

ALGUNOS ASPECTOS DE LA CONDUCTA SOCIAL DEL LOBO MEXICANO (*Canis lupus baileyi*) EN CAUTIVERIO*

Jorge Servín
Instituto de Ecología A.C.,
Unidad Durango.
Apartado Postal 632
34000, Durango, Dgo.

RESUMEN

Se describen 37 conductas, en un grupo de cinco lobos mexicanos (*Canis lupus baileyi*) en cautiverio, que se integran en cinco grandes categorías: conductas amistosas, sumisas, juego, sexuales y agonísticas (agresión-defensa). Se cuantificó la exhibición de cada una de las conductas, desde octubre de 1985 a diciembre de 1986. Se encontró un patrón anual básico de exhibición de cuatro de las cinco categorías de conductas estudiadas, ya que se presentó un aumento significativo de la exhibición de éstas categorías de conductas durante el período reproductivo que corresponden a los meses de diciembre a febrero, la única que no presentó este patrón fue el juego, este disminuyó durante este último período. Las conductas amistosas se correlacionaron fuerte y significativamente con las conductas agonísticas ($r=0.92$), con la sumisión ($r=0.90$), y con las conductas sexuales ($r=0.82$), estos valores sugieren la gran importancia que tienen estas conductas amistosas en las relaciones sociales del grupo, ya que las demás responden fuertemente a los cambios que se presentan a lo largo del tiempo, excepto con el juego que no se encontró

* Contribución de México al Programa MAB-UNESCO de Reservas de la Biosfera.

correlación significativa ($r=-0.16$). También se observó un período de intensa actividad agonística y amistosa durante noviembre de 1986, quizá debido al cambio del macho dominante del grupo. La importancia de las conductas sociales para la cría del lobo en cautiverio es discutida. Se plantea como hipótesis que las estrategias conductuales del lobo mexicano se han modificado y son diferentes a las conocidas para los lobos de regiones más norteñas.

ABSTRACT

Thirty seven behavior displays integrated into five behavioral groups: filiative, submissive, play, sexual, and agonistic (aggression-defense) behavior, are described from a pack of five mexican wolves (*Canis lupus baileyi*) kept in captivity. Display of these five categories was quantified, from October 1985 to December 1986. A basic display pattern on four out of the five groups of behavior studied was found: a significative increase on the display of these behavioral groups during pre-breeding and breeding seasons on December to February. Play behavior decreased on the breeding season. Filiative behaviors had a strong and significative correlations with the agonistic ($r=0.92$), submissive ($r=0.90$) and sexual ($r=0.82$) behavior and no correlation with play ($r=-0.16$). These values suggest the importance of the filiative behavior into the social relationships of the group. Aggressive and filiative activities were highly recorded on November 1986, probably caused by a change on the dominant male of the pack. The importance of social behavior for wolf breeding programs is discussed. Finally the hypothesis that behavioral strategies of the mexican wolf are different from the strategies wolves on the northern regions present, is stated.

INTRODUCCION

Los estudios en Norteamérica sobre el lobo son numerosos, abarcando desde aspectos taxonómicos (Bogan y Mehlhop, 1983; Mech 1970), distribución geográfica (Boitani, 1984; Carbyn, 1983; Messier, 1985, Mech, 1970, 1982; Leopold, 1977), comportamiento (Fentress, 1967, 1982; Harrington y Mech, 1982, Moran, 1982; Schenkel, 1967; Zimen,

1982; Woolpy y Ginsburg, 1967); hábitos alimentarios (Mech, 1970) hasta ecología (Messier, 1985; Mech, 1974).

El lobo quizás sea el representante más grande de la familia Canidae y también es uno de los mamíferos depredadores de mayor tamaño que existen en nuestro país. El lobo en Norteamérica se distribuye desde Canadá hasta México (Baker y Villa, 1959, Hall y Kelson, 1959; McBride, 1980; Mech, 1970; Villa, 1960), sin embargo en las dos últimas décadas, su distribución se ha reducido considerablemente, sobre todo en México, que ha desaparecido en más del 90% de su distribución original, debido principalmente a la destrucción de su hábitat, envenenamiento y a la cacería. Actualmente sólo es posible encontrar algunos ejemplares del lobo mexicano en la Sierra Madre Occidental, sobre los estados de Chihuahua, Sonora, Durango y Zacatecas (McBride, 1980; Servín, 1986).

Se sabe poco acerca de la subespecie de lobo que habita en México (*Canis lupus baileyi*). En general los machos adultos tienen un peso promedio de 33 Kg (n=12; D.E.=3.31) variando desde los 28.8 Kg hasta los 38.5 Kg. Las hembras adultas pesan en promedio 27.21 Kg (n=16; D.E.=3.14) con un rango de 22.9 a 31.4 Kg, es decir los machos son más grandes y pesados que las hembras.

Es una especie con características sociales que forma manadas, consideradas sus unidades sociales básicas, dentro de las cuales se establecen jerarquías (Jordan *et al.*, 1967; Pulliainen, 1967; Woolpy, 1968). La mayoría de los estudios y conocimiento de la conducta de este depredador, proviene de animales en cautiverio (Fentress, 1967; Fentress y Ryon, 1982; Golani y Moran, 1983; Moran, 1982; Rabb *et al.*, 1967, Servín, 1990; Woolpy y Ginsburg, 1967; Zimen, 1982). El presente estudio esta basado en las observaciones de un grupo de lobos mexicanos mantenidos en cautiverio en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, que es parte del programa MAB de la UNESCO y cuyos objetivos incluyen la conservación del germoplasma nativo "in situ" (Halffter, 1988).

El presente estudio tuvo como objetivos: 1) Describir las conductas exhibidas por un grupo de lobos mexicanos *Canis lupus baileyi* mantenidos en cautiverio, 2) Determinar el patrón de exhibición anual de las cinco categorías de conductas estudiadas, 3) Correlacionar las categorías de conductas estudiadas entre sí.

MÉTODOS

Se observaron y cuantificaron durante quince meses las conductas de un grupo de cinco lobos mexicanos miembros de la misma camada, nacidos en la primavera de 1981 y trasladados a partir de enero de 1982 a un corral de 1.2 Ha de superficie. El corral se localiza a 165 km al SE de la Ciudad de Durango, en un bosque de encino-pino, a una altura de 2350 msnm, y clima tipo templado-subhúmedo (García, 1988); con lluvias durante el verano y otoño, nevadas ocasionales durante el invierno, una precipitación promedio anual de 720 mm y una temperatura promedio anual de 11 °C (Datos climatológicos del lugar de 1981 a 1987).

La alimentación de los lobos es aportada por medio de animales de desecho de la región, principalmente equinos y bovinos. Estos son puestos dentro del corral, de esta manera se ha tratado de simular el reparto del alimento dentro del grupo como se esperaría observarlo en condiciones naturales, donde la alimentación y el reparto de este recurso juega un papel importante en la estructura social. Las jerarquías y la exhibición de las conductas también están fuertemente influenciadas por este reparto diferencial. En el zoológico o en el cautiverio tradicional, a cada animal se le aporta una cantidad fija de alimento, esto hace que las relaciones de dominio no sean claras o sean diferentes a lo que en la naturaleza ocurre con animales silvestres, donde el alimento no es predecible, ni es un aporte constante como sucede en el zoológico.

Se acumularon 358 hrs de muestreo, de octubre de 1985 hasta diciembre de 1986. Los períodos de observación y toma de datos se llevaron a cabo durante una semana de cada mes, por la mañana (0600

a 1000) y al atardecer (1500 a 1900), cuatro horas por sesión de muestreo. Se utilizó la técnica de observación conductual conocida como focal por individuo (Altmann, 1974).

Las observaciones se realizaron desde una caseta de 1.5 metros cúbicos, colocada en el centro del corral, desde este sitio se observaron las actividades del grupo utilizando binoculares 8x24 y telescopio 20x24. También se utilizó película de 8 mm y secuencias fotografías para realizar la descripción e identificación de las conductas.

Se identificaron y cuantificaron 37 conductas que se reunieron en cinco categorías (Zimen, 1982): 1) Conductas Amistosas; 2) Conductas de Sumisión; 3) Conductas de Juego; 4) Conductas Sexuales y 5) Conductas Agonísticas (agresión-defensa). Las descripciones de las 37 conductas, se basaron en las reportadas por Lorenz (1971), Mech (1970), Schenkel (1967) y Zimen (1982) y se detallan en el Apéndice 1.

Para la obtención de los datos cuantitativos de las conductas, se observó a un animal elegido al azar durante diez minutos y se anotaron todas las emisiones y recepciones de conductas en que participaba, posteriormente se elegía a otro lobo que se observaba durante diez minutos y así sucesivamente hasta registrar a los cinco individuos; en cada sesión se tienen cuatro períodos de registro para cada animal, es decir 40 minutos por sesión de registro conductual. Los datos fueron agrupados por mes y para cada mes se tienen por lo menos 20 hrs de registro de emisiones y recepciones de conductas.

Para cada conducta se obtuvo la frecuencia de exhibición de conducta por hora (Frec/hr). Así se obtuvo un promedio mensual y anual de cada una de las 37 conductas descritas. Se obtuvo el valor promedio de las frecuencias de exhibición de cada una de las cinco categorías y se graficaron a lo largo del tiempo, para obtener el patrón anual de exhibición de la categoría. Para determinar si los valores de las categorías de conductas desplegadas presentan variación a lo largo del año se aplicó la prueba de "G con corrección de Williams" (Sokal y Rohlf,

1981; Siegel, 1986). También se utilizó la "ji-cuadrada" para evaluar las variaciones que se presentaron en algunas conductas específicas. Se compararon las frecuencias de conducta emitidas y recibidas por machos y hembras de rangos adyacentes y entre miembros del mismo sexo, para lo cual se utilizó la prueba de rangos con signo de "Wilcoxon" (Siegel, 1986). Se utilizó el Modelo de Regresión Lineal Simple para describir y correlacionar las cinco categorías conductuales estudiadas (Curts, 1984, Weisberg, 1980). Para todas las pruebas estadísticas se utilizó como mínimo necesario los valores que en tablas corresponden a $p < 0.05$ de probabilidad de error al comparar las hipótesis y determinar diferencias estadísticas.

RESULTADOS

Se obtuvo el etograma del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*). Las conductas han sido descritas en otras subespecies (Apéndice) (Fentress, 1967; Fentres y Ryon, 1982; Mech, 1970; Moran *et al.*, 1981, Rabb *et al.*, 1967; Schenkel, 1967; Woolpy y Ginsburg, 1967; Zimen, 1982), sin embargo es la primera vez que se reportan para la subespecie del lobo mexicano. En el Cuadro 1 se dan los valores de las frecuencias de conducta exhibidas por hora obtenidas en este estudio y con base en estos valores de mayor a menor se han ordenado las conductas.

1.- Conductas Amistosas

Son aquellas interacciones que desarrollan los lobos que demuestran nexos amistosos entre ellos, y son excluyentes de agresiones, juego y otras conductas. Son exhibidas cuando los lobos se encuentran fuera de presión social o fisiológicas. Se identifica a esta categoría de conducta por los movimientos oscilantes de las colas de los individuos que participan, lamidas de cuerpo, cara y hocico, la emisión de sonidos y contactos corporales.

Cuadro 1

Valores de frecuencia de exhibición por hora (FRCC/HR) de cada conducta descrita en los lobos mexicanos y la variación estacional por categoría de conducta durante el año.

CATEGORIA	CONDUCTA	PROMEDIO ANUAL (FRCC/HR)	VARIACION ESTACIONAL
1	Amistosas 1. Ofateo de piel 2. Toque de hocicos 3. Contacto hocico-piel 4. Ofateo anal 5. Lamer piel 6. Ofateo de genitales 7. Parado sobre compañero 8. Lamida de genitales 9. Lamida anal	27.86 25.53 23.86 10.53 8.20 8.90 7.13 3.46 1.46	0.001
2	Sumisas 10. Sumisión de grupo 11. Sumisión activa 12. Sumisión pasiva	18.13 17.60 12.60	0.001
3	Juego 13. Solicitud de juego 14. Juego persecutorio 15. Juego de contacto	7.86 7.93 2.53	0.005
4	Sexuales 16. Cortejo 17. Monta 18. Cópula	12.86 3.66 0.13	0.005
5	Agonísticas a. Agresivas sin contacto corporal 19. Amenaza 20. Ataque 21. Acecho 22. Acoso 23. Asalto b. Agresivas con contacto de cuerpo 24. Imposición 25. Parado/contrario 26. imponerse empujando 27. Patas/lomo 28. Tumbiar al oponente c. Agresivas con mordida 29. Mordida 30. Mordida severa d. Defensivas 31. Mantener distancia 32. Huir 33. Amenaza defensiva 34. Mordida defensiva 35. Def. vs arremeter 36. Mordida ruidosa 37. Defensa en círculo	32.83 22.73 12.00 8.13 2.53 23.13 10.46 5.53 3.13 2.73 2.00 0.13 25.80 17.00 12.26 5.60 4.88 2.73 2.06	0.001 0.001 0.001 0.001

Se presentó una variación significativa a lo largo del año ($G_w=1519$; $g.l.=22$; $p<0.001$), teniendo sus frecuencias máximas durante enero y febrero que corresponde al período reproductivo (Figura 1).

Se sugiere que estas conductas son muy importantes para el mantenimiento del equilibrio social del grupo, ya que son los responsables de mantener los lazos amistosos y desde luego la estabilidad de la estructura social. El macho dominante es el que efectúa mayor número de exhibiciones de estas conductas amistosas ($Z=3.01$; $p<0.001$), también es el que recibe más de estas conductas por parte de los subordinados hembras y machos ($Z=2.04$; $p<0.05$).

En las hembras no se encontraron diferencias significativas en la emisión y recepción de estas conductas, por lo que tampoco existe una dominancia clara y significativa entre las hembras del grupo, esto quizá influyó para la irregularidad en los eventos reproductivos dentro del grupo.

La direccionalidad de estas conductas también es una característica notable ya que son efectuadas con mayor frecuencia por miembros de rango social alto ($Z=3.01$; $p<0.001$) y los receptores fueron animales subordinados, sin embargo existen situaciones inversas en las que los subordinados dirigen estas conductas a los dominantes. En el grupo un lobo se mantuvo aislado; éste miembro fue muy pocas veces receptor o efector de alguna de estas conductas.

Estas conductas se presentan con mayor frecuencia durante los meses de invierno ($Z=2.02$; $p<0.05$) que corresponde al período reproductivo, sin embargo durante noviembre de 1986 se observaron frecuencias altas de estas conductas, inusuales para este período (Figura 1); posteriormente a esto se presentó un cambio del macho dominante del grupo. Se observó una intensa actividad social de tipo amistoso antes del cambio de dominio, es decir que el macho que obtuvo la dominancia, tuvo que "estar bien social y amistosamente" con los demás miembros del grupo, para después tener acceso al liderazgo.

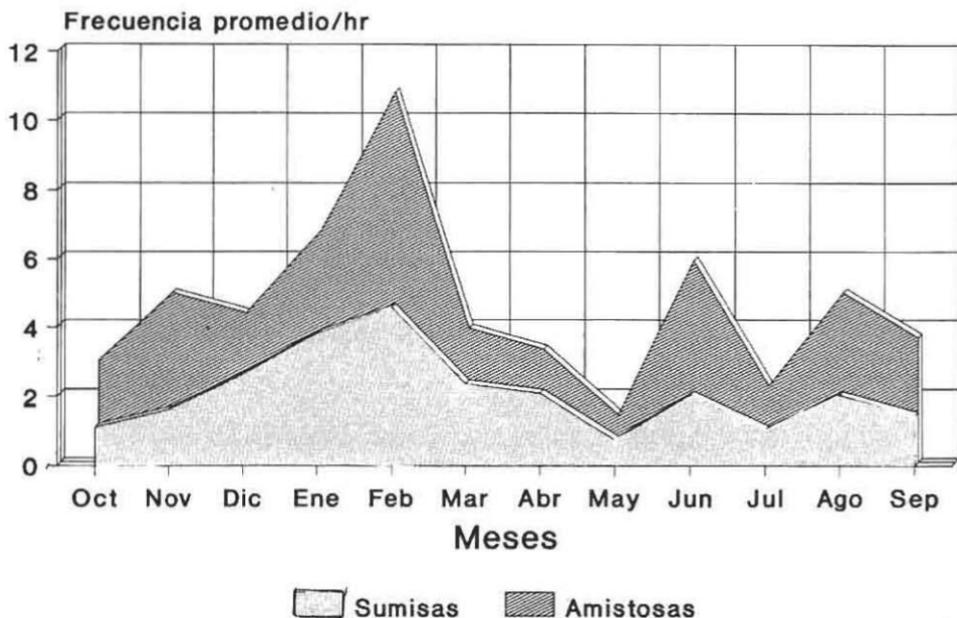


Figura 1

Variación temporal en la exhibición de las categorías de conducta a) Amistosas y b) Sumisas en los lobos mexicanos.

Las conductas amistosas tuvieron una fuerte y significativa correlación con las conductas agonísticas ($r=0.92$; $p<0.0001$), con las conductas de sumisión ($r=0.90$; $p<0.0001$) y con las conductas sexuales ($r=0.82$; $p<0.0009$) mientras que con el juego no se encontró correlación ($r=-0.16$; $p=0.59$). Esto reafirma la importancia que tienen las conductas amistosas en las relaciones sociales del grupo, ya que todas las conductas excepto el juego respondieron a los cambios que ocurrieron en las amistosas.

2.- Conductas de Sumisión

Son ritualizadas y estereotipadas, se exhiben para inhibir la agresión, por medio de una serie de posturas corporales (Schenkel, 1967; Lorenz, 1971).

La postura más típica es meter la cola entre las patas, las orejas son echadas hacia atrás y pegadas a la cabeza, manteniendo el lomo arqueado y las patas traseras semiflexionadas, lo cual hace parecer al lobo que las ejecuta de un tamaño más pequeño que el real. Se han descrito tres formas diferentes.

La sumisión activa (Figura 7) fue efectuada mayormente por individuos de bajo rango social y dirigida hacia los individuos dominantes del grupo ($Z=4.05$; $p<0.001$). Esta es una conducta ritualizada que probablemente proviene o persiste de las posturas que ejecutan los cachorros hacia su madre o adultos, para solicitar alimentos o leche de la madre o nodrizas que los crían al chocar el hocico y lamer la comisura de los labios (Schenkel, 1967; Fentress y Ryon, 1982).

La sumisión pasiva (Figura 8) fue dirigida en los machos de los animales de menor rango hacia los de mayor rango social del grupo ($Z=3.29$; $p<0.001$), mientras que para las hembras, la dominante recibió más sumisiones que la subordinada ($Z=2.33$; $p<0.05$). En general los dominantes reciben estas conductas de los subordinados. También las posturas de esta conducta se derivan de las que adoptan los cachorros cuando son aseados por sus padres (Schenkel, 1967).

La sumisión de grupo (Figura 9) es la suma de varias sumisiones activas que en conjunto son dirigidas al macho dominante. Se observó que esta conducta se realizó antes de iniciar alguna actividad de grupo, como la alimentación y las cópulas. El macho dominante fue el que recibió la casi totalidad de estas conductas ($Z=4.05$; $p<0.001$), mientras que la hembra dominante recibió con menor frecuencia estas conductas en comparación a su compañero dominante ($Z=3.29$; $p<0.001$).

La categoría de conductas sumisas presentan una variación significativa a lo largo del año ($G_w=91.74$; $g.l.=22$; $p<0.005$), exhibiéndose con mayor frecuencia durante el período reproductivo (Figura 1). También se observó que las tres formas de conductas sumisas no se muestran con frecuencias iguales, ya que se encontraron diferencias significativas en la exhibición de cada una de ellas ($X^2=12.86$; $g.l.=2$; $p<0.005$). Siendo la sumisión de grupo la conducta más efectuada, seguida por la sumisión activa y por último la sumisión pasiva (Cuadro 1).

La categoría de sumisión tuvo altos y significativos coeficientes de correlación con la categoría de conductas agonísticas ($r=0.86$; $p<0.0003$), con las conductas defensivas ($r=0.87$; $p<0.0002$), con las agresivas ($r=0.84$; $p<0.0006$) y con las conductas sexuales ($r=0.73$; $p<0.006$); no se encontró correlación con el juego ($r=-0.12$; $p=0.70$).

En los carnívoros la sumisión es exhibida por los cánidos principalmente. También se observa que en los carnívoros que viven en grupos organizados y que buscan su alimento cazando de una manera cooperativa como el lobo, son necesarios mecanismos de inhibición contra la agresión muy seguros y de funcionamiento constante. La sumisión es una forma de comunicar a los demás miembros del grupo como están las relaciones de dominio dentro de éste y es una forma de mostrar al dominante las intenciones no competitivas del individuo que las efectúa.

3.- Conductas de Juego

El juego es una forma activa de aprendizaje y desempeña un papel muy importante en el proceso de socialización de los mamíferos, encontrándose que cuanto más social e inteligente es la especie, más elaborado es el comportamiento del juego (Wilson, 1980). Durante este trabajo se describieron y cuantificaron tres formas de juego.

La solicitud de juego (Figura 10) presenta diferencias significativas de exhibición a lo largo del año ($X^2=18.88$; g.l.=3; $p<0.001$). El juego con contacto corporal no presentó diferencias significativas a lo largo del año ($p>0.1$), por lo que su variación en la exhibición se debió a factores aleatorios. El juego persecutorio varió en su exhibición a lo largo del año ($X^2=25.43$; g.l.=3; $p<0.001$).

Las conductas de juego, al igual que otras, mantienen unido y relajado al grupo, ya que se trata de una conducta de grupo. Se observó que en el inicio del juego las características motrices que efectúan son siempre las mismas, pero las secuencias de juego muy variables.

Se considera que el juego es una transformación lenta de un ejercicio de coordinación motriz hacia un ajuste social de los cachorros y jóvenes de la manada. Así como también el juego es utilizado como una táctica para redirigir las tendencias agresivas entre los miembros de la manada, además de coordinar los movimientos corporales de los cachorros y jóvenes, para enseñarles e introducirlos a los patrones de comportamiento social y actividades de grupo, como la cacería en los adultos. Además el juego social entre los jóvenes es probablemente importante para el desarrollo de las relaciones sociales de los adultos (McFarland, 1987; Lorenz, 1971; Wilson, 1980; Zimen, 1982).

En el grupo de "La Michilía" el juego se inicia con dos miembros del mismo sexo, usualmente el que solicita el juego es el lobo con menor rango social, ya comenzado el juego los otros miembros del grupo se integran, independientemente de su sexo. Otra característica notable es la persecución que realizan los lobos de rango superior a los subordinados, siendo el macho "gamma" el lobo receptor, por lo tanto el perseguido o el que toma el "papel" de presa a capturar.

La categoría de conductas de juego presentó variaciones a lo largo del año ($G_w=51.79$; g.l.=22; $p<0.005$). En los lobos de la Michilía los valores obtenidos para el juego fueron mucho menores a los que reporta Zimen (1982), sin embargo se sabe que el juego se exhibe con mayor

frecuencia en individuos jóvenes, lo cual puede ser una explicación acerca de lo poco que se manifestó esta conducta en los lobos de "La Michilia". También se observó que es el único grupo de conductas que no aumentó su frecuencia durante el período de reproducción, sino al contrario el juego casi desaparece durante ese período y las mayores frecuencias se presentaron durante noviembre (Figura 2).

Esta categoría de conducta de juego no tuvo coeficientes de correlación significativos con ninguna de las otras.

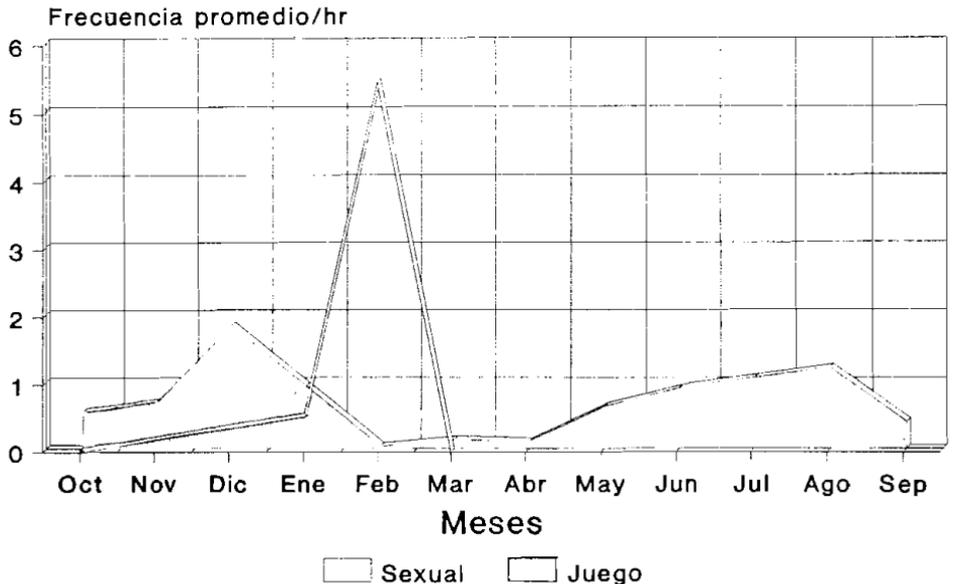


Figura 2

Variación temporal en la exhibición de las categorías de conducta a) Juego y b) Sexual en los lobos mexicanos.

4.- Conducta Sexual

Son todas aquellas conductas que se exhiben con el fin de fertilizar un huevo por los espermatozoides (McFarland, 1987). En los lobos la

exhibición y observación de estas conductas sólo se presentan una vez por año, ya que es considerada una especie monoéstrica (Mech, 1970); para este grupo se ha observado en la segunda mitad del invierno (enero y febrero). Solamente durante quince días las hembras han sido receptivas hacia los machos que las cortejan. Es una conducta muy estereotipada, aunque únicamente se ha presentado en cuatro miembros del grupo, el miembro que no exhibió esta conducta fue el macho con más bajo rango social.

El período de reproducción que se ha presentado en el grupo de "La Michilía" coincide con las temperaturas más bajas presentadas en el área ($X=-2^{\circ}\text{C}$), durante quince días se observaron estas conductas en hembras y machos, esto concuerda con lo que reportan otros autores (Fentress y Ryon, 1982; Woolpy *et al.*, 1967; Zimen, 1982).

Las actividades sexuales no surgen súbitamente en el grupo durante enero o febrero, ya que las conductas se comienzan a exhibir desde diciembre, en que la hembra dominante realiza algunas presentaciones a los machos (Figura 11), durante el mes de enero se observan montas (Figura 12) y durante febrero las conductas sexuales se incrementan significativamente en el grupo, por lo que existe una marcada variación a lo largo del año ($G_w=56.15$; $g.l.=28$; $p<0.005$) (Figura 2).

La categoría de conducta sexual tuvo altos coeficientes de correlación con las conductas amistosas ($r=0.82$; $p<0.001$), agonísticas ($r=0.81$; $p<0.001$), y de sumisión ($r=0.73$; $p<0.003$), pero no con el juego ($r=-0.35$; $p<0.25$).

Un hecho que llama la atención es la temprana edad a la cual los lobos tuvieron un período de reproducción, pues se presentó antes que tuvieran dos años de edad. A este respecto algunos autores mencionan que la madurez sexual está determinada por la estabilidad social del grupo, presentándose sangrado vaginal en hembras menores de un año de vida (Mech, 1970; Woolpy *et al.*, 1967; Zimen, 1982). Lo que sugiere

que en el grupo de "La Michilía" se presentó estabilidad social aún cuando fueron individuos jóvenes.

El número de cópulas (Figura 13) completas observadas fue muy escaso, solamente cuatro, lo que no concuerda con lo registrado por otros autores, que han observado hasta 17 en un período reproductivo (Rabb *et al.*, 1967; Mech, 1970; Zimen, 1982). Esto pudo deberse a los períodos de muestreo, ya que terminándose el tiempo de muestreo no se volvía al encierro con los lobos. Aunque también se pudo deber a que son miembros de la misma camada y quizá sea un mecanismo para evitar la consanguinidad.

Por último se hace notar que la conducta sexual trae como consecuencia una gran competencia intragrupal, en la que es muy importante el rango social como un factor de selección, para que sólo una pareja del grupo logre reproducirse. Esto desde el punto de vista de la conservación o para programas de reproducción en cautiverio es de gran relevancia, pues la selección natural opera de manera diferencial para cada individuo en el grupo, favoreciendo a aquellos individuos que presentan determinadas características sociales, como lo es altas emisiones y recepciones de conductas amistosas. En el grupo de "La Michilía", se observó al macho "omega" realizar conductas agresivas hacia las hembras. Esto no es una característica social deseable para programas de reproducción. En respuesta a estas conductas, el lobo dominante, así como el subdominante lo mantenían siempre alejado del grupo, siendo más evidente durante el período reproductivo. Este lobo no hacía intentos de cortejar a las hembras. Los machos que no efectuaron conductas agresivas tuvieron acceso a las hembras. Estos machos efectuaron conductas amistosas y fueron más tolerantes con ellas en las situaciones de tensión como lo es la competencia y el reparto del alimento disponible. Estas características conductuales deben tomarse en cuenta para elegir las parejas reproductivas en los programas de cría en cautiverio que se lleven a cabo con el lobo mexicano.

5.- Conductas Agonísticas

Son aquellas conductas que involucran a un conflicto de agresión y su respuesta defensiva. Estas se desarrollan cuando existe una disputa por alimento, territorio o pareja, entre miembros de la misma especie (McFarland, 1987).

La categoría de conductas agonísticas presentó altos coeficientes de correlación con las amistosas ($r=0.92$; $p<0.0001$), con la sumisión ($r=0.86$; $p<0.001$), con las conductas sexuales ($r=0.81$; $p<0.001$), mientras que con el juego no correlacionó ($r=-0.07$; $p=0.82$).

La categoría de conductas agonísticas (agresión-defensa) presentó variación significativa en su exhibición a lo largo del año ($G_w=440$; $g.l.=14$; $p<0.001$) (Figura 3).

Se considera a la agresión como el comportamiento, acto físico o acción de intimidación y daño de un individuo hacia otro, reduciendo con ello su libertad y potencialidad genética, (Hinde, 1974; Lorenz, 1971), aunque existan algunas otras formas de exhibir la agresión en este caso se reportan únicamente las formas físicas, las otras como el marcaje oloroso de comida o sitios se incluyen en otra sección.

Este grupo es el que despliega un mayor número de conductas diferentes a realizarse, ya que se describen quince conductas agresivas y siete defensivas. Las agresiones que se exhiben son desde aquellas en las que no presentan contactos de cuerpo, a las que presentan mordida severa. Las conductas defensivas son desarrolladas como una respuesta a las agresiones; se describen siete:

a) Conductas agresivas sin contacto corporal. Este primer grupo de conductas agonísticas se exhibió principalmente durante la alimentación y la selección de un lugar para descansar, en el primer caso es donde el conflicto puede aumentar de intensidad y pasar a las siguientes etapas de agresión. Se observó que el alimento es un recurso

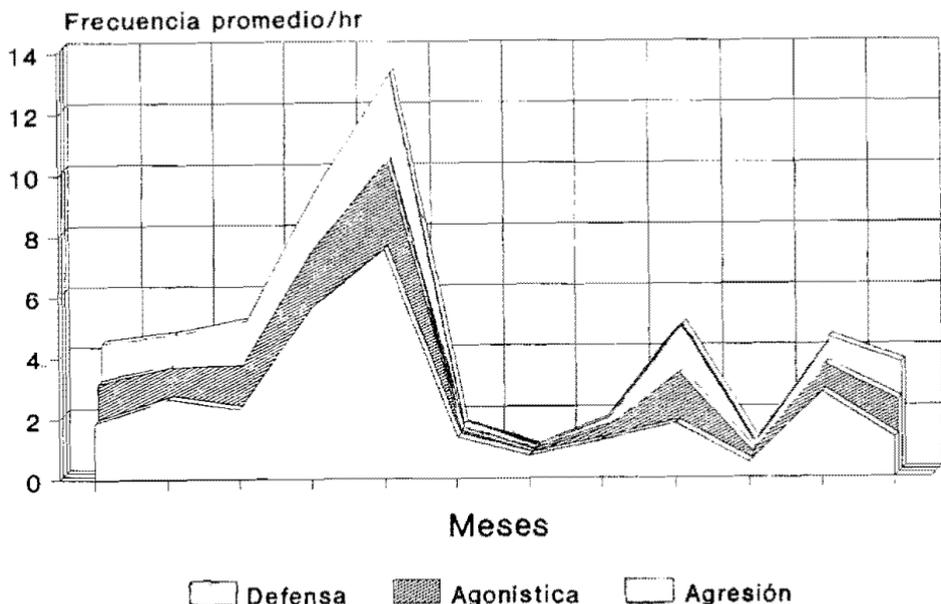


Figura 3

Variación temporal en la exhibición de las categorías de conducta: a) Agonística, b) Agresiva y c) Defensa en los lobos mexicanos.

fuertemente disputado y que se reparte en función del rango social de los individuos. Se encontró que existe una marcada variación a lo largo del año en la exhibición de estas conductas ($G_w=720$; $g.l.=14$; $p<0.001$).

Estas conductas se manifiestan entre dos lobos que tienen pequeños conflictos, y no se presentan contactos de cuerpo, sólo se exhiben posturas y amenazas ofensivas (Figura 14) por medio de gesticulaciones. Estas conductas las efectúa un animal de rango superior a los individuos subordinados del grupo y entre lobos del mismo sexo.

Se puede considerar a este grupo de conductas como un reflejo entre las actividades de competencia por dos lobos con rangos sociales muy cercanos; la baja intensidad con que se presentan también sugiere que sólo son conductas para reafirmar esta diferencia de rangos entre dos individuos, por lo que casi no se llegan a agresiones más severas, ya que ambos individuos mantienen muy bien su jerarquía uno con respecto al otro.

b) Conductas agresivas con contacto corporal. En estas conductas la intensidad de la agresión se incrementa, de tal forma que un encuentro entre dos o más individuos ya no es ligero y se presentan empujones. Estas conductas se acompañan por amenazas ofensivas, gruñidos y apareciendo una nueva característica, que es la piloerección, siendo más evidente en el lomo del agresor, esto indica una agresión más intensa (Figura 15 y 16). Se presenta entre individuos del mismo sexo y la direccionalidad es de los dominantes hacia los subordinados. Esta última característica sugiere que la exhibición de estas conductas es hecha por miembros de la manada con jerarquías muy cercanas o en disputa (Zimen, 1982). Se presenta un variación significativa en la exhibición de estas conductas a lo largo del año ($G_w=910$; g.l.=14; $p<0.001$).

c) Conductas agresivas con intento de mordida. Cuando las relaciones de dominio entre dos individuos no están bien definidas, no son muy claras o se quieren acentuar más, es cuando se exhiben estas conductas agresivas donde la intensidad del conflicto ha aumentado notablemente. Aquí el conflicto es mayor, sin embargo la frecuencia de exhibición fue baja, en comparación con las conductas de los dos primeros grupos, lo que sugiere que las relaciones de dominio en el grupo de "La Michilía" estuvieron bien definidas o acentuadas.

La frecuencia de exhibición aumentó durante el período reproductivo, ya que es cuando las relaciones de dominio se acentúan y ratifican para la reproducción. También se observó un aumento de frecuencia de

exhibición de este grupo cuando se presentó el cambio de macho dominante del grupo. Estas conductas presentaron una variación significativa a lo largo del año ($G_w=411$; $g.l.=14$; $p<0.001$).

d) Conducta agresiva con mordida. Este grupo sólo cuenta con dos conductas, las cuales se desarrollaron y se exhibieron entre lobos del mismo sexo. Los machos que desplegaron más estas conductas fueron el macho dominante y el macho subdominante.

Las hembras presentaron este tipo de conductas, pero no con la misma frecuencia e intensidad que los machos, así mismo estos resultados indican (al igual que las conductas amistosas), que en las hembras la diferencia de rangos fue menos competitiva que la encontrada para los machos, o bien que en estos últimos existe una mayor competencia intragrupal.

Es de llamar la atención que del gran grupo de las conductas agresivas (Cuadro 1), sean las agresivas con mordida las que se presentan con menor frecuencia (Figura 17). Esto confirma que los mecanismos conductuales que tienen estos carnívoros son muy seguros y que están dirigidos a mantener unido al grupo y no a crear conflictos en él. Estas conductas agresivas presentaron una variación significativa durante el año ($G_w=94.4$; $g.l.=14$; $p<0.001$) (Figura 3).

Por último, se puede notar que la frecuencia de exhibición de conductas agresivas, disminuyen en función de la intensidad de la agresión, es decir, las agresiones sin y con contacto corporal son las que están representadas con un número mayor de conductas (doce entre ambas), mientras que el número disminuye a tres para las conductas agresivas con inhibición de mordida; por último las que producen mordida solamente son dos, aunque estas por lo general se presentan en la base de la cola y no son muy peligrosas.

e) Conducta Defensiva. Se refiere a cualquier comportamiento, en el que se reduce la oportunidad de que un animal sea dañado por otro (Edmunds, 1974 en McFarland, 1987). Estas conductas, responden a una o más conductas agresivas de las anteriormente descritas y así como las conductas agresivas, las defensivas varían en intensidad. Este grupo se encuentra bien representado en cuanto a número, ya que se tienen siete descripciones.

Siendo las conductas defensivas una respuesta a las agresiones, también se observa una marcada variación de las frecuencias de exhibición a lo largo del año ($G_w=72$; $g.l.=14$; $p<0.001$) (Figura 3).

Las conductas defensivas exhibidas por los lobos, son todas respuestas activas a las agresiones. De estas siete conductas defensivas, tres no presentan contacto corporal, como lo son la amenaza defensiva (Figura 18), huir (Figura 19) y mantenerse a distancia y son las que presentan los valores más altos de frecuencia de todas, lo cual indica que la gran mayoría de conflictos no avanzan a etapas posteriores y terminan aquí. Posteriormente se tienen las conductas defensivas más intensas y que responden a intentos de mordida severa y estas son las mordidas defensivas y la mordida ruidosa. Esta última conducta defensiva fue frecuentemente exhibida por el macho omega, siendo el macho subdominante su agresor. El lobo que se defiende huye con la cola entre las patas, orejas pegadas a la cabeza y echadas hacia atrás, pero cuando se voltea realiza una intensa amenaza defensiva hacia su agresor. Aquí se observa la unión de dos tipos de estados de ánimo antagónicos que se representan en el lobo atacado a través de sus posturas, por un lado encontramos posturas sumisas y de huida, mientras que la parte antagónica es la actitud agresiva que esta representada por la piloerección y el mostrar sus colmillos en actitud de amenaza y morder a su agresor. Lorenz (1971) argumenta que actúan mecanismos equilibrados en función de la distancia crítica del atacante, en la cual el lobo atacado escogerá si hace frente o huye. Huirá cuando su oponente agresor este alejado de él y "atacará" si su agresor está muy

próximo a él, o al menos se volteará y le hará frente gruñéndole y mostrándole los caninos.

Las conductas agresivas y las defensivas tuvieron el más alto coeficiente de correlación ($r=0.97$; $p<0.0001$), lo cual es de esperarse, ya que una conducta agresiva desencadena una respuesta defensiva, sin embargo es muy notoria la diferencia en las frecuencias de exhibición encontradas entre ambas conductas, teniendo que las conductas agresivas presentaron mayores frecuencias que las defensivas (Figura 3). Una respuesta alternativa a una conducta agresiva es una conducta defensiva pero no la única, ya que puede presentarse la sumisión también.

DISCUSION

Este trabajo describe algunas de las características más conspicuas del comportamiento del lobo gris en México en condiciones de cautiverio. Se reportan una gran variedad y complejidad de conductas y relaciones que se presentan en un grupo de lobos, de tal manera que el comportamiento que exhiben en determinado momento es consecuencia del sexo, edad y rango social del individuo que lo emite, así como de factores externos (exógenos), entre los cuales los más importantes son los recursos alimentarios, factores internos (endógenos), como hormonas, período biológico etc. y factores sociales, de los cuales el más importante es la estabilidad de la estructura social del grupo y la fuerte competencia que existe entre los miembros del grupo.

Las conductas amistosas son importantes, ya que mantienen sutilmente las relaciones de dominio del grupo, reflejándose en una menor tensión. Así el macho dominante exhibió mayor cantidad de estas conductas a sus compañeros de grupo, es decir el animal dominante es el lobo más sociable y el lobo más subordinado es el lobo que efectúa menos conductas amistosas hacia sus compañeros.

Las conductas sumisas revelan su función de conductas apaciguadoras en la que es demostrada la inferioridad de un animal subordinado hacia otro dominante, además que comunica intenciones no competitivas. Esto ayuda a su vez para que las relaciones de dominio se establezcan, reduciendo los encuentros agresivos entre los miembros de la manada.

Las conductas de juego, se consideran una actividad de jóvenes por medio de la cual se integran y aprenden las reglas que rigen al grupo. De una actividad locomotora principalmente, lentamente van pasando a una actividad jerárquica en adultos, aunque en el grupo de "La Michilía" esta conducta se exhibió con baja frecuencia, quizá debido a la edad adulta de los animales y a la falta de individuos juveniles y cachorros.

Las actividades sexuales del grupo, son un reflejo de la estructura social y de dominio, ya que la reproducción se presenta cuando existe una estabilidad y rangos sociales bien marcados. Por otro lado los animales dominantes y de rangos superiores podrán tener acceso a las hembras y éstas podrán escoger al macho que las corteje, monte y fecunde. En este grupo parece que sólo los primeros años fue estable la estructura social, ya que se presentó una intensa actividad sexual y hubo el nacimiento de una cría de lobo, pero en el año de la recopilación de datos se presentó un cambio en el macho dominante que repercutió en inestabilidad de la estructura social y esto se tradujo en pocos eventos reproductivos durante ese y los siguientes años.

Las conductas agonísticas fueron una parte importante de las relaciones del grupo. Se presentan diferentes tipos de agresiones, las más exhibidas fueron las que no desarrollan contacto físico y la agresión es utilizada menos conforme se va convirtiendo en más dañina para el receptor, de esta manera la mordida severa es una de las conductas con menor frecuencia de exhibición de todas las conductas aquí descritas. La agresión severa es utilizada en pocas ocasiones, una de las cuales es durante el período reproductivo o cuando hay competencia directa por una jerarquía de dominio en el grupo.

La defensa es la respuesta conductual a las agresiones y se sugiere que para determinadas agresiones existen determinadas respuestas defensivas que toman en cuenta la jerarquía de cada individuo. Estas respuestas defensivas también responden a un gradiente de intensidad de la agresión.

El número potencial de conductas (emisión-respuesta) disponibles para un lobo es muy numeroso, sin embargo cada una de ellas no son usadas indiscriminadamente, ya que cada lobo en una fase específica de su vida emplea sólo unas cuantas conductas que también pueden ser diferentes a las que en ese momento otro lobo está usando, y estas tácticas conductuales están relacionadas con la edad, sexo y rango social del lobo que las ejecuta, así como del estado social en que se encuentra la manada en ese período.

Con base en las observaciones realizadas y resultados obtenidos en este grupo de lobos mexicanos, han surgido una serie de preguntas. Una de las principales es ¿Qué función tiene el tipo de presa en las relaciones y dinámica social de esta subespecie?, ya que se observó que cuando existe alimento disponible se incrementan los encuentros agresivos y amistosos dentro del grupo, mientras que cuando el alimento es escaso las frecuencias de exhibición de éstas y otras conductas disminuyen drásticamente. En estado silvestre, estas situaciones estimularían a la dispersión de individuos jóvenes y de bajo rango social, y se esperaría encontrar grupos más pequeños para evitar conflictos dentro del grupo, así como optimizar la utilización y reparto de las presas de talla pequeñas que disponen. Los recursos alimenticios (presas) independientemente de su tamaño son fuertemente disputados y se reparten en función del rango social de los individuos.

Muchas preguntas acerca de la ecología, biología y comportamiento social del lobo no pueden ser respondidas, sin embargo los estudios en cautiverio, aportan una serie de datos y ventajas que en estado silvestre no se tienen o tardarían mucho en recopilarse. Mucho menor es el

conocimiento del lobo mexicano, el cual ha evolucionado en la zona más sureña de su distribución en Norteamérica y también se ha enfrentado a condiciones ecológicas diferentes a las subespecies del Canadá y Norte de los E.U.A. De acuerdo con ésto, es factible que sus estrategias conductuales, de caza, estructura social, tamaño de grupo etc., no sean las mismas y hayan respondido en forma diferente a las del lobo gris de Norteamérica.

El mantenimiento de un grupo cautivo de lobos mexicanos, no obedece a un conservacionismo vano, sino a una exigencia cultural de conservación del germoplasma nativo, sobretodo porque es una especie de la fauna silvestre mexicana amenazada con extinguirse, si no se toman las medidas necesarias para evitarlo. El mantenerlos en zonas protegidas como es en la Reserva de la Biosfera "La Michilía" en el Estado de Durango, es una alternativa viable de conservación "in situ".

Al respecto, en mamíferos sociales, recientemente se ha cuestionado su destino como población, sobre todo en especies cautivas con números bajos, como lo es el lobo mexicano, argumentándose que el entrecruzamiento conducirá a una depresión rápida de la variedad de los caracteres de la especie, y se perjudicará en lugar de aumentar el número de individuos óptimos para la conservación, sin embargo en recientes trabajos publicados, se argumenta que en lobos el entrecruzamiento entre individuos cercanamente emparentados no ha conducido hacia un daño visible de la especie (Mech, 1987). Es necesario por lo tanto, contar con datos de campo y cautiverio, en plazos largos para estos mamíferos filopátricos y conocer más a fondo su dinámica reproductiva y como actúa la selección natural para evitar el daño genético de la población. Los estudios acerca de la ecología de la conducta de los vertebrados silvestres en México combinados con otros estudios tienen como objetivo proponer mejores medidas para la conservación y manejo de nuestros recursos faunísticos.

AGRADECIMIENTOS

Contribución del proyecto Michilía al Programa MAB-UNESCO de Reservas de la Biosfera. El CONACYT otorgó la beca No. de Registro 41322. Mi agradecimiento a Martha Vences por su constante ayuda durante todo el trabajo y a Alberto González y Sonia Gallina que revisaron los primeros escritos; Macamen y Freeda Huxley elaboraron los dibujos. El Dr. Avediz Aznavurian, Dr. Gonzalo Halffter, Dra. Jane Packard y dos revisores anónimos sugirieron modificaciones al manuscrito. El Dr. Halffter y el M. en C. Pedro Reyes-Castillo han apoyado la conservación del lobo en México con el grupo cautivo de la Reserva de la Biosfera "La Michilía".

LITERATURA CITADA

- Altmann, J.** 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior.*, 49:337-367.
- Baker, R.H. y B. Villa.** 1959. Distribución geográfica y población del lobo gris en México. *An. Inst. Biol.*, XXXI:369-374.
- Bogan, M.A. y P. Mehlhop.** 1983. Systematic relationships of gray wolves (*Canis lupus*) in Southwestern North America. *Southwestern Biology.*, 1:1-21.
- Boitani, L.** 1984. Genetics considerations on wolf conservation in Italy. *Boll. Zool.*, 51:367-373.
- Carbyn, L.N.** 1983. Wolf predation on Elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *J. Wildl. Manage.*, 47:963-976.
- Curts, J.** 1984. Introducción al análisis de residuos en biología. *Biótica.*, 9(3):271-278.
- Edmunds, M.** 1974. Defense in animals. *In: D. McFarland (Ed.). The Oxford companion to animal behavior.* Oxford University Press., 121-129.
- Fentress, J.C.** 1967. Observation on the behavioral development of a hand-reared male timber wolf. *Am. Zool.*, 7:339-351.

- Fentress, J.C. y J. Ryon. 1982. A long-term study of distributed pup feeding in captive wolves. *In*: F.H. Harrington y P.C. Paquet (Eds.). *Wolves of the World*. Ed. Noyes Publications., 238-261.
- Golani, I. y G. Moran. 1983. A motility-immotility gradient in the behavior of the "inferior" wolf during "ritualized fighting". *In*: Eisenberg, J.F. y D.G. Kleiman (Eds.). *Advances in Study of Mammalian Behavior*. Special Publ. Am. Soc. Mamm., 65-94.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (Para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana)*. 3a. ed. Instituto de Geografía, Publ. UNAM. México, 246 pp.
- Halffter, G. 1988. Conservación *in situ*: una política para países intertropicales en desarrollo. 79-111. *In*: P. Reyes-Castillo (Ed.). *El Futuro del Hombre en la Naturaleza: Ensayos sobre Reservas de la Biosfera*. Publs. Instituto de Ecología, 24. México, D.F.
- Hall, E.R. y K.R. Kelson. 1959. *The mammals of North America*. Ronald Press, New York.
- Harrington, F.H. y L.D. Mech. 1982. Analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *J. Wildl. Manage.*, 46:668-693.
- Hinde, R.A. 1974. *Las bases del comportamiento social y humano*. Ed. Siglo XXI, México.
- Jordan, P.A., Shelton, P.C. y D.L. Allen. 1967. Numbers, turnover and social structure of the Isle Royal wolf population. *Am. Zool.*, 7:233-259.
- Leopold, S. 1977. *Fauna silvestre de México*. Ins. Mex. de Recursos Naturales., México, D.F. 2a. Ed., 600 pp.
- Lorenz, K. 1971. *Sobre la agresión*. Ed. Siglo XXI. México, D.F., 342 pp.
- McBride, R.T. 1980. *The mexican wolf (Canis lupus baileyi) a historical review and observation on its status and distribution*. U.S. Fish and Wildlife Service., 38 pp.
- McFarland, D. (Ed.) 1987. *The Oxford companion to animal behaviour*. Oxford University Press., 685 pp.
- Mech, L.D. 1970. *The wolf: The ecology and behavior of an endangered species*. Univ. Minnesota Press. U.S.A., 384 pp.

- Mech, L.D.** 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. *Proc. Internat. Congr. Game Biol.*, 11:315-322.
- Mech, L.D.** 1982. The IUCN-SSC wolf specialist group. In: Harrington, F.H. y P.C. Paquet (Eds.). *Wolves of the World*. Ed. Noyes Publications., 327-333.
- Mech, L.D.** 1987. Age, season, distance, direction, and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack. In: Chepko-Sade B. y Tang Halping Z. (Eds.). *Mammalian Dispersal Patterns. The effects of social structure on population genetics*. The University of Chicago Press., 55-74.
- Messier, F.** 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Can. J. Zool.*, 63:1068-1077.
- Moran, G., J.C. Fentress y I. Golani.** 1981. A description of relational patterns of movement during "ritualized fighting" in wolves. *Anim. Behav.*, 29:1146-1165.
- Moran, G.** 1982. Long-term patterns of agonistic interactions in a captive group of wolves (*Canis lupus*). *Anim. Behav.*, 30:75-83.
- Pulliamin, E.** 1967. A contribution study of the social behavior of wolf. *Am. Zool.*, 7:313-317.
- Rabb, J.B., J.H. Woolpy y B.E. Ginsburg.** 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zool.*, 7:305-311.
- Schenkel, R.** 1967. Submission: its feature and function in the wolf and dog. *Am. Zool.*, 7:319-329.
- Servín, J.** 1986. Estudio para la recuperación del lobo mexicano *Canis lupus baileyi* en el Estado de Durango. Informe Técnico. Instituto de Ecología- SEDUE. México., 1-27.
- Servín, J.** 1990. Mexican wolf behavior and some ecological implications. *Proc. Arizona Wolf Symposium' 90.*, 1-12.
- Siegel, S.** 1986. *Estadística no paramétrica*. Ed. Trillas. México.
- Sokal, R.R. y Rohlf.** 1981. *Biometry*. Second ed. W.H. Freeman and Co. San Francisco, 859 pp.
- Villa, B.** 1960. Combate contra los coyotes y lobos del Norte de México. *An. Inst. Biol. Mex.* 31:463-499.

- Weisberg, S.** 1980. Case analysis I: Residuals and influence. *In: Applied linear regression*. J. Wiley & Sons Co. New York.
- Wilson, E.O.** 1980. *Sociobiología: la nueva síntesis*. Ed. Omega, Barcelona, España.
- Woolpy, J.H. y B.E. Ginsburg.** 1967. Wolf socialization: a study of temperament in a wild social species. *Am. Zool.*, 7:357-363.
- Woolpy, J.H.** 1968. The social organization of wolves. *Nat. Hist.*, 77:46-55.
- Zimen, E.** 1982. A wolf pack sociogram. *In: F. H. Harrington y P.C. Paquet.* (Eds.). *Wolves of the World*. Ed. Noyes Publications., 282-372.

APENDICE

Descripción de las 37 conductas reunidas en cinco grandes categorías:

1.- CONDUCTAS AMISTOSAS

1. Olfateo de Piel. Cuando un lobo se acerca a otro para olerle la cara, piel, cabeza, cuello o costados del cuerpo, ambos animales balancean su cola.

2. Toque de hocicos. Cuando dos lobos se acercan de frente y ambos se tocan los hocicos, moviendo la cola (Figura 4).

3. Contacto Hocico-Piel. El lobo que efectúa la conducta toca con su hocico cualquier parte del cuerpo de un animal receptor, frecuentemente toca la cabeza, cuello o costados.

4. Olfateo anal. Un lobo se coloca detrás de otro y le olfatea la región anal, mientras que el receptor muestra buena disposición para ser olfateado, levantando el rabo (Figura 5).

5. Lamer. Cuando un lobo lame la cara, hocico, cuello o costados de un lobo receptor, se observa que las orejas de ambos están levantadas. Esta es una conducta parecida a la de "hocico-piel" y también puede confundirse con una de sumisión, sin embargo la posición de la cola y orejas son diferentes en esta última.

6. Olfateo de genitales. Es cuando un lobo se acerca a otro y huele la zona genital de otro lobo, el cual muestra buena disposición para ser olfateado. También parece ser una forma de conocer el estado reproductivo de los individuos de la manada, por parte de los dominantes, ya que durante el período pre-reproductivo y reproductivo aumenta su exhibición (Figura 6).

7. Parado sobre el compañero. Un lobo receptor esta tumbado, mientras que un efector se acerca transversalmente, para mantenerse parado sobre su compañero, balanceando vigorosamente la cola y emitiendo sonidos.

8. Lamer los genitales. Un lobo lame la zona genital de otro lobo receptor, el cual puede permanecer tumbado o parado, esta conducta se efectúa sin preferencia de sexo y sugiere que es una forma de control del estado reproductivo de los miembros del grupo.

2.- CONDUCTAS DE SUMISION

1. Sumisión Activa. Se desarrolla cuando un lobo subordinado lame la cara, barba y hocico de otro de mayor jerarquía, moviendo su cola caída y metida entre sus patas traseras, las cuales las tiene semiflexionadas, las orejas caídas y emitiendo sonidos, mientras que el lobo que recibe la conducta se mantiene erguido agitando su cola. Se observa que la intensidad de la pauta varía, desde muy poco hasta muy intensa (Figura 7).

2. Sumisión Pasiva. Cuando un lobo subordinado se rueda sobre su lomo en el suelo, quedando con las patas hacia arriba y golpeando suavemente el pecho de un lobo que generalmente se encuentra sobre éste. Esta conducta se considera la inhibición más segura que tienen los lobos hacia la agresión (Schenkel, 1967). Al igual que otras conductas, esta presenta diferentes intensidades al realizarse (Figura 8).

3. Sumisión de Grupo. Es una conducta de grupo, en la que los subordinados en conjunto frotan sus costados con la cabeza, cuello, cara y flancos del lobo dominante que usualmente es el receptor de esta conducta, manteniéndose en el centro del grupo, con su cola moviéndola por encima del lomo, con orejas y cuerpo erecto, por lo que sobresale en tamaño de el resto de los lobos, mientras los efectores sumisos, mantienen su cola entre las patas, orejas caídas y pegadas a la cabeza (Figura 9).

3.- CONDUCTAS DE JUEGO

1. Solicitud de Juego. Un lobo se presenta de frente ante uno o varios compañeros, se inclina de la parte delantera con su cola meneándola sobre el lomo, para después flexionar las patas delanteras y dar pequeños saltos hacia ambos lados del receptor (Figura 10).

2. Juego con Contacto Corporal. Una vez que se exhibió la solicitud de juego, el lobo que lo hizo corre rápidamente, mientras que él o los otros lobos lo persiguen, chocándolo con los costados para luego rodarse por el suelo y dar marometas, se incorpora y continúa repitiéndose durante algún tiempo esta persecución.

3. Juego Persecutorio. Es una conducta en la cual todos los miembros del grupo intervienen persiguiendo a un receptor, simulando una cacería, observándose también golpes leves en los costados del animal perseguido, así como caídas aparatosas, para después iniciar nuevamente la persecución.

4.- CONDUCTAS SEXUALES

1. Presentación y/o Cortejo. La presentación se manifiesta cuando las hembras caminan y se paran delante de un macho, levantando su rabo para mostrar su zona genital, de esta manera el macho responde olfateando esta región de la hembra. El cortejo se presenta cuando un macho persigue continuamente a una hembra receptiva, olfateando y lamiendo su zona genital, sin que la hembra tome la iniciativa (Figura 11).

2. Monta. Esta conducta es secuencial a la anterior, ocurre cuando el macho se coloca en posición transversal con respecto a la hembra y luego sube una de las patas delanteras sobre el lomo de la hembra, posteriormente se coloca atrás de ella abrazándola fuertemente con sus dos patas delanteras (Figura 12).

3. Cópula. Luego de mantener abrazada a la hembra por algún tiempo, el macho inicia una serie de movimientos pélvicos sobre la hembra que está montando y cuando ésta hace a un lado su cola de entre las patas, es entonces cuando se presenta la cópula, durando entre 15 y 20 minutos (Figura 13).

5.- CONDUCTAS AGONISTICAS

a) Conductas agresivas sin contacto corporal

1. Amenaza Ofensiva. Se caracteriza por las gesticulaciones que un lobo realiza y consiste en arrugar la cara, principalmente entre la zona que queda

entre la nariz y los ojos, mostrando su dentadura y sus dientes caninos, también colocando sus orejas erectas y hacia adelante (Figura 14).

2. Ataque. Es un rápido arranque a distancia, donde el lobo que la realiza se encarrera con su cola en posición de imposición, (sobre el lomo) y se dirige tras de un lobo subordinado, que huye con la cola metida entre las patas.

3. Acecho. Es la postura que mantiene un lobo antes de atacar a otro, se exhibe cuando el animal que acecha mira a un subordinado, el agresor mantiene un poco agachada su cabeza, camina lentamente, con sus orejas hacia adelante, apuntando en dirección hacia el lobo que va a agredir.

4. Acoso. Cuando dos o más lobos en posturas impositivas y con amenazas ofensivas persiguen a un subordinado; se observó que los machos acosan a otros machos, mientras que las hembras lo hacen por separado.

5. Acorralamiento. Varios lobos en conjunto, rodean a un miembro subordinado del grupo y por medio de amenazas lo agreden, manteniéndolo en postura defensiva en un mismo sitio, es decir lo acorralan.

b) Conductas agresivas con contacto corporal

1. Imposición. Cuando un lobo dominante se acerca y se pega a un subordinado, el primero se coloca en posición transversal con respecto al de menor rango, con sus patas delanteras rígidas, su cola sobre el lomo y con sus orejas erectas, mientras que el lobo subordinado exhibe posturas sumisas y se retira lentamente del agresor (Figura 15).

2. Encima del contrario. Cuando un lobo subordinado esta echado o es tumbado por un agresor, este último se mantiene encima presionando con su cuerpo y/o patas al que se encuentra abajo de él, también se observan amenazas ofensivas.

3. Imposición por empujones. El lobo agresor empuja con el costado de su cuerpo el costado del lobo receptor, el cual va caminando pegado a él frotándole y/o rozándolo el cuello al mismo tiempo que dirige su cabeza de lado, mostrándole su cuello al agresor (Figura 16).

4. Patas delanteras sobre el lomo. El lobo agresor se acerca en postura impositiva a otro subordinado y en posición transversal sube sus patas delanteras sobre el lomo contrario, permaneciendo este quieto, hasta que el dominante lo empuja con sus patas delanteras para retirarse.

5. Tumbiar al oponente. Un lobo agresor golpea con la cabeza o cuerpo el costado de su oponente, el cual es derribado. En otras ocasiones se observó que el agresor presiona contra el suelo a su adversario, utilizando para esto su cuerpo o cabeza que cae sobre el agredido. Esta conducta se desarrolla con mucho ruido por parte de los involucrados.

c) Conductas agresivas con intento de mordida

1. Morder el hocico. Un lobo agresor en amenaza ofensiva, pelo del lomo erizado y gruñendo intenta morder a un subordinado, el cual se encuentra en posturas sumisas y responde abriendo el hocico y/o tirando leves mordidas al hocico y cara del agresor.

La conducta de morder el hocico, puede ser confundida con una conducta amistosa (tocarse los hocicos), para lo cual se debe observar muy bien los movimientos y posiciones de la cola y orejas de ambos animales, es mucho más confuso cuando el "morder el hocico" se exhibe con muy baja intensidad, ya que si aumenta la intensidad se hace muy clara la agresión.

2. Saltar y morder. Un lobo agresor de frente y dando pequeños saltos para intentar morder el hocico, cara o ancas de un subordinado, aunque en algunas ocasiones esta conducta puede terminar en una mordida severa.

3. Levantarse y morder. Esta conducta se exhibe cuando dos lobos inician un conflicto intenso, tanto el agresor como su contrincante se intentan morder, se levantan sobre sus patas traseras, abren sus hocicos y tratan de golpearse con las quijadas, también golpeándose las partes frontales de su cuerpo con sus patas delanteras. Esta conducta es acompañada de vocalizaciones ruidosas, gruñidos, piloerección etc. Se observa que un animal asume posturas impositivas y el otro posturas sumisas (Figura 17).

d) Conductas agresivas con mordida

1. Mordida. Un lobo agresor persigue y muerde a un lobo subordinado en cualquier parte del cuerpo, generalmente estas mordidas son efectuadas en las ancas y base de la cola del oponente, ya que no lo pueden atrapar, tumbar o acorralar. Al igual que las agresiones anteriores el efector mantiene su postura impositiva, amenaza y piloerección. Esta conducta es la etapa final de las agresiones clasificadas en los grupos anteriores.

2. Mordida Severa. Cuando el agresor logra atrapar al subordinado, lo muerde fuertemente, realizando un vigoroso movimiento lateral de cabeza; frecuentemente el animal castigado ha sido tumbado. El desarrollo de esta conducta lleva un mayor tiempo de castigo, ya que el animal que ataca se mantiene algún tiempo encima del agredido. Corresponde a la conducta agresiva con el valor más pequeño, es decir que en raras ocasiones se observó desarrollarse esta conducta.

e) Conductas Defensivas

1. Mantenerse a Distancia. Cuando un lobo es receptor de una agresión desde lejos, éste responde alejándose o manteniendo cierta distancia de por medio del agresor y evitando estar en esa área.

2. Amenaza Defensiva. Esta es una conducta muy parecida a la amenaza ofensiva, sólo que el lobo que la efectúa es un animal con rango inferior a su agresor, en el primero se observan las orejas caídas y pegadas a la cabeza, además con la cola metida entre las patas (Figura 18).

3. Huida. Es la acción que realiza un lobo al alejarse rápidamente de uno o varios agresores, el lobo que huye lo hace en posturas sumisas (Figura 19).

4. Mordida Defensiva. Un lobo subordinado es atacado y huye al tiempo en que se vuelve contra su atacante e intenta morderlo, llegando a morderle los hombros y cara del agresor, pero siempre manteniendo sus posturas sumisas.

5. Defensa contra la arremetida y mordida. Cuando un lobo dominante se presenta en actitud impositiva ante otro, el defensor responde agachándose un poco frente al agresor y dando pequeños saltos para morder levemente la cara u hocico del atacante y en algunas ocasiones golpea suavemente la cara del agresor con una pata delantera.

6. Morder Ruidosamente. Esta conducta corresponde a una inhibición de mordida, se realiza cuando los lobos están parados sobre sus patas traseras y el que se defiende abre mucho su hocico, golpeando con sus mandíbulas al atacante, presentándose vocalizaciones ruidosas entre ambos contendientes.

7. Defensa en Círculo. Cuando dos lobos, uno en imposición y otro en actitud defensiva dan vuelta en círculo sobre un punto imaginario, usualmente dan tres o cuatro vueltas muy lentas mirándose a los costados. Esta conducta ritualizada es acompañada de amenazas ofensivas y defensivas entre ambos contendientes. Esta exhibición termina por lo general cuando el animal en postura defensiva se retira. Esta conducta no desarrolla contacto corporal y algunos autores la llaman pelea simulada (Golani y Moran, 1983; Moran *et al.*, 1981; Moran, 1982).

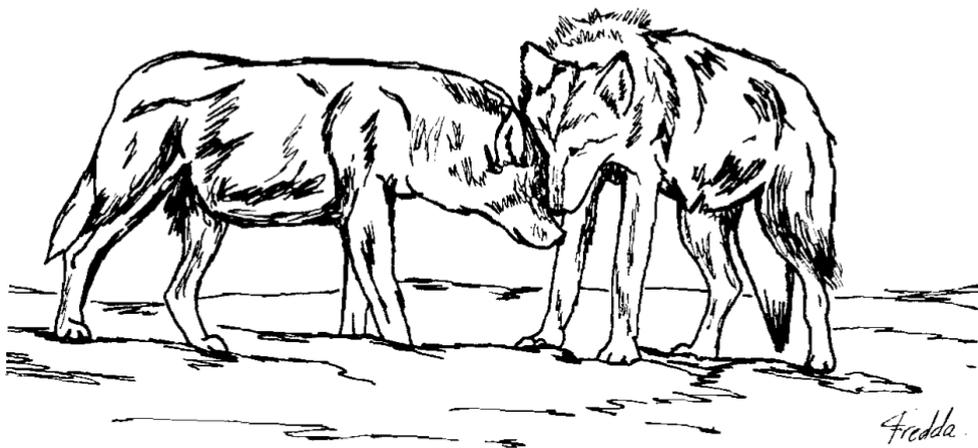


Figura 4
Toque de hocicos

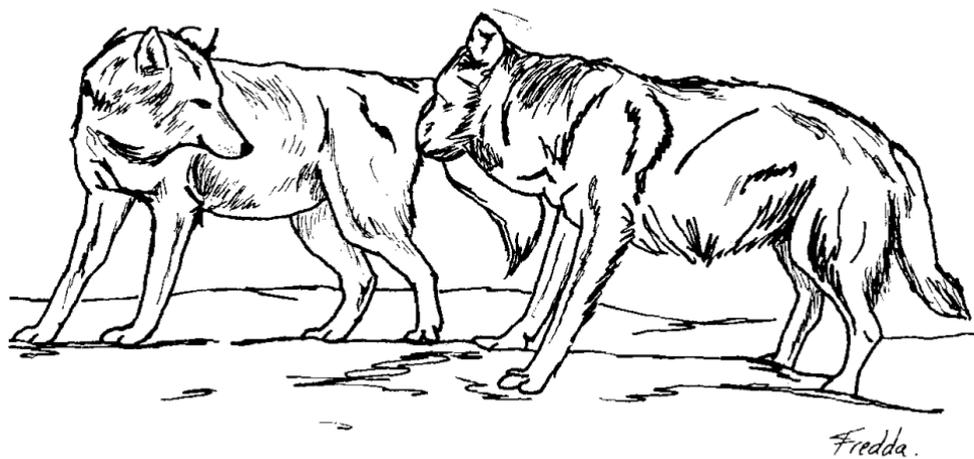


Figura 5
Olfateo anal

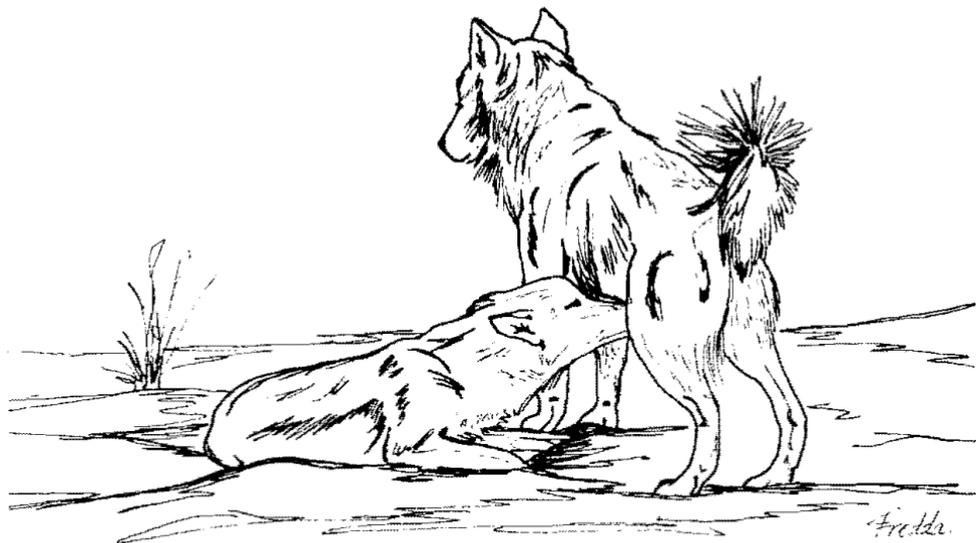


Figura 6
Olfateo de genitales



Figura 7
Sumisión activa



Figura 8
Sumisión pasiva

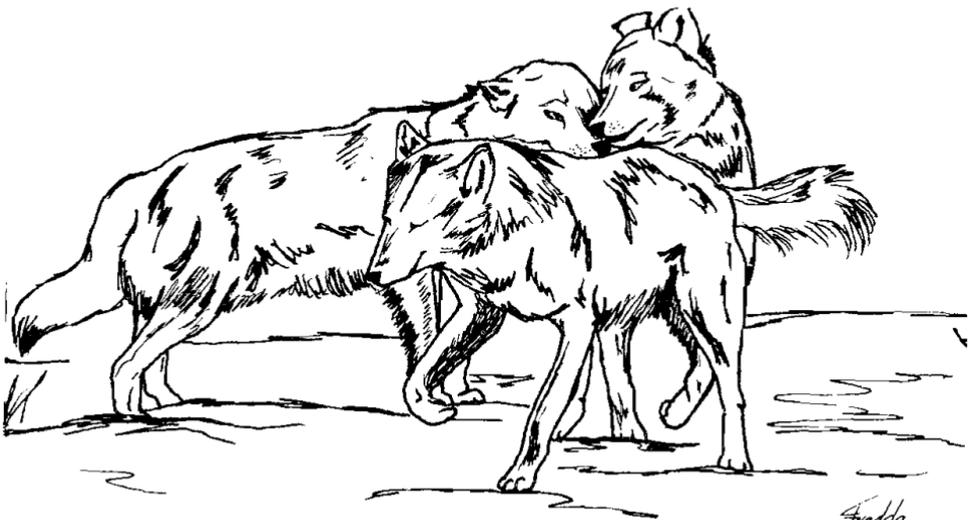


Figura 9
Sumisión de grupo

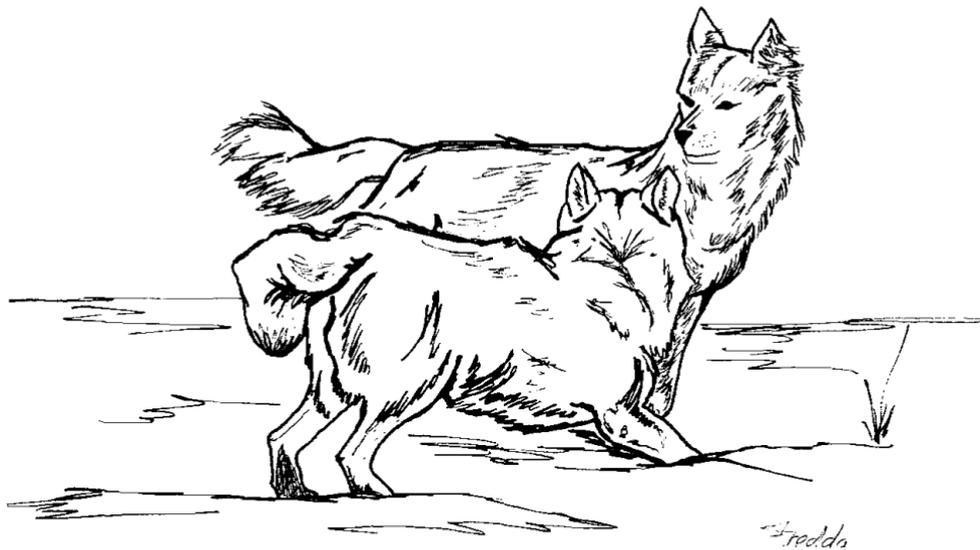


Figura 10
Solicitud de juego

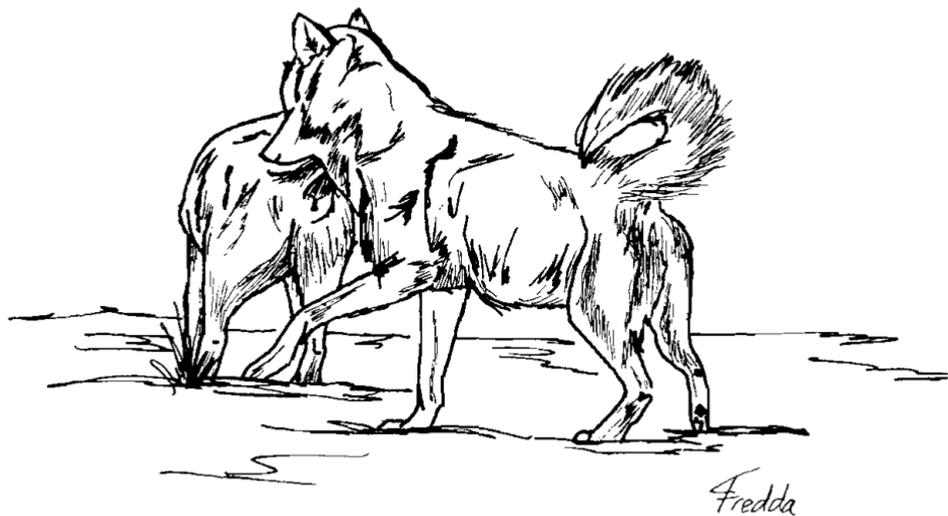


Figura 11
Cortejo

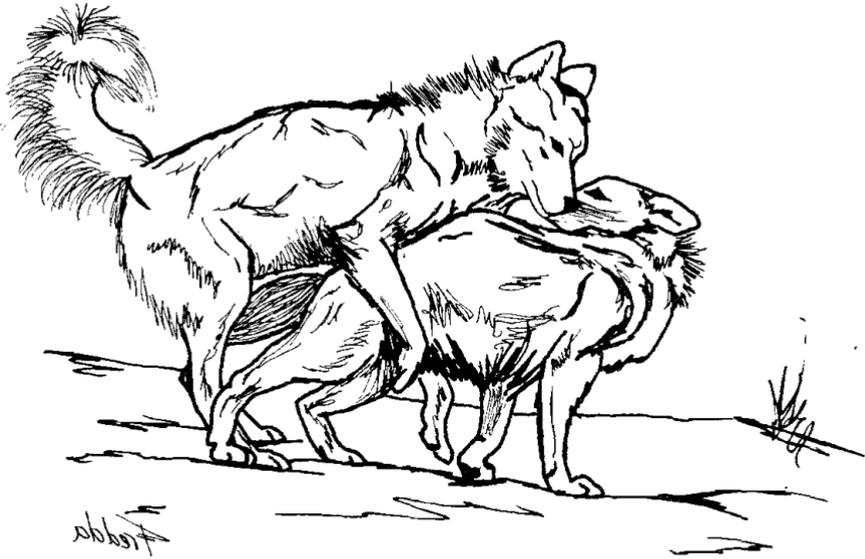


Figura 12
Monta

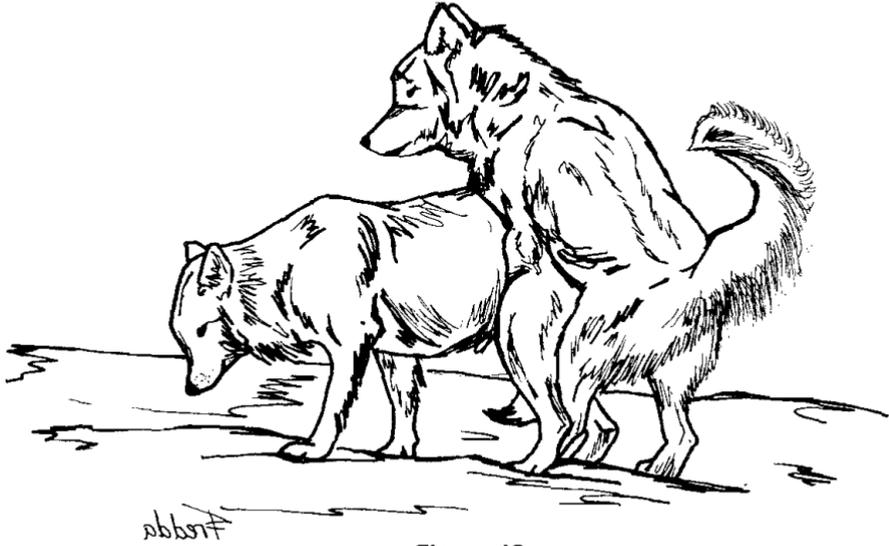


Figura 13
Cópula



Figura 14
Amenaza ofensiva

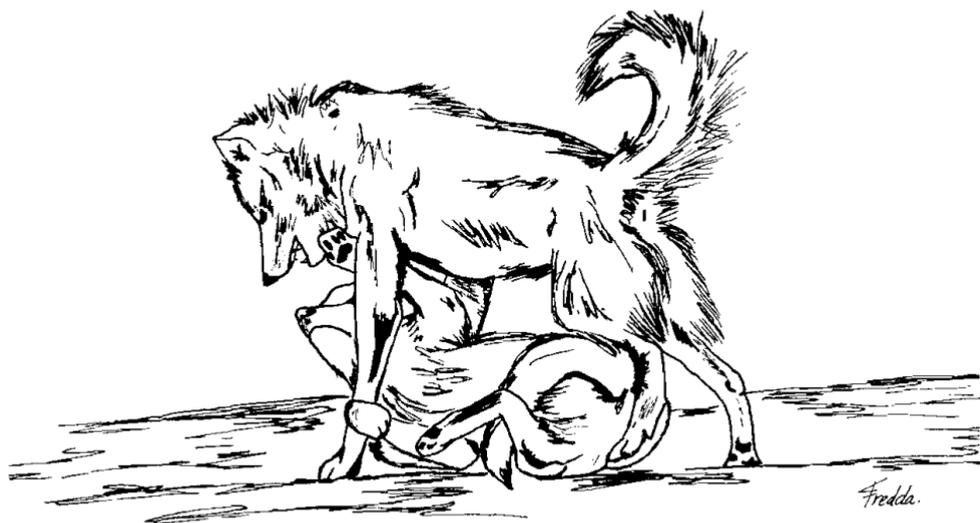


Figura 15
Imposición

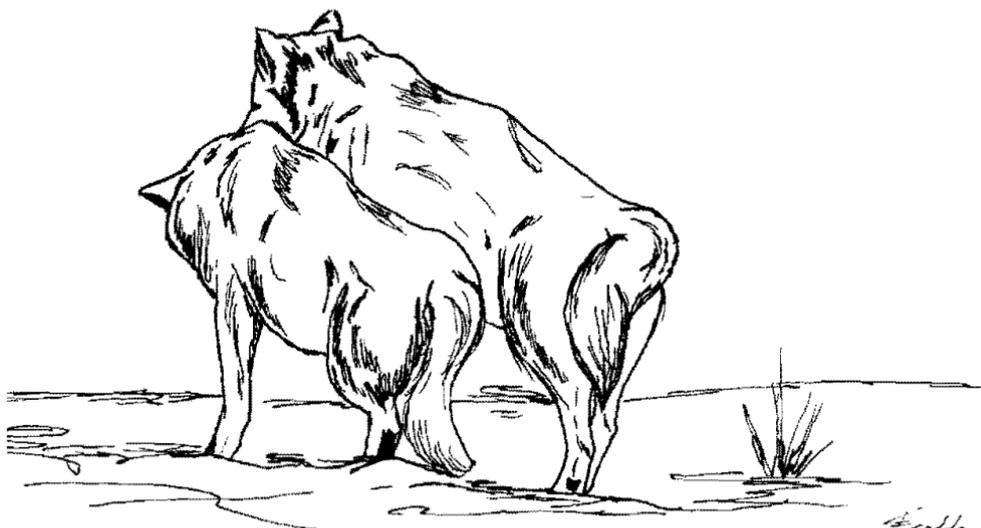


Figura 16
Imposición por empujones



Figura 17
Levantarse y morder

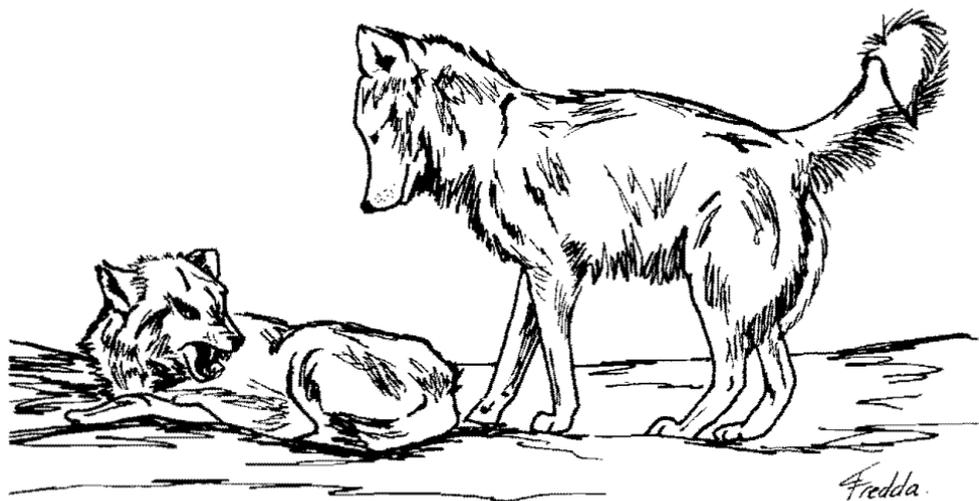


Figura 18
Amenaza defensiva

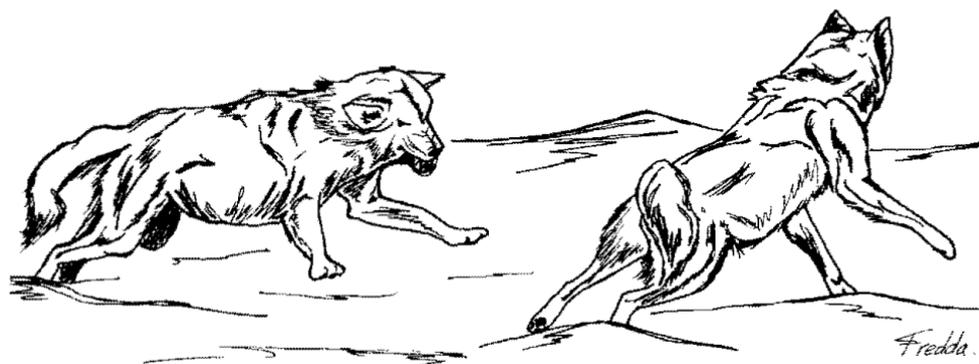


Figura 19
Huida