



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

## FACULTAD DE CIENCIAS

**Integración sociosexual de dos parejas de lobo gris  
mexicano (*Canis lupus baileyi*) en semicautiverio durante  
dos temporadas reproductivas, México (2013- 2014)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

JUAN CARLOS ANDRADE RAMOS

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, Cd. Mx., 2018





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.

1. Datos del alumno

Andrade

Ramos

Juan Carlos

55502927

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

300001817

2. Datos del tutor

Dr.

Jorge Ignacio

Servín

Martínez

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María del Carmen

Miñana

Solís

4. Datos del sinodal 2

Mae.

Katia Aimee

Olea

y Wagner

5. Datos del sinodal 3

M. en C.

Noé

Pacheco

Coronel

6. Datos del sinodal 4

Mae.

José Carlos

Sánchez

Ferrer

7. Datos del trabajo escrito

Integración sociosexual de dos parejas de lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) en semicautiverio durante dos temporadas reproductivas, México (2013- 2014).

121 p.

2018

## DEDICATORIA

A mi querida Madre quien me guió con verdadero amor y cariño, a lo largo de todo el camino dejando una huella preciosa por la vida, que el tiempo no borrará jamás.

A mi padre por su apoyo incondicional en las buenas y en las malas, por compartir su alegría con sus hijos.

Gracias por cuidar de nosotros.



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Jorge I. Servín Martínez, Investigador de la UAM Xochimilco, por su interés en mi formación profesional, por la atención, aportación, la paciencia que tuvo para conmigo durante este proyecto y por brindarme la oportunidad de ser parte del esfuerzo de recuperación del lobo gris mexicano.

Al M en Neuroetología José Carlos Sánchez Ferrer por la capacitación recibida, por compartir sus conocimientos y experiencias en torno al estudio de la conducta animal.

A la Dirección General de Fauna Silvestre y a los miembros del Centro para la Conservación e Investigación de Vida Silvestre San Cayetano (CIVS San Cayetano), en especial al MVZ Jorge Yañes Carrasco, responsable del CIVS San Cayetano, a los trabajadores y vigilantes que resguardan el CIVS.

A los miembros del Sínodo: Dra. María del Carmen Miñana Solís, al Dr. Jorge Ignacio Servín Martínez, a la M. en C. Katia Aimeé Olvera y Wagner, al Maestro José Carlos Sánchez Ferrer y al M. en C. Noé Pacheco Coronel, por sus aportaciones y recomendaciones para el enriquecimiento del escrito final.

A todos los miembros del grupo de lobos del Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre de la UAM Xochimilco, por tantas horas compartidas de trabajo en el campo en beneficio de otra especie.

## **ÍNDICE**

<b>I. RESUMEN</b>	1
<b>II. INTRODUCCIÓN</b>	4
Condición de las poblaciones y problemática	8
Descripción de la especie	9
Evolución	10
Taxonomía del lobo	11
Aspectos sociales y conductuales	12
Fisiología del lobo gris	12
Socialización	15
Jerarquía en el lobo gris mexicano	16
Cooperación en el lobo gris mexicano	18
Sincronización	19
Sincronización conductual y fisiológica	20
Organización temporal	24
Ritmos circaanuales	25
Ritmos circadianos	26
Patrón de actividad	28
Factores sociales	29
Cronobiología	30
Lineamientos para la reproducción de los ejemplares del Programa de reproducción en cautiverio	31
Justificación	34
Pregunta de investigación	35
<b>III. HIPÓTESIS</b>	36
<b>IV. OBJETIVO GENERAL</b>	37
Objetivos particulares	37

<b>V.</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	38
	Conductas sociosexuales	41
	Análisis Estadístico	47
<b>VI.</b>	<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	49
	Sincronización conductual	53
	Actividad de la temporada reproductiva de la pareja F911-M983	75
	Actividad de F909 y M983 durante 2013	82
	Actividad de la temporada reproductiva de la pareja F909-M983	88
	Comparación del patrón de actividad de las hembras F909 y F911	93
<b>VII.</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	105
<b>VIII.</b>	<b>REFERENCIAS</b>	107

# I. RESUMEN

El lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) es símbolo de la cultura nacional debido a que ha cohabitado con los grupos humanos de nuestro territorio durante siglos. Los problemas económicos asociados con la pérdida de ganado en el norte del país desembocaron en el exterminio sistemático de la especie, junto con otros carnívoros silvestres. Para recuperar las poblaciones del lobo gris mexicano fue necesaria la colaboración entre México y los Estados Unidos de Norteamérica. El “Plan Binacional de Recuperación del Lobo Gris Mexicano” plantea estrategias para revertir los efectos negativos de las campañas de exterminio.

Los estudios etológicos brindan información valiosa sobre la dinámica social de las poblaciones cautivas para identificar parejas potencialmente aptas para la reproducción o reintroducción de la especie dentro de su rango de distribución original. A la adaptación fisiológica y conductual a los ciclos ambientales se le conoce como sincronización cronobiológica, esta regula en los organismos el desarrollo de estrategias que maximizan su supervivencia. Se ha reportado que, a la par de la sincronización cronobiológica, ocurre una sincronización fisiológica y conductual. Estos tres sistemas se retroalimentan y son fundamentales para el buen funcionamiento de las parejas reproductoras. En esta tesis el análisis se centra en la sincronización cronobiológica y conductual.

Uno de los problemas asociados con la reproducción en cautiverio es el manejo invasivo de los organismos en el seguimiento del proceso reproductivo. Es



necesario disponer de métodos no invasivos, que informen de las condiciones óptimas para la reproducción con la mínima interferencia hacia los organismos. Los avances en la tecnología facilitan integrar herramientas de otros campos de conocimiento para obtener información que complementa a la observación directa y contribuya a reducir el manejo invasivo de los ejemplares.

El objetivo de esta tesis fue: Analizar la conducta sociosexual y la actividad motriz de dos parejas reproductoras a lo largo de su estacionalidad biológica durante dos temporadas reproductivas consecutivas, para determinar si se da el proceso de sincronización cronobiológica y conductual en las parejas reproductoras. Los ejemplares de estudio se alojaban en el CIVS en San Cayetano, Edo. México. Se seleccionaron 10 conductas sociosexuales que fueron registradas durante las etapas de reproducción, gestación, crianza de cachorros e independencia, en dos temporadas reproductivas sucesivas (2013-2014). La observación focal por individuo, mostró que sí es posible establecer relación entre la sincronización cronobiológica y conductual. Se identificaron 5 conductas informativas del nivel de sincronización conductual entre las parejas reproductoras: Cortejo (XC), Marcaje con orina (MM), Marcaje doble (MD), Olfateo de orina (MOO) y Presentación de genitales por parte de la hembra (XP). La frecuencia de estas conductas varió entre las diferentes etapas de la estacionalidad biológica. El uso del actímetro facilitó la identificación de las variaciones en el comportamiento individual de los organismos reproductores y la información que proporcionó en ambas temporadas fue similar, la técnica de actimetría demostró ser una herramienta valiosa y poco invasiva para

el estudio de la sincronización cronobiológica en el lobo gris mexicano, lo que aportará información que mejorará el manejo de los individuos en cautiverio.

## II. INTRODUCCIÓN

Antecedentes del programa de reproducción en cautiverio de Lobo Gris Mexicano

El lobo mexicano ha sido símbolo del patrimonio natural y cultural de México (Servín, 2007), ya que ha interactuado con los grupos humanos dentro del territorio nacional durante varios siglos. Los registros arqueozoológicos más antiguos sobre el lobo mexicano son restos de piezas dentales que datan del siglo III d.C., hallados en una ofrenda en Teotihuacán, la ciudad más antigua del México prehispánico (Azúa *et al*, 2001).

Los primeros estudios científicos al respecto fueron realizados a mediados del siglo XX por Aldo Leopold (1952), Bernardo Villa-Ramírez y Rollin Baker (1962), quienes fueron los pioneros del estudio de la fauna silvestre de México y los primeros en aportar conocimiento formal sobre el lobo mexicano en el norte del país; ellos advirtieron la importancia de atender la situación del lobo mexicano de inmediato e incorporaron algunas medidas de lo que posteriormente se conocería como conservación biológica (Servín, 2004; Servín, 2007).

Para 1880, los venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*), los bisontes (*Bison bison*), los wapitíes (*Cervus canadensis*) y los venados bura (*O. hemionus*), entre otros animales silvestres, fueron sustituidos por ganado vacuno (*Bos taurus*) y lanar (*Ovis aries*) por lo que todo el suroeste de Texas era un enorme rancho ganadero que en principio pudo ayudar a incrementar las poblaciones de lobos (INE, 2000).

Para 1960, las poblaciones silvestres de lobo gris mexicano fueron prácticamente eliminadas debido principalmente a la campaña de exterminio sistemático que comenzó en los años 30 con la aparición del rifle calibre 0.22 con el que se generó la disminución constante de las poblaciones de lobos silvestres y de sus presas naturales como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el guajolote silvestre (*Meleagris gallopavo*), liebres (*Lepus spp.*) y conejos (*Sylvilagus spp.*), debido a que las comunidades rurales de aquel entonces utilizaban la cacería para abastecerse, sin que existiera la autoridad especializada para la conservación, manejo y aprovechamiento de la vida silvestre. Posteriormente se difundió el uso de trampas y a finales de los cincuenta se llevó a cabo la campaña de envenenamiento para control y exterminio de grandes carnívoros en el Norte de México. Se utilizaba el veneno desarrollado por el gobierno de los Estados Unidos de América llamado Monofluoroacetato de Sodio, comúnmente conocido como compuesto "1080". Su implementación fue posteriormente prohibida al comprobarse su peligrosidad para el ser humano.

Entre 1960 y 1975 se mantuvieron estas formas de control letal con el apoyo e indiferencia (Servín, 2007) por parte del gobierno mexicano y de los Estados Unidos, resultado del conflicto ganadero debido a pérdidas económicas por depredación y a la suposición de que los lobos eran portadores de rabia (Boletín UNAM-DGCS-129, 2016). Esto, aunado a la destrucción del hábitat, la pérdida de las comunidades de herbívoros silvestres y la presión por otras actividades humanas aceleraron el proceso de extinción del lobo mexicano, a este periodo entre 1960 y 1975 se le conoce como la etapa de exterminio (INE, 2000).

En Europa y Asia, la mayoría de las poblaciones de lobo llegaron a su punto más bajo entre los años 1930 y 1960, en los años posteriores las poblaciones de lobos se recuperaron poco a poco en el Norte de EUA y en diversas áreas de Europa y Asia, mientras que en México continuó la campaña silenciosa de exterminio (Servín, 2007).

Para revertir el impacto negativo de dichas campañas de erradicación, fue necesaria la colaboración conjunta entre ambos países para la recuperación de las poblaciones silvestres (INE, 2000).

En 1976 el lobo mexicano se incluyó en la lista de especies amenazadas (Hedrick y Fredrickson, 2008) y en 1979, el *United States Fish and Wildlife Service* (USFWS), crea el Equipo para la Recuperación del lobo mexicano (*Mexican Wolf Recovery Team*), del cual surgió el Proyecto Binacional para la Recuperación del Lobo Mexicano. Con el objetivo de reproducir ejemplares certificados, genéticamente aptos, capaces de sostener la reintroducción, en su área de distribución original (INE, 2000; Álvarez *et al*, 2003). Ante la problemática se tomó la decisión de capturar a los últimos lobos silvestres de los estados de Chihuahua y Durango (INE, 2000).

Entre los años de 1977 a 1980 se lograron capturar 3 ejemplares, una hembra preñada y dos machos dando origen a lo que se conoció como linaje *McBride* que irónicamente recibió su nombre del afamado trampero que logró capturarlos y que en primera instancia casi logra exterminarlos (Hedrick y Fredrickson, 2008). Con los ejemplares del linaje "*McBride*", se dio inicio al programa de reproducción en

cautiverio con miras a la reintroducción de la especie en su rango de distribución original (Servín, 1993), junto con dos linajes de poblaciones cautivas, uno proveniente de Estados Unidos de América denominado linaje “*Gosth Ranch*” y otro proveniente del zoológico de San Juan de Aragón denominado linaje “*Aragón*”, cada uno de estos tres linajes descienden de fundadores independientes (Hedrick y Fredrickson, 2008), el programa comenzó en México en 1987 (INE, 2000). Cabe resaltar que hoy en día toda la población de lobos certificados consta solamente de lobos nacidos en cautiverio (INE, 2000; Hedrick y Fredrickson, 2008).

En 1981 nació el primer lobo en cautiverio dentro del programa de reproducción (Boletín UNAM-DGCS-129, 2016). Los tres linajes han sido rigurosamente manejados genética y demográficamente bajo el Plan de Supervivencia de Especies (*SSP, Survival Species Program*). El objetivo genético de dicho plan es minimizar el índice de parentesco medio, que es indicador de la relación que cada individuo del grupo tiene con respecto al resto, lo que busca reducir los altos niveles de endogamia (Hedrick y Fredrickson, 2008).

Desafortunadamente estos esfuerzos no han sido suficientes y en la actualidad el lobo mexicano se encuentra en peligro de extinción y ha sido incluido en el Acta de Especies en Peligro de Extinción y en la Norma Oficial Mexicana, NOM-059-ECOL-2010, Ap. II CITES. El Acta y la Norma obligan a los gobiernos federales de México y Estados Unidos de Norteamérica a implementar proyectos para la recuperación y conservación de esta subespecie. En 1997, el Gobierno Federal Mexicano a través de la Dirección General de Vida Silvestre del Instituto Nacional de Ecología de la

SEMARNAP se dedicó a la estructuración de los Proyectos de Recuperación de Especies Prioritarias (PREP). La especie prioritaria por definición es aquella que aglutina gran número de nodos de las relaciones tróficas de determinado ecosistema o comunidad, éstas son especies promotoras de la conservación de la biodiversidad debido a que su protección implica necesariamente la conservación del hábitat. Uno de los primeros proyectos de recuperación fue el del lobo mexicano (INE, 2000).

El presente estudio se llevó a cabo en el Centro para la Conservación e Investigación de la Vida Silvestre (CIVS) San Cayetano que se rige bajo la Ley General de Vida Silvestre. Sus funciones son muy variadas como la recepción, rehabilitación, protección, recuperación y reintroducción de algunos ejemplares además de generar información para divulgar, capacitar, monitorear, evaluar, manejar y cualquier actividad que contribuya a incrementar el acervo de conocimiento de la vida silvestre y su hábitat al proponer alternativas entre la conservación, el aprovechamiento y los factores sociales que tienen impacto en los ecosistemas (Dirección General de Vida Silvestre, 2012).

## Condición de las poblaciones y problemática

Los estudios conductuales que se realizan en condiciones de cautiverio tienen la ventaja de que los animales se pueden observar a corta distancia y por largos periodos, sin estresar demasiado a los animales (Kleiman, 2011). Existe poca información sobre especies en peligro de extinción por ser raras o de difícil acceso en la naturaleza. En el caso del lobo gris mexicano las poblaciones fueron

diezmadas antes de que se realizaran estudios científicos, por lo que no se colectaron datos biológicos sobre el tamaño de sus poblaciones, distribución, ni conocimientos conductuales de este carnívoro en nuestro país antes de las campañas de control y exterminio (Servín, 2004). Actualmente se dispone de información relevante a partir de la población cautiva de lobos. Cualidades conductuales como el comportamiento individual, social y ecológico son importantes para los programas de reintroducción al medio silvestre, estas respuestas conductuales se han venido reconociendo y estudiando los últimos 40 años (Servín, 2004).

Los estudios conductuales ayudan a mejorar el manejo de los animales en cautiverio, por ello los programas de reproducción y de reintroducción, como el llevado a cabo en el CIVS San Cayetano, son de suma importancia para evitar la extinción de las especies amenazadas, estos contribuyen a su recuperación y a incrementar el conocimiento sobre los requerimientos necesarios para su desarrollo. Se busca también establecer el programa de educación ambiental enfocado en el papel del lobo mexicano en el medio silvestre como promotor de la biodiversidad al ser una especie clave (Servín, 1993; INE, 2000; Ceballos y Oliva, 2005; Alonso-Spilsbury *et al*, 2006; Martínez-Meyer *et al*, 2006).

## Descripción de la especie

En 1929, el lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) fue descrito por Nelson y Goldman como la subespecie de menor tamaño. Los machos adultos tienen peso promedio de 33 kg y las hembras adultas de 27 kg, cabeza grande con respecto a su cuerpo



y orejas grandes y redondeadas en la punta. Las patas son grandes y los cojinetes anchos. La cola es larga, excede la mitad del largo del cuerpo. El pelaje entre los hombros y la parte anterior de la espalda son largos y forman una especie de melena. Los colores prevaecientes en esta subespecie son un amarillo rojizo con sombreados negros en los pelos de la espalda (Servín, 2007). Llegan a vivir entre 7 y 8 años en vida libre y en cautiverio hasta 15 años (Servín, 1993).

## Evolución

Se considera que durante la última glaciación pleistocénica algunas poblaciones de lobos se refugiaron en 5 áreas, Alaska, Norte de Groelandia, el centro de los Estados Unidos de América, el oriente de los Estados Unidos de América y la zona Neártica del actual territorio mexicano. De acuerdo con esta hipótesis estas áreas se vieron libres de los hielos y a partir de estos asentamientos se dieron los movimientos migratorios de los diferentes grupos en el continente americano (INE, 2000).

El tiempo del aislamiento de estas poblaciones de lobos no fue suficiente para que se diera la especiación como tal, aunque sí se desarrollaron rasgos y características subespecíficas para cada subespecie. En el caso del lobo mexicano las poblaciones quedaron más aisladas que el resto debido a la aridez de la región después de la glaciación y se adaptaron a condiciones diferentes a las de los grupos de lobos de América del Norte, haciéndolos fácilmente distinguibles del resto de las poblaciones de EUA y Canadá. Se ha determinado que el ADN micro satelital del lobo mexicano tiene patrones únicos perfectamente diferenciables del resto de las subespecies de

lobo gris, de ahí la importancia evolutiva del lobo mexicano (Servín, 1993; INE, 2000; Álvarez *et al*, 2003).

En 1983, Nowak hizo una revisión de la clasificación de Goldman, afamado taxónomo de lobos (1937), y basado en análisis estadísticos de medidas craneales y en la distribución geográfica actual de las subespecies de lobo gris en América, obtuvo una reclasificación más objetiva de la especie. Esta clasificación agrupa a las subespecies de lobos en América en cinco grandes grupos de entre los 24 originalmente propuestos por Goldman, estos cinco grupos son: 1) El grupo del norte de Alaska agrupado como *Canis lupus occidentalis*; 2) El grupo del oriente de los Estados Unidos de América o *C. l. youngi*; 3) El del norte de Groelandia o *C. l. arctos*; 4) El del noroeste de los Estados Unidos de América o *C. l. lycaon* y 5) Los del suroeste de Norteamérica o lobo mexicano *C. l. baileyi* (INE, 2000).

## Taxonomía del lobo

Clase: Mammalia

Orden: Carnivora

Familia: Canidae

Género: *Canis*

Especie: *Canis lupus baileyi* (SEMARNAT, 2010)

## Aspectos sociales y conductuales

Los lobos son animales altamente sociables tanto en vida libre como en cautiverio (Woolpy y Ginsburg, 1967). En la naturaleza se asocian en manadas al formar grupos pequeños en comparación con los lobos del Norte y son formados por una pareja reproductora, crías y uno o más individuos añiles (Boyd y Jimenez, 1994; Tomlinson y Blumberg, 2001; Álvarez *et al*, 2003; Fatjó *et al*, 2007), por lo que las relaciones sociales de los lobos que viven más al sur del continente americano son relativamente simples, comparadas con los lobos que habitan al norte del continente (Servín, 2004).

El *U.S. Fish & Wildlife Service* (USFWS), define a la pareja reproductora exitosa como la pareja del macho y la hembra adultos, acompañados por cachorros al final del año. La intención de esta definición es proveer la medida demográfica de reproducción exitosa y supervivencia (Mitchell *et al*, 2008).

## Fisiología del lobo gris

La pubertad generalmente ocurre a los 22 meses de edad en el lobo gris, tanto para machos como para hembras. Se define como la primera producción de esperma en los machos u ovulación por parte de las hembras (Asa y Valdespino, 1998).

La madurez sexual se alcanza a los 2 años por parte de las hembras y a los 3 años por parte de los machos (Álvarez *et al*, 2003). Es una especie monógama, eso implica que utilizan la estrategia reproductiva en donde el macho y la hembra forman la pareja reproductora exclusiva durante varios ciclos reproductivos (Cordoni, 2009;

Kleiman, 2011). Sin embargo, algunos autores sugieren que los lobos son capaces de mayor flexibilidad y de desplegar gran variedad de estrategias reproductivas como la poligamia, pero esta condición ha sido difícil de observar en estado silvestre (Boyd y Jimenez, 1994; Servín, 2004).

Durante el periodo reproductivo, el macho permanece cerca de la hembra para resguardarla de otros machos y copular con ella (Mech, 2000; Escobar-Ibarra *et al*, 2009). Algunos autores han señalado que el periodo de reproducción va de la primera semana de diciembre a la primera semana de marzo (Servín, 1997; Alfredéén, 2006), aunque se ha reportado que desde los meses de noviembre y diciembre se da el periodo de estabilización y formación de la pareja (Bernal, 1990; Servín, 1997).

Las hembras presentan un sólo ciclo ovulatorio al año o monoestro, por lo que sólo se pueden reproducir una vez al año (Servín, 1993; Asa y Valdespino, 1998), esto ocurre a finales de febrero y principios de marzo con el periodo de gestación que dura 62 días aproximadamente y durante el cual se forman vínculos entre las parejas de reciente formación o se reafirman los vínculos de parejas ya establecidas (INE; 2000).

El éxito reproductivo es influenciado a lo largo del año, por varios factores como la disponibilidad de alimento, la temperatura ambiental, el encuentro con depredadores, etc. Para maximizar su supervivencia los organismos desarrollaron estrategias adaptativas como la estacionalidad biológica que sincroniza su biología con su medio físico o entorno.

Se han estimado 4 etapas en la estacionalidad biológica en el lobo mexicano (Servín, 1997):

1. Reproducción, del primero de diciembre a la primera semana de marzo. Las variaciones estacionales en la intensidad luminosa, la temperatura, la humedad y la disponibilidad de alimento se derivan del movimiento de la tierra a lo largo de su órbita alrededor del sol (Prendergast *et al*, 2002).

2. Gestación, va de la segunda semana de marzo a la primera semana de mayo. En vida libre la Selección Natural favorece a aquellas hembras cuya descendencia coincide con la abundancia de alimento de alta calidad (Prendergast *et al*, 2002).

3. Crianza o cría de Cachorros, va de la segunda semana de mayo a la segunda semana de septiembre. El estado tardío de la lactancia en los mamíferos es un momento crítico debido al desgaste energético que esto representa (Prendergast *et al*, 2002).

4.- Independencia o dispersión, abarca de la tercera semana de septiembre y todo noviembre. La conducta sexual conlleva a la fuerte competencia intragrupal y el rango en la jerarquía funciona como factor de selección para que sólo la pareja del grupo logre reproducirse, mientras que el resto permanecen como miembros no reproductores de la manada (Servín, 1991). El alto nivel de hostilidad entre la hembra alfa y alguna subordinada puede obligar al animal de bajo rango a abandonar la manada, estos lobos pueden encontrar otro individuo solitario y formar una nueva manada o grupo familiar (Rothman y Mech, 1979; Derix *et al*, 1993).

## Socialización

La formación del vínculo entre la pareja de lobos dominantes es difícil de observar debido a que la relación entre la pareja reproductiva es compleja, tanto entre ellos como hacia sus subordinados (Mech, 1999). Ciertas conductas de cortejo parecen estar relacionadas con la formación y establecimiento de la pareja reproductora, como pueden ser el marcaje doble o marcaje alterno, el frotarse cuerpo a cuerpo con la pareja, las caminatas en paralelo, el olfateo y lamida de genitales u orina, principalmente. Fuera de la temporada reproductiva y de crianza, las actividades de la manada se enfocan principalmente a la defensa de su territorio (Escobar-Ibarra *et al*, 2009).

Los cánidos se caracterizan por el fuerte lazo de pareja y por la gran variedad de conductas sociales y sexuales (Derix *et al*, 1993; Derix y Van Hooff, 1995; Alonso-Spilsbury *et al*, 2006). Las conductas sexuales son aquellas que se realizan con la intención de reproducirse y esto conlleva a la fuerte competencia intragrupal, que es importante para el éxito reproductivo en ambos sexos, pero que se observa con mayor intensidad entre las hembras (Rothman y Mech, 1979; Servín, 1991; Derix *et al*, 1993). Los lobos son animales territoriales que patrullan su territorio para defender los recursos que albergan y para desplegar su actividad reproductiva, estos dos factores son de suma importancia para la estructura social de la manada (Álvarez *et al*, 2003).

## Jerarquía en el lobo gris mexicano

El sistema jerárquico regula la estructura social de la manada, el desarrollo y mantenimiento de la estabilidad social que depende de la organización de los individuos al establecer reglas conductuales (Cordoni, 2009).

Los lobos dominantes despliegan conductas para controlar o dirigir al resto de los miembros de la manada. En la manada, los individuos (hembra y macho) con la jerarquía superior son denominados alfa, seguidos por los beta y los individuos de menor jerarquía son los omega (Boyd y Jimenez, 1994; Mech, 1999; Stahler *et al*, 2002; Cordoni, 2009). El macho alfa mantiene la unión al interior del grupo al mostrar tolerancia hacia los miembros subordinados y al disolver situaciones de conflicto; en general se trata de los animales de mayor edad y más experimentados dentro de la manada (Mech, 1999; Álvarez *et al.*, 2003).

Estas relaciones de dominio no son permanentes debido a que, tanto en vida libre como en cautiverio, el estatus social de los individuos cambia con el tiempo debido a la competencia por controlar ciertos recursos. Los lazos creados por la pareja reproductora requieren interacciones que los refuercen constantemente. En animales sociales el juego puede ser usado para establecer relaciones de dominio sin llegar a la pelea, así como para incrementar el orden social y la unión del grupo (Cordoni, 2009).

Establecer la jerarquía es, una forma de regular el sistema de privilegios para asignar el liderazgo y el acceso a recursos como alimento, espacios o una pareja

(Fatjó *et al*, 2007). Debido a que las manadas son básicamente grupos familiares, éstos son dirigidos por dos líneas de dominancia jerárquica, la del macho y la de la hembra (Moran, 1982; Mech, 2000; Peterson *et al*, 2002). Por lo general, sólo la pareja dominante tiene éxito en la reproducción (Derix y Van Hooff, 1995; Stahler *et al*, 2002), en la naturaleza es poco probable que un lobo con posición jerárquica baja logre reproducirse (Mech, 1999).

En vida libre no se han registrado apareamientos entre padres e hijos, aunque esta condición puede cambiar en condiciones de cautiverio. Este aspecto no es favorable debido al aumento en la endogamia, por lo que es necesario llevar un registro preciso para prevenir esta situación (Álvarez *et al.*, 2003).

Las hembras emiten conductas dirigidas a la consolidación del dominio y la supresión de la actividad de otras hembras, esto ha sido registrado en el pasado por varios autores (Derix *et al*, 1993). La supresión del ciclo reproductivo en las hembras subordinadas es producto de la interacción entre sistemas fisiológicos y conductuales durante la temporada reproductiva. La actividad hormonal activa en las hembras el instinto maternal lo que comúnmente se conoce como pseudoembarazo (Asa y Valdespino, 1998), por otro lado, las agresiones entre el macho alfa y otros miembros con frecuencia se deben a la competencia por la hembra receptiva (Cordoni, 2009).

Durante la etapa de reproducción existen diferencias entre el comportamiento de individuos de diferente sexo y rango, lo que contribuye a establecer lazos afectivos en la pareja; además de la competencia intra sexual, también se observan fuertes



preferencias en la selección de pareja, principalmente dirigidas hacia lobos de mayor rango, aunque la forma en que los individuos de ambos sexos manifiestan su interés sexual difiere. Los machos participan más activamente en el cortejo de la hembra de su preferencia, pero esta preferencia puede cambiar eventualmente (Derix y Van Hooff, 1995).

## Cooperación en el lobo gris mexicano

La socialización es una ventaja evolutiva ya que los individuos involucrados se benefician de la cooperación del grupo. Los lobos son criadores cooperativos (Boyd y Jimenez, 1994; Stahler *et al*, 2002; Alfredéen, 2006). La cooperación entre los miembros del grupo aumenta las posibilidades de supervivencia de las crías. La caza cooperativa es crítica para capturar presas potencialmente peligrosas. Las hembras sin ayudantes o pareja tienen menos posibilidades de garantizar la supervivencia de sus crías (Boyd y Jimenez, 1994). Durante esta etapa hembras y machos desempeñan diferentes funciones en la división del trabajo lo que ayuda a la manutención del grupo. Cuando nacen las crías, la hembra pasa la mayor parte del tiempo en la madriguera para atender a los cachorros mientras el macho sale de cacería para llevarle alimento a la madre y sus crías (Alfredéen, 2006; Cordoni, 2009), por eso la formación de la pareja es esencial para la defensa del territorio y la reproducción (Escobar-Ibarra *et al*, 2006). Las conductas afiliativas pueden ser usadas por los lobos como herramienta para coordinar sus comportamientos, por ejemplo, los animales que juegan juntos tienden a permanecer unidos (Cordoni, 2009).

## Sincronización

El tiempo que tarda un individuo en integrarse al interior de un grupo de individuos de su misma especie se conoce como integración social y esto varía de acuerdo a la especie (Cordoni, 2009; Escobar-Ibarra *et al*, 2009).

La integración social en el lobo gris mexicano es determinante para que exista cohesión entre todos los integrantes de la manada. Los estudios sobre integración social en lobos son escasos. Algunos investigadores han demostrado la eficacia de técnicas poco invasivas para el monitoreo de carnívoros como lo es la radiotelemetría (Servín *et al*, 1987, Gehring *et al*, 2003; Servín *et al*, 2003), del mismo modo en el año 2002 se registró la aceptación de un nuevo semental por parte de una manada en el periodo de 6h (Stahler *et al*, 2002).

La sincronización es una estrategia que permite maximizar la supervivencia de los organismos al adaptarse a cambios de las condiciones ambientales y sociales que los rodean. Es importante distinguir tres niveles de sincronización: La sincronización cronobiológica que se refiere a cómo los organismos se adaptan con los ciclos geofísicos, lo que les permite ajustar sus ciclos reproductivos con la época del año más propicia para la crianza. Esta sincronización cronobiológica engloba la sincronización conductual y fisiológica. En esta tesis el análisis se centra en la sincronización cronobiológica y conductual.

## Sincronización conductual y fisiológica

Después del proceso de integración social viene el periodo de sincronización conductual, esto ocurre entre el macho y la hembra alfa durante la etapa de reproducción y es la relación entre las conductas del macho y la hembra reproductiva. (Stahler *et al*, 2002). En cautiverio, las parejas reproductoras se forman sin la certeza de que la integración social y sexual de la pareja pueda ocurrir. Según el plan de recuperación la intención es juntar a la pareja un mes antes de que comience la etapa de reproducción para facilitar que el proceso de sincronización conductual entre la pareja pueda ocurrir (Escobar-Ibarra *et al*, 2009).

La sincronización conductual va de la mano de la sincronización fisiológica, en la que se establece la relación entre la actividad hormonal de la hembra y el macho, lo que prepara a la pareja para la reproducción. La importancia de la socialización es crítica, debido a que en la interacción entre la pareja reproductora se da la retroalimentación entre los sistemas fisiológico y conductual que ayuda a sincronizar a la pareja previo a la reproducción (Escandón, 1994; Halle y Stenseth, 2000; Alonso-Spilsbury *et al*, 2006).

Los lobos utilizan una mezcla de conductas y señales para comunicarse entre ellos, entre las que destacan tres formas principales: visual, química y auditiva (Servín, 2000; Tomlinson y Blumberg, 2001; Álvarez *et al*, 2003).

Para los lobos, la vista es muy importante para la emisión y recepción de conductas (Álvarez *et al*, 2003), debido a que expresan sus intenciones y estados emocionales

mediante posturas del cuerpo, orejas, cola o cambios en su expresión facial. La información visual se relaciona con la formación y mantenimiento de las relaciones de dominio, estos elementos son de suma importancia, para la integración social exitosa y la sincronización conductual de las parejas reproductoras (Alonso-Spilsbury *et al*, 2006; Fatjó *et al*, 2007).

La comunicación química asociada con el frotarse contra el sustrato o el marcaje con orina, brinda amplia variedad de información a los miembros de la manada, como la posición en la jerarquía del individuo, ubicación espacial dentro de su territorio, señal de advertencia de su presencia en el territorio, como marca de posesión de alimento, entre otras. Por ejemplo, se sabe que lobos que atraviesan territorios ajenos, no realizan marcas para evitar llamar la atención (Barja y De Miguel, 2000).

En la naturaleza, durante la etapa de reproducción el marcaje con orina sirve para identificar a miembros del sexo opuesto a través de largas distancias, así como para conocer su estado de receptividad sexual. El marcaje con orina también es importante en la formación de nuevas parejas y en la sincronización conductual y fisiológica en parejas ya establecidas. El marcaje químico tiene una función en la formación y manutención de los lazos afectivos entre la pareja previo al estro de la hembra (Rothman y Mech, 1979; Harrington, 1980; Bernal, 1990; Barja y De Miguel, 2000; Peterson *et al*, 2002; Escobar-Ibarra, 2006).

Los lobos realizan marcajes con orina durante todo el año, con el incremento de actividad durante el invierno que coincide con la etapa reproductiva, además de que

los niveles de testosterona más altos se presentan durante el invierno y durante el verano alcanza sus niveles más bajos. Esta relación sugiere que el marcaje con orina puede depender de los niveles de testosterona (Mech, 2006). El marcaje con orina previo al emparejamiento de los individuos es necesario para sincronizar al macho al elevar sus niveles de testosterona (Escobar-Ibarra *et al*, 2006).

El marcaje doble (MD), es el marcaje con orina que se realiza en el mismo punto consecutivamente por ambos miembros de la pareja reproductora en el periodo de observación; es una forma de comunicación entre la pareja reproductora que puede utilizarse para estimar la fuerza de los lazos afectivos entre la pareja y por consiguiente, su nivel de sincronización conductual (Rothman y Mech, 1979; Bernal y Packard, 1997).

Los machos dominantes realizan MD con más frecuencia que los subordinados. En la pareja ya establecida se observa la tasa de marcaje doble (MD) más frecuente durante la temporada reproductiva (Rothman y Mech, 1979). El MD está directamente relacionado con el estatus del animal y la época del año; puede funcionar como sincronizador reproductivo, para formación de lazos y protección de la pareja, en la defensa del territorio y refuerza los lazos afectivos, anuncia el estro y además, puede ser fundamental en la formación de la pareja de vigilancia para la etapa reproductiva, gestación y crianza. De ahí la importancia del marcaje doble entre los miembros de la pareja reproductora, muy probablemente el marcaje doble desempeña un papel multifuncional. Aparentemente los cambios hormonales modulan y se retroalimentan por la estimulación social durante el cortejo y son

responsables de la frecuencia en el marcaje (Rothman y Mech, 1979; Escobar-Ibarra *et al*, 2006).

En cuanto a la comunicación auditiva, los cánidos tienen la mayor variedad de vocalizaciones entre los carnívoros como lloriqueos, gruñidos, aullidos y resoplidos (INE 2000; Servín, 2000). Algunos autores han reportado que durante la temporada reproductiva se da el incremento en la duración y frecuencia de los aullidos, ya que hacerlo juntos refuerza la cohesión de los individuos al cumplir el rol importante al interior de las manadas de lobos; así como en la interacción entre manadas ya que pueden brindar información como la posición jerárquica de quien la realiza o la presencia de machos adultos en una manada (Derix *et al*, 1993; Servín, 2000; Stahler *et al*, 2002; Alvarez *et al*, 2003).

En condiciones de cautiverio puede ocasionarse la baja en la actividad reproductiva debido al estrés causado por los ruidos producidos por depredadores o competidores naturales e incluso el producido por personas en lugares como los zoológicos donde se resguarda a competidores naturales y/o depredadores en albergues muy próximos entre sí, lo que es de importancia para el programa de reproducción en cautiverio en el caso del lobo mexicano. Probablemente los lobos utilizan varias estrategias para fortalecer las relaciones inter-individuales y reducir los conflictos entre los conespecíficos (Servín, 2000; Alonso-Spilsbury *et al*, 2006; Cordoni, 2009).

## Organización temporal

En sus orígenes, los seres vivos se sometieron al orden temporal impuesto por el ambiente y con el paso del tiempo dicho orden fue integrado a la información genética, dando origen a su propia organización temporal de carácter hereditario. A aquellos eventos biológicos cuya expresión es periódica se les conoce como ritmos biológicos (Escandón, 1994; Scott, 1986),

La semejanza entre los ciclos ambientales y los ritmos biológicos se debe a que estos últimos dependen de los primeros. Existen 4 ritmos circa que no varían en periodo bajo condiciones naturales: 1) circaanuales, 2) circadianos, 3) circalunares y 4) circamareales ya que están sincronizados con ciclos geofísicos como las estaciones, los ciclos de luz-oscuridad, ciclos lunares y ciclos mareales, que a su vez se reflejan en ritmos anuales, diarios, lunares y mareales en los sistemas biológicos (Escandón, 1994).

Los ciclos ambientales y el tiempo evolutivo han dejado su huella en la biología de los organismos. Los seres vivos no solo siguen los ritmos de los ciclos ambientales, sino que poseen sus propios ritmos intrínsecos o ritmos biológicos (Scott, 1986). Los ritmos biológicos pueden ser modulados por alguna oscilación externa y cuando esto ocurre, se dice que el ritmo es “sincronizado” por dicha oscilación. La señal responsable de la sincronización se denomina *zeitgeber* o sincronizador (Escandón, 1994) y el estímulo ambiental más importante es el ciclo natural luz-oscuridad (Escandón, 1994; Halle y Stenseth, 2000; Sánchez-Ferrer *et al*, 2016).

## Ritmos circanuales

La posición de la tierra alrededor de la órbita del sol tiene efectos en las variaciones estacionales como la duración del día, temperatura y humedad, además de que expone a los organismos a variaciones en la intensidad luminosa. Aunado a esto, el crecimiento de las plantas es afectado por otros factores abióticos que determinan la disponibilidad de alimento y reproducción de herbívoros, lo que afecta a las poblaciones de carnívoros (Escandón, 1994; Halle y Stenseth, 2000; Prendergast *et al*, 2002; Bujis *et al*, 2003).

Dos tipos de respuesta a la estacionalidad biológica han sido los más estudiados: Tipo I, o mixto, que incluye componentes exógenos y endógenos, no persiste por más de un ciclo en ausencia de cambio ambiental. Es común en mamíferos con ciclos de vida corto y se considera que a partir de este tipo de estacionalidad es que evolucionó la estacionalidad de tipo II. El Tipo II, o ritmo circanual, es totalmente endógeno, persiste durante dos o más ciclos incluso cuando la duración del día, temperatura, humedad y disponibilidad de alimento permanezcan constantes durante todo el año. Este ritmo endógeno anual es característico de mamíferos con ciclos de vida largos como primates, carnívoros, ungulados y ha sido documentado en amplia variedad de organismos que van desde plantas primitivas hasta primates (Prendergast *et al*, 2002).



## Ritmos circadianos

A los ritmos diurnos con una periodicidad cercana a 24 h se les conoce como ritmos circadianos (Halle y Stenseth, 2000), una de las propiedades más importante del ritmo circadiano es su habilidad de sincronizarse con el ciclo de 24 h de luz-oscuridad y está presente en muchos procesos psicológicos y conductuales esenciales, estos ritmos son generados por múltiples osciladores circadianos presentes en la mayoría de los órganos o relojes biológicos periféricos y el reloj central o reloj biológico coordinados de forma jerárquica que sincronizan al organismo con los cambios en el ambiente. Esta sincronización cronobiológica es resultado de la sensibilidad del reloj biológico periférico y central de ser reajustados por la luz (Roper y Ryon, 1977; Escandón, 1994; Reppert y Weaver, 2002; Bujis *et al*, 2003; Feng y Lazar 2012; Hardin y Panda, 2013; Liu y Chu, 2013;).

Una de las características más consistentes del ambiente físico y social es el cambio, algunos se presentan de manera impredecible, pero otros ocurren con patrón rítmico bastante preciso (Halle y Stenseth, 2000; Bujis, *et al*, 2003).

Se ha propuesto que el objetivo de la evolución de dicho reloj interno fue adaptar la conducta y fisiología del organismo a los cambios en el ambiente (Halle y Stenseth, 2000).

La gran mayoría de las especies usan la luz solar para ajustar su periodo de actividad mediante su reloj biológico, lo que origina al ritmo circadiano (Bujis *et al*, 2003). Para que el ritmo biológico sea considerado verdadero ritmo circadiano debe

persistir, aunque las condiciones ambientales se mantengan constantes y tener una periodicidad cercana a las 24 h (Roper y Ryon, 1977; Halle y Stenseth, 2000; Liu y Chu, 2013).

Los ritmos circadianos se han abordado a través de tres tipos de estudios principalmente: 1) bioquímicos y biofísicos del mecanismo controlado a nivel celular, 2) de comportamiento del organismo como un todo y 3) fisiológicos acerca de cómo la ritmicidad celular se traslada al comportamiento de la totalidad del organismo. La interrupción de la homeostasis circadiana tiene un fuerte impacto en el funcionamiento fisiológico lo que incide en la salud y la susceptibilidad a enfermedades en mamíferos (Escandón, 1994; Liu y Chu, 2013).

A los ritmos biológicos con oscilaciones autosostenidas se les conoce como **endógenos**, mientras que a los sistemas pasivos que adoptan la apariencia rítmica en función de las variaciones periódicas del ambiente se les denomina como **exógenos**. Aparentemente, los ritmos circadianos se regulan de manera endógena con el periodo cercano a 24 horas, que a su vez es regulado por sincronizadores ambientales periódicos como los ciclos de luz y oscuridad. Algunas evidencias sugieren que los lobos responden a estímulos fotoperiódicos, que dan como resultado la presencia del estro en las hembras en las mismas épocas cada año, por lo que en principio estas fechas se pueden predecir (Asa *et al*, 1987). Como en todos los mamíferos, la información lumínica (fótica) es transmitida mediante el tracto retino-hipotalámico hacia el núcleo supraquiasmático que traduce la información de luz/oscuridad en señal endócrina interna para la secreción de la

hormona melatonina (Roper y Ryon, 1977; Escandón, 1994; Halle y Stenseth, 2000; Buijs *et al*, 2003; Karatsoreos *et al*, 2004).

El ritmo circadiano más estudiado es el ciclo de reposo-actividad (Roper y Ryon, 1977).

## Patrón de actividad

La actividad y el reposo son dos estados básicos del comportamiento que presentan prácticamente todos los animales, las alternaciones repetitivas entre estos dos estados resultan en el patrón temporal. La relación entre estas dos fases es lo que comúnmente se conoce como patrón de actividad (Halle y Stenseth, 2000). Cada especie tiene un tipo actividad característico, relacionado con las oscilaciones en la iluminación diaria, sin embargo, existen variaciones estacionales en los patrones de actividad, principalmente en la etapa reproductiva (Halle y Stenseth, 2000)

Dicho patrón refleja las transiciones sistemáticas entre la actividad y el reposo de los individuos, debido a esto, se han desarrollado cronotipos, o estrategias básicas de adaptación al ciclo de luz-oscuridad (Halle y Stenseth, 2000) (Fig. 1). Los carnívoros presentan tres tipos básicos de patrones de actividad: diurnos, como los coatís (*Nasua narica*); nocturnos, como las hienas (*Crocuta crocuta*) y crepusculares como los lobos (*Canis lupus*) (Halle y Stenseth, 2000; Prendergast *et al*, 2002).

### Descanso

Dormir

Relajación

Vida social

Aseo

Recuperación

### Actividad

Alimentación

Exploración

Marcaje

Defensa

Búsqueda de pareja

El patrón de actividad más común entre los mamíferos es el unimodal o con un sólo pico de actividad, pero también se pueden encontrar ritmos bimodales o polifásicos (Halle y Stenseth, 2000). Se ha reportado que en general los lobos poseen dos picos de actividad, alrededor de los crepúsculos diurnos durante la salida del sol y nocturnos a la puesta del sol (Roper y Ryon, 1977; Halle y Stenseth, 2000; Sánchez-Ferrer *et al*, 2016). Al mismo tiempo existen muchos factores que pueden modificar el ciclo de reposo-actividad de los individuos, como la temporada del año, el clima, la intensidad luminosa, el sexo, las fases lunares (Sánchez-Ferrer *et al*, 2016) y la etapa del desarrollo (Halle y Stenseth, 2000), entre otros. La actividad se podría considerar la etapa de alto gasto energético y de elevado riesgo de mortalidad a causa de los depredadores o cualquier desastre natural, mientras que en el reposo el gasto energético es bajo, pero el animal se ve obligado a depender de sus reservas para vivir, reservas que se acumulan durante los periodos de actividad, por lo que el reposo se puede considerar como la fase de recuperación y preparación para el periodo de actividad (Servín *et al*, 1991; Halle y Stenseth, 2000).

## Factores sociales

El patrón de actividad, también se puede explicar por factores conductuales (Roper y Ryon, 1977; Servín *et al*, 1991; Halle y Stenseth, 2000; Liu y Chu, 2013). Durante la época reproductiva los machos patrullan su territorio, realizan marcaje con orina,

controlan sus recursos y defienden a su pareja de posibles competidores, lo que se refleja en el gasto energético alto. Por otro lado, las hembras pasan la mayor parte del tiempo cerca de su madriguera preparándose para la gestación y crianza (Servín *et al*, 1991), lo que se refleja en el gasto energético bajo (Halle y Stenseth, 2000).

Poco se sabe de los factores sociales que influyen en el reloj circadiano, pero las conductas durante el periodo de actividad se rigen por el ambiente social en la formación de pareja o la competencia entre los miembros de la manada (Halle y Stenseth, 2000). Algunos autores sugieren que los patrones de actividad son afectados por la presencia de conespecíficos y argumentan que las interacciones sociales funcionan como sincronizadores (*zeitgebers*), ya que los patrones de actividad de los miembros de la manada tienden a ser sincronizados mediante interacciones sociales (Roper y Ryon, 1977; Halle y Stenseth, 2000).

Estudios conductuales en cautiverio con híbridos de coyote y lobos rojos han mostrado que el ritmo de actividad de grupos de individuos del mismo sexo difiere significativamente del ritmo de actividad de grupos compuestos por individuos de ambos sexos ya que al reunir a las parejas su ritmo de actividad tiende a sincronizarse fuertemente (Roper y Ryon, 1977; Escandón, 1994).

## Cronobiología

La Cronobiología es la disciplina científica que cuantifica y explora los mecanismos de la estructura biológica del tiempo y su relación con las manifestaciones rítmicas de los seres vivos (Cugini, 1993), estudia los procesos que controlan el reloj

biológico. Para fines de 1950 se consideraba que las conexiones nerviosas eran responsables de la sincronización cronobiológica, pero en 1960 la Dra. Janet Harker probó experimentalmente que no era así, sino gracias a la secreción hormonal a intervalos de tiempo precisos, gracias a ello en 1965 se identifica el núcleo supraquiasmático (SCN) en mamíferos (Escandón, 1994), un área ventral del hipotálamo.

En la sincronización cronobiológica, el tiempo que se requiere para cumplir el ciclo completo y volver otra vez al punto de partida (oscilación), se conoce como periodo. El número de ciclos en un tiempo determinado se conoce como frecuencia. Los estudios cronobiológicos proporcionan evidencias de que varios factores ambientales actúan de forma jerárquica como sincronizadores de los ritmos biológicos. Por lo general, una fuerte estacionalidad favorece la sincronización cronobiológica entre los individuos de una población (Prendergast *et al*, 2002).

## Lineamientos para la reproducción de los ejemplares del Programa de reproducción en cautiverio

En 1996, Phil Hedrick en la reunión del SSP (*Survivor Species Plan*) en New Mexico estableció los criterios en orden jerárquico para la toma de decisiones en cuanto a los apareamientos (INE, 2000) y son los siguientes:

- 1.-El índice de parentesco medio entre las parejas propuestas debe ser lo más bajo posible.

2.- La relación de ancestría debe ser lo más alejada posible entre las parejas propuestas.

3.-Para garantizar el éxito reproductivo los factores de viabilidad biológica entre las parejas como la edad de los integrantes, su compatibilidad conductual y el estado general de salud deben ser óptimos.

4.- Para lograr la sincronización conductual de las parejas, las características sociales de ambos deben ser considerados normales dentro de los parámetros del cautiverio.

5.- Los aspectos logísticos involucrados en el transporte y ubicación de las futuras parejas.

Es importante encontrar métodos no invasivos y lo menos estresantes posibles para favorecer la reproducción en cautiverio del lobo mexicano, por ejemplo, en los casos de reproducción asistida o inseminación artificial (Alonso-Spilsbury *et al*, 2006), la intención es realizar la menor cantidad de manejos posibles en esta etapa crítica para la reproducción ya que además de la manipulación, el uso de fármacos para su inmovilización es práctica recurrente en los estudios de fauna silvestre (Servín y Huxley, 1992) y puede ser de alto riesgo para los individuos por lo que se busca encontrar alternativas más eficaces y seguras (Servín *et al*, 1990).

Erkert (2003) ha mostrado la importancia de un método alternativo novedoso para registrar la actividad motriz automáticamente, mediante el uso de pequeños sensores de movimientos o acelerómetros, también conocidos como actímetros,

diseñados para la investigación cronobiológica en humanos y que se han adaptado para el estudio del ritmo circadiano de reposo-actividad en otras especies de mamíferos en vida libre o en cautiverio, que se les coloca en el cuerpo durante semanas o meses, esta técnica se conoce como actimetría (Erkert, 2003).

El actímetro se coloca dentro de una pequeña caja de aluminio de aproximadamente 45x35x15 mm, que lo protege de la intemperie y se sujeta a un collar que finalmente es ubicado en los individuos de interés (Fig. 2), para identificar la sincronización de los patrones de actividad de las parejas reproductoras. Aunado al registro conductual puede mejorar el establecimiento de la asociación entre la sincronización conductual de la pareja reproductora y la sincronización de sus patrones de actividad, enfocado en los esfuerzos de conservación de la especie (Erkert, 2003).



Fig. 2 Ejemplo de aparato de actimetría usado en primates, Minimitter and Actical ©2009 Respironics, [www.minimitter-com](http://www.minimitter-com).



## Justificación

La importancia de la conservación del lobo mexicano (*C. lupus baileyi*), tiene efecto directo en la composición de sistemas naturales saludables, debido a que los carnívoros tienen impacto en la abundancia y mejora el acervo genético de las especies que conforman su dieta, a su vez la abundancia de las presas tiene un efecto en las plantas de las que dependen, así que la conservación de los lobos puede tener gran impacto en la biodiversidad de todo el ecosistema (INE, 2000).

Poco se sabe del momento en que la hembra se encuentra receptiva para la reproducción. Se han reportado parejas sincronizadas conductualmente que a pesar de mostrar una intensa conducta sexual no consiguieron tener éxito reproductivo, posiblemente debido al estrés causado por métodos invasivos, como los estudios citológicos que se realizan para determinar el estado reproductivo de las hembras en el momento crítico para la reproducción (Alonso-Spilsbury *et al*, 2006). Por lo que es necesario incorporar métodos no invasivos que contribuyan a la identificación de los patrones de actividad y que, junto con los patrones conductuales faciliten la identificación de las mejores condiciones para la reproducción de especies en peligro de extinción, como el lobo gris mexicano (*C. lupus baileyi*).

El presente trabajo es parte de los esfuerzos del Programa Binacional de Conservación del Lobo Gris Mexicano, el cual plantea realizar estudios encaminados a la búsqueda de correlatos entre las variables del comportamiento

en cautiverio, las indicativas del éxito reproductivo y la supervivencia en el medio silvestre (INE, 2000, Servín 1991, 1997).

El avance en el desarrollo de la tecnología en diversos campos del conocimiento de la fauna silvestre, ofrece alternativas menos invasivas y riesgosas para el estudio de especies en peligro de extinción como el lobo gris mexicano.

### Pregunta de investigación

¿Se puede establecer alguna relación entre la sincronización cronobiológica y conductual de las parejas reproductoras?

¿Las conductas sociosexuales pueden ser informativas del momento en que ocurre la sincronización en su patrón de actividad?

### **III. HIPÓTESIS**

Si al reunir a los integrantes de las parejas reproductoras de lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) sus patrones de actividad se acoplan, entonces ocurrirá la sincronización cronobiológica y se desplegarán conductas sociosexuales indicadoras de la sincronización conductual.

## **IV. OBJETIVO GENERAL**

Analizar la conducta sociosexual y la actividad motriz de dos parejas reproductoras a lo largo de su estacionalidad biológica, durante dos temporadas reproductivas consecutivas, para determinar si se da el proceso de sincronización cronobiológica, así como la sincronización conductual de las parejas reproductoras.

### **Objetivos particulares**

- 1) Observar y determinar si se da la sincronización cronobiológica y conductual en un par de parejas de lobo gris mexicano durante la temporada reproductiva.
- 2) Analizar el comportamiento de dos parejas reproductoras de lobo gris mexicano a lo largo de su estacionalidad biológica, con la finalidad de identificar conductas sociosexuales informativas de la sincronización conductual de la pareja reproductora.
- 3) Aportar datos sobre los patrones de actividad mediante la técnica de actimetría, en diferentes etapas de la estacionalidad biológica para determinar si existe algún patrón entre dos eventos reproductivos de los años 2013-2014 en los lobos estudiados del CIVS San Cayetano.

## V. MATERIALES Y MÉTODOS

A lo largo de todo el trabajo se siguieron los lineamientos técnicos para el mantenimiento en cautiverio de los ejemplares de lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) establecidos por el *Mexican Wolf Recovery Team*.

El estudio se llevó a cabo en el CIVS San Cayetano, que se localiza en el km 60 sobre la carretera Toluca-Valle de Bravo y que tiene extensión de 536 ha de las cuales 422 son bosque con la vegetación predominante de pino-encino y las restantes 114 ha son pastizales. Se ubica en el municipio de San José de Allende, comunidad Mazahua en el Estado de México en Latitud 19° 22' 31" y Longitud de 100° 04' 47" a 2622 msnm. Las observaciones se hicieron en el encierro natural exterior con superficie de 1.3 ha (Dirección General de la Vida Silvestre, 2012).

Para la mejor comprensión de los resultados es necesario presentar la visión general del contexto en el que se da la formación de las parejas reproductoras 2013-2014. Hasta diciembre del 2012, el grupo de lobos cautivos presentes en el CIVS San Cayetano estaban constituidos en un grupo familiar o manada, liderada por el macho M983 y por la hembra F909, como los miembros alfa de la manada, cuatro individuos de poco más de un año conocidos como "añiles" de la temporada reproductiva 2012, la hembra beta de la manada, registrada como F911, que funcionó como ayudante de la dominante (F909) durante la etapa de gestación y crianza en el 2012, además del macho castrado, una hembra de bajo rango y un macho y una hembra adultos que murieron entre noviembre y diciembre del 2012.

Bajo las directrices del Programa de Reproducción en Cautiverio se estableció que para la temporada reproductiva del 2013, la hembra F911 y el macho M983 formaran la pareja reproductora. El 16 de diciembre de 2012 se separaron en un encierro al macho M983 junto con la hembra F911, con la intención de que se diera el proceso de sincronización conductual para que se aparearan y se reprodujeran en la temporada reproductiva 2013. Mientras tanto a la hembra M909 se le separó y se alojó junto con los miembros restantes de la manada en el encierro contiguo.

Para la temporada reproductiva de 2014, las hembras fueron nuevamente intercambiadas el 16 de septiembre del 2013 y finalmente la hembra F911 fue trasladada del CIVS San Cayetano al Zoológico de los Coyotes en la Ciudad de México en diciembre de 2013 para formar pareja con otro macho.

En esta especie, el macho es generalmente más grande que la hembra, lo que ayuda a su identificación sin la necesidad de marcar a los animales. La primera pareja reproductora observada (2013) fue integrada por el macho de 8 años de edad registrado con el número de Studbook (Registro genealógico oficial) M983 y nacido en el STONEHAM-Zoo, Boston, Massachusetts, USA el 19 de mayo del 2005, posteriormente transferido al CIVS San Cayetano el 1 de diciembre del 2011 y la hembra de 9 años número de Studbook F911, nacida en el Centro Ecológico de Sonora, México, el 1 de mayo del 2004 y transferida al CIVS San Cayetano el 1 de febrero del 2006 (Siminski, 2015).

La segunda pareja reproductora de la temporada 2014, fue integrada por el macho M983 de 9 años y la hembra F909 de 10 años nacida en el Centro Ecológico de

Sonora, México, el 1 de mayo del 2004 y transferida al CIVS San Cayetano el 1 de febrero del 2006 (Siminski, 2015).

El macho alfa de la manada durante el periodo del estudio se quedó como macho reproductor para ambas temporadas reproductivas (2013 y 2014), pero cabe mencionar que las dos hembras del presente estudio tienen alto grado de parentesco por ser hermanas nacidas en la misma camada el 9 de mayo del 2004 en el estado de Sonora y posteriormente trasladadas al CIVS San Cayetano el 1 de febrero de 2006 (Siminski, 2015) además de tratarse de la hembra alfa y beta de la manada original de San Cayetano al comienzo del estudio, respectivamente.

Se observó a las dos parejas de lobo gris mexicano a lo largo de las diferentes etapas que conforman la estacionalidad biológica, que comienza con la etapa de reproducción (todo diciembre a la primera semana de marzo), sigue la etapa de gestación (segunda semana de marzo a la primer semana de mayo), crianza (segunda semana de mayo hasta la segunda semana de septiembre) e independencia de crías o dispersión (tercer semana de septiembre y todo noviembre), para ambas temporadas reproductivas 2013 y 2014. La intención fue monitorear las conductas exhibidas a lo largo de la estacionalidad biológica del lobo mexicano para su posterior análisis.

Se utilizó el método de registro continuo, para obtener frecuencias de las diferentes categorías conductuales de interés (Martin y Bateson, 1991).

La técnica de registro utilizada para obtener las frecuencias de las diferentes categorías conductuales de los individuos estudiados fue, el muestreo focal por

individuo, en el que se observó a cada pareja reproductora durante la cantidad determinada de tiempo y se registraron las conductas (amistosas, sumisas, sexuales, agresivas y defensivas), previamente seleccionadas para el estudio. La intención de utilizar este muestreo fue registrar conductas poco comunes pero relevantes como las luchas o las cópulas (Martin y Bateson, 1991).

Las parejas fueron observadas en promedio 5 días al mes para la temporada 2013 y gracias a la inclusión de nuevos observadores para el estudio esto pudo aumentar a 8 días al mes para la temporada del 2014. Las observaciones fueron repartidas en 2 sesiones de 3 h de registro por día con el total de 239 sesiones de registro durante los crepúsculos diurnos y nocturnos durante las temporadas 2013 y 2014. Se obtuvieron registros conductuales durante 97 sesiones repartidas en 59 días para la pareja reproductora en el año 2013 (291 h) y 142 sesiones a lo largo de 96 días para la pareja reproductora para el 2014 (426 h).

Las fechas de registro en campo para cada mes se determinaron mediante la generación de números al azar por lo que las fechas del trabajo en campo cambiaron mes con mes de forma azarosa.

## Conductas sociosexuales

Las 10 conductas analizadas para este estudio se describen a continuación y fueron seleccionadas de entre las 50 conductas agrupadas en categorías conductuales descritas por Servín (1991).



1. MM, marca con orina. Micción breve sobre algún sustrato, esta conducta la realizan tanto machos como hembras.
2. MD, marcaje doble. Micción breve sobre la marca de orina previamente realizada por el otro miembro de la pareja reproductora.
3. MOO, olfateo de orina. Cuando un lobo huele la marca de orina de otro miembro de la manada.
4. AA, olfateo anal. Un lobo se coloca detrás de otro y le olfatea la región anal, mientras que el receptor muestra buena disposición para ser olfateado, al levantar su cola.
5. AG, olfateo genital. Cuando un lobo se acerca a otro y huele la zona genital de otro lobo que a su vez muestra buena disposición para ser olfateado.
6. ALG, lamida genital. Un lobo lame la zona genital de otro lobo receptor, esta conducta se efectúa sin preferencia de sexo lo que sugiere que es una forma de control del estado reproductivo de los miembros de la manada.
7. XC, cortejo. Se presenta cuando un macho persigue continuamente a la hembra receptiva o viceversa (en un contexto reproductivo conductas como ALG, AA y AG se consideran como parte del cortejo).
8. XP, presentación de genitales. Cuando una hembra se para delante de un macho y levanta su cola para exponer su zona genital al macho quien responde olfateando, lamiendo la zona genital y/o montando a la hembra.

9. XM, monta. Esta conducta es posterior a la presentación de una hembra hacia el macho quien se coloca de forma transversal a la hembra y sube una de las patas delanteras sobre el lomo de la hembra para colocarse detrás de ella y abrazarla fuertemente con sus patas delanteras.
10. COP, Cópula. Después de abrazar a la hembra con sus patas delanteras el macho inicia una serie de movimientos pélvicos sobre la hembra que monta, una vez realizada la cópula los lobos permanecen unidos entre 15 y 20 minutos (Servín 1991). Lo cual es característica que se presenta en mamíferos de la familia Canidae y se considera que su función es evitar que otro macho copule con la hembra ya que después de copular los machos tienden a estar menos atentos de sus rivales, es decir que su función es garantizar el éxito en el transporte del esperma (Asa y Valdespino, 1998) (Fig. 3a).

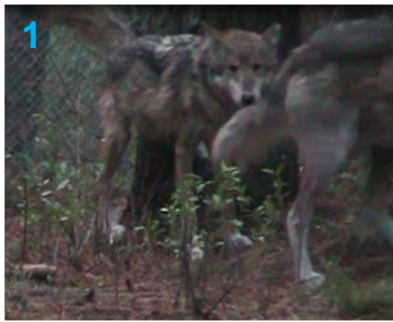


Fig. 3a Conductas sociosexuales elegidas para el estudio, Fotos: Juan Carlos Andrade Ramos.

Para conocer los patrones de actividad de los individuos de interés para el presente estudio, se usó la novedosa técnica de actimetría, inicialmente utilizada para la investigación cronobiológica en humanos y posteriormente adaptada para determinar los patrones de reposo-actividad de las parejas reproductoras, lo que permite obtener información continua durante largos periodos de tiempo, sin la necesidad de un observador o de manipular a los ejemplares. Para ello se fabricaron collares a la medida y en ellos se colocaron acelerómetros (Modelo AW64, Philips Respironics®-Mini Mitter®), protegidos por pequeñas cajas de aluminio (45 x 35 x 15 mm), estas cajas se sellaron en una cápsula de resina epóxica (para proteger el dispositivo contra las condiciones ambientales como lluvia o daño mecánico producido por los mismos individuos). Los actímetros, antes de sellarse en las cajas de aluminio, fueron activados para su funcionamiento y también se programó el intervalo de tiempo en el que tomaría registro de actividad, así se programaron para registrar actividad cada 5 minutos durante seis meses, que dura la batería. En este lapso de tiempo acumula en su memoria miles de pulsos de registros de actividad motriz.

Una vez preparados y activados los collares con acelerómetros o actímetros, se procedió a la captura y contención física de los ejemplares para colocarles este collar, este procedimiento de colocarles el collar requería de aproximadamente 30 minutos, tiempo en el cual se inmovilizaba y se colocaba un bozal con antifaz, para evitar el estrés, estimulado por la visión del lobo al estar siendo manipulado, en este tiempo también se le hacía una revisión general del estado de salud a los lobos capturados, se aplicaban vacunas, desparasitantes externos e internos. Luego que

al lobo se le colocaba su collar de actimetría, se le dejaba ir en el mismo sitio de captura, para integrarse a su grupo o pareja reproductora (Fig. 3b).



Fig. 3b Colocación del actímetro en el presente estudio con lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en la hembra F911 y revisión de sus signos. Foto: Juan Carlos Andrade Ramos.

Luego de transcurrir seis meses, se procedió a capturar a los lobos con collar, para quitárselos y recuperar la información almacenada en la memoria del actímetro. Al momento de quitarles ese collar, se les colocaba otro nuevo collar con un actímetro preparado y programado de la misma manera, con memoria vacía y baterías nuevas

que portaría por los siguientes seis meses y entonces acumular registros por un año por cada individuo.

A los actímetros recuperados, se les extrajo la información acumulada por seis meses, por medio de una Interfase ActiReader (Philips Respironics®-Mini Mitter®), en donde se coloca el actímetro y la cual mediante un cable serial tiene comunicación con un procesador se recuperan los datos registrados y almacenados de la actividad motriz del individuo que lo portó. Esta información recuperada en una computadora usando el Programa “Actiware-Sleep” V 3.4 (Philips Respironics®-Mini Mitter®); visualiza y analiza la ritmicidad y los patrones de reposo-actividad (Mini Mitter Inc., 2004).

## Análisis Estadístico

Las conductas seleccionadas y registradas se organizaron en gráficas de frecuencia en las que se comparó la frecuencia de cada conducta en cada una de las etapas de las temporadas reproductivas 2013 y 2014 (Excel versión 2010). También se comparó la frecuencia de cada conducta en cada la etapa de las dos temporadas reproductivas. Para determinar si se presentaban diferencias significativas se utilizó la prueba de  $\chi^2$  a un nivel de probabilidad de error  $\alpha= 0.05$  (Weimer, 1996).

Para el patrón de actividad-reposo, usando el Programa Actiwere-Sleep V 3.4, se generaron gráficas y tablas con la información de los individuos monitoreados, para su análisis. La actividad registrada por cada individuo durante las cuatro etapas biológicas: reproducción, gestación, crianza e independencia se analizaron

mediante dos tipos de gráficas. El patrón de actividad de la pareja correspondiente se presenta mediante una gráfica de barras, con la cual se puede apreciar la actividad desplegada por cada uno de los individuos de la pareja comparada. Otra forma de hacer esta comparación fue mediante el promedio de la actividad desplegada en cada pareja de individuos. Los datos se muestran en gráficas de dispersión acompañados por el valor de la Correlación de Spearman ( $r_s$ ) debido a que de acuerdo con la prueba de Kolmogorov-Smirnof-Lilliefors los datos no mostraron distribuirse normalmente, los análisis estadísticos para este estudio se realizaron con el paquete estadístico JMP versión 11 (Sheskin, 2000).

## VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las parejas de lobos formadas por M983 y F911 en la temporada 2013 y en el 2014 conformada por M983 y F909, exhibieron exitosa sincronización cronobiológica, tanto conductual como fisiológica, que resultó en su reproducción, gestación y la crianza de cachorros en cada uno de estos dos periodos.

En mamíferos en general, el éxito reproductivo del macho estriba en poder fertilizar a la hembra reproductiva y por otro lado el éxito reproductivo de las hembras depende de su habilidad de alimentar, criar y así aumentar su descendencia (Derix *et al*, 1993).

Se ha establecido que en la naturaleza el sistema reproductivo de los cánidos presenta ciertas características entre los mamíferos, ya que su estrategia reproductiva es la monogamia, exhiben cuidado parental, las hembras presentan un sólo ciclo ovulatorio al año ó monoestro con un proestro prolongado, la presencia de un candado o nudo copulatorio, la incorporación de los jóvenes adultos dentro del grupo social, la supresión conductual no fisiológica del apareamiento en estos jóvenes subordinados y el pseudoembarazo obligado en las hembras subordinadas en las que al llegar su ovulación, debido a la similitud endócrina con el embarazo se ven presionadas hormonalmente para desplegar un comportamiento maternal, algunas de estas hembras pueden llegar a lactar, lo que representa un beneficio potencial para la manada ya que facilitan el comportamiento materno (Asa y Valdespino, 1998).



En lobos, machos y hembras usan diferentes estrategias para maximizar su éxito reproductivo. En un principio los machos podrían copular con la mayor cantidad de hembras posible, sin embargo, esto no es así, debido a las estrategias reproductivas de las hembras, ya que ellas no pueden incrementar su éxito reproductivo al reproducirse con más de un macho a la vez. Se ha registrado que las hembras alfas tienden a ser altamente intolerantes y por tanto exhiben agresión hacia otras hembras dentro de la manada y fuera de la etapa reproductiva, sin motivo aparente, lo que resulta en la supresión del ciclo reproductivo en las hembras subordinadas (Derix y Van Hooff, 1995).

Algunos estudios conductuales realizados en albergues de reproducción de lobo gris mexicano sugieren que el éxito reproductivo depende del trabajo cooperativo de la manada, más que del trabajo individual por parte de la hembra, además el aprendizaje y la experiencia son fundamentales ya que se ha registrado que hembras primerizas pierden a sus crías con más frecuencia que hembras experimentadas (Servín, 1997), esta cualidad debe tomarse en cuenta para la formación de las parejas y favorecer el éxito reproductivo (Servín, 1997). Así mismo, existen conductas que pueden conducir al fracaso de la integración social y por consiguiente de la falta de sincronización conductual de la pareja reproductora y en la disminución del éxito reproductivo, como por ejemplo los reportes de hembras intimidando a machos recientemente introducidos (Alonso-Spilsbury *et al*, 2006), dichas conductas también deberán ser tomadas en cuenta para la elección de las parejas en los programas de reproducción en cautiverio.

El riesgo de tener un sólo ciclo ovulatorio al año o monoestro aparentemente se reduce, por el relativamente largo periodo que dura el proestro y el estro de las hembras. Si el estro fuera más repetido en las hembras subordinadas, las agresiones conductuales para mantener el control reproductivo pondrían en riesgo la unión del grupo (Asa y Valdespino, 1998). Esto se podría explicar en términos de adaptación biológica, el establecer jerarquía es la forma de regular el sistema de privilegios, al controlar el acceso a recursos, asignar el liderazgo y minimizar agresiones en situaciones de competencia (Fatjó *et al*, 2007).

El valor adaptativo de este sistema reproductivo estriba en las ventajas de la sociabilidad que pudiera intervenir en el desarrollo de anomalías en su sistema reproductivo (Asa y Valdespino, 1998).

En la naturaleza, las nuevas manadas son formadas por lobos dispersos que se juntan formando parejas reproductoras y que logran reproducirse, aunque también existen datos sobre la incorporación de nuevos individuos a manadas ya existentes (Asa y Valdespino, 1998).

La disponibilidad, distribución y dispersión de los recursos, son algunos de los factores más importantes que determinan la composición de los grupos de lobos y a su vez la composición de la manada es determinante para su dinámica social, es decir, que el tipo de interacciones entre los miembros de la manada depende en gran medida de las características de los individuos que la integran.

Se ha reportado que cuando la manada consiste de la pareja reproductiva, individuos añiles y las crías, los padres mantienen fuertes conductas afiliativas; sin

embargo, cuando la manada consiste en una asociación de varios individuos adultos y potencialmente reproductores se da una fuerte competencia sexual entre los individuos con intenciones de reproducirse (Derix y Van Hooff, 1995) ya que dentro de una manada sólo la pareja alfa suele reproducirse, mientras que el resto permanece como miembros no reproductores, aunque colaboran en la cría de cachorros, el mantenimiento del territorio y la búsqueda de alimento para todo el grupo.

Esta condición puede ser manipulada en cautiverio ya que el éxito en el cambio de pareja es resultado del oportunismo y una reacción a las oportunidades permisivas que surgen (Derix y Van Hooff, 1995).

El acomodo de los animales en general está a consideración del encargado de las instalaciones que los resguarda, pero la formación de parejas o intercambio de alguno de los miembros de las parejas reproductoras debe ser previamente autorizado por los miembros del Programa Binacional de Conservación de Lobo Mexicano en su reunión anual.

Nuestros resultados son similares los reportados por Fatjó (2007), en su trabajo con lobos europeos (*Canis lupus lupus*) quien concluyó que las características de las interacciones son diferentes entre los individuos y también entre las parejas reproductoras (Fatjó *et al*, 2007), pero disentimos de la conclusión de Derix y Van Hoof (1995), quienes aseveraron que las hembras no tienen un papel directo y activo en el establecimiento de las parejas reproductoras.

## Sincronización conductual

Se parte de la idea de que la sincronización conductual de las parejas no sólo se debe al estatus jerárquico y las relaciones de dominio, sino que además existen preferencias en la elección de pareja por parte de los individuos, es necesario establecer criterios para medir el nivel de preferencia, es decir, el nivel de sincronización conductual en las parejas reproductoras y que sea válido tanto para individuos de alto rango, como para sus subordinados (Derix y Van Hooff, 1995) por lo que se utilizaron 10 conductas como indicadores de interés sexual.

En la tabla I se comparan las conductas registradas durante las cuatro etapas de la estacionalidad biológica en las dos temporadas reproductivas (2013-2014).

En general, la frecuencia de las conductas cortejo (XC), monta (XM), cópula (COP), lamida genital (ALG) y presentación de genitales (XP) fue mayor en la etapa de reproducción (Tabla IA y Tabla IC). En contraste, las frecuencias de las conductas olfateo anal (AA), olfateo genital (AG), marcaje con orina (MM), marcaje doble (MD) y olfateo de orina (MOO) se distribuyeron de manera similar en las cuatro etapas de la estacionalidad biológica, en ambas temporadas (Tabla IB y Tabla IC).

Tabla 1. A Frecuencia de conductas registradas en lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) durante las temporadas reproductivas 2013-2014, San Cayetano, Ed. México

T R	Conductas Interacción en la pareja:	Sesiones	XC		XC	XM	COP		ALG		ALG
			983-911	911-983			983-911	911-983	983-911	911-983	
2013	Reproductiva	Núm. Fr.	197 5.970	23 0.697	220 6.667	18 0.545	3 0.091	0 0	0 0	0 0	0 0
	Gestación	Núm. Fr.	1 0.0417	0 0	1 0.0417	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
	Crianza	Núm. Fr.	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 0.026	1 0	1 0.026
	Independencia	Núm. Fr.	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
TR	Interacción en la pareja:	Sesiones	983-909	909-983	983-909 909-983	983-909	983-909	983-909	909-983	983-909	983-909 909-983
2014	Reproductiva	Núm. Fr.	48 0.688	33 0.063	3 0.750	36 0.021	1 0	0 0	0 0	0 0	0 0
	Gestación	Núm. Fr.	55 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
	Crianza	Núm. Fr.	34 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
	Independencia	Núm. Fr.	5 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
TR, Temporada Reproductiva; Núm, Número; Fr., Frecuencia; XC, cortejo; XM, monta; COP, cópula; ALG, lamida genital											

Tabla 1. B. Frecuencia de conductas registradas en lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) durante las temporadas reproductivas 2013-2014, San Cayetano, Ed. México

TR	Conductas Interacción en la pareja:	Sesiones	AA		AA		AG		MM				
			983-911	911-983	983-911	911-983	983-911	911-983	983	911	983-911	911-983	
2013	Reproductiva	Núm.	0	2	2	0	0	0	0	0	37	90	127
		Fr.	0	0.061	0.061	0	0	0	0	1.121	2.727	3.848	
	Gestación	Núm.	2	0	2	5	0	5	59	62	121	121	
		Fr.	0.083	0	0.083	0.208	0	0.208	2.458	2.583	5.042		
	Crianza	Núm.	4	0	4	1	1	2	54	125	179		
		Fr.	0.105	0	0.105	0.026	0.026	0.053	1.421	3.289	4.711		
	Independencia	Núm.	1	0	1	0	0	0	6	11	17		
		Fr.	0.500	0	0.500	0	0	0	3	5.500	8.500		
TR	Interacción en la pareja:	Sesiones	983-909	909-983	983-909	983-909	909-983	983-909	983	909	983-909	909-983	
		Núm.	48	0	2	2	0	0	0	113	61	174	
2014	Reproductiva	Fr.	0	0.042	0.042	0	0	0	2.354	1.271	3.625		
		Núm.	55	8	1	9	0	0	162	85	247		
	Gestación	Fr.	0.145	0.018	0.164	0	0	0	2.945	1.545	4.491		
		Núm.	34	5	0	5	0	0	55	12	67		
	Crianza	Fr.	0.147	0	0.147	0	0	0	1.618	0.353	1.971		
		Núm.	5	0	1	1	0	0	9	5	14		
	Independencia	Fr.	0	0.200	0.200	0	0	0	1.800	1.000	2.800		
		Núm.	5	0	0	0	0	0	0	0	0		
TR, Temporada Reproductiva; Núm, Número; Fr., Frecuencia; AA, olfateo anal; AG, olfateo genital; MM, marca orina													

Tabla 1. C. Frecuencia de conductas registradas en lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) durante las temporadas reproductivas 2013-2014. San Cayetano, Ed. México

T R	Conductas Interacción en la pareja:	Sesiones		MD		MD		MOO		MOO		XP
		Núm.	Fr.	983-911	911-983	983-911	911-983	983-911	911-983	983-911	911-983	
2013	Reproductiva	33		24	16	40		9	3	12		76
		Núm.	Fr.	0.727	0.485	1.212		0.273	0.091	0.364		2.303
	Gestación	24		16	21	37		0	0	0		5
		Núm.	Fr.	0.667	0.875	1.542		0	0	0		0.208
2013	Crianza	38		15	18	33		3	2	5		0
		Núm.	Fr.	0.395	0.474	0.868		0.079	0.053	0.132		0
	Independencia	2		1	6	7		0	1	1		0
		Núm.	Fr.	0.500	3.000	3.500		0.000	0.500	0.500		0
TR	Interacción en la pareja:	Sesiones		MD		MD		MOO		MOO		909
		983-909	909-983	983-909	909-983	983-909	909-983	983-909	909-983	983-909	909-983	
2014	Reproductiva	48		17	28	45		10	5	15		1
		Núm.	Fr.	0.354	0.583	0.938		0.208	0.104	0.313		0.021
	Gestación	55		21	15	36		83	35	118		0
		Núm.	Fr.	0.382	0.273	0.655		1.509	0.636	2.145		0
2014	Crianza	34		9	7	16		36	17	53		0
		Núm.	Fr.	0.265	0.206	0.471		1.059	0.500	1.559		0
	Independencia	5		2	6	8		1	0	1		0
		Núm.	Fr.	0.400	1.200	1.600		0.200	0.000	0.200		0

TR, Temporada Reproductiva; Núm, Número; Fr., Frecuencia; MD, marcaje doble; MOO, olfateo orina; XP, presentación

Hay evidencias para suponer que la conducta sexual de las hembras también puede servir para fortalecer los lazos de la pareja ya que tanto machos como hembras muestran fuertes preferencias en el momento de elegir pareja y estas preferencias por lo general van dirigidas hacia los lobos de alto rango (Derix y Van Hooff, 1995).

La selección natural favorece a aquellos individuos con ciertas características sociales, los cuales son de gran relevancia para el programa de reproducción en cautiverio, ya que machos y hembras muestran preferencias conductuales al momento de elegir pareja y no se reproducen de manera automática con cualquier lobo del sexo opuesto (Servín, 1991; Alonso-Spilsbury *et al*, 2006; Derix y Van Hooff, 1995; Stahler *et al*, 2002).

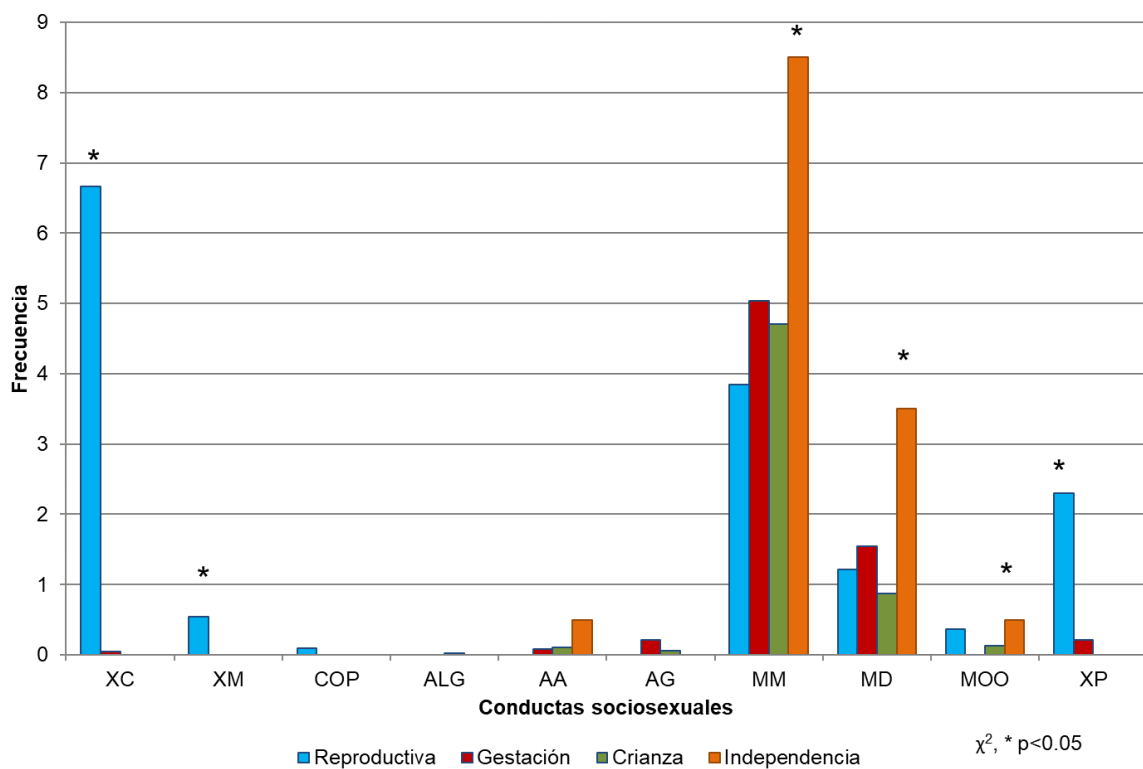
El estudio comenzó cuando machos y hembras fueron reunidos y separados del resto en encierros acondicionados de acuerdo a las necesidades en la estacionalidad biológica del lobo mexicano.

Para la temporada 2013, en la gráfica 1 se muestra la distribución de las conductas exhibidas durante las 4 estaciones biológicas en la pareja reproductora F911-M983, se aprecia que ciertas conductas se agrupan dependiendo de la etapa biológica en la que se encuentren. Así, conductas como XC, XM, XP y COP se agrupan principalmente durante la etapa reproductiva, la cual demostró ser una etapa de mucha actividad conductual y un alto gasto energético. Las conductas MM, MD Y MOO mostraron mayor frecuencia durante la etapa de independencia, lo que coincide con el proestro de las hembras y con los niveles más altos de testosterona según lo reportado en bibliografía, por lo que deducimos que durante este periodo

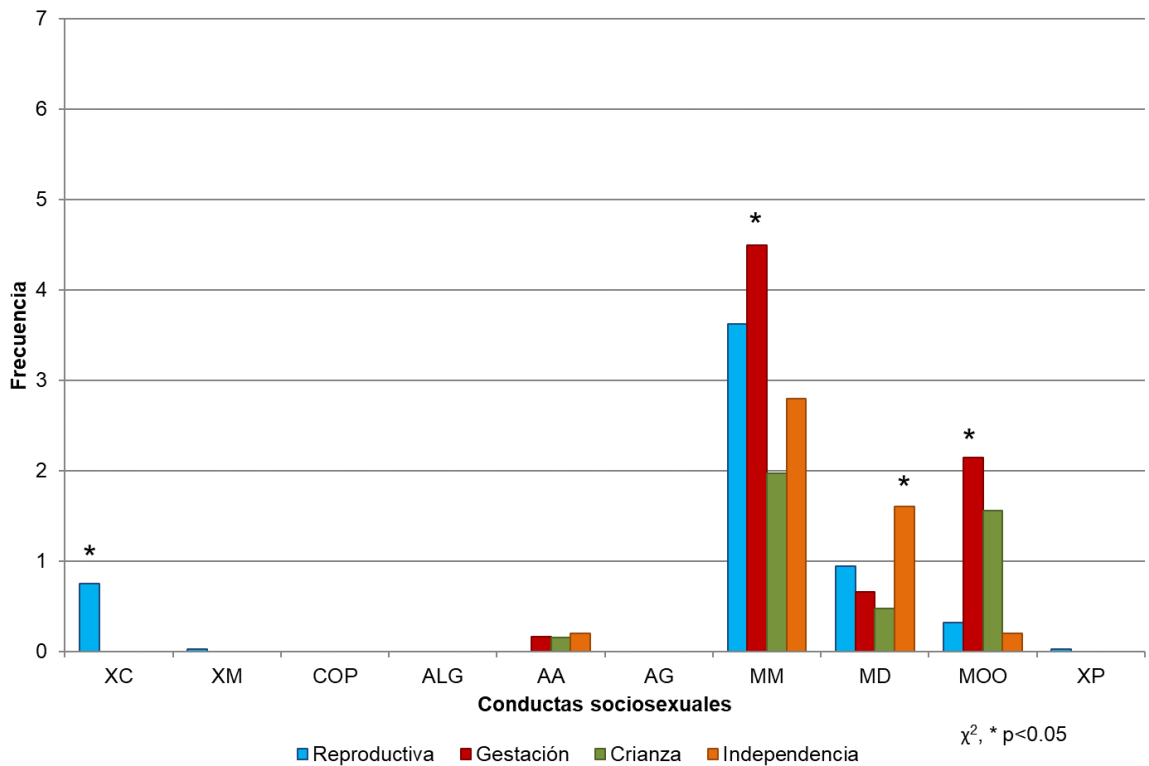


hay fuerte intercambio de información química y hormonal entre la pareja reproductora, en otras palabras, durante este periodo a la par de la sincronización cronobiológica y conductual, también se exhibe sincronización fisiológica.

Durante la temporada 2014 (Gráfica 2) los resultados arrojaron datos diferentes respecto a la temporada 2013, ya que las conductas se distribuyen de forma diferente así la presentación de genitales (XP) y cortejo (XC) se presentaron de forma exclusiva durante la etapa reproductiva y la única conducta que muestra una diferencia significativa durante esta etapa es el cortejo (XC).

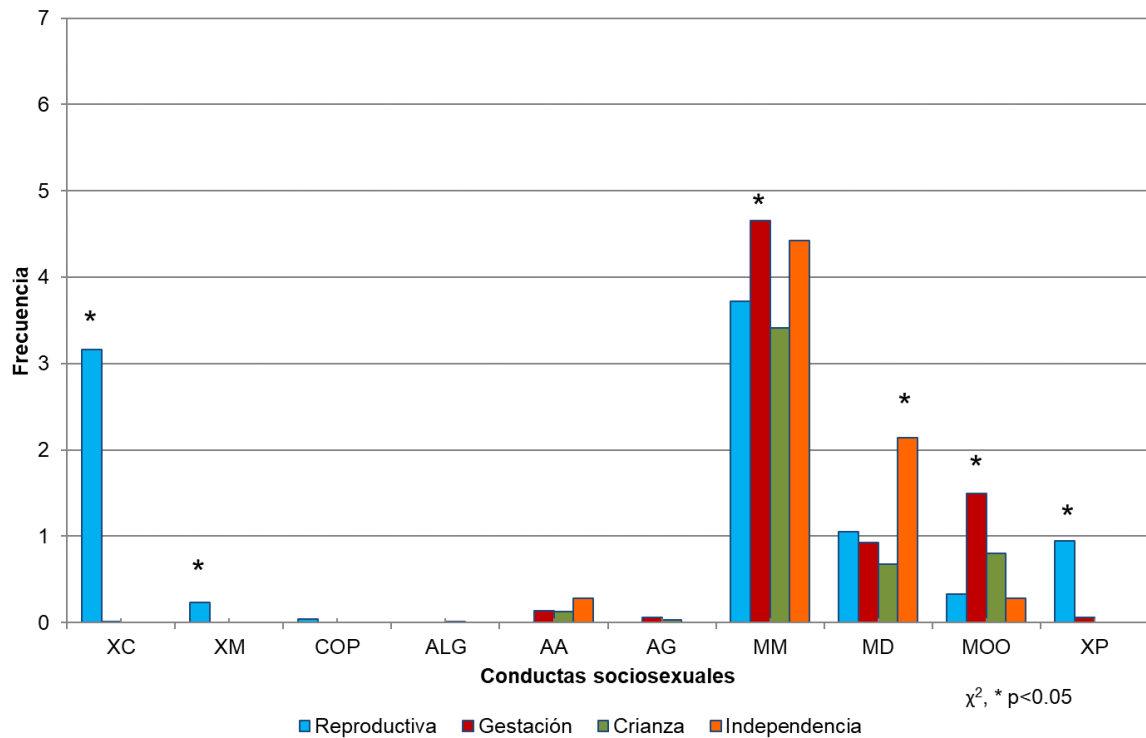


Gráfica 1. Conductas socio-sexuales en las etapas reproductiva, gestación, crianza e independencia en la temporada 2013 (F911-M983).



Gráfica 2. Conductas sociosexuales en las etapas reproductiva, gestación crianza e independencia en la temporada 2014 (F909-M983).

A diferencia de lo reportado en la temporada 2013, las conductas marcaje con orina (MM) y olfateo de orina (MOO) se agruparon durante la etapa de gestación, pero ambas temporadas 2013-2014 tuvieron en común la agrupación del marcaje doble (MD) durante la etapa de independencia coincidiendo con el proestro de la hembra reproductora, un periodo de sincronización fisiológica y conductual en la pareja reproductora (Gráfica 3). Esta información coincide con el trabajo de Derix y Van Hoof (1995) quienes postularon que previo a la etapa de reproducción ocurre la sincronización conductual y durante el proestro ocurre la sincronización fisiológica de la hembra que prepara a su pareja para la reproducción.



Gráfica 3. Frecuencia promedio de las conductas exhibidas por las parejas reproductoras en las etapas reproducción, gestación, crianza e independencia durante las temporadas 2013-2014.

En la gráfica 3, muestran aquellas conductas que son relevantes para la estacionalidad biológica del lobo mexicano, lo que pone de manifiesto los rasgos conductuales de las diferentes etapas en la biología del lobo gris mexicano. Los resultados muestran que las conductas cortejo (XC), monta (XM), cópula (COP) y presentación de genitales (XP) se agrupan principalmente en la etapa reproductiva, las conductas marcaje con orina (MM) y olfateo de orina (MOO), mostraron su frecuencia más alta durante la etapa de gestación, aunque este dato hay que tomarlo con reserva debido a que el marcaje con orina puede ser influenciado por el tipo de cautiverio y por último, el marcaje doble (MD) mostró diferencia

significativa durante la etapa de independencia, respecto a las demás etapas para ambas temporadas reproductivas 2013-2014, lo que coincide con el proestro de la hembra reproductora.

Aunque la diferencia en la frecuencia de la conducta marcaje con orina (MM) entre machos y hembras puede deberse a las diferentes funciones que tienen durante la reproducción (Peterson *et al*, 2002) y en principio podría ofrecer información valiosa sobre la sincronización de los individuos, su intensidad durante las cuatro etapas de la estacionalidad biológica fue más o menos similar por lo que consideramos que no es un buen indicador del nivel de sincronización conductual pero, por otro lado las conductas marcaje doble (MD) y olfateo de orina (MOO) parecen ser buenos indicadores del nivel de sincronización conductual y fisiológica, aunque las diferencias observadas en estas conductas posiblemente se deban a las diferencias individuales entre los integrantes de las parejas reproductoras.

Esto podría concordar con lo reportado con Rothman y Mech (1979), quienes afirman que las marcas de orina tienen una fuerte influencia en el éxito durante el cortejo de las parejas recientemente formadas y en la sincronización reproductiva en las parejas ya establecidas, además las parejas que se formaron recientemente muestran frecuencias conductuales altas, principalmente por parte de la hembra durante las primeras semanas de convivencia, y estas tasas disminuyen mientras se establece una especie de regulación mediante señales químicas que sincronizan conductual y fisiológicamente a la pareja durante el cortejo, al favorecer la sincronización social necesaria para incrementar el éxito en la reproducción,

además de ser acompañado por estímulos visuales y olfatorios del marcaje doble (MD) (Rothman y Mech, 1979; Asa *et al*, 1990).

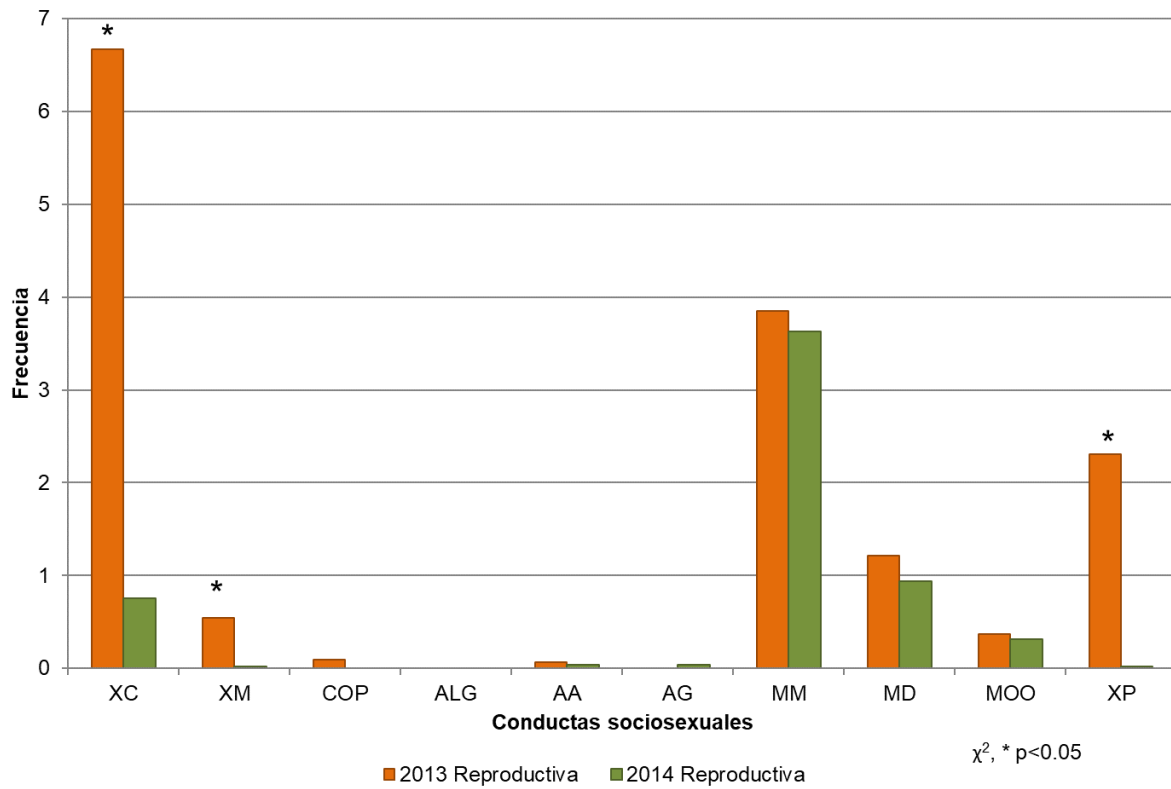
La frecuencia de la conducta cópula (COP) es sumamente baja y difícil de observar y se registró de forma exclusiva durante la etapa de reproducción en la temporada 2013 pero este dato es de suma importancia ya que es evidencia de que la integración social y la sincronización conductual de la pareja fueron exitosas, ya que a pesar de que esto puede ocurrir de forma repentina en corto lapso de tiempo, esto varía dependiendo de muchos factores ambientales o sociales (Stahler *et al*, 2002).

Aparentemente, las conductas olfateo genital (AG), lamida de genitales (ALG) y olfateo anal (AA) no fueron buenos indicadores debido a sus bajas frecuencias durante las temporadas reproductivas 2013-2014.

Las gráficas 4 a 7 muestran a detalle las frecuencias de las 10 conductas seleccionadas durante la etapa de reproducción para las parejas reproductoras durante las temporadas reproductivas 2013-2014.

La etapa de reproducción constó de 33 sesiones de observación conductual para el año 2013 y 48 sesiones para el 2014.

4A)



Gráfica 4. A) Comparación de las conductas sociosexuales durante la etapa reproductiva en las temporadas 2013 y 2014; Agrupamiento del total de las conductas a lo largo de la etapa de reproducción: B) 2013 y C) 2014.

4B)



4C)



Es importante observar que, aunque las conductas se agrupan a lo largo de los días de registro, se pudo observar picos en las frecuencias conductuales alrededor de las fechas en que sucedieron las cópulas (Gráfica 4), el 17, 18 y 22 de febrero en el 2013. Lamentablemente para el 2014 debido a la baja frecuencia de esta conducta no fue posible observarla directamente. Además, las conductas presentación de genitales (XP), cortejo (XC) y monta (XM) mostraron diferencias significativas para la etapa de reproducción entre ambas temporadas con mayor actividad en la temporada reproductiva 2013 ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ), esto posiblemente se debe a que no se realizaron registros en campo durante la época de mayor actividad sexual, consecuencia de los sorteos aleatorios para muestrear en campo o a, que la actividad reproductiva de la pareja reproductora F911 y M983 fue más intensa durante la etapa de reproducción en el año 2013, que lo acontecido en el 2014, lo que concuerda con las frecuencias conductuales obtenidas para ambas temporadas.

Las conductas: lamida de genitales (ALG), olfateo anal (AA), olfateo genital (AG), marcaje con orina (MM), marcaje doble (MD) y olfateo con orina (MOO) no mostraron diferencias significativas en su exhibición para las etapas reproductivas 2013 y 2014, ya que ambas parejas mostraron un comportamiento similar.

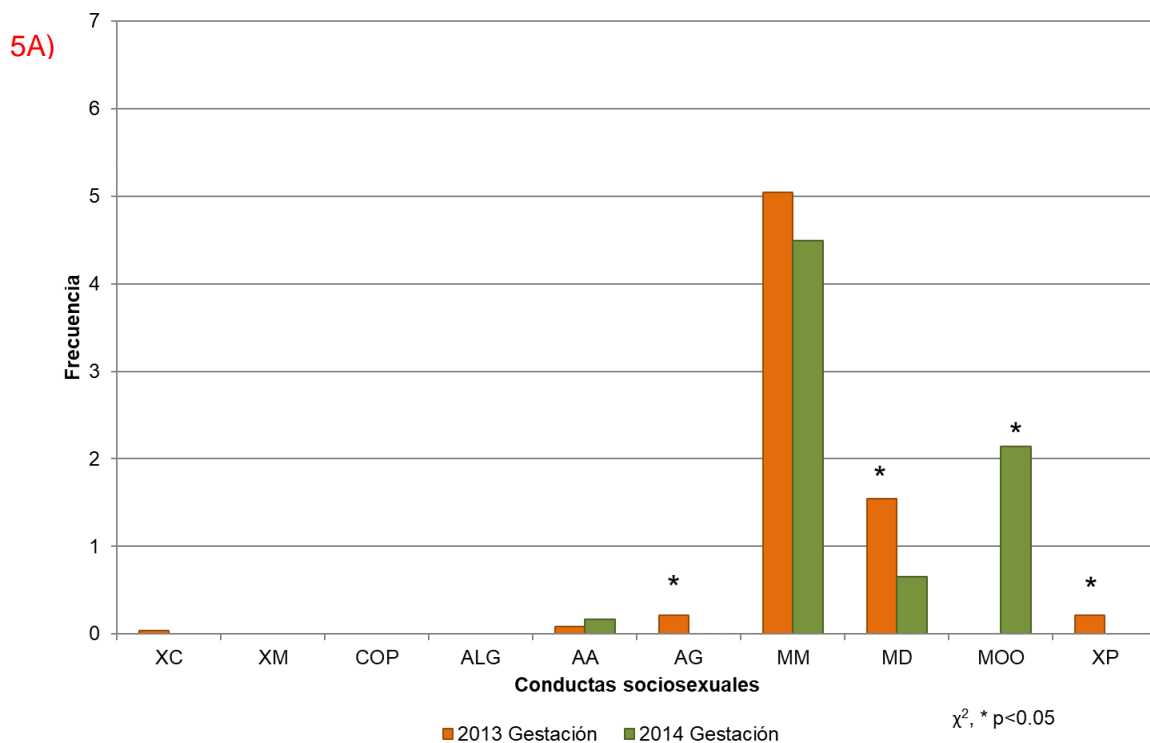
La comparación de la etapa de gestación para las temporadas reproductivas 2013-2014 reveló que hubo diferencias significativas entre las frecuencias de las conductas olfateo genital (AG), marcaje doble (MD) y presentación de genitales (XP) con mayor actividad en la temporada reproductiva 2013 ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ) (Gráfica 5).



Por otro lado, la frecuencia de olfateo de orina (MOO) mostró diferencias significativas con mayor actividad en la etapa de gestación 2014 ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ). Las conductas: monta (XM), cópula (COP) y lamida de genitales (ALG) no se observaron durante las sesiones de registro correspondientes a la etapa de gestación para ambas temporadas reproductivas 2013-2014.

Es importante señalar que la conducta de cortejo (XC) se extendió a la etapa de gestación durante la temporada reproductiva 2013 lo que coincide con la gran actividad conductual de cortejo mostrada durante la etapa de reproducción en el 2013.

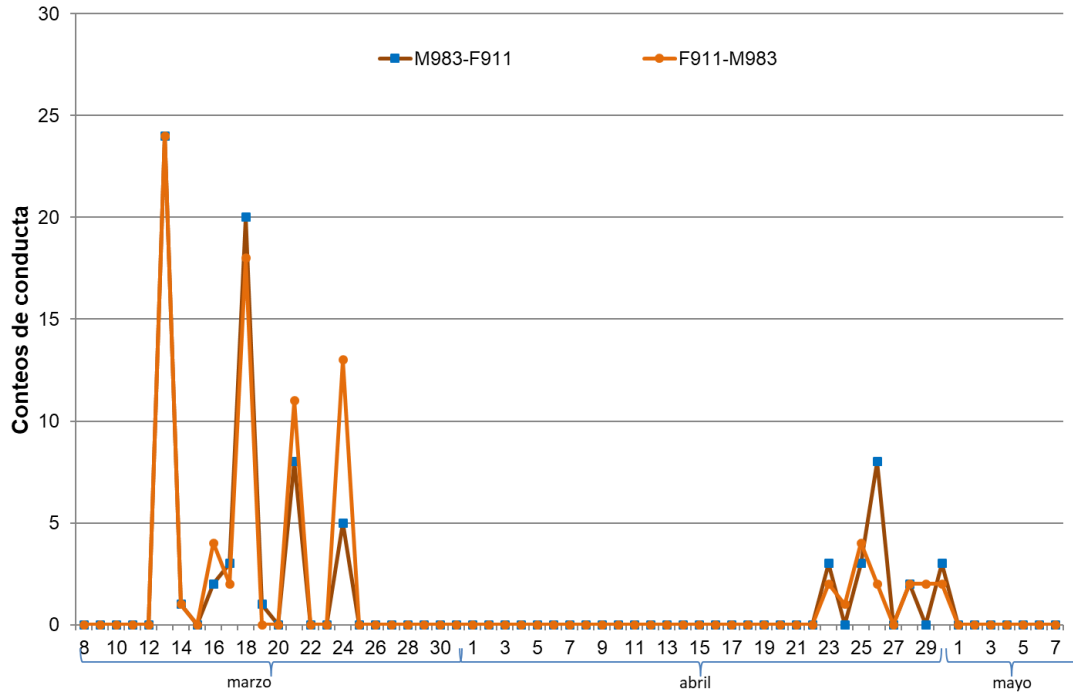
La etapa de gestación constó de 24 sesiones de observación para el año 2013 (72 h) y 55 (165 h) sesiones para el 2014.



Gráfica 5. A) Conductas sociosexuales en la etapa de gestación en las temporadas 2013 y 2014; Agrupamiento del total de las conductas en la etapa de gestación B) 2013 y C) 2014.

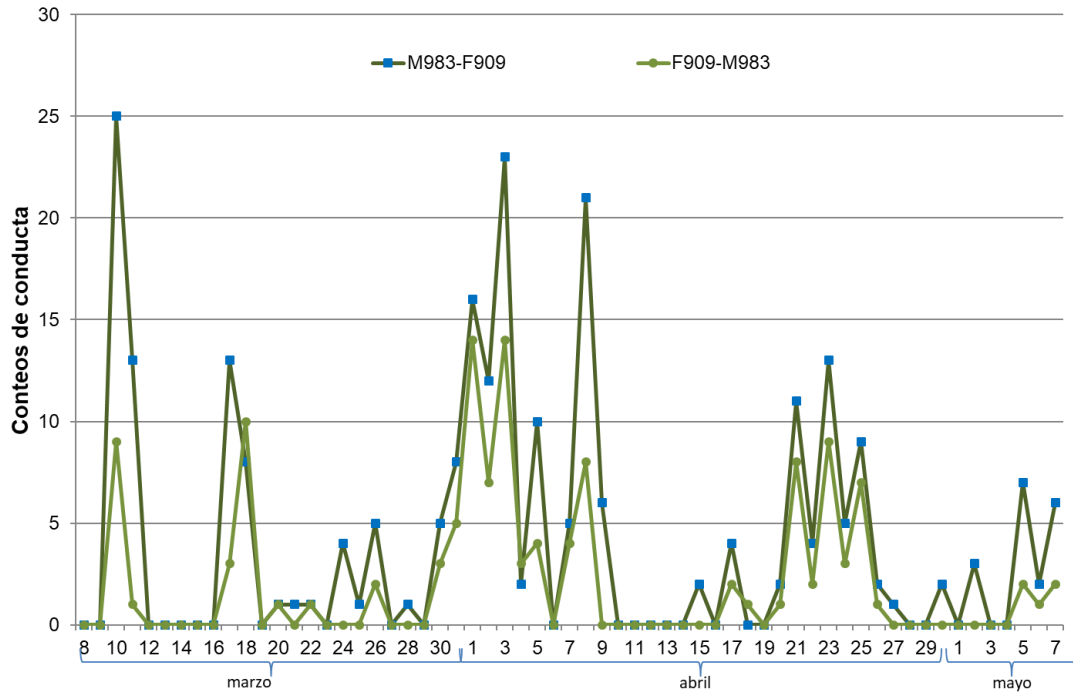
5B)

Conductas desplegadas por la pareja F911xM983 en la etapa de gestación 2013



5C)

Conductas desplegadas por la pareja F909xM983 en la etapa de gestación 2014

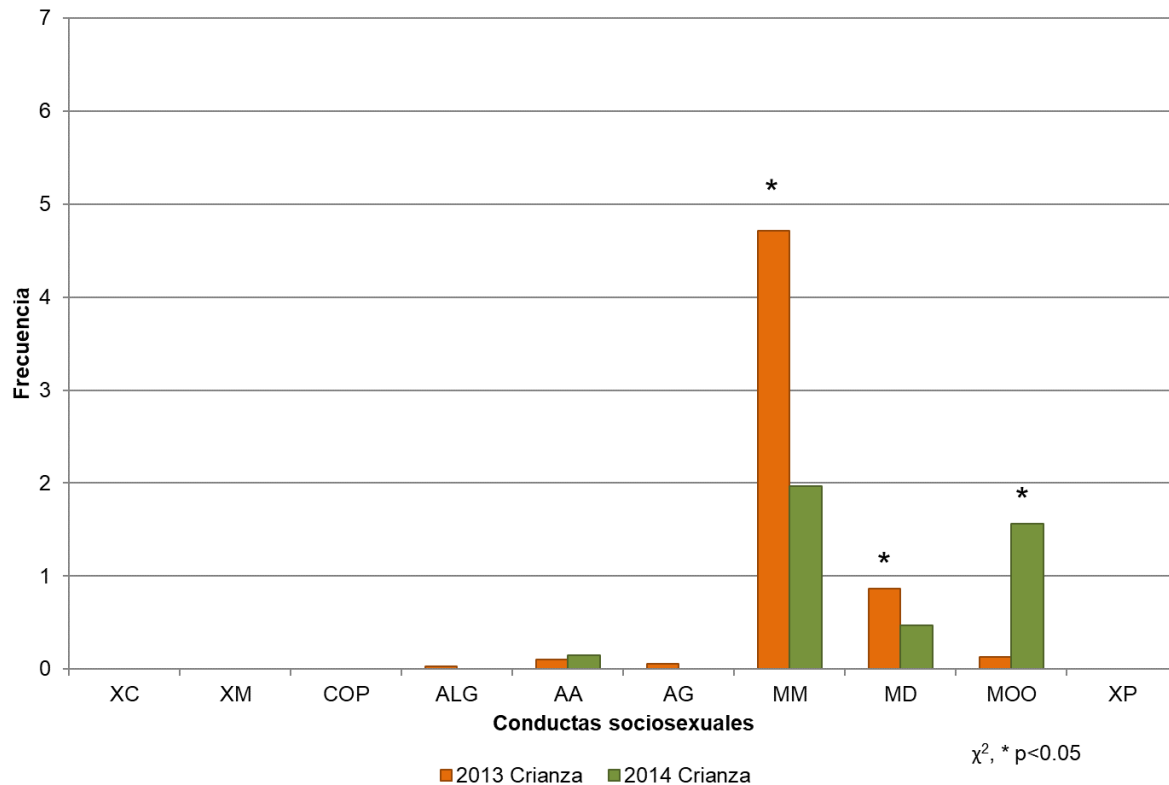


Para esta etapa de gestación, al igual que en la etapa de reproducción, se aprecia como las conductas se agrupan alrededor de ciertos días, el poder identificar un patrón conductual ayudaría a establecer con mayor precisión los momentos críticos en la sincronización conductual para el lobo gris mexicano.

La etapa de crianza constó de 38 sesiones de observación para el año 2013 (114h) y 34 sesiones para el 2014 (102h)

Se ha registrado que, en manadas de lobos, los machos alfa centran su atención en una hembra en particular y la resguardan de otros machos mientras que las hembras alfa tienden a repartir su atención hacia varios machos a la vez, ya que durante la etapa de gestación y crianza es necesario más de un macho para contribuir al cuidado de las crías. Durante este periodo la hembra sólo puede salir por intervalos cortos, lo que minimiza sus oportunidades de caza y dado que la nutrición que demandan sus cachorros es alta, los miembros de la manada colaboran con el éxito reproductivo, ya que se dan a la tarea de cazar y llevar presas para la madre y que esta a su vez pueda alimentar por medio de lactancia de calidad a sus crías durante este periodo (Boyd y Jimenez, 1994) debido a que establecen un sistema de cuidado comunal dependiendo de la cooperación del grupo, ya que en la naturaleza las manadas de lobos generalmente dependen de cierto tipo de presas de talla grande que demandan la cooperación de varios individuos para su provisión de alimento (Derix y Van Hooff, 1995).

Según Fatjó (2007), establecer la crianza cooperativa es una estrategia para maximizar el éxito en la supervivencia de las crías y la importancia de las señales visuales durante este proceso han sido reportadas por varios autores.



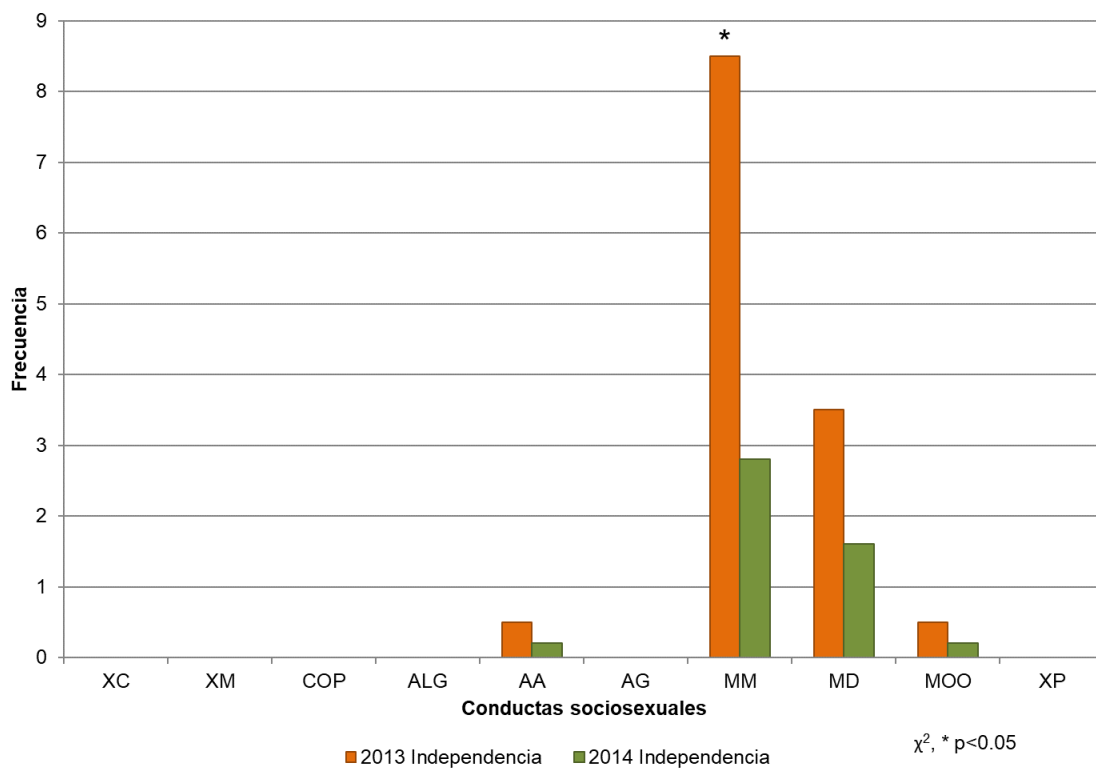
Gráfica 6. Comparación de las conductas sociosexuales durante la etapa de crianza en las temporadas 2013 y 2014.

Para la etapa de crianza (Gráfica 6) se encontraron diferencias significativas entre ambos años para las conductas marcaje con orina (MM) y marcaje doble (MD) con mayor actividad conductual en la etapa de crianza durante la temporada reproductiva 2013 y en contraste la conducta olfateo de orina (MOO) mostró una mayor actividad conductual en la etapa de crianza en el 2014 ( $\chi^2$ ; p<0.05). La frecuencia de las conductas restantes fue baja y no presentaron diferencias

significativas durante la etapa de crianza para ninguna de las temporadas 2013-2014.

La etapa de independencia constó de 2 sesiones para el año 2013 y 5 sesiones para el 2014 (Gráfica 7). El número de sesiones para la etapa de independencia fueron bajas, por lo que los resultados deben analizarse con reserva y para estudios futuros es importante incrementar las sesiones para poder tener una representación más real de las conductas presentes durante esta etapa.

La única conducta que muestra diferencias significativas es MM, con mayor actividad en la etapa de independencia durante la temporada reproductiva 2013. Una vez más podemos constatar cómo la pareja reproductora F911-M983 mostró una mayor actividad conductual durante esta etapa en el 2013.



Gráfica 7. Comparación de las conductas sociosexuales durante la etapa de independencia en las temporadas 2013 y 2014.

Con respecto al uso de herramientas de actimetría, se obtuvieron los patrones de actividad de lobos hembras y machos, así como de los cuatro periodos biológicos en que se dividió el año. En esta sección se muestran estos resultados en gráficas y se discuten los mismos.

Tanto en los Zoológicos como en los Centros de Conservación para la Fauna Silvestre, los lobos no tienen las condiciones de espacio de dispersión hacia un territorio mayor por lo que los individuos se ven obligados a interactuar en un área reducida, por esta razón su marcaje químico puede alterarse, pues se ha reportado en cautiverio que el marcaje con orina puede convertirse en una esterotipia, ya que se considera que un animal que marca su territorio lo está acondicionando en su beneficio, lo que resulta en una actividad gratificadora que contribuye a mantener un estado conductual y social saludable y por lo mismo, no es raro que el marcaje químico no disminuya en cautiverio, sino que tiende a aumentar (Barja y De Miguel, 2000).

Otro aspecto del cautiverio es que los lobos no tienen el estímulo de la caza, ya que en la mayoría de los casos se les aporta alimento procesado, por lo que consideramos que el patrón de actividad en ese sentido debe ser analizado de acuerdo a las características particulares del encierro que los contenga (Alvarez *et al*, 2003), ya que la forma de alimentación de los lobos está regulada por las instituciones encargadas del resguardo de los ejemplares.

Los patrones de actividad también pueden variar con relación a la estación del año, sexo, edad o estado reproductivo, es decir, pueden ser influenciados por el

ambiente y por factores endógenos, la interacción de estos dos elementos determina el patrón de actividad del animal dentro de su territorio en un tiempo determinado, como lo han reportado varios autores (Servín *et al*, 1991; Tsunoda *et al*, 2009; Halle y Stenseth, 2000).

Evidencias sugieren fuertemente que los lobos responden a señales fotoperiódicas que resultan en la ocurrencia predecible del estro en la misma época del año (Asa *et al*, 1987; Sánchez-Ferrer *et al.*, 2016), por lo que consideramos que un encierro natural exterior favorece la sincronización cronobiológica, conductual y fisiológica de los individuos, ya que las señales ambientales son más intensas en el tipo de semicautiverio en que están alojados los ejemplares de nuestro estudio a diferencia de los encierros con luz artificial y piso de concreto que dificultan la recepción de estímulos ambientales.

Estudios en poblaciones cautivas con luz artificial en ciclos de 12 horas de luz por 12 de oscuridad en el que los ciclos estrales no son sincronizados por la luz solar sugieren que los machos parecen responder a señales provenientes de las hembras. Una evidencia de lo anterior es la observación en cautiverio de que existe una relación entre la actividad testicular de los machos y el ciclo de las hembras, al parecer la actividad testicular se encuentra aparentemente sincronizada con el ciclo estral de sus parejas ya que la actividad testicular declina después de los apareamientos (Asa y Valdespino, 1998).

La duración promedio del proestro en el lobo gris es de aproximadamente 6 semanas y el estro dura aproximadamente 1 semana, lo que representa un periodo

relativamente largo que otorga tiempo a la pareja reproductora para que se den las cópulas exitosas que culminen en la reproducción (Asa y Valdespino, 1998).

Durante el proestro, los integrantes de la pareja reproductora pasan la mayor parte de su tiempo juntos e incrementan la frecuencia del marcaje doble (MD) estableciendo un tipo de comunicación química entre la pareja reproductora, esta es una conducta que parece tener un papel importante en la formación y mantenimiento de la relación de pareja, lo cual sugiere que hay una retroalimentación constante entre la sincronización social, fisiológica y cronobiológica en el lobo gris mexicano (Asa y Valdespino, 1998; Bernal y Packard, 1997).

La ovulación espontánea es precedida por un incremento en la progesterona que junto con el estradiol, inicia el estro que implica la fase de receptividad para todas las hembras sin importar su rango (Asa y Valdespino, 1998).

Se considera que el acto de copulación puede desencadenar eventos hormonales que resultan en la supresión de la actividad gonadal (Asa y Valdespino, 1998).

Los machos por su parte, no producen espermatozoides todo el año y la causa podría estar en los niveles de testosterona, ya que se muestra una significativa disminución de la agresión al interior de la manada, debida a la disminución en los niveles de testosterona, esto aunado a los altos niveles de prolactina que favorecen el cuidado parental (Asa y Valdespino, 1998).



Las gráficas 8, 9, 10, 11 y 12 muestran el patrón de actividad promedio por 24 h de los lobos estudiados, también se muestran los valores de la correlación de Spearman de la actividad de la pareja reproductora F911- M983, para las 4 etapas de la estacionalidad biológica de *Canis lupus baileyi* durante el año 2013.

Concordamos con el trabajo de Roper y Ryon (1977), quienes señalan que cuando se reúne a machos y hembras, sus patrones de actividad son mutuamente sincronizados mediante un sincronizador de tipo social, ya que nuestros resultados sugieren que las conductas e interacciones pueden funcionar como sincronizadores externos.

Las gráficas de la 8 a la 12 sugieren que, los patrones de actividad se sincronizan desde el momento en que se reunieron en un recinto a las parejas reproductoras.

El valor de correlación de Spearman ( $r_s$ ), es una medida que nos permite asignar un valor numérico a la relación de la actividad de dos individuos, así un valor en la correlación  $r_s=1$ , significa que existe una correspondencia total entre la actividad de ambos individuos, en otras palabras, nos dice que para un cambio en la actividad del macho hay una actividad en el mismo sentido de la hembra o viceversa. Mientras que si, el valor de la correlación es  $r_s = -1$ , indica que, para cada cambio en la actividad de uno de los integrantes de la pareja genera un cambio en sentido opuesto en el otro integrante. Si, el valor de correlación es  $r_s = 0$ , significa que no existe una relación sincronizada cronobiológicamente entre la actividad de los individuos involucrados, por lo que se dice que sus patrones de actividad se encuentran desfasados y no están sincronizados.

## Actividad de la temporada reproductiva de la pareja F911-M983

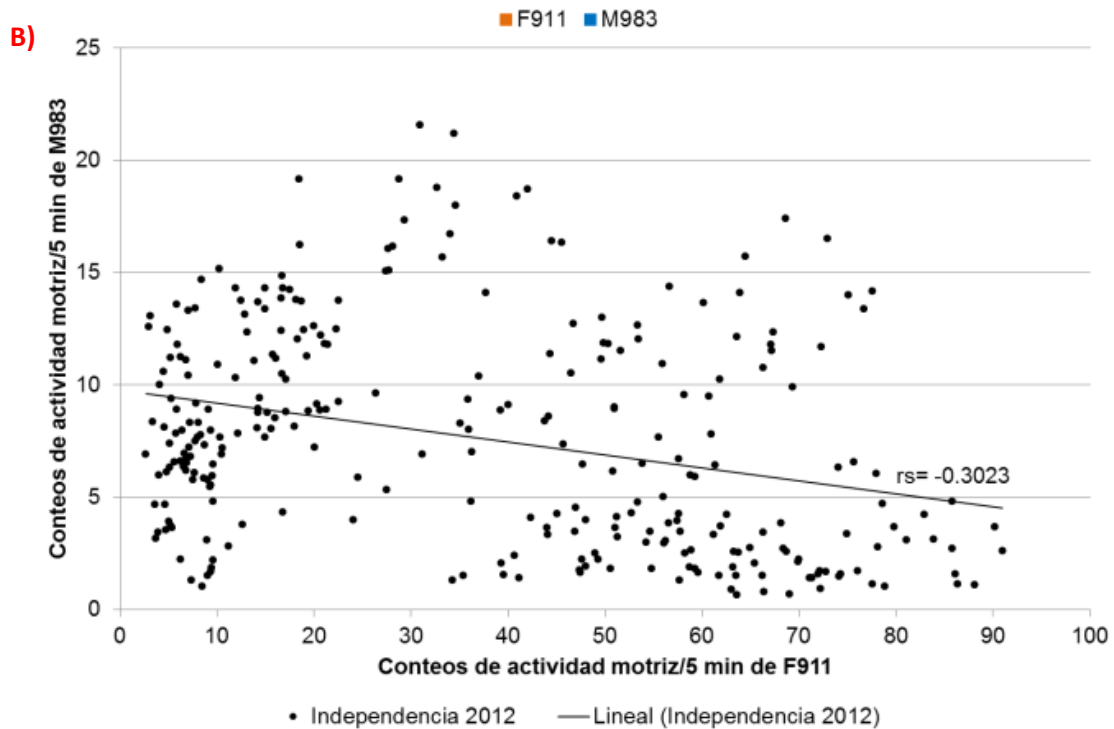
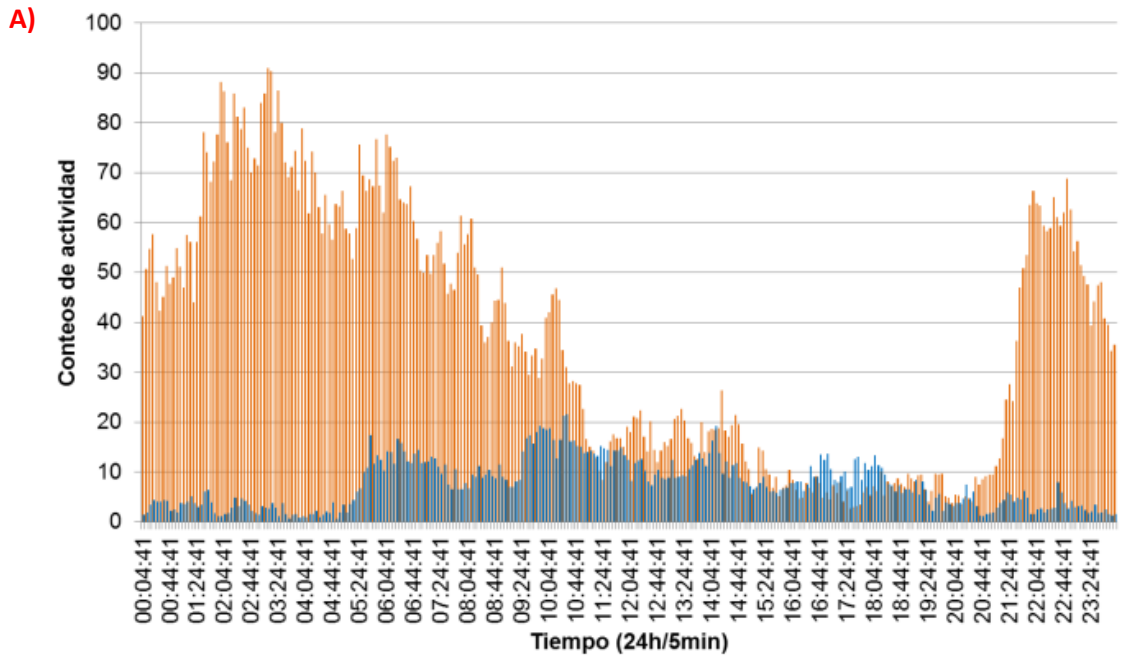
El valor de correlación ( $r_s = 0.3023$ ) para la etapa de independencia en el 2012 sugiere que no existe sincronización de los patrones de actividad entre F911-M983. Esto podría explicarse debido a que esta fue la primera etapa para F911 como hembra reproductora y antes de esto ocupaba el rango de hembra beta de la manada (Gráficas 8A y 8B).

En la etapa de reproducción, aumenta la sincronización en el patrón de actividad y también la sincronización conductual de la pareja reproductora, debido a señales ambientales, químicas y sociales que están preparando a la pareja para la reproducción, así el valor de la correlación en este periodo es  $r_s = 0.6483$ . Esto concuerda con los resultados de Roper y Ryon (1977), en su trabajo con híbridos de coyotes y lobos rojos quienes postularon que una vez que se reúnen a parejas de ambos sexos sus patrones de actividad tienden a sincronizarse. (Gráficas 9A y 9B).

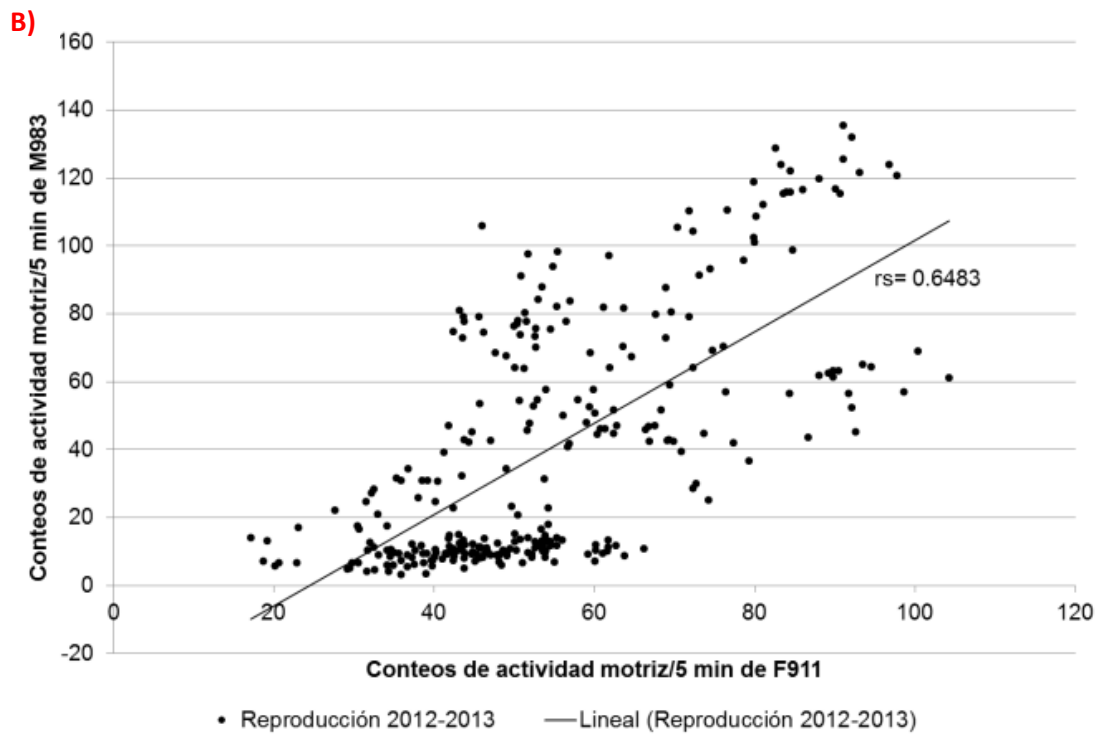
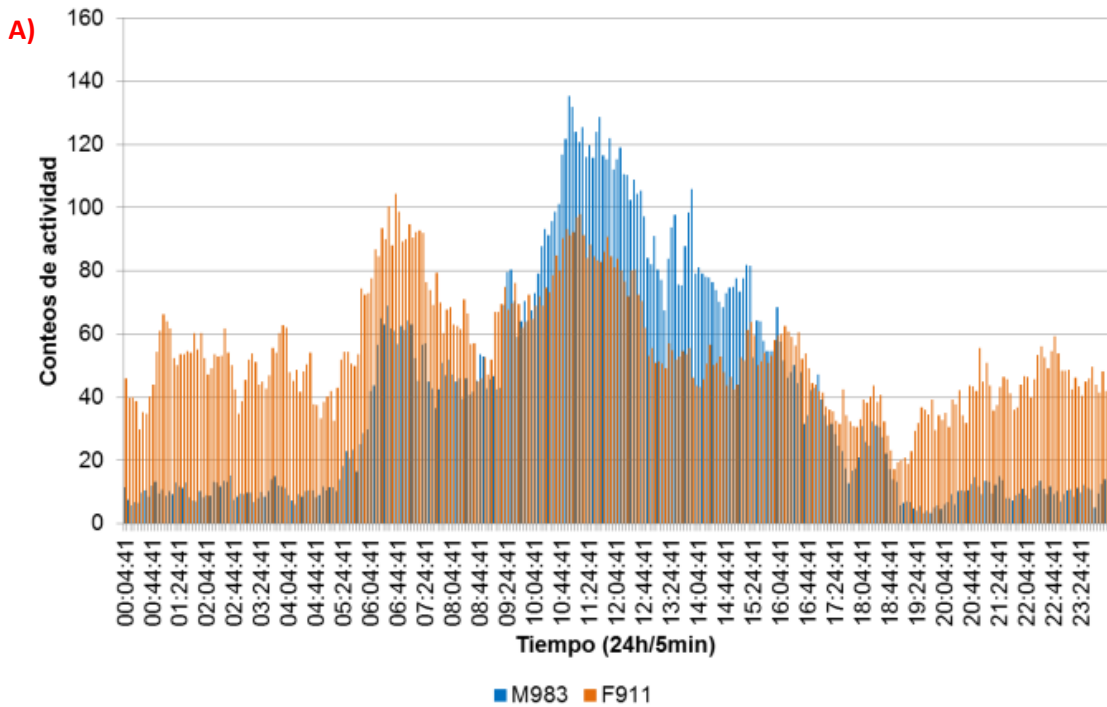
En las gráficas 10A y 10B, se presenta el patrón de actividad y la correlación de Spearman entre la actividad de la hembra F911 y el macho M983 con un fuerte valor de correlación, durante la etapa de gestación ( $r_s = 0.9286$ ) y que culmina con el nacimiento de las crías. Se pone de manifiesto que durante esta etapa el patrón de actividad del macho y de la hembra es bastante similar, posiblemente debido a que el macho se mantiene cerca de la hembra para evitar que otros competidores puedan tener acceso a ella o para defenderla de alguna posible agresión.

En la etapa de cría de cachorros (Gráficas 11A y 11B), se alcanzaron los valores más altos en la correlación entre los patrones de actividad de la pareja F911-M983 ( $r_s=0.9357$ ) coincidiendo con el periodo de crianza cooperativa en la que se espera una fuerte sincronización conductual que obedece a la necesidad no sólo de la pareja reproductora sino de todos los miembros de la manada de proteger a los miembros más vulnerables de la manada, ya que para el éxito en la supervivencia de las crías y la manutención de la manada es importante la cooperación de todos sus miembros (Sánchez-Ferrer *et al*, 2016).

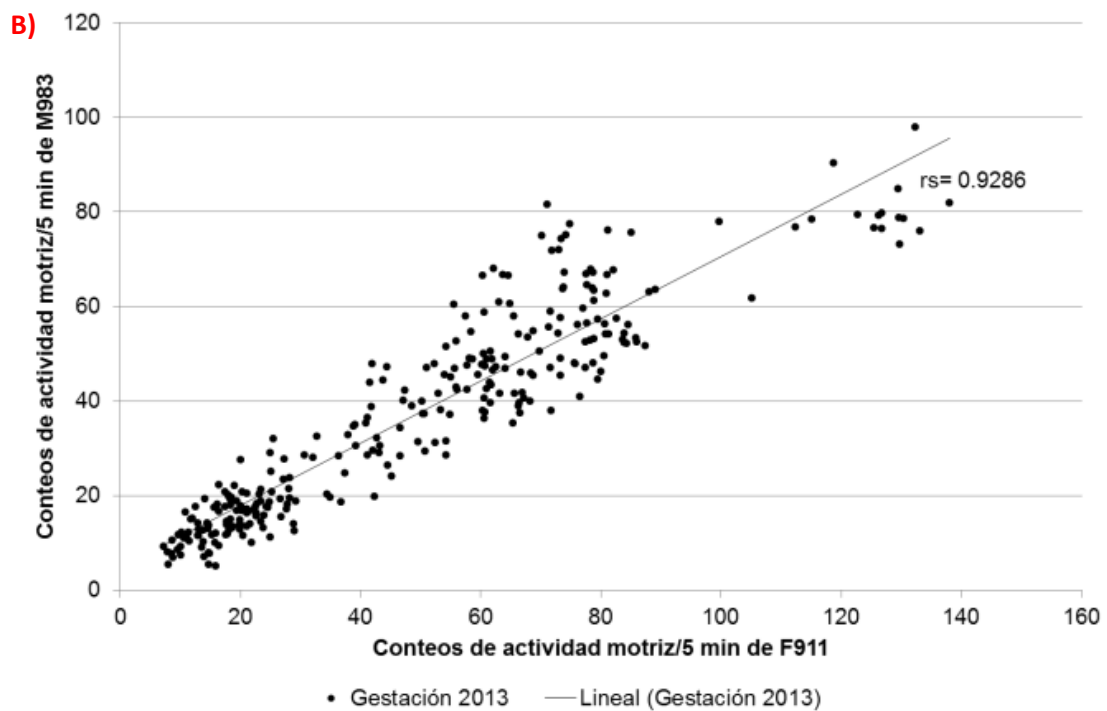
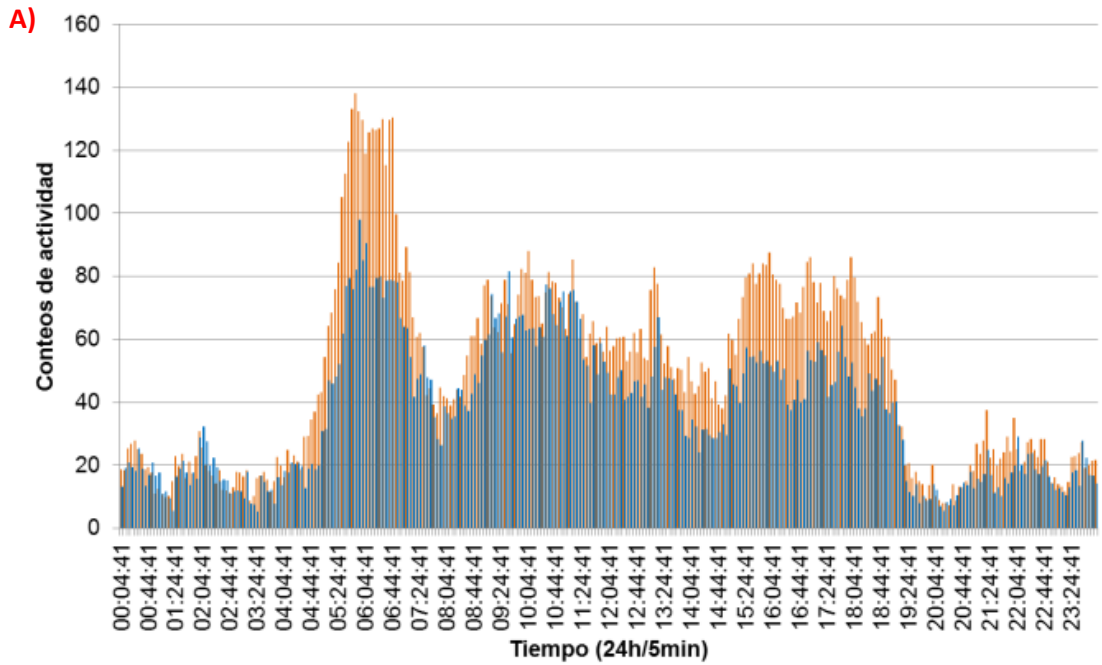
En la etapa de independencia la correlación fue ( $r_s=0.9182$ ). La disminución en la correlación de la actividad de los integrantes de la pareja reproductora es esperada durante la independencia de las crías, sin embargo, en este caso en particular también podría deberse a que durante esta etapa se separó a F911 de M983 y es natural observar una baja en la sincronización de los patrones de actividad ya que ambos miembros de la pareja reproductora se encontraban físicamente separados en recintos contiguos. Es importante hacer notar que la actividad de F911 fue mayor que la de M983 a lo largo de todas las etapas (Gráficas 12A y 12B).



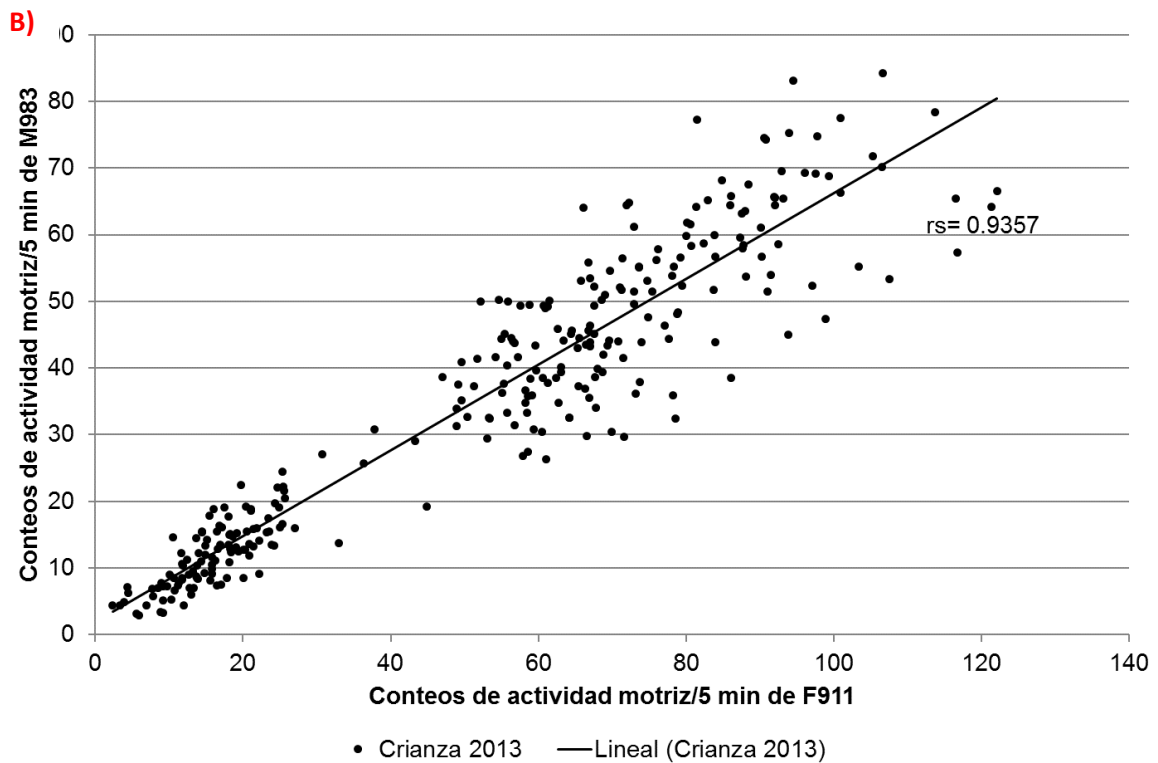
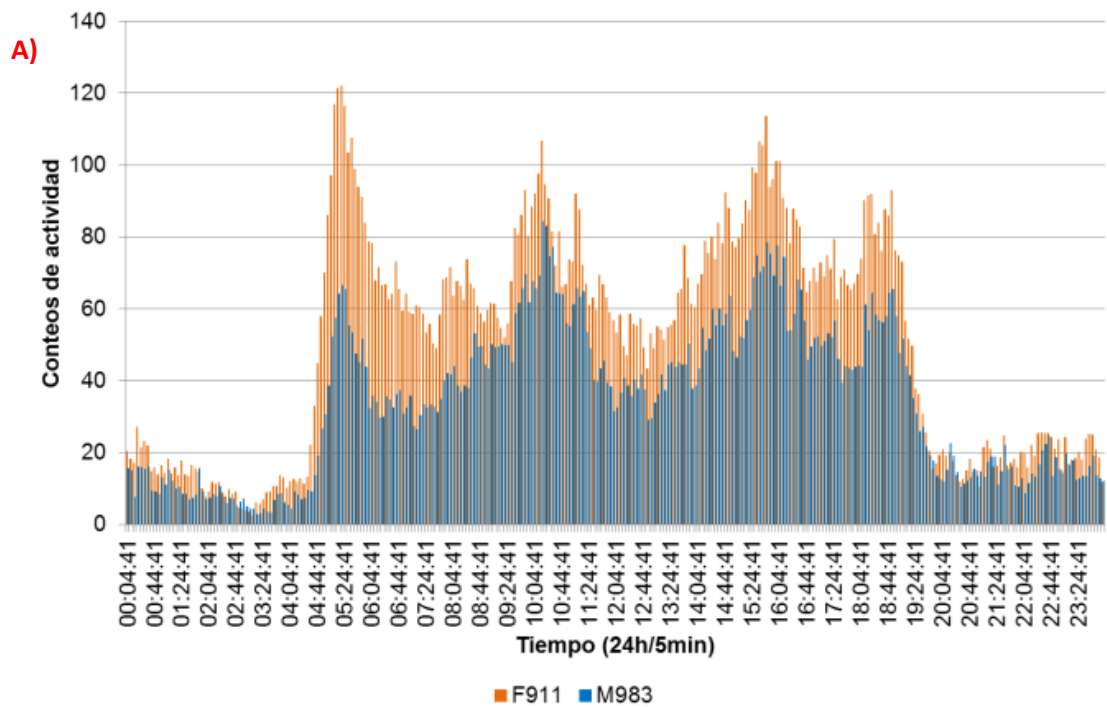
Gráfica 8. A) Patrón de actividad promedio de F911 y M983 durante la etapa de independencia 2012; B) Correlación de Spearman en la etapa de independencia 2012.



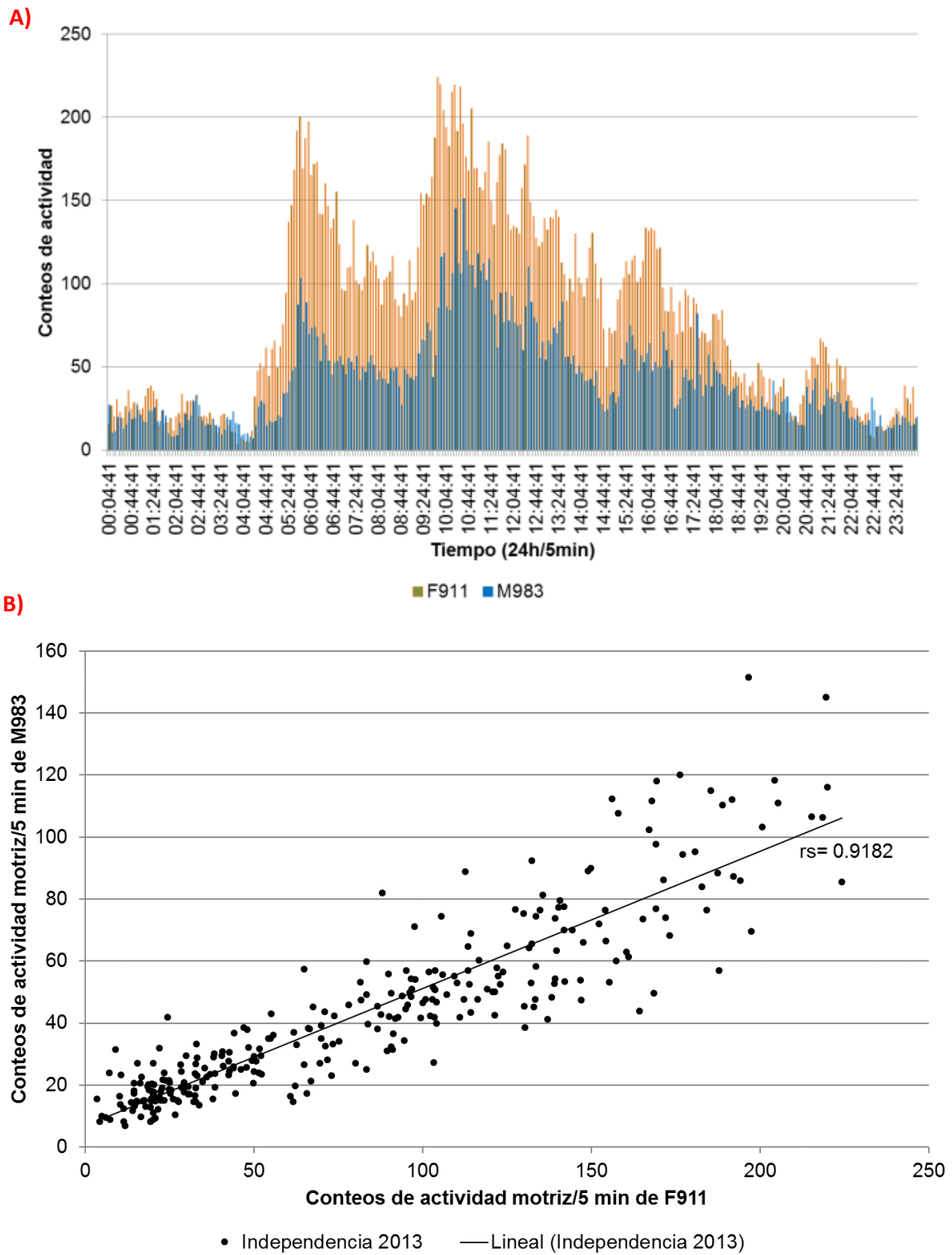
Gráfica 9. A) Patrón de actividad promedio de F911 Y M983 durante la etapa de reproducción 2012-2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de reproducción 2012-2013.



Gráfica 10. A) Patrón de actividad promedio de F911 Y M983 durante la etapa de gestación 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de gestación 2013.



Gráfica 11. A) Patrón de actividad promedio de F911 Y M983 durante la etapa de crianza 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de crianza 2013.



Gráfica 12. A) Patrón de actividad promedio de F911 Y M983 durante la etapa de independencia 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de independencia 2013.



## Actividad de F909 y M983 durante 2013

Los individuos F909 y M983, antes del comienzo de este estudio fueron pareja reproductora durante la temporada reproductiva 2012, en la cual produjeron descendencia. Al final de ésta se les colocó el collar (a partir de diciembre de 2012). En la temporada 2013, al comienzo de este estudio la pareja reproductora estuvo formada por F911-M983, sin embargo, también se pudo realizar el registro de la actividad de la hembra F909 (por tener el actímetro) que se encontraba separada con el resto del grupo.

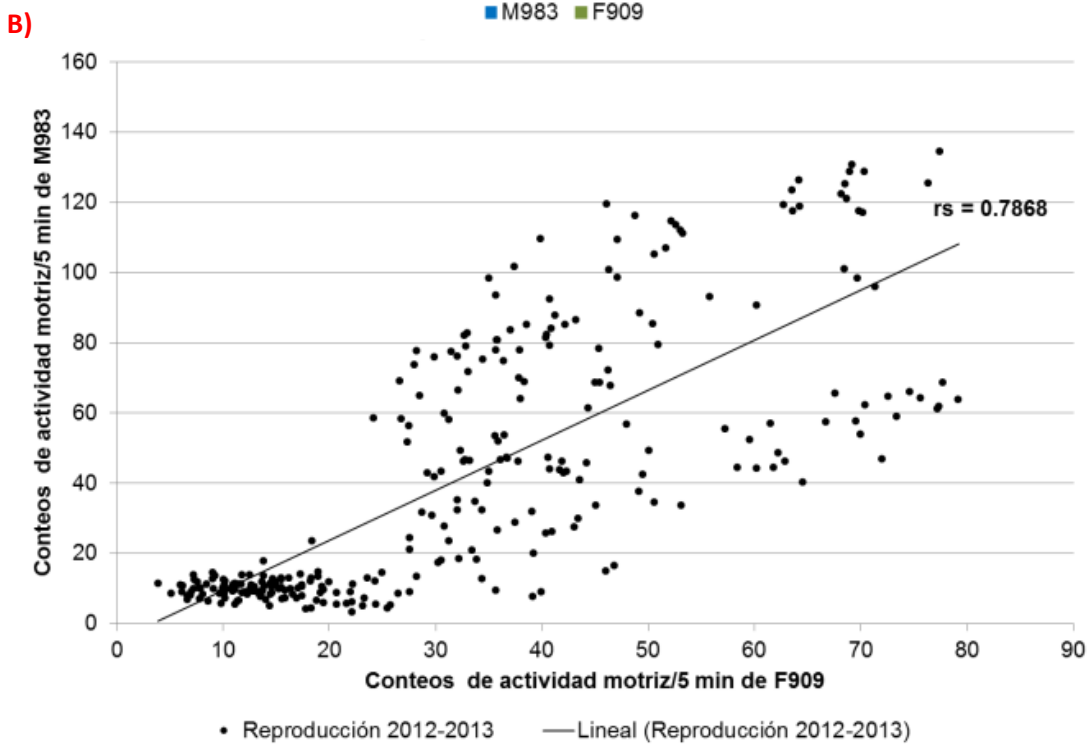
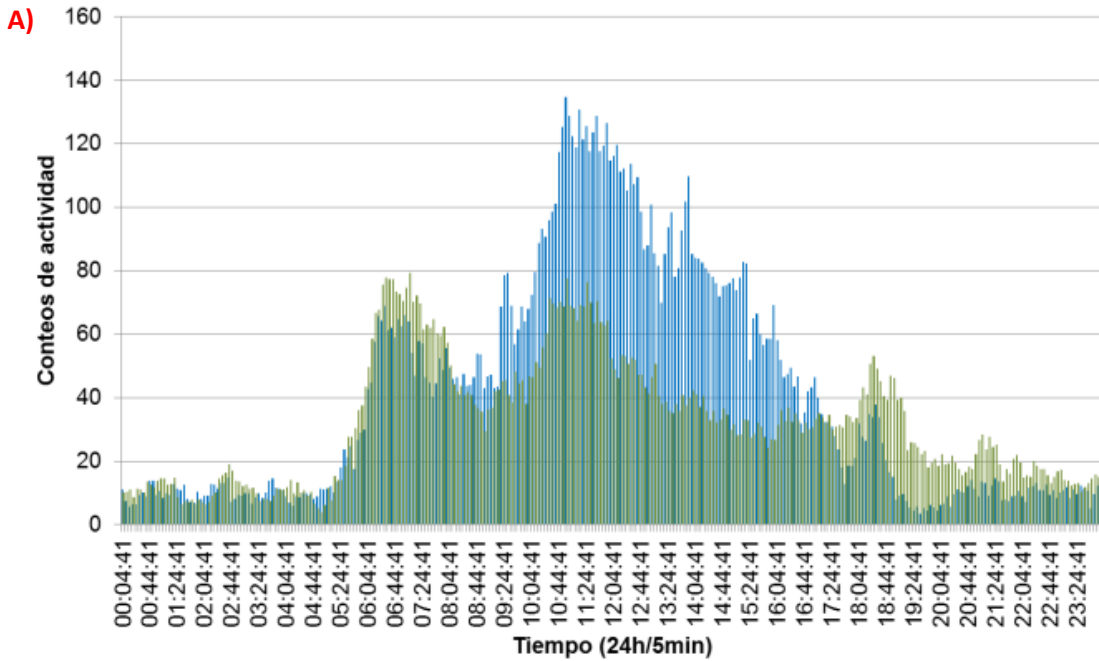
Las gráficas 13 a la 16 muestran la actividad de los individuos F909 y M983 (separados).

En la etapa de reproducción 2012-2013, el valor de correlación entre los individuos F909 y M983 fue de  $r_s=0.7868$  (Gráfica 13), cabe mencionar que durante este periodo los individuos se albergaron en recintos separados. Para la etapa de gestación 2013, el valor de correlación entre los individuos F909 y M983 bajó aún más ya que el valor de su correlación fue de  $r_s=0.7020$ , lo que confirma la hipótesis de que al reunir a las parejas sus patrones de actividad tienden a sincronizarse ya que por otro lado se espera que al separar a las parejas reproductoras sus patrones de actividad y conductuales tiendan a desfasarse el incremento en el desfase de los patrones de actividad entre F909-M983 (Gráficas 14A y 14B).

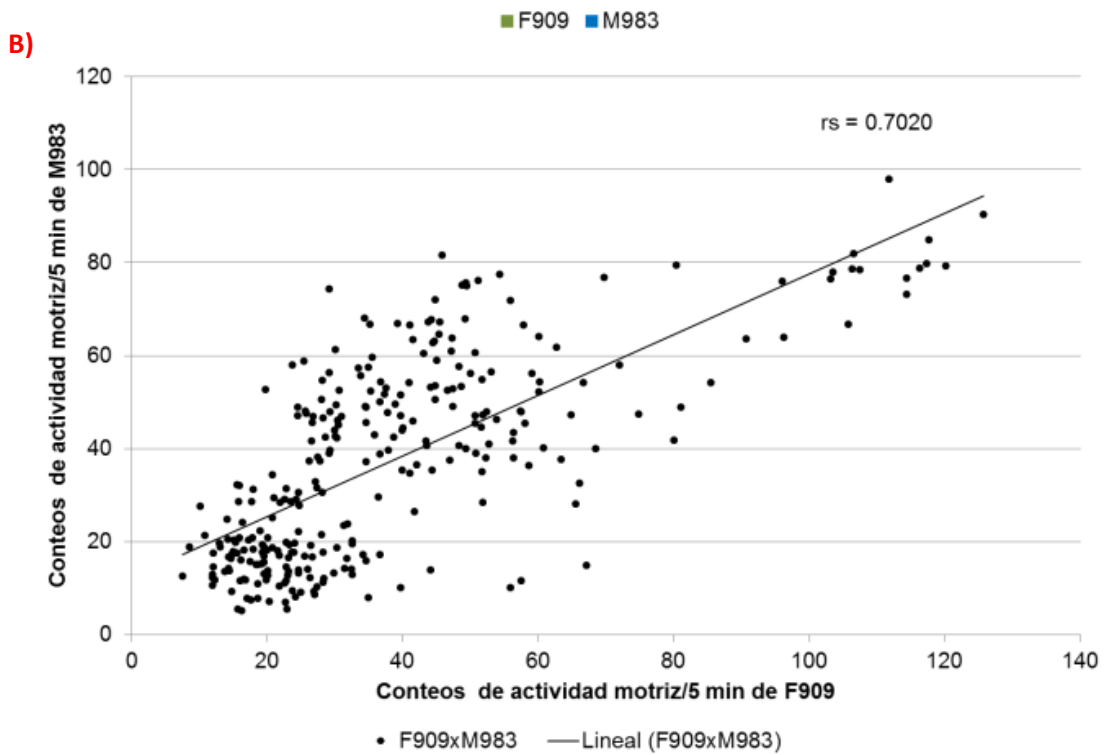
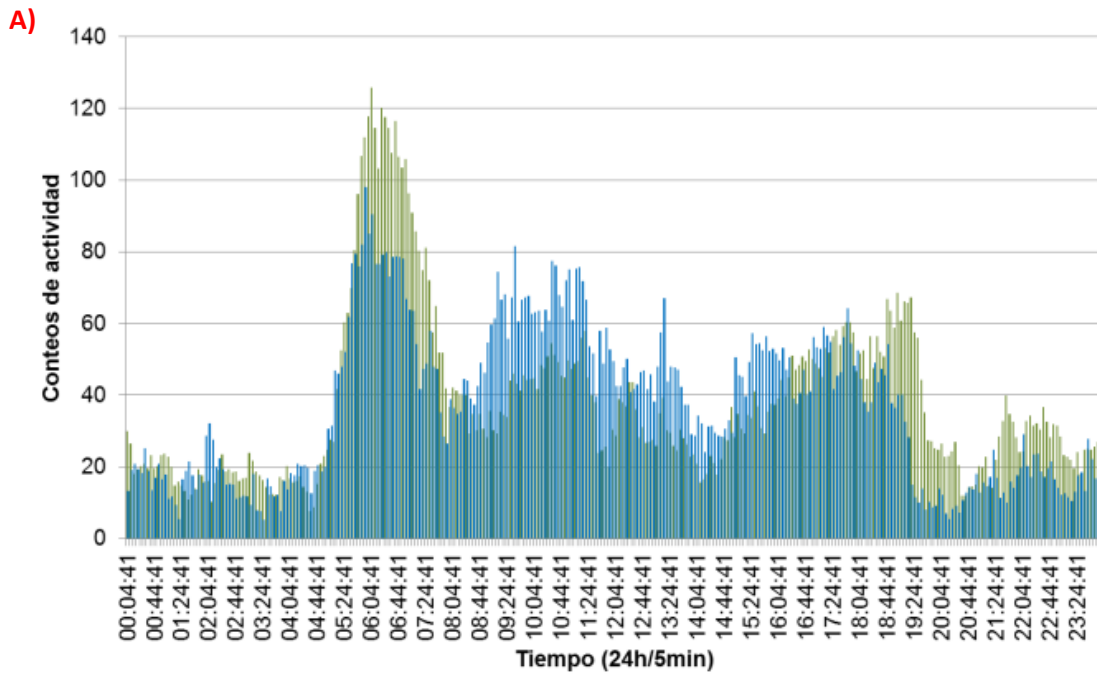
Se muestran las gráficas de patrón de actividad y de correlación de Spearman (Gráficas 15A y 15B) entre la actividad (Frec/5 min) del macho M983 y la actividad de la hembra F909, en un ciclo de 24 h, con un alto valor de sincronización

cronobiológica de  $r_s = 0.8434$  para el período de crianza de cachorros 2013, lo que concuerda y fortalece los hallazgos sobre la crianza de cachorros cooperativa en lobos (Sánchez-Ferrer *et al.*, 2016) ya que durante este periodo los esfuerzos de la manada se concentran en asegurar la supervivencia de las crías apoyando a la pareja reproductora con el abastecimiento de alimento para la hembra reproductora y en las labores de defensa del territorio. Para la temporada de independencia de crías 2013, el valor de la correlación ( $r_s=0.7633$ ) entre la hembra F909 y el macho M983, disminuyó aún más, esto era de esperar debido a que durante esta etapa las crías comienzan su fase de independencia y requieren una menor cantidad de atención por parte de la manada en general y en particular forma por parte de la hembra (Gráficas 16A y 16B).

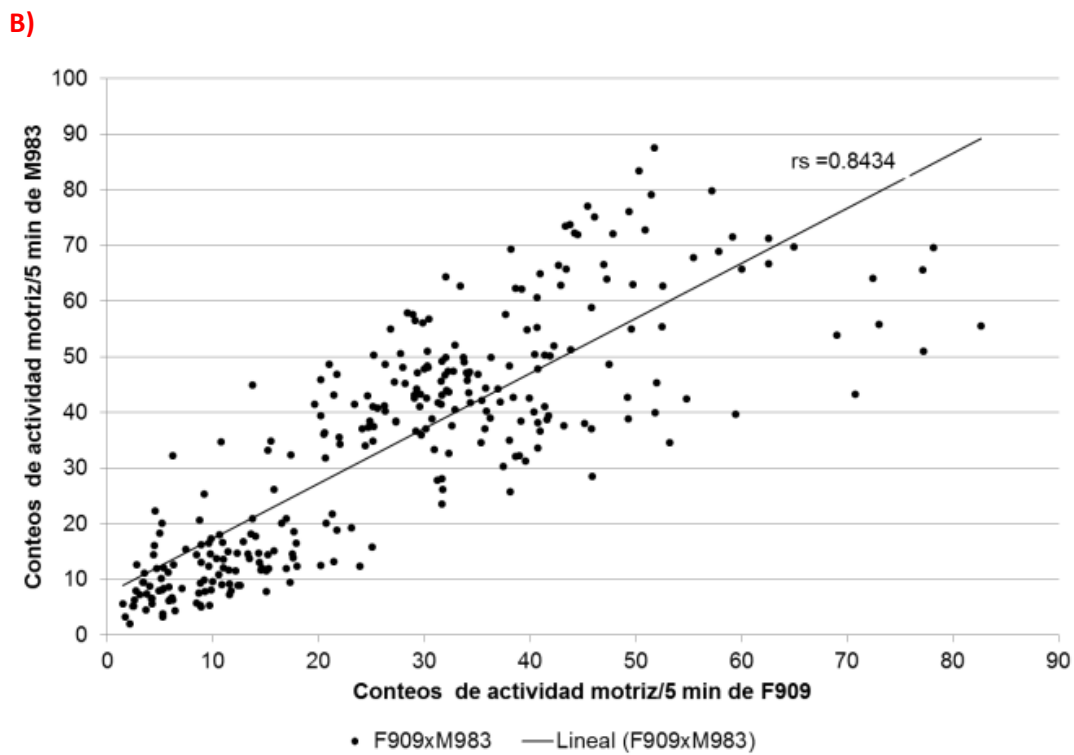
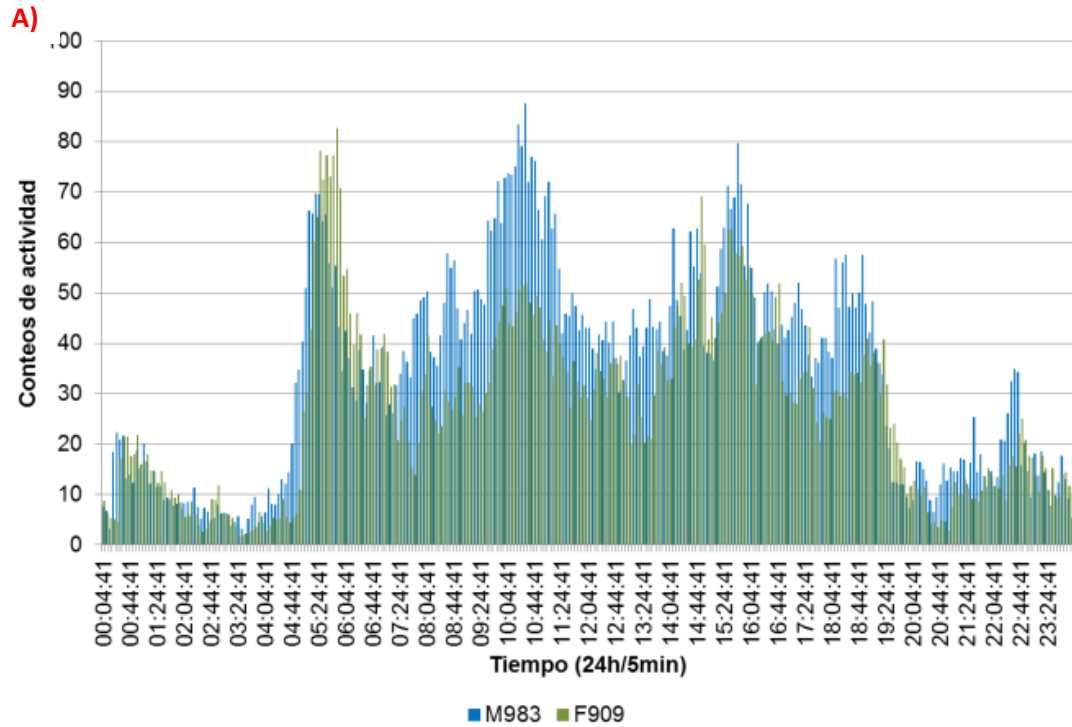
Es importante señalar que durante las primeras dos etapas de la estacionalidad biológica del lobo gris mexicano se registra un desfase en el patrón de actividad y al llegar a la tercera etapa o de crianza de cachorros, se incrementa el valor de correlación para la actividad de F909 y M983, mostrando los valores de correlación menores durante la cuarta etapa o etapa de independencia. También es importante notar como la cantidad de actividad desplegada por la hembra F909 baja considerablemente durante esta etapa.



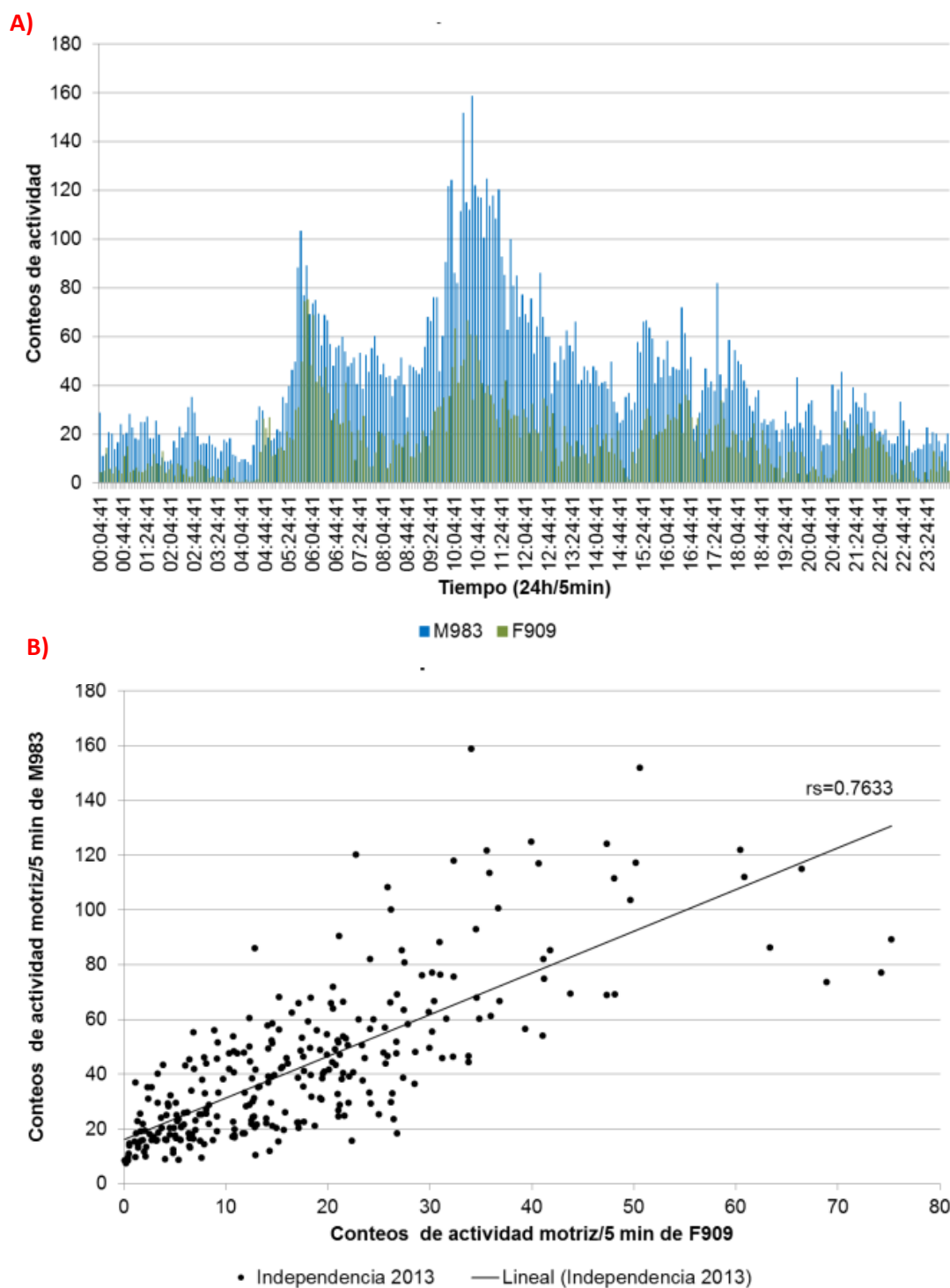
Gráfica 13. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de reproducción 2012-2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de reproducción 2012-2013.



Gráfica 14. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de gestación 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de gestación 2013.



Gráfica 15. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de crianza 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de crianza 2013.



Gráfica 16. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de independencia 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de independencia 2013.

## Actividad de la temporada reproductiva de la pareja F909-M983

A partir de las gráficas 17 a la 19 se muestran los patrones de actividad promedio y la correlación de Spearman de la hembra F909 y el macho M983 como pareja reproductora.

En la etapa de reproducción 2013-2014 (Gráficas 17A y 17B) se pudo detectar un rápido incremento en la sincronización de los patrones de actividad de la pareja reproductora, con un valor de correlación de Spearman = 0.8869, esto fue similar al patrón registrado en la etapa de reproducción 2012–2103 con la pareja reproductora F911-M983 y esto está en concordancia con lo postulado por Roper y Ryon (1977) quienes aseguran que al reunir a las parejas reproductoras sus patrones de actividad tienden a sincronizarse.

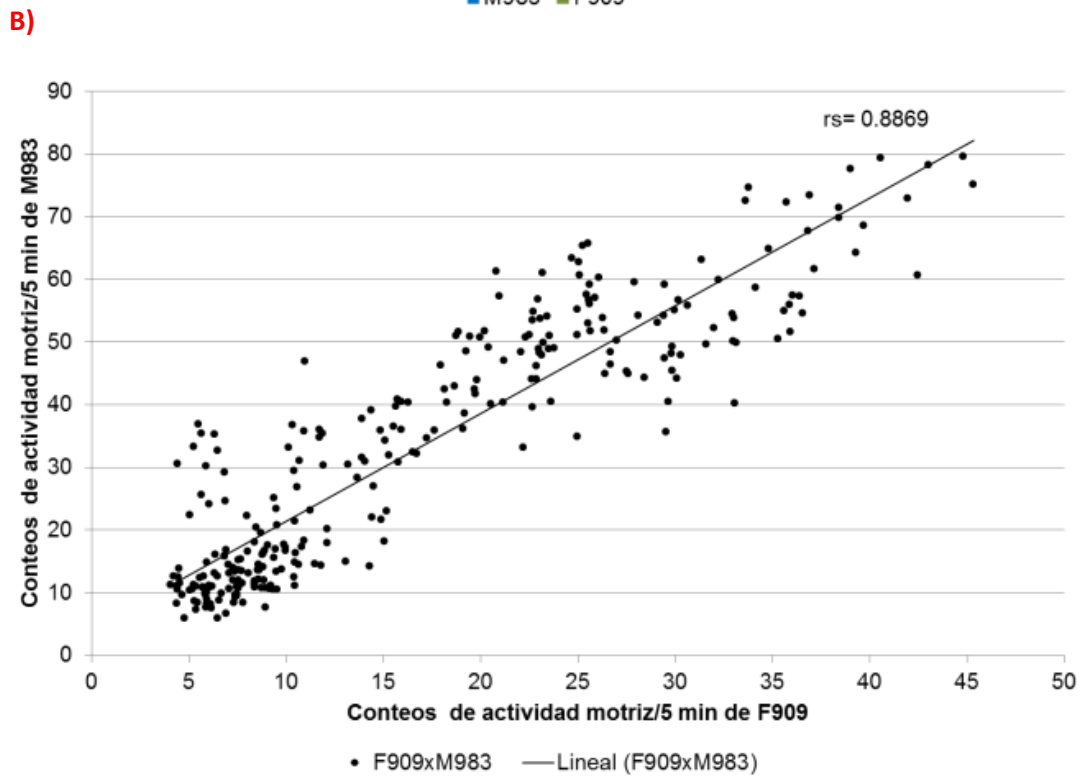
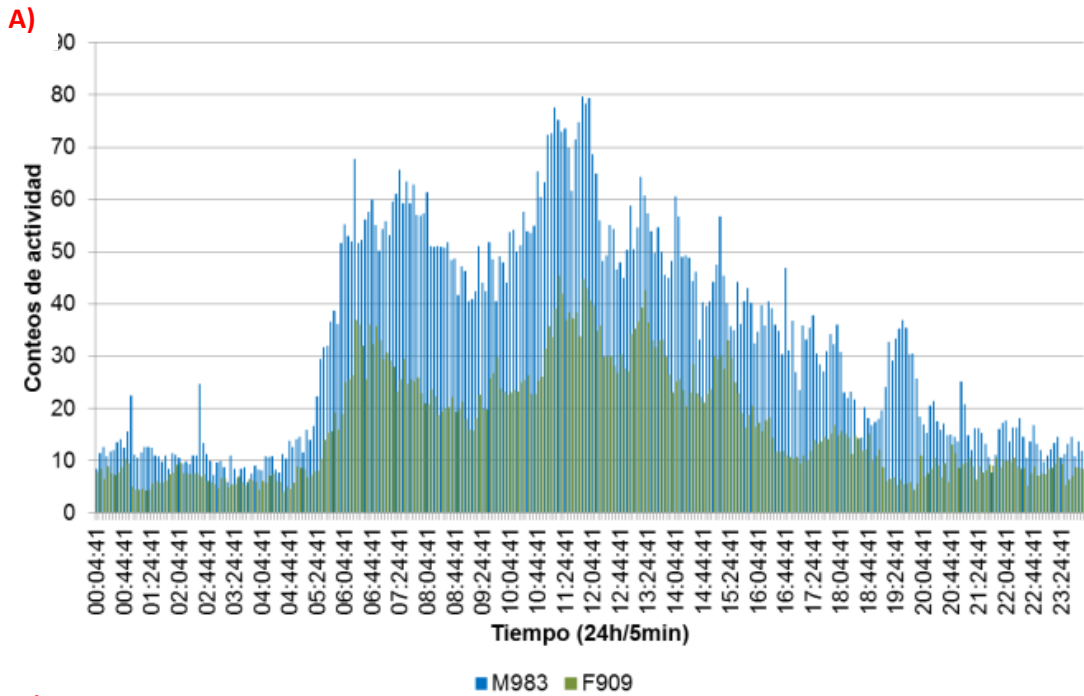
Para el periodo de gestación 2014, se registró un incremento moderado en el valor de la correlación de Spearman ( $r_s=0.8921$ ) para la actividad y sincronía cronobiológica de la pareja F909-M983 (Gráficas 18A y 18B). Los patrones de actividad (conteos de actividad cada 5 min/24 h) fueron similares para ambos individuos durante este periodo

El último periodo estacional para este estudio, fue la etapa de crianza de cachorros (Gráficas 19A y 19B) en el que, al igual que en la temporada reproductiva 2013, se obtuvo el mayor valor de la correlación ( $r_s=0.9138$ ). Nuestros resultados no concuerdan con lo señalado por Kleiman (2011), quien reportó que, una vez que la pareja pasó por el proceso de integración social, las conductas del macho y la

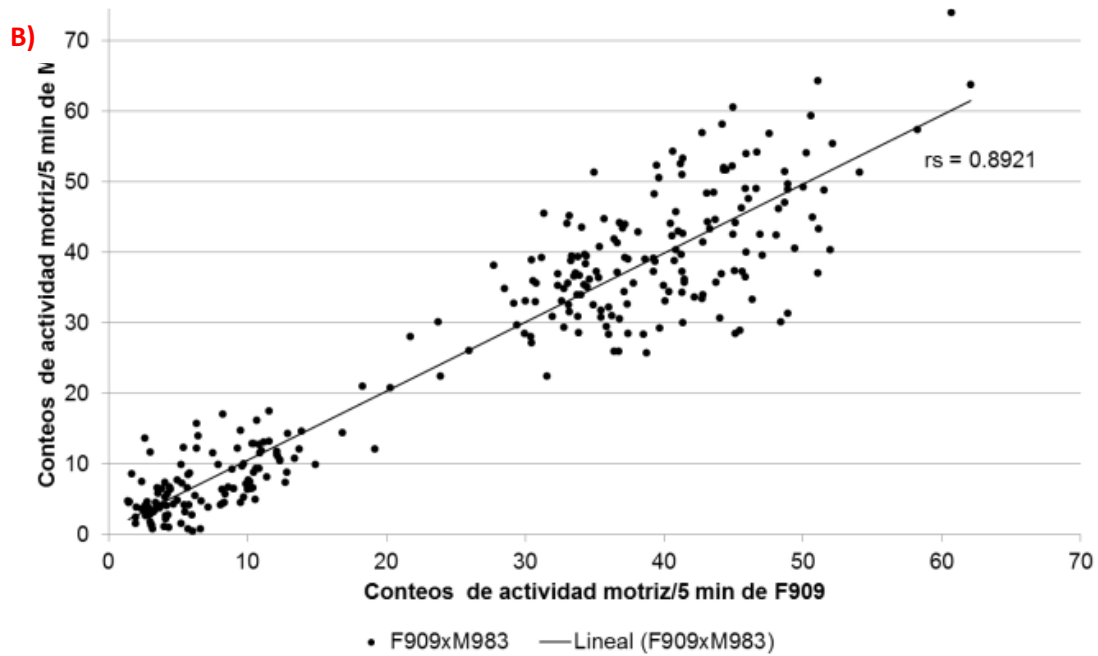
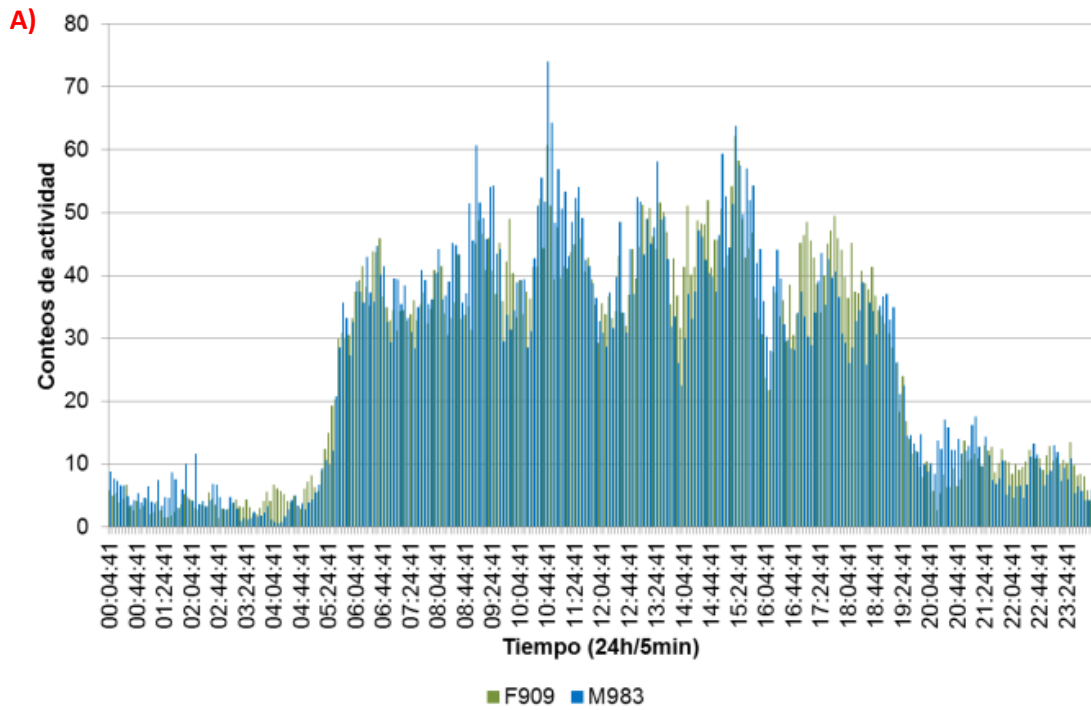
hembra, así como sus patrones de actividad no se sincronizan (Kleiman, 2011). Al igual que en la temporada reproductiva 2013, en el 2014 la pareja reproductora muestra un patrón de actividad más parecido durante la etapa de gestación en cuanto a la actividad desplegada.

Los valores de correlación de Spearman de ambas parejas siguieron una tendencia similar, aunque la hembra F911, exhibió una mayor intensidad en su actividad conductual y este incremento en la actividad de la hembra se vio reflejado en la actividad del macho durante el cortejo, que es la etapa de sincronización conductual, ya que durante el proestro de la hembra, su pareja (macho), permanece cerca de la hembra con la intención de cuidar y alejar a otros machos potencialmente reproductivos y así garantizar su reproducción durante el estro de la hembra. Así, la sincronización biológica ocurre, aunque se presenten diferencias particulares entre los integrantes de las parejas reproductivas.



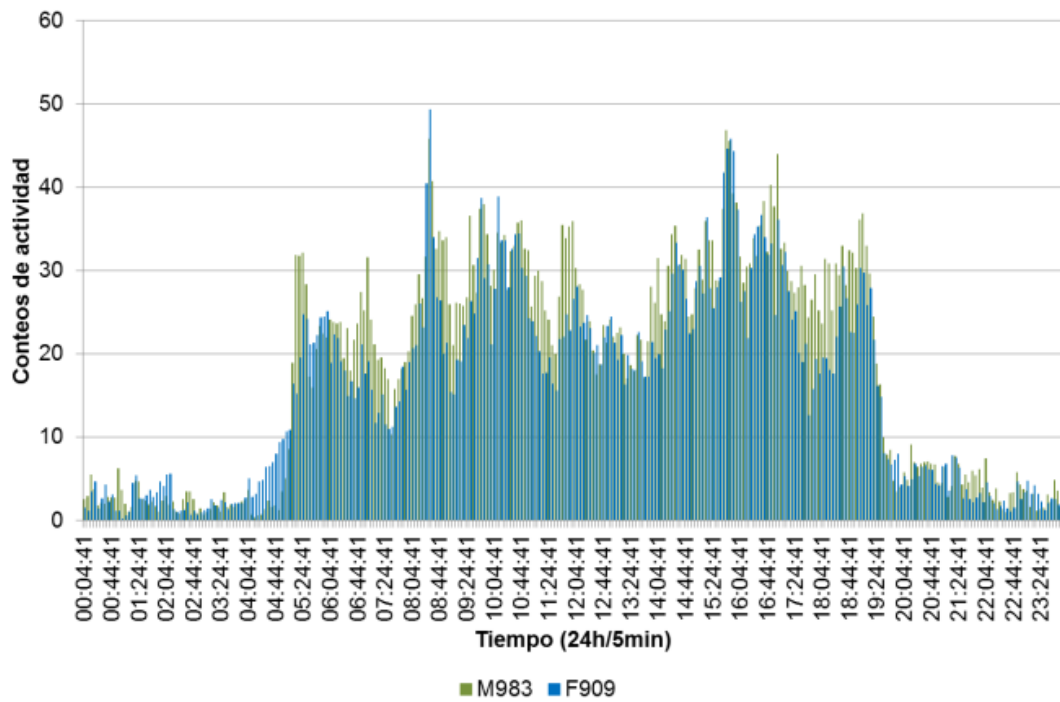


Gráfica 17. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de reproducción 2013-2014; B) Correlación de Spearman para la etapa de reproducción 2013-2014.

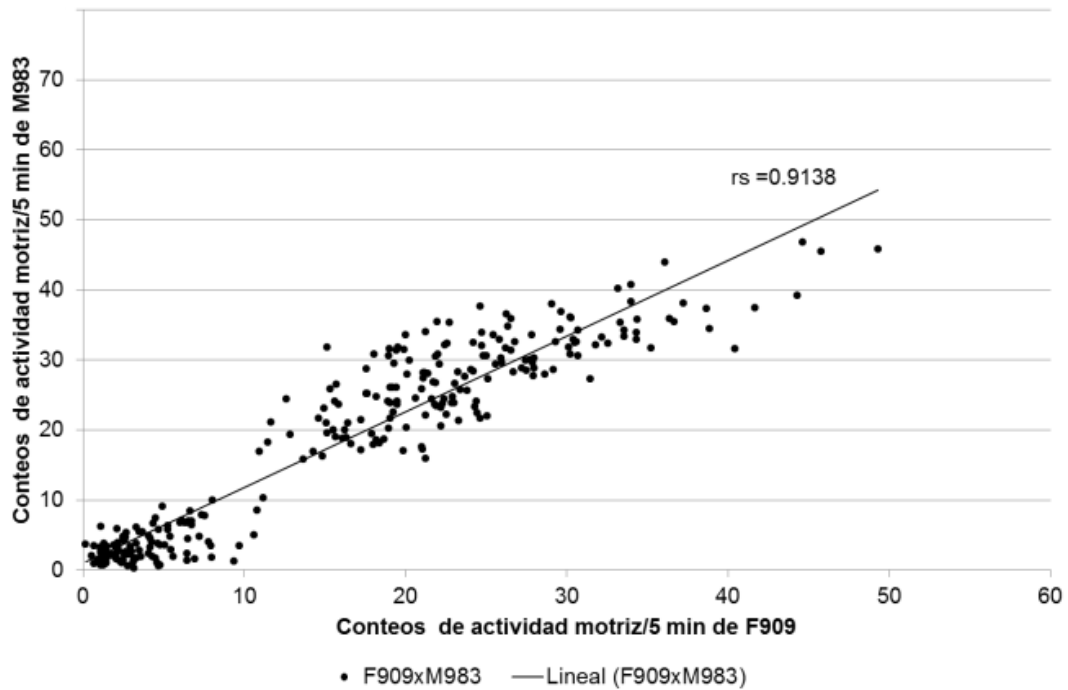


Gráfica 18. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de gestación 2014; B) Correlación de Spearman para la etapa de gestación 2014.

A)



B)



Gráfica 19. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y M983 durante la etapa de crianza 2014; B) Correlación de Spearman para la etapa de crianza 2014.

## Comparación del patrón de actividad de las hembras F909 y F911

Las gráficas 20, 21, 22 y 23 muestran el patrón de actividad promedio por 24 horas y el valor de la correlación de Spearman de las hembras reproductoras F909 y F911, para las 4 estaciones biológicas en que se componen un año de *Canis lupus baileyi* durante la temporada reproductiva 2013.

El valor de la correlación entre las hembras ( $r_s=0.6523$ ), mostró el nivel más bajo durante la etapa de reproducción 2012-2013, que corresponde a la primera etapa desde que se reunió a la hembra F911, para que se reprodujera con el macho M983 (Gráficas 20A y 20B), esto significa que durante esta etapa el desfase en sus patrones de actividad fue el mayor a lo largo de las cuatro etapas de la estacionalidad biológica en el lobo mexicano.

Para la estación de gestación (Gráficas 21A y 21B), las hembras aumentaron su nivel de sincronización ( $r_s = 0.7347$ ) y también se puede observar un patrón de actividad bimodal en las hembras y en esta estación, aparentemente se da un incremento de su sincronización cronobiológica conforme se acerca la etapa de crianza en la que todos los miembros de la manada se avocan en el cuidado de las crías, esto parece ser producto de estímulos ambientales y sociales.

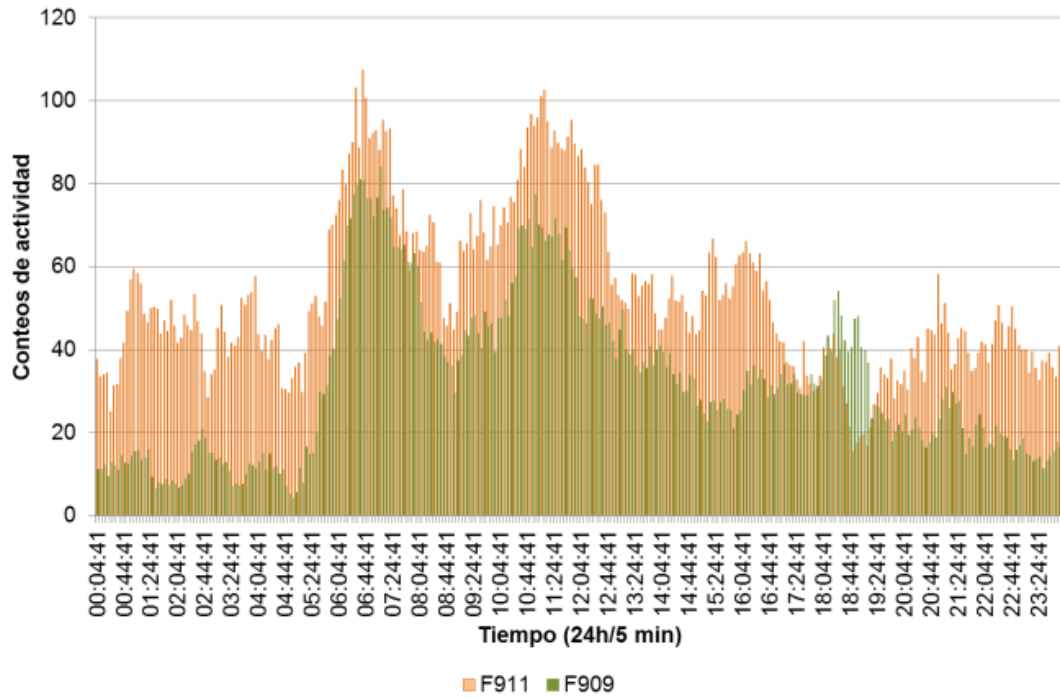
Para la estación de crianza, el valor de la correlación de los patrones de actividad, fue alta ( $r_s = 0.8529$ ) (Gráficas 22A y 22B). Las hembras aumentaron su nivel de sincronización cronobiológica. Es evidente que el grado de sociabilidad

(cooperatividad) del lobo gris mexicano se manifiesta particularmente durante esta etapa.

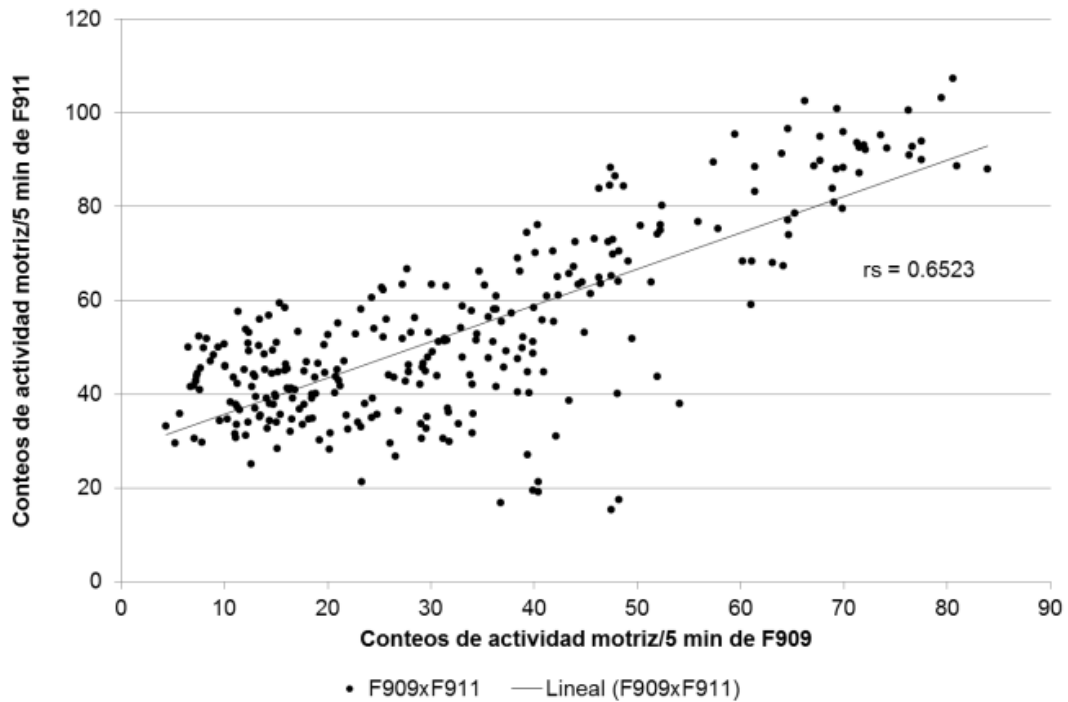
Para la estación de independencia de crías (Gráficas 23A y 23B), el valor de correlación entre las hembras ( $r_s=0.8954$ ), resultó ser el valor más alto durante la estacionalidad biológica. Es importante señalar que el patrón de actividad, mostró mayor sincronización conforme avanzaba la estacionalidad biológica. El que el patrón de actividad de las hembras sea similar a pesar de estar físicamente separadas es un indicador de que existe una retroalimentación entre estímulos ambientales como las señales fotoperiódicas, fisiológicas como la segregación de hormonas a intervalos precisos y sociales como de la organización cooperativa en el lobo mexicano (Roper y Ryon, 1977).

Lo anterior sugiere que, las hembras sincronizan cronobiológicamente su ciclo estral con el fotoperiodo, funcionando la luz natural como un sincronizador externo, además la persistencia de la comunicación química y auditiva del resto de los individuos funcionaron como sincronizadores externos por lo que las hembras entraron en un estado de receptividad o estro simultáneamente y manifestaron un comportamiento similar debido a la concentración hormonal, esto representaría una conducta común en la biología de las hembras del lobo gris mexicano.

A)

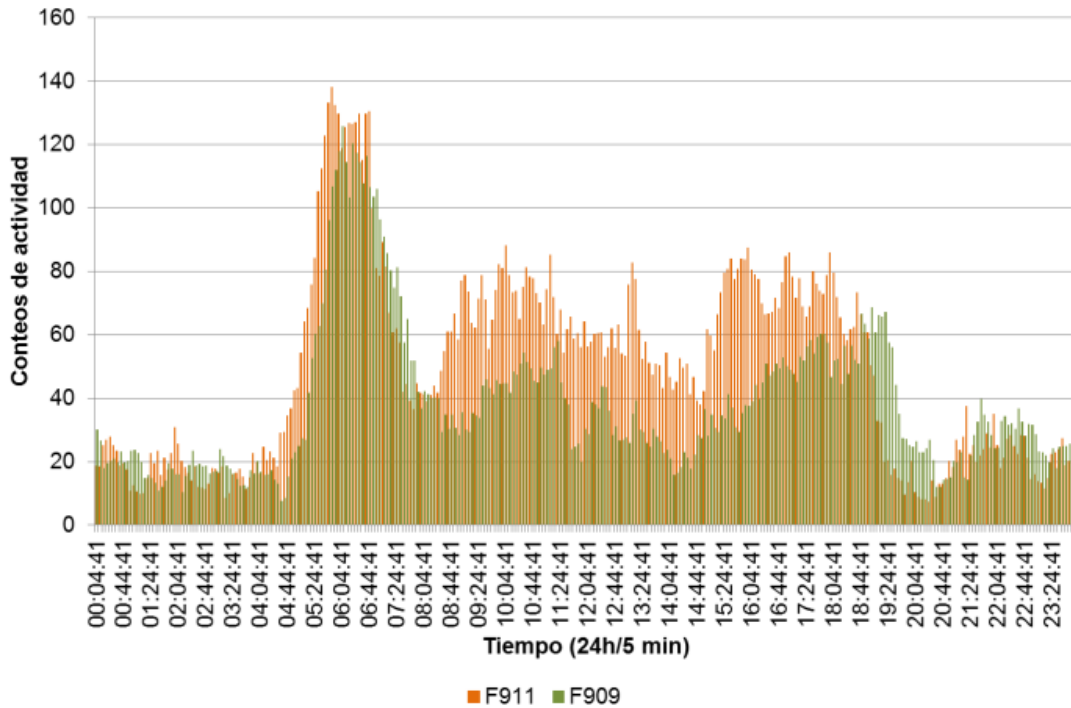


B)

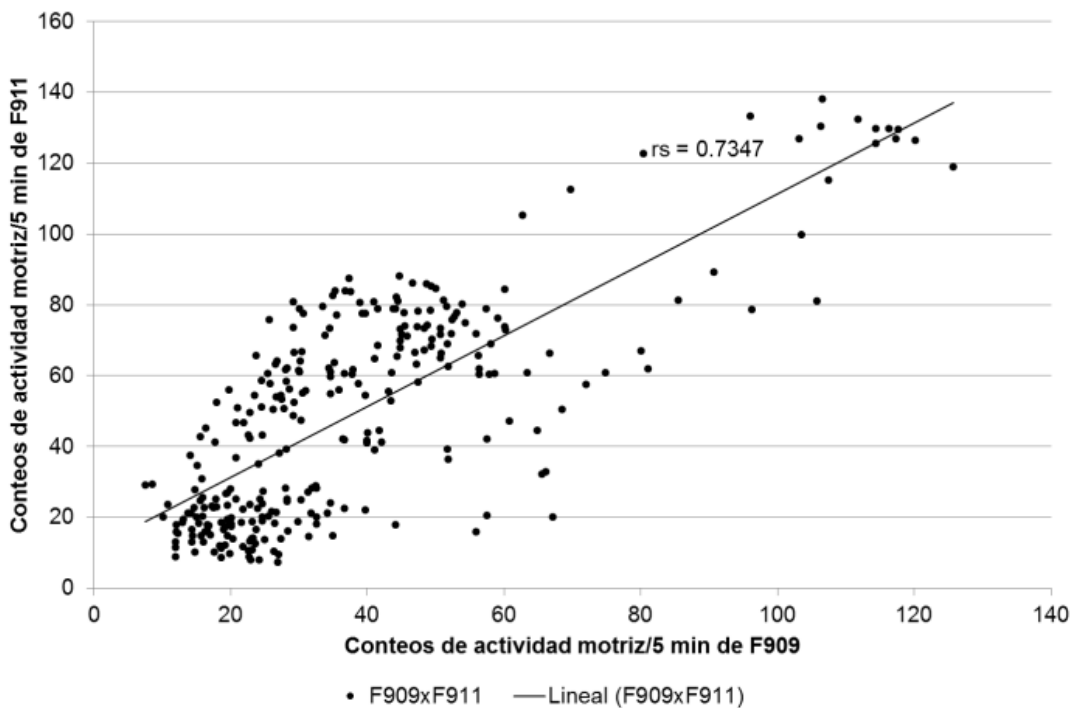


Gráfica 20. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y F911 durante la etapa de reproducción 2012-2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de reproducción 2012-2013.

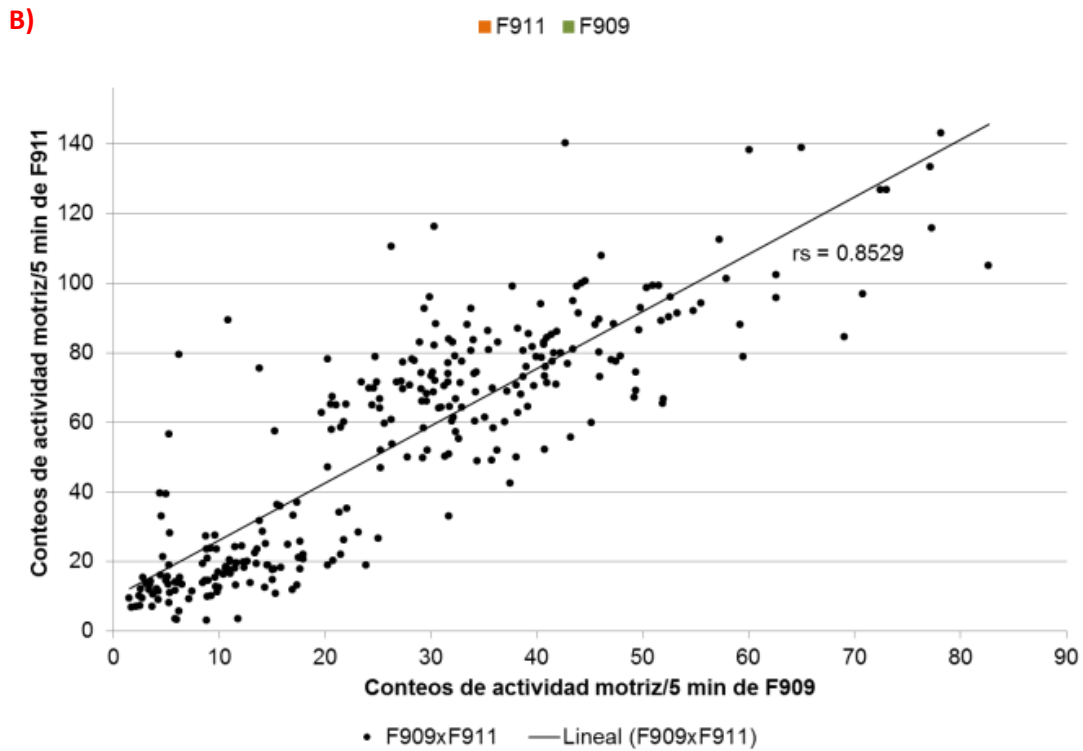
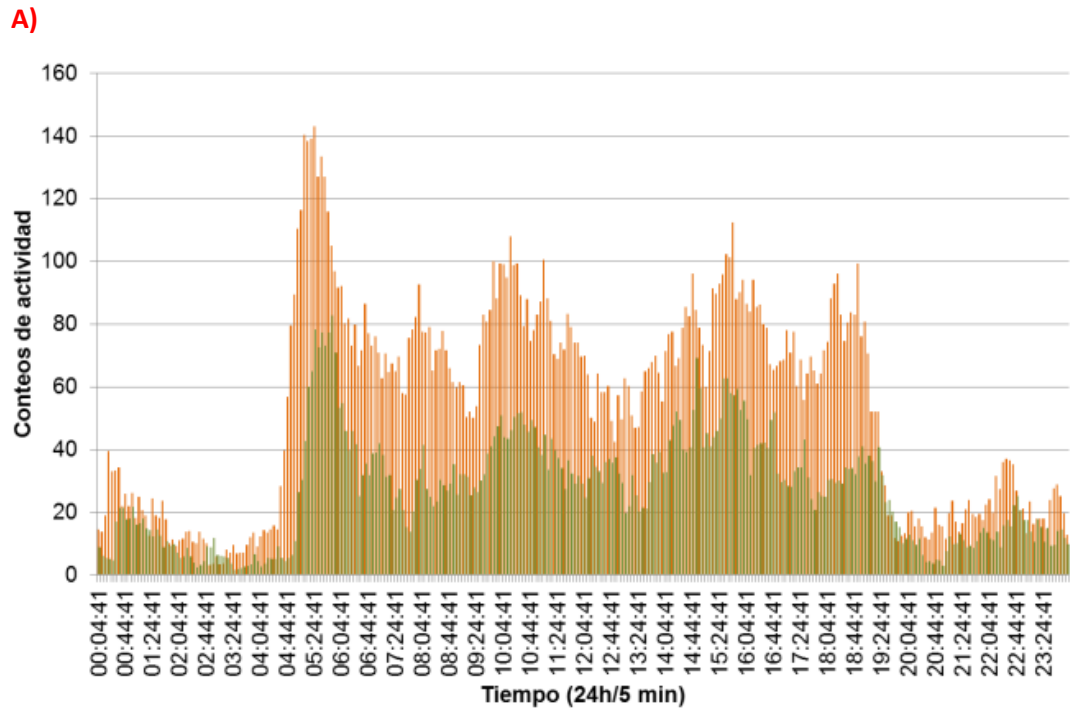
A)



B)



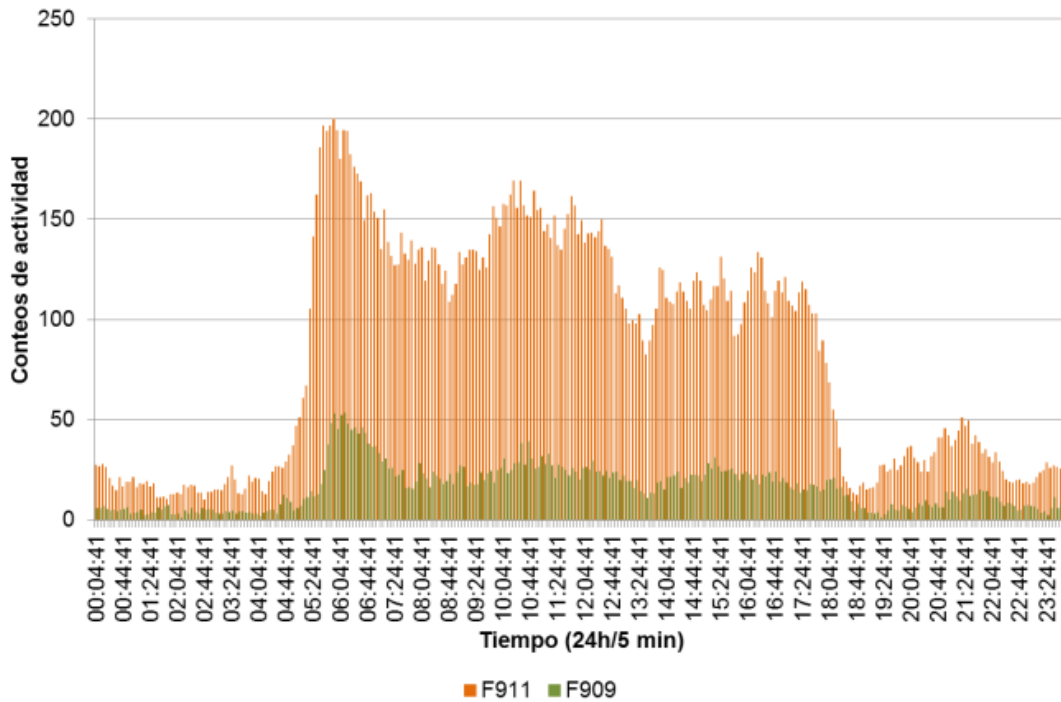
Gráfica 21. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y F911 durante la etapa de gestación 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de gestación 2013.



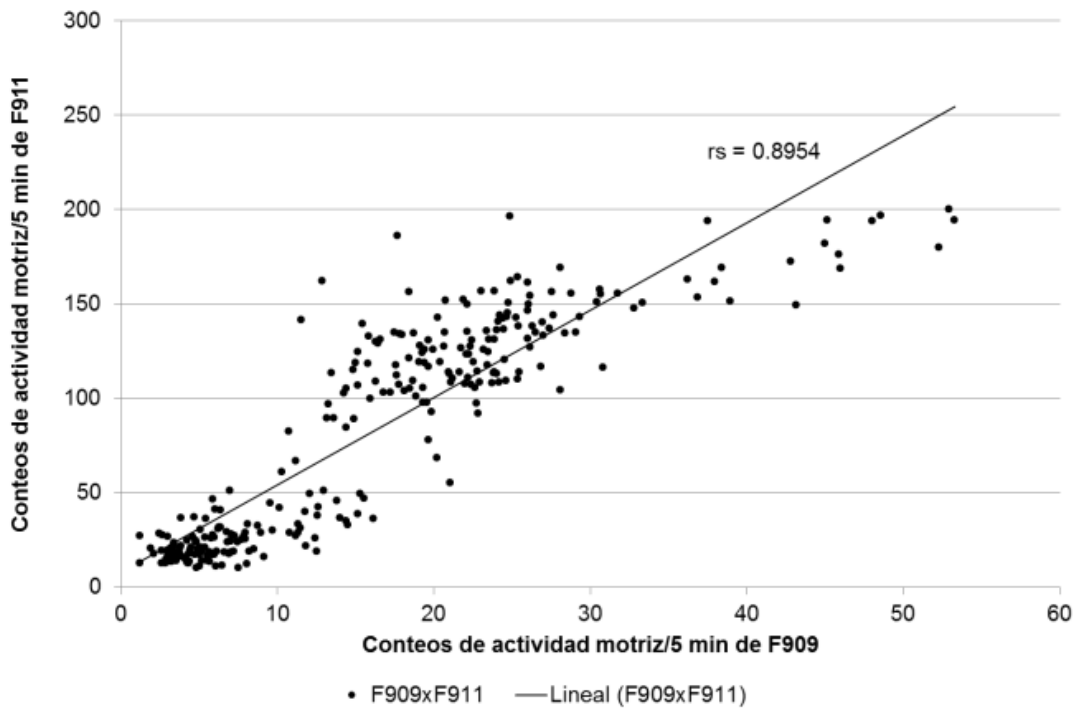
Gráfica 22. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y F911 durante la etapa de crianza 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de crianza 2013.



A)



B)



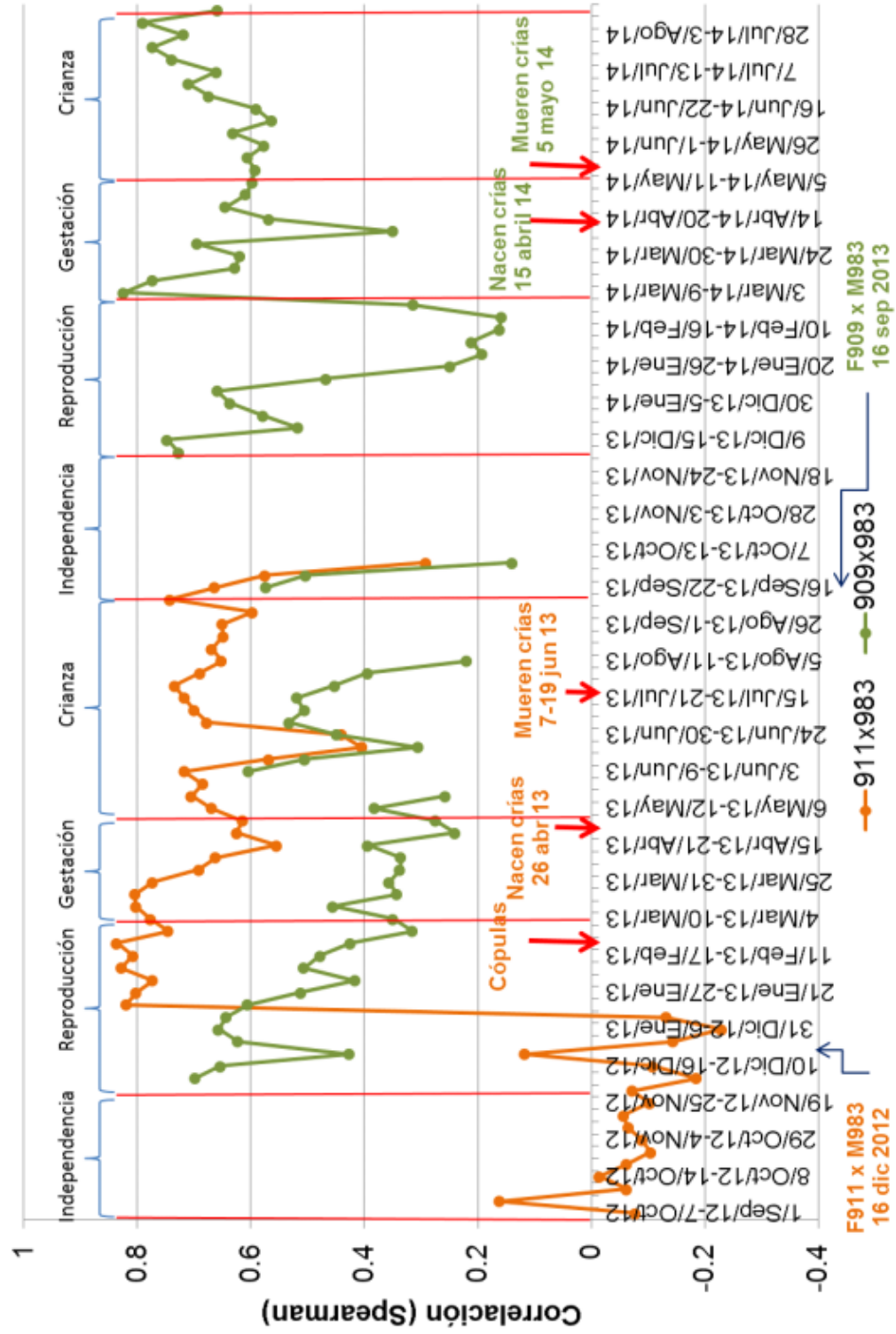
Gráfica 23. A) Patrón de actividad promedio de F909 Y F911 durante la etapa de independencia 2013; B) Correlación de Spearman para la etapa de independencia 2013.

Por otro lado, el análisis del nivel de actividad de las hembras muestra que la actividad de la hembra F911 fue mayor que la de la hembra F909 a lo largo de todo el estudio.

Las hembras de lobos sólo tienen una oportunidad al año para reproducirse (Asa y Valdespino, 1998). En ambas temporadas de este estudio hubo éxito reproductivo y con el consecuente nacimiento de las crías, aunque no así en su supervivencia, muriendo a los pocos días de su nacimiento.

La gráfica 24 muestra los valores de correlación para las parejas reproductivas F909 y M983, así como para F911 y M983 en forma cronológica promediado cada 7 días a lo largo de todo el estudio. La pareja F909 y M983 se muestra en color verde y la pareja F911 y M983 se muestra en color naranja. La interrupción de los registros de actividad para la pareja F909 y M983 se debió a un proceso de falla-recuperación-reparación del actímetro en alguno de los individuos que lo portaban y la interrupción más grande se debe al extravío-recuperación del actímetro del macho M983 a finales del 2013.

Los patrones de actividad de la pareja F911 y M983 al comienzo del estudio se encontraban desfasados o desincronizados, ya que previo al inicio de este estudio, la manada era un grupo familiar en el que todos los individuos se encontraban juntos en el mismo recinto y la pareja alfa la integraban la hembra F909 y el macho M983, siendo la hembra F911 ayudante de la temporada 2012 y hembra beta de la manada, respectivamente.



Gráfica 24. Se muestra los valores de la correlación de Spearman con intervalos de 7 días y a lo largo de las diferentes estaciones biológicas para los dos años de monitoreo de estas parejas reproductivas F909 y M983 (línea verde), así como F911 y M983 (línea naranja).

A partir de la formación de la pareja reproductora F911 y M983, el 16 de diciembre del 2012, ésta se ubicó en un recinto separado durante la temporada reproductiva 2012-2013. Desde el inicio de la etapa reproductiva se dio un incremento sustancial en la sincronización de la actividad de F911 y M983, lo que coincide con una alta actividad conductual por parte de la pareja durante esa etapa, en particular por parte de la hembra F911, lo que hace suponer que durante esta etapa el macho responde a la actividad de la hembra. Este comportamiento contrasta con el desplegado durante el 2014, por la pareja F909 y M983, que fue considerablemente menor.

Durante la etapa reproductiva en las temporadas 2013 y 2014 se registró un incremento en la actividad de las parejas reproductoras, evaluado por medio de los valores de las correlaciones de Spearman calculadas, por lo que consideramos que esta etapa es crítica para la sincronización conductual y fisiológica de las parejas.

Posteriormente se detectó un incremento de la correlación y de la actividad conductual alrededor de las cópulas. Mientras que previo al nacimiento de las crías se registró una baja en el nivel de sincronización debido a que la hembra disminuye drásticamente su locomoción, preparando y acondicionando la madriguera para el nacimiento de su progenie, este desfase en la actividad entre el macho y la hembra previo al nacimiento se observó en ambas temporadas.

Para ambas temporadas en el periodo comprendido entre el nacimiento y muerte de las crías, se registra un desfase entre la actividad del macho y las hembras. Consideramos que esto se puede deber a la identificación de alguna anomalía en las crías, lo que incrementó la atención de las hembras hacia éstas. Así, en la

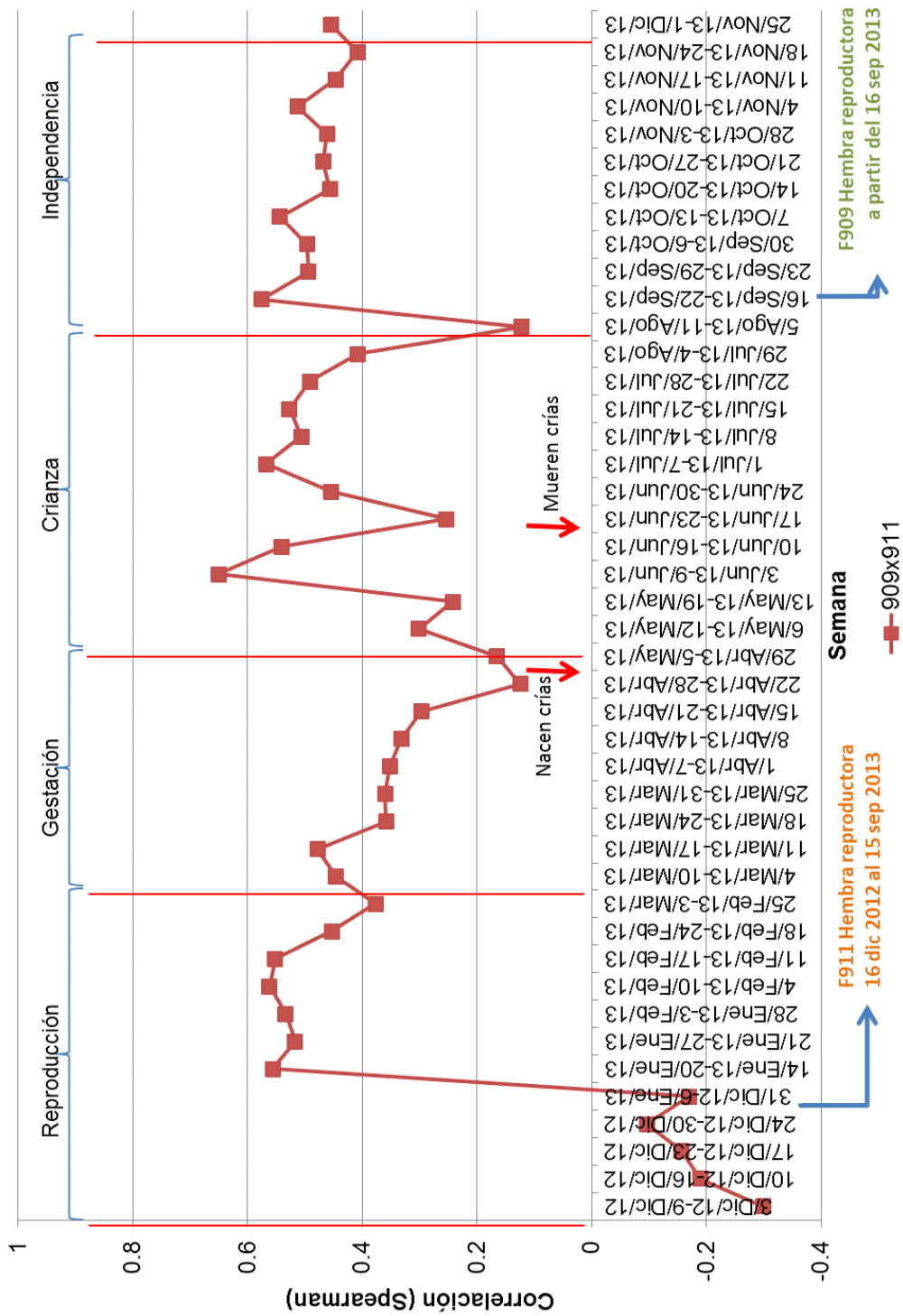
necropsia realizada a las crías en la temporada 2013, mostró que una de las crías muertas que se lograron recuperar, presentaba un cuadro de neumonía severa, con el sistema respiratorio en malas condiciones, pulmones, tráquea y bronquios inflamado y con líquidos. Esto se debió a que, durante la época de lluvias, hay un incremento y proliferación de hongos y bacterias que flotan en el ambiente y también se encuentran en los sustratos, sobre todo de la madriguera, por lo que se generan condiciones dañinas y peligrosas para crías que tienen un sistema inmune inmaduro. Después de la muerte de las crías, la actividad de las parejas reproductoras vuelve a sincronizarse para caer nuevamente en un desfase durante la etapa de independencia en ambas temporadas.

Con los individuos F909 y M983, durante el periodo en que se les mantuvo separados, su patrón de actividad se fue desfasando (desincronizando) gradualmente y cuando se les reunió de nuevo el 16 de septiembre del 2013, su actividad se fue sincronizando nuevamente. Para la etapa de reproducción la sincronización aumentó considerablemente, pero durante la etapa de gestación es cuando alcanzó sus valores más altos en su sincronización, lo que coincide con el periodo de máxima frecuencia de las conductas marcaje con orina (MM) y olfateo de orina (MOO).

En la gráfica 25 resulta interesante la coincidencia del nacimiento de las crías con el incremento en los valores de la correlación de la actividad de F909 y F911 y el desfase (desincronización) de la actividad previo al deceso de las crías que se señaló con anterioridad, probablemente debido a que la hembra reproductora

durante este periodo crítico para la supervivencia de las crías centra su atención en ellas.

La estructura de la manada en la que todos los miembros participan en el cuidado de las crías es ventajosa, benéfica, importante para la supervivencia de éstas, ya que todos los miembros adultos de la manada deben proteger, cuidar de las crías y provisionar de alimento a la madre (Asa y Valdespino, 1998). Incluso algunas hembras no reproductoras de la manada pueden llegar a completar su ciclo estral y si la hembra reproductiva llega a morir, otro miembro no reproductor puede funcionar como “nana” o ayudante en el proceso de la cría de los cachorros (Boyd y Jimenez, 1994). Sin embargo, la relación entre las hembras en cautiverio es complicada ya que se ha observado que las hembras alfa suelen reprimir fuertemente las manifestaciones filiativas y por tanto limitan su jerarquía a las otras hembras del grupo, dentro y fuera de la temporada reproductora, aparentemente en estos casos la competencia puede ser determinada por la relativa diferencia en la jerarquía (Derix y Van Hooff, 1995; Derix *et al*, 1993; Fatjó *et al*, 2007).



Gráfica 25. Correlación de Spearman entre la actividad de las hembras F909 y F911 durante el periodo de reproducción del 2012- 2013 a crianza en intervalos de 7 días.

## VII. CONCLUSIONES

- La frecuencia de las conductas cortejo (XC), marcaje con orina (MM), marcaje doble (MD), olfateo de orina (MOO) y presentación de genitales (XP), varían según la estacionalidad biológica en el lobo gris mexicano.
- Las conductas cortejo (XC), monta (XM) y presentación de genitales (XP), resultaron ser buenas indicadoras del nivel de sincronización conductual durante la etapa de gestación.
- Las conductas marcaje doble (MD) y olfateo de orina (MOO), son indicadores de sincronización conductual entre las parejas reproductoras.
- El acoplamiento de los patrones de actividad de la pareja reproductora es buen indicador de la sincronización cronobiológica y conductual, debido a que refleja el rol funcional que tiene cada integrante de la pareja en la división del trabajo a lo largo de la estacionalidad biológica del lobo gris mexicano.
- Se identificaron dos tipos de sincronización, la sincronización cronobiológica y la conductual en las parejas reproductoras.
- El uso de actímetros facilitó la identificación y evaluación de las variaciones en la actividad individual de los organismos reproductores.
- Existe relación entre la información recabada con el actímetro para ambas temporadas debido a la sincronización cronobiológica que regula la actividad a lo largo de la estacionalidad biológica.



- El patrón de actividad, en ambos casos muestra una mayor sincronización conforme avanza la estacionalidad biológica.
- El patrón de actividad de las hembras es similar independientemente de si se encuentran juntas o separadas en el mismo albergue lo que indica que existe una retroalimentación entre estímulos ambientales, fisiológicos y sociales.
- La técnica de actimetría demostró ser una herramienta valiosa y no invasiva para el estudio de la sincronización cronobiológica en el lobo gris mexicano.
- Por medio del registro conductual y las técnicas de actimetría, es posible monitorear y describir la relación entre la conducta de los integrantes de la pareja y sus patrones de actividad.
- El reconocer las diferencias en la estacionalidad biológica es crucial para la interpretación del comportamiento de los lobos mexicanos y para mejorar su manejo en cautiverio.

## VIII. REFERENCIAS

1. Alfredéen AC. (2006). Denning behavior and movement pattern during summer of wolves *Canis lupus* on the Scandinavian Peninsula. Tesis. Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas. 36 pp.
2. Alonso-Spilsbury M, Escobar-Ibarra I, Mayagoitia L, Ramirez-Necoechea R y Mota-Rojas D. (2006). Social and Sexual Behavior of Two Newly Formed Pairs of Mexican Gray Wolf in Captivity. *International Journal of Zoological Research*. Vol. 2(4): 334-343.
3. Alvarez VRC, González GR, Yáñez LL y Armella MA. (2003). Historia, biología y conservación de un símbolo olvidado de México: El lobo gris mexicano, *Contactos*. Vol. 48: 49-55.
4. Asa CS y Valdespino C. (1998). Canid Reproductive Biology: an Integration of Proximate Mechanisms and Ultimate Causes. *Amer. Zool.* Vol. 38: 251-259.
5. Asa CS, Mech LD y Seal US. (1985). The Use of Urine, Faeces, and Anal-gland Secretions in Scent-Marking by a Captive Wolf (*Canis lupus*) Pack. *Animal Behavior*. Vol. 33(3): 1034-1036.
6. Asa CS, Mech LD, Seal US y Plotka ED. (1990). The influence of social and endocrine factors on urine-marking of captive wolves (*Canis lupus*). *Horm. Behav.*, Vol. 24: 497-509.
7. Asa CS, Seal US, Letellier M, Plotka ED y Peterson EK. (1987). Pinealectomy or Superior Cervical Ganglionectomy do not Alter Reproduction in the Wolf (*Canis lupus*). *Biology of Reproduction*. Vol. 37: 14-21.

8. Azúa RV, Padilla AB y Galicia BR. (2008). El lobo y el mundo prehispánico. *Revista Cómo Ves?*, año 10. Vol. 117: 16-19.
9. Barja I y De Miguel FJ. (2000). Señalización olorosa y visual del lobo ibérico (*Canis lupus signatus*, Cabrera 1907) en el zoológico de Madrid. *Galemys*. Vol. 12 (núm. especial): 27-35.
10. Bernal JF. (1990). Preliminar observations in the reproductive behavior of the Mexican gray wolf (*Canis lupus baileyi*): Courtship, copula and study of the parental care at the zoological park San Juan de Aragón, 1990 reproductive season. *Memorias del VII simposio sobre Fauna Silvestre*. FMVZ, UNAM. México, 339-402 pp.
11. Bernal JF y Packard JM. (1997). Differences in Winter Activity, Courtship, and Social Behavior of Two Captive Family Groups of Mexican Wolves (*Canis lupus baileyi*). *Zoo Biology*. Vol. 16: 435-443.
12. Boletín UNAM-DGCS-129. (2016). Vuelven a escucharse en territorio nacional los aullidos del lobo, ([http://www.dgcs.unam.mx/boletin/bdboletin/2016\\_129.html](http://www.dgcs.unam.mx/boletin/bdboletin/2016_129.html))  
Fecha de consulta 13 de febrero del 2017.
13. Boyd DK y Jimenez MD. (1994). Successful Rearing of Young by Wild Wolves Without Mates. *Journal of Mammalogy*. Vol. 75 (1): 14-17.
14. Bujis RM, van Eden CG, Goncharuk VD y Kalsbeek A. (2003). Circadian and Seasonal Rhythms. The biological clock tunes the organs of body: timing by hormones and the autonomic nervous system, *Journal of Endocrinology*. Vol. 177: 17-26.

15. Ceballos G y Oliva G. (2005). Los Mamíferos Silvestres de México. Fondo de Cultura Económica. México, 350-351 pp.
16. Cordoni G. (2009). Social Play in Captive Wolves (*Canis lupus*): not Only an Immature Affair. Behaviour. Vol. 146: 1363-1385.
17. Cugini P. (1993). Cronobiology: Principles and methods. Ann. Ist. Super. Sanità. Vol. 29(4):483 – 500.
18. Derix R y Van Hooff J. (1995). Male and Female Partner Preferences in a Captive Wolf Pack (*Canis lupus*): Specificity versus spread of sexual attention. Behaviour. Vol. 132(1/2): 127-149.
19. Derix R, Van Hooff J, De Vries H y Wensing J. (1993). Male and Female Mating Competition in Wolves: Female Suppression vs Male Intervention. Behaviour. Vol. 127 (1/2): 141-174.
20. Dirección General de Vida Silvestre. (2012). Centros para la Conservación e Investigación de la Vida Silvestre, [http://www.inecc.gob.mx/descargas/dgioece/2012\\_sem\\_trafico\\_pon08\\_fcortes.pdf](http://www.inecc.gob.mx/descargas/dgioece/2012_sem_trafico_pon08_fcortes.pdf) fecha de consulta 18 de octubre del 2016.
21. Erkert HG. (2003)., Chronobiological Aspects of Primates Research. In: J.M. Setchell, D.J. Curtis (Eds.), Field and Laboratory Methods in Primatology: A Practical Guide, Cambridge, UK, Cambridge University Press, 252-270 pp.
22. Escandón J. (1994). Ritmos Biológicos. Ciencias. Vol. 35: 69-75.
23. Escobar-Ibarra I, Mayagoitia L, González-Rebeles C, Ramírez-Necoechea R, Mota D y Alonso-Spilsbury M. (2006). Scent Marking Around the Breeding Season in

Two Newly Formed Mexican Grey Wolf (*Canis lupus baileyi*) Pairs Kept in Captivity. *Int J of Zool Res*. Vol. 2(3): 213-225.

24. Escobar-Ibarra I, Mayagoitia L, Ramírez-Necoechea R, Mota-Rojas D y Alonso-Spilsbury M (2009). Integration of Two Newly Formed Couples of *Canis lupus baileyi* at two zoos in Mexico. *International Journal of Zoological Research*. Vol. 5(1): 16-26.
25. Fatjó J, Feddersen-Petersen D, Ruiz de la Torre JL, Amat M, Mets M, Braus B y Manteca X. (2007). Ambivalent signals during agonistic interactions in a captive wolf pack. *Applied Animal Behaviour Science*. Vol. 105, 274-283.
26. Feng D y Lazar MA. (2012). *Molecular Cell*. Vol. 47: 158 – 167.
27. Gehring TM, Khon BE, Gehring JL y Anderson EM. (2003). Limits to Plasticity in Gray Wolf, *Canis lupus*, Pack Structure: Conservation Implications for Recovery Populations. *Canadian Field-Naturalist*. Vol. 117 (2): 419-423.
28. Halle S y Stenseth NC. (2000). *Activity Patterns in Small Mammals*. *Ecological Studies*, Springer-Verlag, Berlin. vol.141: 3-48.
29. Hardin PE y Panda S. (2013). Circadian timekeeping and output mechanisms in animals. *Current Opinion in Neurobiology*. Vol. 23: 724 – 731.
30. Harrington FH. (1980). Urine-marking and caching behavior in the wolf. *Behaviour*. Vol. 76(3): 280-288.
31. Hedrick PW y Fredrickson RJ. (2008). Captive Breeding and the reintroduction of Mexican and red wolves. *Molecular Ecology*. vol.17: 344-350.

32. Instituto Nacional de Ecología. (2000). Proyecto de recuperación del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), SEMARNAP-INE, México, 120 pp.
33. Karatsoreos IN, Yan L, LeSauter J y Silver R (2004). Phenotype Matters: Identification of light-responsive cells in the mouse supachiasmatic nucleus. *The Journal of Neuroscience*, Vol. 24(1): 68 – 75.
34. Kleiman DG. (2011). Canid mating systems, social behavior, parental care and ontogeny: Are they flexible? *Behav Genet*. Vol. 41: 803-809.
35. Liu Z y Chu G. (2013). Chronobiology in mammalian health. *Mol. Biol. Rep.* Vol. 40: 2491 – 2501.
36. Martin P y Bateson P. (1991). *La Medición del Comportamiento*. Alianza Editorial, España. 22-91 pp.
37. Martínez-Meyer E, Peterson AT, Servín JI y Kiff LF. (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*. Vol. 40(4): 411-418.
38. Mech LD, (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 77: 1196-1203.
39. Mech LD. (2000). Leadership in Wolf, *Canis lupus*, Packs. *Canadian Field-Naturalist*. Vol. 114(2): 259-263.
40. Mech LD. (2006). Urine-marking and ground-scratching by free-ranging Arctic Wolves, *Canis lupus arctos*, in summer. *Canadian Field Naturalist*. Vol. 120(4): 466-470.

41. Mitchell MS, Ausband DE, Sime CA, Bangs EE, Gude JA, Jimenez MD, Mack CM, Meier TJ y Nadeau MS. (2008). Estimation of Successful Breeding Pairs for Wolves in the U.S. Northern Rocky Mountains. *The J of Wild Life Management*. Vol. 72(4):881-891.
42. Mini Mitter Company Inc. (2004). Actiwatch®-16 / Actiwatch®-64 / Actiwatch®-L / Actiwatch®-Score: Instruction Manual. Software Version 3.4 and earlier. Bend, OR, USA: Mini Mitter Company Inc.
43. Moran G. (1982). Long-Term Patterns of Agonistic Interactions in a Captive Group of Wolves (*Canis lupus*). *Anim. Behav.* Vol. 30, 75-83.
44. Peterson RO, Jacobs AK, Drummer TD, Mech LD y Smith DW. (2002). Leadership Behavior in Relation to Dominance and Reproductive Status in Gray Wolves, *Canis lupus*. *Can J. Zool.* Vol. 80: 1405-1412.
45. Prendergast BJ, Nelson RJ y Zucker I. (2002). Mammalian Seasonal Rhythms: Behavior and Neuroendocrine Substrates. *Hormones Brain and Behavior*. Vol. 2 93-156.
46. Reppert MS y Weaver RD. (2002). Coordination of circadian timing in mammals. *Nature*. Vol. 418, 935 – 941.
47. Roper TJ y Ryon J. (1977). Mutual Synchronization of Diurnal Activity Rhythms in Groups of Red Wolf/Coyote Hybrids. *J. Zool., Lond.* Vol. 182: 177-185.
48. Rothman JR y Mech LD. (1979). Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Animal Behavior*. Vol. 27, 750-760.

49. Sánchez-Ferrer JC, Servín MIJ, Muñoz-Delgado J, Murata C, Mendez IR, Sánchez-Robles J y López-Wilchis R. (2016). Variations in the locomotor activity of the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*) respect to moon periodicity: a study in an outdoor enclosure. *Biological Rhythm Research*. Vol. 47: 4: 539-551.
50. Scott MB. (1986). *Chronobiology. A science in tune with the rhythms of life*. Earl Bakken, Minneapolis, 1-12 pp.
51. SEMARNAT. (2010). Dirección de especies prioritarias para la conservación, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. ([http://www.conanp.gob.mx/pdf\\_especies/lobomexicano.pdf](http://www.conanp.gob.mx/pdf_especies/lobomexicano.pdf), fecha de consulta: 6 de noviembre de 2017)
52. Servín MJ. (1991). Algunos aspectos de la conducta social del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en cautiverio. *Acta Zoológica Mexicana* Vol. 45: 1-43.
53. Servín MJ. (1993). Lobo Estas ahí? *Revista Ciencias*. Vol. 32: 3-10.
54. Servín MJ. (1997). El periodo de apareamiento, nacimiento y crecimiento del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*). *Acta Zoológica Mexicana*. Vol. 71: 45-56.
55. Servín MJ. (2000). Duration and Frequency of Chorus Howling of the Mexican Wolf (*Canis lupus baileyi*). *Acta Zool. Mex.* Vol. 80: 223-231.
56. Servín MJ. (2004). La cacería como estrategia conductual para determinar el tamaño del grupo del lobo mexicano. Cap. 38: 451-464. En Sánchez-Cordero V. y Medellín RA, *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México 451-463.



57. Servín MJJ. (2007). Distribución histórica, prospección actual y áreas potenciales para reintroducir lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en Durango, sur de la Sierra Madre Occidental, México. Universidad Juárez del Estado de Durango. Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. BE029. México D. F.
58. Servín MJJ y Huxley C. (1992). Inmovilización de carnívoros silvestres con la mezcla de ketamina y xilacina. Vet. Mex. Vol. XXIII: 2: 135-139.
59. Servín JMI, Huxley C y Vences M. (1990). El uso combinado de hidrocloreuro de ketamina (KHCL) e Hidrocloreuro de Xilacina (XHCL) para inmovilizar coyotes silvestres (*Canis latrans*). Acta Zool. Mex. Vol. 36: 27-37.
60. Servín JMI, Rau JR y Delibes M. (1987). Use of Radio Tracking to improve the Estimation by Track Counts of the Relative Abundance of Red Fox, Acta Theriologica. Vol. 30: 489-492.
61. Servín JMI, Rau JR y Delibes M. (1991). Activity pattern of the red fox *Vulpes vulpes* in Doñana, SW Spain. Acta Theriologica. Vol. 36(3-4): 369-373.
62. Servín JMI, Sánchez-Cordero V y Gallina S. (2003). Distances traveled daily by coyotes, *Canis latrans*, in a pine-oak forest in Durango, Mexico. Journal of Mammalogy. Vol.84 (2): 547-552.
63. Sheskin DJ. (2000). Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures. 2ª. Ed., Chapman & Hall/CRC. New York. 982 pp.
64. Siminski P. (2015). Mexican Wolf SSP Report and Mexican Wolf International Studbook 10 July 2015. The Living Desert, Palm Desert, CA.

65. Stahler DR, Smith DW y Landis R. (2002). The Acceptance of a New Breeding Male into a Wild Wolf Pack. Canada. J. Zool. Vol. 80: 360-365.
66. Tomlinson B y Blumberg B. (2001). Alpha Wolf: Social Learning, Emotion and Development in Autonomus Virtual Agents. 1-10 pp
67. Tsunoda H, Gula R, Theuerkauf J, Rouys S, Radler S, Pirga B, Eggermann J y Brzezowska B. (2009). How does parental role influence the activity and movements of breeding wolves?, J Ethol Vol. 27: 185-189.
68. Weimer RC. (1996). Estadística, C.E.C.S.A. México, 839 pp.
69. Woolpy JH y Ginsburg BE. (1967). Wolf Socialization: A Study of Temperament in Wild Social Species. Am. Zoologist. Vol. 7(2): 357-363.