

Los cambios comportamentales y del uso del espacio asociados a la muerte del macho dominante de una manada de lobos ibéricos (*Canis lupus signatus*) en el Parque Zoológico de Barcelona

Ana Isabel Soriano¹

Susana Serrat¹

Conrad Ensenyat¹

Carles Riba²

Carmen Maté^{1,3}

¹ Zoo de Barcelona

² Universitat de Barcelona

³ Universitat Pompeu Fabra

*La dinámica social es uno de los campos más estudiados de la familia Canidae en condiciones de cautividad. En este estudio se pretende determinar cómo la muerte del macho dominante de una manada de lobos alojados en el Parque Zoológico de Barcelona afecta al patrón de actividad diario y al uso del espacio del resto de coespecíficos. Los individuos objeto de estudio son dos machos y dos hembras de la especie *Canis lupus signatus* alojados en una instalación naturalizada. Las observaciones se hicieron mediante un registro multifocal instantáneo cada 15 minutos. El número total de horas de observación fue de 55,5 para cada uno de los individuos tanto en la fase previa como en la fase posterior a la defunción del macho alfa. Los resultados obtenidos en el patrón de actividad diario muestran un aumento de las conductas de Vigilancia, Mantenimiento y No Visible y una disminución en la Inactividad. En cuanto al uso del espacio, aumenta la utilización de la zona Centro Izquierda, disminuye Centro Anterior mientras que no existen variaciones en Izquierda Posterior. Además la localización de los animales es menos homogénea tras la defunción.*

*Palabras clave: patrón de actividad diario, uso del espacio, *Canis lupus signatus*, muerte del macho dominante.*

Agradecimientos: Los autores de este estudio expresan su agradecimiento a Albert López, que inició las primeras fases de este trabajo, y a todas las personas que participaron en la recogida sistemática de los datos. También reconocemos la aportación y ayuda de los cuidadores del Parque Zoológico de Barcelona durante el desarrollo de esta investigación.

Correspondencia: Parc Zoològic de Barcelona, Parc de la Ciutadella s/n. 08003 Barcelona.

Correo electrónico: investigacio2@bsmsa.es

*Social dynamics is one of the most widely studied fields in the Canidae family in captivity. This study aims to determine how the death of the dominant male in a pack of wolves at Barcelona Zoo affects the pattern of daily activity and the use of space of the rest of the members. The individuals under study are two males and two females of the species *Canis lupus signatus* in naturalized surroundings. The observations were made using an instantaneous multifocal recording every 15 minutes. Each individual was observed for a total of 55.5 hours both prior to and after the death of the alpha male. The results for daily activity patterns show an increase in the behaviours of Vigilance, Maintenance and Lack of Visibility and a reduction in Inactivity. As regards the use of space, the use of the left central area increased, the use of the front central area decreased, while there were no differences in the use of the rear left area. The location of the animals was less homogeneous after the death of the alpha male.*

*Key words: daily activity pattern, use of space, *Canis lupus signatus*, death of the dominant male*

El lobo ibérico (*Canis lupus signatus*) es la única subespecie de Cánido existente en la Península ibérica. Su área actual de distribución se encuentra muy reducida respecto a la original a causa de la persecución deliberada por parte del hombre, la modificación del hábitat y la rarificación de las presas salvajes. En las últimas décadas la especie se ha recuperado notablemente en la mitad norte de la Península Ibérica donde mantiene un extensa y continua área de distribución, y además con tendencias claramente expansionistas, mientras las poblaciones del sur, reducidas y aisladas, presentan un futuro incierto (Grande del Brío, 2000; Palomo y Gisbert, 2002). De ahí, la importancia de su investigación y mantenimiento en cautividad con el objeto de apoyar los proyectos de conservación “in situ” que actualmente se están llevando a cabo.

Las manadas de lobos (*Canis lupus*) se han utilizado desde hace mucho tiempo de ejemplo para investigar las relaciones conductuales entre miembros de grupos sociales. La cuestión de la dominancia social y de la posición alfa ha ido cobrando importancia. Una manada de lobos está compuesta por un grupo de individuos que compiten constantemente por la dominancia y son el macho y la hembra alfa los que controlan este aspecto (Schenkel, 1947; Rabb *et al.*, 1967; Fox, 1971; Zimen, 1975, 1982). La denominación de alfa se asigna a un lobo de alto rango en una jerarquía de dominancia. El estudio de Fox (1971) trata la ontogenia del comportamiento de dominancia en diferentes camadas de lobos en condiciones de cautividad. Se formuló la hipótesis de que la reactividad emocional del cachorro dominante (el animal alfa en potencia) era notablemente distinta de la reactividad emocional de los individuos subordinados y, de esta manera, era posible seleccionar las características del temperamento de los lobos líderes y de los subordinados. Esta perspectiva supone que el rango es innato y que se configura a una edad temprana, de modo que existen determinados lobos destinados a dirigir la manada.

La mayoría de las investigaciones etológicas en condiciones de cautividad versan sobre la dinámica social de la manada en diferentes especies de Cánidos. El lobo gris (*Canis lupus*) es la especie de Cánido más estudiada y en condiciones de cautividad los temas más investigados son, sobre todo, los relacionados

con el comportamiento de dominancia (van Hooff y Wensing, 1987), de agresión (Fentress *et al.*, 1987; Moran, 1982; Kachuba, 1985), y los cambios en la dinámica social de la manada en diferentes épocas de reproducción (Rabb, 1967), con la introducción de nuevos individuos en el grupo (Fox, 1973; Fox *et al.*, 1974) o con el nacimiento de nuevos lobatos (Altman, 1987; Schotté y Ginsburg, 1987). Existen también investigaciones relacionadas con la alimentación de las crías por parte de los diferentes miembros de la manada (Fentress y Ryon, 1982; Paquet *et al.*, 1982), con el patrón de actividad diario durante las diferentes estaciones del año (MacDonald, 1980) y la descripción de las conductas relacionadas con la fabricación de los lechos para la crianza (Ryon, 1977). Los últimos estudios publicados sobre la especie *Canis lupus* en condiciones de cautividad describen cómo el tamaño de la instalación determina el patrón de actividad diario en dos manadas de lobo gris (Kreeger *et al.*, 1996) y la utilización de los patrones comportamentales y del uso del espacio como indicadores del bienestar animal en cautividad en seis manadas de lobos (Frézar y Le Pape, 2003).

Otra de las especies de Cánidos en las que se han llevado a cabo estudios en cautividad es *Canis lupus baileyi* por tratarse de un animal en grave peligro de extinción y con el objeto de conocer su biología para conseguir su conservación en el hábitat natural. En el año 1991 Servín estudia los cambios comportamentales de una manada de esta especie a lo largo de un año, teniendo en cuenta la época de reproducción. Bernal y Packard (1997) comparan las frecuencias de las conductas de una manada de lobo mejicano en condiciones de cautividad y otra mantenida en condiciones de semilibertad.

En el lobo rojo (*Chrysocyon brachyurus*) se ha llevado a cabo un estudio sobre los cambios comportamentales asociados a la reintroducción de tres machos en tres manadas diferentes de hembras con sus crías (Bestelmeyer, 1999).

Por último, y relacionado con en el lobo ibérico (*Canis lupus signatus*), el único estudio de comportamiento en condiciones de cautividad fue llevado a cabo por Aguilera y colaboradores (1982) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva (España). Los individuos focales son cuatro lobeznos (tres machos y una hembra) de los cuales se elabora un etograma con el objeto de conocer el sistema de señales en la organización social del grupo y cómo éstas cambian con el desarrollo ontogénico de la manada.

Las investigaciones de los individuos de la familia Canidae en libertad no son fáciles ya que son animales huidizos, que recorren grandes distancias, ocupan grandes territorios y es difícil observarlos en los bosques o matorrales donde habitan. De este modo, los estudios en cautividad permiten investigar aspectos concretos de la biología de la especie, complementando los realizados en condiciones naturales (Klinghammer y Goodman, 1987).

En la familia Canidae, son escasas las investigaciones realizadas en condiciones de cautividad en cuanto a la conducta y al uso del espacio. La mayoría estudia la dinámica social del grupo con la reintroducción de nuevos individuos en la manada pero nunca cómo la muerte del macho dominante puede afectar al patrón de actividad diario y al uso del espacio del resto de los coespecíficos.

Este trabajo investiga los cambios comportamentales y del uso del espacio asociados a la muerte del macho dominante de una manada de lobos ibéricos (*Canis lupus signatus*) en el Parque Zoológico de Barcelona.

Material y método

Los sujetos estudiados son 4 individuos de lobo ibérico (*Canis lupus signatus*) alojados en el Zoo de Barcelona (ver tabla 1).

TABLA 1. INFORMACIÓN DEMOGRÁFICA DE LOS SUJETOS DE LA ESPECIE *CANIS LUPUS SIGNATUS*

Nombre	Sexo	Edad (Dec 05)*	Origen	Tipo de crianza	Fecha de llegada al zoo
Lisa (LI)	Hembra	9 y 6m	Zoo Jerez (España)	Maternal	11 Octubre 1996
Claudia (CL)	Hembra	9 y 6m	Zoo Jerez (España)	Maternal	11 Octubre 1996
Junior (JU)	Macho	9 y 6m	Zoo Jerez (España)	Maternal	11 Octubre 1996
Flash (FL)	Macho	9 y 6m	Zoo Jerez (España)	Maternal	11 Octubre 1996

* y = año; m = mes.

Durante las observaciones, los lobos ibéricos estaban alojados en una instalación naturalizada (ver figura 1, página siguiente) de aproximadamente 940 m² y rodeada de una valla metálica cubierta de vegetación. La instalación exterior (figura 1.1) contiene vegetación típica del hábitat natural de la especie, tres piedras dispuestas en forma de dolmen como refugio, un área acuática para que los animales puedan beber y bañarse, y diferentes mecanismos de enriquecimiento ambiental como una liebre mecánica, cajas donde esconder el alimento y una estructura metálica en forma de L para dificultar el acceso de los animales a la comida. Los lobos construyen sus propios lechos para dormir y en medio de la instalación se puede observar un montículo en cuya parte superior hay una excelente visibilidad del ambiente exterior. La reserva fue diseñada como paridera (figura 1.2) y en la instalación interior (figura 1.3) hay tres casetas de madera a modo de dormitorios.

Estos animales son alimentados dos veces al día, por la mañana cada lobo come 1 kilogramo de carne magra cruda y por la tarde 1 kilogramo de carne cruda con hueso. Los sujetos objeto de estudio sólo están en la paridera durante la época de crianza de los lobatos y en las instalaciones interiores cuando los cuidadores u otro personal del Zoo necesitan acceder a las instalaciones exteriores por cuestiones de mantenimiento.

En cuanto a la dinámica social y a la dominancia de estos 4 sujetos se establece que Flash es el dominante por presentar un mayor porcentaje de conductas de carácter social y de marcaje del territorio.

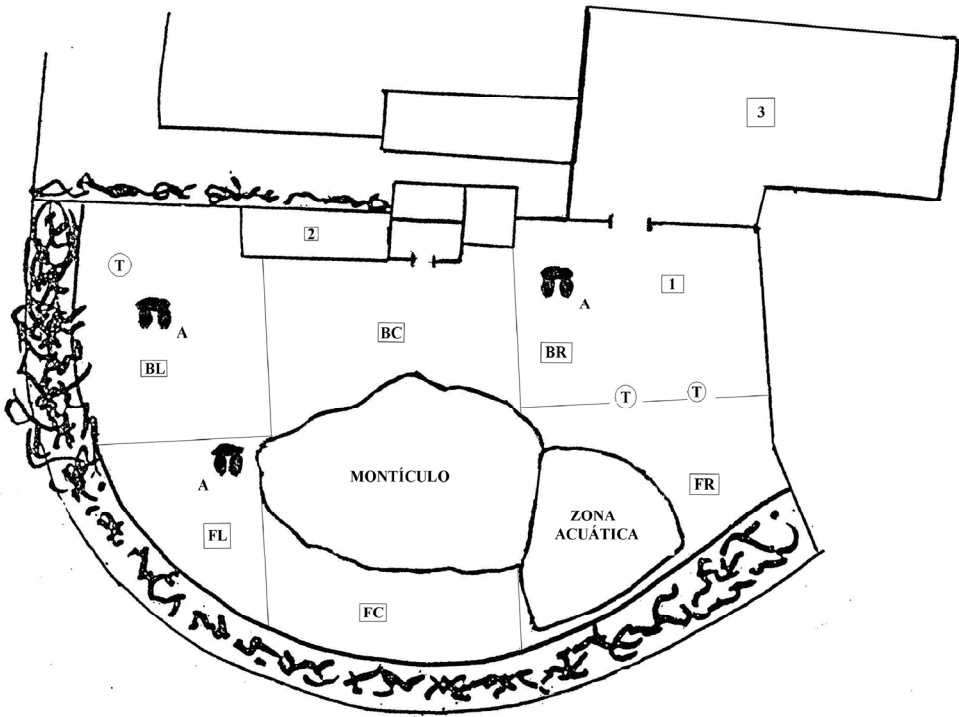


Figura 1. Esquema de la instalación naturalizada de los lobos ibéricos (1= Instalación exterior, 2= Reserva, 3= Instalación interior, A= Refugios de piedra, T= Árboles, BL= Izquierda Posterior, FL= Izquierda Anterior, BC= Centro Posterior, FC= Centro Anterior, BR= Derecha Posterior, FR= Derecha Anterior).

La muerte de Flash se produce en julio de 1997. En consecuencia, la fase previa (primera fase de estudio: Línea Base (LB)) se establece a su muerte entre mayo y julio de 1997, mientras que la fase posterior (segunda fase de estudio: Muerte del Dominante (MD)) se establece a la defunción entre agosto y diciembre del mismo año. Los animales fueron estudiados en diferentes estaciones del año y con un cambio en la composición de la manada.

Se aplicó un muestreo multifocal de sujetos con registro temporal instantáneo cada 15 minutos (Altman, 1974). En las dos fases de estudio, se registraron un total de 101 horas recogidas de forma equitativa durante las horas del día y para cada uno de los sujetos estudiados.

La información que se registraba en cada una de las sesiones de observación fue el periodo del día *–mañana* (entre 9:00 y 12:00 h), *mediodía* (de 13:00 a 15:00 h) y *tarde* (entre 16:00 y 18:00 h), el comportamiento y la localización para cada sujeto estudiado. La instalación exterior se dividió en seis partes de dimensiones similares y un montículo. Las diferentes zonas utilizadas para el estudio del uso del espacio fueron las siguientes: *Izquierda Anterior*,

Centro Anterior y *Derecha Anterior* son las zonas más próximas a los visitantes; *Izquierda Posterior*, *Centro Posterior* y *Derecha Posterior* en las que los animales están alejados de la zona destinada para el público; el *Montículo*, la zona más elevada de la instalación; la *Instalación Interior*, si los animales utilizaban esta zona; y *Localización Indeterminada*, cuando los sujetos no podían localizarse (ver figura 1). El etograma de la especie se detalla en la tabla 2.

TABLA 2: DEFINICIÓN DE CADA UNA DE LAS CATEGORÍAS CONDUCTUALES

<p>ACTIVIDAD</p> <p><i>Vigilancia</i>: el lobo está alerta, con la cabeza y orejas levantadas y los ojos abiertos.</p> <p><i>Locomoción</i>: el animal se desplaza por la instalación.</p> <p><i>Marcaje del espacio</i>: el individuo orina con la pata levantada.</p> <p><i>Alimentación</i>: el sujeto consume alimentos, también incluye la acción de beber.</p> <p><i>Juego solitario</i>: incluye los movimientos exagerados y vigorosos del animal como pueden ser los saltos.</p> <p><i>Mantenimiento</i>: el lobo se acicala con su boca y/o garras, se rasca, orina, defeca o sacude el pelaje.</p> <p><i>Manipulación</i>: el animal araña, golpea, mordisquea o transporta elementos tanto alimentarios como no alimenticios ya sea con la boca y/o con las garras.</p> <p><i>Interacción con humanos</i>: el lobo sentado mira hacia los humanos. Incluye diferentes maneras de llamar la atención: por ejemplo, correr de forma exagerada en la misma dirección que las personas.</p> <p><i>Interacción social</i>: son todas aquellas conductas que implican la intervención de más de un individuo y son de carácter afiliativo, agresivo o sexual.</p>
<p>INACTIVIDAD</p> <p><i>Estacionario</i>: el sujeto descansa sentado o tumbado con su musculatura relajada.</p>
<p>NO VISIBLE</p> <p><i>No visible</i>: el individuo o su conducta no es visible.</p>

Las pruebas estadísticas empleadas para el análisis de las variables cualitativas obtenidas fueron las tablas de contingencia con el cálculo de la χ^2 de Pearson y los residuos ajustados (tomándose como referencia el valor del estadístico de prueba 1,96 en valor absoluto, para una distribución normal y un nivel de significación de 0,05) (Haberma, 1978). Los valores de la χ^2 de Pearson se obtuvieron al contrastar los dos periodos de estudio (LB y MD) con la conducta y el uso del espacio para cada uno de los sujetos estudiados.

Para el estudio del uso del espacio se calculó el índice SPI (*Spread of Participation Index*) en cada uno de los animales y para cada una de las dos fases. Un valor de 1 en este índice indica una utilización mínima de la instalación y un valor de 0, señala que el uso del espacio es homogéneo para cada una de las divisiones del habitáculo (Dickens, 1974; Shepherdson *et al.*, 1993).

Para el tratamiento y análisis estadístico de los datos se ha usado el paquete estadístico *Statistical Package for the Social Sciences* (SPSS) versión 11.5 para Windows.

Resultados

Para el caso de Lisa, se observó que varias categorías comportamentales y algunas zonas de la instalación diferían para los dos periodos de estudio descritos (ver figuras 2 y 3).

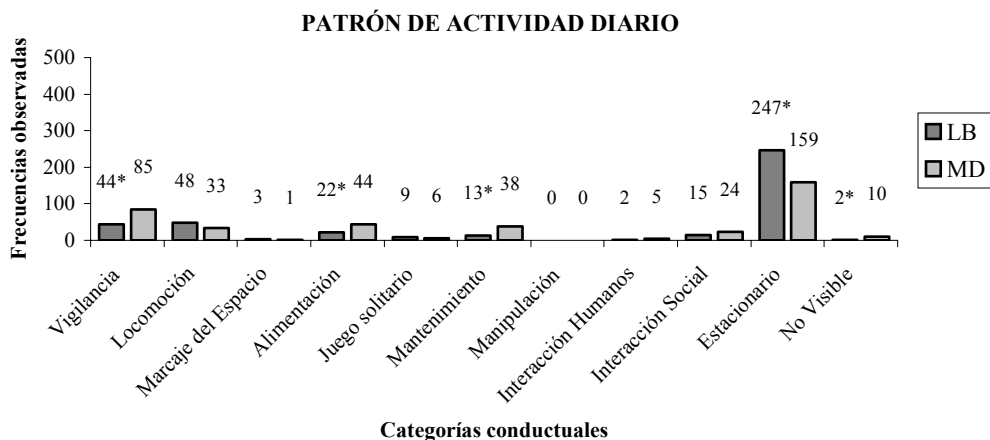


Figura 2. Frecuencias observadas del patrón de actividad diario de Lisa para cada uno de los periodos de estudio.

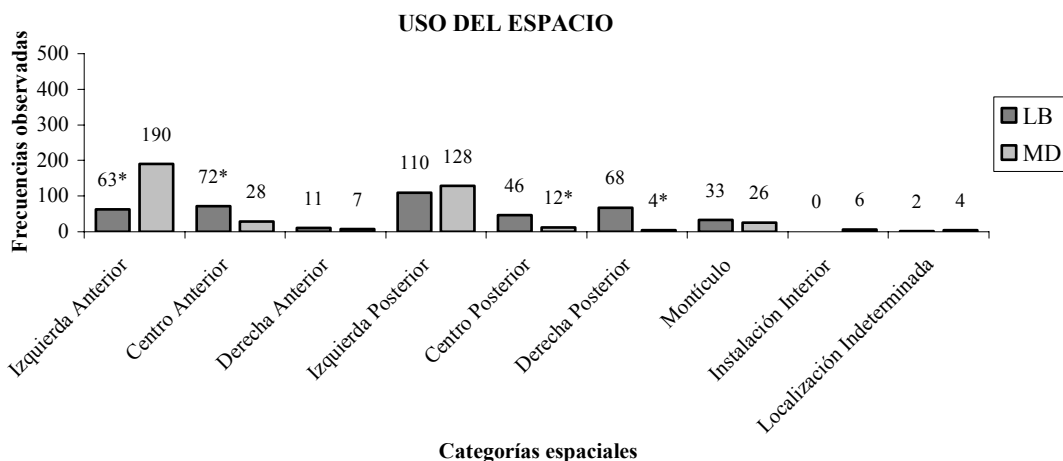


Figura 3. Frecuencias observadas del uso del espacio de Lisa para cada uno de los periodos de estudio.

Durante la MD (o segunda fase de estudio, posterior a la muerte del macho), esta hembra presentó unos valores mayores con diferencias estadísticamente significativas en las conductas de *No Visible*, *Vigilancia*, *Alimentación* y *Mantenimiento* y unas frecuencias menores estadísticamente significativas en *Estacionario*. No se registraron diferencias significativas en las frecuencias de las categorías *Locomoción*, *Juego Solitario*, *Interacción Social*, *Interacción con Humanos* y *Marcaje del Espacio* ($\chi^2 [9]= 64,767$, $*p<0,05$).

En cuanto al uso del espacio se observó cómo Lisa durante la MD mostró una utilización mayor de las zonas *Izquierda Anterior* y con una frecuencia significativamente menor ocupó las zonas *Derecha Posterior*, *Centro Anterior* y *Centro Posterior*. En cambio, no se observaron diferencias significativas para las zonas *Derecha Anterior*, *Montículo*, *Izquierda Posterior*, *Instalación Interior* y *Localización Indeterminada* ($\chi^2 [8]= 169,678$, $*p<0,05$).

En Claudia se observaron diferencias estadísticamente significativas en el patrón de actividad diario y en el uso del espacio (ver figuras 4 y 5). Durante la MD se registraron unas frecuencias significativamente mayores en las conductas de *No Visible*, *Vigilancia*, *Juego Solitario*, *Mantenimiento* e *Interacción Social* y unos valores significativamente menores en *Alimentación* y *Estacionario*. No se observaron diferencias significativas en la *Locomoción*, *Manipulación*, *Interacción con Humanos* y *Marcaje del Espacio* ($\chi^2 [10]= 82,243$, $*p<0,05$).

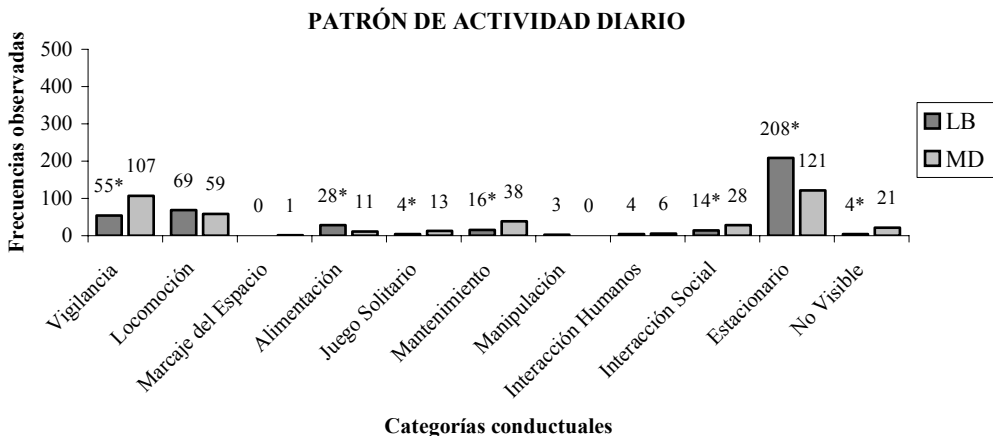


Figura 4. Frecuencias observadas del patrón de actividad diario de Claudia para cada uno de los periodos de estudio.

En la MD, se observó cómo Claudia usaba la *Localización Indeterminada* con una frecuencia significativamente mayor, y con un valor significativamente menor las zonas *Derecha Anterior* y *Centro Anterior*. En cambio, no se registraron diferencias significativas en las zonas *Derecha Posterior*, *Centro Posterior*, *Montículo* y *Derecha Posterior* ($\chi^2 [8]= 66,325$, $*p<0,05$).

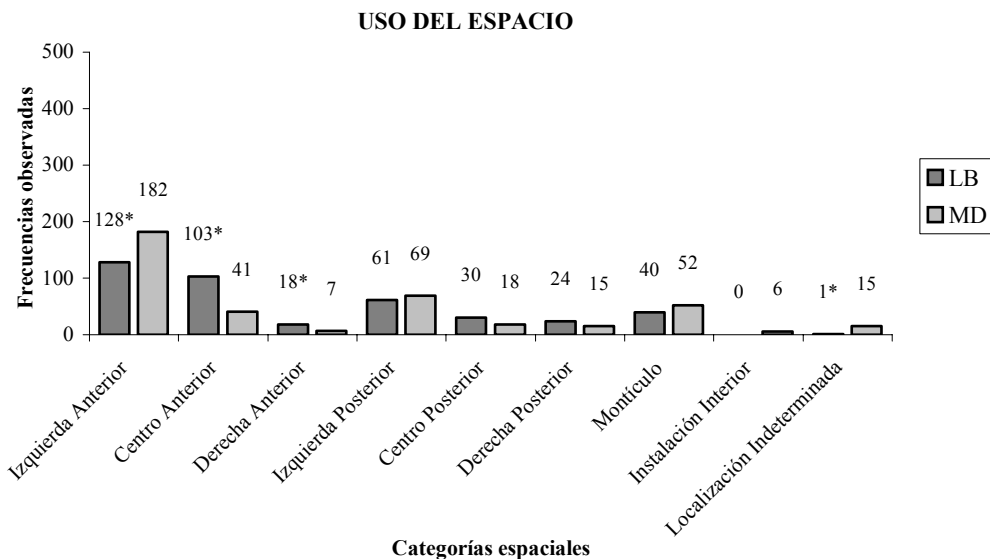


Figura 5. Frecuencias observadas del uso del espacio de Claudia para cada uno de los periodos de estudio.

Finalmente, Junior mostró diferencias tanto en la conducta como en el uso del espacio al comparar los dos periodos de estudio (ver figuras 6 y 7). Durante la MD, este sujeto tuvo unas frecuencias significativamente mayores en las conductas de *No Visible*, *Vigilancia* y *Mantenimiento* y unos valores significativamente menores en *Locomoción* y *Estacionario*. No se observaron diferencias estadísticamente significativas en las categorías de *Otras Categorías* (formada por *Manipulación*, *Interacción con Humanos* y *Marcaje del Espacio*), *Alimentación*, *Juego Solitario* e *Interacción Social* ($\chi^2 [8] = 71,037$, $*p < 0,05$).

En la MD, se observó cómo Junior usaba las zonas *Izquierda Anterior* e *Instalación Interior* con una frecuencia estadísticamente mayor y con unos valores significativamente menores en las zonas *Derecha Anterior*, *Centro Anterior*, *Centro Posterior* y *Montículo*. En cambio, no se registraron diferencias significativas en las zonas *Derecha Posterior*, *Izquierda Posterior* y *Localización Indeterminada* ($\chi^2 [7] = 105,545$, $*p < 0,05$).

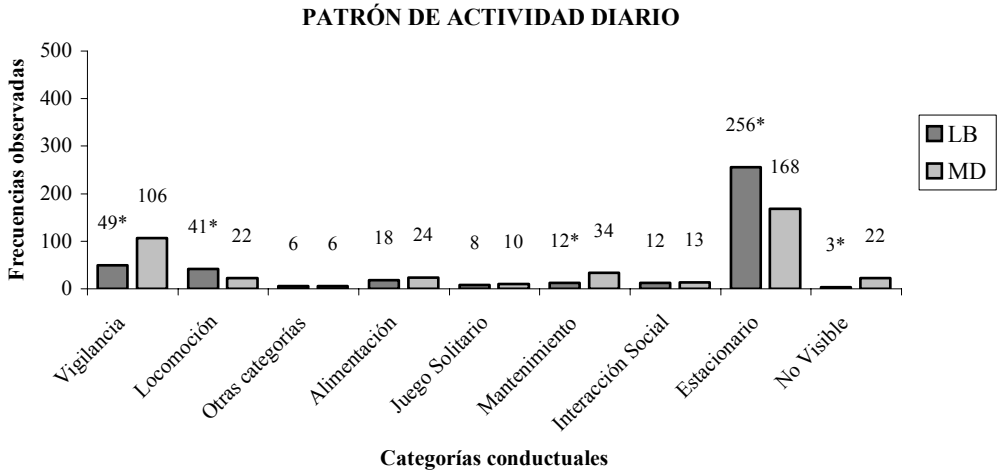


Figura 6. Frecuencias observadas del patrón de actividad diario de Junior para cada uno de los periodos de estudio.

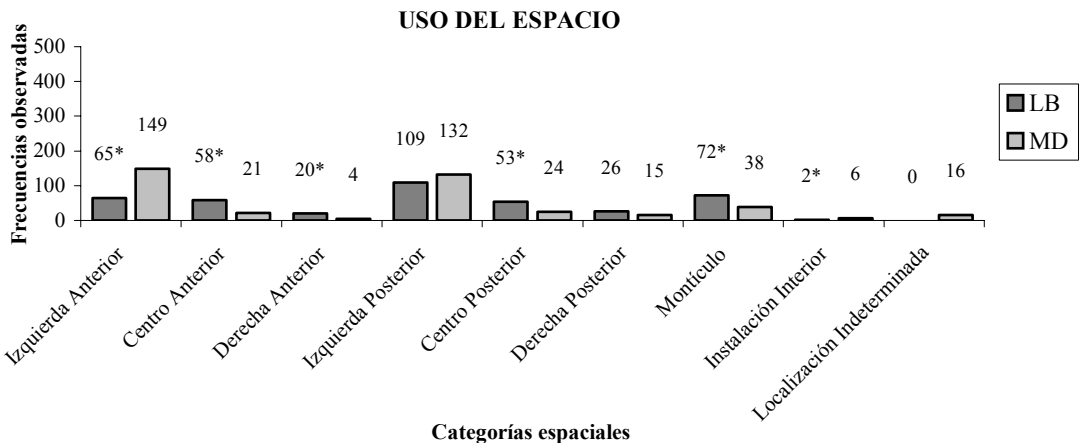


Figura 7. Frecuencias observadas del uso del espacio de Junior para cada uno de los periodos de estudio.

En las figuras 8 y 9 se muestran las frecuencias de las conductas y del uso del espacio de Flash antes de su muerte. Este animal presenta un porcentaje mayor para la conducta de *Interacciones Sociales* (39 %) y para el *Marcaje del Espacio* (5%); en cambio Junior muestra un 12 % y un 0,1 % respectivamente.

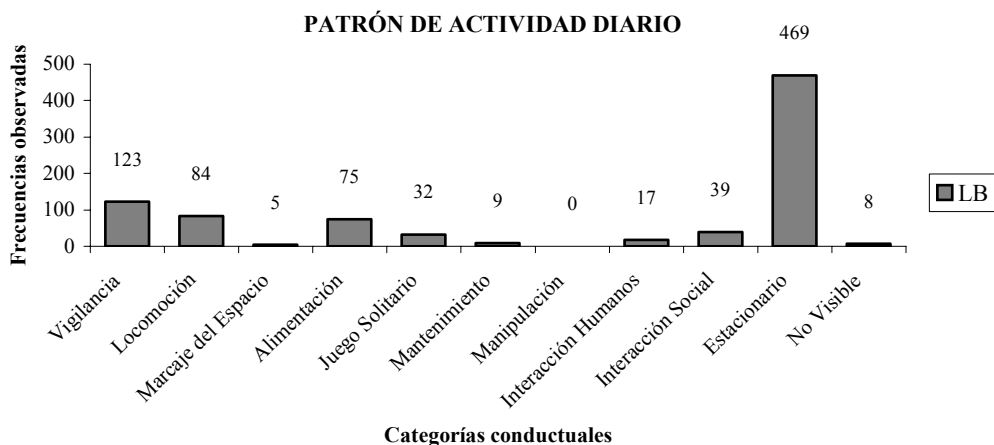


Figura 8. Frecuencias observadas del patrón de actividad diario de Flash para el periodo LB.

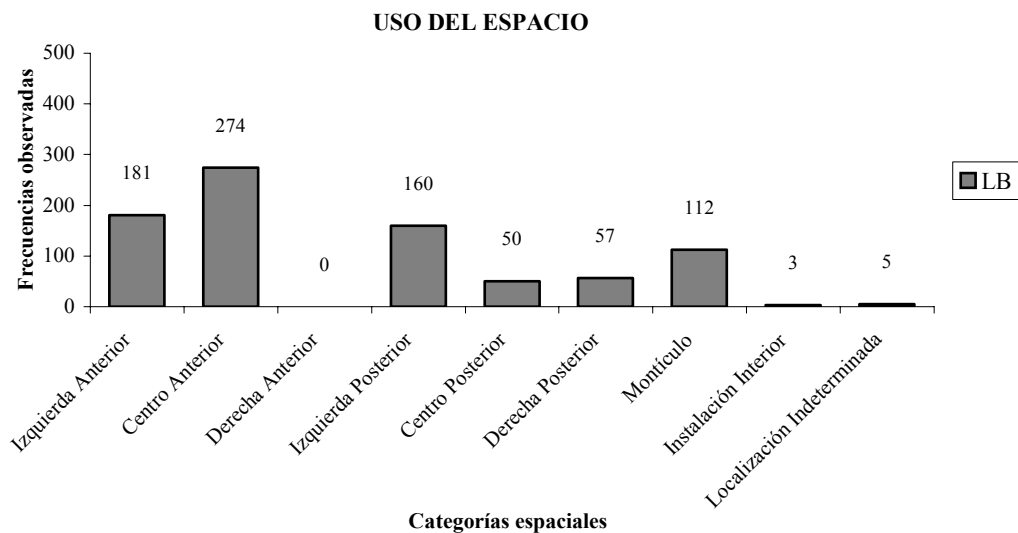


Figura 9. Frecuencias observadas del uso del espacio de Flash para el periodo LB.

En la Tabla 3 se muestra el índice utilizado para el estudio del espacio.

TABLA 3. VALORES DEL ÍNDICE SPI EN CADA UNA DE LAS FASES DE ESTUDIO Y PARA CADA UNO DE LOS SUJETOS ANALIZADOS.

	<i>Lisa</i>	<i>Claudia</i>	<i>Junior</i>	<i>Flash</i>
LB	0,31	0,241	0,24	0,44
MD	0,46	0,32	0,5	-

Discusión

Los indicadores de dominancia del macho alfa dentro de una manada de lobos son una mayor frecuencia de las interacciones sociales y del marcaje del espacio (Mech, 1999), por lo que el lobo llamado Flash se considera dominante por presentar unas frecuencias mayores en las conductas de *Marcaje del Espacio* e *Interacción Social* además de las conductas de *Locomoción*, *Alimentación*, *Juego Solitario*, *Interacción con Humanos* y *Estacionario* respecto al otro macho del grupo.

La desaparición del macho alpha del grupo tiene como consecuencia que el resto de los miembros de la manada presente una mayor frecuencia en las conductas de *Vigilancia* y una frecuencia menor en la conducta de *Estacionario*, debido posiblemente a la falta de la figura del individuo dominante que actúe como cohesión y equilibrio social dentro del grupo; en consecuencia, el resto de los animales es más susceptible a todos los estímulos procedentes del exterior. A su vez, la visibilidad de los individuos es menor porque aparece un notable aumento de la conducta de *No Visible* que puede ser debido al sentimiento de pérdida de un coespecífico, sentimiento que se ha descrito en algunas especies de animales sociales que establecen entre ellos relaciones muy cohesivas (Maté, 2005).

Otra de las conductas a destacar y cuya frecuencia aumenta con la muerte del individuo dominante es la de *Mantenimiento* debido posiblemente a que coincidió con la época de la aparición del pelaje de invierno y de ahí que fuera frecuente ver a los animales realizando este tipo de conductas.

Las conductas que no han sufrido ningún tipo de variación dentro de la manada después de la muerte del macho dominante son las de *Marcaje del Espacio* y de *Interacción con Humanos* posiblemente debido a que es una época de cambio de jerarquía donde todavía no está definida la figura del macho alfa y con ello el lenguaje que rige el marcaje sensorial. La conducta de interacción con humanos no sufre ninguna variación posiblemente debido a que es un comportamiento derivado de la cautividad y que no se ha visto influido por el cambio social que padeció el grupo.

El resto de conductas sufren variaciones individuales cuando se ha producido una disminución del número de individuos del grupo. El comportamiento de *Juego Solitario* e *Interacción Social* aumenta en Claudia y se mantiene

igual para el resto del grupo, posiblemente por que esta hembra pretende ser la dominante dentro de la manada y la que establece más a menudo relaciones con el resto de coespecíficos. La conducta de *Alimentación* aumenta en Lisa mientras que disminuye para Claudia, no sufriendo variaciones en el macho. La desaparición de la figura del macho dominante permite que Junior tenga mayor acceso a los recursos alimentarios, haciendo que Claudia pase menos tiempo alimentándose; pero, sin embargo, no se detectan diferencias para Lisa. La conducta de *Locomoción* permanece invariable para las dos hembras y disminuye en el caso del macho debido a que la mayor parte de su tiempo pasa a no estar visible. La conducta de *Manipulación* no se observa nunca ni en Lisa ni en Junior, sólo en Claudia y con una frecuencia muy baja no siendo trascendente en el estudio.

En cuanto al uso del espacio, con la desaparición del macho dominante se producen los siguientes cambios en los tres lobos. Aumenta el uso de *Izquierda Anterior* que es la zona de mejor visibilidad hacia el exterior de la instalación, disminuye la utilización de *Centro Anterior* que es la zona más próxima al público, mientras que *Izquierda Posterior* se utiliza de igual forma en los dos periodos de estudio.

En cuanto a los valores del *Spread of Participation Index* (SPI) se observa que con la muerte del macho dominante se produce una disminución estadísticamente significativa de la utilización del espacio en cada uno de los tres lobos ibéricos estudiados. Parece que los individuos pasan a estar más tiempo en zonas concretas de la instalación, posiblemente a causa de la ausencia de la figura del macho dominante como estabilizador de la manada y, en consecuencia, a una falta de adaptación a los estímulos ambientales externos recibidos.

La comparación con otros estudios de la misma especie y sobre el mismo tema no ha sido posible. Se han relatado diferentes actitudes mostradas por algunas especies sociales, como los delfines (Dudzinski *et al.*, 2003; Fertl y Schiro, 1994), ante la muerte de un coespecífico, pero no se han registrado de forma sistemática (Maté, 2005).

El patrón de actividad diario y del uso del espacio se utilizan como indicadores de bienestar animal en condiciones de cautividad. Lo más habitual es encontrar investigaciones que tratan sobre uno u otro aspecto de forma independiente, no siendo común la combinación de los dos, combinación que aporta una información mucho más detallada y enriquecedora (Martin y O'Reilly, 1988; Moran y Sorensen, 1984).

Los estudios etológicos en condiciones de cautividad y aplicados al bienestar animal pretenden determinar el nivel de adaptación de los individuos objeto de estudio al medio que los rodea. De este modo, se conoce el estado de bienestar de los sujetos, y si se considera necesario, se interviene con ellos para mejorar su calidad de vida. El bienestar animal significa que el repertorio conductual del animal es el típico de la especie característica indispensable para que los programas de conservación (como uno de los principales objetivos de los zoológicos) aumenten las probabilidades de éxito (AAZPA, 1973; Ganslober, *et al.*, 1995).

La composición de la manada objeto de estudio no es la típica encontrada en condiciones de libertad. Los grupos de los lobos en condiciones naturales guardan una composición variable, en cuanto al número, sexo, edad y parentesco entre los individuos (Grande del Brío, 2000). En este caso, se trata de una estructura grupal atípica de la especie y, además, en condiciones de cautividad, hecho que posiblemente influye en el desarrollo vital de los sujetos objeto de estudio. Los resultados obtenidos en esta investigación no pueden ser generalizados a nivel de especie sino que son una descripción de lo ocurrido en un momento y lugar determinado.

REFERENCIAS

- AAZPA. (1973). *Research in Zoos and aquariums*. Forty-ninth conference of the American Association of Zoological parks and Aquariums. Houston, Texas.
- Aguilera, E., Álvarez, F., Fernández, J. y Blázquez, J. (1982). Estructuración de las interacciones sociales de una camada de lobos (*Canis lupus*). Doñana. *Acta Vertebrata*, 9, 353-368.
- Altman, J. (1974). Observational study of behaviour: Sampling methods *Behaviour*, 49, 227-267.
- Altmann, D. (1987). Social behavior patterns in three wolf packs at Tierpark Berlin. En H. Frank (Ed.), *Man and wolf. Advances, issues, and problems in captive wolf research* (pp. 415-424). Dr W Junk Publishers, Dordrecht: The Netherlands.
- Bernal, J.F. y Packard, J.M. (1997). Differences in winter activity, courtship, and social behavior of two captive family groups of Mexican wolves (*Canis lupus baileyi*). *Zoo Biology*, 16, 435-443.
- Bestelmeyer, S.V. (1999). Behavioral changes associated with reintroductions of male maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*) to females with pups. *Zoo Biology*, 16, 189-197.
- Dickens, M. (1955). A statistical formula to quantify the "spread of participation" in group discussion. *Speech Monographs*, 22, 28-31.
- Dudzinski, K.M., Sakai, M., Kogi, K., Hishii, T. y Kurimoto, M. (2003). Behavioral observations of bottlenose dolphins towards two dead conspecifics. *Aquatic Mammals*, 29, 108-116.
- Fentress, J.C., Ryon, J., McLeod, P.J. y Zvika Havkin, G. (1987). A multidimensional approach to agonistic behaviour in wolves. En H. Frank (Ed.), *Man and wolf. Advances, issues, and problems in captive wolf research* (pp. 253-274). Dr W Junk Publishers, Dordrecht. The Netherlands.
- Fentress, J.C. y Ryon, J. (1982). A long-term study of distributed pup feeding in captive wolves. En F.H. Harrington y P.C. Paquet (Eds.), *Wolves of the world* (pp. 238-261). Part Ridge, New Jersey: Noyes Publ.
- Fertl, D. y Schiro, A. (1994). Carrying of dead calves by free-ranging Texas bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*, 20, 53-56.
- Fox, M.W. (1971). Ontogeny of socio-infantile and socio-sexual signals in canids. *Behaviour*, 41, 298-313.
- Fox, M.W. (1973). Social dynamics of three captive wolf packs. *Behaviour*, 47, 290-301.
- Fox, M.W., Lockwood, R. y Shideler, R. (1974). Introduction studies in captive wolf packs. *Z. Tierpsychol*, 35, 39-48.
- Frézard, A. y Le Pape, G. (2003). Contribution to the welfare of captive wolves (*Canis lupus lupus*): A behavioral comparison of six wolf packs. *Zoo Biology*, 22, 33-44.
- Ganslober U., Hodges J.K., y Kaumanns W. (1995). *Research and captive propagation*. Furth: Filander Verlag.
- Grande del Brío, P. (2000). *El lobo ibérico. Biología, ecología y comportamiento*. Salamanca: Amaru Ediciones.
- Haberman, S.J. (1978). *Analysis of qualitative data (Volume 1)*. New York: Academic Press.
- Kachuba, M. (1985). Excessive agonistic behavior in a captive wolf pack. *Zoologische Garten*, 55, 268-272.
- Klinghammer, E. y Goodman, P.A. (1987). Socialization and management of wolves in captivity. En H. Frank (Ed.), *Man and wolf. Advances, issues, and problems in captive wolf research* (pp. 31-59). Dr W Junk Publishers: Dordrecht. The Netherlands.
- Kreeger, T.J., Pereira, D.L., Callahan, M. y Beckel, M. (1996). Activity patterns of gray wolves housed in small vs. large enclosures. *Zoo Biology*, 15, 395-401.
- MacDonald, K.B. (1980). Activity patterns in a captive wolf pack. *Carnivore*, 3, 62-64.
- Martin, J. y O'Reilly J. (1988). Environment-behavior research in zoological parks. *Environment and Behavior*, 20, 387-395.
- Maté, C. (2005). Actitud y percepción de la muerte en los animales. En D. Hallado (Ed), *Seis miradas sobre la muerte* (pp. 108-138). Barcelona: Paidós.

- Mech, L.D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1196-1203.
- Moran, G. (1982). Long-term patterns of agonistic interactions in a captive group of wolves (*Canis lupus*). *Animal Behaviour*, 30, 75-83.
- Moran, G. y Sorensen, L. (1984). The behavioral researcher and the zoological park. *Applied Animal Behavior Science*, 13, 143-155
- Palomo, L.J. y Gisbert, J. (2002). *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza.-SECEM-SECEMU. Madrid.
- Paquet, P.C., Bragdon, S. y McCrusker, S. (1982). Cooperative rearing of simultaneous litters in captive wolves. En F.H. Harrington y P.C. Paquet (Eds.), *Wolves of the world* (pp. 223-237). Part Ridge, New Jersey: Noyes Publ.
- Rabb, G.B., Woolpy, J.H. y Ginsburg, B.E (1967). Social relationships in a group of captive wolves. *Amer Zool*, 7, 305-311.
- Ryon, C.J. (1977). Den digging and related behavior in a captive timber wolf pack. *Journal of Mammalogy*, 58, 87-89.
- Schenkel, R. (1947). Expression studies of wolves. *Behaviour*, 1, 81-129.
- Schotté, C.S. y Ginsburg, B.E. (1987). Development of social organization and mating in captive wolf pack. En H. Frank (Ed.), *Man and wolf. Advances, issues, and problems in captive wolf research* (pp. 349-399). Dr W Junk Publishers, Dordrecht: The Netherlands.
- Servín, J. (1991). Algunos aspectos de la conducta social del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en cautiverio. *Acta Zoológica Mexicana*, 45, 1-43.
- Shepherdson, D.J., Carlstead, K., Mellen, J.D. y Seidensticker, J. (1993). The influence of food presentation on the behavior of small cats in confined environments. *Zoo Biology*, 12, 203-216.
- Van Hoof, J.A.R.A.M. y Wensing, J.A.B. (1987). Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack. En H. Frank (Ed.), *Man and wolf. Advances, issues, and problems in captive wolf research* (pp. 219-252). Dr W Junk Publishers, Dordrecht: The Netherlands.
- Zimen, E. (1975). Social dynamics of the wolf pack. En M.W. Fox (Ed.), *The wild canids: Their systematics, behavioral ecology and evolution* (pp. 336-368). New York: Van Nostrand Reinhold Co.
- Zimen, E. (1982). A wolf pack sociogram. En F.H. Harrington y P.C. Paquet (Eds.), *Wolves of the world* (pp. 282-322). Noyes Publishers: Park Ridge, NJ.