



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPORTAMIENTO SEXUAL DE 13 PAREJAS DE
LOBO MEXICANO (*Canis lupus baileyi*) EN
CAUTIVERIO DURANTE 4 TEMPORADAS
REPRODUCTIVAS (2000-2004)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

JOSÉ CARLOS SÁNCHEZ FERRER

TUTOR

M EN C. JUAN ARTURO RIVERA REBOLLEDO

COTUTOR

PH D. FRANCISCO AURELIO GALINDO MALDONADO

2007



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno Sánchez Ferrer José Carlos 56 53 83 28 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 086307224
2. Datos del tutor M en C Juan Arturo Rivera Rebolledo
3. Datos del cotutor Ph D Francisco Aurelio Galindo Maldonado
4. Datos del sinodal 1 Biol. Rita Virginia Arenas Rosas
5. Datos del sinodal 2 M en C Sabel Rene Reyes Gómez
6. Datos del sinodal 3 MVZ Guillermo Ignacio Islas Y Donde
7. Datos del trabajo escrito Comportamiento Sexual de 13 Parejas de Lobo Mexicano (<i>Canis lupus baileyi</i>) en Cautiverio Durante 4 Temporadas Reproductivas (2000-2004) 96 p 2007

Agradecimientos

A la Dirección General de Zoológicos de la Ciudad de México por permitirme y facilitarme la realización del presente trabajo; a todo el personal de los Zoológicos de Chapultepec, San Juan de Aragón, y Los Coyotes, que colaboraron incondicionalmente en su elaboración.

Al M en C. Juan Arturo Rivera Rebolledo y al Ph D. Francisco Aurelio Galindo Maldonado por aceptar dirigir el proyecto.

Al Instituto Nacional de Psiquiatría por permitir el asesoramiento del grupo de investigadores especialistas en comportamiento del Laboratorio de Cronoecología y Etología Humana, integrado por el Dr. Jairo I. Muñoz, Dra. Ana Ma. Santillán, y la Biol. Rita V. Arenas, gracias por su desinteresada e incondicional amistad, por su apoyo y consejo para que este trabajo culminara con un buen fin.

A los profesores M en C. S. Rene Reyes G. y Guillermo Islas Y Donde integrantes del honorable jurado, por sus sugerencias y observaciones.

Dedicatorias

A mis padres Luz Ma. Ferrer V. y Cornelio Sánchez G., gracias por su sacrificio, paciencia, y por los valores que me inculcaron.

A mis abuelos Eva V. y Roberto F., en su memoria, gracias por el cariño que me brindaron, por la mejor infancia que un niño pudo desear.

A mis hermanos Roberto, Oscar y Miguel, gracias por su apoyo en los buenos y malos momentos de mi vida.

A mis sobrinos Oscar, Roberto, Diego y Renata, gracias por los momentos de felicidad y alegría que me han regalado.

A mis tíos, tías, primos y amigos, por su incondicional afecto.

*El Lobo Mexicano es en gran parte una tradición del país,
como la serpiente emplumada, y se demostraría tener muy poco espíritu
si no pudiera encontrarse por lo menos un lugar en México donde
pueda sobrevivir a salvo de la persecución incesante de los ganaderos.*

A. S. Leopold, 1959.

Índice

Introducción	1
Antecedentes	4
Clasificación Taxonómica	4
Características Generales	5
Distribución Histórica	9
Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano	10
Situación Actual del Lobo Mexicano	15
Reproducción	18
Comportamiento	23
Generalidades	23
Comportamiento Reproductivo	27
Objetivos	34
Objetivo General	34
Objetivos Específicos	34
Hipótesis	35
Justificación	35
Metodología	36
Sujetos y Localización	36
Procedimiento	37
Análisis Estadístico	39
Resultados	40
Discusión	56
Conclusión	77
Literatura Citada	79
Anexos	88

Introducción

México está localizado en la intersección de dos zonas biogeográficas: la Neártica y la Neotropical, dotándolo un doble conjunto de especies, lo que permite que tenga una diversidad biológica extraordinaria, pues en su territorio habita una de cada diez especies de plantas y animales conocidas, por lo que se le considera un país megadiverso. Ocupa el tercer lugar en biodiversidad, después de Indonesia y Brasil. Nuestro país ocupa el primer lugar en reptiles y anfibios con más de 1100 especies, el tercero en mamíferos con 529 especies, el cuarto en plantas vasculares con 22000 especies y el onceavo en aves con 1050 especies. Otra característica sobresaliente es el elevado porcentaje de especies endémicas. Las especies endémicas incluyen el 9% de las aves, 30% en mamíferos, 50% de los reptiles y 64% de los anfibios (Ceballos 1993, Ceballos y Eccardi 2003).

Cientos de miles, tal vez millones, de especies se encuentran en peligro de extinción, en un fenómeno sin precedente desde la aparición del ser humano. Esta crisis, considerada uno de los problemas ambientales más importantes de la actualidad, tiene su origen fundamental en el crecimiento de la población humana, con demandas crecientes de recursos naturales como tierra, agua, petróleo y otros productos y una enorme acumulación de desechos nocivos. La situación de la fauna y flora mexicana es sumamente precaria, ya que alrededor del 25% de todos los vertebrados del país, se encuentran en algún grado de riesgo (Ceballos 1993, Ceballos y Eccardi 2003). Entre las especies en peligro de extinción se encuentra el Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). El programa de control de depredadores en los años 50's llevado a cabo por los gobiernos de los Estados Unidos de América y México para defensa de la ganadería principalmente, hizo uso de algunos métodos "efectivos" como por ejemplo la utilización del veneno 1080 (Monofluoracetato

de Sodio) como control de los lobos (Villa 1960, McBride 1980, Treviño 1994, Ceballos y Eccardi 2003). Al final de los 50's se informaba como causa de estos programas que el suroeste de los Estados Unidos de América se consideraba libre de lobos residentes (Treviño 1983, 1994, PREP 2000, Ceballos y Eccardi 2003).

Estudios realizados a finales de los 40's ya señalan una notable reducción de la distribución original del Lobo Mexicano (Leopold 1965). Para finales de los 70's la población fue estimada en 50 individuos en vida libre en nuestro país (McBride 1980), y para principios de los 80's basados en reportes de autoridades de México y E. U. A. indican una población menor a los 20 individuos (Treviño 1983). Por tales causas el interés actual por el estudio del lobo responde a uno de los problemas ecológicos prioritarios de la humanidad: la extinción de las especies. En consecuencia el Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) ha sido considerado y "protegido" por las leyes de México desde 1974 y por la legislación Americana desde 1976 (Pimlott 1975, Ames 1982, Treviño 1983). Bajo estas circunstancias a finales de los 70's se estableció un programa conjunto México-E. U. A. de reproducción en cautiverio, para lo cual se decidió capturar el mayor número posible de ejemplares en vida libre residentes en nuestro país.

Por otra parte se sabe que los animales silvestres confinados al cautiverio frecuentemente no se reproducen de forma óptima (Wildt 1989, Lindburg y Fitch-Snyder 1994). Por lo cual, es necesario conocer los complejos mecanismos que rigen la reproducción, si se ha de manejar la sobrevivencia a largo plazo de las especies amenazadas por la extinción (Wildt 1989, Ballou 1992). Las fallas reproductivas han sido un problema común en los esfuerzos para preservar al Lobo Mexicano en cautiverio, poco se conoce de

la conducta reproductiva de la subespecie e iniciada la época reproductiva, no se conoce ni la secuencia ni la frecuencia de los eventos relacionados a esta, que nos pudieran indicar el éxito reproductivo (Rivera 2003). Dentro de los Planes de Supervivencia de las Especies (SSP) como el del Lobo Mexicano, los programas reproductivos se basan en la caracterización genética y demográfica de la camada progenitora, intentando identificar los mejores candidatos desde estos puntos de vista para la reproducción (Lindburg y Fitch-Snyder 1994). Por consiguiente la distribución de los individuos entre las instituciones participantes en el SSP del Lobo Mexicano se basa en estas características. Sin embargo, en muchas ocasiones no se toman en cuenta otro tipo de características relacionadas con la biología reproductiva de la especie, como puede ser el aspecto conductual siendo común la conformación de parejas no compatibles en las cuales la conducta de cópula no es observada (Rivera 2003).

Es verdad que se han obtenido algunos logros en base al programa de reproducción en cautiverio, pero también es verdad que el riesgo de extinción de la subespecie persiste al no poder contar con una población genéticamente variada, demográficamente estable y con un potencial reproductivo óptimo.

Antecedentes

Clasificación Taxonómica

El Lobo (*Canis lupus*) es un mamífero del orden de los carnívoros, perteneciente a la familia de los canidos, él cual comparte el genero con el Coyote (*Canis latrans*) y con el Lobo Rojo (*Canis rufus*) en Norteamérica.

Reino.....Animal
Phylum.....Chordata
Subphylum.....Vertebrata
Clase.....Mammalia
Subclase.....Theria
Infraclasse.....Eutheria
Orden.....Carnivora
Suborden.....Fissipedia
Infraorden.....Arctoidea
Familia.....Canidae
Genero.....Canis
Especie.....*Canis lupus*
Subespecie.....*Canis lupus baileyi*

Obtenida de Fox (1975), Vaughan (1986), y Wilson y Reeder (1993).

Fig. 1. Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*)



Características Generales

El *Canis lupus baileyi* es la subespecie de *Canis lupus* más pequeña de Norte América. Sus medidas varían entre los 130 cm y los 180 cm del hocico a la cola; la altura a la cruz va de 60 cm a 80 cm; las orejas son grandes en promedio 110 mm, gruesas y redondeadas en la punta. Las patas son grandes y los cojinetes anchos con una superficie promedio de 100 mm x 85 mm, la cola es proporcionalmente larga (25 a 45 cm) y está cubierta por pelo largo no muy denso. Los machos adultos tienen un peso promedio de 33 Kg., que varía de los 28-38.5 Kg., mientras que las hembras pesan en promedio 27 Kg, variando en un rango de 22.9-31.4 Kg. Los colores predominantes en esta subespecie son ante o leonado (ocráceo) pálido amarillo sucio con sombreados negros en el pelo de la espalda y en las partes superiores de los flancos; la garganta suele mostrar un collar de color negro dado por las puntas de los pelos de color oscuro. Una buena parte de la cabeza tiene áreas entremezcladas de negro sobre un fondo ante grisáceo.

Poseen largas y fuertes extremidades que están bien adaptadas para correr por largas distancias y son capaces de recorrer cientos de kilómetros en pocos días. Es notable la longitud relativamente grande de sus patas comparada con la del resto del cuerpo; se sostiene en una posición elongada con las piernas semirígidas, sus patas están bien desarrolladas con cinco dedos en las delanteras y cuatro en las traseras con uñas no retractiles. La estructura esquelética de la pata está adaptada para reducir el impacto de su peso. La huella del lobo posee un cojinete y 4 dedos con garras, la huella de la mano es más grande en comparación con la de la pata. Las patas son de color blanco amarillento en la parte posterior de las patas traseras; en las patas anteriores existe una línea angosta rojiza o más oscura de pelos negros y grises que forman una marca conspicua. La cola también es

de color ante u ocráceo amarillento con pelos negros en la parte superior dorsal y sobre todo en el extremo. Sus ojos y visión están bien desarrollados, al igual que los sentidos del olfato y oído (McBride 1980, Almaraz 1991, PREP 2000).

El cráneo es parecido a otros lobos, con la diferencia que es más pequeño y delgado por lo que su rostro es más fino; posee una mandíbula y fosas orbitales de gran grosor. Una característica notable del *Canis lupus baileyi* es el ancho y tamaño del hueso zigomático (Weber 1989, McBride 1980). Ver Anexo 1 Medidas del cráneo del *Canis lupus baileyi*.



Fig. 2. Cráneo del Lobo Mexicano

Los cánidos tienen una dentadura la cual consta de 42 piezas, 20 piezas en la mandíbula superior y 22 en la inferior, cuya formula dentaria es: $2(I \frac{3}{3}; C \frac{1}{1}; PM \frac{4}{4}; M \frac{2}{3}) \times 2 = 42$. Los incisivos están ligeramente curvados hacia dentro y situados entre los caninos; son usados para asir las presas y desprender de ellas piezas de tejido, los 4 dientes caninos son los más desarrollados. Los dientes caninos inferiores están colocados de tal modo que encajan con los huesos de entre los correspondientes a la mandíbula superior cuando la boca se cierra, en la hendidura en la arcada dentaria entre los incisivos, los caninos y los dientes de la mejilla, llamada diastema o espacio interdental. Los premolares y molares completan la dentición de los cánidos los cuales les sirven para romper y triturar. Los últimos premolares superiores y los primeros molares inferiores se denominan dientes

sectoriales o carnasiales (Almaraz 1991, Sisson y Grossman 1994, Birchard y Sherding 1996, PREP 2000).

Los depredadores son parte importante de las cadenas tróficas, ya que son reguladores naturales de las poblaciones de herbívoros. La estrategia de conservación consiste en elegir como especies prioritarias a depredadores máximos, ya que al abarcar una especie en particular se benefician muchas otras, las que precisamente constituyen los peldaños tróficos directos e indirectos que llevan hasta la cúspide energética representada por el depredador máximo, este “efecto sombrilla” consiste entonces en que, si los esfuerzos son enfocados a la recuperación de la especie de uno de los depredadores máximos, forzosamente dichos esfuerzos deberán incluir aquellos que directamente garanticen la presencia sana, abundante y diversa de los herbívoros y por tanto, también de las plantas de las que se alimentan estos herbívoros (PREP 2000).

El Lobo Mexicano juega un papel importante como depredador, por lo que el regreso de esta especie a su estado silvestre será de un gran beneficio para la conservación y enriquecimiento de la biodiversidad de los ecosistemas de los que un día fue arrebatado. Los hábitos alimenticios del Lobo Mexicano al igual que otros depredadores, se determinan por su organización social y el número de individuos que conforman la manada. Se ha observado que la estación del año y la disponibilidad de presas, influyen también en sus hábitos alimenticios. La dieta normal del Lobo Mexicano incluye principalmente algunos animales nativos como jabalíes, berrendos, borregos silvestres, conejos y muchos roedores. Otras presas que incluye en su dieta son venado bura, venado cola blanca, pecaríes y guajolotes silvestres, aunque también acostumbran a comer algo de vegetación, insectos y

pequeños mamíferos (Jiménez 2002). El Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano abarca a todas las formas vivientes (desde plantas hasta depredadores). Por tal motivo la conservación del Lobo Mexicano traerá consigo la conservación de comunidades enteras del bosque templado, desierto y los pastizales silvestres de las regiones del Norte de México asociados a las cadenas de montañas de las Sierras Madre Oriental y Occidental (PREP 2000).

Distribución Histórica

El hábitat del Lobo Mexicano corresponde a bosques templados de pino, encino y en los pastizales del Norte de México. Su distribución original incluyó gran parte del Sur de los Estados Unidos de América (Arizona, Nuevo México y Texas) y en México (Fig. 3) se extendía entre las dos grandes cadenas montañosas (Sierras Madres Oriental y Occidental) por los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, San Luis Potosí, el Bajío hasta la Meseta Central en el Valle de México (Eje Neovolcánico) llegando incluso hasta Oaxaca (Young y Goldman 1944, Baker y Villa 1959, Cahalane 1964, Leopold 1965, Hall y Nelson 1981, PREP 2000).



Fig. 3. Distribución original del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*)

Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano

A mediados de los 70's autoridades de E. U. A. y México coinciden en la necesidad de preservar al Lobo Mexicano. En 1976 el Lobo Mexicano fue incluido en la lista de especies amenazadas del "Acta de Especies en Peligro" de E. U. A., por tal motivo las autoridades Norteamericanas iniciaron un Programa de Recuperación y como consecuencia se firma un acuerdo con el Gobierno Mexicano para capturar algunos ejemplares en el territorio nacional y poder iniciar un Programa de Reproducción en Cautiverio y de este modo poder incrementar su número y una futura reliberación en sus áreas de distribución original. Para tal motivo la US Fish and Wildlife Service (USFWS) en 1977 contrató al famoso trampero de lobos Roy McBride, resultado de esta iniciativa se capturaron cinco ejemplares de Lobo Mexicano en los Estados de Durango y Chihuahua, 4 machos y 1 hembra gestante. Estos individuos fueron instalados en el Zoológico del Arizona-Sonora Desert Museum para comenzar con su reproducción en cautiverio (Siminski 1998, PREP 2000, Moctezuma 2003, Moctezuma *et al.* 2004).

Solamente dos de los cuatro machos capturados se pudieron reproducir con la única hembra capturada y uno de ellos por los estudios de análisis genéticos se comprobó que era su hijo. Como la hembra en un inicio se capturo preñada por otro lobo nunca capturado, su descendencia sí contribuyo genéticamente al Programa de Reproducción, por lo que la única hembra capturada junto con el macho capturado no emparentado con ella y el macho nunca capturado se consideran los 3 fundadores (2:1) del denominado "Linaje McBride" (L-McB) el cual durante varios años se considero como el único linaje certificado para el Programa de Reproducción en Cautiverio.

Con el aporte de los avances en los estudios de la genética y con la finalidad de inyectar mayor variabilidad genética al programa, en 1995 fue aprobada la incorporación de dos linajes diferentes de los cuales se dudaba su pureza. El “Linaje Ghost Ranch” (L-GR), que procede de individuos cautivos en Estados Unidos pero que deriva de 2 fundadores (1:1) capturados en libertad en 1959 y 1961; y el “Linaje San Juan de Aragón” (L-SJA) procedente de individuos cautivos en México en el Zoológico de San Juan de Aragón pero que también deriva de 2 fundadores (1:1) de los cuales se desconoce su origen, pero se considera que no están relacionados con los otros dos linajes (Newton 1995, PREP 2000, Moctezuma *et al.* 2004, Siminski 2006). Recientemente se ha añadido un cuarto linaje, llamado “Linaje Abierto” que esta formado por los individuos provenientes de la cruce de estos tres linajes entre sí.

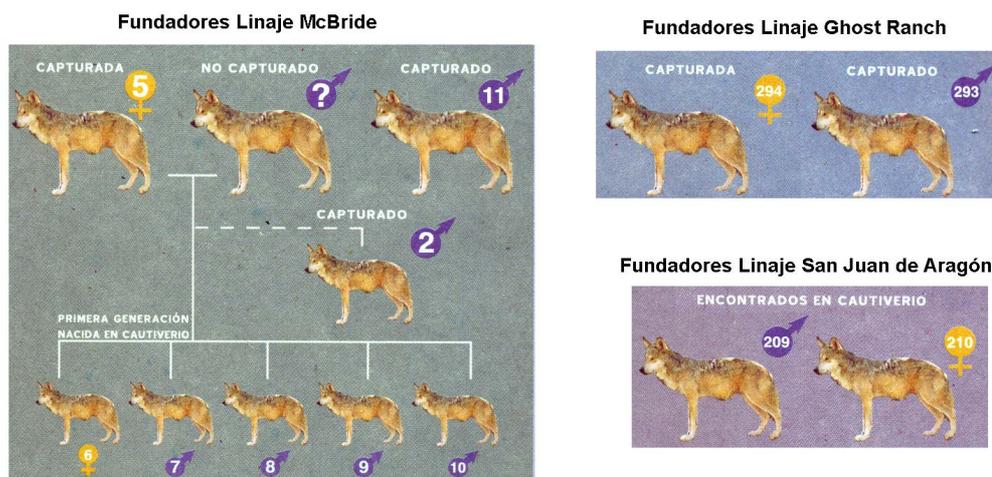


Fig. 4. Cuadro de Linajes del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*)
Modificado de Moctezuma *et al.* (2004)

Desde el inicio del proyecto hubo la necesidad de certificar y organizar toda la información de los fundadores y su descendencia en un Libro Genealógico Internacional o Internacional Studbook con la finalidad de tener un registro estricto de donde procedía cada individuo, por lo que en este libro se cataloga a cada individuo por un número secuencial, al

cual se anexan los datos de: sexo, fecha de nacimiento, padre, madre, lugar de nacimiento, lugar y fecha de ubicación, y nombre entre otros.

Bajo ninguna circunstancia se debe buscar el apareamiento de animales ajenos al Programa de Reproducción con los Lobos Mexicanos certificados en el Studbook, ni el apareamiento aleatorio de los individuos. La cruce de Lobos Mexicanos certificados sólo deberá ocurrir con la aprobación del grupo de manejo del SSP y el Subcomité de Reproducción en Cautiverio (Newton 1995, PREP 2000). En el caso del Lobo Mexicano los datos de los individuos son ingresados al modelo SPARKS, que es sobre el cual se basan las decisiones del Programa de Reproducción en Cautiverio del Lobo Mexicano. Tomando en cuenta principalmente la estrategia de alcanzar y mantener el máximo polimorfismo posible lo cual involucra el establecimiento de criterios en base al Índice de Parentesco Medio (en inglés Mean Kinship). El Índice de Parentesco Medio es un indicador de la relación que cada individuo del grupo tiene con respecto al resto. Se toman en cuenta las distancias genéticas; para cada individuo con respecto de todos los demás y se realiza un promedio, así este promedio diría cuan cercano es el individuo en cuestión de todo el grupo. Este modelo contiene la información de los animales considerados fundadores, así como la de los subsecuentes descendientes (Hendrick 1995, PREP 2000).

El programa SPARKS realiza los cálculos necesarios y brinda entre otras cosas, una estimación acerca de los mejores apareamientos en función de los criterios establecidos por los modelos; es decir el alejamiento de la endogamia y la persecución del máximo polimorfismo. En 1996 el SSP estableció los principales criterios que se deben seguir para

tomar decisiones sobre los apareamientos entre Lobos Mexicanos. Estos son tomados en orden jerárquico:

- 1) Los candidatos deben tener los menores valores del índice de parentesco medio.
- 2) La relación de ancestría entre ellos debe ser la más alejada posible.
- 3) Los factores de viabilidad biológica, tales como la edad de la pareja, su compatibilidad conductual y el estado general de salud de ambos deben garantizar el éxito reproductivo. Así como el buen manejo zootécnico por parte de la institución donde se aloja la pareja.
- 4) Las características conductuales de ambos deben ser consideradas normales dentro de las circunstancias de cautiverio.
- 5) Los aspectos logísticos involucrados en el apareamiento propuesto, como la distancia entre las instalaciones donde se hallan los ejemplares, los problemas de transporte de los mismos, los trámites de permisos y las instalaciones de los sitios propuestos para la ubicación de la futura pareja.

Los dos primeros criterios se basan, en los modelos de genética de poblaciones, y la decisión consiste en la elección de las parejas cuyo coeficiente de endogamia sea lo más pequeño posible. Los estudios de genética realizados a ejemplares vivos de Lobos Mexicano, se muestra que el ADN microsatelital de *Canis lupus baileyi* posee patrones únicos perfectamente diferentes a los de otras subespecies de Lobo Gris, por lo que el estatus taxonómico esta perfectamente establecido. Siendo esta la principal razón para que los científicos especialistas en Lobos declararan al Lobo Mexicano como “La necesidad de más alta prioridad para la conservación de Lobos en el mundo” (PREP 2000).

En 1997 el Gobierno Federal Mexicano por medio de la Dirección General de Vida Silvestre del Instituto Nacional de Ecología de la SEMARNAP, publicó el Programa de Conservación de la Vida Silvestre y diversificación productiva en el Sector Rural 1997-2000, donde uno de los Proyectos de Recuperación considerados en el Programa de Conservación de la Vida Silvestre fue el del Lobo Mexicano. Promoviendo la creación del Subcomité Técnico Consultivo para la Recuperación del Lobo Mexicano, actuando como órgano de asesoría, consulta, coordinación y apoyo técnico al Gobierno Federal sobre las estrategias que deben desarrollarse para la recuperación y conservación del *Canis lupus baileyi*, así como también para la futura liberación en áreas adecuadas con el fin de tener de nuevo poblaciones en vida silvestre en nuestro país. Este Subcomité actualmente trabaja conjuntamente en el proyecto binacional con los E. U. A. De acuerdo con los lineamientos estratégicos del Proyecto, éste se desarrolla en 5 áreas:

- 1) La reproducción en cautiverio.
- 2) La búsqueda, prospección y manejo de especímenes en vida libre.
- 3) La educación ambiental y la concertación con la sociedad y la difusión.
- 4) El involucramiento de instituciones académicas y de educación superior en el soporte científico y técnico del desarrollo ecológico del proyecto.
- 5) La búsqueda y el acopio de apoyos financieros (PREP 2000).

Situación Actual del Lobo Mexicano

De las 32 subespecies de *Canis lupus* que están reconocidas en el mundo, casi la mitad está consideradas extintas. De estas 32, 24 corresponden a Norteamérica de las cuales 8 se consideran extintas, 10 en peligro de extinción y las restantes o bien se consideran “estables” o no se ha estudiado su situación actual (Young y Goldman 1944, Cahalane 1964, Mech 1970, Pimlott 1975, Hall y Nelson 1981). Para México están consideradas dos subespecies, la occidental *Canis lupus baileyi*, en inminente peligro de extinción y la oriental *Canis lupus monstrabilis*, hoy extinta (Young y Goldman 1944, Mech 1970, Weber 1988, 1989).

La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES), la cual regula el comercio de especies, productos y subproductos de flora y fauna silvestres nacionales y exóticas amenazadas y en peligro de extinción, a través de la expedición de permisos para su importación, exportación y reexportación, como estrategia para la conservación y aprovechamiento de las mismas. Los criterios de conservación y protección bajo los cuales se reglamenta la CITES, se reflejan en sus Apéndices I, II y III donde se enlistan las especies de flora y fauna en estatus definidos de riesgo. Esta clasificación se basa en conceptos biológicos y comerciales relativos a cada especie:

Apéndice I.- Se prohíbe el comercio internacional, salvo si la importación se efectúa con fines no comerciales.

Apéndice II.- El comercio internacional de estas especies está reglamentado de manera a no poner en peligro su supervivencia.

Apéndice III.- Se permite el comercio internacional bajo determinadas condiciones.

CITES clasifica al Lobo Mexicano en el Apéndice II donde se encuentra las especies consideradas amenazadas de extinción.

Las leyes mexicanas debido a la necesidad de determinar las especies y subespecies de flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y sus endemismos, para establecer las regulaciones que permitan protegerlas, conservarlas y desarrollarlas, publicó la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, esta clasifica a las diferentes especies y subespecies en categorías de riesgo:

1. Probablemente extinta en el medio silvestre. Aquella especie nativa de México cuyos ejemplares en vida libre dentro del territorio nacional han desaparecido, hasta donde la documentación y los estudios realizados lo prueban y de la cual se conoce la existencia de ejemplares vivos, en confinamiento o fuera del territorio mexicano.
2. En peligro de extinción. Aquellas especies cuyas áreas de distribución o tamaño de sus poblaciones en el territorio nacional han disminuido drásticamente poniendo en riesgo su viabilidad biológica en todo su hábitat natural, debido a factores tales como la destrucción o modificación drástica del hábitat, aprovechamiento no sustentable, enfermedades o depredación, entre otros.
3. Amenazadas. Aquellas especies o poblaciones de las mismas, que podrían llegar a encontrarse en peligro de desaparecer a corto o mediano plazo, si siguen operando los factores que inciden negativamente en su viabilidad, al ocasionar el deterioro o modificación de su hábitat o disminuir directamente el tamaño de sus poblaciones.
4. Sujetas a Protección Especial. Aquellas especies o poblaciones que podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad,

por lo que se determina la necesidad de propiciar su recuperación y conservación o la recuperación y conservación de poblaciones asociadas.

5. Especie endémica. Aquella cuyo ámbito de distribución natural se encuentra circunscrito únicamente al territorio nacional y las zonas donde la Nación ejerce su soberanía y jurisdicción.

La NOM-059-ECOL-2001 clasifica al Lobo Mexicano en la categoría de “probablemente extinto en el medio silvestre” (SEMARNAT 2007).

Actualmente como resultado de el Programa de Reproducción en Cautiverio, se puede contar con una población aproximada hasta Julio del 2006 de 324 individuos registrados en el Studbook, la mayoría de esta población se mantiene en condiciones de cautiverio y semicautiverio en las diferentes instituciones participantes en el Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano en E.U.A. y México; una representación de aproximadamente 25 individuos de esta población se encuentran en vida libre en la Blue Range Wolf Recovery Area (BRWRA) de Arizona y Nuevo México en los E.U.A. como resultado del Plan de Reintroducción implementado a partir de 1997, aunque existe en esta área una pequeña población fluctuante que no se encuentra registrada en el Studbook, ya que en este sólo se encuentran los individuos debidamente identificados (Siminski 2006). Sin embargo, esta población deriva de pocos fundadores lo que ha provocado una alta consanguinidad.

Reproducción

La información existente de la conducta, biología, fisiología reproductiva en el Lobo Mexicano, esta basada sobre observaciones e investigaciones hechas en cautiverio y semicautiverio, debido a su extinción en vida libre (Bernal 1989). El sistema reproductivo de los cánidos posee muchas características que son inusuales y únicas entre los mamíferos (Asa y Valdespino 1998).

El impulso de aparearse no ocurre en los lobos hasta que ellos están próximos a los 22 meses de edad, ya que es el momento en el cual ocurre la primera ovulación y la primera producción de esperma; aunque este puede presentarse antes o después de este período por factores de dominancia y estrés social. La madurez sexual puede presentarse más temprano en las hembras que en los machos (Mech 1970, Newton 1995, Asa y Valdespino 1998, Lyndaker y Servín 1998).

Las hembras de lobo son monoéstricas estacionales y la época reproductiva es de Diciembre a Abril en cautiverio, el estro se presenta durante los meses de Febrero y Marzo (Bernal 1989, Aguilar 1992, Newton 1995, Lyndaker y Servín 1998, Rivera 2003). Ellas atraen a los machos por su conducta y su olor. Sin embargo, se ha observado que las hembras bajo una misma latitud y condiciones de alojamiento y manejo pueden entrar en estro en diferentes meses, unas en Febrero otras en Marzo siendo la presentación anual de sus estros durante el mismo mes (Asa 1998). El estado reproductivo de las hembras generalmente no es fácil de detectar, debido al corto periodo en que la hembra está en estro, y no siempre se observa el agrandamiento de los pezones o la descarga vaginal que incluya manchas de sangre en la región (Lyndaker y Servín 1998).

Las etapas del ciclo estral en los canidos se caracterizan por:

Proestro: Etapa que se caracteriza por un crecimiento folicular previo a la receptividad sexual. Se extiende desde la aparición del sangrado vaginal, inicialmente la hembra se torna agresiva hasta una fase tardía de la etapa momentos antes de la aceptación del macho. Ocurre congestión de todo el aparato genital, edema y tumefacción de la vulva, acompañada de secreciones sanguinolentas procedentes del útero y micción más frecuente. En esta etapa se lleva a cabo el desarrollo folicular, por efecto de la hormona folículo estimulante (FSH) y los estrógenos alcanzan su nivel más alto hacia final del mismo (Galina *et al.* 1986, Martínez 2001). En el proestro no siempre se observa un sangrado aparente que marque el inicio del ciclo estral; lo cual ha sido reportado también en el Lobo Mexicano (Rivera *et al.* 1992). Como se sabe el sangrado no es un signo 100% confiable, porque puede ocurrir un celo silencioso. La duración es variada: en diferentes lobas alojadas en México se han reportado un rango de 14 a 25 días (Rivera *et al.* 1992), mientras que Asa y Valdespino (1998) reportan un rango de 6 semanas en lobas en los E. U. A. La literatura da un promedio para lobos cautivos de 15.7 ± 1.6 días (Seal *et al.* 1979). Sin embargo, en lobos silvestres, esta fase puede sobrepasar los 45 días (Young y Goldman 1944), y basado en los cambios celulares en la vagina, este puede durar 60 días (Packard 2003). En la citología vaginal exfoliativa se pueden observar: células parabasales, intermedias, eritrocitos, neutrófilos y algunas células superficiales durante el proestro (Rivera *et al.* 1992).

Estro: En esta etapa se presenta la receptividad sexual (ocurre la ovulación), la ovulación es causada por el aumento de progesterona que junto con el estradiol estimula el estro. Las secreciones sanguinolentas disminuyen o desaparecen y se observa una notable tumefacción de los labios vulvares (Galina *et al.* 1986, Almaraz 1991). La ovulación se

presenta de 24 a 48 hrs. de iniciado la etapa de estro. La duración de esta etapa en lobas alojadas en diferentes instalaciones de México monitoreadas a través de citología vaginal exfoliativa ha sido de 10, 19, 25, 26, 30 y 34 días (Rivera *et al.* 1992, Ezquivel *et al.* 1997). Asa y Valdespino (1998) con un apoyo conductual reportan un rango de 1 semana en lobas en los E. U. A., Seal *et al.* (1979), en lobos cautivos reporta un promedio de 9.0 ± 1.2 días, pero Zimen (1976) reporta hasta 15 días. En la citología vaginal exfoliativa se observan: células superficiales, eritrocitos y células anucleadas (Rivera *et al.* 1992, Ezquivel *et al.* 1997).

Diestro: La duración promedio es de 60 días y corresponde a la fase durante la cual los cuerpos lúteos secretan progesterona. A diferencia de otras especies la actividad lútea es igual en cánidos gestantes y no gestantes (Galina *et al.* 1986, Asa y Valdespino 1998). Sin embargo Rivera *et al.* (1992) reportan un rango de 63 - 65 días en hembras de *Canis lupus baileyi*.

Anestro: Comienza con el momento del parto o al término del diestro, cuando los niveles de progesterona descienden a menos de 1 ng/ml (Galina *et al.* 1986, Martínez 2001). Y esta etapa es generalmente un periodo de inactividad endocrina. Citologías vaginales en lobas reportan células epiteliales no cornificadas con un citoplasma ligeramente azul claro, con los núcleos de tamaño uniforme; leucocitos en números relativamente altos (Kreeger 2003).

En los machos de lobo los genitales se contraen en la primavera y son bastante reducidos en el verano, iniciando su desarrollo a finales de otoño, mostrando un claro aumento de tamaño del escroto y una pérdida general de pelo en la zona escrotal (Newton 1995, Lyndaker y Servín 1998). La espermatogénesis es estacional en los machos, muestran

un ciclo reproductivo fotoperiódico relativo a la secreción de la hormona luteinizante (LH) y la testosterona, así como a la morfología testicular. En E.U.A. se ha reportado en lobos una fluctuación en la testosterona de 10 a 560 ng/dl durante el año, con máximos que ocurren de Diciembre a Marzo y mínimos de Junio a Septiembre; la estimulación de la LH por la hormona liberadora de la hormona luteinizante (LHRH) muestra un ciclo similar (Asa *et al.* 1987, Seal *et al.* 1987). Esta producción cíclica de testosterona explica por qué la producción de espermatozoides es también cíclica, alcanzando un máximo durante la temporada reproductiva (Gensch 1968, Zimen 1971, Mitsuzuka 1987), las medidas testiculares durante la temporada reproductiva han sido significativamente diferentes a las presentadas durante el verano (Mitsuzuka 1987), por lo que el tamaño testicular muestra un ritmo circanual (Asa *et al.* 1987).

El rango que ha sido reportado para el periodo de gestación es de 60 a 73 días, Rivera *et al.* (1992, 1994) ha reportado una duración de 65 días, las crías generalmente nacen durante los meses de Abril a Mayo, cuando se aproxima el parto ocurre aumento del tamaño de las glándulas mamarias y hay pérdida de pelo en la región pélvica y abdominal. Generalmente en las camadas nacen de 2 a 9 cachorros, aunque se han registrado casos extremos de camadas de una o hasta once crías. Algunas hembras pueden mostrar signos obvios de gestación después de la época reproductiva, en otras hembras no se manifiesta sobre todo en las primerizas (Bernal 1989, Almaraz 1991, Newton 1995, PREP 2000). Los cachorros nacen ciegos, sordos y las funciones motoras se limitan a arrastrarse, lamer y mamar, su capacidad de regular la temperatura corporal es mínima y presentan desarrollado el sentido del olfato, tienen un buen sentido del equilibrio, del gusto y del tacto, incluyendo la percepción de lo frío y lo caliente; pueden emitir quejidos y gemidos, los ojos los abren

después de la segunda semana de vida. Presentan pelo de una coloración muy oscura y la cabeza redonda y proporcionalmente más grande con respecto al cuerpo, las orejas son pequeñas y las comisuras de los labios son claras, las encías cubren todas sus piezas dentales. (Bernal 1989, 1990, Almaraz 1991).

Los primeros 2 meses dependen de la leche de la madre y a partir del destete los demás miembros de la manada ayudan a criar a los cachorros con carne regurgitada. Su promedio de vida en cautiverio es de 14 años, y se dice que en vida libre abarca de 7 a 8 años (PREP 2000, McBride 1980), El promedio de vida reproductiva es de 8 años (Jiménez 2002). Es común que los machos adultos de la manada, tengan una conducta de protección, juego y de provisión de alimento a la madre como a las crías. Este comportamiento se puede explicar por la prolactina que estimula esta conducta en los miembros de la manada, y su ritmo anual esta influenciado por el fotoperíodo. El pico de prolactina en todos los adultos de la manada, coincide con el nacimiento de los cachorros, dado que esta hormona estimula el comportamiento materno y paterno. Por lo tanto la prolactina participa en la regulación de la época de crianza (Asa y Valdespino 1998).

Comportamiento

Generalidades

El Lobo Mexicano tiene una conducta social establecida con fuertes lazos familiares, se cree viven en manadas que generalmente agrupan familias pequeñas compuestas por la pareja alfa y cachorros de una o dos camadas anteriores (Siminski y Lindsey 1998, PREP 2000). En casi todas las observaciones realizadas tanto de lobos que viven en libertad así como también de aquellos que viven en cautiverio, sólo la llamada pareja alfa tienen los derechos sexuales durante la temporada reproductiva, ambos de estos animales se ubican en el ápice de sus jerarquías sexuales respectivas, ellos son generalmente los animales más viejos en la jauría, se encargan de que los demás miembros del grupo no se apareen. En la estructura social de una manada de lobos está establecido que cada individuo sabe muy bien que lugar ocupa en ella (Bernal 1990). Servín (1983), menciona que durante el período reproductivo no se pierde la estructura social de la manada si no al contrario ésta permanece más estable y acentuada. El macho alfa se encarga de mantener constantes las relaciones del grupo, además de ser el individuo que más interrelaciona con cada uno de los miembros de la manada manteniendo unido al grupo. Durante la temporada reproductiva las interacciones entre los miembros que conforman la manada son más frecuentes e intensas incluyendo los contactos amistosos y rivalidades o conflictos (Bernal 1990).

Los lobos son criadores cooperativos (Mech 1970), la pareja reproductora típicamente dirige la unidad familiar y las actividades de la jauría (Mech 1999, 2000), y esta pareja se requiere para la defensa del territorio y éxito reproductivo (Murie 1944, Mech 1970). En cautiverio se observó parejas reproductoras de Lobo Mexicano con crías de años

anteriores que demostraron ser grupos unidos, este comportamiento es como ocurre en vida libre, los hermanos mayores permanecen con sus padres y ayudan a cuidar de las nuevas crías, dando protección contra otros depredadores y ayuda en la caza. Se ha visto que una buena parte de las crías permanecen con sus padres por varias generaciones (Newton 1995). Una camada secundaria o multigeneracional se beneficia por la relación social dentro del grupo, observando y aprendiendo de sus padres, tíos y hermanos; el juego, dominancia, agresión, sumisión, comunicación auditiva, respuestas alimenticias, etc.; ya que la primera camada se beneficia de la experiencia y asistencia de los miembros adultos de la manada, la segunda camada no pierde los beneficios de un grupo social, donde aprenderá que lugar ocupa en la manada. Sin embargo no siempre es posible tener grupos de lobos como el mencionado en cautiverio (Siminski y Lindsey 1998).

Para los lobos que se mantienen en cautiverio es importante considerar los factores que pueden alterar su estructura social y por lo cual el comportamiento propio de los animales; como la presencia humana, el estrés, diseño del exhibidor, prácticas de manejo, factores ambientales entre otros (Newton 1995). Un tipo de estrés “natural” ampliamente estudiado es el producido por la interacción social. Se han considerado dos aspectos principales: el efecto de la posición social en el desempeño reproductivo (p. e. dominante-subordinado) y aquellas situaciones donde las presiones sociales menos específicas resultan en diversos efectos a nivel de poblaciones, existe evidencia contundente de un vínculo positivo entre el rango de dominancia y el éxito reproductivo siendo esta relación más pronunciada en los machos que en las hembras (Derix *et al.* 1993, Asa y Valdespino 1998). Rivera (2003) menciona que la inhibición de la conducta sexual en los machos se ha estudiado principalmente en el contexto del estrés social. Los machos subordinados de la

mayoría de los grupos sociales experimentan estrés debido a su baja posición social, pues están sujetos a los ataques y amenazas de los animales de mayor rango, por lo tanto, los machos subordinados no despliegan conductas sexuales como lo hacen los machos dominantes. En el caso de las hembras, no es clara la manera en que el comportamiento de las hembras dominantes lleva a la supresión reproductiva en las hembras subordinadas. Sin embargo, Asa y Valdespino (1998) mencionan que la supresión de la reproducción en esta especie es conductual y no fisiológica. Un posible ejemplo de esto es el reportado por Crisler (1958), encontró fuertes lazos afectivos entre sus lobos amansados que posteriormente puso en libertad cuando los animales estaban próximos al año de edad, un macho y una hembra hermanos de camada; en aquel momento un “triángulo” se desarrolló cuando una hembra de lobo silvestre comenzó a cortejar al macho y eventualmente mató a la hembra amansada, esto fue aproximadamente medio año antes de la temporada de apareamiento.

El efecto del estrés en el sistema reproductivo de los mamíferos pueden manifestarse de diferentes maneras como el retraso en el inicio de la pubertad, incremento en el intervalo del parto a la concepción y del número de inseminaciones requeridas por concepción, alteraciones conductuales, fallas o ausencia de la ovulación, fallas en la implantación embrionaria, supresión de la espermatogénesis, abortos espontáneos o mortalidad embrionaria y fecundidad reducida (Liptrap 1994, Balm 1999). Por otra parte, no podemos negar el papel tan importante que las interacciones sociales juegan en la selección sexual, y que la alteración de estas pueden influir significativamente en ésta. Derix *et al.* (1993, 1995) señalan que el sistema social de los cánidos se caracteriza por un sistema de cruzamiento monógamo y que existen preferencias de pareja entre ciertos

miembros de la manada, esta preferencia puede o no correlacionarse con el rango social. Sin embargo, informa que estas preferencias sexuales influyen en la presentación de los patrones de la conducta afiliativa y de monta, ya que las hembras pueden activamente rechazar los intentos de cortejo y monta de los machos. Por lo que esta situación pudiera ser un factor importante a considerar en la asignación de parejas reproductivas dentro del programa de reproducción en cautiverio del Lobo Mexicano (Rivera 2003).

Comportamiento Reproductivo

Bekoff y Diamond (1976) realizaron un trabajo descriptivo del comportamiento precópolatorio y cópolatorio en coyotes (*Canis latrans*) el cual dividieron en 3 etapas: Proestro Temprano, Proestro Tardío, y Estro (Anexo 2), de forma general se presentan similitudes con otras especies del mismo género y probablemente en el lobo se presenten estas etapas con sus propias variantes. El cortejo y apareamiento en los lobos en vida libre, están relacionados íntimamente a cada uno de los lazos durante el primer año de vida del animal con otros miembros de su jauría, la mayoría de los apareamientos quizás sucedan entre animales de la misma familia, es decir, entre hermanos de camada o entre padres e hijos, así, al respecto, las conductas afiliativas asociadas al cortejo continúan durante todo el año (Mech 1970). Los nuevos grupos son formados al dispersarse los lobos, formar pareja y producir descendencia (Rothman y Mech 1979, Mech y Boitani 2003), aunque nueva información genética sugiere que ocasionalmente se incorporan nuevos lobos al grupo existente (Kreeger *et al.* 1992). Stahler *et al.* (2002), describieron ampliamente la aceptación de un nuevo macho reproductor por una jauría silvestre, en una interacción que se registro. Pocas especificaciones están disponibles en la formación de nuevas parejas reproductoras, aunque el acoplamiento se sabe ocurre en el rango de unos 8 días al dispersarse los lobos al exterior de sus territorios natales (Mech y Frenzel 1971, Fritts y Mech 1981).

El comportamiento del cortejo, sucede antes que las hembras de lobos entren en los efectos del celo, la conducta afectiva entre los sexos consiste principalmente de la actividad cara a cara: mutuo lloriqueo, frotando de cabeza, contacto con el hocico, o mordisqueo del hocico (Schenkel 1947); algunas otras conductas que se pueden observar durante esta fase

previa al apareamiento son: limpieza de los genitales por parte de la hembra e intentos de monta por parte de la hembra hacia el macho incitando el cortejo, aumentan las vocalizaciones nocturnas, e inicio de contactos extremidades cuerpo, la hembra levanta la cola exponiendo sus genitales, el macho aumenta la emisión de lloriqueo y puede apoyar sus extremidades en el dorso de la hembra; el marcaje químico que realiza la pareja aumenta y el macho olfatea determinadas áreas marcadas por la hembra, orinando en los mismos y rascando vigorosamente. La distancia entre el macho y la hembra disminuye realizando desplazamientos juntos, se pueden observar sincronización en sus movimientos y actividades como trotar y marchar. (Servín 1983, Contreras 1989, Bernal 1990, Asa y Valdespino 1998, Escobar *et al.* 1999).

Rabb (1968), quién estudió el cortejo y apareamiento en los lobos en el Zoológico de Brookfield de la Sociedad Zoológica de Chicago, describió el comportamiento de cortejo del macho apenas antes de la cópula como sigue: “El macho comienza danzando alrededor de la hembra, bajando sus cuartos anteriores como un perro con el que se juega, y moviendo la cola. Él puede también mordisquea la cara de la hembra, orejas, y lomo, y monta su lado, después él trata de montarla del trasero”. La “monta” representa una actitud dominante y el contacto cara a cara son característicos de la conducta afectiva observadas entre los sexos en la actividad asociada con el precortejo y el cortejo (Schenkel 1947). El cortejo sucede también por parte de la hembra. Ella puede acercarse a un macho y colocar sus patas delanteras, cuello, o cabeza transversalmente a los hombros. O ella se le puede presentar en una postura de sumisión y retroceder hacia él, levantar la cola o girarla al lado, mostrar sus genitales. Schenkel (1947: 93) describe este procedimiento con todo detalle: “Con cola levantada, el celo de la hembra alfa persuade el paso de la danza de galanteo,

mientras lloriquea. . . .Mientras tanto ella mueve su genitales lentamente, los movimientos a semejanza de péndulo en una dirección vertical”.

Según Rabb *et al.* (1967), Los machos generalmente realizan tres veces más el número de las acciones del cortejo con respecto a las que las hembras hacen. Esto no es cierto para cada macho. Por ejemplo, uno de los machos estudiados por ellos recibió el 81% de la atención total de cuatro hembras durante una temporada de apareamiento, mas él inició sólo con el 9% del total las tentativas reproductivas de entre cinco machos durante ese período. Aunque la mayoría del cortejo suceda a través de la temporada reproductiva, sólo un porcentaje pequeño de las tentativas de cortejo terminan en la cópula. De 1296 acciones de cortejo presenciadas en la jauría de lobo en el Zoológico de Brookfield de 1963 a 1966, sólo treinta y un (2.4%) tuvieron como resultado uniones de cópula. Durante varios días de observación una jauría de quince lobos en la Isla Royale durante tres temporadas reproductivas, se vio copular sólo cuatro veces (Mech 1966).Rivera (2003) reporta en su estudio durante una temporada reproductiva para el Lobo Mexicano un aumento significativo en la locomoción relacionada al cortejo y de las conductas de afiliación, así como de las conductas de monta a lo largo del periodo, sin embargo en solo una de las cinco parejas estudiadas se observo la cópula.

El comportamiento de cortejo continúa en el período de apareamiento, pero entonces se complementa en el macho por una mayor atracción a la región genital observando comportamientos como el olfateo y lamido de los genitales de la hembra entre otros (Schenkel 1947, Bernal 1990). Si la hembra es completamente receptiva y acepta el cortejo del macho, ella se mantiene firme y gira la cola al lado, exponiendo su vulva, o

entre dos individuos que se prefieren uno al otro, esto puede ocurrir sin preliminares (Mech 1970). Para finalizar esta etapa, el macho se coloca en posición transversalmente con respecto a la hembra y sube uno de sus miembros delanteros, se monta en esta posición y luego se endereza, se coloca detrás de la hembra y la monta, la hembra responde girando su cabeza hacia donde está el macho y tratando de morderle el hocico, haciendo que el macho se retire, esta acción se puede repetir 2 ó 3 veces, hasta que el macho la logra abrazar fuertemente, El movimiento de girar la cola en la hembra es muy importante ya que si la hembra no admite al macho que la quiere montar, esta no moverá su cola evitando así la cópula (Servín 1983, Bernal 1990, Escobar *et al.* 1999). Cuando una hembra decide frustrar las tentativas amorosas del macho, ella se mete la cola entre las patas e incluso puede sentarse sobre ella, o durante esta fase del cortejo cuando la hembra no desplaza completamente la cola y el macho intenta montarla esta puede responder en forma agresiva). Esto puede significar que ella no está en celo (estro) todavía (Fuller y DuBuis 1962, Bernal 1990). Sin embargo hay otras posibles razones para el fracaso del cortejo.

El resto del proceso de apareamiento continúa de la siguiente forma: “El macho introduce su pene y lo empuja adelante y hacia atrás unas pocas veces. El entonces se mece de lado, alternamente cambia su peso entre sus dos patas traseras. Esto ayuda probablemente a empujar la base de bulbo de su pene en la vagina de la hembra, y posteriormente se formando una unión; la unión es causada por el hinchamiento de la base del pene del macho, el *bulbus glandis*, y la constricción del aro de músculos del esfínter de la vagina de la hembra (Fuller y DuBuis 1962). Después que la unión está hecha, él empuja de aquí para allá otra vez y entonces eyacula” (Rabb 1968); aunque Mech (1970) menciona que presumiblemente, la eyaculación comienza cercana al momento de la cópula y continúa

durante la duración de esta. La unión cópulatoria mencionada es peculiar en la familia de los cánidos, pero su función (cualquiera) es desconocida. Mech (1970) sugiere que puede ser importante en completar el lazo psicológico entre dos animales recientemente apareados. Cuando este proceso sucede, el macho se desmonta de la hembra colocando las piernas anteriores al costado de ella; mientras están unidos todavía, él levanta una pierna trasera sobre la espalda de la hembra y gira su cuerpo alejándose de ella, esto pone a los dos animales cola con cola, y ellos se mantienen en esa posición, firmemente unidos por sus genitales (Mech 1970, Servín 1983, Bernal 1990, Escobar *et al.* 1999). Según Rabb (1968), esta unión puede continuar hasta por treinta y seis minutos, se ha observado una duración promedio de quince minutos, Bernal (1990) reporta 20 minutos de duración del candado genital en Lobos Mexicanos. Cuando una unión ocurre, la mayoría de los miembros de la jauría se abalanzan sobre la pareja con entusiasmo y se arremolinan alrededor de los animales (Mech 1966).

Una conducta de interés en los lobos durante la temporada reproductiva, es el marcaje con orina del territorio, solo la pareja dominante realiza este marcaje; cuando la manada establece su territorio es marcado por el macho dominante, con las secreciones de sus glándulas perianales, en árboles y rocas principalmente. Se reporta que el macho realiza con mayor frecuencia esta conducta, sin embargo la hembra en etapa de estro orina con más frecuencia; el marcaje con orina no es realizado sino hasta la pubertad (Mech *et al.* 1990, Servín 1983). El marcaje químico es un comportamiento que tiene un significado de dominancia, posesión del territorio (Bernal 1990). Se sabe que los patrones hormonales de cada sexo en los lobos son similares tanto para dominantes como subordinados, pero sólo los lobos dominantes tanto macho como hembra realizan el marcaje con orina del territorio;

la ausencia de este tipo de conducta en los subordinados, esta influenciado por los rangos sociales y estimulaciones endocrinas; por ejemplo los niveles de testosterona en el macho dominante aumenta en la época reproductiva, pero en los lobos subordinados bajan los niveles de esta hormona. Mech *et al.* (1990) mencionan que el marcaje con orina también esta influenciado por la madurez del animal y los cambios estacionales en las hormonas gonadales, por lo tanto, hay una interacción entre la vida social del lobo y la endocrinología que influye en el marcaje con orina, dado que este comportamiento aumenta en la época reproductiva; cuando un macho alfa presenta un bajo nivel de testosterona, éste puede bajar de rango social, ya que esta demostrado que en los lobos los factores sociales pueden influenciar a las hormonas gonadales.

En cuanto a la información de algunos aspectos del comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano podemos mencionar la reportada por Servín (1991) quien describió 37 conductas en un grupo de 5 Lobos Mexicanos en semicautiverio, las cuales integró en cinco categorías; 1) Conductas Amistosas, 2) Sumisas, 3) Juego, 4) Sexuales y 5) Agonísticas. Encontró un patrón anual básico de exhibición de cuatro de las cinco categorías, con un aumento significativo en ellas durante el periodo reproductivo, la única que no presentó este patrón fue el juego. Las conductas amistosas se correlacionaron significativamente con las conductas agonísticas, con la sumisión, y con las sexuales, sugiriendo la influencia de estas conductas en la interacción social.

Bernal y Packard (1997) Estudiaron 2 grupos familiares de Lobo Mexicano de 3 individuos cada uno en condiciones de cautiverio diferentes (cautiverio tradicional y semicautiverio). Encontrando que las conductas de actividad, agresión y juego fueron más

frecuentes en el grupo en cautiverio tradicional, mientras que las conductas sexuales y de marcaje fueron mas frecuentes en el grupo en semicautiverio, los grupos fueron semejantes en la frecuencia sumisión, pero difirieron significativamente en el patrón de este comportamiento.

Rivera (2003) en 5 parejas reproductivas de Lobo Mexicano en cautiverio como ya se menciono reporta un aumento significativo de las conductas de afiliación, locomoción y montas a lo largo del periodo reproductivo, encontrando también niveles altos de locomoción estereotipada en algunas de las parejas, lo cual se relaciono con las fallas en la reproducción ya que se encontró una correlación positiva entre la locomoción y las características espermáticas de normalidad y motilidad, y una correlación negativa entre el descanso y las estereotipias con los porcentajes de motilidad y normalidad espermática.

Objetivos

Objetivo General

Comparar las frecuencias de los eventos de conducta sexual de los individuos que presentaron cópulas y los individuos que no copularon durante cuatro temporadas reproductivas (2000, 2002-2004) del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en cautiverio, alojados en los tres Zoológicos de la Ciudad de México.

Objetivos Específicos

Determinar si existen diferencias en las frecuencias de eventos de conducta sexual entre los individuos que presentaron cópulas y los que no copularon en relación a la sesión de registro (mañana y tarde).

Determinar si existen diferencias en las frecuencias de eventos de conducta sexual entre las sesiones de registro (mañana-tarde) dentro de los individuos que copularon.

Hipótesis

H_A : Hay diferencias significativas en las frecuencias de los eventos de conducta sexual entre los individuos que copularon y los individuos que no copularon.

Justificación

Debido a la limitada información del comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano, es necesario desarrollar mayor conocimiento de este, por lo que el presente trabajo analiza la información obtenida de 13 parejas reproductivas con la finalidad de dilucidar las circunstancias que favorecen y afectan el desempeño reproductivo del Lobo Mexicano en cautiverio, y así poder establecer las posibles bases para un mejor manejo de la subespecie de tal forma que se vea reflejado en un aumento del potencial reproductivo.

Como consecuencia esta investigación se origina de una sencilla pregunta:

¿Existen diferencias en las frecuencias de los eventos conductuales durante la temporada reproductiva entre los individuos que se observaron cópulas y los individuos que no se observaron cópulas?

Metodología

Sujetos y Localización

Los sujetos en estudio fueron 14 individuos adultos de Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*), 6 machos y 8 hembras, que formaron entre sí 13 parejas reproductoras durante los periodos del 2000 y del 2002 al 2004. Todos los ejemplares se alojaron en las instalaciones de los Zoológicos de Chapultepec (ZCh), San Juan de Aragón (ZSJA), y Los Coyotes (ZC); pertenecientes a la Dirección General de Zoológicos de la Ciudad de México (DGZCM), presentando la siguiente distribución (Cuadro 1):

Cuadro 1.
Localización de las parejas registradas.

Pareja	Macho	N° Studbook	Hembra	N° Studbook	Localización	Temporada
1	Alfa	262	Antara	282	ZSJA	2000
2	Chuska	142	Andra	281	ZSJA	2000
3	Esdrah	289	Norita	115	ZSJA	2000
4	Tasha	537	Rinty	433	ZCh	2000
5	Esdrah	289	Jasna	663	ZSJA	2002
6	Ezequiel	485	Seewa	445	ZCh	2002
7	Poblano	158	Antara	282	ZSJA	2002
8	Tasha	537	Joy	517	ZCh	2002
9	Esdrah	289	Jasna	663	ZSJA	2003
10	Ezequiel	485	Seewa	445	ZSJA	2003
11	Tasha	537	Joy	517	ZCh	2003
12	Chuska	142	Gila	288	ZC	2004
13	Esdrah	289	Joy	517	ZCh	2004

Las parejas 1, 2, 3, 5, 6, 9 y 10 alojadas en el ZSJA se ubicaron en encierros abiertos fuera de la vista al público debido a la remodelación de las instalaciones; las parejas 4, 7, 8, 11 y 13 alojadas en el ZCh y la pareja 12 alojada en el ZC se ubicaron en exhibidores abiertos y con vista al público. Las condiciones de cautiverio toman las consideraciones de los requerimientos señalados por el Manual de Manejo del Plan de Supervivencia de la Especie, en cuanto el tamaño y la apariencia del exhibidor como ambientación, materiales y tipo de construcción y distribución de zonas dentro del mismo, etc. Únicamente las parejas

alojadas en el ZSJA se albergaron en espacios contiguos menores a los recomendados por las razones mencionadas anteriormente.

Procedimiento

La colecta de los datos fue realizada mediante observaciones directas conductuales, de 11 de las 13 parejas observadas, para las 3 parejas alojadas en el ZSJA durante la temporada del 2000 se contó con un registro por video grabación, del cual obtuve los registros conductuales. Para el caso de las 11 parejas registradas por observaciones directas, yo realice el registro de una, y para las 10 parejas restantes los datos se obtuvieron con el apoyo de un grupo de 30 personas entrenadas en el comportamiento del Lobo Mexicano. Se identificaron 21 pautas conductuales basadas en los catálogos de pautas de comportamiento de Servín (1983, 1994) (Anexo 3), y Rivera (2003) (Anexo 4), las cuales se agrupan en 6 categorías (Cuadro 2): 1) Conductas de Cuidado Corporal; 2) Conductas de Vocalización; 3) Conductas de Marcaje; 4) Conductas de Afiliación Sexual; 5) Conductas de Monta; 6) Cópula.

Las observaciones se realizaron en dos sesiones de registro diario durante los meses de Enero a Marzo, época que corresponde al periodo de actividad reproductiva para la especie (Bernal 1989, Aguilar 1992, Newton 1995, Lyndaker y Servín 1998, Rivera 2003), con un tiempo de registro de 3 hrs. por la mañana (8:00 a 11:00 a.m.), y 2 hrs. por la tarde (4:00 a 6:00 p.m.) ya que es el lapso en el cual se observó la mayor actividad en los individuos. El método de registro utilizado fue el focal por individuo durante 5 min., eligiendo uno de los individuos que conformaban la pareja al azar y anotando todas las emisiones y recepciones de conductas en que participaba, y posteriormente se realizaba el

mismo procedimiento con el otro individuo, así sucesivamente hasta terminar la sesión de registro.

Cuadro 2.
Catálogo de Conductas del Lobo Mexicano

Categoría	Conducta	Descripción
Cuidado Corporal	Autolamarse Genitales	Cuando un lobo lame su propia zona genital
	Autoacicalarse	Cuando un lobo lame alguna parte de su cuerpo
Vocalización	Lloriqueo	Rápido y repetido chillido suave
	Aullido	Vocalización fuerte y ronca (Anexo 5)
Marcaje	Frotar Genitales	Cuando un lobo se sienta sobre un sustrato y talla el área genital en sobre este
	Frotarse contra el Piso	Cuando un lobo talla repetidamente alguna parte de su cuerpo sobre algún sustrato (Anexo 6)
	Olfatear Orina	Cuando un lobo huele la orina de su compañero (Anexo 7)
	Flehemen	Cuando un lobo huele y/o lame la orina de su compañero, levantando la cabeza y llevando la orina con sus labios superiores y lengua hacia los orificios nasales
	Marcaje con Orina	Micción breve sobre algún sustrato, en algunos casos sobre su propia orina o la de su compañero
	Orinar	Micción prolongada, con las mismas características que la anterior
Afiliación Sexual	Juego	Un lobo se presenta ante su compañero con su cola meneándola sobre el lomo, para después flexionar las patas delanteras o dar un pequeño salto y corre rápidamente, mientras que el otro lobo lo persigue, chocándolo con los costados para luego rodarse por el suelo, se incorpora y continua repitiéndose por algún tiempo esta persecución (Anexo 8)
	Contacto con el Hocico	Cuando un lobo toca y empuja suavemente su hocico sobre alguna parte del cuerpo de su compañero meneando la cola (Anexo 9)
	Olfateo del Cuerpo	Cuando un lobo se acerca a su compañero para olerle la cara, cabeza, cuello o costados del cuerpo, balanceando su cola
	Olfateo de Genitales	Es cuando un lobo se acerca a su compañero y olfatea su zona ano-genital (Anexo 10)
	Presentación de Genitales	Se manifiesta cuando las hembras caminan y se paran delante del macho, levantando su cola y desplazándola lateralmente para mostrar su zona genital (Anexo 10)
	Lamer Genitales Acicalar	Un lobo lame la zona ano-genital de su compañero Cuando un lobo lame la cara, hocico, cuello o costados de su compañero, se observa que las orejas están levantadas (Anexo 11)
Monta	Solicitud de Monta	Uno de los lobos toca con sus miembros anteriores o descansa su cabeza sobre uno de los costados o sobre el lomo o dorso de su compañero (Anexo 12)
	Intento de Monta	Cuando uno de los lobos monta en una orientación equivocada o al tratar de montar a su compañero se frustra su acción por la indisposición del compañero (Anexo 13)
	Monta	Esta conducta suele ser secuencial a las anteriores. Ocurre cuando un lobo se coloca en una posición transversal con respecto a su compañero y luego sube las patas delanteras sobre el lomo de su compañero, posteriormente se coloca detrás de él abrazando fuertemente con sus dos patas delanteras y exhibe movimientos pélvicos (Anexo 14)
Cópula	Cópula	Durante la intromisión, el pene del macho permanece inflamado y permanece en su sitio por los músculos vaginales de la hembra, durando aproximadamente entre 3-15 minutos, periodo durante el cual uno o ambos ejemplares pueden dar giros violentos sobre el piso (Anexo 15)

Se elaboró una base de datos para cada pareja, para cuantificar la frecuencia de los eventos conductuales registrados por individuo en total agrupándolos en sus categorías conductuales respectivas, posteriormente se agruparon a los individuos en dos grupos, los que copularon y los que no copularon para comparar las frecuencias de los eventos conductuales entre ellos en las diferentes categorías. El siguiente paso fue dividir el total de las frecuencias de los eventos conductuales presentados en cada categoría por sesión

(mañana y tarde) y compararlas entre los grupos de individuos (copularon-no copularon). Por último se dividieron las frecuencias de los eventos conductuales de cada categoría en los grupos por sesión para comparar la mañana con respecto a la tarde tanto en los individuos que copularon como en los individuos que no copularon.

Análisis Estadístico

Para el análisis estadístico se aplicó la prueba de normalidad a los datos de las frecuencias presentadas por los individuos en las seis categorías conductuales para determinar si su distribución es normal posteriormente se aplicó la prueba de t de Student para comparar los totales de las frecuencias para las seis categorías conductuales entre los individuos que copularon con respecto a los que no copularon. Posteriormente para comparar las frecuencias de las categorías entre los grupos de individuos que copularon y los individuos que no copularon por sesión de registro, es decir mañana y tarde, se volvió aplicar la misma prueba; y así poder determinar si existen diferencias por periodo del día ya que este podría ser un factor a considerar debido a los patrones de actividad propios de la especie. Finalmente para determinar si existe un efecto del periodo del día sobre los eventos conductuales se aplicó también una prueba de t de Student para comparar las frecuencias de las categorías conductuales entre la sesión de registro de la mañana con respecto la sesión de registro de la tarde en los individuos que copularon y en los individuos que no copularon.

Resultados

Los resultados obtenidos del análisis de la prueba de normalidad para las frecuencias presentadas por los individuos en las seis categorías conductuales demostraron que estas no se distribuyen normalmente. Un requisito para el uso válido de la prueba de *t* de Student es que la muestra debe ser extraída de una distribución normal. Sin embargo, la experiencia ha demostrado que pueden tolerarse desviaciones moderadas de este requisito. Como consecuencia, se usa la prueba de *t* incluso cuando se sabe que la población original se desvía de la normalidad. La mayoría de los investigadores requieren el supuesto de que, al menos, pueda sostenerse una hipótesis de una población con distribución en forma de montículo (Daniel 1982).

Se obtuvo un registro total de 3376:55 horas de observación en las 13 parejas de Lobo Mexicano; de las 13 parejas, 7 de ellas (53.85%) registraron cópulas, siendo estas las parejas 2, 5, 7, 8, 9, 11 y 13; presentando un registro total de horas de 1837:05, en la sesión de la mañana de 966:40 horas, y en la sesión de la tarde 870:25 horas. En tanto que las parejas donde no se observaron cópulas, 1, 3, 4, 6, 10 y 12; presentaron un registro total de horas de 1539:50, en la sesión de la mañana de 871:10 horas, y en la sesión de la tarde de 668:40 horas. Las frecuencias de los eventos conductuales por categoría por individuo se presentan enlistadas en las Tablas 1 y 2.

Los promedios de las frecuencias totales de los eventos conductuales por categoría para los individuos que copularon fueron mayores respecto a los individuos que no copularon. Para la sesión de la mañana los promedios de las frecuencias de las categorías de afiliación sexual, marcaje, vocalización y cuidado corporal fueron mayores para los

individuos que copularon; en tanto que la categoría de monta presento un mayor promedio para los individuos que no copularon. En cuanto a la sesión de la tarde al igual que para el total los promedios de las frecuencias de las seis categorías conductuales fueron mayores en los individuos que copularon. El orden en el que se distribuyeron las categorías conductuales se presenta en la Tabla 3.

En cuanto al patrón de las categorías presentado en los grupos de individuos se observó que en aquellos que presentaron cópulas el promedio de las frecuencias de las categorías fueron mayores para la sesión de la tarde exceptuando la categoría de marcaje que su promedio fue mayor por la mañana; en tanto que en los que no copularon los promedios de las frecuencias de las seis categorías fueron mayores por la tarde.

Tabla 1. Frecuencias conductuales por categoría de individuos que copularon.

Pareja	Individuo	Cópula			Monta			Afilación Sexual			Marcaje			Vocalización			Cuidado Corporal			Tiempo de Registro		
		Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot
2	Chuska 00	0	3	3	9	54	63	62	88	150	141	118	259	8	13	21	0	0	0	53:50	28:30	82:20
	Andra 00	0	3	3	0	1	1	28	46	74	57	34	91	10	1	11	0	3	3	53:40	28:30	82:10
5	Esdrah 02	0	8	8	0	194	194	17	167	184	93	271	364	24	584	608	24	167	191	62:15	70:30	132:45
	Jasna 02	0	8	8	0	6	6	32	206	238	93	131	224	85	368	453	9	49	58	62:10	70:25	132:35
7	Poblano 02	0	3	3	0	111	111	9	86	95	255	145	400	22	187	209	9	98	107	65:00	66:55	131:55
	Antara 02	0	3	3	0	2	2	10	45	55	219	242	461	32	259	291	44	64	108	63:30	65:50	129:20
8	Tasha 02	0	3	3	9	28	37	65	94	159	91	41	132	38	101	139	47	57	104	78:50	58:40	137:30
	Joy 02	0	3	3	1	17	18	39	87	126	38	16	54	106	248	354	69	66	135	77:20	58:30	135:50
9	Esdrah 03	1	4	5	1	47	48	56	115	171	477	345	822	155	450	605	97	106	203	91:55	89:40	181:35
	Jasna 03	1	4	5	1	1	2	72	96	168	511	329	840	291	281	572	33	75	108	90:50	90:00	180:50
11	Tasha 03	0	3	3	9	46	55	157	117	274	632	434	1066	452	480	932	30	116	146	65:35	67:40	133:15
	Joy 03	0	3	3	0	4	4	80	127	207	341	320	661	273	288	561	67	97	164	64:55	66:40	131:35
13	Esdrah 04	0	2	2	0	12	12	73	37	110	130	7	137	1	31	32	49	40	89	68:10	54:45	122:55
	Joy 04	0	2	2	0	0	0	37	38	75	333	27	360	72	122	194	64	38	102	68:40	53:50	122:30
	Sumatoria	1	26	27	30	523	553	737	1349	2086	3411	2460	5871	1569	3413	4982	542	976	1518	966:40	870:25	1837:05
	Promedio	0.14	3.71	3.86	2.14	37.36	39.50	52.64	96.36	149.00	243.64	175.71	419.36	112.07	243.79	355.86	38.71	69.71	108.43	69:02	62:10	131:13
	Desv. Estan.	0.38	1.98	2.04	3.74	54.73	54.99	38.07	48.91	64.44	188.97	145.11	315.23	135.60	181.66	276.07	29.15	45.01	60.02	11:46	17:54	27:45

Mañ. Sesión de registro de la mañana.

Tar. Sesión de registro de la tarde.

Tot. Registro total

Tabla 2. Frecuencias conductuales por categoría de individuos que no copularon.

Pareja	Individuo	Monta			Afilación Sexual			Marcaje			Vocalización			Cuidado Corporal			Tiempo de Registro		
		Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot	Mañ	Tar	Tot
1	Alfa 00	7	15	22	49	58	107	65	63	128	26	5	31	0	0	0	72:15	43:30	115:45
	Antara 00	1	0	1	50	66	116	65	40	105	5	9	14	1	1	2	72:25	43:30	115:55
3	Esdrah 00	28	32	60	41	26	67	66	33	99	14	12	26	1	1	2	100:55	59:15	160:10
	Norita 00	0	0	0	15	39	54	19	11	30	1	1	2	5	0	5	101:00	59:25	160:25
4	Tasha 00	0	0	0	2	18	20	8	33	41	2	56	58	6	8	14	47:05	55:45	102:50
	Rinty 00	0	0	0	2	1	3	4	3	7	1	1	2	14	17	31	47:05	51:40	98:45
6	Ezequiel 02	27	47	74	52	19	71	119	185	304	5	55	60	28	67	95	51:10	49:20	100:30
	Seewa 02	0	0	0	27	13	40	55	124	179	10	3	13	62	144	206	49:50	49:55	99:45
10	Ezequiel 03	0	9	9	34	53	87	187	199	386	2	217	219	25	28	53	75:00	92:55	167:55
	Seewa 03	0	0	0	23	34	57	124	86	210	0	177	177	71	130	201	75:30	92:00	167:30
12	Chuska 04	0	0	0	2	7	9	79	28	107	10	0	10	14	4	18	90:15	36:25	126:40
	Gila 04	0	0	0	6	4	10	15	6	21	9	2	11	47	6	53	88:40	35:00	123:40
	Sumatoria	63	103	166	303	338	641	806	811	1617	85	538	623	274	406	680	871:10	668:40	1539:50
	Promedio	5.25	8.58	13.83	25.25	28.17	53.42	67.17	67.58	134.75	7.08	44.83	51.92	22.83	33.83	56.67	72:35	55:43	128:19
	Desv. Estan.	10.58	15.54	25.84	19.82	21.91	38.28	54.86	67.75	117.32	7.45	74.30	71.44	24.68	51.86	74.14	20:09	18:52	27:57

Mañ. Sesión de registro de la mañana.

Tar. Sesión de registro de la tarde.

Tot. Registro total

Tabla 3. Orden en el que se distribuyeron las categorías conductuales en los grupos (copularon-no copularon).

Sesión	<u>Individuos que Copularon</u>					<u>Individuos que No Copularon</u>				
	1°	2°	3°	4°	5°	1°	2°	3°	4°	5°
Mañana	Marcaje*	Vocalización*†	Afiliación Sexual*†	Cuidado Corporal†	Monta†	Marcaje*	Afiliación Sexual*	Cuidado Corporal	Vocalización*	Monta
Tarde	Vocalización*†	Marcaje*	Afiliación Sexual*†	Cuidado Corporal†	Monta†	Marcaje*	Vocalización*	Cuidado Corporal	Afiliación Sexual*	Monta
Total	Marcaje*	Vocalización*	Afiliación Sexual*	Cuidado Corporal	Monta	Marcaje*	Cuidado Corporal	Afiliación Sexual*	Vocalización*	Monta

Nota: El orden se presenta de mayor a menor frecuencia registrada.

* Diferencias significativas de las frecuencias registradas entre los individuos que copularon y los individuos que no copularon.

† Diferencias significativas entre las sesiones de la mañana y la tarde de las frecuencias registradas en los individuos que copularon

Al aplicar las pruebas estadísticas se encontraron los siguientes resultados para las seis categorías conductuales:

Conductas de Cuidado Corporal

Al comparar los datos obtenidos para las frecuencias totales de las conductas de la categoría de cuidado corporal entre los individuos que copularon y los individuos que no copularon se observó que uno de los individuos que no copuló fue el que presentó la mayor frecuencia, y que en dos individuos, uno que no copuló y uno que copuló no se presentaron estas conductas. El promedio de conductas de cuidado corporal en los individuos que copularon fue de 108.43 ± 60.02 , y para los individuos que no copularon fue de 56.67 ± 74.14 , aunque en general los individuos que copularon fueron los que en porcentaje presentaron las mayores frecuencias, al compararlos estadísticamente con los individuos que no copularon no se encontraron diferencias significativas ($t = 1.968, p = 0.061$).

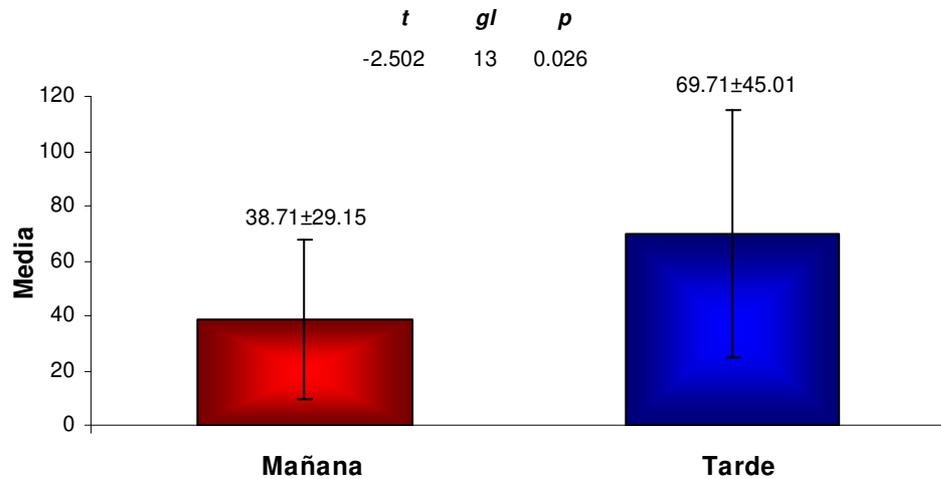
Al analizar las frecuencias de la categoría de cuidado corporal entre los individuos que copularon y los que no copularon por sesión, se observó que en la sesión de la mañana tres individuos, uno que no copuló y dos que copularon, no se presentaron estas conductas; en tanto que uno de los individuos que copuló fue el que presentó la mayor frecuencia. Los promedios para los individuos que copularon y los que no copularon respectivamente fueron de 38.71 ± 29.15 y de 22.83 ± 24.68 ; y al compararlos las diferencias no fueron significativas ($t = 1.485, p = 0.151$).

Para la sesión de la tarde se observó que en un individuo que copuló y en dos individuos que no copularon no se registró conductas de cuidado corporal; y que uno de los individuos que copuló fue el que presentó el mayor registro de estas conductas; al igual que en la sesión de la mañana las diferencias existentes no son significativas ($t = 1.890, p = 0.071$), y que el promedio es mayor para los individuos que copularon con respecto a los que no copularon, de 69.71 ± 45.01 y 33.38 ± 51.86 respectivamente.

El análisis de la comparación entre las sesiones de registro para estas conductas en los individuos que no copularon determinó que no existen diferencias significativas ($t = -1.149, p = 0.275$). En contraste la comparación entre la sesión de la mañana y la sesión de la tarde en los individuos que copularon marca diferencias significativa, presentándose un incremento de estas conductas por la tarde (Fig. 5).

Fig. 5

Frecuencias de las Conductas de Cuidado Corporal por Sesión en Individuos que Copularon



Conductas de Vocalización

Las conductas de la categoría de vocalización se caracterizaron por que ocho de los individuos que copularon presentaron las mayores frecuencias, y tres de los individuos que no copularon presentaron las menores frecuencias. El promedio de conductas de vocalización de los individuos que copularon fue de 355.86 ± 276.07 , mientras que el promedio de conductas de vocalización de los individuos que no copularon fue de 51.92 ± 71.44 , encontrándose diferencias significativas al comparar las frecuencias entre los individuos (Fig. 6).

En el caso de la categoría de vocalización en la sesión de la mañana tres de los individuos que no copularon fueron los que registraron las menores frecuencias, del grupo de individuos que copularon nueve de ellos fueron los que registraron las mayores frecuencias durante la sesión. Los promedios de conductas de vocalización fueron de 112.07 ± 135.60 para los individuos que copularon y de 7.08 ± 7.45 para los individuos que no copularon, determinándose que existen diferencias significativas entre ellos (Fig. 6).

La categoría de vocalización en su registro de la tarde cuantificó que ocho de los individuos que copularon presentaron la mayor emisión de vocalizaciones, en tanto que tres de los individuos que no copularon emitieron las menores frecuencias de vocalizaciones. Al igual que en la sesión de la mañana se encontraron diferencias significativas entre los grupos de individuos, cuyos promedios fueron de 243.79 ± 181.66 para los que copularon y de 44.83 ± 74.30 para los que no copularon (Fig. 6).

En cuanto a las comparaciones entre las sesiones, en los individuos que no copularon a pesar de que se muestran diferencias, ya que se observa un aumento de las vocalizaciones por la tarde, estas no son significativas ($t = -1.682$, $p = 0.121$). Caso contrario se presenta en los individuos que copularon ya que la prueba estadística determinó diferencias significativas, presentándose un incremento considerable en la emisión de conductas de vocalización durante la sesión de la tarde (Fig. 7).

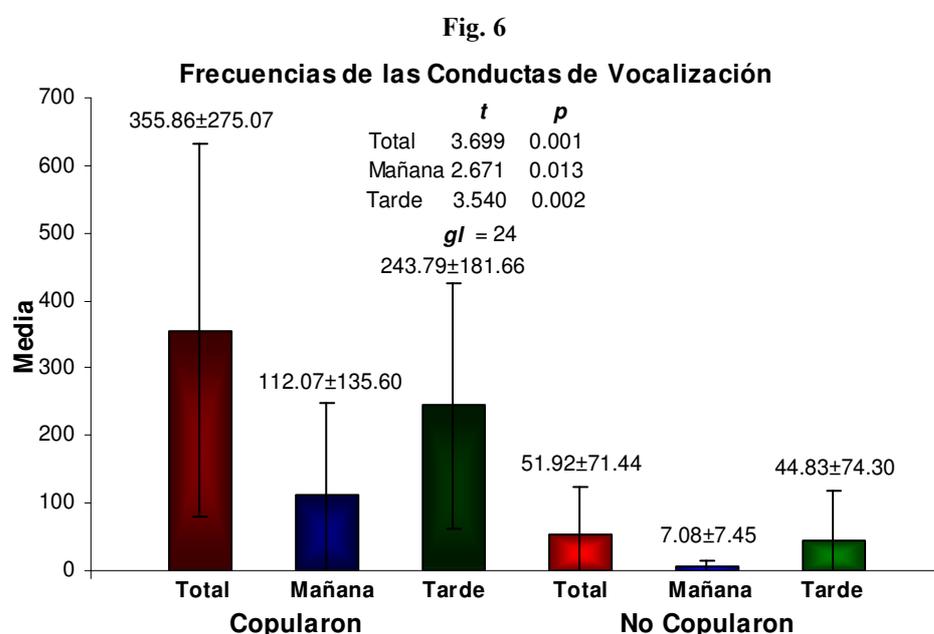
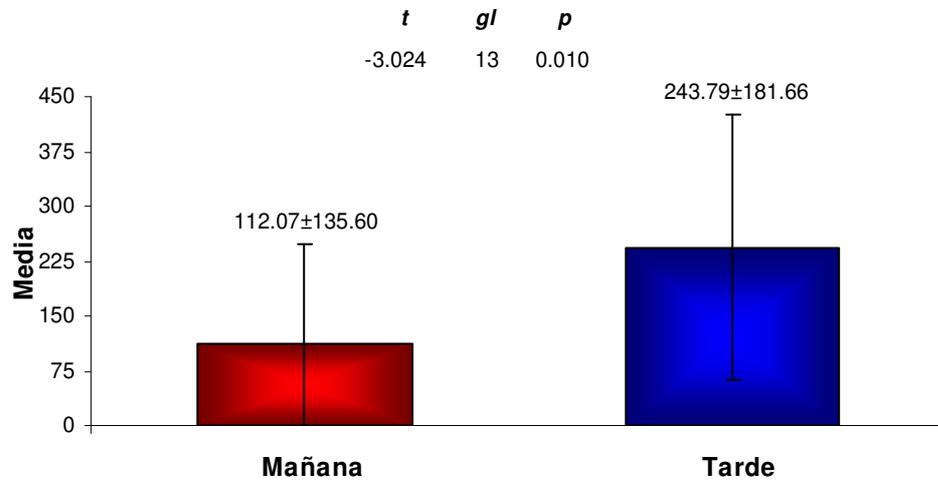


Fig. 7

Frecuencias de las Conductas de Vocalización por Sesión en Individuos que Copularon



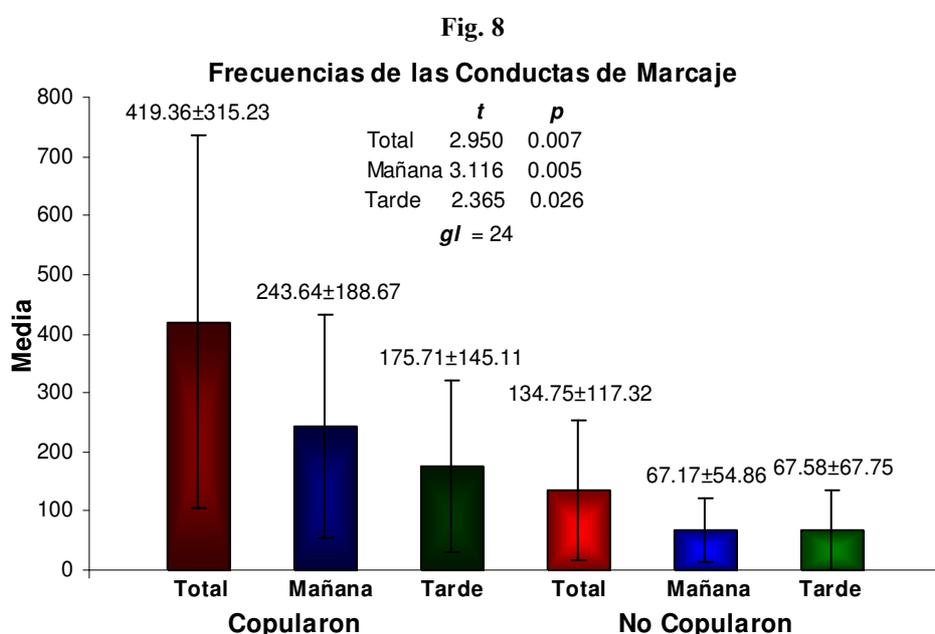
Conductas de Marcaje

En las conductas de la categoría de marcaje seis de los individuos que copularon presentaron las mayores frecuencias totales, en tanto que cuatro de los individuos que no copularon presentaron las menores frecuencias totales, presentándose diferencias significativas entre ambos grupos de individuos; 419.36 ± 315.23 fue el promedio de conductas de marcaje de los individuos que copularon y 134.75 ± 117.32 fue el promedio de los individuos que no copularon (Fig. 8).

En la categoría de marcaje se observó durante la sesión de la mañana que siete de los individuos que copularon presentaron las mayores frecuencias, y cuatro de los individuos pertenecientes al grupo que no copulo presentaron las menores frecuencias; determinándose que existen diferencias significativas entre ellos; Los promedios de conductas de marcaje para los individuos que copularon y los que no copularon respectivamente fueron los siguientes 243.64 ± 188.97 y 67.17 ± 54.86 (Fig. 8).

En tanto que en la categoría de marcaje en la sesión de la tarde se observó que seis de los individuos que copularon presentaron las mayores frecuencias, y que dos de los individuos que no copularon presentaron las menores frecuencias. Tomando en cuenta que los promedios presentados en ambos grupos fueron de 175.71 ± 145.11 y 67.58 ± 67.75 respectivamente, también las diferencias estadísticas de las conductas de marcaje fueron significativas entre los grupos de individuos durante la sesión de la tarde (Fig. 8).

Al evaluar si existen diferencias significativas entre las sesiones en los grupos de individuos para las frecuencias de las conductas de la categoría de marcaje, se observó que en el grupo de individuos que no copularon no se encontraron ($t = 0.038$, $p = 0.970$). En el caso de los individuos que copularon se observó una mayor frecuencia por la mañana que en la tarde, sin embargo lo único que se puede determinar es una tendencia ($t = 2.135$, $p = 0.052$) y no diferencias significativas al comparar las sesiones.



Conductas de Afiliación Sexual

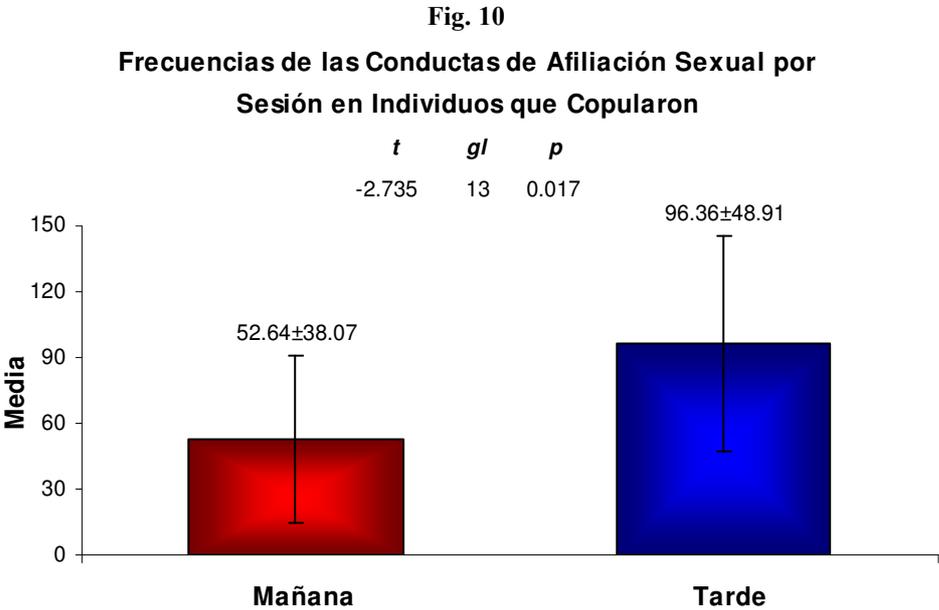
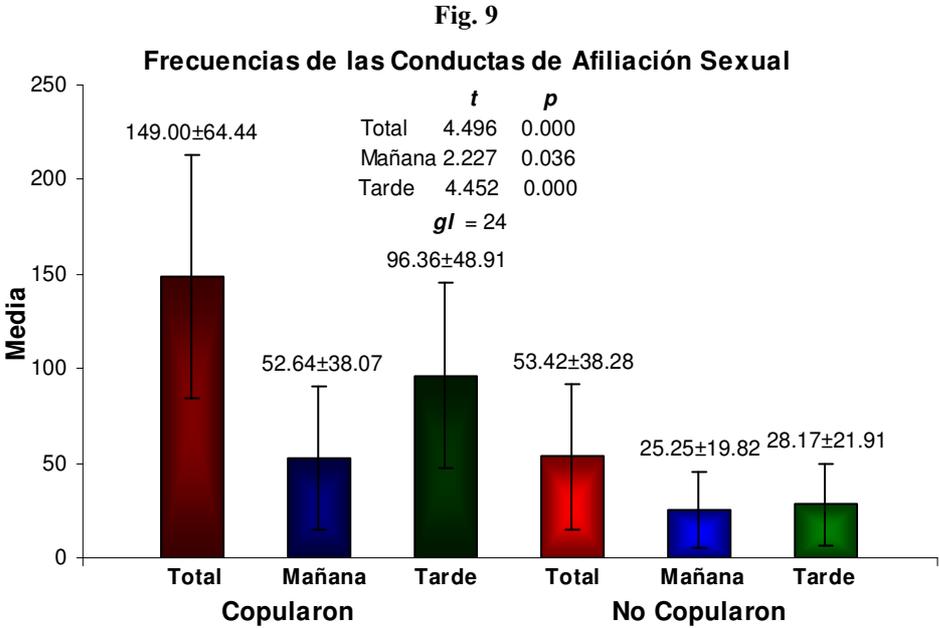
Dentro de las conductas de la categoría de afiliación sexual, el promedio de las frecuencias totales de los individuos que copularon fue de 149.00 ± 64.44 , siendo nueve de los individuos de este grupo los que presentaron las mayores frecuencias. En los individuos que no copularon el promedio de conductas de afiliación sexual fue de 53.42 ± 38.28 , presentándose en seis individuos de este grupo las menores frecuencias; encontrándose diferencias significativas evidentes (Fig. 9).

La categoría de afiliación sexual durante la sesión de la mañana se caracterizó por que siete de los individuos que copularon presentaron las mayores frecuencias, con un promedio de 52.64 ± 38.07 en este grupo de individuos. En los individuos que no copularon cuatro presentaron las menores frecuencias, presentando el grupo un promedio de 25.25 ± 19.82 ; al compara ambos grupos para esta sesión se determinaron diferencias significativas (Fig. 9).

En las conductas de afiliación sexual en la sesión de la tarde se observaron marcadas diferencias las cuales estadísticamente fueron significativas; ya que diez de los individuos que copularon fueron los que presentaron las mayores frecuencias, presentando un promedio para la sesión en este grupo de individuos de 96.36 ± 48.91 . En contra parte ocho de los individuos que no copularon fueron los que presentaron las menores frecuencias, presentándose un promedio en el grupo de estos individuos de 28.17 ± 21.91 (Fig. 9).

Al valorar las sesiones en esta categoría conductual en los individuos que no copularon no se encontraron diferencias significativas entre estas ($t = -0.603$, $p = 0.559$).

Sin embargo, en los individuos que copularon se observó un marcado incremento de las conductas afiliativas en el periodo de la tarde, determinándose obvias diferencias estadísticamente significativas entre las sesiones (Fig. 10).



Conductas de Monta

De las trece parejas analizadas en dos que no se registraron cópulas no se observaron conductas de monta; las conductas de monta se observan con mayor frecuencia en los machos ya que en un contexto sexual se restringe prácticamente a estos. Sin embargo, siete hembras analizadas en el presente estudio presentaron conductas de monta en menores frecuencias, de las cuales en una no se observó cópulas y en seis se observaron cópulas, e incluso una de ellas presentó mayor frecuencia que la registrada en cuatro machos, tres que no copularon y uno que copuló. En el caso de los machos los individuos que copularon presentan en general las mayores frecuencias de las conductas emitidas de monta, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en las frecuencias totales ($t = 1.480, p = 0.152$). Los promedios presentados de conductas de monta para los individuos que copularon y los que no copularon fueron de 39.50 ± 54.99 y de 13.83 ± 25.84 respectivamente.

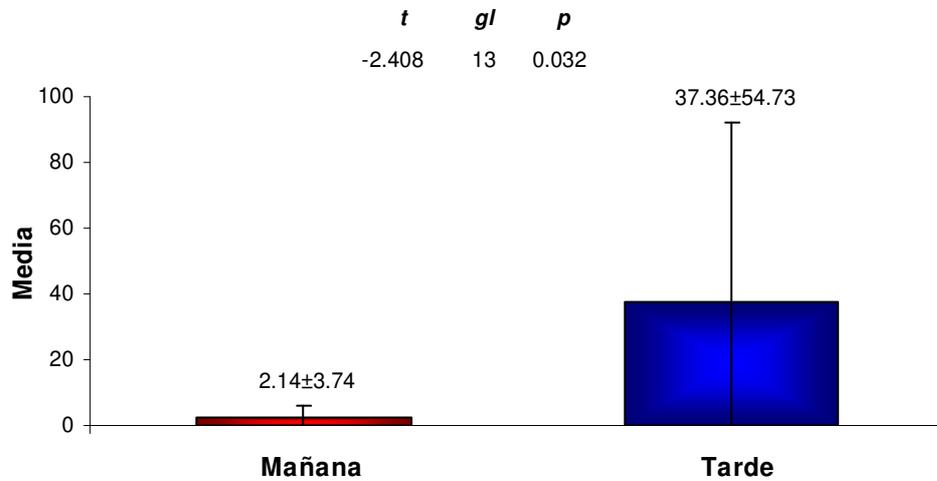
Para el caso de la categoría de monta durante la sesión de la mañana se observó que únicamente de los 26 individuos analizados sólo diez presentaron conductas de monta, de los cuales seis copularon, y cuatro no copularon; tres hembras (dos que copularon y una que no copuló) presentaron estas conductas para la sesión de la mañana solamente observándose una única emisión. Un dato importante es que las mayores frecuencias presentadas en la sesión de la mañana fueron observadas en dos machos que no copularon, y los machos que copularon presentaron las menores frecuencias. Como consecuencia este fue el único caso que en promedio los individuos que no copularon presentaron mayores frecuencias que los individuos que copularon, como se hace notar respectivamente,

5.25±10.58 y 2.14±3.74; pero tampoco se encontraron diferencias significativas ($t = -1.029$, $p = 0.314$).

Para la sesión de la tarde, en seis hembras que copularon se observaron conductas de monta, una de ellas presento mayor frecuencia incluso a la presentada por cinco machos, uno que copuló y cuatro que no copularon; en tres de los machos que copularon se presentaron las mayores frecuencias de conductas de monta. El promedio en los individuos que copularon fue de 37.36±54.73, en el caso de los individuos que no copularon su promedio fue de 8.58±15.54; sin embargo, no se encontró una diferencia significativa al comparar las frecuencias de los de individuos que copularon y los que no copularon ($t = 1.757$, $p = 0.92$).

Al comparar las sesiones en los individuos que no copularon no se encontraron diferencias significativas en las frecuencias de las conductas de monta ($t = -1.850$, $p = 0.091$). En contraste con el caso de los individuos que copularon, ya que se observó un incremento significativo de las conductas de monta para la sesión de la tarde (Fig. 11).

Fig. 11
Frecuencias de las Conductas de Monta por Sesión en
Individuos que Copularon

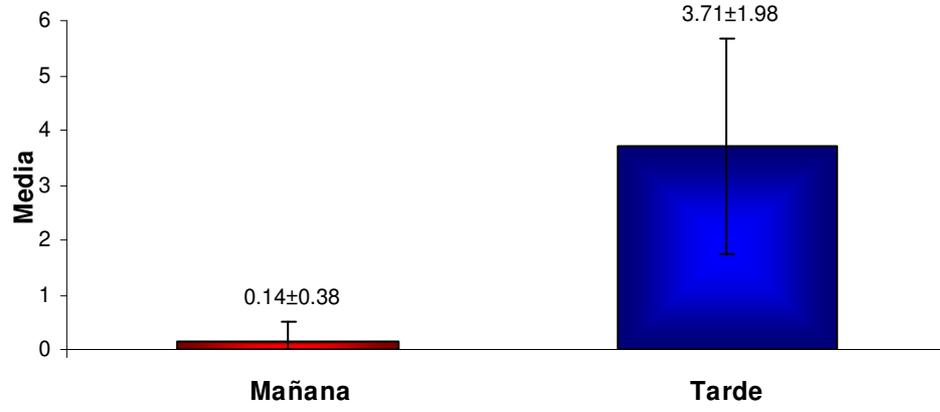


Conducta de Cópula

De las siete parejas en que se observó cópulas el orden de frecuencias registrado fue el siguiente: la pareja 5 con la mayor frecuencia 8, la pareja 9 con 5, las parejas 2, 7, 8, y 11 con 3, y la pareja 13 que fue la que presentó la menor frecuencia con 2. Al comparar los datos por sesión encontramos que en la mañana sólo la pareja 9 presento 1 cópula, el resto de las cópulas obviamente se registraron durante la sesión de la tarde, encontrándose diferencias significativas evidentes (Fig. 12).

Fig. 12
Frecuencias por Parejas de la
Conducta de Cópula por Sesión

<i>t</i>	<i>gl</i>	<i>p</i>
-4.753	6	0.003



Discusión

Como se sabe el Plan de Supervivencia de Especies (SSP) del Lobo Mexicano como tantos otros se basa en la conformación y selección de las parejas reproductoras desde un punto de vista genético, y en muchos de los casos no se toman en cuenta otros aspectos involucrados en la conformación de parejas o grupos compatibles para la reproducción, o en su defecto si se toman en cuenta, en condiciones de cautiverio desafortunadamente son difíciles de poner en práctica.

Las fallas para reproducir al Lobo Mexicano en cautiverio, ha sido un problema común en los esfuerzos del SSP para contar con una población demográficamente estable y genéticamente variada. Tales fallas pueden estar asociadas a diferentes factores, entre otros el conductual, que pueden afectar el desempeño reproductivo en una especie desde un nivel individual hasta poblacional. En una población próspera, una pareja de lobos produce cachorros cada año (Fritts y Mech 1981, Mech y Hertel 1983, Peterson *et al.* 1984). Lamentablemente es poca información con la que se cuenta con respecto a la reproducción del Lobo Mexicano y por consiguiente se desconoce prácticamente que tanto afectan estos factores el desempeño reproductivo.

Sin embargo, si se desea maximizar el potencial reproductivo del Lobo Mexicano en cautiverio para que el SSP pueda cumplir sus objetivos, será necesario que se cree mayor conocimiento del Lobo Mexicano y en particular de su reproducción, de tal manera que el SSP pueda contar con toda la información posible a tomar en cuenta en la selección de los individuos que conformen una pareja, y aumentar sus esfuerzos para que en la práctica su conformación sea reproductivamente viable.

Un aspecto importante a considerar en la selección de estas parejas reproductoras, es la conducta, ya que es una herramienta indispensable para la obtención de información sobre los vínculos que se forman entre los individuos, así como de las interacciones que se dan en las organizaciones y estructuras de las especies sociales, como lo es el lobo; y que nos permiten conocer los procesos en los que se desarrolla su reproducción. Debido a que el grado de presencia o ausencia de ciertas conductas probablemente nos indiquen que tan fuertes o débiles son los vínculos entre los individuos que conforman una pareja y como resultado de estos que tanta oportunidad tiene de reproducirse exitosamente.

Los picos estacionales en el comportamiento reproductivo del lobo se correlación con los cambios estacionales en las hormonas reproductivas (Seal *et al.* 1979, Zimen 1982, Asa y Valdespino 1998). En el otoño, la testosterona en los machos y el estrógeno en las hembras comienza a incrementarse, preparando los órganos reproductivos para una previsible sucesión de las fases conductuales y fisiológicas: proestro, estro “(celo)”, diestro (preñez), y anestro. Sin embargo, la duración de cada fase y la magnitud de los cambios de hormonales dentro de cada fase varían entre los individuos, dependiendo posiblemente de las interacciones entre tales factores como el genotipo, edad, experiencia, condición corporal, latitud, y ambiente social (Packard *et al.* 1983, 1985).

Cada lobo hereda predisposiciones genéticas (el instinto; también llamado “programador neuroendocrino”) estas lo dirigen en situaciones en que aprende de su ambiente (Fentress 1983). Su genotipo lo habilita a resolver los problemas antiguos encontrados previsible en la historia de la especie. La comunicación durante las interacciones sociales ayuda afinar estas respuestas, los individuos se habilitan a resolver

los problemas nuevos y responder a la naturaleza imprevisible de su ambiente (Packard 2003).

Entendiendo por comunicación cuando un individuo (emisor) produce una señal (conducta) especializada en un contexto específico (p. e. temporada reproductiva), que tiene efectos inmediatos y retardados (conductas) en otros (receptores) que perciben la señal (Harrington y Asa 2003).

Los lobos viven en ambientes diversos y cambiantes (Boitani 2003). La variación en el ambiente es probablemente una de las llaves a la comprensión por qué varias especies han evolucionado flexiblemente el comportamiento de la resolución de problemas (Byrne 1995). No sólo el medio ambiente físico del lobo propone desafíos, sino su ambiente social proporciona también ambos un desafío y un apoyo a los individuos que aprenden a maniobrar dentro de la compleja dinámica de su ambiente físico (Packard 2003).

Siendo un problema a resolver la interacción entre los lobos, su ambiente social, y su ambiente físico en el cortejo y la reproducción. La conducta de los lobos es afectada por la variación de ambos factores, sociales y físicos en su ambiente; el “ambiente social” se refiere a los coespecíficos con que un lobo interactúa; el “ambiente físico” se refiere a factores abióticos (clima y territorio) así como también factores bióticos, otra especie diferente a los lobos en su ambiente (presas y animales que los amenazan) (Packard 2003).

En el caso del presente estudio los individuos experimentaron variaciones del ambiente físico similares debido a que las condiciones de cautiverio fueron parecidas para

todos; por lo que la variación de los posibles factores físicos se pueden considerar constantes. Sin embargo, las experiencias de las interacciones sociales entre los individuos que conforman un jauría, como entre las jaurías pueden variar; influyendo sobre los individuos y su adecuación reproductiva (Packard 2003).

Por lo tanto la presente discusión se enfoca sobre una explicación de las diferencias encontradas en la conducta sexual entre dos grupos de individuos (copularon vs no copularon) como reflejo del grado de los vínculos formados en las parejas reproductoras.

Conductas de Cuidado Corporal

Las conductas de cuidado corporal, como son el autoacicalarse o el autolamarse los genitales, parecen no presentar un papel importante dentro de la reproducción del Lobo Mexicano; tomando en cuenta los resultados obtenidos en el presente estudio nos permite determinar que el esfuerzo que los individuos posiblemente efectúan para comunicar una apariencia de atracción que sea un factor de interés de su pareja no es una característica de peso dentro del desarrollo del comportamiento en el cual se da el proceso reproductivo.

Sin embargo, el reporte que proporcionan algunos autores en la descripción del comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano es que el incremento de estas conductas y principalmente el autolamido de los genitales, se da en el periodo reproductivo y principalmente en las hembras (Servín 1983, Contreras 1989, Bernal 1990, Asa y Valdespino 1998, Escobar *et al.* 1999), asociado a la limpieza del flujo vaginal presente durante el proestro. Por lo cual se necesitaría de un estudio más profundo de esta conducta, ya que sería un indicativo del estado reproductivo de las hembras.

Otra consideración que hay que tomar en cuenta es que la presencia de estas conductas puede ser un indicativo del bienestar de los ejemplares de Lobo Mexicano mantenidos en cautiverio. Debido a que la frecuente presencia de ciertas conductas que son exhibidas en condiciones en que el animal se encuentra frustrado o de alguna manera perdiendo el control sobre las condiciones que enfrenta; en el caso de las conductas de cuidado corporal se puede presentar observándose un autodaño (como heridas cutáneas), en algunos animales en condiciones de cautiverio reflejando un pobre bienestar el cual se relaciona con estrés y fallas reproductivas (Broom y Johnson 1993).

En el caso de los individuos analizados en el presente estudio se reporta que en promedio los individuos en los cuales se observó cópulas presentaron las mayores frecuencias de conductas de cuidado corporal, pero las diferencias no son significativas, por lo que las diferencias de estas conductas este asociada al cuidado corporal que cada individuo dispone normalmente.

Por otra parte, las diferencias significativas existentes al comparar las frecuencias de las conductas de cuidado corporal entre las sesiones de registro en los individuos que copularon, nos indican que el incremento de las frecuencias de estas conductas por la tarde, simplemente se deba a los patrones de actividad propios de la especie, durante la temporada reproductiva.

Conductas de Vocalización

De todos los canales de comunicación disponibles en los lobos, el canal auditivo es el mejor conocido. La mayoría de la conducta social del lobo están acompañada de

vocalizaciones, así proporciona la redundancia con otros canales de comunicación que los lobos pueden estar usando también (Harrington y Asa 2003).

Schassburger (1978, 1987, 1993) dividió el repertorio vocal del lobo en sonidos armónicos y sonidos ruidosos. Estos grupos separan los sonidos usados en los contextos amistosos y de sumisión (sonidos armónicos), y aquellos usados en los contextos de agresión y de dominación (sonidos ruidosos).

En cuanto al aullido una variedad de funciones se han propuesto: (1) reunión, (2) vinculación social, (3) espaciamiento, y (4) apareamiento. Sin embargo la evidencia para estas funciones no se encuentra bien fundamentada desde un punto de vista experimental, y parece ser que las funciones de reunión y espaciamiento son las más reportadas y aceptadas en los trabajos de varios investigadores. El caso de la función de fortalecer los vínculos sociales es la menos fundamentada y su propuesta más bien se relaciona por razones intuitivas; debido a que los lobos son altamente sociales, con lazos fuertes, es que se piensa que tal actividad debe reforzar los lazos entre los individuos (Harrington y Asa, 2003).

En cuanto a la función en el apareamiento, se reporta que lobos cautivos no integrados en jaurías a menudo aúllan “espontáneamente” durante la temporada reproductiva siendo más común durante la mañana y el anochecer (Schassburger 1978, Klinghammer y Laidlaw 1979, Zimen 1981). Harrington y Mech (1979), reportan que en lobos solitarios silvestres nunca contestaron al aullido solitario simulado, aunque ellos se aproximaran a veces muy cerca. Estos hallazgos sugieren que lobos solitarios pueden usar el aullido para localizar a compañeros potenciales, con el peligro relativo determinando por

la vocalización si ellos contestan o se acercan silenciosamente. La probabilidad del reconocimiento individual (Theberge y Falls 1967, Tooze *et al.* 1990) permitiría que los lobos distinguieran entre los compañeros de jauría y los extraños.

La presencia y el incremento de las conductas de vocalización durante la temporada reproductiva del Lobo Mexicano han sido reportadas por varios autores como Servín (1983), Contreras (1989), Bernal (1990), Escobar *et al.*, (1999), y Rivera (2003). Sin embargo, no se tiene el conocimiento de en que grado se asocian con la reproducción.

Los resultados obtenidos de las conductas de vocalización en los individuos estudiados, nos indican que existe una posible relación, aunque sea indirecta, de las vocalizaciones como los vínculo afectivos formados en los individuos que copularon, ya que las diferencias encontradas de estos con respecto a los individuos que no copularon fueron significativas tanto en las frecuencias totales como en las comparaciones de las frecuencias emitidas en las sesiones de la mañana y de la tarde entre los grupos de individuos.

Esto nos permite determinar que las frecuencias de las conductas de vocalización son una parte importante dentro del comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano, y que su función posiblemente consista en informar las pretensiones sexuales, el intercambio de información entre los individuos sobre su estado actual, la información sobre su condición como pareja, así como reforzar otras conductas relacionadas con los vínculos afectivos presentadas por otras vías de comunicación presentes en los individuos que conforman una pareja.

Por tal caso, en los individuos que no copularon las bajas frecuencias se puede asociar a que la información sobre las pretensiones sexuales no se presentaron, o que al presentarse vínculos afectivos débiles entre estos individuos, no hay información que reportar o fortalecer. Por tal motivo dicha vía de comunicación podría estar interactuando erróneamente con otras vías de información.

En cuanto a las diferencias significativas encontradas al comparar las sesiones de registro en los individuos que presentaron cópulas podemos coincidir con lo reportado por los autores mencionados anteriormente, que las frecuencias aumentan al oscurecer durante la temporada reproductiva, por dicha causa, se registró las mayores emisiones de vocalizaciones durante la sesión de la tarde presentándose un patrón normal de dichas conductas para este grupo de individuos.

En los individuos que no registraron cópulas al no observarse diferencias significativas entre la mañana y la tarde, podemos determinar que el patrón de las conductas de vocalización, por lo menos durante la temporada reproductiva, se está viendo afectado y posiblemente se deba a que las funciones de información que desempeñan las conductas de vocalización durante el cortejo y apareamiento del Lobo Mexicano en este grupo de individuos no se presentan o se presentan de forma no adecuada.

En cuanto, a la alta variación presentada en la emisión de vocalizaciones por los individuos, y que algunos investigadores como Voigt (1973), Harrington y Mech (1978) Joslin (1982), reportan una variación amplia en las tasas de aullido en los diferentes

individuos pertenecientes a una jauría; puedo determinar que posiblemente se deba a las características conductuales propias del individuo y que se manifiestan en una determinada situación, es decir, algunos individuos puede utilizar más frecuentemente las vocalizaciones que otros durante la temporada reproductiva, ya sea para reforzar esta vía de comunicación, reforzar la información proporcionada por otras vías con las cuales interactúa, o posiblemente como parte de su estrategia o forma de cortejo.

Conductas de Marcaje

El sentido del olfato, es probablemente el más agudo de los sentidos del lobo, se confían fuertemente en los olores para adquirir información acerca del mundo exterior y para comunicarse con otros lobos. Los olores pueden contener información sobre la especie o la identidad individual, género, condición reproductiva, estatus social, estado emocional, edad, condición, e incluso la dieta (Harrington y Asa 2003).

En muchos aspectos, las señales acústicas y olfativas juegan papeles complementarios en la comunicación del lobo. Estas dos clases de señales proporcionan a los lobos “retratos” diferentes el uno del otro: las señales vocales indican mejor el estado inmediato de un individuo cambio de humor y acciones futuras probables sobre los próximos segundos o minutos, mientras que los olores proporcionan una ventana más profunda y más ancha en la historia de animal, presente estatus, y en las perspectivas futuras sobre un tiempo mucho más largo. Así, mientras la orina de la hembra puede informar al macho que ella está fisiológicamente lista para aparearse y concebir, su voz puede informarle a él que ahora no es el tiempo. Sobre la distancia, el diferencial del tiempo entre las señales acústicas y olfativas se magnifica. El aullido permite que los lobos

sepan las ubicaciones uno del otro, las identidades, y los humores en tiempo real, mientras que la marca de olor permite la misma información, y más, para ser “archivada” por períodos de días o aún de semanas (Harrington y Asa 2003).

Los mejores medios estudiados de comunicación olfativa en canidos es el marcar con orina. Y aunque numerosas revisiones de marcar con orina han debatido su función, la mayoría concuerda en el espaciamiento como su función primaria para la mayoría de la especies (Harrington y Asa 2003).

Los lobos de ambos sexos marcan con orina más a menudo durante la temporada reproductiva (Harrington y Asa 2003). No sólo las tasas de marcando con orina aumenta en lobos machos y hembras dominantes durante la temporada reproductiva, sino sus marcas a menudo se sobre ponen una a la otra (Peters y Mech 1975). El doble marcaje parece relacionarse de alguna manera en la formación y la conservación del vínculo en la pareja (Rothman y Mech 1979). Así, parece que marcar con orina en ambos machos y hembras se relaciona principalmente durante la temporada reproductiva, anunciando el proestro, estro, y estableciendo un vínculo en la pareja (Harrington y Asa 2003). Debido a los cambios estacionales en las hormonas gónadales (Mech *et al.* 1990),

El incremento de las conductas de marcaje durante la temporada reproductiva del Lobo Mexicano se ha reportado por Bernal (1990), Bernal y Packard (1997), y Rivera (2003).

Al encontrar diferencias significativas en las frecuencias de las conductas de marcaje tanto totales como en las sesiones de registro entre los individuos que copularon y los individuos que no copularon analizados en el presente estudio, permite determinar que las frecuencias de marcaje olfativo son un indicador del grado de vinculación afectiva entre los individuos que conforman una pareja, y como vía de comunicación para proporcionar y recibir información específica del estado sexual de los individuos; ya que fue evidente que las mayores frecuencias de las conductas de marcaje fueron observadas en los individuos que copularon.

En el caso, de los individuos que no copularon las bajas frecuencias de las conductas de marcaje se asocian a los débiles vínculos afectivos que probablemente existan entre los individuos que forman las parejas. Además que la información que proporciona el marcaje sobre el estado sexual de los individuos, posiblemente se vea afectada debido a diferentes factores como pueden ser fisiológicos, patológicos, sociales. Por ejemplo, el efectos de la anosmia en la sobre las conductas de marcaje y el comportamiento reproductivo.

Asa *et al.* (1986), reporta que en lobos adultos hechos anosmicos (incapaces de oler), Una hembra tuvo éxito en llegar a ser dominante, pero el marcado con orina con el macho dominante presento una tasa significativamente más baja que en otras parejas. Ella no parecía vincular con el macho dominante, puesto que ella mostró pocas de las conductas relacionadas a la proximidad característica de otras parejas. Durante tres temporadas reproductivas, dos machos inexpertos sexualmente, olieron o lamieron la orina o las secreciones vaginales de sus compañeras. No respondieron a las solicitudes de las

hembras. Un macho con experiencia sexual se comportó similarmente durante su primer año de anosmia, pero en años subsiguientes él respondió a las invitaciones sexuales de su compañera, copulando, y engendró cachorros. Él no demostró interés en la orina de su compañera, sino que él lamió su área genital cuando ella la presentó. Así, los machos requieren la información olfativa de los proestros o estros de las hembras para estimular completamente el complemento del comportamiento sexual. Sin embargo, después de la experiencia sexual, la importancia del olfato se reduce y las señales visuales o sociales pueden ser suficientes, demostrando el papel del aprendizaje. El efecto de la anosmia en una hembra fue diferente. Otra hembra copulo normalmente a pesar de que ella no tenía experiencia sexual. En otra colonia cautiva de lobo, los índices reducidos de doble marcaje fueron asociados a la fallas para vincular y de reproducirse (Mertl-Millhollen *et al.* 1986).

En cuanto al análisis efectuado entre las sesiones de registro tanto de los individuos que no copularon, como de aquellos que copularon, no se encontraron diferencias significativas, lo que indica que el patrón de las conductas de marcaje parece no estar influenciado por el periodo del día, y más bien son conductas que presentan cierta uniformidad en sus frecuencias durante el transcurso del día. Sin embargo, en los individuos que copularon se observó una tendencia en la presentación de estas conductas durante la sesión de la mañana, una posible explicación de esto puede ser que el patrón de las conductas de marcaje durante la temporada reproductiva sean más frecuente por la mañana debido a que las condiciones de mayor temperatura puedan ser un factor que facilite la comunicación olfativa por los componentes volátiles que pueden presentar los productos secretados y excretados por los lobos, pero para determinar si esto se debe a un efecto propio de la actividad reproductiva, será necesario generar mayor conocimiento de la

importancia de papel de la comunicación olfativa dentro del comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano.

La gran variación que se presenta en las frecuencias observadas en los individuos probablemente se deba a la experiencia sexual que cada individuo o cada pareja tenga previamente, y que como consecuencia el aprendizaje generado sea un factor en sus estrategias reproductivas. Rothman y Mech (1979) reportan que el marcaje en las parejas es más frecuente que en los lobos solitarios y que en parejas recién formadas el marcaje es más frecuente que en las parejas establecidas.

Conductas de Afiliación Sexual

En la afiliación sexual lo más común es que interactúen más de una vía de comunicación, ya que se caracterizan por posturas y contactos que en la mayoría de los casos son reforzados por vocalizaciones, olores e incluso puede estar involucrado el sentido del gusto. La comunicación visual es probablemente una pieza tan importante para los lobos como la comunicación acústica y olfativa. La comunicación táctil en el lobo se ha estudiado poco; sin embargo, el tacto lleva indudablemente información importante (Harrington y Asa 2003). Para los adultos, el contacto del cuerpo ocurre a menudo en contextos “amistosos”, particularmente durante las ceremonias de grupo (Fox y Cohen 1977, Zimen 1981). Por ejemplo, lamer la piel ocurre en una variedad de situaciones (Fox 1972, Zimen 1981). Además del valor olfativo o higiénico de estas actividades, ellos pueden proporcionar un mensaje táctil. Uno de los papeles posibles de la comunicación

táctil, es que puede reforzar los lazos sociales por la reducción del estrés (Harrington y Asa 2003).

Es indiscutible el papel tan importante que las conductas de afiliación expresan dentro del comportamiento reproductivo del lobo, y que han sido descritas por varios autores especialistas en el comportamiento del lobo, como Schenkel (1947), Rabb *et al.* (1967), Rabb (1968), y Mech (1970) entre otros. Estas conductas probablemente sean el principal indicador de los vínculos existentes en las parejas reproductoras de lobos. La importancia de la presencia e incremento de las conductas afiliativas durante el periodo reproductivo del Lobo Mexicano han sido descritas en los trabajos realizados entre tantos por Servín (1991), Bernal y Packard (1997), y Rivera (2003).

En el presente estudio los resultados obtenidos del análisis aplicado a las conductas afiliativas, nos indican que existen diferencias significativas en las frecuencias presentadas entre los individuos que copularon y los individuos que no copularon. Observándose tanto en la comparación de las frecuencias totales, como en la comparación de las sesiones de registro de la mañana y la tarde entre los grupos de individuos. Determinando la asociación del papel de las conductas afiliativas con el desempeño reproductivo de los individuos, al observarse un mayor promedio de las frecuencias de afiliación en los individuos que copularon, nos proporcionen un índice confiable de los fuertes vínculos que se pueden producir en las parejas reproductoras de Lobo Mexicano, y que posiblemente se vea reflejado en un éxito tanto de la presencia de cópulas, como en el futuro éxito reproductivo.

En su defecto, el registro de un menor promedio de las frecuencias de las conductas de afiliación en los individuos que no presentaron cópulas nos indica que los vínculos afectivos relacionados con la reproducción son débiles o no están presentes en estos individuos, y que desde el punto de vista del comportamiento reproductivo se están formando parejas no viables.

Esto se ve reforzado al encontrar diferencias significativas de las frecuencias de las conductas de afiliación entre las sesiones de registro en los individuos que copularon, y al no encontrar estas diferencias entre las sesiones de registro en los individuos que no copularon. Observándose que existe un patrón en la presentación de las conductas de afiliación el cual se incrementa considerablemente durante la tarde en los individuos que se observaron cópulas, asociado a que las cópulas también se presentan más frecuentemente en la tarde; en tanto que en los individuos que no copularon parece que no esta presente este patrón de las conductas de afiliación.

También se encontró una variación grande de las frecuencias emitidas de las conductas de afiliación sexual entre los individuos. Debido probablemente a las variaciones individuales normales, al reforzamiento de los vínculos afectivos en algunas parejas, o a la mayor importancia que con el tiempo algunos individuos les dan dentro de sus estrategias de cortejo. Típicamente, una hembra en proestro le danza, frota el cuerpo, la pata, olfatea, coloca el mentón en el lomo de su compañero, o le presenta el trasero cerca de la nariz (Schenkel 1947). Tales conductas del cortejo se refieren como a la “solicitud activa” o “proceptividad” (Beach 1976). Sin embargo, la frecuencia de solicitud activa varía grandemente entre los individuos (Bernal y Packard 1997), como las atracciones que las

hembras hacen a los machos (Packard *et al.* 1985). La Mayoría de las hembras proceptivas (solicitas) no son necesariamente las más atractivas (Zimen 1981, Packard *et al.* 1985).

Conductas de Monta

El caso de las conductas de monta presenta un interés particular en el presente estudio, ya que se complementa lo reportado en los estudios relacionados con el comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano proporcionado por Servín (1991) que encontró una correlación positiva entre las conductas amistosas y las conductas sexuales, y lo reportado por Rivera (2003) que encontró un incremento significativo de las conductas de monta durante el desarrollo de la temporada reproductiva y que señala que estas conductas son un buen indicador del inicio del estro en la especie.

Esto se fundamenta en que entre las frecuencias presentadas de las conductas de monta en los individuos que copularon y en los individuos que no copularon no se encontraron diferencias significativas ni en los análisis realizados en las frecuencias totales, ni en los análisis de las sesiones de registro entre los grupos de individuos. Esto posiblemente se deba a que el efecto de las conductas que forman los vínculos afectivos en las parejas, como puede ser las conductas de marcaje, y afiliación, no tengan un efecto directo sobre las frecuencias de las conductas de monta, sino más bien el efecto tenga una relación sobre el porcentaje en el cual las conductas de monta se presentan culminando en cópulas. Es decir, por ejemplo puede suceder que en los individuos que no presentaron cópulas las conductas de monta se caractericen por no llegar hacer más que solicitudes o intentos de monta. Sin embargo, será necesario realizar estudios más específicos sobre las conductas de monta que nos permitan determinar con exactitud la relación que tanto estas

conductas tienen con otras conductas, como el efecto que tienen sobre el desempeño reproductivo de los individuos.

Por otra parte, se encontró que existen diferencias significativas de las frecuencias de las conductas de monta entre las sesiones de registro en los individuos que copularon, una posible causa de esto es que simplemente tenga una relación con los patrones propios de actividad de la especie y que se ve en el incremento que estas conductas tienen durante la tarde, como es el caso del reporte que se da del resto de las conductas, exceptuando las de marcaje, analizadas en el estudio. Por otra parte, al no encontrar diferencias significativas de las frecuencias de las conductas de monta entre las sesiones de registro en los individuos que no copularon, nos indica que los posibles factores que están alterando los patrones de las conductas discutidas anteriormente, también estén alterando los patrones de las conductas de monta en estos individuos.

Conducta de Cópula

Los resultados obtenidos de la conducta de cópula nos permiten determinar que esta se ve influenciada también por los patrones de actividad de la especie, ya que al comparar las frecuencias entre las sesiones de registro en las parejas que las presentaron, se encontraron diferencias significativas, observándose una mayor frecuencia de cópulas por la tarde y una frecuencia casi nula por la mañana.

Sin embargo, lo más importante es que se observa una posible relación de las frecuencias de conductas como son las de vocalización, marcaje y afiliación, que nos permiten decir que son buenos indicadores ya sea directa o indirectamente de los vínculos

afectivos que se forman en una pareja, y que como consecuencia de esto se de la posible presencia de cópulas, ya que los individuos que copularon presentaron las mayores frecuencias de estas conductas. La simple presencia de cópulas es un posible indicador del buen estado conductual de los individuos, y un factor importante, pero no el único de un posible éxito reproductivo, ya que de las siete parejas en las que se presentaron sólo en tres las hembras quedaron gestantes, las causas de esto puede ser muchas y muy variadas, y lo más probable es que estén relacionadas con otros factores como pueden ser los fisiológicos, patológicos, sociales, entre otros. Por ejemplo, la pobre calidad del semen reportada por Rivera (2003), asociada posiblemente a estrés crónico en los individuos.

Tomando en cuenta los resultados obtenidos en el presente estudio y en particular lo reportado por Derix *et al.* (1993, 1995), sobre la influencia que las preferencias sexuales entre los individuos de una manada tienen sobre los patrones de las conductas afiliativas y de monta, presentó con la finalidad de que este trabajo aporte posibles soluciones para aumentar el potencial reproductivo del Lobo Mexicano en cautiverio, una lista de propuestas para un mejor manejo reproductivo:

1. Formación de una base de datos general de los estudios de conducta que se realicen, misma que pueda ser consultada por todos los investigadores y las instituciones involucradas en el Plan de Recuperación del Lobo Mexicano.
2. Homogeneidad en la colecta de datos en las diferentes instituciones involucradas en los diferentes proyectos de estudios conductuales.
3. En el caso de la formación de parejas reproductoras será adecuado que se tomara en cuenta no únicamente el aspecto genético, sino que este se fundamentara con una

visión más natural de la biología reproductiva de la especie. La unidad social básica de la población del lobo es la pareja reproductora (Mech y Boitani 2003). Incluida en variantes conocidas de un macho maduro y dos hembras maduras; un macho maduro, sus hijos añales de un apareamiento previo, y una compañera nueva; y una hembra madura con un compañero nuevo y sus hermanos jóvenes (Mech y Nelson 1990). No hay razón para creer que otras combinaciones semejantes de una pareja reproductora con varios parientes de uno o ambos miembros no son también posibles (Mech y Boitani 2003).

4. La elaboración de un trabajo integral que nos permita dar seguimiento a todos aquellos potenciales individuos formadores de parejas exitosas. Para lo cual se propone:

A. La identificación de camadas genéticamente compatibles.

B. El seguimiento de los individuos durante su desarrollo en una estructura familiar, tratando de determinar si este se relaciona en un futuro con su éxito reproductivo. Para entender las varias estrategias reproductivas usadas por los lobos, nosotros primero lo que debemos hacer es aclarar que cada lobo es un criador potencial, y cuando cada uno comienza a madurar, su tendencia será tratar de reproducirse (Mech y Boitani 2003). Estudios en lobos cautivos (Packard y Mech 1980, Packard *et al.* 1983, 1985) y en libertad (Mech 1979, Fritts y Mech 1981) muestran que muchos lobos jóvenes retrasan la reproducción mientras están tranquilos en sus jaurías natales. En la vida social básica del lobo, esta estrategia ahora se puede ver como un resultado natural de la competencia reproductiva. Si el alimento es escaso, los jóvenes se dispersarían más temprano; si es abundante, ellos

permanecerían más tiempo en la jauría, idealmente hasta que ellos sean sexualmente maduros. En ese punto, la competencia sexual y la agresión quizás sean el factor que provocan la dispersión (Mech y Boitani 2003).

- C. Durante la pubertad integrar las camadas genéticamente compatibles realizando un proceso de separación de los padres, posteriormente la separación de los sexos, y finalmente formación de grupos reproductores con individuos del sexo opuesto de la otra camada; tratando de determinar así los procesos y mecanismos utilizados por los individuos para la selección de una pareja. La progenie permanece generalmente con sus padres por 10-54 meses, pero excepto bajo circunstancias especiales, toda la progenie se dispersa (Gese y Mech 1991, Mech *et al.* 1998). La mayoría de los lobos se dispersan solos, pero hay excepciones, aunque poco se conoce acerca de la dispersión de grupo (Mech y Boitani, 2003).
- D. Por último la formación de nuevas parejas reproductoras integradas en grupos familiares estables y dinámicos. Es decir en un grupo con una estructura social fuerte se podría formar más de una pareja si se establece una dinámica poblacional más relacionada a lo visto en la naturaleza. Uno de los métodos principales de la formación de parejas es por la dispersión de lobos del sexo opuesto para encontrar un compañero del otro sexo. Sin embargo, hay otros métodos “(estrategias)” de la formación de parejas. En una población saturada, todos los territorios están ocupados, así que las únicas posibilidades de reproducción local estarán en (1) espera hasta que la posición reproductiva establecida se abra (A) en la jauría natal o (B) en una jauría vecina, (2) llegar a ser un reproductor extra dentro de la jauría, (3)

buscar fuera un territorio nuevo de la población establecida, o (4) usurpar un reproductor activo. Antes que reemplazar un reproductor de la jauría, algunos lobos que maduran se reproducen además de los reproductores establecidos de la jauría mientras permanecen en su jauría natal. Tal reproducción múltiple es favorecida por las cerradas relaciones genéticas entre los miembros de la jauría (Mech y Boitani 2003).

Conclusión

La presencia de cópulas se vio asociada a la mayor frecuencia de conductas de afiliación, marcaje, y vocalización indicando el importante papel que desempeñan dentro del comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano, como indicadores de los fuertes lazos que se forman en las parejas.

En el caso de los individuos que no copularon, las frecuencias de las categorías conductuales de vocalización, marcaje, y afiliación se observan afectadas indicando que los posibles factores sociales que se relacionan con los vínculos que se forman en las parejas son débiles o están ausentes, reflejando una pobre compatibilidad entre los individuos.

El caso particular de las frecuencias de las conductas de monta, no se observa una relación que indique que se vean afectadas por las conductas que favorecen los vínculos afectivos entre los individuos que conforman una pareja, sino que la importancia de las conductas de monta probablemente radica en el porcentaje en que estas puedan concluir en cópulas y no se queden en tentativas únicamente.

Las frecuencias de las categorías conductuales de cuidado corporal, vocalización, afiliación, monta, y cópula, de los individuos que copularon presentaron un incremento significativo durante la tarde, indicando que los patrones de actividad de la especie son normales en estos individuos.

Al no encontrar diferencias significativas de las frecuencias de las categorías que se relacionan con el desempeño reproductivo como son vocalización, afiliación, y monta;

entre las sesiones de registro en los individuos que no copularon, podemos decir que los patrones de actividad en estos individuos se ven afectados probablemente por factores biológicos, sociales, y ambientales entre otras causas; reflejando los pobres vínculos afectivos entre las parejas.

La gran variación encontrada en los datos, se puede deber a las características conductuales de cada individuo, las cuales presentan una importancia considerable en como se forman los vínculos afectivos en las diferentes parejas, ya que en algunas parejas puede ser necesario fortalecer cierto tipo de vínculos en específico, o simplemente sea un efecto de las diferentes estrategias que tienen los individuos para interactuar con su pareja.

Literatura Citada

Aguilar, R. 1992. Inseminación Artificial con Semen Fresco en Lobos Mexicanos (*Canis lupus baileyi*) del Zoológico San Juan de Aragón. Tesis de Licenciatura. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M., México, D.F.

Almaraz, R. A. 1991. Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). II Seminario de Titulación en el Área de Animales de Zoológico, Tesis de Licenciatura. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M., México, D.F.

Ames, N. 1982. Mexican Wolves in Captivity: A review of the Lineage Originating in the 1960 at Arizona Sonora Desert Museum. N. M. Department of Game and Fish. Santa Fe. N. M. 35 pp.

Asa, C. 1998. Criopreservation of Mexican wolf Semen. En: Memorias del Curso de Entrenamiento para Cuidadores de Lobo Mexicano. Edited by Wild Canid Center, Eureka, Missouri, U.S.A.

Asa, C., and C. Valdespino. 1998. Canid Reproductive Biology: and Integration of Proximate Mechanism and Ultimate Causes. Amer. Zool. 38: 251-259.

Asa, C., U. Seal, E. Plotka, M. Letellier, and D. Mech. 1986. Effect of Anosmia on Reproduction in Male and Female Wolves (*Canis lupus*). Behavioral and Neural Biology. 46: 272-284.

Asa, C., U. Seal, M. Letellier, E. Plotka, and E. Peterson. 1987. Pinealectomy or Superior Cervical Ganglionectomy do not Alter Reproduction in the Wolf (*Canis lupus*). Biol. Reprod. 37:14-21.

Baker, R. H. y R. B. Villa. 1959. Distribución Geográfica Población Actual del Lobo Gris en México. Ana. Inst. Biol. U.N.A.M. 30 (1-2). 369-374 pp.

Ballou, J. 1992. Potential Contribution of Criopreserved Germ Plasm to the Preservation of Genetic Diversity and Conservation of Endangered Species in Captivity. Criobiology. 29: 19-25.

Balm, P. 1999. Stress Physiology in Animals. Sheffield Academic Press., England.

Beach, F. A. 1976. Sexual Attractivity, Proceptivity and Receptivity in Female Mammals. Horm. Behav. 7: 105-138.

Bekoff, M., and J. Diamond. 1976. Precopulatory and Copulatory Behavior in Coyotes. Journal of Mammalogy. 57 (2). 372-375.

Bernal, J. 1989. Proyecto Biológico para la Recuperación del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). Memorias del VI Simposio sobre Fauna Silvestre. Fac. De Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M., México, D.F.

Bernal, J. 1990. Observaciones preliminares en el Comportamiento Reproductivo del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*): Cortejo, Cópula y Estudios del Cuidado Parental en el Parque Zoológico de San Juan de Aragón, Temporada Reproductiva 1990. Memorias del VII Simposio sobre Fauna Silvestre. U.N.A.M. Fac. de Med. Vet. y Zoot. México D. F. 394-402 pp.

Bernal, J., and J. Packard. 1997. Differences in Winter Activity, Courtship, and Social Behavior of Two Captive Family Groups of Mexican Wolves (*Canis lupus baileyi*). Zoo Biol. 16: 435-443.

Birchard, J. S., y G. R. Sherding. 1996. Manual de Pequeñas Especies. Mc Graw Hill. México D. F.

Boitani, L. 2003. Wolf Conservation and Recovery. 317-340. In D. Mech and L. Boitani. eds. Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. University of Chicago Press. Chicago and London. 448 pp.

Broom, D. M., and K. G. Johnson. 1993. Stress and Animal Welfare, Kluwer Academic Publishers, U.K.

Byrne, R. 1995. The Thinking Ape. Oxford University Press, Oxford.

Cahalane, U. H. 1964. A Preliminary Studies of Distributions and Numbers of Cougar, Grizzly and Wolf in Northamerica. N. Y Zoo. Soc. 12pp.

Ceballos, G. 1993. Especies en Peligro de Extinción. Revista Ciencias. N° Especial. 5-10.

Ceballos, G., y F. Eccardi. 2003. Animales de México en Peligro de Extinción. Fundación Ing. Alejo Peralta y Díaz Ceballos, IBP. México D.F. 203 pp.

Contreras, L. C. 1989. Experiencias en el Manejo de una pareja Reproductora del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en la Estación Experimental Ing. Luis Macias Arellano, San Cayetano, Estado de México. Memorias del VI Simposio sobre Fauna Silvestre. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M. México D. F. 212-236 pp.

Contreras, L. C. 1989. Análisis Comparativo en las Experiencias obtenidas en el Manejo de una pareja Reproductora del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en la Estación Experimental Ing. Luis Macias Arellano, San Cayetano, Estado de México. VII Simposio sobre Fauna Silvestre. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M. México D. F. 325-349 pp.

Crisler, L. 1958. Artic wild. Harper and Bross., New York. 301 pp.

Daniel, W. 1982. Bioestadística Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud. Limusa. 485 pp.

- Derix, R., J. Van Hooff, H. De Vries, and J. Wensing. 1993. Male and Female mating competition in Wolves: Females suppression vs. male intervention. *Behaviour*. 127: 141-154.
- Derix, R., and J. Van Hooff. 1995. Male and Female Partner in a Captive Wolf Pack (*Canis lupus*) specificity versus spread of sexual attention. *Behaviour*. 132: 127-149.
- Escobar, I. M. I., C. A. C. Sánchez, y L. E. Mellado. 1999. Introducción Social de una Pareja de Lobos (*Canis lupus baileyi*) en el Zoológico de Zacango. Informe Final de Servicio Social Legal. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco.
- Ezquivel, L. C., R. J. Rivera, R. R. Páramo, I. G. López, y C. F. Mata. 1997. Utilización de la Citología Vaginal Exfoliativa para el Seguimiento del Ciclo Estral del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). Parte II. En: Memorias Tecnología Aplicada a la Conservación de las Especies en Peligro de Extinción. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M. México D. F. 294-300 pp.
- Fentress, J. C. 1983. A View of Ontogeny. Pp. 24-64 In J. F. Eisenberg, and D. G. Kleiman, eds., *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. Special publication N°. 7. American Society of Mammalogists, Stillwater, OK.
- Fox, M. W. 1972. The Social Significance of Genital Licking in the Wolf, *Canis lupus*. *J. Mammal.* 53: 637-640.
- Fox, M. W. 1975. *The Wild Canids. Their Systematic, Behavioral, Ecology and Evolution*. Van Nostrand Reinhold Co. N. Y. 517 pp.
- Fox, M. W., and J. A. Cohen. 1977. Canid Communication. Pp. 728-748 In T. A. Seboak, ed., *How Animals Communicate*. Indiana University Press, Bloomington.
- Fritts, S. H., and Mech, L. D. 1981. Dynamics, Movements, and Feeding Ecology of Newly Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* N° 80. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 79 pp.
- Fuller, J. L., and E. M. DuBuis. 1962. The Behavior of Dogs. 415-52. In E. Hafez (ed.). *The Behavior of Domestic Animals*. Bailliere, Tindall & Cox. London. 619 pp.
- Galina, H. C., C. A. Saltiel. y M. J. Valencia. 1986. *Reproducción de los Animales Domésticos*. Limusa. México D.F.
- Gensch, W. 1968. Notes on Breeding Timber Wolf, *Canis lupus occidentalis*, at Dresden Zoo. *Int. Zoo Yrbk.* 8:15-16.
- Gese, E. M., and L. D. Mech. 1991. Dispersal of Wolves (*Canis lupus*) in Northeastern Minnesota, 1969-1989. *Can. J. Zool.* 69(12): 2946-2955.

- Hall, E. R., and K. R. Kelson. 1981. Mammals of Northamerica. Vol. II. The Ronald Pres Co. N. Y. 547 pp.
- Harrington, F. H., and C. S. Asa. 2003. Wolf Communication. 66-103. *In* D. Mech and L. Boitani. eds. Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. University of Chicago Press. Chicago and London. 448 pp.
- Harrington, F. H., and L. D. Mech. 1978. Howling at Two Minnesota Wolf Pack Summer Homesites. *Can. J. Zool.* 56: 2024-2028.
- Harrington, F. H., and L. D. Mech. 1979. Wolf Howling and its Role in Territory Maintenance. *Behaviour* 68: 207-249.
- Hendrick, P. 1995. Genetic Evaluation of the Three Captive Mexican Wolves Lineages and Consequent Recommendation. Department of Zoology. Arizona State University.
- Jiménez S. L. 2002. Programa de Recuperación del Lobo Gris Mexicano. *Calidad Ambiental, Elemento Esencial para el Desarrollo Sostenible.* 7(5): Sep-Oct. 13-15.
- Joslin, P. W. B. 1982. Status, Growth and Other Facets of the Iranian Wolf. Pp. 196-203 *In* F. H. Harrington and P. C. Paquet, eds., *Wolves of the World: Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation.* Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- Klinghammer, E. and L. Laidlaw. 1979. Analysis of 23 Months of Daily Holw Records in a Captive Grey Wolf Pack (*Canis lupus*). Pp. 153-181 *In* E. Klinghammer, ed., *The Behavior and Ecology of Wolves.* Garland STPM Press. New York.
- Kreeger, T. 2003. The Internal Wolf: Physiology, Pathology, and Pharmacology. 192-217. *In* D. Mech and L. Boitani. eds. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation.* University of Chicago Press. Chicago and London. 448 pp.
- Kreeger, T., U. Seal, and E. Plotka. 1992. Influence of Hypotalamic – Pituitary – Adrenocortical Hormones on Reproductive Hormones in Gray Wolf (*Canis lupus*). *The Journal of experimental Zoology.* 264: 32-41.
- Leopold, A. S. 1965. *Fauna Silvestre de México: Aves y Mamíferos de Caza.* IMRNAR. 1a Ed. 449-460 pp.
- Lindburg, D., and H. Fitch-Snyder. 1994. Use of Behavior to Evaluate the Reproductive Problems in Captive Mammals. *Zoo Biology.* 13: 433-445.
- Liptrap, R. 1994. *Stress and Reproduction in Domestic Animals.* Annal New York Academic of Sciences.
- Lyndaker, L.S., and M. J. Servín. 1998. Behavioral and Social Characteristics. *In: Mexican Gray Wolf Keeper Training Wokshop.* WCSRC. St Louis, Miss. U.S.A. Oct. 23-24. 6.1-6.6 pp.

- Martínez, G. E. 2001. Consideraciones Generales en la Reproducción de Hembras Jóvenes. Memorias del 4° Congreso Internacional en Perros, Gatos y otras Mascotas. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M. Acapulco, México. 19-22 pp.
- McBride, T. R. 1980. The Mexican Wolf (*Canis lupus baileyi*) A historical review and observations on its status and distribution. U. S. Fish and Wildlife Service. U.S.A.
- Mech, L. D. 1966. The Wolves of Isle Royale. U. S. Nat. Park Ser. Fauna Ser. Nº. 7. 210 pp.
- Mech, L. D. 1970. The Wolf The Ecology and Behavior of an Endangered Species. University of Minnesota Press. 384 pp.
- Mech, L. D. 1979. Making the Most of Radio-Tracking. Pp. 85-95 In C. J. Amlaner and D. W. Macdonald, eds., A Handbook on Biotelemetry and Radio- Tracking. Pergamon Press, Oxford.
- Mech, L. D. 1999. Alpha Status, Dominance, and Division of Labor in Wolf Packs. Can. J. Zool. 77: 1196-1203.
- Mech, L. D. 2000. Leadership in Wolf, *Canis lupus*, Packs. Can. Field-Nat. 114(2): 1-5.
- Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. Wolf Social Ecology. 1-34. In D. Mech and L. Boitani. eds. Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. University of Chicago Press. Chicago and London. 448 pp.
- Mech, L. D., and L. D. Frenzel. 1971. Ecological Studies of the Timber Wolf in Northeastern Minnesota. U. S. For. Serv. Res. Pap. NC-52.
- Mech, L. D., and H. H. Hertel. 1983. An Eight Year Demography of a Minnesota Wolf Pack. Acta Zool. Fenn. 174:249-250.
- Mech, L. D., and M. E. Nelson. 1990. Non-family Wolf (*Canis lupus*) Pack. Can. Field. Nat. 104:482-483
- Mech, L. D., L. G. Adams, T. J. Meier, J. W. Burch, and B. W. Dale. 1998. The Wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Mech, L. D., C. Asa, S. U. Seal, and D. E. Plotka. 1990. The Influence of Social and Endocrine Factors on Urine Marking by Captive Wolves (*Canis lupus*). Department of Biochemistry, University of Minnesota, Hormones and Behavior. 24. 248-509.
- Mertl-Millhollen, A. S., P. A. Goodmann, and E. Klinghammer. 1986. Wolf Scent Marking with Raised-Leg Urination. Zoo. Biol. 5: 7-20.

Mitsuzuka, M. 1987. Collection, Evolution and Freezing of Wolf Semen. Pp. 127-141 In H. Frank, ed., Man and Wolf: Advances, Issues and Problems in Captive Wolf Research. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Moctezuma, O. 2003. Recuperación del Lobo Mexicano. En: Animales de México en Peligro de Extinción. Fundación Ing. Alejo Peralta y Díaz Ceballos, IBP. México D.F. 203 pp.

Moctezuma, O., J. P. Gallo, y J. Servín. 2004. ¿Podrá volver el Lobo Mexicano?. Especies. Año 14, Vol. 13, N° 2: 4-11.

Murie, A. 1944. The Wolves of Mount McKinley. U. S. Nat. Park Serv. Fauna Ser. N° 5. 238 pp.

Newton, K. 1995. Manual de Manejo del Lobo Mexicano. Parque Zoológico Rio Grande.

Packard, J. M. 2003. Wolf Behavior: Reproductive, Social, and Intelligent. 35-65. In D. Mech and L. Boitani. eds. Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. University of Chicago Press. Chicago and London. 448 pp.

Packard, J. M., and L. D. Mech. 1980. Population Regulation in Wolves. Pp. 135-150 In M. N. Cohen, R. S. Malpass, and H. G. Klein, eds., Biosocial Mechanisms of Population Regulation. Yale University Press, New Haven, CT.

Packard, J. M., L. D. Mech, and U. S. Seal. 1983. Social Influences on Reproduction in Wolves. Pp. 78-85 In L. N. Carbyn, ed., Wolves in Canada and Alaska: Their status, biology and Management. Report Series, N° 45. Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta.

Packard, J. M., U. S. Seal, L. D. Mech, and E. D. Plotka. 1985. Causes of Reproductive Failure in Two Family Groups of Wolves (*Canis lupus*). Z. Tierpsychol. 68(1): 24-40.

Peters, R. P. and L. D. Mech. 1975. Scent-Marking in Wolves: A Field Study. Am. Sci. 63: 628-637.

Peterson, R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. Wildl. Monogr. N° 88. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 52 pp.

Pimlott, H. D. 1975. Wolves Proceedings of the First Working Meeting of Wolf Specialist and The First International Conference on the Conservation of the Wolf. IUCNNR. Morges Switz. Sup. Pap. 43-48 pp.

Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). 2000. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología. México D.F.

Rabb, G. B. 1968. Chicago Zoological Society. Personal Correspondence to the Author.

- Rabb, G. B., J. H. Woolpy, and E. Ginsburg. 1967. Social Relationships in a Group of Captive Wolves. *Amer. Zool.* 7: 305-11.
- Rivera, J. 2003. Efecto del Estrés sobre la Calidad del Semen del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en Cautiverio. Tesis de Maestría en Ciencias. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M., México, D.F.
- Rivera, J., C. Esquivel, R. Páramo, G López, y C. Vázquez. 1992. Utilización de la citología vaginal exfoliativa para el seguimiento del ciclo estral en Lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*). Estudio preliminar. Memorias del X Simposio sobre Fauna Silvestre. Taxco, Guerrero, México. Universidad Nacional Autónoma de México – Asociación de Zoológicos Criaderos y Acuarios de la República Mexicana. Taxco, Guerrero.
- Rivera, J., C. Esquivel, R. Páramo, G López, y C. Vázquez. 1994. Utilización de la citología vaginal exfoliativa para el seguimiento del ciclo estral en Lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*). Parte I. Memorias del XII Simposio sobre Fauna Silvestre. Toluca, Edo. de México. Universidad Nacional Autónoma de México – Gobierno del Estado de México. Toluca, Edo. de México.
- Rothman, R. J., and L. D. Mech. 1979. Scent-Marking in Lone Wolves and Newly Formed Pairs. *Anim. Behav.* 27:750-760.
- Schenkel, R. 1947. Expression Studies of Wolves. *Behaviour.* 1: 81-129.
- Seal, U., E. Plotka, D. Mech, and J. Packard. 1987. Seasonal Metabolic and Reproductive Cycles in Wolves. Pp. 109-125 *In* H. Frank, ed., *Man and Wolf: Advances, Issues and Problems in Captive Wolf Research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Seal, U., E. Plotka, J. Packard, and D. Mech. 1979. Endocrine Correlates of Reproduction in the Wolf. I Progesterone, Estradiol and LH During the Estrous Cycle. *Biol. Reprod.* 21:1057-1066.
- Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2007. www.semarnat.gob.mx
- Schassburger, R. M. 1978. The Vocal Repertoire of the Wolf: Structure, Function, and Ontogeny. Ph. D. dissertation, Cornell University. Ithaca, NY. 343 pp.
- Schassburger, R. M. 1987. Wolf Vocalizations: An Integrated Model of Structure, Motivation and Ontogeny. Pp. 313-347 *In* H. Frank, ed., *Man and Wolf: Advances, Issues and Problems in Captive Wolf Research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Schassburger, R. M. 1993. Vocal Communication in the Timber Wolf, *Canis lupus*, Linnaeus: Structure, Motivation, and Ontogeny. *Advances in Ethology*, N°. 30. Paul Parey, Berlin. 84 pp.

- Servín, J. 1983. Sobre el comportamiento reproductivo del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). Memorias del 1er Simposio en Fauna Silvestre, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Servín, J. 1991. Algunos Aspectos de la Conducta Social del Lobo Mexicano en Cautiverio.
- Servín, J. 1994. El etograma del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). En Memorias del Primer Simposium Nacional sobre el Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*), Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Siminski, D. P. 1998. Species Survival Plan (SSP) for the Mexican Gray Wolf Keeper Training Workshop. WCSRC. St. Louis, Miss. U.S.A. 3.1-3.2 pp.
- Siminski, D. P. 2006. Mexican Gray Wolf International Studbook; Arizona-Desert Museum, Tucson, Arizona, U.S.A.
- Siminski, D. P., and S. Linsey. 1998. Identification and Record. In: Mexican Gray Wolf Keeper Training Workshop. WCSRC. St. Louis, Miss. USA. pp. 81-82.
- Sisson, S., y D. J. Grossman. 1994. Anatomía de los Animales Domésticos. 5ª Ed. Salvat. México D. F.
- Stahler, D. R., D. W. Smith, and R. Landis. 2002. The Acceptance of New Breeding Male Into a Wild Wolf Pack. Can. J. Zool. 80: 360-365.
- Theberge, J. B. and J. B. Falls. 1967. Howling as a Means of Communication in Timber Wolves. Am. Zool. 7: 331-338.
- Tooze, Z. J., F. H. Harrington, and J. C. Fentress. 1990. Individually Distinct Vocalizations in Timber Wolves, *Canis lupus*. Anim. Behav. 40:723-730.
- Treviño, F. J. 1983. Status of the Mexican Wolf and Grizzly Bear in Northern Mexico and Southwestern U. S. Workshop Proceedings. U. S. DI. Forest. Serv. Gen. Tech. Report. W. 0-36. Rio Rico. Arizona. 78-80 pp.
- Treviño, F. J. 1994. El Lobo Mexicano su Futuro Incierto. Memorias del Primer Congreso sobre el Lobo Gris Mexicano (*Canis lupus baileyi*), Inst. Nac. de Ecol. D. F. México. 81-87 pp.
- Vaughan, T. A. 1986. Mammalogy. W. B. Saunders College Publ., Chicago.
- Villa, R. B. 1960. Combate contra Lobos y Coyotes en el Norte de México (sus Recuperaciones en la Salubridad, en la Economía y en la Conservación de la Fauna Silvestre) Instrucciones para el uso del 1080. Ana. Inst. Biol. U.N.A.M. 31. 340-373 pp.
- Voigt, D. R. 1973. Summer Food Habits and Movements of Wolves (*Canis lupus*) in Central Ontario. Master's Thesis, University of Guelph, Ontario.

- Weber, M. R. 1988. Estudio Biológico Preliminar sobre la Pureza Racial del Lobo Gris Mexicano *Canis lupus baileyi* en Cautiverio. Tesis de Licenciatura. Fac. de Med. Vet. y Zoot. FES. Cuautitlan, Edo. México, México 71pp.
- Weber, M. R. 1989. La Pureza Racial del Lobo Gris Mexicano *Canis lupus baileyi* en Cautiverio en México: Estudios Preliminares. Memorias del VI Simposio sobre Fauna Silvestre. Fac. de Med. Vet. y Zoot. U.N.A.M., México, D.F. 237-255 pp.
- Wildt, D. 1989. Reproductive Research in Conservation Biology Priorities and Avenues for Support. *J. Zoo Wildl. Med.* 20: 391-395.
- Wilson, D. E., and D. M. Reeder. 1993. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Young, S. P., and E. A. Golman. 1944. *The Wolves of North America*. The American Wildlife Institute. Wash. D. C. 636 pp.
- Zimen, E. 1971. *Wolfe und Koennigspudel: Vergleichende Verhaltensbeobachtungen*. R. Piper & Co. Verlag. Munich. 257 pp.
- Zimen, E. 1976. On the Regulation of Pack Size in Wolves. *Z. Tierpsychol.* 40:300-341.
- Zimen, E. 1981. *The Wolf: A Species in Danger*, Delacorte Press, New York.
- Zimen, E. 1982. A Wolf Pack Sociogram. Pp. 282-322 *In* F. H. Harrington and P. C. Paquet, eds., *Wolves of the World: Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, NJ.

Anexos

Anexo 1

Medidas del Cráneo del (*Canis lupus baileyi*)

Animales Adultos	Machos	Hembras
Largo del cóndilo basal	221.4 - 231.5 mm	209 - 215.9 mm
Ancho de zigomático	129.7 - 144.7 mm	126.1 - 130.9 mm
Constricción escamosa	74.8 - 82.8 mm	74.1 - 74.6 mm
Ancho de rostro	39.5 - 43.4 mm	37.9 - 38.1 mm
Distancia interorbital	44.5 - 46.2 mm	40 - 43.1 mm
Constricción posorbital	38.9 - 44.8 mm	40.3 - 43.1 mm
Largo de fosas nasales		165 - 168 mm
Largo de mandíbula	171 - 183 mm	
Altura del proceso coronoideo	70.4 - 77.8 mm	69 mm
Línea dental maxilar	100.2 - 104 mm	95.4 - 99.3 mm
Carnaza superior, largo de la corona (cara externa)	24.7 - 25.1 mm	23.4 - 24.5 mm
Ancho de corona	12 - 14.6 mm	12.1 - 12.2 mm
Primer molar superior diámetro anteroposterior	15.8 - 15.9 mm	15.1 - 15.5 mm
Diámetro transversal	21.5 - 22.2 mm	19.5 - 20.4 mm
Carnaza inferior	27 - 27.2 mm	24.9 - 26.3 mm

(Almaraz 1991)

Anexo 2

Etapas del cortejo en coyotes

Etapa	Macho	Hembra
I Proestro Temprano	Aumento de interés en la orina y heces de la hembra, aumento en la frecuencia de orinar y tallar el suelo; intentos de montas.	Realiza el levantamiento de la pata como macho cuando orina; comienza a cavar la madriguera; muestra vulva hinchada y posteriormente sangrado en esta etapa.
II Proestro Tardío	Se acerca rodeando a la hembra; aumentado las aproximaciones desde un lado ("T"); solicitud de monta; olfateo y lamido de la vulva; aumento en la frecuencia de intentos de monta.	No receptiva a las tentativas del macho, aunque levante la cola en respuesta al olfateo y lamido de la vulva por el macho.
III Estro	Aumenta la frecuencia de montas y sujeta a la hembra directamente enfrente de sus patas trasera; primeras cópulas exitosas terminando en candado.	Se detiene el excavado de nuevas guaridas; receptiva al olfateo y lamido de la vulva y montas del macho; levanta y posiciona la cola al lado para exponer genitales.

Anexo 3

Catalogo de Conductas Servín (1983, 1994)

Conductas Afiliativas	a) Sexuales	Presentación de Cortejo Monta Intento de Monta Cópula Flehemen
	b) Olfateo	Olfateo de Genitales Olfateo de otras Partes de Cuerpo
	c) Juego	Solicitud de Juego Juego con Contacto Corporal
	d) Lamer	Lamer Genitales Lamer otras Partes del Cuerpo
	e) Frotar	
	f) Recostar	Debajo del Compañero Al Lado
	g) Perseguir	
	h) Vocalizar	Lloriqueo Pulsado Aullido o Ladrado
	i) Tocar Hocico	
Conductas Agonísticas	a) Conductas Agresivas sin Contacto Corporal	Amenaza Ataque Acecho Imposición
	b) Conductas Agresivas con Contacto Corporal	Intento de Mordida Mordida
	c) Evasión	Activa En Respuesta
Conductas de Eliminación	Orinar Defecar Marcaje Montarse en la Hierba	
Conductas Individuales	Locomoción Locomoción Estereotipada Descanso Alimentación Exploración Indiferente Alerta Cuidado Corporal	

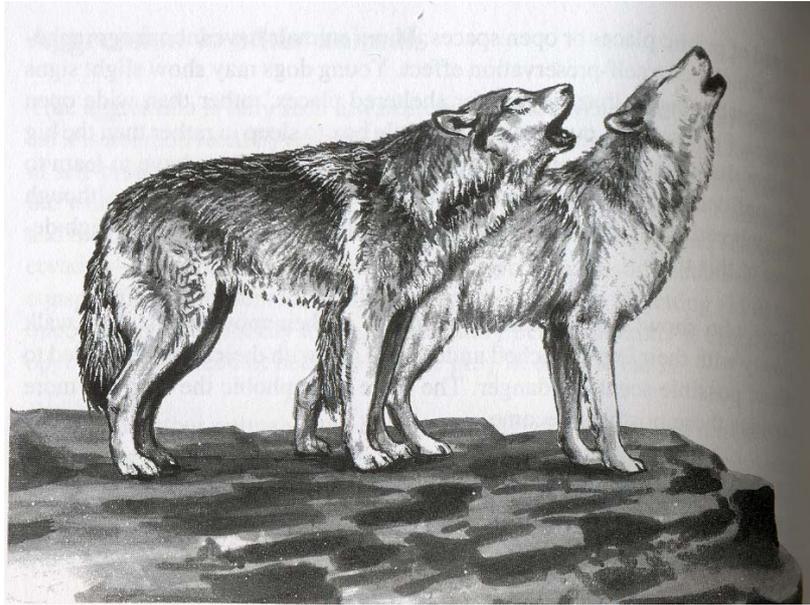
Anexo 4

Catalogo de Conductas Rivera (2003)

Conductas de Vocalización	Lloriqueo Pulsado Aullido o Ladrido
Conductas de Afiliación Sexual	Juego Hacer Contacto con el Hocico Olfatea el Cuerpo Olfateo de Genitales Presentación de Genitales Lamer Genitales Acicalar
Conductas de Monta	Solicitud de Monta Intento de Monta Monta
Cópula	Cópula
Conductas de Marcaje	Frotar genitales en el Piso Frotarse contra el Piso Olfatear la Orina Flehemen Marcaje con Orina Orina
Conductas de Cuidado Corporal	Autolamerse Genitales Autoacicalamiento
Conductas Individuales	Locomoción Estereotipia Descanso Alimentación Alerta Dentro de Caseta

Anexo 5

Conducta de Aullido



Anexo 6

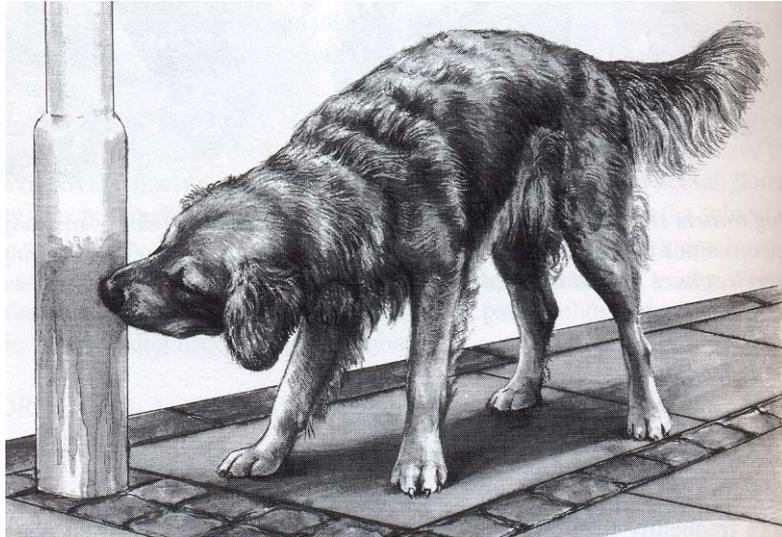
Conducta de Frotarse Contra el Piso



Ilustraciones de Alice Rasmussen
En: Roger Abrantes. 1997. Dog Language
An Encyclopedia of Canine Behaviour.
Wakan Tanka Publishers

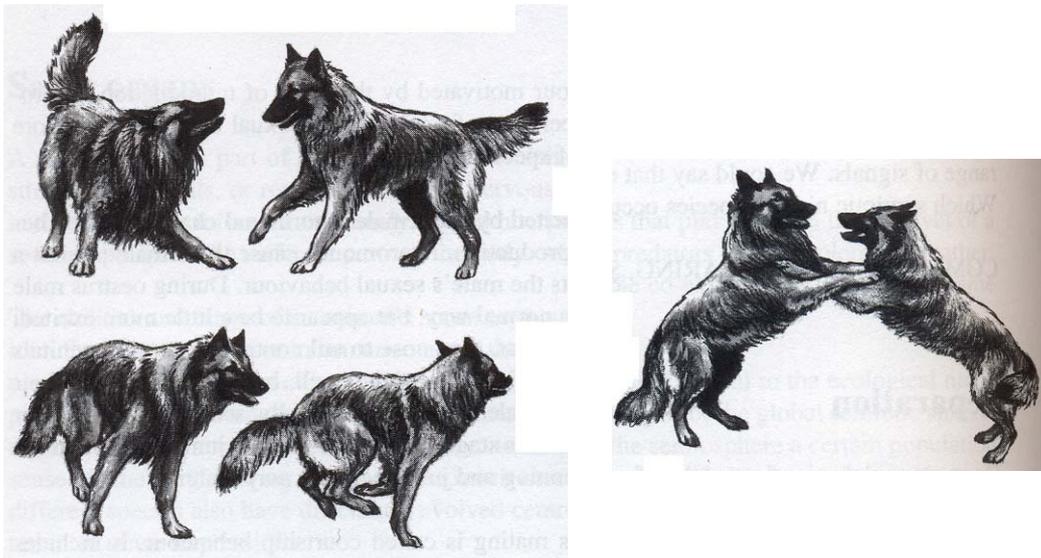
Anexo 7

Conducta de Olfatear Orina



Anexo 8

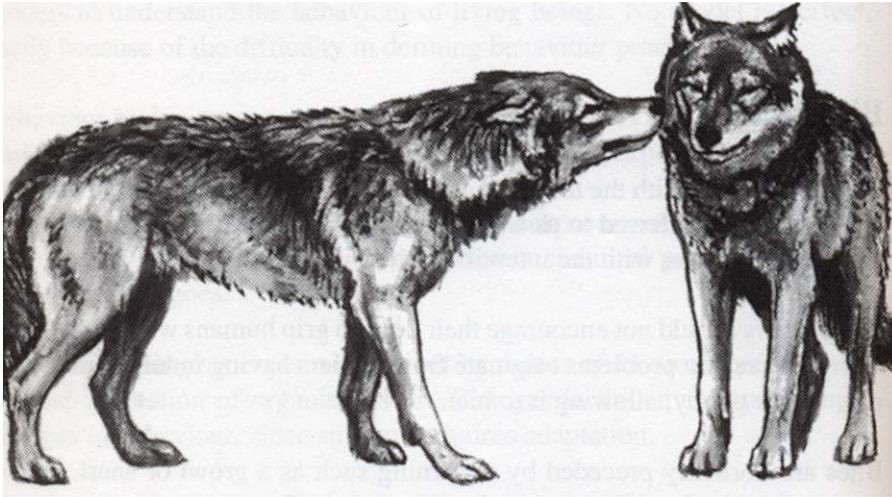
Conductas de Juego



Ilustraciones de Alice Rasmussen
En: Roger Abrantes. 1997. Dog Language
An Encyclopedia of Canine Behaviour.
Wakan Tanka Publishers

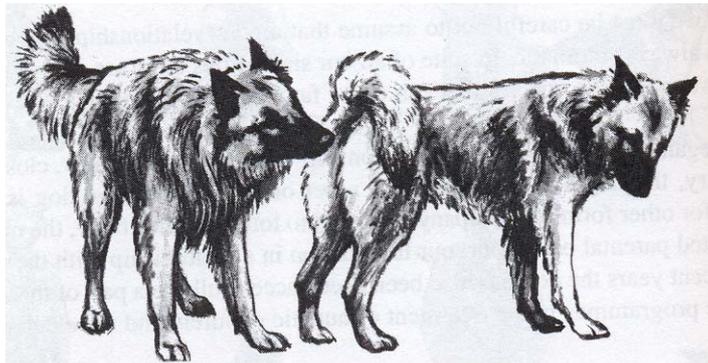
Anexo 9

Conducta de Contacto con Hocico



Anexo 10

Conductas de Olfateo y Presentación de Genitales



Ilustraciones de Alice Rasmussen
En: Roger Abrantes. 1997. Dog Language
An Encyclopedia of Canine Behaviour.
Wakan Tanka Publishers

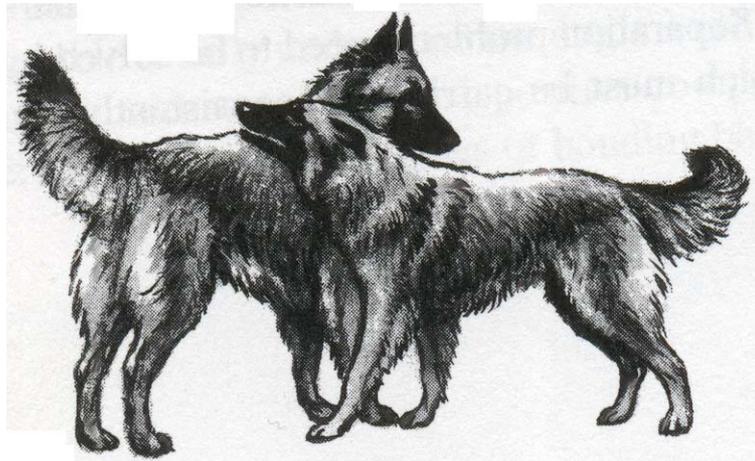
Anexo 11

Conducta de Acicalamiento



Anexo 12

Conducta de Solicitud de Monta



Ilustraciones de Alice Rasmussen
En: Roger Abrantes. 1997. Dog Language
An Encyclopedia of Canine Behaviour.
Wakan Tanka Publishers

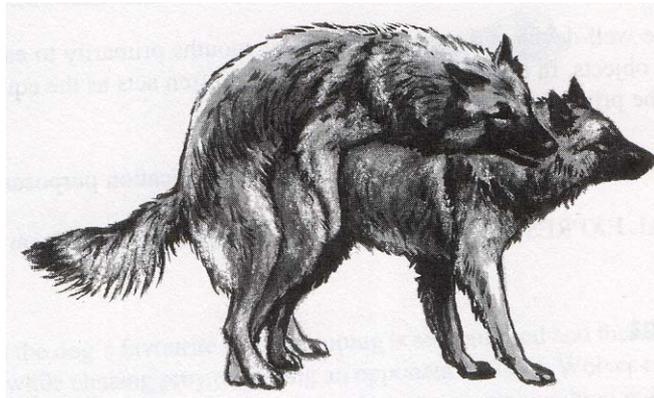
Anexo 13

Conducta de Intento de Monta



Anexo 14

Conducta de Monta



Ilustraciones de Alice Rasmussen
En: Roger Abrantes. 1997. Dog Language
An Encyclopedia of Canine Behaviour.
Wakan Tanka Publishers

Anexo 15

Conducta de Cópula



Ilustración de Alice Rasmussen
En: Roger Abrantes. 1997. Dog Language
An Encyclopedia of Canine Behaviour.
Wakan Tanka Publishers