de edad, brindando un índice del impacto que tiene la población bajo estudio en el ecosistema antártico.

Objetivos particulares

- Determinar el número de animales de diferentes clases de edad y sexo presentes en tierra durante la reproducción y la muda para la población.
- Medir los costos de energía y analizar el uso de la grasa y proteína corporal de cachorros con diferentes pesos y reservas al destete antes de realizar su primer viaje de alimentación.
- Medir los costos totales de energía durante la lactancia (producción de leche y costos de mantenimiento) y la eficiencia en la transferencia de nutrientes, a partir del análisis de la composición corporal en pares madre-cría del elefante marino del sur.
- Comparar los valores obtenidos entre madres de diferentes tamaños y composiciones corporales al arribo.

- Estimar los costos de reproducción en los machos de la especie.

El presente trabajo se desarrolló en 4 capítulos precedidos por una introducción general que se presenta en el Capítulo I. Los Capítulos II, III y IV se basan principalmente en muestreos realizados durante las temporadas 2001, 2002 y 2003, si bien la información en el Capítulo II se complementa con datos obtenidos durante los años 2005, 2006 y 2007. Por otro lado, en el Capítulo V se sintetiza información proveniente de muestreos realizados en el área a lo largo de 13 años (1996-2008) que permitieron construir curvas de crecimiento para el grupo reproductivo.

En particular, en el Capítulo II se brinda información acerca de los patrones generales de salida a tierra a lo largo del ciclo anual para la especie en relación con el sexo y la clase de edad. El Capítulo III aborda el uso de los constituyentes corporales en los cachorros durante el ayuno, su relación con la composición inicial, y se cuantifican los gastos de energía desde el destete hasta que parten al mar para alimentarse por primera vez. En el Capítulo IV se estiman los gastos de energía durante la lactancia para las hembras del grupo, y la relación entre las reservas de energía y la composición corporal inicial de la madre con el crecimiento del cachorro y la eficiencia en la transferencia de los recursos. En el Capítulo V, se combina parte de la información presentada en los capítulos precedentes con las curvas de crecimiento de machos y hembras de la población y con estimaciones de los gastos de energía durante el período de muda brindadas en este capítulo, con el objeto de evaluar cómo los gastos de energía varían a lo largo de la vida del animal, y cómo lo hacen para las diferentes clases de edad y sexo. A partir de estos valores, se realiza una estimación de los requerimientos de alimento y energía para esta población.

CAPÍTULO II

PATRONES DE SALIDA A TIERRA A LO LARGO DEL AÑO

II. 1. INTRODUCCIÓN

El elefante marino del sur tiene patrones predecibles de salida a tierra que se relacionan con la edad y el sexo de los animales. Como se puntualizó previamente, el ciclo anual de vida de los adultos comprende dos etapas terrestres en las cuales muda y se reproduce, y dos etapas pelágicas de alimentación, una posterior a la muda y la otra a la reproducción. Se dispone de información sobre la cronología durante la reproducción y/o sus principales eventos para la mayoría de los asentamientos reproductivos de la especie (Sorensen 1950, Laws 1956a, Carrick et al. 1962a, Condy 1979, van Aarde 1980, Bester 1980, Bester 1982, McCann 1985, Vergani 1985, Hindell & Burton 1988, Vergani & Stanganelli 1990, Guinet et al. 1992, Campagna et al. 1993, Slip & Burton 1999, Galimberti & Boitani 1999, Bester et al. 2001, Carlini et al. 2002, Lewis et al. 2004, Kirkman et al. 2004). Al igual que en otros pinnípedos, el ciclo reproductivo del elefante marino es muy sincrónico. Los animales arriban a la colonia entre septiembre y noviembre, y permanecen allí hasta 80 días en el caso de los machos y aproximadamente 30 días en el caso de las hembras. La parición, lactancia, cópula, y finalmente el destete del cachorro, tienen lugar durante esta etapa. Si bien la cronología de los principales eventos reproductivos varía muy poco entre temporadas en una misma colonia, existen diferencias entre las colonias. El embrión tiene una fase de diapausa, previa a la implantación, y una posterior gestación activa, la cual ocurre algún tiempo después de completarse el período de muda (Boyd 1991). El fotoperíodo tendría una importante influencia en la implantación del blastocisto y, de allí, en toda la sincronización de los eventos reproductivos subsiguientes. En relación con esto, se ha sugerido que existe cierto gradiente latitudinal según el cual las colonias situadas más al

sur se reproducen más tarde que las situadas más al norte (Condy 1979, Boyd 1991, Campagna et al. 1993).

A diferencia de lo que sucede con el período reproductivo, se dispone de menos información sobre las variaciones numéricas durante el período de muda y las que ocurren en las diferentes clases de edad a lo largo de todo el año (Carrick et al. 1962b, Condy 1979, Hindell & Burton 1988, Lewis et al. 2004). Además de las necesarias salidas a tierra para reproducirse y mudar típica de los individuos reproductores, o para mudar en las clases juveniles, en animales inmaduros de algunas poblaciones se han observado salidas a tierra de pocos días o semanas en una o más ocasiones durante el otoño-invierno (Carrick et al. 1962b, Kirkman et al. 2001, Pistorious et al. 2002). Si bien su propósito no se ha sido dilucidado por completo, los juveniles que realizan estas salidas a tierra presentan mayor fidelidad al sitio de reproducción al llegar a la madurez (Pistorious et al. 2002).

En el presente capítulo se describe la variación en el número de animales en la playa a lo largo del año en relación con el sexo y con la edad para la colonia en estudio. Si bien el propósito inicial del capítulo es brindar una panorama general del ciclo de la especie en el área durante la reproducción y, en especial, información sobre los patrones de salida a lo largo del año no descriptos previamente para este grupo, su propósito final es obtener un panorama general que posibilite estimaciones más adecuadas de los momentos en que cada grupo utilizará los recursos en el mar, lo cual se abordará en el Capítulo V.

II. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 Área de estudio

Los censos se realizaron a lo largo de la costa entre la Base Jubany y el Peñón 7. Los elefantes marinos se encuentran a lo largo de estos 7 km de costa, si bien los lugares más frecuentes varían en relación con el período (reproducción o muda) y también, en el caso de la muda, con la clase de edad (Fig. II-1).

II.2.2 Censos durante la temporada reproductiva

Se realizaron censos cada 1-5 días desde fines de septiembre/principios de octubre a principios de diciembre durante las tres temporadas (2001, 2002 y 2003). Para cada temporada, uno o dos observadores recorrieron a pie el área de estudio y los animales se contaron e incluyeron en alguna de las siguientes categorías:

1) Machos adultos (7 años de edad o más)
2) Hembras adultas
3) Cachorros lactantes
4) Cachorros destetados

II.2.3 Producción de crías

Dado que algunas hembras destetan a sus cachorros y parten al mar antes de que ocurra el máximo número (pico de aquí en adelante) de hembras en playa, y otras pocas arriban a la playa después del pico (McCann 1985), el número total de hembras que reproduce en un área en una temporada dada es mayor que el número máximo de hembras que pueden contarse durante su pico. Como los cachorros destetados permanecen en la playa alrededor de 40 días después de su destete, la suma de

destetados más las hembras durante el pico brinda una buena aproximación del número total de hembras que se reprodujo en el área. Sin embargo, en esta estimación no se tiene en cuenta el hecho de que algunas hembras arriban a la playa con posterioridad al pico. Los conteos de animales marcados en el área de estudio permitieron observar que en tres temporadas (2001 a 2003) la proporción de animales que arribaron a parir con posterioridad al pico fue de 3,0 % ± 1,2 %. Es por ello que al número de hembras durante el pico se lo multiplicó por 1,03 y se le sumó el número de destetados, para estimar el total de hembras que reprodujeron en el área o la producción de crías en una temporada dada. La mortalidad de los cachorros no se tuvo en cuenta en este cálculo dado que las hembras que pierden a sus crías suelen permanecer en la playa por algunos días, por lo cual al menos una porción de ellas habría sido contada durante el pico de hembras en la reproducción. De todas formas, la mortalidad de cachorros previa al destete no es en general mayor al 3 % (AR Carlini datos inéditos), por lo cual cabría esperar que en caso de subestimar el número total de hembras reproductoras, dicha subestimación no fuera mayor al 3 %.

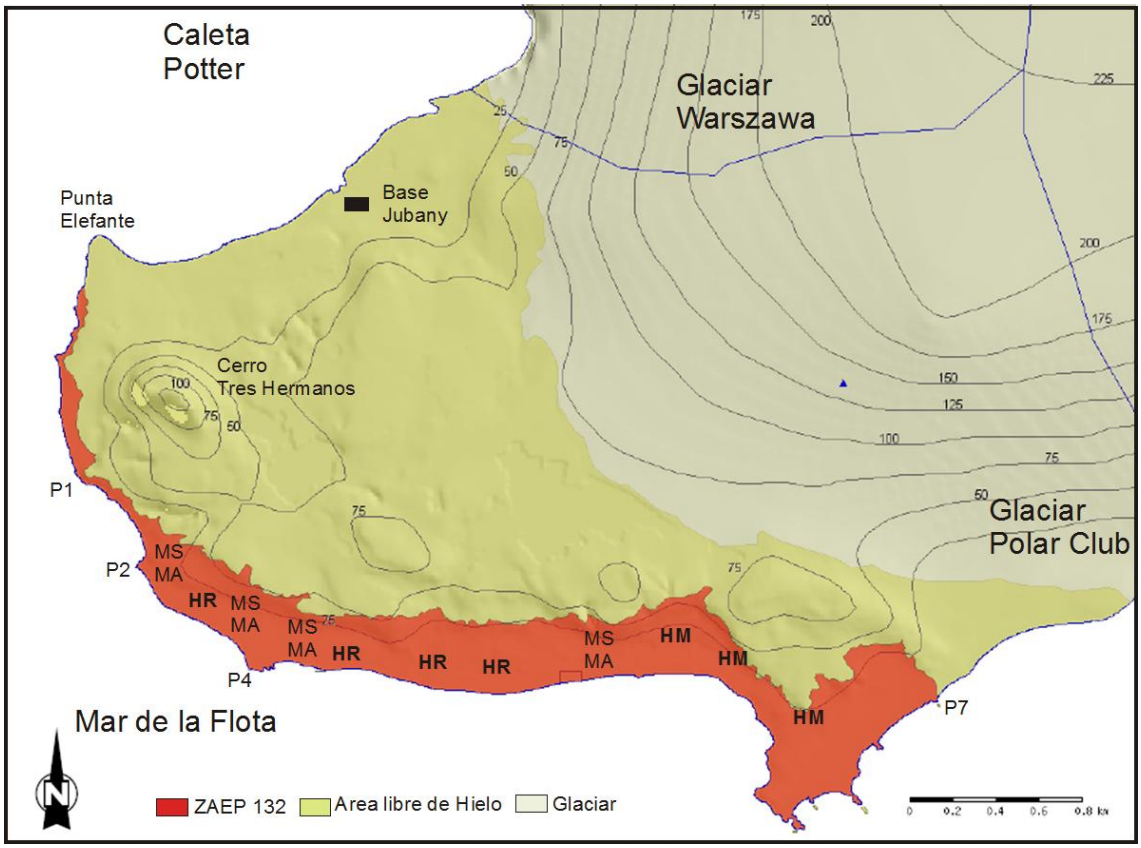

Figura II-1. Área de estudio y lugares más comunes donde se encuentran grupos de animales durante la reproducción o durante la muda. HR: hembras durante la reproducción, HM: hembras en muda, MS: Machos subadultos (4-6 años), MA: Machos adultos (7 años de edad o más). Los juveniles (1-3 años de edad) se encuentran generalmente a lo largo de toda la costa. P1 a P7: peñones tomados como referencia. Modificado de King George Island GIS Project (KGIS).

II 2.4 Patrones anuales de salida a tierra

Con el objeto de determinar los patrones de salida anuales, durante las temporadas 2005/06 y 2006/07 se realizaron censos al lo largo de todo el año. En su descripción (ver Resultados), se definió como momento de inicio del ciclo anual al momento de arribo de los primeros animales durante la temporada reproductiva, lo que en Punta Stranger se produce en la primera quincena de septiembre. Es por ello que el ciclo anual para la temporada 2005/06 abarca desde el 15 de septiembre del año 2005 hasta el 14 de septiembre del año 2006, mientras que el de la temporada 2006/07 se extiende desde el 15 de septiembre del año 2006 hasta el 14 de septiembre del año 2007.

Los conteos se realizaron a pie a lo largo del área de estudio (Fig. II-1) cada 1 a 3 días entre octubre y febrero, y cada 7 a 15 días entre marzo y septiembre.

Durante los conteos los animales se clasificaron en:

1) Machos adultos (7 años de edad o más)
2) Machos subadultos (4-6 años)
3) Hembras adultas (4 años o más)
4) Juveniles (1-3 a años, sin distinción de sexo)

Para describir estos patrones se excluyeron los destetados y las crías. La clasificación se realizó por comparación visual basada en animales de edad conocida recapturados en esta población (Figs. II-2 y II-3).

Figura II-2. Hembras nacidas en Punta Stranger capturadas a diferentes edades. LS es la longitud estándar (cm) tomada en línea recta desde el extremo de la nariz hasta el extremo del rabo con el animal apoyado sobre su vientre.

Figura II-3. Machos nacidos en Punta Stranger capturados a diferentes edades. LS es la longitud estándar (cm) tomada en línea recta desde el extremo de la nariz hasta el extremo del rabo con el animal apoyado sobre su vientre.

II. 3. RESULTADOS

II 3.1 Variaciones numéricas durante las temporadas reproductivas 2001 a 2003

La variación en el número de machos adultos, hembras y cachorros destetados para las temporadas 2001, 2002 y 2003 se muestra en la Fig. II-4. Las primeras hembras llegan a la playa a fines de septiembre. Debido al retraso en la llegada del grupo de trabajo al área de estudio, el primer censo para las temporadas 2001 y 2003 se realizó los días 3/10 y 1/10 respectivamente. Para ese momento, había 62 hembras y 8 cachorros en la playa en el año 2001, mientras que se censaron 21 hembras y 5 cachorros durante el año 2003. En el año 2002, nuestro arribo al área de muestreo se produjo temprano, lo que permitió observar la llegada de las primeras hembras el día 26/9, en tanto que los primeros machos adultos arribaron el día 15/9 (Fig. II-4).

El número máximo de hembras en la playa se produjo el 26/10 para la temporada 2001 (335 animales), mientras que en 2002 y 2003 ocurrió el día 30/10 (399 y 276 animales respectivamente). El número de crías se estimó en 360, 432 y 308 para las temporadas 2001, 2002 y 2003 respectivamente, por lo cual el número de hembras durante el pico representó en promedio un 92 % del total de crías paridas. La última hembra arribó a parir el día 8/11 en los años 2001 y 2002 y el 10/11 en el año 2003. Las últimas hembras abandonaron la playa el 30/11 en los años 2001 y 2002 y el 3/12 en la temporada 2003 (Fig. II-4). El número de machos adultos en la playa se incrementó desde los primeros censos, siendo más numerosos del 16/10 al 16/11 (Fig. II-4). El número máximo de machos adultos en la playa fue de 34, 39 y 47 individuos para las temporadas 2001, 2002 y 2003 respectivamente. La proporción de machos adultos a hembras durante el pico de hembras en la playa fue de 1:12; 1:10 y 1:7 machos por cada hembra en 2001, 2002 y 2003 respectivamente.

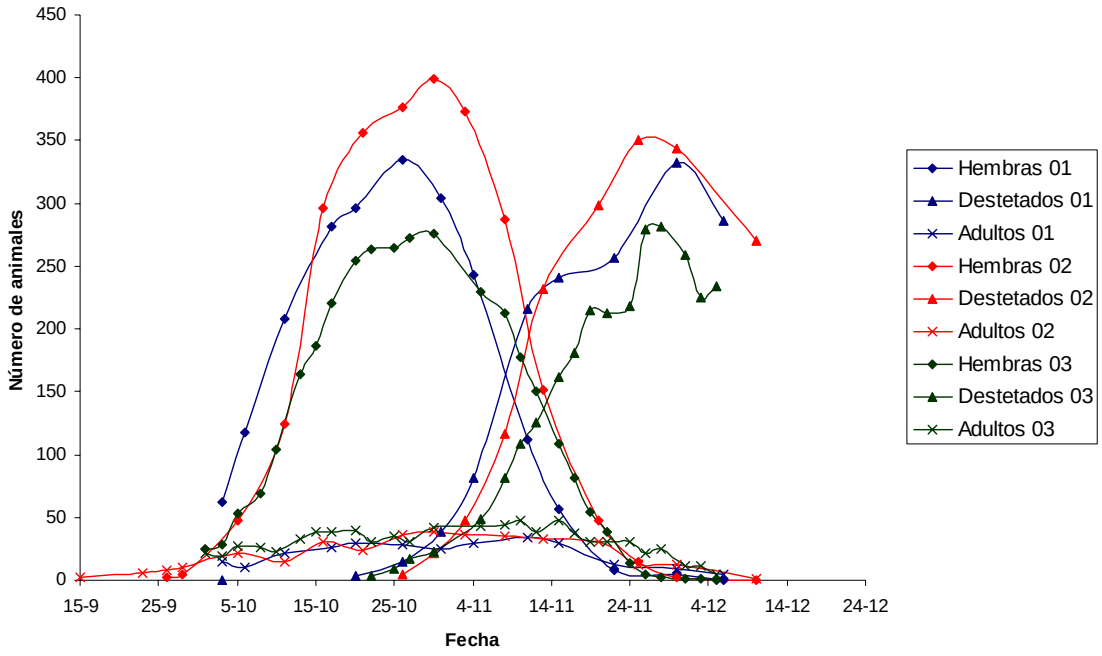

Figura II-4. Variación en el número de hembras reproductoras, machos adultos y cachorros destetados durante las temporadas reproductivas 2001, 2002 y 2003 en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

Durante la temporada 2002, en la cual el arribo temprano del grupo al área de muestreo permitió observar a los primeros animales llegando a la colonia, los cachorros nacieron a lo largo de 44 días, desde el 28/9 al 10/11, mientras que el tiempo medio entre el arribo de las hembras y la parición fue de 4,4 d ±1,8 d, n=17. Asimismo, la duración de la lactancia fue de (22,5 ± 2,3) días, n=40 (datos para las tres estaciones, ver Capítulo IV). Por tanto, una hembra permanece en la playa por un período promedio de 27 días durante la reproducción.

II.3.2 Patrones anuales de salida a tierra

Animales juveniles (1 a 3 años de edad)

Los animales de 1 a 3 años presentaron un pico marcado y poco variable durante la muda los días 19/12/2005 y 22/12/2006, para el primer y segundo año respectivamente. Un segundo pico, menos pronunciado y más variable, se produjo durante fines de verano y principios de otoño (8/3/06 y 25/3/07) (Fig. II-5). No hubo

animales de esta clase de edad en la playa desde fines de junio / principios de julio hasta los primeros días de noviembre (Fig. II-5).

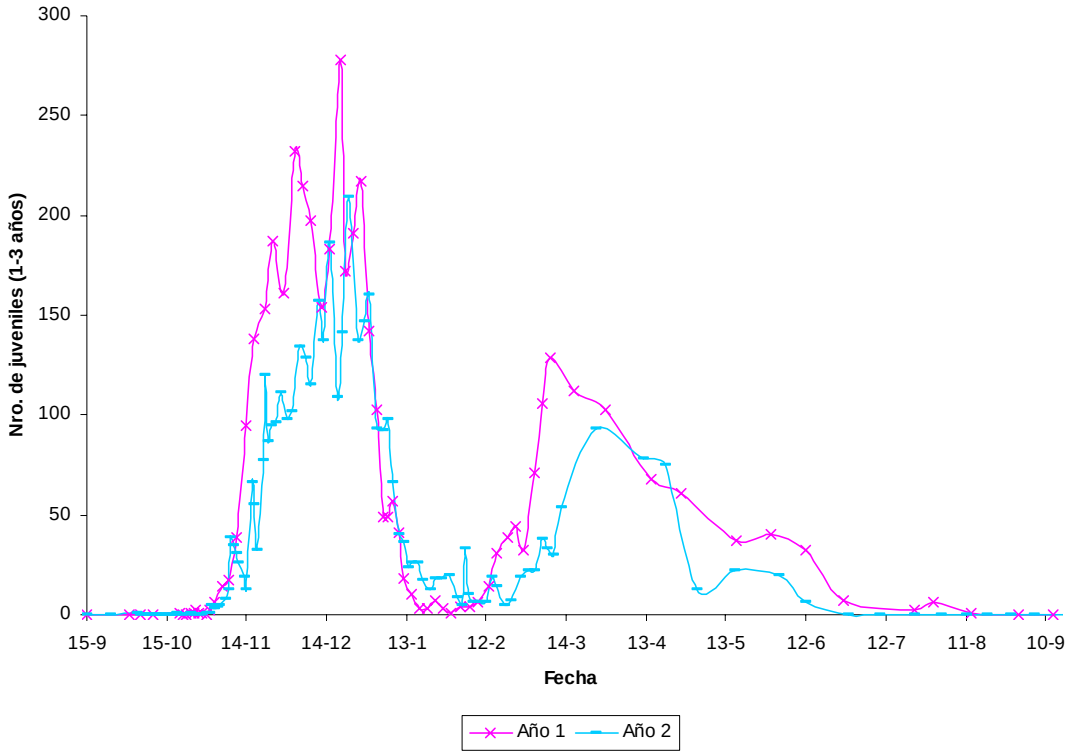

Figura II-5. Variación en el número de animales juveniles (1-3 años) a lo largo del año en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo. Año 1 corresponde al período comprendido desde el 15 de septiembre del año 2005 al 14 de septiembre de 2006, mientras que Año 2 corresponde al período comprendido entre el 15 de septiembre de 2006 y el 14 de septiembre de 2007.

Machos subadultos (4-6 años)

El número máximo de individuos de esta clase se produjo durante la muda los días 12/12/2005 y 18/12/2006 para el primer y segundo año respectivamente (Fig. II-6). Hacia abril en el segundo año (20/4/07) se produjo un segundo pico que, al igual que en la clase de edad precedente, fue menos pronunciado.

Hasta fines de julio en el primer año o principios del mismo mes para el segundo año, hubo pocos individuos de esta clase de edad en la playa (Fig. II-6), mientras que desde fines de julio hasta principios de noviembre, se registraron menos de 10 animales

(Fig. II-6). La duración de la muda para esta clase de edad se determinó en 7 animales marcados durante este período y fue de (30,4 d ±5,8) días.

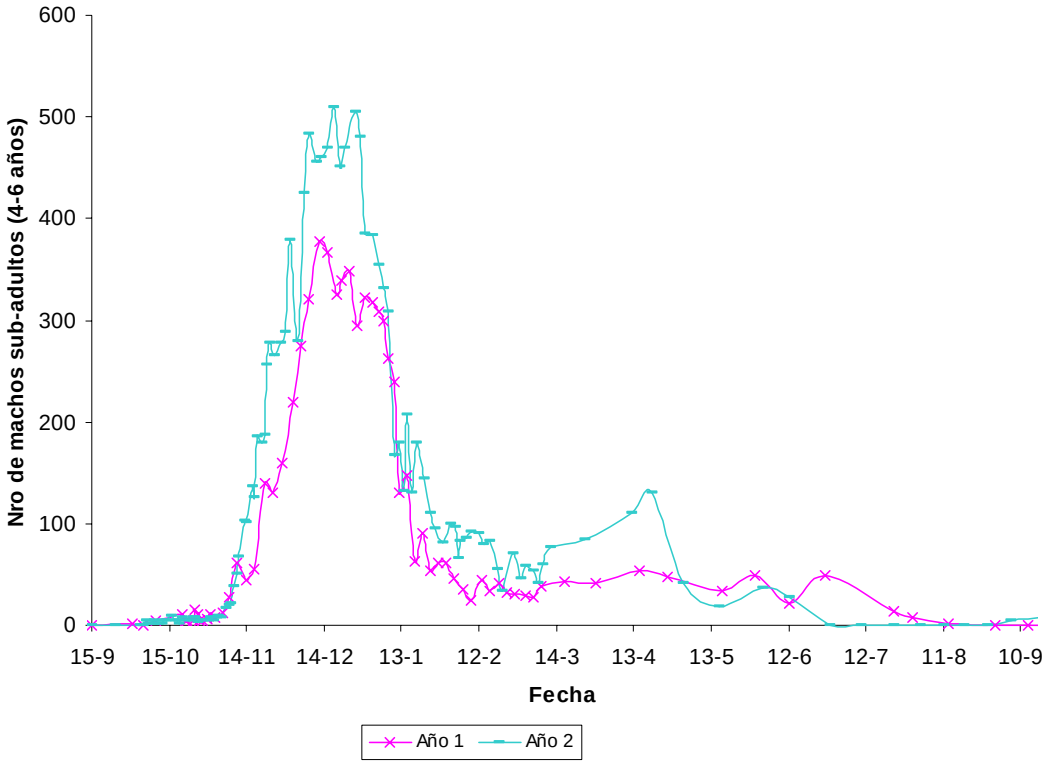

Figura II-6. Variación en el número de machos subadultos (4-6 años) a lo largo del año en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo. Año 1 corresponde al período comprendido desde el 15 de septiembre del año 2005 al 14 de septiembre de 2006, mientras que Año 2 corresponde al período comprendido entre el 15 de septiembre de 2006 y el 14 de septiembre de 2007.

Machos adultos

El número de machos adultos comienza a incrementarse desde mediados de septiembre, alcanzando su número máximo durante la temporada reproductiva a fines de octubre/principios de noviembre. Entre diciembre y enero se encuentra una menor cantidad de animales en la playa (Fig. II-7). A partir de febrero su número aumenta nuevamente, alcanzando un segundo pico bien pronunciado durante la muda. Este pico se observó los días 29/3/2006 y 25/3/2007, para la primera y segunda temporada respectivamente. No se observaron animales en la playa desde fines de julio (para el

primer año) o principios de julio (en el segundo año) hasta mediados de septiembre (Fig. II-7).

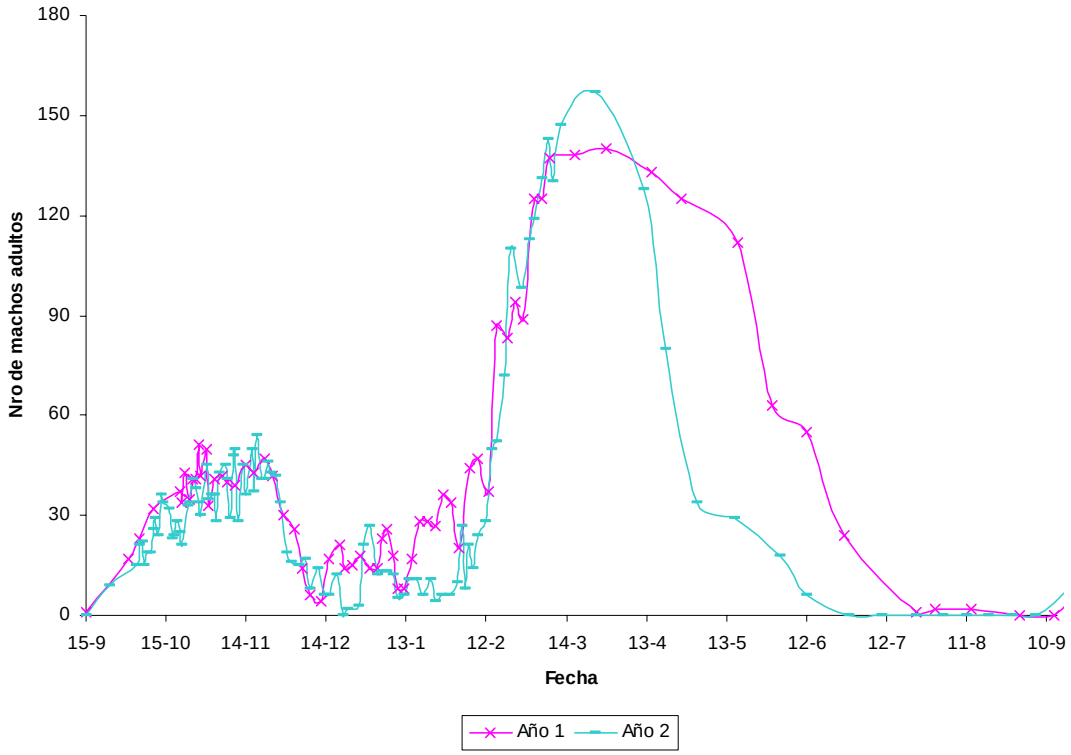

Figura II-7. Variación en el número de machos adultos a lo largo del año en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo. Año 1 corresponde al período comprendido desde el 15 de septiembre del año 2005 al 14 de septiembre de 2006, mientras que Año 2 corresponde al período comprendido entre el 15 de septiembre de 2006 y el 14 de septiembre de 2007.

Hembras adultas

Como se describió en el punto **III. 3.1** para las temporadas 2001, 2002 y 2003, las hembras comienzan a arribar para la reproducción a fines de septiembre/principios de octubre. Las hembras adultas presentan dos picos bien marcados, el primero durante la reproducción y el segundo durante la muda (Fig. II-8). El pico de hembras en la playa para las temporadas 2005/06 y 2006/07 se produjo el día 27/10 en ambos casos. Durante la muda los animales comienzan a arribar a la playa desde principios/mediados de diciembre, llegando a su pico máximo a fines de enero. Los picos durante la muda para

2005/06 y 2006/07 se observaron los días 24/1/06 y 22/01/07 respectivamente. Se registraron pocos animales en la playa durante abril y ninguno desde mayo hasta principios de la temporada reproductiva siguiente (fines de septiembre).

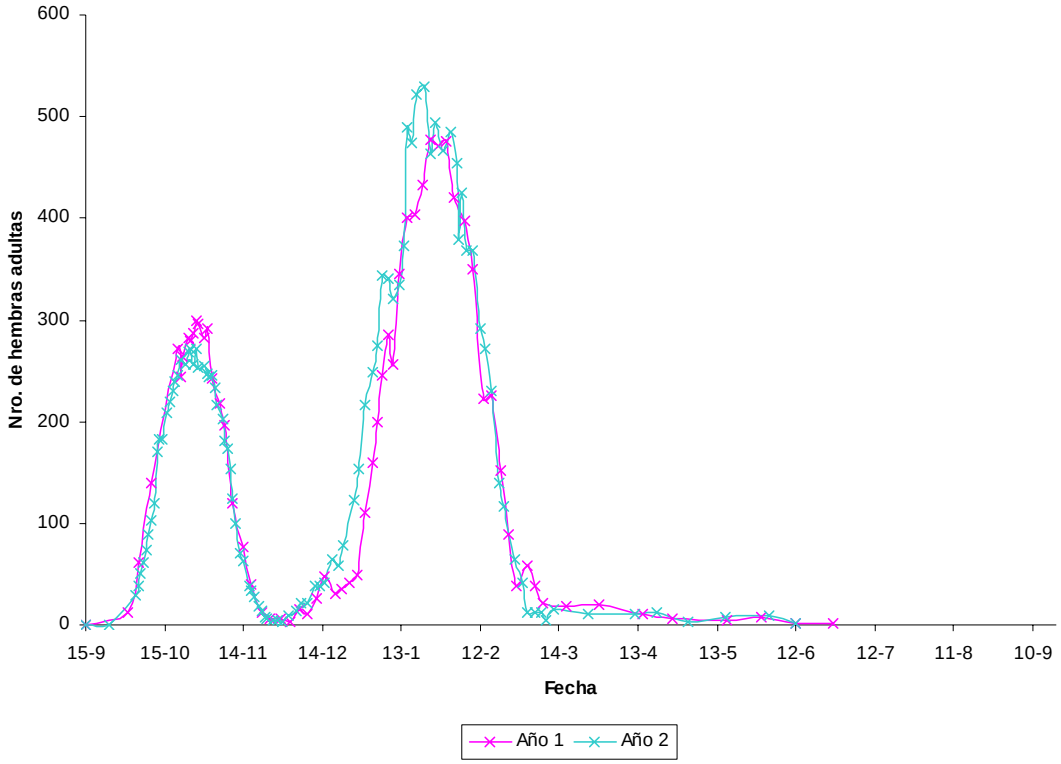

Figura II-8. Variación en el número de hembras adultas a lo largo del año en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo. Año 1 corresponde al período comprendido desde el 15 de septiembre del año 2005 al 14 de septiembre de 2006, mientras que Año 2 corresponde al período comprendido entre el 15 de septiembre de 2006 y el 14 de septiembre de 2007.

Variación en el número total de animales y ciclo anual por edades

En la Figura II-9 se presenta la variación en el número de animales a lo largo del año para el conjunto de las clases de edad y sexo descriptas previamente para la temporada 2006/07. Se graficó esta temporada dado que tiene un mayor número de censos si bien, como se observa en las Figuras II-4 a II-8, los patrones para ambas temporadas fueron similares.

Los animales adultos presentan dos picos pronunciados que corresponden a la reproducción y la muda de las hembras. Un tercer pico, cuantitativamente menos importante, corresponde a la muda de los machos adultos de la especie (Fig. II-9).

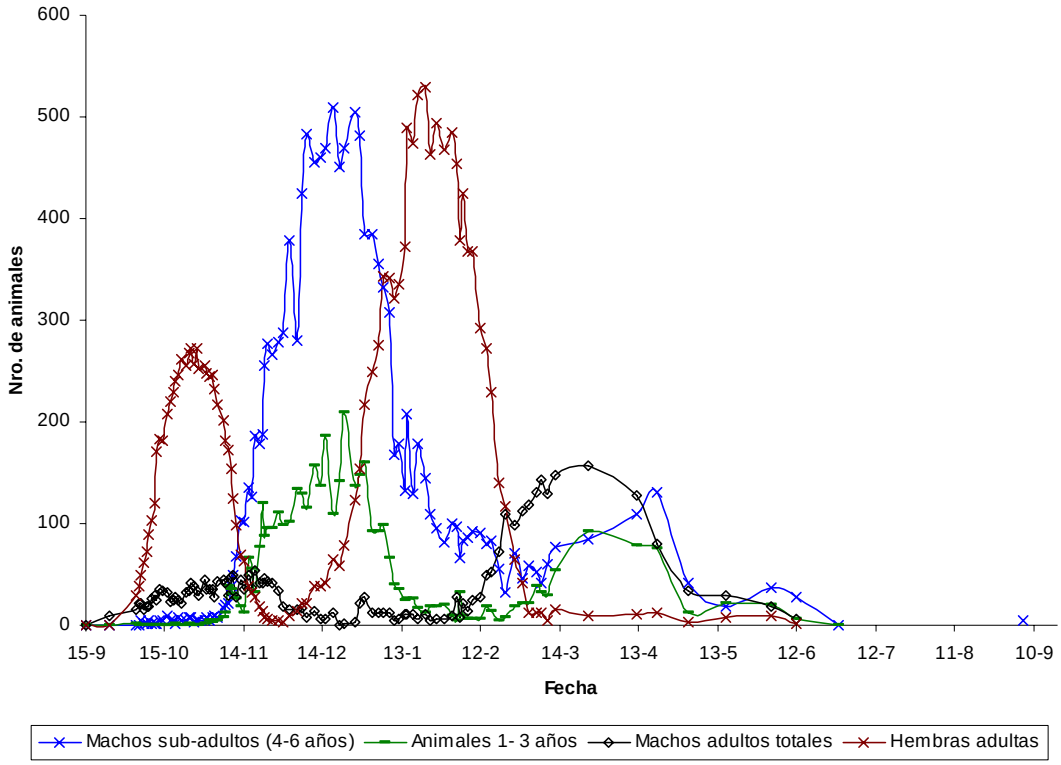

Figura II-9. Variación en el número de animales correspondiente a las diferentes clases de edad y sexo consideradas a lo largo del año. Los datos corresponden al período comprendido desde el 15 de septiembre de 2006 al 14 de septiembre de 2007 en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

Durante el pico de hembras en la reproducción, el 98 % de los animales presentes son adultos (no se contabilizan cachorros), y de estos el 87 % corresponde a hembras reproductoras. En el segundo pico, un 76 % de los animales presentes son hembras en muda que, junto con los pocos machos presentes, representan un 77 % del total de animales en la playa (Fig. II-9) En el tercer pico, que corresponde al de los machos adultos durante su muda anual, hembras y machos adultos representan el 48 % del total de animales en la playa, dado que también hay proporciones importantes de juveniles (1-3 años) y machos subadultos (4-6 años). De ese porcentaje, el 94 % corresponde a

machos adultos en muda (Fig. II-9). Los animales no reproductores (juveniles y machos subadultos) tienen su pico en diciembre, cuando hembras y machos adultos se encuentran en su período de alimentación posterior a la reproducción (Fig. II-9).

En cuanto al número total de individuos en tierra (Fig. II-10), el pico máximo se produjo el día 28/12, 6 días después de la fecha que corresponde al pico de las clases de juveniles y subadultos sumadas. El 28/12, un 88 % de los animales en tierra corresponde a clases no adultas, mientras que el 22 % corresponde a animales adultos (Fig. II-10). En los meses de julio y agosto se observaron muy pocos o ningún individuo en la playa.

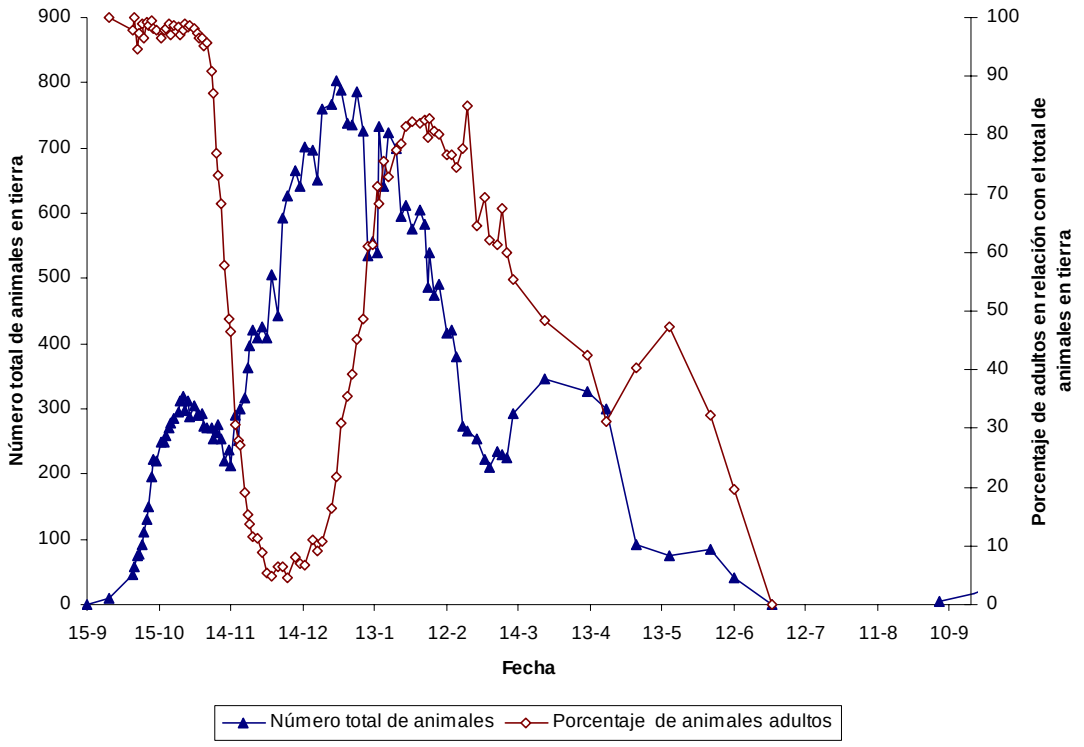

Figura II-10. Variación en el número total de animales a lo largo del año y porcentaje de ese total correspondiente a clases adultas (machos y hembras). Los datos corresponden al período comprendido entre el 15 de septiembre de 2006 y el 14 de septiembre de 2007 en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

II.4. DISCUSIÓN

II.4.1 Período reproductivo

Gradación latitudinal de los eventos de la reproducción

La cronología durante la reproducción, la fecha en la cual las primeras hembras arriban a reproducirse, y/o la fecha en la cual se encuentra el número máximo de hembras reproductoras en la playa han sido estudiadas en numerosos asentamientos reproductivos del elefante marino del sur. En el océano Atlántico, se dispone de información para la Isla Signy (Laws 1956a), las Islas Georgias del Sur (McCann 1985), la Isla 25 de Mayo (Vergani 1985, Vergani & Stanganelli 1990, Carlini et al. 2002), la Isla Gough (Bester 1980, Bester et al. 2001), las Islas Malvinas (Galimberti & Boitani 1999) y para Península Valdés, Argentina (Campagna et al. 1993, Lewis et al. 2004). En el océano Pacífico, los principales eventos reproductivos se estudiaron en la Isla Macquarie (Carrick et al. 1962a, Hindell & Burton 1988), la Isla Heard (Slip & Burton 1999) y la Isla Campbell (Sorensen 1950), mientras que para el océano Índico se informaron para la Isla Marion (Condy 1979, Kirkman et al. 2004), la Isla Kerguelen (van Aarde 1980, Bester 1982) y la Isla Crozet (Guinet et al. 1992). Existe una sincronía muy marcada en las fechas de salida a tierra de las primeras hembras y en la fecha en que se encuentra el número máximo de hembras en la playa en cada una de las colonias de elefante marino del sur estudiadas. El elefante marino del sur tiene un período de fertilidad a lo largo de su ciclo anual de vida. La sincronización de los principales eventos reproductivos en una población dada asegura, por un lado la inseminación de las hembras, y además, el nacimiento y desarrollo del cachorro en el momento más adecuado para maximizar su probabilidad de supervivencia. Sin embargo, cuando se comparan las diferentes poblaciones, existe variación en las fechas en que ocurren estos eventos reproductivos. Los asentamientos reproductivos del elefante marino del sur

están distribuidos dentro de un amplio rango latitudinal, entre los 42º y 62º de latitud sur. Ling (1969) propuso que las poblaciones con un amplio gradiente latitudinal en su distribución mostrarán variaciones en la fecha en la cual ocurren sus principales eventos reproductivos. Dicha variación ha sido comprobada para el elefante marino del sur, especie en la cual las poblaciones de las localidades situadas más al norte se reproducen más temprano que aquellas situadas más al sur (Condy 1979, McCann 1985, Campagna et al. 1993, Galimberti & Boitani 1999). Los datos de la cronología reproductiva y la fecha pico de hembras en la playa presentados en este trabajo (Fig. II-4) concuerdan con los informados previamente para la colonia (Vergani & Stanganelli 1990). Con excepción del grupo que se encuentra en la Isla Petersen (66º S), en el cual la reproducción de las hembras de elefante marino es posiblemente poco frecuente (McMahon & Campbell 2000), el grupo reprodutivo estudiado en Punta Stranger se encuentra en el límite sur de la distribución de los asentamientos reproductivos de la especie. La fecha en la cual el número máximo de hembras reproductoras se encuentra en la playa en Punta Stranger es más tardía que en los grupos que se reproducen más al norte, lo cual concuerda con el gradiente propuesto previamente (ver Condy 1979, tabla 5; McCann 1985, tabla 1; Campagna et al. 1993, fig. 7; Galimberti & Boitani 1999, tabla 3). Como en otros pinnípedos, el embrión del elefante marino tiene una fase de diapausa, luego de la cual se produce la implantación del blastocisto y la gestación activa del embrión, lo que sucede poco después de finalizar el período de muda (Carrick et al. 1962b, Boyd 1991). El gradiente latitudinal observado entre los diferentes grupos se relacionaría principalmente con el fotoperíodo, que es considerado el principal factor ambiental que afecta la impalantación del embrión y consecuentemente, el conjunto del ciclo anual de los animales adultos (Condy 1979, Boyd 1991, Campagna et al. 1993). Sin embargo, esta hipótesis por sí sola no explica algunas diferencias observadas

en las fechas de salida a tierra de grupos que se encuentran a la misma latitud (Campagna et al. 1993). Más recientemente se ha propuesto que, además del fotoperíodo, otros factores como el estado nutricional de la hembras al momento de la implantación (Kirkman et al. 2004), o la temperatura en el sitio de reproducción y muda de la población (Lewis et al. 2004), podrían tener influencia también en la implantación, sincronización y duración de los eventos reproductivos.

Duración del período reproductivo

Es difícil conocer la duración exacta del período reproductivo, dado que las primeras hembras que arriban con frecuencia se desplazan a lo largo del área de reproducción o incluso hacia sitios cercanos, volviendo en general, pero no siempre, algunos días más tarde. A ello se suma el arribo más temprano al área de los machos adultos y su movilidad. Por ello es más sencillo, y además comparable con otros grupos reproductivos, medir el período en el cual se producen las pariciones. En Punta Stranger, las pariciones se produjeron a lo largo de 44 días en la temporada 2002/03. Dicho período está dentro del rango informado para la Isla Possession, Islas Crozet (36-51 días, Barrat & Mougin 1978) y es más corto que el informado para las Islas Georgias del Sur (60 días, Laws 1956b), las Islas Malvinas (58-60 días, Galimberti & Boitani 1999) y Península Valdés (70 días, Lewis et al. 2004).

II.4.2 Patrones anuales de salida a tierra

Los patrones anuales de salida observados en Punta Stranger son similares en términos generales a aquellos descriptos para la Isla Signy y las Islas Georgias del Sur (Laws 1956a), la Isla Macquarie (Carrick et al. 1962b, Hindell & Burton 1988), la Isla Marion (Condy 1979), la Isla Heard (Slip & Burton 1999) y Península Valdés (Lewis et al. 2004). Las descripciones realizadas para estas poblaciones muestran un pico de

animales adultos de ambos sexos que corresponde al período reproductivo, y varios picos que se corresponden con la muda de hembras y machos adultos y animales jóvenes, además de una salida a tierra de animales inmaduros entre abril y agosto, que en Punta Stranger fue poco notoria (Fig. II-9).

Las hembras adultas parecen más sincrónicas en su salida a tierra para reproducir que los machos adultos (Figs. II-7 y II-8). Durante la reproducción prácticamente todas las hembras que arriban dan a luz y permanecen junto a su cachorro, mientras que sólo los machos de mayor jerarquía permanecen a largo de todo el período reproductivo (Carlini et al. 2002). Algunos machos subordinados podrían carecer de las reservas de energía necesarias para sobrellevar el ayuno durante todo el período reproductivo, y abandonarían la playa antes, o arribarían en una etapa avanzada de la etapa reproductiva, generando de esa forma un patrón más fluctuante en los conteos sucesivos realizados para esta clase de edad (Fig. II-7). En cierta forma, el ciclo parición, crianza, fecundación e implantación propio de la hembra parece imponer mayores restricciones a su potencial flexibilidad o capacidad de elección del momento para salir a tierra a reproducir o mudar.

La extensión del período de muda de las hembras en Punta Stranger es de alrededor de 11,5 semanas (Fig. II-8), si bien la duración de la muda para una hembra en particular es de 4 semanas (Carlini 1998). La extensión del período es mayor que las 7 a 9 semanas informadas para otros grupos de la especie (Laws 1956a, Hindell & Burton 1988, Lewis et al. 2004), y similar a la informada por Condy (1979) para la Isla Marion.

El número máximo de animales registrados durante la reproducción, tanto de hembras como de machos adultos, fue menor que el registrado durante la muda. En particular, las hembras presentes durante la reproducción representaron sólo un 67 % y

57 % de aquellas presentes durante la muda, mientras que los porcentaje fueron de 36 % y 34 % para los machos adultos de la especie (temporadas 2005/06 y 2006/07, respectivamente) (Figs. II-7 y II-8). Alternativamente, en otros asentamientos el número de hembras durante la muda fue marcadamente menor (Laws 1956a, Hindell & Burton 1988) o bien muy similar (Lewis et al. 1998) al registrado durante la reproducción. Es posible que durante el período de muda en Punta Stranger, adultos de otros grupos reproductivos situados en las Islas Shetland del Sur, o incluso animales provenientes de las Islas Georgias del Sur, muden en el área. Durante el período de alimentación post-reproductivo, los animales de la especie presentan un amplio grado de dispersión, por lo cual pueden mudar en sitios diferentes de aquellos donde reproducen. Esto sucede por ejemplo con los animales que conforman los grupos de muda en Vestfold Hills, Antártida, que provienen de colonias reproductivas situadas entre 1200 y 1700 km de distancia en las Islas Heard y Kerguelen (Burton 1985), o con los grupos en muda en la Isla Sygny, Islas Orcadas del Sur, presumiblemente provenientes de las Islas Georgias del Sur (Laws 1956a).

La salida a tierra para mudar de las clases juveniles y machos subadultos presenta su pico a mediados/fines de diciembre, momento en que las clases adultas retornan al mar a alimentarse luego de finalizar el período reproductivo (Figs. II-9 y II-10). Las machos subadultos presentaron su pico en tierra durante la muda algo más temprano que los juveniles en ambas temporadas, si bien las diferencias en este trabajo (6 y 3 días para las temporadas 2005/06 y 2006/07 respectivamente) fueron menores que los 14 días informados para la Isla Heard (Slip & Burton 1999). Por otro lado, en un estudio realizado en la Isla Marion con animales marcados de edad conocida, Kirkman et al. (2003) observaron que los animales inmaduros mudaban progresivamente más tarde con la edad. En general, hubo importantes fluctuaciones en los conteos sucesivos

para estas clases de edad (Figs. II-6 y II-7). Durante la muda los animales tienen movimientos diarios hacia y desde el mar, que se relacionan con las condiciones ambientales locales (Balboni et al. 2005). Si bien este comportamiento se observa en general en todos los elefantes, es más pronunciado en las clases juveniles y de subadultos de la especie, lo que produciría las fluctuaciones observadas entre los conteos realizados sucesivamente.

Algunos animales adultos de ambos sexos y en especial los animales inmaduros, tienen una salida a tierra en otoño/invierno entre el período de reproducción y el de muda (e.g. Laws 1956a, Carrick et al. 1962b, Condy 1979, Hindell & Burton 1988). En algunos sitios reproductivos como la Isla Macquarie, la Isla Heard (Carrick et al. 1962b) y la Isla Marion (Condy 1979, Kirkman et al. 2001, Pistorious et al. 2002), esta salida es importante numéricamente. En otros grupos, como los de la Isla Sygny, las Islas Georgias del Sur (Le Boeuf & Laws 1994) y Península Valdés (Lewis et al. 2004), es menos evidente. La participación de los animales en esta salida en otoño/invierno varía con el sexo, la edad y el status reproductivo, siendo más frecuente en animales inmaduros que en aquellos sexualmente maduros (Kirkman et al. 2001). Su función no ha sido totalmente esclarecida, pero se comprobó que los animales juveniles observados durante el invierno en el área de reproducción tuvieron mayor fidelidad al sitio durante la reproducción que aquellos que no fueron observados durante el invierno (Pistorius et al. 2002). En Punta Stranger, luego de finalizar el período de muda de los machos adultos, sólo se observaron unos pocos animales adultos de ambos sexos hasta mediados/fines de junio y estuvieron prácticamente ausentes durante julio-agosto. En los subadultos y en los juveniles, el patrón de salida en otoño-invierno es menos sincronizado y menos importante numéricamente que el que se observa en la muda para estos grupos (Figs. II-5 y II-6). El pico de salida se produjo a fines de verano (8/3/06) o

principios de otoño (25/3/07) para los juveniles y en otoño (20/4/07), en un solo año, para los machos subadultos (Figs. II-5 y II-6). Estas fechas son comparables a las halladas en Vestfold Hills (Burton 1985), pero tempranas en relación con otros grupos, como aquellos de la Isla Macquarie y la Isla Heard (abril-mayo para animales de 1 a 3 años y mayo-junio para animales de 4 a 6 años) (Carrick et al. 1962b) y la Isla Marion (junio-agosto) (Pistorious et al. 2002).

Como se puntualizó previamente, el ciclo anual del grupo bajo estudio fue similar al de otras poblaciones. Lo más remarcable en el ciclo de la especie es la sincronía de los eventos más importantes, con las diferentes clases de edad y sexo saliendo a tierra a reproducirse y mudar en diferentes momentos. Este ajuste permitiría evitar el hacinamiento en las playas y las potenciales agresiones intraespecíficas (Ling 1969). Bartholomew (1970), sugirió que la poliginia evolucionó no sólo debido a que es un sistema reproductivo eficiente, sino también porque permite la organización de numerosos factores ecológicos, fisiológicos y de comportamiento. El gregarismo en tierra, en particular en islas subantárticas que están libres de depredadores, representaría una ventaja para la especie. Sin embargo, ese mismo gregarismo requiere ciclos de salida a tierra sincrónicos y diferenciados, para minimizar tanto la competencia por los espacios como por los recursos en el mar.

CAPÍTULO III

AYUNO DE LOS CACHORROS DESPUÉS DEL DESTETE

III. 1. INTRODUCCIÓN

La supervivencia de los juveniles es uno de los factores principales que regulan naturalmente la demografía de las poblaciones de grandes mamíferos (Eberhardt 1977). Existe evidencia de que la supervivencia de los juveniles está correlacionada positivamente con el tamaño de destete (Sauer & Slade 1987, Wauters et al. 1993), lo cual también es cierto para los pinnípedos (Baker & Fowler 1992, Baker et al. 1994, Hall et al. 2001). En particular, en el elefante marino los mayores pesos de destete se relacionan con mayores capacidades de buceo (Irvine et al. 2000) y una mayor probabilidad de supervivencia (McMahon et al. 2000, McMahon & Burton 2005).

El elefante marino del sur incorpora el ayuno como una parte integral de su vida mientras se encuentra en tierra. Esto es así durante la reproducción, la lactancia, la muda y durante el desarrollo de los cachorros después del destete. Al destetar, los cachorros del elefante marino del sur comienzan un período de ayuno durante el cual sustentan sus costos metabólicos a partir de las reservas adquiridas en la lactancia (Wilkinson & Bester 1990, Arnbom et al. 1993). La duración de este ayuno es variable (20 a 70 días) y estará influida por el balance entre las reservas de la cría al destete, los gastos producidos por su ayuno y el tiempo requerido para realizar los ajustes fisiológicos y de comportamiento relacionados con el desarrollo de las capacidades de natación y buceo (Arnbom et al. 1993, Thorson & Le Boeuf 1994, Falabella et al. 1999). Una mayor duración del ayuno *a priori* le concederá al cachorro más tiempo para el desarrollo de estas capacidades, pero a la vez puede comprometer su futura supervivencia, debido al consumo de una porción importante de su único sustento hasta tanto el cachorro sea capaz de obtener alimento.

Los gastos totales de energía durante el período posterior al destete y la forma en que el cachorro utiliza las reservas son aspectos importantes en relación con las estrategias adoptadas por la especie durante sus prolongados ayunos naturales. La mayoría de los mamíferos utilizan principalmente grasa como combustible metabólico, mientras ahorran las reservas de proteínas acumuladas en el tejido magro (e.g. Cahill 1970, Goodman et al. 1980, Noren et al. 2003). Esto, sin embargo, puede llegar a transformarse en un problema para los mamíferos marinos, dado que la capa de tejido graso es también su principal estructura de termorregulación en el mar. Debido a esta insoslayable doble función cumplida por los lípidos, la velocidad y la forma en que los lípidos y las proteínas son utilizados deberá estar balanceada en forma muy estricta durante esta etapa. Además, el uso de los nutrientes estará ligado a las reservas disponibles al momento del destete. Algunos trabajos previos indicaron que el uso de los materiales corporales durante el ayuno en los cachorros del elefante marino varía en relación con aquellos presentes al destete (Carlini et al. 2001, Noren et al. 2003), lo que en última instancia determinará la cantidad y calidad de las reservas disponibles cuando los cachorros partan al mar en su primer viaje de alimentación. Una vez en el mar, si bien mayores proporciones de grasa corporal permitirán mayores reservas de energía, tendrán a su vez efectos en la flotabilidad del cachorro, pudiendo afectar los requerimientos energéticos durante el buceo (Webb et al. 1998). Es por ello que la probabilidad de supervivencia de los cachorros desde el destete hasta que son capaces de alimentarse en forma independiente estará ligada a su peso y probablemente a su composición corporal (McMahon et al. 2000, McMahon & Burton 2005).

En el presente capítulo se analiza la variación del peso al destete y sus efectos en la duración del ayuno y la pérdida de peso, se cuantifican los costos de energía, y se

analizan las diferencias en el uso de la grasa y proteína corporal en los cachorros de la especie.

III. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 Peso al destete, pérdida de peso y duración del ayuno

Durante las temporadas reproductivas 2001, 2002 y 2003, se realizaron recorridas diarias desde el día en que se observó el primer destetado en la playa, las cuales se extendieron hasta que el último de los destetados seleccionados para estos estudios partió al mar.

Los cachorros se capturaron en dos oportunidades: el día de destete y en promedio 33 días después. En ambas oportunidades, los animales se pesaron dentro de una bolsa de lona plastificada con una balanza electrónica Challenger AZM (1000 ± 0,5 kg de capacidad), levantándolos directamente entre dos personas y, en la primera toma, se marcaron con marcas ALL FLEX (tipo porcino) en la aleta posterior. El día de destete se pesaron 119 cachorros durante 2001, 171 durante 2002 y 130 durante 2003. De estos animales, se recapturaron y pesaron nuevamente 94 cachorros durante 2001, 132 durante 2002 y 108 durante 2003. En 27 de los 119 cachorros capturados al destete durante el año 2001 se inyectó agua pesada, y se recapturaron 23 de ellos al final del ayuno (ver III.2.2 Cambios en la composición corporal).

Con el objeto de pesar animales dentro de un período de tiempo teórico no mayor a 24 horas después de su destete, en aquellas fechas en las cuales no pudieron realizarse los muestreos debido a las condiciones climáticas, se marcaron los destetados con puintura para evitar capturarlos en días posteriores. Los pesos al destete se tomaron

entre el 24/10 y el 26/11 durante el primer año; desde el 25/10 al 2/12 durante el segundo año y desde el 23/10 al 26/11 durante el tercer año. De esta forma, se cubrió prácticamente todo el período en el cual los animales destetan en este grupo reproductivo (ver Capítulo II).

La duración del ayuno se calculó como la diferencia en días desde que el cachorro destetó hasta el último día que se lo observó en la playa. El dato de la última observación del cachorro se obtuvo a partir de las recorridas diarias en la zona de muestreo, verificándose para cada día la presencia de los cachorros tomados y marcados al destete. Dado que los cachorros finalizan su ayuno post-destete cuando parten al mar, el período entre los dos pesos realizados para cada animal es menor que su ayuno total. En este trabajo, el período entre las dos tomas representó en promedio el 84,6 %, el 81,1 % y el 78,4 % del ayuno total para las temporadas 2001, 2002 y 2003 respectivamente. La pérdida adicional de peso (desde el segundo pesaje hasta el final del ayuno) se estimó para cada cachorro de la siguiente forma:

(1) $PA = ((PD-PF)/D) \cdot DA$ donde:

PA (kg): es la pérdida de peso desde el segundo pesaje hasta el final del ayuno

PD (kg): es el peso al destete

PF (kg): es el segundo peso durante el ayuno

D: es el número de días entre PD y PF

DA: es el número de días entre PF y la última observación del cachorro

El peso de los cachorros al finalizar el ayuno (PFA) se estimó como:

(2) $PFA\ (kg)=PF-PA$,

El peso relativo de partida (PR) se estimó como:

(3) $PR=PFA/PD \cdot 100$,

La pérdida diaria porcentual (PR%) se calculó como:

(4) PR%=(100-PR)/días de ayuno.

Del conjunto de cachorros muestreados durante las tres temporadas, el último en abandonar la playa lo hizo el día 13/1/02 en la primera temporada, el día 3/01/03 en la segunda y el día 19/01/04 en la tercera.

III.2.2 Cambios en la composición corporal

Técnicas de campo

Con el objeto de conocer los cambios en la composición corporal (agua, proteína y grasa) durante el período de ayuno, se capturaron, pesaron y marcaron 27 cachorros el día del destete durante la temporada 2001/02. A este grupo de animales se les tomó una muestra de sangre (15 mL) para determinar los niveles basales de óxido de deuterio. Posteriormente se inyectó por vía intramuscular una cantidad conocida de agua pesada (D_2O) (99,8 % de pureza nuclear). Dado que el isótopo se equilibra con el agua corporal 3 a 4 horas más tarde (Costa 1987), se tomó una segunda muestra de sangre al finalizar este período, y se liberó el cachorro.

En promedio 35 ± 6 días después, se recapturaron 23 de los cachorros tomados al destete y se repitió el procedimiento descripto para el día del destete (pesaje, primera muestra de sangre, inyección de D_2O, y nuevo muestreo de sangre 3-4 horas más tarde). Las dosis de agua pesada inyectadas fueron las siguientes: 0,06 g/kg ± 0,01 g/kg el día del destete y 0,08 g/kg ± 0,02 g/kg en el segundo procedimiento. El período efectivamente medido para este grupo de animales fue en promedio 87 % ± 10 % del período total de ayuno. La pérdida adicional de peso (desde el segundo procedimiento hasta el final del ayuno) se estimó para cada cachorro a partir de **(1)** y **(2)**, mientras que

la composición de la masa perdida se supuso similar a aquella efectivamente medida entre los dos muestreos realizados.

Análisis de las muestras

Las muestras de sangre se dejaron reposando en frascos herméticos durante 8 horas a 20°C. Luego de este período, se extrajo el suero y se centrifugó a 2500 rpm durante 15 minutos para lograr una mejor separación. El suero así obtenido se almacenó a –20°C hasta su procesamiento.

Una vez en el laboratorio, se descongelaron las muestras y se separó el agua del suero por sublimación en vacío de una sub-muestra de suero previamente congelada con nitrógeno líquido. Las concentraciónes de $^{1}H^{2}HO$ se midieron en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS) a partir del hidrógeno obtenido por reducción del agua obtenida con Zn a 500°C, en un espectrómetro de masas de colectores múltiples y doble sistema de introducción multipuerto para relaciones isotópicas (IRMS) (Finnigan, Delta-S) de acuerdo con la técnica descripta por Coleman et al. (1982) y modificatorias.

Las concentraciones se expresan como desviaciones isotópicas δ (‰) definidas como:

$$\delta^{2}H = 1000 \; \frac{[^{1}H^{2}H/^{1}H_{2}]_{M} - [^{1}H^{2}H/^{1}H_{2}]_{R}}{[^{1}H^{2}H/^{1}H_{2}]_{R}} \; ‰$$

donde:

δ: desviación isotópica en ‰

$^{2}H^{1}H/^{1}H$: relación isotopica

M: muestra.

R: patrón internacional, Vienna Standard Mean Ocean Water (V-SMOW)

(V-SMOW; Craig 1957; Gonfiantini, 1978)

Cálculo del total de agua corporal

Para cada individuo y en cada muestreo (destete y fin del ayuno) se determinó el agua corporal a partir del cociente entre la cantidad de agua pesada inyectada y la lectura obtenida en la muestra equilibrada, luego de sustraerle a esta lectura la lectura isotópica de la muestra base de acuerdo con la siguiente ecuación provista por Shoeller et al. (1980):

(5) AC = (D/MW) · (APE/100) · 18,02 · (Rest · (Lectura base -Lectura fin))$^{-1}$

donde:

AC (kg): es el total de agua corporal

D: gramos de D_2O inyectado

MW: es el peso molecular del D_2O

APE: es el porcentaje de enriquecimiento del D_2O inyectado

Rest: es el cociente de $^2H/H$ en el estándar e igual a 0,00015595

Lectura base: es la lectura antes de la inyección del D_2O

Lectura fin: es la lectura en la muestra equilibrada (3-4 horas después de la inyección del D_2O).

Dado que algunos átomos de la dosis inyectada se incorporan a los tejidos corporales, el método de dilución isotópica sobreestima el total de agua corporal (e.g. Nagy & Costa 1980, Oftedal & Iverson 1987). Es por esto, que la estimación original del total de agua corporal se corrigió de acuerdo con la ecuación de regresión presentada por Reilly & Fedak (1990), para la cual:

(6) ACc= 0,382+0,965 · AC,

siendo el agua corporal medida (AC) la resultante de la ecuación (**5**), y ACc (kg) el agua corporal luego de la corrección.

En promedio, la sobreestimación del agua corporal por el método de dilución isotópica usando D_2O como marcador es de 2,8 % ± 0,9% (Reilly & Fedak 1990).

Composición corporal

La composición corporal de cada individuo en cada período (destete y final del ayuno) se calculó del total de agua corporal corregida (ACc), y el peso del cachorro en cada muestreo de acuerdo con las ecuaciones provistas por Reilly & Fedak (1990) para las cuales:

% Grasa corporal= 105,1 – (1,47 · % agua corporal)

% Proteína corporal= (0,42 · % agua corporal) - 4,75

Reservas de energía y gastos de energía durante el ayuno

Las reservas de energía el día del destete y al finalizar el ayuno se estimaron a partir del peso de los cachorros y su composición corporal. Dado que la segunda toma del cachorro no coincide con el final del ayuno, la pérdida adicional de peso (desde el segundo procedimiento hasta el final del ayuno) se estimó para cada cachorro a partir de (**1**) y (**2**), mientras que la composición de la masa perdida se supuso similar a aquella efectivamente medida entre los dos muestreos realizados. Para los cálculos de energía se utilizaron valores energéticos de 39,33 Mj/kg para la grasa y 17,99 Mj/kg para la proteína (Schmidt-Neilsen 1997), por lo cual:

(7) ED= PD · 17,99+GD · 39,33 y

(8) EFA=PFA · 17,99+GFA · 39,33

donde:

ED (Mj): es la energía corporal al destete

PD (kg): es la proteína corporal al destete

GD (kg): es la grasa corporal al destete

EFA (Mj): es la energía corporal al final del ayuno

PFA (kg): es la proteína corporal al final del ayuno

GFA (kg): es la grasa corporal al final del ayuno

Los gastos totales de energía durante el ayuno (GTE) se estimaron simplemente como la diferencia aritmética entre la energía corporal al destete (ED) y al final del ayuno (EFA). Si bien en estos cálculos se consideró que toda la proteína perdida se utilizó como combustible metabólico, es posible que parte de ella haya sido utilizada para la formación de nuevo pelaje (Carlini et al. 2001) y por tanto no haya aportado energía (ver Discusión, *Contribución de la proteína a los gastos totales de energía*).

La tasa metabólica durante el ayuno (TMA) se obtuvo como:

TMA (Mj/día)= GTE/ días de ayuno,

mientras que la tasa metabólica específica (TME) se obtuvo como:

TME (Mj/kg · día)= TM/PM,

donde:

PM (kg): es el peso medio del cachorro obtenido como la media aritmética entre el peso de destete y el peso estimado al final del ayuno.

III.2.3 Temperatura

La temperatura se midió en la Base Jubany (distante 5 km del lugar de muestreo) por el Servicio Meteorológico Nacional en los siguientes horarios (3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 y 24 hs) durante el año 2001 y en los mismos horarios con excepción de las 3, 6 y 24 hs durante los años 2002 y 2003. Con el objeto de que el conjunto de datos para las tres

temporadas fuera comparable, sólo se promediaron los horarios comunes a las tres temporadas. Dado que los horarios no tomados (3, 6, 24 hs) son nocturnos o temprano a la mañana, la temperatura media calculada para cada día será previsiblemente mayor que aquella que se obtendría de calcularla sobre el conjunto completo de datos. Para dar una idea general de esta diferencia, en el año 2001 la temperatura media fue 0,48 ºC ± 1,49ºC para el mes de noviembre y 1,85 ºC ± 1,25 ºC para diciembre a partir del conjunto total de datos, valores que se modificaron a 0,70 ºC ± 1,29 ºC y 2,2 ºC ± 1,0ºC para noviembre y diciembre respectivamente, después de extraer los horarios mencionados arriba (i.e. 3, 6 y 24 hs).

Cada cachorro estuvo sujeto a diferentes temperaturas no sólo por las variaciones entre temporadas, sino también debido a que destetan y parten al mar en diferentes fechas. Es por ello que para analizar el efecto de la temperatura en cada uno de ellos, se tuvo en cuenta la temperatura promedio a la que estuvo expuesto. Por ejemplo, si el cachorro destetó el día 8/11/01 y partió al mar el 8/12/01, se promediaron las temperaturas para esos días, y ese valor fue el utilizado en ese cachorro en la comparación de su tasa de pérdida porcentual (ver Resultados III.3.2 *Tiempo de ayuno y pérdida de peso en relación con la temperatura*).

III. 2.4 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Statistica V.7.0. Se realizó la transformación angular (arco seno) para los valores de porcentajes y proporciones antes de tratarlos estadísticamente. Se utilizó la prueba T de Student para determinar la diferencia entre medias de variables independientes, mientras que para las muestras dependientes se utilizó la prueba T de Student para muestras pareadas. El análisis de la varianza (ANOVA) de una o dos vías fue usado para determinar la

diferencia entre medias de más de dos grupos. Se utilizaron regresiones lineales determinadas por el método de los mínimos cuadrados para determinar la relación entre diversas variables, suponiendo que la variable independiente *X* fue medida sin error (Modelo I) y los residuos se miden sólo sobre la variable *Y* (distancias verticales de la línea de regresión) evaluando qué valores toma *Y* en relación a *X*.. Asimismo, para determinar la asociación entre pares de variables se utilizó el coeficiente de Correlación de Pearson. La normalidad de los datos se comprobó a partir del test de Kolmogorov-Smirnov, mientras que la homogeneidad de la varianza se verificó a partir del test de Levene.

En todos los casos los valores se presentan como el promedio ± 1 desvío estándar. Los resultados se consideraron significativamente diferentes a un nivel de probabilidad $P<0,05$.

III. 3. RESULTADOS

III.3.1 Cambios de peso y duración del ayuno

En la Tabla III-1 se muestran los datos correspondientes al peso al destete, la duración del ayuno, la pérdida de peso total y el peso al fin del destete, divididos según el sexo del cachorro y la temporada.

Tabla III-1. Peso al destete y pérdida de peso durante el ayuno posterior al destete en cachorros de elefante marino del sur en la Isla 25 de Mayo, Antártida, durante las temporadas 2001, 2002, 2003.

		Machos			Hembras		
	Año	Promedio	Ds	N	Promedio	Ds	N
Peso al destete (kg)	2001	157,4	25,6	61	152,4	28,2	58
	2002	159,3	29,4	85	140,1	24,1	86
	2003	158,8	26,3	67	150,8	22,4	63
Duración del ayuno (días)	2001	42,1	6,9	55	39,2	7,2	55
	2002	38,1	7,3	70	38,1	7,2	78
	2003	39,9	9,3	66	41,1	7,5	62
Pérdida de peso (kg)	2001	51,8	11,6	47	46,5	11,8	46
	2002	47,1	12,0	62	43,4	10,2	70
	2003	46,2	11,4	52	45,6	10,2	56
Pérdida de peso (kg/día)	2001	1,18	0,17	47	1,14	0,18	46
	2002	1,20	0,17	62	1,10	0,14	70
	2003	1,10	0,16	52	1,09	0,15	56
Peso al final del destete (kg)	2001	106,7	16,1	47	104,7	19,5	46
	2002	107,8	21,2	62	94,1	18,2	70
	2003	111,5	18,8	52	104,5	18,4	56
Peso relativo de partida (%)	2001	67,5	3,7	47	69,5	5,1	46
	2002	69,7	4,8	62	68,4	5,6	70
	2003	70,9	4,6	52	69,6	5,4	56
Pérdida diaria porcentual (%)	2001	0,75	0,09	47	0,77	0,14	46
	2002	0,80	0,15	62	0,81	0,13	70
	2003	0,71	0,1	52	0,74	0,15	56
Pérdida de peso específica (g/kg · día)	2001	8,97	1,14	47	9,13	1,75	46
	2002	9,40	1,93	62	9,71	1,79	70
	2003	8,26	1,16	52	8,79	1,96	56

Peso al destete

A partir de un ANOVA de dos vías, usando sexo y año como factores, se observó que no existió diferencia significativa en el peso al destete entre las temporadas (ANOVA $F_{(2,414)}$=1,9 P=0,1), sí la hubo entre los sexos (ANOVA $F_{(1,414)}$=17,2, P<0,0001) y hubo interacción entre el sexo y el año (ANOVA $F_{(2,414)}$=3,05, P<0,05). Un

test a posteriori, usando año y sexo juntos como factores, demostró que las hembras durante el año 2002 fueron significativamente más livianas al destete que los machos de cualquier temporada (Test de Tukey P<0,05, los tres casos), y marcadamente más livianas que los machos de esa temporada (Fig. III-1).

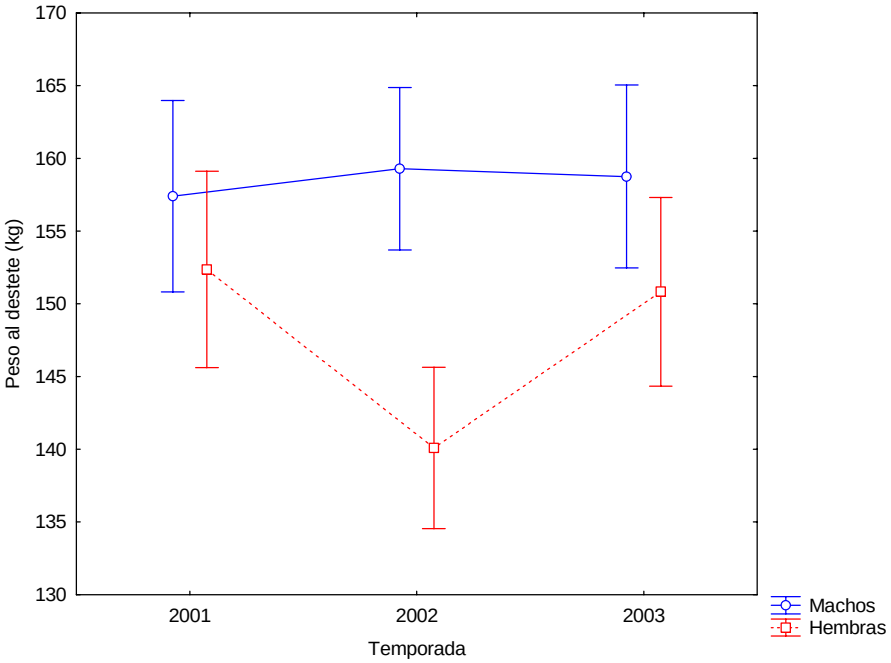

Figura III-1
Peso al destete en machos y hembras durante las temporadas 2001, 2002 y 2003 en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Para cada año el punto representa la media y las líneas el intervalo de confianza del 95%.

Duración del ayuno y cambios de peso

No existió diferencia significativa entre los sexos en la fecha de destete de los animales tomados para ninguna de las temporadas (ANOVA de una vía, P>0,5, para cada temporada). Tampoco existió relación entre la fecha de destete y el peso al destete para ninguno de los sexos en ninguna temporada (machos 2001: $F_{(1,59)}$=0,8, P>0,4, r^2=0,01; machos 2002: $F_{(1,83)}$=1,1, P>0,3, r^2=0,01; machos 2003: $F_{(1,65)}$=0,3, P>0,5, r^2=0,00; hembras: 2001: $F_{(1,56)}$=0,9, P>0,3 r^2=0,01; hembras: 2002: $F_{(1,84)}$=0,3, P>0,6 r^2=0,00; hembras: 2003: $F_{(1,61)}$=0,2, P>0,1 r^2=0,03).

La duración del ayuno basada en las tres temporadas para ambos sexos fue (39,6 ± 7,7) días, (rango 13-59 días, n=386). Empleando un ANOVA de dos vías, usando sexo y año como factores y la duración del ayuno como variable dependiente, se

observó que existió diferencia significativa entre las temporadas (ANOVA, $F_{(2,380)}$=4,9, P<0,01) pero no entre los sexos, y no hubo interacción entre el sexo y la temporada (ANOVA, $F_{(1,380)}$=0,6, P>0,1; ANOVA, $F_{(2,380)}$=2,3, P>0,1; respectivamente). A partir de un análisis a posteriori usando el año como factor, se observó que la duración del ayuno durante la temporada 2002 fue significativamente menor que durante los años 2001 y 2003 (test de Tukey, P<0,05 en ambos casos) (Tabla III-1, Fig. III-2).

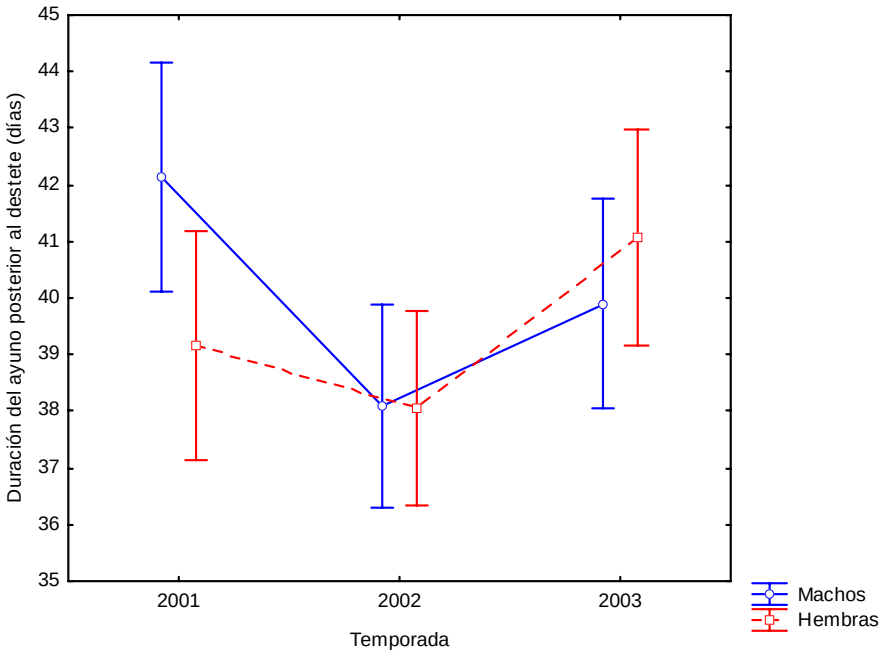

Figura III-2
Duración del ayuno posterior al destete en cachorros machos y hembras durante las temporadas 2001, 2002 y 2003 en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Para cada año el punto representa la media y las líneas el intervalo de confianza del 95%.

En general, el peso de los animales al abandonar la playa fue 104,4 kg ± 19,5 kg (rango 48-178 kg, n=333, las tres temporadas). Un ANOVA de dos vías usando el peso de partida como variable dependiente y el sexo y la temporada como factores mostró que existió diferencia significativa entre temporadas (ANOVA, $F_{(2,327)}$=4,4, P<0,05) y entre sexos (ANOVA, $F_{(1,327)}$=13,2, P<0,001), mientras que no hubo interacción entre el sexo y el año (ANOVA, $F_{(2,327)}$=2,7, P>0,05). A partir de un análisis a posteriori usando año y sexo como factores, se observó que el peso de partida de las hembras durante la

temporada 2002 fue significativamente menor que para los machos y hembras de cualquier temporada (Tabla III-1, Figura III-3).

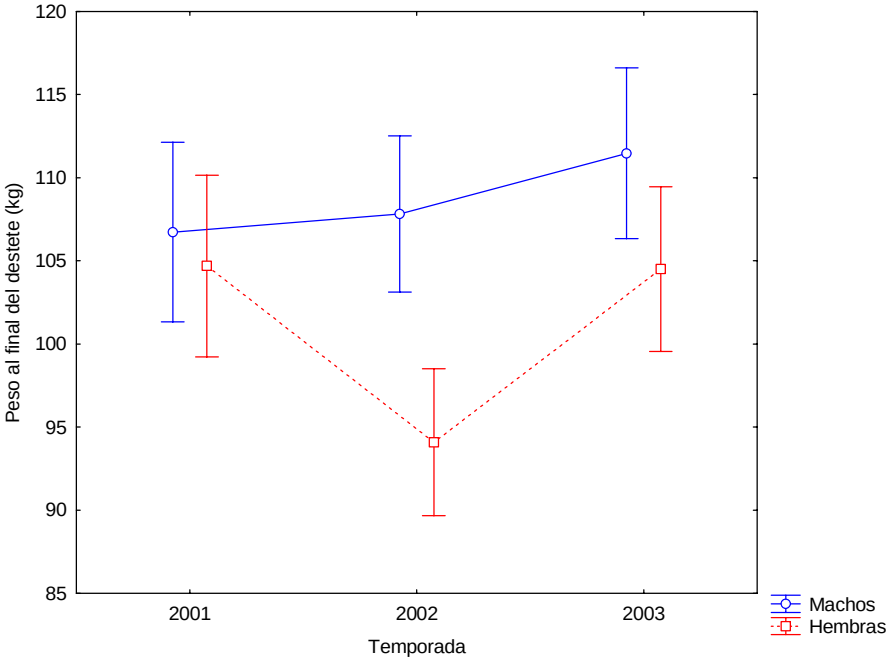

Figura III-3
Peso al finalizar el ayuno en machos y hembras durante las temporadas 2001, 2002 y 2003 en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Para cada año el punto representa la media y las líneas el intervalo de confianza del 95%.

En promedio, combinando años y sexos los animales perdieron diariamente un 0,77 % ± 0,13 % (rango 0,47-1,48 %, n=333) de su peso de destete. Un ANOVA de dos vías, usando sexo y año como factores, mostró que existió diferencia significativa en la pérdida porcentual diaria de peso entre las temporadas (ANOVA $F_{(2,327)}$=11,4, P<0,0001), no la hubo entre los sexos (ANOVA $F_{(1,327)}$=3,1, P>0,05), ni hubo interacción entre el sexo y el año (ANOVA $F_{(2,327)}$=0,2, P>0,1). A partir de un análisis a posteriori entre las temporadas, se observó que la pérdida porcentual diaria de peso durante la temporada 2002 fue significativamente mayor que durante los años 2001 y 2003 (test de Tukey P<0,05) (Fig. III-4).

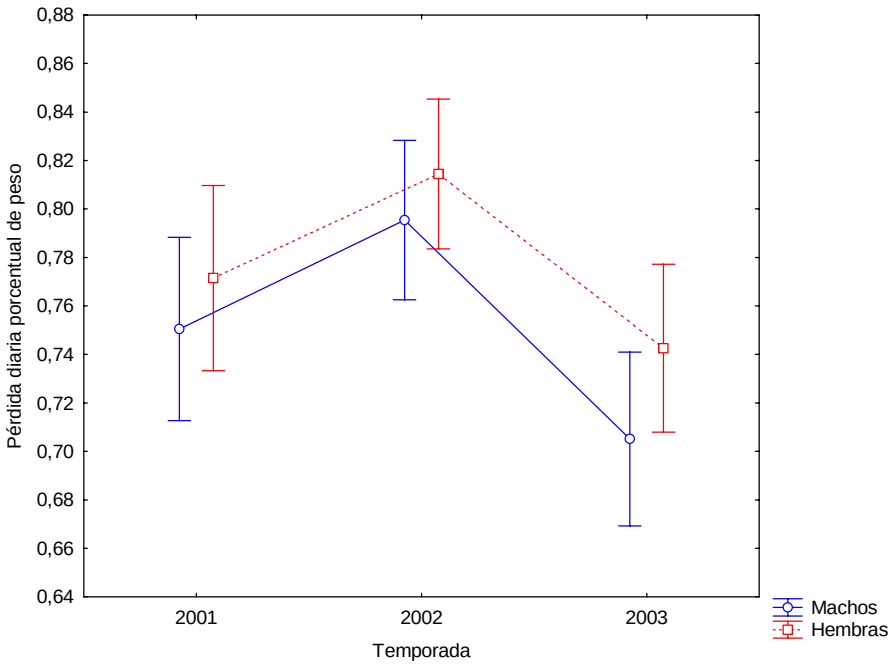

Figura III-4
Pérdida porcentual diaria de peso durante el período de ayuno en machos y hembras durante las temporadas 2001, 2002 y 2003 en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Para cada año el punto representa la media y las líneas el intervalo de confianza del 95%.

En general los animales partieron al mar con un peso relativo (PR) igual a 69,2 % ± 5,2 % (rango 55,1-90,7 %, n=333) de su peso de destete. No existió diferencia significativa en el PR de partida entre sexos (ANOVA $P>0,05$), pero existió diferencia significativa entre las temporadas (ANOVA $F_{(2,330)}=3,23$, $P<0,05$). A partir de un análisis a posteriori entre las temporadas se observó que el PR de partida durante 2001 fue significativamente menor que el registrado durante 2003 (test de Tukey $P<0,05$).

El peso de destete no se relacionó con el peso relativo de partida para ninguna de las temporadas examinadas ($P>0,5$, las tres temporadas). La duración del ayuno, la pérdida de peso diaria y el peso al momento de partir al mar estuvieron relacionados positivamente con el peso de destete (Figs. III-5, III-6 y III-7) mientras que la pérdida porcentual diaria de peso se relacionó inversamente al peso de destete (Fig. III-8).

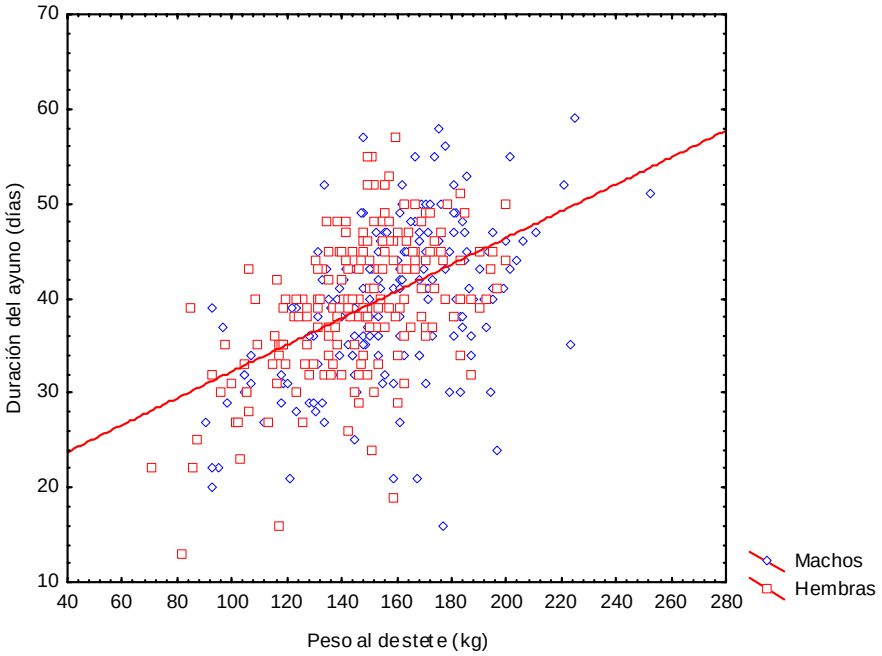

Figura III-5
Relación entre el peso de destete (PD) y la duración del ayuno (DA). DA=18,2+0,14·PD, $F_{(1,384)}$=124,5, P<0,0001, r^2=0,24. Datos para las temporadas 2001 a 2003.

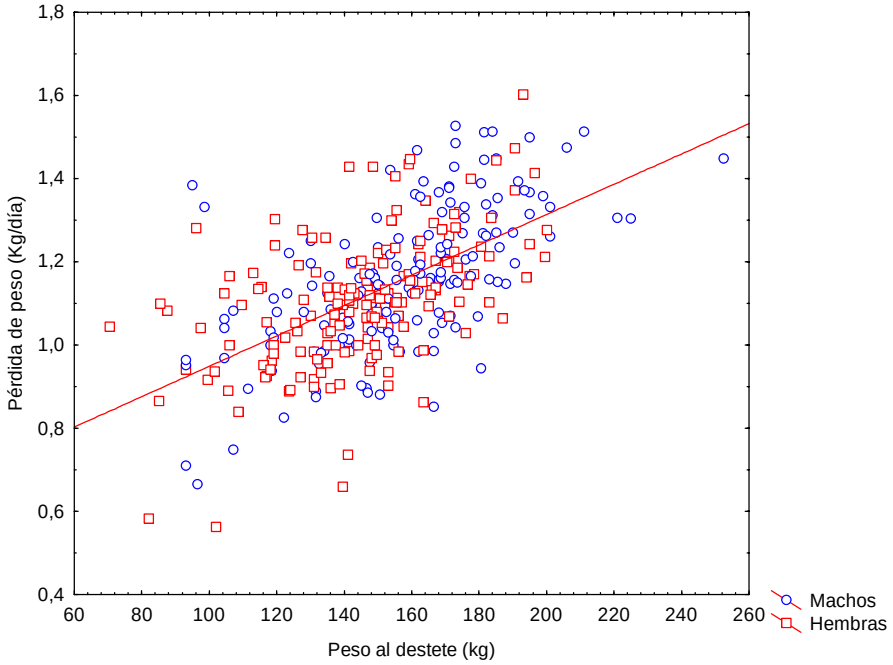

Figura III-6
Relación entre el peso de destete (PD) y la pérdida de peso diaria (P). P=0,58+0,004·PD, $F_{(1,331)}$=178,3, P<0,0001, r^2=0,35. Datos para las temporadas 2001 a 2003.

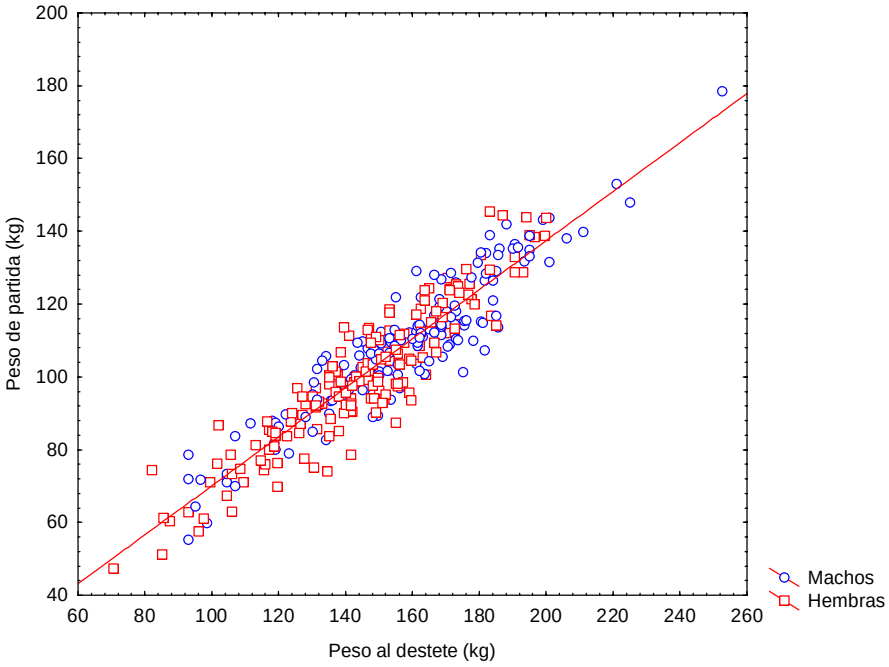

Figura III-7
Relación entre el peso de destete (PD) y el peso de partida (PP).
PP=2,7+0,67·PD, $F_{(1,331)}$=2132, P<0,0001, r^2=0,86.
Datos para las temporadas 2001 a 2003.

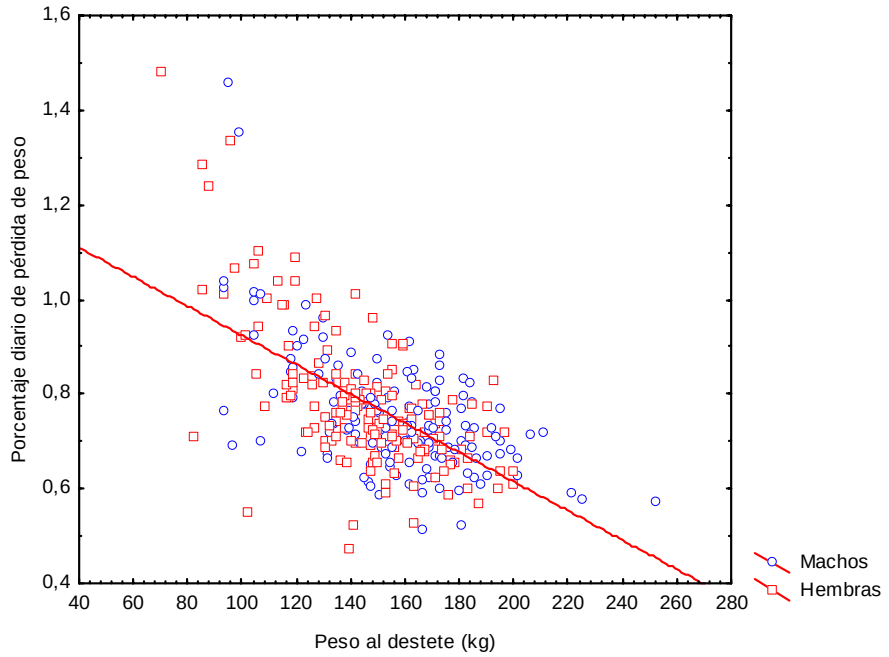

Figura III-8
Relación entre el peso de destete (PD) y la pérdida diaria porcentual de peso (P%). P%=1,23-0,003·PD,
F(1,331) =200,7, P<0,0001, r^2=0,38.
Datos para las temporadas 2001 a 2003.

III.3.2 Tiempo de ayuno y pérdida de peso en relación con la temperatura

Los promedios de temperatura a los que estuvieron sujetos los cachorros, tomando en cuenta la fecha de destete y de partida al mar para cada uno de ellos, fueron los siguientes: año 2001: 1,48 ºC ± 0,31ºC, n=110; año 2002: 0,19 ºC ± 0,58ºC, n=148; año 2003: -0,66 ºC ± 0,39ºC, n=127. Una ANOVA mostró que las temperaturas difirieron significativamente entre los años considerados (ANOVA de una vía, $F_{(2,382)}$=648, P<0,0001) (Fig. III-9).

Las tasas porcentuales diarias de pérdida de peso de los cachorros se relacionaron negativamente con la temperatura a la que estuvieron expuestos en cualquiera de las tres temporadas estudiadas (2001: $F_{(1,91)}$=12,7, P<0,001, r^2=0,12; 2002: $F_{(1,130)}$=58,7, P<0,0001, r^2=0,31; 2003: $F_{(1,106)}$=11,5, P<0,0001, r^2=0,10) (Fig. III-10). Además, existió una relación positiva entre las temperaturas y el tiempo de ayuno (2001: $F_{(1,108)}$=4,5, P<0,05, r^2=0,04; 2002: $F_{(1,146)}$=33,7, P<0,0001, r^2=0,19; 2003: $F_{(1,125)}$=76,5, P<0,0001, r^2=0,38)

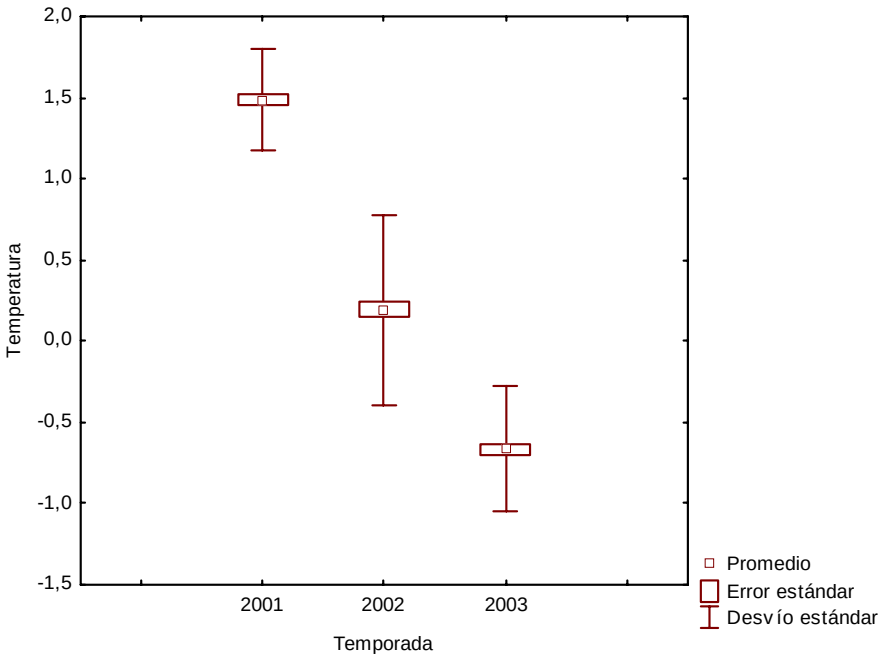

Figura III-9
Temperatura media a la que estuvieron expuestos los cachorros durante las tres temporadas de estudio.

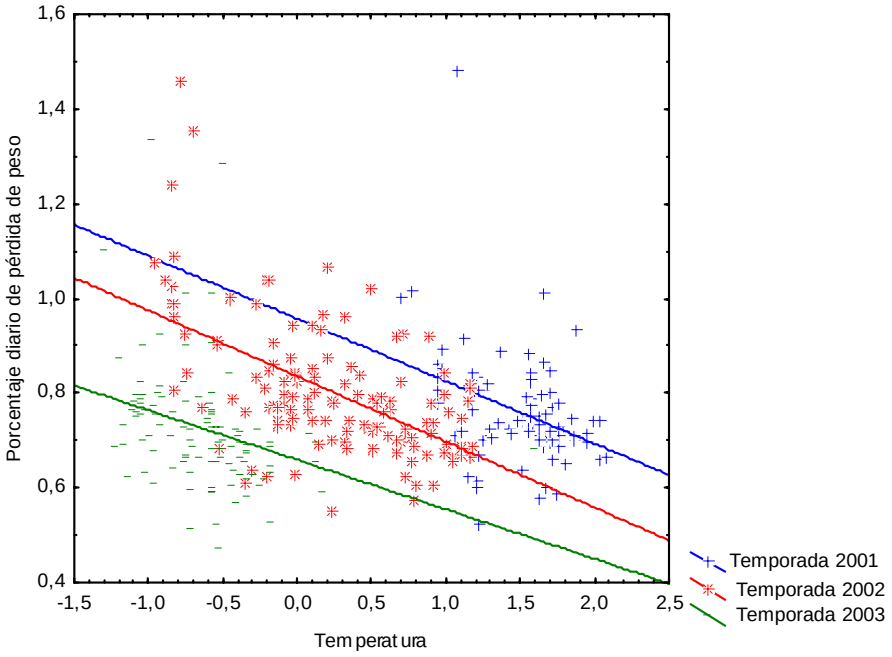

Figura III-10
Relación entre la temperatura y la pérdida diaria porcentual de peso para las tres temporadas estudiadas.

III.3.3 Composición corporal

Composición corporal al destete

El peso de los cachorros al destete (157,8 kg ± 27,7 kg, n=27) no difirió entre sexos (159,7 ± 30,4, n=12 vs. 156,3 ± 26,2 n=15, machos y hembras respectivamente, *t*-test P>0,05). De ese peso un 48,6 % ± 3,5 % fue agua, un 33,9 % ± 5,1 % grasa y un 15,7 % ± 1,5 % proteína (sexos combinados). No existió diferencia significativa entre sexos en la grasa corporal en términos absolutos (machos: 51,5 kg ± 13,1 kg, n=12; hembras: 55,3 kg ± 12,3 kg, n=15; *t*-test P>0,05) o en relación con el peso de destete (machos: 32,2 % ± 5,9 %, n=12; hembras: 35,2 % ± 4,2 %, n=15; *t*-test P>0,05).

Con el objeto de analizar si el porcentaje de grasa corporal se relaciona con el peso de destete, los datos del peso al destete en kilogramos (PD) y la grasa total al destete en kilogramos (GD) se trasformaron en logaritmos ($\log_{10}$) y con ellos se realizó una regresión ($\log PD=-0,76+1,13\cdot\log GD$, $F_{(1,25)}=51,7$, $P<0,001$, $r^2=0,66$). La pendiente de esta relación (1,13) no fue significativamente diferente de 1 ($t=0,83$, df=25, P>0,05),

lo cual indicaría que el porcentaje de grasa al destete fue independiente del peso de destete o que no existie una relación directa entre las variables (Fig. III-11).

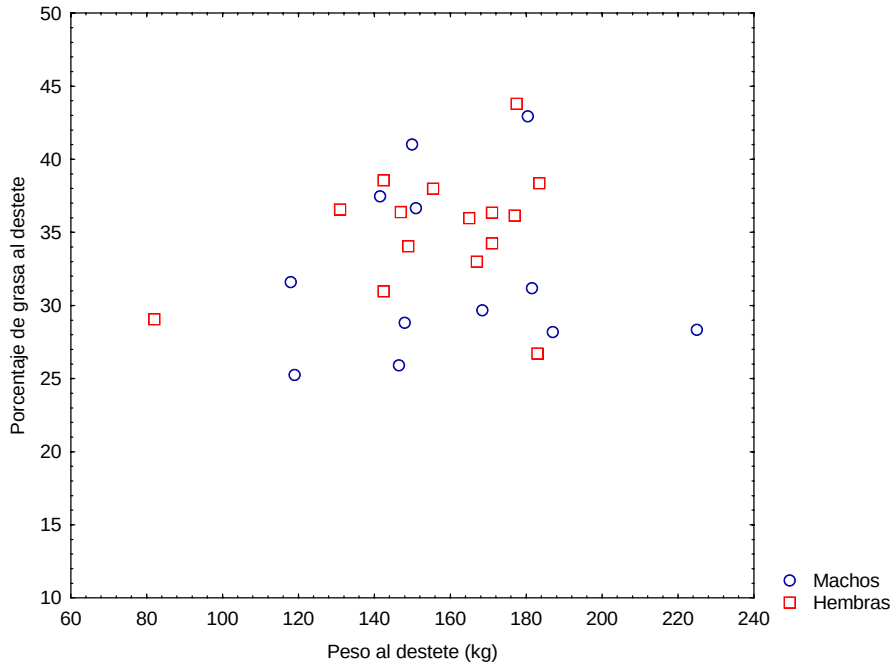

Figura III-11
Peso al destete en relación con el porcentaje de grasa corporal en cachorros de elefante marino del sur.

Cambios en la composición corporal

Los cambios de peso y composición corporal y la energía usada a lo largo del ayuno posterior al destete se muestran en la Tabla III-2. Los cachorros muestreados en dos oportunidades durante el ayuno perdieron en promedio 47,8 kg ± 15,6 kg, n=23, lo que representó un 29,9 % ± 6,5 % de su peso de destete. Los kilogramos perdidos estuvieron constituidos por un 11,9 % ± 4,7 % de proteína, un 47,1 % ± 16,5 % de grasa y un 39,5 % ± 11,3 % de agua. No existió diferencia significativa en la composición corporal al destete, al final del ayuno o en la pérdida de los diferentes constituyentes corporales a lo largo del ayuno entre los cachorros macho y hembra de la especie (Tabla III-2). En relación con sus reservas al destete, los cachorros perdieron durante el ayuno 40,9 % ± 17,0 % de su grasa y 22,1 % ± 8,7 % de su proteína, lo que

representó 37,9 % ± 13,7 % de sus reservas de energía al destete. La tasa metabólica calculada a partir de los cambios en la composición corporal, y suponiendo que toda la proteína perdida se catabolizó, fue de 23,5 Mj/d ± 8,9Mj/d, y no difirió entre los sexos (Tabla III-2).

Tabla III-2. Cambios de peso y composición corporal de cachorros macho y hembra de elefante marino del sur durante su ayuno posterior al destete. Datos tomados en la isla 25 de Mayo, Antártida, durante la temporada 2001.

	MACHOS (n=10)	HEMBRAS (n=13)	*t*-TEST	Datos combinados (n=23)
Peso al destete (kg)	156,1±32,1	155,3±27,0	P>0,05	155,6±28,5
Energía corporal al destete (Mj)	2474±610	2647±551	P>0,05	2572±571
Grasa al destete (%)	32,9±6,2	36,2±3,4	P>0,05	34,8±5,0
Grasa al destete (kg)	51,6±14,5	56,7±12,7	P>0,05	54,5±13,4
Proteína al destete (kg)	24,8±5,9	23,2±3,7	P>0,05	23,9±4,7
Duración del ayuno (días)	43,0±7,8	40,5±10,1	P>0,05	41,9±9,0
Pérdida de peso (kg/día)	1,15±0,19	1,10±0,22	P>0,05	1,12±0,2
Pérdida de grasa (g/día)	550±298	531±200	P>0,05	539±242
Pérdida de proteína (g/día)	134±67	127±43	P>0,05	130±54
Peso al final del ayuno (kg)	105,9±18,3	109,3±14,4	P>0,05	107,8±15,9
Energía corporal al final del ayuno (Mj)	1428±431	1668±331	P>0,05	1546±388
Grasa al final del ayuno (%)	25,6±7,6	31,1±5,5	P>0,05	28,7±6,9
Grasa al final del ayuno (kg)	27,7±10,7	34,2±8,2	P>0,05	31,4±9,7
Proteína al final del ayuno (kg)	18,9±3,1	17,9±2,5	P>0,05	18,4±2,7
Tasa metabólica (Mj/día)	24,0±10,7	23,1±7,6	P>0,05	23,5±8,9
Densidad energética del kg perdido	20,5±7,2	20,8±4,4	P>0,05	20,7±5,6

Como era previsible dadas las variaciones en el peso de destete de los cachorros, la energía corporal al destete se relacionó positivamente con el peso al destete.

Asimismo, el peso de destete se relacionó positivamente, aunque en menor medida, con la energía corporal en el momento de la partida al mar (Figs. III-12 y III-13).

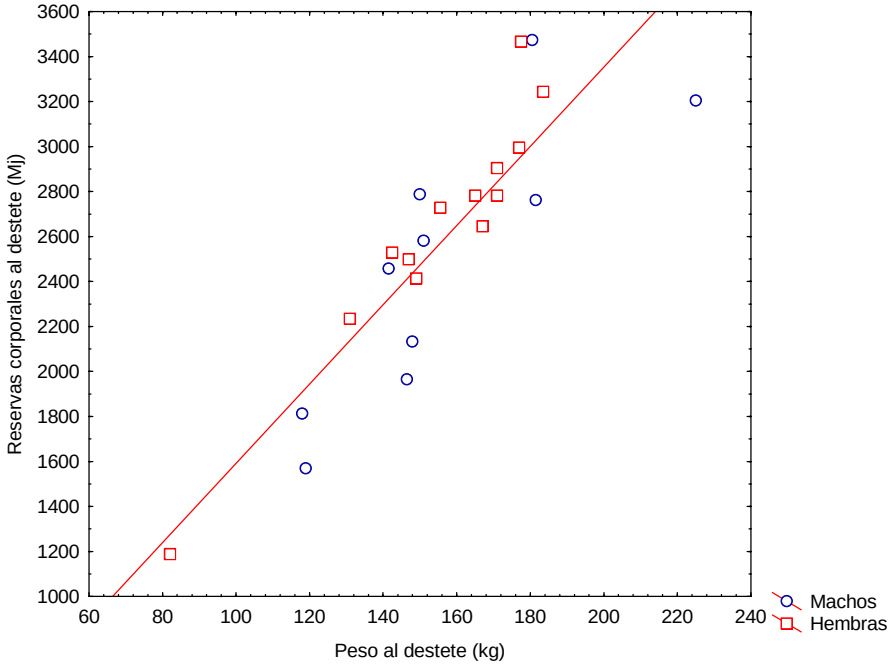

Figura III-12
Relación entre el peso de destete (PD) y las reservas corporales totales al destete (RCd). ECd=-169,8 +17,6·PD, F(1,21) =73,7, P<0,0001, r^2=0,78.

.

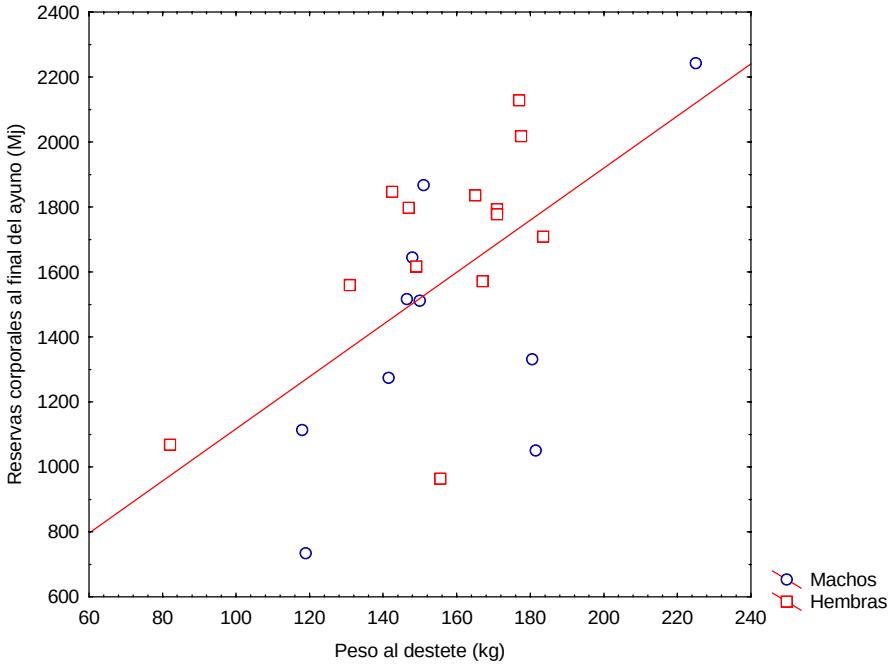

Figura III-13
Relación entre el peso de destete (PD) y las reservas corporales totales al final del ayuno (RCa). ECa =315,3 +8,0·PD, F(1,21) =11,3, P<0,005, r^2=0,35

El peso de destete no se relacionó con la pérdida diaria de proteína o grasa, con la densidad de energía del kilogramo perdido, o con la tasa metabólica (P>0,05 los cuatro casos). Sin embargo, todas estas variables se relacionaron con la composición corporal (% de grasa) al destete. El porcentaje de grasa al destete explicó alrededor de un 32 % de la variabilidad observada en la pérdida diaria de proteína, un 43 % de la observada en la pérdida de grasa, un 40 % de la variabilidad observada en la tasa metabólica y un 47 % en la densidad de energía del kilogramo perdido (Figs. III-14, III-15, III-16 y III-17). Asimismo, el porcentaje de grasa al destete se relacionó positivamente con la contribución de la grasa a los gastos totales de energía durante el ayuno ($F_{(1,21)}$ =18,7, P<0,001, r^2=0,47).

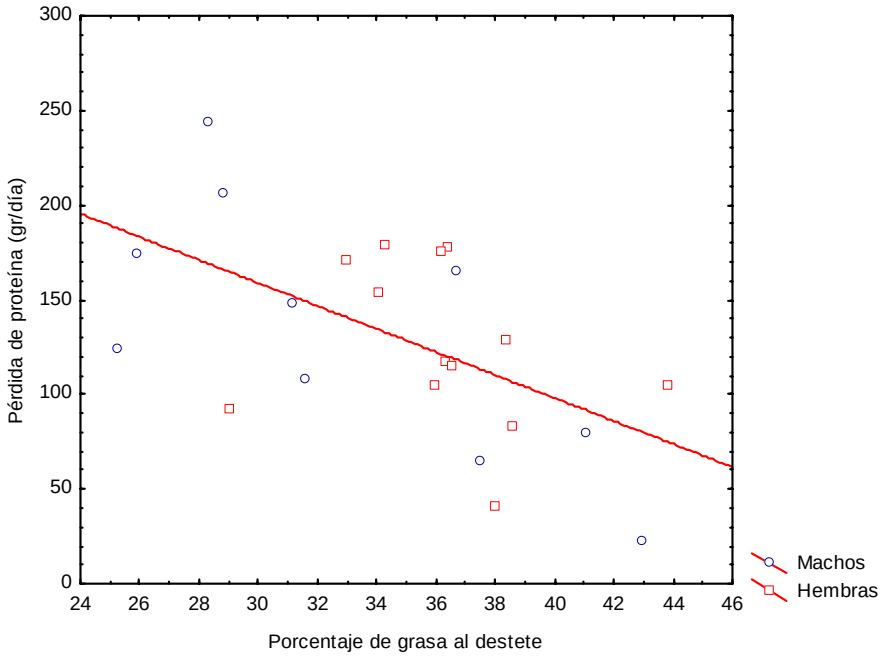

Figura III-14
Relación entre el porcentaje de grasa al destete (G %) y la pérdida diaria de proteína durante el ayuno (PP).
PP =341,1-60,8·G%, F(1,21) =10,0, P<0,01, r^2=0,32

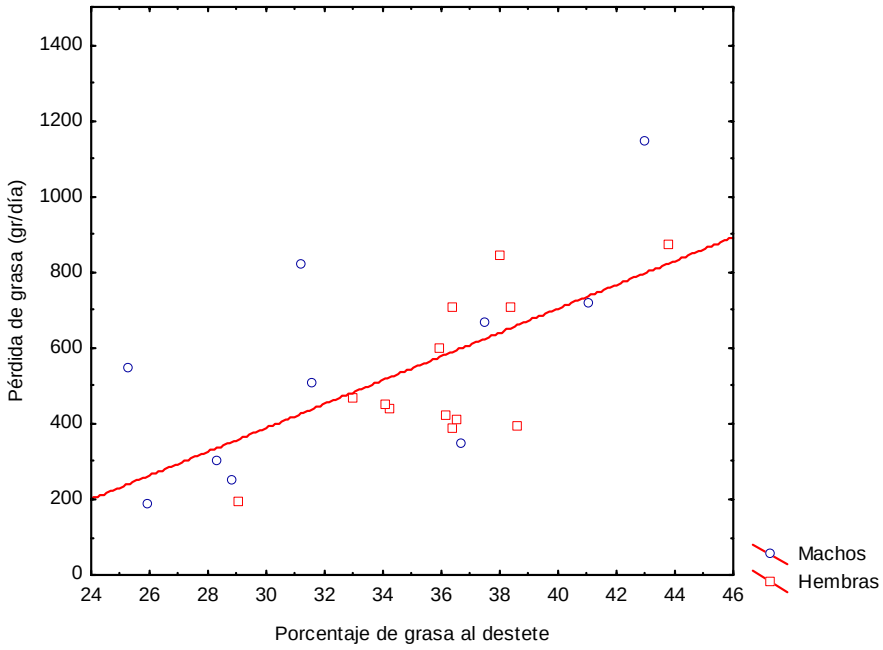

Figura III-15
Relación entre el porcentaje de grasa al destete (G %) y la pérdida diaria de grasa durante el ayuno (PG).
PG =-555,6-31,5·G%,
F(1,21) =15,7,
P<0,001, r^2=0,43

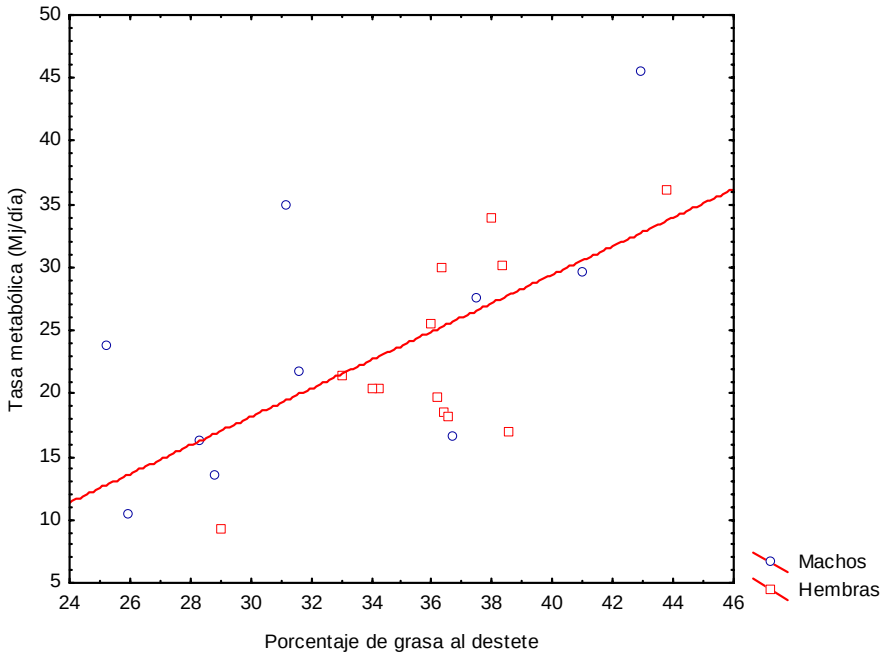

Figura III-16
Relación entre el porcentaje de grasa al destete (G %) y la tasa metabólica durante el ayuno (TM).
TM=-15,7+1,13·G%,
F(1,21) =14,2,
P<0,005, r^2=0,40

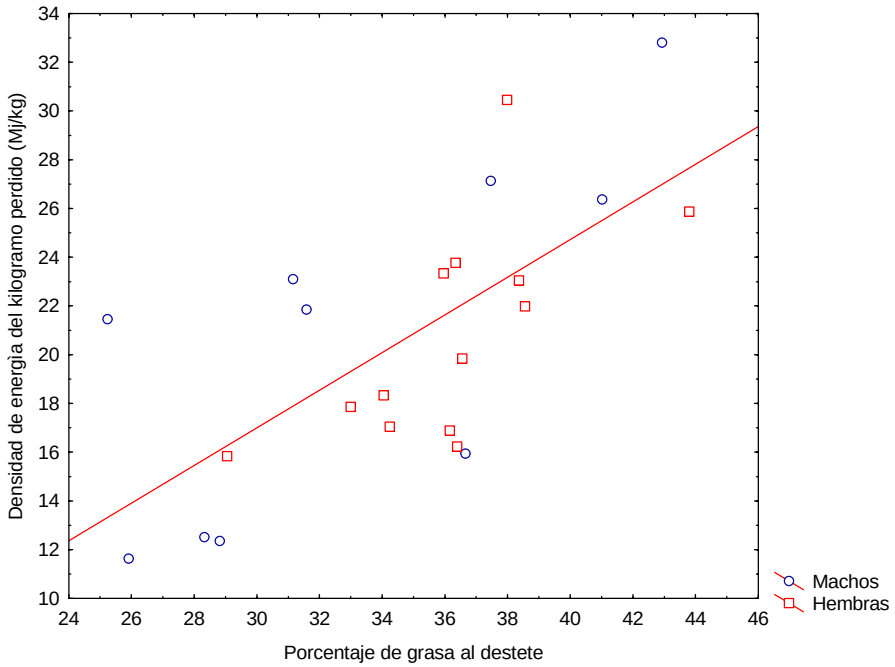

Figura III-17
Relación entre el porcentaje de grasa al destete (G %) y la densidad de energía del kg perdido durante el ayuno (δ). δ=-6,2+0,77·G%, F(1,21) =18,7, P<0,001, r^2=0,47

Composición corporal al final del ayuno

Con el objeto de analizar si el porcentaje de grasa corporal al final del ayuno posterior al destete se relaciona con el peso al final del destete para el subgrupo de animales tomados en dos oportunidades (n=23), los datos del peso al final del ayuno en kilogramos (PFA) y la grasa total al final del ayuno en kilogramos (GFA) se transformaron en logaritmos (log_{10}) y se realizó una regresión (log PFA=-2,1+1,75·log GD, $F_{(1,21)}$=20,7 P<0,001, r^2=0,49). La pendiente de esta relación no fue significativamente diferente de 1 (*t*=1,45, df=21, P>0,05), lo cual indica que el porcentaje de grasa al final del ayuno fue independiente del peso al final del ayuno o que no existie una relación directa entre las variables.

Mientras que en promedio, el porcentaje de grasa al destete fue 34,8 %, el peso perdido durante el período posterior al destete estuvo constituido por un 47 % de grasa.

Como resultado de esto, los cachorros al final del ayuno fueron menos grasos que al destete (28,7 % ± 6,9 % vs. 34,8 % ± 5,0 %; n=23; porcentaje de grasa al final de ayuno y al destete respectivamente; *t*-test para muestras pareadas, t =3,9, df=22, P<0,001).

III.4. DISCUSIÓN

En el elefante marino del sur, el destete de los cachorros se produce abruptamente cuando la madre parte hacia el mar en su viaje de alimentación post-reproductivo, dejándolos en la playa sin ningún entrenamiento para obtener alimento. El período posterior al destete es por lo tanto clave para la futura supervivencia del cachorro. Durante el ayuno, los cachorros realizan una serie de ajustes fisiológicos con los que adquieren mayores habilidades para el buceo, mejorando su capacidad para reservar oxígeno a partir de un aumento del volumen sanguíneo y de la concentración de hemoglobina y mioglobina muscular (Thorson & Le Boeuf 1994, Falabella et al. 1999, Noren et al. 2005). También ha sido señalado como un momento fundamental para el desarrollo de pautas sociales, presumiblemente importantes cuando los animales maduran (Arnbom et al. 1993). Dado que los ajustes fisiológicos y de comportamiento se producen mientras el animal ayuna, es evidente que existirá un conflicto entre el tiempo que el animal permanece en tierra y la cantidad de reservas que gasta. En términos generales, ayunos más prolongados permitirán mejores habilidades, pero a las vez implicarán menores reservas para sustentar al animal durante su primer viaje de alimentación, lo que podría traducirse en menores probabilidades de supervivencia (McMahon et al. 2000, McMahon & Burton 2005).

III.4.1 Peso al destete

Los pesos al destete registrados durante este estudio fueron mayores que los registrados para cualquier otro grupo estudiado hasta el presente, confirmando lo observado en trabajos previos (Burton et al. 1997, Carlini et al. 1997). En general, los cachorros de los grupos reproductivos de elefante marino del sur situados en el sector Atlántico del océano Austral tienen pesos al destete mayores que los observados en grupos situados en el sector Índico o Pacífico (Burton et al. 1997). Las diferencias, en última instancia, se relacionarían con el peso de las hembras al llegar a la colonia a parir. Sin embargo, aún no ha sido esclarecido si las posibles diferencias entre las hembras se deben a diferencias fenotípicas entre las madres de los diferentes grupos, a diferencias en la disponibilidad de alimento, o a diferencias en la estructura de edad de las hembras parturientas (Burton et al. 1997). En particular, las hembras que reproducen en la Isla 25 de Mayo utilizan áreas de alimentación situadas al sudoeste de la Península Antártica (Bornemann et al. 2000). Dichas áreas son comparativamente más cercanas para este grupo que para el que reproduce en las Islas Georgias del Sur, lo que les permite a las hembras mayores tasas de ganancia de peso y energía (Carlini et al. 1997, 2004). Al menos en la comparación de estos dos grupos, es posible que la ventaja de disponer de áreas de alimentación comparativamente más cercanas al lugar de reproducción, permita a las hembras de la Isla 25 de Mayo recuperar peso y energía más rápido, arribar con mayores reservas al sitio de reproducción y finalmente destetar cachorros de mayor tamaño.

En la Isla 25 de Mayo no hubo diferencia en el peso al destete entre temporadas, pero sí la hubo entre los sexos. En particular, existió un pronunciado descenso en el peso al destete de los cachorros hembra durante el año 2002 (Tabla III-1, Fig. III-1). Algunos trabajos previos en la especie encontraron diferencias entre sexos, con un

mayor peso de destete en los cachorros macho sólo cuando se combinaban los datos de diferentes temporadas (Wilkinson & Bester 1990, Wilkinson & van Aarde 2001), mientras que otros las encontraron sólo para algunas de las temporadas estudiadas (Arnbom et al. 1993, Carlini et al. 2001). El peso de arribo de las madres explica alrededor del 55% de la variación en el peso de sus cachorros al destete (Arnbom et al. 1993). Es por ello que las diferencias observadas en el año 2002 en Punta Stranger podrían deberse a diferencias en el peso de arribo de las madres a la colonia. Esto último pudo ser el resultado de diferencias ya sea en la estructura de edad de las madres parturientas o bien en la disponibilidad de alimento entre las temporadas. En relación con lo dicho anteriormente, se pueden postular dos posibles explicaciones para el descenso en el peso al destete de los cachorros hembra observado en el año 2002:

(i) Estructura de edad diferente de las madres que parieron durante el año 2002

(ii) Consumo diferencial de alimentos en relación con el sexo del cachorro, como resultado del arribo de las madres a la colonia con menores reservas.

(i) Estructura de edad diferente de las hembras que parieron durante el año 2002

Dado que las hembras paren desde los 3-5 años de edad en adelante, las hembras de mayor edad (al menos hasta los 9-10 años, edad a la cual el tamaño de las hembras parece asintotizarse, ver Capítulo V) tienen también un mayor tamaño y más reservas al arribar a la colonia a parir. Arnbom et al. (1994) demostraron que si bien las madres con mayores reservas al arribo destetan cachorros más pesados sin relación con el sexo del cachorro, existe un peso mínimo por debajo del cual las madres sólo paren cachorros hembra. En línea con lo anterior, Wilkinson & van Aarde (2001) encontraron que las hembras más grandes parieron significativamente mayor cantidad de cachorros macho, mientras que ocurrió lo contrario con las hembras de menor tamaño. En Punta Stranger,

durante la temporada 2002 parieron un mayor número de hembras en relación con los años 2001 y 2003 (19 % y 48 % más animales respectivamente, ver Capítulo II). El mayor número observado durante esa temporada podría ser el resultado del arribo de una mayor cantidad de hembras jóvenes, muchas probablemente en su primera reproducción, la cual en Punta Stranger ocurre en general a los 4 años de edad. De ser así, una mayor cantidad de madres jóvenes, pariendo por lo tanto principalmente cachorros hembra, podría explicar el descenso en el peso medio de los cachorros hembra de esa temporada en relación con el observado en las temporadas 2001 y 2003. Existe cierta evidencia de que lo anterior puede haber sucedido. En el año 2002, una parte importante de la cohorte de animales marcados al nacimiento en 1998 tuvo su primera reproducción. Esta cohorte fue mucho más exitosa que los animales nacidos en 1997 y 1999, cuya primera reproducción se produjo principalmente durante los años 2001 y 2003 respectivamente (AR Carlini datos inéditos). Una hembra de 4 años de edad en esta colonia tiene un peso post-parto de 380 kg a 550 kg. Si consideramos una pérdida de peso de la madre de alrededor del 35 % del peso inicial durante la lactancia y una ganancia de peso de su cachorro de aproximadamente el 45 % del peso perdido por su madre (ver Capítulo IV), los valores de peso al destete de un cachorro de 40 kg al nacimiento se encontrarían entre los 99 kg y 127 kg. Si se comparan los porcentajes de cachorros hembra destetados en este intervalo de clase para las tres estaciones, se observa que el mismo está mucho más representado en la temporada 2002 respecto de los otros dos años (Fig. III-18). Sin embargo, al menos en principio, si hubo un aumento en el número de hembras jóvenes pariendo principalmente cachorros hembra, también hubiera sido esperable que existiera una diferencia en la relación de cachorros macho a hembra en esa temporada respecto de 2001 y 2003, lo cual no se observó (Chi cuadrado=0,11, P=0,9) (Tabla III-1).

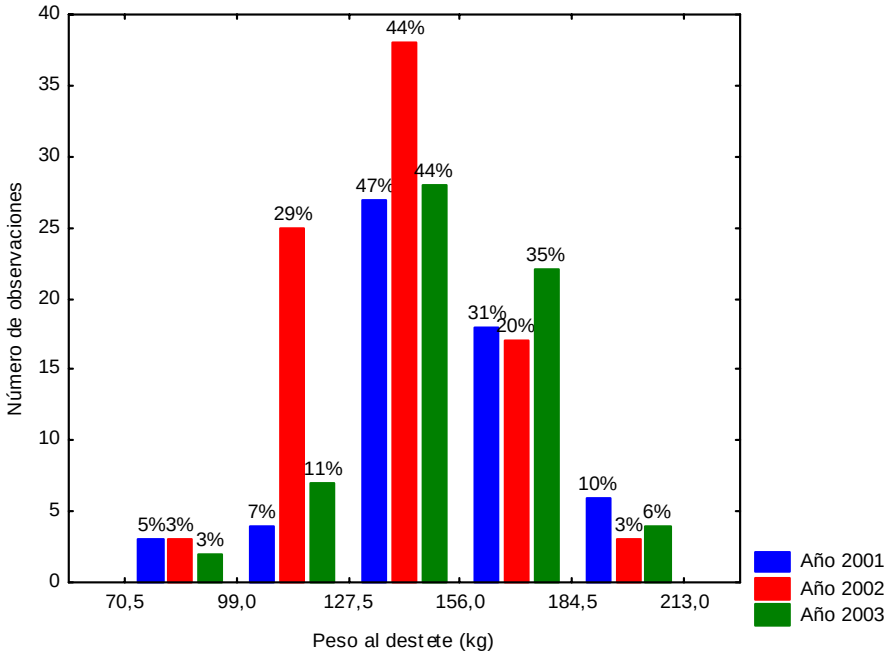

Figura III-18 Número de cachorros hembra para diferentes intervalos de peso para las temporadas 2001, 2002 y 2003. Se puede apreciar una importante diferencia en el porcentaje de cachorros hembra cuyo peso al destete se encuentra en la clase 99-127,5 kg para la temporada 2002, en relación con 2001 y 2003.

(ii) Descenso del peso de arribo en madres y consumo diferencial de alimento

La variabilidad climática en el continente antártico y el océano circundante ha sido relacionada con el fenómeno de El Niño-Oscilación sur (ENOS) desde hace tres décadas. Si bien El Niño es un fenómeno tropical, sus efectos se extienden hasta los ecosistemas polares, afectando la extensión y concentración del hielo marino en altas latitudes del hemisferio sur (Yuan & Martinson 2000, Kwok & Comiso 2002, Yuan 2004, Stammerjohn et al. 2008a). A la vez, las variaciones en la concentración y extensión del hielo marino domina la dinámica del ecosistema antártico, influyendo en la distribución, la abundancia, y la calidad de las presas (Fraser & Hoffmann 2003, Atkinson et al. 2004, Ducklow et al. 2007, Proffitt et al. 2007). Durante el año 2002 hubo un episodio de El Niño que ocurrió en los meses en los cuales las hembras del elefante marino del sur se alimentan durante su viaje posterior a la muda (marzo-agosto). Este es el período en el que acumulan las reservas que serán utilizadas durante

la lactancia. La respuesta al fenómeno de El Niño en altas latitudes es el aumento en la extensión del hielo marino en el mar de Bellingshausen y el mar de Weddell, en la región de la Península antártica (Quetin et al. 2007, Stammerjohn et al. 2008a). Vergani et al. (2001) mostraron que el peso de destete de los cachorros de elefante marino decrece cuando ocurre el fenómeno de El Niño, y especularon que las condiciones físicas durante el mismo podrían desfavorecer el crecimiento y disponibilidad de calamares en las áreas de alimentación (Vergani et al. 2008). Las hembras de la Isla 25 de Mayo se alimentan especialmente al sudoeste de la Península Antártica, en el mar de Bellingshausen, entre marzo y agosto (Bornemann et al. 2000). Si se correlaciona el promedio (marzo-agosto) de la cobertura de hielo de la Península antártica (datos del programa Palmer Long-Term Ecological Research, (LTER, http://pal.lternet.edu/) con el peso de destete de los animales, se observa una correlación negativa entre la extensión del hielo marino durante el período posterior a la muda y el peso al destete de ese año ($r=-0,79$, $p<0.0001$; $n= 19$, datos de 19 de los 22 años para el período 1985-2006, ver Fig. IV-26 Capitulo IV). Es posible que una mayor cobertura de hielo entre marzo y agosto puede vedar áreas de alimentación accesibles a las hembras en años de menor cobertura de hielo causando una menor ganancia de peso y por lo tanto un descenso en el peso de arribo de las madres que parieron en esa temporada (octubre-noviembre 2002) (este punto se discute con mayor detalle en el Capítulo IV, Discusión *"Reservas corporales al arribo"*). Un camino indirecto para poner a prueba esta posibilidad es observar el comportamiento del cociente entre el perímetro axilar (PA) y la longitud estándar (LS) (cociente que indicará en forma muy general la gordura de un animal para una longitud dada) para las madres de cachorros macho y hembra en los tres años de estudio (Fig. III-19).

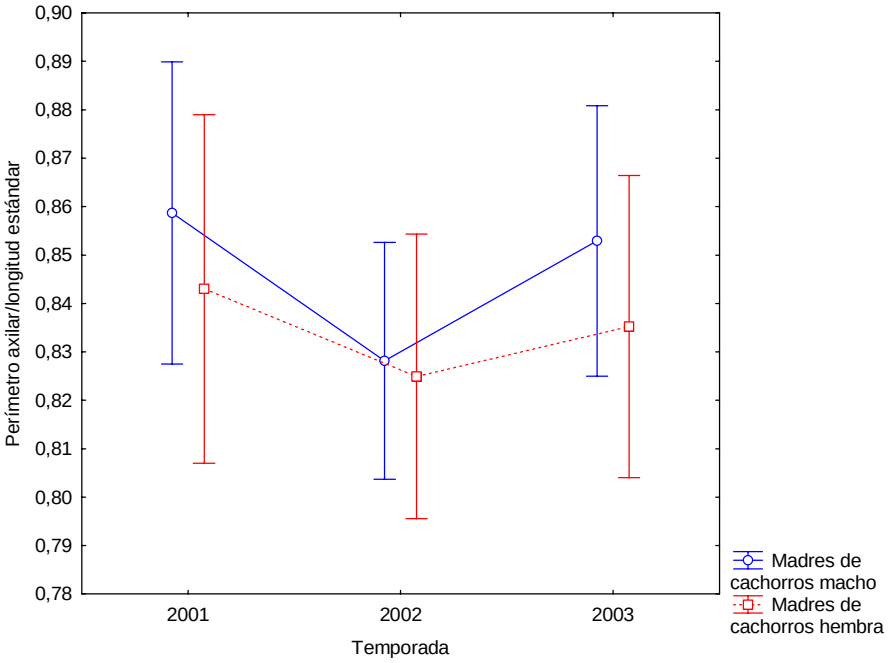

Figura III-19
Variación de la relación perímetro axilar/longitud estándar para las madres de cachorros macho y hembra durante las tres temporadas de estudio.

A partir de esta Figura, se puede observar que para cada año, el valor medio de la relación es ligeramente mayor (si bien no significativamente) en madres de cachorros macho que en madres de cachorros hembra. Sin embargo, el descenso en el promedio de dicha relación observado durante el año 2002, afectó a las madres con independencia del sexo de los cachorros. Si como parece indicar la relación entre PA/LS (Fig. III-19), en general las madres de cachorros macho y hembra arribaron con una condición corporal ligeramente más pobre durante la temporada 2002, una posible explicación para el menor peso de destete de los cachorros hembra podría buscarse en la inversión diferencial de las madres en relación con el sexo del cachorro, o bien en algún mecanismo de comportamiento característico de los cachorros macho. Algunos trabajos sugieren que en especies poligínicas, las madres podrían invertir en forma diferencial en relación con el sexo del cachorro (Trivers &Willard 1973, Maynard-Smith 1980), favoreciendo la inversión en cachorros macho. Los estudios previos en esta y otras

poblaciones indican que no existe inversión diferencial en relación con el sexo del cachorro en el elefante marino del sur (McCann et al. 1989, Campagna et al. 1992, Fedak et al. 1994, Arnbom et al. 1997, Carlini et al. 1997, Wilkinson & van Aarde 2001, Carlini et al. 2004). Sin embargo, es posible que en temporadas en las cuales la condición de arribo de las madres fuera comparativamente pobre, los cachorros macho fueran capaces de obtener una porción mayor de recursos a partir de algún comportamiento característico durante la lactancia, y de esta forma compensar las reservas comparativamente menores de sus madres, finalizando la lactancia con un peso mayor que los cachorros hembra. Si bien el amamantamiento oportunista de cachorros macho ha sido informado para la especie del norte (Reiter et al. 1978), no se ha observado mayor frecuencia, o éxito en la búsqueda de alimento en cachorros macho (al menos después del destete), en la especie del sur (McMahon et al. 1997).

Ninguna de las hipótesis formuladas es suficientemente sólida para explicar lo observado durante la temporada 2002, si bien ambas pueden ayudar a hacerlo, dado que no son mutuamente excluyentes.

III.4.2 Duración del ayuno y cambios de peso

La duración del ayuno en este estudio fue similar a la de los cachorros en otras poblaciones. En la Isla Marion, Wilkinson & Bester (1990) informaron un ayuno promedio de 37 días, mientras que fue de 45 días en las Islas Georgias del Sur (Arnbom et al. 1993) y de 37-49 días en la Isla Macquarie (Ling & Bryden 1981). En la Isla 25 de Mayo, no hubo diferencia entre los sexos en el tiempo de ayuno, lo que concuerda con los estudios citados anteriormente. Sin embargo, el tiempo de ayuno promedio registrado durante la temporada 2002 fue significativamente menor que aquel registrado

durante 2001 o 2003 (Tabla III-1, Fig. III-2). La tasa porcentual de pérdida de peso fue mayor durante ese año (Fig. III-4), lo que podría deberse a factores climáticos acaecidos durante esa temporada (ver abajo). En este contexto, y si existiera un nivel mínimo de reservas en el cachorro a partir del cual debe partir a su primer viaje de alimentación, se podría suponer que ese año los cachorros abandonaron la playa antes debido a un mayor consumo de sus reservas. Sin embargo, durante la temporada 2002 los cachorros partieron con un peso relativo intermedio entre los años 2001 y 2003, lo cual sugiere que la velocidad de consumo, además de la proporción de reservas consumidas durante el ayuno post-destete, influyen en el momento de partida del cachorro. Apoyando esta posibilidad está el hecho de que en todas las temporadas la duración del ayuno se correlacionó negativamente con la pérdida diaria porcentual de peso ($r=-0,51$, $P<0,001$, $n=93$; $r=-0,42$, $P<0,001$, $n=132$; $r=-0,51$, $P<0,001$, $n=108$; para las temporadas 2001, 2002 y 2003 respectivamente).

El peso de destete se relacionó con mayores tiempos de ayuno (Fig. III-5). Esto se había observado previamente en la Isla Marion (Wilkinson & Bester 1990), las Islas Georgias del Sur (Arnbom et al. 1993), y en esta población (Carlini et al. 2001). Como se mencionó anteriormente, períodos de ayuno más prolongados ayudarán al cachorro a realizar los ajustes fisiológicos y de comportamiento que, *a priori*, concederán ciertas ventajas para la supervivencia y éxito futuro del animal, pero ello a expensas de un mayor consumo de reservas. En este contexto ¿el tamaño de destete confiere alguna ventaja? Mientras que existió una relación directa entre el peso de destete y el peso de partida al mar, la cual por otro lado era de esperar dados los amplios rangos de peso observados ($r^2=0,86$, Fig. III-7), no existió relación entre el peso de destete y el peso relativo de partida al mar (PR), ($F_{(1,331)}=2,3$, $P=0,1$, $r^2=0,00$). Todo ello indica que los cachorros más grandes partieron al mar con mayores reservas absolutas, pero no

relativas, que los cachorros de menor peso al destete. Es interesante en este punto examinar la relación entre el peso de destete de los animales y la pérdida porcentual diaria de peso (Fig. III-8). La relación negativa existente entre ambas variables indica que los cachorros más pesados gastan una menor proporción diaria de sus reservas. Puesto que la pérdida total porcentual es simplemente la pérdida porcentual diaria multiplicada por los días de ayuno, se desprende que los cachorros más pesados al destete contarán *a priori* con una doble ventaja. Por un lado, la de contar con un mayor tiempo de ayuno en la playa realizando las adaptaciones necesarias para el primer viaje de alimentación, y además, la de partir al mar con mayores reservas en términos absolutos (si bien proporcionalmente similares) que aquellas presentes en cachorros más livianos, lo que podría favorecer su supervivencia durante el primer viaje de alimentación. Una vez en el mar, mayores pesos permiten buceos aeróbicos más largos (Irvine et al. 2000) e implican menores tasas metabólicas por unidad de peso. Si existiera un punto crítico en el uso proporcional de las reservas disponibles por debajo del cual la supervivencia se viera seriamente comprometida, un mayor peso de partida, lo que implicaría una tasa de pérdida porcentual menor, podría brindarle a cachorros de mayor tamaño cierto tiempo extra en su búsqueda de alimento una vez en el mar. Un simple ejercicio, si bien teórico y planteado en condiciones ideales, dará una idea general de ese potencial tiempo extra en el mar con el que contaría un animal de mayor tamaño. Basándonos en pesos de destete cercanos a los extremos observados aquí (100 kg y 200 kg), suponiendo un peso relativo de partida al mar similar entre los cachorros cercano al promedio registrado en este trabajo (69%), y una tasa porcentual de pérdida de peso que resultara de la ecuación de regresión de la Figura III-8, el primer cachorro partiría con 69 kg, y emplearía sus reservas en el mar a una tasa de 1,02 % diario. El segundo, de 138 kg al momento de partir, lo haría a una tasa de 0,82 %. Esto implica

que una vez en el mar, el cachorro de mayor tamaño contaría con un 25 % más de tiempo de búsqueda de alimento, para arribar a los mismos valores proporcionales de pérdida de peso que el cachorro chico del ejemplo. Finalmente, se encontró que el peso de destete estuvo relacionado con una mayor supervivencia en el primer año de vida en el elefante marino del sur en otros grupos reproductivos (McMahon et al. 2000, 2003) y en la foca gris (*Halichoerus gripus*) (Hall et al. 2001), si bien no hubo relación en el elefante marino del norte (Le Boeuf et al. 1994).

III.4.3 Pérdida de peso en relación con las condiciones ambientales

Las condiciones ambientales a las cuales los cachorros están expuestos durante su ayuno indudablemente afectan sus costos de energía. Los mamíferos balancean la producción de calor con la pérdida para mantener la homeostasis, y los mecanismos que permiten una termorregulación eficaz no están completamente desarrollados en los animales inmaduros (Hansen & Lavigne 1997, Noren et al. 2008b). En Punta Stranger, la temperatura afectó la tasa de pérdida porcentual de peso. Menores temperaturas se asociaron con mayores tasas porcentuales de pérdida de peso en todos los años, explicando entre un 10 % en el año 2001 a un 31 % en el año 2003 de la variabilidad observada (Fig. III-9). Esta relación puede asociarse a mayores gastos metabólicos relacionados con las menores temperaturas. Sin embargo, la temperatura promedio a la cual los cachorros muestreados llevaron a cabo su ayuno fue significativamente más baja durante el año 2003 (Fig. III-9), mientras que la tasa de pérdida porcentual fue mayor durante el 2002 (Fig. III-4). Esto sugiere que otros factores ambientales pueden haber influido en la mayor tasa porcentual de pérdida de peso observada durante el año 2002. Usualmente, los cachorros en Punta Stranger ingresan en lagunas formadas del deshielo de los glaciares durante el período posterior al destete, en especial en la

primera parte del mismo. Grandes cantidades de destetados se encuentran en estos cuerpos de agua desde las 17hs hasta las 10hs del día siguiente, con excepción de aquellos días cuando llueve o nieva, en los cuales la entrada al agua se produce en horarios tempranos de la tarde (AR Carlini datos inéditos). La presencia/ausencia y el tamaño de estas lagunas de deshielo varían año a año y dependen de que se encuentre abierta u obstruida su salida al mar. Durante el año 2002, la apertura de estas lagunas hacia el mar se produjo temprano durante la estación reproductiva, por lo cual no se formaron cuerpos importantes de agua dulce en el área, lo que pudo afectar los gastos de energía de los cachorros ese año. La ausencia de cuerpos de agua dulce hace que los cachorros vayan al mar más rápidamente que cuando están presentes. En Punta Stranger, durante los primeros 20 días de ayuno, en general la mayoría de los cachorros ingresan a los cuerpos de agua dulce y no al mar, haciendo más frecuentes sus ingresos al mar durante la segunda parte del período de destete. Los cachorros son mucho más activos en el mar que en las lagunas, y nadan usualmente en la zona de rompiente. En consecuencia, un mayor tiempo promedio en el mar en el año 2002 en relación con las otras temporadas pudo también causar un incremento de los gastos diarios de energía, debido a una actividad comparativamente mayor durante el tiempo de ayuno.

III.4.4 Composición corporal al destete

A pesar de la gran diferencia en el rango de peso entre los cachorros muestreados al destete (82-225 kg), el porcentaje de grasa corporal no difirió significativamente entre ellos (Fig. III-11). Esto indica que los cachorros más pesados al destete fueron proporcionalmente más grandes y no más grasos que aquellos más livianos. Resultados similares se informaron previamente para esta especie (Carlini et al. 2001) y para el elefante del norte (Kretzmann et al. 1993). Sin embargo, otros

estudios en el elefante marino del norte encontraron que el porcentaje de grasa corporal aumentó con el peso de destete (Noren et al. 2003), lo que también se informó para la foca gris (*Halichoerus gripus*) y la foca común (*Phoca vitulina*) (Iverson et al. 1993, Muelbert et al. 2003, Noren et al. 2008a). Dado que los cachorros del elefante marino del sur de este grupo nacen con menos de un 3 % de grasa corporal (Carlini et al. 2000) y se alimentan con una leche que en promedio tiene un 39 % de grasa (Carlini et al. 1994), cabría esperar que mayores consumos de leche, y el mayor crecimiento y peso resultantes al destete, originara una relación positiva entre el peso de destete y el porcentual de grasa corporal al destete. Es posible que durante la lactancia, así como se observa durante el ayuno (ver abajo), los materiales utilizados para suplir las demandas metabólicas se relacionen con aquellos disponibles. Esto, además de posibles diferencias en la composición de la leche de diferentes madres y diferencias en la asimilación de los nutrientes, podría explicar la falta de relación observada en este trabajo y en estudios previos en la especie (Carlini et al. 2000, 2001).

III.4.5 Uso de los materiales corporales durante el ayuno

La mayoría de los mamíferos utilizan preferentemente las reservas de grasa como combustible metabólico durante el ayuno al menos en las primeras fases, en las cuales limitan el catabolismo proteico al tiempo que incrementan la oxidación de grasa (e.g. Cahill 1970, Goodman et al. 1980, Castellini & Rea 1992, Rea et al. 2007, 2009). Sin embargo, en los mamíferos marinos las reservas grasas acumuladas en la capa de grasa subcutánea constituyen no sólo su principal reserva de energía, sino también su principal estructura de termorregulación. Por esta razón, las tasas a las cuales se utilizan la proteína y la grasa durante el ayuno serán cuidadosamente reguladas, y críticas para

la posterior supervivencia del cachorro. En Punta Stranger, el uso de los materiales corporales no se relacionó con el peso del animal al destete, pero si con su composición corporal. Los cachorros con una mayor proporción de grasa al destete utilizaron grasa a mayores tasas y proteína a menores tasas que aquellos con una menor proporción de grasa al destete (Figs. III-14 y III-15). Además, y en relación con ello, la densidad de energía del kilogramo de peso perdido fue mayor cuanto más graso fue el animal al destete (Fig. III-17) y por lo tanto, la proporción de energía utilizada durante el ayuno derivada de la grasa también lo fue. Todo ello demuestra que el uso de los materiales corporales durante el ayuno se relacionó con aquellos disponibles al destete. Diferencias intra-específicas en el uso de las reservas corporales durante el ayuno también se informaron para otras especies. Animales con proporciones mayores de grasa al inicio del ayuno fueron capaces de utilizar menor cantidad de proteína que aquellos con menores proporciones de grasa (Goodman et al. 1984, Cherel et al. 1992, Atkinson et al. 1996, Noren et al. 2003, Rea et al. 2007, Noren et al. 2008a), lo que se atribuye a los altos niveles de ácidos grasos y lípidos utilizados como combustible metabólico en animales con mayores proporciones de grasa corporal (Goodman et al. 1980, 1984). La capacidad para realizar ayunos prolongados también varió con la edad de los individuos de una especie y estacionalmente dentro de una edad comparable (Rea et al. 2009).

Diferencias inter-específicas en la forma en que los cachorros utilizan las reservas corporales también se observaron entre los fócidos y se las ha relacionado, en forma general, con el hábitat en que se encuentran (Worthy & Lavigne 1987). Por ejemplo, la foca de Groenlandia (*Phoca groenlandica*) que rápidamente entra a aguas frías donde pasa gran parte de su ayuno, tiene un catabolismo proteico relativamente alto. De esa forma, se mantiene la capa de grasa que la aísla del agua, y su metabolismo no se incrementa en relación con el observado fuera del agua (Worthy & Lavigne 1987).

Otros fócidos como la foca capuchina (*Cystophora cristata*) y la foca común (*Phoca vitulina*), cuyos cachorros entran al agua poco después del destete, obtienen una porción menor de su energía del catabolismo de proteína corporal (Bowen et al. 1987, Muelbert & Bowen 1993). Finalmente, los cachorros del elefante marino del sur (Carlini et al. 2001, este trabajo), del norte (Kretzmann et al. 1993, Noren et al. 2003, Noren & Mangel 2004) y la foca gris (Worthy & Lavigne 1987), que pasan la mayor parte de su ayuno en tierra, obtienen su energía principalmente de la grasa corporal.

Durante el ayuno posterior al destete, la proporción de peso perdido representada por grasa (47 %) y proteína (12 %) es similar a la informada previamente para el elefante marino del sur (Carlini et al. 2001) y para la especie del norte (Rea & Costa 1992, Kretzmann et al. 1993, Noren et al. 2003). En este estudio, los cachorros más grasos al destete fueron capaces de ahorrar proteína, presentando menores gastos de proteína tanto en términos absolutos (Correlación de Pearson $r=-0,42$ $P<0,05$), como en relación con las reservas de proteína que tenían al destete (Correlación de Pearson $r=-0,4$ $P<0,05$). Asimismo, los cachorros con mayor proporción de grasa al destete presentaron gastos absolutos de grasa corporal mayores que los más flacos (Correlación Pearson $r=0,6$ $P<0,05$), pero sus gastos en relación con la grasa corporal al destete no fueron significativamente mayores ($P>0,05$). Es por ello que en los cachorros del elefante marino del sur, la relación observada entre su composición al destete y el aporte de la grasa y la proteína durante el ayuno puede ser vista como un balance entre resguardar tanta proteína como sea posible, pero no utilizando grasas a un nivel tal que comprometa seriamente su principal barrera de termorregulación cuando inician su primer viaje de alimentación.

Contribución de la proteína a los gastos totales de energía

En general, la contribución de la proteína en términos de energía durante el ayuno en los fócidos es relativamente pequeña, con porcentajes que rondan del 2 % al 20 % del total de la energía gastada durante este período (Ortiz 1987). En promedio, los cachorros en Punta Stranger perdieron 5,5 kg de proteína durante su ayuno (Tabla III-2), lo que representó un 12 % del total de la energía utilizada. La metodología empleada en este trabajo permite medir la pérdida neta de proteína durante el ayuno, pero no es posible determinar qué cantidad de la proteína perdida ha sido efectivamente oxidada y por lo tanto ha contribuido con el metabolismo del animal. Algunos trabajos en el elefante marino del norte, en los cuales a partir del cambio en los niveles de la urea durante el período de ayuno se midió específicamente la contribución de la proteína al metabolismo, informaron contribuciones que rondaron entre el 2 % y el 4 % del total de la energía gastada (Adams & Costa 1993, Houser & Costa 2001), en tanto que otros que emplearon una metodología similar a la de este trabajo, la estimaron en alrededor del 9 % (Noren et al. 2003). Es posible que no toda la proteína perdida medida en este estudio haya sido efectivamente catabolizada. Dado que muchos cachorros de elefante marino del sur finalizan la muda de su pelaje natal luego del destete, es posible que parte de la proteína perdida medida hubiera sido utilizada para el crecimiento del nuevo pelaje y de esa forma no hubiera sido oxidada y utilizada como fuente de energía. De ser así, la metodología empleada aquí llevaría a una sobreestimación en la contribución de la proteína al metabolismo, tal cual fuera sugerido previamente para los cachorros de la especie (Carlini et al. 2001). En el pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) por ejemplo, se observó un mayor uso de proteína en aves que mudaban durante el ayuno que en aquellas que ayunaban sin mudar (Cherel et al. 1988). Noren et al. (2003) estimaron que en los cachorros del elefante marino del norte, el 60 % del total de la

proteína perdida durante el ayuno no es oxidada sino movilizada y utilizada para el crecimiento de nuevo pelaje. Si se asumiera un porcentaje similar en este trabajo, la energía derivada de la proteína durante el ayuno descendería desde el 12 % estimado a alrededor de un 6 % de los gastos totales de energía durante el ayuno.

Tasa metabólica durante el ayuno

La tasa metabólica durante el ayuno (TMA) calculada a partir de los cambios en la composición corporal (23,5 ± 8,9 Mj/día) fue 2,1±0,7 veces mayor que la tasa metabólica basal (TMB) que predice la ecuación de Kleiber (1975). La TMA incluye no sólo el metabolismo basal, sino también otros costos como los de locomoción, por lo cual el resultado encontrado no es sorprendente. Sin embargo, a diferencia de lo observado aquí, Noren et al. (2003) informaron TMA y TMB muy semejante en cachorros del elefante marino del norte durante el ayuno posterior al destete. En ambas especies, la tasa de pérdida de peso específica (g/kg·día) se relacionó negativamente con el peso al destete. Sin embargo, la pérdida de peso por unidad de peso (g/kg·día) en el elefante marino del sur, es aproximadamente de 1,8 veces mayor que la informada para la especie del norte, para los diferentes rangos de peso al destete (Fig. III-20).

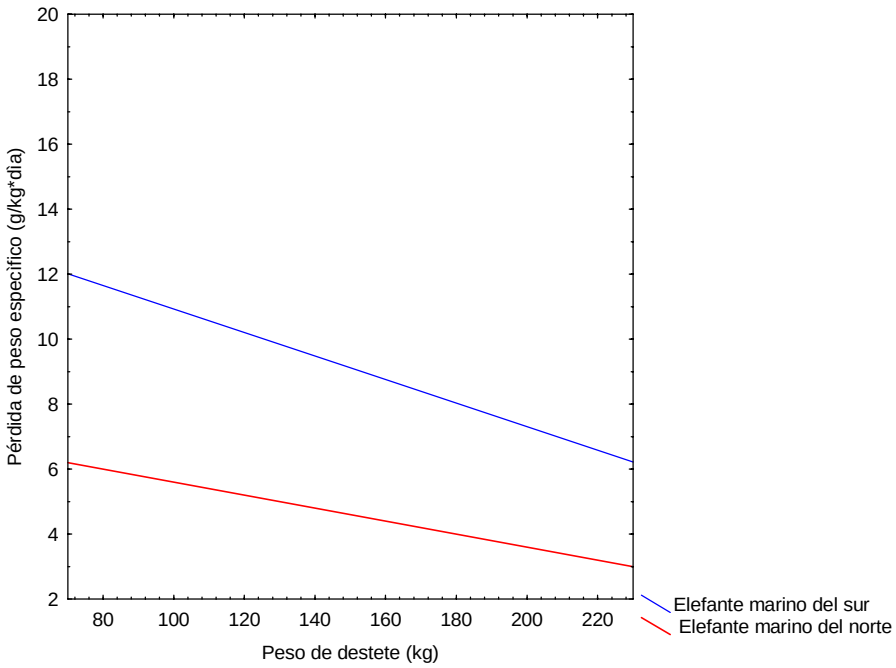

Figura III-20
Comparación de la pérdida de peso por unidad de peso corporal (g/kg·día) en cachorros de elefante marino del sur y del norte.
Pérdida de peso (PP)=14,5-0,036·peso de destete (PD), r^2 =0,32, p<0,0001, N= 332 (este trabajo); PP=7,6-0,02·PD, r^2 =0,38, p<0,001, N=41 (Noren et al. 2003).

Las mayores tasas de pérdida de peso y las mayores tasas metabólicas del elefante marino del sur podrían explicar sus menores tiempos de ayuno comparado con su congénere. Esto último sería especialmente cierto si existiera un nivel mínimo de reservas, sugerido en alrededor de un 70 % del peso inicial (Wilkinson & Bester 1990), a partir del cual los animales se vieran obligados a abandonar la playa para alimentarse en el mar. Mientras que los cachorros del elefante marino del sur ayunaron por un tiempo promedio de 39 días, (rango 13-59 días), la especie del norte lo hizo por alrededor de 62 días (rango 45-78 días) (Noren et al. 2003). En principio, las condiciones más rigurosas con temperaturas más bajas tanto en tierra como en el mar que afrontan los cachorros del elefante marino del sur, podrían explicar sus mayores tasas de utilización de las reservas corporales, las cuales a la vez implicarían menores tiempos de ayuno para el cachorro.

La pérdida de un kilogramo más rico en términos de su energía observada en cachorros más grasos al destete, al mismo tiempo explica su mayor tasa metabólica (Fig. III-16). En principio, cabría esperar que animales con una capa de grasa bien desarrollada presenten tasas metabólicas menores que aquellos con una menor capa de

grasa. Sin embargo, en el elefante marino del norte no se encontró relación entre el porcentual de grasa corporal y la tasa metabólica, en individuos examinados experimentalmente ayunando tanto en tierra como en el agua (Noren 2002). Asimismo, Bennett et al. (2007) informaron que cachorros de la foca gris (*Halichoerus grypus*) con mayores pesos y porcentajes de grasa al destete utilizaron sus reservas de grasa y energía a tasas mayores que aquellos menos pesados y menos grasos, y que animales alimentados experimentalmente (i.e. con mayor cantidad de recursos disponibles) utilizaron grasa y energía a tasas mayores que los que no fueron alimentados. Durante su ayuno, los cachorros de elefante marino del sur realizan inmersiones en chorrillos de agua dulce y en el mar, las cuales son cada vez más prolongadas a medida que avanza el período de destete (Arnbom et al. 1993). Las variaciones en la composición corporal tienen consecuencias en la flotabilidad del cachorro. Si bien una proporción mayor de grasa traería aparejadas desventajas para descender en la columna de agua, las mismas se verían globalmente compensadas en el ascenso y por tanto la energía utilizada sería similar entre cachorros con altos y bajos porcentajes de grasa. Sin embargo, los cachorros muy gordos podrían necesitar un esfuerzo mayor que aquellos más flacos para mantenerse en una posición dada en la columna durante un buceo, pudiendo de esa forma explicar sus mayores gastos de energía durante el ayuno. En la foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*), la estrategia de natación varió entre los destetados y los animales de un año, siendo más costosa en términos energéticos en los animales más grasos y por lo tanto con mayor flotabilidad (Noren et al. 2008b). Asimismo, las variación en la composición corporal de hembras de elefante marino del sur fue señalada por Fedak et al. (1994) como un factor importante en el comportamiento de buceo de las hembras de la especie. Webb et al. (1998) también señalaron la importancia de la flotabilidad en el buceo de juveniles de 1 y 2 años en la especie del

norte, mientras que la relación entre el porcentaje de grasa y las características del buceo en destetados del elefante marino del sur durante su primer viaje de alimentación fue comprobada por Biuw et al. (2003). Si bien los cachorros pasan sólo una parte de su tiempo en el agua, y con toda probabilidad en aguas poco profundas, es posible que una mayor capa de grasa, y de allí una mayor flotabilidad, expliquen los mayores gastos metabólicos observados en cachorros con una mayor proporción de grasa al destete.

En conclusión, tanto el peso de destete como la composición corporal al destete influyen en el tiempo de ayuno de los cachorros y el tipo de material utilizado durante ese ayuno. La capacidad de utilizar los materiales corporales, en relación con los disponibles, puede ser una adaptación crítica que permite a los cachorros de la especie ayunar en tierra durante el tiempo de maduración necesario previo a su primer viaje de alimentación. Los patrones variables en la utilización de energía y, hasta cierto punto, la diferencia en el tiempo de ayuno, pueden a su vez ser fundamentales para iniciar su primer viaje de alimentación con una capa de grasa adecuada que lo aísle del medio. Una vez en el mar, mayores pesos al destete permitirán mayores reservas absolutas que, combinadas con menores gastos por unidad de peso, brindarán un tiempo extra para la localización del alimento y, al menos en principio, una mayor probabilidad de supervivencia.

CAPÍTULO IV

TRANSFERENCIA DE NUTRIENTES DURANTE LA LACTANCIA

IV. 1. INTRODUCCIÓN

El crecimiento y la reproducción de un animal involucran costos de energía que superan los necesarios para sus funciones de mantenimiento. La energía invertida en una temporada dada puede tener consecuencias en la supervivencia del animal, en su capacidad futura para reproducirse y/o en su crecimiento (Clutton-Brock 1984, Daan et al. 1996). El tamaño de un animal tiene una importancia fundamental en los posibles modelos reproductivos adoptados por una especie e influye en las formas en que se invierte la energía durante la reproducción entre diferentes especies (e.g Western 1979, Western & Ssemakula 1982, Costa 1991, 1993, Costa &Williams 1999) y también dentro de una misma especie (e.g. Martin 1987, Dobson & Michener 1995, Fedak et al. 1996, Crocker et al. 2001). Además del tamaño, la composición corporal es un factor a tener en cuenta no sólo en aquellas especies que reservan toda o gran parte de la energía que será utilizada durante la reproducción (McNamara & Houston 1996), sino también en las especies cuyas reservas al inicio de la misma representan sólo una pequeña porción del total de la energía utilizada durante esa etapa (Drent & Dann 1980).

La reproducción en los mamíferos tiene un alto costo energético (Gittleman & Thompson 1988) y el esfuerzo que demanda parece haber tenido una influencia importante en el comportamiento y en los modelos reproductivos adoptados por diferentes especies (Thompson 1992). Entre los pinnípedos, el modelo reproductivo adoptado por fócidos y otáridos se diferencia principalmente después de la parición del cachorro. En ambos grupos la concepción se produce en la temporada previa, el embrión tiene una fase de diapausa y su desarrollo se produce en alrededor de (8-9) meses, tiempo durante el cual la madre se alimenta en el mar (Boyd 1991, Costa 1991). Luego del parto, el modelo de lactancia adoptado por ambos grupos se diferencia notablemente, y esta diferencia está conectada con el tamaño de las madres, y su

consecuente capacidad para reservar nutrientes (Costa 1991, 1993, Costa & Williams 1999). En los otáridos, las hembras permanecen con su cría sólo durante la primera semana, luego de lo cual la madre intercala viajes de alimentación en el mar con el amamantamiento de su cachorro en tierra. El período de lactancia dura desde un mínimo de 4 meses hasta un máximo de 3 años (Costa 1991, 1993). En contraposición, antes de parir los fócidos son capaces de reservar todo o gran parte de lo necesario para afrontar el crecimiento del cachorro y el metabolismo de la madre. La hembra ayuna durante el período de lactancia, que es comparativamente mucho más corto, entre un mínimo de 4 días en la foca capuchina (*Cystophora cristata*) (Bowen et al. 1985) y alrededor de 40-45 días en la foca de Weddell (*Leptonychotes weddelli*) (Tedman & Green 1987). Si bien algunos fócidos, como por ejemplo la foca común (*Phoca vitulina*), la foca marbreada (*Phoca hispida*) y la foca de Weddell (*Leptonychotes weddelli*), se alimentan durante la lactancia, la mayor parte de la inversión en el cachorro se realiza a expensas de las reservas de la madre.

En los fócidos, la separación temporal y espacial de las actividades de alimentación en el mar y reproducción en la tierra impone una serie de limitaciones a la duración y magnitud del esfuerzo que podrán realizar durante la reproducción (Crocker et al. 2001). Si bien los costos reproductivos de la hembra incluyen aquellos relacionados con la gestación y la lactancia, estos últimos representan la mayor parte del esfuerzo de la madre (Costa 1993). Del total de la energía disponible una vez en tierra, una hembra podría maximizar aquella utilizada para la producción de leche y el crecimiento de su cachorro, mediante la reducción de sus costos metabólicos y el aumento de la tasa de transferencia de nutrientes a su cachorro (Fedak & Anderson 1982, Costa 1991, 1993). Aumentando esta tasa y por tanto acortando su tiempo en tierra, un animal reducirá la proporción de energía utilizada para cubrir los costos de

mantenimiento y aumentará la proporción de energía que puede ser provista a su cría. Dado que la producción de leche se relaciona con el tamaño de la hembra (Brody 1945, Linzell 1972), las hembras de mayor tamaño podrían tener la capacidad de transferir los nutrientes en forma más eficiente. Sin embargo, esto dependerá también de que la tasa de transferencia sea mayor que el incremento en sus costos metabólicos absolutos, que son a la vez una consecuencia ineludible de su mayor tamaño.

Como en otras especies de fócidos, durante su ciclo de vida anual el elefante marino del sur tiene dos períodos en tierra, cuando se reproduce y muda, y dos fases de alimentación pelágica en el mar. Las reservas de la hembra cuando arriba para reproducirse funcionan ciertamente como una despensa finita, a partir de la cual los costos de mantenimiento y el crecimiento de su cría deben ser satisfechos. El peso de la hembra al arribar a la colonia y sus reservas de energía son muy variables (Fedak et al. 1996). Es por ello que el tamaño de la hembra determinará en gran medida la cantidad de recursos que transferirá a su cachorro, pero también influirá en sus costos metabólicos de mantenimiento. A su vez, las madres que tengan un tamaño similar, pero diferente composición corporal al arribar a la colonia, tendrán distinta capacidad para transferir un recurso determinado (Carlini et al. 2004).

La decisión de invertir en una temporada dada, cuánto invertir y qué invertir, dependerá entonces de una serie de balances que contemplen la producción de un cachorro viable, los costos necesarios para producirlo y la relación de estos costos con la posibilidad futura de reproducción de la madre. Todo esto en principio dependerá del total de las reservas de energía presentes al arribo, de su uso proporcional, y de limitantes vinculadas con el uso de la proteína y la grasa corporales, que a su vez dependerá de la composición corporal al arribo.

En el presente capítulo, se examinan los costos totales de la lactancia en relación con las reservas corporales de energía iniciales y la composición de estas reservas (en términos de grasa y proteína), cómo influyen en el crecimiento del cachorro y en la eficiencia en la transferencia de los recursos. Asimismo, se examinan las diferencias entre las temporadas estudiadas, su relación con las condiciones ambientales en el área durante la reproducción, y con la extensión del hielo en los lugares de alimentación.

IV. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1 Descripción general de la técnica de muestreo en el campo

La composición corporal medida mediante la técnica de dilución isotópica exige en todos los casos el conocimiento del peso y el total de agua corporal. En este trabajo, se realizaron las mediciones para los pares madre-cría el día del nacimiento del cachorro (1er procedimiento) y, en promedio, 19 días después, en una fecha cercana al final de la lactancia (2do procedimiento). Además, y dado que las hembras parten al mar cuando destetan a su cría, se realizó un muestreo el día de destete sólo para el cachorro (3er procedimiento).

Cada uno de estos procedimientos tiene a su vez dos partes. En la primera, el animal se pesa, se mide, se marca, se le toma una muestra de sangre y se le inyecta una cantidad conocida de agua pesada (ver secciones IV.2.6 a IV.2.9). En la segunda parte, que se realiza 3 a 4 horas más tarde, sólo se toma una segunda muestra de sangre.

IV.2.2 Captura de los animales e inmovilización

Durante las temporadas reproductivas 2001, 2002 y 2003, se realizaron recorridas diarias en el área de muestreo, marcando con color a las hembras que

acababan de arribar a la colonia. Estos animales se monitorearon diariamente hasta su día de parición. En total, se muestrearon 40 pares madre-cachorro, 11 en el año 2001, 15 en el año 2002 y 14 en el año 2003. En general en cada procedimiento primero se tomó el cachorro, el cual se alejó aproximadamente 3 a 4 metros del borde externo del harem, lo que produce que su madre lo siga. Una vez fuera del grupo, las hembras se inmovilizaron con una dosis intramuscular de clorhidrato de Ketamina (50 mg/ml), disponible comercialmente como Ketamina ® (Laboratorio Holliday), aplicando un dardo manualmente en la zona lumbar del animal. Sus cachorros se muestrearon sin anestesiarlos. El dardo tiene dos cámaras, una contiene la droga y la otra se presuriza con aire, lo que permite la evacuación del anestésico en forma automática una vez aplicado (Carlini et al. 2009a). Las dosis de Ketamina® empleadas en la primera toma al inicio de la lactancia (1er procedimiento) fueron las siguientes: 4,39 mg/kg ± 0,97 mg/kg (rango: 3,35-6,72); 3,32 mg/kg ± 0,57 mg/kg (rango: 2,51-4,57) y 4,07 mg/kg ± 0,78 mg/kg (rango: 3,02-6,00), para los años 2001, 2002 y 2003 respectivamente. Al final de la lactancia (2do procedimiento) se emplearon las siguientes dosis: 4,62 mg/kg ± 0,75 mg/kg (rango: 3,58-5,77); 3,82 ± 1,10 mg/kg (rango: 2,38-6,74) y 4,08 mg/kg ± 0,79 mg/kg (rango: 3,38-5,75), para los años 2001, 2002 y 2003 respectivamente. Se pudo comenzar a muestrear el animal entre 10 y 20 minutos después de aplicar el anestésico, y las dosis mencionadas anteriormente permitieron aproximadamente 30-50 minutos de trabajo con el animal anestesiado.

Para obtener la muestra de sangre 3-4 horas después de la inyección de agua pesada, tanto para el primer procedimiento como para el segundo, a la hembra se le inyectaron dosis mucho menores de droga (aproximadamente la mitad), dado que sólo era necesaria la extracción de una muestra de sangre, la que puede obtenerse con el animal ligeramente anestesiado.

IV.2.3 Técnica de pesado de los animales

Una vez que la hembra estaba anestesiada, se le pasaron correas ajustables alrededor del cuerpo en 7 puntos diferentes y se levantaron mediante un malacate unido a un trípode de duraluminio, como se observa en las Figs. IV-1 y IV-2. Los cachorros se pesaron sin anestesiarlos dentro de una bolsa de lona plastificada, levantándolos directamente entre dos personas como se describe en el Capítulo III. Todos los animales se pesaron con una balanza electrónica Challenger AZM (1000 ± 0,5 kg de capacidad).

Figura IV-1. Posición de las cuerdas ajustables y procedimiento de pesado de una hembra durante la lactancia. Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur.

Figura IV-2. Hembra de elefante marino del sur levantada mediante un malacate unido a trípode. Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur.

IV.2.4 Identificación de los animales, medidas y obtención de la muestra de sangre

En el primer procedimiento de cada toma, la madre y la cría se marcaron con marcas All Flex (Tipo Porcino) en la aleta posterior. En las hembras, y en ambos procedimientos, se tomaron medidas corporales (longitud estándar, longitud total, perímetro axilar y longitud curva) como se describe en el capítulo siguiente (Capítulo V, Fig. V-1). La muestra de sangre (en general 15 ml) se obtuvo por punción lumbar de la vena extradural intervertebral, utilizando agujas de 12 cm de largo y 1,5 mm de

diámetro (Hosp-Luer). Las madres se yerraron en el segundo procedimiento y los cachorros el día del destete siguiendo la metodología descripta por Ingham (1967).

IV.2.5 Cambios de peso durante la lactancia

Como se mencionó previamente, los pares madre-cachorro se pesaron en dos oportunidades, el día de parición (1er procedimiento) y, en promedio, 19 días más tarde (2do procedimiento). A su vez, el cachorro se pesó el día de su destete (3er procedimiento). Dado que la hembra parte al mar luego de destetar a su cachorro, el segundo procedimiento se realiza previo al destete y, como consecuencia, el tiempo entre tomas para el par madre-cría fue menor que la duración total de la lactancia. En este trabajo, el período entre los dos procedimientos para el par madre-cría representó en promedio el 88,8 %, 85,1 % y 85,4 % del período total de lactancia para las temporadas 2001, 2002 y 2003 respectivamente. Dado que la pérdida de peso de la madre no es lineal a lo largo de la lactancia y presenta valores más bajos al inicio y final de la misma (Carlini et al. 1997), la pérdida adicional de peso de la madre, desde el segundo procedimiento hasta el final de la lactancia, se estimó para cada hembra según Carlini et al. (1999):

(1) PA= (P2 · 0,01015 kg/kg·día) · D+(P2c · 0,0083 kg/kg·día · D)+DP

donde:

PA (kg): es la pérdida de peso de la hembra desde el segundo procedimiento hasta el final de la lactancia.

P2 (kg): es el peso de la hembra en el 2do procedimiento para los pares madre-cría.

P2c (kg): es el peso del cachorro en el 2do procedimiento

D: son los días entre el 2do procedimiento y el final de la lactancia para los pares madre-cría.

DP (kg): es la diferencia de peso del cachorro entre el 2do procedimiento y el 3er procedimiento.

0,01015: es pérdida de peso por unidad de peso (pérdida de peso específico), estimada en 9 hembras durante su ayuno en el período de muda.

0,0083: es la pérdida de peso por unidad de peso (pérdida de peso específico), estimada en 20 cachorros durante su ayuno posterior al destete.

El peso de las madres al final del período de lactancia (PF) se estimó simplemente como:

(2) PF (kg)=P2-PA,

IV.2.6 Inyección de agua pesada

Día de parición (1er procedimiento)

Con el objeto de conocer los niveles basales de óxido de deuterio, se obtuvo una muestra de sangre inicial en la madre (15 ml). Posteriormente se inyectó intramuscularmente una cantidad conocida de agua pesada (D_2O) (99,8 % de pureza nuclear). Dado que el isótopo se equilibra con el agua corporal 3 a 4 horas más tarde (Costa 1987), se recapturó la hembra y se obtuvo una segunda muestra de sangre luego de ese período. En las crías, y en este procedimiento, no se inyectó agua pesada. Las crías nacen con muy poca grasa y su composición corporal al nacimiento se supuso similar a aquella informada en un trabajo previo (Carlini et al. 2000, ver IV.2.9 *Composición corporal*). Las dosis de agua pesada inyectadas en las hembras durante esta toma fueron las siguientes: 0,027 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,005$ $g \cdot kg^{-1}$; 0,025 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,006$ $g \cdot kg^{-1}$; 0,034 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,008$ $g \cdot kg^{-1}$, para los años 2001, 2002 y 2003 respectivamente.

Cerca del final de la lactancia (2do procedimiento)

Se tomó una muestra de sangre tanto en la madre como en la cría y se midieron los niveles remanentes de óxido de deuterio como $^{2}H^{1}HO$ (en el caso de la hembra) y los niveles basales (en el caso del cachorro). Para los propósitos de la técnica, tanto en la madre como en su cría, esta muestra representa el nivel base de $^{2}H^{1}HO$ antes de la 2da inyección de agua pesada (en la hembra) o la primera (en el cachorro). Luego de obtenida esta muestra, se le inyectó agua pesada al par madre-cría, y se obtuvo una nueva muestra de sangre entre 3 y 4 horas después de la inyección, cuando el isótopo equilibra con el agua corporal. Las dosis de agua pesada inyectada fueron las siguientes:

Hembras: 0,039 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,006\ g \cdot kg^{-1}$; 0,047 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,015\ g \cdot kg^{-1}$; 0,058 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,014\ g \cdot kg^{-1,}$ para los años 2001, 2002 y 2003 respectivamente.

Cachorros: 0,054 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,09\ g \cdot kg^{-1}$; 0,058 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,011\ g \cdot kg^{-1}$; 0,066 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,017\ g \cdot kg^{-1,}$ para los años 2001, 2002 y 2003 respectivamente.

Destete del cachorro (3er procedimiento)

El día de destete del cachorro se obtuvo una muestra de sangre antes de la inyección de agua pesada y una segunda muestra fue tomada 3-4 horas más tarde como se describió previamente. Las dosis de agua pesada inyectadas en el cachorro al destete fueron 0,063 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,06\ g \cdot kg^{-1}$; 0,068 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,02\ g \cdot kg^{-1}$; 0,068 $g \cdot kg^{-1} \pm 0,02\ g \cdot kg^{-1,}$ para los años 2001, 2002 y 2003 respectivamente.

IV.2.7 Análisis de las muestras

Siguiendo el mismo procedimiento descripto en la sección III.2.2 del Capítulo II, las muestras de sangre se dejaron reposando en frascos herméticos durante 8 horas a 20°C. Luego de este período, se extrajo el suero y se centrifugó a 2500 rpm durante 15

minutos para lograr una mejor separación. El suero así obtenido, se almacenó a –20°C hasta su procesamiento.

Una vez en el laboratorio, las muestras se descongelaron y el agua se separó del suero por sublimación en vacío de una sub-muestra de suero previamente congelada con nitrógeno líquido. Las concentraciones de $^{1}H^{2}HO$ se midieron en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS) a partir del hidrógeno obtenido por reducción del agua obtenida con Zn a 500°C, en un espectrómetro de masas de colectores múltiples y doble sistema de introducción multipuerto para relaciones isotópicas (IRMS) (Finnigan, Delta-S) (Finningan Delta-s, McKinney) de acuerdo con la técnica descripta por Coleman et al. (1982) y modificatorias. Las concentraciones se expresan como desviaciones isotópicas δ (‰) definidas como:

$$\delta^{2}H = 1000 \; \frac{[^{1}H^{2}H/^{1}H_{2}]_{M} - [^{1}H^{2}H/^{1}H_{2}]_{R}}{[^{1}H^{2}H/^{1}H_{2}]_{R}} \; ‰$$

donde:

δ: desviación isotópica en ‰

$^{2}H^{1}H/^{1}H$: relación isotopica

M: muestra.

R: patrón internacional, Vienna Standard Mean Ocean Water (V-SMOW)

(V-SMOW; Craig 1957; Gonfiantini, 1978)

IV.2.8 Cálculo del total de agua corporal

Para las hembras en el primer y segundo procedimiento, y para sus crías en el segundo y tercer procedimiento, el agua corporal total se determinó a partir de la relación entre la cantidad de agua pesada inyectada y la lectura obtenida en la muestra

equilibrada, luego de sustraerle a esta lectura la lectura isotópica de la muestra de sangre previa a la inyección del isótopo, de acuerdo con la siguiente ecuación provista por Shoeller et al. (1980):

(3) AC = (D/MW) · (APE/100) · 18,02 · (Rest · (Lectura base -Lectura fin))$^{-1}$

donde:

AC (kg): es el total de agua corporal

D: gramos de D_2O inyectado

MW: es el peso molecular del D_2O

APE: es el porcentaje de enriquecimiento del D_2O inyectado

Rest: es el cociente de $^2H/H$ en el estándar e igual a 0,00015595

Lectura base: es la lectura antes de la inyección del D_2O

Lectura fin: es la lectura en la muestra equilibrada (3-4 horas después de la inyección del D_2O).

Dado que algunos átomos de la dosis inyectada se incorporan a los tejidos corporales, el método de dilución isotópica sobreestima el total de agua corporal (e.g. Nagy & Costa 1980, Oftedal & Iverson 1987). Es por ello que la estimación original del total de agua corporal se corrigió de acuerdo con la ecuación de regresión presentada por Reilly & Fedak (1990), para la cual:

(4) ACc= 0,382+0,965 · AC,

siendo el agua corporal medida (AC) la resultante de la ecuación (**3**), y ACc (kg) el agua corporal luego de la corrección.

En promedio, la sobreestimación del agua corporal por el método de dilución isotópica usando D_2O como marcador es de 2,8 % ± 0,9 % (Reilly & Fedak 1990).

IV.2.9 Composición corporal

Constituyentes corporales

La composición corporal de los cachorros al nacimiento se supuso similar a la informada en un trabajo previo para esta población (Carlini et al. 2000). En dicho trabajo se observó que, en relación a su peso, los cachorros de elefante marino del sur cuando nacen tienen un 2,6 % ± 1,9 % de grasa corporal, un 24,6 % ± 0,5 % de proteína y un 69,3 % ± 1,9 % de agua. Es por ello que en el presente trabajo los kilogramos de grasa, proteína y agua para las crías al nacimiento, se estimaron simplemente como el peso al nacimiento del cachorro multiplicado por la proporción media de grasa, proteína y agua (0,26; 0,24 y 0,69 respectivamente) medida por Carlini et al. (2000).

En las hembras durante el 1er y 2do procedimiento, y en los cachorros en el 2do y 3er. procedimiento, la composición corporal de cada individuo se calculó a partir del total de agua corporal corregida (ACc), y el peso del animal en cada muestreo de acuerdo a las ecuaciones provistas por Reilly & Fedak (1990) para las cuales:

% Grasa corporal= 105,1 − (1,47 · % agua corporal)

% Proteína corporal= (0,42 · % agua corporal) −4,75

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía durante la lactancia

Las reservas de energía el día de la parición y el día cercano al final de la lactancia en los pares madre-cría se estimaron a partir del peso de los animales y de su composición corporal. Dado que la segunda toma del par madre-cría (2do procedimiento) no coincide con el final de la lactancia, la pérdida adicional de peso (desde el 2do procedimiento hasta el final de la lactancia) se estimó para cada hembra a

partir de (**1**) y (**2**), mientras que la composición de la masa perdida se supuso similar a aquella efectivamente medida entre los dos muestreos realizados.

Para los cálculos de energía se utilizaron valores energéticos de 39,33 $Mj \cdot kg^{-1}$ para la grasa y 17,99 $Mj \cdot kg^{-1}$ para la proteína (Schmidt-Nelsen 1997), por lo cual:

(5) ECn=PCn · 17,99+GCn · 39,33

(6) EHn=PHn · 17,99+GHn · 39,33

(7) EHf=PHf · 17,99+GHf · 39,33

(8) ED=PD · 17,99+GD · 39,33

donde:

ECn (Mj): es la energía corporal del cachorro al nacimiento

EHn (Mj): es la energía corporal de la hembra el día del nacimiento de su cachorro

EHf (Mj): es la energía corporal de la hembra estimada al final de la lactancia

ED (Mj): es la energía corporal del cachorro el día del destete

PCn, PHn, PHf y PD: es la proteína expresada en kilogramos para cada uno de estos puntos.

GCn, GHn, GHf y GD: es la grasa corporal expresada en kilogramos para cada uno de estos puntos.

Los gastos totales de grasa, proteína y energía de la hembra durante la lactancia se estimaron simplemente como la diferencia entre la medida calculada el día de parición y aquella estimada al final de la lactancia. Asimismo, la ganancia de grasa, proteína y energía del cachorro se estimaron como la diferencia aritmética entre las reservas presentes al destete y aquellas estimadas al nacimiento.

La eficiencia global en la transferencia de nutrientes se estimó como el cociente entre la grasa, proteína o energía ganada por el cachorro, y la grasa, proteína o energía perdida por su madre.

IV.2.10 Temperatura

La temperatura se midió en la Base Jubany (distante 5 km del lugar de muestreo) por el Servicio Meteorológico Nacional como fue descripto en la sección III.2.3 del Capítulo anterior.

IV.2.11 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Statistica V.7.0. Se realizó la transformación angular (arco seno) para los valores de porcentajes y proporciones antes de tratarse estadísticamente. Al igual que en el Capítulo anterior se utilizó la prueba T de Student para determinar la diferencia entre medias de variables independientes, el análisis de la varianza (ANOVA) de una o dos vías para determinar la diferencia entre medias de más de dos grupos, regresiones lineales determinadas por el método de los mínimos cuadrados para determinar la relación entre diversas variables y el coeficiente de Correlación de Pearson para determinar la asociación entre pares de variables. Además, en este Capítulo, se utilizó el análisis de la covarianza (ANCOVA) con uno o dos factores y una covariable para conocer la respuesta de la variable dependiente después de ser ajustada por una covariable dada.

La normalidad de los datos se comprobó a partir del test de Kolmogorov-Smirnov, mientras que la homogeneidad de la varianza se verificó a partir del test de Levene.

Los resultados se consideraron significativamente diferentes a un nivel de probabilidad $P<0,05$

IV. 3. RESULTADOS

IV.3. 1 Cambios de peso durante la lactancia

Hembras

En la Tabla IV-1 se muestran los datos del peso inicial después de parir, la pérdida de peso y la duración de la lactancia para las tres estaciones estudiadas. Tomando en cuenta las tres estaciones, después de parir las 40 madres pesaron en promedio 689 kg ± 129 kg (rango 468-975 kg) y perdieron 241 kg ± 48 kg (rango 156-358 kg) a lo largo de los (22,5 ± 2,3) días (rango 19-28 días) de lactancia. Esto representó una pérdida diaria de 10,6 kg/día ± 1,6 kg/día (rango 6,4-14,3 kg/día). Al final de la lactancia, el peso estimado de los animales fue 448 kg ± 93 kg (rango 293-677 kg), después de perder un 35 % ± 4 % (rango 25- 43%) de su peso al inicio de la lactancia.

Para analizar si existieron diferencias significativas en el peso inicial de las hembras, su pérdida de peso total a lo largo de la lactancia, su tasa de pérdida de peso, su porcentaje de peso perdido o la duración de la lactancia, entre las temporadas estudiadas o en relación al sexo del cachorro, se empleó un ANOVA de dos vías utilizando el sexo del cachorro y la temporada como factores, y cada una de las variables mencionadas arriba ingresadas como variable dependiente. Los resultados de estas cinco comparaciones indicaron que en ningún caso existieron diferencias significativas en la variable dependiente explorada, ya sea en relación con la temporada o al sexo, ni tampoco hubo interacción entre el sexo y el año. Los resultados obtenidos del ANOVA de dos vías, enumerados de esta forma [diferencia entre años (EA), entre sexos (ES) e interacción sexo·año (I)] para las diferentes variables dependientes examinadas fueron los siguientes:

Peso después de parir: EA: $F_{(2,34)}$ =0,16, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=2,7, P>0,1; I: $F_{(2,34)}$=0,01, P>0,1

Pérdida de peso total (kg): EA: $F_{(2,34)}$ =0,2, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=2,1, P>0,1, I: $F_{(2,34)}$=0,01, P>0,1.

Pérdida de peso diaria (kg/día): EA: $F_{(2,34)}$ =0,1, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=0,8, P>0,1; I: $F_{(2,34)}$=0,2, P>0,1

% de pérdida de peso: EA: $F_{(2,34)}$ =0,1, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=0,0, P>0,1; I: $F_{(2,34)}$=0,3, P>0,1

Duración de la lactancia: EA: $F_{(2,34)}$=0,4, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=0,7, P>0,1, I: $F_{(2,34)}$=0,1, P>0,1

Tabla IV-1. Peso después de parir, pérdida de peso y duración de la lactancia en hembras de elefante marino del sur, en la Isla 25 de Mayo, Antártida, durante las temporadas 2001, 2002, 2003. Los datos se presentan con promedio ± 1 desvío estándar

	Año	Madres de cachorros macho	Madres de cachorros hembra	Sexos combinados
Peso después de parir (kg)	2001	707,3 ± 87,3; n=6	649,6 ±88,5; n=5	681,1±88,6; n=11
	2002	710,1±143,2; n=9	634,9±149,1; n=6	680,0±145,3; n=15
	2003	738,1±119,0; n=8	661,2±172,5; n=6	705,1±143,6; n=14
Peso al final de la lactancia (kg)	2001	468,9 ±64,5; n=6	420,9 ± 59,7; n=5	447,1±64,3; n=11
	2002	459,6±111,1; n=9	413,3± 88,2; n=6	441,1±101,9; n=15
	2003	476,5±91,9; n=8	431,3±128,5; n=6	457,2±106,9; n=14
Pérdida de peso (kg)	2001	238,4±33,1;n=6	228,7±34,5; n=5	234,0±32,4;n=11
	2002	250,6 ±52,0; n=9	221,6±62,0; n=6	239,0±56,0; n=15
	2003	261,6 ±51,6; n=8	229,8±52,3; n=6	248,0±52,5; n=14
Pérdida de peso (kg/día)	2001	10,6±1,4;n=6	10,4±1,2; n=5	10,5±1,2; 11
	2002	10,9±1,5; n=9	10,1±1,7; n=6	10,6±1,6; 15
	2003	11,3±1,6; n=8	10,2±2,4; n=6	10,8±1,9; 14
Pérdida de peso (%)	2001	33,8±3,1;n=6	35,2±2,5; n=5	34,4±2,8; n=11
	2002	35,7±5,2; n=9	34,7±2,0; n=6	35,3±4,1; n=15
	2003	35,6 ±4,8;n=8	35,1±3,6; n=6	35,4±4,2; n=14
Duración de la lactancia (días)	2001	22,5±1,4	22,0±1,9	22,3±1,6
	2002	22,9±2,4	21,7±2,5	22,4±2,4
	2003	23,1±2,9	22,8±2,9	23,0±2,8

El peso total perdido a lo largo de la lactancia, como así también la tasa de pérdida de peso, se relacionaron con el peso de la hembra después de parir (Figs. IV-1 y IV-2). A partir de un ANCOVA de dos vías, utilizando año y sexo como factores y el peso el día de parición de la hembra como covariable, se observó que no existieron diferencias significativas en las relaciones mostradas en las figuras con respecto a la temporada o al sexo del cachorro, ni hubo interacción entre el sexo y el año (ANCOVA P>0,05 todos los casos).

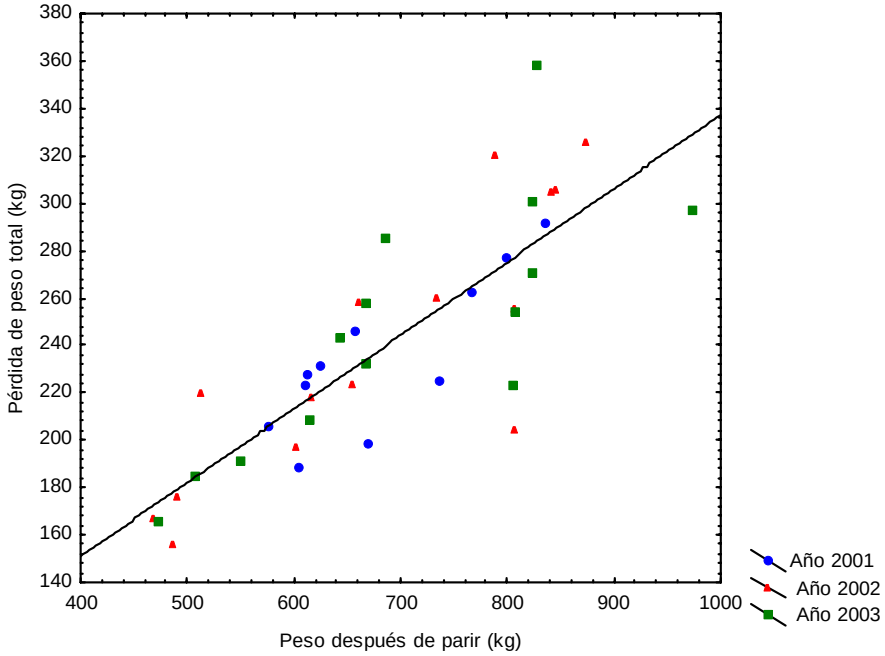

Figura IV-1
Relación entre el peso de la hembra después de parir (PA) y la pérdida de peso a lo largo de la lactancia (PP).
PP=26,9+0,31·PA, $F_{(1,38)}$= 81,3, P<0,0001, r^2=0,68.
Datos para 2001, 2002 y 2003 combinados.

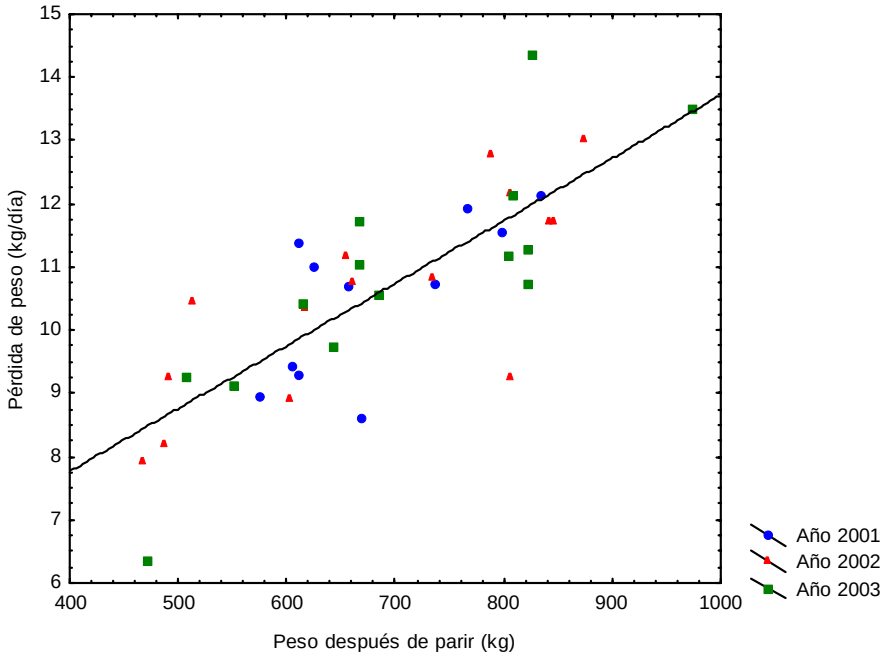

Figura IV-2
Relación entre el peso de la hembra después de parir (PA) y la pérdida de peso diaria a lo largo de la lactancia (PPD).
PPD=3,8+0,0099 ·PA, $F_{(1,38)}$= 65,1, P<0,0001, r^2=0,63.
Datos para 2001, 2002 y 2003 combinados.

Si bien las hembras con mayores pesos de arribo, perdieron más peso y a tasas diarias mayores que aquellas más livianas al arribo (Figs. IV-1 y IV-2), no perdieron una proporción mayor de su peso luego de parir, ni amamantaron a sus cachorros durante un período de tiempo significativamente mayor (Figs. IV-3 y IV-4).

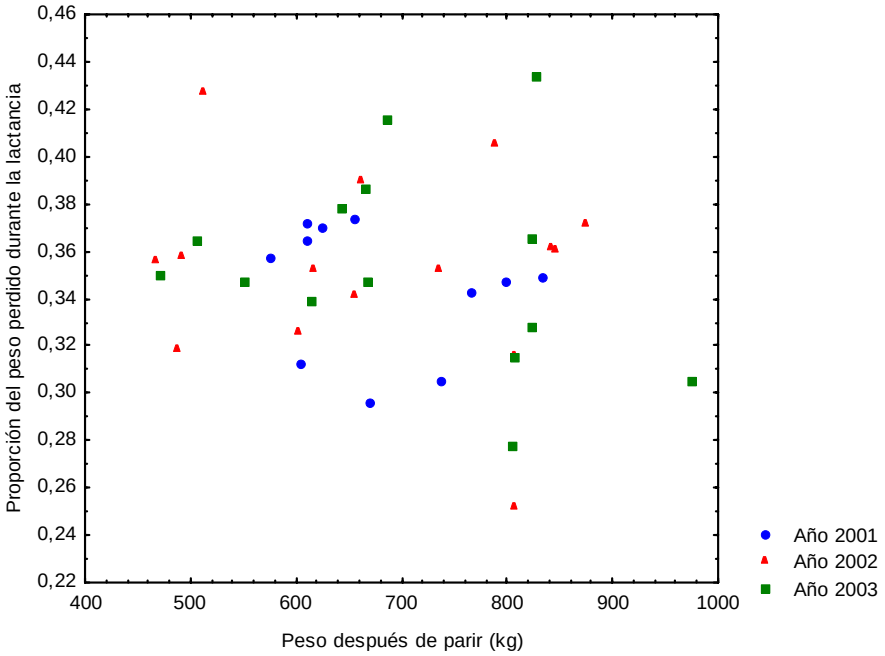

Figura IV-3
Peso de la hembra después de parir en relación a la proporción de peso perdido a lo largo de la lactancia. Datos para las temporadas 2001, 2002, 2003.

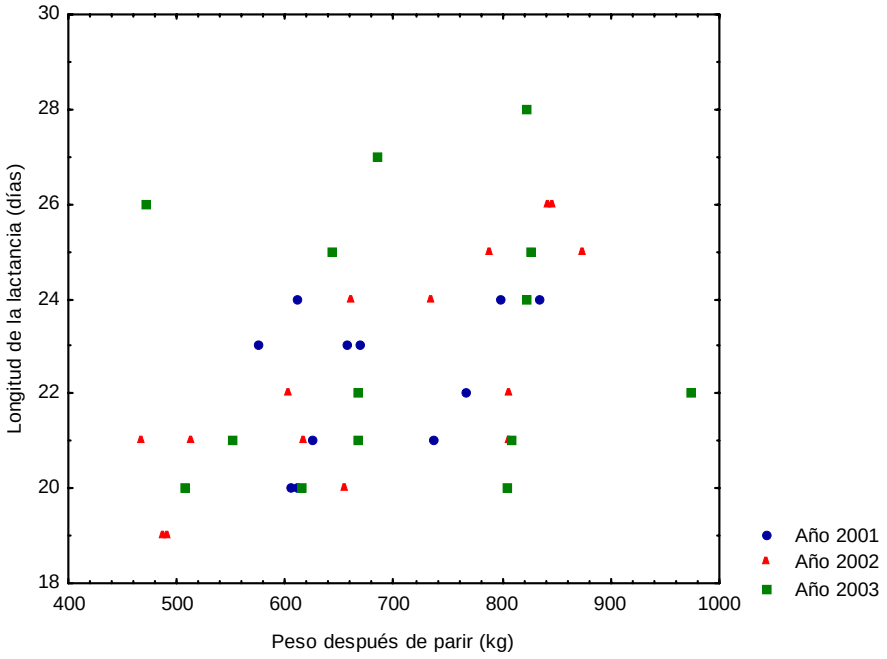

Figura IV-4
Peso de la hembra después de parir en relación con la duración de la lactancia en hembras del elefante marino del sur durante las temporadas 2001, 2002 y 2003.

Asimismo, las mayores pérdidas de peso de la hembra se relacionaron con mayores ganancias de peso de sus cachorros, explicando el 72 % en el año 2001, el 68 % para el 2002 y el 42 % para el año 2003 de su variación. La pendiente de esta relación fue diferente entre las temporadas (ANCOVA, $F_{(2,33)}$= 6,5, P<0,05), siendo mayor en el año 2001 en relación al 2003.

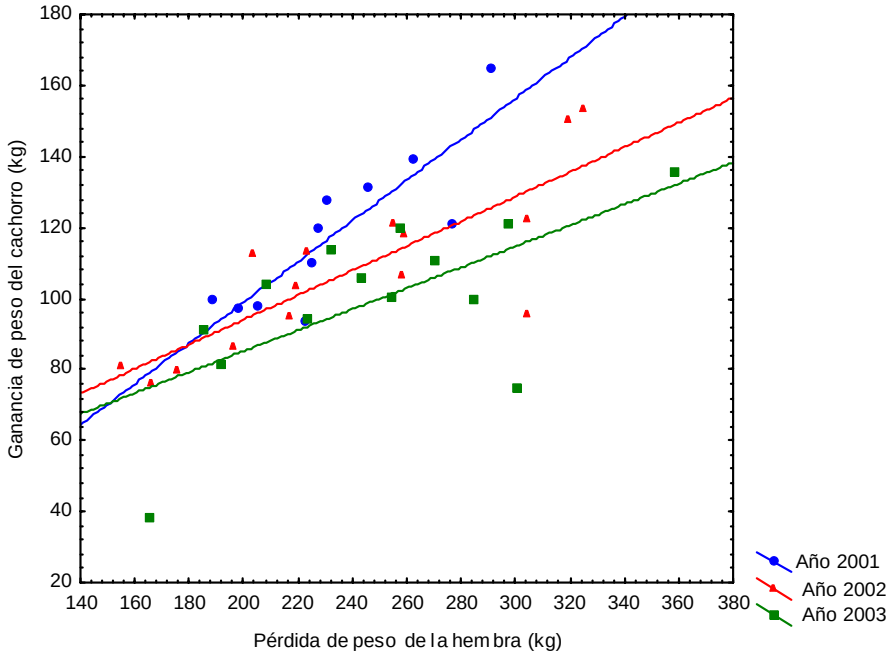

Figura IV-5
Relación entre la pérdida de peso de la hembra (PPH) y la ganancia de peso de su cachorro (GPC). Año 2001: GPC=15,8+0,57·PPH, $F_{(1,9)}$= 23,7, P<0,0001, r^2=0,72; Año 2002: GPC=24,7+0,34·PPH, $F_{(1,13)}$= 27,9, P<0,0001, r^2=0,68; Año 2003: GPC=26,2+0,29·PPH, $F_{(1,12)}$= 8,8, P<0,01, r^2=0,42

Cachorros

Los datos del peso de nacimiento, la ganancia de peso y la eficiencia en la ganancia de peso se muestran en la Tabla IV-2. En promedio, los cachorros nacieron con 50 kg y ganaron 108 kg durante sus 22,5 días de lactancia. El mayor peso registrado al destete fue 226 kg, un cachorro que incrementó 165 kg de peso en sólo 22 días de lactancia (7,5 kg/día). Por otro lado, el animal con menor peso de destete de aquellos tomados para este trabajo pesó 76 kg, después de haber ganado sólo 38 kg a lo largo de sus 26 días de lactancia (1,46 kg/día).

Tabla IV-2. Peso al nacimiento, al destete, ganancia de peso y eficiencia en la transferencia de peso en cachorros de elefante marino del sur, en la Isla 25 de Mayo, Antártida, durante las temporadas 2001, 2002, 2003. Los datos se presentan como promedio± 1 desvío estándar

	Año	Cachorros macho	Cachorros hembra	Sexos combinados
Peso de nacimiento (kg)	2001	55,1±5,8; n=6	49,3±5,8; n=5	52,5±6,3; n=11
	2002	47,4±7,7; n=9	45,8 ±4,6; n=6	46,7±6,5; n=15
	2003	54,1 ±8,3; n=8	47,6±6,9; n=6	51,3±8,2; n=14
Peso de destete (kg)	2001	177,3±28,0; n=6	163,3 ±19,5; n=5	170,9±24,4; n=11
	2002	158,5±25,3; n=9	148,0±29,1; n=6	154,3±26,4; n=15
	2003	158,2 ±21,8; n=8	140,7±33,6; n=6	150,7±27,7; n=14
Ganancia de peso (kg)	2001	122.2 ±27.3;n=6	114.0±14.6; n=5	118,4±21,8;n=11
	2002	111.1±20.3; n=9	102.3 ±28.8; n=6	107,6±23,5; n=15
	2003	104.1±18.6; n=8	93.1±30.2; n=6	99,4±23,8; n=14
Pérdida de peso (kg/d)	2001	5.5±1.4;n=6	5.2±0.5; n=5	5,4±1,2; 11
	2002	4.9±0.9; n=9	4.7±0.8; n=6	4,8±0,8; 15
	2003	4.5±0.9; n=8	4.2±1.6; n=6	4,4±1,2; 14
Eficiencia en la transferencia de masa(*)	2001	0.51 ±0.05;n=6	0.50±0.04; n=5	0,51±0,05; n=11
	2002	0.45 ±0.07; n=9	0.46 ±0.03; n=6	0,46±0,05; n=15
	2003	0.41 ±0.07;n=8	0.40±0.10; n=6	0,40±0,08; n=14

(*) Ganancia de peso del cachorro/pérdida de peso de su madre

Para analizar si existen diferencias significativas en el peso al nacimiento del cachorro, el peso de destete, la ganancia de peso, o la tasa diaria de ganancia de peso, entre las temporadas estudiadas o en relación con el sexo del cachorro, se utilizó un ANOVA de dos vías con el sexo del cachorro y la temporada como factores, y cada una de las variables nombradas arriba ingresadas como variable dependiente. Los resultados de estas cuatro comparaciones indicaron que en ningún caso hubo diferencias significativas en la variable dependiente explorada, ya sea en relación con la temporada o el sexo, ni tampoco hubo interacción entre el sexo y el año. Los resultados obtenidos del ANOVA de dos vías, enumerados de esta forma [diferencia entre años (EA), entre

sexos (ES) e interacción sexo·año (I)] para las diferentes variables dependientes examinadas fueron los siguientes:

Peso de nacimiento: EA: $F_{(2,34)}$ =2,4, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=3,7, P>0,05; I: $F_{(2,34)}$=0,5, P>0,1

Peso de destete: EA: $F_{(2,34)}$ =2,01, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=2,7, P>0,1; I: $F_{(2,34)}$=0,06, P>0,1

Ganancia de peso total (kg): EA: $F_{(2,34)}$ =2,7, P>0,1; ES: $F_{(1,34)}$=1,5, P>0,1, I: $F_{(2,34)}$=0,01, P>0,1.

Ganancia de peso diaria (kg/día): EA: $F_{(2,34)}$ =2,9, P>0,05; ES: $F_{(1,34)}$=0,8, P>0,1; I: $F_{(2,34)}$=0,02, P>0,1 .

En las tres temporadas los cachorros ganaron en promedio un 45% del peso perdido por sus madres (Tabla IV-2). La eficiencia en la ganancia de peso fue significativamente diferente entre las temporadas (ANOVA $F_{(2,34)}$=7,1, P<0,005), pero no varió entre los sexos (ANOVA $F_{(1,34)}$=0,0, P>0,5), ni existió interacción entre el sexo y el año (ANOVA $F_{(2,34)}$=0,1, P>0,5). Un análisis a posteriori demostró que los cachorros ganaron una mayor proporción del peso perdido por sus madres en el año 2001 en relación con el año 2003 (test de Tukey P<0,05).

Cuando se analiza la eficiencia en la transferencia de peso para todos los años en conjunto, las mayores ganancias de peso de los cachorros durante la lactancia se asociaron con una mayor eficiencia (Correlación de Pearson r=0,53, P<0,05). A su vez, las mayores duraciones de lactancia se relacionaron en forma inversa con la eficiencia en la transferencia de peso (Correlación de Pearson r=-0,67, P<0,05). Si se analizan los años en forma separada, las tendencias generales son las mismas. Sin embargo, para los años 2001 y 2002 sólo la duración de la lactancia está correlacionada significativamente (Correlación de Pearson r=-0,39 y r=-0,58 para los años 2001 y 2002 respectivamente), mientras que para el año 2003 las dos variables (ganancia de peso y duración de la

lactancia) se correlacionaron significativamente con la eficiencia (Correlación de Pearson r=0,61; r=-0,82; respectivamente).

Finamente, no hubo relación entre el peso de la hembra al arribo y la eficiencia en la transferencia de peso para ninguna de las estaciones tratadas por separado, ni cuando se combinaron los datos (P>0,1, las cuatro comparaciones) (Fig. IV-6).

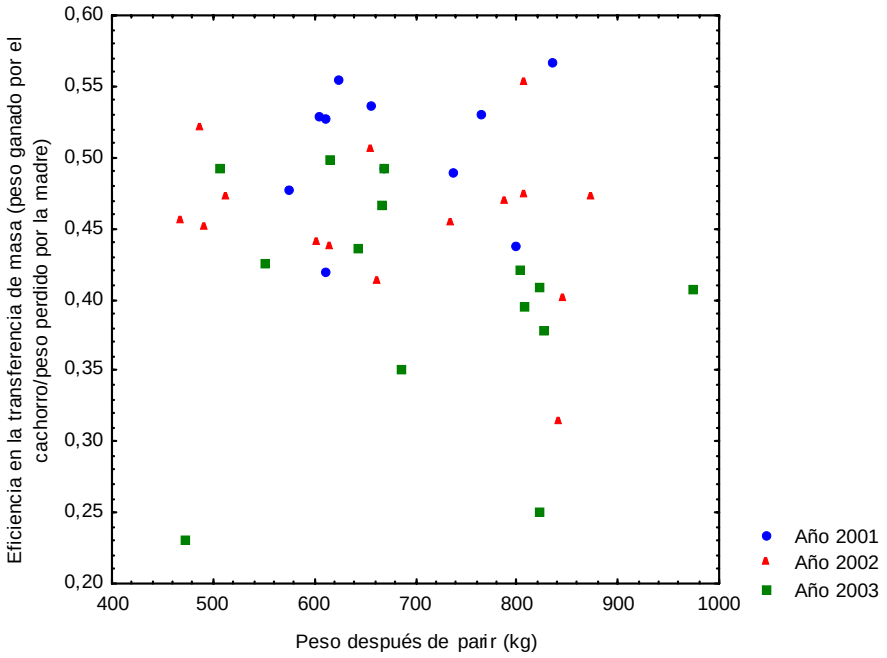

Figura IV-6 Eficiencia en la transferencia de peso (peso ganado por el cachorro/perdido por la hembra), en relación con el peso de la hembra después de parir, en el elefante marino del sur. Datos para las temporadas 2001, 2002 y 2003 en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

Variación interanual en el peso perdido por las hembras

Siete de las 11 hembras muestreadas en el año 2001 y 5 de las 15 hembras tomadas en el año 2002, volvieron a parir en el año i+1 (2002 y 2003 respectivamente). De estas 12 hembras, 11 pudieron ser recapturadas y pesadas (una hembra capturada en 2001 fue observada reproduciéndose al año siguiente pero no pudo ser recapturada). Siete incrementaron su peso el día de parición de una temporada a la siguiente, mientras que 4 presentaron pesos más bajos en la temporada i+1. Estas 11 hembras arribaron a la colonia al año siguiente con un aumento promedio de 22,6 kg ± 34,0 kg de peso. No

hubo diferencia significativa en el peso ganado por las hembras que retornaron entre los años 2001 y 2002 (22,2 ± 36,2), con respecto a las que retornaron entre 2002 y 2003 (23,1 ± 39,3) (t-test, t=-0,04, P>0,5). Tampoco existió diferencia significativa en el cambio de peso entre temporadas entre las hembras que parieron en el año i+1 cachorros machos o hembras (22,7 ± 36,7, n=5 vs. 22,6 ± 38,3 n=6, para madres que parieron machos y hembras respectivamente).

Se observó una relación positiva entre los cambios de peso de la hembra al arribo de una temporada a la siguiente (año i a año i+1), y los cambios en el peso perdido durante la lactancia entre temporadas (Fig. IV-7). Esto es, la diferencia entre años en el peso de las hembras el día de parición se relacionó con la diferencia interanual en la inversión total realizada durante la lactancia (ambas variables medidas en términos de cambios de peso). En esta relación la variable independiente explicó alrededor del 59 % de la variación observada en la pérdida de peso de las hembras entre temporadas (Fig. IV-7).

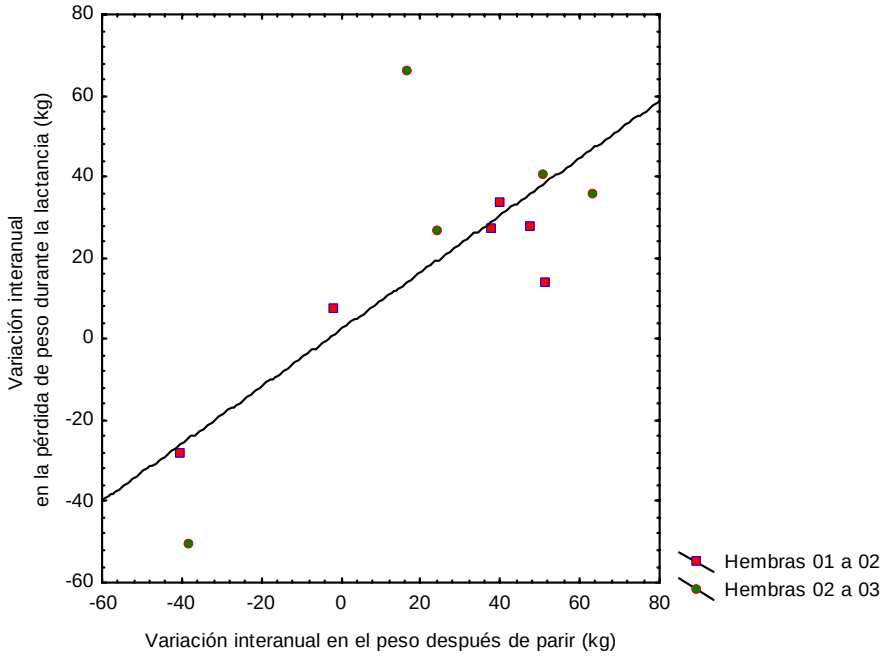

Figura IV-7
Relación entre la variación interanual en el peso de la hembras luego de parir (VI) y la variación interanual en el peso perdido durante la lactancia (PI). PI= 2,4+0,70·VI, $F_{(1,8)}$= 13,2, P<0,001, r^2=0,59. Datos de las hembras que regresaron del año 2001 al 2002 y del 2002 al 2003 combinados.

Asimismo, la variación interanual en el peso el día de parición de las hembras que retornaron de una temporada a la siguiente se correlacionó positivamente con la variación en la ganancia de peso de su cachorro durante la lactancia (Correlación de Spearman r=0,73, P<0,01).

IV.3.2. Composición corporal

Los datos de la composición corporal y los cambios en las reservas corporales a lo largo de la lactancia en las hembras capturadas durante las temporadas 2001 a 2003 se resumen en las Tablas IV-3 a IV-5.

Tabla IV-3. Año 2001. Cambios en las reservas de grasa, proteína, energía corporal y eficiencia en la transferencia de nutrientes de las hembras de elefante marino de sur que amamantaron cachorros machos o hembras. Datos de la colonia situada en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

	Hembras con cachorros macho (N=6)	Hembras con cachorros hembra (N=5)	Sexos combinados (N=11)
Grasa al inicio de la lactancia (%)	31,7±5,7	35,0±5,5	33,2±5,6
Grasa al inicio de la lactancia (kg)	221,5±26,3	228,6±54,2	224,7±39,1
Grasa al final de la lactancia (%)	18,1±7,6	21,8±7,7	19,8±7,5
Grasa al final de la lactancia (kg)	83,4±30,2	91,7±33,2	87,2±30,3
Grasa usada a lo largo de la lactancia (kg)	138,1±16,7	136,9±29,6	137,5±22,1
Proteína al inicio de la lactancia (%)	16,3±1,6	15,4±1,6	15,9±1,6
Proteína al inicio de la lactancia (kg)	116,0±23,3	99,3±13,5	108,4±20,5
Proteína usada durante la lactancia (kg)	20,9±5,0	18,8±2,6	20,0±4,0
Reservas de energía al inicio de la lactancia (MJ)	10800±987	10777±2190	10790±1551
Reservas de energía a final de la lactancia (Mj)	4993±1057	5055±1260	5021±1093
Energía usada a lo largo de la lactancia (Mj)	5087±703	5722±1163	5768±889
Densidad de energía del kilogramo perdido (Mj/kg)	24,4±1,4	24,9±1,6	24,6±1,4
Eficiencia en la transferencia de grasa (*)	0,35±0,06	0,42±0,12	0,38±0,09
Eficiencia en la transferencia de proteína (**)	0,83±0,11	0,69±0,24	0,77±0,18
Eficiencia en la transferencia de energía (***)	0,38±0,06	0,44±0,10	0,40±0,08

(*) Ganancia de grasa del cachorro/pérdida de grasa de la hembra
(**) Ganancia de proteína del cachorro/pérdida de proteína de la hembra
(***) Ganancia de energía del cachorro/pérdida de energía de la hembra

Tabla IV-4. Año 2002. Cambios en las reservas de grasa, proteína, energía corporal y eficiencia en la transferencia de nutrientes de las hembras de elefante marino del sur que amamantaron cachorros machos o hembras. Datos de la colonia situada en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

	Hembras con cachorros macho N=9	Hembras con cachorros hembra N=6	Sexos combinados N=15
Grasa al inicio de la lactancia (%)	29,1±1,4	29,2±3,5	29,1±2,3
Grasa al inicio de la lactancia (kg)	205,0±36,3	183,2±37,3	196,3±37,1
Grasa al final de la lactancia (%)	19,8±5,1	21,3±4,3	20,3±4,7
Grasa al final de la lactancia (kg)	92,7±37,7	88,9±29,8	91,2±33,7
Grasa usada a lo largo de la lactancia (kg)	112,4±31,5	94,4±13,3	105,2±26,7
Proteína al inicio de la lactancia (%)	17,1±0,4	17,0±1,0	17,0±0,7
Proteína al inicio de la lactancia (kg)	121,4±26,2	108,6±29,1	116,3±27,1
Proteína usada durante la lactancia (kg)	31,4±11,3	29,3±13,4	30,5±11,8
Reservas de energía al inicio de la lactancia (MJ)	10294±1888	9161±1895	9814±1904
Reservas de energía a final de la lactancia (Mj)	5266±1703	4923±1353	5129±1530
Energía usada a lo largo de la lactancia (Mj)	4983±1222	4237±679	4685±1077
Densidad de energía del kilogramo perdido (Mj/kg)	20,1±4,0	19,7±3,4	19,9±3,6
Eficiencia en la transferencia de grasa	0,48±0,17	0,55±0,14	0,51±0,16
Eficiencia en la transferencia de proteína	0,49±0,19	0,44±0,23	0,47±0,20
Eficiencia en la transferencia de energía	0,47±0,14	0,52±0,1	0,49±0,13

(*) Ganancia de grasa del cachorro/pérdida de grasa de la hembra
(**) Ganancia de proteína del cachorro/pérdida de proteína de la hembra
(***) Ganancia de energía del cachorro/pérdida de energía de la hembra

Tabla IV-5. Año 2003. Cambios en las reservas de grasa, proteína, energía corporal y eficiencia en la transferencia de nutrientes de las hembras de elefante marino del sur que amamantaron cachorros machos o hembras. Datos de la colonia situada en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

	Hembras con cachorros macho N=8	Hembras con cachorros hembra N=6	Sexos combinados N=14
Grasa al inicio de la lactancia (%)	31,1±2,3	28,7±4,4	30,1±3,5
Grasa al inicio de la lactancia (kg)	230,7±46,6	185,0±28,8	211,1±45,2
Grasa al final de la lactancia (%)	17,9±6,1	19,8±5,5	18,7±5,7
Grasa al final de la lactancia (kg)	87,9±42,2	86,9±42,2	87,5±40,5
Grasa usada a lo largo de la lactancia (kg)	142,9±51,1	98,1±35,2	123,7±49,1
Proteína al inicio de la lactancia (%)	16,5±0,7	17,2±1,3	16,8±1,0
Proteína al inicio de la lactancia (kg)	121,2±18,3	114,8±36,8	118,4±26,7
Proteína usada durante la lactancia (kg)	25,4±7,0	30,2±14,3	27,5±10,6
Reservas de energía al inicio de la lactancia (MJ)	11255±2110	9341±1714	10435±2120
Reservas de energía a final de la lactancia (Mj)	5178±1780	4939±1968	5076±1792
Energía usada a lo largo de la lactancia (Mj)	6077±1955	4401±1288	5359±1854
Densidad de energía del kg perdido (Mj/kg)	22,9±3,7	19,5±4,9	21,5±4,4
Eficiencia en la transferencia de grasa	0,34±0,07	0,53±0,28	0,42±0,20
Eficiencia en la transferencia de proteína	0,56±0,21	0,36±0,12	0,48±0,20
Eficiencia en la transferencia de energía	0,35±0,07	0,49±0,22	0,41±0,16

(*) Ganancia de grasa del cachorro/pérdida de grasa de la hembra
(**) Ganancia de proteína del cachorro/pérdida de proteína de la hembra
(***) Ganancia de energía del cachorro/pérdida de energía de la hembra

Reservas corporales al inicio de la lactancia

Tomando en cuenta las tres estaciones, hubo una gran variación en las reservas iniciales de grasa (134-286) kg, de proteína (70-181) kg y de energía corporal (6380-13567) Mj al comienzo de la lactancia (Tablas IV-3 a IV-5). Las reservas, en términos absolutos, de grasa, proteína y energía que las hembras tuvieron después de parir no fueron significativamente diferentes entre las temporadas estudiadas, ni en relación con el sexo de sus cachorros; y tampoco existió interacción entre el sexo y el año (ANOVA de 2 vías, $P>0,05$ para todos los casos).

La energía corporal al arribo de la hembra se relacionó positivamente con su peso luego de parir para los tres años estudiados (Fig. IV-8). Un ANCOVA utilizando el

año y el sexo del cachorro como factores, el peso después de parir de la hembra como covariable y la energía corporal como variable dependiente, mostró que existió diferencia significativa en la energía corporal al arribo entre las temporadas tratadas (ANCOVA, $F_{(2,33)}$= 4,7, P<0,05). A partir de un test a posteriori entre las temporadas, se observó que durante el año 2002 las hembras arribaron a la colonia con reservas menores que en el año 2001, luego de controlar la variable dependiente por el peso el día de parición (test de Tukey P<0,05). En consecuencia, si bien las hembras arribaron con reservas de energía absolutas similares en las diferentes temporadas, durante el año 2001 las hembras arribaron con reservas mayores en relación con su peso corporal de arribo que aquellas del 2002, lo cual se debió a sus mayores proporciones de grasa corporal (Tablas IV-3 y IV-4).

Por otro lado, los mayores pesos de las hembras después de parir no se relacionaron con un mayor porcentaje de grasa corporal para ninguna de las temporadas estudiadas (Fig. IV-9). Como se desprende del parrafo anterior el porcentaje de grasa corporal al arribo fue significativamente diferente entre los años, pero no lo fue en relación con el sexo del cachorro, ni hubo interacción entre el sexo del cachorro y la temporada (ANOVA 2 vías, $F_{(2,34)}$= 4,1, P<0,05, $F_{(1,34)}$= 0,0, P>0,1, $F_{(2,34)}$= 1,6, P>0,1 para años, sexos e interacción respectivamente). Utilizando la temporada como efecto principal, un análisis a posteriori demostró que durante el año 2001 las hembras arribaron con una mayor proporción de grasa que en el año 2002 (test de Tukey, P<0,05).

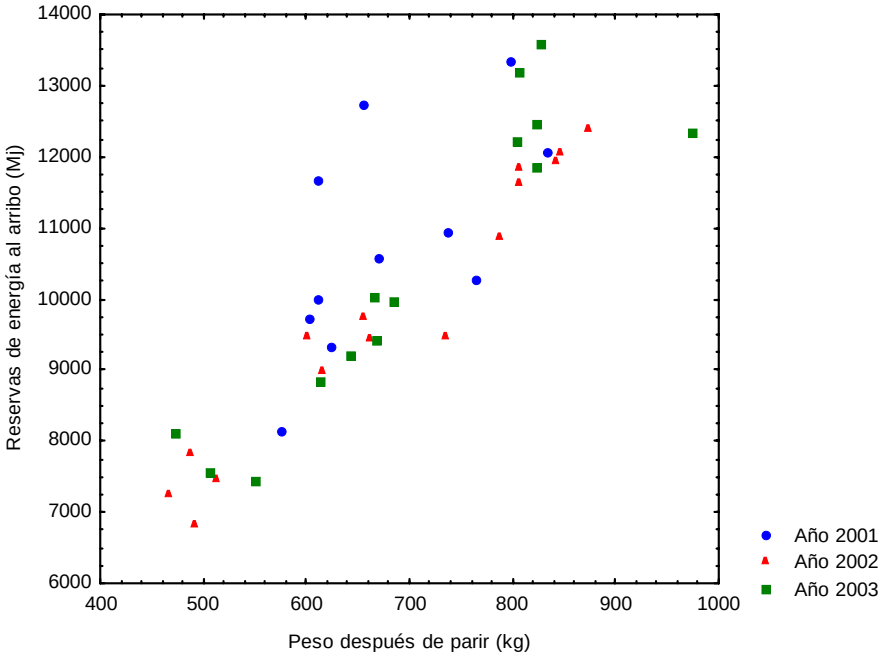

Figura IV-8
Relación entre el peso de la hembra el día de parición y su energía corporal. Año 2001: $F_{(1,9)}$= 5,6, P<0,05, r^2=0,39; Año 2002: $F_{(1,13)}$= 240,0, P<0,0001, r^2=0,95, Año 2003: $F_{(1,12)}$= 60,3 P<0,0001, r^2=0,83.

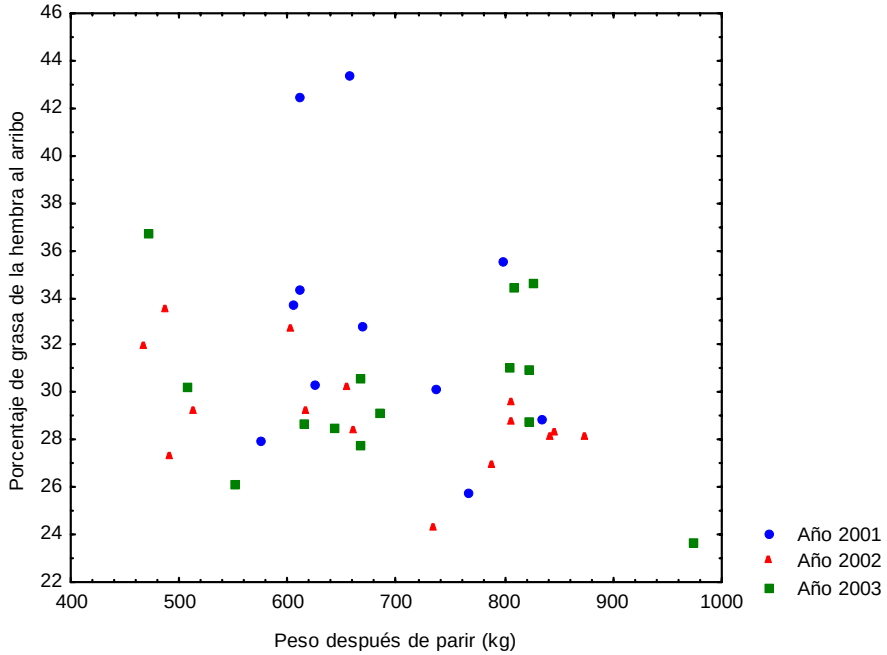

Figura IV-9
Peso de la hembra el día de parición en relación con su porcentaje de grasa.

Uso de la energía y las reservas corporales durante la lactancia

Durante la lactancia las hembras gastaron en promedio 5218 Mj ± 1402 Mj a una tasa diaria de (230 ± 53) Mj/día, o bien 6,49 ± 1,35 veces la tasa metabólica basal calculada a partir de la ecuación TMB (Mj/día)=0,293 · (Peso medio)^{0,75} (Kleiber 1975). Esta relación general entre el peso y la tasa metabólica realizada en mamíferos terrestres ha sido discutida y confirmada en las focas por Lavigne et al. (1986) y más adelante por Hunter et al. (2000).

En términos absolutos, existió una relación positiva entre la cantidad de reservas utilizadas durante la lactancia y aquellas presentes al arribo. En general, en los tres años de estudio, las reservas de energía de la hembra al arribo explicaron alrededor del 48% de la variación en la cantidad de energía utilizada durante la lactancia (Fig. IV-10). No existieron diferencias significativas en esta relación entre madres con cachorros macho u hembra, entre las temporadas estudiadas, ni hubo interacción entre el sexo del cachorro y la temporada (ANCOVA de 2 vías, P>0,05, los tres casos).

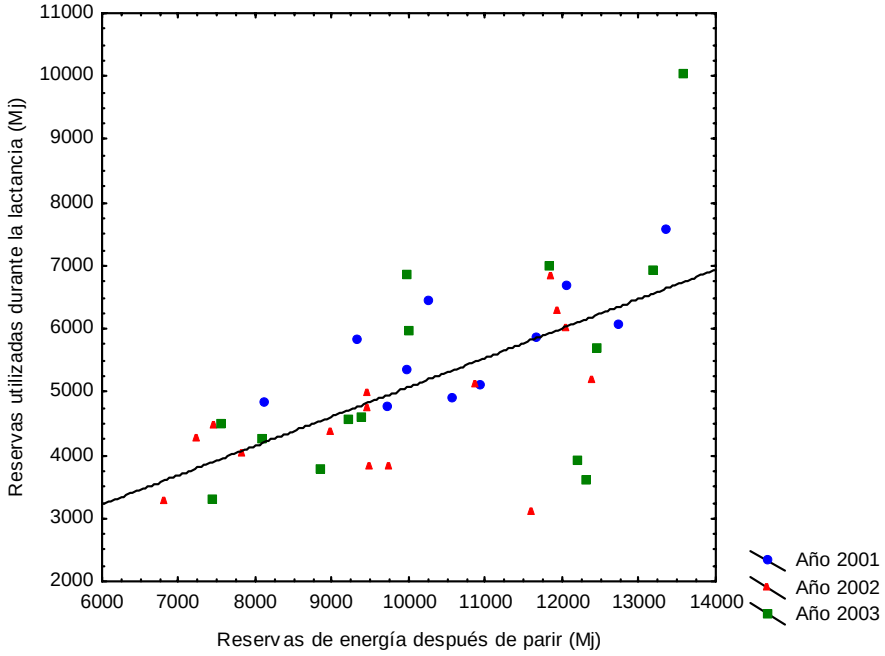

Figura IV-10
Relación entre las reservas de energía de la hembra después de parir (RE) y los gastos de energía durante la lactancia (GE). GE=431+0,46·RE, $F_{(1,38)}$= 34,9, P<0,0001, r^2=0,48. Datos para 2001, 2002 y 2003 combinados.

En promedio, las hembras utilizaron un 51 % ± 10 % de las reservas de energía presentes el día de parición. Si bien las hembras con mayores reservas de energía al arribo utilizaron mayores cantidades absolutas de energía (Fig. IV-10), no utilizaron una proporción mayor de las reservas presentes el día de parición (Fig. IV-11). Asimismo, la proporción de las reservas iniciales utilizadas por las madres no fue significativamente diferente entre las temporadas ni en relación con el sexo del cachorro, ni fue significativa la interacción (ANOVA de dos vías P>0,05, los tres casos).

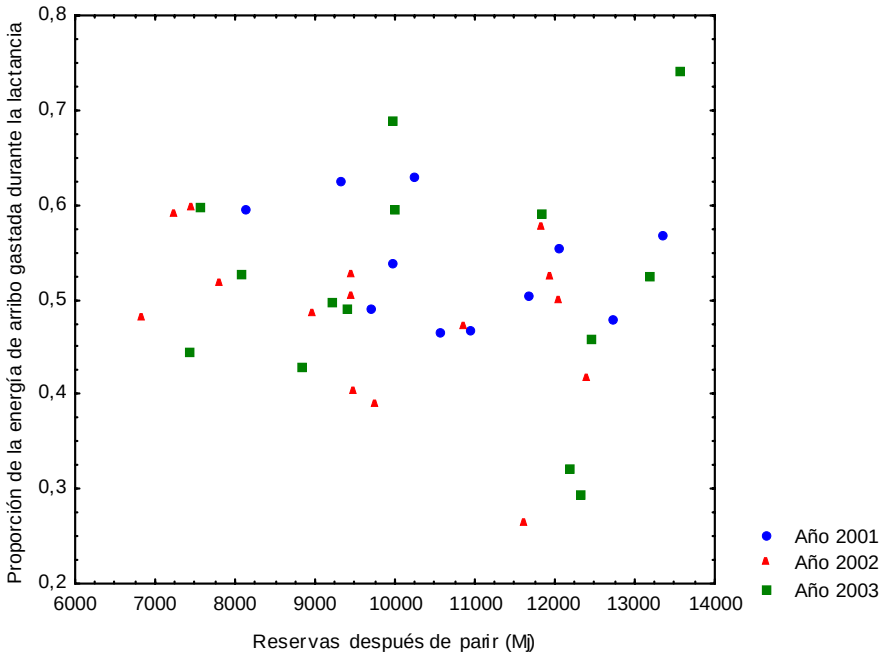

Figura IV-11
Reservas de energía de la hembra después de parir y proporción de esas reservas gastada durante la lactancia.

La cantidad de grasa utilizada durante la lactancia también se relacionó positivamente con la grasa presente en la hembra el día de parición (Fig. IV-12). Tomando en cuenta todas las temporadas, la grasa al arribo explicó un 38 % de la grasa utilizada a lo largo de la lactancia (Fig. IV-12). No existieron diferencias significativas en esta relación entre madres con cachorros macho o hembra, entre las temporadas estudiadas, ni hubo interacción entre el sexo del cachorro y el año (ANCOVA de 2 vías, P>0,05 los tres casos) (Tablas IV-3 a IV-5). Por otro lado, las hembras con mayores reservas de grasa al

arribo no utilizaron mayores proporciones de su grasa inicial a lo largo de la lactancia (Fig. IV-13).

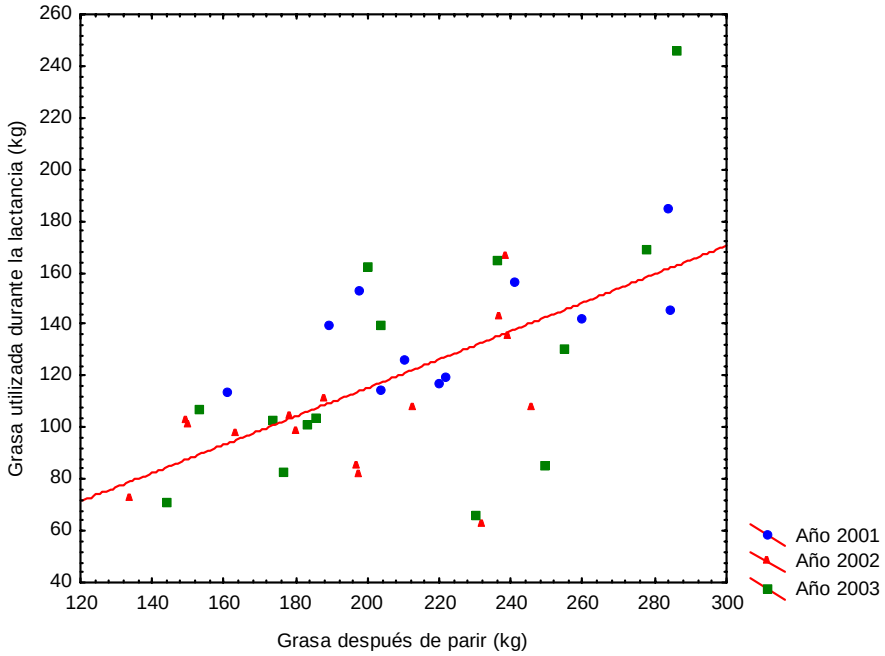

Figura IV-12
Relación entre las reservas de grasa de la hembra después de parir (RG) y los gastos de grasa durante la lactancia (GG).
GG=5,6+0,55·RG, $F_{(1,38)}$= 22,9, P<0,0001, r^2=0,38. Datos para 2001, 2002 y 2003 combinados

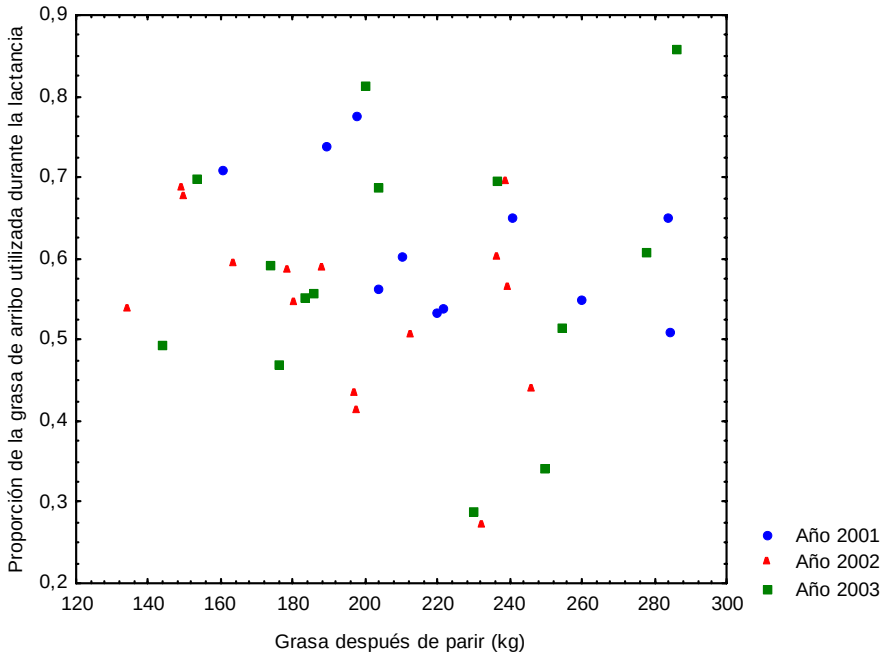

Figura IV-13
Reservas de grasa de la hembra después de parir y proporción de esa grasa utilizada durante la lactancia. Datos para las temporadas 2001, 2002 y 2003.

En promedio, la cantidad de grasa utilizada representó un 58 % ± 13 % de las reservas de grasa presentes al arribo. No hubo diferencia significativa en la proporción de grasa perdida por las hembras en relación con el sexo del cachorro, con las temporadas estudiadas, ni en la interacción (ANOVA de 2 vías P>0,05, los tres casos).

Las hembras con mayores reservas de proteína después de parir utilizaron mayor cantidad de proteína a lo largo de la lactancia. Cuando los datos se trataron en conjunto, la proteína de la hembra después de parir explicó un 53 % de la variación en el uso de la proteína durante la lactancia ($F_{(1,38)}$= 43,0, P<0,0001, r^2=0,53) (Fig. IV-14). A partir de un ANCOVA de 2 vías, se observó que esta relación difiere significativamente entre las temporadas (ANCOVA $F_{(2,33)}$= 4,8, P<0,05), no difiere significativamente en relación con el sexo del cachorro, y no existió interacción entre el sexo y el año (P>0,05, ambos casos). Un análisis a posteriori entre las temporadas mostró que las hembras en el año 2001 usaron una menor cantidad de la proteína corporal de arribo en relación con las temporadas 2002 y 2003 (Test de Tukey P<0,05) (Tablas IV-3 a IV-5).

En promedio, las hembras utilizaron un 23 % ± 6% de las reservas de proteína presentes a su arribo a la colonia (Fig. IV-15). La proporción de la proteína utilizada por las hembras durante la lactancia fue diferente entre las temporadas estudiadas, pero no varió en relación al sexo del cachorro ni existió interacción entre el sexo y el año (ANOVA de 2 vías, Año: $F_{(2,34)}$=5,4, P<0,01; Sexo: $F_{(1,34)}$=1,1, P>0,05; Interacción: $F_{(2,34)}$=0,5, P>0,05). Un análisis posterior entre las temporadas mostró que durante el año 2002 las hembras utilizaron una proporción mayor de sus reservas de proteína que aquellas hembras que amamantaron durante el año 2001 (Test de Tukey P<0,05) (Tablas IV-3 a IV-5).

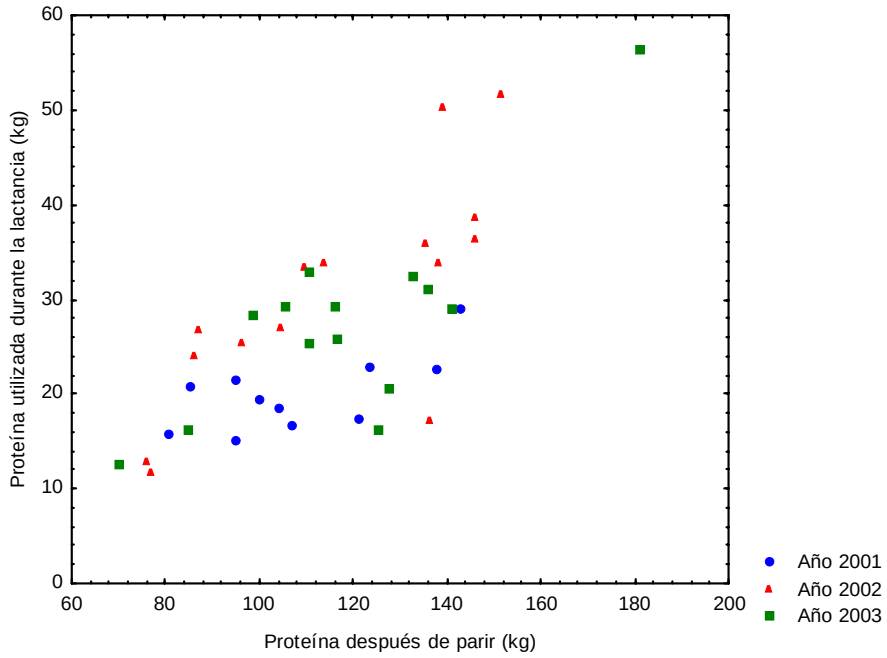

Figura IV-14. Relación entre el peso de la hembra después de parir y su energía corporal. Año 2001: $F_{(1,9)}$= 7,6, P<0,05, r^2=0,46; Año 2002: $F_{(1,13)}$= 17,9, P<0,001, r^2=0,58, Año 2003: $F_{(1,12)}$= 19,6, P<0,001, r^2=0,62.

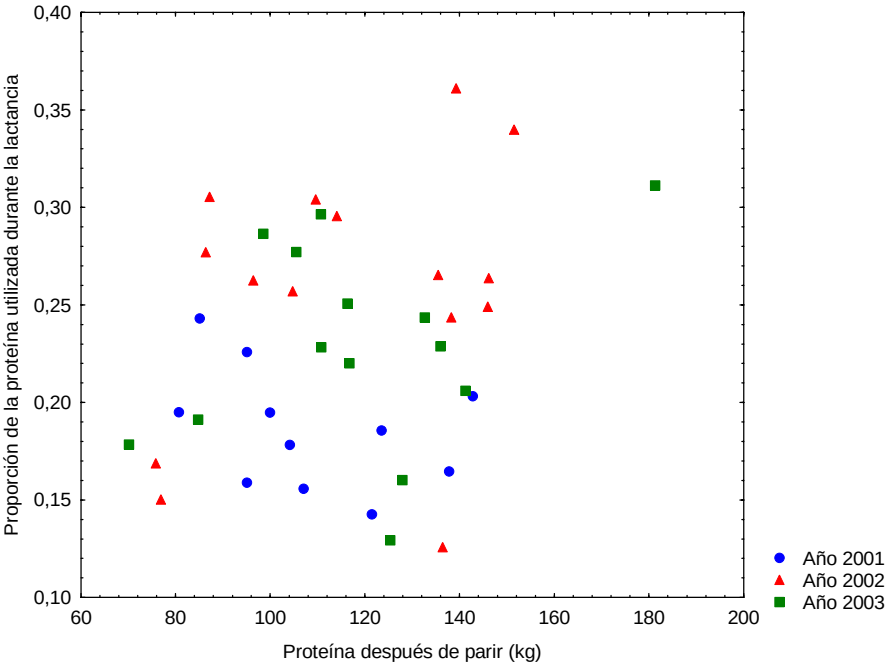

Figura IV-15 Reservas de proteína de la hembra después de parir y proporción de esa proteína utilizada durante la lactancia. Datos para las temporadas 2001, 2002 y 2003.

La densidad de energía del kilogramo perdido por la hembra no se relacionó ni con su peso el día de parición ni con las reservas de energía al inicio de la lactancia ($F_{(1,38)}$=0,2, P>0,05; $F_{(1,38)}$=0,2, P>0,05 respectivamente). Sin embargo, las hembras con mayor porcentaje de grasa al inicio de la lactancia perdieron un kilogramo con mayor

densidad de energía durante la lactancia que aquellas menos grasas ($F_{(1,38)}$=25,0, P<0,0001, r^2=0,40) (Fig. IV-16). No hubo diferencia significativa en esta relación (ANCOVA de 2 vías, para las temporadas, el sexo de los cachorros, ni la interacción, P>0,05 en los tres casos).

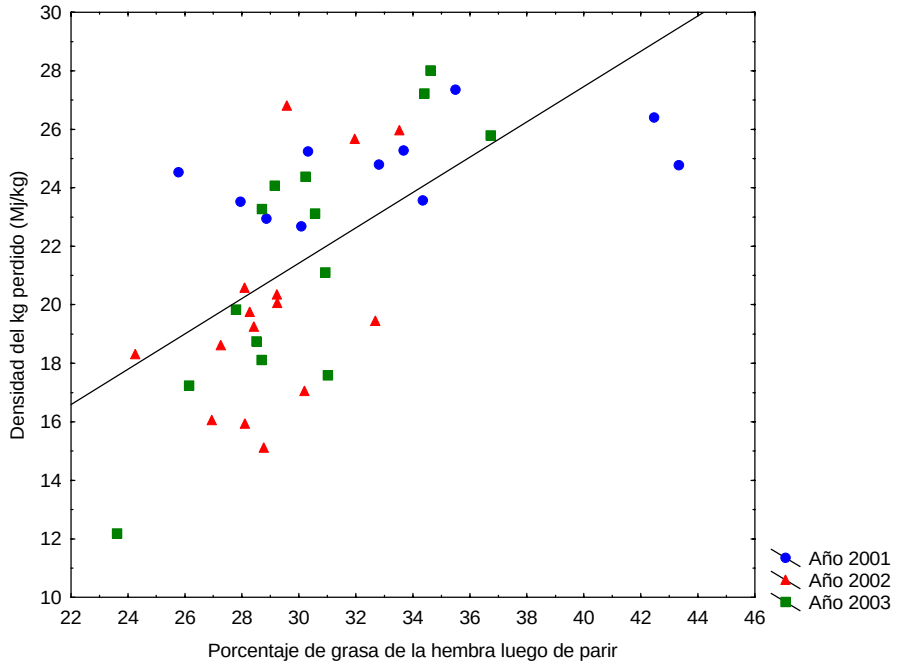

Figura IV-16
Relación entre la composición corporal (% de grasa) de la hembra luego de parir (%G) y la densidad del kilogramo perdido durante la lactancia (Mj/kg) (δ).
δ=3,3+0,3·%G, $F_{(1,38)}$= 25,0, P<0,0001, r^2=0,40.
Datos para 2001, 2002 y 2003 combinados

Ganancia de reservas y energía en los cachorros

Los datos de la composición corporal y las ganancias de proteína, grasa y energía a lo largo de la lactancia en los cachorros capturados durante las temporadas 2001 a 2003 se resumen en las Tablas IV-6 a IV-8.

Tabla IV-6. Año 2001. Ganancia de grasa, proteína y energía corporal en cachorros de elefante marino del sur. Datos de la colonia situada en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

	Cachorros macho (N=6)	Cachorros hembra (N=5)	Sexos combinados (N=11)
Grasa al destete (%)	27,8±2,6	35,3±6,6	31,2±6,0
Grasa al destete (kg)	49,6±10,5	57,6±13,2	53,2±11,9
Ganancia de grasa (kg)	48,2±10,5	56,3±13,0	51,9±11,9
Ganancia de proteína (kg)	17,2±4,3	12,8±4,4	15,2±4,7
Ganancia de energía (Mj)	2205±477	2443±470	2313±467
Reservas de energía al destete (Mj)	2506±480	2713±498	2600±476
Densidad de energía del kilogramo ganado (Mj/kg)	18,1±1,1	21,5±3,6	19,6±3,0

Tabla IV-7. Año 2002. Ganancia de grasa, proteína y energía corporal en cachorros de elefante marino del sur. Datos de la colonia situada en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

	Cachorros macho (N=9)	Cachorros hembra (N=6)	Sexos combinados (N=15)
Grasa al destete (%)	32,4±4,4	35,4±5,6	33,6±5,0
Grasa al destete (kg)	51,3±12,3	53,7±19,3	52,3±14,8
Ganancia de grasa (kg)	50,1±12,2	52,5±19,3	51,0±14,8
Ganancia de proteína (kg)	13,8±2,9	10,9±1,9	12,7±2,9
Ganancia de energía (Mj)	2219±497	2259±789	2235±603
Reservas de energía al destete (Mj)	2478±516	2509±790	2491±613
Densidad de energía del kilogramo ganado (Mj/kg)	20,0±1,9	21,8±1,7	20,7±2,0

Tabla IV-8. Año 2003. Ganancia de grasa, proteína y energía corporal en cachorros de elefante marino del sur. Datos de la colonia situada en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo.

	Cachorros macho (N=8)	Cachorros hembra (N=6)	Sexos combinados (N=11)
Grasa al destete (%)	29,9±4,6	32,9±7,6	31,2±6,0
Grasa al destete (kg)	47,6±11,8	47,8±17,7	47,7±14,0
Ganancia de grasa (kg)	46,2±11,7	46,5±17,6	46,3±13,9
Ganancia de proteína (kg)	13,2±3,1	10,3±4,4	11,9±3,8
Ganancia de energía (Mj)	19,8±2,9	21,4±3,3	20,5±3,1
Reservas de energía al destete (Mj)	2349±490	2274±746	2317±587
Densidad de energía del kilogramo ganado (Mj/kg)	2053±468	2014±722	2037±565

Como era de esperar dadas las importantes variaciones en el peso al destete (76-225) kg (Tabla IV-2), los cachorros mostraron un amplio rango en la cantidad de reservas de grasa (16-86) kg, proteína (15-39) kg y energía (908-3830) Mj al finalizar la lactancia (Tablas IV-6 a IV-8). Dicha variación, a su vez, fue el resultado de la variación observada en la ganancia de peso (38-165) kg (Tabla IV-2), grasa (15-84) kg, proteína (5-24) kg y energía (700-3587) Mj, observada durante la lactancia (Tablas IV-6 a IV-8).

La grasa ganada en términos absolutos no difirió entre las temporadas tratadas o el sexo del cachorro, ni hubo interacción entre el sexo y el año (ANOVA de 2 vías, $F_{(2,34)}$=0,5, P>0,05; $F_{(1,34)}$=0,6, P>0,1; $F_{(2,34)}$=0,2, P>0,1 para las temporadas, el sexo y la interacción respectivamente) (Tablas IV-5 a IV-8). Sin embargo, las hembras destetaron con una proporción mayor de grasa corporal que los machos de la especie, no observándose diferencias significativas entre las temporadas tratadas, ni en la interacción entre el sexo y el año (ANOVA de 2 vías, $F_{(2,34)}$=0,9, P>0,1; $F_{(1,34)}$=6,8, P<0,05; $F_{(2,34)}$=0,7, P>0,1 para las temporadas, el sexo y la interacción respectivamente) (Tablas IV-5 a IV-8).

A diferencia de lo que sucedió con la grasa corporal, la cantidad de proteína ganada en términos absolutos difirió entre los sexos, mientras que no fue significativamente diferente entre temporadas, ni existió interacción entre el sexo y el año (ANOVA de 2 vías, $F_{(2,34)}$=2,9, P>0,05; $F_{(1,34)}$=9,0, P<0,05; $F_{(2,34)}$=0,2, P>0,1 para las temporadas, el sexo y la interacción respectivamente) (Tablas IV-5 a IV-8). Un test de Tukey indicó que los machos ganaron una mayor cantidad de proteína que las hembras durante la lactancia (P<0,05).

Combinando años y sexo, los cachorros ganaron en promedio 2187 Mj ± 553 Mj. No existieron diferencias significativas en la energía ganada entre las diferentes temporadas, ni en relación con el sexo del cachorro, ni tampoco en la interacción entre el sexo y el año (ANOVA de 2 vías, $F_{(2,34)}$=0,8, P>0,1; $F_{(1,34)}$=0,2, P>0,1; $F_{(2,34)}$=0,2, P>0,1 para las temporadas, el sexo y la interacción respectivamente) (Tablas IV-5 a IV-8).

Los sexos difirieron en la densidad de energía del kilogramo que reservaron (Tablas IV-5 a IV-8). Empleando un ANOVA de 2 vías se observó que la densidad de energía del kilogramo ganado no difirió entre las temporadas (ANOVA, $F_{(2,34)}$=0,6, P>0,1), sí lo hizo en relación con el sexo del cachorro (ANOVA, $F_{(2,34)}$=8,1, P<0,001). La interacción entre el sexo y el año no fue significativa (ANOVA, $F_{(2,34)}$=0,4, P>0,1). Un test a posteriori utilizando el sexo del cachorro como efecto principal demostró que las hembras ganaron un kilogramo mas rico energéticamente que los machos de la especie (test de Tukey P<0,05).

Como podría esperarse, un aumento en la ganancia de peso (x) fue acompañado por un aumento en la grasa ganada (y=2,1+0,64 · x, $F_{(1,38)}$=56,0, P<0,0001, r^2=0,60), así como también por un aumento en la proteína ganada, (y=-0,6+0,13 · x, $F_{(1,38)}$=56,7, P<0,0001, r^2=0,60) (datos combinados para sexos y años en ambas relaciones).

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con las temporadas y el sexo del cachorro

Tomando en cuenta las tres temporadas y ambos sexos, los cachorros reservaron un 55 % ± 23% de la proteína, un 44 % ± 17 % de la grasa, y un 45 % ± 13% de la energía perdida por sus madres (Tablas IV-3 a IV-5). La eficiencia en la transferencia de proteína varió en relación con la temporada (ANOVA, $F_{(2,34)}$=9,6, P<0,001), no varió en relación con el sexo del cachorro (ANOVA, $F_{(1,34)}$=2,5, P>0,05) y tampoco fue significativa la interacción entre el sexo y el año. A partir de un test a posteriori se observó que la eficiencia en la transferencia de proteína fue mayor en el año 2001 con relación a los años 2002 y 2003 (test de Tukey, P<0,05) (Tablas IV-3 a IV-5).

No existió diferencia significativa en la eficiencia en la transferencia de grasa entre temporadas (ANOVA, $F_{(2,34)}$=2,2, P>0,1), pero si la hubo entre los sexos (ANOVA, $F_{(1,34)}$=4,8, P<0,05). La interacción entre el año y el sexo no fue significativa (ANOVA, $F_{(2,34)}$=0,7, P>0,1). Un test a posteriori mostró que los cachorros hembras fueron más eficientes reservando grasa que los machos (test de Tukey P<0,05).

Finalmente, la eficiencia en la transferencia de energía no fue significativamente diferente entre las temporadas estudiadas ni entre los sexos y no hubo interacción entre el sexo y el año (ANOVA de dos vías, $F_{(2,34)}$=1,9, P>0,05; $F_{(1,34)}$=3,8, P>0,05; $F_{(2,34)}$=0,6, P>0,05, para las temporadas, el sexo y la interacción respectivamente).

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con la condición corporal al arribo de la hembra (porcentaje de grasa)

Ni el peso de la hembra después de parir ni su energía corporal se relacionaron con la eficiencia en la transferencia de recursos (grasa, proteína o energía) cuando los

datos se analizaron separadamente para cada temporada, o cuando los datos se tomaron en forma conjunta para los tres años (P>0,05 todos los casos). Por otro lado, la condición de la hembra al arribo (% de grasa) se relacionó con la eficiencia en la transferencia de recursos. El porcentaje de grasa de la hembra al arribo se relacionó negativamente con la eficiencia en la transferencia de grasa ($F_{(1,38)}$=15,0, P<0,001, r^2=0,28; datos combinados) (Fig. IV-17).

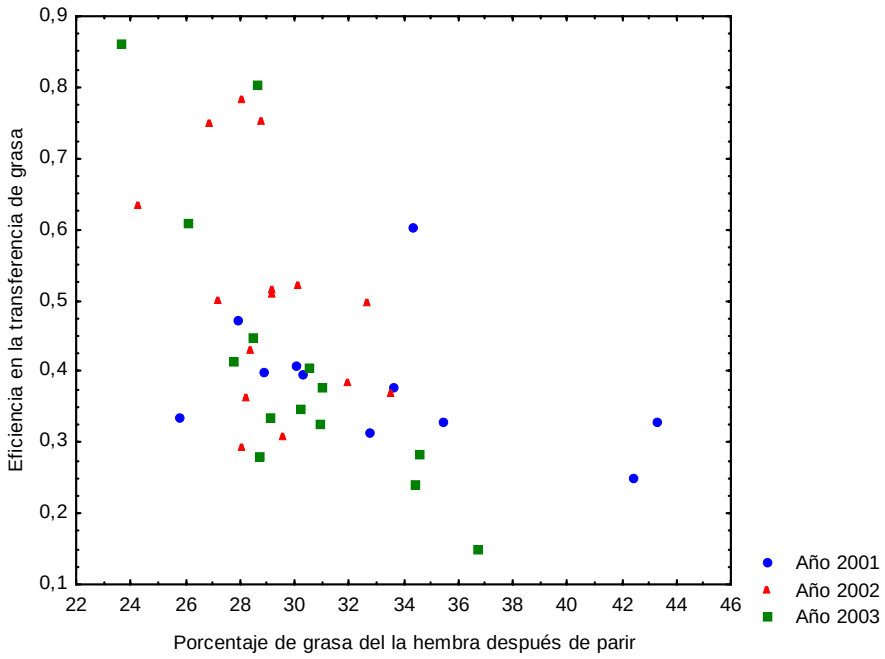

Figura IV-17
Porcentaje de grasa después de parir en relación con la eficiencia en la transferencia de grasa (grasa ganada por el cachorro/grasa perdida por la hembra) durante la lactancia. Datos para 2001, 2002 y 2003.

Por el contrario, las hembras con un mayor porcentaje de grasa al arribo transfirieron la proteína corporal en forma más eficiente que aquellas más flacas al arribo ($F_{(1,38)}$=16,0, P<0,001, r^2=0,30; datos combinados) (Fig. IV-18).

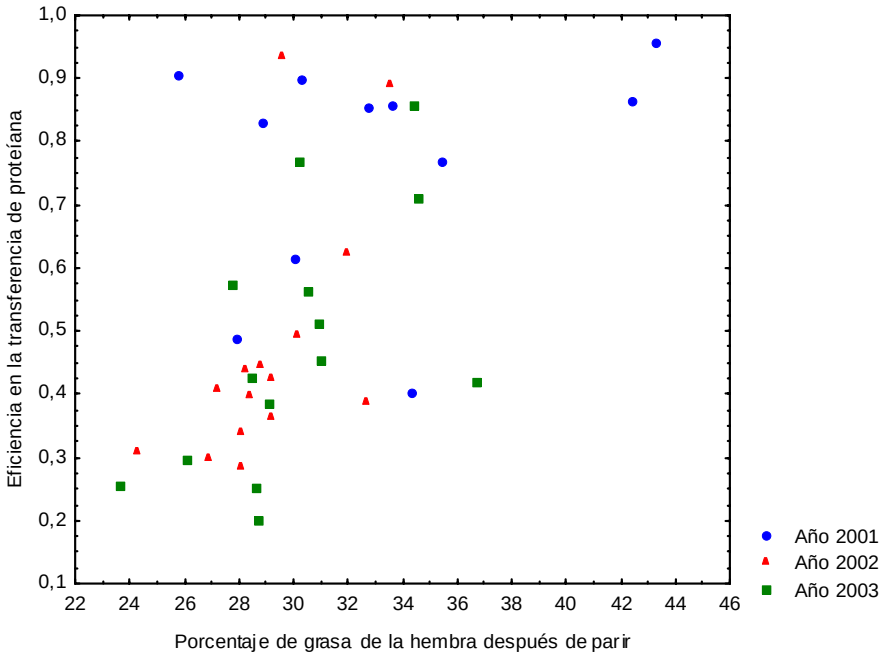

Figura IV-18
Porcentaje de grasa después de parir en relación con la eficiencia en la transferencia de proteína (proteína ganada por el cachorro/proteína perdida por la hembra) durante la lactancia. Datos para 2001, 2002 y 2003.

Finalmente, las hembras con mayor proporción de grasa a su arribo a la colonia transfirieron una proporción menor de la energía perdida durante la lactancia que aquellas más flacas al arribo ($F_{(1,38)}$=16,0, P<0,001, r^2=0,30; todas las temporadas) (Fig. IV-19).

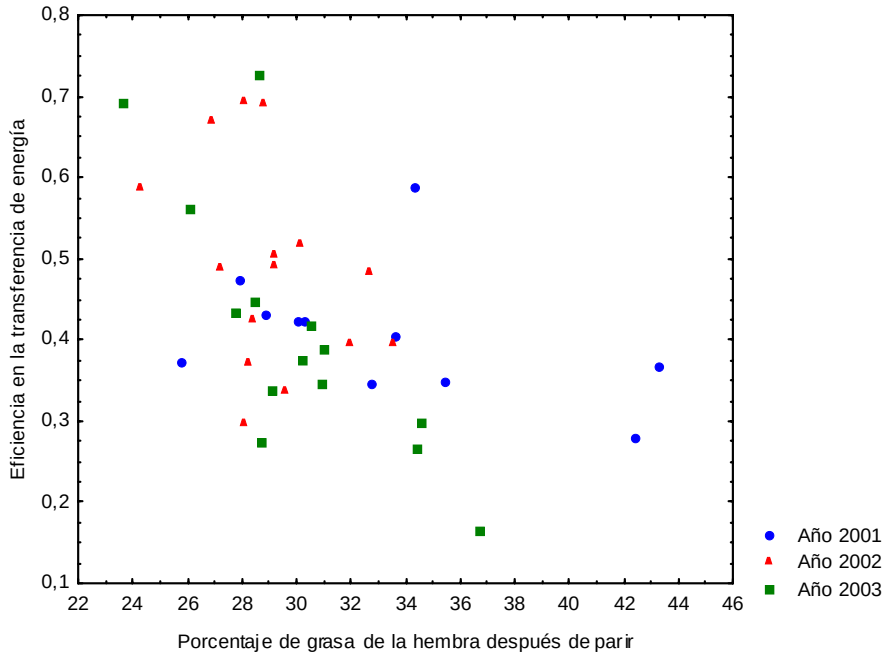

Figura IV-19
Porcentaje de grasa de la hembra después de parir en relación con la eficiencia en la transferencia de energía (energía ganada por el cachorro/energía perdida por la hembra) durante la lactancia. Datos para 2001, 2002 y 2003.

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con los gastos totales de la madre

Para todos los años, los mayores gastos absolutos de grasa, proteína o energía de la madre se relacionaron con una menor eficiencia en la transferencia de los recursos. La cantidad absoluta de grasa gastada por la hembra se relacionó negativamente con la eficiencia en la transferencia de grasa ($F_{(1,38)}$=21,4, P<0,0001, r^2=0,36; todas las temporadas).

Del mismo modo, la cantidad de proteína perdida por la hembra durante la lactancia se relacionó en forma negativa con la eficiencia en su transferencia ($F_{(1,38)}$=21,4, P<0,0001, r^2=0,36; todas las temporadas).

Finamente, las mayores pérdidas absolutas de energía en las hembras se relacionaron con una menor eficiencia en la transferencia de energía para el conjunto de las temporadas ($F_{(1,38)}$=5,2, P<0,05, r^2=0,12; todas las temporadas).

IV.3.3. Temperatura

La temperatura promedio en los meses de octubre y noviembre (época de parición y amamantamiento de esta especie en Punta Stranger) varió entre las temporadas. Para el mes de octubre las temperaturas fueron las siguientes: Año 2001: -0,02 ºC ± 1,4ºC; Año 2002: -5,17 ºC ± 4,0ºC; Año 2003: -1,82 ºC ± 2,48 ºC. Las diferencias fueron significativas (ANOVA de una vía, $F_{(2,90)}$=26,2 P<0,0001). Un test a posteriori indicó que los tres años difirieron en la temperatura media para el mes de octubre (test de Tukey P<0,05 todos los casos) (Fig. IV-20).

Para el mes de noviembre las temperaturas fueron las siguientes: Año 2001: 0,70 ºC ± 1,29ºC; Año 2002: -0,97 ºC ± 1,44ºC; Año 2003: -0,99 ºC ± 1,75 ºC. Las diferencias fueron significativas (ANOVA de una vía, $F_{(2,87)}$=12,4 P<0,0001). Un test a posteriori

indicó que la temperatura durante el mes de noviembre de 2001 fue más alta que en las otras dos temporadas (test de Tukey P<0,05) (Fig. IV-21).

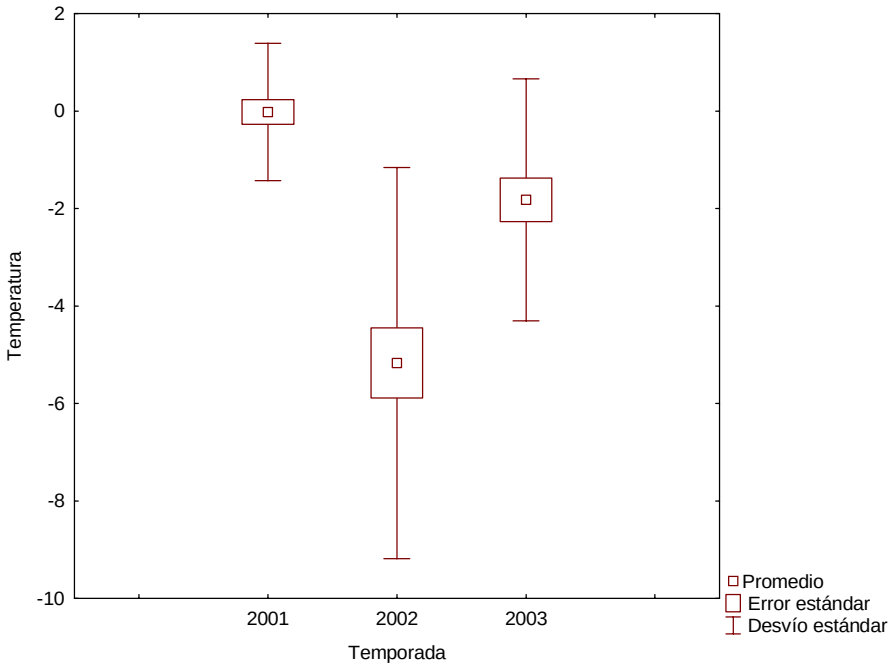

Figura IV-20. Temperatura promedio durante las tres temporadas de estudio en el mes de octubre de cada año.

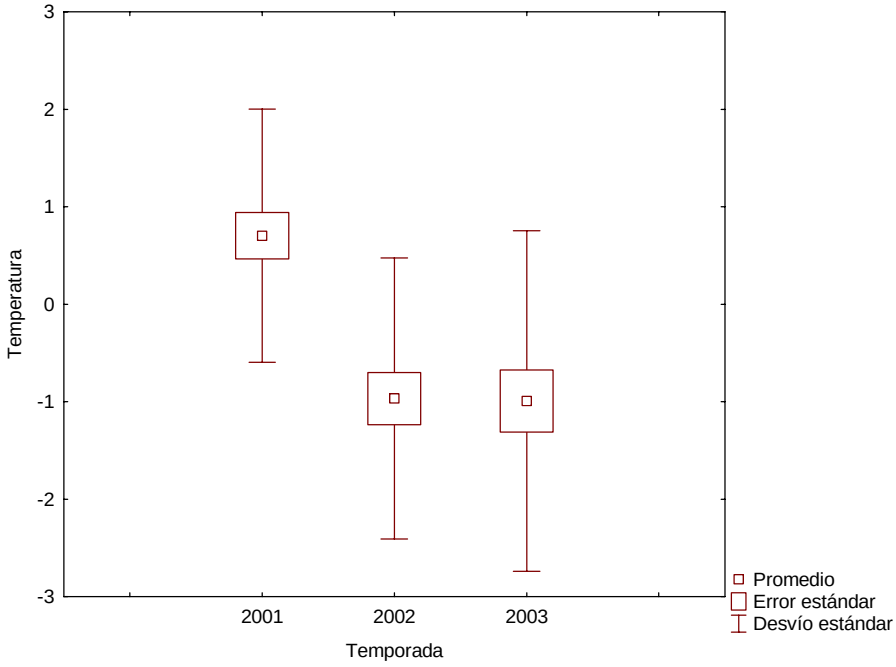

Figura IV-21. Temperatura promedio durante las tres temporadas de estudio en el mes de noviembre de cada año.

IV. 4. DISCUSIÓN

El modelo de lactancia en los fócidos

La separación espacial y temporal entre parición y amamantamiento en tierra o hielo, y la adquisición de nutrientes en el mar, constituye una importante limitación en la lactancia de los pinnípedos (Bartholomew 1970). Se han identificado tres estrategias diferentes que en general, y hasta no hace mucho tiempo, se asociaban con las distintas familias de este grupo (e.g. Bonner 1984, Oftedal et al. 1987, Costa 1991). Los otáridos, especies de tamaño comparativamente pequeño, reproducen en tierra, presentan largos períodos de lactancia (4 meses a más de 2 años), y las hembras alternan la alimentación del cachorro en tierra con viajes de alimentación en el mar que promedian los 7 días, pero que pueden llegar hasta los 23 días en el caso del lobo fino subantártico, *Arctocephalus tropicalis* (Costa 1991, Georges & Guinet 2000). La morsa, único representante actual de los odobénidos, tiene un largo período de lactancia (más de 24 meses) y una estrategia de alimentación acuática en la cual el cachorro acompaña a la hembra durante sus viajes de alimentación, y se amamanta en el mar. Por último, los fócidos, que en general son animales de gran tamaño, se reproducen en tierra y en hielo, ayunan durante la lactancia y amamantan a su cría por un período relativamente corto de 4 a 50 días, si bien recientemente se informaron alrededor de 120 días para la foca monje del mediterráneo, *Monachus monachus* (Gazo & Aguilar 2005, Aguilar et al. 2007). Esta última estrategia de lactancia, conocida como estrategia de ayuno, se caracteriza por la concentración de la inversión materna, que se logra a partir de la producción de leche rica en grasa y por ende en energía, y altas tasas de transferencia de nutrientes. Se cree que puede haberse desarrollado como resultado de la inestabilidad en el hielo marino utilizado por muchas especies para reproducirse, así como del beneficio

energético de concentrar el esfuerzo en la crianza del cachorro, y también como forma de evitar la presión de los predadores terrestres (Schulz & Bowen 2005). Si bien los fócidos en general aún hoy se engloban dentro de esta estrategia de ayuno, cada vez hay más evidencia de que un número de especies de esta familia se alimentan en mayor o menor grado durante la lactancia (Schulz & Bowen 2004, 2005, Bowen 2009). En las especies de fócidos en las cuales la madre permanece junto a su cachorro a lo largo de la lactancia, la leche así como también los costos de mantenimiento de la madre se sustentan a partir de las reservas obtenidas antes de parir. Otras especies, como por ejemplo la foca común *Phoca vitulina*, la foca marbreada *Phoca hispida* (Kelly & Wartzock 1996), la foca barbuda *Erignathus barbatus*, (Lyndersen et al. 1996), la foca de Weddell *Leptonychotes weddellii* (Tedman & Green 1987, Sato et al. 2002) y la foca monje del mediterráneo (Gazo & Aguilar 2005, Aguilar et al. 2007) bucean durante la lactancia, aún cuando una parte importante de la inversión materna proviene de las reservas corporales.

Los fócidos de gran tamaño como el elefante marino, tienen una mayor cantidad de reservas potencialmente disponibles para amamantar a su cachorro y un metabolismo menor por unidad de peso que las especies de menor tamaño, lo que les permite sustentar el conjunto de los costos de lactancia a partir de sus reservas corporales. Esto a su vez evita los necesarios viajes de alimentación de las madres de otras especies de menor tamaño, y permite acortar el período de lactancia. Como contrapartida, un mayor tamaño implica también mayores costos absolutos de mantenimiento, lo cual hace que una estrategia en la que se realicen viajes de alimentación durante la lactancia se torne inviable en términos energéticos, a menos que el amamantamiento del cachorro se produzca en áreas muy ricas (Boyd 1998, Trillmich & Weissing 2006).

Como se dijo previamente, estudios en fócidos de pequeño tamaño, como la *Phoca vitulina,* demostraron que la especie se alimenta por períodos cortos pero frecuentes a lo largo de la lactancia (Bowen et al. 2001). Esto implica que en ellos tiene lugar una estrategia de lactancia algo más parecida a la de los otáridos, con ciclos de alimentación en el mar. Sin embargo, y a diferencia de los otáridos, los ciclos de alimentación son más cortos, posiblemente debido a que la estructura de la glándula mamaria no les permitiría interrupciones prolongadas del amamantamiento sin comenzar a involucionar (Bowen 2009) y, en general, la hembra comienza a alimentarse progresivamente a medida que avanza la lactancia.

En la Tabla IV-8 se resumen algunas características de la lactancia (peso de la madre, peso inicial y final del cachorro, duración de la lactancia) en distintas especies de fócidos. Las diferencias que existen entre las especies parecen estar relacionadas con el tamaño de la hembra, el sustrato donde reproducen y la presencia de predadores. En términos muy generales, se observa que, por una parte, las especies que reproducen en hábitats más estables, como la tierra o el hielo fijo (*fast-ice*), presentan períodos de lactancia más largos que las que reproducen en hielo a la deriva (*pack-ice*) y, por otra parte, que las más grandes son capaces de ayunar durante toda o casi toda la lactancia, mientras que las de menor tamaño se alimentan, en especial a medida que progresa la lactancia (Bowen 1991, Lydersen & Kovacs 1999). Entre las especies que reproducen en hielo, existen importantes diferencias ligadas a la estabilidad tanto temporal como estructural del hábitat utilizado como plataforma para la crianza del cachorro, a la facilidad para acceder al agua y al riesgo que representan los potenciales predadores (Lydersen & Kovacs 1999)..

Tabla IV-8. Peso inicial de la madre y la cría, peso de destete de la cría y sustrato donde se produce la lactancia en las diferentes especies de fócidos. Los números indican los valores medios informados en los estudios.

Especie	Peso inicial de la madre (kg)	Peso inicial de la cría (Kg)	Peso de la cría al destete (kg)	Lactan-cia (días)	Sustrato donde amamantan	La madre alimenta	Fuente
Mirounga leonina	529	43	127	23	Tierra	NO	1, 2
	689	50	157	23			Este trabajo
Mirounga angustirostris	488	38	132	26	Tierra	NO	3
Monachus monachus	275	22	-----	42	Tierra	SI	4, 5
				120			6, 39
Monachus schauinslandi	273	11	71	38	Tierra	----	4, 5, 7, 8
Phoca vitulina	85	------	25	24	Tierra	SI	9, 10
		11	23	32			11
Halichoerus grypus	207	16	51	-----	Tierra/	NO	12, 13
	211	16	50	15	Hielo fijo		14
	226	16	54	15			15
Hydrurga leptonyx	367	35	------	29	Hielo a la deriva	NO	16, 17
Erignathus barbatus	283	-----	115	24	Hielo a la	SI	18, 19
	369	34	113	24	deriva		20
Cystophora cristata	237	24	47	4	Hielo a la	NO	21, 22
	179	22	43	4	deriva		23
Lobodon carcinophaga	224	31	98	17	Hielo a la deriva	NO	24, 25, 26
Ommatophoca rossii	164	27	------	30	Hielo a la deriva	NO	5, 27, 28
Phoca groenlandica	138	11	37	12	Hielo a la	NO	20
		10	34	12	deriva		29
Phoca fasciata	80	11	22	25	Hielo a la deriva	NO	5, 30
Phoca largha	71	11	------	18	Hielo a la deriva	----	5
Phoca caspica	55	5	------	23	Hielo a la deriva	SI	31, 32
Leptonychotes weddellii	447	24	------	45	Hielo fijo	SI	33
	451	28	97	40			34
Phoca hispida	81	5	19	39	Hielo fijo	SI	35, 36, 37
Phoca sibirica	85	3	20	60	Hielo fijo	SI	5, 38

1. Arnbom et al. (1994); 2. Arnbom et al. (1997); 3. Deutsch et al. (1994); 4. Kenyon (1981); 5. Schulz & Bowen WD (2004); 6. Gazo & Aguilar A (2005); 7. Johanos et al. (1994); 8. Johanos et al. (2001); 9. Bowen et al. (2001); 10. Muelbert & Bowen (1993); 11. Cottrell et al. (2002); 12. Bowen et al. (1992); 13. Iverson et al. (1993); 14. Haller et al. (1996); 15. Baker et al. (1995); 16. Brown (1952); 17. Hofman (1979). 18 Lydersen et al. (1994); 19. Lydersen et al. (1996); 20. Lydersen & Kovacs (1999); 21. Kovacs & Lavigne (1992); 22. Mellish et al. (1999); 23. Bowen et al (1985); 24. Bryden & Erickson (1976); 25. Green et al. (1993); 26. Shaughnessy & Kerry (1989); 27. Laws & Hofman (1979); 28. Skinner & Klages (1994); 29. Kovacs & Lavigne (1985); 30. Burns (1981); 31. Frost & Lowry (1981); 32. Popov (1979); 33. Tedman & Green (1987); 34. Wheatley et al. (2006); 35. Hammill et al. (1991); 36. Lyndersen & Hammill (1993); 37. Ryg et al (1990); 38. Egorova & Petrov (1998); 39 Aguilar et al. (2007).
Hielo fijo (fast-ice): Hielo marino que se forma y permanece fijo a lo largo de la costa, en donde es anexado a la orilla, a una pared de hielo, a un frente de barrera, entre bajos fondos o témpanos varados. El hielo fijo puede ser formado *in situ* de agua de mar o por congelamiento hacia la costa del hielo flotante de cualquier edad, y puede extenderse unos pocos metros o varios cientos de kilómetros desde la costa.

Hielo a la deriva (pack-ice): Se utiliza en un sentido amplio para incluir cualquier área de hielo marino menos el hielo fijo, no importando qué forma adopta o cómo está dispuesto. Cuando las concentraciones son altas, el término hielo a la deriva puede ser reemplazado por el término pack de hielo.

Por ejemplo, los patrones observados en la foca gris *Halichoerus grypus*, en la foca de Groenlandia *Phoca groenlandica*, y en la foca capuchina *Cystophora cristata*, muestran un marcado acortamiento del período de lactancia durante el cual se transfieren grandes cantidades de energía a partir de leche con contenidos grasos muy altos. En el caso extremo, la foca capuchina redujo su período de lactancia a tan sólo 4 días (Bowen et al. 1985), reducción notable en animales que pesan alrededor de 140 kgComo contrapartida, para brindar los nutrientes necesarios en ese brevísimo período de lactancia, los ejemplares de esta especie concentraron su leche al punto de contener alrededor de 64% de grasa (Oftedal et al. 1987). Los cachorros de estas especies son bastante inactivos y, como consecuencia, una gran proporción de la energía transferida se reserva en forma directa en el cachorro, principalmente como grasa subcutánea. Otras especies, como la foca barbuda *Erignathus barbatus* y la foca marbreada *Phoca hispida*, que presentan un período de lactancia comparativamente más largo, producen leche con un menor contenido de energía, la cual se transfiere a cachorros más activos. Las madres se alimentan durante la lactancia y destetan a sus cachorros de forma menos abrupta, los que aprenden a nadar y bucear durante el período de lactancia (Lyndersen & Kovacs 1999, Gjertz et al. 2000, Krafft et al. 2000). Si bien en general son los fócidos de menor tamaño los que se alimentan durante la lactancia, algunas de las especies que por su tamaño tendrían la capacidad de reservar todo lo necesario antes de parir también lo hacen. La foca de Weddell, por ejemplo, parece alimentarse durante la lactancia tardía (Sato et al. 2002), un comportamiento que se observó en alrededor del 70% de las madres (Eisert et al. 2005). Aunque no ha podido demostrarse aún si este comportamiento produce una ganancia neta de energía, se sugirió que en hembras de

menor tamaño puede ayudar a prolongar el período de lactancia, al menos en áreas o años, en los cuales la foca tiene una disponibilidad cercana y abundante de alimento (Wheatley et al. 2006).

Por lo tanto, si bien la limitante de amamantar en un sustrato sólido y alimentarse en el mar es común al conjunto de los fócidos, aun dentro de una estrategia en la cual una parte importante de lo invertido proviene de las reservas corporales, diferentes especies de fócidos desarrollaron distintas soluciones que parecen relacionadas con su tamaño, el sustrato (el hielo a la deriva, el hielo fijo o la tierra donde amamantan), la presencia de predadores y su filogenia (Bowen 2009). La especie estudiada, que es capaz de reservar todo lo necesario para amantar a su cachorro y sustentar sus costos de mantenimiento a partir de las reservas obtenidas antes de parir, es una de las especies de la familia en la cual la estrategia de ayuno se lleva a cabo en forma más acabada.

El elefante marino del sur

Durante los 22,5 días promedio que duró la lactancia las hembras del elefante marino perdieron (241 ± 48) kg. Las hembras con mayores pesos post-parto perdieron más peso durante la lactancia y a tasas diarias mayores (Figs. IV-1 y IV-2). Sin embargo, las mayores pérdidas de peso también se relacionaron con las mayores ganancias de peso de sus cachorros (Fig. IV-5). La relación entre el peso de la hembra y la ganancia de peso de su cachorro durante la lactancia y/o su peso al destete, se demostró previamente para la especie en las Islas Georgias del Sur (McCann et al. 1989, Arnbom et al. 1993, 1997), Península Valdés (Campagna et al. 1992) y en esta población (Carlini et al. 1997). En forma simple, esto indica que las hembras más grandes pierden mayor cantidad de reservas no sólo por sus mayores costos de mantenimiento, sino también porque realizan una mayor inversión en su cachorro. Si bien los esfuerzos absolutos de las hembras más grandes fueron mayores, la proporción

de peso perdido durante la lactancia (una medida de su esfuerzo relativo) no se relacionó con su peso el día de parición (Fig. IV-3). En promedio, las hembras perdieron durante la lactancia un 35 % de su peso inicial (Tabla IV-1), un valor similar al que informaron Arnbom et al. (1997) para la especie en las Islas Georgias del Sur. Un esfuerzo relativo similar (en términos de peso perdido) entre hembras de diferente tamaño al arribo implicará un peso al destete diferente de sus cachorros, si la eficiencia en la transferencia de masa no mostrara una tendencia negativa a través de los diferentes pesos iniciales de las madres (tal como se observó en el presente trabajo). Como ejemplo, se puede realizar una comparación utilizando valores de peso al arribo cercanos a los registrados en este estudio. Considerando una eficiencia en la transferencia de masa similar a la registrada aquí (45 %), una hembra de 900 kg que pierde un 35 % de su masa destetará un cachorro de 192 kg (suponiendo un peso al nacimiento de su cachorro 50 kg). Con las mismas suposiciones, una hembra de 400 kg al arribo destetará un cachorro de 113 kg. Se podría argumentar que las hembras de menor peso inicial, y presumiblemente más jóvenes (ver Capítulo V), deberían gastar una mayor proporción de sus reservas a efectos de producir un cachorro con un peso de destete mayor, brindándole de ese modo mayores posibilidades de supervivencia. Como se puntualizó en el Capítulo III, destetar con un mayor peso le brindará al cachorro ciertas ventajas potenciales que se traducirán en tiempos mayores de ayuno, reservas absolutas mayores, y tasas metabólicas por unidad de peso menores una vez en el mar. Todo ello proporcionaría tiempo extra en la búsqueda de alimento durante su primer viaje de alimentación y una mayor madurez fisiológica al momento de emprenderlo. En otros grupos reproductivos del elefante marino, la supervivencia del cachorro ha sido ligada al peso al destete (McMahon et al. 2000, McMahon & Burton 2005); sin embargo, es difícil predecir cuál es el peso de destete por debajo del cual ésta

se verá seriamente afectada. En este contexto, es posible que una hembra más joven y con menor peso al arribar a la colonia pueda emprender dos caminos; podría aumentar su esfuerzo relativo para brindarle a su cachorro mejores probabilidades de supervivencia o, si esto no fuera posible, podría no reproducir, dirigiendo los recursos invertidos durante la lactancia en el año i hacia su crecimiento y aumento de reservas, brindándole de ese modo mayores posibilidades a una futura descendencia en un hipotético año i+1. Reproducirse a una mayor edad, además, le permitiría a la hembra evitar los potenciales efectos negativos en la supervivencia y futura reproducción que pueden estar asociados a una reproducción comparativamente más temprana (Bell 1980, Sydeman & Nur 1994). ¿Por qué razón entonces, ninguno de estos potenciales caminos parecen ser recorridos por las hembras de menor tamaño en Punta Stranger? En principio, si bien existe una relación entre el peso de destete y la supervivencia, la relación puede modificarse según las condiciones ambientales y disponibilidad de alimento en una temporada dada, por lo cual destetar un cachorro de aproximadamente 110 kg puede ser desventajoso un año y no otro. Es posible además, que el beneficio de invertir en la reproducción, aun destetando animales de menor tamaño, sea también compensado en reproducciones futuras. Pistorious et al. (2004) sugirieron que aun cuando la supervivencia de los cachorros de hembras que se reprodujeran por primera vez a una edad temprana (presumiblemente de menor tamaño) pudiera ser menor que la de aquellas que se reprodujeran a una edad más avanzada, la experiencia ganada en este primer evento se contrapondría a los mayores costos potenciales en el futuro asociados con una reproducción temprana. En el elefante marino del norte, las hembras con experiencia reproductiva previa fueron más exitosas durante la reproducción que aquellas que no la tenían, siendo esto especialmente marcado en hembras jóvenes, en las que las madres con dos experiencias reproductivas duplicaron el éxito de aquellas con

una sola (Sydeman et al. 1991, Sydman & Nur 1994). Finalmente, es probable que la pérdida de alrededor de un 35 % de las reservas esté cercana al límite que pueda ser tolerado por la madre sin grandes riesgos para su futura supervivencia y reproducción. Para hembras relativamente pequeñas, un esfuerzo mucho mayor que permitiera el destete de un cachorro promedio, implicaría el uso de niveles proporcionales muy altos de sus reservas, lo cual podría tener consecuencias en su futura supervivencia (Arnbom et al. 1997). Dicho de otro modo, es posible que una mayor inversión beneficiara poco al cachorro, en relación con los costos que representa para su madre. En todo caso, por contradictorio que resulte, aun un nivel relativo de esfuerzo similar representará un esfuerzo mayor en una hembra más joven y de menor peso inicial. Una vez en el mar al finalizar la lactancia, el metabolismo por unidad de peso será mayor en una hembra de menor tamaño, por lo cual también será mayor la tasa proporcional de uso de las pocas reservas disponibles hasta tanto localice un área de alimentación, generalmente distante de las áreas de reproducción (eg. Hindell et al. 1991, McConell et al. 1992, McConnell & Fedak 1996, Bornemann et al. 2000). Además, una hembra joven no sólo deberá recuperar los recursos invertidos, también deberá obtener recursos para su crecimiento, al menos entre los 4 y 9 años de edad (ver Capítulo V).

Durante la lactancia, el conjunto de las hembras perdieron (10,6 ± 1,6) kg/día mientras que sus cachorros ganaron (4,8 ± 1,1) kg/día (Tablas IV-1 y IV-2). Ambos valores son mayores que los informados por Arnbom et al. (1997) para las Islas Georgias del Sur (7,9 ± 1,4 kg/día y 3,7 ± 0,91 kg/día, para madres y cachorros respectivamente). Las mayores pérdidas de las hembras y las resultantes mayores ganancias de los cachorros registradas en Punta Stranger, pueden explicarse a partir del mayor peso al arribo a la colonia observado en esta localidad. El peso de las hembras después de parir en este estudio fue 689 kg ± 128 kg (Taba IV-1), mientras que aquel

registrado en las Islas Georgias por Arnbom et al. (1997) fue de 529 kg ± 120 kg. Como se puntualizó en el Capítulo III, las hembras de Punta Stranger se alimentan en áreas comparativamente más cercanas al sitio de reproducción que el grupo de las Islas Georgias, lo cual podría explicar sus mayores pesos de arribo e inversiones durante la lactancia (Carlini et al. 1997, Bornemann et al. 2000) (ver más adelante). De hecho, la comparación visual de las líneas de regresión resultantes de la pérdida de peso diaria de la hembra y la ganancia diaria de su cachorro fue muy similar en ambas localidades (Fig. IV-22), así como también lo fue la eficiencia, medida como el peso ganado por el cachorro en relación con el peso perdido por su madre durante la lactancia (0,46 ± 0,05 para las Islas Georgias del Sur, Arnbom et al. 1997 vs. 0,45±0,07 en este trabajo). Todo esto indica que simplemente las hembras en Punta Stranger arriban con mayores reservas, pierden más peso durante la lactancia y, en relación con ello, sus cachorros ganan más peso y destetan con mayor tamaño (ver también Capítulo III, Punto III.4.1).

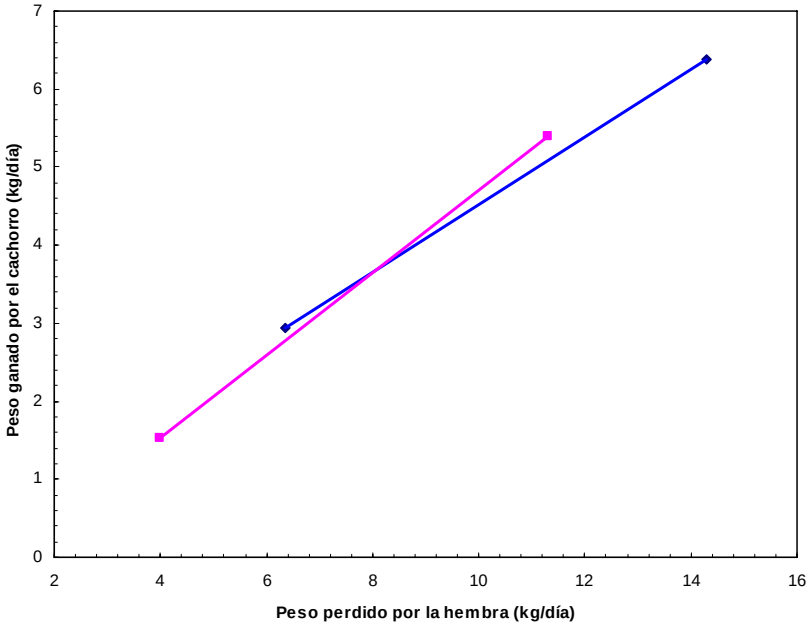

Figura IV-22 Comparación de la relación entre la tasa de pérdida de peso de la madre (TPP) y la ganancia de peso de su cachorro (TGP) en la Isla 25 de Mayo (azul) y las Islas Georgias del Sur (rosa). Los puntos extremos de ambas líneas marcan los mínimos y máximos de pérdida/ganancia de peso registrados en ambas localidades. TGP=0,20+0,43·TPP, (este trabajo); TGP=-0,59·TPP (Arnbom et al. 1997).

No existieron diferencias significativas entre temporadas en el peso post-parto de las hembras, el peso total perdido o la tasa diaria de pérdida de peso durante la lactancia, así como tampoco las hubo en la ganancia de los cachorros o su peso de destete. Sin embargo, la eficiencia en la transferencia de masa fue mayor en la temporada 2001 con relación a la temporada 2003 (Tabla IV-2 y Fig. IV-5). La eficiencia en la transferencia de masa se correlacionó negativamente con la duración de la lactancia para los tres años de estudio. En principio, y si la cantidad absoluta de recursos empleados por la hembra se supone constante, cuanto más larga sea la lactancia mayor cantidad de esos recursos se emplearán para sustentar los costos metabólicos de la madre y menor será la fracción disponible para amamantar al cachorro (Costa 1991, 1993). Esto finalmente dará como resultado un descenso en la eficiencia en la transferencia de nutrientes. Si bien no existieron diferencias significativas en la duración de la lactancia entre los años, durante el año 2003 las hembras amamantaron por un tiempo ligeramente más prolongado que en el 2001 (Tabla IV-1). Sin embargo, la diferencia promedio observada (3 %) sólo podría explicar una pequeña parte de la diferencia observada en la eficiencia entre estos años. Las hembras en el año 2001 fueron más grasas al arribo y perdieron menos proteína que en los años 2002 y 2003. Es posible que la pérdida de menos proteína y el agua asociada a ella durante el año 2001, resultara en la mayor eficiencia en la transferencia de peso cuando se comparan las temporadas. En los cachorros del elefante marino del norte animales más grasos al destete utilizaron menos proteína que aquellos más flacos y esta menor pérdida de proteína también se asoció a menores pérdidas de peso corporal durante su ayuno (Noren et al. 2003, Noren et al. 2008a).

La eficiencia en la transferencia de masa no se relacionó con el tamaño de la hembra (Fig. IV-6). Las hembras de mayor tamaño dispondrán de mayores cantidades de recursos para brindar a los cachorros, no sólo en términos absolutos sino también

relativos. Esto es así dado que el metabolismo aumentará en relación al peso de la hembra elevado a una potencia cercana a la 0,75, mientras que las reservas grasas lo harán a una potencia cercana a 1 (Costa 1991, Costa & Williams 1999). La Figura IV-23 ilustra lo anterior para los rangos de peso observados en este estudio. En ella se observa el aumento en las reservas de grasa de hembras de diferente tamaño, suponiendo para todas un 30,6% de grasa al arribo (similar al promedio observado en este trabajo) y el teórico aumento en los kilogramos de grasa necesarios para sustentar sus costos metabólicos. Se considera además, 23 días de lactancia, 39,33 Mj/kg de grasa perdida y un costo de mantenimiento igual a 1, 2 o 3 veces la tasa metabólica basal obtenida a partir de la ecuación de Kleiber (1975).

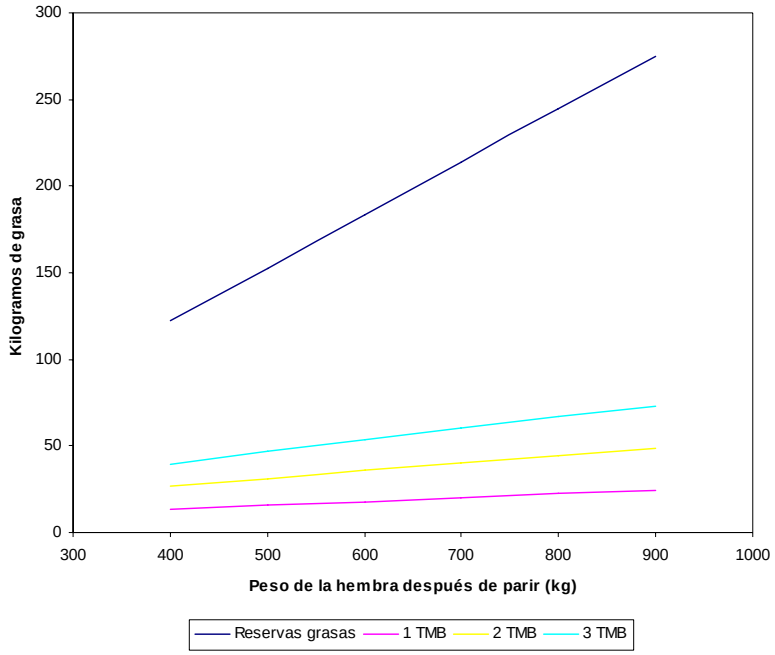

Figura IV-23
Relación teórica entre el aumento de las reservas de grasa totales y la cantidad de grasa necesaria para sustentar los costos de mantenimiento para hembras de diferente tamaño. La línea azul muestra el aumento en las reservas grasas con relación al peso de la hembra. Las tres líneas por debajo de ella muestran la cantidad de grasa necesaria para sustentar sus costos de mantenimiento si estos fueran iguales a 1, 2 o 3 veces la tasa metabólica obtenida a partir de la ecuación de Kleiber (1975).

En la Figura IV-23 se observa que, si bien la cantidad de grasa utilizada para sustentar los costos metabólicos aumenta en hembras de mayor tamaño, esto ocurre a una tasa más baja que el aumento en las reservas de grasa totales de la hembra. Esto indica que,

si todos los parámetros son constantes, las hembras de mayor tamaño dispondrán de una proporción de sus reservas comparativamente mayor para alimentar a los cachorros que las hembras de menor tamaño y peso corporal. Asimismo, y dada la menor tasa metabólica por unidad de peso, si todas las hembras utilizaran un 35 % de sus recursos, las hembras de mayor tamaño deberían ser capaces de emplear una mayor parte de este porcentaje para alimentar a su cachorro, y una menor para sustentar los costos de mantenimiento propios y de su cría, en comparación con las hembras de menor tamaño. Es por esto que, si no existiera un límite en la cantidad de recursos que el cachorro puede asimilar o que la hembra puede producir, las hembras de mayor tamaño deberían ser más eficientes que aquellas más pequeñas al arribo, dado que comparativamente, del total de los recursos perdidos habrían invertido más en el crecimiento del cachorro y menos en su metabolismo. La Figura IV-24 muestra la proporción teórica que las hembras de diferente tamaño emplearían para sustentar la suma de sus costos metabólicos y los de su cría, y la fracción que podría emplearse para el crecimiento del cachorro, si todas gastaran un 35 % de su masa durante la lactancia. La figura implica una serie de suposiciones, y sólo da una idea de qué sucedería a partir de mantener constante una serie de valores, pero es válida como ejercicio teórico. Para su realización, se supuso una pérdida del 35 % (valor promedio que se observó en este trabajo), por lo cual una hembra de 900 kg perderá 900·0,35 kg, y su masa media durante la lactancia será (900+(900·0,35))/2. Suponiendo un peso de su cachorro al nacimiento de 50 kg y la eficiencia promedio en la transferencia de masa observada aquí (0,45), la masa media del cachorro durante la lactancia será (50+(900·0,35)·0,45)/2 y en ambos casos la tasa metabólica basal resultante a partir de la ecuación de Kleiber (1975) en Mj/día, será igual a $0{,}293\cdot(\text{masa media})^{0,75}$. Finalmente, los gastos de mantenimiento de hembra y cachorro durante la lactancia serán simplemente la suma de

ellos multiplicada por 23 días, y los kilogramos de peso para dar cuenta de estos gastos igual al total de energía resultante dividido por 22 Mj/kg (la densidad de energía por kg perdido medida en este trabajo). De la figura se puede observar que las hembras de mayor tamaño deberían ser más eficientes en la transferencia de masa, dado que la suma de sus costos metabólicos y los de su cría aumentaría más lentamente que la cantidad de recursos disponibles para el crecimiento de su cachorro. Asimismo, la diferencia entre los diferentes tamaños de la hembra será mayor cuanto mayor sea la tasa metabólica supuesta (1, 2 o 3 veces la tasa metabólica basal en la Figura IV-24).

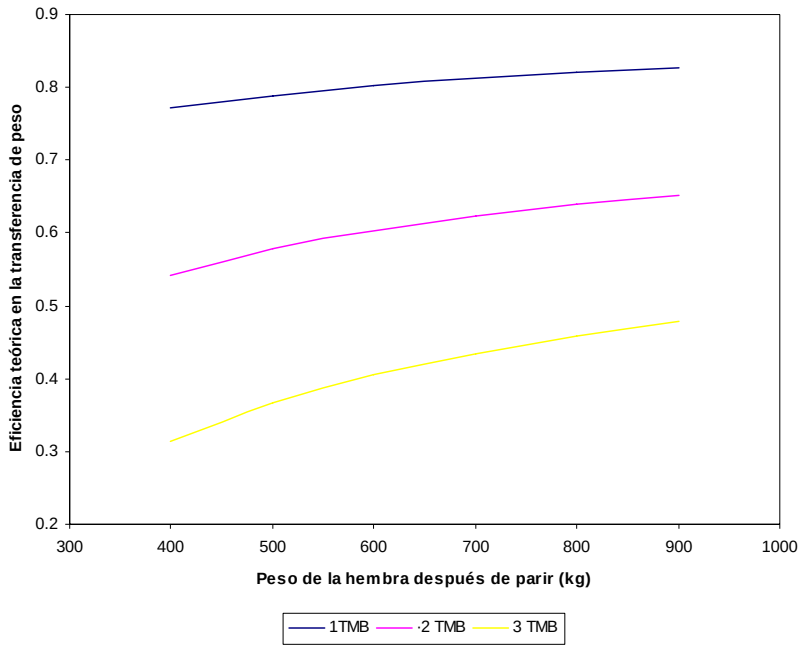

Figura IV-24
Eficiencia teórica en la transferencia de masa para los diferentes pesos de arribo luego de tener en cuenta la suma de los costos de mantenimiento de hembra y cachorro suponiendo tasas metabólicas de 1, 2 o 3 veces la tasa metabólica basal.

Es importante remarcar que en la Figura IV-24 lo que se supuso constante es la proporción (35 %) de pérdida de peso, lo que implica diferentes cantidades absolutas de pérdida de peso para diferentes hembras. Si se supusiera una pérdida absoluta de recursos similar para todas las hembras (por ejemplo, el promedio observado aquí de 241 kg, impensable ciertamente para un animal de 400 kg), la tendencia sería inversa, con hembras más pequeñas en teoría más eficientes, dado que de un total fijo de

recursos las hembras más grandes utilizarán mayor proporción de ese total para sustentar sus mayores costos metabólicos absolutos.

Como se dijo previamente, en el presente trabajo no se observó una tendencia clara en la eficiencia en relación con el tamaño de la hembra, y además, existió una importante variación entre las diferentes hembras muestreadas (Fig. IV-6). Es posible que la condición corporal de la hembra (% de grasa, ver más adelante) juegue un rol esencial en el modo en que los recursos son transferidos y por tanto la condición corporal, más que el peso, determine la eficiencia en la transferencia de los recursos. La falta de relación entre el peso inicial de la hembra y la eficiencia en la transferencia de masa, ha sido informada previamente para la población de las Islas Georgias del Sur (Fedak et al. 1996) y también se la observó en el elefante marino del norte (Deutsch et al. 1994).

Comparación con el elefante marino del norte (Mirounga angustirostris)

Durante la lactancia, el esfuerzo relativo de la hembra del elefante marino del norte (medido como % del peso inicial perdido), fue muy semejante al medido en este trabajo. Las hembras de la especie del norte pierden un 36,8 % de su peso inicial a lo largo de la lactancia (Deutsch et al. 1994), si bien amamantan a su cachorro en promedio por 25,5 días, un 13 % más de lo registrado en este estudio (Tabla IV-1). Al comparar los porcentuales diarios de pérdida de peso, la especie del sur pierde en promedio 1,56 % ± 0,18 % de su peso inicial diariamente (este trabajo), mientras que la del norte lo hace a una tasa porcentual de 1,48 % ± 0.11 % (Deutsch et. al. 1994), una diferencia de alrededor de 6 %. La lactancia comparativamente más corta y las velocidades de pérdida comparativamente mayores observadas en el elefante marino del sur deberían resultar en mayores eficiencias en la transferencia de masa. De hecho, acotar la lactancia y aumentar la velocidad de transferencia de nutrientes son dos de los

caminos que permiten a una hembra reducir la proporción de los recursos utilizados en sus costos de mantenimiento y por ende aumentar aquellos brindados a su cría (Costa 1993). Sin embargo, la eficiencia en la transferencia de masa es menor en el elefante marino del sur (0,45 ± 0,07; rango 0,23-0,27) (Tabla IV-2) que aquella informada para la especie del norte (0,57 ± 0,07; rango 0,45-0,77) (Deutsch et al. 1994). Lo mismo sucede si se compara la eficiencia en la transferencia de energía (0,45 ± 0,13 este trabajo vs. 0,58 ± 0,08 en el elefante del norte; Crocker at al. 2001.). Es posible que el elefante marino del sur tenga una tasa metabólica mayor durante la lactancia, en comparación con su congénere. Como se observó en la Fig. III-20, los cachorros del elefante marino del sur durante su ayuno post-destete, pierden peso a una tasa promedio 1,8 veces más rápida que la especie del norte, lo cual puede deberse a una mayor tasa metabólica en la especie del sur durante este período. Asimismo, Boyd et al. (1993) informaron tasas metabólicas más altas en hembras del elefante marino del sur durante el período de muda, cuando se las compara con la especie del norte. Es posible que las condiciones climáticas más rigurosas a las que están sujetas las hembras en la Isla 25 de Mayo durante el período de lactancia, en comparación con aquellas del norte que reproducen en Año Nuevo, California, se traduzcan en un aumento de la tasa metabólica de la hembra y del cachorro. Ello implicaría que el elefante marino del sur utilice una mayor proporción de los recursos para sustentar los costos de mantenimiento y una menor proporción en el crecimiento del cachorro, lo que se traduciría en la menor eficiencia en la transferencia de masa.

Reservas corporales al arribo

Si bien las hembras de mayor tamaño no presentaron un mayor porcentaje de grasa corporal al arribo (Fig. IV-9), existió una relación positiva entre el peso el día de

parición y las reservas de energía presentes en la hembra (Fig. IV-8). Por cierto, esto último era esperable, dadas las inmensas diferencias de peso registradas en las hembras tomadas después de parir. Después de controlar las reservas de energía al arribo por el peso inicial de las hembras, se observó que en la temporada 2002 las hembras arribaron con menor cantidad de reservas de energía en relación con su peso, que aquellas del año 2001 (ver resultados). Las reservas de energía en el año 2002 también fueron menores respecto a aquellas del año 2003, si bien la diferencia no fue significativa (Test de Tukey P=0,06). Como se mencionó previamente (ver Discusión Capítulo III), durante el año 2002 hubo un evento de El Niño en los meses en los cuales las hembras del elefante marino del sur se alimentan durante su viaje posterior a la muda (marzo-agosto). Durante su viaje de alimentación post-reproductivo de unos 60 días, las hembras recuperan en promedio un 50 % del peso perdido durante la lactancia; sin embargo, se pierde una cantidad similar durante la muda (Fig. IV-25) (Carlini et al. 1999).

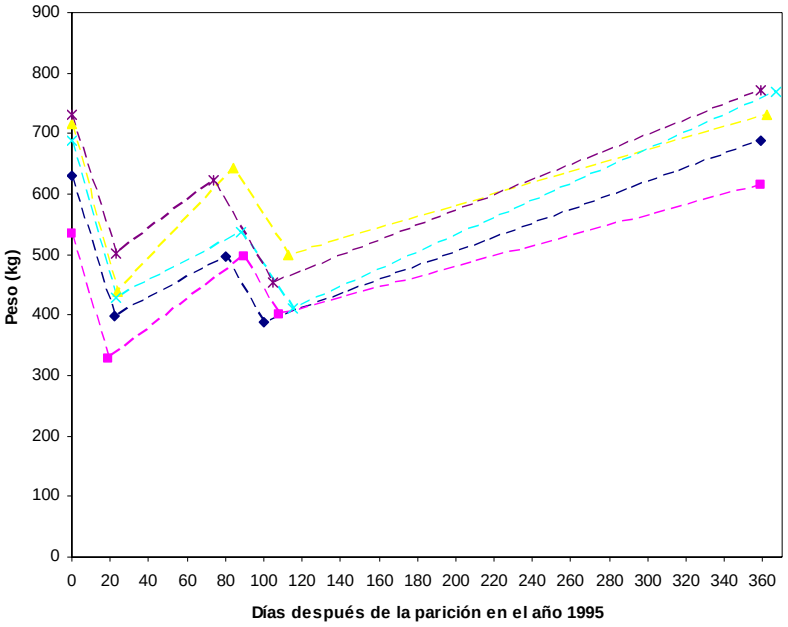

Figura IV-25
Cambios en el peso de 5 hembras a lo largo de su ciclo anual. Los puntos para cada una de ellas representan sucesivamente: su peso después de parir (año 1), el peso al final de la lactancia, el peso al inicio de la muda, el peso al final de la muda y el peso al inicio de la lactancia (año 2). Figura modificada de Carlini et al. (1999). Las líneas no implican una tasa de aumento o descenso de peso lineal a lo largo de los puntos considerados.

Es por ello que, en términos generales, durante el viaje de alimentación posterior a la muda las hembras deberán recobrar lo que invirtieron durante la lactancia en la temporada previa, lo que hace de este momento un período de alimentación de suma importancia para la recuperación de las reservas. En la Isla Marion, se ha identificado que los cambios en la disponibilidad de alimento durante el período de alimentación posterior a la muda podrían tener efectos aún mayores que aquellos que pudieran ocurrir durante el viaje de alimentación post-reproductivo en las hembras adultas (Pistorius et al. 2008). Los gastos que una hembra puede realizar durante una temporada particular están ligados a su peso de arribo a la colonia, y éste está indefectiblemente ligado a su éxito en la obtención del alimento (Fig. IV-7). La importancia de El Niño en los ecosistemas polares se manifiesta especialmente a partir de su efecto en la extensión y concentración del hielo marino en la región (e.g. Yuan & Martinson 2000, Kwok & Comiso 2002, Yuan 2004, Quetin et al. 2007, Stammerjohn et al. 2008a, 2008b) y, en el mar de Bellingshausen, se asocia con una reducción en su extensión y duración (Quetin et al. 2007). A su vez, las variaciones en el hielo dominan la dinámica del ecosistema antártico, influyendo en la distribución, la abundancia y la calidad de las presas (Fraser & Hoffmann 2003, Atkinson et al. 2004, Ducklow et al. 2007). La mayoría de las hembras que se reproducen en Punta Stranger viajan hacia el sudoeste a lo largo del borde de la plataforma continental de la Península Antártica, donde se alimentan entre marzo y agosto (Bornemann et al. 2000). Las posiciones más lejanas donde se registraron estos animales se situaron a 1600 km del lugar de reproducción, en el mar de Bellingshausen. En relación con el hielo, Bornemann et al. (2000) informaron dos comportamientos diferentes de las hembras durante el invierno. Algunas hembras ajustan sus movimientos a los movimientos de avance y retroceso del borde de hielo, mientras que otras se adentran en zonas con mayor concentración de hielo marino. En

cualquier caso, las áreas de alimentación de las hembras que se reproducen en Punta Stranger estuvieron asociadas al hielo marino e influidas por su extensión (Bornemann et al. 2000), lo que fue observado también en las Islas Kerguelen (Bradshaw et al. 2003, Bailleul et al. 2007a, 2007b). Los datos de la cobertura de hielo para la región de la Península Antártica provenientes del programa Palmer Long-Term Ecological Research muestran que la extensión del hielo marino promediada para los meses de marzo a agosto en el año 2002 (123.445 km^2) fue muy superior a aquella registrada en el año 2001 (84.923 km^2) y en 2003 (91.211 km^2). Como se puntualizó en el Capítulo III, las mayores concentraciones de hielo durante marzo-agosto se relacionaron negativamente con el peso al destete de los cachorros ($R=-0,79$, $p<0.0001$; $n= 19$, sobre un total de 22 años para el período 1985-2006; Fig. IV-26) y éste, como se describió en este capítulo, depende del peso y las reservas de la hembra al arribo a la colonia.

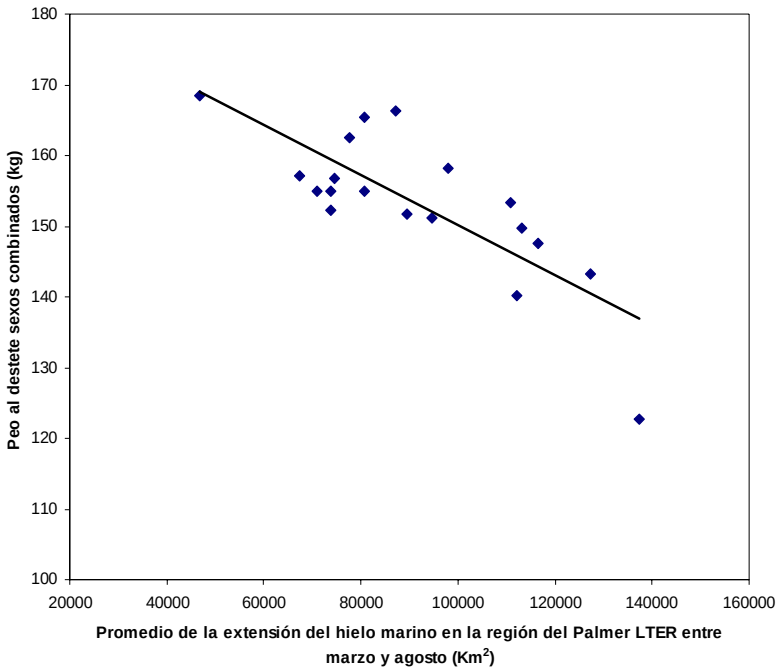

Figura IV-26
Peso al destete en noviembre del año i en relación con la extensión del hielo marino en el área del Programa Palmer Long-Term Ecological Research (LTER) (promedio marzo-agosto del año i). Los datos de peso al destete para el período 1985-1994 provienen de Vergani et al. (2001). La serie 1995-2006 de AR Carlini (datos inéditos); $F_{(1,17)}=28,1$, $r^2=0,62$, $P<0,0001$. No hay registros de peso al destete en Punta Stranger para los años 1997, 1999 y 2000.

El impacto negativo que tienen la formación más tardía y la menor duración y extensión del hielo marino en el reclutamiento y supervivencia del krill ha sido bien documentado (Quetin et al. 1996, 2007, Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004). Sin

embargo, se conoce mucho menos el efecto de la concentración, extensión y duración del hielo marino en las comunidades de peces, calamares y pulpos, que pueden tener respuestas específicas variables y aún opuestas (Moline et al. 2008). Peces, calamares y pulpos son las principales especies presa de las hembras del elefante marino que reproduce en Punta Stranger (Daneri et al. 2000, Daneri & Carlini 2002, Piatkowski et al. 2002). Vergani et al. (2008) observaron que los pesos al destete de los cachorros del elefante marino del sur se relacionaron negativamente con el fenómeno de El Niño y especularon que podrían existir una mayor disponibilidad o un mayor tamaño del cefalópodo *Psychroteuthis glacialis* durante los eventos de La Niña que permitieran a las hembras una mayor ganancia de peso durante sus fases de alimentación. Esta conclusión sin embargo, fue cuestionada por otros autores en especial porque no tenía en cuenta las posibles variaciones en la dieta de la especie y la importancia en ella que pudieran tener los peces (McMahon et al. 2008).

De todas formas, a diferencia de lo que ocurre con algunas especies de depredadores que se reproducen en Punta Stranger como el Pingüino adelia (*Pygoscelis adeliae*), que presentan dramáticos descensos en su número poblacional asociados a la reducción en el hielo marino (Carlini et al. 2009b), es posible que una menor extensión y concentración del hielo pueda favorecer a las hembras del elefante, ya sea a partir de una mayor abundancia de presas, o bien a partir de su mayor disponibilidad al liberar áreas inaccesibles para ellas en años de mayor extensión del hielo marino, permitiéndoles una mayor eficiencia en la búsqueda de alimento. De ser así, un menor éxito en la obtención de alimento durante el año 2002 podría haber reducido la capacidad de la hembra para reservar recursos a partir de un descenso en la relación costo-beneficio en la obtención del alimento.

Uso de las reservas durante la lactancia

La pérdida de peso de las hembras observada en Punta Stranger incluyó en promedio un 51 % de la energía, un 58 % de la grasa y un 23 % de la proteína presentes en la hembra después de parir. Estas proporciones son semejantes a los valores informados por Fedak et al. (1996) para el grupo que se reproduce en las Islas Georgias del Sur. Sin embargo, y en relación con el mayor peso inicial registrado en Punta Stranger (ver arriba), las hembras de este grupo perdieron mayores cantidades absolutas de grasa, proteína y energía durante la lactancia.

Las cantidades absolutas de reservas de energía, grasa y proteína presentes en la hembra después de parir se relacionaron con la cantidad utilizada a lo largo de la lactancia. Estas variables explicaron un 48 % en el caso de la energía (Fig. IV-10), un 38 % en el caso de la grasa (Fig. IV-12) y un 53 % en el caso de la proteína (Fig. IV-14) de la variabilidad observada en el uso de los recursos. Sin embargo, las proporciones de las reservas utilizadas no se relacionaron con aquellas presentes al arribo, siendo además muy variables entre las diferentes hembras (Figs. IV-11, IV-13 y IV-15). Examinando estas figuras se observa, sin embargo, que las variaciones son mayores en las hembras con mayores reservas de energía al arribo que en aquellas con menores reservas disponibles. Si las hembras se ordenan en modo creciente en relación con las reservas de energía disponible, aquellas situadas en el tercio superior presentan un rango en el uso de la energía (26 - 71%) que es más del doble del de aquellas situadas en el tercio inferior (40 - 57%); si bien ambos grupos presentan promedios muy semejantes (51 y 47% respectivamente) (Fig. IV-11). Esto parece indicar que, a pesar de que no existe una tendencia clara en el uso proporcional de las reservas de energía presentes al arribo, las hembras con menores reservas al inicio de la lactancia tienen una menor flexibilidad en la proporción a utilizar a lo largo de la misma. Si utilizaran

proporciones tan bajas como las observadas en hembras de mayor tamaño y energía de arribo, destetarían un cachorro con muy pocas reservas para afrontar el ayuno posterior al destete y emprender con éxito su primer viaje de alimentación. Es interesante observar que, en términos absolutos, utilizar el 26 % de las reservas de energía presentes al arribo en hembras situadas en el tercio superior (i.e. el límite inferior en el porcentaje observado), representa el uso de 3284 Mj, cifra muy similar a los 3136 Mj que representan el uso del 40 % de la energía en hembras situadas en el tercio inferior. Por otro lado, si las hembras de menor tamaño utilizaran valores proporcionales semejantes al extremo observado en las hembras de mayor tamaño, el riesgo potencial para su supervivencia futura podría ser comparativamente superior. Al finalizar la lactancia, las madres deben viajar hasta áreas de alimentación distantes de su lugar de reproducción, y el remanente de reservas para afrontar dicho viaje será utilizado por las hembras de menor tamaño a tasas más altas por unidad de peso que en el caso de los animales de mayor tamaño. Visto de ese modo, el uso proporcional de las reservas de energía en animales de menor tamaño podría tener límites más acotados, si bien aún muy amplios, que los límites en animales con mayores reservas de energía al arribo. Por otro lado, una hembra en el tercio superior podría o bien invertir relativamente poco y aun así producir un cachorro situado en el rango promedio, o bien invertir cantidades muy superiores, destetando cachorros en el límite superior de los rangos de peso al destete observados aquí. La falta de una tendencia clara en el uso proporcional de los recursos disponibles al inicio de la lactancia, con rangos similares a los aquí informados, fue observada también en el grupo reproductivo de las Islas Georgias del Sur (Fedak et al. 1994, 1996).

El rol del porcentaje de grasa inicial en la pérdida de materiales corporales

Si bien la densidad energética del kilogramo perdido no se relacionó con el peso inicial ni con las reservas totales de la hembra luego de parir, las hembras más grasas al arribo perdieron un kilogramo energéticamente más denso y por lo tanto constituido por una proporción mayor de grasa que aquellas hembras más flacas al arribo (Fig. IV-16). Sin embargo, esta pérdida no representó un porcentaje diario mayor de pérdida de su grasa corporal inicial ($P>0,1$). Por otro lado, el uso diferencial de los materiales corporales les permitió a las hembras más gordas utilizar proteína a tasas diarias (g/día) menores ($r^2=0,39$, $P<0,001$), las cuales además representaron porcentuales diarios menores de sus reservas de proteína iniciales ($r^2=0,16$, $P<0,01$). Ello finalmente permitió a las hembras más gordas al arribo gastar una menor proporción de la proteína inicial que las hembras más flacas ($r^2=0,20$, $P<0,01$), aun teniendo en cuenta que no gastaron una proporción mayor de su grasa ($r^2=0,00$, $P>0,5$), ni de su energía corporal inicial ($r^2=0,00$, $P>0,5$), al finalizar la lactancia. La relación entre el porcentaje de grasa y la constitución del kilogramo perdido también se observó en los destetados de la especie durante el ayuno (Capítulo III) y en hembras de esta misma población durante la lactancia en un trabajo previo (Carlini et al. 2004). Crocker et al. (1998) demostraron que dos componentes clave de la fisiología del ayuno, el ahorro efectivo de proteína y un tasa baja de filtrado renal, cambian en forma notable hacia el final de la lactancia en el elefante marino del norte, y sugirieron que la composición corporal al arribo de las hembras (% de grasa), a partir de su relación con el uso de las reservas de proteína corporal, podría determinar en última instancia el momento de finalizar el ayuno durante la lactancia. A su vez, el aumento en el uso de la proteína corporal al finalizar la lactancia podría relacionarse con un aumento de la necesidad de aminoácidos como precursores de la glucosa a medida que progresa la lactancia (Champagne et al. 2006,

Houser et al. 2007). El mecanismo en conjunto determinaría la finalización de la lactancia antes de que el gasto proteico se situara por debajo de niveles críticos para la supervivencia o reproducción futura de la hembra (ver también *Los costos totales de la lactancia en relación con la reproducción siguiente*). Es posible que los niveles de utilización de proteína dicten, en última instancia, el momento de partir al mar en la hembra. Sin embargo, de existir un nivel proporcional crítico en el uso de las reservas de proteína, cabría esperar que mayores porcentuales diarios de pérdidas se relacionaran con ayunos más cortos, ya que un nivel proporcional dado sería simplemente su uso porcentual diario multiplicado por los días de lactancia. Esta relación negativa sólo se observó en el año 2003. En este estudio, las hembras más grasas fueron capaces de reservar proteína corporal, en especial a partir de catabolizar menos proteína para su uso como combustible metabólico (ver siguiente punto). Sin embargo otros factores, como por ejemplo el aumento del nivel de progesterona relacionada con la ovulación (Boyd 1991), parecen también dictar el momento de la finalización de la lactancia.

El rol del porcentaje de la grasa inicial en la eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía

Como se describió en la sección anterior, las hembras más gordas al arribo tendieron a perder un kilogramo más rico en términos de su energía, y por tanto constituido por una proporción mayor de grasa, que aquellas más flacas al arribo a la colonia (Fig. IV-16). Sin embargo, no hubo relación entre la densidad del kilogramo perdido por la hembra y aquel ganado por su cachorro, ni tampoco la hubo con el porcentaje de grasa corporal del cachorro al momento de su destete. Esto fue así cuando se combinaron los datos de las tres temporadas o cuando se analizó cada una de ellas en forma independiente ($P>0,3$ en todos los casos examinados). Como consecuencia de

ello, las hembras más gordas al arribo transfirieron la grasa y energía en forma menos eficiente que aquellas más flacas (Figs. IV-17 y IV-19). Sin embargo, las hembras más grasas al momento de parir a su cachorro transfirieron la proteína en forma más eficiente que aquellas más flacas al arribo (Fig. IV-18). Esto sugiere que la diferencia principal en los materiales utilizados durante la lactancia entre hembras de diferentes composiciones corporales (% de grasa) al arribo, está relacionada más estrechamente con el tipo de tejido utilizado para su propio metabolismo que con una diferencia en el tipo de material transferido a su cachorro a partir de la leche. Como se mencionó previamente (Capítulo III), durante los ayunos naturales los animales tienden a utilizar la grasa como combustible metabólico y a ahorrar proteína (Worthy & Lavigne 1987, Adams & Costa 1993). Sin embargo, la capacidad para reservar proteína también está relacionada con la disponibilidad de lípidos (Lowell & Goodman 1987). Una forma de interpretar las Figs. IV-17 a IV-19 es considerar que por debajo de cierto nivel en el uso de las reservas de grasa (como porcentaje del total disponible al inicio de la lactancia) las hembras comienzan a usar proteína como combustible metabólico o lo hacen en mayor medida, como fue sugerido en un trabajo previo (Carlini et al. 2004). Las hembras más grasas al inicio de la lactancia utilizarían casi toda su proteína para transferir a su cachorro en forma de leche, logrando mayores eficiencias en la transferencia de este recurso. A su vez, esto implicaría un mayor uso de reservas grasas como combustible para sus costos de mantenimiento, lo que causaría un descenso en la eficiencia en la transferencia de grasa cuando, como se hace en este trabajo, se computan las ganancias totales del cachorro frente a las pérdidas totales de la hembra. De ser así, ¿que podría motivar este cambio? Si, con el objeto de producir un cachorro viable, la densidad promedio de la energía de la leche debe ser aproximadamente mantenida con cierta independencia de la condición de la hembra (% de grasa) al arribo

a la colonia, las hembras más flacas podrían verse forzadas a utilizar una parte comparativamente mayor de proteína como combustible metabólico a medida que avanza la lactancia, que lo utilizado por madres más gordas al arribo. La composición de la leche del elefante marino del sur varía a lo largo de la lactancia y presenta los valores de grasa máximos (alrededor de 50 %) en la lactancia avanzada (alrededor de los 17 a 20 días) (Carlini et al. 1994, Hindell et al. 1994). Las madres podrían entonces actuar como "buffers", produciendo una leche de similar contenido energético, con cierta independencia de su composición corporal (% de grasa) al arribo. Las hembras más grasas lo lograrían sustentando sus costos metabólicos principalmente a partir de la grasa, mientras que aquellas más flacas lo conseguirían a partir del uso de una porción comparativamente mayor de proteína corporal.

Otra explicación posible para el uso diferencial de los recursos observado entre hembras con diferente porcentaje de grasa inicial, es que estén transfiriendo leche con diferente contenido energético. En el lobo marino subantártico, *Arctocephalus tropicalis*, las madres con mejor condición corporal producen leche con un mayor contenido de grasa, lo que permitió a los autores especular que los mayores éxitos en la búsqueda de alimento contribuían a lograr una leche con mayor contenido energético (Georges et al. 2001). Dado que en este estudio no se tomaron muestras de leche en las hembras, esta posibilidad no puede ser contrastada en forma directa. Sin embargo, el modelo de lactancia en los otáridos, en los cuales el amamantamiento y los viajes de alimentación se intercalan durante la lactancia, difiere marcadamente del de los fócidos, en los cuales el ayuno durante la lactancia forma una parte integral del mismo. Dado que la obtención de los recursos necesarios para cubrir la producción de la leche en los fócidos en cierta forma se reparte durante varios meses en el mar, es posible que su composición se vea

menos influida que en especies en las cuales la producción de leche se liga en forma más directa con los viajes de alimentación (Costa 1991).

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con los gastos totales de la madre

Un tamaño mayor a su arribo a la colonia le brinda a la hembra no sólo mayores reservas absolutas de energía (Fig. IV-8), sino también una proporción mayor de recursos que pueden ser empleados para la producción de leche, dado que tendrán menores tasas metabólicas por unidad de peso que aquellas hembras más chicas al arribo a la colonia (Costa 1991, 1993). Si en condiciones naturales, no hubiera un límite en la producción de leche por parte de la madre, o en la conversión de la leche en reservas por parte de su cachorro, las hembras más grandes y con mayores reservas deberían ser más eficientes que aquellas más pequeñas ya que sus costos de mantenimiento deberían ser comparativamente menores (el mismo concepto se discutió en la sección de transferencia de peso) (Figs. IV-23 y IV-24). En la Fig. IV-27, construida a partir de una serie de suposiciones enumeradas al pie, se observa la fracción teórica de energía disponible para el cachorro para hembras de diferente tamaño.

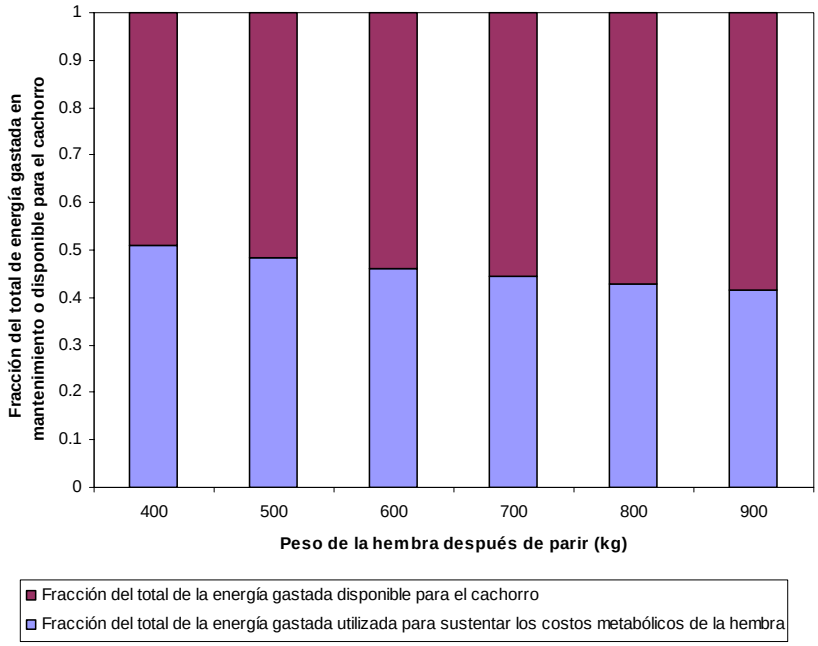

Figura IV-27
Fracción teórica del total de la energía gastada utilizada para los costos metabólicos de la madre y aquella disponible para su cría para madres de diferentes tamaños, suponiendo una proporción de gasto semejante en las diferentes hembras

Para obtener los valores de la figura se supuso que las hembras tenían 30,6 % de grasa y 16.5% de proteína después de parir, y una pérdida de energía (PE) igual al 51 % de la energía inicial (EI) (todos valores promedio observados en este estudio). La energía utilizada para sustentar los costos de mantenimiento de la hembra (EM) se estimó aquí como 3 veces la tasa metabólica basal (Kleiber 1975) multiplicada por 23 días de lactancia, después de estimar la masa media durante ese período. La masa media (MM) se estimó simplemente como la media aritmética del peso inicial más el peso final, calculando una pérdida a lo largo de la lactancia del 35 % del peso inicial. Se utilizaron valores de 39,33 Mj/kg de grasa y 17,99 Mj/kg de proteína para convertir las reservas en unidades de energía.
Por esto, la energía de una hembra de 400 kg al arribo será EI=122,4 ·39,33+64.4·17,99, la pérdida de energía será PE=EI·0,51, la energía utilizada para metabolismo EM= $(MM^{0,75} \cdot 0.293)\cdot 3\cdot 23$ y la fracción del total de energía utilizada para los costos de mantenimiento (FEM) será FEM=EM/PE, mientras que la fracción de la energía disponible para el cachorro (FED) será FED=(PE-EM)/PE.

En este trabajo, sin embargo, no existió relación entre las reservas de energía al arribo a la colonia y la eficiencia en la transferencia de la energía. Además, la eficiencia en la transferencia de recursos varió especialmente en relación con la cantidad absoluta perdida por la madre. Mayores pérdidas de energía se relacionaron con menores eficiencias (ver resultados). Ello indica que sólo una parte de este mayor esfuerzo realizado por la madre es transferido al cachorro, mientras que la mayor parte de esa energía se utiliza para sustentar los costos metabólicos a medida que aumentan el

tamaño de la hembra y la pérdida de energía (Fig. IV-10). La misma tendencia se observó cuando las pérdidas totales de grasa y proteína se analizaron en forma separada. En los pocos casos en los que se observaron madres amamantando dos crías en el elefante marino del sur, ellas crecieron a una tasa combinada comparable a la que hubiera tenido un solo cachorro parido por una madre de ese tamaño, lo cual sugiere que la inversión total en una temporada está determinada por la madre y no por las demandas del cachorro (Arnbom et al. 1997). En muchas especies la producción de leche aumenta en relación con el tamaño de la hembra (Brody 1945, Linzell 1972). Sin embargo, es posible que este aumento no sea tan grande como para compensar los mayores costos metabólicos absolutos de hembras de mayor tamaño, provocando una disminución de la eficiencia cuando se consideran las cantidades absolutas de pérdida. En el elefante marino del norte, en el cual la producción de leche se midió en forma directa, si bien el peso de la hembra se relacionó en forma positiva con la energía provista a partir de la leche, los gastos totales de energía no se relacionaron significativamente con su producción, aun cuando existió una cierta tendencia positiva (Crocker et al. 2001). Asimismo, la falta de relación entre las reservas totales y la eficiencia sugiere que la capacidad para producir leche a partir de las reservas de la madre, y no sólo las reservas en sí mismas, le fijan un límite a la madre en la transferencia de recursos a su cría. De ser así, las madres de mayor tamaño serían capaces de producir más leche pero, en términos generales, sólo llegarían a compensar las pérdidas adicionales de energía causada por sus mayores costos metabólicos absolutos.

.

Eficiencia en la transferencia de nutrientes y energía en relación con las temporadas y el sexo del cachorro

La eficiencia en la transferencia de grasa y energía no varió entre las temporadas, pero la eficiencia en la transferencia de proteína fue más alta en el año 2001 que en los años 2002 y 2003. Durante el año 2001, las madres fueron proporcionalmente más grasas que en los años 2002 y 2003 (si bien la diferencia fue sólo significativa entre 2001 y 2002) (Tablas IV-3 a IV-5). Asimismo, las temperaturas medias durante los meses de lactancia (octubre-noviembre) difirieron entre los años, siendo más altas en el año 2001 para ambos meses, que durante las temporadas 2002 y 2003 (Figs. IV-20 y IV-21). Es probable que las mayores temperaturas observadas en el año 2001 hayan permitido a las hembras durante ese año tener gastos de mantenimiento comparativamente menores que en las otras temporadas. Como se observó en el Capítulo III, la temperaturas más bajas se asociaron con mayores tasas porcentuales de pérdida de peso en los cachorros durante el ayuno en todos los años, explicando de un 10 % a un 31 % de la variabilidad observada. Los mayores porcentajes de grasa al arribo en el año 2001 (los cuales se relacionan con transferencias más eficientes de proteína, ver arriba), junto con menores costos comparativos de mantenimiento, pueden haber permitido a las hembras transferir la proteína corporal más eficientemente que en las otras temporadas, aun mostrando una eficiencia en la transferencia de grasa similar (al menos no significativamente diferente) a las otras temporadas (debido a costos metabólicos de madre y cría comparativamente más bajos).

Asimismo, existieron diferencias en los cachorros en la eficiencia para reservar grasa corporal. Los cachorros hembras parecen reservar grasa más eficientemente que los machos (ver resultados). Cuando se observan las Tablas IV-1 a IV-3, e incluso en dos trabajos previos (Carlini et al. 2001, 2004), los cachorros hembras destetaron con mayor

proporción de grasa corporal que los machos (si bien en general con diferencias no significativas), lo cual en este estudio fue el resultado de reservar un kilogramo más rico energéticamente. Si bien no se puede descartar que existan diferencias en la composición de la leche de madres cuyos cachorros son macho o hembra, existen diferencias entre los sexos en el desarrollo desde el nacimiento hasta el destete (McMahon et al. 1997). En particular, se observó una marcada diferencia en el desarrollo dental, ya que la mayoría de las hembras, pero sólo una pequeña porción de los machos, desteta con dientes (McMahon et al. 1997, Modig et al. 1997). La diferencia en el desarrollo dentario parece ser sólo una manifestación de procesos más amplios ligados al desarrollo del esqueleto (Modig et al. 1997). Se desconoce cuáles son los mecanismos que causan la diferencia en el desarrollo entre sexos, pero es posible que estas diferencias impliquen de alguna manera la asimilación o el uso diferencial de los nutrientes brindados por la madre.

Inversión materna en relación con el sexo del cachorro

Algunas predicciones teóricas y ciertos estudios empíricos indican que en especies poligámicas las madres con mayores reservas deberían producir más cachorros macho que hembra (Trivers & Willard 1973), o invertir más recursos en los cachorros macho durante la lactancia (Maynard-Smith 1980). En general los pinnípedos se consideran ideales para investigar estas teorías (Trillmich 1996). En particular, el elefante marino es una especie poligínica con un gran dimorfismo sexual, en la cual la inversión materna es fácilmente cuantificable. Las hembras tienen una enorme variación en sus reservas iniciales y los machos exitosos tendrán mucha más descendencia que cualquier hembra individual, razón por la cual numerosos trabajos han sido ya realizados para contrastar las teorías mencionadas. Estos estudios, tanto en la especie

del norte como la del sur, han demostrado que después del nacimiento, no hay diferencias en la inversión materna con relación al sexo del cachorro (Le Boeuf et al. 1989, McCann et al. 1989, Campagna et al. 1992, Kretzmann et al. 1993, Deutsch et al. 1994, Fedak et al. 1994, 1996, Arnbom et al. 1993, 1997, Wilkinson & van Aarde 2001). El presente trabajo confirma los resultados observados previamente. No existieron diferencias en el peso post-parto, ni en su composición (% de grasa) entre las madres que parieron cachorros macho o hembra. Asimismo, la pérdida de peso, grasa o proteína, ya sea en términos absolutos o en relación con aquellos presentes al arribo, no difirió en relación al sexo del cachorro para ninguno de los años.

Por otro lado, los cachorros hembra destetaron con una proporción mayor de grasa como resultado de reservar un kilogramo energéticamente más rico, lo cual, como se dijo en la sección anterior, parece haber sido el resultado de diferentes eficiencias en la asimilación.

Costos totales de la lactancia en relación con la reproducción al año siguiente

Las hembras de elefante marino del sur realizan un importante esfuerzo durante el período reproductivo que, eventualmente, podría tener consecuencias para su futura reproducción o incluso su supervivencia (Fedak et al. 1996, Arnbom et al. 1997). No es fácil determinar el límite en el uso de reservas por encima del cual las hembras podrían verse seriamente afectadas. Este límite potencial dependerá además de un conjunto de factores tales como la tasa metabólica absoluta y específica (esto es por unidad de peso), la habilidad individual del animal para alimentarse, la distancia a las áreas de alimentación y las condiciones de un año particular. Pese a todo ello, a modo de aproximación se pueden tomar valores de grasa por debajo del 10 % del peso corporal y pérdidas de alrededor del 30 % de la proteína corporal, valores que se consideran

extremos en las mujeres (Cahill et al. 1979). Como se dijo previamente, en Punta Stranger 7 de las 11 hembras muestreadas en el año 2001 y 5 de las 15 hembras tomadas en el año 2002 volvieron a parir en el año i+1 (2002 y 2003 respectivamente). No existieron diferencias en el peso inicial o final ni en los gastos relativos de grasa o energía que realizaron durante la lactancia para el grupo de hembras que volvió, y se reprodujo exitosamente (n=12), en comparación con aquel que no fue observado en Punta Stranger en la temporada siguiente (n=14) (Tabla IV-9). Sin embargo, las hembras que no se observaron en Punta Stranger en el año i+1, habían gastado durante la lactancia en el año anterior una proporción mayor de proteína de las reservas iniciales, si bien la diferencia no fue significativa a $P<0,05$ (t-test, $P=0,07$). En ambos grupos se encontraron pérdidas cercanas, y en algunos casos superiores, a las consideradas extremas en el trabajo de Cahill et al. (1979). En el caso de la grasa, los niveles promedio de ambos grupos (Tabla IV-9) estuvieron por encima de los considerados críticos en dicho trabajo. El único valor por debajo del 10 % (8,8 % de reservas grasas al finalizar la lactancia) se encontró en una hembra que volvió a reproducirse la temporada siguiente. Por otra parte, si bien el promedio de la pérdida de proteína corporal (Tabla IV-9) estuvo también por debajo del valor crítico informado por el trabajo mencionado, 4 de las 14 hembras que no volvieron a reproducirse la temporada siguiente tuvieron valores superiores al 30 % de pérdida de proteína y en ningún caso ese nivel fue superado por las hembras que retornaron. Asimismo, como se dijo previamente, existió alguna evidencia, aunque débil y no significativa estadísticamente, de que el grupo de hembras que no volvió a reproducirse gastó una proporción mayor de sus reservas de proteína (Tabla IV-9).

Tabla IV-9. Comparación de las condiciones iniciales y los costos de la lactancia en dos grupos de hembras. El grupo A regresó a reproducir del año 2001 al 2002 o del 2002 al 2003, el grupo B agrupa aquellas hembras que no regresaron a reproducir a Punta Stranger entre una temporada y la siguiente.

	Grupo A (n=12)	Grupo B (n=14)
Peso después de parir (kg)	690,1±116,6	672,2±130,8
Peso al final de la lactancia (kg)	453,4±84,9	435,2±90,0
Porcentaje de grasa inicial	31,6±4,3	30,6±4,4
Porcentaje de grasa final	19,2±6,8	20,9±5,1
Reservas de energía iniciales (MJ)	10453±1843	10032±1804
Reservas de energía finales (Mj)	5064±1521	5099±1219
Pérdida de peso (%)	34,4±3,6	35,4±3,6
Energía utilizada (%)	51,9±9,6	49,5±6,6
Grasa utilizada (%)	59,7±13,1	55,7±9,1
Proteína utilizada (%)	20,8±5,1	24,4±7,1

Carlini et al. (2004) informaron que, si bien no existió relación entre la pérdida de energía o grasa corporal durante la lactancia y la cantidad recuperada durante el viaje de alimentación post-reproductivo, hubo una relación positiva entre la pérdida de proteína durante la reproducción (ya sea en términos absolutos o relativos) y la ganancia de proteína en el mar, y sugirieron que las hembras podrían favorecer la acumulación de proteína durante este período. Es posible que los niveles proporcionales de pérdida de proteína durante la lactancia estén más cercanos a un nivel límite que los de la grasa. Hay que considerar también que las pérdidas proporcionales informadas en este estudio se realizaron desde el punto en el cual la hembra parió a su cachorro y que, dado que los animales están en la playa en promedio 4,4 días antes de la parición (Capítulo II), las pérdidas reales serán por cierto ligeramente superiores desde su arribo a la colonia. De todos modos, dada la falta de una clara diferencia entre los grupos, es posible que el éxito durante los viajes de alimentación sea *per se* más importante en el futuro éxito en la reproducción que la inversión realizada en una temporada dada. Al menos durante el viaje de alimentación post-reproductivo, existen variaciones muy amplias en el éxito en

la búsqueda de alimento, estimándose que las hembras más exitosas obtienen 2,4 veces más presas que aquellas menos exitosas y el doble de la energía (Carlini et al. 2005). En línea con lo anterior, Ducatez et al. (2008) infirieron amplias variaciones en el éxito en la obtención de alimento durante el viaje post-reproductivo entre las hembras adultas, y sugirieron que la diferencia en la capacidad individual de una hembra para alimentarse puede ser más importante que el área en la que se alimentan.

En resumen, tanto el peso después de parir, como la energía disponible a su arribo a la colonia, tuvieron un efecto significativo en los gastos que realiza la hembra durante una temporada dada. La eficiencia con que se realizó dicho gasto varió especialmente con la composición corporal de la hembra (% de grasa) y la cantidad absoluta de reservas utilizadas. Se encontró evidencia de que hembras con proporciones de grasa mayores ahorran proteína durante la lactancia. La estrategia en conjunto desplegada por la especie, que permite acortar la lactancia y utilizar importantes cantidades de recursos, está ligada a su éxito durante los períodos de alimentación en el mar, que a su vez parecen depender en gran medida de la extensión del hielo marino en la región de la Península Antártica.

CAPÍTULO V

ESTIMACIÓN DE LOS REQUERIMIENTOS DE ALIMENTO Y ENERGÍA

V. 1. INTRODUCCIÓN

Estimar la cantidad de alimento y energía que requiere una población de pinnípedos es de suma importancia, ya que a partir de esa información se puede obtener una primera aproximación del impacto que un determinado grupo tiene en los recursos marinos. A la vez, el conocimiento de los requerimientos de alimento y energía permite predecir los posibles efectos que los cambios en la disponibilidad y abundancia de las presas pudieran tener en la población.

Es difícil observar en forma directa el consumo de alimentos en los mamíferos marinos. Un método utilizado para estimarlo es el de medir las tasas de ingestión en pinnípedos cautivos y extrapolarlas a los animales en libertad (Innes et al.1987, Perez et al. 1990). Si bien este método es útil, no es fácil determinar si los consumos de un animal cautivo reflejan las necesidades de energía de un animal en libertad, el que puede emplear una variada gama de estrategias para alimentarse y sobrevivir. Un método alternativo es utilizar un modelo bioenergético (e.g. Lavigne et al. 1982, 1985, Worthy 1987, Olesiuk 1993, Stenson et al. 1997, Winship et al. 2002, Howard 2009). Estos modelos describen el consumo de alimento y energía en base a las leyes de la termodinámica, las cuales presuponen que los gastos de energía deben estar balanceados, al menos a largo plazo, con la adquisición de energía. En términos generales, los gastos energéticos serán aquellos devenidos de los costos de mantenimiento del animal (incluyendo su metabolismo basal, actividad y costos de termorregulación), su crecimiento y su reproducción, mientras que la energía necesaria para dar cuenta de estos requerimientos provendrá del consumo de alimento. Estos modelos pueden ser construidos a partir de ecuaciones con pocos parámetros que representen los requerimientos de un animal promedio a lo largo del año, hasta modelos más complejos que representen los requerimientos de diferentes clases de edad en una

población y en diferentes períodos del año. La elección final del formato del modelo a utilizar, dependerá en buena medida del conocimiento más o menos detallado del grupo bajo estudio y de los datos disponibles.

En un individuo, las demandas de energía variarán con el sexo y la edad. En una población, deberá tenerse en cuenta asimismo el número de individuos que sobreviven en cada clase de edad. Entre las clases de edad, además, los recursos utilizados para diferentes actividades como la muda, la reproducción o el crecimiento serán también diferentes. Las estimaciones de consumo de alimento para una población son *per se* útiles para estimar su impacto en el ecosistema. Sin embargo, las variaciones de las demandas a lo largo de la vida del animal, y en relación con una clase de edad particular, permiten identificar qué partes de la población pueden ser más vulnerables a la falta de alimento y cuáles son las clases de edad y sexo que tienen un mayor impacto en el ecosistema.

Para estimar los requerimientos de alimento en una población de pinnípedos que contemple las variaciones entre las diferentes clases de edad y sexo es necesario contar con una importante cantidad y diversidad de datos que incluyan la estructura de edad de la población, sus tasas de crecimiento, sus costos de energía durante diferentes períodos del ciclo anual (reproducción, muda, alimentación), la dieta de la especie y el valor energético de esta dieta (Lavigne et al. 1982, Costa & Williams 1999). Cuanto más detallada sea la síntesis de datos con que se cuente, se tendrán mayores certidumbres, o al menos una menor cantidad de incertidumbres, en las estimaciones finales realizadas.

El elefante marino del sur es un consumidor importante de recursos en el océano austral, en especial de peces y cefalópodos. Croxall et al. (1985) estimaron que en el arco de Scotia los elefantes consumían alrededor del 75 % de los cefalópodos y el 45 % de los peces consumidos en total por las aves y focas en la región. A su vez, Santos et

al. (2001) estimaron que de los 12,5 a 24 Tg (millones de toneladas) de cefalópodos consumidos anualmente en aguas antárticas por el conjunto de elefantes y otras focas, las aves, los zifios y el cachalote, entre el 19 % y el 36 % era consumido por los elefantes. Dado su gran rango de dispersión durante las fases pelágicas, aun poblaciones que se reproducen al norte de la convergencia antártica obtienen una porción importante de sus recursos en áreas situadas al sur de la convergencia antártica (e.g. Hindell et al. 2003, Field et al. 2004). El organismo responsable del manejo y la conservación de los recursos al sur de la convergencia antártica es la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), organismo que tiene como objetivo principal la conservación, incluyendo el uso racional de los recursos, de toda la vida antártica (Agnew 1997). Los machos adultos, hembras y juveniles del grupo bajo estudio pasa la mayor parte de su tiempo alimentándose en regiones que se corresponden con las áreas estadísticas 48.1, 48.5 y 88.3 definidas por dicha comisión (Bornemann et al. 2000, Tosh et al. 2009). Además, como se puntualizó en los Capítulos III y IV, el incremento en la temperatura media observado en la Región de la Península Antártica, zona principal de alimentación de las hembras del grupo, tiene un efecto pronunciado en la cobertura de hielo marino en el área, y de allí en los diferentes componentes del ecosistema. Por todo ello, es importante estimar los recursos necesarios para el grupo estudiado, información que resulta relevante para la discusión en los foros internacionales acerca de la formulación de políticas de manejo y conservación en el área del Tratado Antártico.

En este Capítulo, se brinda una estimación de los requerimientos de alimento y energía de las diferentes clases de edad y sexo en la población de Punta Stranger. Con este propósito, se utilizan datos presentados en el Capítulo II (como los tiempos en tierra para diferentes clases de edad y sexo), en el Capítulo III (como las estimaciones

de peso al finalizar el ayuno y el tiempo de ayuno), y en el Capítulo IV (en relación con los costos totales de reproducción en las hembras). Otros datos necesarios para realizar estas estimaciones, tales como las curvas de crecimiento para la población, o los costos de energía de la muda para los animales juveniles, no abordados en los Capítulos previos, se presentan y se detallan en forma explícita en el presente Capítulo. El conjunto de esta información permitirá analizar cómo las demandas de energía varían con la edad y el sexo en los individuos de la población y cómo lo hacen para las diferentes clases de edad. Finalmente, se brindará una estimación de los recursos consumidos por este grupo y se discutirán los principales aportes, y debilidades, de la estimación realizada.

V. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

V.2. 1 Crecimiento

Todos los animales capturados para realizar las curvas de crecimiento se marcaron en Punta Stranger durante el período posterior al destete en 17 de las 21 temporadas reproductivas comprendidas entre los años 1987 y 2008. Según el año, los animales se marcaron con marcas Roto Tag, Jumbo Tag, o All Flex en la aleta posterior, y en todos los años, se yerraron codificando su año de nacimiento.

Los datos de animales de edad conocida nacidos en este grupo reproductivo informados en este estudio corresponden a las recapturas realizadas en 13 temporadas (entre los años 1996 y 2008) durante el período reproductivo y la muda de la especie (Septiembre-Marzo). El período total de tiempo en el cual se realizaron las recapturas varió para cada temporada y se relacionó con el momento de arribo del grupo al área de muestreo y la cantidad de personas disponibles en el campo en una temporada dada.

Obtención de las medidas

Del total de animales capturados (n=238), las medidas se obtuvieron luego de anestesiarlos en 219 ocasiones, o a partir de una fotografía con una referencia conocida sin inmovilizarlos previamente (19 animales).

Animales inmovilizados

Los animales se inmovilizaron con clorhidrato de Ketamina (50 mg/ml), disponible comercialmente como Ketamina ® (Laboratorio Hollidays) o una mezcla de clorhidrato de Tiletamina y clorhidrato de Zolacepam, disponible comercialmente como Zoletil®100 (Laboratorio Vibrac). En el caso de la Ketamina®, se utilizaron dosis de entre 3,1 mg/kg y 7,6 mg/kg (Carlini et al. 1997) y en el caso del Zoletil® se anestesiaron con dosis de 0,6 mg/kg a 1,2 mg/kg (Carlini et al. 2009a). Una vez anestesiados, los animales fueron medidos y pesados. Las medidas tomadas, todas ellas obtenidas con el animal extendido en forma recta sobre su vientre, fueron las siguientes (Fig.V-1):

Longitud Estándar (LS): definida en este trabajo como la distancia en línea recta desde el extremo de la nariz hasta el extremo del rabo.

Longitud Dorsal Curvilínea (LDC): tomada desde el rabo hasta la punta de la nariz siguiendo el contorno del animal por su línea media dorsal.

Longitud Total (LT): tomada en línea recta desde el extremo de las aletas al extremo de la nariz.

Perímetro axilar (PA): perímetro del animal tomado por detrás de las axilas.

Peso: el peso se midió con una balanza electrónica Challenger AZM (1000 ± 0,5 kg de capacidad), como se describió en el Capítulo III para animales de menos de 250 kg, o en el Capítulo IV para animales que superaban ese peso. Asimismo, se tomó una fotografía

lateral del animal (Fig. V-1) con el objeto de comparar las medidas obtenidas en el campo con la cinta métrica con aquellas resultantes de la fotografía. Si bien en la mayoría de los animales se tomó la LS y la LT, y en muchos el resto de las medidas, sólo se pesó un 40 % de los animales inmovilizados.

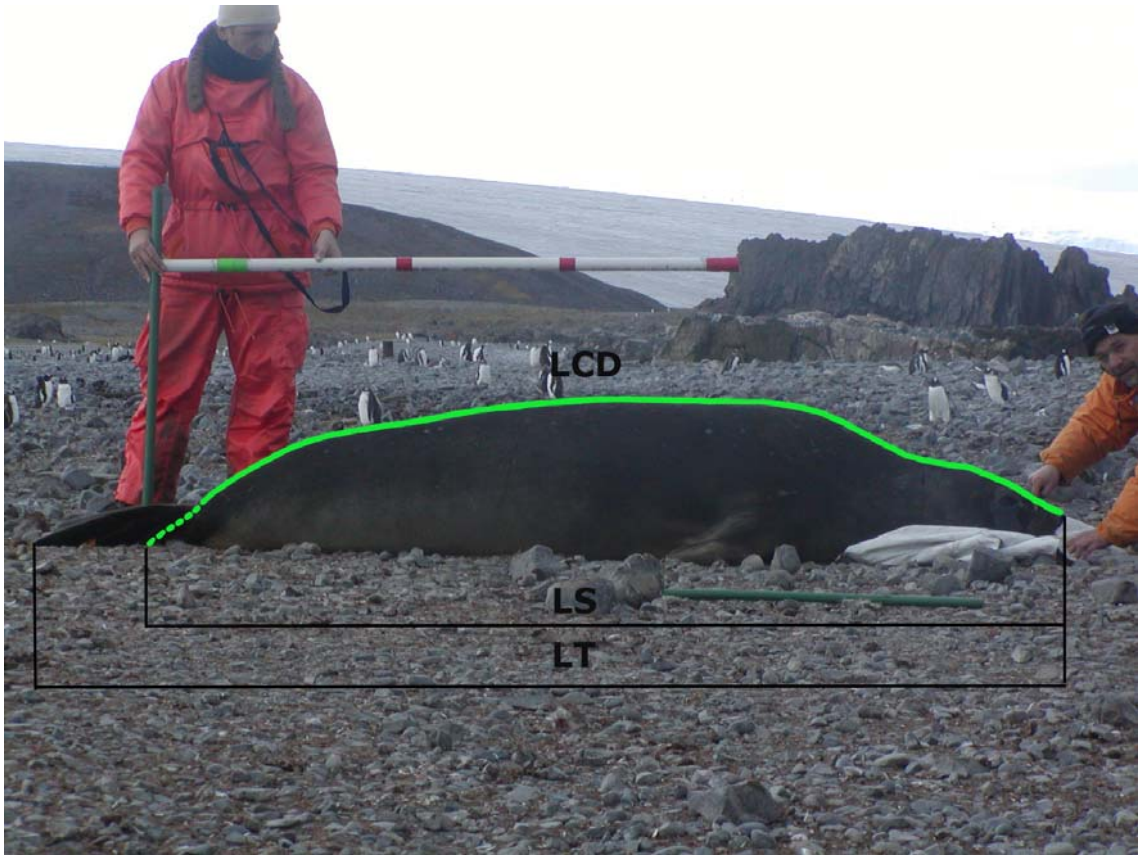

Figura V-1. Diferentes medidas de longitudes tomadas en machos y hembras del elefante marino del sur en Punta Stranger, la Isla 25 de Mayo, Antártida. Referencias en el texto.

Animales solamente fotografiados

En aquellos casos en que los animales no se inmovilizaron (n=19), se obtuvo su longitud total (LT) a partir de una fotografía lateral. Se prefirió la LT a la longitud estándar (LS) dado que en muchas fotos la cola del animal queda tapada entre las aletas (Fig. V-1). Para obtener estas fotos, un investigador se aproximó desde atrás cuando el animal se encontraba dormido y colocó una referencia de longitud conocida sobre la línea media del animal paralela a su eje longitudinal. Al mismo tiempo, un segundo

investigador tomó una foto perpendicular al eje del animal, como se observa en la Fig. V-2, a una distancia aproximada de 10 metros. Para que la foto refleje la medida del animal, la referencia debe ser puesta sobre el plano sagital del cuerpo y el animal debe encontrarse descansando en posición recta sobre una superficie pareja. En general, se tomaron entre 3 y 6 fotografías con una cámara digital y se promediaron los valores obtenidos, los cuales no difirieron más de un 3 % entre sí. La longitud del animal se obtuvo utilizando el programa Microsoft Photo Editor. En dicho programa, la foto del animal se observa en una grilla *XY* a partir de la cual se pueden medir con el cursor los puntos correspondientes a la nariz (n) y las aletas (a) y los puntos extremos de la referencia de longitud conocida (r1 y r2). La medida del animal se obtiene simplemente como $LT= ((n-a)/(r1-r2)) \cdot Lr$, donde Lr es la medida en centímetros de la referencia. La longitud estándar se obtuvo de la longitud total como $LS= LT/1,14$. El valor 1,14 es el valor promedio de la relación LT/LS de los animales inmovilizados en los cuales se disponía de ambos datos ($1,14 \pm 0,02$; rango 1,08-1,21; n=212).

Figura V-2. Medidas de longitud total obtenidas a partir de una fotografía con una referencia de medida conocida. Punta Stranger, Isla 25 de Mayo, Antártida.

Edad de los animales capturados

Las edades se estimaron como la diferencia en días desde la recaptura en una temporada dada a la fecha de nacimiento. Dado que en la mayoría de los casos sólo se contaba con el año de nacimiento del animal (los cachorros se marcan sistemáticamente durante su período de destete), la fecha de nacimiento para una cohorte dada se fijó como el día 19 de octubre de ese año. Para esta fecha, el 50% de los cachorros había nacido durante las temporadas 2001, 2002 y 2003 (Capítulo II). Es por ello que para un animal nacido en el año 1997 recapturado el día 16/11/2005, se le estimaron 2950 días de edad el día de su recaptura (desde el 19/10/97 hasta el 16/11/05). Dado que las diferencias en la fecha de máximo número de hembras en la playa varía muy poco entre temporadas para una colonia dada, y que los nacimientos se producen a lo largo de un período de 45 días en esta colonia (Capítulo II), suponer el día de nacimiento del cachorro el día 19/10 llevaría a un error estimado máximo de alrededor de 50 días en la edad real del animal a lo largo de su vida.

Ecuaciones y medidas utilizadas para estimar el crecimiento

En general, y debido a las importantes fluctuaciones en el peso de los animales durante los períodos en tierra, se prefieren las medidas de longitud a las de peso para las relaciones de crecimiento de los pinnípedos (McLaren 1993). Se utilizaron cuatro funciones exponenciales para estimar los parámetros de crecimiento (e.g Laird 1966, Fitzhugh 1975, Innes et al. 1981, Neŝetřilová 2005), las cuales se formularon de modo tal que la longitud estándar fuera una función de la edad del animal. Los parámetros de crecimiento se obtuvieron con el programa Curve-Expert 1.4 a partir de las siguientes funciones:

Richards: $y=A \cdot (1+\exp(b-kt))^{(1/1-m)}$,

Gompertz: $y=A \cdot \exp(-\exp(b-kt))$

Logística: $y=A/(1+b \cdot \exp(-kt))$

Brody: $y= A \cdot (1-b \cdot \exp(-kt))$

En estas ecuaciones ***y*** es la longitud estándar en centímetros del animal al tiempo **t** expresado en días, **A** es el valor de la asíntota e indica cuándo finaliza el crecimiento, **b** es un factor que sólo da escala a la ecuación y no tiene una interpretación biológica (Clinton 1995), **k** es la tasa de crecimiento, **m** determina la forma de la curva, **exp (x)** es igual a e^x siendo ***e*** la constante de Euler (2,71828…). Si **m**, **b** y **A** son constantes, mayores valores de **k** implican medidas mayores a una edad dada y un acercamiento más rápido a la medida asintótica del animal (**A**). En general, las ecuaciones con tres parámetros de Brody, Gompertz y Logística pueden derivarse de aquella de Richard de 4 parámetros fijando el valor de **m**. Cuando **m** es igual a 2 se obtendrá la ecuación Logística, con **m** igual a 0 la función de Brody y con **m**→ a 1 aquella de Gompertz (Clinton 1995). La elección del modelo se realizó teniendo en cuenta el porcentaje de la varianza explicada, el error estándar de la estimación y el examen visual de la distribución de los residuos observados gráficamente para cada uno de los modelos. Se consideró como mejor modelo a aquel que explicara un mayor porcentaje de la varianza, que presentara un menor error estándar en la estimación y cuyos residuos se distribuyeran alrededor de cero sin presentar rachas positivas o negativas.

En el caso de los machos de elefante marino del sur, que presentan un aumento de su crecimiento ligado a la pubertad a partir de los 4 años (Laws 1953), se modelaron dos ecuaciones para describir su crecimiento. La primera de ellas representa el crecimiento desde el nacimiento hasta los 51 meses de edad, y la segunda desde los 51 meses hasta la adultez (ver Resultados). Este procedimiento ha sido utilizado por

McLaren (1993) para describir el crecimiento en machos de diversas especies de pinnípedos en los cuales se observa un crecimiento acelerado en la pubertad, dado que ajusta mejor los datos que el uso de una sola función. En este trabajo se eligió a los 51 meses como límite y no los 48 (i.e. 4 años de edad), dado que el crecimiento acelerado se produce con posterioridad a la muda de los individuos de 4 años de edad. La muda ocurre desde mediados de noviembre hasta mediados de febrero para esta clase de edad y sexo (Fig. II-4, Capítulo II). Es por ello, que los animales nacidos en el año 2005 por ejemplo (fijado en este trabajo como nacidos el 19/10/05), y que se capturasen durante su período de muda a los 4 años, tendrían en realidad entre 48 y hasta un máximo de 51 meses de edad antes de realizar su viaje de alimentación posterior a la muda.

Estimación del peso

Con el objeto de asignar valores de peso a la variable de longitud estándar, se pesaron un total de 156 hembras al final de la lactancia (en general animales de 4 años o más) o al final del período de muda en noviembre-diciembre (animales de 1 a 3 años). Los pesos y medidas de estos animales se tomaron luego de inmovilizarlos de forma similar a la descripta en el Capítulo IV. La relación entre el peso (P) y la longitud estándar (LS) se ajustó por medio de una regresión no lineal en la cual:

$$\mathbf{Peso = a + b \cdot LS^3}.$$

En los machos de la especie la relación entre el peso y la longitud estándar se obtuvo de la ecuación provista por Bryden (1972) (ver Resultados, *Peso de los animales,* en este Capítulo).

V.2.2 Tablas de vida

No se dispone de datos de supervivencia para las diferentes clases de edad de este grupo reproductivo. Sin embargo, los principales parámetros poblacionales han

sido descriptos para machos y hembras, hasta los 20 años de edad, en la población de las Islas Georgias del Sur (McCann 1985); hasta los 13 años, en la Isla Marion (Pistorius et al. 1999); y hasta los 10 años, en la Isla Macquarie (McMahon et al. 2003). En este trabajo se utilizará para los cálculos la información brindada por McCann (1985), debido a que el grupo reproductivo de Punta Stranger forma parte del de las Islas Georgias del Sur. Sin embargo, las diferencias en las estimaciones que resultan de utilizar diferentes tasas de supervivencia se comparan en la Discusión.

V.2.3 Gastos de energía durante los diferentes períodos

Como se observó en los capítulos anteriores, las actividades llevadas a cabo por el elefante marino se asocian a la reproducción (en los animales adultos), a la muda y a la alimentación en el mar. Cada uno de estos períodos tiene costos asociados, y ellos se relacionarán con el peso de los animales, el sexo, y el estado reproductivo. Además de los diferentes costos de energía asociados con las diferentes fases del ciclo anual del elefante, existen los relacionados con el crecimiento del animal, que también dependerán de la edad y el sexo.

En general entonces, los gastos totales de energía para un individuo particular puede expresarse como la suma de estos costos:

(1) Costos de energía totales por individuo (CEi)= Costos de reproducción (CR) + Costos de muda (CM)+ Costos de alimentación (CA) +Costos de crecimiento (CC) (Boyd et al. 1994).

Con fines comparativos, una vez estimados los gastos de energía que se formularán en las siguientes secciones, se expresarán en relación con la Tasa Metabólica basal (TMB) predicha por la ecuación de Kleiber (1975), para animales

adultos de un peso particular. Según dicha ecuación, la TMB=(Peso^{0,75}) · 0,293 Mj/día. Para los propósitos de este análisis el peso medio para un período determinado (por ejemplo de 1 a 2 años de edad, de 2 a 3 años etc.) se estimó a partir del promedio de los valores brindados en la Tabla V-2 de la sección Resultados como:

Peso medio $_{(i\ a\ i+1)}$ = (Peso (año i) + Peso año (i+1))/2

Los gastos de energía de los animales de 0 a 1 año de edad se calcularon desde el final del período post-destete, dado que la energía gastada hasta que realizan su primer viaje de alimentación en el mar se sustenta a partir de los nutrientes transferidos por la hembra durante la lactancia (Capítulo III), y, en este capítulo, esta energía se calculó como parte de los costos de la reproducción de la madre. Asimismo, el peso medio para los animales de 0 a 1 año de edad se estimó como la media aritmética entre el peso al final del ayuno y el del primer año de vida.

A continuación se describen los costos de energía para cada una de las etapas enumeradas en la ecuación (**1**) del presente Capítulo.

V.2.3.1 Gastos de energía durante la reproducción (GR)

V.2.3.1.1 <u>Hembras reproductoras</u>

El total de gastos asociados a la reproducción en las hembras (GR_H) pueden dividirse en aquellos relacionados con el desarrollo del feto (GF) y la placenta (GP), los gastos metabólicos de la hembra cuando se encuentra en la playa pero aún no parió (GPP) y aquellos que tienen lugar luego de la parición (GDP).

Por lo tanto:

GR_H (Mj)=GF+GP+GPP+GDP

Se consideró en este análisis que todas las hembras reprodujeron desde los 4 años de edad y que todas aquellas que sobrevivieron hasta una edad dada (i+4) reprodujeron exitosamente.

Gastos asociados al desarrollo del feto (GF) y la placenta (GP).

El peso promedio de los cachorros al nacimiento observado en este estudio fue 49,9 kg, mientras que la densidad de energía del kilogramo de los cachorros recién nacidos informada en un trabajo previo fue 5,46 Mj/kg (Carlini et al. 2000).

Por lo cual:

GF=49,9 · 5,46

El peso promedio de la placenta en el elefante marino del sur medida en un trabajo previo fue de 5 kg (Carlini et al. 1999). No se contó en este trabajo con la información de la densidad energética de la placenta. Sin embargo, para la foca de Groenlandia (*Phoca groenlandica*), Lavigne & Stewart (1979) informaron una densidad de 4,6 Mj/kg en dicha especie, y ese valor se utilizó para realizar los cálculos.

Por lo tanto:

GP= 5 · 4,6

Gastos previos a la parición (GPP)

En el Capítulo II punto **II 3.1,** se estimó que una hembra está en la playa en promedio 4,4±1,8 días antes de parir. Los gastos durante este período no se estimaron en forma directa en este trabajo; sin embargo, ellos estarán más cercanos a la tasa metabólica de ayuno de los animales que a la suma de ésta más los costos de alimentar al cachorro. Es por ello que se supuso que los gastos previos a la parición (en promedio para esos 4,4 días) fueron similares a los que tiene una hembra durante la muda. Boyd et

al. (1993) estimaron que una hembra durante la muda gasta 2,76 veces su TMB (ver más adelante *Gastos durante la muda*).

Por lo cual:

GPP=2,76 · TMB · 4,4

Gastos después de parir (GDP)

En el Capítulo IV se estimaron los costos de totales de energía para las hembras durante el período en el cual amamantan al cachorro. Tomando en cuenta los tres años de muestreo (2001, 2002, 2003), una hembra utilizó en promedio después de parir 5218 Mj durante la lactancia (incluyendo sus costos de mantenimiento y la energía invertida en su cachorro). Esto representó un gasto diario de (230 ± 53) Mj/día o bien 6,49 veces su tasa metabólica basal durante los 22,5 días promedio de lactancia (Capítulo IV).

Por lo tanto los gastos después de parir se estimaron como:

GDP=6,49 · TMB · 22,5.

V.2.3.1.2 <u>Machos reproductores</u>

En el caso de los machos reproductores los gastos totales incluirán a los relacionados con el mantenimiento del animal y a los devenidos de la defensa de los harenes. Dado que no se cuenta con datos acerca de los cambios en la composición corporal en machos de la especie, los gastos en los machos se estimaron a partir del tiempo que se encuentran en la playa (Galimberti et al. 2007), la pérdida de peso estimada durante ese período (Carlini et al. 2009a) y suponiendo un contenido energético del kilogramo perdido similar al informado para los machos del elefante marino del norte durante la reproducción (Deutsch et al. 1990).

En Punta Stranger, Carlini et al. (2009a) estimaron que 16 machos adultos inmovilizados en dos oportunidades durante la reproducción perdieron en promedio (14,3 ± 5,5) kg/día o (0,54 ± 0,12) % de su peso inicial diariamente. Considerando una densidad energética del kilogramo perdido igual a 31,45 Mj/kg (Deutsch et al. 1990), la tasa metabólica durante la reproducción será igual a 4,4 ± 1,2 veces la TMB. El tiempo en la playa durante la reproducción varía entre los machos de diferente jerarquía, y es en general mayor cuanto más alta es su jerarquía. Para este estudio se estimó que el conjunto de los machos que participan en la reproducción permanecen en playa por un promedio de 61 días (Galimberti et al. 2007), por lo cual el gasto de los machos durante el período reproductivo (CR_M) se estimó como:

CR_M=4,4 · TMB · 61

En este análisis se consideró que las machos participan de la reproducción desde los 7 años de edad. Si bien en otros grupos reproductivos se han observado machos de menor edad reproduciéndose, en Punta Stranger no se han observado animales de menos de 7 años participando en forma activa (Carlini et al. 2006).

V.2.3.2 Gastos de energía durante la muda (GM)

V.2.3.2.1 Gastos de energía durante la muda para los juveniles de 1 a 3 años ($GM_{(1-3)}$)

Con el objeto de conocer los cambios en la composición corporal durante el período de muda, un total de 7 animales de 1 a 3 años (4 hembras y 3 machos), se inmovilizaron, pesaron, marcaron y midieron al inicio y al final de la muda. En ambas ocasiones, a este grupo de animales se les tomó una muestra de sangre (15 ml), con el objeto de conocer los niveles basales de óxido de deuterio (D_2O). Posteriormente se

inyectó por vía intramuscular una cantidad conocida de agua pesada (D_2O) (99,8 % de pureza nuclear), obteniéndose una nueva muestra de sangre entre 3-4 horas más tarde.

En promedio (28,9 ± 6,9) días después, se recapturaron los juveniles tomados al inicio de la muda y se repitió el procedimiento descripto para el primer día (pesaje, primera muestra de sangre, inyección de D_2O, y nuevo muestreo de sangre 3-4 horas más tarde). Las dosis de agua pesada inyectadas fueron las siguientes: 0,09 g/kg ± 0,03 g/kg al inicio de la muda y 0,07 g/kg ± 0,02 g/kg al finalizar la misma.

Las concentraciones de $^1H^2HO$ se midieron en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS) a partir del hidrógeno obtenido por reducción del agua obtenida con Zn a 500°C, en un espectrómetro de masas de colectores múltiples y doble sistema de introducción multipuerto para relaciones isotópicas (IRMS) (Finnigan, Delta-S) (Finningan Delta-s, McKinney), de acuerdo con la técnica descripta por Coleman et al. (1982) y modificatorias. El agua corporal total se calculó de acuerdo a la ecuación provista por Shoeller et al. (1980), mientras que la composición corporal en cada punto se obtuvo a partir las ecuaciones desarrolladas por Reilly & Fedak (1990) de la misma manera en la que se describió previamente en los Capítulos III y IV.

Las reservas de energía al inicio y al final del período de muda se estimaron a partir del peso del animal y su composición corporal, utilizando valores energéticos de 39,33 $Mj \cdot kg^{-1}$ para la grasa y 17,99 $Mj \cdot kg^{-1}$ para la proteína (Schmidt-Neilsen 1997).

Los gastos totales de energía durante la muda se estimaron simplemente como la diferencia aritmética entre la energía corporal al inicio y al final de la misma. Si bien se ofrece una descripción más detallada en la Tabla V-3 de la sección Resultados, se puntualiza aquí que los gastos durante la muda para los animales de 1 a 3 años representaron 3,11 veces la TMB.

Por lo cual:

$\mathbf{GM_{(1-3)} = 3{,}11 \cdot TMB \cdot 29}$

V.2.3.2.2 Gastos de energía durante la muda en hembras desde los 4 años ($GM_{(H)}$)

En promedio, las hembras permanecen (26 ± 4) días mudando en Punta Stranger, perdiendo (5,04 ± 0,39) kg/día (Carlini 1998, Carlini et al. 1999). En los trabajos citados no se midió la energía que representaba esa pérdida; sin embargo, Boyd et al. (1993) estimaron que las hembras del elefante marino del sur en las Islas Georgias del Sur pierden en promedio 1631 Mj durante el período de muda, lo que representó 2,76 veces la tasa metabólica basal formulada a partir de la ecuación de Kleiber (1975). Para las estimaciones realizadas en las hembras desde los 4 años de edad se utilizaron estos valores, por lo cual los costos se estimaron como:

$\mathbf{GM_{(H)} = 2{,}76 \cdot TMB \cdot 26}$

V.2.3.2.3 Gastos de energía durante la muda en machos de 4 a 6 años ($GM_{(4-6)}$) y en machos desde los 7 años ($GM_{(A)}$)

El tiempo de muda para los animales de 4-6 años es de alrededor de 30 días (Capítulo II), mientras que en los animales adultos se estimó en 35-40 días (Ling & Bryden 1981). En ambos casos se supuso que los gastos para los animales durante este período fueron similares a los observados por Boyd et al. (1993) para las hembras de la especie (i.e 2,76 veces la TMB), por lo cual los gastos durante la muda se estimaron como:

$\mathbf{GM_{(4-6)} = 2{,}76 \cdot TMB \cdot 30}$, para los animales de entre 4 y 6 años y

$\mathbf{GM_{(A)} = 2{,}76 \cdot TMB \cdot 37}$, para los animales de los 7 años en adelante.

V.2.3.3 Gastos de energía relacionados con el crecimiento del animal

Si bien existen diferencias en la composición corporal en las diferentes edades en el elefante marino del sur, para una etapa comparable de su ciclo anual estas son relativamente pequeñas, con un rango de 26 % a 31% de grasa corporal (Bryden 1972). En este trabajo, el peso ganado de un año al siguiente se calculó a partir de la Tabla V-2, mientras que la densidad energética del kilogramo ganado se supuso igual a la informada en un trabajo previo para las hembras de la especie (Carlini et al. 2005).

V.2.3.4 Gastos metabólicos durante los viajes de alimentación (GA)

Dado que los costos de la reproducción, la muda y el crecimiento son tratados aquí en forma separada, los costos durante el período de alimentación no incluyen los requerimientos generales, sino sólo aquellos relacionados con el mantenimiento y la actividad del animal mientras se encuentra en el mar. No existen estimaciones directas de los costos metabólicos de los animales mientras se encuentran en el mar. Sin embargo, Koyman et al. (1973) estimaron que la foca de Weddell tiene un costo metabólico mientras bucea de 1,5 a 3 veces la TMB, mientras que en el elefante del norte se estimó una tasa de sólo 0,7 veces la TMB durante buceos prolongados (Le Boeuf et al. 1988). En este trabajo, la tasa metabólica mientras los animales se encuentran en el mar se supuso igual a 1,5 veces la TMB como fue hecho en un trabajo previo en las hembras de la especie (Carlini et al. 2005) (ver Discusión del presente Capítulo). Por lo cual, para todos los animales los costos metabólicos mientras se encuentran en el mar se supusieron iguales a:

GA= 1,50 · TMB · (días en el mar).

Los días en el mar para cada edad y sexo se estimaron restándole al total de días del año la suma de los días que el animal pasa en tierra mudando y/o reproduciendo. Por ejemplo el período en el mar para los machos de (4 a 6) años será igual a 365-30, mientras que para los machos de 7 años en adelante será 365-37-61. Se supuso que los animales desde su nacimiento hasta cumplir su primer año de vida permanecieron en el mar por 300 días (a partir de estimar en 65 días el período en tierra desde que nacen hasta que realizan su primer viaje de alimentación) (Capítulo III).

V. 2. 4 Composición de la dieta y densidades de energía

Para poder estimar el consumo de alimento se debe conocer tanto la composición de la dieta como la densidad de energía de la presa consumida. Si bien la composición de la dieta varía según el sexo y la edad del animal en la especie (Field et al. 2005, 2007, Lewis et al. 2006, Daneri 2010), en los cálculos de consumo de alimento realizados aquí, se la supuso similar para todos ellos. La dieta del elefante marino del sur está compuesta mayoritariamente por cefalópodos y peces. Las especies de cefalópodos consumidas por las hembras de esta población fueron descriptas por Daneri et al. (2000), y se muestran en la Tabla V-4 (Resultados). Siguiendo a Boyd et al. (1994), se dividió a las especies en musculares, gelatinosas y cránquidos o calamares de cristal con valores de densidad de energía estimados de 4,0 Mj/kg; 2,0 Mj/kg y 1,7 Mj/kg respectivamente. Combinando el porcentaje que cada especie representa con su valor energético (Tabla V-4), se estimó que la densidad de energía por cada kilogramo de cefalópodo consumido fue de 3,93 Mj.

En cuanto a los peces, Daneri & Carlini (2002) informaron que la dieta de machos y hembras de la especie en Punta Stranger estuvo constituida principalmente

por dos especies de la familia Myctophidae, *Gymnoscopelus nicholsi* y *Electrona antarctica*, y una especie de la familia Nototheniidae, el *Pleuragramma antarcticum*.

El valor energético del *Gymnoscopelus nicholsi* es de 5,82 Mj/kg, el del *Electrona antarctica* 8,55 Mj/kg (Ichii et al. 2007) y el del *Pleuragramma antarcticum* es de 4,84 Mj/kg (Cherel & Ridoux 1992). En las comparaciones realizadas aquí, se utilizó un valor promedio de 7 Mj/kg para los los mictófidos y el valor informado por Cherel & Ridoux (1992) para *Pleuragramma antarcticum.*

V. 2. 5 Estimación del consumo de alimento

No toda la energía de la presa está efectivamente disponible para el predador, dado que parte se pierde como materia fecal y, de la parte asimilada, otra parte se pierde en la producción y excreción de la orina. Aquí se supuso que el 78,3 % de la energía de los cefalópodos y el 90 % de la energía de los peces estuvo realmente disponible para los animales (Costa & Williams 1999). A su vez, los costos del procesamiento del alimento, también llamado proceso de termogénesis, es la energía que se requiere para digerir, absorber y metabolizar los nutrientes (Blaxter 1989). Estos costos se relacionan con el tamaño de la ingesta (Webster 1981, Rosen & Trites 1997), su composición (Krieger 1978, Brown & Cameron 1991), y la diferencia entre la temperatura corporal y la temperatura de la presa (Wilson & Culik 1991). Este gasto representó alrededor del 17% de la energía ingerida en la foca de Groenlandia (*Phoca groenlandica*) (Gallivan & Ronald 1981), entre un 5-15 % en la foca común (*Phoca vitulina*) (Ashwell-Erikson & Elsner 1981, Markussen et al. 1994), un 9-12 % de la energía ingerida en el lobo marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) (Rosen & Trites 1997), y entre un 8 % y un 13 % en el elefante marino del norte (Barbour 1993, citado en Worthy 2001). En este trabajo se

utilizó una cifra común a todas las dietas potenciales del elefante marino y el costo de termogénesis se supuso igual al 9 % de la energía ingerida.

Las estimaciones de consumo de alimento presentadas en la Tabla V-5 (Resultados) se realizaron a partir de una modificación de la ecuación provista por Carlini et al. (2005), desarrollada para estimar el consumo de alimento en las hembras del elefante marino del sur durante el viaje de alimentación post-reproductivo. Para estimar los gastos de energía para toda la población (CTE) se sumaron los requerimientos individuales (CTi), y se los multiplicó por el número de animales que sobrevivieron a una edad dada, número que se estimó a partir de las tablas de vida construidas para la población de las Islas Georgias del Sur (McCann 1985, tablas 4 y 5).

Por lo cual:

$$\mathbf{CTE\ (Mj)= CTi_{(m\ 0\text{-}1)} \cdot N_{(m\ 0\text{-}1)} + CTi_{(H\ 0\text{-}1)} \cdot N_{(H\ 0\text{-}1)} + CTi_{(m\ 0\text{-}1)} \cdot N_{(m\ 0\text{-}1)} + CTi_{(H\ 0\text{-}1)} \cdot N_{(H\ 0\text{-}1)} + \ldots\ldots\ldots + CTi_{(m\ 19\text{-}20)} \cdot N_{(m\ 19\text{-}20)} + CTi_{(H\ 19\text{-}20)} \cdot N_{(H\ 19\text{-}20)};}$$

donde el subíndice $CTi_{(m\ 0\text{-}1)}$ indica los requerimientos individuales de los machos entre 0 y un año y $N_{(m\ 0\text{-}1)}$ indica el número de machos vivos durante ese período. De igual forma, $CTi_{(H\ 0\text{-}1)}$ indica los requerimientos de una hembra en ese período y $N_{(H\ 0\text{-}1)}$ el número de hembras vivas durante ese período.

El consumo de alimento para la población se estimó como:

$$\mathbf{(2)\ CA=CTE \cdot ((P_c \cdot (\delta_c \cdot A_c - \delta_c \cdot T)) + (P_m \cdot (\delta_m \cdot A_m - \delta_m \cdot T)) + (P_m \cdot (\delta_m \cdot A_m - \delta_m \cdot T)))^{-1}}$$

para la cual:

CA (kg): es el consumo de alimento a lo largo del año tomando en cuenta una dieta dada.

CTE: es la estimación del total de la energía (Mj) gastada por la población a lo largo del año.

P: es la proporción que un item presa determinado representa en el total del peso de una dieta dada.

A: es la eficiencia de asimilación (expresada como proporción)

δ: es la densidad de energía (Mj/kg) de un item presa dado

T: es el costo estimado de termogénesis (expresado como proporción)

c, m, n: estos subíndices indican cefalópodos, mictófidos o nototénidos (los tres grandes grupos utilizados en estas comparaciones (ver Tabla V-5)

Finalmente, la contribución de cada grupo de presas (C_p) en relación con el total de presa consumido se obtuvo como:

(3) C_p= CA · Pd,

donde Pd es la proporción que cada grupo (cefalópodos, mictófidos o el nototénido *Pleauragrama antarticum*) representó en la dieta del animal (Tabla V-5).

V. 3. RESULTADOS

V. 3. 1 Crecimiento

Se recapturaron y midieron un total de 101 machos y 137 hembras de edad conocida. Las medidas en los machos comprendieron animales desde el nacimiento hasta los 11 años de edad, mientras que las hembras abarcaron desde el nacimiento hasta los 20 años de edad (Figs. V-3 y V-4).

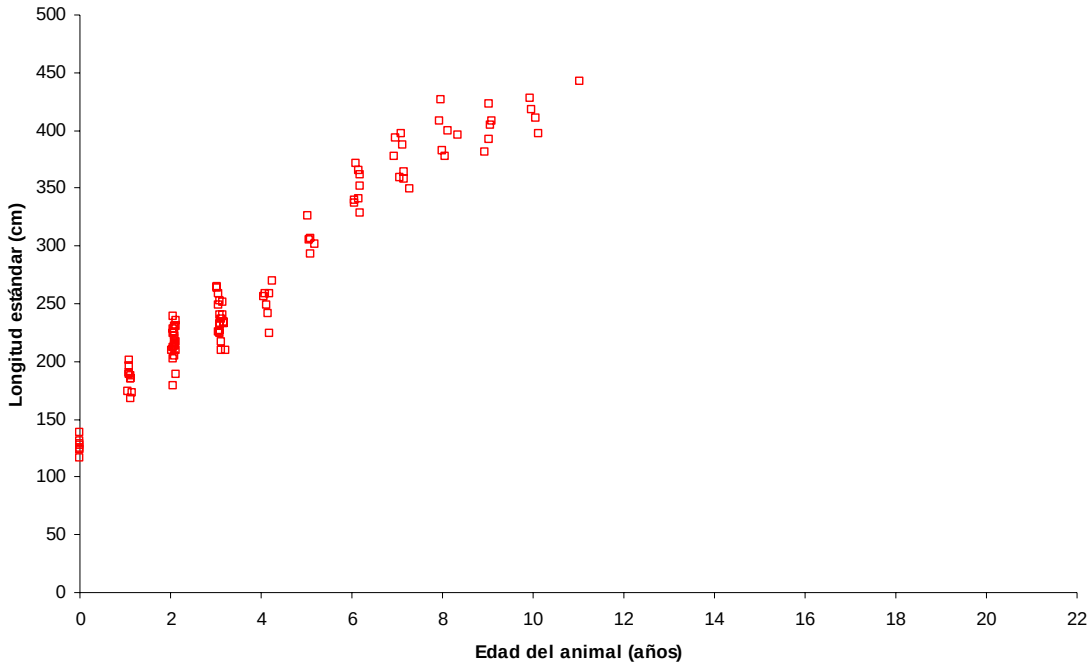

Figura V-3. Longitud estándar de machos de elefante marino de sur nacidos en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo, Antártida, recapturados en el período 1995-2007.

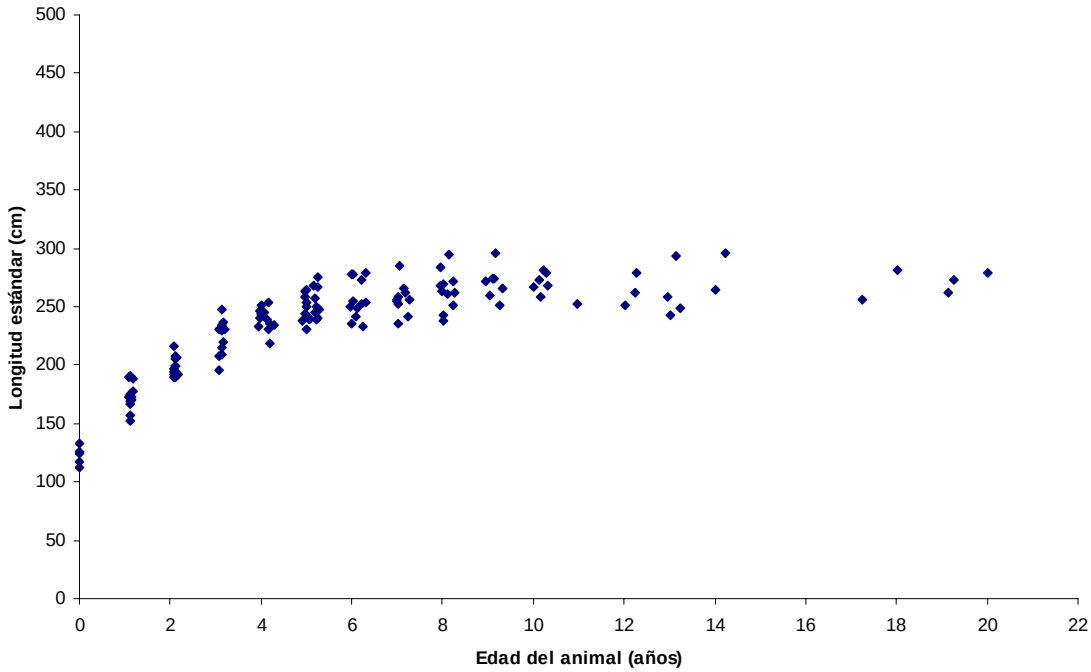

Figura V-4. Longitud estándar de hembras de elefante marino del sur nacidas en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo, Antártida, recapturadas en el período 1995 - 2007.

Todas las ecuaciones utilizadas (ver Materiales y Métodos, *Ecuaciones y medidas utilizadas para estimar el crecimiento*) representaron los datos de crecimiento

en el elefante marino de sur en forma adecuada, con valores de R^2 mayores a 0,89. Sin embargo, la ecuación de Gompertz explicó una mayor cantidad de la varianza observada y presentó un menor error estándar. Trabajos previos utilizaron esta relación para describir el crecimiento en el elefante marino del sur (Boyd et al. 1994, Bell et al. 1997), por lo que las curvas y los análisis presentados posteriormente se basan en los resultados obtenidos a partir de ella. Los parámetros de crecimiento obtenidos para las hembras y los machos de la especie se muestran en la Tabla V-1, mientras que las curvas resultantes del ajuste de los datos a la ecuación de Gompertz se presentan en la Figura V-5. La longitud estándar de los machos de la especie alcanzó su valor asintótico a los 10-11 años de edad (429 cm), mientras que la de las hembras lo hizo a los 9 años (269 cm) (Tabla V-1, Fig. V-5).

Tabla V-1. Parámetros en machos de menos de 51 meses de edad, machos de más de 51 meses de edad y hembras del elefante marino del sur, obtenidos a partir de la ecuación de Gompertz, en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Los parámetros de crecimiento se expresan como media± error estándar.

	A	B	K	R	R^2
Hembras	268,9±2,2	-0,27±0,04	0,46±0,03	0,95	0,91
Machos < 51 meses	262,0±8,8	-0,33±0,06	0,64±0,09	0,95	0,90
Machos > 51 meses	429,3±10,0	1,32±0,24	0,47±0,06	0,96	0,93

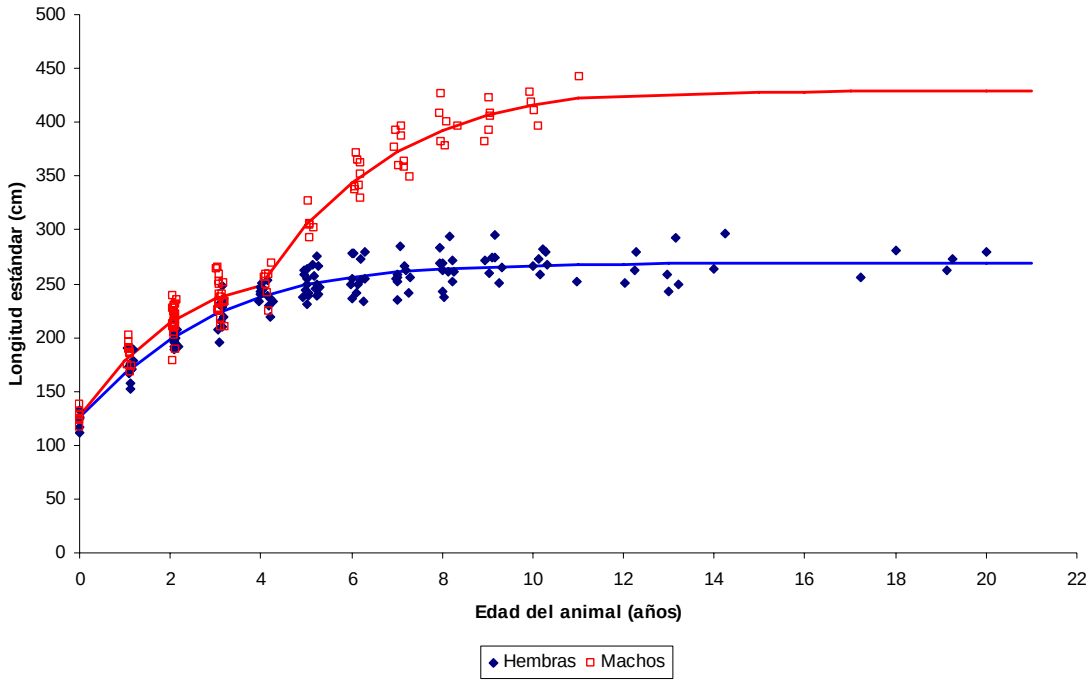

Figura V-5. Relación entre la longitud estándar y la edad en machos (cuadrados rojos) y hembras (rombos azules) del elefante marino del sur, nacidos en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Los datos se ajustaron a partir de la ecuación de Gompertz cuyos parámetros se muestran en la Tabla V-1, para las tres relaciones. Hembras: y=268,9·exp(-exp(-0,27-0,46·x)); Machos<51 meses de edad: y=262,0·exp(-exp(-0,33-0,64·x)); Machos>51 meses de edad: y=429,3·exp(-exp(1,32-0,47·x)).

V. 3. 2 Peso de los animales

El peso de las hembras desde el primer año de vida en adelante se obtuvo a partir de la relación entre la longitud estándar y el peso de acuerdo a la siguiente ecuación de regresión:

Peso de las hembras = 48,78+0,00022 · LS^3, $F_{(1,154)}$=623, P<0,0001, R^2=0,80, (Fig. V-6).

En esta relación, el peso de las hembras se expresó en kilogramos y la longitud estándar en centímetros. Dado que no se contaba con el peso de machos de la especie de más de 4 años, en los machos se utilizó la relación brindada por Bryden (1972), según la cual el peso de los machos de la especie es función de su longitud estándar según la expresión:

y=-25,0+0,03088 · LS^3, en la cual el peso es expresado en gramos y la longitud estándar en centímetros.

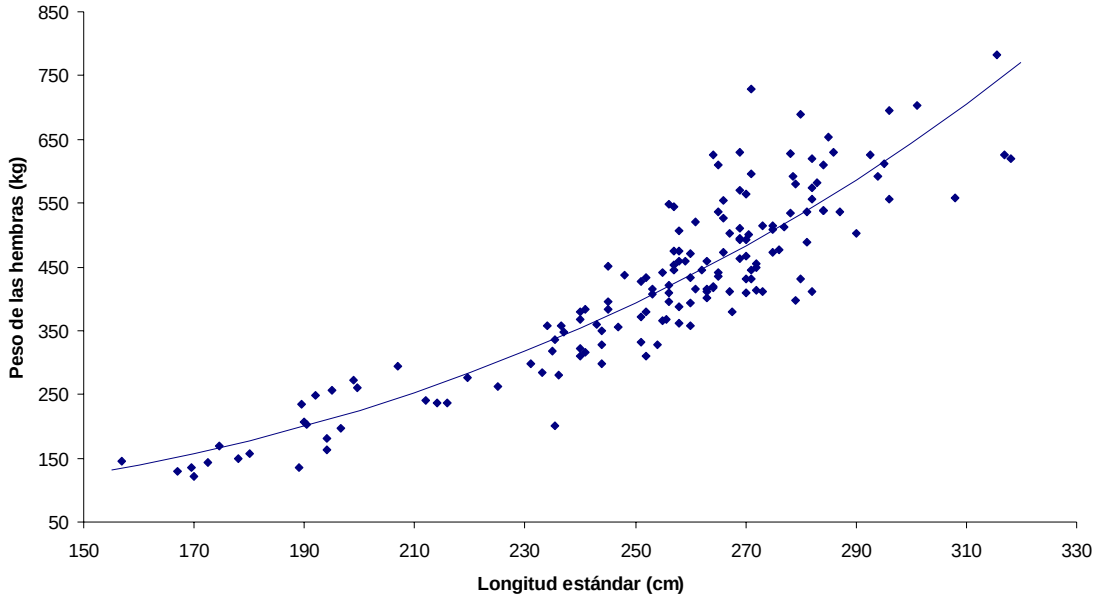

Figura V-6. Peso de las hembras al final de la lactancia (animales de más de 4 años) o durante su periodo de muda (animales 1-3 años) en relación con su longitud estándar. Peso (kg)=48,78+0.000022·LS^3, $F_{(1,154)}$=623, P<0,0001, R^2=0,80.

En base a las ecuaciones mencionadas arriba se le asignó un peso medio a cada clase de edad de hembras y machos (Tabla V-2). El peso de los animales para la clase de edad 0 (en la Tabla V-2) es el peso al iniciar el primer viaje de alimentación. Este valor no se obtuvo a partir de las ecuaciones previas, sino directamente del observado en este trabajo, para lo cual se promediaron para las tres temporadas (2001, 2002 y 2003) los valores para cada sexo al final del ayuno posterior al destete (Capítulo III).

Tabla V-2. Peso para cada clase de edad en machos y hembras de elefante marino del sur. Hembras: peso (kg)=48,78+0,000022·LS^3 (este trabajo), Machos: peso (kg)= -25,0+0,03088·LS^3 (Bryden 1972).

	Machos		Hembras	
Edad	Longitud estándar (cm)	Peso (kg)	Longitud estándar (cm)	Peso (kg)
0	127	109	125	100
1	179	173	166	150
2	214	296	198	221
3	236	393	222	289
4	248	457	238	346
5	300	815	249	389
6	343	1218	256	419
7	373	1566	261	440
8	393	1832	264	454
9	407	2021	266	462
10	415	2149	267	468
11	420	2234	268	472
12	424	2288	268	474
13	426	2322	268	475
14	427	2344	269	476
15	428	2358	269	477
16	428	2367	269	477
17	429	2372	269	478
18	429	2376	269	478
19	429	2378	269	478
20	429	2379	269	478

V. 3. 3 Gastos de energía durante el período de muda para los animales de 1 a 3 años

Los cambios de peso y composición corporal y la energía usada a lo largo del período de muda para estos animales se muestran en la Tabla V-3. Los animales muestreados perdieron en promedio 84,7 kg ± 25,7 kg, n=7, lo que representó un 27,1 % ± 4,8% de su peso inicial, durante los (28,8 ± 6,8) días que duró el período de muda. Los kilogramos perdidos estuvieron constituidos por un 12,1 % ± 3,4 % de proteína, un 46,4 % ± 12,0% de grasa y un 40,1 % ± 8,2 % de agua. No existieron

diferencias significativas en la composición corporal al inicio o al final de la muda, o en la pérdida de los diferentes constituyentes corporales a lo largo de la muda, entre juveniles macho y hembra (Tabla V-3). Sin embargo, debido al bajo número de ejemplares tomados, es poco probable que se las detectara aun si existieran. La tasa metabólica calculada a partir de los cambios en la composición corporal, y suponiendo que toda la proteína perdida se catabolizó, fue (59,7 ± 17,5) Mj/día (Tabla V-3). Esta tasa metabólica representa 3,11 ± 0,71 veces la tasa metabólica calculada a partir de la ecuación de Kleiber (1975) para animales de tamaño semejante.

Tabla V-3. Cambios de peso y composición corporal de juveniles de 1 a 3 años de edad durante la muda. Datos tomados en la Isla 25 de Mayo, Antártida.

	MACHOS (n=3)	HEMBRAS (n=4)	*t*-TEST	Datos combinados (n=7)
Peso al inicio de la muda (kg)	374,5±59,5	263,5±51,1	P>0,05	311,0±77,4
Energía corporal inicial (Mj)	4315±683	3432±732	P>0,05	3810±806
Grasa inicial (%)	20,4±0,5	24,7±3,5	P>0,05	22,9±3,4
Duración de la muda (días)	30,0±8,6	28,0±6,5	P>0,05	28,8±6,8
Pérdida de peso (kg/día)	3,52±0,55	2,50±0,19	P>0,05	2,94±0,64
Pérdida de grasa (g/día)	1451±691	1282±294	P>0,05	1355±459
Pérdida de proteína (g/día)	477±116	268±70	P>0,05	358±139
Peso al final de la muda (kg)	271,3±52,3	192,5±35,5	P>0,05	226,3±57,6
Energía corporal al final de la muda (Mj)	2493±637	1864±360	P>0,05	2134±562
Grasa al final del ayuno (%)	13,4±2,6	15,1±4,1	P>0,05	14,3±3,4
Tasa metabólica (Mj/día)	65,6±25,8	55,3±10,6	P>0,05	59,7±17,5
Densidad energética del kg perdido	18,3±4,7	21,9±3,4	P>0,05	20,4±4,1

V. 3 .4 Gastos de energía en hembras y machos para las diferentes edades

En la Figura V-7 se muestran los gastos para una hembra a lo largo de su vida, mientras que en la Figura V-8, los mismos gastos se observan graficados como porcentajes del total de gastos realizados por una hembra para un período dado. Los gastos totales para una hembra se incrementan desde alrededor de 5000 Mj/año hasta alrededor de 20000 Mj/año a los 10 años de edad, permaneciendo aproximadamente constantes a partir de esa edad (Fig. V-7). Cuando se compara el porcentaje que gasta una hembra del total de la energía para un ciclo anual particular, se observa que en una hembra adulta la reproducción representa un poco más del 20 % del gasto anualizado del animal, que los gastos de alimentación en el mar representan el mayor porcentaje para cualquier edad, y que el crecimiento representa una porción relativamente importante sólo en los primeros años de vida (Fig. V-8).

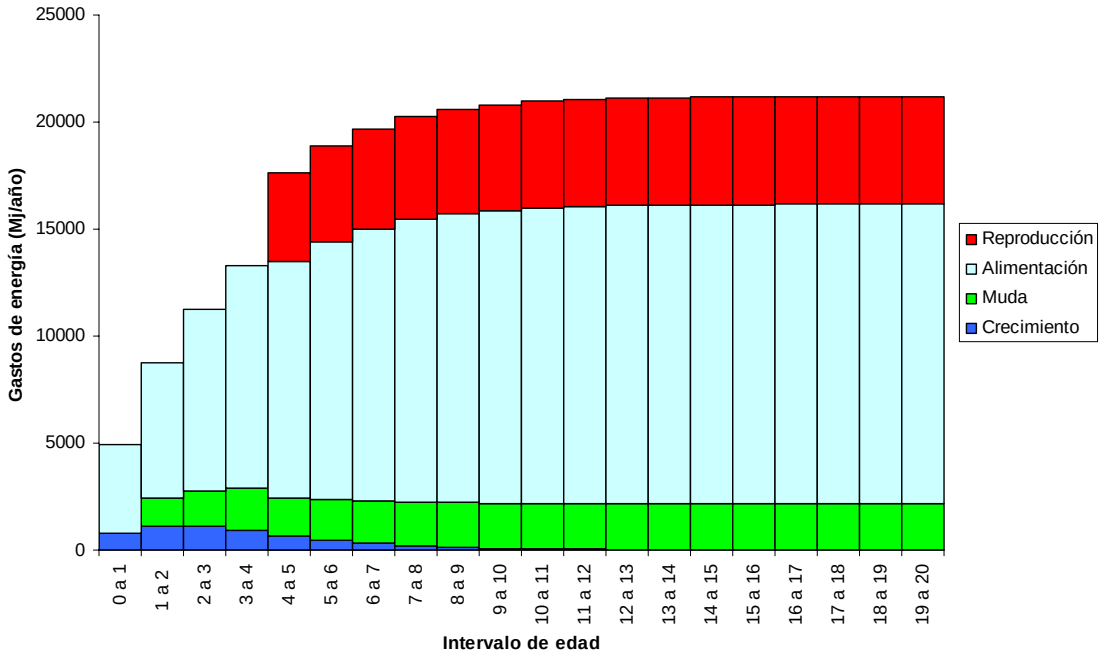

Figura V-7. Gastos estimados de una hembra de elefante marino del sur a lo largo de su vida para los ciclos anuales comprendidos entre 0-1 año, 1-2 años, etc.

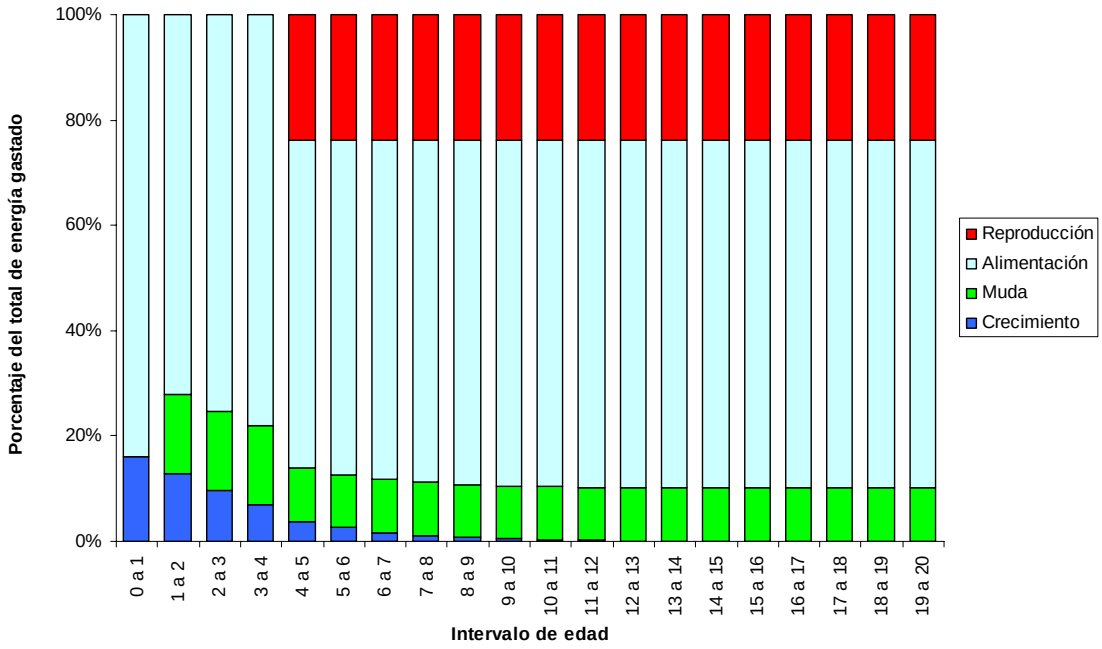

Figura V-8. Porcentaje del total de gastos de una hembra de elefante marino del sur a lo largo de su vida utilizado para las diferentes actividades (reproducción, alimentación, muda y crecimiento)

En los machos los gastos se incrementan desde alrededor de 6000 Mj/año hasta más de 70000 Mj/año en los animales de más de 9 años de edad (Fig. V-9). Si se tiene en cuenta el porcentaje que gasta un macho en una actividad particular del total de la energía utilizada para un ciclo anual, se observa el claro incremento en la cantidad relativa de energía dedicada al crecimiento durante la pubertad, momento en el cual el macho invierte en su crecimiento alrededor del 20 % (Fig. V-10). Al igual que en las hembras, para cualquier edad considerada los gastos metabólicos durante el período de alimentación representan una fracción mayor que cualquier otra actividad (Fig. V-10).

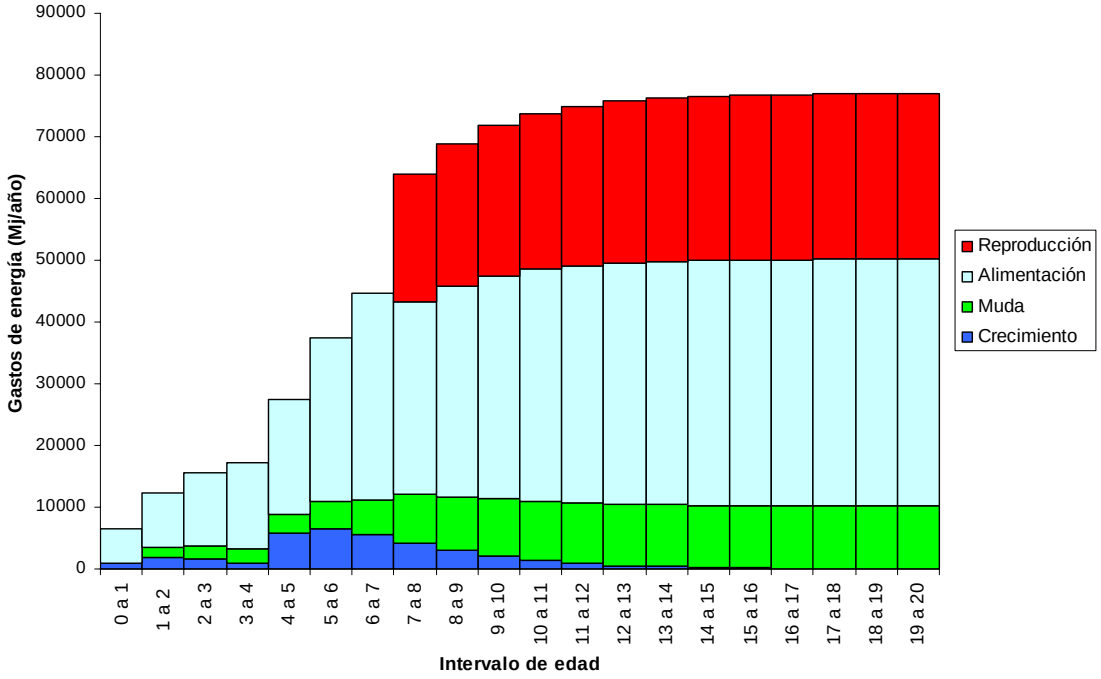

Figura V-9. Gastos estimados de un macho de elefante marino del sur a lo largo de su vida para los ciclos anuales comprendidos entre 0-1 año, 1-2 años, etc.

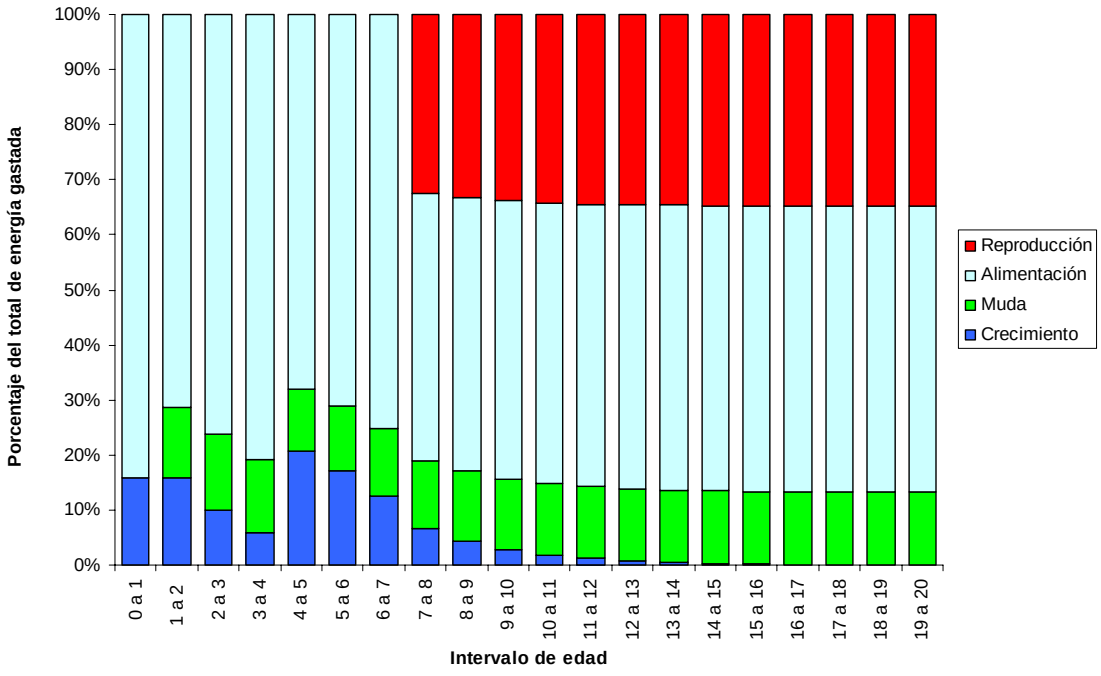

Figura V-10. Porcentaje del total de gastos de un macho de elefante marino del sur a lo largo de su vida utilizado para las diferentes actividades (reproducción, alimentación, muda y crecimiento)

V. 3. 5 Gastos de energía en hembras y machos para la población

A diferencia de la comparación anterior, para estimar los gastos del conjunto de la población no sólo se debe tener en cuenta el peso de los animales, su edad y sexo, sino también la cantidad que se encuentran vivos en cada edad considerada. En las figuras y cálculos posteriores, el número de animales vivos en cada clase de edad se obtuvo a partir de las tablas de vida construidas para las Islas Georgias del Sur (McCann 1985, tablas 4 y 5), mientras que los requerimientos individuales para un intervalo particular se calcularon a partir de las Figuras V-7 y V-9. Las diferencias en los cálculos que se producirían a partir del uso de las tasas de supervivencia medidas en la Isla Marion (Pistorious et al. 1999), se comparan en la Discusión. Los cálculos de los gastos totales para la población en esta sección y en la siguiente se realizaron sobre una base de 400 nacimientos en Punta Stranger con una proporción al nacimiento de 1:1 entre sexos y suponiendo que los machos sobreviven hasta los 20 años de edad tal cual se prevé en las Tablas provistas por McCann (1985). En Punta Stranger se observaron hembras de 20 años de edad, si bien el macho de mayor edad observado fue de 12 años.

En la Figura V-11 se muestran los gastos para las hembras de la población. Del total de la energía, las hembras de la especie utilizan un 68,4 % durante sus períodos en el mar, un 16,7 % para reproducir, un 10,7 % para mudar y un 4,2 % para su crecimiento. Si bien cuando se considera el gasto individual, las hembras llegan a su máximo consumo alrededor de los 9-10 años de edad (Fig. V-7), al tener en cuenta el número de individuos que sobreviven, se observa que las hembras de la especie entre los 4 y los 6 años de edad son las que demandan mayor cantidad de energía (Fig. V-11). Luego de esa edad, si bien los costos individuales se incrementan ligeramente (Fig. V-7), los requerimientos generales bajan debido al menor número de animales que sobreviven (Fig. V-11).

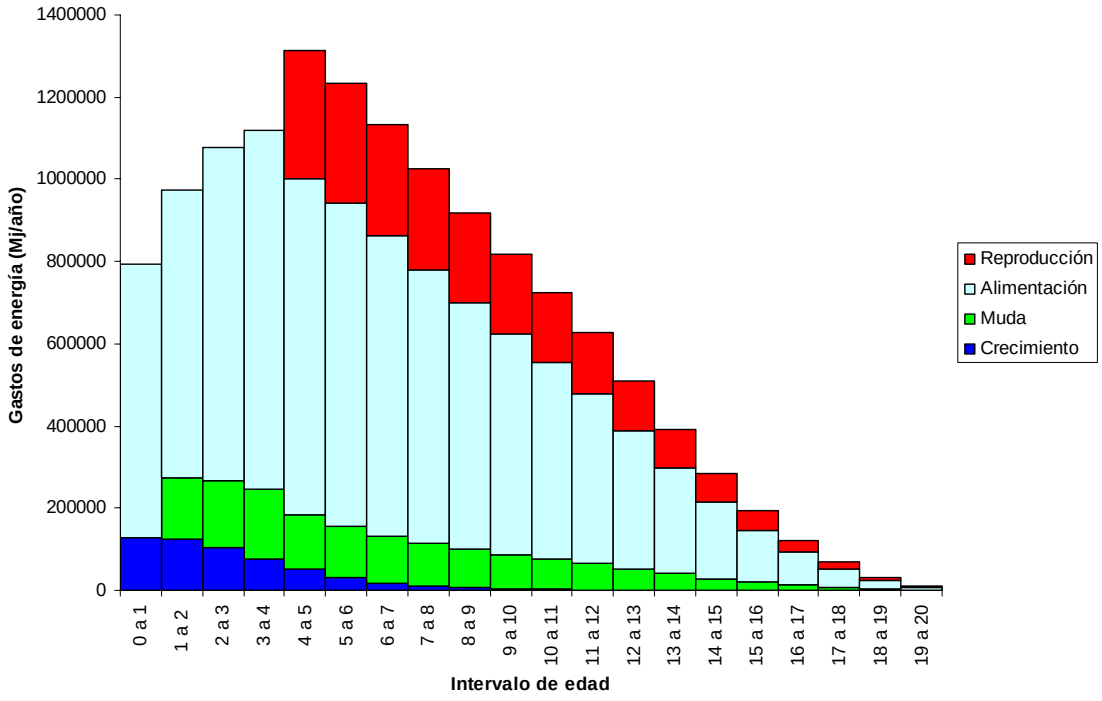

Figura V-11. Gastos de energía de las hembras de la población para diferentes intervalos de edad. Los requerimientos para un intervalo dado se estiman a partir de la Figura V-7 mientras que el número de animales en cada intervalo de edad de las tablas de vida de las Islas Georgias del Sur (McCann 1985), sobre una base de 400 nacimientos en Punta Stranger.

En conjunto, los machos de la especie en la población de Punta Stranger utilizan un 63,5 % de la energía para alimentarse, un 14,1 % para reproducir, un 12,7% en la muda y un 9,7 % en el crecimiento. Al igual que en las hembras, si bien las demandas para un macho individual se incrementan hasta alrededor de los 11-13 años (Fig. V-9), dadas las cantidades de animales que sobreviven, el pico de demanda para un intervalo de edad particular se observa entre los 7 y 8 años (Fig. V-12).

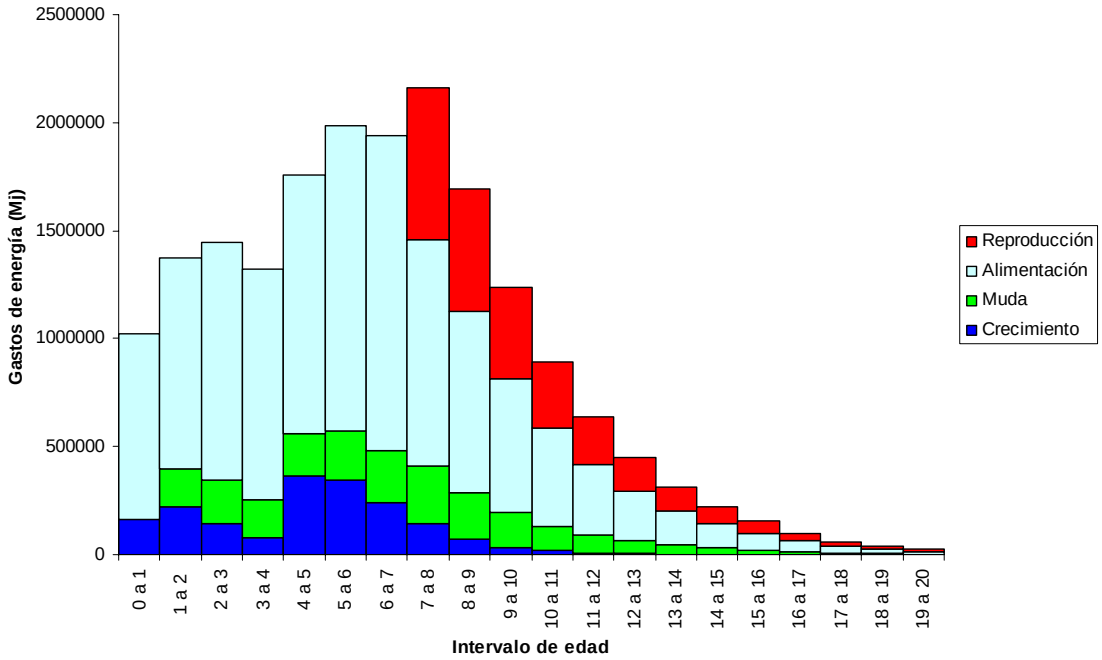

Figura V-12. Gastos de energía de los machos de la población para diferentes intervalos de edad. Los requerimientos para un intervalo dado se estiman a partir de la Figura V-10 mientras que el número de animales en cada edad de las tablas de vida de las Islas Georgias del Sur (McCann 1985), sobre una base de 400 nacimientos en Punta Stranger.

Finalmente, del total de los gastos de energía de la población, un 58,7 % fue realizado por los machos y el 41,3 % por las hembras. En la Figura V-13, se muestra el total de gastos de ambos sexos en la población en forma conjunta. Las demandas en la población son bastante similares para ambos sexos hasta los 4 años. Luego de ese período, los machos gastan una porción mayor del total de la energía, equilibrándose los gastos nuevamente entre los sexos en las clases de edad después de los 11 años aproximadamente, debido al mayor número de hembras que sobreviven hasta una edad avanzada en relación con los machos.

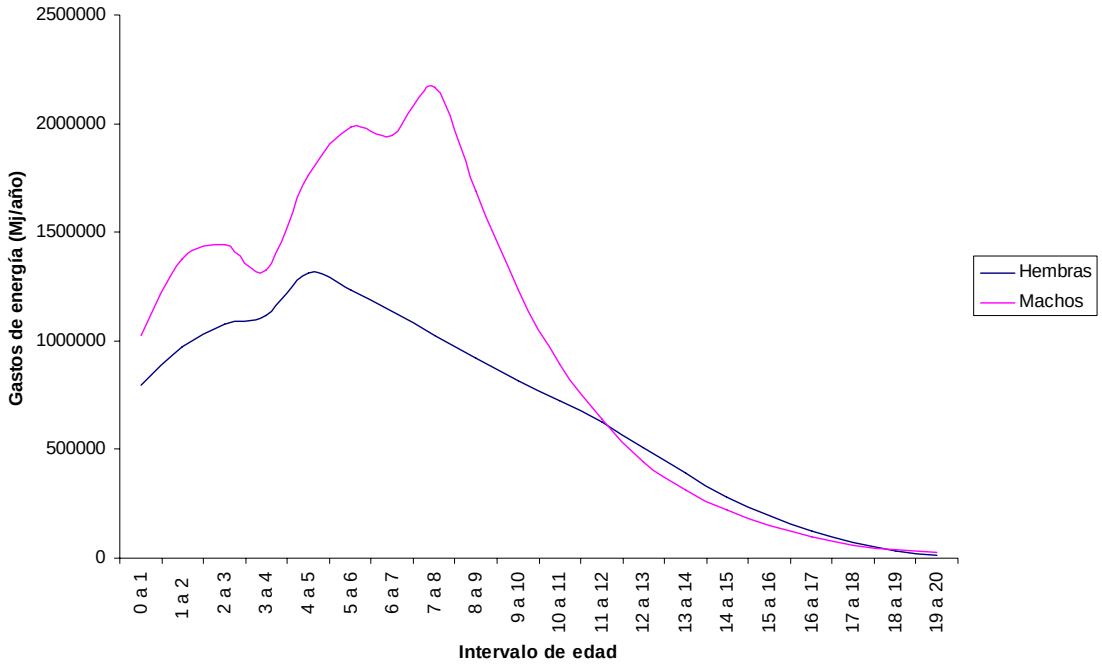

Figura V-13. Gastos anuales de energía de los machos y hembras de la población graficados en forma conjunta para diferentes intervalos de edad. Los requerimientos para un intervalo dado se estiman a partir de la Figuras V-9 y V-11 mientras que el número de animales en cada edad a partir de las tablas de vida de las Islas Georgias del Sur (McCann 1985), sobre una base de 400 nacimientos en Punta Stranger.

V. 3. 5 Consumo de alimento

En la Tabla V-4 se observan las diferentes especies de cefalópodos consumidas por las hembras de esta población (Daneri et al. 2000), mientras que la Tabla V-5 muestra el consumo estimado de alimento para el grupo que se reproduce en Punta Stranger, suponiendo diferentes consumos porcentuales de los tres principales grupos (cefalópodos, mictófidos, y el nototénido *P. antarcticum*) considerados en este trabajo y obtenidos a partir de las ecuaciones (**2**) y (**3**).

Tabla V-4. Porcentaje del peso representado por las diferentes especies de cefalópodos en la dieta de las hembras del elefante marino del sur en Punta Stranger. Datos de Daneri et al. (2000).

	Porcentaje del total del peso representado en la dieta	Tipo	Densidad de energía (Mj/kg)
Psychroteuthis glaciales	81,4	muscular	4,0
Gonatus antarticus	3,4	muscular	4,0
Moroteuthis knipovitchi	3,9	muscular	4,0
Kandakovia longimana	3,0	cranquidos	1,7
Alluroteuthis antarcticus	7,8	muscular	4,0
Chiroteuthis veranyi	0,2	gelatinoso	2,0
Brachioteuthis ? picta	0,3	muscular	4,0

Tabla V-5. Estimación del consumo de alimento para la población de Punta Stranger suponiendo diferentes proporciones de la dieta constituida por cefalópodos, mictófidos y el nototénido *P. antarcticum*.

Composición de la dieta (proporción de cada grupo considerado)			Total de toneladas consumidas	Toneladas consumidas de cada grupo considerado		
Cefalópodos	Mictófidos	*P. antarcticum*		Cefalopódos	Mictófidos	*P. antarcticum*
0	0,5	0,5	6751	0	3376	3376
0,25	0,5	0,25	7201	1800	3600	1800
0,33	0,33	0,33	7888	2629	2629	2629
0,5	0,25	0,25	8613	4307	2153	2153
0,75	0,125	0,125	9992	7494	1249	1249
1	0	0	11896	11896	0	0
0	1	0	5709	0	5709	0
0	0	1	8258	0	0	8258

Dado que las estimaciones en la Tabla V-5 se realizan en base al total de la energía necesaria para sustentar a la población, la cantidad de presa consumida varía en relación con las proporciones de cada grupo de presas considerado. Cada grupo de presas

proporcionará diferente cantidad de energía al predador, tanto por su diferente asimilación como por su diferente densidad energética. El consumo de presas más ricas en energía, como es el caso de los mictófidos (7 Mj/kg y 90 % de asimilación), implicará una cantidad menor de presa que las de menor valor energético, como es el caso de los cefalópodos con un valor estimado a partir de la Tabla V-4 de 3,93 Mj/kg y una asimilación del 78,3 %. Tomando estos ejemplos extremos, la población de Punta Stranger necesitaría consumir alrededor de 11900 toneladas anuales de cefalópodos o bien o 5700 toneladas de mictófidos (en caso de consumir sólo un tipo de presa a lo largo del año). En la Tabla V-5 se muestran las variaciones en las cantidades necesarias de cada item, utilizando dietas constituidas por diferentes proporciones de los tres grupos principales aquí considerados.

V. 4. DISCUSIÓN

Para realizar estimaciones del consumo de alimento de una población es necesario tomar una importante cantidad y diversidad de datos, y también realizar una serie de suposiciones. Es por ello que cualquier resultado obtenido debe ser tomado con cautela, y sólo como una aproximación. Si bien muchos parámetros para realizar las estimaciones fueron medidos directamente en la población de Punta Stranger, como es el caso de los gastos en los períodos en tierra para las diferentes clases de edad y sexo y las curvas de crecimiento de la población, otros se obtuvieron indirectamente o a partir de la bibliografía, como es el caso para las estimaciones de los gastos de energía en el mar, la supervivencia en las diferentes clases de edad o la dieta. A continuación se analizarán los sesgos potenciales que pueden surgir a partir de estas tres principales

fuentes de incertidumbre identificadas, para luego discutir los resultados en relación con estimaciones realizadas en esta u otras especies de fócidos.

Costos metabólicos en el mar

Los costos metabólicos mientras los animales están en el mar se estimaron en este trabajo en 1,5 veces la TMB, como fuera hecho para las hembras del grupo durante su viaje de alimentación en un trabajo previo (Carlini et al. 2005). Si bien no hay medidas directas de los costos metabólicos mientras los elefantes se encuentran en el mar, Kooyman et al. (1973) estimó que estuvieron entre 1,5 a 3 veces la TMB para la foca de weddell y de 1,6 veces la TMB en esta foca buceando bajo el hielo (Castellini et al. 1992). Se obtuvieron estimaciones más bajas para el elefante marino del norte durante buceos prolongados, alrededor de 0,7 veces la TMB (Le Boeuf et al. 1988), mientras que sumando los costos de buceo y transporte, Sakamoto et al. (1989) estimaron los costos de energía en alrededor de 1,5 veces la TMB para las hembras de la misma especie durante su viaje de alimentación post-reproductivo. Por otro lado, en juveniles de elefante marino del norte Webb et al. (1998), midieron un consumo de oxígeno igual a 3,32 mL/kg·min, lo cual resultaría en una tasa metabólica similar a la TMB que predice la ecuación de Kleiber (1975) para un animal de tamaño semejante. En el elefante marino del sur, suponiendo que todos los buceos eran aeróbicos, Hindell & Lea (1998) estimaron un consumo de 120409 L de oxígeno para un animal de alrededor de 300 kg durante los 80 días que duró su viaje de alimentación post-reproductivo. Este consumo es sólo ligeramente superior a la TMB para un animal de tamaño similar, y representa sólo un 47% de la tasa metabólica de campo calculada a partir de la ecuación de Nagy (1994). En los cálculos realizados en este capítulo, una sobreestimación de la tasa metabólica mientras los animales se encuentran en el mar

produciría una sobreestimación del consumo de alimento, mientras ocurriría lo contrario, si se subestimaran los costos metabólicos cuando el animal se encuentra en el mar. Dado que los costos de energía durante los viajes de alimentación representan alrededor del 63 % en los machos y el 68 % en las hembras del total de la energía gastada durante un año por la población (Figs. V-11 y V-12), la utilización de diferentes múltiplos de la TMB para estimar el metabolismo mientras se encuentran en el mar producirá diferencias importantes en las estimaciones de consumo de alimento aquí brindadas. Si por ejemplo, el múltiplo para calcular la tasa metabólica en este trabajo hubiera sido 3,0 en vez del 1,5 utilizado (i.e. 3·TMB en vez de 1,5·TBM para los animales mientras se encuentran en el mar), el consumo total de alimento calculado se incrementaría por un factor de 1,6. Por el contrario, calcular los costos de energía mientras los animales se encuentran en el mar como idénticos a la TMB estimada por la ecuación de Kleiber (1975), implicaría una reducción del 22 % en el consumo de alimento estimado en este trabajo. Dicho de otra forma, sobre una dieta constituida en peso por 50 % de peces y un 50 % de cefalópodos, por cada incremento de 0,5 en la TMB mientras los animales se encuentran en el mar, se produciría un incremento de 1880 toneladas en el consumo anual estimado para la población. Como se dijo previamente no existen medidas directas de los costos de energía en el mar, lugar donde el elefante marino del sur pasa alrededor de 65 % a 68 % de su vida por debajo de los 100 metros de profundidad (McIntyre et al. 2010). Sin embargo, existe acuerdo general en que los buceos deben ser mayormente aeróbicos (Hindell et al. 1992, Slip et al. 1994, Hindell & Lea 1998). Dado que las reservas de oxígeno del animal al bucear son obviamente finitas, para poder realizar un buceo aeróbico de larga duración, los fócidos emplean una serie de mecanismos conocidos como adaptación al buceo que incluyen, por ejemplo, la bradicardia y la reducción de la circulación periférica (Elsner & Gooden

1983). Esos mecanismos empleados durante el buceo les permiten a los animales bajar su tasa metabólica y por tanto la utilización de oxígeno, reducción que también se logra modificando los patrones de locomoción en el mar, dando como resultado ahorros importantes de energía (Williams et al. 2000). En un trabajo reciente, Sparling & Fedak (2004) estimaron que los costos de energía en la foca gris (*Halichoerus gripus*) mientras bucea en forma voluntaria fueron iguales a 1,7 veces la TMB y puntualizaron que el uso de 2 o 3 como multiplo de la TMB para estimar los requerimientos de energía en el mar podrían ser demasiado altos, lo que tendría como efecto una sobreestimación de los requerimientos de alimento en los fócidos. Asimismo, los autores citados enfatizan el hecho de que juveniles y adultos presentan tasas metabólicas similares mientras bucean si se las expresa como múltiplos de la TMB obtenida a partir de la ecuación de Kleiber (1975). Por todo lo antedicho, y aun careciendo de una medida directa de los costos metabólicos mientras los animales se encuentran alimentándose, parece razonable considerar que los mismos no sean muy diferentes a 1,5 veces la TMB adoptada en este trabajo y en uno previo (Carlini et al. 2005). Es por ello que, de existir una diferencia en ese valor supuesto, la misma debería ser menor, afectando relativamente poco los cálculos realizados de consumo de alimento.

Supervivencia de los animales

Otro factor que afectará las estimaciones de los requerimientos de energía para la población obviamente será el número de animales que permanecen vivos en cada intervalo de edad considerado. No se cuenta en este análisis con tablas de vida para la población en estudio, por lo cual los cálculos se realizaron con las construidas para las Islas Georgias del Sur por McCann (1985), agrupamiento al cual pertenece el grupo reproductivo de Punta Stranger. Las tasas de supervivencia obtenidas en las Islas

Georgias del Sur se construyeron a partir de muestreos esencialmente transversales (en vez de longitudinales), y se basan en datos de la estructura de edad del grupo. Si bien esta metodología implica una serie de suposiciones como el muestreo al azar, la estabilidad en la estructura de edad del grupo, y un tamaño de la población estacionario a lo largo del tiempo, alguna de las cuales podría no cumplirse (Gaillard et al. 1993), es un método práctico para obtener estimaciones de las tasas de supervivencia (Pistorius et al. 1999). La población de las Islas Georgias del Sur, por otro lado, se ha mantenido estable (Laws 1994, Boyd 1996, McMahon et al. 2005), mientras que la de Punta Stranger ha declinado durante los últimos 15 años (AR Carlini datos inéditos). Desafortunadamente, las dificultades que implican los movimientos en la Antártida, aun a islas cercanas a la Isla 25 de Mayo como lo es la Isla Nelson en la cual se reproduce el elefante marino (Carlini et al. 2003), han impedido obtener estimaciones poblacionales sistemáticas en grupos reproductivos relativamente cercanos al de Punta Stranger. Es por ello que no es del todo claro si la declinación observada en la localidad estudiada se debe a un descenso en la supervivencia de juveniles y/o adultos, a una menor tasa de fecundidad (York 1994), o simplemente, a la emigración a estas áreas relativamente cercanas pero difícilmente accesibles desde Punta Stranger. De todas formas, con fines comparativos, es útil examinar los datos a partir del uso de las tablas de vida obtenidas a partir de estudios longitudinales en la Isla Marion, una población que ha declinado en las últimas décadas (Pistorious et al. 1999) y sólo recientemente parece haberse estabilizado (Pistorius et al. 2001, Pistorius & Bester 2002). Los requerimientos de energía para la población de Punta Stranger estimados a partir del uso de las tablas de vida obtenidas en la Isla Marion (Pistorious et al. 1999, tablas 3 y 4), son alrededor del 63 % de los requerimientos calculados a partir de las tasas de supervivencia presentadas por McCann (1985). Las diferencias se deben al hecho de que las tasas de supervivencia

estimadas en los animales de más de 3 años, y para ambos sexos, son mayores en el estudio de McCann (1985) que en el de la Isla Marion, estas últimas representativas de una población en declinación (Pistorius et al. 1999). Como se puntualizó previamente, si bien localmente el grupo de Punta Stranger ha declinado, aún no está claro si esto se debe a una emigración a zonas cercanas, por lo cual los resultados obtenidos para el grupo a partir del uso de una u otra tabla de vida pueden interpretarse como el límite inferior y superior en las estimaciones de los requerimientos de energía para la población.

Composición de la dieta

La composición de la dieta es otro factor que afectará los cálculos realizados. Si bien los datos de dieta utilizados son de la población bajo estudio, no se tuvieron en cuenta las variaciones que existen en la dieta entre los sexos, ni entre diferentes clases de edad (e.g. Field et al. 2005, 2007, Lewis et al. 2006, Daneri 2010). Asimismo, aun conociendo las principales especies de cefalópodos y peces que constituyen la dieta de las hembras de la especie en el área (Daneri et al. 2000, Daneri & Carlini 2002), dado que los animales se alimentan en zonas alejadas a sus sitios de reproducción/muda, es muy difícil determinar sobre una base objetiva la contribución que representa cada uno de estos dos principales ítems (peces y cefalópodos) en la dieta de la especie ya que las partes duras utilizadas para identificarlos (otolitos de peces y picos de cefalópodos) tienen tasas diferentes de digestión y retención. Si bien no es posible evitar esta limitación, las estimaciones brindadas en la Tabla V-5 permiten obtener una idea general de la cantidad de presa que sería consumida por la población de Punta Stranger, a partir de suponer una dieta en peso constituida por diferentes proporciones de calamares y peces (Tabla V-5).

Comparación con otros estudios

A pesar de las tres principales fuentes de incertidumbre discutidas previamente, la coincidencia de los resultados obtenidos aquí con otras estimaciones realizadas en esta u otras especies de pinnípedos, permite suponer que las mismas son razonablemente adecuadas. Boyd et al. (1994) estimaron que del total de energía que la población de elefante marino del sur de las Islas Georgias del Sur gastaba en un año, los machos utilizaban un 63,2 % durante los períodos en el mar, un 13,7 % mudando y un 10,9% reproduciendo, valores muy similares a los estimados en este trabajo (63,5 %, 12,6 % y 14,1 % respectivamente). De igual forma en el caso de las hembras, los porcentajes que cada una de estas actividades (alimentación, muda y reproducción) representaron en la población de las Islas Georgias del total gastado en un año fueron 68,2 %, 10,8 % y 15,8 % (Boyd et al. 1994), mientras que los estimados en este estudio fueron 68,4 %, 10,7 % y 15,8 % respectivamente. Sin embargo, si bien las proporciones gastadas en un ciclo anual fueron muy semejantes, los gastos calculados para la población de Punta Stranger, sobre una base individual, fueron mayores que los estimados en las Islas Georgias del Sur. Tomando en cuenta el gasto anualizado para el conjunto de la población, el gasto en las Islas Georgias del Sur se estimó en alrededor de 14000 Mj por año e individuo, en alrededor de 17200 Mj por año e individuo en la Isla Heard (Goldsworthy et al. 2001), mientras que se estimó en alrededor de 19000 Mj por año e individuo en este trabajo. Las diferencias en los pesos entre los animales de las Islas Georgias del Sur y la Isla 25 de Mayo, como así también la tasa metabólica estimada en alguno de los períodos en tierra, podrían explicar las diferencias entre ambos grupos. Como se puntualizó en el Capítulo IV, las hembras de esta localidad arriban a la colonia con un mayor peso y gastan mayor cantidad de energía durante la

lactancia que las que reproducen en las Islas Georgias del Sur. También durante la reproducción, pero en los machos adultos de la especie, Boyd et al. (1994) estimaron que la tasa metabólica era semejante a la informada para los machos adultos del elefante marino del norte (3,3 veces la TMB), mientras que aquí dichos gastos se estimaron en alrededor de 4,4 veces la TMB. Asimismo, a partir de los cambios en la composición corporal durante el período de muda (ver Resultados, punto V.3. 3), en este trabajo se estimó que los gastos en los animales de 1 a 3 años eran de alrededor de 3,11 veces la TMB, mientras que en el trabajo realizado en las Islas Georgias esta tasa fue supuesta igual que en las hembras de la especie (2,4 veces la TMB). Por lo tanto, el mayor peso medio en la población bajo estudio y los valores algo superiores obtenidos durante las etapas terrestres citados arriba podrían explicar los mayores gastos absolutos anualizados calculados en esta población. En relación con lo anterior, Boyd et al. (1994) estimaron un consumo promedio anualizado por animal en la población de las Islas Georgias de alrededor de 5000 kg o aproximadamente 10,2 veces el peso por año e individuo, mientras que la estimación realizada a partir del presente trabajo es de aproximadamente 7000 kg o 14,5 veces el peso (ambos cálculos basados en una dieta sólo de calamares). Ambos valores, sin embargo, son menores a los calculados por Laws (1977), quien estimó un consumo por año e individuo en las Islas Georgias de alrededor de 10000 kg o 20 veces el peso medio por individuo y año, cifras que se utilizaron también para estimar el consumo de alimento en la Isla Kerguelen (van Aarde 1980) y la Isla Marion (Condy 1981). Basado en las estimaciones realizadas en este trabajo y en aquellas realizadas por Boyd et al. (1994) para las Islas Georgias, parece más probable que el múltiplo a utilizar para estimar el consumo de alimento en el elefante marino del sur este más cercano a 10-15 veces el peso del individuo por año. De todas formas, utilizar un múltiplo por el peso medio de los animales, o un porcentual

diario en relación con el peso medio del animal, da sólo una estimación muy general del consumo de alimento, dado que dicho múltiplo dependerá del tipo de alimento ingerido. Por ejemplo, para esta población, las 14,2 veces el peso medio del individuo por año estimado en base a una dieta constituida sólo por cefalópodos, descendería a 10,8 veces el peso del animal por año, si la dieta se hubiese basado en 50 % de cefalópodos y 50 % peces, debido a la mayor densidad de energía del kilogramo consumido en este segundo caso.

Durante el viaje de alimentación post-reproductivo, Hindell et al. (2003) estimaron un consumo de entre 1534 y 1573 kg, para las hembras que reproducen en la Isla Macquarie, a partir de una dieta constituida por 55 % cefalópodos y 45 % peces, con un contenido energético igual a 4,93 Mj/kg. Se informaron valores muy similares (1544 kg) para esta población y para esta etapa en un trabajo previo (Carlini et al. 2005) sobre una dieta con un contenido calórico ligeramente inferior (4,43 Mj/kg), basada en 75 % cefalópodos y 25 % peces. En este trabajo, las hembras desde los 4 a los 20 años tienen un gasto medio estimado de 19900 Mj/año e individuo (Fig. V-7). Si se considera que una hembra adulta se encuentra en el mar en promedio 312 días (ver Resultados), obtener esa energía durante el período en el mar implicaría un consumo promedio de 16,9 kg/día (sobre una dieta de 50 % calamares y 50 % peces con una densidad de energía de 4,93 Mj/kg) o 19,7 kg/día (sobre una dieta de 75 % calamares y 25 % peces con una densidad energética de 4,43 Mj/kg). Sobre una base diaria, estos valores son algo inferiores a los informados por Hindell et al. (2003) (20 kg/día) y Carlini et al. (2005) (22-26 kg/día) para las hembras adultas durante el viaje de alimentación post-reproductivo. Aun teniendo en cuenta que lo obtenido en este trabajo son sólo promedios diarios anualizados, es esperable una tasa de consumo mayor durante el período posterior a la reproducción, dado que las tasas de ganancia de peso durante la

fase post-reproductiva son en general mayores que las observadas en las mismas hembras durante el viaje de alimentación posterior a la muda en la población de Punta Stranger (Carlini et al. 1999). En animales cautivos, Kastelein et al. (1991) estimaron el consumo de 3 hembras de elefante y observaron que aumentaba hasta los 3 años de edad, estabilizándose luego en alrededor de 3400 kg/año. Este valor es inferior al calculado en este estudio, 5297 kg/año para las hembras entre los 4 y 20 años con una dieta compuesta por 50 % cefalópodos y 50 % peces, aunque más cercano al calculado con una dieta basada en mictófidos con un alto contenido de energía (3511 kg/año). Si bien Kastelein et al. (1991) no informaron la densidad energética de las presas brindadas, puntualizan que los animales habían sido alimentados sólo con peces con una densidad energética superior a la esperada en estado silvestre. Por otro lado, Krockenberger & Bryden (1993) midieron en el zoológico de Sydney el consumo de 3 juveniles de elefante marino del sur desde los 14 meses hasta los tres años de edad, obteniendo valores de consumo de alimento de 3000 kg a 4000 kg anuales. Para esa edad y para ambos sexos, los cálculos realizados en este trabajo estimaron un consumo de 2700 kg anuales sobre una dieta basada en 50 % cefalópodos y 50 % peces (mictófidos y nototénidos en igual proporción) o 3700 kg sobre una dieta basada sólo en calamares.

En la foca de Groenlandia (*Phoca groenlandica*), Nørdoy et al. (1995) estimaron experimentalmente un consumo de 3,3 % del peso del animal diariamente o bien alrededor de 12,4 veces su peso al año. Si se expresa diariamente el consumo promedio medido en este trabajo representa entre 2,9 % y 4,1 % del peso medio diariamente (basado en una dieta constituida por 50 % cefalópodos y 50 % peces o 100 % cefalópodos, respectivamente). También en la foca de Groenlandia, Lavigne et al. (1985) estimaron un consumo por año e individuo de entre 900 kg y 2900 kg, como

extremos sobre una dieta con una densidad de energía de entre 1,2 kcal/g y 2,6 kcal/g, mientras que Nilssen et al. (2000) estimaron valores para la misma especie que van desde 1500 kg a 3300 kg por individuo y año, dependiendo de una serie de suposiciones en relación con la tasa metabólica utilizada para los cálculos y diferentes composiciones de la dieta. Si bien es difícil realizar comparaciones directas con el elefante marino de consumo per cápita por año dadas las importantes diferencias de tamaño, la foca de groenlandia crece desde los aproximadamente 110 cm hasta 170 cm (Kjellqwist et al. 1995) y pesa entre 35 kg y 140 kg (Nilssen et al. 2000), los valores de consumo del elefante van desde alrededor de 5000 kg a 7000 kg por individuo promedio y año (sobre una dieta basada en 50 % cefalópodos y 50 % peces o 100 % cefalópodos respectivamente). Estos valores, como se dijo previamente, representan tasas diarias del peso medio (2,9 % - 4,1 %) en el rango observado en la foca groenlándica (e.g. Nørdoy et al. 1995, Stenson et al. 1997). En la foca común, *Phoca vitulina*, Howard (2009) estimó tasas de consumo diarias a lo largo del año de 1 kg/día a 2,9 kg/día con un promedio de 2,1 kg/día, las cuales son semejantes a las estimadas en otros estudios realizados en esta especie (Olesiuk 1993, Bjørge et al. 2002). Las tasas diarias de consumo estimadas por Howard (2009), representaron entre un 2,0 % a 5,6 % del peso diario. Finalmente, en el leopardo marino, *Hydrurga leptonyx*, las tasas porcentuales diarias de consumo estimadas para una hembra adulta fueron desde un 1,2 % a un 5,8 % de su peso y en los machos adultos desde un 1,3 % a un 6,2 % del peso; en ambos casos, los valores extremos estimados a partir de una dieta basada sólo en cachorros de elefante marino del sur o sólo en krill (Forcada et al. 2009).

Los gastos de energía estimados para la población de Punta Stranger fueron 3,24 $x10^7$ Mj/año, mientras que los requerimientos de energía globales para cubrirlos (basados en una dieta de 50 % cefalópodos y 50 % peces) se estimaron en 4,24 $x10^7$

Mj/año, obtenidos a partir del consumo de 4300 toneladas de cefalópodos y 4300 toneladas de peces anualmente. A pesar de que los machos no contribuyen a la crianza del cachorro, y sólo una proporción de ellos realmente se reproducen (McCann 1981, Baldi et al. 1996, Fabiani et al. 2004), demandan un mayor porcentaje (58,7 %) del total estimado del consumo para el grupo (Fig. V-13). Esto es así por las importantes diferencias de peso entre machos y hembras de la especie, y a pesar de que la proporción de sexos para el conjunto de la población es de 1 macho cada 1,25 hembras. En la Figura V-13 se puede observar que la diferencia en los gastos anualizados entre sexos para las diferentes clases de edad aumentan desde los 4-5 años, edad en que los machos aumentan marcadamente de tamaño, aun teniendo en cuenta que ellos reproducen recién desde los 7 años. Los machos de la población consumen una mayor cantidad de recursos que las hembras de la población, en especial de los 6 a los 10 años, momento en el cual, dado el mayor número de hembras que sobreviven a esa edad, la porción de recursos consumidos por cada sexo vuelve a ser similar. Un patrón semejante al descripto arriba se produce en el caso de utilizar las tablas de vida para una población en declinación, como las provistas por Pistorius et al. (1999) para la Isla Marion, si bien en este caso los machos consumirían alrededor del 55,3 % del total de los recursos en vez del 58,7 % estimado a partir del uso de las tablas de vida de McCann (1985) utilizadas en este estudio. Los machos subadultos y adultos de la especie por tanto, podrían necesitar áreas efectivamente más ricas donde alimentarse que las hembras de la especie.

En resumen, si bien fueron necesarios una serie de supuestos en las estimaciones realizadas, muchos de ellos han sido contrastados en otros estudios. Esto, junto con la coincidencia de los resultados aquí presentados con investigaciones realizadas en otros pinnípedos, permite pensar que las mismas son razonablemente adecuadas. Sin

embargo, si bien este capítulo brinda una evaluación del impacto de este grupo en el ecosistema en relación con la edad y el sexo, es necesario obtener un mayor detalle de la distribución espacio-temporal de las diferentes clases de edad en el mar, sólo en sus primeros pasos para el grupo (Borneman et al. 2000, 2010, Tosh et al. 2009), que posibilite identificar con mayor claridad las zonas dónde son obtenidos. Esto, junto con un conocimiento más detallado de la dieta, permitirá realizar una síntesis mucho más adecuada de los resultados presentados en este Capítulo.

CONCLUSIONES FINALES

Las estrategias de lactancia desarrolladas por los pinnípedos en general y el elefante marino en particular, están modeladas por las limitaciones que devienen de parir y amamantar en un sustrato sólido (hielo o tierra) y alimentarse en el mar. Los fócidos son en general especies de gran tamaño, ayunan en mayor o menor medida durante la lactancia y amamantan a su cría durante un período relativamente corto (4 a 50 días), aunque se han registrado períodos de alrededor de 120 días para la foca monje del mediterráneo, *Monachus monachus* (Gazo & Aguilar 2005). La estrategia de lactancia desarrollada por esta familia se conoce como estrategia de ayuno (aunque algunas especies se alimentan durante la lactancia) y se caracteriza por la concentración de la inversión materna, lo que se logra a partir de la producción de leche rica en grasa y por ende en energía.

Dado que las hembras deben suplir en buena medida el alimento de su cachorro y sus propios costos de mantenimiento con las reservas corporales, cualquier reducción en los costos de mantenimiento de la madre incrementará la proporción de las reservas que pueden destinarse al cachorro. Un camino para reducir los costos de mantenimiento es acortar el período de lactancia y, de esa forma, reducir la energía utilizada para el metabolismo de la madre. Otro camino posible es aumentar la tasa de transferencia de nutrientes. En principio, los fócidos parecen recorrer ambos caminos. De hecho, la lactancia en estas especies es comparativamente corta, mientras que las tasas de transferencia de energía son grandes. Los datos del presente trabajo de tesis indican que las hembras del elefante marino amamantaron en promedio 23 días, y durante ese período gastaron un 51%±10% de las reservas de energía presentes el día de parición. La transferencia de nutrientes fue eficiente dado que los cachorros reservaron alrededor

del 45% de la energía perdida por sus madres, incluyendo más de la mitad de la proteína, lo que les permitió triplicar su peso de nacimiento y aumentar 9 veces sus reservas durante la lactancia. Las altas tasas de transferencia de nutrientes son comunes entre los fócidos. Por ejemplo, la foca capuchina, *Cystophora cristata*, duplica su peso en los 4 días que dura la lactancia (Bowen et al. 1985, Kovacs & Lavigne 1992). Asimismo, el cachorro de la foca cangrejera, *Lobodon carcinophaga*, triplica su peso de nacimiento en aproximadamente 20 días (Shaughenessy & Kerry 1989), el de la foca barbuda, *Erignathus barbatus*, aumenta su peso de nacimiento 2,3 veces en los 20 a 24 días de lactancia (Kovacs & Lavigne 1992).

Dado que la hembra del elefante marino del sur ayuna durante la lactancia, y el cachorro sólo se alimenta de leche, los recursos son limitados y las reservas iniciales de la madre previsiblemente afectarán su capacidad para transferir nutrientes. En este estudio, tanto el peso después de parir como la energía disponible al arribar a la colonia tuvieron un efecto significativo en los gastos que realizó la hembra durante la temporada reproductiva. Madres más grandes y con mayores reservas perdieron mayor cantidad absoluta de energía y sus cachorros destetaron con más reservas, indicando que este mayor gasto fue consecuencia no sólo de una mayor tasa metabólica absoluta de las madres de mayor tamaño, sino también de una mayor transferencia de nutrientes a su cachorro. Sin embargo, las madres con mayores reservas de energía no fueron más eficientes en la transferencia de nutrientes como cabría esperar dadas sus menores tasas metabólicas relativas. La eficiencia en la transferencia de nutrientes varió especialmente en relación con la condición corporal (% de grasa) de la hembra al arribo a la colonia y la cantidad absoluta de reservas utilizadas. Los mayores gastos absolutos de reservas se relacionaron en forma negativa con la eficiencia con la cual los recursos fueron

transferidos, indicando que por encima de cierto valor mayores gastos no se traducen en forma directa en el crecimiento del cachorro.

Si bien aún hoy se engloba a todas las especies de fócidos dentro de una misma estrategia de lactancia, llamada estrategia de ayuno, existen importantes diferencias entre las especies, que parecen vincularse en especial con el tamaño de la hembra, el sustrato donde reproducen y la presencia de predadores (Bowen 2009). En general, las especies que reproducen en hábitats más estables, como la tierra o el hielo fijo presentan períodos de lactancia más largos que las que reproducen en hielo a la deriva. Además, las especies de mayor tamaño ayunan durante toda o casi toda la lactancia, mientras que las de menor tamaño se alimentan, a medida que avanza este período (Lydersen & Kovacs 1999, Schulz & Bowen 2004, 2005). El elefante marino es el más grande de los fócidos actuales y el tamaño en sí mismo tiene consecuencias en la capacidad para reservar nutrientes y, por ende, en cuán acabadamente puede llevarse a cabo la estrategia de ayuno. Los fócidos de gran tamaño tienen una mayor cantidad de reservas potencialmente disponibles para amamantar a su cachorro y un metabolismo menor por unidad de peso que las especies de menor tamaño. Por otro lado, un mayor tamaño implica también mayores costos absolutos de mantenimiento, por lo cual una estrategia en la que se realicen viajes de alimentación durante la lactancia, llevada a cabo por algunas especies de menor tamaño, se torna inviable en términos energéticos, a menos que el recurso esté disponible muy cercano a las áreas de reproducción y/o sean áreas muy ricas en recursos (Boyd 1998, Trillmich & Weissing 2006). Entre los fócidos que se alimentan durante la lactancia, se encuentran por ejemplo la foca común, *Phoca vitulina*, la foca marbreada, *Phoca hispida* (Kelly & Wartzock 1996), la foca barbuda, *Erignathus barbatus*, (Lyndersen et al. 1996) y la foca de Weddell, *Leptonychotes weddellii* (Tedman & Green 1987, Wheatley et al. 2006). Para estas especies sin

embargo, y a diferencia de la especie estudiada, el alimento para suplementar parte de los costos de lactancia se encuentra cercano a las áreas de reproducción. En consecuencia, el tamaño brindará a las hembras del elefante la capacidad de reservar todo lo necesario para nutrir a su cachorro. Esto a su vez le permite alimentarse en áreas lejanas de su sitio de reproducción y prorratear los costos de lactancia durante un período largo de tiempo, su viaje de alimentación posterior a la muda. Como contrapartida, su gran tamaño impone límites más acotados al tiempo que puede permanecer en la playa amamantando a su cachorro, el cual al destetar aún no está maduro para emprender su primer viaje de alimentación y, en cierta forma, su gran tamaño y por ende sus grandes costos metabólicos absolutos hace casi impracticable en términos energéticos que realice viajes de alimentación mientras amamanta. Por lo tanto, si bien las limitaciones resultantes de amamantar en un sustrato sólido y alimentarse en el mar son comunes al conjunto de los fócidos, aun dentro de una estrategia en la cual una parte importante de lo invertido proviene de las reservas corporales, diferentes especies de fócidos desarrollaron diferentes soluciones que parecen relacionadas a su tamaño, al sustrato donde amamantan y la presencia de predadores (Bowen 2009). La especie estudiada, que es capaz de reservar todo lo necesario para amantar a su cachorro y sustentar sus costos de mantenimiento a partir de las reservas obtenidas antes de parir, lleva esta estrategia de ayuno al extremo entre las especies de la familia.

Reservar todo lo necesario antes de parir para producir un cachorro viable, liga en forma insoslayable la capacidad de la madre para brindar nutrientes, al éxito de la hembra en la obtención del alimento durante los períodos de alimentación en el mar que suceden a la reproducción y, principalmente, el que le sigue a la muda. La calidad y cantidad de recursos obtenidos durante este período incidirán en las reservas iniciales de

la madre y, en este estudio, la ganancia de reservas varió negativamente en relación con la extensión del hielo marino al sud-oeste de la Península Antártica, la principal área de alimentación utilizada por las hembras del grupo. Es posible que una menor cobertura de hielo permita a las hembras del grupo el acceso a áreas no disponibles en años en los cuales se verifica una mayor extensión del hielo, favoreciendo la relación costo-beneficio en la obtención del alimento y el consiguiente aumento de las reservas iniciales, lo que finalmente se refleja en los mayores pesos de destete de los cachorros.

Otra característica del modelo de lactancia y desarrollo postnatal empleado por algunas especies de fócidos es el ayuno del cachorro posterior al destete. En este grupo, los cachorros permanecieron en la playa en promedio 40 días luego del destete, y perdieron alrededor de un 38% de sus reservas de energía. Tanto el peso de destete, como la composición corporal al destete, influyeron en el tiempo de ayuno de los cachorros y en el tipo de material corporal utilizado durante ese ayuno. Este ayuno obligado, si bien parece ineficiente en términos energéticos, permite el mínimo tiempo de maduración fisiológica del cachorro, al tiempo que libera a la madre para que rápidamente pueda volver al mar a alimentarse. Los cachorros de mayor tamaño tuvieron mayores reservas absolutas, pero similar composición corporal (% de grasa) al destete, y finalizaron el ayuno con reservas proporcionales similares que aquellos más chicos, pero mayores en términos absolutos. Por lo cual, obtener mayores reservas durante la lactancia se traduce en una potencial ventaja al iniciar su primer viaje de alimentación. Una vez en el mar, las mayores reservas absolutas, combinadas con gastos menores por unidad de peso, le brindarán a un cachorro más grande un tiempo extra para la localización del alimento y, al menos en principio, una mayor probabilidad de supervivencia.

Relevancia del estudio en relación con los recursos marinos antárticos

El elefante marino del sur es un importante consumidor de los recursos marinos. Este grupo se encuentra en el extremo sur para los asentamientos reproductivos de la especie. Las áreas de alimentación durante el período posterior a la muda para las hembras del grupo están ubicadas al sudoeste de la Península Antártica (Bornemann et al. 2000) y corresponden a las áreas denominadas 48.1 y 88.3 por la Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos, mientras que aquellas utilizadas por los machos adultos del grupo se encuentran especialmente en las áreas estadísticas 48.1 y 48.5 (Tosh et al. 2009). Es por ello que estimar los requerimientos de alimento y energía para este predador se torna de suma importancia para la implementación de límites de captura y para contribuir de ese modo la conservación de los recursos en el área. Asimismo, la Península Antártica es una de las tres áreas del planeta donde el actual cambio climático ha sido documentado en forma más acabada (i.e. Smith et al. 1999, Hughes 2000, Ingolfsson et al. 2003) y dichos cambios afectan la distribución y abundancia de las especies (Atkinson et al. 2004, Ducklow et al. 2007). En ese marco, el presente trabajo brinda una estimación de los gastos totales de energía en relación al sexo y a lo largo de la vida, lo que permite visualizar con mayor claridad qué clases de edad y sexo consumen una mayor proporción de los recursos, y cuáles pueden ser más sensibles a los cambios en su abundancia. En una hembra, los gastos de energía se incrementaron desde alrededor de 5000 Mj/año en el primer año de vida hasta alrededor de 20000 Mj/año a los 10 años de edad, permaneciendo aproximadamente constantes de allí en adelante. En los machos, dicho gasto se incrementó desde los 6000 Mj/año en el primer año hasta alrededor de 70000 Mj/año a los 9 años de edad. La energía utilizada para crecer sólo fue importante en términos comparativos para las hembras en sus primeros 4 años de vida (9-15% del gasto total anualizado), mientras

que en los machos de la especie se observó un claro incremento en la cantidad relativa de energía dedicada al crecimiento durante la pubertad (4-6 años), momento en el cual el macho invierte en su crecimiento alrededor del 20% del gasto anualizado.

Tomando en cuenta los animales que sobreviven en las diferentes clases de edad, los gastos de energía para la población de Punta Stranger se estimaron en 3,24 $x10^7$ Mj/año, mientras que los requerimientos de energía globales para cubrirlos (basados en una dieta de 50% cefalópodos y 50% peces) se estimaron en 4,24 $x10^7$ Mj/año, obtenidos a partir del consumo de 4300 toneladas de cefalópodos y 4300 toneladas de peces anualmente. Los ejemplares de ambos sexos consumen proporciones aproximadamente similares de recursos hasta los 4 años de edad. Las clases de edad y sexo identificadas en el presente estudio que mayor impacto tienen en los recursos, fueron la de las hembras de la población entre los 4 y 6 años de edad, y la de los machos entre los 7 y 8 años. A pesar de que los machos no contribuyen a la crianza del cachorro, y sólo una parte de ellos realmente reproducen, demandan un mayor porcentaje (58,7%) del total estimado del consumo para este grupo.

En el modelo desarrollado para estimar los requerimientos de alimento y energía se identificaron tres potenciales fuentes de incertidumbre que modificarán las estimaciones realizadas: la dieta, las tasas de supervivencia y los costos metabólicos mientras los animales se encuentran en el mar. La profundización en el conocimiento de estas tres áreas es necesaria para poder realizar estimaciones de mayor precisión. Ello, ligado con la distribución espacio-temporal de las diferentes clases de edad durante los viajes de alimentación, sólo en sus primeros pasos para esta población (Borneman et al. 2000, 2010, Tosh et al. 2009), brindará un panorama mucho más adecuado del impacto de la población en los recursos marinos así como también las áreas donde son obtenidos.

BIBLIOGRAFÍA

Adams SH, Costa DP (1993) Water conservation and protein metabolism in northern elephant seal pups during the post-weaning fast. Journal of Comparative Physiology B 163: 367-373.

Aguilar A, Cappozzo M, Gazo M, Pastor T, Forcada J, Grau E. (2007) Lactation and mother-pup behaviour in the Mediterranean monk seal Monachus monachus: an inusual pattern for a phocid. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 87: 93-99.

Agnew DJ (1997) The CCAMLR ecosystem monitoring program. Antarctic Science 9: 235-242.

Arnbom T, Fedak MA, Boyd IL, Mc Connell BJ (1993) Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (*Mirounga leonina)* at South Georgia. Canadian Journal of Zoology 71: 1772-1781.

Arnbom T, Fedak MA, Rothery P (1994) Offpring sex ratio in relation to female size in southern elephant seals, *Mirounga leonina***.** Behavioral Ecology and Sociobiology 35: 373-378.

Arnbom T, Fedak MA, Boyd IL (1997) Factors affecting maternal expenditure in southern elephant seals during lactation. Ecology 78: 471-483.

Ashwell-Erickson S, Elsner R (1981) The energy cost of free existence for Bering Sea harbor and spotted seal. In The Eastern Bearing Sea Shelf: Oceanography and Resources. Hodd DW and Calder JA (eds.). University of Washington Press, Seattle, pp 869-899.

Atkinson SN, Nelson RA, Ramsay MA (1996) Change in the body composition of fasting polar bears (*Ursus maritimus*): the effect of relative fatness on protein conservation. Physiological Zoology 69: 304-316.

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. Nature 432: 100-103.

Bailleul F, Charrassin JB, Ezraty R, Girard-Ardhuin F, McMahon CR, Field IC, Guinet C (2007a) Southern elephant seals from Kerguelen Islands confronted by Antarctic Sea ice. Change in movements and diving behaviour. Deep Sea Research II 54: 343-355.

Bailleul F, Charrassin JB, Monestiez P, Roquet F, Biew M, Guinet C (2007b) Successful foraging zones of **s**outhern elephant seals from Kerguelen Islands in relation to oceanographic conditions. Philosophical Transactions of the Royal Society B 362: 2169-2181.

Baker JD, Fowler CW (1992) Pup weight and survival of northern fur seals *Calorhinus ursinus*. Journal of Zoology, London 227: 231-238.

Baker JD, Fowler CW, Antonelis GA (1994) Body weights and growth of juvenile male northern fur seals *Calorhinus ursinus*. Marine Mammal Science 10: 151-162.

Baker JR, Barrette C, Hammill MO (1995) Mass transfer during lactation of an ice-breeding pinniped, the grey seal (*Halichoerus grypus*) in Nova Scotia, Canada. Journal of Zoology, London 236:531-542.

Balboni L , Soilbelzon E, Mennucci JA, Carlini AR (2005) Patrones diarios de actividad de Mirounga leonina (Mammalia, Pinnipedia) durante el período de muda en la isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, Antártida. XX Jornadas

Argentinas de Mastozoología. Buenos Aires, Argentina, 8 al 11 Noviembre de 2005, p. 105

Baldi R, Campagna C, Pedraza S, Le Boeuf B (1996) Social effects of space availability on the breeding behaviour of elephant seals in Patagonia. Animal Behavior 51:717-724.

Barbour AS (1993) Heat increment of feeding in juvenile northern elephant seals Master Sc. Thesis. University of California, Santa Cruz, CA, 1993, 47 pp.

Barrat A, Mougin JL (1978) L´Elephant de mer *Mirounga leonina* de l´île de la Possession, archipel Crozet (46º25´S, 51º45´E). Mammalia 42: 143-174.

Bartholomew GA (1970) A model for the evolution of pinnipeds polygyny. Evolution 24: 143-174.

Bell CM, Burton HR, Hindell MA (1997) Growth of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during their first foraging trip. Australian Journal of Zoology 45, 447-458.

Bell G (1980) The costs of reproduction and their consequences. American Naturalist 116: 45-76.

Bennett KA, Speakman JR, Moss SEW, Pomeroy P, Fedak MA (2007) Effects of mass and body composition on fasting fuel utilization in grey seal pups (*Halichoerus grypus*): an experimental study using supplementary feeding. The Journal of Experimental Biology 210: 3043-3053.

Bester MN (1980) The southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Gough Island**.** South African Journal of Zoology 15: 235-239.

Bester MN (1982) An analysis of the southern elephant seal *Mirounga leonina* breeding population at Kerguelen. South African Journal Antarctic Research 12: 11-16.

Bester MN, Möller H, Wium J, Enslin B (2001) An update on the status of southern elephant seals at Gough Island. South African Journal of Wildlife Research 31: 68-71.

Biuw M, McConnell B, Bradshaw CJA, Burton H, Fedak MA (2003) Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. The Journal of Experimental Biology 2006: 3405-3423**.**

Bjørge A, Bekkby T, Bakkestuen V, Framstad E (2002) Interactions between harbour seals, *Phoca vitulina*, and fisheries in complex coastal waters explored by combined Geographic Information System (GIS) and energetics modeling. ICES Journal of Marine Science 59: 29-42.

Blaxter K (1989) Energy metabolism in animals and man. Cambridge, MA. Cambridge University Press. Paginas, 349 pp.

Bonner WN (1984) Lactation strategies in pinnipeds: problems for a marine mammalian group. Symposia of the Zoological Society of London, 51: 253-272.

Bornemann H, Kreyscher M, Ramdohr S, Martin T, Carlini AR, Sellman L, Plötz J (2000) Southern elephant seal migration and Antarctic sea ice. Antarctic Science 12: 3-15.

Bornemann H, Schroder M, Carlini AR, de Bruyn PJN, Reisinger RR, McIntyre T, Tosh CA, Bester MN, Plotz J. (2010). Hot spot foraging depths of southern elephant seal males at the Filchner Trough outflow, Southern Weddell Sea. XXXI SCAR Open Science Conference, Buenos Aires 3-6 de Agosto de 2010. Abstract.

Bowen D, Boness DJ, Oftedal OT (1985) Birth to weaning in 4 days: Remarkable growth in the hooded seal (*Cystophora cristata*). Canadian Journal of Zoology 63: 2841-2846.

Bowen WD, Boness DJ, Oftedal OT (1987) Mass transfer from mother to pup and subsequent mass loss by the weaned pup in the hooded seal, *Cystophora cristata*. Canadian Journal of Zoology 65: 1-8.

Bowen WD (1991) Behavioural ecology of pinniped neonatos. In: Behaviour of pinnipeds (Renouf D ed.), pp. 66-127. Cambridge University Press,

Bowen WD, Stobo WT, Smith SJ (1992) Mass changes of grey seal (*Halichoerus grypus*) pups on Sable Island: Differential maternal investment reconsidered. Journal of Zoology, London 227:607-622.

Bowen WD, Iverson SJ, Boness DJ, Oftedal OT (2001) Foraging effort, food intake and lactation performance depend on maternal mass in a small phocid seal. Functional Ecology 15: 325-334.

Bowen WD (2009) Maternal effects on offpring size and development in pinnipeds. Pp 104-132. In: Maternal effects in mammals. Maestripieri D, Mateo J (eds.). Chicago University Press.

Boyd IL (1991) Environmental and physiological factors controlling the reproductive cycles of pinnipeds. Canadian Journal of Zoology 69: 1135-1148.

Boyd IL, Arnbom T, Fedak MA (1993) Water flux, body composition and metabolic rate during molt in female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Physiological Zoology 66(1): 43-60.

Boyd IL, Arnbom TA, Fedak MA (1994) Biomass and energy consumption of the South Georgia population of southern elephant seals. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 98-117.

Boyd IL, Walker TR, Poncet J (1996). Status of the southern elephant seal at South Georgia. Antarctic Science 8: 237-244.

Boyd IL (1998) Time and energy constraints in pinnipeds lactation. The American Naturalist 5: 717-728.

Bradshaw CJA, Hindell MA, Best MA, Phillips KI, Wilson G, Nichols PD (2003) You are what you eat: describing the foraging ecology of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) using blubber fatty acids. Proceedings of the Royal Society of London B 270: 1283-1292.

Brody S (1945) Bioenergetics and growth. Hafner Publishing Company, New York, 1023 pp.

Brown KG (1952). Observations on the newly born leopard seal. Nature. 170:982-983.

Brown CR, Cameron JN (1991) The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the channel catfish. Physiological Zoology 64: 298-309.

Bryden MM (1972) Body size and composition of elephant seals (*Mirounga leonina*): absolute measurements and estimates from bone dimensions. Journal of Zoology, London, 167: 265-276.

Bryden MM, Erickson AW (1976). Body size and composition of Crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*), with observations on tissue and organ size in Ross seals (*Ommatophoca rossi*). Journal of Zoology, London 179: 235-247.

Burns JJ (1981). Ribbon seal- *Phoca fasciata*. In Handbook of Marine mammals. Vol 2. Ridgway SH, Harrison RJ eds. Pp 89-109. Academic Press, London, UK.

Burton HR (1985) Tagging studies of male southern elephant seals (*Mirounga leonina* L.) in the Vestfold Hills area, Antarctica, and some aspects of their behaviour. In: Studies of sea mammals in south latitudes. Ling JK, Bryden MM (eds.). South Australian Museum, Northfield, pp. 19-30.

Burton HR, Arnbom T, Boyd IL, Bester M, Vergani D, Wilkinson I (1997) Significant differences in weaning mass of southern elephant seals from five sub-Antarctic islands in relation to population declines. In: Antarctic Communities: species, structure and survival. Battaglia B, Valencia J, Walton DWH (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 335-338.

Cahill GF (1970) Starvation in man. The New England Journal of Medicine 282: 668-675.

Cahill GF, Marliss EB, Aoki TT (1979) Fat and nitrogen metabolism in fasting man. Hormone and Metabolic Research 2: 181-185.

Campagna C, Lewis M (1992). Growth and distribution of a southern elephant seal colony. Marine Mammal Science 8: 387-396.

Campagna C, Le Boeuf BJ, Lewis M, Bisioli C (1992) Equal investment in male and female offpring in southern elephant seals. Journal of Zoology, London 226: 551-561.

Campagna C, Lewis M, Baldi R (1993) Breeding biology of southern elephant seals in Patagonia. Marine Mammal Science 9: 34-47.

Carlini AR, Márquez MEI, Soave G, Vergani DF, Ronayne de Ferrer PA (1994) Southern elephant seals, *Mirounga leonina*: Composition of milk during lactation. Polar Biology 14: 37-42.

Carlini AR, Daneri GA, Márquez MEI, Soave GE, Poljak, S (1997) Mass transfer from mother to pup and mass recovery by females during the foraging period in Southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at King George Island. Polar Biology 18: 305-310.

Carlini AR (1998) Energy investment in pup southern elephant seals and mass changes in females while at sea at King George Island. In: The Potter Cove coastal

ecosystem, Antarctica. Wiemke C, Ferreyra G, Arntz W, Rinaldi C (eds.) . Reports on Polar Research, Berichte zur Polarforschung pp 249-255.

Carlini AR, Márquez MEI, Daneri GA, Poljak S (1999) Mass changes during their annual cycle in females of Southern elephant seals at King George Island. Polar Biology 21: 234-239.

Carlini AR, Panarello HO, Márquez MEI, Daneri GA, Soave GE (2000) Energy gain during lactation and subsequent energy loss by the weaned pup in the Southern elephant seal (*Mirounga leonina)*. Polar Biology 23: 437-440.

Carlini AR, Márquez MEI, Ramdohr S, Bornemann H, Panarello H, Daneri GA (2001) Postweaning duration and body composition changes in southern elephant seal (*Mirounga leonina)* pups at King George Island. Physiological and Biochemical Zoology 74: 531-540.

Carlini AR, Poljak S , Daneri GA, Márquez MEI, Plötz J (2002) Dynamics of male dominance of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) during the breeding season at King George Island. Polish Polar Research 23: 153-159.

Carlini AR, Poljak S, Casaux R, Daneri GA, Gasco M (2003) Southern elephant seal breeding at Nelson Island, South Shetland Islands. Polish Polar Research 24: 143-147.

Carlini AR, Márquez MEI, Panarello H, Ramdohr S, Daneri GA, Bornemann H, Plötz J (2004) Lactation costs in southern elephant seals at King George Island, South Shetland Islands. Polar Biology 27: 266-276.

Carlini AR, Daneri GA, Márquez MEI, Bornemann H, Panarello H, Casaux R, Ramdohr S, Plötz J. (2005) Food consumption estimates of southern elephant seal females during their post-breeding aquatic phase at King George Island. Polar Biology 28: 769-775.

Carlini AR, Poljak S, Daneri GA, Márquez MEI, Negrete J (2006) The dynamics of male harem dominance in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at the South Shetland Islands Polar Biology 29: 796-805.

Carlini AR, Negrete J, Daneri GA, Rogers T, Márquez MEI, Ciaglia M, Mennucci JA (2009a) Immobilization of adult male southern elephant seals (*Mirounga leonina*) during the breeding and moulting periods, using a tiletamine/zolazepam mixture and ketamine. Polar Biology 32: 915–921.

Carlini AR, Coria NR, Santos MM, Negrete J, Juares MA, Daneri GA (2009b) Responses of *Pygoscelis adeliae* and *P. papua* populations to environmental changes at Isla 25 de Mayo (King George Island). Polar Biology 32: 1427-1433.

Carrick R, Csordas SE, Ingham SE (1962a) Studies on southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). IV Breeding and development. CSIRO Wildlife Research 7: 161-197.

Carrick R, Csordas SE, Ingham SE (1962b) Studies on southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.). III The annual cycle in relation to age and sex. CSIRO Wildlife Research 7: 119-160.

Castellini MA, Kooyman GL, Ponganis PJ (1992). Metabolic rates of freely diving Weddell seals: correlations with oxygen stores, swim velocity and diving duration. The Journal of Experimental Biology 165: 181-194.

Castellini MA, Rea LD (1992) The biochemistry of natural fasting at its limits. Experientia 48: 575-582.

Champagne CD, Houser DS, Crocker DE (2006) Glucose metabolism during lactation in a fasting animal, the northern elephant seal. American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology 291: R1129-R1137.

Cherel Y, Leloup J, Le Maho Y (1988) Fasting in king penguins II. Hormonal and metabolic changes during moult. American Journal of Physiology B 254: R178-R184.

Cherel Y, Ridoux V (1992). Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodyptes patagonica* chicks at Possesion Island, Crozet Archipiegalo. Ibis 134:118-127.

Cherel Y, Robin J, Heitz A, Calgari C, Le Maho Y (1992) Relationships between lipid availability and protein utilization during prolonged fasting. Journal of Comparative Physiology B 162: 305-313.

Clinton WI (1995) Sexual selection and growth in male northern elephant seals. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds). University of California Press, Berkeley, pp. 154-168.

Clutton-Brock TH (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. American Naturalist 123: 212-229.

Coleman ML, Shepherd TJ, Durham JJ, Rouse JB, Moore GR (1982) A rapid and precise technique for reduction of water with zinc for hydrogen isotope analyses. Analytical Chemistry 54: 993.

Condy PR (1979) Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. South African Journal of Zoology 14: 95-102.

Condy PR (1981). Annual food consumption and seasonal fluctuations in the biomass of seals at Marion island. Mammalia 45: 21-30.

Costa DP (1987) Isotopic methods for quantifying material and energy intake of free-ranging marine mammals. In: Approaches to marine mammal energetics. Huntley AC, Costa DP, Worthy GA, Castellini MA (eds.). Allen Press, Lawrence, Kansas, pp. 43-66.

Costa DP (1991) Reproductive and foraging energetics of pinnipeds: Implications for life history patterns. In: Pinniped Behaviour. D.Renouf (ed.). Chapman and Hall, London, pp. 301-343.

Costa DP (1993) The relationship between reproductive and foraging energetics and the evolution of the pinnipedia. In: Marine Mammals: advances in behavioural and population biology. Boyd IL (ed.). Symposia of the Zoological Society of London 66, Claredon Press, Oxford, pp. 293-314.

Costa DP, Williams TM (1999) Marine mammals energetics. In: Biology of Marine Mammals. Reynolds JE III, Rommel SA (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 176-217.

Cottrell PE, Jefries S, Beck B, Ross PS (2002). Growth and development in free-ranging harbour seal (*Phoca vitulina*) pups from Southern British Columbia, Canada. Marine Mammal Science 18: 721-773.

Craig H (1957). Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for massspectrometric analysis of carbon dioxide. Geochimica et Cosmochimica Acta, 12: 133-137.

Crocker DE, Webb PM, Costa DP, Le Boeuf BJ (1998) Protein catabolism and renal function in lactating northern elephant seals. Physiological Zoology 71: 485-491.

Crocker DE, Williams JD, Costa DP, Le Boeuf BJ (2001) Maternal traits and reproductive effort in northern elephant seals. Ecology 82: 3541-3555.

Croxall JP, Prince PA, Ricketts C (1985) Relationships between prey life-cycles and the extent, nature and timing of seal and seabird predation in the Scotia Sea. In: Antarctic nutrient cycles and food webs. Siegfired WR, Condy PR, Laws RM (eds.). Berlin, Springer Verlag, pp. 516-533.

Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird population. Science 297: 1510-1514.

Daan S, Deerenberg C, Dijkstra C (1996) Increased daily work precipitates natural death in the kestrel. Journal of Animal Ecology 65: 539-544.

Daneri GA, Carlini AR, Rodhouse GK (2000) Cephalopod diet of the Southern elephant seal, *Mirounga leonina*, at King George Island, South Shetland Islands. Antarctic Science 12: 16-19.

Daneri GA, Carlini AR (2002) Fish prey of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at King George Island. Polar Biology 25: 739-743.

Daneri GA (2010) Hábitos alimentarios de Mirounga leonina (Carnivora, Phocidae) en el área de las Islas Shetland del sur y su expresión adaptativa en la morfología cráneo-dentaria. TESIS UNLP pp.235

Deutsch CJ, Haley MP, Le Boeuf BJ (1990) Reproductive effort of male elephant seals: estimates from mass loss. Canadian Journal of Zoology 12: 2580-2593.

Deutsch CJ, Crocker DE, Costa DP, Le Boeuf BJ (1994) Sex- and age-related variation in the reproductive effort of northern elephant seals. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 169-210.

Dobson FS, Michener GR (1995) Maternal traits and reproduction in Richardson´s ground squirrels. Ecology 76: 851-862.

Drent RH, Dann S (1980) The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. Ardea 68: 225-252.

Ducatez S, Dalloyau S, Richard P, Guinet C, Cherel Y (2008) Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female

southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. Marine Biology 155: 413-420.

Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, Quetin LB, Ross RM, Smith RC, Stammerjohn SE, Vernet M, Fraser W (2007) Marine pelagic ecosystem: the west Antarctic Peninsula. Philosophical Transactions of the Royal Society B 362: 67-94.

Eberhardt LL (1977) Optimal policies for the conservation of large mammals with special reference to marine ecosystems. Environmental Conservation 4: 205-212.

Egorova LI, Petrov EA (1998). Some ecological and physiological aspects of nutrition and growth of the Baikal seal *Pusa sibirica* pups. Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology 34: 426-432.

Eisert R, Oftedal OT, Lever M, Ramdohr S, Breier BH, Barrel GK (2005). Detection of food intake in a marine mammal using marine osmolytes and their analogues as dietary biomarkers. Marine Ecology Progress Series, 300: 213-228.

Elsner R, Gooden B (1983) Diving and asphyxia. A comparative study of animals and man. Cambridge University Press, Cambridge, 169 pp.

Fabiani A, Galimberti F, Sanvito S, Hoelzel R (2004) Extreme polygyny among southern elephant seals on Sea Lion Island, Falkland Islands. Behavioural Ecology 15: 961-969.

Falabella V, Lewis M, Campagna C (1999) Development of cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apneas in free-ranging Southern elephant seals. Physiological and Biochemical Zoology 72 (1): 64-70.

Fedak MA, Anderson SS (1982) The energetics of lactation: accurate measurement from a large wild mammal, the grey seal (*Halichoerus grypus*). Journal of Zoology, London 198: 473-479.

Fedak MA, Arnbom TA, McConnell BJ, Chambers C, Boyd IL, Harwood J, McCann TS (1994) Expenditure, investment, and acquisition of energy in southern elephant seals. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 354-373.

Fedak AM, Arnbom TA, Boyd IL (1996) The relationship between the size of southern elephant seal mothers, the growth of their pups, and the use of maternal energy, fat, and protein during lactation. Physiological Zoology 69: 887-911.

Field IC, Bradshaw CJA, Burton H, Hindell MA (2004). Seasonal use of oceanographic and fisheries management zones by juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Macquarie Island. Polar Biology, 27: 432-440.

Field I, Bradshaw CJA, Burton HR, Summer MD, Hindell MA (2005) Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Oecologia 142: 127-135.

Field I, Bradshaw CJA, van den Hoff J, Burton HR, Hindell MA (2007) Age related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. Marine Biology 150:1441-1452.

Fitzhugh HA (1975) Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. Journal of Animal Science 42: 1036-1051.

Forcada J, Malone D, Royle AR, Staniland IJ (2009). Modelling predation by transient leopard seals for an ecosystem-based management of Southern Ocean fisheries. Ecological Modelling 220: 1513-1521.

Fraser WR, Hofmann EE (2003) A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. Marine Ecological Progress Series 265: 1–15.

Frost KJ, Lowry LF (1981). Ringed, Baikal and Caspian Seals. In Handbook of Marine Mammals. Vol 2. Ridgway SH, Harrison RJ eds. Pp 29-53. Academic Press, London, UK.

Gaillard JM, Delorme D, Boutin J, Van Laere G, Boisaubert B, Pradel R (1993) Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. Journal of Animal Ecology 62: 778-791.

Galimberti F, Boitani L (1999) Demography and breeding biology of a small, localized population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Marine Mammal Science 15: 159-178.

Galimberti F, Sanvito S, Braschi C, Boitani L (2007) The cost of success: reproductive effort in male southern elephant seals *(Mirounga leonina)*. Behaviour Ecology and Sociobioloy 62: 159-171.

Gallivan GJ, Ronald K (1981) Apparent specific dynamic action in the harp seal (*Phoca groenlandica*). Comparative Biochemical Physiology 69A: 579-581.

Gazo M Aguilar A (2005). Maternal attendance and diving behaviour of a lactating Mediterranean monk seal. Marine Mammal Science 21: 340-345.

Georges JY & Guinet C (2000). Maternal care in the subantarctic fur seals on Amsterdan Island. Ecology 81: 295-308.

Georges JY, Groscolas R, Guinet C, Robin JP (2001) Milking strategy in subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis*, breeding on Amsterdam Island: evidence from changes in milk composition. Physiological and Biochemical Zoology 74: 548-559.

Gittleman JL, Thompson SD (1988) Energy allocation in mammalian reproduction. American Zoologist 28: 863-875.

Gjertz I, Kovacs KM, Lyndersen C, Wiig Ø (2000). Movements and diving of beared seal (Erignathus barbatus) mothers and pups during lactation and post-weaning. Polar Biology 23: 559-566.

Goldsworthy SD, He X, Tuck GN, Lewis M, Williams R (2001) Trophic interactions between the Patagonian toothfish, its fishery, and seals and seabirds around Macquarie Island. Marine Ecology Progress series 218: 283-302.

Gonfiantini R (1978). Standards for stable isotope measurements in natural compounds. Nature 271: 534.

Goodman MN, Larsen PR, Kaplan MM, Aoki TT, Young VR, Ruderman NB (1980) Starvation in the rat. II. Effect of age and obesity on protein sparing and fuel metabolism. American Journal of Physiology 239: E227-E286.

Goodman MN, Lowell B, Belur E, Ruderman NB (1984) Sites of protein conservation and loss during starvation: influence of adiposity. American Journal of Physiology 246: E383-E390.

Green B, Fogerty A, Libke J, Newgrain K, Shaughnessy PD (1993). Aspects of lactation in the Crabeater Seal (*Lobodon carcinophagus*). Australian Journal of Zoology 41: 203-213.

Guinet C, Jouventin P, Weimerskirsch H (1992) Population changes, movements of southern elephant seals on the Crozet and Kerguelen Archipelagos in the last decades. Polar Biology 12: 349-356.

Hall A, McConnell B, Barker R (2001) Factors affecting first-year survival in grey seals and their implications for life history. Journal of Animal Ecology 70: 138-149.

Haller MA, Kovacs KM, Hammill MO (1996). Maternal behaviour and energy investment by grey seals (*Halichoerus grypus*) breeding on land-fast ice. Canadian Journal of Zoology 74: 1531-1541.

Hammill MO, Lydersen M, Ryg M, Smith TG. (1991). Lactation in the ringed seal (*Phoca hispida*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 2471-2476.

Hansen S, Lavigne DM (1997) Ontogeny of the thermal limits in the harbor seal (*Phoca vitulina*). Physiological Zoology 70: 85-92.

Hindell HA, Burton HR (1988) Seasonal haul-out patterns of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at Macquarie Island. Journal of Mammalogy 69: 81-88.

Hindell MA, Burton HR, Slip DJ (1991) Foraging areas of the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, as inferred from water temperature data. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 13: 447-449.

Hindell MA, Burton HR, Bryden MM (1992) Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) Canadian Journal of Zoology 70: 370-379.

Hindell MA, Bryden MM, Burton HB (1994) Early growth and milk composition in Southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Australian Journal of Zoology 42: 723-32.

Hindell MA, Lea ML (1998) Heart rate, swimming speed, and estimated oxygen consumption of free-ranging Southern elephant seal. Physiological Zoology 71: 74-84.

Hindell MA, Bradshaw CJA, Sumner MD, Michael KJ, Burton HR (2003) Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during

the austral summer: relevance to management and oceanographic zones. Journal of Applied Ecology 40: 703-715.

Hoelzel AR, Campagna C, Arnbom T (2001) Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations. Proceedings of the Royal Society of London, Biology Sciences 268: 325-332.

Hofman RJ (1979). Leopard seals. Pp 125-129. FAO Fisheries Series No 5. Mammals in the seas. Vol 2: 74-75. Pinniped species summaries and report on sirenians. FAO, Rome, Italy.

Houser DS, Costa DP (2001) Protein catabolism in suckling and fasting northern elephant seal pups (*Mirounga angustirostris*). Journal of Comparative Physiology A 57: 203-206.

Houser DS, Champagne CD, Crocker DE (2007) Lipolysis and glycerol gluconeogenesis in simultaneously fasting and lactating northern elephant seals. American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology 293: R2376-R2381.

Howard SM (2009) Energetic requirements and prey consumption of harbor seals (*Phoca vitulina*) in the San Juan Islands, WA. Master Thesis. Western Washington University, 93 pp.

Hughes L (2000) Biological consequences of global warming, is the signal already apparent? Trends in Ecology and Evolution, 15: 369-381.

Hunter AMJ, Trites AW, Pauly D (2000) Estimates of basal metabolic and feeding rates for marine mammals from maximum body length. In: Proceedings of the third comparative Nutrition Society Symposium. Baker CLK (ed.). Pacific Grove California 3: 103-106.

Ichii T, Bengtson JL, Boveng PL, Takao Y, Jansen JK, Hiruki-Raring LM, Cameron MF, Okamura H, Hayashi T, Naganobu M (2007) Provisioning strategies of Antarctic fur seals and chinstrap penguins produce different responses to distribution of common prey and habitat. Marine Ecology Progress Series 344: 277-297.

Ingham SE (1967) Branding elephant seals for life-history studies. Polar Record 13: 447-449.

Ingolfsson O, Hjort C, Humlum O (2003) Glacial and climate history of the Antarctic Peninsula since the last glacial maximum. Arctic Antarctic and Alpine Research 35: 175-186.

Innes S, Steward REA, Lavigne DM (1981) Growth in northwest Atlantic harp seals *Phoca groenlandica***.** Journal of Zoology, London 194:11-24.

Innes S, Lavigne DM, Earle WM, Kovacs KM (1987) Feeding rates of seals and whales. Journal of Animal Ecology 56:115-130.

Irvine LG, Hindell MA, van den Hoff J, Burton HR (2000) The influence of body size on dive duration of underyearling southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Journal Zoology of London 251: 463-471.

Iverson SJ, Bowen WD, Boness DJ, Oftedal OT (1993) The effect of maternal size and milk output on growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). Physiological Zoology 66: 61-88.

Johanos TC, Becker BL, Ragen TJ (1994) Annual reproductive cycle of the female Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi*). Marine Mammal Science 10:13-30.

Johanos TC, Baker JD (2001) The Hawaiian monk seal in the Northwestern Hawaiian Islands, 1999. US Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum

NOAA-TM-NMFS-SWFSC-340. 131 pp. Available from National Technical Information Service, 5285 Port Royal Road, Springfield, VA 22167.

Kastelein RA, Kershaw J, Wieokema PR (1991) The food consumption of Southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Aquatic Mammals 17:76-87.

Kelly BP, Wartzok D (1996) Ringed seal diving behavior in the breeding season. Canadian Journal of Zoology 74: 1547–1555.

Kenyon KW (1981). Monk seals - *Monachus*. In Handbook of Marine mammals. Vol 2. Ridgway SH, Harrison RJ eds. Pp 195-220. Academic Press, London, UK.

King JE (1983) Seals of the world. 2d ed. Ithaca, Cornell University Press.

Kirkman SP, Bester MN, Pistorius PA, Hofmeyr GJG, Jonker FC, Owen R, Mecenero S (2001) Participation in the winter haul out by southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Antarctic Science 13: 380-384.

Kirkman SP, Bester MN, Pistorius PA Hofmeyr GJG, Jonker FC, Owen R, Strydom N (2003) Variation in the timing of moult in southern elephant seals at Marion Island. South African of Widlife Research 33: 79-84.

Kirkman SP, Bester MN, Hofmeyr GJG, Jonker FC, Pistorius PA, Owen R, Strydom N (2004) Variation in the timing of the breeding haulout of the female southern elephant seals at Marion Island. Australian Journal of Zoology 52: 379-388.

Kjellqwist SA, Huang T, Øristland T (1995) Trends in age-composition, growth and reproductive parameters of Barents Sea harp seals, *Phoca groenlandica*. ICES J Marine Science 52:197-208.

Kleiber M (1975) The fire of life: and introduction to animal energetics. Huntington, NY. Krieger Publishing Company.

Kovacs KM, Lavigne DM (1985) Neonatal growth and organ allometry of Norhwest Atlantic harp seals (*Phoca groenlandica*). Canadian Journal of Zoology 63: 2793-2799.

Kovacs KM, Lavigne DM (1992) Mass transfer efficiency between hooded seal *Cystophora cristata* mothers and their pups in the Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Zoology 70: 1315-1320.

Koyman GL, Kerem DH, Campbell WB, Wright JJ (1973) Pulmonary exchange in freely diving Weddell seals. Respiratory Physiology 17:283-290.

Krafft BA, Lydersen CH, Kovacs KM, Gertz I, Haung T. (2000) Diving behaviour of lactating bearded seals (*Erignathus barbatus*) in the Svalbard area.

Kretzmann MB, Costa DP, Le Boeuf BJ (1993) Maternal energy investment in elephant seal pups: evidence for sexual equality? American Naturalist 141: 466-480.

Krieger I (1978) Relation of specific dynamics action of food (SDA) to growth in rats. American Journal of Clinical Nutrition 31:764-768**.**

Krockenberger MB, Bryden MM (1993) Energy intake of immature southern elephant seals, (*Mirounga leonina*) (Carnivora: Phocidae). Australian Journal of Zoology 41: 589-597.

Kwok R, Comiso JC (2002) Southern Ocean Climate and Sea Ice Anomalies Associated with the Southern Oscillation. Journal of Climate 15: 487-501.

Laird AK (1966) Postnatal growth of birds and mammals. Growth 30: 349-363.

Lavigne DM, Stewart RE (1979) Energy content of harp seal placentas. Journal of Mammalogy 60: 854-856.

Lavigne DM, Barchard W, Innes S, Øritsland NA (1982) Pinniped Bioenergetics. In: Mammals in the seas, FAO Fisheries series 5, Vol. 4. FAO, Rome, 191-235.

Lavigne DM, Innes S, Steward REA, Worthy GAJ (1985). An annual energy budget for north-west Atlantic harp seals. In Marine Mammals and Fisheries. Beddington JR, Beverton RJH (eds.). London, George Allen and Unwin Publishers, pp. 319-334.

Lavigne DM, Innes S, Worthy GAJ, Kovacs KM, Schmitz OJ, Hickie JP (1986) Metabolic rates of seals and whales. Canadian Journal of Zoology 64: 279-284.

Laws RM (1953) The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) at South Georgia. I Growth and age. Scientific Reports of the Falkland Islands Dependecies Survey, 8: 1-62.

Laws (1956a) The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.). II General, social and reproductive behaviour. Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Report (London), 13: 1-88.

Laws RM (1956b) The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) III The physiology of reproduction. Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports 15: 1-66.

Laws RM (1977) Seals and whales of the southern ocean. Phyl. Trans. R. Soc. London. B 279: 81-96.

Laws RM, Hofman RJ (1979) Ross seal. Pp 120-124. FAO Fisheries Series No 5. Mammals in the seas. Vol 2: 74-75. Pinniped species summaries and report on sirenians. FAO, Rome, Italy.

Laws (1994) History and present status of the southern elephant seal populations. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 49-65.

Le Boeuf BJ, Costa DP, Huntley AC, Feldkamp D (1988) Continuous deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. Canadian Journal of Zoology 66: 446-458.

Le Boeuf BJ, Condit R, Reiter J (1989) Parental investment and the secondary sex ratio in northern elephant seals. Behavioral Ecology and Sociobiology 25: 109-117.

Le Boeuf BJ, Morris P, Reiter J (1994) Juvenile survivorship of northern elephant seals. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 121-136.

Le Boeuf, Laws RM (1994) Elephant Seals: An introduction to the genus. In: Elephant seals: Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 271-289.

Lewis M, Campagna C, Quintana F, Falabella V (1998) Estado actual y distribución de la población del elefante marino del sur en la Península Valdés, Argentina. Mastozoología Neotropical 5: 29-40.

Lewis M, Campagna C, Zavatti J (2004) Annual cycle and inter-annual variation in the haul-out pattern of an increasing southern elephant seal colony. Antarctic Science 16: 219-226.

Lewis R, O´Connell T, Lewis M, Campagna C, Hoelzel R (2006) Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Proceedings of the Royal Society B 273: 2901-2907.

Ling JK (1967) The skin and hair of the southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.). II Pre-natal and early post-natal development and moulting. Australian Journal of Zoology 15: 349-365.

Ling JK (1968) The skin and hair of the southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.). III Morphology of the adult integument. Australian Journal of Zoology 16: 629-645.

Ling JK (1969) A review of ecological factors affecting the annual cycle in island populations of seals. Pacific Science 23: 399-413.

Ling JK, Bryden MM (1981) Southern elephant seals *Mirounga leonina* Linnaeus, 1758. In: Handbook of marine mammals. Vol 2 Seals. Ridway SH, Harrison RJ (eds.). Academic Press, London, pp. 297-328.

Linzell JL (1972) Milk yield, energy loss in milk and mammary gland weight in different species. Dairy Science Abstracts 34: 351-360.

Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. Nature 387: 897-900.

Lowell BL, Goodman MN (1987) Protein sparing in skeletal muscle during prolonged starvation: dependence on lipid fuel availability. Diabetes 36: 14-19.

Lyndersen C, Hammill MO (1993) Activity, milk intake and energy consumption in free-living ringed seal (*Phoca hispida*) pups. Journal of Comparative Physiology B, 163:433-438.

Lydersen CM, Hammill MO, Kovacs KM (1994) Diving activity in nursing bearded seal (*Erignathus barbatus*) pups. Canadian Journal of Zoology 72:96-103.

Lydersen CM, Kovacs KM, Hammill MO, Gjertz (1996) Energy intake and utilization by nursing bearded seal (*Erignathus barbatus*) pups from Svalbard, Norway. Journal of Comparative Physiology B 166:405-411.

Lydersen CM, Kovacs KM (1999) Behaviour and energetics of ice-breeding, North Atlantic phocid seals during the lactation period. Marine Ecology Progress Series 187: 265-281.

Markussen NH, Ryg M, Øritsland NA (1994) The effect of feeding on the metabolic rate in harbour seals (*Phoca vitulina*). Journal of Comparative Physiology B 164:89-93.

Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. Annual Review of Ecology and Systematic 18: 453-487.

Maynard-Smith J (1980) A new theory of sexual investment. Behavioral Ecology and Sociobiology 7: 247-251.

McCann TS (1981) Aggression and sexual activity of male southern elephant seals, *Mirounga leonina*. Journal of Zoology, London 195: 295-310

McCann TS (1985) Size, status, and demography of southern elephant seal (*Mirounga leonina*) populations. In: Studies of sea mammals in south latitudes: Proceedings of a Symposium of the 52nd ANZAAS Congress, Sydney, May 1982. Ling JK, Bryden MM (eds.). South Australian Museum, Northfield, pp. 1-17.

McCann TS, Fedak MA, Harwood J (1989) Parental investment in southern elephant seals (*Mirounga leonina).* Biological Journal of the Linnean Society 14: 133-150.

McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. Antarctic Science 4: 393-398.

McConnell BJ, Fedak MA (1996) Foraging movements of southern elephant seals. Canadian Journal of Zoology 74:1485-1496.

McIntyre T, de Bruyn PJN, Ansorge IJ, Bester M Bornemann H, Plötz J, Tosh CA (2010) A lifetime at depth: vertical distribution of southern elephant seals in the water column. Polar Biology (en prensa). Versión electrónica DOI 10.1007 /S00300-010-0782-3

McLaren IA (1993) Growth in pinnipeds. Biological reviews 68:1-79.

McMahon CR, van den Hoff, Burton HR, Davis PD (1997) Evidence for precocious development in female pups of the southern elephant seal, *Mirounga leonina,* at Macquarie Island. In: Marine Mammal Research in the Southern Hemisphere Vol. 1: Status, Ecology and Medicine. Hindell M, Kemper C (eds.), pp. 92-96.

McMahon CR, Campbell D (2000) Southern elephant seals breeding at Peterson Island, Antarctica. Polar Record 36: 51.

McMahon CR, Burton HR, Bester MN (2000) Weaning mass and future survival of juvenile southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. Antarctic Science 12: 149-153.

McMahon CR, Burton HR, Bester MN (2003) A demographic comparison of two southern elephant seal populations. Journal of Animal Ecology 72: 61- 74.

McMahon CR, Burton HR (2005) Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. Proceedings of the Royal Society of London B 272: 923-928.

McMahon C, Bester MN, Burton HR, Hindell MH, Bradshaw W (2005) Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaning the recent declines of the Southern elephant seal *Mirounga leonina*. Mammal Review 35 : 82-100.

McMahon CR, Field IC, Hindell MA, de Little SC, Brashaw CJA (2008) Guarding against oversimplifying the fundamental drivers of southern elephant seal population dynamics. Journal of Biogeography 35:1738-1740.

McNamara JM, Houston AI (1996) State-dependent life histories. Nature 380: 215-221.

Mellish JE, Iverson SJ, Bowen WD, Hammill MO (1999) Fat transfer and energetics during lactation in the hooded seal: The role of tissue lipoprotein lipase in milk fat secretion and pup blubber deposition. Journal of Comparative Physiology B 169: 377-399.

Modig A, Engström H, Arnbom T (1997) Postweaning behaviour in pups of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) on South Georgia. Canadian Journal of Zoology 75: 582-588.

Moline MA, Karnovsky NJ, Brown Z, Divoky GJ, Frazer TK, Jacoby CA, Torres JJ, Fraser WR (2008) High latitude changes in ice dynamics and their impact on polar marine ecosystems. Annals of the New York Academy of Sciences 1134: 267-369.

Muelbert MMC, Bowen WD (1993) Duration of lactation and postweaning changes in mass and body composition of harbour seal, *Phoca vitulina*, pups. Canadian Journal of Zoology 71: 1405-1414.

Muelbert MMC, Bowen WD, Iverson SJ (2003) Weaning mass affects changes in body composition and food intake in habour seal pups during the first month of independence. Physiological and Biochemical Zoology 76: 418-427.

Nagy KA, Costa DP (1980) Water flux in animals: analysis of potential errors in the tritiated water method. American Journal of Physiology 238: R454:R465.

Nagy KA (1994) Field bionergetics of mammals: What determines field metabolic rates? Australian Journal of Zoology 42: 43-53.

Neŝetřilová H (2005) Mutiphasic growth models for cattle. Czech Journal of Animal Science 50: 347-354.

Nilssen KT, Pedersen OP, Folkow LP, Haung T (2000) Food consumption estimates of Barents sea harp seals. NAMMCO Scientific Publications 2:9-27.

Nørdoy ES, Mårtensson PE, Lager AR, Folknow LP, Blix AS (1995) Food consumption of the Northest Atlantic stock of harp seals. In: Whales, seals, fish and man. Blix A, Walløe L, Ulltang Ø (eds). Elsevier Science BV, Amsterdam, pp 255-260.

Noren DP (2002) Thermoregulation of weaned northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) pups in air and water. Physiological and Biochemical Zoology 75: 513-523.

Noren DP, Crocker DE, Williams TM, Costa DP (2003) Energy reserve utilization in norther elephant seal (*Mirounga angustirostris*) pups during the postweaning fast: size does matter. Journal of Comparative Physiology B 173: 443-454.

Noren DP, Mangel M (2004) Energy reserve allocation in fasting northern elephant seal pups: inter-relationships between body condition and fasting duration. Functional Ecology 18: 233-242.

Noren SR, Iverson SJ, Boness DJ (2005) Development of the blood and muscle oxygen stores in gray seals (*Halichoerus grypus*): Implications for juvenile diving capacity and the necessity of a terrestrial postweaning fast. Physiolgical and Biochemical Zoology 78: 482-490

Noren SR, Boness DJ, Iverson SJ, McMillan J, Bowen WD (2008a) Body condition at weaning affects the duration of the postweaning fast in grey seal pups (*Halichoerus grypus*). Physiolgical and Biochemical Zoology 81: 269-277.

Noren SR, Pearson LE, Davis J, Trumble SJ, Kanatous SB (2008b) Different thermoregulatory strategies in nearly weaned pup, yearling, and adult Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). Physiological and Biochemical Zoology 81: 868-879.

Oftedal OT, Boness DJ, Tedman R (1987) The behavior, physiology and anatomy of lactation in the Pinnipedia. Current Mammalogy 1: 175-245

Oftedal OT, Iverson SJ (1987) Hydrogen isotope methodology for measurement of milk intake and energetics of growth in suckling seals. In: Approaches to marine mammal energetics. Huntley AC, Costa DP, Worthy GA, Castellini MA (eds.). Allen Press, Lawrence, Kansas, pp. 67-69.

Olesiuk PF (1993) Annual prey consumption by harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Strait of Georgia, British Columbia. Fishery Bulletin 91: 491-515.

Ortiz LO (1987) Measurement of protein metabolism in naturally fasting phocids. In: Approaches to Marine Mammals Energetics. Huntley AC, Costa DP, Worthy GA, Castellini MA (eds.). Allen Press, Lawrence, Kansas, pp. 29-42.

Perez MA, McAlister WB, Mooney EE (1990) Estimated feeding rate relationship for marine mammals based on captive animal data. NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-AFSC-32.

Piatkowski U, Vergani DF, Stanganelli ZB (2002) Changes in the cephalopod diet of southern elephant seal females at King George Island, during El Niño-La Niña events. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 82: 3972-3977.

Pistorious PA, Bester MN, Kirkman SP (1999) Survivorship of a declining population of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, in relation to age, sex and cohort. Oecología 121: 201-211.

Pistorius PA, Bester MN, Kirkman SP, Taylor FE (2001) Temporal changes in fecundity and age at sexual maturity of southern elephant seals at Marion Island. Polar Biology 24: 343-348.

Pistorius PA, Bester MN (2002) Juvenile survival and population regulation in southern elephant seals at Marion Island. African Zoology 37: 35-41

Pistorius PA, Kirkman SP, Bester MN, Taylor FE (2002) Implications of the winter haulout for future survival and resighting probability of southern elephant seals at Marion Island. South African Journal of Wildlife Research 32: 59-63.

Pistorius PA, Bester MN, Lewis MN, Taylor FE, Campagna C, Kirkman SP (2004) Adult female survival, population trend, and the implication of early primiparity in a capital breeder, the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). Journal of Zoology London 263: 107-119.

Pistorius PA, Bester MN, Hofmayr GJ, Kirkman SP, Taylor FE (2008) Seasonal survival and the relative cost of first reproduction in adult female southern elephant seals. Journal of Mammalogy 89: 567-574.

Popov L (1979). Caspian seal. Pp 74-75. FAO Fisheries Series No 5. Mammals in the seas. Vol 2: 74-75. Pinniped species summaries and report on sirenians. FAO, Rome, Italy.

Proffitt KM, Garrott RA, Rotella JJ, Siniff DB, Testa WJ (2007) Exploring linkages between abiotic oceanographic processes and a top-trophic predator in an Antarctic Ecosystem. Ecosystem 10: 119-126.

Quetin, LB, Ross RM, Frazer TK, Haberman KL (1996) Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*. In: Foundations for ecological research West of the Antarctic Peninsula. Ross RM, Hofmann EE, Quetin LB (eds.). Antarctic Research Series, 70: 357-371.

Quetin LB, Ross RM, Fritsen CH, Vernet M (2007) Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future?. Antarctic Science 19: 253-266.

Rea LD, Costa DP (1992) Changes in standard metabolism during long-term fasting in northern elephant seal pups (*Mirounga angustirostris*). Physiological Zoology 65: 97-111.

Rea LD, Rosen DAS, Trites AW (2007) Utilization of stored energy reserves during fasting varies by age and season in steller sea lions. Canadian Journal of Zoology 85: 190-200.

Rea LD, Berman-Kowalewski M, Rose DAS, Trites AW (2009) Seasonal differences in biochemical adaptation to fasting in juveniles and subadult Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). Physiological and Biochemical Zoology 82: 236-247.

Reilly J, Fedak MA (1990) Measurement of the body composition of living gray seals by hydrogen isotope dilution. Journal of Applied Physiology 69: 885-91

Reiter J, Stinson N, Le Boeuf BJ (1978) Northern elephant seal development: the transition from weaning to nutritional independence. Behavioral Ecology and Sociobiology 3: 337-367.

Rosen DAS, Trites AW (1997) Heat increment of feeding in steller sea lions, *Eumetopias jubatus*. Comparative and Biochemical Physiology 118: 877-881**.**

Ryg MT, Smith TG, Oritsland NA (1990). Seasonal changes in body mass and body composition of ringed seals (*Phoca hispida*) on Svalbard. Canadian Journal of Zoology 68: 470-475.

Sakamoto W, Naito Y, Huntley AC, Le Boeuf BJ (1989) Daily gross energy requirements of a female northern elephant seal *Mirounga angustirostris* at sea. Nippon Suisan Gakkaishi 55: 2057-2063.

Santos MB, Clarke MR, Pierce GJ (2001) Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. Fisheries Research 52:21-139.

Sato K, Mitani Y, Cameron MF, Siniff DB, Watanabe Y, Naito Y (2002). Deep foraging dives in relation to the energy depletion of Weddell seal (*Leptonychotes weddelli*) mothers during lactation. Polar Biology 25: 696-702.

Sauer JR, Slade NA (1987) Size-based demography of vertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 71-90.

Schmidt-Neilsen K (1997) Energy metabolism. In: Animal physiology: adaptation and environment. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 169-214.

Schoeller DA, van Santen E, Peterson DW, Dietz W, Jaspan J, Kein PD (1980) Total body water measurement in humans with O^{18} and H^2 labeled water. The American Journal of Clinical Nutrition 33: 2686-93.

Schulz TM, Bowen WD (2004). Pinniped lactation strategies: evaluation of data on maternal and offpring life history traits. Marine Mammal Science 20:86-114.

Schulz TM & Bowen WD (2005). The evolution of lactation strategies in pinnipeds: a phylogenetic analysis. Ecological Monograph 75: 159-177.

Shaughnessy PD, Kerry KR (1989). Crabeater seals *Lobodon carcinophagus* during the breeding season: Observations on five groups near Enderby Island, Antarctica. Marine Mammal Science 5: 68-77.

Skinner JD, Klages NT (1994). On some aspects of the biology of the Ross seal *Ommatophoca rossii* from King Haakon VII Sea, Antarctica. Polar Biology 14: 467-472.

Slade RW, Moritz C, Hoelzel AR, Burton HR (1998) Molecular population genetics of the southern elephant seals, *Mirounga leonina*. Genetics 149: 1945-1957.

Slip DJ, Burton H (1999) Population status and seasonal haulout patterns of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Heard Island. Antarctic Science 11: 38-47.

Slip DJ, Hindell HA, Burton HR (1994) Diving behavior of Southern elephant seals from Macquarie Island: An Overview. In: Elephant Seal Population Behavior and Physiology. LeBoeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, pp. 253-270.

Smith RC, Ainley D, Baker K, Domack E, Emslie S, Fraser S, Kennet A, Mosley-Thomson E, Stammerjohn S, Vernet M (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. BioScience 49: 393-404.

Sorensen JH (1950) Elephant seals of Campbell Island. Cape Expedition Series Bulletin 6: 1-31.

Sparling CE, Fedak MA (2004) Metabolic rates of captive grey seals during voluntary diving. The Journal of Experimental Biology 207: 1615-1624.

Stammerjohn SE, Martinson DG, Smith RC, Yuan X, Rind D (2008a) Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño-Southern Oscillation and Southern Annual Mode variability. Journal of Geophysical Research 113: 1-20.

Stammerjohn SE, Martinson DG, Smith RC, Ianuzzi RA (2008b) Sea Ice in the Western Antarctic Peninsula Region: Spatio-Temporal Variability from Ecological and Climate Change Perspectives. Deep-Sea Research II 55: 2041-58.

Stenson GB, Hammil MO, Lawson JW (1997) Predation by harp seals in Atlantic Canada: preliminary consumption estimates for Antarctic cod, capelin and Atlantic cod. Journal of Northwest Atlantic Fisheries Sciences 22: 137-154.

Sydeman WJ, Huber HR, Emslie SD, Ribic CA, Nur N (1991) Age-specific weaning success of northern elephant seals in relation to previous breeding experience. Ecology 72: 2204-2217.

Sydeman WJ, Nur N (1994) Life history strategies of female northern elephant seals. In: Elephant seals. Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds). University of California Press, Berkeley, pp. 354-373.

Tedman R, Green B (1987) Water and sodium fluxes and lactational energetics in suckling pups in Weddell seals (*Leptonychotes weddelli*). Journal of Zoology 212: 29-42.

Thompson SD (1992) Gestation and lactation in small mammals: basal metabolic rate and the limits of energy use. In: Mammalian energetics: interdisciplinary views of metabolism and reproduction. Tomasi TE, Thomson TH (eds.). Cornell University Press, Ithakca, New York, pp. 213-259.

Thorson PH, Le Boeuf BJ (1994) Developmental aspects of diving in Northern elephant seal pups. In: Elephant seals: Population Ecology, Behavior and Physiology. Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.). University of California Press, Berkeley, pp. 271-289.

Tosh CA, Bornemann H, Ramdohr S, Schröder M, Martin T, Carlini AR, Plötz J, Bester M (2009) Adult male southern elephant seals from King George Island, utilize the Weddell sea. Antarctic Science 21: 113-121.

Trillmich F (1996) Parental Investment in Pinnipeds. Advances in the study of Behavior 25: 533-577.

Trillmich F & Weissing FJ (2006) Lactation patterns of pinnipeds are not explained by optimization of maternal energy delivery rates. Behaviour Ecology Sociobiology 60: 137:149.

Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection of parental ability to vary sex ratios of offspring. Science 179: 90-92

van Aarde RJ (1980) Fluctuations in the population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at Kerguelen Island. South African Journal of Zoology 15: 99-106.

Vergani DF (1985) Estudio comparativo de las poblaciones de Antàrtida y Patagonia del elefante marino del sur Mirounga leonina (Linné, 1758) y su metodología. TESIS UNLP pp. 94.

Vergani DF, Stanganelli ZB (1990) Fluctuations in breeding populations of Elephant seals *Mirounga leonina* at Stranger Point, King George Island 1980-1988. In: Antarctic Ecosystem. Ecological Change and Conservation. .Kerry KR, Hempel G (eds.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 241-245.

Vergani DF, Stanganelli ZB, Bilenca D (2001) Weaning mass variation of southern elephant seals at King George Island and its possible relationship with "El Niño" and " La Niña" events. Antarctic Science 13: 37-40.

Vergani DF, Labraga JC, Stanganelli ZB, Dunn M (2008) The effects of El Niño-La Niña on reproductive parameters of elephant seals feeding in the Bellingshausen sea. Journal of Biogeography 35:248-256.

Wauters L, Bijnens L, Dhondt AA (1993) Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel. Journal of Animal Ecology 62: 280-286.

Webb PM, Crocker DE , Blackwell SB, Costa DP, Le Boeuf BJ (1998) Effects of buoyancy on the diving behavior of northern elephant seals. The Journal of Experimental Biology 201: 2349-2358.

Webster AJF (1981) The energetic efficiency of metabolism. Proceedings of the Nutritional Society 40:121-128.

Western D (1979) Size, life history and ecology in mammals. African Journal of Ecology 17: 185-204.

Western D, Ssemakula J (1982) Life history patterns in birds and mammals and their evolutionary interpretations. Oecologia 54: 281-290.

Wheatley KE, Bradshaw CJA, Davis LS, Harcourt RG, Hindell MA (2006) Influence of maternal mass and condition on energy transfer in Weddell seals. Journal of Animal Ecology 75:724-733.

Wilkinson IS, Bester MN (1990) Duration of post-weaning fast and local dispersion in the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, at Marion Island. Journal of Zoology, London 222: 591-600.

Wilkinson IS, van Aarde JR (2001) Investment in sons and daughters by southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Marion Island. Marine Mammal Science 17: 873-887.

Williams TM, Davis RW, Fuiman LA, Francis B, Le Boeuf BJ, Horning M, Camlambokidis J, Croll DA (2000) Sink or swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. Science 288:133-136.

Wilson RP, Culik BM (1991) The cost of a hot meal: facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-ingestive endotherms. Comparative Biochemical and Physiology 100A:151-154.

Winship AJ, Trites AW, Rosen DAS (2002) A bioenergetic model for estimating the food requierements of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska, USA. Marine Ecology Progress Series 229: 291-312.

Worthy GAJ (1987) Ecological energetics of harp and grey seals: implications from a simulation model. In: Approaches to marine mammals energetics. Huntley AC,

Costa DP, Worthy GAJ, Castellini MA (eds.). The Society for Marine Mammalogy, Special Publication 1. Allen Press, Lawrence, KS, pp. 227- 246.

Worthy GAJ, Lavigne M (1987) Mass loss, metabolic rate, and energy utilization by harp and grey seals during the postweaning fast. Physiological Zoology 60: 352-364.

Worthy GAJ (2001) Nutrition and energetics. In: Handbook of Marine Mammal Medicine. Dierauf LA, Gulland FMD (eds.). CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 79-827.

York AE (1994) The population dynamics of northern sea lions, 1975-1985. Marine Mammal Science 10:38-51.

Yuan XJ, Martinson DG (2000) Antarctic sea ice extent variability and its global connectivity. Journal of Climate 13: 1697-1717.

Yuan XJ (2004) ENSO-related impact on Antarctic sea ice: a synthesis of phenomenon and mechanism. Antarctic Science 16: 415-425.