

TESIS DOCTORAL

BIOLOGIA Y COMPORTAMIENTO  
de «Gazella dorcas (L.)

Concepción López Alados

En el día de hoy ha sido defendida la presente tesis doctoral defendida por Dña. Concepción López Alados, obteniendo la calificación de Sobresaliente "Cum laude", y habiendo formado parte del tribunal de la tesis los siguientes doctores:

Dr. Fernando Alvarez Gonzalez, vocal.  
Dr. Fernando Jimenez Millan, vocal  
Dr. José Gonzalez Castro, vocal  
Dr. Luis Gállego Castejón, secretario  
Dr. Enrique Montoya Gomez, presidente

Granada 23 de Junio de 1982

A handwritten signature in cursive script, appearing to read 'J. Jimenez', is written over a horizontal line.

~~Rev. T. S. - 12~~

6/97

R.51.232

UNIVERSIDAD DE GRANADA  
FACULTAD DE CIENCIAS

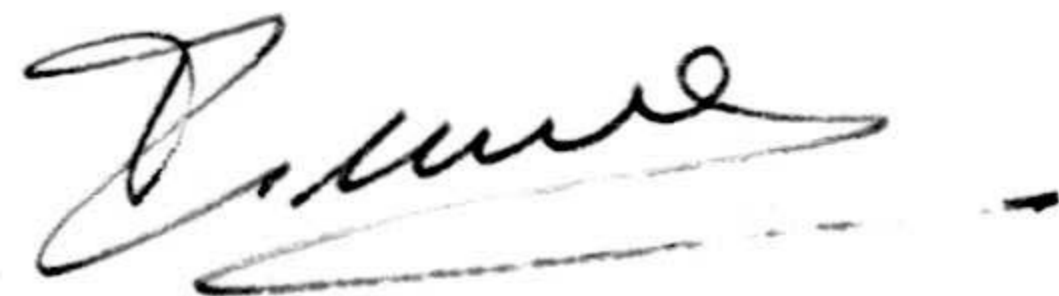
BIOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO DE Gazella dorcas (L.)

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA	
GRANADA	
Nº Documento	613587262
Nº Copia	215607008

Tesis que presenta la licenciada Dña. Concepción López Alados para optar al grado de doctor en Ciencias Biológicas.

Granada

Fdo. Concepción López Alados



EL CATEDRÁTICO PONENTE

Fdo. Dr. Fernando Jimenez Millán

EL DIRECTOR DE LA TESIS

Fdo. Dr. Fernando Álvarez Gonzalez



## INDICE

	<u>Paq.</u>
Situación Taxonómica de <u>Gazella dorcas</u> .....	3
Reproducción .....	72
Etograma .....	125
Estructura del Comportamiento .....	165
Estructura Social .....	250
Escudo Anal .....	340
Ritmo de Actividad .....	377
Conclusiones generales.....	430
Resumen .....	439
Agradecimientos.....	449
Bibliografía .....	450

SITUACIÓN TAXONÓMICA DE Gazella dorcas (L.)

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	4
Material y Métodos .....	13
Resultados .....	22
Conclusiones .....	67

## INTRODUCCIÓN

La taxonomía del género Gazella es una de las más confusas dentro de la clase Mamíferos. Lidekker y Blaine (1914) (en Groves 1969) consideraron 20 especies dentro del subgénero Gazella. Con el fin de poner orden a este caos, se han venido sucediendo diversos estudios de taxonomía (Schwarz 1937, Ellerman y Morrison-Scott 1951, Gentry 1964, Groves y Harrison 1967, Groves 1969, Lange 1972, Rostron 1972), así, Groves (1969), aplicó el método de la distancia general de Mahalanobis a las medidas craneales de quince poblaciones de gacelas, y comparó otros caracteres morfológicos del craneo en treinta poblaciones, llegando con sus resultados a una clasificación completa del género Gazella.

Para nuestro estudio tiene interés la clasificación que Groves hizo de las subespecies de G. dorcas, la cual presentamos a continuación:

Subgénero Gazella (Blainville, 1816)

Gazella dorcas (Linnaeus, 1758)

1. G. d. dorcas (Linnaeus 1758)

1758: Capra dorcas Linnaeus, Syst. Nat. ed. 10. Bajo Egipto.

1766: Antilope kevelia corinna Pallas, Misc. Zool. 7.

1869: Gazella dorcas sundervalli Fitzinger, S. B. Akad. Wiss. Wien, 59, 1: 159. Norte de África.

2. G. d. massaesyla (Cabrera 1928)

- 1816: Cemas maculata Oken, Lehrb. Naturgesch. 3: 738. Senegal.
- 1847: Antilope kevella Sundevall, K. Svenska Vet.-Ak. Handl. 1845: 268. Marruecos
- 1928: Gazella dorcas massaesyala Cabrera, J. Mamm., 9: 242. Llanuras del Rif, entre Taza y Gaurirt, Marruecos.
- 1929: Gazella dorcas cabrerai Joleaud, Bull. Soc. Zool. de France, 54: 440.

3. G. d. osiris (Blaine 1913)

- 1913: Gazella littoralis osiris Blaine, Ann. Mag. N. H. 11: 295. Nakheila, cerca de la unión de los rios Nilo y Atbara, Sudán.
- 1926: Gazella dorcas neglecta Lavauden, Bull. Soc. H. N. África del norte, 17: 16. Llanuras del Tadmeit, Sahara Argelino.

4. G. d. isabella (Gray 1846)

- 1846: Gazella isabella Gray, Ann. Mag. N. H. 18, 214. Abyssinia.
- 1847: Antilope isidis Sundevall, K. Svenska Vet.-Ak. Handl. 1845, 267. Sennaar.
- 1913: Gazella littoralis Blaine, Ann. Mag. N. H. 11, 295. Khrasot, desierto de Nubia y base de las colinas del Mar Rojo.
- 1913: Gazella isabella beccarii de Beaux, Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, 55, 210. Barka, Dancalia.



5. G. d. pelzelni (Kohl 1886)

1886: Gazella pelzelni Kohl, S. B. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien, 36, 4. Berbera.

6. G. d. saudiya (Carruther y Schwarz 1935)

1935: Gazella gazella saudiya Carruther y Schwarz, P. Z. S: 155. Dhalm, 150 m. NE de Mecca.

7. G. d. fuscifrons (Blanford 1873)

1873: Gazella fuscifrons Blanford P. Z. S. 317. Jalk, Seistan desierto.

1908: Gazella yarkandensis kennioni Lydekker, Field, 111, 499. Kain, borde de Irán-Afganistán.

1911: Gazella hayi Lydekker, P. Z. S. 961. "África": actualmente Seistan.

8. G. d. christii (Blyth 1842)

1842: Gazella christii Blyth, J. Asiat. Soc. Bengal, 11, 452. Thar desierto, India.

9. G. d. subsp. (Salt Range gazelle)

10. G. d. bennetti (Sikes 1831)

1831: Antilope bennetti Sykes, P. Z. S. 1830-1, 104. Deccan, Hyderabad.

1843: Antilope hazenna I. Geoffroy in Jaquemont, Voy. Inde, 474. Malwa, C. India.

Lange (1972) estudió 444 cráneos de gazelas pequeñas utilizando métodos alométricos, y los resultados los comparó con otros caracteres morfológicos, como color de la

piel, forma de los cuernos, etc. Por este procedimiento obtuvo pocas tendencias interespecíficas comunes y numerosas clines intraespecíficas, estas últimas según los criterios color de piel, forma de los cuernos y características del cráneo. Como las tendencias interespecíficas comunes eran raras, el límite de las distintas especies sería fácil reorganizar en una nueva clasificación que es la siguiente:

- G. d. dorcas (Linné 1758)
- G. d. massaesyla (Cabrera 1928)
- G. d. littoralis (Blaine 1913)
- G. d. isabella (Gray 1846)
- G. d. osiris (Blaine 1913)
- G. d. beccarii (De Beaux 1913)
- G. d. pelzelni (Kohl 1886)
- G. d. saudiya (Carruther y Schwarz 1935)
- G. d. bennetti (Sykes 1831)
- G. d. subsp. (Salt Range gazelle) (Groves 1969)

Por otra parte, Rostron (1972) utiliza el análisis multivariante y llega a la conclusión de que hay tres tipos distintos de gacelas en la Península Arábiga: G. subgutturosa marica, G. dorcas saudiya y G. gazella arabica.

Las descripciones morfológicas en conexión con la distribución geográfica de las distintas razas o subespecies de dorcas de África y Península de Arabia, aparecen de for-



ma reducida e incompleta en la literatura.

A continuación presentamos un resumen de los conocimientos recopilados hasta la fecha, sobre este tema en lo que se refiere a las gacelas dorcas de África y de la Península Arábrica:

Gazella dorcas dorcas (Linné 1758, redescrita posteriormente por Blaine 1913, Cabrera 1928, Joleaud 1929, Panouse 1957 y Groves 1969) se distribuye por las altas llanuras pedregosas (regs) entre el Atlas y el erg sur-marroquí, en el sur de Orán, Argel, Tripolitania, Egipto, Palestina Siria y en diversas partes de Turquía. Sin embargo, Groves (1969) la sitúa solamente en el desierto oeste de Egipto y en Libia.

Esta raza o subespecie presenta los cuernos en forma de lira. El color de su piel es arenoso con una casi indistinguible banda lateral clara y una franja lateral levemente más oscura que la espalda. La frente es de color parecido al del dorso aunque más vivo, palideciendo gradualmente hacia el hocico, a cada lado un espacio blanco separa dicho color de una línea sepia que desciende desde la base del cuerno, abarcando el ojo, hasta encima de la comisura de los labios. Los pelos largos que recubren las glándulas carpianas son pardos. El color de la cola es como el del dorso en su comienzo y negra en el resto. No hay diferencia de color entre los dos sexos.

Gazella dorcas massaesyia (Cabrera 1828, redescrita con posterioridad por Joleaud 1929, Cabrera 1932 y Groves 1969). Habita en llanuras pedregosas a más de 560 m. sobre el nivel del mar, en zonas de vegetación semidesértica, sin árboles, con matorral de Zizyphus y Stipa tenaeissima. Se localiza esta subespecie en las altas llanuras del norte de África, desde el este del Rif en Marruecos hasta el noroeste de Túnez (Cabrera 1928, Joleaud 1929), aunque según Groves (1969) y Corbet (1978) se extiende a través de Río de Oro hasta Senegal.

Morfológicamente esta subespecie es muy similar a la anterior aunque no presenta los cuernos en lira sino divergentes, con los extremos sólo levemente curvados hacia dentro. El color arenoso de la piel es más intenso y el tamaño es similar aunque algo más grande en patas y tal vez en cuerpo (Cabrera 1929), por el contrario Groves (1969) la considera de menor tamaño que G. d. dorcas.

Gazella dorcas neglecta (Lavauden 1926). Habita en hammadas entre el gran erg Oriental y el Occidental, en la meseta del Tademait, Río de Oro, Macizo del Hoggar y avanza quizás en dirección al sur hasta Darfur y Kordofan, llegando hasta los terrenos del Chad (Joleaud 1929).

Esta subespecie sería de menor tamaño corporal que dorcas. La piel es de color más claro que las anteriores. A partir de Groves se le consideró dentro de la subespecie

osiris.

Gazella dorcas osiris (Blaine 1913). Aunque fue descrita por Blaine como subespecie de littoralis, todos los autores posteriores la consideraron perteneciente a dorcas. Habita en la unión entre los rios Atbara y Nilo, en Nakeila. De color más claro que littoralis, con mancha oscura por encima del hocico, orejas largas y cuernos como littoralis pero blanquecinos.

Gazella dorcas isabella (Gray 1846). La gacela de Etiopía habita en la orilla del Mar Rojo al suroeste de Suakin junto al desierto de Nubia.

Blaine (1913) hace una amplia descripción diferenciando los caracteres cráneos de isabella y de dorcas: las dorcas presentan los cuernos más largos y de forma más variada que isabella, siendo los de esta última más cortos, aunque siempre fuertemente curvados hacia dentro en ángulo recto o menor. El color de la piel es más rojizo que dorcas, distinguiéndose bien la banda lateral clara y la oscura. Presenta mancha oscura en el hocico. Groves (1969) considera a littoralis y a beccarii dentro de la subespecie isabella. De hecho, la descripción que Blaine, 1913, hace de littoralis es parecida a la de isabella, situándola al noroeste de Suakin, en regiones y desiertos adyacentes.

Gazella dorcas pelzelni (Kohl 1886). Fue descrita al principio como una especie diferente de dorcas, pero posteriormen-

mente con Panouse (1957), Gentry (1964), Groves (1969) y Lange (1972), se le consideró subespecie de dorcas. Se distribuye por el norte de Somalia.

Presenta un tamaño algo mayor que isabella, de color similar a ésta y con cuernos más largos, esbeltos y estrechos en su base.

Gazella dorcas saudiya (Carruther y Schwarz 1935), de la Península de Arabia, se le consideró al principio perteneciente a la especie G. gazella, reafirmándolo Schwarz en 1937; no obstante, Ellerman y Morrison-Scott (1951) la consideran perteneciente a G. dorcas, manteniéndola en esta posición Groves y Harrison (1967), Groves (1969), Lange (1972) y Rostron (1972). Groves (1969) la describe como un poco menor en tamaño que osiris y con cuernos mucho más largos, rectos y esbeltos.

En resumen, tenemos que de Norte a Sur en el Norte de África las dorcas disminuyen en tamaño corporal, palidecen el color del pelaje, aumentan el tamaño de las orejas y disminuyen el de los cuernos. Esta variación se explica, al menos en parte, como consecuencia de su adaptación a un medio más árido cuanto más al sur, en general, se encuentren estas poblaciones. Esta cline se invierte en las proximidades del río Nilo y especialmente en Somalia, donde las gacelas se oscurecen en pelaje, aumentan en tamaño corporal y de cuernos, todo ello posiblemente debido a la mayor

riqueza en la vegetación.

## MATERIAL Y MÉTODOS

En la tarea de describir exhaustivamente una especie, la elección de caracteres es una etapa fundamental, aunque la tarea se simplifica en parte si seguimos los criterios de Sokal y Sneath (1963, en Benzecri 1976), de especial interés cuando se ha de manejar material fósil.

Según estos autores, y toda la evidencia parece apoyarles, existen dos hipótesis que afectan a la elección de caracteres:

1) Hipótesis de los "nexus", según la cual todos los caracteres están afectados por varios factores genéticos, y, reciprocamente, la mayor parte de los genes influyen en varios caracteres.

2) Hipótesis de la no especificidad: no existe un solo grupo de genes cuya influencia esté limitada exclusivamente a una parte o a una función del organismo.

Según esto, y en lo que se refiere más concretamente a la clasificación de Gazella dorcas, está justificada la utilización de un reducido número de variables que caracterizen en gran parte a la población, y que se han limitado, por otra parte, en el presente estudio a los caracteres cráneos, ya que es el cráneo la parte del animal que suele conservarse en los museos, siendo así posibles las comparaciones a nivel del conjunto de la especie.



Una de las técnicas que aquí se han utilizado es la de análisis factorial, que se aplica a matrices de correlación. Tal matriz está formada por los valores del coseno de los ángulos que forman dos a dos un conjunto de  $n$  vectores en un espacio de  $R^p$  dimensiones. Si se consideran los puntos donde las direcciones de esos vectores cortan a la hiperesfera de radio 1, se puede decir que las observaciones son representadas por dos puntos sobre la hiperesfera.

Está claro que la información total sobre la posición recíproca de esos  $n$  puntos, tal como ella está condensada en la matriz de similitud, no puede conservarse cuando los  $n$  puntos son proyectados en un espacio de al menos  $p$  dimensiones (siendo  $p < n$ ). Por otra parte, cuanto más se reduzca el número de dimensiones del espacio en que se proyectan los puntos, más riesgo habrá de perder información.

El problema que se pretende resolver en el análisis factorial es el de determinar un sistema de ejes de referencia jerarquizados de tal forma que, al disminuir el número de dimensiones del espacio en el cual se proyectan los puntos de observación, la pérdida de información sea mínima. Así, el eje principal es la dimensión que cuenta con mayor proporción de varianza, el segundo eje cuenta con mayor cantidad de varianza residual y así sucesivamente (Dangnet 1976).

La diferencia que hay entre el análisis factorial y el

análisis en componentes principales, es que en el segundo una vez obtenidos los factores, estos son rotados, pudiendo permitir además cambiar la relación ortogonal entre ellos por otra oblicua.

Ya que el análisis factorial permite agrupar un elevado número de variables en un reducido número de factores, y con estos analizar de forma más objetiva las características del grupo taxonómico en cuestión, hemos escogido este método para el presente estudio. Para ello hemos medido 53 variables del cráneo y cuernos de 133 ejemplares: 21 (5 ♀♀ y 16 ♂♂) pertenecientes a la colección del Parque de Rescate de la Fauna Sahariana, y las restantes pertenecientes a la colección del Museo Británico (N. H.) en Londres, las cuales portaban una etiqueta indicando la localidad y la subespecie asignada, excepto un grupo de 28 cráneos de ♂♂ y 14 de ♀♀ en los que sólo se indicaba la especie G. dorcas y que se distribuyen desde el norte del Sahara a través del Hoggar hasta Darfur y Kordofan, localidades estas dos últimas de donde procedían la mayor parte de esos 42 ejemplares de G. dorcas sin adscripción subespecífica.

Entre las restantes gacelas observadas en el Museo Británico se encuentran 3 ♂♂ de neglecta, 8 ♀♀ y 18 ♂♂ de isabella, 2 ♀♀ y 4 ♂♂ de littoralis, 3 ♀♀ y 8 ♂♂ de pelzelni, 8 ♀♀ y 5 ♂♂ de saudiya y 4 ♀♀ y 7 ♂♂ de G. q. arabica.

Las variables utilizadas se presentan a continuación.

Clave de Variables utilizadas en el análisis taxonómico y código empleado.

- (1)AB= de la extremidad de la apófisis occipital a la sutura coronal sobre la cresta sagita.
- (2)BC= de la sutura coronal a la apófisis frontal del nasal.
- (3)CC'= longitud de la sutura nasal.
- (4)CD= de la apófisis frontal del nasal al borde anterior de la sutura incisival.
- (5)AD= longitud total: de la extremidad del tubérculo occipital al borde anterior de la sutura incisival.
- (6)EE'= distancia entre las dos protuberancias posteriores de las crestas temporales.
- (7)FF'= anchura del craneo a nivel de las bóvedas parietales sobre las suturas parieto-temporales.
- (8)HH'= anchura máxima de las arcadas zigomáticas.
- (9)II'= distancia entre las apófisis zigomáticas de las arcadas superciliares.
- (10)LL'= anchura máxima entre los bordes internos de los alvéolos de los caninos superiores.
- (11)MM'= anchura de la abertura nasal tomada en el centro del borde montante de los intermaxilares.
- (12)C'D= longitud de la abertura nasal tomada desde el centro de la escotadura nasal al borde anterior de la sutura incisival.
- (13)SQ= longitud desde el centro del borde de la escotadura intercondilar a la espina posterior del palatino.

- (14) QD = longitud desde la espina posterior del palatino al borde anterior de la sutura incisiva.
- (15) SD = longitud total: desde el centro del borde de la escotadura intercondilar al borde anterior de la sutura incisiva.
- (16) SR = longitud desde el centro de la escotadura intercondilar a la apófisis pterigoidea del maxilar superior.
- (17) RD = longitud desde la apófisis pterigoidea del maxilar superior al borde anterior de la sutura incisiva.
- (18) LCPm = longitud desde la apófisis postglenoidea al Pm<sup>1</sup>.
- (19) OO' = anchura máxima de las apófisis condiloideas del occipital.
- (20) RR' = distancia entre las apófisis pterigoideas de los maxilares superiores.
- (21) TT' = anchura tomada sobre las crestas alveolares, entre el último premolar y el primer molar.
- (22) AS = distancia desde la extremidad del tubérculo occipital al centro del borde de la escotadura intercondilar.
- (23) BS = distancia de la sutura coronal, sobre la cresta sagital, al centro del borde de la escotadura intercondilar.
- (24) BQ = distancia desde la sutura coronal, sobre la cresta sagital, a la espina posterior del palatino.
- (25) WW' = distancia entre el centro del borde orbital del lacrimar y la apófisis orbital de la arcada zigomática.

- (26)ZZ' = diámetro vertical de la órbita.
- (27)CQ = distancia desde el ángulo frontal del nasal a la espina posterior del palatino.
- (28)C'C'' = elevación: desde el centro de la escotadura nasal a la bóveda palatina.
- (29)CS' = distancia desde la apófisis frontal del nasal al tubérculo de la nuca.
- (30)ab = longitud de la mandíbula: tomada desde el centro del borde posterior de la apófisis mandibular al borde anterior de la sínfisis mandibular.
- (31)cb = longitud tomada desde el centro posterior del cóndilo al borde anterior de la sínfisis mandibular.
- (32)ee' = dimensión vertical de la rama ascendente de la mandíbula, que pasa por el borde anterior del agujero maxilar posterior.
- (33)gg' = altura de la rama horizontal de la mandíbula, tomada en el centro de la apófisis alveolar del  $M_1$ .
- (34)hh' = altura de la rama horizontal de la mandíbula, tomada a nivel de la parte posterior de la sínfisis.
- (35)jj' = altura de la rama horizontal de la mandíbula, tomada a nivel de la parte intermedia de la sínfisis.
- (36)ii' = espesor de la rama horizontal de la mandíbula al nivel del  $M_1$ .
- (37)kk' = espesor de la rama horizontal de la mandíbula al nivel de la parte posterior de la sínfisis.

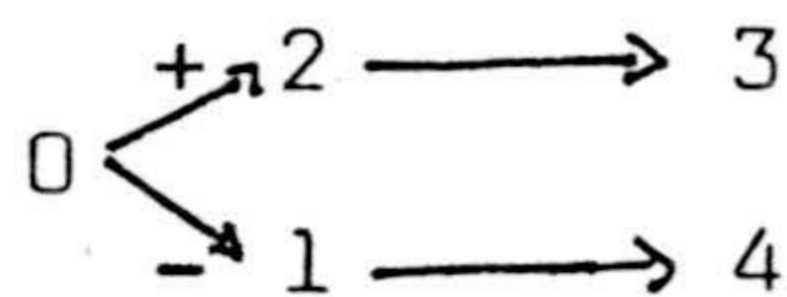
- (38)ll' = dimensión del cuerpo mandibular entre la sínfisis y el borde externo de la mandíbula.
- (39)LC = longitud total del cuerno izquierdo.
- (40)LC = longitud total del cuerno derecho.
- (41) = separación entre los cuernos tomada desde su base.
- (42) = separación entre los cuernos tomada desde las puntas.
- (43) = separación entre los cuernos tomada a la mitad de su longitud. Al igual que las dos anteriores se mide en sus partes internas.
- (44) = separación máxima entre los cuernos, tomada por sus partes internas.
- (45) = distancia de puntas a que se encuentra la separación máxima entre los cuernos.
- (46) = diámetro antero-posterior del cuerno izquierdo tomado desde su base.
- (47) = diámetro antero-posterior del cuerno derecho tomado desde su base.
- (48) = diámetro transversal del cuerno izquierdo tomado desde su base.
- (49) = diámetro transversal del cuerno derecho tomado desde su base.
- (50) = número de anillos del cuerno izquierdo.
- (51) = número de anillos del cuerno derecho.
- (52) = longitud de la zona lisa del cuerno izquierdo.
- (53) = longitud de la zona lisa del cuerno derecho.

A los datos de esta forma obtenidos les aplicamos el análisis factorial según programa del BMD P4M y fueron procesados mediante ordenador UNIVAC 1108.

Con los principales factores seleccionados de entre los obtenidos en el análisis factorial, realizamos un test de comparación múltiple (test  $T^2$ , problema de Beherens-Fisher), en el que se considera que cada una de las dos poblaciones sigue una normal multivariante en los tres factores. Mediante este test se compararon los machos de los distintos grupos de individuos.

Las variables continuas seleccionadas por el análisis factorial como responsables del mayor grado de discriminación entre las poblaciones de dorcas (incluida arabica), las transformamos en caracteres discretos; para ello se calculó la media y desviación típica de las mismas en los machos de cada OTUS (Unidad Taxonómica Operacional), y las comparamos, mediante el estadístico "t" de Student-Fischer, con la media de la población formada por todos los machos de gacelas medidas. Dándole a continuación el valor cero a la media de toda la población para cada una de las 11 variables seleccionadas, así como a todas las variables de cada OTUS que no diferían significativamente de la media poblacional. El valor 1 se le adjudicó a las variables de media significativamente menor que la media poblacional, y el valor 4 a las variables de media significativamente menor que aquellas a las que ad-

judicamos el valor 1. De igual forma se procedió con las variables de cada OTUS de valores superiores a la media poblacional, dándole el valor 2 a las variables cuyas medias fueran significativamente superiores que la media poblacional, y finalmente dimos el valor 3 a las variables cuyas medias eran significativamente mayores que las variables a que adjudicamos el valor 2.



De esta forma obtenemos una matriz de estados x OTUS y sobre ella calculamos el número de estados derivados compartidos (sobre un máximo de 13 pasos evolutivos comunes entre cada par) bajo la hipótesis de que la polaridad de cada morfocline tenía a la media 0 como primitiva y de que no había reversión. Como resultado aparece una matriz de similitud entre los OTUS, la que analizamos según la técnica de agrupaciones ("clustering") por el método UPGMA (Sneath y Sokal 1973), resultando el cladograma 1 (Fig. 6). Sobre este cladograma calculamos la morfología de los antecesores teóricos (cladograma 2, Fig. 7).

A continuación se calcularon las similitudes compartidas (expresadas en porcentajes) de estados derivados, supuesta la irreversibilidad, asumiendo por turno que la morfología primitiva era la de cada una de las poblaciones. Esas matrices se trataron con un "clustering" simple, el "singel linkage", para construir cada uno de los cladogramas.



## RESULTADOS

Sobre los 133 cráneos (machos y hembras) medidos, hemos realizado un análisis factorial en el que obtenemos que las 53 variables estudiadas (Pg.16-19) se pueden agrupar en cuatro factores, los cuales explican el 63,4% de la varianza total. La matriz de factores rotados para este análisis, que representa los factores de carga de las variables para cada uno de los factores, junto con la proporción de varianza absorbida, se representa en la tabla 2, y la matriz de correlación se presenta en la tabla 1.

El factor I explica el 27,7% del total de la varianza, y agrupa con una alta y positiva correlación a las variables que miden la altura y anchura de la rama horizontal de la mandíbula, tomadas en distintos puntos (kk', ii', ll', jj', hh' y gg'), la altura del cráneo tomada desde la apófisis frontal del nasal (C) a la espina posterior del palatino (Q), diámetro vertical de la órbita (ZZ'), anchura máxima de las apófisis condiloideas del occipital (OO'), medidas de longitud de la parte media del cráneo (BC, LCPm): desde la sutura coronal (B) a la apófisis frontal del nasal (C) y desde la apófisis postglenoideas de la articulación temporal maxilar al comienzo del primer premolar, y, finalmente, separación de los cuernos, tomados desde su base y medida por su parte interna.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1	1,00																													
2	0,20	1,00																												
3	0,27	0,23	1,00																											
4	0,15	-0,10	0,16	1,00																										
5	0,13	-0,17	-0,00	0,87	1,00																									
6	0,42	-0,23	0,04	0,30	0,41	1,00																								
7	0,19	-0,36	-0,11	0,22	0,32	0,63	1,00																							
8	0,28	0,13	0,26	0,11	0,22	0,37	0,20	1,00																						
9	0,27	0,42	0,48	0,18	0,15	0,16	-0,03	0,42	1,00																					
10	0,07	0,11	0,40	-0,11	-0,04	0,17	0,20	0,20	-0,00	1,00																				
11	0,09	0,30	0,26	0,02	-0,01	-0,05	-0,14	0,16	0,33	-0,05	1,00																			
12	0,20	0,19	0,14	0,67	0,67	0,24	0,13	0,19	0,16	0,06	-0,05	1,00																		
13	0,43	-0,15	0,04	0,41	0,51	0,69	0,61	0,36	0,16	0,15	-0,02	0,25	1,00																	
14	0,20	0,19	0,31	0,67	0,71	0,13	-0,08	0,29	0,38	0,01	0,20	0,77	0,10	1,00																
15	0,21	-0,16	0,06	0,84	0,97	0,40	0,26	0,27	0,20	-0,03	0,03	0,69	0,50	0,80	1,00															
16	0,30	0,18	0,28	0,31	0,36	0,49	0,30	0,47	0,42	0,19	0,09	0,30	0,70	0,30	0,44	1,00														
17	0,22	0,22	0,29	0,67	0,69	0,13	-0,07	0,30	0,40	-0,03	0,21	0,74	0,20	0,93	0,78	0,47	1,00													
18	0,25	0,62	0,43	-0,14	-0,22	-0,09	-0,21	0,25	0,29	0,41	0,16	0,28	-0,00	0,24	-0,14	0,25	0,24	1,00												
19	0,39	0,64	0,54	-0,03	-0,13	0,03	-0,28	0,34	0,54	0,21	0,35	0,17	-0,00	0,33	-0,04	0,33	0,36	0,70	1,00											
20	0,22	-0,09	0,07	0,21	0,25	0,16	0,01	0,20	0,14	-0,18	0,08	0,04	0,30	0,21	0,28	0,38	0,32	-0,10	0,05	1,00										
21	0,07	-0,35	-0,24	0,06	0,31	0,47	0,51	0,20	-0,18	0,17	-0,23	0,28	0,30	0,04	0,28	0,14	-0,01	-0,14	-0,36	-0,00	1,00									
22	-0,03	-0,08	0,05	0,06	0,08	-0,02	0,11	-0,01	0,09	-0,15	0,01	0,03	0,10	0,04	0,06	0,12	0,04	-0,01	-0,07	0,04	0,09	1,00								
23	0,27	-0,28	-0,19	0,25	0,36	0,60	0,43	0,12	-0,20	0,21	-0,10	0,14	0,50	0,04	0,35	0,31	0,04	-0,25	-0,22	0,28	0,36	-0,45	1,00							
24	0,14	-0,54	-0,22	0,38	0,50	0,63	0,70	0,07	-0,20	0,07	-0,21	0,12	0,70	-0,03	0,43	0,28	-0,05	-0,48	-0,50	0,19	0,57	0,06	0,63	1,00						
25	-0,02	-0,56	-0,33	0,30	0,41	0,50	0,60	0,01	-0,42	0,14	-0,29	0,12	0,50	-0,09	0,33	0,05	-0,15	-0,41	-0,54	0,07	0,54	0,06	0,54	0,81	1,00					
26	0,16	0,72	0,53	-0,26	-0,40	-0,38	-0,56	0,20	0,45	0,10	0,35	0,02	-0,20	0,20	-0,30	0,06	0,21	0,75	0,81	-0,10	-0,53	-0,07	-0,50	-0,83	-0,79	1,00				
27	0,20	0,72	0,57	-0,21	-0,36	-0,32	-0,53	0,23	0,51	0,11	0,37	0,06	-0,30	0,24	-0,25	0,12	0,25	0,74	0,83	-0,07	-0,51	-0,07	-0,47	-0,78	-0,79	0,80	1,00			
28	0,07	-0,20	-0,12	0,23	0,36	0,50	0,44	0,27	-0,03	0,27	-0,03	0,12	0,50	0,08	0,34	0,43	0,08	-0,09	-0,21	0,13	0,39	-0,00	0,45	0,56	0,47	-0,40	-0,37	1,00		
29	0,35	-0,11	-0,13	0,33	0,44	0,50	0,51	0,22	0,07	0,14	-0,07	0,22	0,60	0,15	0,41	0,45	0,15	-0,13	-0,09	0,29	0,37	0,04	0,49	0,56	0,41	-0,40	-0,36	0,43	1,00	
30	-0,12	-0,04	-0,03	0,00	0,13	-0,09	-0,16	-0,00	0,06	-0,34	0,07	-0,00	0,00	0,05	0,13	0,07	0,13	-0,23	-0,10	0,19	0,02	0,07	-0,05	0,04	-0,04	-0,10	-0,12	-0,08	-0,06	1,00

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
1	-0,12	-0,07	-0,05	0,09	0,15	-0,06	-0,12	-0,02	0,03	-0,34	0,04	0,00	0,00	0,04	0,15	0,07	0,12	-0,27	-0,14	0,20	0,05	0,07	-0,02	0,09	0,01	-0,10	-0,15	-0,05
2	-0,07	0,11	0,13	0,04	0,06	-0,15	-0,28	0,03	0,19	-0,33	0,15	0,04	-0,00	0,12	0,08	0,09	0,20	-0,05	0,05	0,16	-0,10	0,06	-0,17	-0,14	-0,23	0,10	0,11	-0,14
3	0,08	0,62	0,47	-0,20	-0,30	-0,36	-0,47	0,15	0,46	0,04	0,34	0,04	-0,30	0,20	-0,22	0,10	0,24	0,62	0,70	0,00	-0,47	-0,05	-0,50	-0,77	-0,74	0,80	0,85	-0,39
4	0,08	0,61	0,51	-0,15	-0,26	-0,37	-0,59	0,20	0,55	-0,20	0,38	0,02	-0,30	0,25	-0,17	0,09	0,29	0,48	0,68	0,05	-0,46	0,00	-0,51	-0,72	-0,78	0,80	0,84	-0,43
5	0,06	0,62	0,43	-0,25	-0,34	-0,40	-0,60	0,14	0,34	0,02	0,33	0,01	-0,30	0,16	-0,23	0,08	0,21	0,59	0,66	-0,02	-0,43	-0,05	-0,44	-0,73	-0,71	0,80	0,81	-0,41
6	0,08	0,64	0,49	-0,21	-0,32	-0,40	-0,58	0,20	0,45	-0,03	0,33	0,03	-0,30	0,22	-0,26	0,07	0,25	0,62	0,73	-0,04	-0,49	-0,04	-0,52	-0,80	-0,79	0,90	0,90	-0,43
7	0,06	0,65	0,49	-0,22	-0,34	-0,42	-0,60	0,19	0,47	-0,07	0,36	0,02	-0,40	0,23	-0,24	0,05	0,25	0,60	0,72	-0,01	-0,51	-0,04	-0,53	-0,81	-0,81	0,90	0,92	-0,46
8	0,06	0,60	0,43	-0,26	-0,34	-0,43	-0,61	0,11	0,35	-0,03	0,30	-0,02	-0,30	0,16	-0,25	0,05	0,20	0,53	0,64	-0,02	-0,49	-0,07	-0,45	-0,76	-0,73	0,30	0,82	-0,44
9	0,17	-0,23	-0,06	0,18	0,27	0,63	0,42	0,24	0,09	0,10	0,01	0,06	0,50	0,05	0,28	0,36	0,03	-0,18	-0,10	0,15	0,35	0,14	-0,41	0,52	0,41	-0,30	-0,29	0,54
10	0,16	-0,22	-0,01	0,22	0,31	0,62	0,37	0,27	0,13	0,10	0,02	0,11	0,50	0,11	0,31	0,34	0,09	-0,14	-0,09	0,16	0,33	0,18	0,37	0,49	0,38	-0,30	-0,26	0,52
11	-0,01	0,51	0,33	-0,23	-0,38	-0,53	-0,45	-0,01	0,27	-0,04	0,20	-0,04	-0,50	0,04	-0,33	-0,20	0,04	0,51	0,47	-0,18	-0,47	-0,15	-0,47	-0,69	-0,64	0,70	0,68	-0,49
12	0,13	0,11	0,05	0,04	0,06	0,13	0,10	0,14	0,18	-0,12	0,07	0,05	0,10	0,05	0,05	0,10	0,01	0,08	0,14	0,07	0,03	0,04	0,02	0,07	0,03	0,00	0,05	0,09
13	0,31	0,22	0,41	0,05	-0,01	0,25	0,01	0,41	0,51	-0,00	0,24	0,06	0,00	0,23	0,04	0,20	0,15	0,23	0,43	-0,06	-0,11	0,02	-0,09	-0,16	-0,25	0,30	0,44	0,03
14	0,26	0,01	0,12	0,15	0,17	0,37	0,31	0,25	0,28	-0,11	0,18	0,05	0,30	0,08	0,15	0,21	0,03	-0,07	0,12	0,04	0,12	-0,00	0,15	0,28	0,12	-0,00	-0,02	0,25
15	0,19	-0,07	0,18	0,01	0,03	0,32	0,20	0,30	0,24	0,06	0,23	-0,09	0,10	-0,00	0,05	0,15	-0,01	-0,11	0,05	0,01	0,15	-0,07	0,19	0,14	-0,00	0,00	0,06	0,15
16	0,43	0,10	0,20	0,09	0,15	0,51	0,27	0,41	0,40	0,22	0,14	0,07	0,40	0,16	0,20	0,49	0,16	0,15	0,33	0,10	0,17	0,09	0,19	0,22	0,05	0,10	0,15	0,36
17	0,41	0,15	0,21	0,12	0,18	0,53	0,26	0,46	0,44	0,22	0,15	0,11	0,40	0,20	0,22	0,50	0,19	0,17	0,32	0,09	0,17	0,07	0,19	0,21	0,06	0,10	0,16	0,37
18	0,51	0,05	0,07	-0,04	0,01	0,41	0,17	0,18	0,23	0,14	0,07	-0,03	0,40	0,01	0,04	0,41	0,02	0,13	0,26	0,22	0,09	0,06	0,19	0,18	0,00	0,00	0,10	0,21
19	0,44	0,16	0,21	0,14	0,20	0,52	0,25	0,43	0,42	0,21	0,12	0,15	0,40	0,22	0,24	0,53	0,23	0,17	0,32	0,10	0,16	0,09	0,19	0,20	0,02	0,10	0,17	0,36
20	0,25	0,02	0,06	0,02	0,07	0,44	0,17	0,35	0,26	0,13	0,15	0,05	0,30	0,07	0,10	0,28	0,05	0,08	0,14	0,04	0,19	0,14	0,20	0,14	0,06	0,00	0,08	0,36
21	0,24	0,00	0,07	0,02	0,07	0,45	0,16	0,35	0,24	0,18	0,15	0,05	0,30	0,07	0,10	0,30	0,04	0,08	0,13	0,03	0,19	0,14	0,20	0,14	0,07	0,00	0,08	0,37
22	0,28	0,02	0,06	0,15	0,17	0,31	0,15	0,24	0,15	-0,02	0,09	0,05	0,30	0,16	0,20	0,39	0,14	0,02	0,09	0,18	0,05	0,09	0,17	0,18	0,07	0,00	-0,01	0,21
23	0,30	0,02	0,06	0,14	0,16	0,31	0,16	0,20	0,14	-0,00	0,06	0,08	0,30	0,15	0,20	0,40	0,13	0,04	0,08	0,20	0,07	0,04	0,24	0,19	0,08	0,00	-0,02	0,19

	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
31	-0,03	0,99	1,00																						
32	-0,14	0,94	0,92	1,00																					
33	-0,35	0,11	0,06	0,29	1,00																				
34	-0,38	0,37	0,32	0,56	0,31	1,00																			
35	-0,40	0,39	0,34	0,55	0,82	0,89	1,00																		
36	-0,41	0,20	0,14	0,40	0,85	0,91	0,91	1,00																	
37	-0,42	0,19	0,14	0,40	0,87	0,93	0,91	0,97	1,00																
38	-0,41	0,37	0,32	0,54	0,82	-0,98	0,96	0,91	0,91	1,00															
39	0,41	-0,18	-0,15	-0,25	-0,35	-0,33	-0,45	-0,41	-0,40	-0,43	1,00														
40	0,42	-0,17	-0,14	-0,22	-0,32	-0,30	-0,41	-0,39	-0,36	-0,41	-0,90	1,00													
41	-0,40	-0,01	-0,05	0,13	0,64	0,61	0,61	0,69	0,69	0,61	-0,60	-0,64	1,00												
42	0,13	-0,04	-0,03	-0,04	-0,02	0,07	-0,07	-0,03	-0,02	-0,05	0,20	0,25	-0,04	1,00											
43	0,04	-0,30	-0,32	-0,21	0,25	0,31	0,11	0,22	0,30	0,13	0,40	0,41	0,10	0,29	1,00										
44	0,22	-0,08	-0,07	-0,10	-0,14	-0,01	-0,22	-0,12	-0,11	-0,20	0,50	0,50	-0,19	0,73	0,58	1,00									
45	0,07	-0,12	-0,11	-0,11	-0,01	0,04	-0,09	-0,01	0,01	-0,10	0,40	0,46	-0,19	-0,21	0,59	0,31	1,00								
46	0,30	-0,17	-0,16	-0,14	0,02	0,06	-0,04	0,01	0,02	-0,02	0,50	0,62	-0,40	0,24	0,56	0,50	0,45	1,00							
47	0,31	-0,19	-0,19	-0,15	0,02	0,06	-0,03	0,02	0,02	-0,04	0,60	0,65	-0,42	0,19	0,60	0,50	0,52	0,91	1,00						
48	0,26	-0,06	-0,06	-0,06	0,01	0,03	0,02	0,02	0,01	0,01	0,40	0,36	-0,24	0,05	0,34	0,22	0,35	0,61	0,56	1,00					
49	0,31	-0,21	-0,21	-0,17	0,02	0,04	-0,03	0,02	0,02	-0,04	0,60	0,62	-0,40	0,14	0,59	0,46	0,52	0,89	0,96	0,60	1,00				
50	0,24	-0,32	-0,21	-0,21	-0,05	-0,02	-0,11	-0,06	-0,03	-0,08	0,70	0,70	-0,36	0,28	0,62	0,47	0,52	0,74	0,70	0,44	0,67	1,00			
51	0,24	-0,25	-0,25	-0,22	-0,06	-0,04	-0,11	-0,06	-0,04	-0,09	0,70	0,70	-0,37	0,25	0,60	0,42	0,52	0,70	0,70	0,42	0,67	0,97	1,00		
52	0,22	-0,03	-0,02	-0,06	-0,03	-0,01	-0,10	-0,04	-0,05	-0,09	0,30	0,33	-0,14	0,10	0,30	0,26	0,23	0,31	0,34	0,40	0,24	0,26	0,25	1,00	
53	0,27	0,04	0,05	0,01	-0,09	-0,04	-0,05	-0,04	-0,05	-0,06	0,30	0,34	-0,18	0,13	0,25	0,26	0,21	0,37	0,37	0,41	0,37	0,28	0,23	0,80	1,00

Tabla 2. Matriz de factores rotados y proporción de la varianza absorbida por cada factor.

<u>Variables</u>	<u>Factores</u>			
	I	II	III	IV
(26)ZZ'	0,97	0,00	0,00	0,00
(27)CQ	0,97	0,00	0,00	0,00
(37)kk'	0,95	0,00	0,00	0,00
(36)ii'	0,95	0,00	0,00	0,00
(38)ll'	0,90	0,00	0,00	0,33
(35)jj'	0,90	0,00	0,00	0,35
(34)hh'	0,89	0,00	0,00	0,34
(33)gg'	0,90	0,00	0,00	0,00
(24)BQ	-0,84	0,00	0,00	0,00
(25)WW'	-0,83	0,00	0,00	0,00
(19)OO'	0,80	0,00	0,00	0,00
(2) BC	0,75	0,00	0,00	0,00
(18)LCPm	0,72	0,00	0,00	0,00
(41)	0,70	-0,50	0,00	0,00
(7) FF'	-0,63	0,00	0,00	0,00
(21)TT'	-0,54	0,00	0,00	0,00
(23)BS	-0,51	0,00	0,00	0,00
(50)	0,00	0,94	0,00	0,00
(51)	0,00	0,89	0,00	0,00
(47)	0,00	0,86	0,00	0,00
(46)	0,00	0,85	0,00	0,00

Tabla 2. (continuación).

<u>Variables</u>	<u>Factores</u>			
	I	II	III	IV
(49)	0,00	0,83	0,00	0,00
(39)LC	-0,39	0,79	0,00	0,00
(40)LC	-0,36	0,78	0,00	0,00
(45)	0,00	0,62	0,00	0,00
(43)	0,32	0,62	0,00	0,00
(48)	0,00	0,54	0,00	0,00
(14)QD	0,00	0,00	0,92	0,00
(15)SD	-0,26	0,00	0,91	0,00
(17)RD	0,27	0,00	0,89	0,00
(5) AD	-0,35	0,00	0,87	0,00
(12)C'D	0,00	0,00	0,86	0,00
(4) CD	0,00	0,00	0,86	0,00
(31)cb	0,00	0,00	0,00	0,97
(30)ab	0,00	0,00	0,00	0,97
(32)ee'	0,26	0,00	0,00	0,92
(1) AB	0,00	0,00	0,00	0,00
(10)LL'	0,00	0,00	0,00	-0,32
(28)C'C''	-0,43	0,37	0,00	0,00
(52)	0,00	0,00	0,00	0,00
(53)	0,00	0,26	0,00	0,00
(42)	0,00	0,00	0,00	0,00
(44)	0,00	0,46	0,00	0,00

Tabla 2. (continuación).

<u>Variables</u>	<u>Factores</u>			
	I	II	III	IV
(3)CC'	0,48	0,00	0,00	0,00
(20)RR'	0,00	0,00	0,00	0,00
(22)AS	0,00	0,00	0,00	0,00
(29)CS'	-0,40	0,00	0,00	0,00
(8)HH'	0,00	0,33	0,00	0,00
(16)SR	0,00	0,31	0,32	0,00
(13)SQ	-0,40	0,32	0,27	0,00
(11)MM'	0,36	0,00	0,00	0,00
(9)II'	0,47	0,28	0,00	0,00
(6)EE'	-0,42	0,46	0,00	0,00
proporción de varianza	27,7%	19,6%	9,9%	6,2%





Con alta correlación negativa para el factor I se agrupan las variables que indican altura de la parte posterior del cráneo (BQ, BS): altura del cráneo entre la sutura coronal (B), sobre la cresta sagital, y la espina posterior del palatino (Q), y distancia entre la sutura coronal (B) y el borde de la escotadura intercondilar (S). Aquí también se agrupan: el diámetro anteroposterior de la órbita (WW'), anchura del cráneo a nivel de las bóvedas parietales (FF') y a nivel de las crestas alveolares entre el último premo-lar y el primer molar (TT').

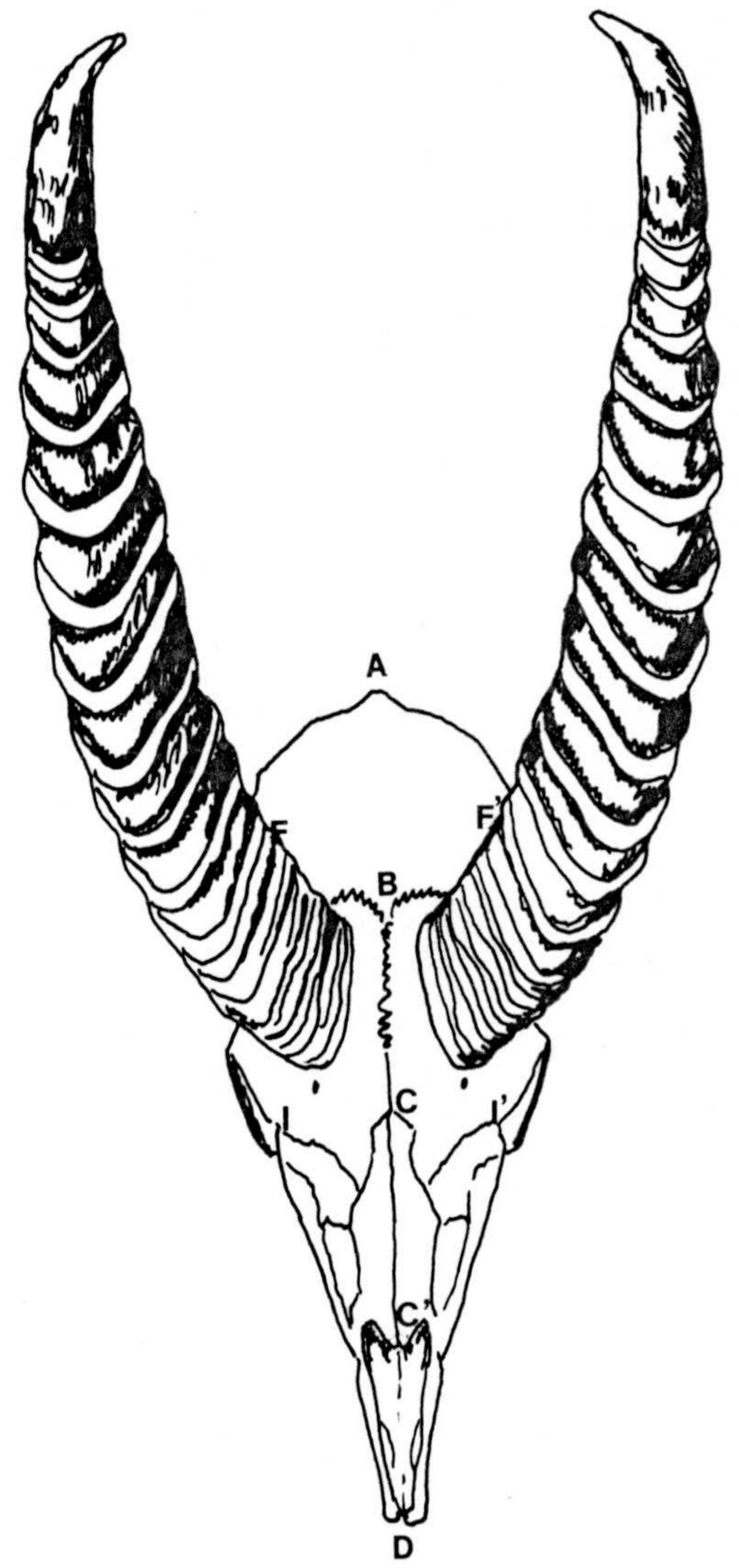
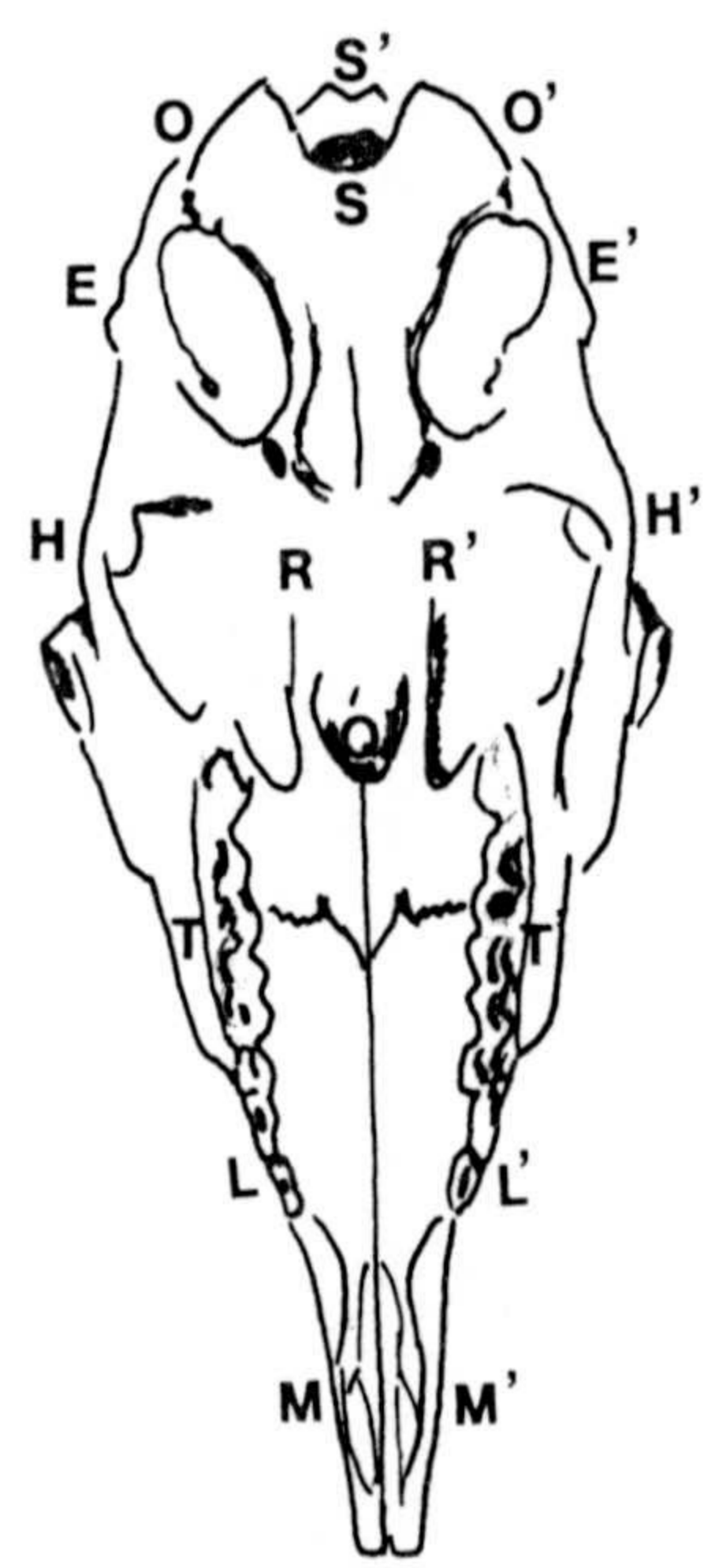
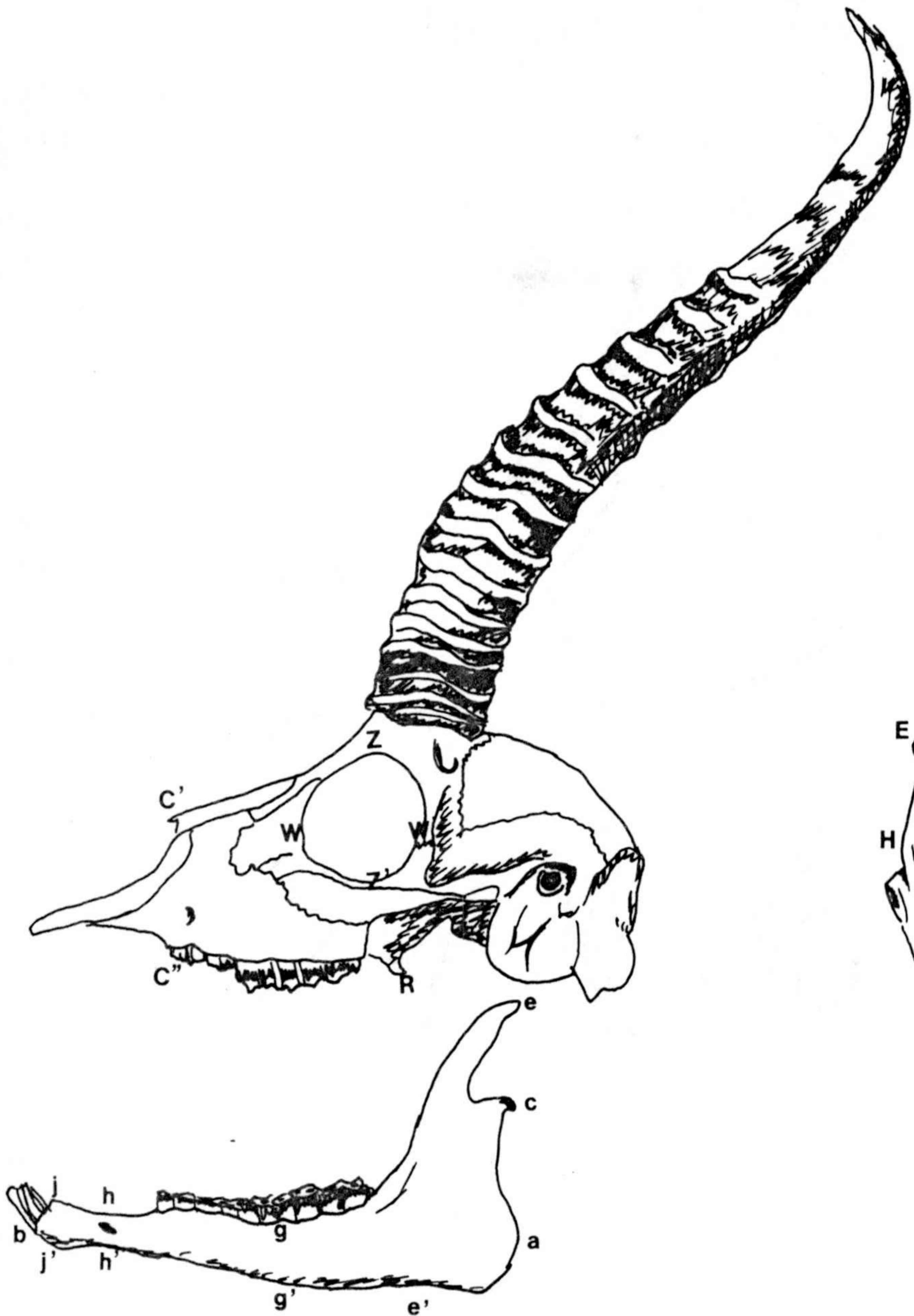
El factor II explica el 19,6% del total de la varianza, y agrupa a las variables que poseen una elevada correlación positiva entre sí, como son: número de anillos de los cuernos, diámetro anteroposterior de los mismos, medido en su base, diámetro transversal de los cuernos, medido también en su base, longitud de los cuernos, distancia de puntas a la que se encuentra la separación máxima de los cuernos, medida en su parte interna, y, finalmente, separación entre los cuernos a la mitad de su longitud, tomada desde sus caras internas. Para mayor comodidad hemos etiquetado a este factor con el nombre "forma y tamaño de cuernos".

El factor III explica el 9,9% del total de la varianza y agrupa a las siguientes variables con valores altamente positivos para este factor: longitud desde la espina posterior del palatino (Q) al borde posterior de la sutura

incisival (D); longitud total del cráneo tomada desde el centro del borde de la escotadura intercondilar (S) al borde anterior de la sutura incisival (D); longitud desde la apófisis pterigoidea del maxilar superior (R) al borde anterior de la sutura incisival (D); longitud total del cráneo desde la extremidad del tubérculo occipital (A) al borde anterior de la sutura incisival (D), y por último, longitud de la abertura nasal tomada desde el centro de la escotadura nasal (C') al borde anterior de la sutura incisival (D). A este conjunto de variables agrupadas le hemos llamado "longitud del cráneo" puesto que es a esta característica del mismo a la que se refieren todas ellas.

El factor IV explica el 6,2% del total de la varianza y agrupa a las variables que representan medidas de longitud y anchura de la mandíbula inferior, como son: longitud de la mandíbula tomada desde el centro posterior del cóndilo (c) al borde anterior de la sínfisis mandibular (b); longitud de la mandíbula tomada desde el centro del borde posterior de la apófisis mandibular (a) al borde anterior de la sínfisis mandibular (b); y finalmente, dimensión vertical de la rama ascendente de la mandíbula, siguiendo una perpendicular a la línea que va desde el borde posterior de la apófisis mandibular al borde anterior de la sínfisis mandibular, pasando la perpendicular por el borde anterior del agujero maxilar posterior (ee'). A este





factor lo hemos etiquetado bajo el nombre de "tamaño de la mandíbula".

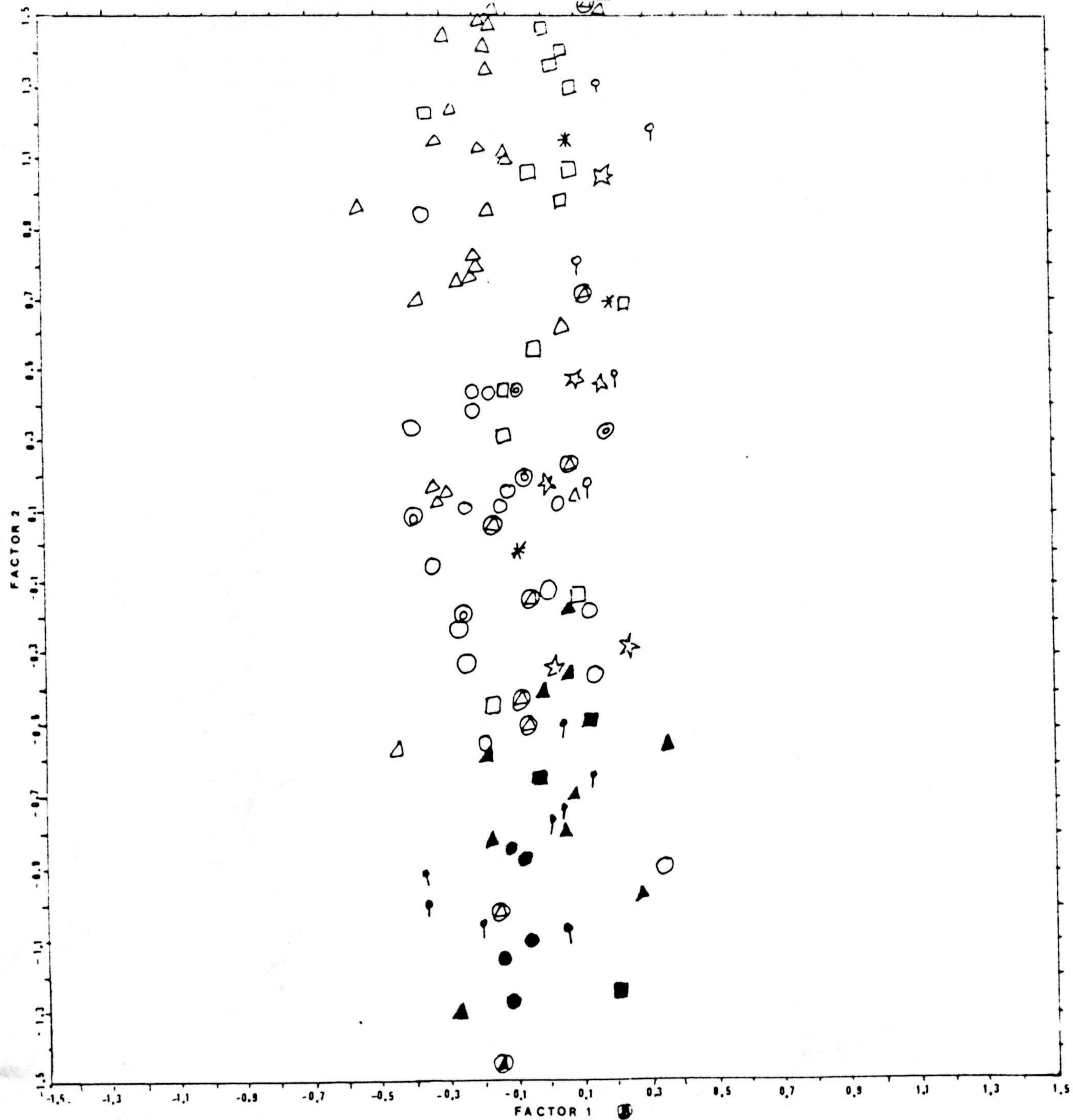
La mayor parte de los puntos que sirven de referencia a la descripción de las variables arriba indicadas aparece en la Fig. 1, donde se representan tres perspectivas del cráneo de un macho de dorcas.

A continuación representamos en unos ejes de coordenadas (factores) a todos los individuos según los valores que presenten para cada uno de los cuatro factores (Fig. 2, 3, 4 y 5).

En la Fig. 2, en que el eje de abscisas representa el factor I y el eje de ordenadas el factor II, observamos que los individuos se agrupan con valores intermedios para el factor I, lo que sugiere que este factor agrupa a las variables que definen a la especie G. dorcas. Por el contrario, respecto al factor II, los individuos se distribuyen a lo largo del eje, lo que era de esperar, pues hay individuos con cuernos más o menos grandes que otros.

Así, los machos poseen los cuernos de mayor tamaño que las hembras de su mismo grupo, siendo, de todos los grupos, los machos de cuernos mayores los del centro, norte y sureste del desierto del Sahara, los que se mantienen en Almería, procedentes de la zona occidental del Sahara y las saudiya, de Arabia. Los machos de isabella y littoralis son intermedios en "forma y tamaño de cuernos" y, por fin, la por-





- ♂♂ de Río de Cro
- ♀♀ " "
- △ ♂♂ del Nort. Centro y SE
- ▲ ♀♀ " " "
- ♂♂ de isabella
- ♀♀ "
- ⊙ ♂♂ de littoralis
- ⊙ ♀♀ "
- ⊕ ♂♂ de pelzelni
- ⊕ ♀♀ "
- \* ♂♂ de neglecta
- ♀ ♂♂ de saudiva
- ♀ ♀♀ "
- ☆ ♂♂ de G.e.arabica
- ☆ ♀♀ "

ción negativa del factor II, extremo opuesto en "forma y tamaño de los cuernos", la ocupan las hembras de todos los grupos analizados, siendo las de cuernos menores las pertenecientes a pelzelni y littoralis.

En la Fig. 3 se representa el factor II ("forma y tamaño de los cuernos") y el factor III ("longitud del craneo". Según el factor II observamos que se separan machos de hembras, como ya se apreciaba en la figura anterior, mientras que, de acuerdo con el factor III, se agrupa la mayor parte de los individuos en su parte positiva.

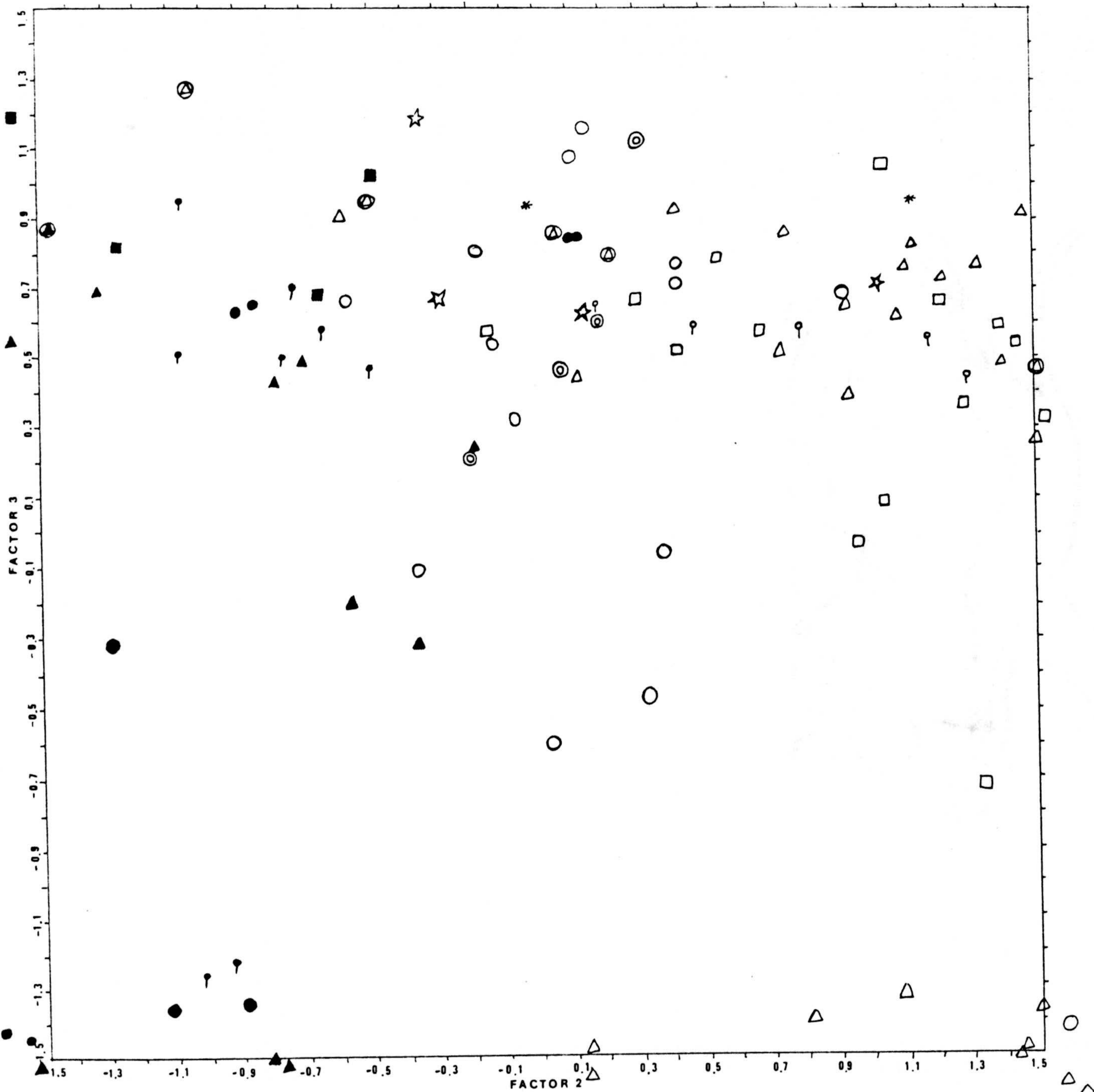
Si nos detenemos algo más en esta figura, vemos que los machos de saudiya, dorcas del sureste del Sahara y las gacelas procedentes del Sahara occidental, que se mantienen en Almería, coinciden tanto en forma y tamaño de los cuernos como en la longitud del cráneo. Las dorcas del centro y norte del Sahara, se diferencian de las anteriores en el tamaño del cráneo.

En isabella existe gran rango de variación en la longitud del cráneo, englobando los valores de longitud de cráneo y de tamaño y forma de cuernos de isabella a los de littoralis.

En las hembras de las gacelas del norte, centro y sureste del Sahara, isabella y saudiya se da también gran rango de variación en la longitud del cráneo, mientras que las únicas dos hembras de littoralis analizadas, aparecen en-







- ♂♂ de Río de Oro
- ♀♀ " "
- △ ♂♂ del Nort. Centro y SE
- ▲ ♀♀ " "
- ♂♂ de isabella
- ♀♀ " "
- ◎ ♂♂ de littoralis
- ◻ ⊙ ♀♀ " "
- ⊙ ○ ♀♀ de pelzelni
- ⊙ ▲ ♂♂ " "
- \* ♂♂ de neglecta
- ♀ ♂♂ de saudiya
- † ♀♀ " "
- ☆ ♂♂ de G.g.arabica
- ★ ♀♀ " "

globadas en la variación de todas las anteriores.

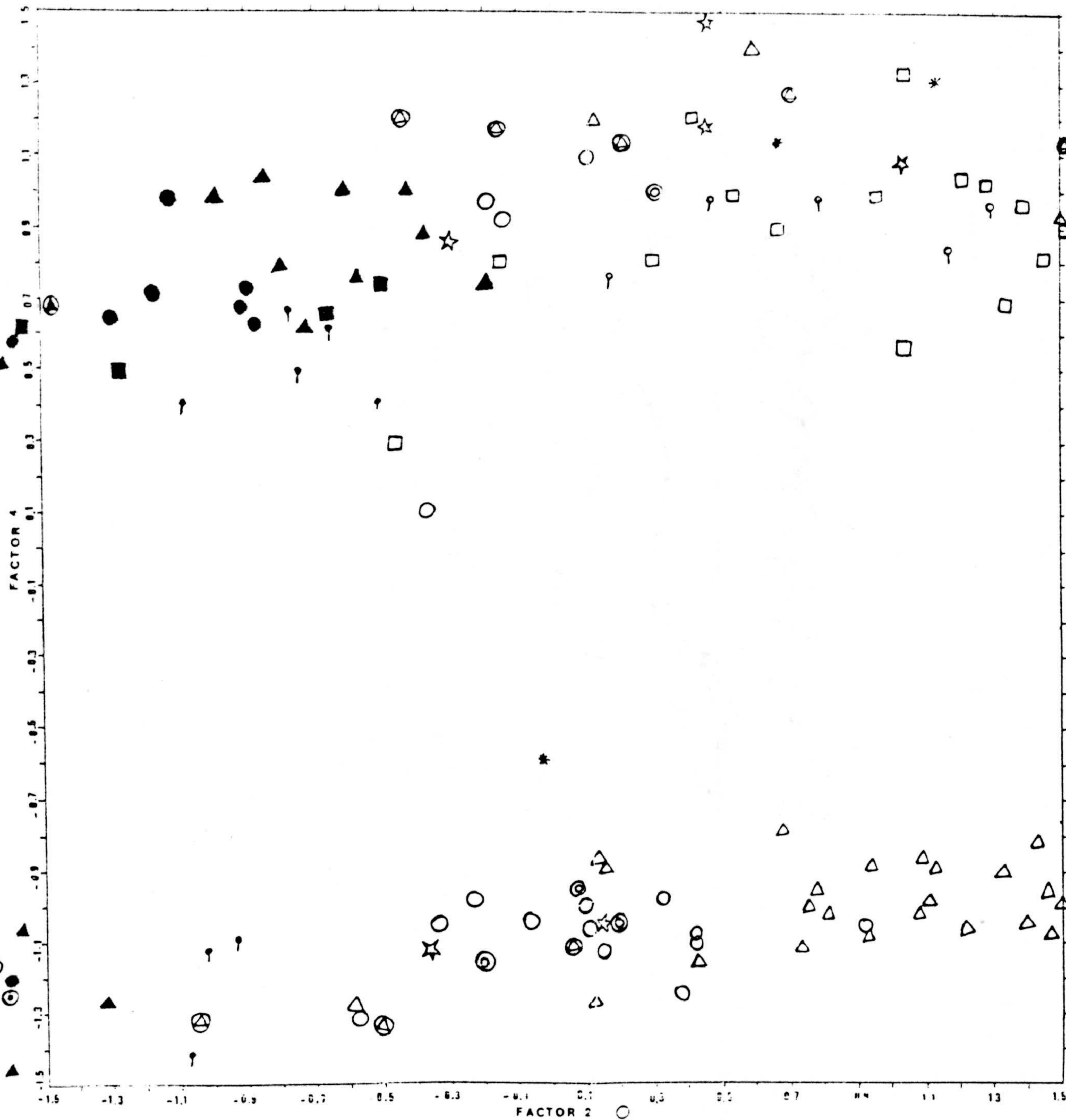
Por otra parte, G. d. pelzelni y G. g. arabica presentan en los machos valores muy variables para la forma y tamaño de los cuernos, siendo la mayoría de cráneo largo, sin embargo, las hembras poseen en ambos grupos cráneo largo y cuernos cortos, estrechos y paralelos, apareciendo las hembras diferentes a los machos, en lo concentrado de sus valores cráneales y de cuernos.

La Fig. 4 representa en el eje horizontal el factor II ("forma y tamaño de los cuernos") y en el eje vertical el factor IV ("tamaño de la mandíbula"). Con respecto a este último factor se agrupan por un lado las gacelas del Río de Oro que se mantienen en Almería, las saudiya, de Arabia y las pelzelni, de Etiopía, y por otro, las gacelas del norte, centro y sureste, así como isabella y littoralis, del este del Nilo.

Al igual que para la longitud del cráneo y la forma y el tamaño de los cuernos, los machos de pelzelni y G. g. arabica presentan un alto rango de variación para el tamaño de la mandíbula.

Observando la gráfica de la Fig. 4 en conjunto, vemos que discrimina bien a los individuos, permitiendo así separar a los machos de Río de Oro de las dorcas del centro, norte y sureste del Sahara según el tamaño de la mandíbula, cuando no era posible hacerlo según el tamaño y forma de





- ♂♂ de Río de Oro
- ♀♀ " "
- △ ♂♂ del Nort. Centro y SE
- ▲ ♀♀ " " "
- ♂♂ de isabella
- ♀♀ "
- ⊙ ♂♂ de littoralis
- ⊗ ♀♀ "
- ⊕ ♂♂ de pelzelni
- ⊖ ♀♀ "
- \* ♂♂ de neolecta
- ♀ ♂♂ de saudiya
- † ♀♀ "
- ☆ ♂♂ de G.q.arabica
- ★ ♀♀ "

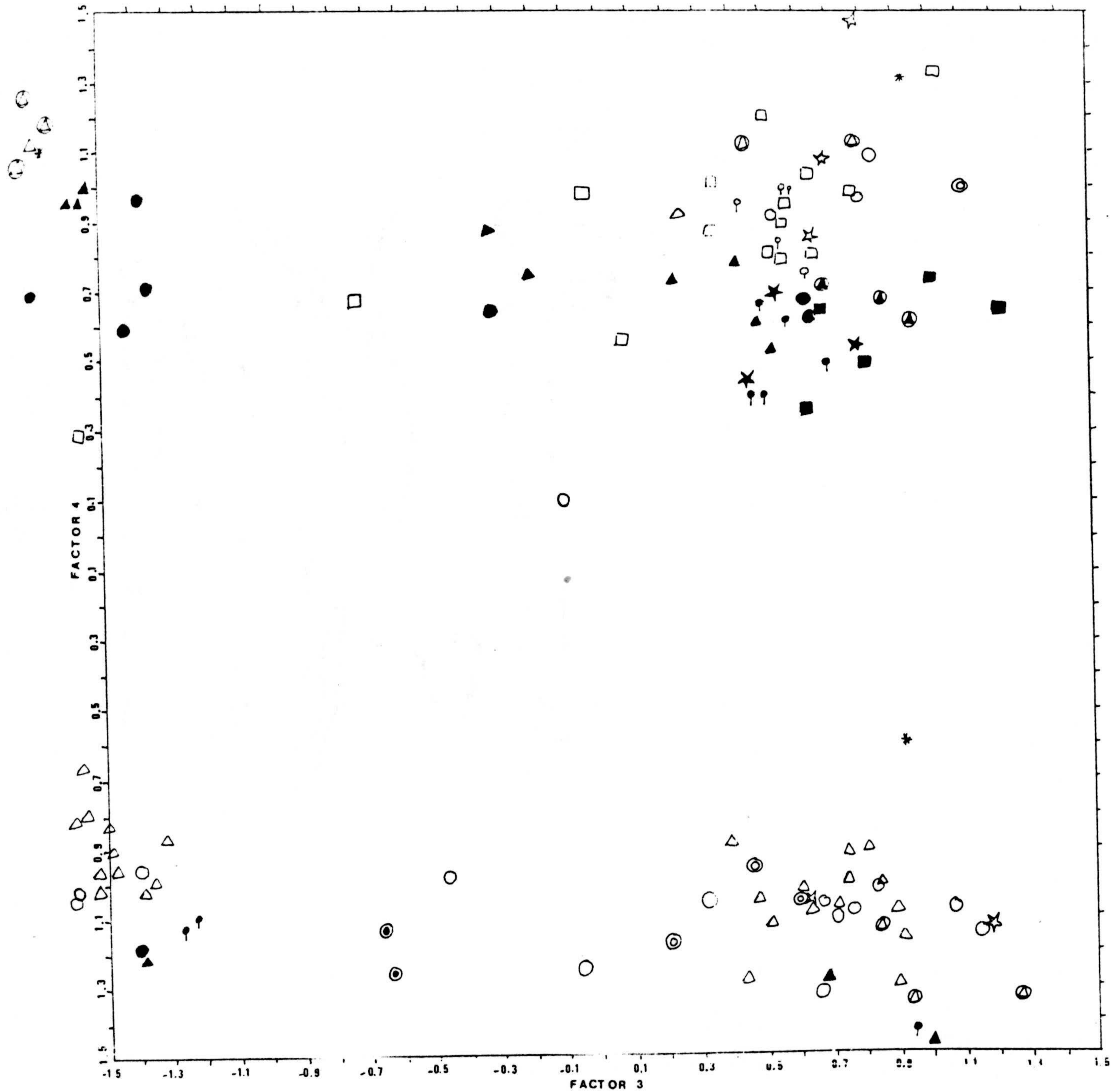
los cuernos.

Los machos y hembras de saudiya coinciden con los respectivos de Río de Oro, tanto en tamaño y forma de los cuernos como en tamaño de la mandíbula, y los machos de isabella y littoralis se asemejan en el tamaño de la mandíbula y en la forma y tamaño de cuernos, siendo los menores de entre los machos. Además isabella y littoralis se separan de las dorcas del norte, centro y sureste del Sahara en el tamaño y forma de los cuernos, aunque no en el tamaño de la mandíbula.

Finalmente, en la Fig. 5 se representan los individuos sobre los factores III y IV, y se observa que las gacelas de Río de Oro y saudiya presentan valores semejantes para ambos factores; por otra parte, los machos de isabella y de las dorcas del norte, centro y sureste del Sahara poseen también valores parecidos para los factores III y IV, siendo las hembras de las respectivas gacelas semejante, aunque diferenciándose de los machos en cuanto al tamaño de la mandíbula, como ya indicamos anteriormente.

A continuación realizamos un test de comparación múltiple (test  $T^2$ ) de diferencias de medias, y comparamos los machos de dos poblaciones entre sí de acuerdo con los valores que tienen para los tres factores (II, III y IV) obtenidos en el análisis factorial. El factor I no se consideró porque no discrimina a las poblaciones de dorcas con-





- ♂♂ de Río de Oro
- ♀♀ " "
- △ ♂♂ del Nort. Centro y SE
- ▲ ♀♀ " " "
- ♂♂ de isabella
- ♀♀ "
- ⊙ ♂♂ de littoralis
- ⊙ ♀♀ "
- ⊕ ♂♂ de pelzelni
- ⊕ ♀♀ "
- \* ♂♂ de neglecta
- ♀ ♂♂ de saudiya
- ♀ ♀♀ "
- ☆ ♂♂ de G.g. arabica
- ★ ♀♀ "



sideradas por nosotros. Los resultados que obtuvimos, todos al nivel de significación del 0,05, se representan en la tabla 3.

Las poblaciones de machos Río de Oro y de saudiya eran iguales para los factores forma y tamaño de los cuernos, longitud del cráneo y tamaño de la mandíbula. La población de saudiya era semejante a la de arabica en longitud del cráneo y en tamaño de la mandíbula, aunque diferían en tamaño y forma de los cuernos. Por otra parte, si comparamos las poblaciones de dorcas situadas más al norte con las situadas en el centro y sureste del Sahara, obtenemos que son iguales en longitud y forma de los cuernos, aunque difieren en longitud del cráneo y en tamaño de la mandíbula. Los mismos resultados obtenemos al comparar el conjunto de las dorcas (no adscritas a ninguna subespecie) con las gacelas que tenemos en Almería.

De igual forma a como ocurría entre saudiya y arabica, isabella difiere de dorcas del norte, centro y sureste del Sahara, en la forma y tamaño de los cuernos en los machos, pero son iguales en longitud del cráneo y en tamaño de la mandíbula. Finalmente, a pesar de que la población de pelzelni es muy variable para los tres factores, se parecen los machos de ésta con los de isabella en longitud del cráneo y en tamaño y forma de los cuernos, mientras

Tabla 3. Test de comparación múltiple (test  $T^2$ ), ( $\alpha = 0,05$ )

<u>Río de Oro</u> --- <u>Saudiya</u>	
Igual para $F_2$ ( $t = 0,31$ )	} Conjuntamente iguales ( $F = 0,36$ )
Igual para $F_3$ ( $t = -0,78$ )	
Igual para $F_4$ ( $t = 0,29$ )	
<u>Saudiya</u> --- <u>Arabica</u>	
Diferente para $F_2$ ( $t = 1,86$ )	} Conjuntamente iguales ( $F = 1,08$ )
Igual para $F_3$ ( $t = 0,39$ )	
Igual para $F_4$ ( $t = 0,98$ )	
<u>Hoggar y norte</u> --- <u>Darfur y Kordofan</u>	
Igual para $F_2$ ( $t = 0,27$ )	} Conjuntamente iguales ( $F = 3,13$ )
Diferente para $F_3$ ( $t = -2,85$ )	
Diferente para $F_4$ ( $t = 1,93$ )	
<u>Río de Oro</u> --- <u>Norte, centro y sureste del Sahara</u>	
Igual para $F_2$ ( $t = -0,09$ )	} Conjuntamente diferentes ( $F = 25,63$ )
Diferente para $F_3$ ( $t = 2,23$ )	
Diferente para $F_4$ ( $t = 1,93$ )	
<u>Isabella</u> --- <u>Norte, centro y sureste del Sahara</u>	
Diferente para $F_2$ ( $t = 4,19$ )	} Conjuntamente diferentes ( $F = 7,38$ )
Igual para $F_3$ ( $t = -1,31$ )	
Igual para $F_4$ ( $t = -0,18$ )	
<u>Isabella</u> --- <u>Pelzelni</u>	
Igual para $F_2$ ( $t = 0,36$ )	} Conjuntamente iguales ( $F = 1,57$ )
Igual para $F_3$ ( $t = 0,53$ )	
Diferente para $F_4$ ( $t = -1,83$ )	

que difieren en el tamaño de la mandíbula. Hay que tener en cuenta que la curvatura de los cuernos hacia atrás no se ha considerado en la biometría de los cuernos, y es ésta precisamente una de las características de los cuernos de isabella.

Las variables continuas seleccionadas por el análisis factorial como responsables del mayor grado de discriminación entre las poblaciones de dorcas (incluida G. g. arábica), las transformamos en caracteres discretos, tal y como expusimos en el apartado material y métodos de este capítulo (tabla 4); y calculamos el número de estados derivados compartidos, resultando la matriz de similitud de la tabla 5, la que se analizó según técnica de agrupaciones (clustering) por el método de UPGMA, obteniendo el cladograma 1 (Fig. 6), sobre el cual calculamos la morfología de los antecesores teóricos (cladograma 2, Fig. 7).

Los OTUS elegidos para este análisis fueron poblaciones de machos geográficamente bien definidas, eliminando todos los casos en los que no concordara el lugar de origen del espécimen con la distribución geográfica a la que pertenecía. Observese también que hemos suprimido en ambos cladogramas los machos de Darfur y de Kordofan, debido a no poseer datos de su mandíbula.

En este análisis las gacelas de Río de Oro han resultado ser el "grupo hermano" de saudiya de una manera muy

Tabla 4. Matriz de caracteres por OTUS.

OTUS	Caracteres										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
S	1	0	1	1	1	1	1	0	1	4	0
Ar	2	0	2	2	0	0	2	0	0	0	0
P <sub>I</sub>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	4	0
P <sub>II</sub>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0
I	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1
L	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1
N	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D <sub>I</sub>	sin datos			0	0	0	0	2	0	2	2
D <sub>II</sub>	1	4	0	0	0	1	0	2	0	0	2
A1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	2	0

Clave de caracteres:

1 = longitud de la mandíbula desde el centro del borde posterior de la apófisis mandibular al borde anterior de la sínfisis mandibular.

2 = dimensión vertical de la rama ascendente de la mandíbula.

3 = longitud de la mandíbula desde el centro posterior del cóndilo al borde anterior de la sínfisis mandibular.

4 = longitud desde la espina posterior del palatino al borde anterior de la sutura incisival.

- 5 = longitud desde el centro del borde de la escotadura intercondilar al borde anterior de la sutura incisival.
- 6 = longitud desde la apófisis pterigoidea del maxilar superior al borde anterior de la sutura incisival.
- 7 = longitud desde la extremidad del tubérculo occipital al borde anterior de la sutura incisival.
- 8 = longitud total de los cuernos.
- 9 = separación de los cuernos a la mitad de su longitud.
- 10 = distancia de puntas a que se encuentra la separación máxima de los cuernos.
- 11 = número de anillos de los cuernos.

Clave de OTUS:

S = saudiya.

Ar = arabica.

P<sub>I</sub> = pelzelni de Berbera.

P<sub>II</sub> = pelzelni de Danakil.

I = isabella de la Provincia del Mar Rojo.

L = littoralis.

N = neglecta.

D<sub>I</sub> = dorcas de Darfur y Kordofan.

D<sub>II</sub> = dorcas del Hoggar y al norte.

Al = dorcas del Río de Oro mantenidas en Almería.

Tabla 5. Matriz de estados derivados compartidos.

	S	Ar	P <sub>I</sub>	P <sub>II</sub>	I	L	N	D <sub>II</sub>	Al
S									
Ar	0								
P <sub>I</sub>	3	0							
P <sub>II</sub>	1	0	1						
I	0	1	0	0					
L	1	1	1	1	1				
N	0	0	0	0	0	1			
D <sub>II</sub>	2	0	1	0	0	0	0		
Al	5	0	0	0	0	0	0	2	

Clave de OTUS:

S = saudiya

Ar = arabica

P<sub>I</sub> = pelzelni de Berbera.

P<sub>II</sub> = pelzelni de Danakil.

I = isabella de la Provincia del Mar Rojo.

L = littoralis.

N = neglecta.

D<sub>II</sub> = dorcas del Hoggar y al norte.

Al = dorcas del Río de Oro mantenidas en Almería.

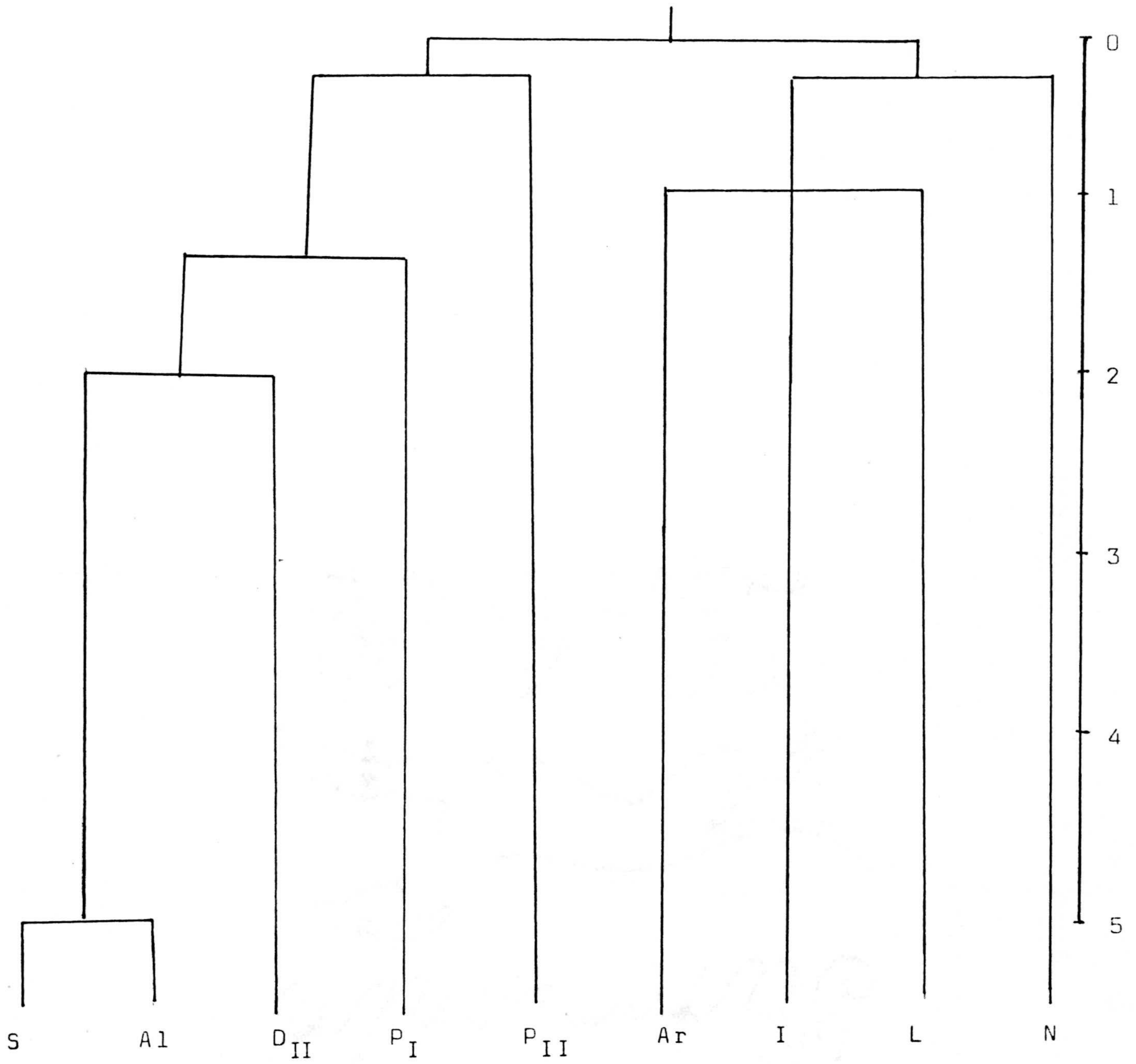
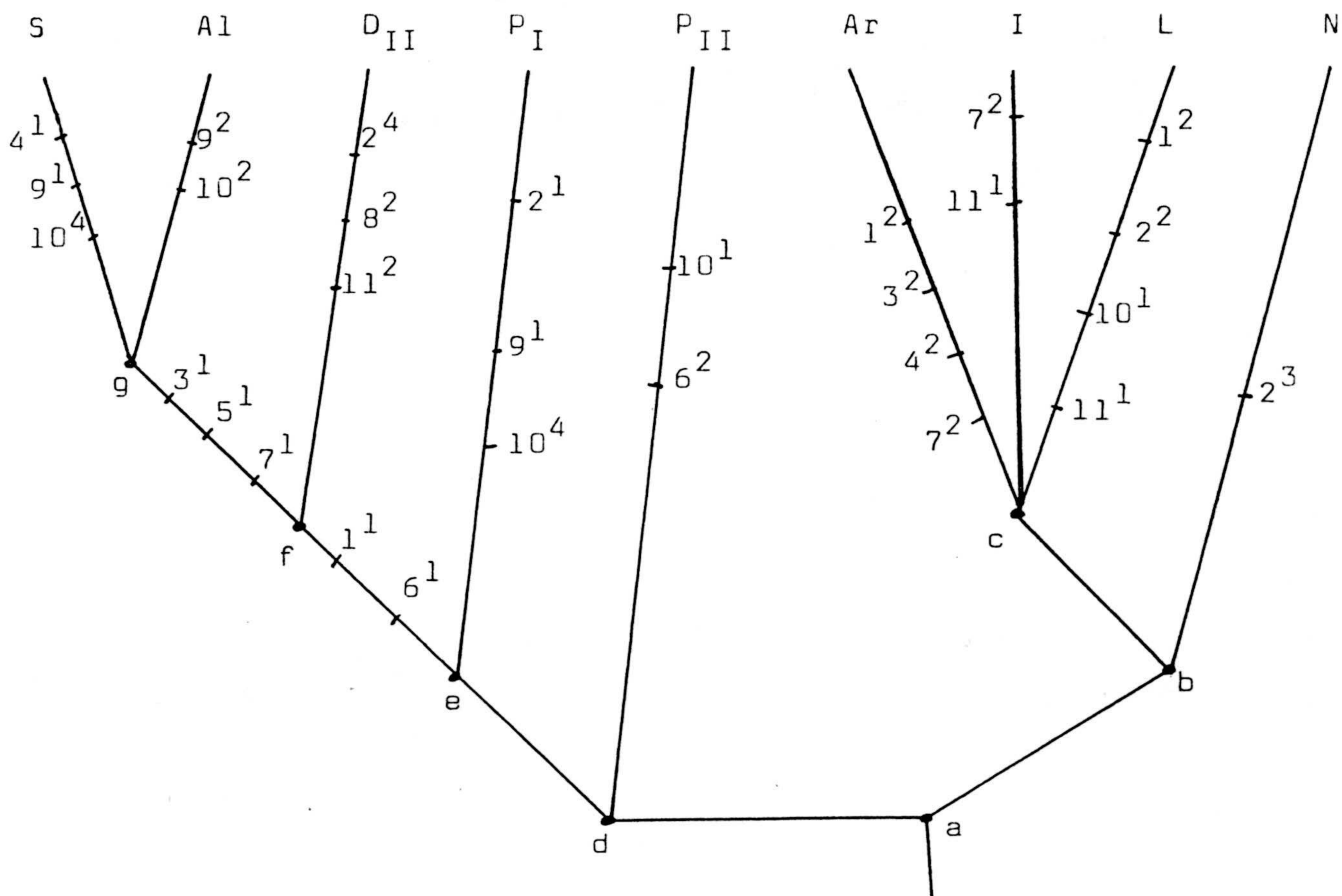


Fig. 6. Cladograma 1.



antepasado "a": todos los caracteres son cero  
 antepasado "b": todos los caracteres son cero  
 antepasado "c": todos los caracteres son cero  
 antepasado "d": todos los caracteres son cero  
 antepasado "e": todos los caracteres son cero  
 antepasado "f":  $1^1 2^0 3^0 4^0 5^0 6^1 7^0 8^0 9^0 10^0 11^0$   
 antepasado "g":  $1^1 2^0 3^1 4^0 5^1 6^1 7^1 8^0 9^0 10^0 11^0$

Fig. 7. Cladograma 2.

Nota:  $X^Y$ , donde X es el caracter e y indica su aumento 53  
 o disminución respecto al valor medio;  $\begin{matrix} 2 \rightarrow 3 & \text{(aumento)} \\ 0 \rightarrow 1 & \text{(disminución)} \end{matrix}$



clara.

Si analizamos detenidamente el cladograma 2 (Fig. 7), vemos que arabica, isabella, littoralis y neglecta tienen un antepasado común con los mismos caracteres que el antepasado primitivo de toda la morfocline, de éste se separa antes neglecta, que sigue teniendo la misma morfología que el antepasado primitivo, salvo en la altura de la rama vertical de la mandíbula, que es mayor que la del antepasado ( $2^3$ ). Por otra parte, arabica, isabella y littoralis continúan juntas para separarse más tarde.

La otra ramificación del grupo primitivo la componen las gacelas pelzelni de Danakil y pelzelni de Berbera, las dorcas situadas al norte del Macizo del Hoggar, las gacelas del Río de Oro y las saudiya.

El primer OTUS que se separa del antepasado común es pelzelni de Danakil, el cual aumenta la longitud desde la apófisis pterigoidea del maxilar superior al borde anterior de la sutura incisival ( $6^2$ ), y disminuye la distancia de puntas a que se encuentra la separación máxima de los cuernos ( $10^1$ ), siendo este punto el común con pelzelni de Berbera, aunque en esta última, la abertura máxima de los cuernos está aún más próxima a puntas ( $10^4$ ). La población pelzelni de Berbera es la siguiente en separarse del grupo primitivo en la distancia de puntas a que se encuentra la separación máxima de los cuernos ( $10^4$ ), además de disminuir

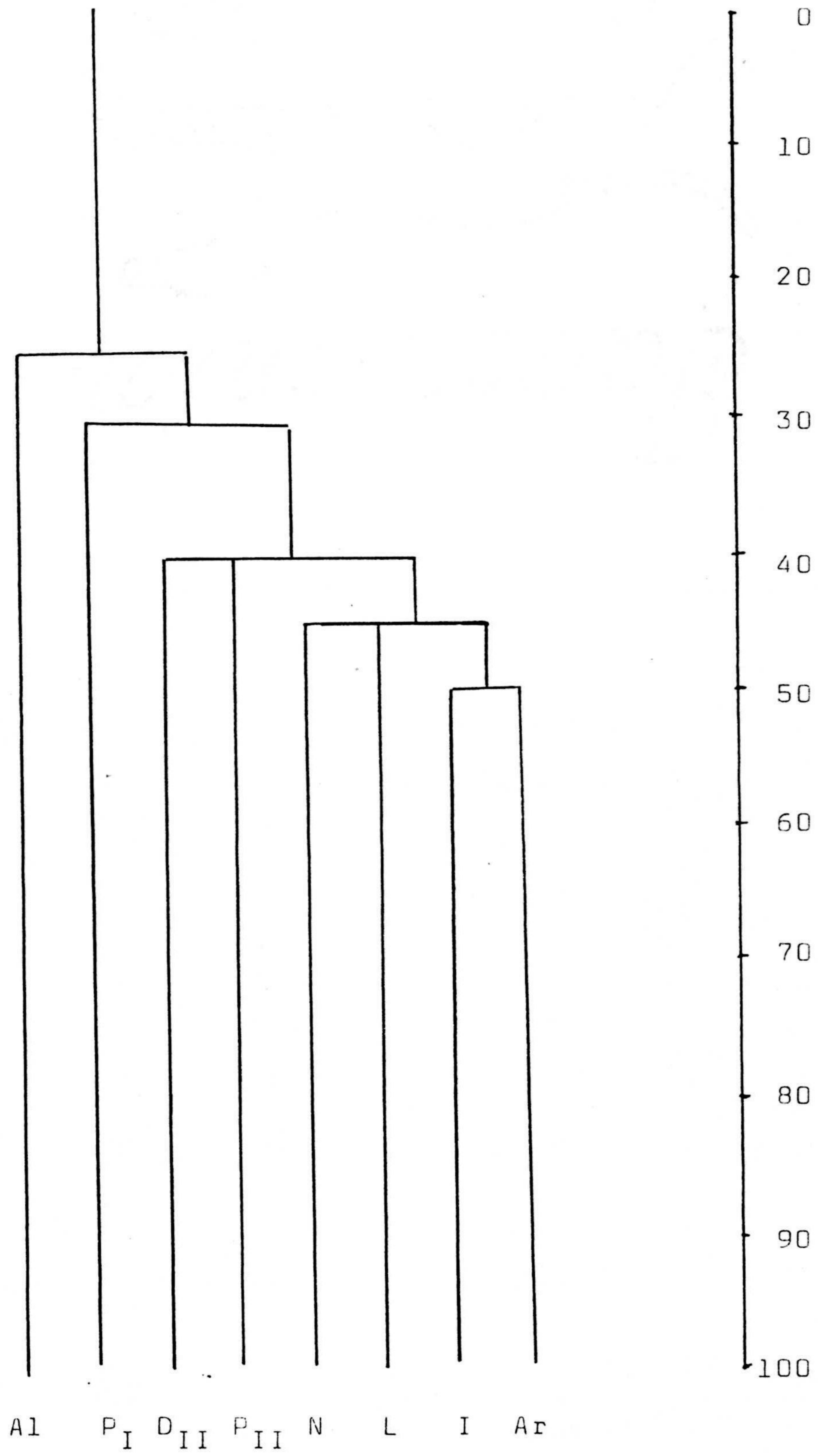
también la separación a la mitad de los cuernos ( $9^1$ ) (cuernos próximos y divergentes desde su base) y la altura de la rama vertical de la mandíbula ( $2^1$ ).

El antepasado común a saudiya, gacelas del Río de Oro y dorcas del norte del Sahara (al norte del Hoggar) presenta dos pasos evolutivos comunes: disminución en la longitud de la mandíbula ( $1^1$ ) y disminución en la longitud del cráneo entre la apófisis pterigoidea del maxilar superior y el borde anterior de la sutura incisival ( $6^1$ ).

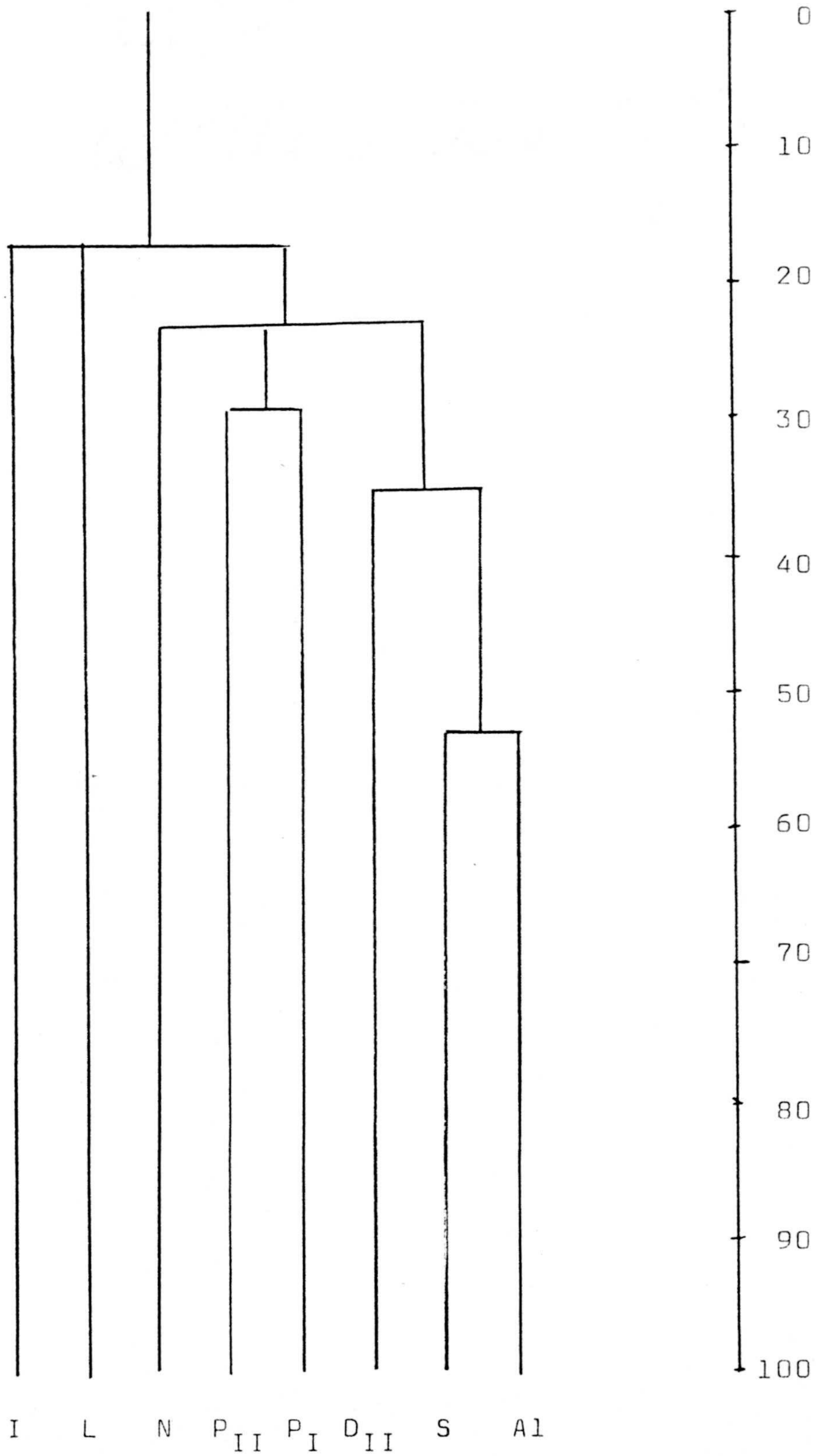
A partir de este antepasado se separan primero las dorcas del norte del Hoggar, disminuyendo la altura de la rama vertical de la mandíbula ( $2^4$ ) y aumentando la longitud de los cuernos ( $8^2$ ) y el número de anillos ( $11^2$ ).

Saudiya y las gacelas de Río de Oro continúan evolucionando paralelamente durante tres pasos evolutivos comunes, que son: disminución de la longitud de la mandíbula desde el centro posterior del cóndilo al borde anterior de la sínfisis mandibular ( $3^1$ ), disminución de la longitud total del cráneo tomada desde el centro del borde de la escotadura intercondilar al borde anterior de la sutura incisival ( $5^1$ ) y desde la extremidad del tubérculo occipital al borde anterior de la sutura incisival ( $7^1$ ). Separándose por último ambas poblaciones en que saudiya disminuye en la separación máxima de los cuernos ( $9^1$ ) y la distancia a que ésta se encuentra de puntas ( $10^4$ ) (cuernos

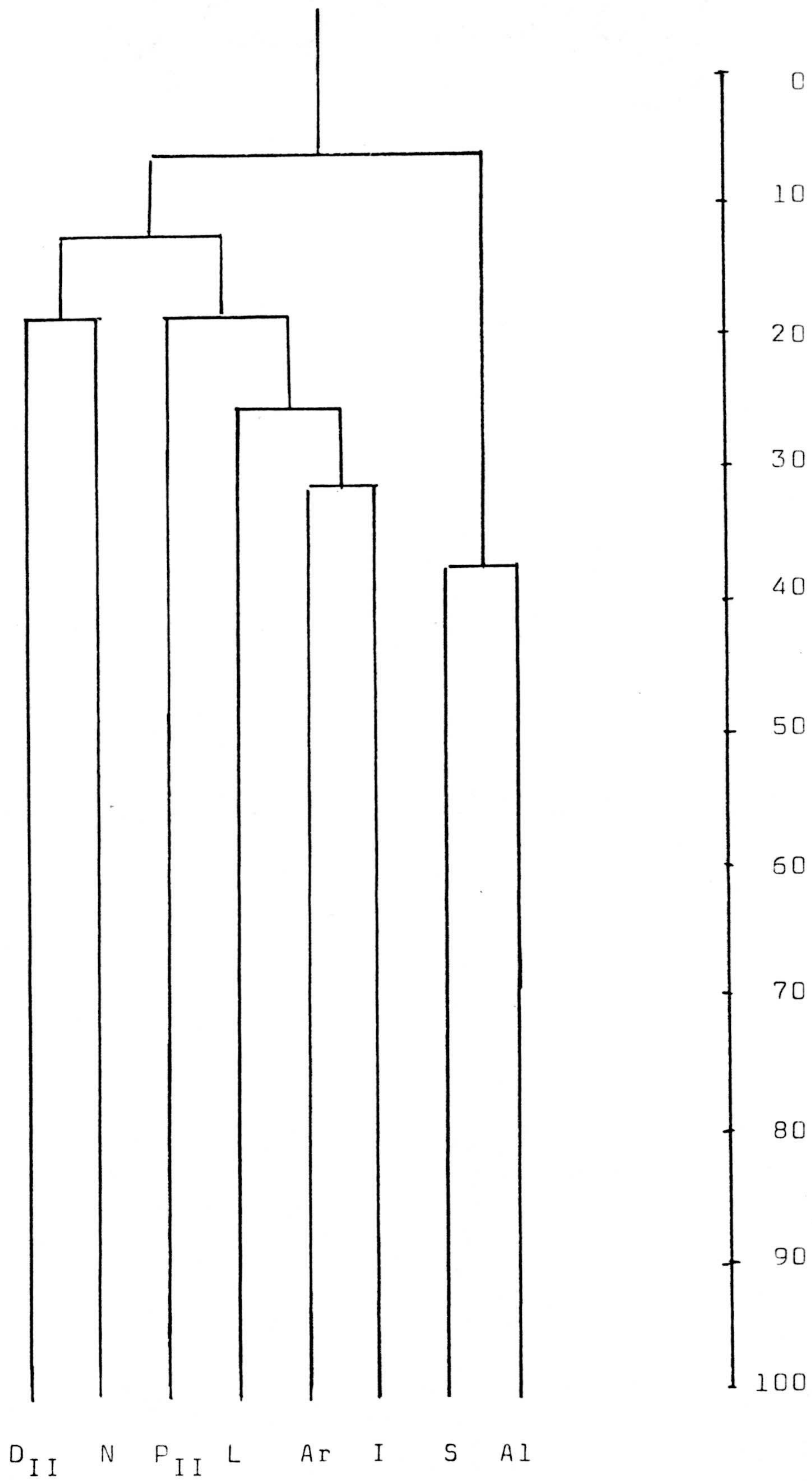




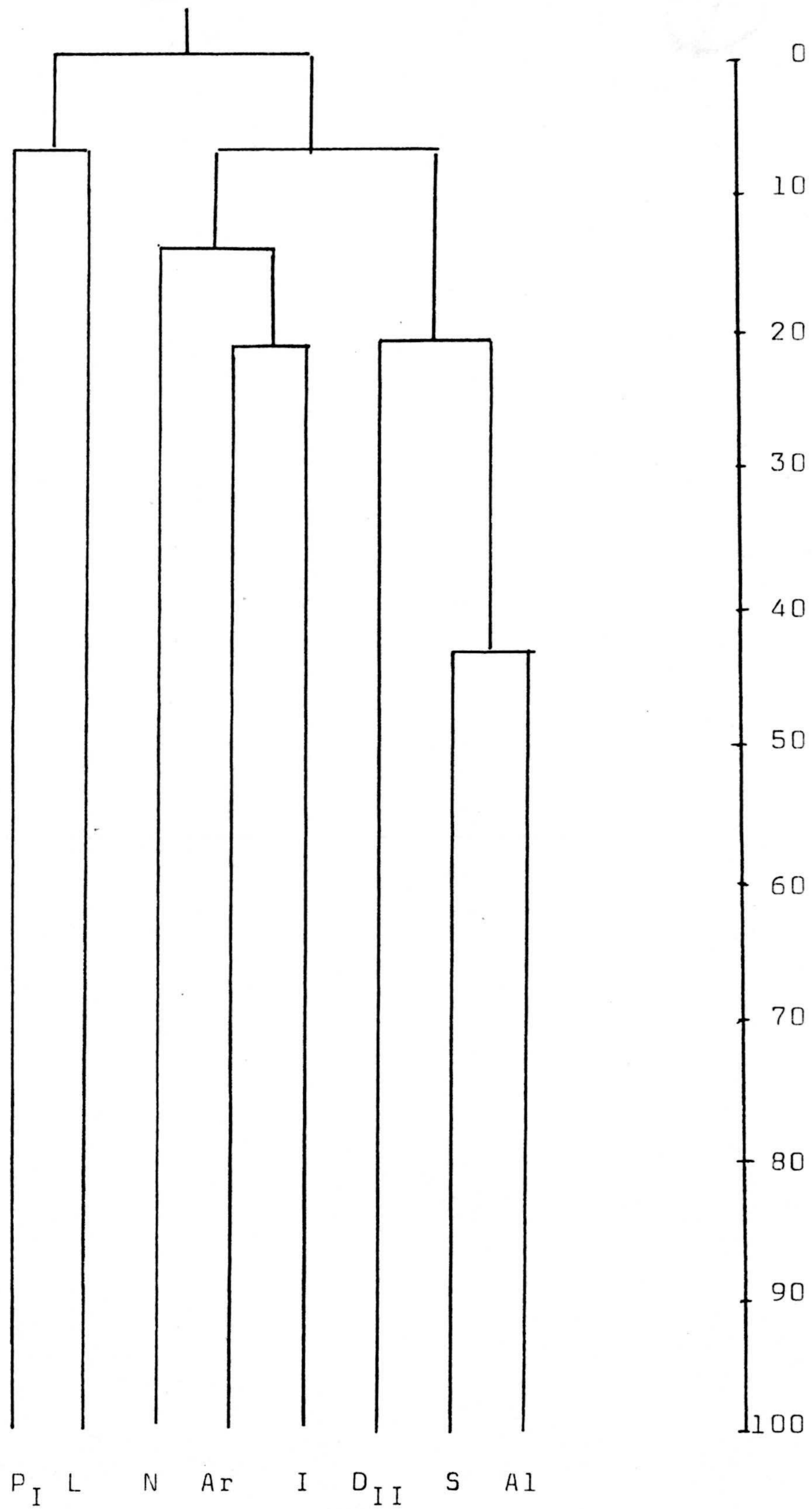
Hipótesis: antepasado primitivo: saudiya.



Hipótesis: antepasado primitivo: arabica.

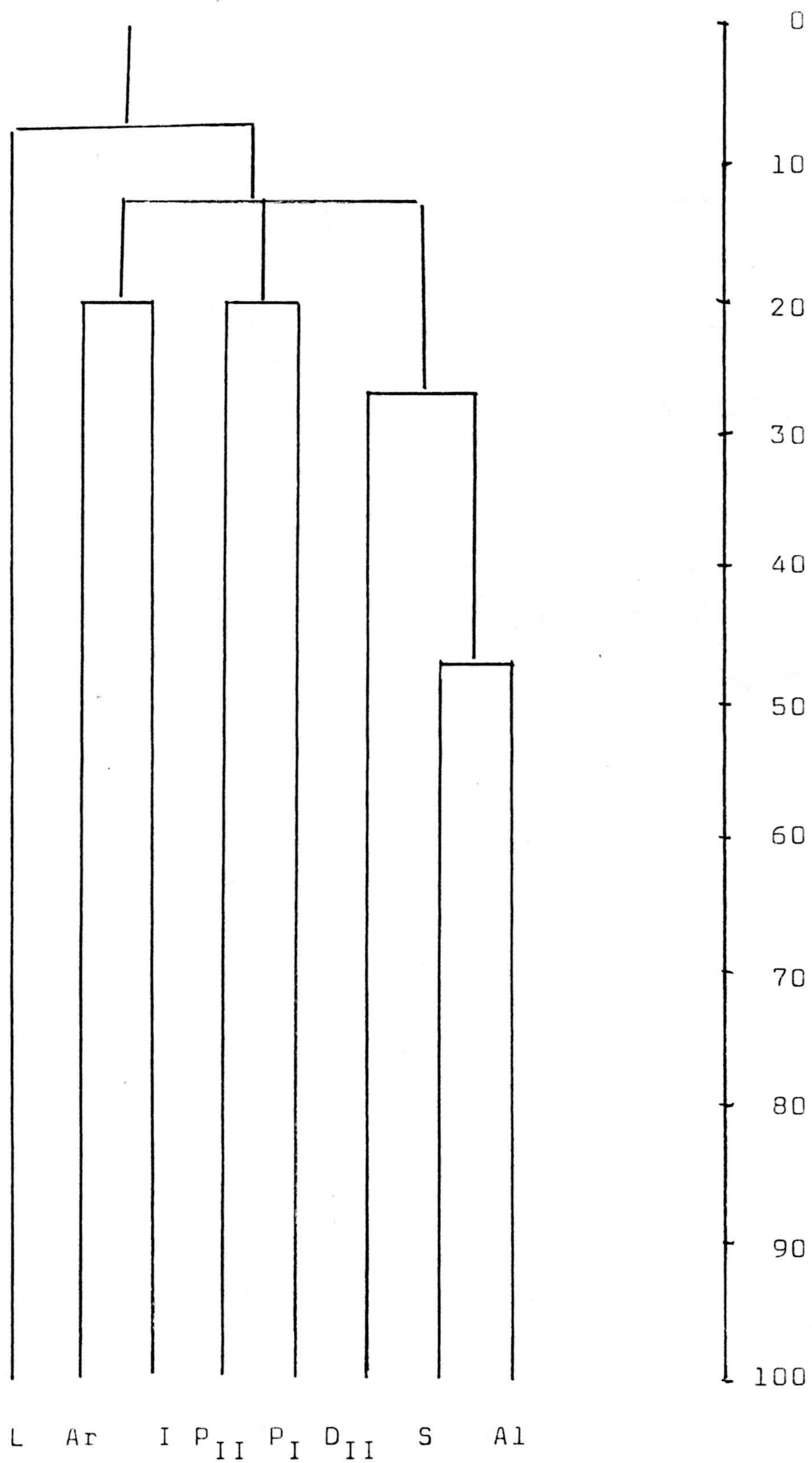


Hipótesis: antepasado primitivo: pelzelni de Berbera



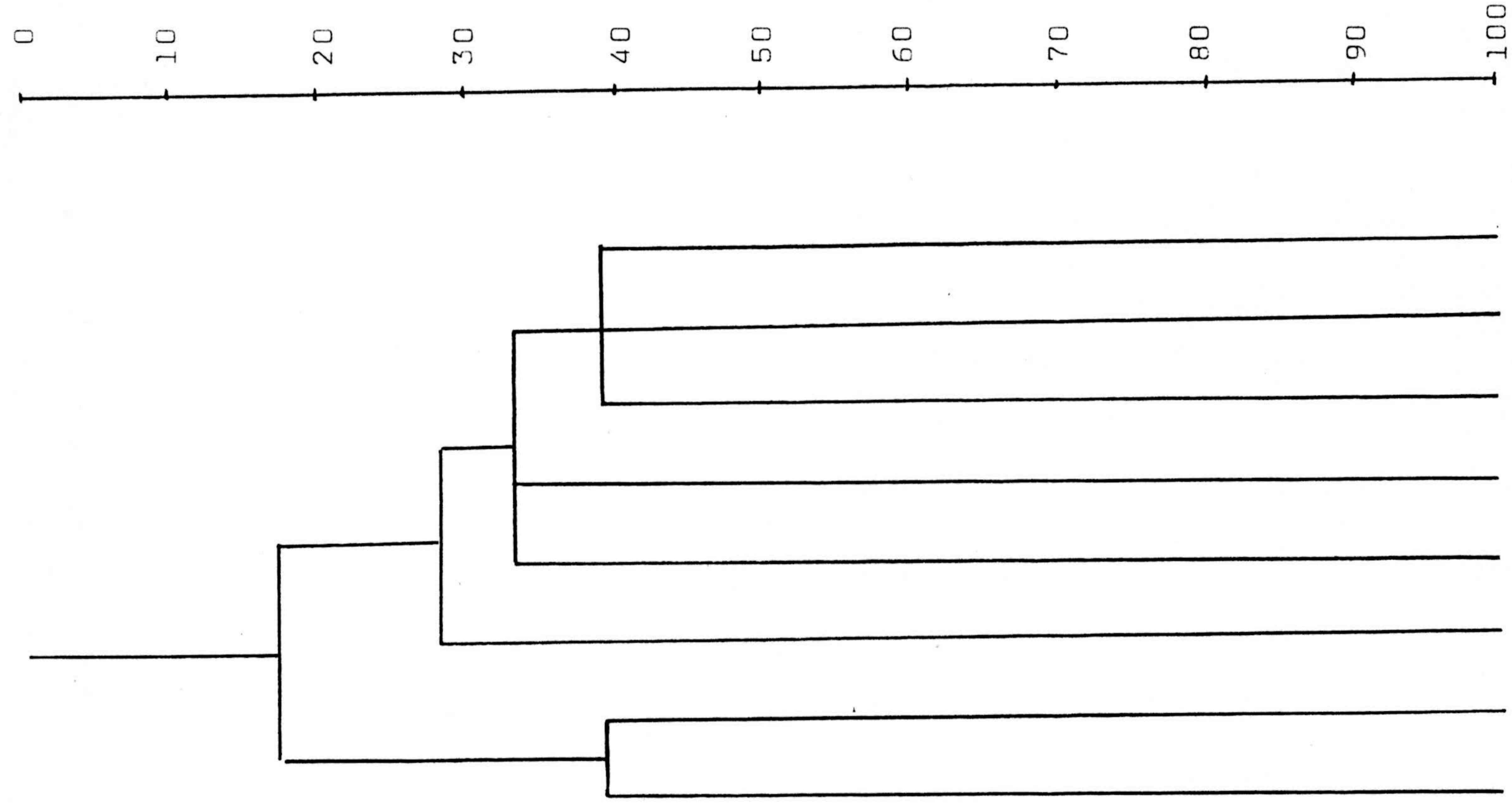
Hipótesis: antepasado primitivo: pelzelni de Danakil



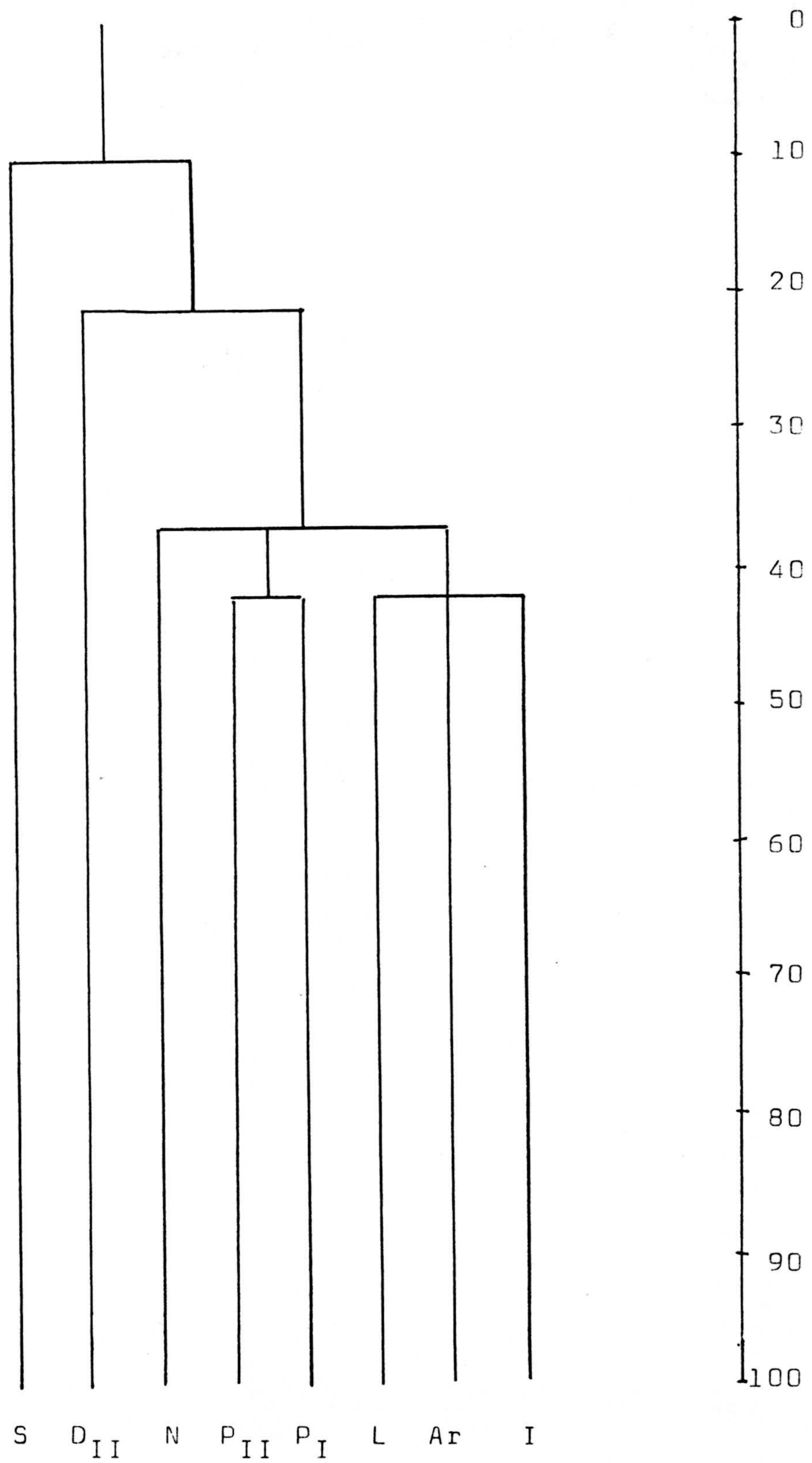


Hipótesis: antepasado primitivo: neglecta.

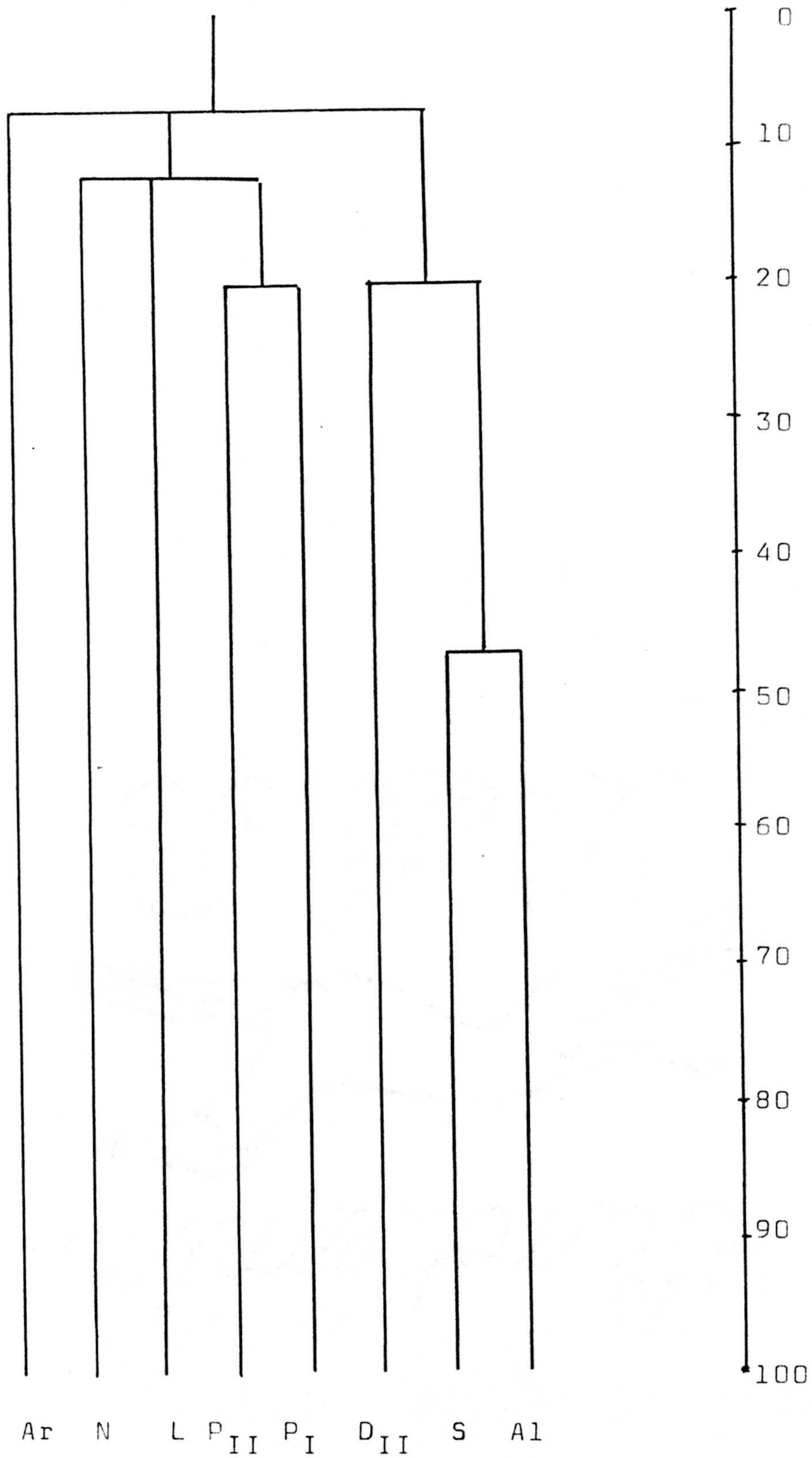




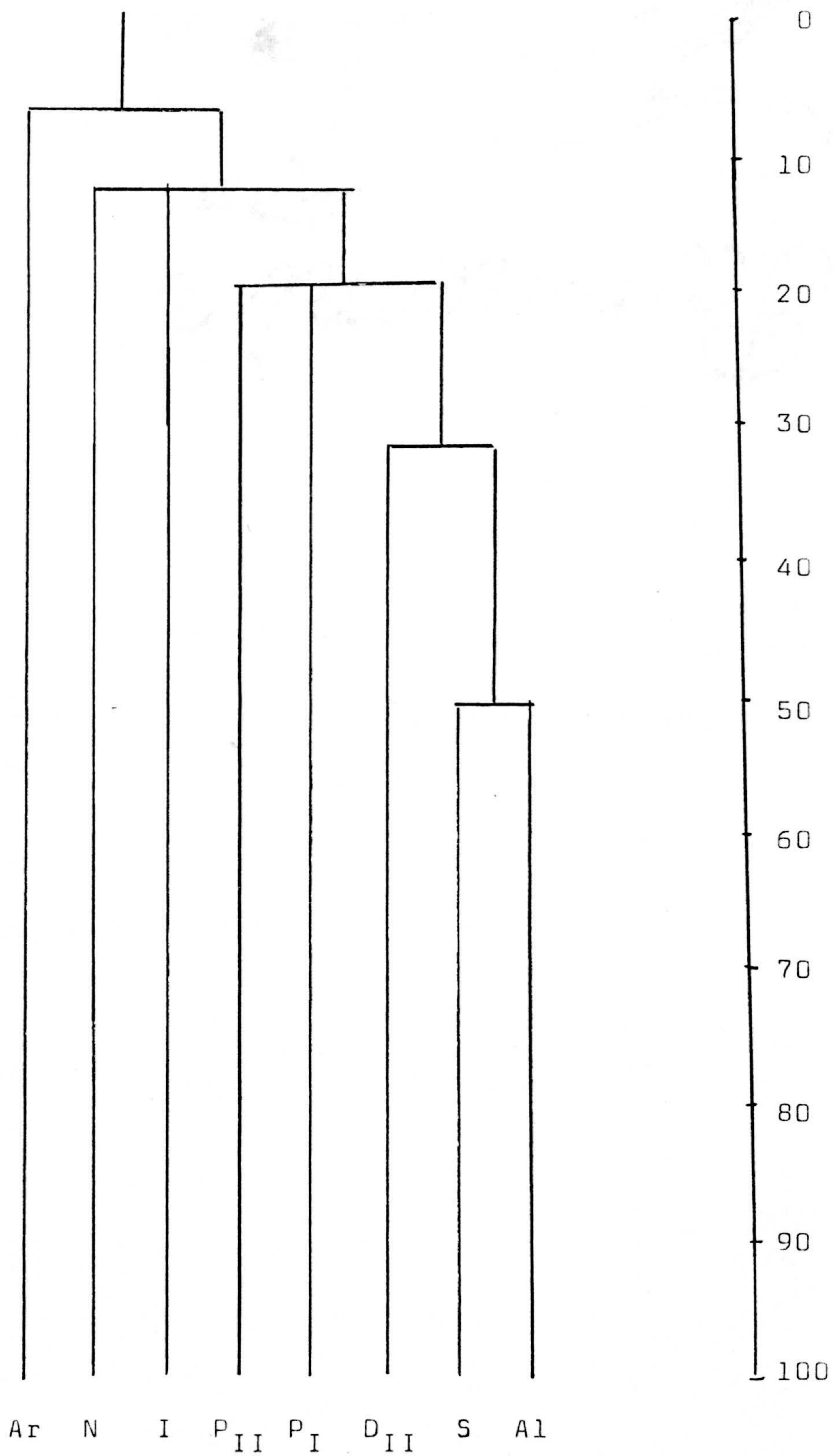
Hipótesis: antepasado primitivo: dorcas de Darfour y Kordofán.



Hipótesis: antepasado primitivo: dorcas procedentes de Rio de Oro, que se encuentran en la actualidad en Almería.



Hipótesis: antepasado primitivo: isabella del Mar Rojo.



Hipótesis: antepasado primitivo: littoralis.

próximos y divergentes desde su base), además de disminuir la longitud desde la espina posterior del palatino al borde anterior de la sutura incisival ( $4^1$ ). Mientras que las gacelas de Río de Oro aumentan en la separación a la mitad de los cuernos ( $9^2$ ) y la distancia a que ésta se encuentra de puntas ( $10^2$ ) (cuernos lirados).

En la Fig. 8 se presentan los cladogramas elaborados bajo las hipótesis de que cada una de las poblaciones fuera la primitiva. En todos los casos, las gacelas procedentes de Río de Oro han resultado ser el "grupo hermano" de saudiya, de una manera muy clara. De igual forma, isabella arabica y littoralis aparecen con frecuencia formando también un "grupo hermano", o al menos muy próximas entre sí. Las gacelas dorcas del Hoggar y al norte se mantienen muy próximas a las gacelas procedentes de Río de Oro y a saudiya; mientras que, por otra parte, las gacelas pelzelni de Danakil forman con frecuencia un "grupo hermano" con las de Berbera.

En general podemos apreciar en los cladogramas de la Fig. 8, que bajo cualquier hipótesis, las gacelas procedentes del Río de Oro, saudiya y las dorcas del Hoggar y norte aparecen en diferente línea evolutiva que littoralis, isabella y arabica, teniendo los restantes OTUS unas relaciones mutuas bastante variables.

## CONCLUSIONES

En lo que se refiere a la situación taxonómica de littoralis e isabella, ante la disparidad de criterios (Groves 1969, Lange 1972), optamos por analizar ambos taxones por separado, y tanto bajo las perspectivas del análisis factorial como del análisis cladístico, obtuvimos escasa diferenciación entre estas dos pretendidas subespecies, lo que nos hace pensar que se trata simplemente de morfos con distinta representación cuantitativa en las dos áreas, o puede incluso tratarse tan sólo de expresiones fenotípicas del mismo acervo genético. Hemos decidido, pues, agrupar a ambas poblaciones bajo la subespecie isabella.

Estas gacelas que habitan en una zona de subdesierto y que se adentran en el desierto de Nubia, están bien separadas del resto de las poblaciones de G. dorcas por las barreras geográficas del Nilo y las altas Mesetas de Etiopía.

En cuanto a las gacelas pelzelni de Eritrea y Somalia, que aunque mantenidas en la misma subespecie, eran tratadas en la literatura como relativamente diferenciadas (Groves 1969). En nuestro caso no nos fue posible diferenciarlas bajo ningún criterio, lo que por otra parte sería de esperar a la vista de que no existe ninguna barrera geográfica entre las localidades de procedencia (Danakil y Berbera),

estando por otra parte separadas de las restantes dorcas por las altas Mesetas de Etiopía.

En cuanto a la alta variabilidad de pelzelni, habitantes de zonas más húmedas que el resto de las dorcas, es imaginable que esté expresando, al contrario que la especialización de los restantes miembros de la especie, una situación similar a las dorcas primitivas que habitaban el Sahara antes que el proceso de desecación le llevara a ser el desierto que hoy es, presumiblemente manteniendo la morfología del antepasado primitivo.

En lo que se refiere a la relación de pelzelni con la subespecie más cercana (isabella), no hay duda en nuestros análisis de su diferenciación según caracteres craneales.

La gran similitud encontrada entre las gacelas procedentes del norte del Hoggar y las que proceden de Darfur y Kordofan, a pesar de la gran distancia geográfica que las separa, se explica siguiéndolo la hipótesis de Cooke (1963) sobre la existencia de tres corredores transaharianos, a través de los cuales la fauna podría atravesar el Sahara, siendo uno de ellos el que conectaría el subdesierto de Berbería y meseta del Tademait al norte, con los montes del Hoggar y Tibesti en el centro y montes de Darfur en el sur. De esta manera, las gacelas establecidas en las umbrías de las montañas enviarían sus excedentes a través del

corredor, el resultado es poblaciones bastante homogéneas de norte a sur.

No obstante es posible diferenciar ambas poblaciones, por lo que mantenemos el nombre de dorcas para las poblaciones de latitud más al norte del Hoggar, y reunir bajo el apelativo osiris a las situadas más al sur, desde el Hoggar hasta Darfur y Kordofan, incluida neglecta. Ambas poblaciones (las situadas al norte del Hoggar y las que proceden del sur del Hoggar) se encuentran separadas por los grandes ergs del norte del Sahara.

Por otra parte, la alta semejanza encontrada entre isabella y arabica, quienes además se sitúan en la misma línea evolutiva, nos decide a situar a la segunda como subespecie de dorcas en lugar de subespecie de gazella, como habitualmente viene clasificándose (Groves y Harrison 1967, Lange 1972, Rostron 1972).

En cuanto al alto grado de variación observado en arabica, de amplitud similar a pelzelni, es quizás interesante destacar la presencia de ambos taxones en los hábitats menos desérticos del ámbito total aquí considerado, pudiéndose aplicar posiblemente las consideraciones que arriba apuntábamos para la subespecie pelzelni.

La separación entre saudiya y arabica se explica por la adaptación a ambiente más desértico de la primera en con-



traste con la segunda, que habita zonas más húmedas (Fig. 9).

Las gacelas mantenidas en Almería, originarias de Río de Oro, presentan enorme similitud con saudiya bajo todos los prismas analizados, lo que puede explicarse en base a evolución paralela como consecuencia a adaptación a ambiente sumamente desértico. Aquí mantendremos bajo la denominación subespecífica dorcas a las gacelas procedentes de Río de Oro, así como a las que se distribuyen por toda la costa norte del Sahara, donde no encuentran ninguna barrera al trasvase de genes.

Como conclusión general, presentamos un mapa en la Fig. 9, donde se representan los biotopos característicos del norte de África y de la Península Arábiga, así como la distribución que adjudicamos a las distintas subespecies de G. dorcas finalmente admitidas por nosotros.

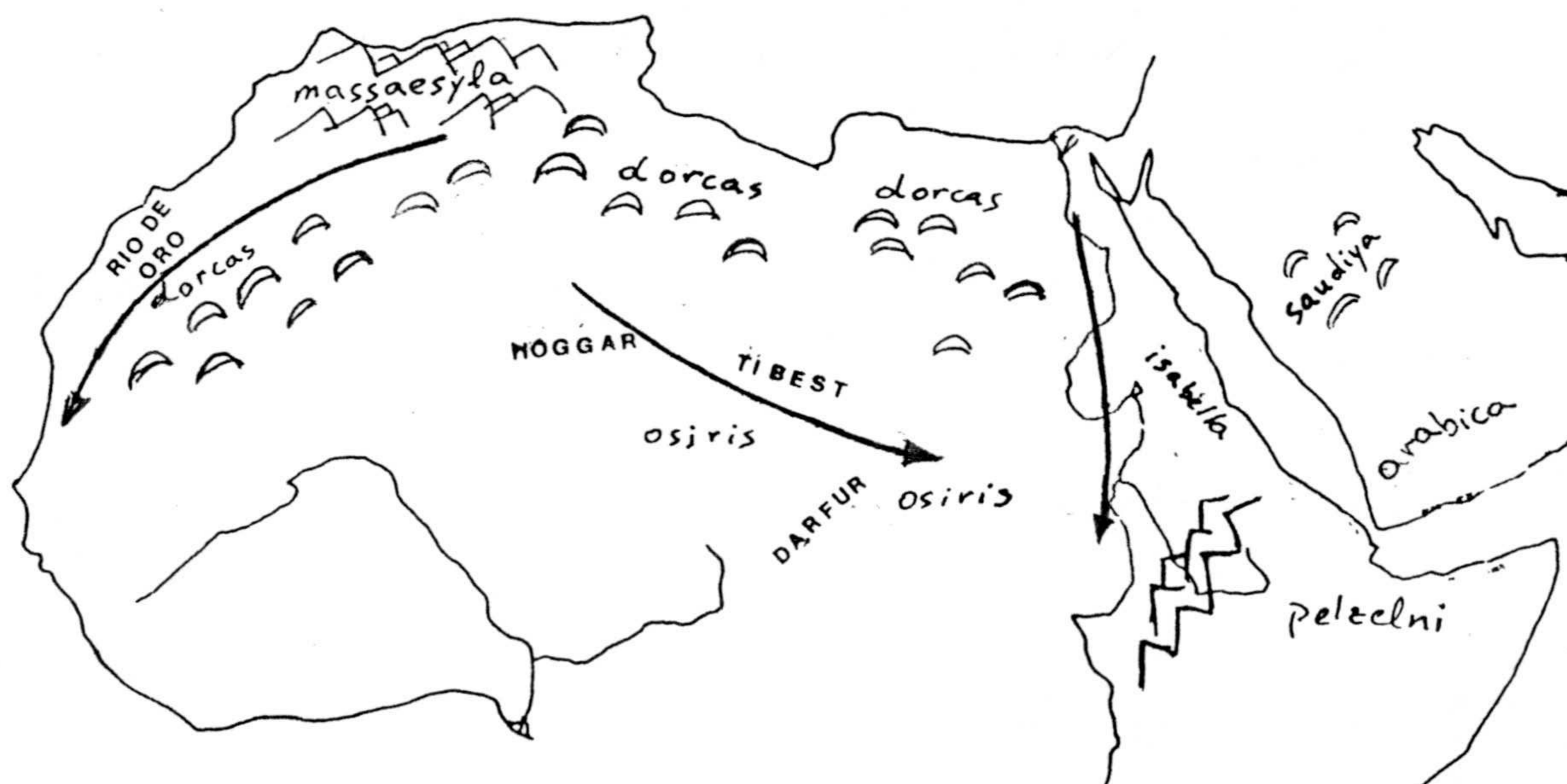
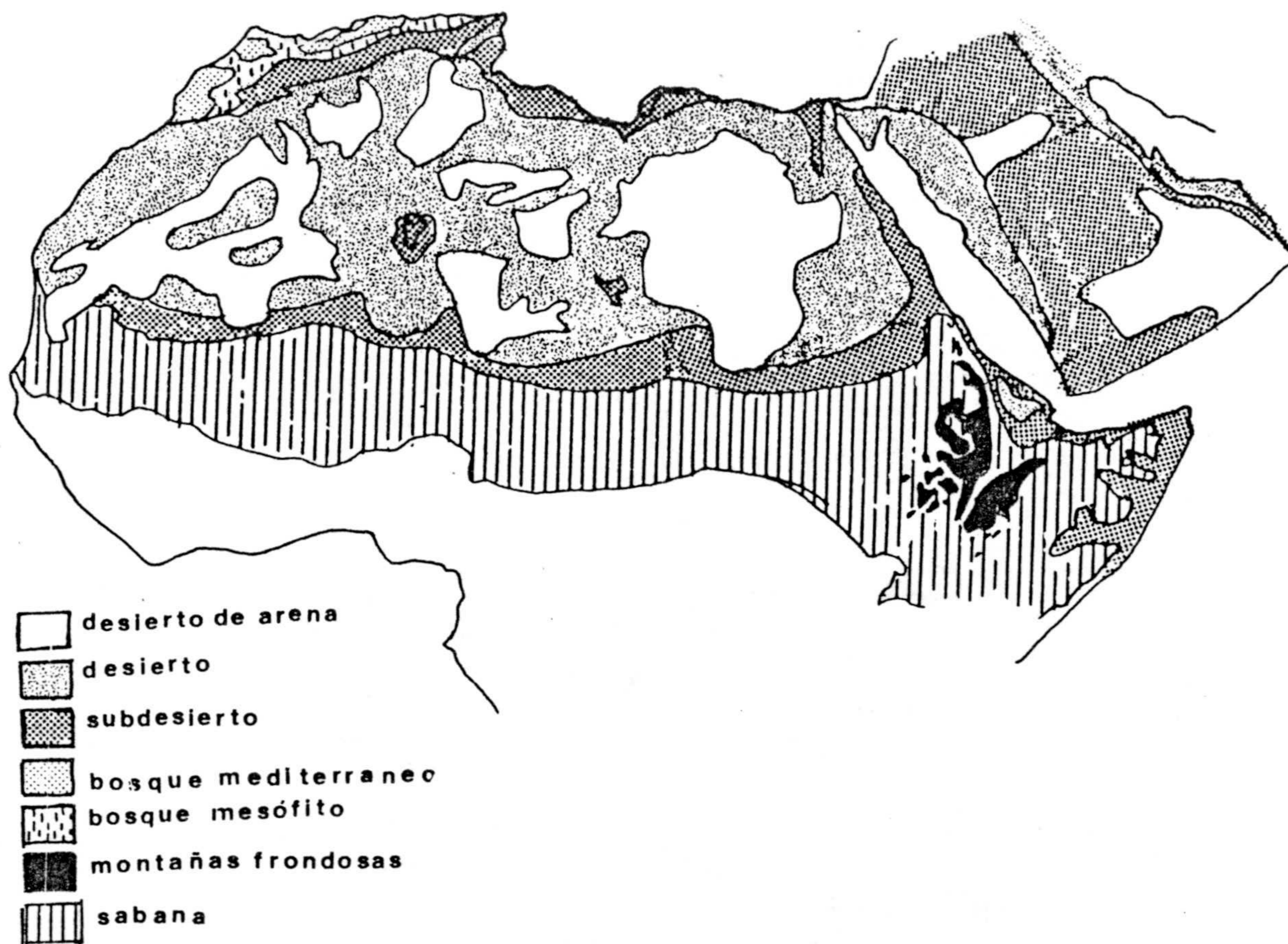


Fig. 9. Representación de los biotopos del Norte de Africa (Cooke 1963) y Península de Arabia (Polunin 1960). En la parte inferior se presenta una hipótesis de distribución geográfica de las subespecies de G. dorcas en esta área.

## REPRODUCCIÓN

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	73
Métodos y Resultados .....	97
Apareamiento .....	97
Gestación .....	102
Parto .....	104
Crecimiento .....	112
Conclusiones .....	121

## INTRODUCCIÓN

Los ungulados han constituido desde el origen de nuestra especie la presa más apetecida. Y buena parte de nuestra biología, conducta y estructura social pueden explicarse como adaptaciones individuales y sociales a la caza de ungulados. El primer animal doméstico, el perro o lobo, lo fué, con toda seguridad, para ayudarlo en esta caza en una etapa paleolítica y los siguientes animales domésticos (cabra y oveja y con posterioridad el vacuno) lo fueron muy iniciado el Neolítico y son, desde entonces hasta hoy día, la despensa de la humanidad, proveyéndonos de carne, leche y derivados, lana y cuero, sin menospreciar su importante papel como animales de carga aún hoy día.

Nuestra situación y la de los ungulados en los ecosistemas terrestres haría esperar esta importante relación trófica, pues parece por el momento la mejor forma de aprovechar la energía solar y la vegetación que de ella se deriva.

El aumento exponencial de la población humana mundial obliga a dedicar nuestra atención a estas fuentes de proteínas. En otras palabras, una cosa es cierta, la producción debe incrementar enormemente y tal expansión tiene que ser tanto a base de aumentar el número de especies domesticadas como de profundizar en la reproducción cuantitativa.

Algunas especies de ungulados que hoy son salvajes fueron aparentemente domesticadas en el Egipto del Antiguo Reino (2.500 AC), incluyendo el Addax nasomaculatus, Gazella dorcas, Oryx tao (Zeuner 1963). En Rusia ha habido recientes éxitos en la domesticación de Alces alces (Yazan y Knorre 1964) y es posible que por algún periodo fuera ya anteriormente domesticado. Cautividad y domesticación ha garantizado varias veces la continuidad de especies amenazadas (Lang 1964, en Elaphurus davidianus).

En lo que se refiere ya al ciclo reproductor, puede considerarse que comienza con el apareamiento y termina con el proceso de crianza y podemos considerar que la mayor parte del comportamiento reproductivo ocurre como respuesta a estímulos que tienen su origen en los alrededores al animal y que afectan al organismo a través de los órganos de los sentidos, así, la estimulación táctil de las mamas con el hocico y lengua de las crías desencadena la bajada de la leche y presenta muchos paralelismos en especies diferentes. En la misma línea, el olfateo y estimulación táctil de la vulva por el macho en el cortejo, parece predisponer a la hembra hacia la receptividad sexual, al parecer funcionando, no como un estímulo desencadenando una respuesta, sino influyendo sobre la propia fisiología de la hembra receptora.

La estimulación visual también juega un importante pa-

pel dirigiendo el comportamiento sexual, así pues, el dimorfismo que ocurre en mayor o menor medida en los ungulados podría considerarse que proporciona un estímulo visual para la respuesta reproductiva. Esto es, por ejemplo, evidente en cérvidos, donde a excepción del Ranqifer, las astas están presentes solamente en el macho y cumplen función reproductora en la competición de machos por hembras.

Es evidente que la comunicación olfativa es fundamental en la estimulación de la respuesta reproductiva en muchas especies de ungulados (Hart et al. 1946, Marshall 1956, Parkes 1960, Parkes y Bruce 1961). Por ejemplo, la pauta conocida como "flehmen", siguiendo a Schneider (1930), es una respuesta refleja a la olfacción genital exhibida por la mayoría de los machos de ungulados. Sólo los machos que realizan flehmen pueden detectar los materiales no volátiles de atracción sexual, actuando sobre la parte posterior del órgano vomeronasal, que es donde se encuentra el epitelio sensorial (Ladewig y Hart 1981). Aunque es conocido que una extensa variedad de olores pueden inducir el reflejo, parece que son las sustancias eliminadas en la orina las específicas para el reflejo, puesto que es casi invariablemente inducida después de que el sujeto ha "olido-saboreado" la orina recientemente vaciada de la hembra. Es conocido que la orina lleva productos hormonales, incluyendo hormonas reproductivas, y es por tanto razonable a-

sumir que el macho reconozca de esta forma la fase del ciclo de estro de la hembra.

Por otra parte, el papel de las feromonas en el comportamiento reproductivo es considerable. Así, en el caso del Antilope cervicapra el macho y la hembra se frotan entre sí, con lo que quedan marcados con los productos emanados de las glándulas cutaneas, aunque esto no es un comportamiento común en Bóvidos (Dubost y Feer 1981). Por otra parte, el macho de Litocranius walleri marca a la hembra con la glándula preorbital en hombro y cadera, ocurriendo también en Anmodorcas clarkei (Leuthold 1978). El significado de este comportamiento es desconocido.

Según Estes (1967) las diferencias olfativas entre Gazella granti y G. thomsoni son las responsables de que no haya cruzamiento entre ambas especies, que viven en simpatria.

El olor tiene también un papel importante en el reconocimiento entre madre y cría.

Comunicación auditiva entre sexos tiene también lugar en una gran cantidad de especies (Tembrok 1963). En el alce los machos y hembras en celo pueden, durante este periodo, convocar al otro por medio de sus mugidos a través de grandes distancias. El bramido de celo del ciervo y gamo ha sido también bastante analizado.

Hoy día se conoce que la estimulación de las gónadas

por el fotoperiodo (horas de luz al día) tiene lugar siguiendo la vía de estimulación hipotálamo-hipófisis. Animales hipofisectomizados no responden a estímulos luz-apareamiento y entran en un estado de anestro (Marshall, 1942). Modernos estudios han demostrado que el estímulo periodo-luz puede funcionar a través de una cantidad absoluta o una cantidad relativa de luz.

Las alteraciones del ambiente, tanto físicas como sociales, pueden tener una profunda influencia en el comportamiento reproductivo. Cambios de este tipo los causan el transporte de un lugar a otro, sobre todo afectando al comportamiento reproductivo de los machos. Es conocido que el transporte de animales domésticos puede reducir inmediatamente la actividad sexual del sujeto, hasta el punto de la impotencia. Esto no es raro observarlo en toros. Por otra parte, cuando la constancia del ambiente está aparentemente asociada con reproducción exhaustiva, incluso ligeras alteraciones ambientales pueden tener un efecto estimulante del comportamiento sexual (Fraser 1968).

Los factores internos que rigen el comportamiento reproductivo son: el sistema nervioso, con su parte central y periférica, y el sistema hormonal. El eje pituitario-gonadal rige en gran parte el comportamiento reproductor y es controlado por la región hipotalámica del cerebro.

El factor experiencia influye también en el comporta-



miento reproductivo, y, tratándose de animales de la alta complejidad nerviosa de los ungulados, el aprendizaje juega un importante papel, bien por imitación del comportamiento de los congéneres, bien por los procesos acierto-error implicados en la relación materno-filial temprana (mamar) o bien mediante otros mecanismos.

Es bien conocido que una extensa variedad de especies limitan su época de reproducción a una determinada estación del año, mientras que otras crían a lo largo de todo él. Cuando la estación de cría es muy limitada, se intensifica la conducta de apareamiento, manifestándose muy llamativamente en ungulados durante el celo. En el otro extremo de la escala nos encontramos con especies de ungulados que presentan un periodo continuo de reproducción, este es el caso de Axis porcinus, de Bos taurus y Sus scrofa domésticos y Muntiacus muntjac (Fraser 1968), Gazella granti (Walther 1972), G. gazella (Mendelssohn 1974), aunque las dos últimas presentan máximos estacionales en su periodo de reproducción.

Bodenheimer (1938) observó que algunos animales cautivos sacados de su lugar de origen mantienen el ritmo de cría del lugar original y no el del nuevo ambiente, mientras que otras especies, trasladadas de su lugar de origen, se adaptan rápidamente a las nuevas condiciones, tal es el caso de cabras domésticas transportadas desde África tro-

pical al norte de los EE.UU (Parer 1963).

Es ya conocido y así lo apuntó Cloudsley-Thomson en 1961, que la estación de cría en mamíferos depende de las interacciones entre los factores ambientales y los ritmos internos, existiendo especies de apareamiento de días largos (caballos y asnos) y de días cortos (ovejas y cabras) (Amoroso y Marshall 1952) y parece una regla general que, en especies con manifiesta estacionalidad, las que se aparean en días largos son aquellas de periodo de gestación largo: (9-11 meses), mientras que las de apareamiento de días cortos tienen periodo de gestación corto (5-7 meses) (Fraser 1968).

El apareamiento en varias especies tiende a ocurrir en determinados periodos del día. Por ejemplo, las ovejas se aparean principalmente al atardecer y anochecer (Mies y Ramos 1960), aunque el macho permanece sexualmente activo durante todo el día (Robertson y Rakha 1965). En este sentido es la hembra más que el macho quién influye en el carácter crepuscular del apareamiento.

En cuanto a los mismos factores externos, Basírov (1960) observó ya que toros y búfalos expuestos a temperaturas altas durante el verano muestran una marcada reducción de la líbido. El apuntó que la conducta sexual era inhibida en búfalos y reducida en toros cuando la temperatura del aire era de 40-50°C. Estos efectos eran pasajeros, y se res-

tablecía la líbido cuando los animales eran refrescados con agua. Por otra parte, las bajas temperaturas parecen tener el efecto de incrementar el comportamiento sexual de ciertos ungulados (Dutt y Bush 1955).

El clima como un conjunto y su efecto sobre la disponibilidad alimenticia ejerce pues considerables influencias en el comportamiento reproductivo de muchos ungulados, y así, a través del continente africano la estación de cría de ungulados nativos varía usualmente de acuerdo con los cambios climáticos y sus efectos sobre el pasto y la nutrición, ocurriendo la época de nacimientos a menudo durante la estación de lluvias (Talbot et al. 1965). Estos autores señalan que pequeños ungulados tales como el dic-dic, duiquero y raficero común, crían dos veces al año, mientras que ungulados mayores, tales como el facóquero, impala, ñu y cudu crían, solamente una vez al año.

A este respecto es interesante la observación de Dasmann y Mossman (1962): en que el impala viviendo en Kenia con dos épocas de lluvias se reproduce a lo largo del año, mientras que en Rodesia, con una sola época de lluvias, la reproducción del impala está limitada a un corto periodo.

El reconocimiento y la detección del ciclo ovárico ha hecho posible el importante descubrimiento de que en muchos casos los ovarios pueden experimentar estro sin que el sujeto muestre signos de celo.

En varias especies está claro que aunque estímulos oculares y auditivos producidos por el macho pueden contribuir a inducción del estro (Schinckel 1954a, b), es en ungulados el olor del macho el principal factor inductor, aunque en una variedad de especies de ungulados puede desencadenarse también por medio de estimulación táctil de la zona genital, la que es evidente en las actividades del macho husmeando, presionando el hocico y lamiendo la región perineal de la hembra durante el precoito (Geist 1963, Walther 1964b, 1965, Buchner y Schloeth 1965, Estes 1967, Fraser 1968, Irby 1979).

Parece pues que la inducción del estro en varios ungulados se debe no sólo a una estimulación endógena sino también a otras de tipo exógeno, que actúan a través de diversos canales sensoriales.

Hemos de destacar que la estimulación social afecta solamente a la sincronización de los sexos en el comportamiento del celo, sin influir en aumentar la fertilidad del grupo, tal como observó Stratman y Self (1961) en el cerdo.

La mayoría de las observaciones en este contexto sugieren que los machos de ungulados inician el comportamiento precopulatorio solamente cuando las hembras muestran signos de estro incipiente, al parecer detectado por el macho olfativamente al realizar el flehmen. Sin embargo el frecuente chequeo por el macho de muchas hembras en un reba-

ño podría proporcionar un estímulo específico hacia ellas para la inducción final del estro, una vez que la hembra haya alcanzado las condiciones físicas necesarias para la ovulación. Por otra parte, es bien conocido que estro puede ocurrir espontáneamente sin estimulación específica por el macho, tal es el caso de hembras mantenidas en aislamiento. Por tanto, el posible papel del macho desencadenando o facilitando el estro no está completamente claro (Leuthold 1977).

Ya que la completa involución del útero requiere varias semanas después del parto en todos los mamíferos, sería de esperar que existiera a continuación un periodo de descanso reproductivo antes del nuevo periodo de celo. No obstante esto es cierto solamente en algunas especies, siendo frecuente un celo postparto, como es el caso en Traulus javanicus a las 24 horas del parto (Davis 1965), Camelus bactrianus, a los 1 a 3 días después del parto (Eckstein y Zuckerman 1956), Equus caballus, a los 9 días (varios autores), Equus burchelli, a los 18 días (Wackernagel 1965), Redunca fulvorufula, a las 2-4 semanas (Irby 1979).

La mayor dificultad con que se encuentran los ungulados a la hora de aparearse es el hecho de que apareamiento requiere proximidad mutua, más de la que normalmente toleran en situaciones no reproductivas. Una variedad de mecanismos de comportamiento sirve para superar esta dificultad

y asegurar que el apareamiento pueda tener lugar sucesivamente y de forma ordenada.

En cualquier especie, la secuencia de acontecimientos que llevan a la cópula puede variar extensamente, dependiendo de las circunstancias y de las características de los individuos. Si la hembra está aún relativamente lejos del culmen del estro, el cortejo puede ser largo y con muchos elementos de comportamiento diferentes, mostrados en secuencia irregular. Si, por el contrario la hembra está en el ápice del celo, el apareamiento puede tener lugar en el primer encuentro con el macho con sólo unos pocos preliminares.

En contraste con vertebrados inferiores, no se da en ungulados una secuencia fija de interacciones macho-hembra en el comportamiento de cortejo. Los machos disponen de varias pautas alternativas para cada momento, aunque ciertos elementos pueden ocurrir con mayor frecuencia en un estado que en otro y su secuencia no está estrictamente determinada (Buchner y Schloeth 1965). Así mismo, la hembra puede responder de varias formas a una determinada señal comunicativa producida por el macho.

En los ungulados, como en la mayoría de los mamíferos, los machos juegan un papel más activo en el comportamiento sexual que las hembras. El primer paso consiste en la localización e identificación de la hembra en estro. A me

nudo el macho se aproxima y olfateando la vulva induce a la hembra a orinar. Con alguna excepción (Elephas, Loxodonta, Alcelaphus y Damaliscus, según Estes 1972) todos los machos de ungulados muestran el comportamiento denominado "flehmen" por Schneider (1930), que consiste en que después de probar la orina, el macho deja su cabeza en posición horizontal o por encima de la horizontal y, con la boca entreabierta, aparta los labios y retrae el labio superior en forma característica.

Aunque "flehmen" es un comportamiento básicamente de machos, realizado para oler la orina de la hembra, también lo muestran en ocasiones las hembras y los jóvenes de ambos sexos y puede ser provocado por otros olores (Dagg y Taub 1970, Dubost y Feer 1981).

Realizado ya el "flehmen", el macho puede perder el interés por la hembra si no estuviera en estro, o puede por el contrario continuar con el cortejo.

El comportamiento de cortejo tiende a consistir en una mezcla de elementos débilmente agresivos y no agresivos, no siempre claramente separables. El primer estado del comportamiento de cortejo de muchos ungulados y particularmente de Gazellidae es el paseo de apareamiento, en el cual el macho sigue a la hembra a corta distancia, bien a paso lento, bien rápido u ocasionalmente al galope, dependiendo del grado de receptividad de la hembra.



El apartamiento de la hembra es interpretado por Walther como una huida ritualizada en respuesta a la agresión del macho, y probablemente sirve para sincronizar la pareja y llevar a la hembra a la postura adecuada para el apareamiento.

Aunque en otras especies el paseo de apareamiento puede ser menos ritualizado, consistiendo a veces simplemente en que el macho sigue de cerca a la hembra. También se da con frecuencia otra conducta altamente ritualizada, el "laufschiag" (Walther 1958, 1964b, 1965, 1974, 1978b), que consiste en que situado el macho detrás de la hembra o lateralmente respecto a ella, estira la pata anterior bajo los cuartos traseros de ella, llegando o no a tocarla suavemente con el pie en el anca. Al tiempo que se emiten las correspondientes señales visuales y táctiles de cortejo, el macho suele acompañarlas a menudo de sonidos más o menos variados.

Estudios en ungulados domésticos indican que durante el estro el comportamiento de la hembra es marcadamente diferente del mostrado en condiciones normales (Fraser 1968). El mayor cambio en su conducta consiste en reducir la tendencia a huir del macho adulto, mientras que en condiciones normales tratará de evadir la proximidad de éste, siendo más tolerante durante el estro e invitando incluso a la cópula (Leuthold 1977, Dubost y Feer 1981).



Una vez que el macho y la hembra están suficientemente coordinados, la cópula puede variar en duración, dependiendo de la estructura y movilidad del pene. En bóvidos una serie de montas son requeridas antes de la introducción. El coito es muy breve, consistiendo en un simple empujón fuerte con la pelvis, después del cual el macho se desmonta rápidamente. En otros ungulados, particularmente de pene musculoso, puede ser necesaria sólo una monta.

Después del coito, la mayoría de los ungulados muestran un periodo de descanso de duración variable, periodo en que pueden alimentarse, tumbarse o simplemente permanecer de pie.

Cuando el parto es inminente, muchos animales se separan del grupo principal y seleccionan un lugar determinado. Esto parece ser casi universal entre ungulados gregarios, incluyendo especies domésticas (Fraser 1968), no obstante se presentan algunas excepciones, por ejemplo, las cebras de llanura pueden parir en presencia de su grupo familiar o, al menos, del macho (Klingel y Klingel 1966, Klingel 1969). Sin embargo, durante los días que suceden al parto la hembra es muy agresiva con las demás, incluyendo los miembros del grupo, y previene cualquier contacto con el potro. Este comportamiento puede considerarse funcionalmente como equivalente a aislamiento. Los elefantes también paren en presencia de su grupo familiar (Sikes 1971, Douglas-Hamil-

ton 1972). Como en cebra, esto está probablemente relacionado con la existencia de una unidad familiar estable y con el comportamiento de defensa comunal (Leuthold 1977).

El aislamiento que las propias hembras preñadas realizan respecto a los congéneres previo al parto va a menudo acompañado por la preferencia de otro tipo de habitat del que es usual y son numerosas las especies en que la hembra en estos momentos tiende a ocultarse en zonas de hierba alta y arbustos (alcelafos, Gosling 1969; impala, Jarman 1976; las gacelas de Grant y de Thomson, Estes 1967).

El aislamiento que precede al parto frecuentemente está relacionado con el incremento de agresividad hacia hijos del parto anterior. A veces esta hostilidad es transitoria y se vuelven a establecer las relaciones materno-filiales tras el parto. Si el recién nacido muere pronto, la asociación entre la madre y el hijo anterior se restablecerá más fácilmente, y es el caso en ciervos que los jóvenes pueden volver a mamar (Lent 1974). Esta observación ha sido también comunicada por Talbot y Talbot (1963) para el ñu azul, por Walther (1964a) para el sitatunga y por von Richter (1971a, b) para el ñu negro.

Es conocido que adrenalina puede bloquear las acciones de oxitocina y es libremente producida por el sujeto despierto (Cannon 1953). Hay lógicos fundamentos para creer que el parto puede postponerse desde un momento de ambien-

te desfavorable a otro más favorable (Fraser 1968).

No hay duda de que la mayoría de los partos ocurren en animales domésticos durante las horas de oscuridad más que en el resto del día. El 80% de las yeguas paren en la noche, y la experiencia sugiere que pueden ser capaces de retrasar el parto si hay inquietud. La mayoría de las vacas también paren durante la noche más que de día, al igual que las ovejas (Fraser 1968).

En el ñu del Crater Ngorongoro la mayoría de los partos ocurren en la mañana (Estes 1966), mientras que en las cercanas llanuras del Serengeti, la mayoría de los partos tienen lugar en la noche y algunos por la mañana temprano. Esta divergencia puede estar en relación con las diferencias en las pautas de predación que prevalecen en las dos áreas (Watson 1969).

La situación no es tan clara como a primera vista parece, ya que el impala habitando las mismas llanuras del Serengeti presenta el máximo en el número de partos cerca del mediodía, situación que se da también en cautividad en el Parque Zoológico de Hannover (Jarman 1976).

La posición adoptada para el parto parece ser específica de grupo o especie. Los suidos, équidos y bóvidos generalmente se tumban de lado (Frädrich 1967, Klingel y Klingel 1966), mientras que algunos de los grandes ungulados paren de pie, como es el caso del elefante (Lang 1967, Leu

thold y Leuthold 1975) y de la girafa (Hediger 1961).

La mayoría de los bóvidos se tumban durante al menos parte del parto, cambiando a menudo de posición de un lado a otro, poniéndose de pie en el momento antes del propio nacimiento de forma que el joven caiga al suelo. Durante la expulsión puede haber convulsiones de todo el cuerpo y dar fuertes coces al aire con las patas traseras, tal como ha descrito con detalle Walther (1965, 1968) para gacelas de Grant.

En la mayoría de los ungulados, particularmente aquellos de parto simple, el principal obstáculo en el curso del parto es el pasar la cabeza de la cría a través de la abertura. Una vez ha salido la cabeza, el tiempo de parto suele ser corto.

Tras el parto suele haber un corto periodo de reposo, que puede incluso comenzar cuando la cría tiene aún las patas traseras en el vientre de la madre.

Poco después de haber nacido, la cría intenta levantarse, lo que consigue con facilidad por ejemplo el ñu, en que el joven puede pasear y correr a los 10 minutos e incluso a menos tiempo del parto (Talbot y Talbot 1963, Estes 1966). Igualmente precoz parece ser la gacela de Grant, en que la cría mama y puede andar a los 20 minutos de nacer (Walther 1965).

Inmediatamente después del parto comienza la madre a

lamer al hijo, empezando por la zona de la cabeza y tendiendo gradualmente a concentrar la madre su atención en la región anogenital de la cría, mientras ésta mama. El lamer además de la función de limpiar al hijo de la membrana amniótica, fluidos y mucosidades, tiene también la función adicional de estimular la urinación y la actividad general del recién nacido. Para la mayoría de los ungulados es vital ponerse de pie y medir la coordinación muscular en un corto tiempo. Si el recién nacido no hace intentos de ponerse en pie, tras estimularle al lamerle, la madre le empuja con hocico y pezuñas, induciéndole a menudo a moverse. Así, Leuthold y Leuthold (1975) informan de lo habitual de este comportamiento en elefantes, en quienes por razones anatómicas es imposible lamer al hijo, por lo que han de recurrir a la estimulación mecánica con colmillos, trompa y pezuñas.

Después de la eliminación de la placenta y demás membranas del parto, muchos ungulados se ocupan de la eliminación de este material del sitio del parto mediante su ingestión. Cuando este material comienza a salir por la vulva, las hembras vuelven su cabeza y cuello y tomándolo con la boca jalan para extraerlo y a continuación lo ingieren (Leuthold 1977). Como resultado no persiste ningún indicio del parto al poco tiempo de producido éste, disminuyendo el riesgo de atracción de predadores por el olor de

estos productos.

Este comportamiento es el normal en la mayoría de las hembras de bóvidos y ha sido también observado en jirafas (Hediger 1961). Otras especies, como la yegua (Fraser 1968), y la cebra (Hassenberg 1971, Klingel 1972), no comen placenta y membrana corioalantoidea.

Las especies en que las hembras comen la placenta, generalmente mantienen a sus crías cerca del sitio del parto, al menos por algunos días, mientras que las especies de ungulados cuyas hembras no consumen su placenta y membranas fetales suelen dirigir a sus crías prontamente fuera del lugar del parto (Fraser 1968). Futuros estudios de este aspecto de la reproducción podrían ayudar a corroborar o desmentir esta generalización.

La mayoría de los ungulados producen recién nacidos muy vulnerables en un medio con predadores, y es precisamente en el momento del parto cuando la cría es vulnerable al máximo. Como posible protección contra esto, en algunos casos el parto tiene lugar durante la noche y el joven es ya activo y muy móvil a la mañana siguiente. En otros casos los partos se concentran en el tiempo, impidiendo al posible predador consumir muchas crías en el corto periodo de máxima vulnerabilidad. Así, al parecer como mecanismo de concentración de partos en el tiempo, encontramos que las yeguas emparejadas tempranamente en la estación

de celo presentan a menudo un periodo de gestación más largo que aquellas que se emparejan al final de la estación (Fraser 1968), con lo que los nacimientos ocurrirán cercanos en el tiempo. Ya en 1860 Hammond (en Fraser 1968) presentó datos que muestran que, independientemente de la estación de apareamiento, hay también una estación de partos, la cual no está totalmente determinada por el periodo de gestación típico de la especie.

En relación con esto, hay evidencia de que en el ñu de Africa Oriental el máximo de frecuencia de partos se da en el tiempo en forma flexible, dependiendo de las condiciones climáticas (Watson 1966) y aunque la época de celo tiene lugar durante abril y mayo, la sincronización en la producción de crías es muy marcada. Este fenómeno podría quizás generalizarse a las especies de ungulados sujetos a fuerte predación.

El recién nacido intentará mamar inmediatamente después de ponerse de pie y dar sus primeros pasos, y parece ya desde un principio dirigir su búsqueda a zonas concretas del cuerpo de la madre, y aunque suelen hacerlo indistintamente en la zona de unión de las patas anteriores o posteriores con el tronco, eventualmente, por medio de aciertos y errores, encontrarán la ubre, aprendiendo rápidamente el camino apropiado.

A veces se ha dicho que la madre guía al hijo hacia la

ubre, pero de ocurrir así no sería más que el resultado de sus esfuerzos por lamer el area perineal y situarse adecuadamente para ello (Leuthold 1977).

Muchos observadores han comentado que hembras primerizas a menudo no aceptan a su hijo o no le proporcionan cuidado apropiado, sin embargo esto es raro en hembras con mayor experiencia. A veces, también los hijos de madres primerizas pesan menos que la media normal y su supervivencia en libertad puede ser relativamente baja. Estas observaciones han llevado a la opinión de que el primer parto puede ser poco más que un ensayo para perfeccionar pautas físicas y de comportamiento de la hembra (Hediger 1961, Frädrieh 1967).

La primera alimentación del recién nacido marca el establecimiento de las relaciones madre-hijo, sin embargo, requieren más tiempo para su desarrollo completo. Durante un "periodo crítico" madre y joven aprenden a reconocer mutuamente sus características individuales, lo que ocurre más lentamente en el joven que en la madre.

Para la madre la limpieza de la cría en el periodo del postparto le proporciona estímulo olfativo y gustativo, los cuales le permiten el reconocimiento individual del hijo, y de esta forma se establecerá el vínculo madre-hijo (Lent 1974). Una vez establecido el vínculo será difícil, si no imposible, sustituir al hijo por otra cría. Trabajos



experimentales en este sentido han sido realizados en ganado doméstico. Así, Collias (1953) muestra que al cambiar corderos recién nacidos del lugar del parto y restituirlos con la madre después de un periodo variable de ausencia (2-4 $\frac{1}{2}$  horas), la mayoría de los jóvenes eran totalmente rechazados por sus madres. Hersher et al. (1958) también mostró que cuando una cabra era separada de su cría por 1 hora después del parto, la hembra no muestra un cuidado normal de su hijo. El tiempo necesario para la formación de este vínculo ("periodo crítico") puede variar de aproximadamente 5 minutos en cabras a varias horas en el berrendo (Lent 1974).

Existen dos tipos básicos de relación del recién nacido con la madre y el grupo social, según se caracterice como "ocultados" o como "seguidores". Las crías "seguidoras" acompañan a su madre y al grupo en contacto próximo tan pronto como pueden andar y correr, a menudo a tan sólo minutos u horas del parto. Madre y cría pueden tener estrechas relaciones espaciales y comunicación frecuente después del postparto. Este comportamiento le proporciona defensa maternal contra los predadores, permitiendo amplios movimientos de madre y joven en grandes agrupaciones. Tales jóvenes aislados tienden a seguir a cualquier objeto grande que se mueva delante de él, ejemplo: vehículo, personas u otros animales. En este caso se encuentran las

crías de cebras, rinocerontes, elefantes y algunos bóvidos grandes como el ñu, el damalisco y el búfalo africano (Lent 1974, Leuthold 1977).

El tipo "ocultados" se caracteriza porque los jóvenes pasan casi todo el tiempo tumbados solos en algún lugar oculto, mientras la madre pasta a considerable distancia. El riesgo a ser descubierto por el olor también es reducido por un mecanismo muy típico en antílopes que ocultan a sus crías y que consiste en que la cría no orina ni defeca hasta que la madre la estimula lamiéndola y después come los productos de excreción (Walther 1965, Estes 1967).

Por tanto, en estos animales el contacto postparto madre y cría no es frecuente, reduciéndose a los momentos en que la madre visita a la cría para la lactancia (dos o tres veces al día en varias especies). Los jóvenes en estos casos tienen cierta independencia en la selección de los escondites, aunque dependen, al menos inicialmente, de sus madres para la iniciación del periodo de actividad. Pertenecen a este tipo especies que ocupan habitats de bosque o aquellas capacitadas para ocultarse en lugares abiertos. Dentro de estas están la mayoría de los cérvidos, gacelas y otras muchas especies de antílopes (Lent 1974, Leuthold 1977). Tal es el caso de Gazella dorcas, que fué descrito por Walther (1968) y por Mendelssohn (1974).

El comportamiento del tipo "escondido" adquiere su máxi-

mo desarrollo en los antílopes africanos, en los que puede persistir hasta los cuatro meses de edad, como así ocurre en el cob de Uganda (Leuthold 1967).

## MÉTODOS Y RESULTADOS

Para la realización de esta parte del estudio, nos hemos basado en las observaciones realizadas principalmente durante los años 1976, 1977 y 1979. Además de la información recogida directamente se han utilizado también los datos que regularmente se recogen en el Parque de Rescate de la Fauna Sahariana en Almería, como son: día del parto, identidad de la madre, padre y cría, medidas externas del recién nacido y medidas externas de los individuos que morirían.

En la configuración de las curvas de crecimiento nos hemos servido del computador del Centro de Cálculo de la Universidad de Granada.

### Apareamiento

La secuencia del comportamiento de cortejo comienza cuando el macho olfatea el área perineal de la hembra, para ello estira la cabeza y cuello hacia adelante con las orejas dirigidas hacia atrás. Con este comportamiento estimula a la hembra a orinar, si es que no lo estuviera haciendo ya y hubiera así comenzado en este punto la secuencia. A continuación, el macho presenta el comportamiento denominado ventear ("flehmen"), muy extendido entre ungulados (que se

describe en detalle en el capítulo de Etograma). Mediante la realización de este acto el macho parece percibir el estado estrual de la hembra, ya que en esta actitud el macho deja pasar el aire a través del órgano vomeronasal, para lo cual deja la boca entreabierta y mantiene la cabeza y cuello dirigidos hacia arriba y en línea recta, formando aproximadamente un ángulo de 45° con la horizontal del cuerpo. Terminada la acción de ventear, el macho pasa la lengua por sus labios. Si la hembra no está en celo, perderá el interés por ella, si por el contrario, la hembra lo estuviera, el macho continuará las siguientes fases del cortejo.

En este último caso, el macho seguirá a la hembra con el cuello y cabeza estirados y paralelos al suelo, levantándolos a intervalos de tiempo hacia arriba a la vez que ruge. A este comportamiento la hembra reacciona con un sobresalto, trota y termina en paseo, a veces permanece pastando, hasta, si el macho insiste, alejarse. Después de un corto recorrido, la hembra se detiene y el macho vuelve a aproximarse con la cabeza y cuello paralelos al suelo. Si la hembra fuera receptiva (apenas se aleja del macho), éste continuará siguiéndola y cuando la hembra se detenga, el macho, con la cabeza por encima de la culata de la hembra, dará con una de sus patas delanteras pequeños golpecitos entre las patas posteriores de la hembra o en la culata, con el objeto de que ella se coloque en posición adecuada, a lo

que la hembra reacciona alejándose unos pocos pasos, para más tarde, volver a pararse.

Además de una menor tendencia a la huida, el estado receptivo de la hembra lo indica también la situación de la cola, retirada del área vulvar, y la posición arqueada de la espalda, además de presentar a menudo la cabeza gacha y las orejas hacia atrás.

Si la hembra no es receptiva, se apartará corriendo por todo el cercado y finalmente se tumbará, con el cuello y cabeza apoyados en el suelo. El macho suele aproximarse y dar pequeños golpecitos con las pezuñas delanteras, y si la hembra no responde levantándose, el macho no insistirá más y abandonará su objetivo hasta otro momento en que repetirá el acoso.

Montar es el próximo acontecimiento en el comportamiento de cortejo. El macho, apoyado sobre las patas posteriores, levanta las anteriores y las coloca a ambos lados de los cuartos traseros de la hembra, sin apenas rozarla, en esta posición da unos pocos pasos y la hembra se aleja. El intento lo repetirá numerosas veces sin erección del pene y antes de que tenga lugar la cópula.

El cortejo puede ser interrumpido cuando llega a este punto, y sólo si la hembra ha alcanzado el grado suficiente de receptividad tiene lugar la cópula, con erección del pene. Antes de que tenga lugar la eyaculación ensaya la introduc-

ción del pene en la vagina varias veces.

La cópula no es más que una ligera modificación del comportamiento de montar. Durante la cópula, el macho en posición de montar introduce el pene en la vagina de la hembra, y dando un solo fuerte empujón con la pelvis eyacula, terminando en este punto el comportamiento de cortejo.

La cópula en gacelas dorcas, al igual que en otras especies emparentadas, apenas dura unos segundos y se realiza al tiempo que anda con las patas posteriores. A continuación, macho y hembra se quedan quietos a cuatro patas durante unos segundos, manteniendo la hembra la espalda arqueada.

A partir de este instante se detienen por el momento las actividades de cortejo en el macho, y tanto él como la hembra suelen pastar o pasear o tumbarse a reposar.

El comportamiento sexual de gacelas dorcas en cautividad tiende a concentrarse en determinadas horas del día, como pudimos comprobar en las observaciones realizadas en la primavera de 1977 sobre dos machos adultos y uno subadulto (Fig. 10). En dicha figura podemos apreciar que el cortejo se realiza con mayor frecuencia después del mediodía, en las primeras horas de la mañana y en el atardecer.

Muchos son los factores que se han descrito como influyentes en el ritmo de apareamiento en mamíferos, estando, al parecer, el comportamiento sexual regido por interacciones entre medio ambiente y ciclos internos. Así, es conocido que

la estación reproductora de ungulados nativos de Africa está en relación con el clima y la nutrición y que generalmente la estación de cría está en conexión con la época de lluvias. Por otra parte, hay información de casos de especies emparentadas con gacelas dorcas, viviendo en libertad, que paren durante todo el año. Parece pues natural que, en cautividad, donde las disponibilidades alimenticias son costantes y (en nuestro caso) el macho está siempre presente, el apareamiento tenga lugar a lo largo de todo el año, como de hecho ocurría.

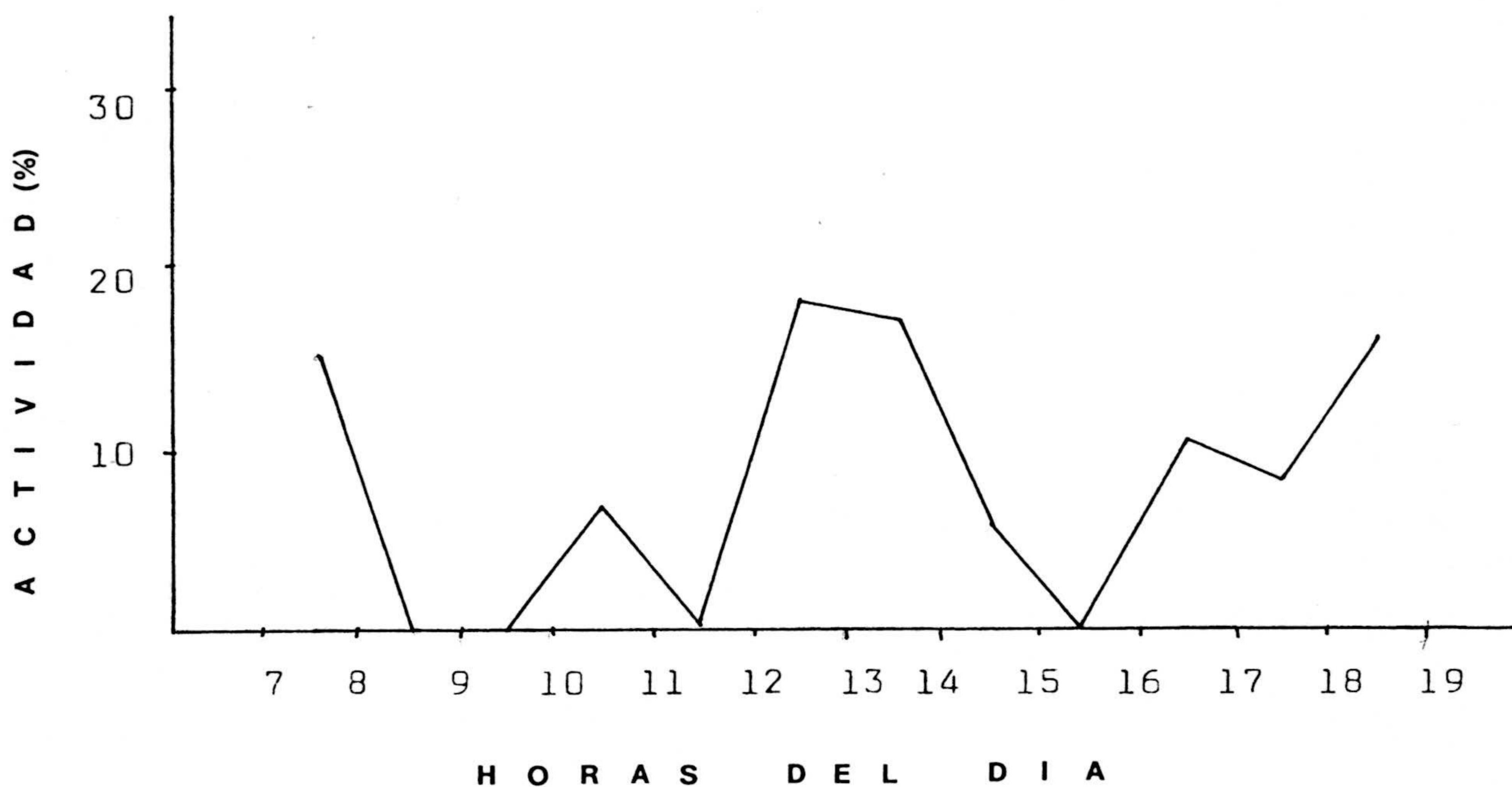


Fig. 10. Representación gráfica de la actividad sexual (%) ejercida por los machos durante las horas de luz.



## Gestación

La hembra entra en estro inmediatamente después del parto, según dedujimos al comprobar que de 13 observaciones del macho cubriendo a hembra, 8 de ellas tuvieron lugar entre el 6º y el 36º día después del parto, con una media de 17,5 días y una desviación típica de  $\pm 11,1$  días. El macho comienza a perseguir a la hembra al poco tiempo del parto, a veces en el mismo día o en el siguiente, haciéndose esto más evidente en los días que le siguen.

Para los sujetos en observación, 19 casos recogidos, la edad media del primer parto es de 1 año 5 meses y 28 días (543 días), con una desviación típica de  $\pm 120,9$  días, siendo la edad mayor registrada para el primer parto en los mismos sujetos de 2 años 1 mes y 22 días (782 días) y la menor de 11 meses y 11 días (346 días). Por tanto, podemos decir que la madurez sexual de la hembra se alcanza alrededor del año de edad.

Las hembras de gacelas dorcas del presente estudio paren, muchas de ellas, dos veces al año, siendo el periodo medio entre dos partos de 186,4 días en 65 de los casos registrados en que se tomó como límite máximo de separación entre dos partos 200 días y la desviación típica de  $\pm 5,3$ . En algunas hembras y sobre todo en su segundo parto, el tiempo entre parto puede ser mayor de 10 meses, así, de

19 hembras registradas, 9 de ellas (47,4%) pertenecen a este caso y tardaron más de 10 meses en parir por segunda vez; las 10 hembras restantes (52,6%) tardaron menos tiempo en volver a parir.

De los periodos entre partos registrados menores de 10 meses (102), 1 fué de 9 meses y 16 días (1%), 6 fueron de 8 meses a 8 meses y 30 días (5,9%), 12 fueron de 7 meses a 7 meses y 30 días (11,8%) y 83 fueron menores de 7 meses (81,4%), siendo el menor tiempo registrado de 5 meses y 11 días.

Si tratamos de determinar el periodo de gestación para toda la población estudiada restando primero al periodo entre partos (186,4 días) el tiempo medio en que el macho logra copular (17,5 días), se deduce que el tiempo de gestación es alrededor de 5 meses y 20 días.

Si en lugar de considerar los valores medios para la población estudiada se calcula para las 9 observaciones registradas el intervalo que transcurre entre la cópula y el parto, encontramos un tiempo medio de gestación de 169,4 días (5 meses y 20 días aproximadamente) con una desviación típica de  $\pm 2,9$ . Ambos métodos han proporcionado el mismo resultado. Un resumen de estos datos se presenta en la tabla 6.

Tabla 6 . Valores de la media, desviación típica, número de casos y rango de variación para algunos aspectos importantes de la gestación y celo.

	$\bar{x}$	$n$	$s$	Rango de variación
Edad del 1 <sup>er</sup> parto	543,6	19	120,9	346 - 782
Celo postparto	17,5	8	11,2	6 - 36
Periodo de gestación	169,4	9	2,9	168 - 176
Periodo entre partos	186,4	65	5,3	164 - 200

### Parto

El parto tiene lugar generalmente por la mañana antes del mediodía y sobre todo de madrugada o antes de las 10 de la mañana. Así, de 70 partos registrados, 41 de ellos (58,6%) fueron antes de las 12 (mediodía) y de ellos 29 (70,7%) sucedieron antes de las 10. Otros 23 partos (32,8%) ocurrieron entre las 12 del mediodía y las 7 de la tarde, y sólo 6 partos (8,6%) ocurrieron durante la noche.

En la primavera de 1977 observamos dos partos completos, de los que tomamos nota detallada con cronómetro y magnetofón, además de recoger algunas fotografías (Fig. 11). Posteriormente, en el otoño del mismo año, recogimos de igual forma el postparto de una hembra y su cría.

En el comportamiento preparto de ambos casos se aprecia una clara intranquilidad en la hembra, que pasea explorando

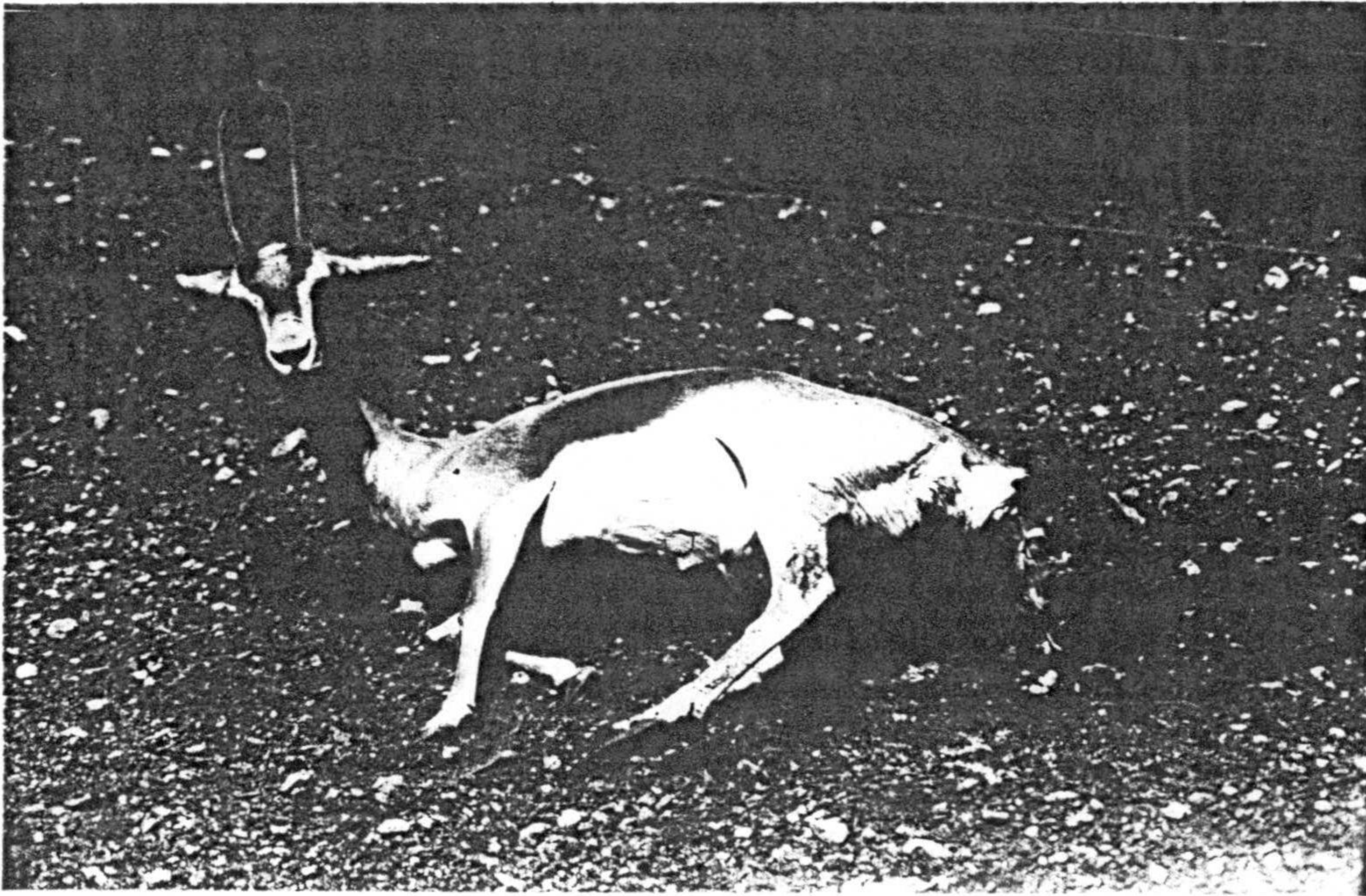
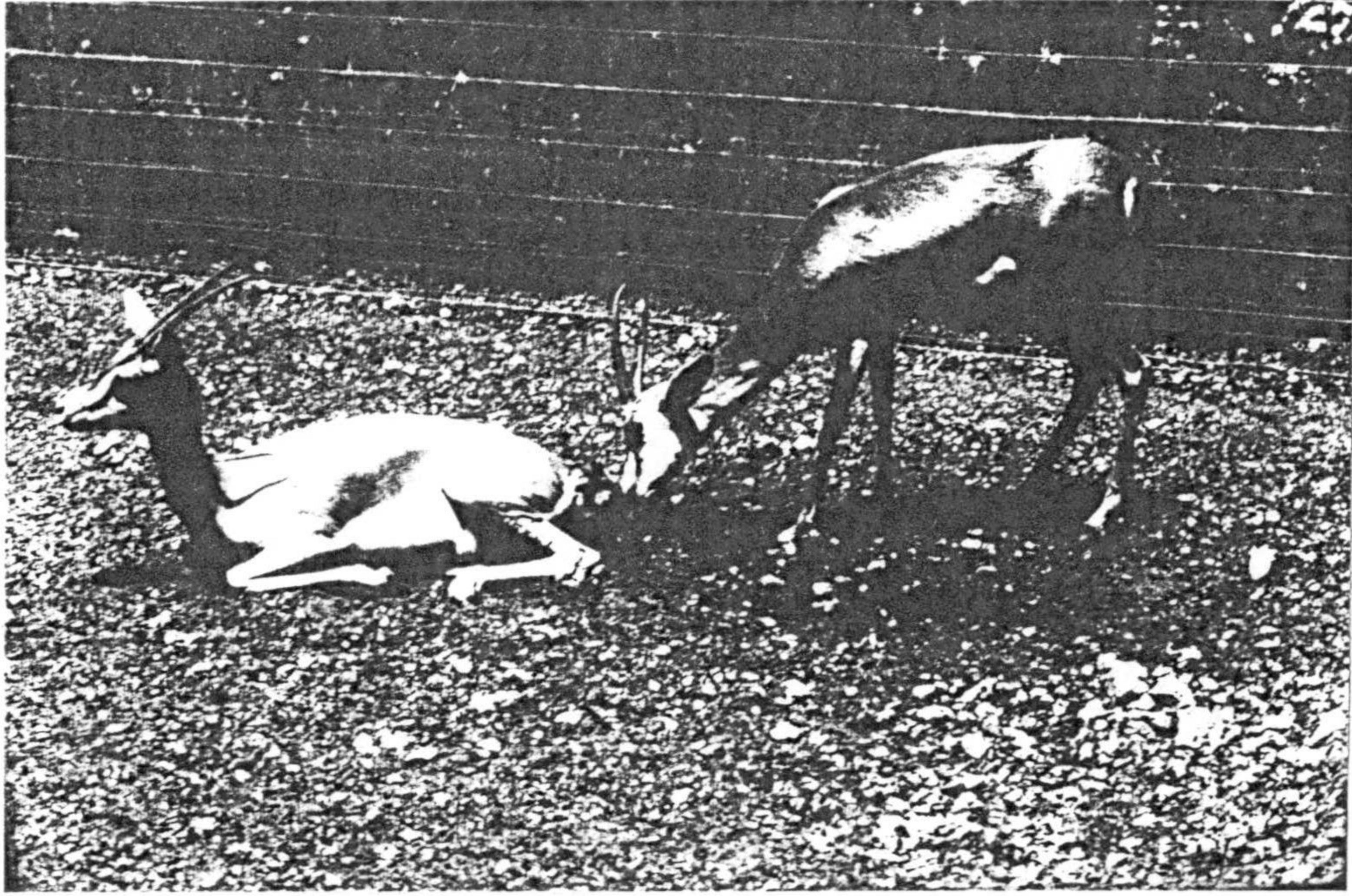


Fig. 11. Diversas fases del parto de una gacela (G. dorcas)

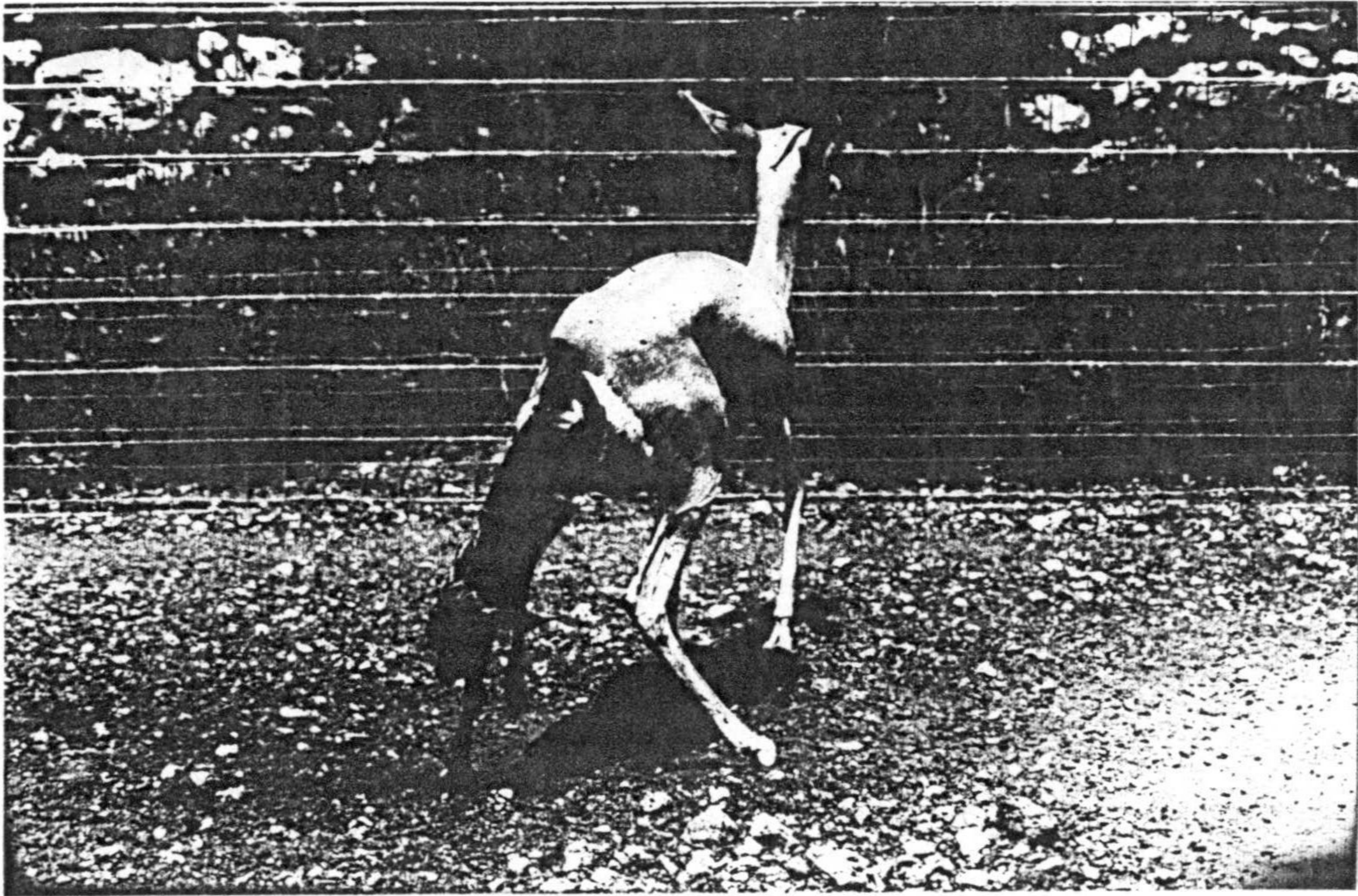
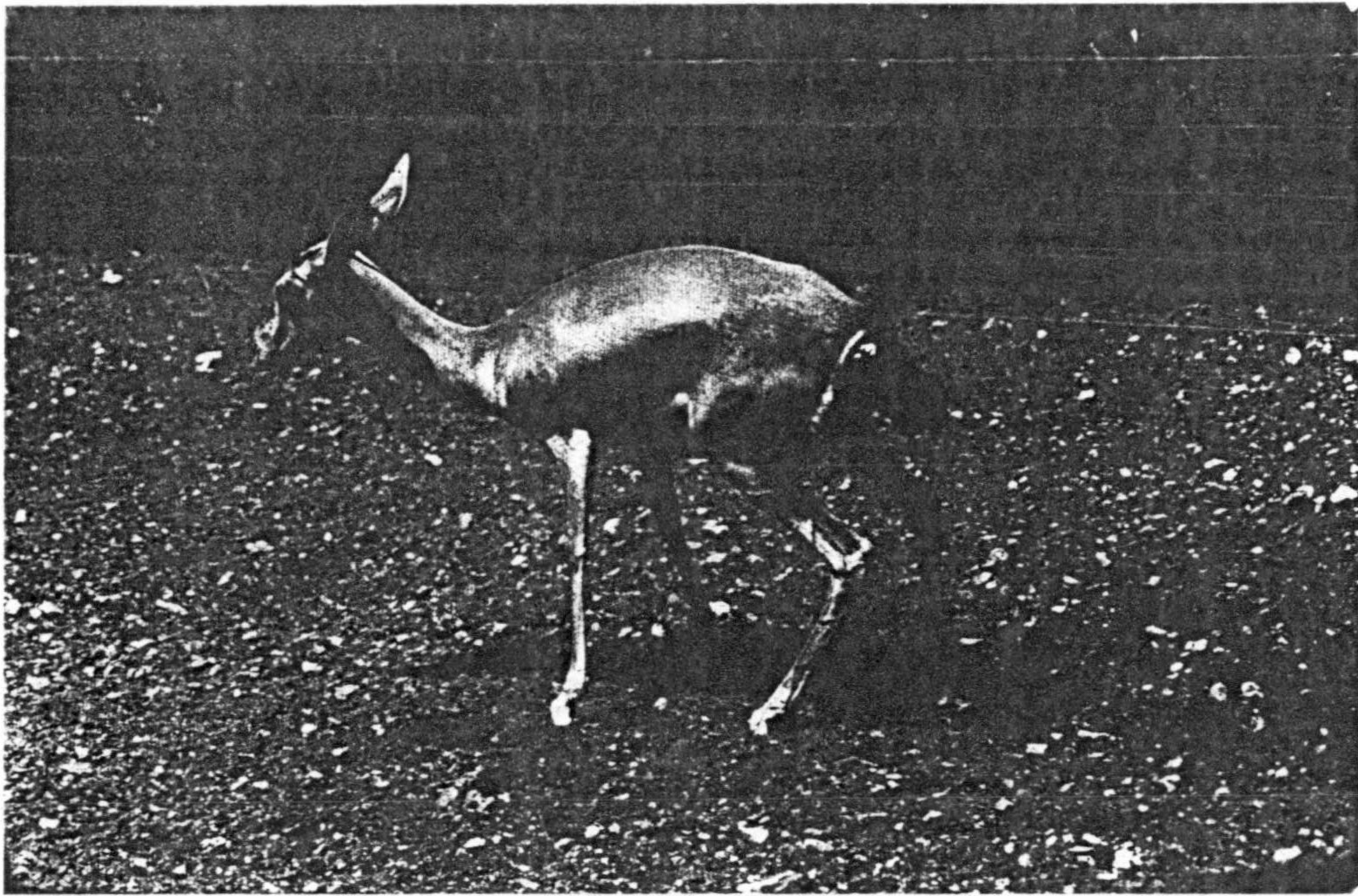


Fig. 11. Continuación.



todo el cercado, olfateando el suelo y mirando alrededor, a la vez que sitúa la cola horizontalmente al tiempo que mantiene la espalda arqueada. En varias ocasiones apreciamos también notoria agresividad hacia algún joven que merodeaba en los alrededores.

A intervalos de tiempo la hembra se tumba en el suelo y cambia varias veces de postura, aunque sin mantenerse tumbada por mucho tiempo, pues a los pocos minutos vuelve a levantarse y a inspeccionar el terreno.

Al macho del rebaño lo observamos en ambas ocasiones acosando a la hembra, que huía corriendo, comportamiento que se repitió a mitad del parto.

El comienzo del parto se pone de manifiesto porque la hembra hace esfuerzos con los músculos abdominales para la expulsión del feto. Pudiendo tener lugar las contracciones mientras la hembra se encuentra de pie, con lo que adopta una postura similar a la de micción, o bien tumbada de lado, con las patas delanteras y traseras estiradas, mientras que mantiene cabeza y cuello erguidos.

Los esfuerzos duran varios segundos y se suceden con unos intervalos que disminuyen conforme se aproxima la salida del feto, siendo las contracciones más seguidas mientras tiene lugar la salida de la cabeza, con las patas anteriores protegiéndose el cuello, después de lo cual hay un pequeño reposo, y a continuación sigue la hembra empujando al feto

con los músculos abdominales hasta que consigue que salgan los hombros.

En el tiempo transcurrido desde que el parto es inminente hasta que asoma la cabeza del feto (40 minutos en un caso y 1 hora en otro), la hembra cambia varias veces de posición de tumbada a de pie y viceversa, huyendo en algún momento del acoso del macho.

Con los hombros del feto ya fuera, se puede considerar el parto casi terminado, y después de la salida de estos la hembra se toma un breve periodo de descanso. En una de las ocasiones, la hembra fué perseguida agresivamente por el macho mientras llevaba colgando medio feto. A continuación, basta con un esfuerzo más de la madre para que salgan las caderas y patas posteriores.

De los dos partos observados, aunque en ambos hubo periodos en que la hembra permaneció tumbada y otros en que permaneció de pie, uno de ellos tuvo lugar generalmente con la hembra tumbada y el otro parto transcurrió la mayor parte del tiempo mientras la hembra estaba de pie.

El tiempo que duró el parto, contando desde que este se hace evidente por los esfuerzos de la hembra hasta que terminan de salir las patas posteriores, fue de 1 hora en un caso y de 1 hora y 20 minutos en el otro.

Antes de que haya finalizado el parto, con las patas posteriores aún en el vientre de la madre, ésta comienza a lim-

piar las membranas fetales de la cabeza del hijo. Esta es la tarea que ocupa a la madre durante el tiempo que sigue al parto, tarea que es compartida por otra hembra adulta del rebaño, la misma en ambas ocasiones, la cual parió en el periodo entre los dos partos registrados y a pocos días de diferencia (faltaban 13 días para que pariera en un caso y hacía varias horas que había parido en el otro).

La madre comienza a lamer a la cría por la cabeza y sigue a todo lo largo del cuerpo, concentrándose más tarde en la región anogenital. Cuando termina de limpiar a la cría, la ayuda a ponerse de pie, empujándola para ello con el hocico, cuernos o pezuñas e incluso tirándole del pelo a bocados, en esta actividad es también ayudada por la hembra que antes citamos.

El recién nacido, inmediatamente después de nacer, hace intentos de ponerse en pie (a los tres minutos en ambos casos), cosa que consigue alrededor de los 15 a 20 minutos en los tres casos observados. Durante la primera hora que transcurre después del parto, el recién nacido hace intentos reiterados de ponerse en pie, andar y mamar mientras la madre lame y olfatea, principalmente la región anogenital, ayudándolo a levantarse cuando el recién nacido se muestra perezoso.

A los 20 ó 30 minutos de nacer consigue la cría mamar, después de haber intentado encontrar las mamas, sin al prin-



cipio distinguir entre el ángulo formado con el tronco por las patas anteriores o las posteriores, aprendiendo rápidamente el lugar en cuanto tiene éxito.

Una vez saciado el apetito, la cría da varios pasos en busca de un lugar protegido donde tumbarse, eligiendo preferentemente los huecos entre las piletas del agua y el pienso, algún agujero excavado en el suelo o detrás de algún montículo. El recién nacido permanece la mayor parte del tiempo oculto e inmóvil en estos lugares, confundiéndose de tal forma con el terreno que no podremos verlo si no buscamos atentamente en el suelo del cercado.

Durante los primeros días el animal no se mueve de allí hasta que la madre se acerca y requiere su atención, y ya después de dos semanas lo observamos con mayor frecuencia de pie paseando entre el rebaño.

Si alrededor de los 10 días después de haber nacido nos aproximamos al rebaño, la cría huye corriendo con la cola vertical, por el contrario, si nos aproximamos al rebaño cuando tiene menos de 10 días de edad, éste permanece quieto en su escondite.

En la Tabla 7 y Fig. 12 se representan los partos ocurridos en los distintos meses del año desde 1976 a 1980 y en ellas observamos que, aunque pueden ocurrir en cualquier mes del año, parece existir una tendencia a parir en dos épocas del año, aunque la comparación con la distribución al azar

Tabla 7 . Partos ocurridos durante los distintos meses del año desde 1976 a 1980 y valor del  $\chi^2$  para el número global de partos por mes durante los cinco años registrados.

	<u>1976</u>	<u>1977</u>	<u>1978</u>	<u>1979</u>	<u>1980</u>	<u>Total</u>	
Enero	2	2	1	5	9	19	
Febrero	1	1	3	3	2	10	
Marzo	2	4	1	2	4	13	
Abril	1	2	1	0	2	6	
Mayo	4	4	4	4	1	17	
Junio	3	5	3	1	1	13	
Julio	2	2	2	6	5	17	
Agosto	2	1	2	2	2	9	
Septiembre	1	1	0	3	0	5	
Octubre	5	3	0	0	5	13	
Noviembre	4	2	0	1	0	7	
Diciembre	3	5	2	2	0	12	
Total	30	32	19	29	31	141	$\chi^2 = 19,67, \alpha = 0,05$

diferencia no significativa

no resultó estadísticamente significativa (test de  $\chi^2$ ).

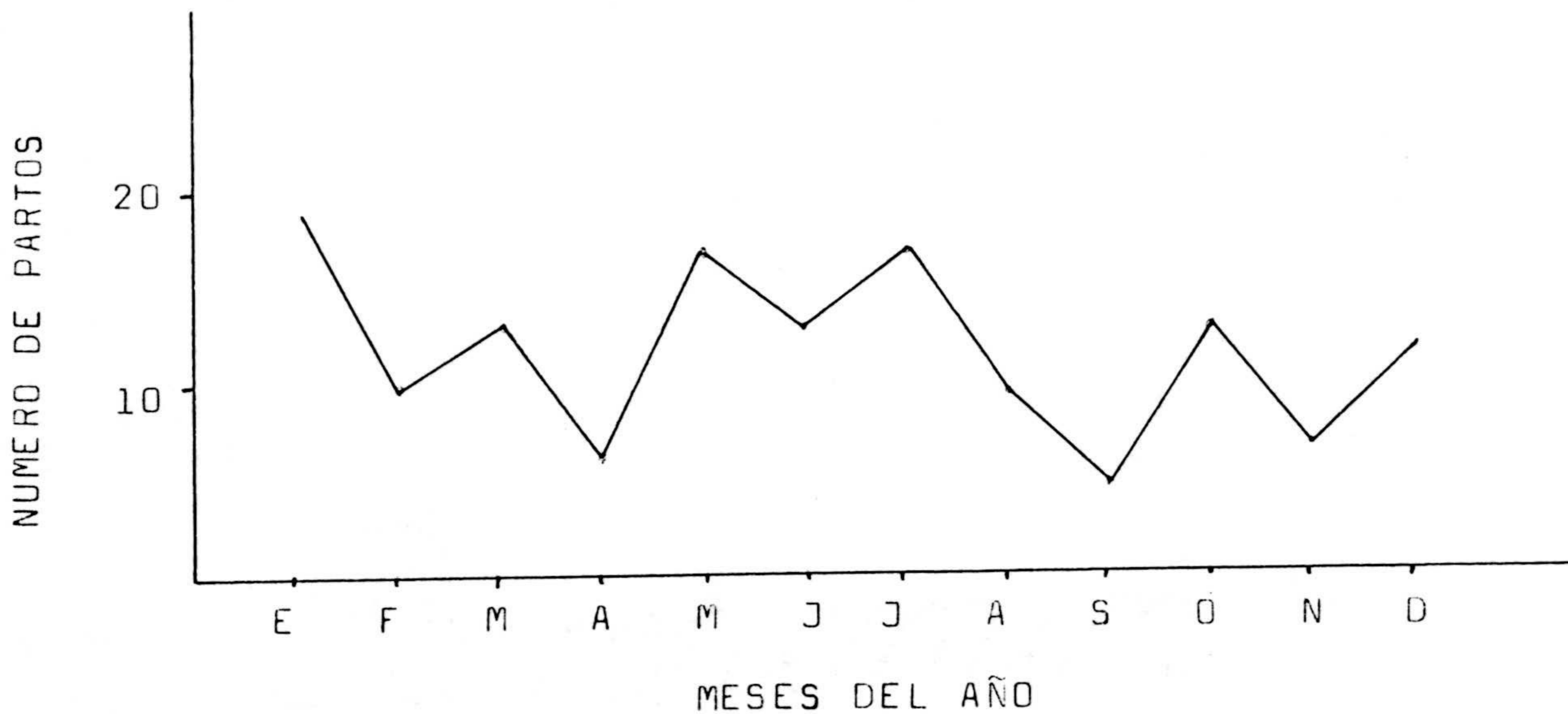


Fig. 12. Representación gráfica del número global de partos por mes durante los cinco años registrados.

#### Crecimiento

Si observamos las curvas logarítmicas de crecimiento de machos y de hembras (Fig. 13, 14, 15 y 16) para longitud total y altura a la cruz, encontramos que ambos sexos crecen rápidamente hasta la edad de tres meses (destete) y a partir de este momento el crecimiento es más lento, continuando en machos hasta los dos años de edad y hasta el año y medio en hembras, de forma que éstas alcanzan la envergadura de adultas antes que los machos.

En cuanto al crecimiento de los cuernos en machos (Fig. 17) es también a los dos años cuando adquieren el tamaño máximo. A partir de ese máximo desarrollo y como consecuen-

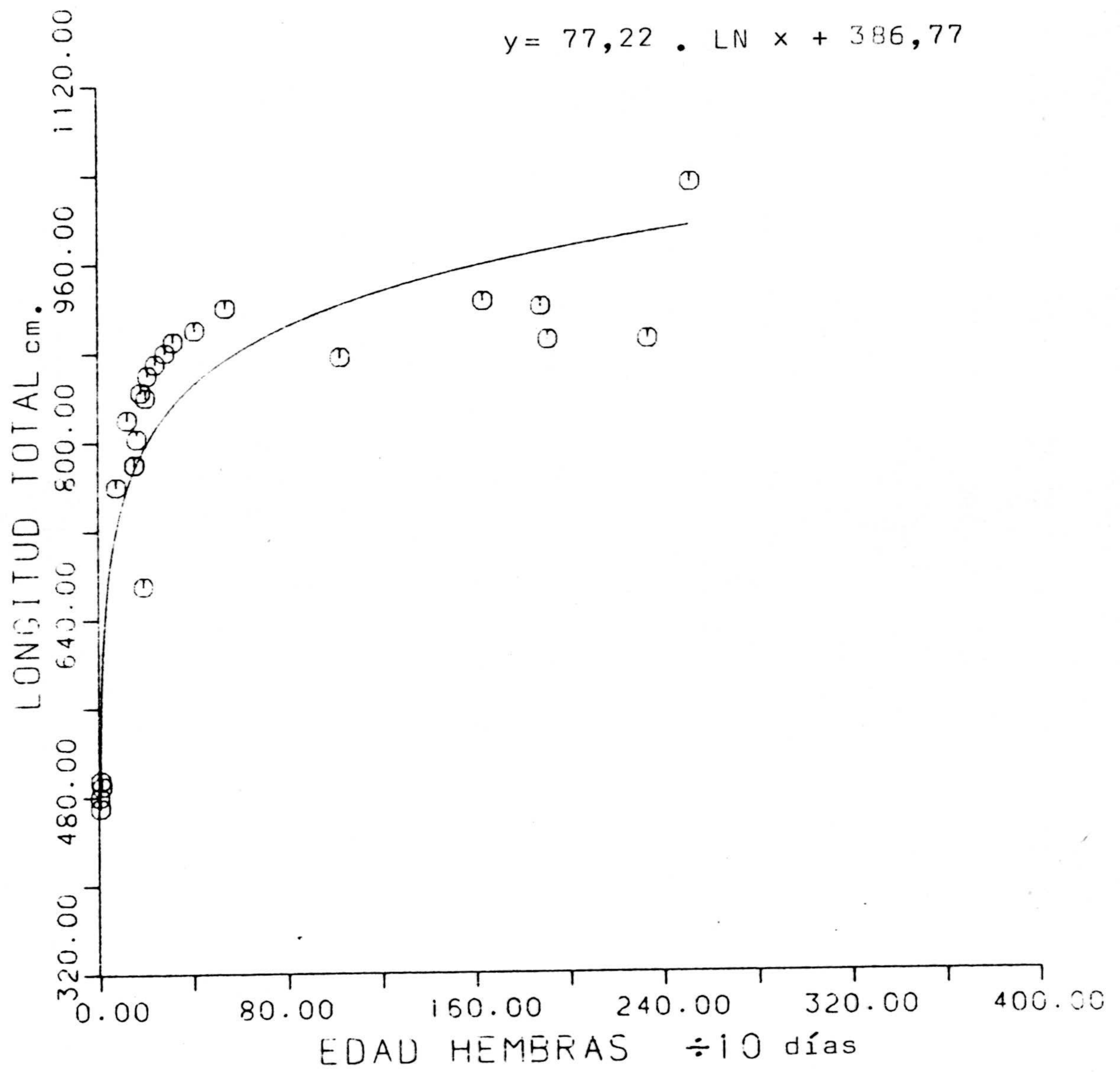


Fig. 13. Curva logarítmica de crecimiento de hembras.

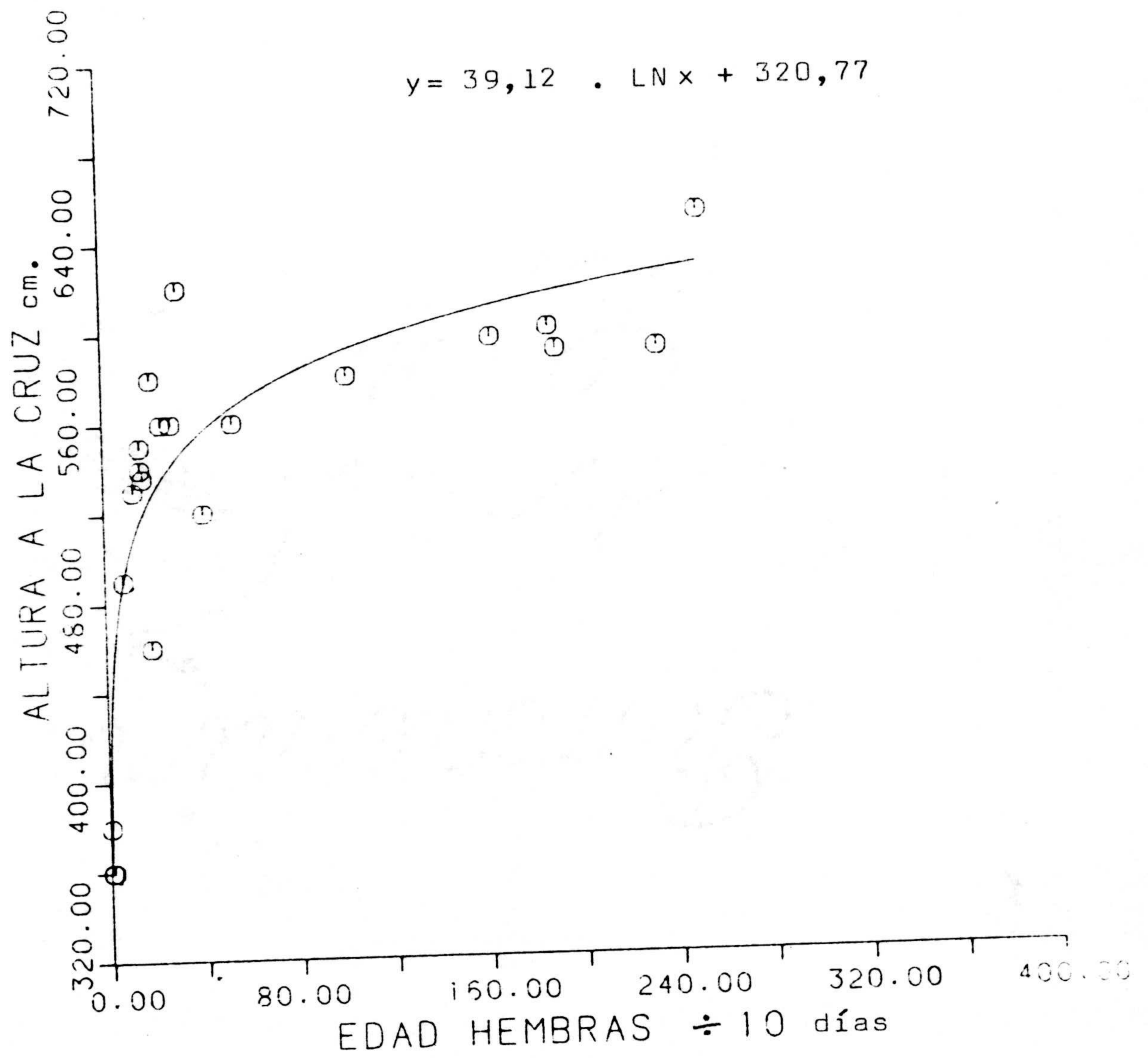


Fig. 14. Curva logarítmica de crecimiento de hembras.

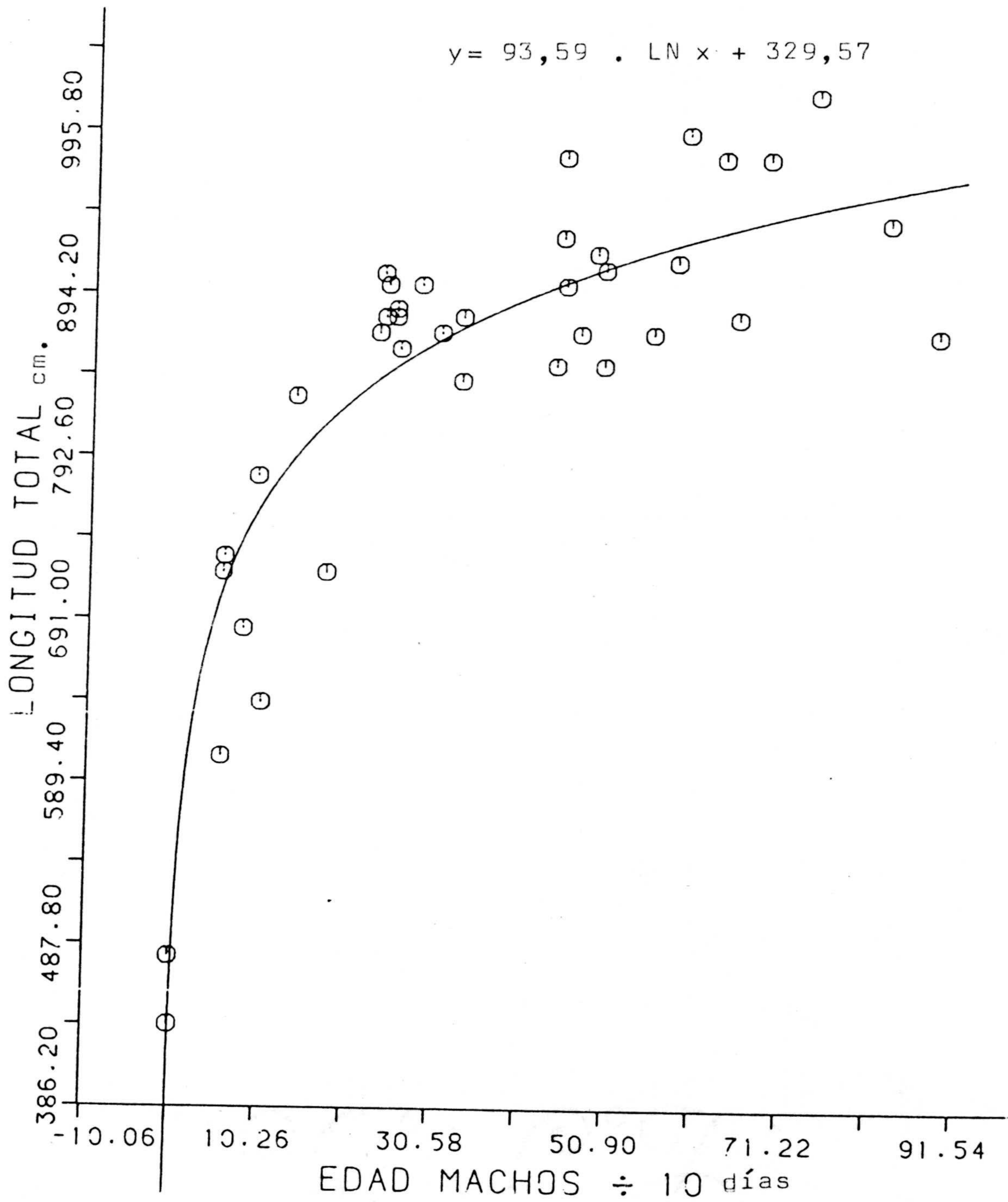


Fig. 15. Curva logarítmica de crecimiento de machos.

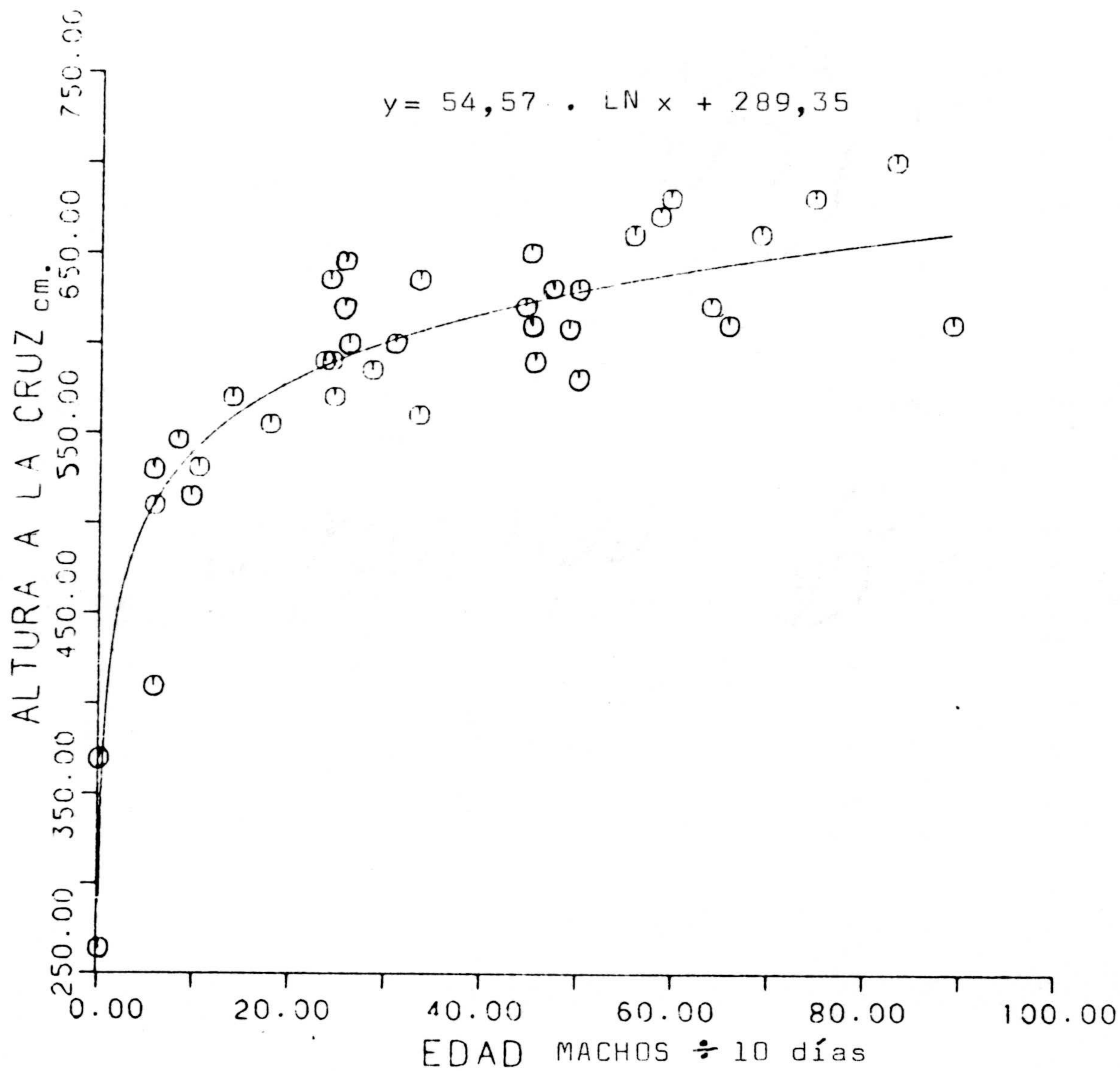


Fig. 16. Curva logarítmica de crecimiento de machos

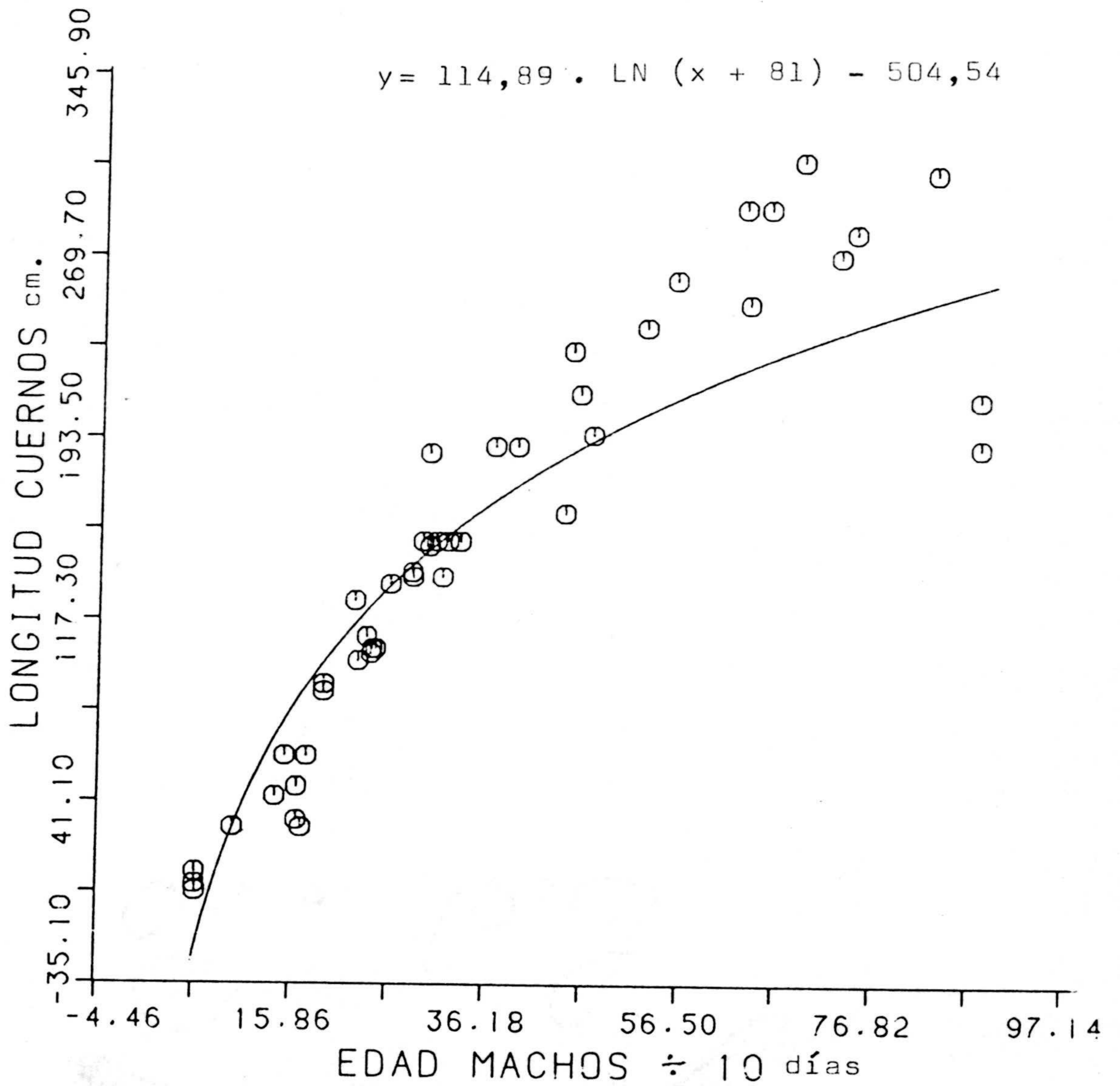


Fig. 17. Curva logarítmica de crecimiento de cuernos en machos.



Tabla 8 . Medidas corporales externas (media, desviación típica y número de casos)

<u>MACHOS ADULTOS</u>			
	<u><math>\bar{x}</math></u>	<u>s</u>	<u>n</u>
Peso muerto	13,613	2,082	37
Peso vivo	15,960	2,130	15
Altura a la cruz	632,38	29,44	26
Perímetro torácico	571,09	60,72	33
Longitud total	939,00	42,97	35
Longitud oreja	128,00	5,43	41
L. pata delantera	257,14	9,60	42
L. pezuña delan.	30,67	4,63	39
L. pata posterior	305,14	20,87	42
L. pezuña poste.	32,62	4,92	40
L. cola (sin pelos)	138,50	24,11	40
Distancia hocico-ojo	103,65	22,10	26
Dist. hocico-base cuerno	130,17	8,15	18
L. cuernos	278,30	22,65	23
Diám. ant-post. cuernos	32,59	3,31	23
Ancho cuello en centro	221,43	19,52	7

Tabla 9 . Medidas corporales externas (media, desviación típica y número de casos)

<u>HEMBRAS ADULTAS</u>			
	<u><math>\bar{x}</math></u>	<u>s</u>	<u>n</u>
Peso muerta	13,057	2,564	22
Peso viva	15,150	3,683	7
Altura a la cruz	579,76	33,08	21
Perímetro torácico	547,50	33,67	22
Longitud total	904,73	46,34	22
Longitud oreja	126,07	6,09	27
L. pata delantera	245,96	13,93	27
L. pezuña delan.	31,87	3,69	24
L. pata posterior	294,16	15,25	25
L. pezuña poste.	33,31	3,89	19
L. cola (sin pelos)	130,12	13,72	24
Distancia hocico-ojo	103,95	8,08	20
Dist. hocico-hase cuerno	136,47	8,73	19
L. cuernos	207,45	43,88	11
Diám. ant-post. cuernos	17,84	1,69	11
Ancho cuello en centro	193,33	20,82	3

cia de que los machos frotan los cuernos con una variedad de objetos, los cuernos se desgastan y pierden longitud y grosor.

Si comparamos las medidas externas de machos y hembras adultas (vease Tablas 8 y 9) observamos que el tamaño de los cuernos de hembras adultas es algo menor que el de machos, aunque la diferencia más notable es en el tamaño de los cuernos y en la anchura del cuello, lo que es observable incluso a simple vista.

## CONCLUSIONES

El comportamiento de cortejo de dorcas es similar al descrito en Gazella thomsoni (Walther 1978b), Redunca fulvorufula (Irby 1979) y Antilope cervicapra (Dubost y Feer 1981). Y además su secuencia no es rígida pudiendo variar de un estado a otro.

Al igual que en otras especies de ungulados (Fraser 1968, Robinette y Archer 1971, Walther 1972, Mendelssohn 1974), nuestras gacelas paren a lo largo del año, no existiendo diferencia significativa en cuanto a las frecuencias de partos en los distintos meses de los cinco años analizados. Aunque si se observa cada año separadamente, encontramos meses en que los partos son más abundantes que en otros. Lo cual puede deberse a que las hembras sincronicen su ciclo ovulatorio y entren en estro al mismo tiempo, tal como se ha observado también en roedores (McClintock 1974) y en mujeres viviendo en un internado (McClintock 1971).

En nuestro caso pensamos que puede tener interés para las gacelas en libertad parir al mismo tiempo y de esta forma facilitar la cooperación de las madres en la defensa de las crías, sin exclusión de otras posibilidades.

El momento del día en que ocurre el parto sería de gran importancia, también en relación con la predación, de forma que tenga lugar fuera de las horas en que actúan los princi-

pales predadores (para G. dorcas lo serían el chacal, el licaón y la hiena). Si tal como se observó en cautividad, los partos ocurren en el campo principalmente por la mañana y al atardecer, cuando los predadores son más activos, el recién nacido estará limpio y los olores del parto, que los podrían atraer, se habrán ya perdido.

El celo en nuestras gacelas ocurre durante todo el año y especialmente después del parto, comenzando el macho a cortejar a la hembra al mismo día o al día siguiente y finalizando con la cópula a los 17 días después del parto. Datos similares han sido recogidos en libertad sobre gacelas de montaña (Mendelssohn 1974).

La madurez sexual de las gacelas objeto de nuestro estudio tiene lugar al año de edad y su primer parto al año y medio (1 año, 5 meses y 28 días de valor medio), poco antes que lo expuesto por otros autores en dorcas (Flower 1932, Dittrich 1968), aunque de acuerdo con lo expuesto por Mendelssohn (1974) para gacelas de montaña.

En cuanto al periodo de gestación de nuestras gacelas, resultó ser de cinco meses y veinte días, que es aproximadamente el mismo tiempo que encontró Flower (1932), Dittrich (1968) y Slaugheter (1971).

La posición adoptada por la hembra durante el parto es tumbada, pero la excepción es casi tan numerosa como la regla, y en los dos partos que cronometramos se sucedieron am-

bas posturas. El tiempo que transcurrió desde que el parto era evidente hasta que terminaron de salir las patas posteriores, fué de una hora en un caso y de una hora y veinte minutos en el otro. Y a los quince a veinte minutos del parto, el recién nacido estaba de pie con la ayuda de la madre. Comportamiento similar al observado por Walther (1965, 1968) en otras especies de gacelas.

Por otra, en nuestras observaciones encontramos que las crías comenzaban a mamar a los veinte o treinta minutos del parto, y a continuación se alejaban a un lugar oculto, levantándose sólo para mamar y no respondiendo a los estímulos de alarma por aproximadamente diez días.

Estimamos que sería de interés el disponer de información realtiva al comportamiento maternal de cada especie en diferentes tipos de hábitats o en lugares sometidos a alteración por el hombre, y así, en la cabra montés en libertad, Couturier (1962) sugiere que existe gran plasticidad en su comportamiento maternal, influenciado quizás por diferencias genéticas, tradicionales, tipo de hábitats, etc. Con ello comprenderíamos mejor este importante aspecto de la reproducción.

El crecimiento ocurre de forma exponencial en los primeros tres meses de edad, disminuyendo gradualmente en los meses que le siguen. Es a los tres meses cuando también ocurre el destete, por tanto es de esperar que a partir de este mo-

mento el crecimiento sea más lento debido al menor valor nutritivo de los vegetales en comparación con la leche.

Las curvas que mejor se ajustan al crecimiento tomando como medidas longitud total del cuerpo (sin cola) y altura a la cruz para machos y hembras por separado, son de tipo logarítmico. El crecimiento de los cuernos en machos también se ajusta a este tipo de curvas, aunque no en el tramo final, en que los individuos, ya adultos, debido a que frotan con frecuencia sus cuernos, disminuyen su tamaño como consecuencia del desgaste.

El dimorfismo sexual en gacelas y, concretamente en dorcas, no es de los más acusados entre las especies de bóvidos, diferenciándose machos de hembras sólo marcadamente en el tamaño y forma de los cuernos y en el grosor del cuello, sin duda como consecuencia de que cuernos y cuello se utilizan principalmente por los machos en el comportamiento de competición por hembras. La diferencia de tamaño corporal de ambos sexos es, por lo demás, apenas apreciable a simple vista, aunque si se detecta en las mediciones.

## ETOGRAMA

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	126
Resultados .....	136
Conclusiones .....	161



## INTRODUCCIÓN

El descubrimiento de la "pauta fija de comportamiento" de hecho marca el comienzo de la Etología como ciencia independiente.

Es necesario leer entre líneas el libro de Darwin "La expresión de las emociones en el hombre y en los animales" (1872) para percatarse de que ya concebía la conducta animal y humana dividida en unidades de acción que el sujeto manejaba en combinaciones varias, expresando así los estados emotivos.

No será, sin embargo, hasta que Whitman (1899) y el matrimonio Heiroth (1911) sinteticen el estudio del comportamiento que las unidades de conducta se reconozcan y utilicen, al punto de constituirse en criterios de parentesco filogenético, como lo son los caracteres corporales.

Por fin Lorenz (1937) dedicó más atención que ninguno de sus predecesores al estudio teórico de esas unidades, a las que, traducidas al castellano, llamó "pautas fijas de acción" y que concebía como actos de estructura estereotipada y genéticamente determinada, en la misma forma que lo son los caracteres morfológicos típicos de cada especie. Siguiendo a Lorenz, esas unidades se realizan cuando el animal es estimulado por una situación externa concreta, de forma que tan pronto como el acto se dispara, la presencia del estímulo

externo no es necesaria para la continuación de la actividad.

La "pauta fija de conducta" encaja en el primer esquema funcional ideado para explicar globalmente el comportamiento (Craig 1918), de manera que se da en primer lugar una fase de comportamiento plástico y de búsqueda (apetitivo) y, a continuación una fase de conducta estereotipada y muy desencadenada por estímulos externos (consumatorio o pauta fija). Esta concepción fue elaborada y difundida posteriormente por Lorenz y se mantiene en gran parte vigente.

No obstante, hemos de tener en cuenta que el concepto de comportamiento apetitivo y consumatorio es relativo, no absoluto. Un mismo elemento puede considerarse como consumatorio en relación con el precedente, pero apetitivo en relación con la siguiente actividad (Baerends et al. 1955).

Las pautas características del comportamiento de un animal consisten en un número de entidades superiores organizadas, cada una con una función o grupo de funciones ("órganos del comportamiento"). Tales órganos del comportamiento evolucionan por exageración o intensificación de un componente, reduciendo otros a vestigios funcionales o alterando un tercero para favorecer una nueva función (Huxley 1966).

Los animales nacen con un número relativamente constante de pautas motor funcionales o unidades de un catálogo de conductas. Numerosas pautas maduran durante la ontogenia, tal es el caso del cortejo (Cranach 1979). El juego de mamíferos

jóvenes con largos y activos periodos juveniles (carnívoros, ungulados y primates) constituye una valiosa preparación para la vida de adulto, a través del repetido ejercicio de pautas durante su maduración (Huxley 1966). Otro postulado sobre el juego es el consistir en elementos del comportamiento de adultos dispuestos en orden, teniendo lugar secuencias temporales en determinadas direcciones, aunque estas no son absolutas (Leresche 1976).

Huxley (1914) introdujo el concepto de "ritualización" como proceso evolutivo de formación de pautas fijas con función comunicativa. Según Huxley, las unidades de conducta, en principio con otra función biológica que la comunicación (por ejemplo la simple locomoción, la alimentación, etc.), pueden exagerar alguna de sus partes y simplificarse en otras, haciéndose así más conspicuas y "ritualizadas" al congénere con quién el ejecutante trata de comunicarse (ver también Cranach 1979).

Morris (1957) concibe por su parte el proceso de ritualización como supresión de intensidades altas y bajas y reducción de los actos a ciertas intensidades, que así se hacen "típicas" y, por tanto, más fiables a un posible receptor.

Para que la señal adquiriera la función comunicativa es necesario que el sujeto ejecutante la muestre acompañando consistentemente a ciertos estados emocionales proporcionando

así un indicador fiable de su estado y tendencias en este momento. Es el receptor quien da significado a la señal y si es ventajosa la comunicación en un caso o momento concreto, se seleccionarán tanto la claridad en la señal como la captación de la misma.

Un probable ejemplo de transformación de función lo tenemos en los actos amigables entre adultos, surgidos de una matriz de actos originalmente dirigidos a los hijos, ya que la relación madre-hijo es más antigua filogenéticamente que aquella que existe entre los miembros del grupo social y ha sido fácil cuando se desarrolla en cada caso la sociabilidad, principalmente en aves y mamíferos, el acudir a pautas ya construidas y variarlas ligeramente o nada en absoluto, aunque ahora sirviendo fines de comunicación entre adultos. Otro ejemplo similar lo tenemos en los originales sonidos infantiles de llamada, que suelen desencadenar acciones de los padres, tales como alimentación u otros cuidados, y que han pasado a usarse también en aves y mamíferos como parte del cortejo y como rituales de saludo. En este caso es en la relación entre adultos ya el acto amigable y no la transferencia de alimento lo importante.

Con cierta frecuencia los animales no realizan los actos fijos de manera completa, sino que ejecutan tan sólo alguna de las principales fases, lo que ocurre más frecuentemente cuando el estímulo es insuficiente o bien cuando ha trans-

currido tanto tiempo desde la última ejecución del acto que éste se dispara con facilidad, aunque sea de forma incompleta. Se conoce a estos actos iniciales como "movimientos intencionales" y suelen pasar inadvertidos a los registros.

Otro desarrollo interesante de las pautas fijas ha sido su ejecución como "actividades de desplazamiento" (Tinbergen 1940, 1952). Son estas pautas de apariencia irrelevante (acicalamiento de plumas, rascarse el plumaje, comer, etc.) pero tienen tendencia a presentarse en situaciones de conflicto.

En ungulados, el pastar ritualizado ocurre comúnmente en conexión con encuentros agresivos (Walther 1977), también es frecuente en el mismo contexto el escarbar suelo con patas delanteras y acicalarse (Walther 1964, 1978b), así como frotar cuernos en ramas (Walther 1965, Leuthold 1978).

Las actividades de desplazamiento pueden considerarse como epifenómenos que acompañan a un estado de excitación. Otros epifenómenos pueden ser: temblar, sudar, ruborizarse, cambios en la actividad secretora de glándulas externas y otros fenómenos semejantes.

Si los actos implicados en estos estados de excitación acompañan con bastante regularidad a un acontecimiento y pueden servir de indicador o señal comunicativa, es concebible que hayan pasado a servir preponderantemente a esa función. Así, situaciones indicativas de ese origen no diferen-

ciado serían, para muchos roedores, el temblor de cola cuando el sujeto está agresivamente excitado e incluso en algunas especies el movimiento ha sido ritualizado independientemente como señal de amenaza, por ejemplo en el puercoespín, en el que incluso han surgido, como diferenciación a partir de pelos unas espinas huecas que bate durante el display, produciendo un fuerte sonido de repiqueteo.

Podemos pues resumir los cambios ocurridos en el comportamiento durante la ritualización de la siguiente forma:

1) Los movimientos se vuelven exagerados en frecuencia y amplitud.

2) Los actos se hacen estereotipados y simplificados por la omisión de algunos de los componentes originales y la exageración de otros.

3) Las secuencias variables de movimientos de funciones contrapuestas pueden llegar a fusionarse dentro de pautas simples de comportamientos estereotipados.

4) Los actos se llegan a repetir rítmicamente, con lo que aumenta la redundancia y la efectividad del mensaje.

5) Los movimientos a menudo se combinan con nuevos componentes de orientación.

6) A veces, las pautas de comportamiento son realizadas con una "intensidad típica", eliminando así la ambigüedad (Morris 1957).

7) Los movimientos a menudo pueden "congelarse" en posturas.



8) Los valores del umbral para el estímulo que desencadena la pauta cambian a veces de tal forma, que el comportamiento más ritualizado es el más fácil de desencadenar.

9) Los cambios en el comportamiento causan frecuentemente el desarrollo de estructuras corporales nuevas, principalmente cutáneas, las cuales dan énfasis a la exhibición.

10) Pautas expresivas de funcionalidad opuesta logran una antítesis ritualizada. Tal es el caso de iguanas marinas y muchos otros vertebrados, que se levantan sobre sus pies y se hacen tan grandes como es posible en exhibiciones agresivas, pero descenderán completamente sobre su vientre en exhibiciones de sumisión.

11) Varias pautas expresivas pueden combinarse variando los estados de intensidad, dando así mayor variedad de expresiones, las cuales sin embargo pueden reducirse a pocas variables (Lorenz 1953).

Resumiendo todas las ideas expuestas y tras observar atenta y largamente a los miembros de una especie determinada, se llega a sintetizar su conducta al punto de poderla dividir en un número concreto de actos fijos de conducta, que, descritos en cuanto a estructura, individuos ejecutantes y receptores, circunstancias acompañantes e interpretación, constituyen un catálogo o etograma útil como herramienta en ulteriores estudios funcionales.

En cuanto a la comunicación olfativa entre ungulados

es de la mayor importancia, tanto en su vida social (principalmente maternal y sexual, Beach y Jaynes 1956, Eisenberg y Kleiman 1972) como en sus relaciones con el hábitat. Así, ventear en ungulados consiste en subir o doblar el labio superior hacia arriba exponiendo la lámina cartilaginosa, permitiendo de esta forma la estimulación del órgano de Jacobson, con lo cual conoce el estado reproductivo de la hembra, aunque también lo realizan algunos rumiantes para detectar olores ambientales, no sólo sociales.

Asociados al depósito de olor en el suelo, están actos concretos, tales como el raspar el suelo con las pezuñas, relacionado con el depósito de secreción de las glándulas interdigitales, y es realizado frecuentemente antes de la micción-defecación en machos adultos de algunas especies, como Gazella thomsoni (Walther 1978b), Antilope cervicapra (Dubost y Feer 1981), Litocranius walleri (Leuthold 1978).

Otras señales, debido a que son muy conspicuas, pueden tener función tanto de comunicación olfativa como visual, tal es el caso de micción y defecación del macho adulto en las especies de gacelas (Leuthold 1977).

Siendo los ungulados una presa apetecida por una variedad de carnívoros, es comprensible que el comportamiento de huida y las señales sociales de alarma, que lo acompañan tengan tanta importancia. Entre estas señales quizás la que más llame la atención sea "saltos con patas rígidas", que es reali-



zada también en otros Gazellidae e incluso en Neotraginae y hasta en Cervidae y que está particularmente relacionada con la aparición de licaones en el caso de gacelas de Thomson.

Walther (1964b) considera este acto como expresión de un alto nivel de excitación, aunque no el más alto, y más bien parecería darse en transición de un alto a un bajo nivel y viceversa, teniendo además consecuencias contagiosas y de alarma. Alvarez et al. (1975c), en el gamo, lo considera como una expresión que tiene por objeto el comunicar a los compañeros del grupo una situación de peligro más que de huida directa del peligro mismo.

En cuanto a las señales comunicativas de agresión en ungulados, Walther (1964a) opina que el morder, dar patadas con las patas posteriores, golpear con pezuñas delanteras, luchar con cuello y saltar contra el oponente son filogenéticamente viejas formas de lucha que han perdido progresivamente importancia con la evolución de los cuernos y cuernas.

Walther (1958) y Geist (1966) coinciden en que varios ornamentos de los cuernos de muchos bóvidos (espiral, anillos, etc.) sirven principalmente para incrementar la fricción y reducir la posibilidad de deslizarse los cuernos durante la lucha. Esto proporciona un punto de anclaje contra el cual los antagonistas empujan y miden su fuerza.

La mayoría de los encuentros agresivos en las especies de gacelas ocurren entre individuos del mismo sexo, edad y esta-

do social. La función reproductora de esos actos y estructuras es aparente en los machos inmaduros, que no exhiben todo el repertorio de los displays, mientras que en los machos territoriales la lucha está ritualizada y no es tan violenta como entre los machos no poseedores de territorio (Estes 1967, Grau y Walther 1976).

En los machos territoriales, la agresión suele incrementarse con el establecimiento del territorio. En los machos no territoriales, la agresividad ocurre cuando hay un cambio de actividad, al comienzo de un movimiento, y durante una pausa ocasional en el movimiento (Walther 1974).

## RESULTADOS

Se presentan a continuación los principales elementos del etograma, basados siempre en nuestras observaciones.

### Pastar

El animal, generalmente de pie, desciende la cabeza hacia el suelo, donde se encuentra la hierba, o asciende hacia la penca o ramas de algún cactus o arbusto. En esta postura la cabeza sigue la misma línea del cuello, mientras las patas se sitúan a diferente nivel. Las orejas se dirigen hacia atrás o con las partes internas hacia los lados y empinadas, la cola colgante con o sin balanceo. Puede pasear mientras pasta y alternativamente levantar la cabeza y mirar a los lados.

### Pasear

El animal, adelantando la pata delantera y trasera de un lado y luego las del otro, va caminando mientras que balancea la cola, y mantiene las orejas hacia atrás o empinadas con sus partes internas dirigidas hacia los lados. La cabeza puede llevarla erguida o un poco baja.

### Olfatear el suelo

El animal desciende el cuello y cabeza en dirección al suelo, formando una línea recta por debajo de la línea del cuerpo, a la vez que puede dar cortos pasos, las orejas las dirige hacia atrás y las patas las sitúa a diferente nivel

mientras que la cola se mantiene generalmente colgante, con o sin balanceo.

#### Rascarse

Los machos y hembras pueden rascarse con los dientes de la mandíbula inferior, haciendo descender el labio inferior y dando cortos movimientos de cabeza hacia arriba y hacia abajo, mientras mantiene siempre la cola caída y relajada, de esta forma se rascan sobre el lomo, patas, vientre, pautilla, etc., pudiendo a su vez dejar las patas posteriores retrasadas y avanzar las anteriores. En esta postura las orejas se dirigen hacia atrás y hacia los lados.

Rascan la cabeza con la pata trasera del mismo lado a rasgar, haciendo cortos movimientos de atrás hacia delante a la vez que mueven la cabeza de arriba abajo.

#### Micción y defecación

Esta pauta la realizan de forma diferente los machos de las hembras, alcanzando en los machos un alto grado de ritualización.

El macho adulto, después de olfatear el suelo y escarbar en él con las patas anteriores, las adelanta y coloca a igual nivel, dejando las patas posteriores retrasadas y más separadas que las anteriores, las orejas empinadas con las partes internas hacia los lados y la cola caída y relajada; en esta posición el animal deposita la orina. A continuación deja las patas delanteras en la misma posición, adelanta las

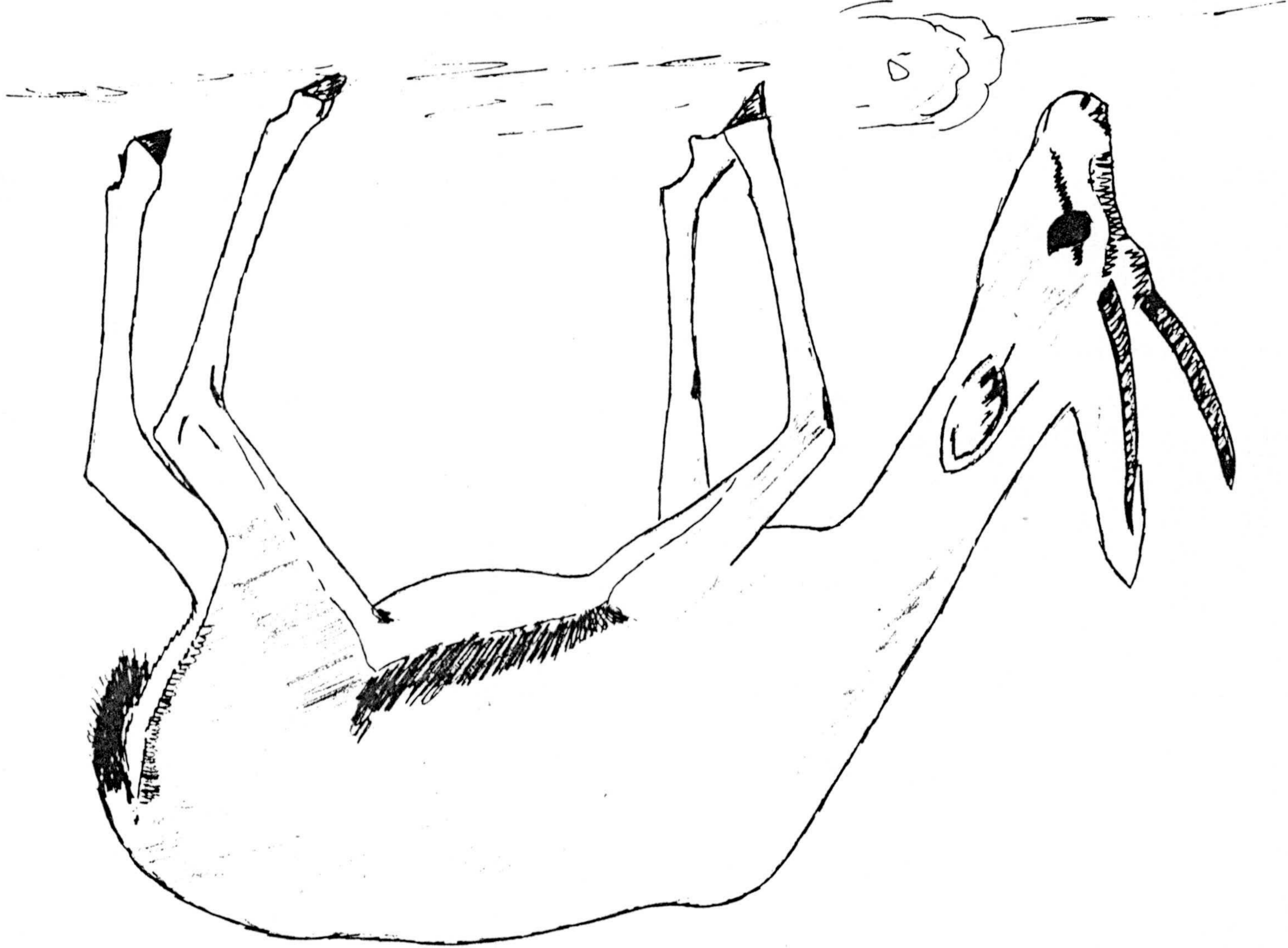
patas posteriores dejándolas separadas y encogidas, y desciende los cuartos traseros mientras que mantiene la cola en posición horizontal y las orejas dirigidas hacia atrás, de esta forma deja caer los excrementos justo encima de donde cayó la orina. Los machos acostumbran a defecar siempre en los mismos lugares.

En la realización de estas pautas las hembras dejan las patas anteriores juntas y al mismo nivel, separando las posteriores y descienden la culata por debajo de la línea del cuerpo, a la vez que levantan la cola llevándola a la posición horizontal o próxima y las partes internas de las orejas hacia los lados, en esta forma depositan la orina, siendo a su vez a veces olfateadas por un macho u otra hembra. Para defecar, pueden en la posición antes indicada, pero con las patas posteriores más próximas a las anteriores y con las orejas hacia atrás, o pueden también defecar mientras realizan otra actividad como pasear, pastar, olfatear suelo, etc.

#### Raspar suelo

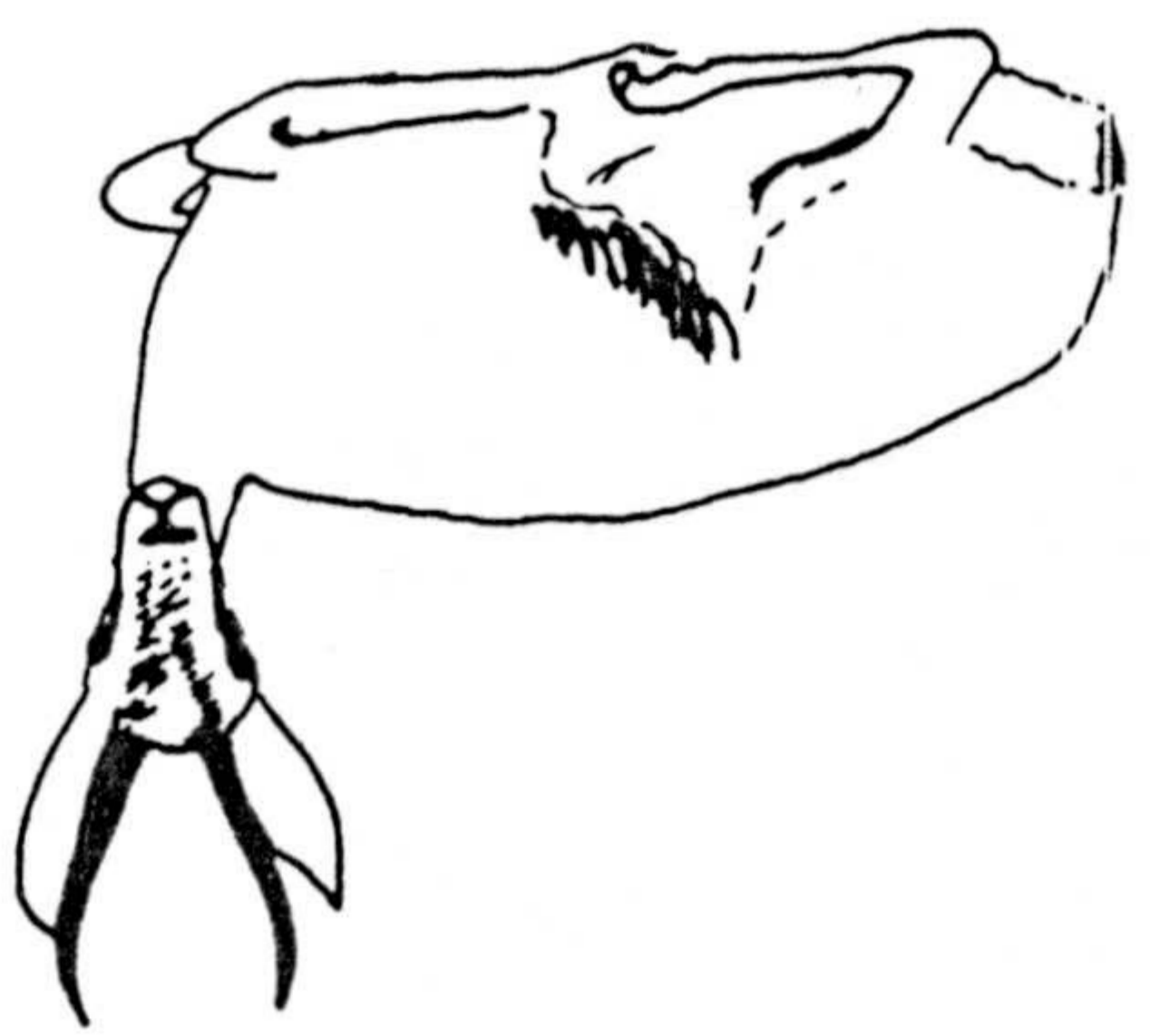
Esta pauta, aunque la realizan machos y hembras, es ejercida con mayor frecuencia por los machos. Consiste en que el animal mientras olfatea el suelo, levanta una de las patas anteriores y, volviendo a apoyarla en el suelo, echa tierra hacia atrás. Esto lo repite de una a tres o más veces con una pata y luego con la otra, así repetidas veces, mien-





Pastar

Tumbada



Miccion-defecacion ♀



Estirarse



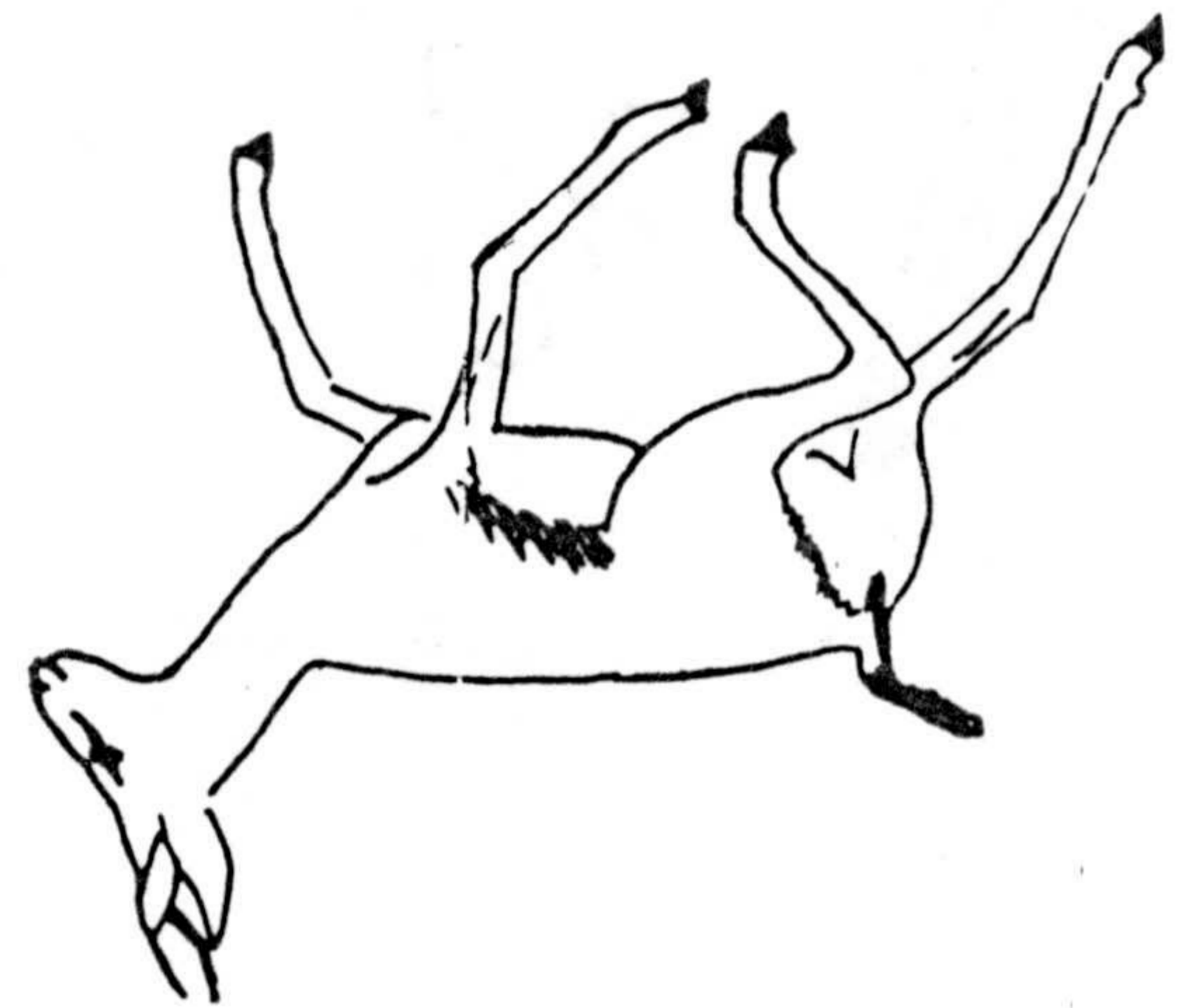
Alta



Galopar



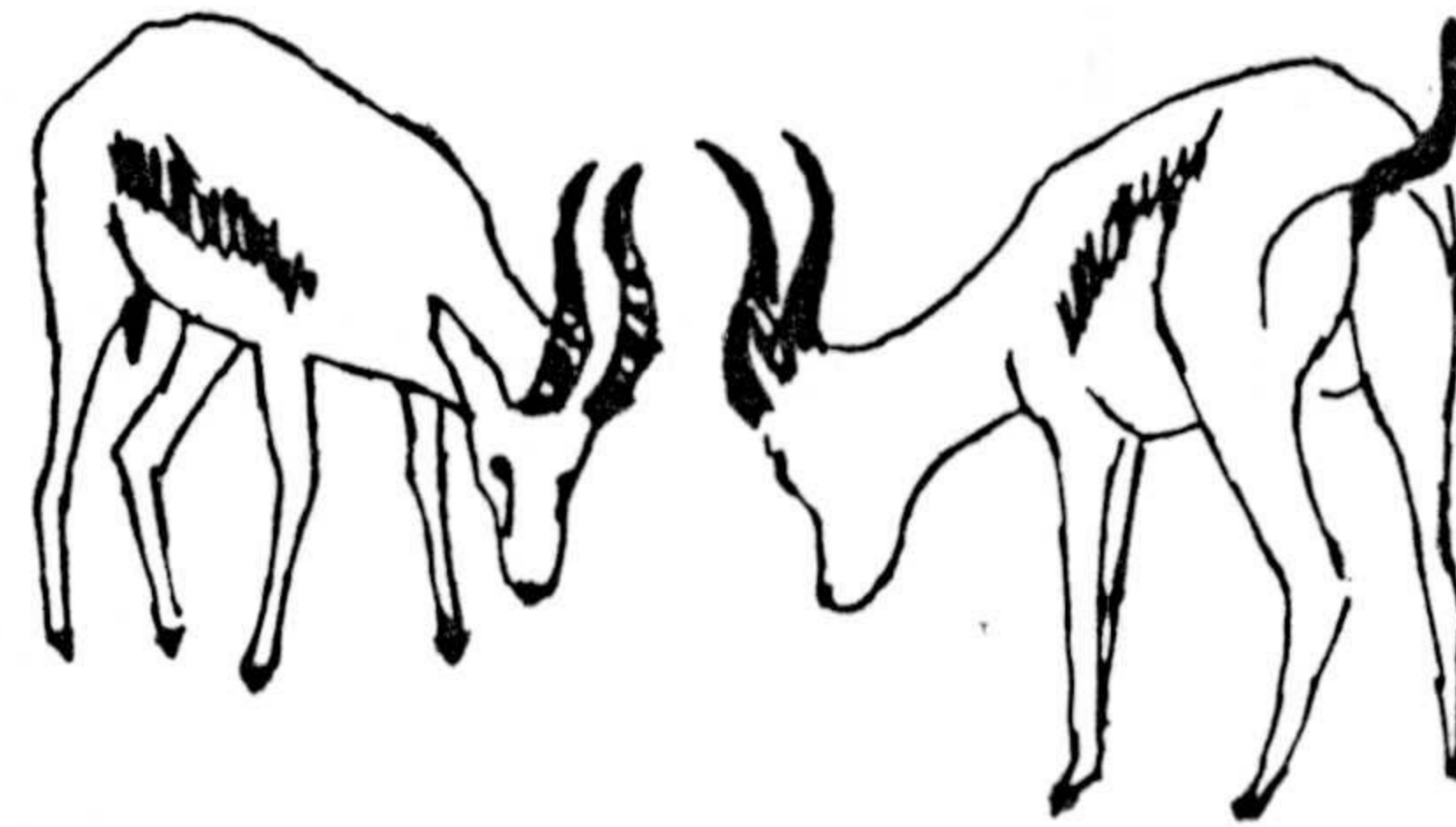
Trotar







Micción ♂



Dirigir cuernos



Mamar y olfatear al hijo



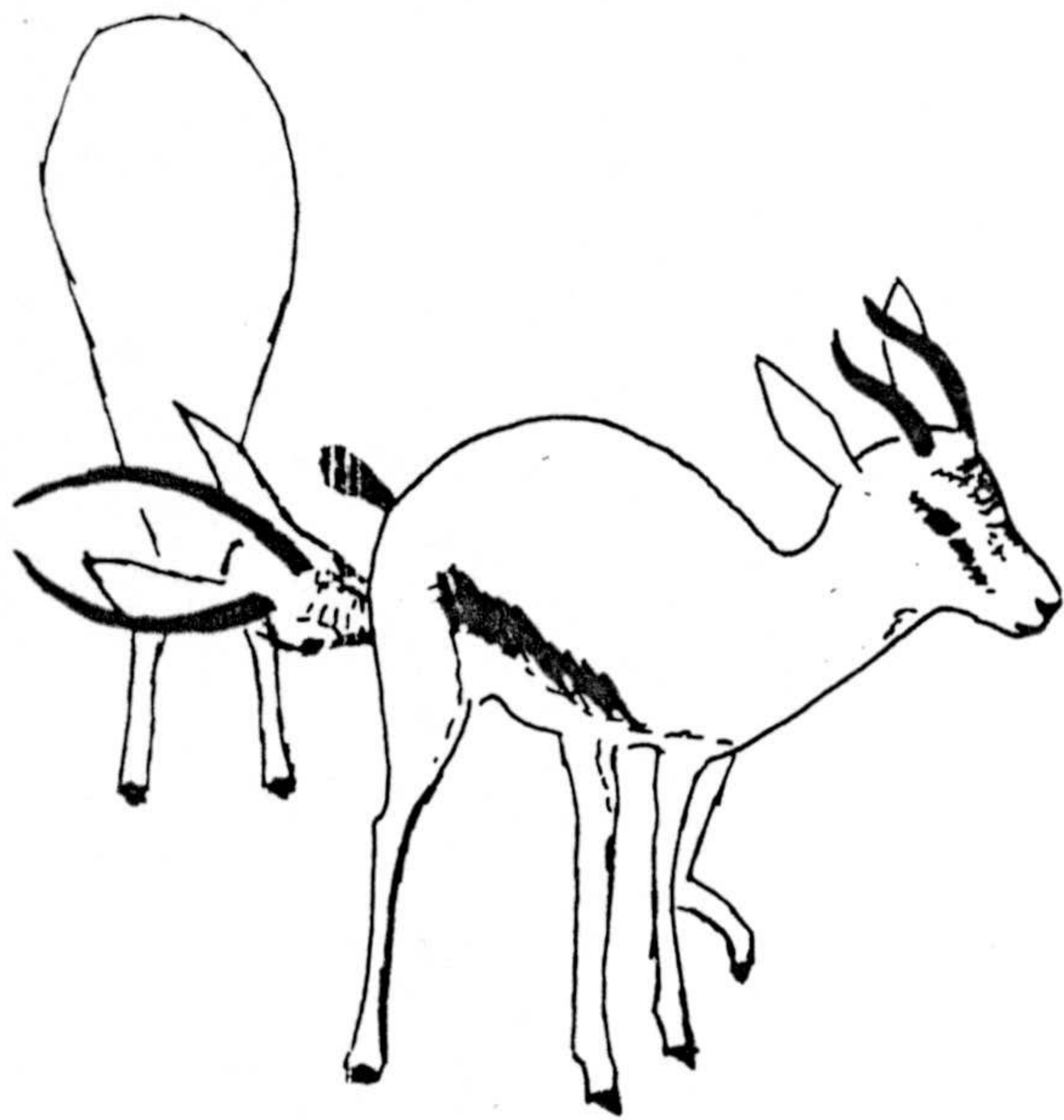
Defecación ♂



Rascarse



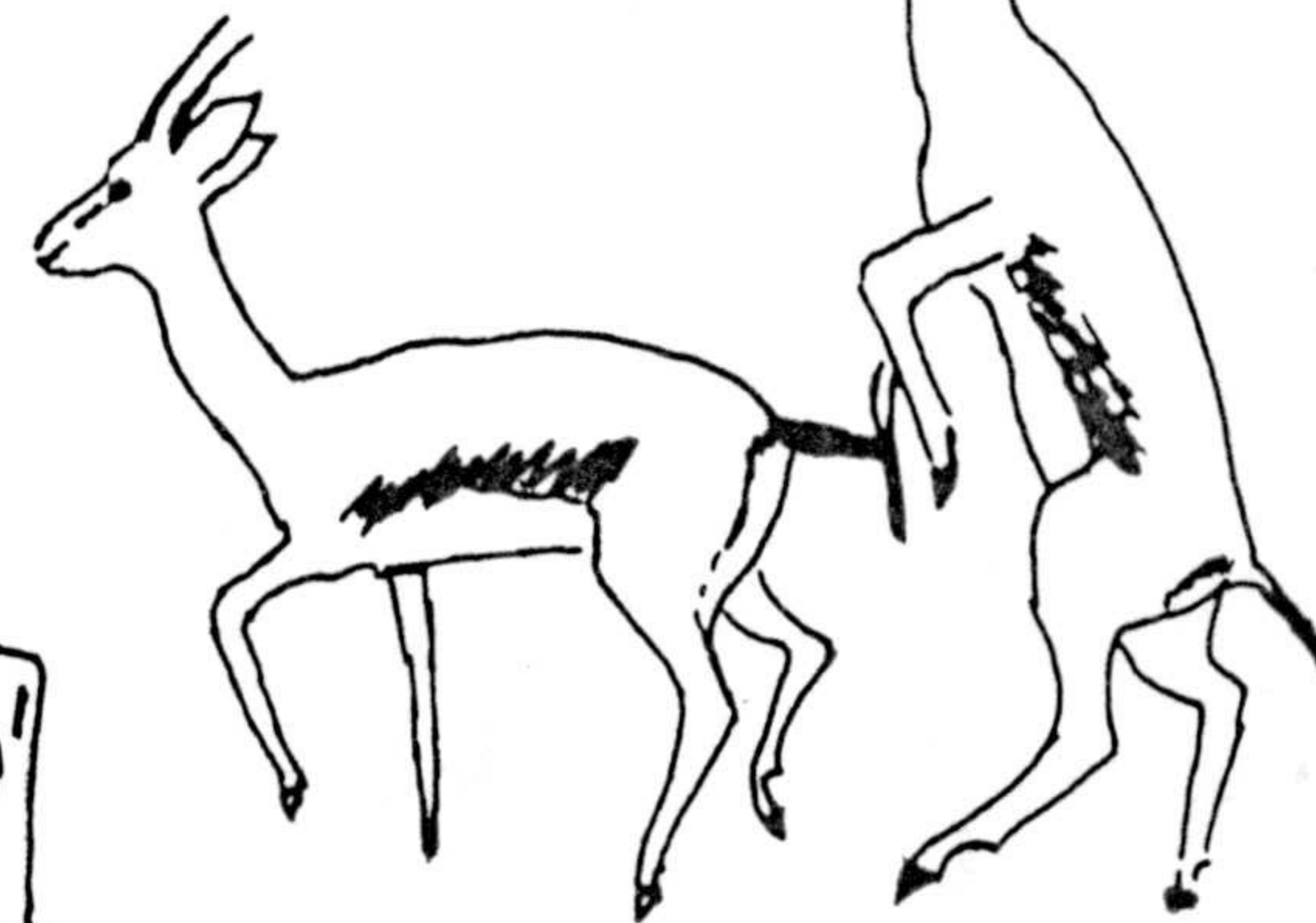
Tumbado



Olfatear área vulvar



Paseo de apareamiento

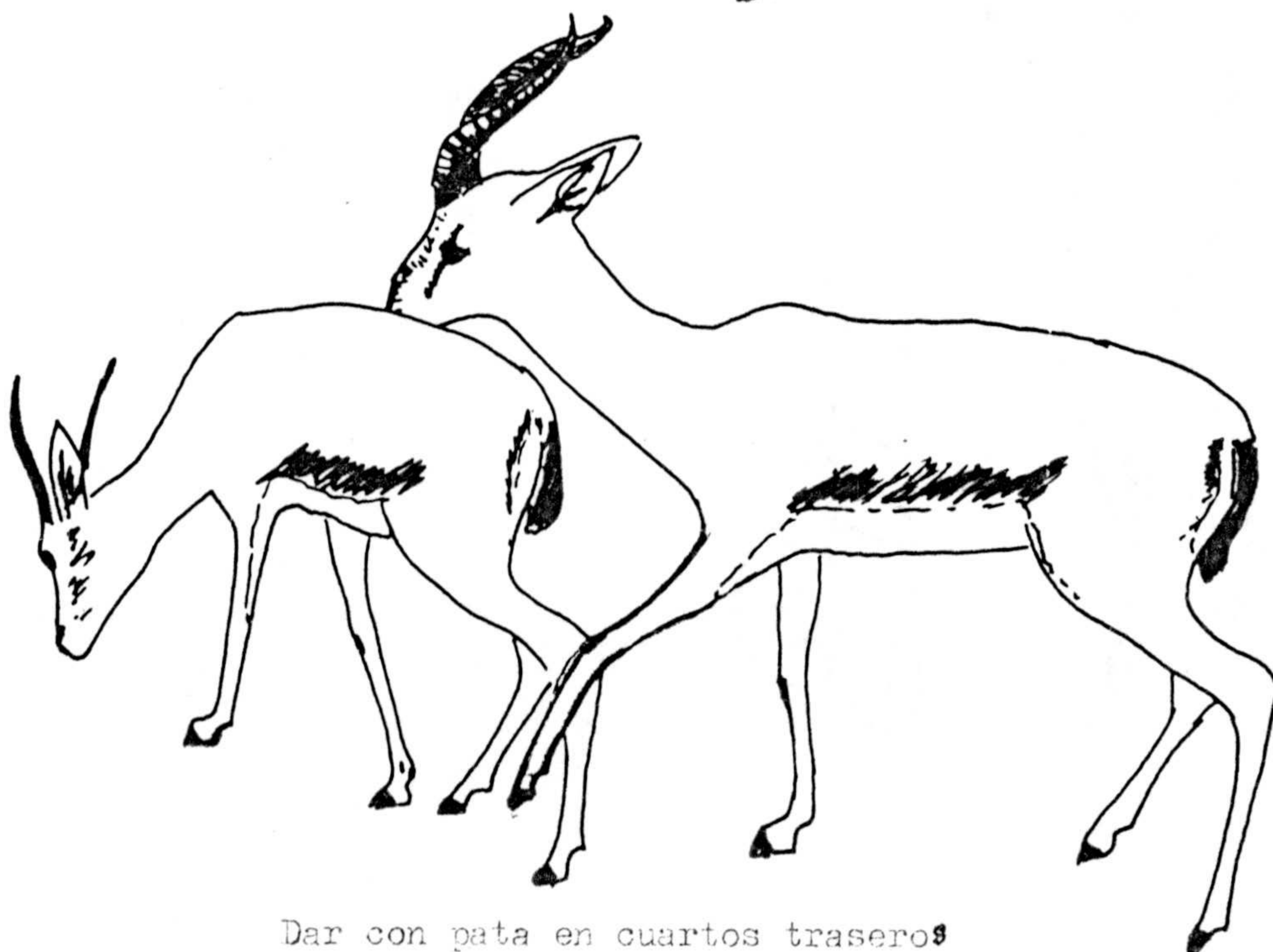


Montar



143

Ventear



Dar con pata en cuartos traseros

tras que mantiene las patas anteriores separadas y las posteriores más juntas.

#### Tumbado

El animal, después de olfatear el suelo, dobla las pezuñas hacia atrás y flexiona las patas posteriores, dejándose caer sobre el flanco. Una vez en el suelo, el animal puede adoptar varias posturas: patas anteriores y posteriores flexionadas debajo del vientre, patas anteriores estiradas y posteriores flexionadas o, patas anteriores y posteriores estiradas, dejándolo más al descubierto el blanco vientre. Por otra parte, la cabeza y el cuello pueden mantenerse erizados o bien apoyados en el suelo, mientras que los ojos pueden estar abiertos, cerrados o entornados. Frecuentemente mientras el animal reposa, rumia.

#### Estirarse

El animal realiza esta pauta después de llevar un rato echado en el suelo. Consiste en dejar las patas posteriores retrasadas mientras adelanta las anteriores, las orejas las dirige hacia atrás, levanta un poco la cabeza y, en esta postura, el animal cierra los ojos y abre un poco la boca, mientras que la cola se mantiene horizontal o la balancea.

#### Mirar alrededor

El animal de pie, mueve la cabeza a uno y otro lado, o sólo permanece inmóvil con la mirada al frente, las orejas con las partes internas dirigidas hacia los lados y las patas a diferente nivel. Esta pauta es a veces realizada por

una hembra mientras que los demás individuos reposan, y con duración mayor que cuando hace de puente entre dos pautas diferentes o se intercala sucesivas veces dentro de la misma pauta, como ocurre, por ejemplo, con pastar.

#### Aproximarse a objeto extraño

El sujeto se aproxima a un objeto extraño, generalmente apartándose para ello del grupo, baja la cabeza poniéndola en la misma dirección que el cuello y ambos formando una línea horizontal con el suelo, o por debajo de la horizontal, las orejas con sus caras internas vueltas hacia delante. Esta pauta, igual que la que sigue, va acompañada generalmente de ladrido.

#### Alerta

El animal, generalmente inmóvil y a cuatro patas, yergue el cuello mientras que mira fijamente en una dirección determinada y mantiene las orejas levantadas con sus partes internas dirigidas en la dirección en que mira. En esta postura el animal mantiene las patas anteriores juntas y al mismo nivel, las posteriores separadas, pudiendo permanecer al mismo o a diferente nivel.

Esta pauta puede ir acompañada de ladrido y de movimientos de la banda lateral. Es la postura típica de vigilancia, ofreciendo el máximo de oportunidades al vigilante para percibir los estímulos externos, (ver Fig. 18).

#### Trotar

El sujeto con cuello y cabeza erguidos, mantiene las orejas empinadas, y adelanta primero una pata y después la otra a la vez que coloca la cola en posición horizontal, generalmente, con o sin balanceo y deja al descubierto el área blanca del parche anal. Esta pauta es realizada cuando los individuos se alejan del peligro, o bien en juego de huida realizado por los jóvenes.

#### Galopar

El animal con la cola horizontal o en posición erecta y con los pelos del escudo anal generalmente erizados en el caso de los jóvenes, adelanta primero las patas delanteras y después las traseras, mientras que mantiene la cabeza y el cuello erguidos y las orejas empinadas. Esta pauta se realiza en las mismas ocasiones que la anterior y generalmente junto a ella e indica un estado más fuerte de excitación o de alarma.

#### Salto con patas rígidas

El sujeto realiza saltos sucesivos hacia adelante con sus patas rígidas, mientras que mantiene la cola hacia arriba en línea perpendicular al suelo y los pelos blancos del escudo anal fuertemente erizados.

Esta pauta es realizada generalmente por los jóvenes durante la huida o al realizar el juego de huida. Generalmente va unida a las anteriores aunque es menos frecuente que galopar. La función que posiblemente tenga es la de advertir

a los compañeros la existencia de un peligro.

#### Marcando el paso

El animal se aleja del origen de la alarma dando pasos firmes y seguros, con el cuello erguido y balanceando la cola rápidamente, las orejas empinadas con las partes internas hacia los lados. Esta pauta es realizada previamente al trote si la alarma aumenta, o puede ir seguida de alerta si la alarma no aumenta.

#### Marcha contoneada

El animal, con rítmico trote, se aleja del origen de la alarma, las patas se elevan mucho y se mantienen por un instante en esta posición alta. Mientras que realiza esta pauta el animal balancea la cola rápidamente hacia los lados.

#### Olfatear a congénere

El sujeto acerca el hocico a alguna de las partes del cuerpo de otro individuo, y dirige las partes internas de las orejas hacia los lados, mientras que las patas se sitúan generalmente a diferente nivel y la cola caída y relajada con o sin balanceo. Esta pauta es realizada entre hembras, jóvenes y macho adulto.

Serán considerados aparte los casos en que algún macho olfatea zona genetal a hembra o bien madre olfateando a hijo.

#### Lamer a congénere

El sujeto acerca el hocico a alguna de las partes del o-

tro individuo y, sacando la lengua la pasa por el lugar elegido, dando con la cabeza pequeños empellones hacia arriba a la vez que mantiene las orejas dirigidas hacia atrás y la cola caída y relajada con o sin balanceo. Esta pauta, al igual que las anteriores, se refiere a todos los individuos del grupo (machos y hembras de todas las edades), excepto cuando se refiere a la relación madre-cría o cuando el macho lame la zona genital a la hembra.

#### Acariciar

Consiste en colocar la mejilla del ejecutante junto a la cabeza del receptor, que suele encontrarse tumbado, mientras que el sujeto de pie descende cabeza y cuello, entorna los ojos y dirige las orejas hacia atrás. Ocurre pocas veces y generalmente al atardecer o en momentos de mucha tranquilidad en el rebaño, dirigido de hembra hacia hembras o hacia el macho adulto y de jóvenes hacia adultos.

#### Dirigir cuernos

El animal descende cabeza y cuello, orientando los cuernos hacia el receptor a la vez que pliega las orejas hacia atrás. Esta pauta dura unos instantes y el receptor puede reaccionar alejándose o bien responder con otra agresión. Esta actividad la realizan machos y hembras de todas las edades entre sí, aunque ciertos individuos suelen destacarse sobre otros.

#### Empujar y tocar con cuernos

Esta pauta alcanza su máxima intensidad en machos, aunque es realizada también por hembras. El animal desciende cabeza y cuello hasta aproximarlos al suelo y dirige los cuernos hacia el oponente, situándolos de manera que formen un ángulo agudo con el suelo; en esta posición ponen en contacto sus cuernos y, haciendo fuerza con el resto del cuerpo al separar las patas anteriores y posteriores, presionan sus cuernos contra los del oponente durante varios segundos, y a continuación los separan, volviendo a reemprender la pelea o finalizando la reyerta.

Cuando esta pauta es realizada con baja intensidad (generalmente entre hembras) los individuos sólo tocan sus cuernos y vuelven a separarlos sin hacer con estos presión.

#### Golpear con cuernos en cuerpo de congénere

El sujeto desciende cabeza y cuello, orientando los cuernos hacia el oponente, roza ligeramente con las puntas alguna de las partes del cuerpo del receptor, generalmente los flancos, mientras que el oponente puede estar de pie o echado en el suelo, a lo que responde alejándose. Esta pauta es realizada por hembras a otras hembras o a jóvenes, y por machos a hembras cuando están sentadas para realizar el paseo de apareamiento.

#### Golpear con hocico

El sujeto golpea con el hocico en alguna de las partes del cuerpo del receptor, generalmente en el lomo, mientras



que el receptor permanece tumbado, a lo que reacciona levantándose y dejando el sitio que es ocupado por el ejecutor de la pauta. Esta pauta se diferencia de la anterior en la parte del cuerpo que se utiliza para golpear al oponente.

#### Olfatear zona genital a hembra

El sujeto, generalmente un macho adulto, desciende cabeza y cuello y los coloca en línea horizontal paralelamente al suelo y, acercando el hocico a la zona genital de la hembra, entorna los ojos y dirige las orejas hacia atrás. En esta posición puede situarse detrás de la hembra o formando un ángulo de 90° con ella.

#### Paseo de apareamiento

El macho va tras la hembra andando lentamente a veces, rápidamente otras, según la hembra ande o corra. El macho puede llevar cabeza y cuello paralelos al suelo y las orejas hacia atrás, o por el contrario puede levantar cabeza y cuello hacia arriba y en la misma línea a la vez que suele emitir ronquidos. La reacción de la hembra ante la persecución del macho puede ser de huida si no está en celo, o pararse y levantar la cola si lo está. Esta pauta y la anterior suelen ir juntas, y aunque son realizadas por el macho adulto hacia hembra en celo, puede realizarse también entre los demás individuos del grupo, aunque con menor grado de ritualización.

#### Lamer zona genital a hembra

El macho, en la misma postura que en la pauta "olfatear zona genital a hembra", saca la lengua y la pasa repetidas veces por el perineo, estimulándola así. A diferencia de las dos anteriores, esta pauta se ha observado solamente en un macho adulto hacia hembra adulta.

#### Golpear con pata en cuartos traseros

El sujeto, generalmente un macho adulto, levanta la pata delantera y, doblándola por la muñeca, da con ella suaves golpecitos en los cuartos traseros de la hembra, que se sitúa en línea delante de él. Esta acción la ejecuta el macho repetidas veces y a ello responde la hembra huyendo si no está en estro, o por el contrario, curvando la espalda, bajando cabeza y cuello y alzando la cola, si lo estuviera, poco antes de ser cubierta por el macho. Esta pauta se ha observado a veces en machos jóvenes, aunque nunca en hembras.

#### Ventear

Cuando la hembra está depositando la orina, el macho, situado perpendicularmente respecto a ella, coloca la cabeza de lado y deja que la orina vaya cayendo por su boca, a la vez que la entreabre y saca la lengua varias veces, volviéndola a meter. Cuando la hembra ha terminado, el macho levanta la cabeza y cuello por encima de la línea del cuerpo y formando una línea recta, a la vez que con los ojos semicerrados, la boca entreabierta, el labio superior levantado y las orejas hacia atrás, deja pasar el aire por el órgano vo-

meronasal. Tras ventear el sujeto se lame el hocico. Esta pauta, aunque en la mayoría de los casos es realizada por un macho adulto hacia hembra adulta o subadulta, pueden también realizarlo hembras adultas.

#### Montar

El sujeto, manteniéndose sobre las patas traseras, levanta las patas delanteras y, doblándolas a la altura de la muñeca, las coloca sobre la parte posterior de los costados del receptor, sin apenas tocarle, esta pauta dura unos segundos, a veces da unos pasos sobre las patas traseras. Mientras realiza esta pauta mantiene las orejas hacia atrás. El sujeto es generalmente un macho adulto dirigiéndose a hembra en celo o próxima al celo, aunque también lo realizan las hembras entre sí y los jóvenes.

#### Copular

El macho a la vez que monta a la hembra adulta, desenvaina el pene de su funda y lo introduce en la vagina. Esto es realizado varias veces hasta que la última vez, el macho da un ligero empujón hacia delante, y a continuación, ya a cuatro patas sobre el suelo, cesa de perseguir a la hembra y se mantiene inmóvil unos instantes.

#### Encogida

El sujeto encoge el cuerpo y arquea la espalda a la vez que flexiona las patas posteriores, con lo que el lomo se abomba, y la zona genital desciende, la cola se separa del

cuerpo. llevándola a la posición horizontal o próxima y, las orejas las dirige hacia atrás. Esta pauta la presentan hembras adultas cuando están en celo, en respuesta a seguimiento de machos.

#### Limpiarse

Después del parto, la hembra come la placenta y se limpia la zona genital manchada de sangre, para ello, estirando el cuello, aproxima el hocico hacia la zona a limpiar, con las orejas hacia atrás.

#### Olfatear al hijo

Esta pauta es realizada de forma similar a la pauta "olfatear a congénere", pero dirigida de madre hacia hijo.

#### Lamer al hijo

La forma en que se ejecuta esta pauta es como la pauta "lamer a congénere", siendo ejercida con mayor frecuencia por madres a sus crías de corta edad que en los restantes casos.

#### Mamar

Cuando las crías tienen pocos días de edad y mientras que permanecen escondidas, las madres se aproximan a ellas y las estimulan a mamar, lamiendo para ello su zona anal. Una vez pasada esta primera época, serán las crías quienes se aproximen a sus madres para mamar, siendo a veces rechazadas por éstas. Antes de comenzar a succionar la leche, la cría buscará los pezones, moviéndose para ello más rápidamente cuanto

menor sea su edad. Una vez encontrados dará varios empujones con el hocico hacia la ubre de la madre, manteniendo las patas posteriores muy separadas y la cola elevada verticalmente, mientras la madre le lame la zona anal y genital.

#### Ronquido

El macho adulto coloca la cabeza en la misma dirección que el cuello y por encima de la línea horizontal, y con la boca entreabierta emite un sonido grave y no muy largo. Esta pauta es realizada cuando el macho corteja a las hembras y también en dirección al macho del cercado vecino.

#### Ladrado

Sonido agudo y corto realizado mientras está en alerta o apróximándose a objeto de peligro. Para ello contrae la nariz y exhala aire en forma intermitente por los orificios nasales mientras mantiene la boca cerrada.

#### Balido de cría

Sonido agudo y largo emitido por las crías cuando están en peligro.

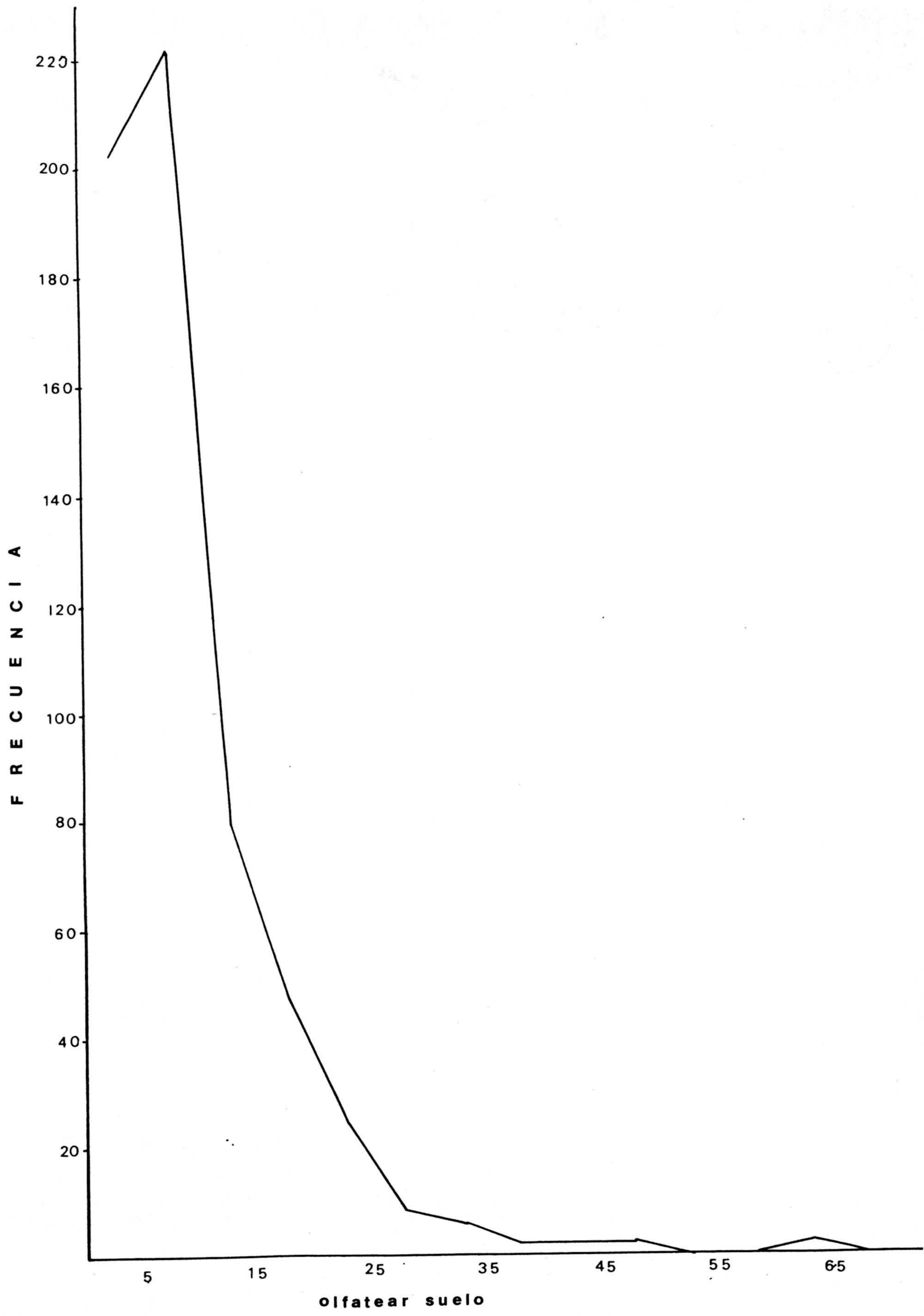
#### Balido madre

Sonido similar al de las crías, aunque más grave, realizado por la madre en busca de las crías.

A continuación se puede apreciar en la Fig. 19 que las distintas pautas, en las que hemos representado su duración mediante un polígono de frecuencias, no se ajustan a una dis-

tribución normal y simétrica. Aunque pueden elaborarse complicados esquemas para explicar esta tendencia en el comportamiento de nuestras gacelas, parece más probable que sea tan sólo un reflejo de la incapacidad del observador para distinguir el comienzo de la pauta, de modo que, de hecho, comenzará a percibirla y a medirla después de haberse iniciado. Hecho que incide en la propia descripción de los elementos del etograma, pues las propias descripciones están influenciadas por la propia incapacidad del observador.

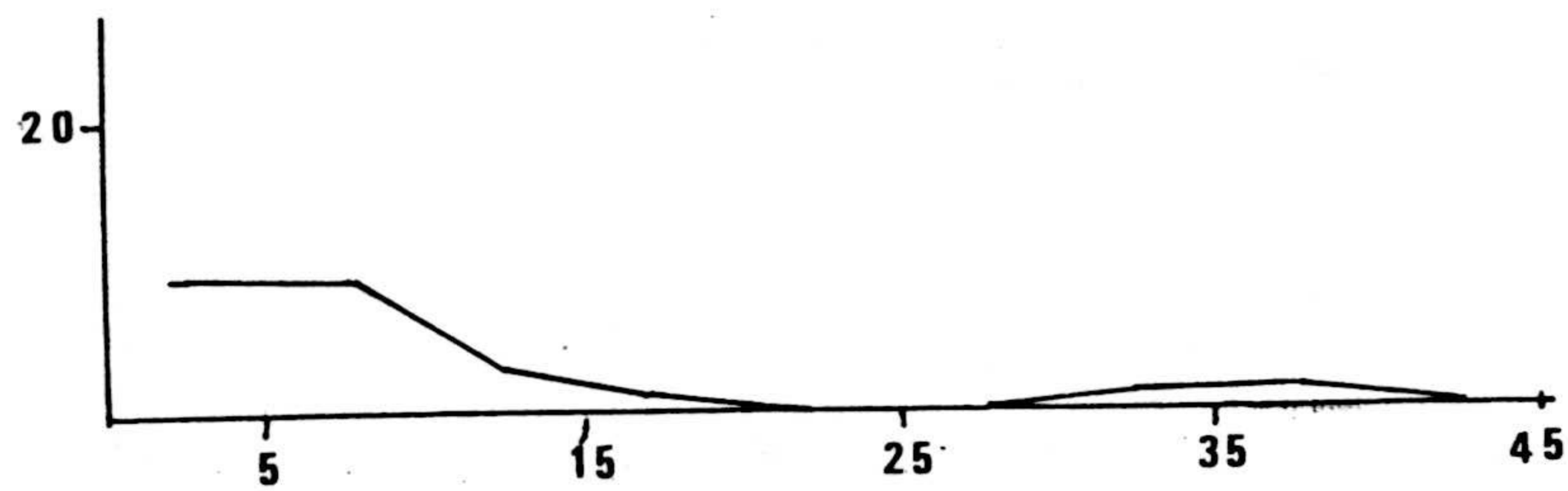
Fig. 19. Duración de las principales pautas del etograma.



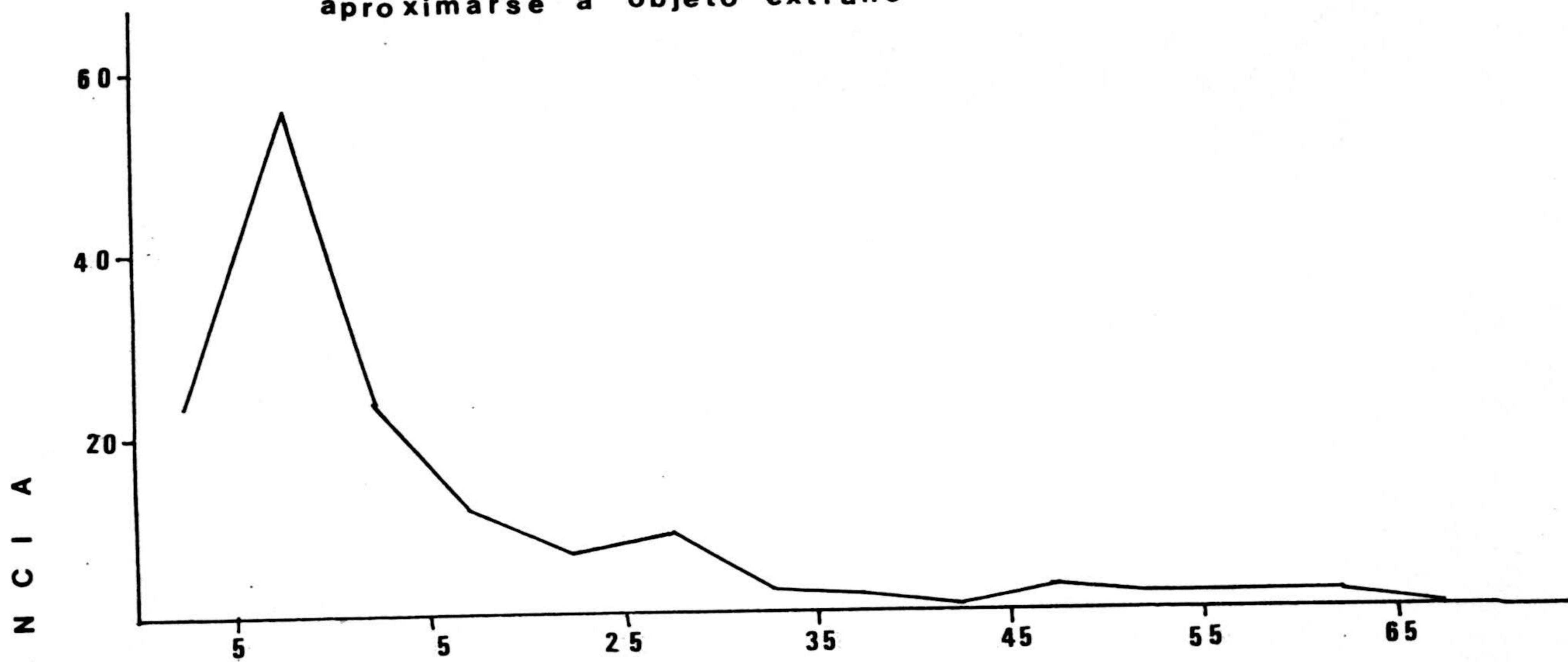
DURACIÓN seg



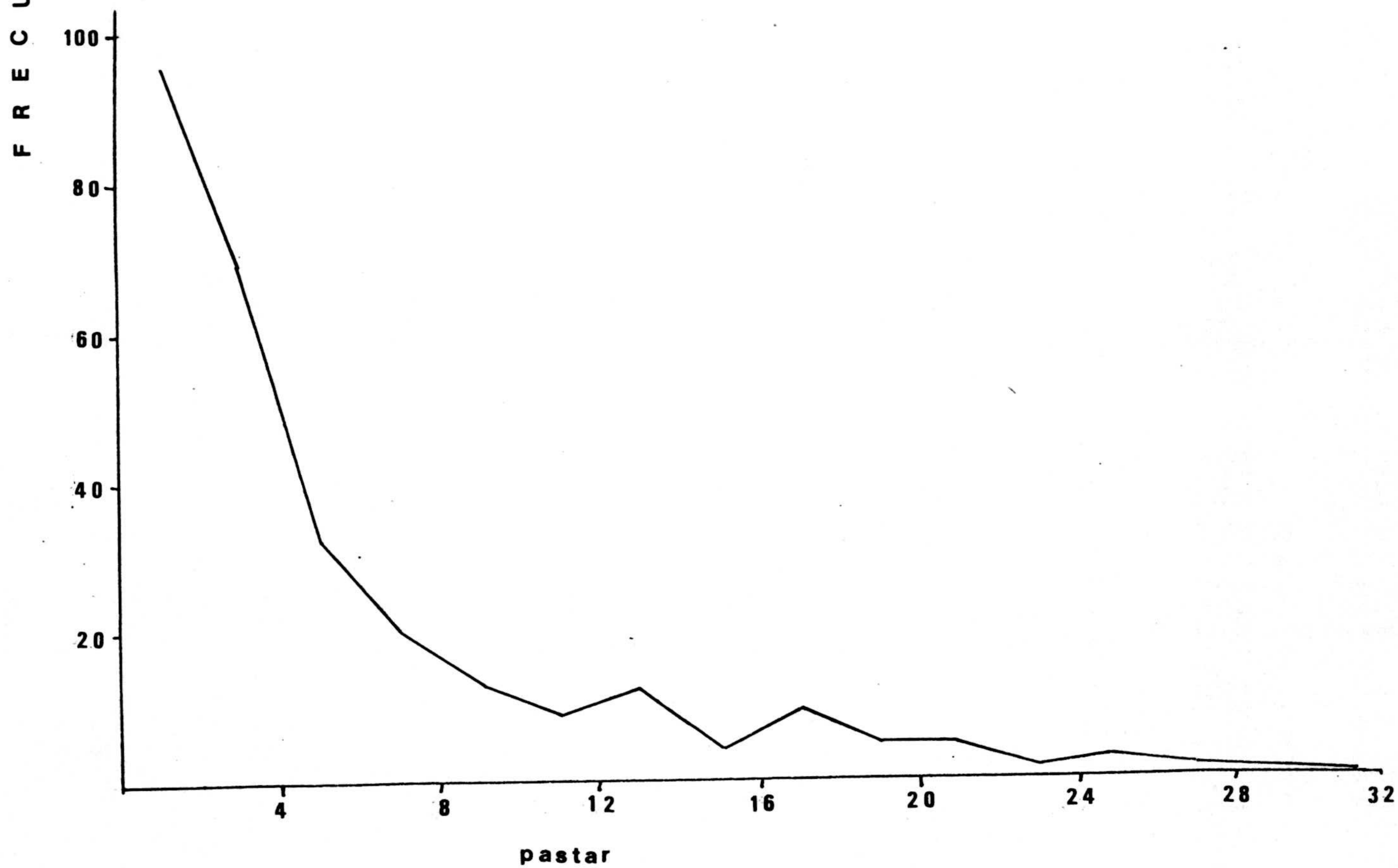




aproximarse a objeto extraño

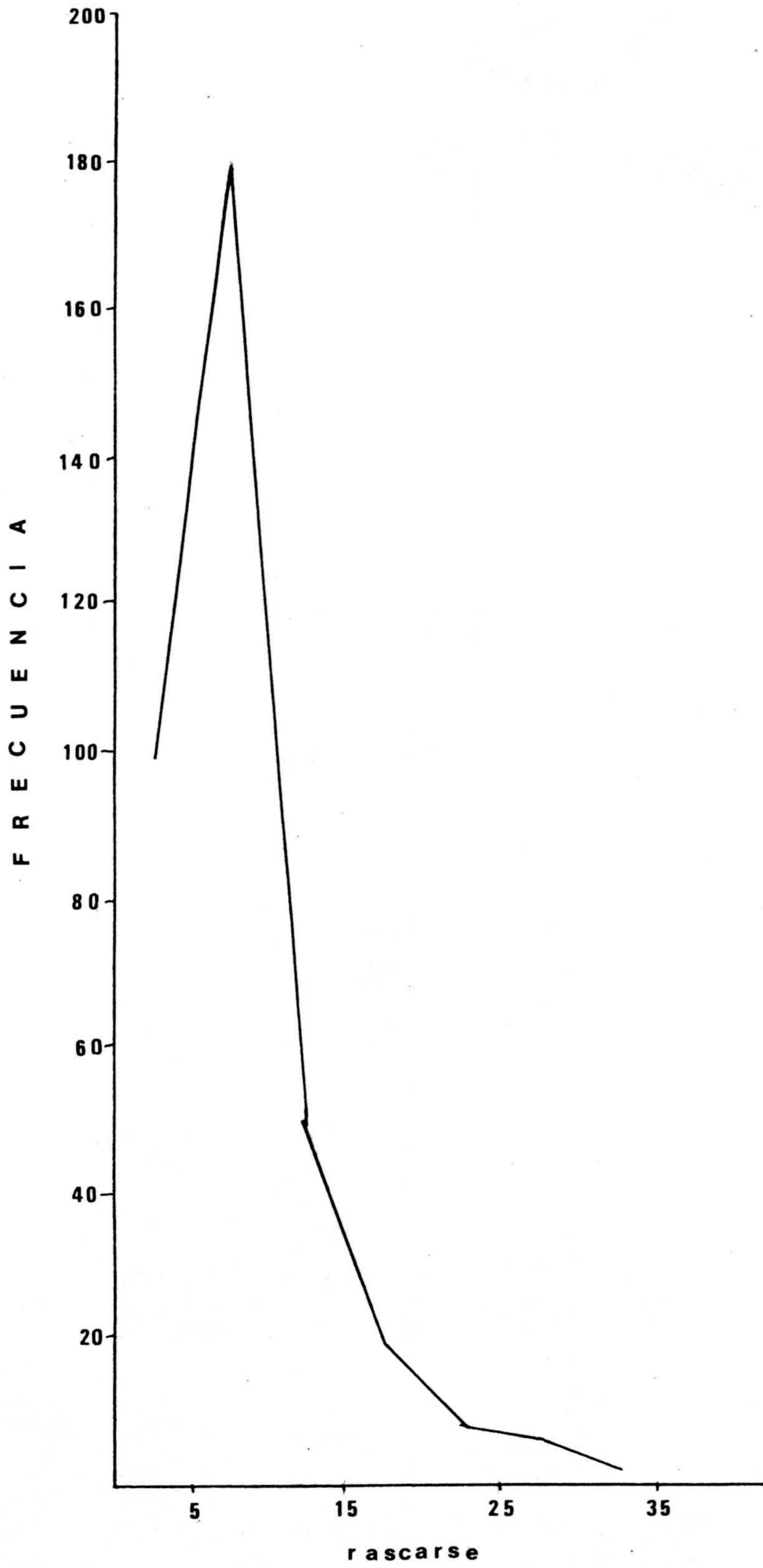


alerta

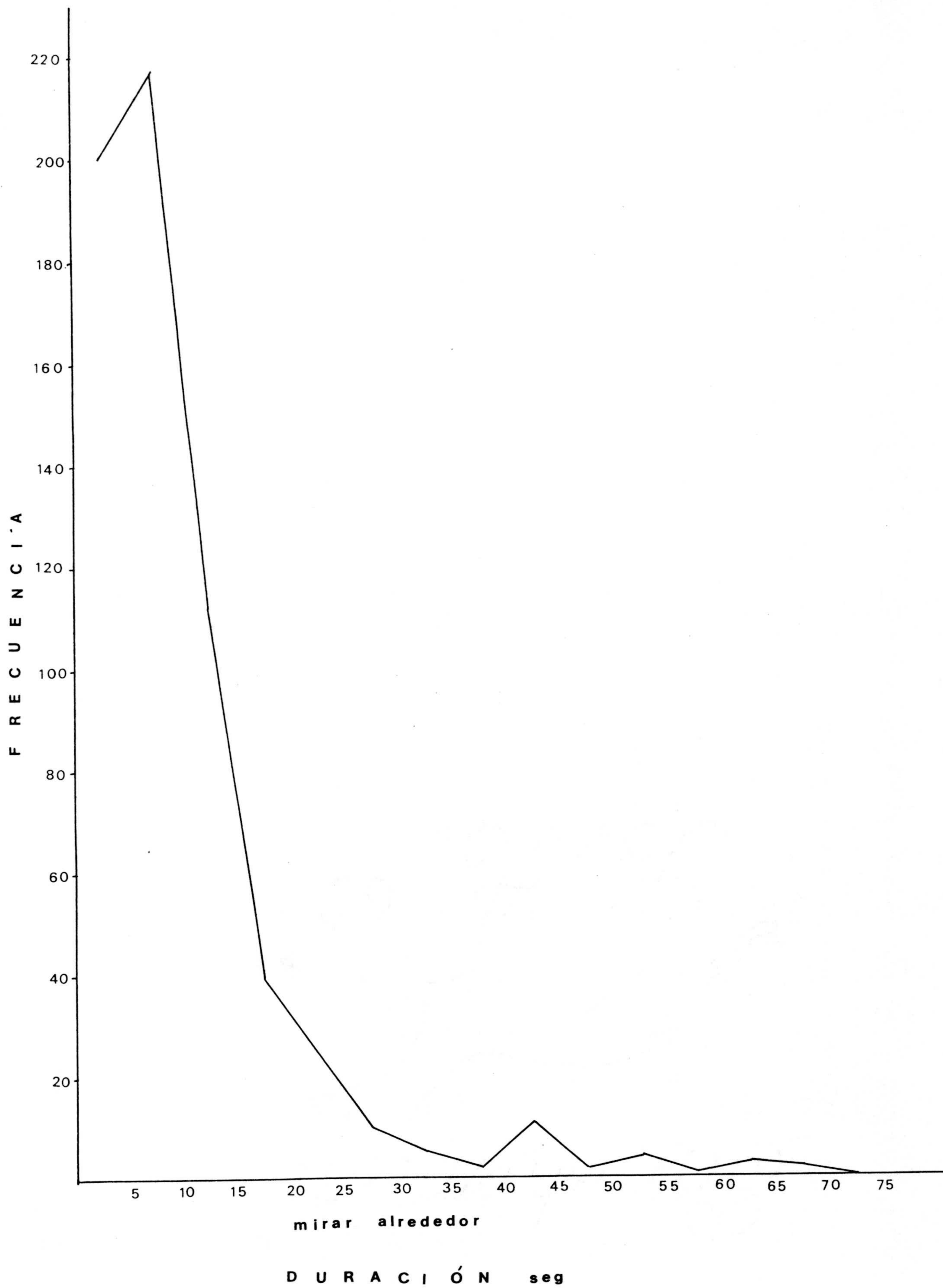


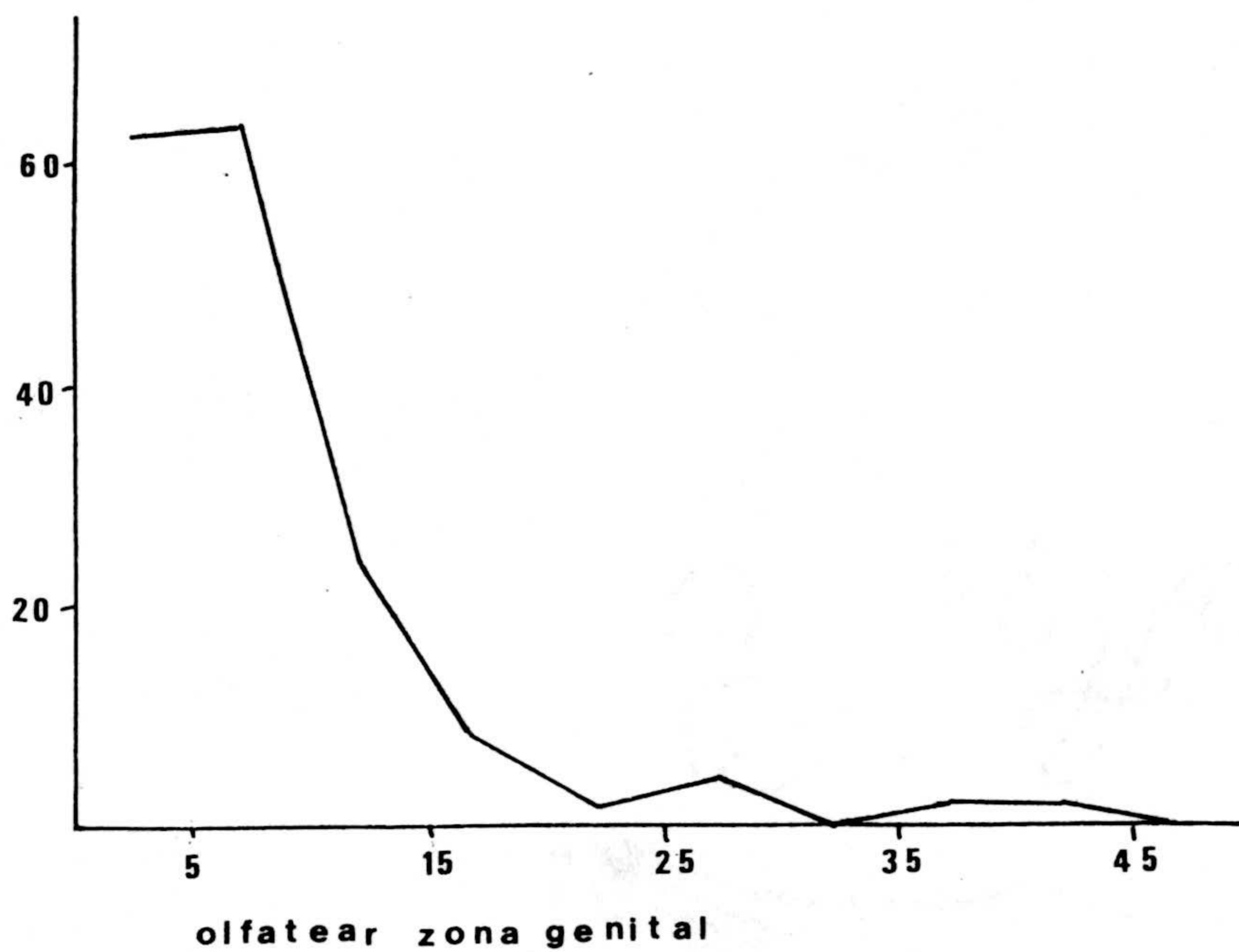
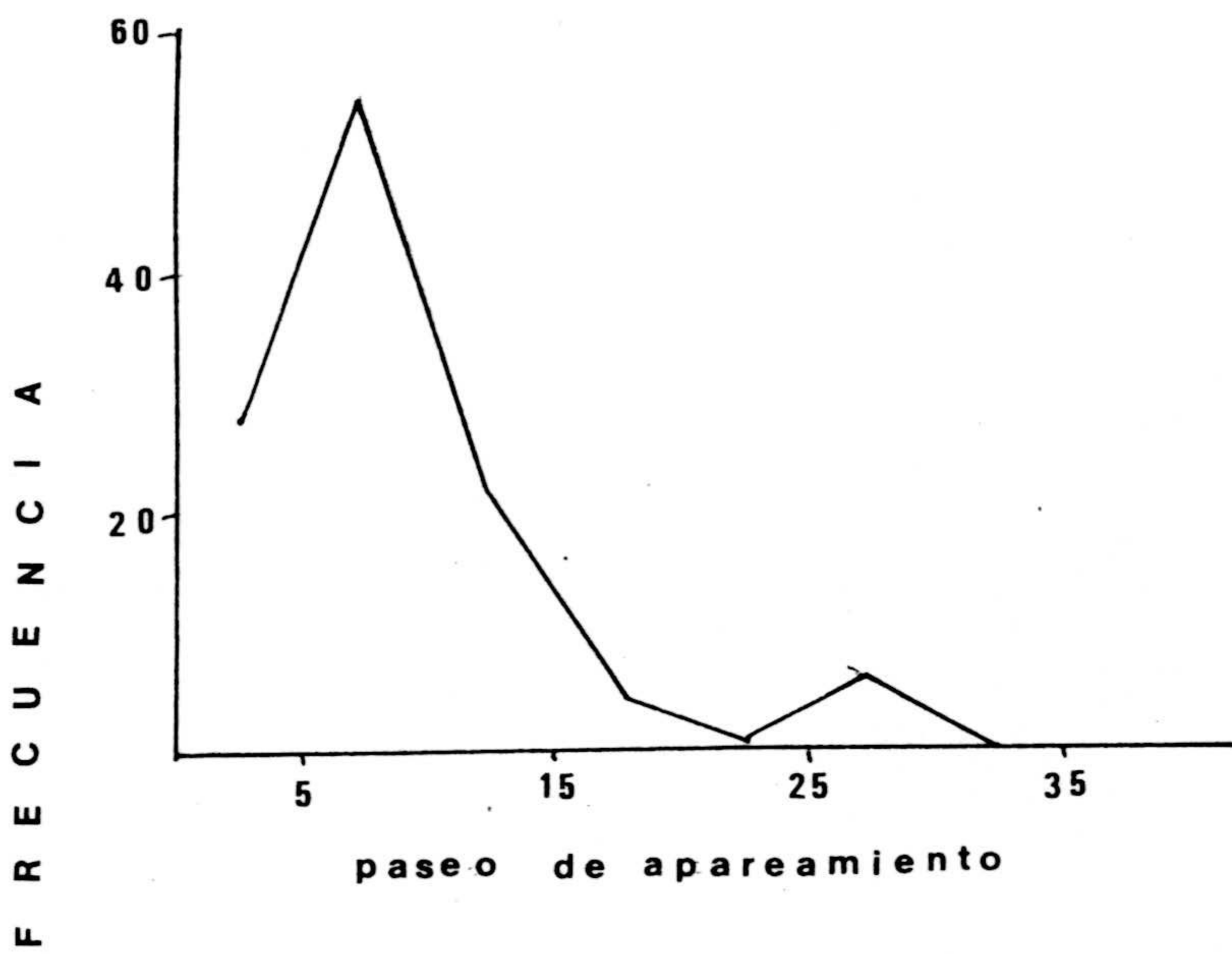
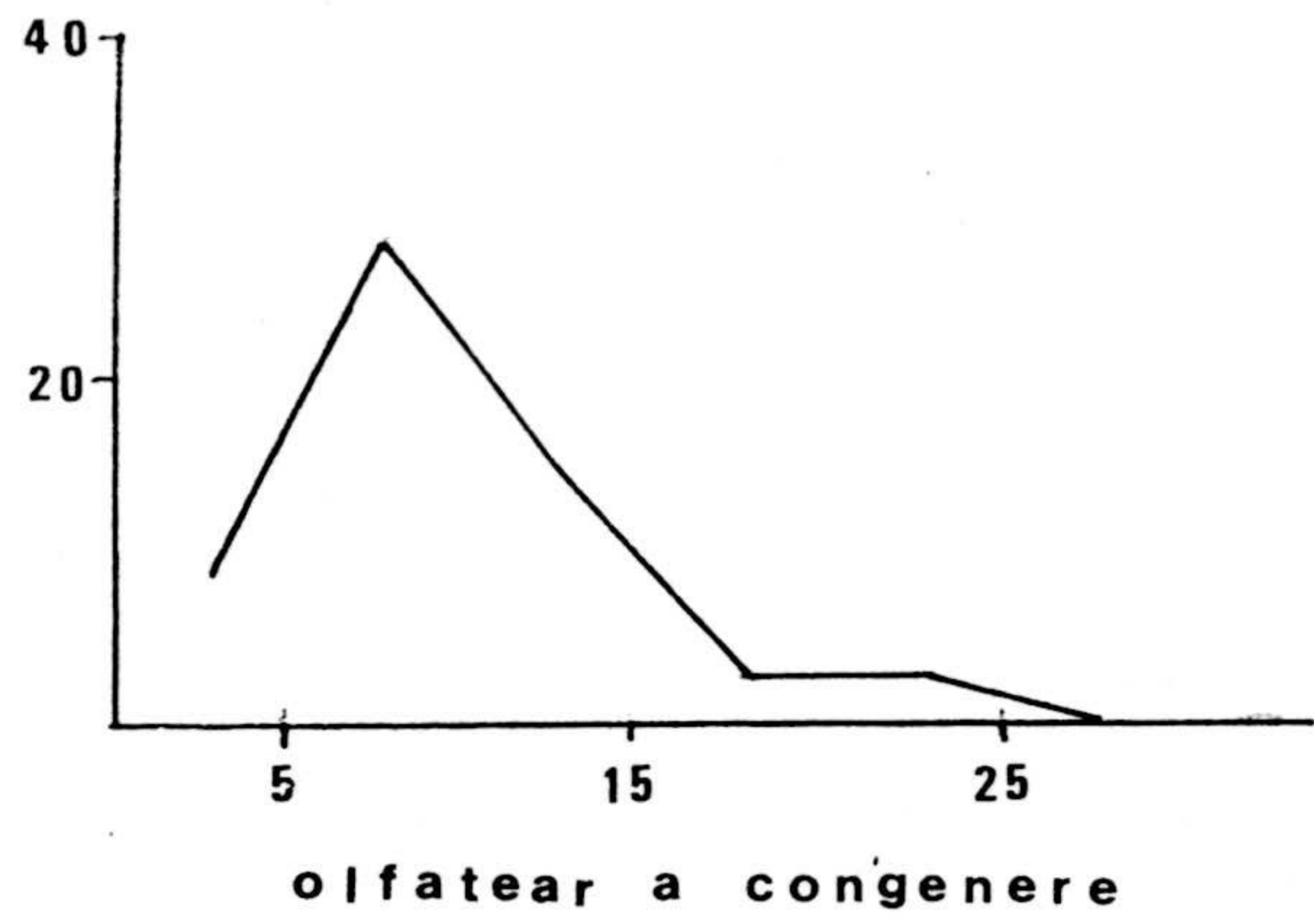
pastar

DURACIÓN (seg)



D U R A C I Ó N    s e g





D U R A C I Ó N    s e g

## CONCLUSIONES

En cuanto a la descripción de las pautas del etograma de dorcas, hemos de indicar que "mirar alrededor" es realizada como transición entre pautas y también cuando un animal vigila el entorno, como ocurre también en gacelas de Thomson (Walther 1973). Esta pauta es similar a una alerta poco rígida, en que las patas delanteras no están juntas y las orejas no están dirigidas hacia delante.

La postura de "alerta" es común en muchas especies de ungulados, desde las especies que habitan las zonas boscosas o de matorral como el gamo (Alvarez et al. 1975c), a las especies africanas de sabana como son las gacelas de Thomson (Walther 1969). Y el temblar de la banda lateral que a veces ocurre en nuestras gacelas, aparece también en gacelas de Grant y en gacelas de Thomson (Estes 1967), dándose como consecuencia de la excitación.

"Aproximarse a objeto extraño" tiene una doble función: protección y exploración (Alvarez et al. 1975c).

La forma más llamativa en que las gacelas ejecutan la alarma es mediante "saltos con patas rígidas", lo que se observa también en gacelas de Thomson (Walther 1968), gacelas de Grant (Estes 1967) y gamo (Alvarez et al. 1975c), además de algunos antílopes.

La función de esta pauta es, al parecer, la de comunicar

la alarma a sus compañeros más que el alejarse del objeto de peligro, provocando así una huida en masa que traiga como consecuencia el desconcierto del predador. Además, el individuo que da la alarma lleva ventaja respecto al resto de sus compañeros, puesto que su sistema simpático ha comenzado antes a actuar, sin exclusión de otras posibles explicaciones, como: que sirve para atraer al predador e inducirle a darle caza mientras el animal está aún a suficiente distancia como para huir con éxito (Smythe 1970).

Los sonidos de alarma de nuestras gacelas, semejantes a los de otras especies de ungulados, pueden, además, ser ventajosos en la comunicación interespecífica de grupos mixtos (Leuthold 1977).

"Marcar el paso" y "marcha contoneada" son realizadas por nuestras gacelas cuando el sujeto se aleja de un objeto de peligro no muy intenso, el cual puede ser en muchos casos un congénere, y parece tener la función de evitar la agresión, ya que el presentar cuartos traseros es una forma de sumisión (Guthrie 1971, Walther 1974). Su origen evolutivo puede ser, según Alvarez et al. (1975c), agresivo, a partir de la primitiva forma de agresión de los ungulados de golpear con patas delanteras.

"Trotar" y "galopar" son las formas de huida más eficaces que poseen los ungulados y que se manifiestan en situaciones de extremo peligro.

Mientras que "olfatear" es realizado con relativa frecuencia para conocer la identidad de los compañeros, la pauta "lamer el pelaje" está muy restringida, realizándose con frecuencia de madre a cría en los primeros días que siguen al parto, tal y como ha sido también observado en otras gacelas por Walther (1964b, 1968, 1977).

La pauta "acariciar" es poco frecuente entre gacelas, dándose también en gerenuc (Leuthold 1978), y en nuestro caso es realizado entre jóvenes o entre hembra adulta y un joven, y lleva consigo el solicitar la limpieza de la cara.

Las posturas de "micción y defecación" en dorcas son distintas en hembras que en machos, estando en estos últimos altamente ritualizadas, lo que puede significar que además de la misión de marcar el territorio constituya una señal visual para sus compañeros. Estas posturas son similares a las encontradas en otras especies de antílopes: Gazella granti, G. thomsoni (Estes 1967), G. thomsoni (Walther 1974, 1978 b, c), Litocranius walleri (Leuthold 1978), Antilope cervicapra (Dubost y Feer 1981).

"Raspar el suelo con las patas delanteras es otra forma de marcar el territorio, y es realizada por los machos de forma ritual antes de la micción-defecación. Es también realizada por las hembras mientras que buscan raíces o hacen oquedades para resguardarse ellas o las crías.

"Frotar cuernos" puede tener en ocasiones la función de

marcar y también de agresión redirigida hacia un posible oponente, en otras ocasiones no se pone de manifiesto como función social (Walther 1974).

Las luchas en dorcas, al igual que en otras gacelas (Estes 1967, Grau y Walther 1976) están más ritualizadas en machos que en hembras, denotando una función más importante en los primeros y en correspondencia con el mayor tamaño de estas estructuras en machos.

Así, el "golpear con hocico" y el "golpear con cuernos en el cuerpo de un congénere" son primitivas formas de lucha presentes sólo en hembras (Walther 1958) o en machos adultos hacia hembras durante el cortejo. El "golpear y empujar con cuernos" es realizado generalmente por los machos adultos o jóvenes, siendo infrecuente en hembras.

El comportamiento de cortejo en machos está altamente ritualizado y tiene su origen, según algunos autores, en primitivas formas de agresión (Walther 1974). El "golpear con pata delantera en cuartos traseros" es común en bóvidos, especialmente en Antilopinae, Hippotraginae, Reduncinae, Neotraginae, Cephalophinae y Caprinae (Walther 1960).

El "ronquido" emitido por el macho durante el cortejo es, a nuestro oído, del mismo tipo al emitido en interacciones agresivas. Poniendo otra vez de manifiesto la relación entre el comportamiento sexual y el agresivo, tal y como ocurre en gamo (Alvarez et al. 1975c)



La postura femenina de "encogida" , como respuesta al cortejo del macho, está relacionada con la postura de sumisión (cabeza baja) o con amenaza defensiva.

## ESTRUCTURA DEL COMPORTAMIENTO

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	166
Material y Métodos .....	177
Resultados .....	180
Conclusiones .....	245

## INTRODUCCIÓN

En la práctica hay dos métodos para la descripción del comportamiento: uno se refiere a la organización en el tiempo de contracciones musculares y movimientos, de la actividad glandular o bien de cualquier otra propiedad fisiológica, mientras que el otro método se refiere más bien a la organización del comportamiento según sus consecuencias en la supervivencia.

En la práctica el primer método se concentra, a menudo, a posturas y movimientos corporales, ya que una descripción completa sería impracticable y el estado actual de las investigaciones no ha alcanzado la etapa de estudio simultáneo del comportamiento observable y de las variaciones de las variables fisiológicas.

El segundo método de descripción del comportamiento o de "descripción por sus consecuencias" es, para empezar, más interpretativo y funcional, y también más apriorístico. Presenta, según Hinde (1970), varias ventajas, tales como el que en una breve descripción se pueda cubrir cierta cantidad de pautas motoras, el permitir a menudo que unidades de comportamiento sean descritas con relación a cambios del entorno, y llamar la atención a veces de acontecimientos esencia

les del comportamiento que no aparecen en descripciones físicas.

Por otra parte, el comportamiento también puede ser clasificado en términos de su causación inmediata (Baerends et al. 1955, Hinde 1970). Así, todas las actividades para quienes la frecuencia o intensidad es significativamente incrementada por la hormona sexual masculina pueden agruparse juntas como comportamiento sexual masculino. Todas las actividades influenciadas simultáneamente por la situación estímulo "macho rival" pueden describirse como comportamiento antagonista. Esta clasificación es esencial para la comprensión del comportamiento de todo animal. Para asegurarse que las pautas de comportamiento dependen de un mismo factor causal, se puede comenzar por comprobar si su intensidad varía al unísono y cuando de esta manera puedan elaborarse varias hipótesis sobre los propios factores causales de que esas variaciones dependen, el paso siguiente consistirá en manipular los factores causales hipotéticos y comprobar los efectos sobre las conductas implicadas.

El comportamiento puede ser objeto además de una clasificación funcional (Huxley 1966, Altmann 1968, Hinde 1970), según la cual las actividades se ordenan de acuerdo con su significado adaptativo, así,

se hablará de pautas de "amenaza", "cortejo", "dominancia", etc., refiriéndose a categorías funcionales, bien es verdad que a veces de una forma imprecisa.

En la práctica a menudo una clasificación funcional suele coincidir con una clasificación causal (Altmann 1968, Hinde 1970), al menos hasta cierto punto. De esta manera, términos funcionales tales como "comportamiento sexual" y "comportamiento parental" son útiles también para referirse a categorías también definidas en términos causales.

Pero aunque con frecuencia la clasificación funcional es buena guía de la causal, este no es siempre el caso, y así, por ejemplo: Beer (1963) (en Hinde 1970) muestra que una clasificación causal de las actividades de la gaviota reidora (Larus ridibundus) en la estación temprana de reproducción no coincide con la clasificación funcional. Por otra parte, en muchos animales es injustificable hablar de comportamiento reproductivo cuando implica una categoría causal, ya que inscritos en ese término se encuentran el comportamiento sexual y el parental, que dependen de diferentes factores causales. Es bien claro que para obtener una clasificación causal ha de aplicarse un análisis puramente causal, y la ordenación así obtenida no debe confundirse con la funcional, aunque

en la práctica a menudo coincidan los resultados.

Por añadidura, las mismas pautas de movimiento pueden cumplir distintas funciones en diferentes contextos, por ejemplo, el clasificar taxativamente la erección del pene de un cachorro de perro de una semana de edad en la categoría de comportamiento sexual porque sea necesaria para el macho adulto durante la cópula, es tan absurdo como catalogar a la micción por el macho juvenil como "marcaje de territorio", tan sólo porque el macho adulto marca orinando.

Marler (1956) elaboró el término tendencia (drive) como la predisposición a presentar un determinado comportamiento, en condiciones naturales.

La evidencia de que ciertos factores causales existen, no siempre se manifiesta con la realización de las pautas de conducta implicadas, y, así es, que un animal hambriento en presencia de alimento puede no comer si se acerca hacia él un objeto extraño. Aquí parecen estar presentes dos tendencias, refiriéndose cada una a comportamientos incompatibles (comer y huida); podemos entonces hablar de "conflicto". Las posturas de amenaza de aves y peces a menudo parecen entenderse con referencia a este fenómeno.

Característicamente, la amenaza conlleva tendencias a ataque y huida, mientras que el cortejo lleva

consigo tendencias a atacar, a huir y a actuar sexualmente hacia la pareja, tal como se observa en el pez rodeo (Wiepkema 1961), pinzones (Hinde 1953, Marler 1956), carboneros (Hinde 1952, Blurton Jones 1968), gacelas (Geist 1963, Walther 1965, Grau y Walther 1976) y chimpancés (van Hoof 1973).

Para el desenvolvimiento normal de las actividades es preciso que el animal realice solamente un grupo causal-funcional de pautas al tiempo, cuyo factor controlador habrá de inhibir en ese momento la acción de los factores que controlan otros grupos de pautas. De hecho el efecto observable será el mismo si la inhibición ocurre a nivel del sistema nervioso central o por competición entre receptores o efectores.

En una cadena de respuestas, bien inter o intraindividual, cada individuo o actividad desencadena la ejecución de la pauta siguiente en la cadena. Así, los movimientos alternantes del paso en el mismo individuo dependen en gran parte de los efectos entre las dos fases del movimiento. Si hablamos de cadenas interindividuales, hay muchos ejemplos de comportamiento social en los que dos individuos responden recíprocamente, dependiendo en parte de una cadena de secuencias (Tinbergen 1951, en Gasterosteus aculeatus; Morris 1958, en Pygosteus pungitius; Fabricius y Jan-

sson 1963, en Columba livia; Brower et al. 1965, en Danaus gillipus; Brown 1965, en Drosophila; Joly 1966, en Salamandra salamandra; Allin y Banks 1968, en Dicrostonyx groelandicus; Dingle 1969, en Gonodactylus bredini manning; Hazlett y Estabrook 1974, en Microphrys bicornutus; Zack 1975, en Hermisserda crassicornis.

Sin embargo, la cadena no suele ser rígida (Fabricius y Jansson 1963, Altmann 1965, Hinde 1970, Leresche 1976) y el comportamiento puede revertir en un estadio temprano en la secuencia aunque el estímulo del próximo estadio esté disponible. Por ejemplo, secuencias del cortejo de Lebistes reticulatus (Baerends et al. 1955).

Verdaderamente, la mayoría de los ejemplos en los cuales las respuestas aparecen en secuencia regular no dependen sólo de estímulos sucesivos a los cuales lleva cada situación como consecuencia de la respuesta previa, sino también de factores causales comunes para las diversas respuestas. A menudo la última actividad en la secuencia requiere una intensidad superior de esos factores; si ellos son inadecuados, el comportamiento revierte a un punto más temprano en la secuencia.

Este es indudablemente el caso del comportamiento



sexual del pez espinoso, donde todas las actividades de cada sexo dependen de factores endocrinos, de estímulos externos y de suficiente intensidad en el acto respuesta, que actuará como estímulo en la cadena comunicativa (Hinde 1970); de hecho la probabilidad de que una respuesta actúe a su vez como estímulo del eslabón siguiente de la cadena no es fija, sino que varía con factores externos e internos. Así, por ejemplo, el tipo de secuencias observadas en la captura de la presa por Dasyuroides byrnei dependerá tanto del tamaño y comportamiento de la presa como de la facilitación de un movimiento por otro en el propio ejecutante (Hutson 1975). De igual forma, el ciclo del cortejo de Columba livia varía con los estímulos externos presentes, particularmente las señales comunicativas recibidas de la pareja y de las condiciones fisiológicas del ave (Fabricius y Jansson 1963).

La generalización más aceptada en cuanto a la ordenación del comportamiento en base a sus factores causales ha sido la estructuración jerárquica. Así, el comportamiento reproductivo del espinoso lo entiende Tinbergen (1951) organizado jerárquicamente en sus factores causales. Así, la actividad reproductiva de conjunto está controlada por el nivel de hormonas se-

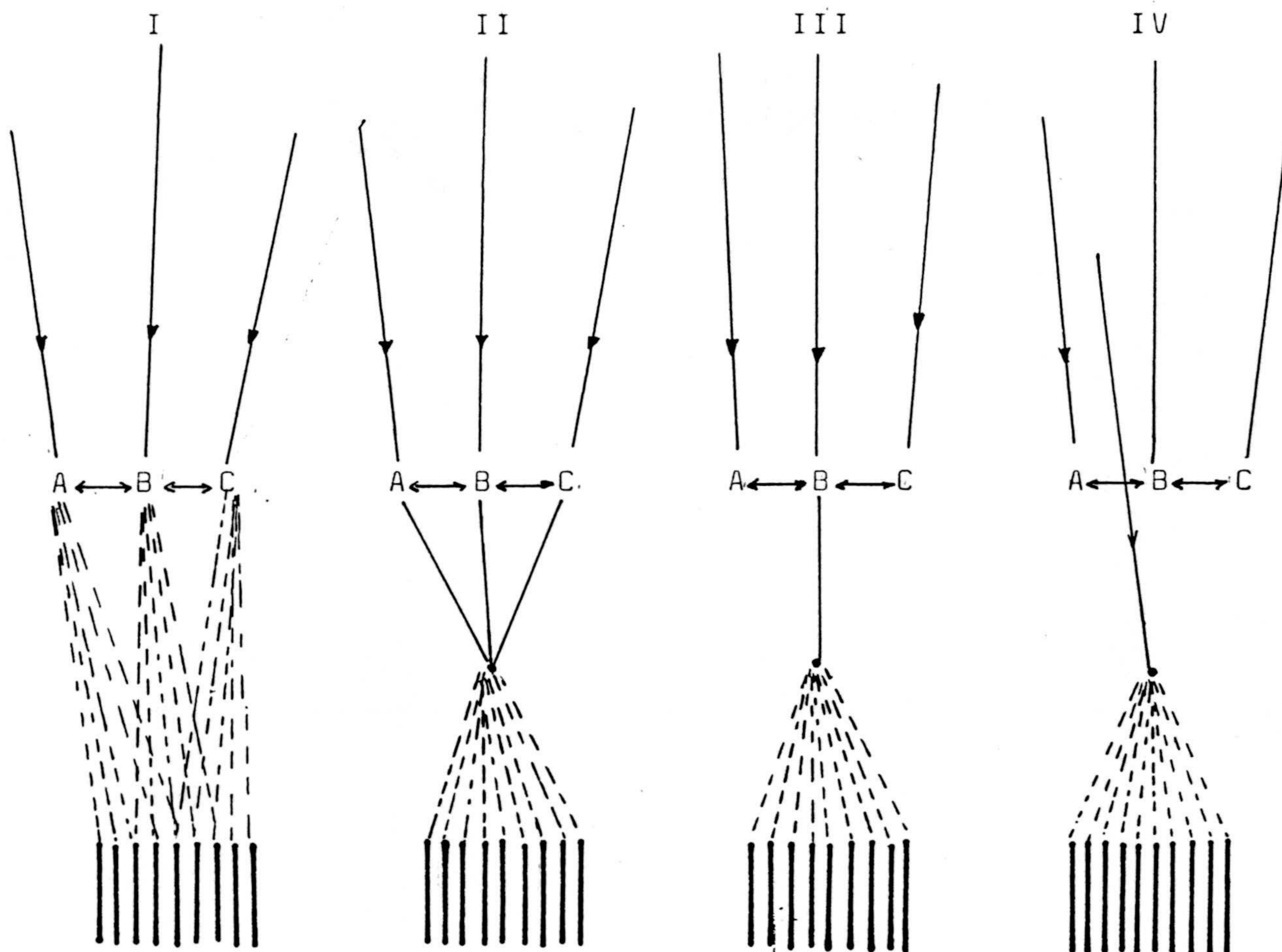


Fig. 20. Estados hipotéticos en los procesos de ritualización  
(Baerends et al. 1955)

xuales, pero a un nivel jerárquico inferior, el comportamiento sexual y agresivo territorial son desencadenados por estímulos concretos: presencia de hembra madura para el primero y de macho rival para el segundo.

Baerends et al. (1955) expone cuatro posibilidades para explicar el que en una pauta se den elementos de varios instintos, entendiendo este término como elemento jerárquico de alto rango. Estas cuatro posibilidades son: a) que cada pauta esté de hecho controlada por uno o varios instintos, b) que se intercalen mecanismos de coordinación y distribución entre los instintos y las pautas, c) que esos centros de coordinación se emancipen más y más, y d) que este proceso de emancipación llegue al extremo en que el centro de coordinación tan sólo guarde conexión con algún centro de orden superior. Bajo estas circunstancias, la actividad puede hacerse rígida y estereotipada, reduciendo su variación sólo a una escala de intensidad (véase Fig. 20).

El esquema de Baerends et al. (1955) es comparable al de Tinbergen (1951), aunque el primero demuestra más claramente que los centros superiores controlan muy a menudo varios centros inferiores, siendo además el esquema de Baerends menos lineal que el de Tinbergen.



Con el objeto de avanzar en la comprensión de la estructura del comportamiento y su ordenación, se vienen utilizando en la actualidad métodos muy refinados, tales como los modelos de cadenas de Markov (Zack 1975, Pruscha y Maurus 1979) y los métodos de análisis multivariante, tales como las técnicas de análisis factorial, consistentes en el análisis de frecuencias de transición o contigüidad temporal, con lo que puede llegar a describirse un pequeño número de variables muy explicativas del conjunto de la conducta y que correspondería a los factores comunes o causales que subyacen en la asociación temporal de los movimientos observados (Wiepkema 1961).

Estudios posteriores se han realizado aplicando el método de análisis factorial en componentes principales y obteniendo resultados igualmente satisfactorios (Blurton Jones 1972, en niños; van Hoof 1973, en chimpancé, Alvarez et al. 1975c, en gamo; Arias de Reina 1977, en córvidos; Alvarez y Cónsul 1978, en primates).

Otro método multivariante utilizado con el mismo fin, es el análisis de agrupaciones ("cluster analysis"), aplicado por Maurus y Pruscha (1973). Van Hoof (1973) compara el resultado de ambas técnicas multivariantes obteniendo prácticamente idénticas conclu-

siones para el estudio de la estructura del comportamiento.

A la vista de la escasa información al respecto en ungulados y de la importancia que estos enfoques tienen para la comprensión de la conducta, hemos optado por aplicar los métodos de análisis de componentes principales a la organización temporal de la conducta en nuestras gacelas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Las observaciones recogidas para este estudio se realizaron sobre gacelas dorcas en cautividad en el P.R.F. S. en Almería durante los meses de Abril, Mayo y Junio de 1977, en cercados de unos 250 m<sup>2</sup> de superficie. El registro se realizó simultáneamente en dos rebaños, el R<sub>1</sub> con 12 individuos (1 macho adulto, 6 hembras adultas, 3 machos jóvenes y dos hembras jóvenes) y el R<sub>2</sub> con 9 individuos (1 macho adulto, 4 hembras adultas, 1 macho subadulto, 2 machos jóvenes y 1 hembra joven). El tiempo total de observación en el primer rebaño fue de 1.800 minutos y en el segundo rebaño fue de 1.760 minutos, repartidos en periodos de 20 minutos en cada hora, desde las 7 de la mañana a las 7 de la tarde. Durante cada periodo de 20 minutos nos centrábamos en un individuo y registrábamos en un magnetofón las pautas que éste realizaba. Los individuos en los cuales nos centrábamos eran elegidos de tal forma, que cada clase de edad y sexo fuera observada con la misma intensidad en todas las horas del periodo total del día.

Las clases según edad y sexo en que clasificamos a los individuos fueron:

Machos adultos: a partir de la edad de un año y medio.

Hembras adultas: hembras con más de un año y medio

o con menos edad, con tal de que hubieran sido madres.

Hembras subadultas: cuando su edad se encuentra comprendida entre siete meses y un año y medio (siempre que no fueran madres).

Machos subadultos: machos con edad comprendida entre siete meses y año y medio.

Hembras jóvenes: comprende esta clase desde hembras recién nacidas hasta la edad de siete meses.

Machos jóvenes: incluimos en este grupo a los machos desde el momento de nacer hasta los siete meses.

En el presente estudio analizamos conjuntamente a los individuos de los dos rebaños, agrupándolos en sus respectivas clases de edad y sexo, para cada una de estas clases realizamos unas tablas de doble entrada en la que figuraba la relación secuencial (antes-después) entre parejas de actos realizados uno tras otro por el mismo sujeto. En el caso de que dos actos se realizaran conjuntamente, ambos actos eran analizados por separado.

Con el fin de que la abundancia de ciertos actos no oscureciera el análisis, procedimos a comparar la frecuencia absoluta correspondiente al valor de cada celda de la tabla con el valor esperado al azar (el obtenido si no existiera preferencia en el orden de ejecución de los actos) y obtenida al dividir el producto de las sumas marginales de fila y columna para cada transición

por la suma total.

La relación usada entre frecuencia observada (o) y esperada (e) fué el coeficiente de excentricidad (q) utilizado por Van Hooff (1973), Alvarez et al. (1975c) y Alvarez y Cónsul (1978)  $q = \frac{o-e}{\sqrt{e}}$  y que reduce la influencia de variación al azar cuando los valores esperados son pequeños.

A continuación, realizamos la tabla de contigüidad temporal entre actos para cada clase de individuos. En ella figuraba el número de veces que cada acto ocurre contiguo en el tiempo respecto a todos los demás, tanto precediendo como siguiendo. Es pues una matriz simétrica que surge de la matriz de transición con la que previamente contábamos. De igual forma que en la matriz de transición, se obtuvieron las frecuencias esperadas según azar y las comparamos con las observadas mediante el cociente de excentricidad  $q = \frac{o-e}{\sqrt{e}}$ , teniendo en cuenta que cuando los valores esperados eran inferiores a 5 se les daba el valor 5 por razones matemáticas. A la diagonal principal le dimos los valores máximos de la fila o columna por considerar que cada acto, por definición, es causalmente idéntico a sí mismo. A la matriz de contigüidad resultante se le aplicó el análisis factorial en componentes principales según el programa BMD P4M, procesado en el ordenador UNIVAC 1108.



## RESULTADOS

### Hembras adultas

En la tabla 10 presentamos la matriz de transición antes-después para las hembras adultas del rebaño  $R_1$  y  $R_2$ , con un total de 2.216 transiciones, observándose que ciertas pautas son precedidas o seguidas por otras pautas concretas y que en la mayoría de las ocasiones son muy similares los valores de precedencia o seguimiento entre parejas de pautas.

Puesto que nuestros criterios de causalidad común entre pautas se basan en la proximidad temporal, analizada según el criterio de contigüidad temporal entre cada dos elementos, la matriz original de transición antes-después fue transformada en una matriz simétrica mediante la suma de celdas simétricas, calculando a continuación el coeficiente de excentricidad ( $q$ ) para cada celda. A la matriz resultante y a la matriz de correlación que de ella se deriva (Tabla 11) se le aplicó el análisis multivariante en componentes principales.

La aplicación del método de análisis en componentes principales a la matriz de correlación dio como resultado que los cinco primeros componentes explicaban el 64.7% del total de la varianza, explicando los restantes 20 componentes el 35.3% del total de la varianza. Los fac

Clave de Variables:

a = pastar

b = mirar alrededor

m = olfatear suelo

f = aproximarse a objeto extraño

d = alerta

c = pasear

r = rascarse

e<sub>1</sub> = trotar

e<sub>2</sub> = galopar

e<sub>3</sub> = saltos con patas rígidas

e<sub>4</sub> = marcar el paso

e<sub>5</sub> = marcha contoneada

h<sub>1</sub> = dirigir cuernos

h<sub>2.5</sub> = tocar con cuernos en cuerpo y empujar con hocico

h<sub>3.4</sub> = tocar y empujar cuernos

i<sub>1</sub> = olfatear a congénere

i<sub>2</sub> = lamer a congénere

j<sub>1.2</sub> = olfatear y lamer a hijo

j<sub>3</sub> = mamar

i<sub>3.4</sub> = perseguir y montar

k<sub>1</sub> = olfatear área vulvar a hembra

k<sub>2</sub> = golpear con pata en cuartos traseros de hembra

k<sub>3</sub> = montar

k<sub>4</sub> = paseo de apareamiento

Clave de variables: (continuación).

$k_5$  = ventear

$k_6$  = cópular

$k_7$  = encogida

$k_8$  = respuesta al paseo de apareamiento en hembras.

l = frotar cuernos

t = raspar suelo

p = lamer alambres

g = micción-defecación

S = tumbado

E = desperezarse



DESPUES

ANTES

	a	b	m	f	d	o	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2.5</sub>	h <sub>3.4</sub>	j <sub>1.2</sub>	i <sub>1</sub>	i <sub>2</sub>	k <sub>7</sub>	k <sub>8</sub>	t	s	l	g	i <sub>3.4</sub>	p	E Total	
a		51	46	0	14	78	28	2	0	0	0	2	1	0	5	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	229
b	40		97	6	24	169	133	4	2	0	0	0	0	0	14	13	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	509
m	76	75		0	5	107	23	4	1	0	0	1	2	1	1	10	0	0	0	4	26	0	4	0	1	0	341
f	0	5	0		10	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21
d	6	37	19	8		34	21	1	1	7	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	142
o	44	161	120	2	41		61	4	1	0	0	1	1	0	11	21	1	5	0	0	1	2	7	0	0	0	484
r	28	88	71	2	10	75		1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	277
e <sub>1</sub>	2	4	5	0	2	6	1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	22
e <sub>2</sub>	0	1	3	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
e <sub>4</sub>	0	1	0	0	5	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
e <sub>5</sub>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
h <sub>1</sub>	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
h <sub>2.5</sub>	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1		0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	10
h <sub>3.4</sub>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
j <sub>1.2</sub>	0	21	0	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29
i <sub>1</sub>	4	14	9	0	5	14	2	1	0	0	0	0	3	1	2		0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	57
i <sub>2</sub>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
k <sub>7</sub>	0	0	0	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		2	0	0	0	0	0	0	0	8
k <sub>8</sub>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2		0	0	0	0	0	0	0	4
t	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
s	5	2	1	0	1	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	25
l	1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
g	0	2	3	0	0	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
i <sub>3.4</sub>	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
p	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
E	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	207	467	383	20	120	522	276	22	5	7	2	5	10	2	38	48	5	7	4	5	31	8	17	3	1	1	2.216



	a	b	m	f	d	c	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2.5</sub>	h <sub>3.4</sub>	j <sub>1.2</sub>	i <sub>1</sub>	i <sub>2</sub>	k <sub>7</sub>	k <sub>8</sub>	t	s	l	g	i <sub>3.4</sub>	p	E	
a	1,00																										
b	0,34	1,00																									
m	0,79	0,22	1,00																								
f	-0,08	0,19	-0,24	1,00																							
d	-0,03	0,27	-0,16	0,86	1,00																						
c	0,58	0,65	0,50	0,18	0,13	1,00																					
r	0,34	0,82	0,28	0,20	0,22	0,57	1,00																				
e <sub>1</sub>	0,73	0,40	0,59	0,13	0,15	0,66	0,38	1,00																			
e <sub>2</sub>	0,39	0,30	0,34	0,04	-0,04	0,46	0,32	0,54	1,00																		
e <sub>4</sub>	-0,10	-0,05	-0,24	0,44	0,65	-0,01	0,02	0,01	0,00	1,00																	
e <sub>5</sub>	-0,08	0,02	-0,24	0,42	0,41	-0,02	0,15	0,00	-0,04	0,44	1,00																
h <sub>1</sub>	0,56	0,27	0,46	-0,08	0,00	0,41	0,17	0,52	0,14	-0,14	-0,17	1,00															
h <sub>2.5</sub>	0,38	0,08	0,37	-0,09	-0,12	0,34	0,02	0,26	0,25	-0,10	-0,13	0,36	1,00														
h <sub>3.4</sub>	0,50	-0,03	0,30	0,18	0,13	0,31	-0,01	0,34	0,19	0,22	0,20	0,08	0,10	1,00													
j <sub>1.2</sub>	0,13	0,69	0,01	0,07	0,06	0,47	0,45	0,11	0,16	-0,05	-0,09	0,15	-0,00	-0,08	1,00												
i <sub>1</sub>	0,35	0,50	0,39	0,16	0,23	0,75	0,19	0,50	0,35	0,04	-0,03	0,35	0,30	0,41	0,42	1,00											
i <sub>2</sub>	-0,06	0,32	-0,13	0,03	-0,02	0,16	0,17	-0,08	0,05	-0,02	-0,06	0,07	0,50	-0,16	0,57	0,16	1,00										
k <sub>7</sub>	0,05	0,14	0,08	0,08	0,11	0,25	-0,03	0,13	-0,07	-0,12	-0,13	0,30	0,30	-0,19	-0,00	0,25	0,01	1,00									
k <sub>8</sub>	-0,06	-0,19	-0,13	0,02	-0,10	0,02	-0,12	0,21	-0,00	-0,01	-0,02	-0,10	0,00	-0,04	-0,17	-0,11	-0,17	0,56	1,00								
t	0,36	-0,03	0,43	-0,15	-0,25	0,16	0,03	0,24	0,38	-0,10	-0,11	0,01	0,30	0,20	-0,14	0,13	-0,07	-0,13	-0,03	1,00							
s	0,61	-0,07	0,70	-0,13	-0,15	0,22	0,07	0,30	0,30	-0,07	-0,06	0,08	0,30	0,30	-0,21	0,09	-0,18	-0,11	-0,04	0,49	1,00						
l	0,22	0,16	0,40	-0,07	0,04	0,30	0,07	0,11	-0,03	-0,11	-0,13	0,30	0,10	-0,15	0,07	0,26	-0,05	0,32	-0,16	-0,06	0,38	1,00					
g	0,41	0,34	0,52	-0,08	-0,00	0,64	0,12	0,57	0,27	-0,13	-0,15	0,39	0,20	0,10	0,08	0,67	-0,05	0,31	-0,07	0,16	0,17	0,31	1,00				
i <sub>3.4</sub>	0,24	0,47	0,17	0,38	0,39	0,57	0,41	0,41	0,37	0,29	0,24	0,28	0,20	0,16	0,32	0,54	0,17	0,19	-0,07	0,06	0,03	0,23	0,34	1,00			
p	0,36	-0,06	0,25	-0,14	-0,23	0,12	-0,01	0,26	0,36	-0,09	-0,09	0,00	0,20	0,22	-0,17	0,12	-0,14	-0,13	-0,00	0,44	0,42	-0,11	0,17	0,04	1,00		
E	0,01	0,56	-0,02	0,04	0,01	0,25	0,75	0,05	0,14	-0,07	0,02	-0,06	-0,10	-0,18	0,32	-0,01	0,10	-0,15	-0,15	-0,07	-0,13	-0,09	-0,07	0,16	-0,10	1,00	

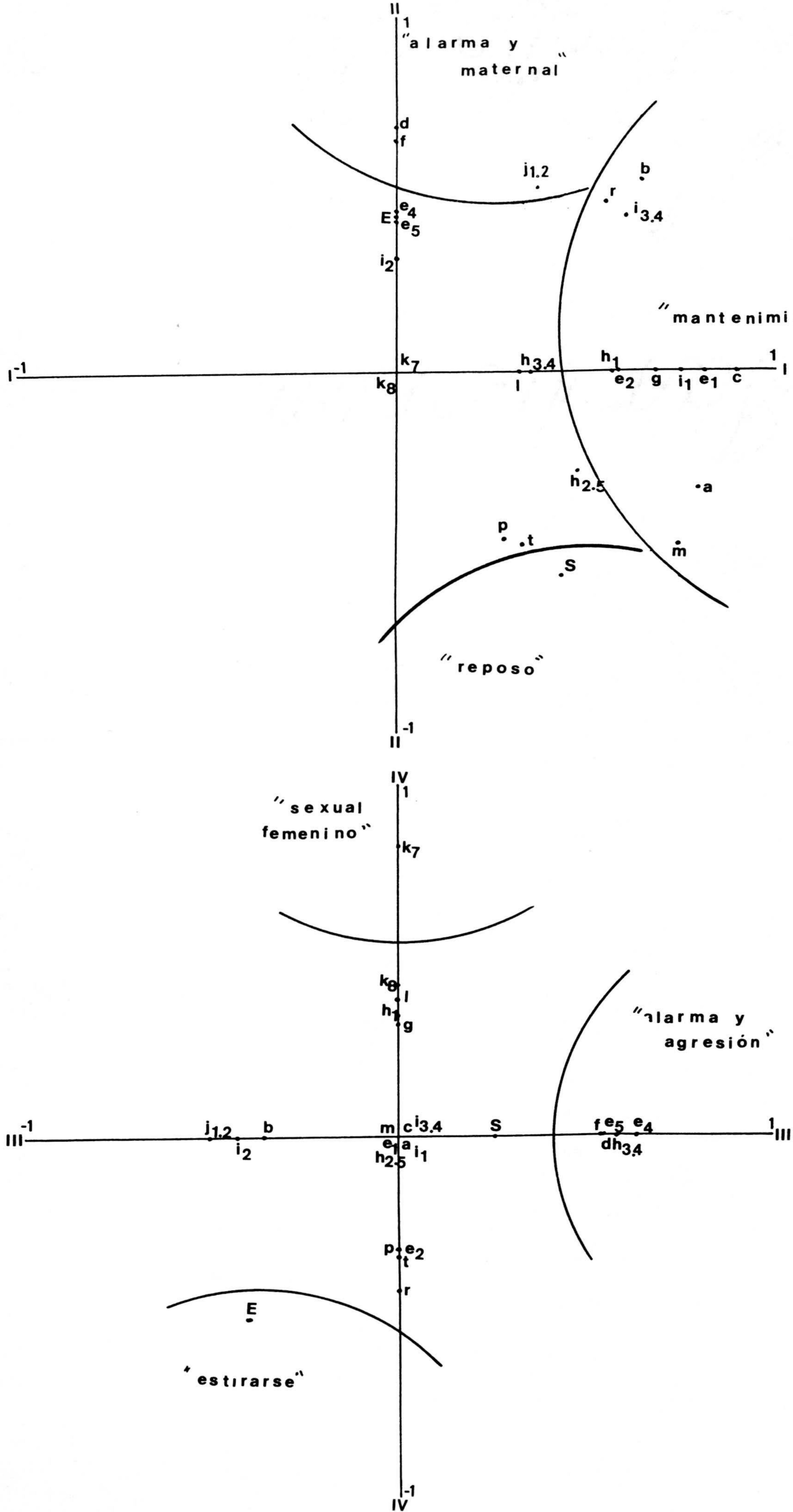
Tabla 12. Factores de carga de las variables y porcentaje de varianza acumulada en cada factor. Secuencias intraindividuales en hembras adultas.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>				
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>
c	0,88	0,00	0,00	0,00	0,00
e <sub>1</sub>	0,79	0,00	0,00	0,00	0,00
a	0,79	-0,32	0,00	0,00	0,00
i <sub>1</sub>	0,74	0,00	0,00	0,00	0,00
m	0,73	-0,47	0,00	0,00	0,00
g	0,67	0,00	0,32	0,00	0,00
b	0,65	0,55	-0,35	0,00	0,00
i <sub>3.4</sub>	0,59	0,44	0,00	0,00	0,00
e <sub>2</sub>	0,57	0,00	0,00	-0,31	0,00
h <sub>1</sub>	0,57	0,00	0,00	0,34	0,00
r	0,55	0,48	0,00	-0,42	0,00
d	0,00	0,69	0,55	0,00	0,00
f	0,00	0,64	0,53	0,00	0,00
s	0,43	-0,56	0,27	0,00	0,00
j <sub>1.2</sub>	0,37	0,51	-0,49	0,00	0,00
e <sub>4</sub>	0,00	0,45	0,63	0,00	0,00
h <sub>3.4</sub>	0,36	0,00	0,58	0,00	0,00
e <sub>5</sub>	0,00	0,42	0,53	0,00	0,00
k <sub>7</sub>	0,00	0,00	0,00	0,80	0,00
E	0,00	0,44	-0,39	-0,51	-0,26
i <sub>2</sub>	0,00	0,31	-0,43	0,00	0,72
h <sub>2.5</sub>	0,48	-0,28	0,00	0,00	0,62
k <sub>8</sub>	0,00	0,00	0,00	0,42	0,00
p	0,28	-0,46	0,00	-0,31	0,00
l	0,34	0,00	0,00	0,39	-0,41
t	0,34	-0,49	0,00	-0,33	0,25
% de varianza	24,7%	14,8%	10,4%	8,6%	6,2%





HEMBRAS ADULTAS



tores de carga de las variables sobre las cinco primeras componentes así como el porcentaje de varianza explicada por esta viene indicado en la Tabla 12 y su representación gráfica en los ejes ortogonales en la Fig. 21 .

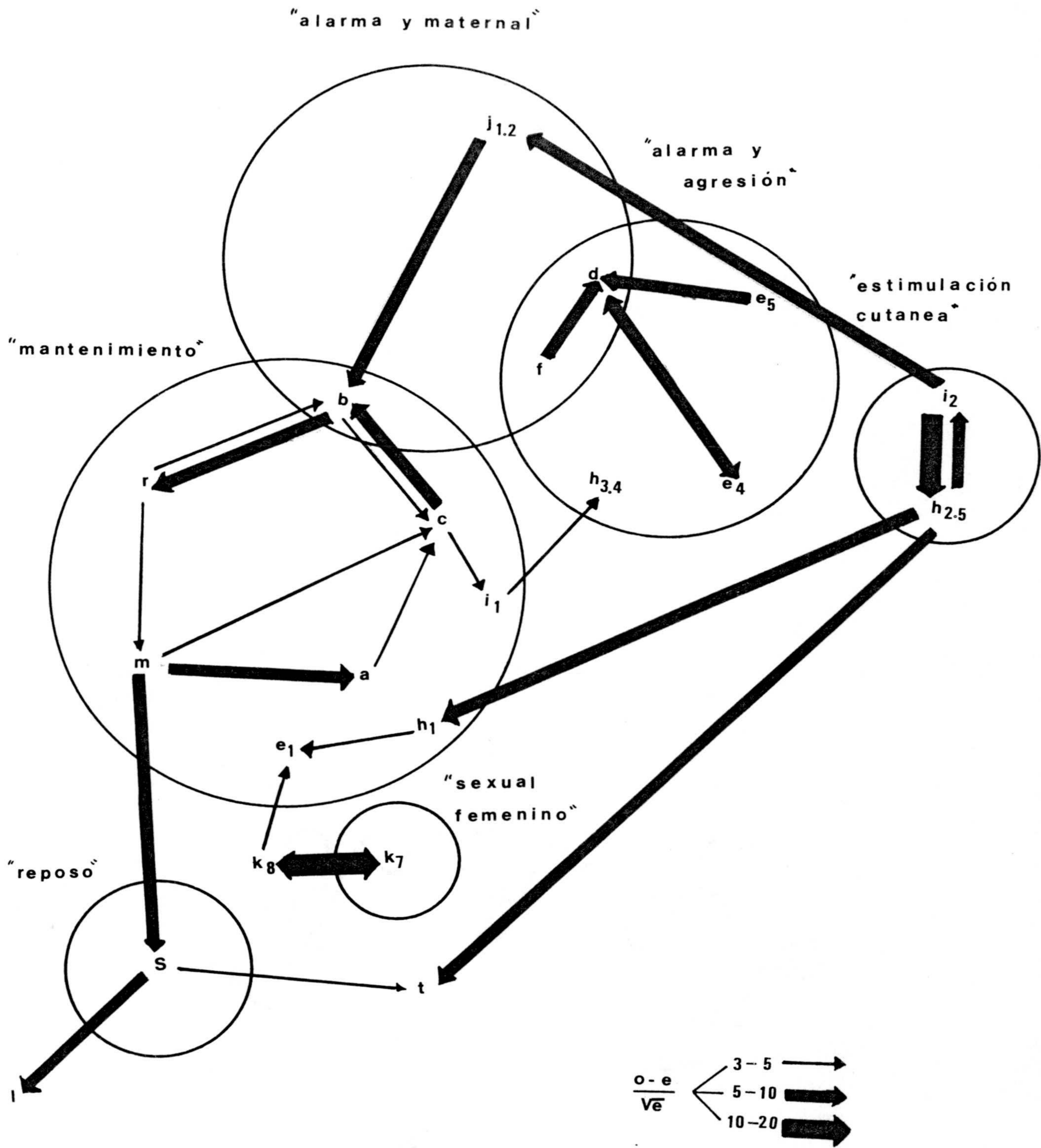
Con objeto de identificar los factores y las nubes de variables que los definen, consideraremos los factores de carga por encima del valor medio desde el origen (0.5), y así, aparece el factor I representando "mantenimiento", II "alarma y maternal versus reposo", III "alarma y agresión", IV "sexual femenino versus estirarse" y V "estimulación cutanea".

La primera componente (I) explica el 24.7% de la varianza y bajo el nombre de "mantenimiento" agrupa a las siguientes variables: pasear, huir trotando, pastar, olfatear a congénere, olfatear suelo, defecación y orina, mirar alrededor, perseguir y montar a congénere, huir a galope, dirigir cuernos y rascarse.

Con el nombre de "alarma y maternal" opuesto a "reposo" (II), que explica el 14.8% de la varianza, se agrupan en la parte positiva del eje a las variables alerta, aproximarse a objeto extraño, mirar alrededor y olfatear y lamer a hijo, en la parte negativa se sitúa la pautado.

Explicando el 10.4% de la varianza se encuentra el





factor alarma y agresión (III), que agrupa a marcar el paso, chocar y empujar cuernos, alerta, aproximarse a objeto extraño y marcha contoneada.

El factor "sexual femenino", opuesto a "estirarse" (IV) explica el 8.6% de la varianza y representa a las pautas apartarse encogida con valor positivo y estirarse con valor negativo.

Finalmente, el factor (V) explicando solo el 6.2% de la varianza agrupa a las pautas lamer a congénere y golpearle debilmente con hocico y cuernos.

Parece de interés para la mejor comprensión de la estructura del comportamiento individual el considerar la transición propiamente entre cada pareja de actos, y con objeto de que las bajas frecuencias de ciertas transiciones no influyeran en el análisis, se aplicó el coeficiente de excentricidad ( $q$ ) a cada una de las celdas de la matriz de transición antes-después.

En la Fig. 22 representamos los valores más altos de los coeficientes de excentricidad entre cada pareja de pautas, a la vez que aparecen los actos reunidos en círculos de acuerdo con las agrupaciones obtenidas en el análisis en componentes principales. El grosor de la flecha refleja además el valor del cociente de excentricidad, y el sentido de cada flecha expresa la propia dirección de la secuencia.

Llama la atención en la figura en primer lugar la disposición central de la categoría "mantenimiento", de donde parten y a donde confluyen transiciones desde y hacia las restantes categorías o grupos de actividades. Concretamente ese grupo central de mantenimiento está conectando dos categorías amplias que se demostraron incompatibles en el análisis anterior (alarma y maternal vs. reposo), lo que se realiza a través principalmente de las pautas mirar alrededor y olfatear suelo, es decir se da cierta especialización en los actos, lo que permite al animal cambiar drásticamente su conducta.

Por otra parte, la incompatibilidad en el tiempo entre la categoría "mantenimiento" y la pauta "lamer congénere" parece resolverse por intermedio de los actos golpear con cuernos y hocico en el cuerpo, de manera que de lamer puede el animal pasar a realizar actos de mantenimiento, con tal de realizar esas pautas intermedias.

#### Hembras jóvenes

Realizamos, igual que en el primer caso, una matriz cuadrada de 21x21 elementos, con un total de 956 tran-

Clave de Variables:

a = pastar

b = mirar alrededor

m = olfatear suelo

f = aproximarse a objeto extraño

d = alerta

c = pasear

r = rascarse

e<sub>1</sub> = trotar

e<sub>2</sub> = galopar

e<sub>3</sub> = saltos con patas rígidas

e<sub>4</sub> = marcar el paso

e<sub>5</sub> = marcha contoneada

h<sub>1</sub> = dirigir cuernos

h<sub>2.5</sub> = tocar con cuernos en cuerpo y empujar con hocico

h<sub>3.4</sub> = tocar y empujar cuernos

i<sub>1</sub> = olfatear a congénere

i<sub>2</sub> = lamer a congénere

j<sub>1.2</sub> = olfatear y lamer a hijo

j<sub>3</sub> = mamar

i<sub>3.4</sub> = perseguir y montar

k<sub>1</sub> = olfatear área vulvar a hembra

k<sub>2</sub> = golpear con pata en cuartos traseros de hembra

k<sub>3</sub> = montar

k<sub>4</sub> = paseo de apareamiento



Clave de variables: (continuación).

$k_5$  = ventear

$k_6$  = cópular

$k_7$  = encogida

$k_8$  = respuesta al paseo de apareamiento en hembras.

l = frotar cuernos

t = raspar suelo

p = lamer alambres

g = micción-defecación

S = tumbado

E = desperezarse



ANTES

	DESPUÉS																				Total	
	a	b	m	f	d	c	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2.5</sub>	j <sub>3.4</sub>	i <sub>1</sub>	t	S	l	g	i <sub>3.4</sub>	Total	
a		12	14	10	5	41	6	0	0	1	0	0	0	0	5	2	2	1	1	0	1	91
b	7		39	2	12	93	0	1	0	3	0	1	0	1	4	0	0	33	0	0	1	197
m	33	29		10	12	51	19	0	0	1	0	0	0	0	4	6	16	3	0	0	0	174
f	0	2	2		5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
d	2	6	13	35		5	2	2	0	1	5	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	45
c	26	82	45	1	24		24	1	0	0	1	0	0	3	18	0	0	0	5	1	0	231
r	8	23	27	0	3	31		0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	96
e <sub>1</sub>	0	1	0	0	3	1	0		1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
e <sub>2</sub>	0	0	0	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
e <sub>4</sub>	0	2	1	1	2	0	1	1	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
e <sub>5</sub>	0	0	1	0	7	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
h <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
h <sub>2.5</sub>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	2
j <sub>3.4</sub>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	1	0	3
i <sub>1</sub>	5	9	12	0	4	2	3	0	1	0	0	1	1	0		3	0	0	0	0	0	41
t	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	5
S	2	1	1	0	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		3	0	0	0	15
l	1	1	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	7
g	1	0	2	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	7
i <sub>3.4</sub>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	2
E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		2
Total	68	170	162	9	86	234	57	7	2	6	2	2	4	38	11	19	40	6	2	2		956



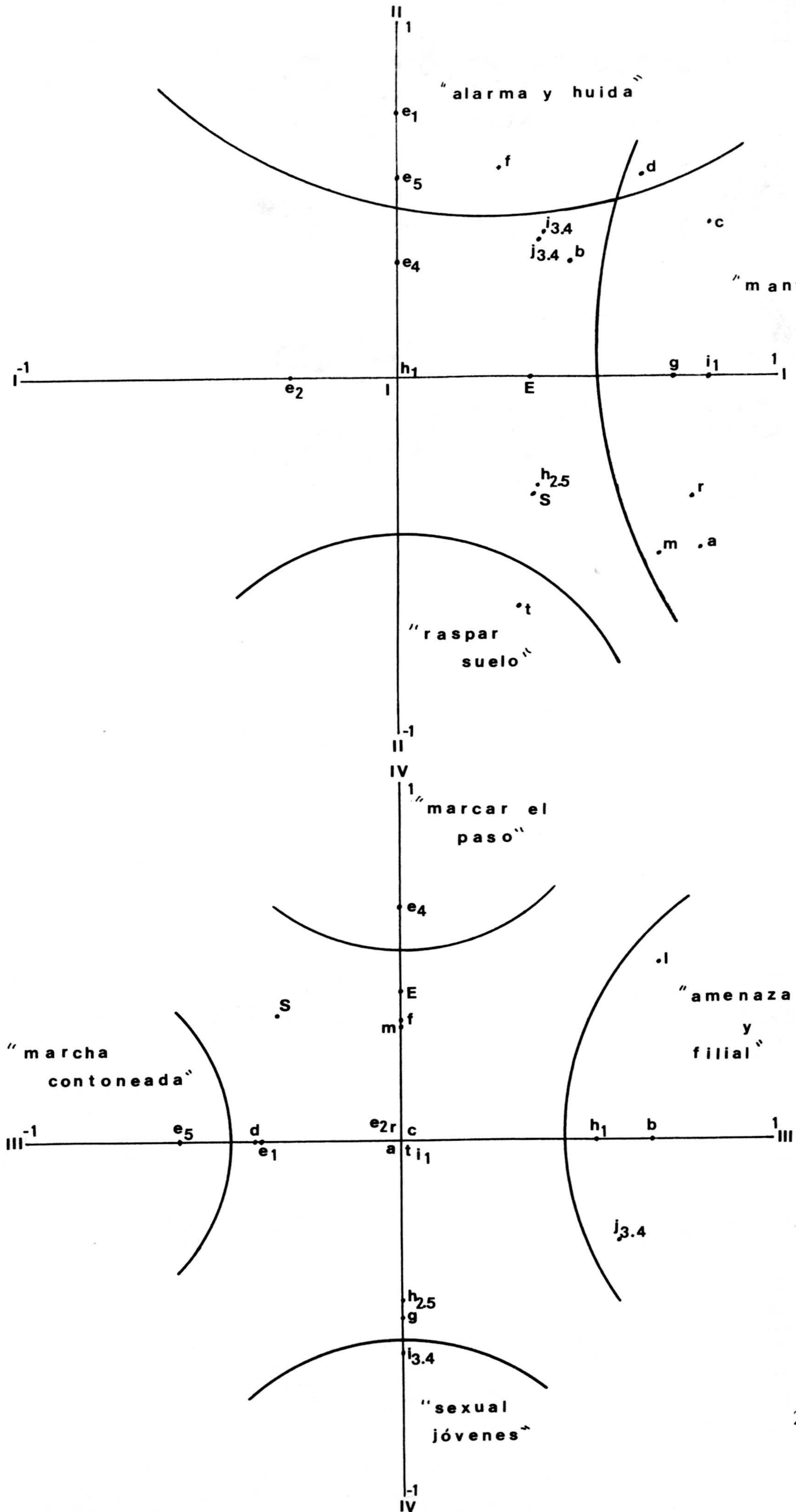
	a	b	m	f	d	c	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2.5</sub>	j <sub>3.4</sub>	i <sub>1</sub>	t	S	l	g	i <sub>3.4</sub>	B	
a	1,00																					
b	0,20	1,00																				
m	0,73	0,11	1,00																			
f	-0,14	0,17	-0,02	1,00																		
d	0,34	0,29	0,21	0,60	1,00																	
c	0,40	0,50	0,36	0,50	0,68	1,00																
r	0,77	0,28	0,68	-0,06	0,29	0,48	1,00															
e <sub>1</sub>	-0,20	0,11	-0,17	0,37	0,58	0,43	-0,10	1,00														
e <sub>2</sub>	-0,16	-0,16	-0,26	-0,17	-0,10	-0,20	-0,14	0,47	1,00													
e <sub>4</sub>	-0,11	0,31	0,14	0,42	0,13	0,43	0,10	0,32	-0,13	1,00												
e <sub>5</sub>	-0,15	-0,14	-0,06	0,38	0,61	0,30	-0,06	0,72	-0,02	0,13	1,00											
h <sub>1</sub>	-0,17	0,15	-0,13	-0,05	-0,19	0,07	-0,07	-0,13	-0,01	0,11	-0,20	1,00										
h <sub>2.5</sub>	0,44	0,15	0,16	-0,14	0,19	0,13	0,44	-0,19	-0,05	-0,17	-0,17	0,58	1,00									
j <sub>3.4</sub>	0,07	0,61	-0,03	0,08	0,21	0,52	0,16	0,08	-0,17	0,18	-0,15	0,13	0,00	1,00								
i <sub>1</sub>	0,73	0,16	0,67	0,19	0,40	0,67	0,73	0,08	-0,02	0,22	0,13	0,15	0,30	0,07	1,00							
t	0,54	-0,13	0,55	-0,15	-0,12	-0,04	0,36	-0,26	-0,09	-0,00	-0,13	-0,08	0,20	-0,20	0,48	1,00						
S	0,40	-0,06	0,69	0,08	0,20	0,09	0,27	-0,05	-0,17	0,11	0,10	-0,22	0,10	-0,21	0,26	0,38	1,00					
l	-0,15	0,72	0,05	0,08	-0,17	0,18	-0,09	-0,01	-0,14	0,36	-0,13	0,23	-0,10	0,27	-0,02	-0,09	0,08	1,00				
g	0,70	0,43	0,26	0,06	0,61	0,62	0,49	0,12	-0,15	-0,10	-0,01	-0,19	0,30	0,43	0,40	0,02	0,00	-0,15	1,00			
i <sub>3.4</sub>	0,19	0,25	-0,07	0,14	0,50	0,42	0,16	0,15	-0,17	-0,13	0,09	-0,22	0,10	0,57	0,10	-0,19	-0,10	-0,19	0,55	1,00		
B	0,34	0,05	0,40	-0,05	-0,17	0,35	0,30	-0,11	-0,14	0,24	-0,13	0,04	-0,20	0,08	0,50	0,13	0,00	0,22	0,16	-0,16	1,00	

Tabla 15 . Factores de carga de las variables y porcentaje de varianza acumulada en cada factor. Secuencias intraindividuales en hembras jóvenes.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>				
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>
c	0,83	0,43	0,00	0,00	0,00
i <sub>1</sub>	0,82	0,00	0,00	0,00	0,28
a	0,81	-0,47	0,00	0,00	0,00
r	0,78	-0,33	0,00	0,00	0,00
g	0,73	0,00	0,00	-0,50	0,00
m	0,69	-0,49	0,00	0,32	0,00
d	0,65	0,56	-0,39	0,00	0,00
e <sub>1</sub>	0,00	0,74	-0,37	0,00	0,00
t	0,32	-0,63	0,00	0,00	0,00
f	0,27	0,58	0,00	0,33	0,00
e <sub>5</sub>	0,00	0,56	-0,58	0,00	0,00
l	0,00	0,00	0,68	0,49	0,00
b	0,47	0,32	0,66	0,00	0,00
j <sub>3.4</sub>	0,38	0,39	0,58	-0,29	0,00
h <sub>1</sub>	0,00	0,00	0,52	0,00	0,77
e <sub>4</sub>	0,00	0,32	0,00	0,65	0,00
i <sub>3.4</sub>	0,39	0,41	0,00	-0,60	-0,29
h <sub>2.5</sub>	0,38	-0,30	0,00	-0,44	0,66
e <sub>2</sub>	-0,28	0,00	0,00	0,00	0,37
E	0,35	0,00	0,00	0,41	0,00
S	0,36	-0,32	-0,34	0,36	0,00
% de varianza	25,5%	16,9%	12,2%	10,8%	7,6%



H E M B R A S J O V E N E S





siciones, y siguiendo el mismo proceso que en el caso anterior, representamos los resultados en las Tablas 13, 14 y 15 y en las Figuras 23 y 24.

A la matriz de contigüidad estandarizada según el coeficiente de excentricidad ( $q$ ) le aplicamos el método de análisis factorial en componentes principales y obtenemos que las cinco primeras componentes explican el 73% del total de la varianza, explicando las 16 restantes el 27% de la varianza residual.

Las cinco primeras componentes obtenidas en el análisis fueron: (I) "mantenimiento", (II) "alarma y huida vs. raspar suelo", (III) "amenaza y filial vs. marcha contoneada", (IV) "marcar el paso vs. sexual joven" y (V) "agresión".

La agrupación de pautas de mantenimiento localizada en el eje I, muestra dos tendencias contrapuestas, según como las pautas que la integran se asocien con uno u otro extremo del eje II. Así, dentro de la misma categoría se dan pautas con conotación de alarma y huida, mientras que otras se relacionan más con tranquilidad. Las pautas que se integran en el eje I son: pasear, olfatear a congénere, pastar, rascarse, orinar y defecar, olfatear el suelo y alerta. Este factor explica el 25.5% de la varianza.

Explicando el 16.9% del total de la varianza tenemos







el factor II, que en la zona positiva del eje agrupa a las pautas huir trotando, aproximarse a objeto extraño, alerta y marcha contoneada, apareciendo en la parte negativa la pauta raspar suelo.

La componente III, "amenaza y filial" opuesto a "marcha contoneada", explica el 12.2% de la varianza y agrupa en los valores positivos a los actos de mirar alrededor, frotar cuernos, mamar e intentar mamar y dirigir cuernos y con valores negativos la marcha contoneada.

El eje IV, "marcar el paso vs. sexual joven", está representado por las dos pautas que dan nombre al factor y explica tan solo el 10.8% de la varianza.

Finalmente, explicando el 7.6% de la varianza, el factor V ("agresión") agrupa a las pautas dirigir cuernos y golpear con hocico y cuernos el cuerpo de otras gacelas.

En la Fig. 24 se representa las direcciones preferenciales de las pautas, agrupadas en bloques según su comportamiento secuencial. En este caso, igual que ocurre entre las hembras adultas, "mantenimiento" es el punto de partida y confluencia de los restantes bloques, y "alarma y huida" se opone a "amenaza y filial", "agresión" y "sexual joven", los cuales están conectados a través de las pautas dirigir cuernos y mamar e intentar mamar. Además la oposición entre alarma y huida con

estas tres últimas categorías se resuelve principalmente a través de la pauta pasear y alerta.

#### Machos adultos

Este grupo lo forman los dos machos propietarios de los dos harenes, por tanto solo contamos con un valor total de 763 transiciones en una matriz de 18x18 elementos (Tabla 16).

Los resultados obtenidos al aplicar el método de análisis en componentes principales a la matriz de contigüidad, estandarizada según el coeficiente de excentricidad ( $q$ ), se presentan en la Tabla 18 y su representación gráfica en la Fig. 25.

Las cuatro primeras componentes obtenidas en el análisis absorben el 70% de la varianza y las catorce componentes restantes explican el 30% de la varianza residual. Igualmente que en los casos precedentes designamos las componentes principales según las características de las variables agrupadas: componente (I) "mantenimiento vs. sexual masculino", componente (II) "reconocimiento", componente (III) "marcar" y componente (IV) "agresión vs. marcar".

La componente I ("mantenimiento vs. sexual masculino") explica el 31.5% de la varianza, agrupando en la

Clave de Variables:

a = pastar

b = mirar alrededor

m = olfatear suelo

f = aproximarse a objeto extraño

d = alerta

c = pasear

r = rascarse

e<sub>1</sub> = trotar

e<sub>2</sub> = galopar

e<sub>3</sub> = saltos con patas rígidas

e<sub>4</sub> = marcar el paso

e<sub>5</sub> = marcha contoneada

h<sub>1</sub> = dirigir cuernos

h<sub>2.5</sub> = tocar con cuernos en cuerpo y empujar con hocico

h<sub>3.4</sub> = tocar y empujar cuernos

i<sub>1</sub> = olfatear a congénere

i<sub>2</sub> = lamer a congénere

j<sub>1.2</sub> = olfatear y lamer a hijo

j<sub>3</sub> = mamar

i<sub>3.4</sub> = perseguir y montar

k<sub>1</sub> = olfatear área vulvar a hembra

K<sub>2</sub> = golpear con pata en cuartos traseros de hembra

k<sub>3</sub> = montar

k<sub>4</sub> = paseo de apareamiento

Clave de variables: (continuación).

$k_5$  = ventear

$k_6$  = cópular

$k_7$  = encogida

$k_8$  = respuesta al paseo de apareamiento en hembras.

l = frotar cuernos

t = raspar suelo

p = lamer alambres

g = micción-defecación

S = tumbado

E = desperezarse

Tabla 16. Matriz de transición antes-después entre las pautas realizadas por los machos adultos

		D E S P U É S																		
		a	b	m	d	c	r	e <sub>1</sub>	h <sub>2.5</sub>	i <sub>1</sub>	t	S	l	g	k <sub>1</sub>	k <sub>2</sub>	k <sub>3</sub>	k <sub>4</sub>	k <sub>5</sub>	Total
A N T E S	a		7	8	4	27	6	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	5	0	63
	b	2		6	0	21	11	0	0	0	1	0	1	0	2	2	0	2	0	48
	m	19	5		0	28	7	1	1	0	0	4	0	4	7	0	0	3	1	80
	d	6	0	1		5	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	17
	c	26	15	46	5		12	3	3	1	2	0	18	0	26	0	0	5	0	162
	r	2	9	10	1	18		0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	3	0	46
	e <sub>1</sub>	0	0	0	0	6	0		0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	16
	h <sub>2.5</sub>	0	0	0	0	1	0	0		1	0	0	0	0	0	3	0	4	0	9
	i <sub>1</sub>	0	1	1	0	5	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	2	1	10
	t	0	0	1	0	6	0	0	0	0		0	0	8	1	0	0	0	1	17
	S	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		2	0	0	0	0	0	0	3
	l	2	1	1	0	26	1	8	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	39
	g	0	0	0	0	11	0	1	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	13
	k <sub>1</sub>	5	7	12	1	14	7	0	4	0	0	0	0	0		0	1	55	7	113
	k <sub>2</sub>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		0	1	0	3
k <sub>3</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	0	1	
k <sub>4</sub>	0	2	11	2	7	4	0	0	2	0	0	0	0	70	2	1		4	106	
k <sub>5</sub>	0	2	4	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5		15	
Total	62	50	101	13	180	49	14	9	6	3	4	34	13	112	8	2	88	14	763	





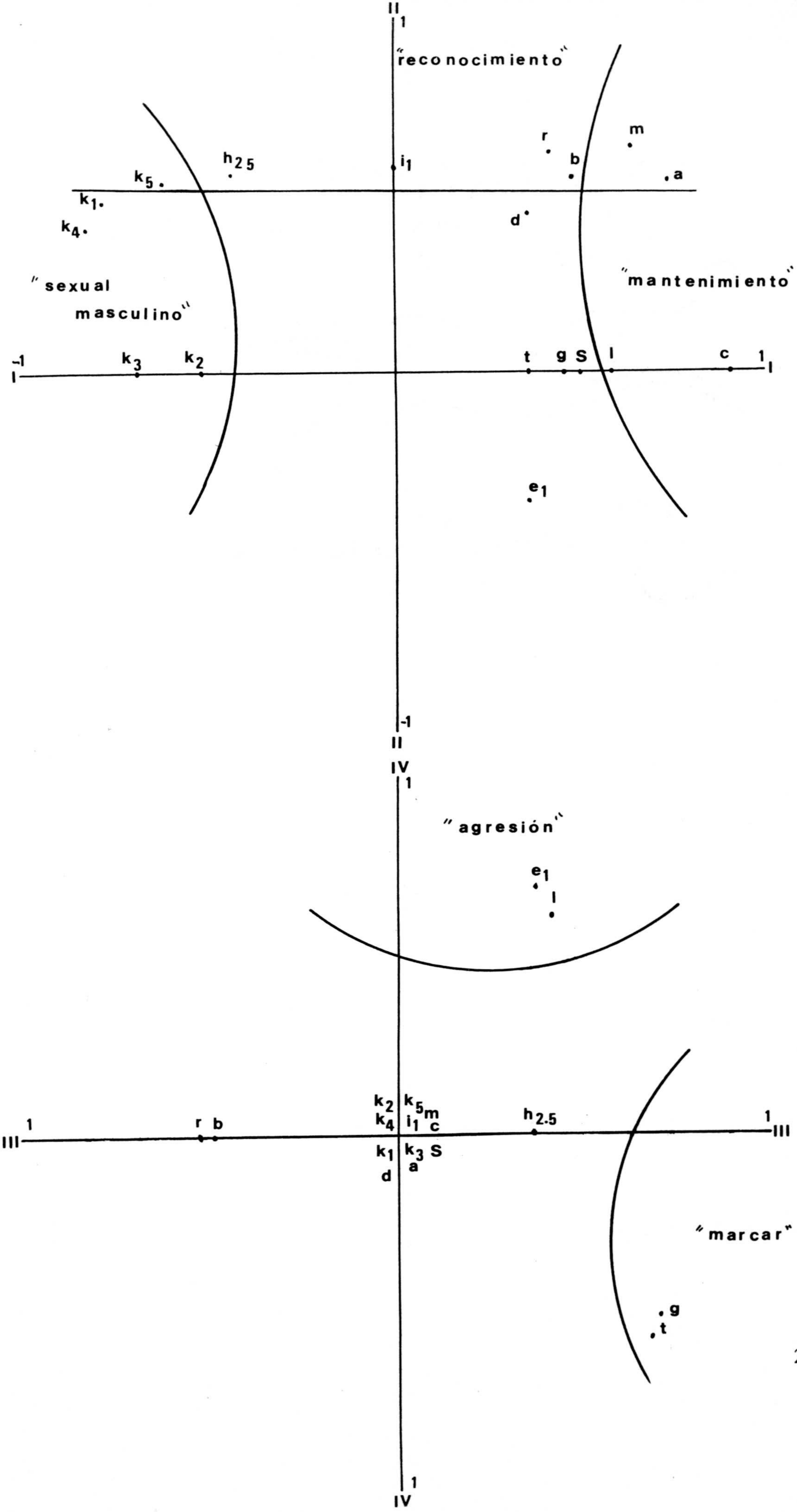
	a	b	m	d	o	r	e <sub>1</sub>	h <sub>2.5</sub>	i <sub>1</sub>	t	S	l	g	k <sub>1</sub>	k <sub>2</sub>	k <sub>3</sub>	k <sub>4</sub>	k <sub>5</sub>	
a	1,00																		
b	0,49	1,00																	
m	0,80	0,54	1,00																
d	0,76	0,14	0,43	1,00															
o	0,75	0,45	0,60	0,35	1,00														
r	0,52	0,95	0,57	0,17	0,43	1,00													
e <sub>1</sub>	0,06	-0,08	-0,11	-0,04	0,44	-0,14	1,00												
h <sub>2.5</sub>	-0,03	-0,09	0,02	0,15	-0,24	-0,09	-0,15	1,00											
i <sub>1</sub>	0,18	0,25	0,30	0,16	0,08	0,28	-0,06	0,41	1,00										
t	0,13	0,07	0,28	0,08	0,34	-0,01	-0,02	0,04	0,16	1,00									
S	0,23	-0,06	0,39	-0,15	0,29	0,03	0,14	-0,15	-0,09	-0,09	1,00								
l	0,33	0,15	0,17	0,18	0,61	0,04	0,89	-0,05	0,16	0,17	0,15	1,00							
g	0,25	0,05	0,40	0,13	0,42	0,00	0,03	0,05	0,17	0,96	0,05	0,21	1,00						
k <sub>1</sub>	-0,31	-0,18	-0,19	-0,04	-0,52	-0,11	-0,21	0,62	0,16	-0,13	-0,19	-0,32	-0,20	1,00					
k <sub>2</sub>	-0,31	0,08	-0,30	-0,21	-0,39	0,08	-0,27	0,54	0,03	-0,16	-0,29	-0,31	-0,10	0,36	1,00				
k <sub>3</sub>	-0,32	-0,27	-0,29	-0,09	-0,56	-0,18	-0,19	0,30	0,10	-0,20	-0,20	-0,27	-0,20	0,63	0,21	1,00			
k <sub>4</sub>	-0,36	-0,23	-0,29	-0,06	-0,55	-0,13	-0,22	0,59	0,13	-0,21	-0,20	-0,37	-0,20	0,98	0,38	0,65	1,00		
k <sub>5</sub>	-0,17	-0,09	0,04	-0,12	-0,36	0,01	-0,24	0,47	0,18	-0,11	0,01	-0,34	-0,10	0,90	0,25	0,50	0,83	1,00	

Tabla 18. Factores de carga de las variables y porcentaje de varianza acumulada en cada factor. Secuencias intraindividuales en machos adultos.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>			
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>
c	0,88	0,00	0,00	0,00
k <sub>4</sub>	-0,82	0,41	0,00	0,00
k <sub>1</sub>	-0,78	0,48	0,00	0,00
a	0,72	0,51	0,00	0,00
k <sub>3</sub>	-0,68	0,00	0,00	0,00
k <sub>5</sub>	-0,63	0,53	0,00	0,00
m	0,62	0,62	0,00	0,00
l	0,57	0,00	0,39	0,60
k <sub>2</sub>	-0,51	0,00	0,00	0,00
r	0,41	0,62	-0,53	0,00
i <sub>1</sub>	0,00	0,57	0,00	0,00
h <sub>2.5</sub>	-0,44	0,56	0,36	0,00
b	0,47	0,55	-0,48	0,00
g	0,44	0,00	0,68	-0,50
t	0,36	0,00	0,67	-0,56
e <sub>1</sub>	0,35	-0,35	0,36	0,70
s	0,29	0,00	0,00	0,00
d	0,35	0,44	0,00	0,00
% de varianza	31,5%	17,5%	11,3%	9,7%



MACHOS ADULTOS



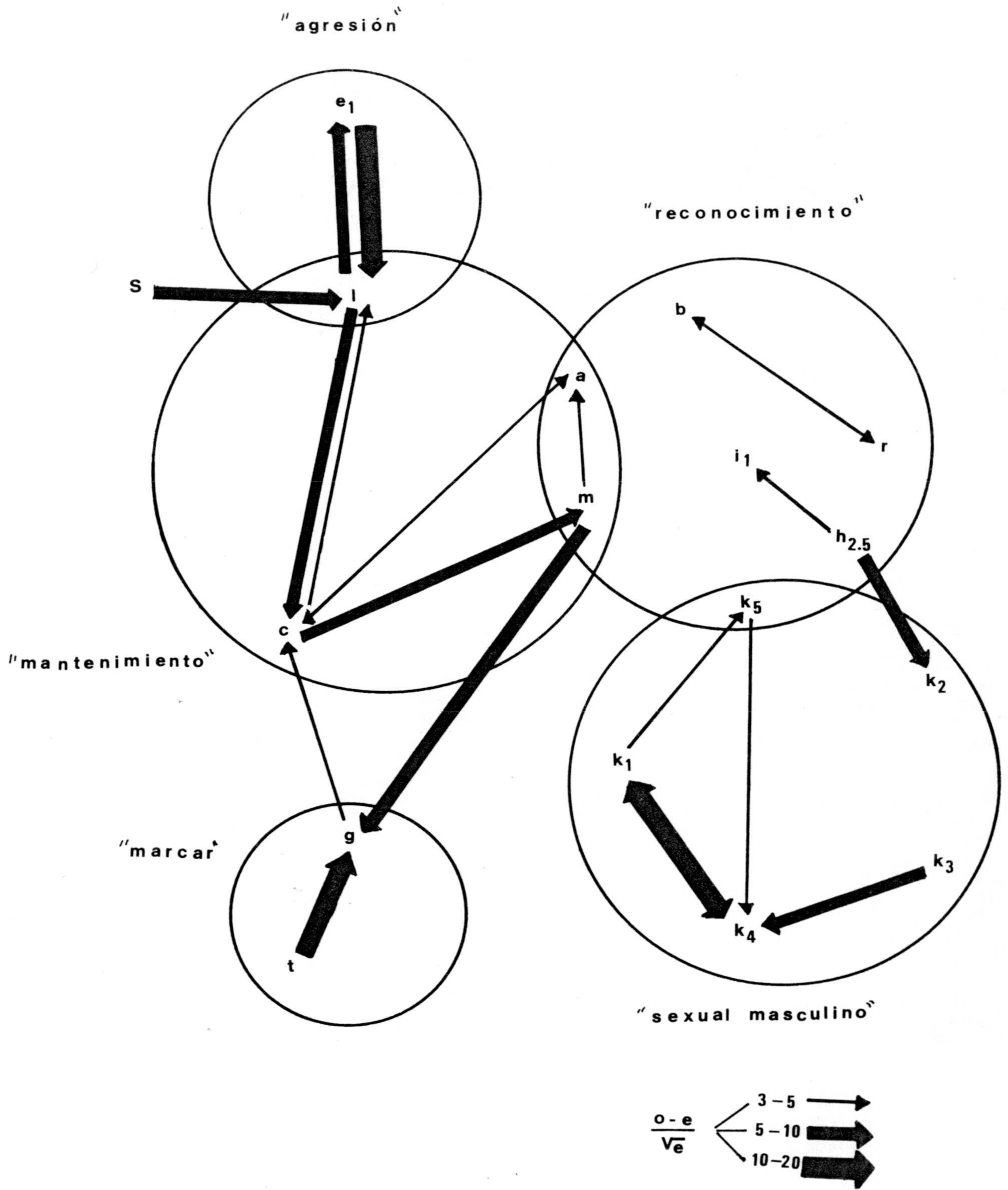
parte positiva del factor las variables pasear, pastar, olfatear suelo y frotar cuernos, mientras que en la parte negativa se agrupan las actividades que caracterizan el comportamiento sexual del macho dirigido hacia hembras adultas: paseo de apareamiento, olfatear zona genital, montar, ventear y dar con pata en cuartos traseros.

El factor II ("reconocimiento") explica el 17.5% de la varianza y las variables que poseen altos valores de carga para él son: pastar, ventear, olfatear suelo, rascarse, olfatear congénere, golpear debilmente con hocico o cuernos el cuerpo de un conoespecífico y mirar alrededor. Dichas pautas, de esta forma agrupadas, muestran dos tendencias opuestas, una hacia "mantenimiento" y otra hacia "sexual masculino" y, tal como se aprecia en la Fig. 26, conectan entre sí ambos bloques.

Por otra parte, el factor III ("marcar"), que agrupa a sólo dos pautas (orina-defecación y raspar suelo), explica el 11.3% de la varianza y está conectado con "mantenimiento" por medio de las pautas olfatear suelo y pasear (Fig. 26).

El eje IV (que absorbe el 9.7% de la varianza total) se compone de dos agrupaciones contrapuestas, en la zona positiva del factor se sitúa la "agresión" (frotar cuernos y trotar mirando a macho de jaula contigua),





M A C H O S   A D U L T O S



mientras que en la zona negativa se sitúa el "marcar". Estas agrupaciones se conectan a través de la pauta pa sear situada en la categoría "mantenimiento".

### Machos jóvenes

Aunque este grupo reúne a cinco machos jóvenes, el número total de transiciones obtenidas es sólo de 881 en una matriz de 24x24 elementos (Tabla 19), debido a la tendencia de los jóvenes a permanecer inactivos la mayor parte del tiempo.

Siguiendo el mismo procedimiento que en los casos an teriores, presentamos los resultados en las Tablas 19, 20 y 21 y en las Figuras 27 y 28.

Las cinco primeras componentes del análisis que explican el 68.3% de la varianza son: (I) "mantenimiento", (II) "alarma", (III) "huida y sumisión", (IV) "ataque y reposo vs. rascarse" y (V) "frotar cuernos vs. sexual masculino".

La componente I ("mantenimiento") reúne a las varia bles pasear, mirar alrededor, olfatear suelo, mamar e intentar mamar, olfatear a congénere, orina-defecación, pastar, rascarse, dirigir cuernos, raspar suelo y tumbarse, las cuales explican el 26.4% de la varianza.

Con el nombre de "alarma" se agrupan las pautas a-

Clave de Variables:

a = pastar

b = mirar alrededor

m = olfatear suelo

f = aproximarse a objeto extraño

d = alerta

c = pasear

r = rascarse

e<sub>1</sub> = trotar

e<sub>2</sub> = galopar

e<sub>3</sub> = saltos con patas rígidas

e<sub>4</sub> = marcar el paso

e<sub>5</sub> = marcha contoneada

h<sub>1</sub> = dirigir cuernos

h<sub>2.5</sub> = tocar con cuernos en cuerpo y empujar con hocico

h<sub>3.4</sub> = tocar y empujar cuernos

i<sub>1</sub> = olfatear a congénere

i<sub>2</sub> = lamer a congénere

j<sub>1.2</sub> = olfatear y lamer a hijo

j<sub>3</sub> = mamar

i<sub>3.4</sub> = perseguir y montar

k<sub>1</sub> = olfatear área vulvar a hembra

k<sub>2</sub> = golpear con pata en cuartos traseros de hembra

k<sub>3</sub> = montar

k<sub>4</sub> = paseo de apareamiento

Clave de variables: (continuación).

$k_5$  = ventear

$K_6$  = cópular

$k_7$  = encogida

$k_8$  = respuesta al paseo de apareamiento en hembras.

l = frotar cuernos

t = raspar suelo

p = lamer alambres

g = micción-defecación

S = tumbado

E = desperezarse



DESPUÉS

	a	b	m	f	d	c	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3.4</sub>	j <sub>3.4</sub>	i <sub>1</sub>	t	S	l	g	E	k <sub>1</sub>	k <sub>8</sub>	k <sub>4</sub>	Total	
a		23	6	6	8	27	16	1	0	0	0	2	0	0	2	1	1	5	0	0	1	1	0	0	101	
b	20		45	0	2	35	27	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	0	138	
m	31	31		2	3	44	9	3	0	0	0	0	4	1	1	3	2	13	0	2	0	6	1	2	160	
f	1	1	1		10	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	17	
d	6	1	6	5		9	1	1	1	3	2	1	1	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	44	
c	23	55	54	0	7		17	3	1	0	0	1	0	0	4	8	0	2	1	0	0	1	2	1	182	
r	5	25	16	0	5	21		0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	1	0	0	2	0	0	0	80	
e <sub>1</sub>	0	2	3	1	2	3	0		0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	6	0	20	
e <sub>2</sub>	0	0	1	0	0	0	0	2		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
e <sub>4</sub>	0	0	0	0	2	2	0	0	0		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6	
e <sub>5</sub>	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
h <sub>1</sub>	0	0	2	0	0	2	0	1	0	0	0		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	
h <sub>2</sub>	0	1	3	0	1	1	1	0	0	0	0	1		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	
h <sub>3.4</sub>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
j <sub>3.4</sub>	0	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0		2	0	0	0	0	0	1	0	0	10	
i <sub>1</sub>	2	4	5	0	1	7	2	4	0	0	1	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	1	27
t	0	2	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	7	
S	5	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0		5	0	0	0	0	0	18	
l	0	1	0	1	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	0	0	0	0	8	
g	1	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	5	
E	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	5	
k <sub>1</sub>	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0		0	2	9	
k <sub>8</sub>	0	0	3	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	9	
k <sub>4</sub>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0		4	
Total	96	149	159	16	46	169	75	23	2	5	5	6	7	8	9	24	6	25	6	3	4	14	9	7	881	

ANTES



	a	b	m	f	d	o	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3.4</sub>	j <sub>3.4</sub>	i <sub>1</sub>	t	s	l	g	E	k <sub>1</sub>	k <sub>8</sub>	k <sub>4</sub>	
a	1,00																								
b	0,60	1,00																							
m	0,52	0,69	1,00																						
f	0,51	-0,10	-0,17	1,00																					
d	0,46	-0,11	-0,22	0,92	1,00																				
o	0,57	0,87	0,71	-0,02	-0,09	1,00																			
r	0,59	0,89	0,43	0,01	-0,01	0,73	1,00																		
e <sub>1</sub>	-0,09	0,05	0,12	0,01	-0,01	0,19	-0,03	1,00																	
e <sub>2</sub>	-0,02	0,05	0,08	0,06	0,10	0,13	-0,07	0,51	1,00																
e <sub>4</sub>	0,14	-0,16	-0,20	0,43	0,56	-0,00	-0,06	0,07	0,19	1,00															
e <sub>5</sub>	0,12	-0,27	-0,33	0,64	0,67	-0,19	-0,11	0,10	0,12	0,38	1,00														
h <sub>1</sub>	0,27	0,31	0,36	0,09	0,15	0,45	0,08	0,10	0,23	0,29	-0,10	1,00													
h <sub>2</sub>	0,08	0,23	0,48	0,02	-0,01	0,31	0,07	0,07	0,16	-0,01	-0,04	0,35	1,00												
h <sub>3.4</sub>	0,19	-0,08	0,19	-0,06	-0,06	-0,09	-0,14	-0,17	-0,06	-0,08	-0,08	0,12	0,10	1,00											
j <sub>3.4</sub>	0,34	0,50	0,64	-0,02	-0,01	0,67	0,28	0,02	0,10	-0,02	-0,14	0,41	0,30	-0,09	1,00										
i <sub>1</sub>	0,43	0,67	0,48	0,05	0,14	0,75	0,61	0,32	0,26	0,09	0,09	0,30	0,10	-0,17	0,62	1,00									
t	0,35	0,50	0,38	0,22	0,19	0,48	0,46	-0,01	0,13	0,13	0,10	0,18	0,30	0,03	0,26	0,27	1,00								
s	0,50	0,31	0,43	0,15	0,05	0,38	0,14	-0,11	-0,02	-0,15	-0,16	0,33	0,30	0,62	0,23	0,04	0,28	1,00							
l	0,36	0,21	0,29	-0,11	-0,06	0,22	0,12	-0,06	0,02	-0,03	-0,15	0,06	-0,00	0,27	0,08	0,15	-0,12	0,39	1,00						
g	0,21	0,40	0,50	-0,06	-0,09	0,57	0,10	0,00	0,16	-0,03	-0,19	0,46	0,20	-0,00	0,49	0,32	0,26	0,35	0,32	1,00					
E	0,36	0,29	0,18	0,10	0,09	0,35	0,12	-0,10	-0,01	0,17	-0,19	0,44	-0,00	-0,12	0,30	0,17	0,05	0,33	0,03	0,33	1,00				
k <sub>1</sub>	0,06	0,26	0,56	-0,08	-0,23	0,31	0,01	0,01	0,05	-0,20	-0,19	0,12	0,30	0,01	0,47	0,16	0,27	0,25	-0,19	0,28	0,05	1,00			
k <sub>8</sub>	-0,02	0,19	0,25	-0,08	-0,03	0,23	-0,04	0,63	0,69	0,05	0,00	0,31	0,20	-0,03	0,17	0,38	0,10	0,06	0,10	0,25	0,05	0,22	1,00		
k <sub>4</sub>	-0,09	0,10	0,45	-0,15	-0,24	0,11	-0,10	0,05	-0,02	-0,17	-0,17	0,02	0,10	-0,04	0,32	0,12	0,08	0,04	-0,15	0,18	-0,04	0,91	0,11	1,00	

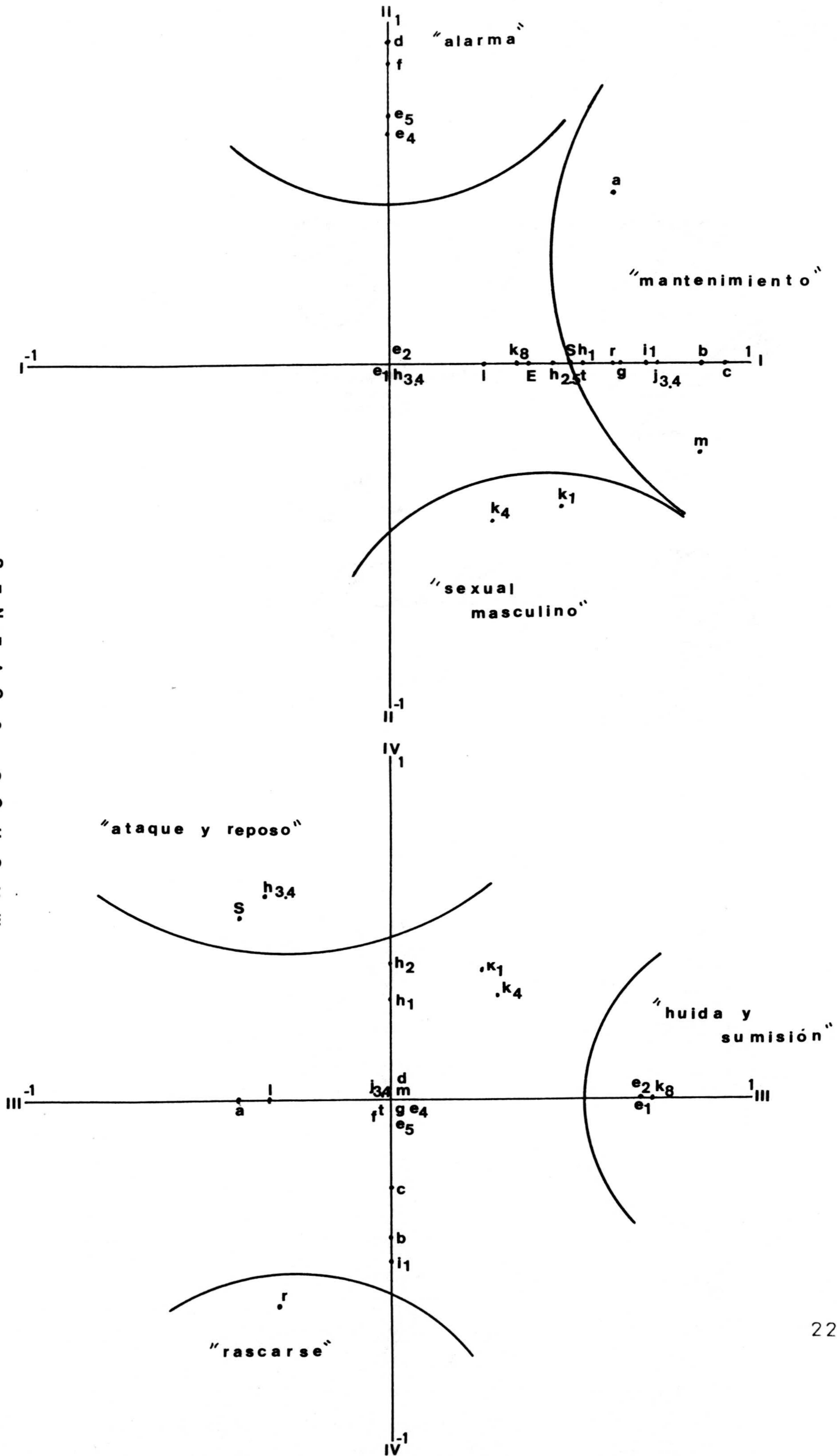
Tabla 21 . Factores de carga de las variables y porcentaje de varianza acumulada en cada factor. Secuencias intraindividuales en machos jóvenes.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>				
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>
c	0,92	0,00	0,00	-0,25	0,00
b	0,86	0,00	0,00	-0,39	0,00
m	0,85	-0,26	0,00	0,00	0,00
j <sub>3.4</sub>	0,74	0,00	0,00	0,00	0,00
i <sub>1</sub>	0,71	0,00	0,00	-0,41	0,00
g	0,63	0,00	0,00	0,00	0,00
a	0,63	0,49	-0,42	0,00	0,00
r	0,62	0,00	-0,31	-0,59	0,00
h <sub>1</sub>	0,54	0,00	0,00	0,30	0,25
t	0,53	0,00	0,00	0,00	-0,31
s	0,51	0,00	-0,40	0,56	0,25
d	0,00	0,92	0,00	0,00	0,00
f	0,00	0,86	0,00	0,00	-0,26
e <sub>5</sub>	0,00	0,71	0,00	0,00	0,00
e <sub>4</sub>	0,00	0,66	0,00	0,00	0,00
k <sub>8</sub>	0,35	0,00	0,71	0,00	0,40
e <sub>1</sub>	0,00	0,00	0,71	0,00	0,28
e <sub>2</sub>	0,00	0,00	0,69	0,00	0,37
h <sub>3.4</sub>	0,00	0,00	-0,36	0,59	0,34
l	0,26	0,00	-0,34	0,00	0,60
k <sub>4</sub>	0,28	-0,46	0,29	0,30	-0,55
k <sub>1</sub>	0,48	-0,41	0,26	0,37	-0,54
E	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00
h <sub>2</sub>	0,45	0,00	0,00	0,39	0,00
% de varianza	26,4%	14,5%	10,7%	8,7%	8,0%





MACHOS JÓVENES



lerta, aproximarse a objeto extraño, marcha contoneada y marcar el paso, las cuales representan el 14.5% de la varianza.

La componente III ("huida y sumisión") reúne a las pautas "encogido de pie" (acto propio más bien del comportamiento sexual en hembras), huir trotando y huir a galope, las cuales explican el 10.7% de la varianza.

"Ataque y reposo", opuestos a "rascarse", se agrupan bajo el factor IV, que absorbe el 8.7% de la varianza y está representado por las pautas chocar y empujar cuernos, tumbarse (positivas) y rascarse (negativa).

Con objeto de comprender la ordenación secuencial del comportamiento, representamos (Fig. 28) las frecuencias de transición para las acciones de los bloques de actos seleccionados en el análisis factorial, y observamos que, al igual que ocurría con las hembras adultas y con las hembras jóvenes, la categoría denominada "mantenimiento" conecta con los restantes bloques de actos. "Huida y sumisión" conecta con "alarma" a través de las pautas galopar y marcha contoneada, y además, ambas agrupaciones están conectadas independientemente con "mantenimiento". "Ataque y reposo", "sexual masculino" y "frotar cuernos" establecen independientemente sus conexiones con "mantenimiento".

90390700

"ataque y reposo"

"huida y sumisión"

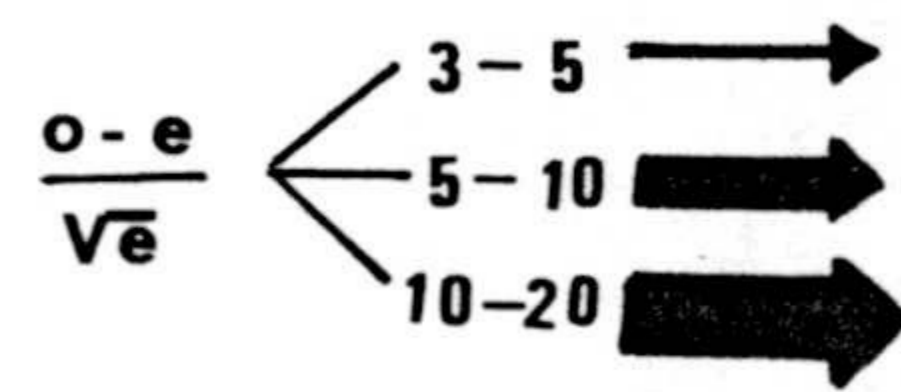
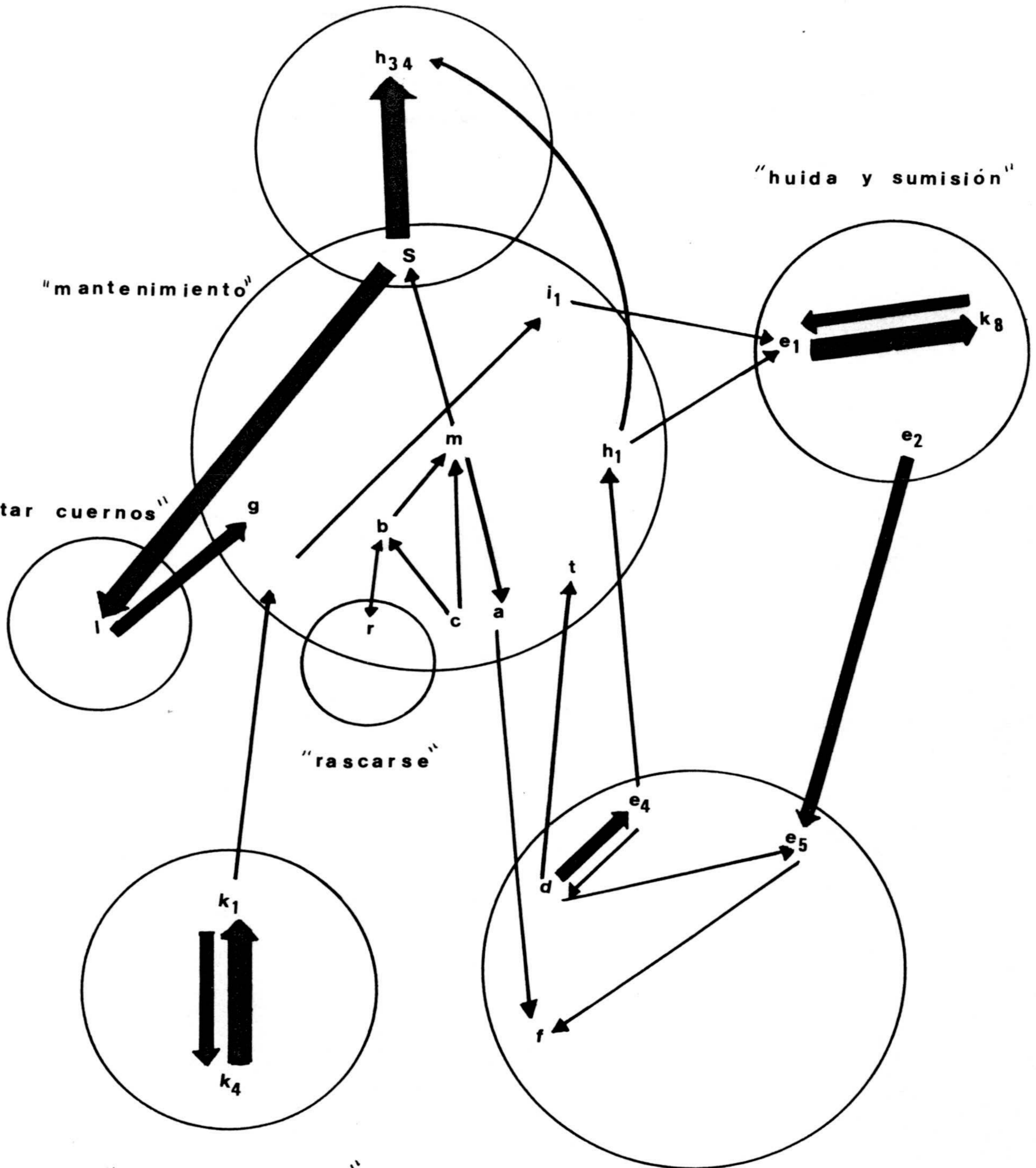
"mantenimiento"

"frotar cuernos"

"rascarse"

"sexual masculino"

"alarma"



MACHOS JÓVENES

### Macho subadulto

Este grupo está constituido por un solo individuo de alrededor de un año de edad, sobre el que hemos realizado 474 registros de transiciones en una matriz de 15x15 elementos (Tabla 22). Los resultados obtenidos se presentan en las Tablas 22, 23 y 24 y en las Figuras 30 y 31.

La Tabla 24 muestra que los tres primeros factores absorben el 67.6% de la varianza y son designados de la siguiente forma: I: "mantenimiento vs. agresión", II: "alarma vs. agresión y huida" y III: "sexual masculino"

El factor I, de "mantenimiento vs. agresión" explica mayor proporción de varianza (33.6%) que cualquier otro factor, y al igual que en todos los casos anteriores agrupa a las pautas relacionadas con el comportamiento base de los individuos, como son: en la zona positiva del eje, olfatear suelo, pastar, rascarse, pasear, mirar alrededor y olfatear zona genital a hembra, mientras que en la zona negativa se reúne a dirigir cuernos, chocar y empujar con cuernos.

Bajo el nombre de "alarma vs. huida y agresión" se agrupan las pautas alerta, aproximarse a objeto extraño y marcar el paso con valores positivos para el factor, y opuestas a ellas, es decir, con valores negativos, se

Clave de Variables:

a = pastar

b = mirar alrededor

m = olfatear suelo

f = aproximarse a objeto extraño

d = alerta

c = pasear

r = rascarse

e<sub>1</sub> = trotar

e<sub>2</sub> = galopar

e<sub>3</sub> = saltos con patas rígidas

e<sub>4</sub> = marcar el paso

e<sub>5</sub> = marcha contoneada

h<sub>1</sub> = dirigir cuernos

h<sub>2.5</sub> = tocar con cuernos en cuerpo y empujar con hocico

h<sub>3.4</sub> = tocar y empujar cuernos

i<sub>1</sub> = olfatear a congénere

i<sub>2</sub> = lamer a congénere

j<sub>1.2</sub> = olfatear y lamer a hijo

j<sub>3</sub> = mamar

i<sub>3.4</sub> = perseguir y montar

k<sub>1</sub> = olfatear área vulvar a hembra

k<sub>2</sub> = golpear con pata en cuartos traseros de hembra

k<sub>3</sub> = montar

k<sub>4</sub> = paseo de apareamiento

Clave de variables: (continuación).

$k_5$  = ventear

$k_6$  = cópular

$k_7$  = encogida

$k_8$  = respuesta al paseo de apareamiento en hembras.

l = frotar cuernos

t = raspar suelo

p = lamer alambres

g = micción-defecación

S = tumbado

E = desperezarse



Tabla 22. Matriz de transición antes-después entre las pautas realizadas por el macho subadulto.

		D E S P U E S															
		a	b	m	f	d	c	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>3.4</sub>	i <sub>1</sub>	k <sub>1</sub>	k <sub>4</sub>	Total
A N T E S	a		13	5	0	5	12	5	0	0	0	0	0	1	0	1	42
	b	10		20	1	5	19	15	5	1	0	2	1	0	1	2	82
	m	11	24		0	6	21	9	0	0	0	0	0	1	4	2	78
	f	0	0	1		4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	6
	d	1	0	6	3		17	4	0	0	6	0	0	2	1	0	40
	c	12	24	26	0	9		9	0	0	0	1	1	8	5	3	98
	r	6	6	6	1	3	12		0	0	0	1	0	1	0	0	36
	e <sub>1</sub>	0	4	0	0	0	3	0		0	0	1	2	0	0	0	10
	e <sub>2</sub>	0	2	1	0	2	0	0	0		0	0	1	0	0	0	6
	e <sub>4</sub>	0	1	0	0	2	0	1	0	1		0	0	0	0	0	5
	h <sub>1</sub>	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0		6	0	0	0	11
	h <sub>3.4</sub>	0	0	0	0	0	1	0	2	3	0	6		0	0	0	12
	i <sub>1</sub>	1	1	3	1	1	9	1	0	0	0	1	0		0	0	18
	k <sub>1</sub>	0	1	5	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0		1	15
	k <sub>4</sub>	1	1	2	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	8		15
Total	42	78	75	6	41	102	46	8	5	6	12	11	14	19	9	474	



	a	b	m	f	d	o	r	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>3.4</sub>	i <sub>1</sub>	k <sub>1</sub>	k <sub>4</sub>
a	1,00														
b	0,87	1,00													
m	0,78	0,81	1,00												
f	-0,07	-0,29	-0,10	1,00											
d	0,21	-0,04	0,14	0,51	1,00										
o	0,63	0,44	0,73	0,05	0,29	1,00									
r	0,96	0,83	0,78	0,03	0,29	0,65	1,00								
e <sub>1</sub>	0,13	0,17	0,10	-0,24	-0,48	-0,03	0,08	1,00							
e <sub>2</sub>	0,01	-0,01	0,07	0,14	-0,17	0,23	0,01	0,02	1,00						
e <sub>4</sub>	-0,09	-0,30	-0,20	0,37	0,57	-0,11	-0,00	-0,21	0,07	1,00					
h <sub>1</sub>	-0,22	-0,14	-0,30	-0,23	-0,39	-0,18	-0,22	0,35	-0,11	-0,21	1,00				
h <sub>3.4</sub>	-0,39	-0,24	-0,47	-0,31	-0,47	-0,37	-0,41	0,32	-0,05	-0,24	0,94	1,00			
i <sub>1</sub>	-0,30	0,12	0,33	0,10	0,42	0,76	0,27	-0,13	0,26	-0,15	-0,10	-0,22	1,00		
k <sub>1</sub>	0,19	0,25	0,61	-0,15	0,17	0,41	0,16	-0,22	-0,28	-0,16	-0,29	-0,35	0,10	1,00	
k <sub>4</sub>	0,09	0,16	0,49	-0,25	-0,14	0,21	0,04	-0,15	-0,25	-0,24	-0,29	-0,35	-0,10	0,86	1,00

Tabla 24. Factores de carga de las variables y porcentaje de varianza acumulada en cada factor. Secuencias intraindividuales en macho subadulto.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>			
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>
m	0,92	-0,25	0,00	0,00
a	0,84	0,00	-0,33	-0,27
r	0,84	0,00	-0,36	-0,31
c	0,80	0,00	0,00	0,45
b	0,75	-0,47	0,00	-0,30
h <sub>3.4</sub>	-0,67	-0,53	0,00	0,00
k <sub>1</sub>	0,56	0,00	0,71	0,00
h <sub>1</sub>	-0,50	-0,55	-0,28	0,00
d	0,37	0,76	0,00	0,00
f	0,00	0,69	0,00	0,00
e <sub>4</sub>	0,00	0,68	0,00	-0,35
e <sub>1</sub>	0,00	-0,61	-0,30	0,00
k <sub>4</sub>	0,41	0,00	0,84	0,00
i <sub>1</sub>	0,47	0,00	-0,35	0,71
e <sub>2</sub>	0,00	0,00	-0,46	0,39
% de varianza	33,6%	19,4%	14,6%	9,2%



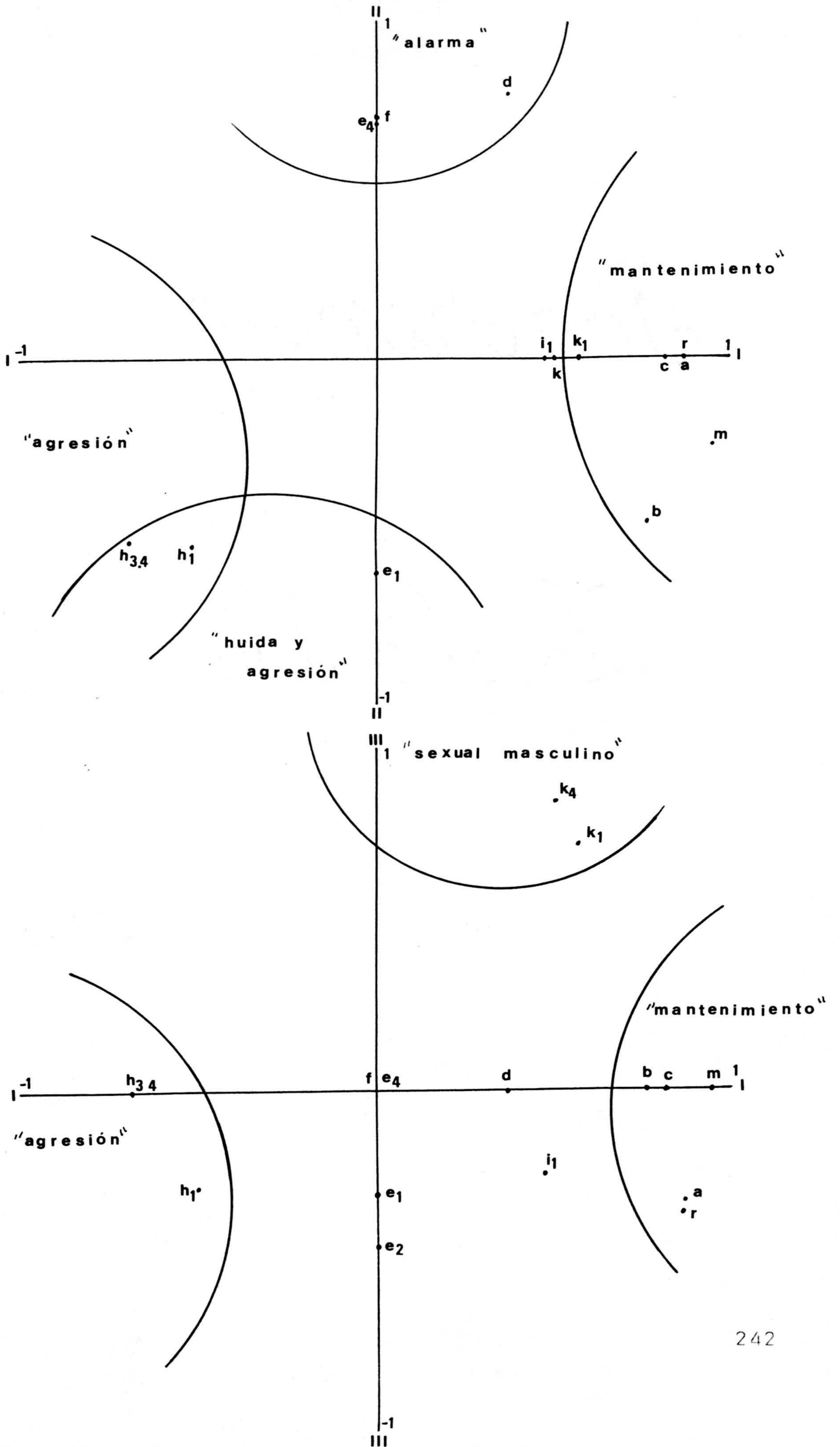
encuentran dirigir cuernos, chocar y empujar cuernos y trotar. Este factor explica el 19.4% de la varianza.

Por último, el factor III explica el 14.6% de la varianza y está representado por las pautas olfatear zona genital y paseo de apareamiento en dirección a hembra ("sexual masculino").

En la Fig. 31 observamos, de manera semejante a las clases de individuos anteriormente analizadas, que los bloques de pautas no se suceden unos a otros de forma jerárquica sino que por el contrario se conectan sin ningún orden. "Mantenimiento", tal y como viene sucediendo, sirve de punto de partida o de confluencia de las diferentes categorías de comportamiento seleccionadas según la frecuencia de las transiciones. Las categorías de "alarma" y la de "agresión y huida" se conectan a través de "mantenimiento"; además las pautas de "agresión" inhiben el comportamiento de "alarma", "mantenimiento" y "sexual masculino" y para pasar de uno a otro tipo de comportamiento (de "agresión" a "alarma", "mantenimiento" y "sexual masculino") lo hacen principalmente por medio de galopar. Las actividades englobadas en "sexual masculino", a diferencia de lo ocurrido en el caso del macho adulto, se suceden con relativa frecuencia junto al comportamiento de "mantenimiento".

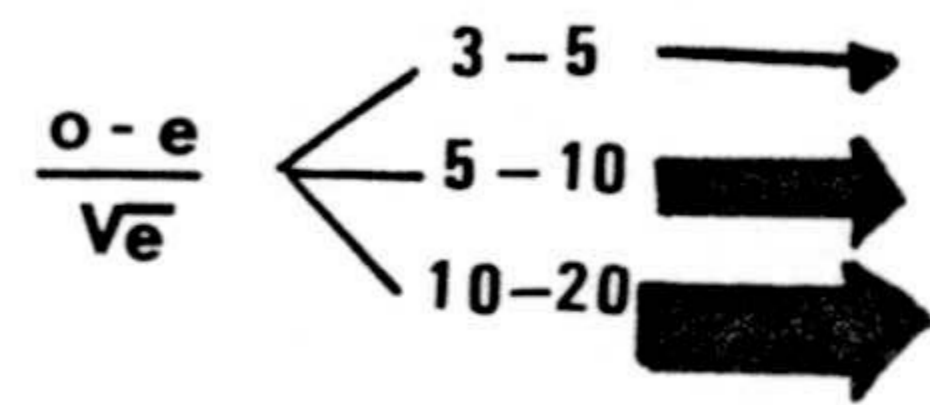
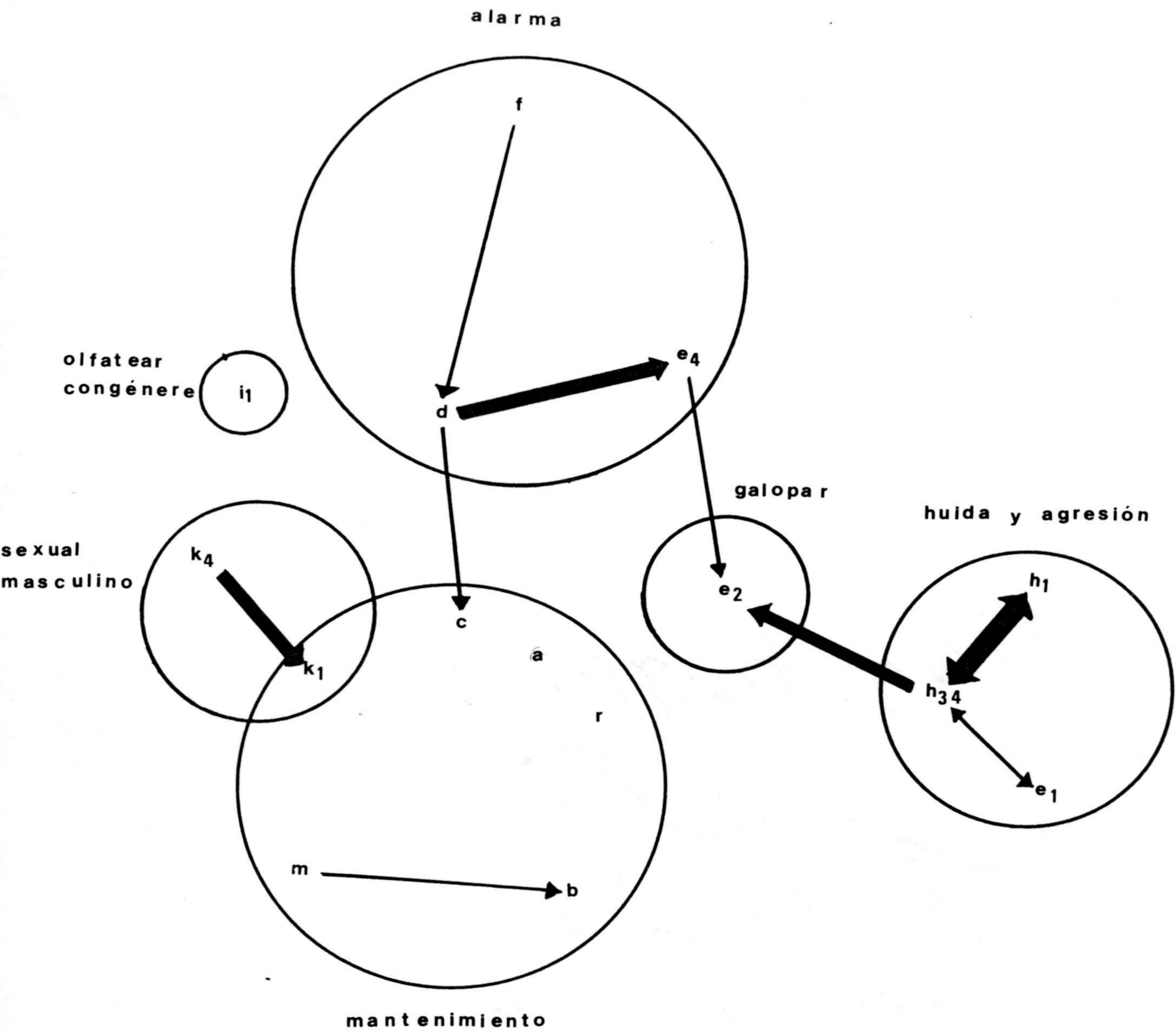


M A C H O S U B A D U L T O









## CONCLUSIONES

Si pasamos a resumir los factores principales en nuestras gacelas, observamos que el primer componente es común para todas las clases de individuos analizadas, y está formado por pautas con función en la supervivencia del individuo. Las hemos agrupado bajo el nombre de "mantenimiento" y las pautas que lo integran son del tipo de pasear, pastar, olfatear suelo, mirar alrededor, etc.

Las hembras adultas agrupan las pautas de "alarma y maternal", como era de esperar, puesto que, en gacelas dorcas y en especies emparentadas, son las madres las encargadas de defender a sus crías contra los predadores. Esta situación es incompatible a la de "reposo", de forma similar a como ocurre en el gamo (Alvarez et al. 1975c), en que alarma y reposo son también situaciones que se excluyen mutuamente. En el presente caso estas dos situaciones se conectan en el tiempo mediante pautas de mantenimiento.

Por el contrario, en hembras y machos jóvenes las pautas características de alarma (alarma y aproximarse a objeto extraño) van unidas a pautas de huida estereotipada (marcha contoneada), que además de permitirles a los jóvenes alejarse del peligro, les da la ocasión de llamar la atención de sus madres y aproximarse a ellas, siendo éstas, si el predador es pequeño, las que se enfrenten a él, mientras

que, si el predador es grande, cruzarán por delante de él en una maniobra de distracción, incitándole a la persecución y desviando así su atención (Walther 1965, Mendelssohn 1974).

El comportamiento de alarma puede también agruparse en hembras adultas con el de agresión, oponiéndose ambos a las pautas de comportamiento amigable (lamer a congénere y olfatear y lamer a hijo). Esta incompatibilidad es un esbozo de lo que ocurre en especies en que el comportamiento de limpiar a congénere tiene mayor importancia en el comportamiento social que la tiene en ungulados, tal es el caso de primates (Alvarez y Cónsul 1978).

La tendencia de las hembras adultas a agredir a las crías extrañas o a la propia del parto anterior cuando se acercan a mamar, puede explicar al agrupación de pautas agresivas y de alarma asociada a una huida estereotipada (marcha contoneada y marcar el paso), cumpliendo estas dos últimas la función de detener la agresión, ya que las hembras jóvenes responden a la amenaza dirigiendo cuernos o frotando cuernos (agresión redirigida) si la hembra no accede a darla de mamar, dando lugar a la asociación "amenaza y filial" de hembras jóvenes. Todo ello se incluye en el proceso de destete y adquisición de independencia del joven respecto a la madre.

El comportamiento sexual forma un grupo por sí mismo,

como sucede en el gamo (Alvarez et al 1975c), ya que los actos correspondientes se agrupan como respuesta a una situación estímulo determinada, que en el caso del macho adulto es incompatible con el comportamiento de mantenimiento.

En hembras adultas y en jóvenes el comportamiento sexual no se encuentra muy alejado del comportamiento de amenaza, tal y como ocurre en otras especies como Columba livia (Fabricius y Jansson 1963).

En machos adultos las pautas del comportamiento se agrupan en menor número de componentes que acumulan mayor porcentaje de varianza que las restantes clases de individuos, en este, como en muchos otros aspectos su comportamiento es más rígido.

Las pautas que agrupamos bajo el título "mantenimiento" son incompatibles con las pautas del comportamiento sexual del macho adulto ("sexual masculino"), permitiendo el paso de uno a otro estado de ánimo las pautas agrupadas bajo el nombre de "reconocimiento", comprensible si entendemos como tal el reconocimiento del hábitat y de los congéneres, permitiendo así el paso de uno a otro de los polos incompatibles del factor.

Otro grupo de pautas de los machos adultos es el de "marcar", de gran importancia en las especies que, como las gacelas dorcas son territoriales. Las hembras nunca presentan el grado de ritualización en la agrupación y secuencias de

pautas de marcaje que presentan los machos.

La agresión en machos adultos está reducida en las condiciones del presente estudio, al no haber otro macho adulto de la misma envergadura con quien competir (Estes 1967, Grau y Walther 1976). Manifestándose este comportamiento mediante la agresión redirigida o de amenazas a machos de rebaños vecinos.

El comportamiento de huida aparece agrupado con agresión en el macho subadulto, lo que era de esperar, pues los machos de este grupo de edad pretenden imponer su posición dominante en el rebaño, aunque en general no tienen éxito, debido a que el macho adulto se lo impide. Esta asociación coincide con la sugerencia de ciertos autores de que en la exhibición de amenaza hay un conflicto entre las tendencias de ataque y de huida (Tinbergen 1952, Hinde 1952, 1953, 1970, Wiepkema 1961, Geist 1963, Walther 1965, Ewer 1968, Grau y Walther 1976).

Por otra parte, el comportamiento de alarma del macho subadulto es opuesto al de huida y agresión, ambos grupos conectados por medio del galope, lo que se explica porque en el macho subadulto la situación de peligro puede provenir de dos fuentes diferentes: una externa al grupo, relacionada en general con los estímulos de predación, que da lugar a la alarma y finaliza en huida, y otra de tipo social, que viene de un congénere y que provoca la agresión y la huida, siendo ambas situaciones incompatibles en el tiempo.

Tal como ocurre en las otras clases de individuos, el comportamiento sexual del macho subadulto, aparece como una agrupación coherente de pautas, que en nuestros resultados aparece como opuesta (incompatible en el tiempo) al "mantenimiento" y al "marcaje".

Los machos jóvenes agrupan secuencialmente en el tiempo las pautas de huida (trotar y galopar) y de respuesta a la persecución sexual, categoría global a la que hemos catalogado como "sumisión", ya que en ungulados, el ocultar las armas y presentar los cuartos traseros es característico de esta situación (Guthrie 1971), así como el alejarse del oponente (Leuthold 1978).

Grupo aparte lo constituye el "ataque y reposo", contrapuesto a "autoestimulación", lo que sugiere que en ungulados la autoestimulación puede cumplir la función de reducir la agresividad hacia los congéneres, ya que estudios en libertad han demostrado que algunas especies de ungulados intercalan rascarse junto con otras pautas como el pastar ritualizado durante los encuentros agresivos (Estes 1967, Walther 1964b, 1977, 1978b).

## ESTRUCTURA SOCIAL

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	251
Material y Métodos .....	277
Direccionalidad .....	277
Funciones sociales .....	280
Resultados .....	282
Direccionalidad .....	282
Funciones sociales .....	313
Conclusiones .....	333
Direccionalidad .....	333
Funciones sociales .....	338

## INTRODUCCIÓN

Existe gran variación en la forma de agrupación de los miembros de la misma especie, desde aquellos en que los individuos son solitarios, dándose únicamente la efímera relación macho-hembra durante el celo, y la agrupación familiar de la madre con sus crías, hasta en el extremo opuesto de la gama de variación, aquellas especies en que los miembros de ambos sexos y de todas las edades se reúnen en grupos de gran tamaño.

El grado de dispersión de los individuos de una población depende de varios factores (Lack 1954, McBride 1964, Crook 1970, Walther 1972a, Bekoff & Well 1980), tal es el caso de la abundancia o no de alimento, y así es frecuente que la escasez de alimento favorezca la monogamia y su abundancia la poligamia. La defensa ante los predadores favorece o no la agregación, dependiendo en cada caso de las adaptaciones de las presas y de las condiciones del medio. En aves la dispersión es favorecida cuando los territorios de nidificación son accesibles a los depredadores, por el contrario, cuando los territorios de nidificación no son accesibles, la agregación es favorecida, como ocurre cuando los ni



dos se situán en acantilados. También, al parecer como defensa ante la depredación, los ungulados suelen agruparse en rebaños mixtos de hasta cientos de individuos (machos y hembras de todas las edades) cuando se encuentran en espacios abiertos. Pero, obviamente el tamaño del grupo no puede aumentar indefinidamente y las disponibilidades de alimento deben ser limitantes.

El número de animales de un grupo social no es necesariamente constante, sino que puede ajustarse a las necesidades y oportunidades del momento, así Kummer (1971) habla de sociedades fusión-fisión, exponiendo gran número de ejemplos como el de los papiones sagrados, quienes se agregan al anochecer en acantilados, donde disponen así durante la noche de un efectivo sistema de alarma y defensa. Otro ejemplo lo tenemos en los carnívoros sociales, que ajustan el tamaño del grupo de acuerdo con las dificultades de capturar la presa.

El comportamiento social en sentido amplio es aquel en que se da un animal ejecutante y un animal receptor, incluyéndose en esta definición el comportamiento agonístico, sexual y parental. No se considera comportamiento social aquel que tiene lugar entre individuos de diferente especie, como es el caso del comportamiento depredador-presa, de cooperación, comensalismo, etc.

La unidad social básica en mamíferos la componen la

madre con sus crías, por la propia necesidad de las crías de ser amamantadas. A partir de esta unidad básica y a base de construir sobre ella se ha obtenido la variedad de unidades sociales, precisando tan solo para su progresiva elaboración de incrementar el tiempo de permanencia de los hijos en el grupo familiar, así como la tolerancia entre adultos y, en ciertos casos, de la aceptación hacia machos adultos que pueden permanecer por más o menos tiempo incorporados al grupo.

El resultado raramente es una simple amalgama de individuos, ya que, principalmente a través de la propia agresividad intraespecífica, se mantienen determinadas distancias en el grupo social, una distancia individual (mínimo espacio sin hostilidad) y distancia social (máximo espacio que permite contacto formando cohesión en el grupo) (Hediger 1950). Estas distancias medias parecen estar controladas por variables tales como edad, sexo, actividad y temperatura ambiente (Immelmann 1962, Estes 1969, Walther 1964a, 1977). Esta esfera de influencia alrededor del cuerpo, se ha demostrado en animales domésticos y fringílidos que es mayor en las proximidades de la cabeza y más pequeña detrás del animal (p. ej. Gallus domesticus, McBride 1964).

Las sociedades simples son el resultado de un equilibrio entre agresividad intraespecífica con incremen-

to del espacio individual y mecanismos sociales con decrecimiento de él. El equilibrio está bajo control hormonal y varía con la edad y la estación.

La agresión en terminología ordinaria significa una merma de los derechos del agredido, quien se ve forzado a renunciar a algo que le pertenece o que pudiera haber utilizado, ya sea por el ataque propiamente o por la amenaza de la acción. La agresividad intraespecífica proporciona dispersión y mortalidad juvenil, razón por la cual la selección opera favoreciendo las exhibiciones de amenaza. La agresión intraespecífica no en relación con estímulos sexuales funciona primariamente como una forma de competición por los recursos ambientales, incluyendo de forma muy especial el alimento y el abrigo.

Una organización social integrada debe distinguirse de una casual agregación por medio de un complejo sistema de comunicación, una división de labores basada en la especialización, constancia de composición del grupo en cuanto a los individuos miembros, tendencia a ser impermeable a congéneres extraños al grupo, así como una cohesión o tendencia a permanecer juntos (Eisenberg 1966). Los grupos sociales más integrados en mamíferos se forman generalmente durante la fase reproductiva de su ciclo vital, en la que se incluye el comportamiento sexual y el comportamiento parental.

Podemos hablar de estructura social cuando el grupo coordina sus actividades, alcanzando formas de organización peculiares, dependiendo el tipo resultante de las adaptaciones propias de la especie y las características del hábitat (principalmente del clima y la vegetación y de aquellas que influyen sobre la alimentación y/o depredación).

Aspectos importantes de esta coordinación o mecanismos de lograrla, lo constituyen la dominancia e interacciones sociales entre los miembros del grupo, la existencia o no de territorio social y las funciones sociales de determinados individuos en el grupo.

La jerarquía de dominancia o jerarquía social es el conjunto de relaciones agresión-sumisión mantenidas entre los animales. Con frecuencia las jerarquías contienen múltiples rangos según su secuencia más o menos lineal: un individuo alfa domina sobre todos los demás, otro beta domina a todos los demás excepto a alfa, y así sucesivamente hasta llegar al individuo omega del extremo inferior. Las redes son a veces complicadas, debido a interacciones triangulares o incluso circulares, pero tales distribuciones parecen ser a priori menos estables que los órdenes lineales. Cada individuo aprende de los repetidos conflictos quien es el superior, y una vez establecida la jerarquía, las luchas son raras y

basta con una amenaza para recordarle al de menor rango su posición (Carpenter 1958). Los individuos de rango alto obtienen ventajas, tales como: ser los primeros en alimentarse, prioridad de acceso a las hembras y obtener los mejores sitios para descansar, también asumen en ciertas especies la responsabilidad de proteger al grupo contra los predadores o un animal del grupo del ataque de otro. El individuo dominante puede asumir la función de mantener la cohesión del grupo (deteniendo las peleas) y asumiendo a veces la tarea de dirigir al grupo.

Tradicionalmente los zoólogos al estudiar las sociedades de vertebrados lo han hecho basándose en la dominancia social y/o en el sistema territorial. Desde hace tan solo quince años muchos estudiosos del comportamiento de los primates (Hall 1965, Bernstein y Sharpe 1966, Rowell 1966, Gartlan 1968) dejaron de estar satisfechos con la efectividad del concepto de dominancia como la única herramienta analítica en la descripción de las sociedades.

Sandy (1974) aboga, con el fin de que el concepto de dominancia sea comprendido y tenga un significado universal, porque el término sea más adecuadamente definido y según criterios concretos y no globales. Primeramente deben hacerse consideraciones de las especies estudiadas, el grupo debe ser socialmente estable, entonces se debe escoger medidas independientes, bien defi-

nidas y que ocurran comunmente en situaciones sociales.

Los primeros estudios sobre dominancia se deben a Schjeldrup-Ebbe (1922a, 1922b, 1935), en Gallus domesticus, quién se basó para establecer el orden del rango en la prioridad de acceso al alimento y en la dirección del picoteo. Posteriormente, innumerables son los estudios al respecto en esta y muchas otras especies.

Como resultado, se puede decir hoy que son muchos los factores que juegan un papel importante en la conquista de un puesto de rango, tales son: características morfológicas del tipo del color del pecho en pinzones (Marler 1955a, 1955b), envergadura de los cuernos o astas en ungulados (Hediger 1954), también de importancia es la capacidad para formar alianzas en algunos monos, (DeVore 1965, en babuinos). En cuanto a la influencia genealógica sobre la posición jerárquica de los hijos, la posición jerárquica de la madre la determina en parte en monos rhesus y macacos japoneses (Kawai 1958, Koford 1963, Sade 1967, Kaufman 1967), otro factor de influencia sobre la posición jerárquica, es el grado de inteligencia, como se ha demostrado en el chimpance (Teleki 1973).

Independientemente de todo ello, la posición en el rango jerárquico no es siempre estable, sino que varía según diversas condiciones, y así, en babuinos el rango se eleva cuando la hembra está en celo o tiene cría (DeVore 1965), o en el caso de cudu, un animal tumbado de rango alto puede ser molestado por otros de menor

rango, que no osarían molestarle si el receptor estuviese de pie (Walther 1964a).

Así pues, nuestros conocimientos actuales sobre dominancia pueden resumirse en la siguiente forma:

a) Los adultos suelen dominar a los jóvenes y los machos usualmente a las hembras.

b) Las especies de estructura cerebral más desarrollada establecen cadenas de dominancia más antiguas y complejas.

c) También será más complejo el orden de dominancia cuanto mayores sean la cohesión y durabilidad del grupo social.

En lo que se refiere a ungulados, dos son los principales problemas a que debe adaptarse su organización social, el de alimentarse del sustrato y el de no servir de alimento a los predadores. En los principales grupos el proceso evolutivo parece haber partido de la fase de ungulados puramente ramoneadores y adaptados a terrenos de cierta cobertura vegetal, pasando de aquí por varios estadios intermedios (un total de cinco según Jarman, 1974) hasta alcanzar la fase puramente pastoreadora, presente únicamente en ungulados que viven en espacios abiertos.

A estos extremos en la evolución de los hábitos alimenticios y de preferencia de hábitat se corresponden

determinadas agrupaciones: los ungulados de bosque y ma-  
torral, ramoneadores de alimento variado y de alto valor  
nutritivo, son con frecuencia de pequeño tamaño corporal  
y se integran en grupos también pequeños respecto a lo  
que es frecuente en especies relacionadas, mientras que  
los habitantes de llanuras son en general de gran tama-  
ño y se integran en grandes grupos (Estes 1967, Ewer  
1968, Walther 1972a, Mirth 1973).

La ventaja que, en cuanto a la detección de los pre-  
dadores, representa vivir en grupo se incrementará en  
terrenos abiertos, ya que estos permiten la integra-  
ción y el movimiento de grandes grupos (muchos animales  
vigilando), coordinados principalmente mediante señales  
comunicativas visuales, que posibilitan rápidas respues-  
tas de huida en grupo. El límite al tamaño total del  
grupo vendrá probablemente impuesto por la densidad del  
alimento y el equilibrio que se establezca entre consu-  
mo y el grado de transhumancia que impida la sobreexplo-  
tación.

Los pequeños grupos de bosque, por otra parte, deben  
constituir el máximo en el número de individuos posi-  
bles de coordinar con obstáculos visuales, que impidan  
la comunicación visual precisa para la coordinación de  
un grupo social grande.

El grupo es un conjunto de individuos que viven jun-



tos en la misma localidad y que forman una entidad social coherente. Si el grupo está comprendido siempre por los mismos individuos y excluye a los extranjeros, siendo esta composición estable por varios años, excepto cuando, claro está, los cambios debidos a nacimientos y muertes, tendremos constituido un grupo cerrado. Esto aunque es difícil demostrarlo en estudios de campo por las dificultades de reconocer a los animales, sí se ha podido comprobar en cebras de llanura y de montaña (Klingel 1967, 1969), elefante (Douglas-Hamilton 1972) y cudu menor (Leuthold 1974), así como otros grupos de antílopes de pequeño y mediano tamaño durante periodos considerables, tales como el ñu azul (Estes 1969), gacela de Grant (Walther 1972b) y damalisco (David 1973).

Si el grupo es permeable a congéneres, como ocurre en los rebaños de machos no territoriales, que a menudo varían en tamaño y composición, la situación nos sugiere que se trata de grupos abiertos. No obstante, pocos estudios hay en este sentido. Quizás el mejor ejemplo de grupo abierto sea el de jirafas (Foster y Dagg 1972, Mejía 1972), otros ejemplos los tenemos en las hembras y sus jóvenes del ciervo (Burckhardt 1958) y en el gamo (Alvarez 1975a), así como en los grupos mixtos (machos y hembras de todas las edades) de gacelas de Grant y de otros muchos ungulados gregarios (Walther 1970, 1972a,

1978a).

Pero el grupo más generalizado en ungulados es el hárén, y para su formación es frecuente que los machos compitan entre sí, principalmente de forma agresiva, por el acceso a las hembras, con las que por otra parte se establecen vínculos sexuales poco duraderos (Wilson 1980).

Los contactos entre ungulados son mayores entre Perisodactila, Suidae, Hipopotamidae y en Elephantidae que lo son entre jirafas y bóvidos, quienes suelen evitar los contactos, quedando estos reducidos solamente a lucha, apareamiento y crianza. Los contactos, aún durante la cópula se restringen al mínimo en gacelas de Thomson (Walther 1977) y la limpieza mutua, tan importante en algunos grupos de mamíferos, no suele tener gran interés como forma de comunicación entre ungulados, aunque sí se observa aquí y allá con frecuencia variable, por ejemplo entre las especies del género Tragelaphus (Walther 1964a).

La distancia individual puede variar dentro de la especie, dependiendo de la clase de edad y sexo, y del estado social y psicosomático. En general podemos observar que la distancia social es usualmente más pequeña entre hembras y sus crías, y entre animales jóvenes menor que entre adultos, siendo en muchas especies mayor en grupos

de machos que en grupos de hembras (Leuthold 1977), aumentando la distancia social con el rango (Walther 1977) en gacelas de Thomson.

Recientes estudios han sido realizados por Walther (1964a, 1977, 1978a) en relación con las distancias entre los individuos, en ellos llega a la conclusión de que éstas son mayores entre los individuos pastando que cuando están tumbados o en movimiento. Los animales mientras pastan evitan hacerlo de frente, evitando así el emitir la señal comunicativa de cabeza baja (presentar cuernos), ya que hay gran similitud entre esta postura y la de amenaza, de tal forma que como resultado puede ya distribuirse de una manera más equitativa el alimento de que disponen.

La existencia de un esquema estable de interacciones entre los miembros de un grupo implica cierta estructuración social. La forma en que se ha atacado el problema ha sido casi siempre a través del concepto de dominancia jerárquica, definida como la prioridad de acceso a las necesidades vitales.

Sin duda la ordenación jerárquica de los miembros de un grupo contribuye a una estabilidad social, que debe ir acompañada de un gran ahorro energético, a través principalmente de la ritualización de las agresiones, que pasan casi en su totalidad a amenazas o a luchas rituales.

Según Leyhausen (1965, 1971), la dominancia puede manifestarse de dos maneras, a través de una jerarquía social absoluta, mediante la cual la dominancia puede ser un atributo fijo de un individuo, donde quiera que vaya con este grupo y sin afectarle las condiciones externas, o mediante una jerarquía social relativa, mediante la cual un animal puede ser dominante en unas condiciones pero no en otras, en este caso la territorialidad es la modalidad más importante.

Al hablar de dominancia debemos siempre especificar sobre la fuente u objeto de la misma, así como los individuos implicados en ella, pues diferentes sistemas de dominancia pueden operar en diferentes clases sociales (edad, sexo y categorías). Un ejemplo lo tenemos en el oryx, donde se reconoce una jerarquía lineal entre los machos, menos pronunciada entre las hembras, siendo los machos dominantes sobre las hembras (Walther 1978a).

En determinadas especies puede darse dominancia absoluta en relación con el acceso al agua, alimento, lugares de descanso, grado y dirección de interacciones sociales, y dominancia relativa, es decir, variable con respecto al ciclo biológico, manifestándose claramente en la reproducción en relación con su situación respecto a la posesión de terrenos de función reproductiva.

Dominancia no debe confundirse con liderazgo, este

es generalmente manifestado en el contexto de movimientos de un lugar a otro. En la mayoría de las especies de ungulados los machos adultos dominan por encima de las hembras, aún cuando el líder del grupo en movimiento es una hembra (Klingel 1967, Alvarez 1975a, Walther 1978a), y en el caso de machos no territoriales el líder es un macho de menor rango y más joven, como ocurre en la gacela de Grant (Walther 1965).

Las interacciones sociales dependen sobre todo de la habilidad de los animales para comprender al compañero, y percibir su estado emocional. Esto no es posible sin que los individuos se reconozcan unos a otros, lo cual en la mayoría de los ungulados se realiza a través del olor y de la voz.

Es evidente que las señales olfativas juegan un papel predominante en las interacciones de muchos ungulados. Dicha señal química, la cual sirve para proporcionar una respuesta a un congénere es una feromona (Wilson 1980), como opuesta a las alomonas, que son usadas en comunicación con miembros de otras especies (Brown 1968).

Las señales químicas transmitidas informan al individuo sobre la identidad de la especie o raza, sexo, estado reproductivo e incluso sobre la identidad del individuo, su edad, estado social y de ánimo, como ocu

rre en la emisión de olor durante la situación de stress en el ciervo americano O. virginianus (Muller-Schwarze 1971).

El animal puede distribuir las sustancias olfativas, bien emanándolas directamente de su cuerpo, siendo detectables sólo en su presencia, bien depositando la secreción de las glándulas sobre los objetos circundantes o bien mediante la distribución de orina y heces. Los olores emanados del cuerpo del animal se ponen de manifiesto al observador mediante contactos naso-nasales, y naso-genitales que tienen lugar entre los individuos después de un periodo de separación (Schloeth 1956, Walther 1964a). La secreción de las glándulas de la piel puede ser distribuida de forma indiscriminada (impregnación sobre el suelo de los productos secretados por las glándulas interdigitales) o de forma discriminada (sobre distintos sustratos, como es el caso con la glándula preorbital de cérvidos y bóvidos). El marcaje con los productos de la excreción (orina y heces) es quizás el procedimiento más generalizado de identificar al emisor de la señal comunicativa, pudiendo proporcionar información sobre su estado fisiológico (Altmann 1969, Eisenberg y Kleiman 1972).

Aunque las marcas con olor están extendidas entre ungulados territoriales, miembros no territoriales de algunas especies de antílopes también marcan (Walther 1964

b, en la gacela de Thomson), y algunas especies fuertemente territoriales como el cobo de Uganda y el cobo acuático no muestran marcas olfativas (Schenkel 1966).

La comunicación visual en mamíferos abarca una variedad de movimientos o displays los cuales han sido divididos por Morris (1957) en dos tipos: displays que expresan de forma constante el estado emocional del animal, y displays graduales, los cuales cambian de intensidad con el estado emocional y así permiten dar una información más completa.

Las señales visuales se ponen de manifiesto en múltiples ocasiones en el comportamiento social de ungulados (comportamiento sexual, agresión, alerta, marcar territorio con excrementos, etc.). Han sido clasificadas (por conveniencia para su estudio) en estáticas y dinámicas, aunque esto no siempre es posible, y a veces ambos tipos se presentan combinadas dentro de una misma exhibición. Puede ocurrir además que solamente parte del cuerpo esté involucrado en la realización del display, concentrándose en la zona de la cabeza, como ocurre en las posturas, indicando amenaza, y en los cuartos traseros, indicando sumisión, como ocurre en muchas especies de ungulados.

La postura de defecación de los machos de Gazella (Walther 1968, Leuthold 1971), la postura de alerta y

la postura lateral, usada en encuentros agonísticos y sexuales, bien desarrollados en Tragelaphini (Walther 1964a), Connochaetes taurinus y C. gnou (Estes 1969 y von Richter 1972), son consideradas exhibiciones estáticas, a diferencia de: saltos con patas rígidas de Gazella (Walther 1969) y de Dama dama (Alvarez et al. 1975c), cabriolas usadas por el macho de Kobus kob cuando corteja a una hembra (Buechner y Schloeth 1965), que se les considera ritualizaciones dinámicas.

Frotando cuernos en suelo o arbustos, realizada por machos de bóvidos y considerada generalmente como indicativa de intenciones de agresión, es un ejemplo de display dinámico en el que intervienen parte del cuerpo del animal.

Las señales auditivas poseen menor importancia en ungulados que las señales olfativas y las visuales, y sólo un breve repertorio de sonidos han sido recogidos en ungulados (llamadas madre-hijo, de apareamiento, territoriales, alarma, agresión, contacto y peligro).

Las señales no sonoras son raras en ungulados; entre los elefantes las sacudidas de la cabeza hacia los lados producen un sonido similar al que se obtiene al hacer palmas, y se realiza como señal de amenaza e intimidación. Algunos antílopes golpean la pata con el suelo indicando alarma (Estes 1967).



Las señales táctiles son escasas en la mayoría de los ungulados, la limpieza mutua, tan común entre las especies de primates, se observa aquí con relativa dificultad (p. ej. Tragelaphus, Walther 1964a). Se dan contactos naso-nasales y naso-genitales como señal de saludo en cebra (Klingel 1967). Durante el cortejo los machos de bóvidos lamen comunmente la vulva de las hembras o a apoyan su pata delantera entre las patas posteriores de ella.

El término antagonista se aplica al comportamiento presentado en situaciones de conflicto entre dos o más individuos en interacciones intraespecíficas. Este incluye todas las formas de agresión, amenaza e intimidación, pero también respuestas no agresivas como defensa, apaciguamiento y sumisión respectivamente.

La lucha es relativamente rara entre ungulados y muchos encuentros agonísticos incluyen sobre todo displays de amenaza e intimidación, así como actividades irrelevantes típicas de situaciones de conflicto (Tinbergen 1940). Por otra parte, Walther (1974) arguye que es innecesario remitirnos al concepto de actividad de desplazamiento para explicar la mayor parte del comportamiento de ungulados (incluyendo el comportamiento agonístico) o al menos en bóvidos. De acuerdo con esto, muchas posturas de amenaza e intimidación pueden verse como

"movimientos intencionales" generados por una motivación menor. El hecho de que un individuo muestre un gesto de amenaza no significa necesariamente que está inhibiéndose de luchar, sino que dicha amenaza es suficiente para zanjar la disputa, aunque pueden existir situaciones de conflicto.

Leuthold (1977), refiriéndose a ungulados, distingue tres fases básicas en los encuentros agonísticos, aunque frecuentemente pueden darse intermezcladas:

a) Rehusión voluntaria de conflictos: uno de los animales en actitud de huida o de sumisión le concede al oponente el acceso a la fuente objeto de la disputa.

b) Realización mutua de displays: ambos contendientes se enzarzan en amenazas e intimidaciones, frecuente asociados a actividades de desplazamiento.

c) Lucha: competencia física de fuerza y destreza.

Con la sola excepción de Equidae, todos los ungulados africanos poseen órganos especializados (armas) que usan primordialmente (cuando no exclusivamente) en luchas intraespecíficas. En algunas especies las armas son dientes, pero en la mayoría se trata de cuernos/as.

La mayoría de los etólogos de ungulados están de acuerdo en que los cuernos, astas y dientes son empleados en conflictos intraespecíficos bastante más que como armas de defensa contra predadores (Walther 1958, 1960/

61, 1966; Geist 1966). Los siguientes argumentos apoyan esta teoría:

a) La mayoría de los ungulados con cuernos usan principalmente otros medios para evitar o defenderse de los predadores, aunque pueden emplearlos como último recurso.

b) Las armas de defensa más efectivas podrían ser cuernos fuertes y puntiagudos de longitud media. Sin embargo la mayoría de los cuernos y astas que observamos en los ungulados actuales son los menos adecuados para la lucha contra los predadores.

c) En muchos ungulados las hembras tienen estas estructuras menos desarrolladas que los machos, o carecen de ellas, cosa que entra en contradicción con el mayor papel defensivo a favor de las crías y contra los predadores que tienen las hembras.

Geist (1966) revisó la evolución de las armas y técnicas de lucha de los ungulados, llegando a establecer tres estadios, que van desde las especies menos evolucionadas, con cuernos y colmillos cortos, las cuales golpean principalmente la parte lateral del cuerpo del oponente, ocasionándole heridas de gravedad, hasta las especies más evolucionadas, en que existe un mayor desarrollo de los órganos que hacen de armas, y un ataque dirigido hacia la cabeza del oponente, con un prolonga-

do contacto cabeza-cabeza, en que los contrincantes prueban su fuerza.

Patadas, bocados y forcejeos con cuello, son consideradas viejas formas de lucha, que pueden ser mantenidas en individuos que no han desarrollado órganos específicos de lucha y las técnicas nuevas correspondientes, como ocurre en équidos, hembras sin cuernos de bóvidos y cérvidos y en algunos suidos (Walther 1960/61, 1966, 1968, 1972a, 1974).

El comportamiento sexual lo podemos definir como aquel en el que participan dos individuos de distinto sexo para aparearse y asegurar la reproducción. Las tendencias agresivas en el cortejo suelen ser ineludibles, ya que se desencadenan al franquear los límites del espacio individual al establecerse el contacto físico entre la pareja. Además es con frecuencia aparente que el macho impone su superioridad jerárquica sobre la hembra en el proceso de aproximaciones y cortejo previo a la cópula.

No obstante, el comportamiento agresivo en el contexto de cortejo difiere del mostrado en los encuentros agonísticos genuinos, ya que en el primer caso las armas no se utilizan en producir daños a las hembras.

Normalmente ocurren interacciones entre hembras de ungulados en estro que incluyen comportamiento de cortejo del macho (Fraser 1968), situación que podríamos conside-

rar bastante generalizada en mamíferos.

En ungulados el macho no toma, normalmente, parte en la crianza del hijo, representando a veces un problema para el recién nacido (hipopótamo, Verheyen, 1954). En pocas especies ocurre que el macho adulto defiende a los jóvenes frente a los predadores, aunque éste si es el caso en cebra (Klingel 1967), antílope sable (Sekulic et al. 1976).

Algunos suidos construyen madrigueras para proteger la prole, como adaptación al menor desarrollo en que nacen las crías. Otras especies tienden a buscar protección de la vegetación alta u otro tipo de coberturas (Walther 1964a en cudu, niala, sitatunga y antílope jeroglífico; Walther 1965, en gacela de Grant; Estes 1967, en gacela de Grant y en gacela de Thomson; Gorling 1969, en alcelafos buselafos; M.V. Jarman 1976 en impala).

En las especies en que los recién nacidos permanecen escondidos después del parto, que incluyen la mayoría de los ungulados, la madre lame el área perineal del joven para estimular la micción y defecación, y consumir así orina y excrementos. Si la cría es macho, la madre bebe su orina del pene, colocando su cabeza entre las patas posteriores. La postura adoptada para este objeto permite determinar a distancia si la cría es macho o hembra (Walther 1965). La madre también lame las otras partes del cuerpo, incluyendo la cabeza y el cuello.

Una importante función de esta conducta es reducir el olor que emana el hijo y así evitar que atraiga a los predadores. En las especies en que los jóvenes siguen a sus madres, la limpieza está reducida a las primeras horas que siguen al parto y esporádicamente a lo largo de la infancia.

Varios autores han notado un incremento de la agresividad de la hembra hacia sus crías adolescentes del parto anterior (Burckhardt 1958).

Generalmente es la madre quien participa en la defensa del hijo contra los predadores, pero a veces participan también otras hembras, posiblemente porque también tengan a sus crías en las proximidades (Hitchins y Behr 1968, en impala; Walther 1968, 1969, en gacela de Thomson y en gacela de Grant; Watson 1969, en ñu azul).

La extensión de la defensa está relacionada en gran medida con el peligro que el predador representa para la hembra: así, si el predador es un chacal y la presa es una gacela, la hembra lo atacará; si el predador fuera una hiena, la hembra se cruzará entre el predador y el hijo, tratando de distraer al primero; y si el predador es un leopardo, la hembra mostrará excitación, pero no iniciará la defensa (Leuthold 1977, basado en descripciones de Walther 1968, 1969 y Estes 1967).

En lo que se refiere a gacelas, son pocas las refe-

rencias que tratan de su conducta, así, los estudios realizados por Walther (1972a) en Gazella granti y en Gazella thomsoni indican que éstas migran dos veces al año, dependiendo de las lluvias y de los movimientos que puedan realizar otros ungulados en la zona (cebras o ñus). La dirección de esta transhumancia es hacia la zona de matorral en la época seca, en los meses de julio y septiembre, y hacia las llanuras abiertas al comienzo de las lluvias, en el mes de noviembre. Para estas dos especies la estructura de los grupos guarda relación con el tipo de hábitat; las zonas abiertas favorecen grupos mixtos (machos y hembras de todas las edades) mientras que zonas de matorral favorecen la formación de grupos pequeños. El comportamiento territorial también difiere de las zonas abiertas a las zonas de arbustos, siendo más acusado en estas últimas.

Son cuatro los tipos de agrupaciones que define Walther para gacelas, de los que los tres primeros son obviamente adaptaciones a terrenos de matorral y el último a zonas abiertas:

- a) Grupo de hembras con crías.
- b) Harenes de un macho adulto y varias hembras con sus crías.
- c) Grupo de machos no territoriales.
- d) Grupos mixtos (machos y hembras de todas las edades).

En cuanto a la especie objeto de este estudio, Gazella dorcas, es poca la información de que se dispone sobre estructura social y biología en estado natural (Mendelssohn 1974, Panouse 1957). Las dorcas pastan y ramonean alimentándose de gran variedad de especies vegetales, incluso de algunas no utilizadas por otros herbívoros como lo son las adelfas (Nerium oleander) y las higueras (Ficus carica), aunque suelen preferir especies suculentas.

Ambos autores coinciden en que estas gacelas viven en pequeños grupos en áreas de cierta cobertura de árboles y arbustos durante la estación seca, y que migran a las zonas abiertas en la época de lluvia, hacia el otoño, en grandes rebaños compuestos de machos y hembras de todas las edades.

Las gacelas dorcas resisten algunos días sin beber agua durante el invierno, aunque durante la estación seca no pueden vivir sin agua libre, siendo capaces en esta época de concentrar su orina y reducir la cantidad de agua de las heces, con objeto de aprovecharla al máximo (Ghobrial 1970, 1974). El mecanismo de la función termorreguladora tiene lugar a través de las glándulas sudoríparas.

A pesar de que la observación continuada de ejemplares en cautividad es un importante complemento en la



comprensión de las adaptaciones de estos ungulados, no existe por el momento ninguna información al respecto para G. dorcas.

Se pretende pues en este estudio, analizar la estructura social e interacciones a la corta distancia y con la continuidad que hace posible la observación en cautividad, en la esperanza de encajar nuestros resultados en la información disponible para la especie en estado natural y para los ungulados en general.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Direccionalidad

Este aspecto del estudio se realizó sobre individuos en cautividad en cercados de 12 a 24 metros de lado, concentrándonos en dos rebaños: el rebaño  $R_1$  de 9 individuos, de los cuales seis eran hembras adultas ( $Q_1, Q_2, Q_3, Q_4, Q_5$  y  $Q_6$ ), una hembra subadulta ( $qSba$ ), una hembra joven ( $qJ$ ) y por último, un macho adulto ( $\sigma$ ); el rebaño  $R_2$  con 13 individuos, de los cuales seis eran hembras adultas ( $Q_1, Q_2, Q_3, Q_4, Q_5$  y  $Q_6$ ), dos hembras subadultas ( $qSba_1$  y  $qSba_2$ ), tres hembras jóvenes ( $qJ_1, qJ_2$  y  $qJ_3$ ), un macho joven ( $\sigma J$ ) y finalmente, un macho adulto.

Los datos se registraron en cinta mediante magnetofón marca Philips, indicando tanto el ejecutante como el receptor de las actividades previamente seleccionadas en que estaban implicados.

Las observaciones fueron realizadas durante los meses de marzo y abril, entre las cuatro y las seis de la tarde de 1979, repartiendo las observaciones en periodos de treinta minutos. El tiempo total de observación fué de 510 minutos para el rebaño  $R_1$  y 480 minutos para el rebaño  $R_2$ .

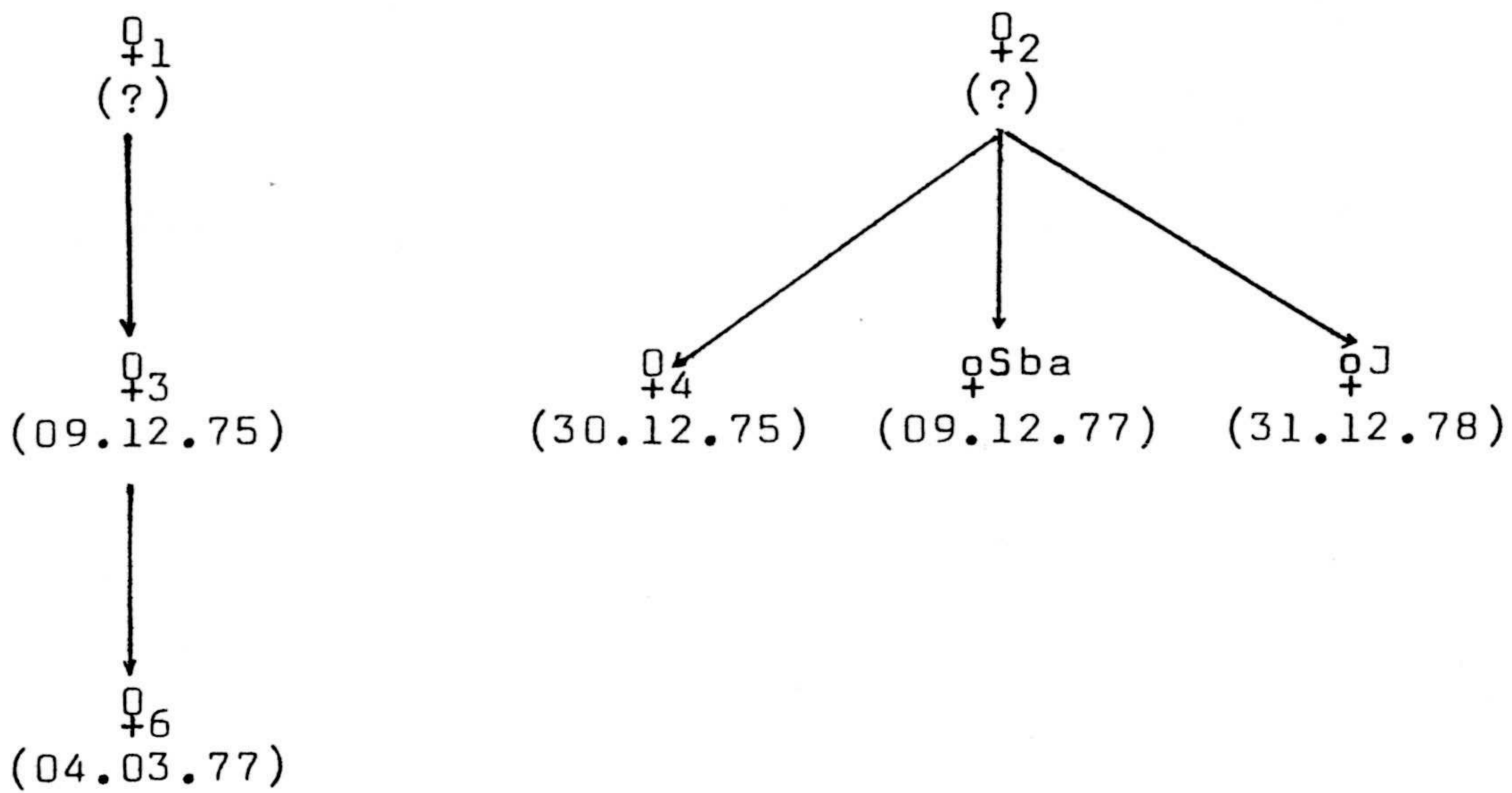
El registro se realizó sobre las pautas direccionales más frecuentes: olfatear, lamer, dirigir cuernos y

golpear.

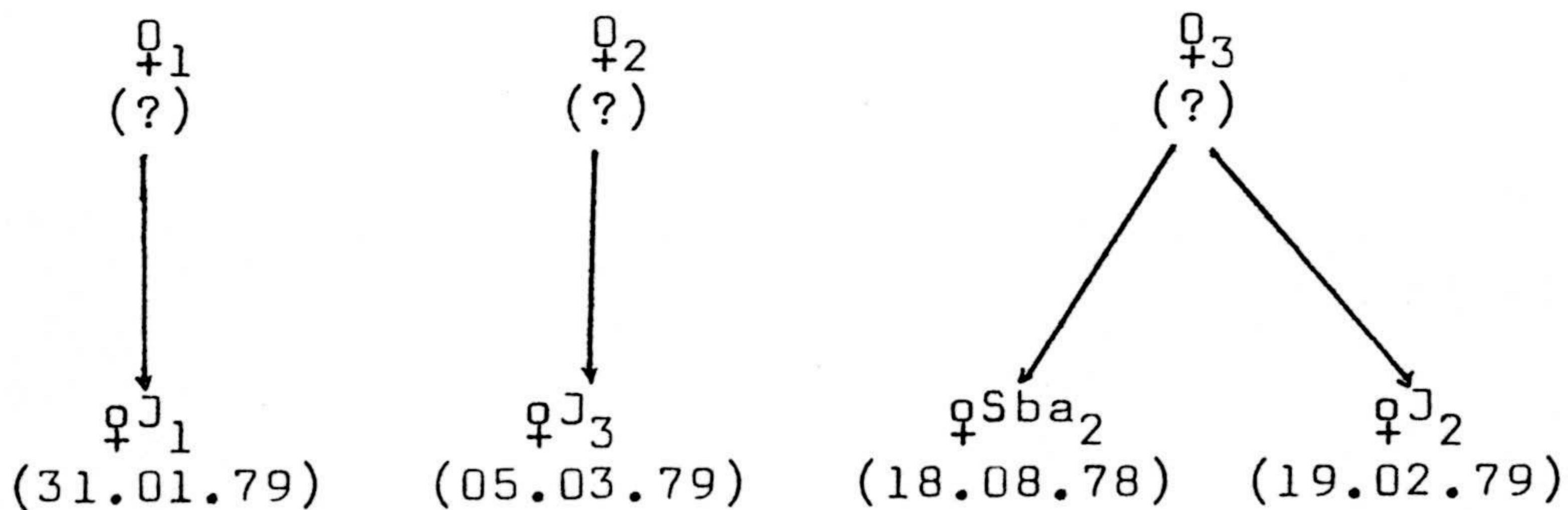
Los análisis estadísticos utilizados han sido: el método del algoritmo de Lance y Williams (1967) utilizado por Daget (1976) en Ecología, los diagramas en enrejado (Romaniszyn 1953) y los sociogramas de círculos adaptados por Alvarez (1973) a interacciones animales, a partir de los creados por Bonfeubrenner (1945) para elecciones en encuestas entre humanos.

Relaciones genealógicas:

Rebaño  $R_1$ :



Rebaño  $R_2$ :



$\begin{matrix} \text{♀}4 \\ (?) \\ \downarrow \\ \text{♂}J \\ (11.01.79) \end{matrix}$

$\begin{matrix} \text{♀}5 \\ (?) \\ \downarrow \\ \text{♀}Sba_1 \\ (23.07.78) \end{matrix}$

$\begin{matrix} \text{♀}6 \\ (20.05.76) \end{matrix}$

## Funciones Sociales

Para la realización de esta parte del estudio observamos dos rebaños de Gazella dorcas en cercados de alrededor de  $250\text{m}^2$  de superficie cada uno, durante la primavera de 1977. Las observaciones se llevaron a cabo entre las 7 de la mañana y las 7 de la tarde (hora solar) en periodos de 20 minutos en cada hora, y escogidos de tal forma que cada clase de edad y sexo fueran observadas con aproximadamente la misma intensidad en todas las horas del día en el tiempo total de observación, el cual fue de 1.800 minutos para el rebaño  $R_1$  y de 1.760 minutos para el rebaño  $R_2$ .

El rebaño  $R_1$  lo componían 12 individuos: 1 macho adulto, 6 hembras adultas, 2 hembras jóvenes y 3 machos jóvenes. El rebaño  $R_2$  lo componían 9 individuos: 1 macho adulto, 4 hembras adultas, 1 macho subadulto, 1 hembra joven y 2 machos jóvenes.

Durante cada periodo de observación me centré en uno de los individuos del rebaño, previamente seleccionado, y grababa en cinta magnetofónica el tiempo (medido con cronómetro) de duración de cada pauta.

Con los datos de esta forma obtenidos, realizamos las tablas de frecuencia de las distintas actividades para cada uno de los individuos del rebaño  $R_1$  y del  $R_2$ ,

y las estandarizamos según la función  $\text{arc. sen.} \sqrt{A}$  en radianes, siendo A el tanto por uno relativizado al mayor valor. El objetivo de la estandarización era evitar que la abundancia de ciertos actos entorpeciera el análisis.

Estos datos fueron analizados según el método de análisis factorial en componentes principales y siguiendo el programa del BMD P4M en el ordenador UNIVAC 1108, disponible en el Centro de Cálculo de la Universidad de Granada.

## RESULTADOS

### Direccionalidad

Rebaño  $R_1$ :

#### Perfil de Personalidad

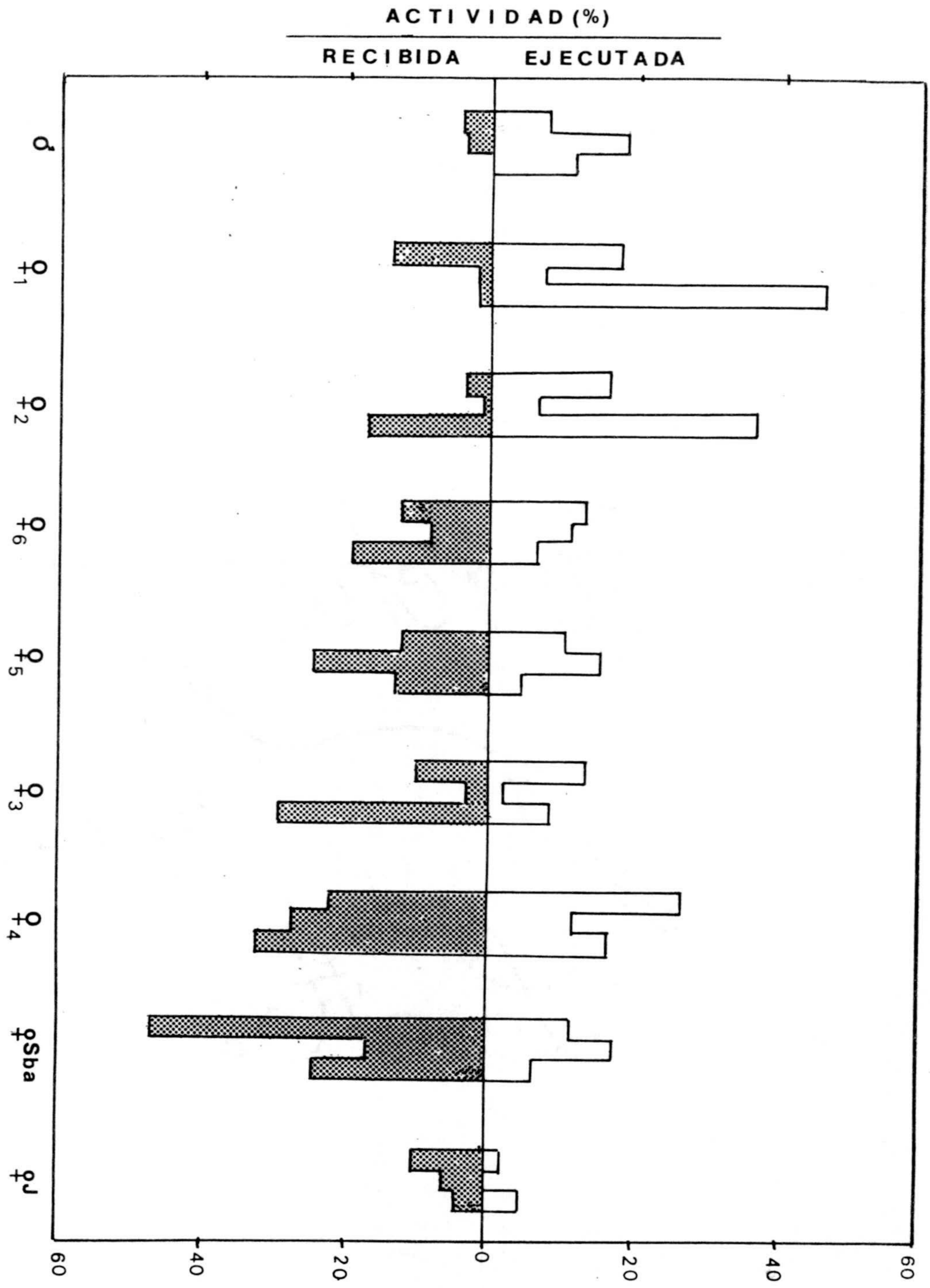
Cada individuo muestra tendencia personal a ejecutar y recibir ciertos actos, tendencia que le situará en determinadas posiciones en la jerarquía de dominancia y en el grupo como un conjunto.

Para visualizar mejor esta tendencia se han elaborado por otros autores los llamados "perfiles de personalidad", en que, se representa mediante histogramas adosados el nivel total de ejecución y recepción de cada acto, enfrentándose las barras de ejecución y recepción para la misma actividad. En nuestro caso se construyó el perfil de personalidad para cada uno de los sujetos, de modo que tres de las pautas que implican agresión aparecen en la parte superior del diagrama (dirigir cuernos, golpear y compañeros de grupo huyendo del sujeto) y sus contrapartidas de sumisión aparecen en la parte inferior (ser receptor de dirigir cuernos, ser receptor de golpear y huir de compañeros de grupo).

Según esto y a la vista de la figura 32, los valores relativos positivos y negativos para las tres pautas pa







recibe    dirigir cuernos    "    dirigir cuernos  
 "        golpear                    "        golpear  
           sujeto huye                    "        huyen de sujeto

recen clasificar a los sujetos en un grupo de tres animales ( $\sigma$ ,  $\text{♀}_1$  y  $\text{♀}_2$ ) que son principalmente agresivos, aunque habría que destacar en primer lugar que el macho se caracteriza más que nada por los escasos actos de sumisión, mientras que las dos hembras adultas más viejas amenazan con frecuencia a los compañeros de grupo, quienes huyen a menudo de ellas dos.

Las hembras  $\text{♀}_5$  y  $\text{♀}_6$ , aunque ya con cierta tendencia a la sumisión (parte inferior del histograma), la equilibran con cierto nivel de agresión (amenazas y ataques), aunque raramente se huye de ellas.

Un grupo decididamente sumiso lo componen las hembras  $\text{♀}_3$ ,  $\text{♀}_4$  y  $\text{♀}_{Sba}$ , especialmente la última, quien recibe un alto nivel de amenaza y huye con frecuencia.

La hembra joven, por último, se comporta de manera muy diferente al resto de los miembros del grupo. Ciertamente muestra más sumisión que agresión, pero en estas categorías juega un papel poco importante, como se aprecia en la figura.

#### Direccionalidad

Realizadas las tablas de direccionalidad para cada pauta entre los individuos que componen el rebaño, observamos cierta discriminación en la frecuencia de eje



Tabla 25. Grado de discriminación (P) en la ejecución de las cuatro pautas elegidas para los miembros del rebaño R<sub>1</sub> hacia los compañeros del grupo (N.S.: no significativo).

Individuos

<u>ejecutantes</u>	<u>Golpear</u>	<u>Dirigir cuernos</u>	<u>Olfatear</u>	<u>Lamer</u>
♂	P<0,025	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sub>1</sub>	P<0,05	P<0,005	P<0,001	N.S.
♀ <sub>2</sub>	P<0,001	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sub>3</sub>	P<0,001	N.S.	N.S.	N.S.
♀ <sub>4</sub>	N.S.	P<0,05	P<0,005	N.S.
♀ <sub>5</sub>	P<0,025	N.S.	P<0,005	P<0,01
♀ <sub>6</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	N.S.
♀Sba	P<0,025	P<0,001	P<0,001	P<0,05
♀J	N.S.	P<0,025	P<0,001	N.S.

Tabla 26. Grado de discriminación (P) en la recepción de las cuatro pautas elegidas por los miembros del rebaño R<sub>1</sub> provenientes de los compañeros del grupo (N.S. no significativo).

Individuos

<u>receptores</u>	<u>Golpear</u>	<u>Dirigir cuernos</u>	<u>Olfatear</u>	<u>Lamer</u>
♂	N.S.	P<0,005	P<0,005	P<0,05
♀ <sub>1</sub>	N.S.	N.S.	P<0,025	N.S.
♀ <sub>2</sub>	N.S.	P<0,025	P<0,001	N.S.
♀ <sub>3</sub>	P<0,001	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sub>4</sub>	P<0,025	N.S.	P<0,001	P<0,05
♀ <sub>5</sub>	P<0,005	P<0,025	P<0,001	N.S.
♀ <sub>6</sub>	N.S.	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sup>Sba</sup>	N.S.	P<0,025	P<0,001	N.S.
♀ <sub>J</sub>	P<0,001	N.S.	P<0,001	N.S.

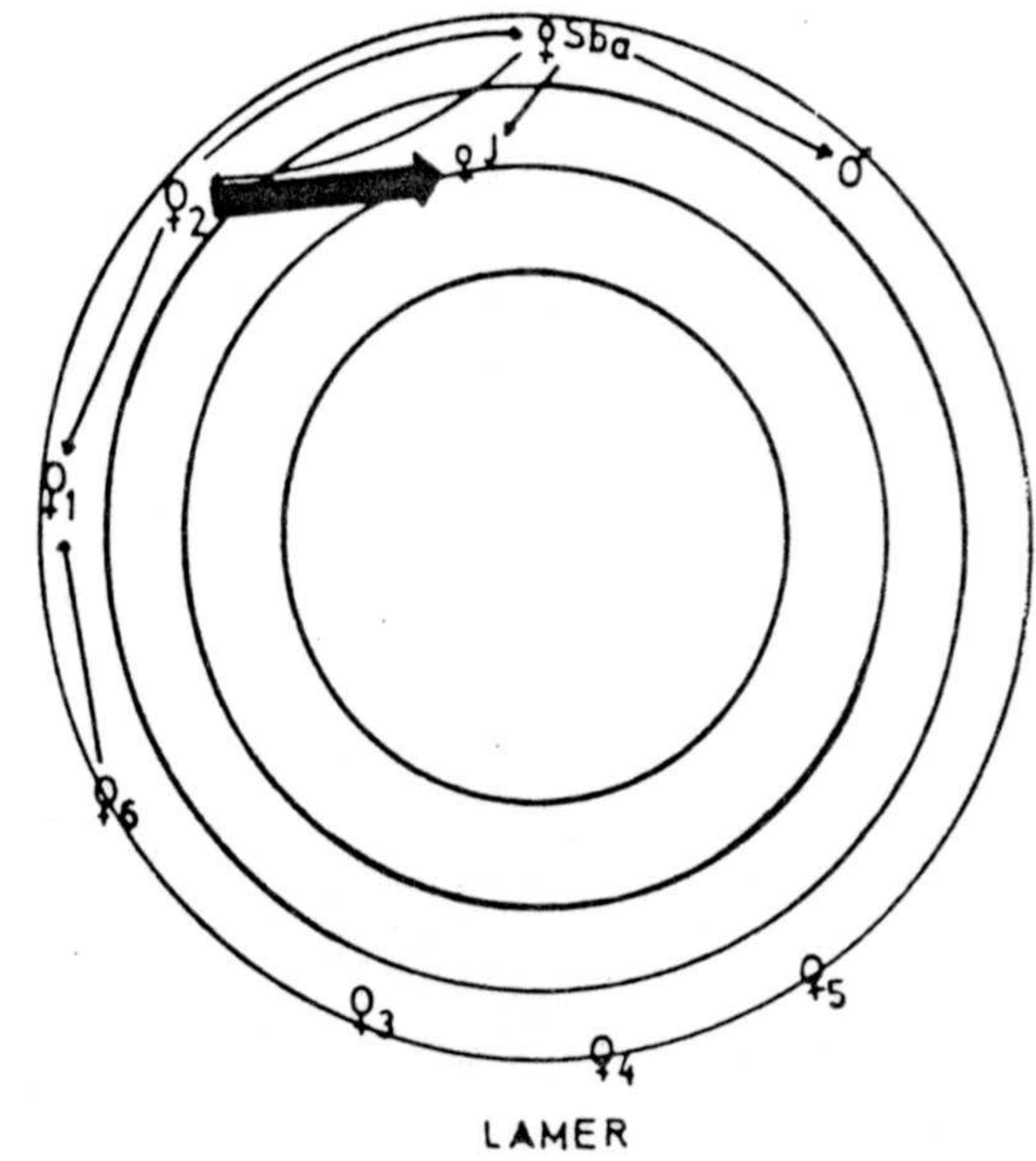
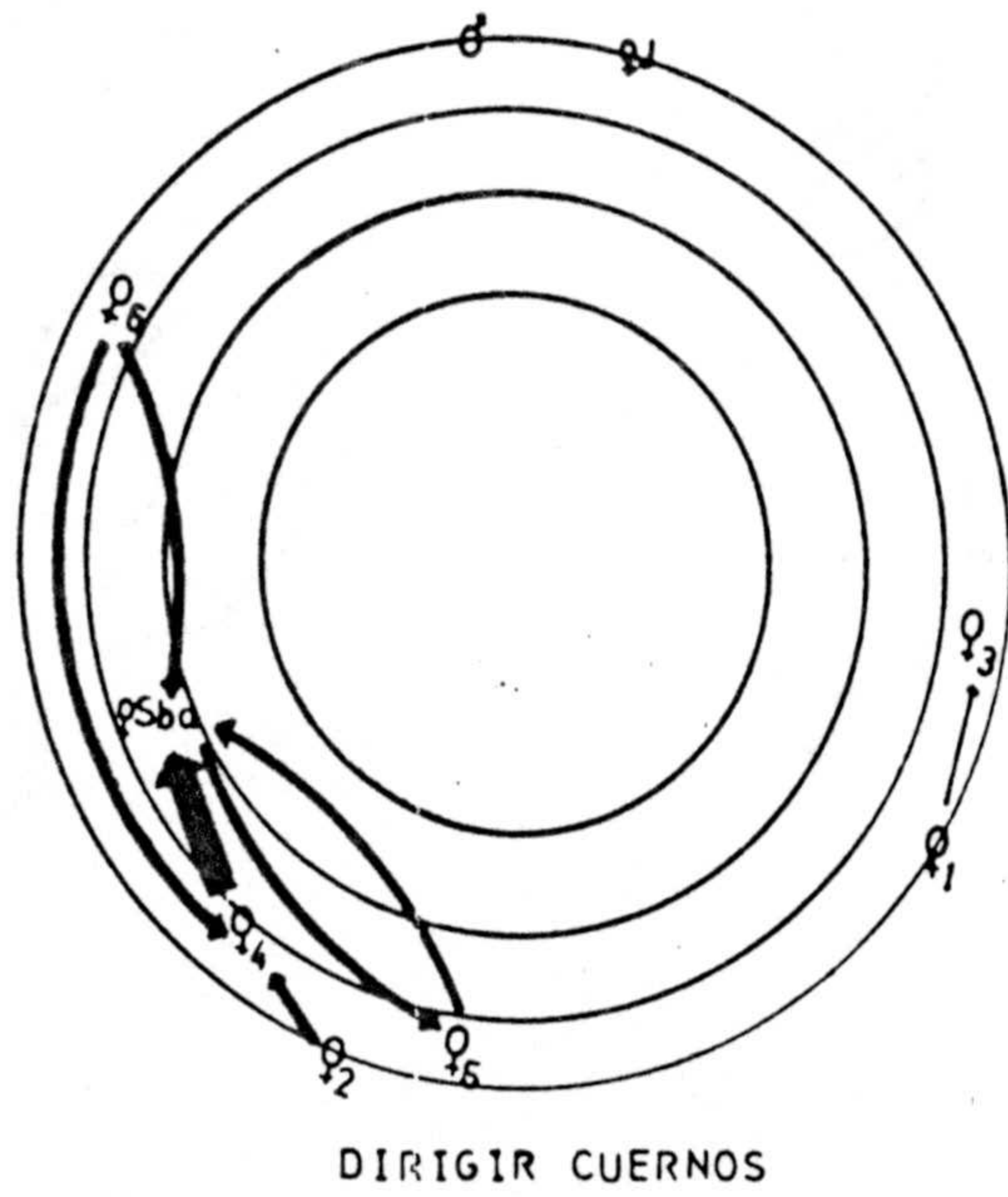
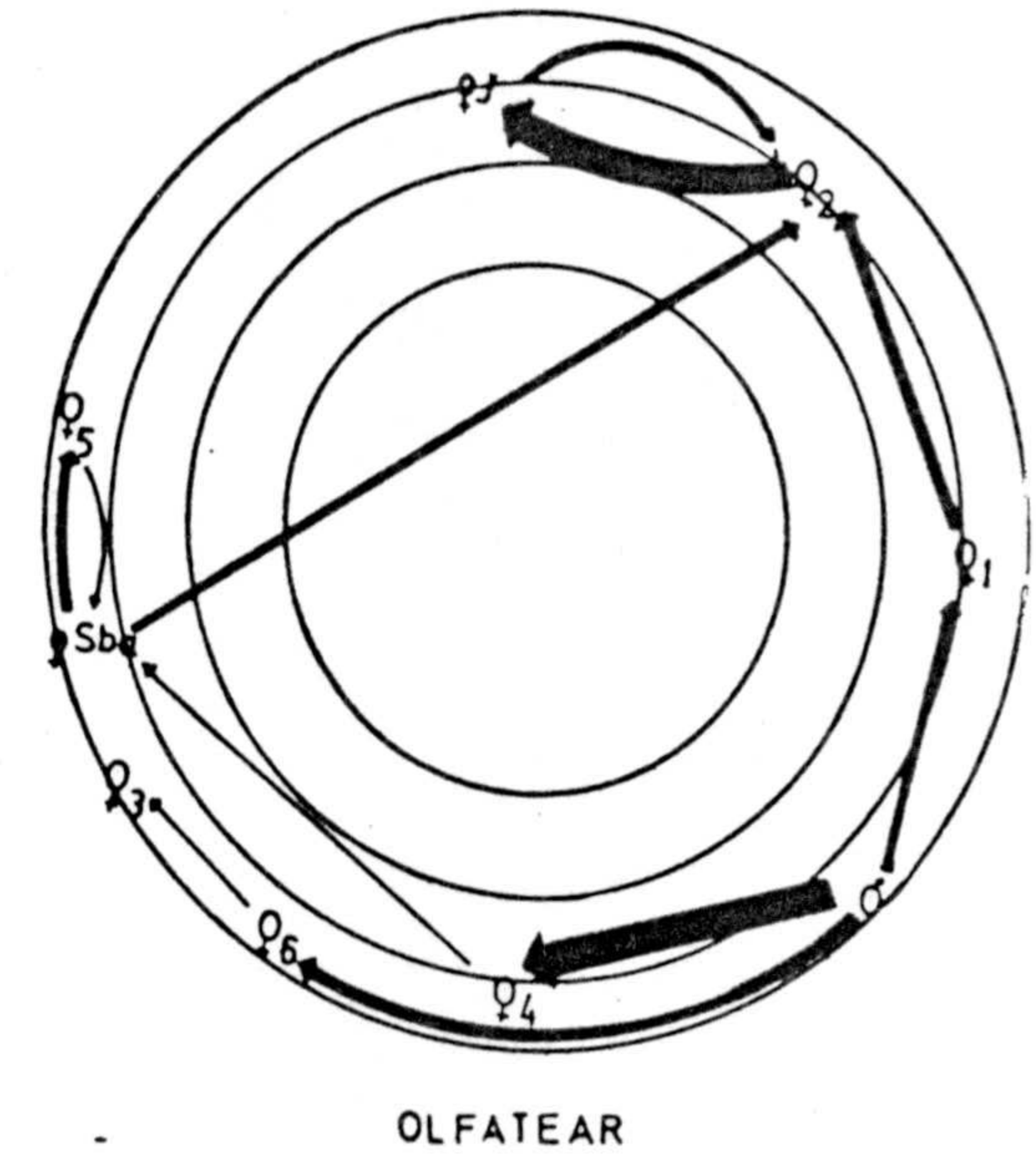
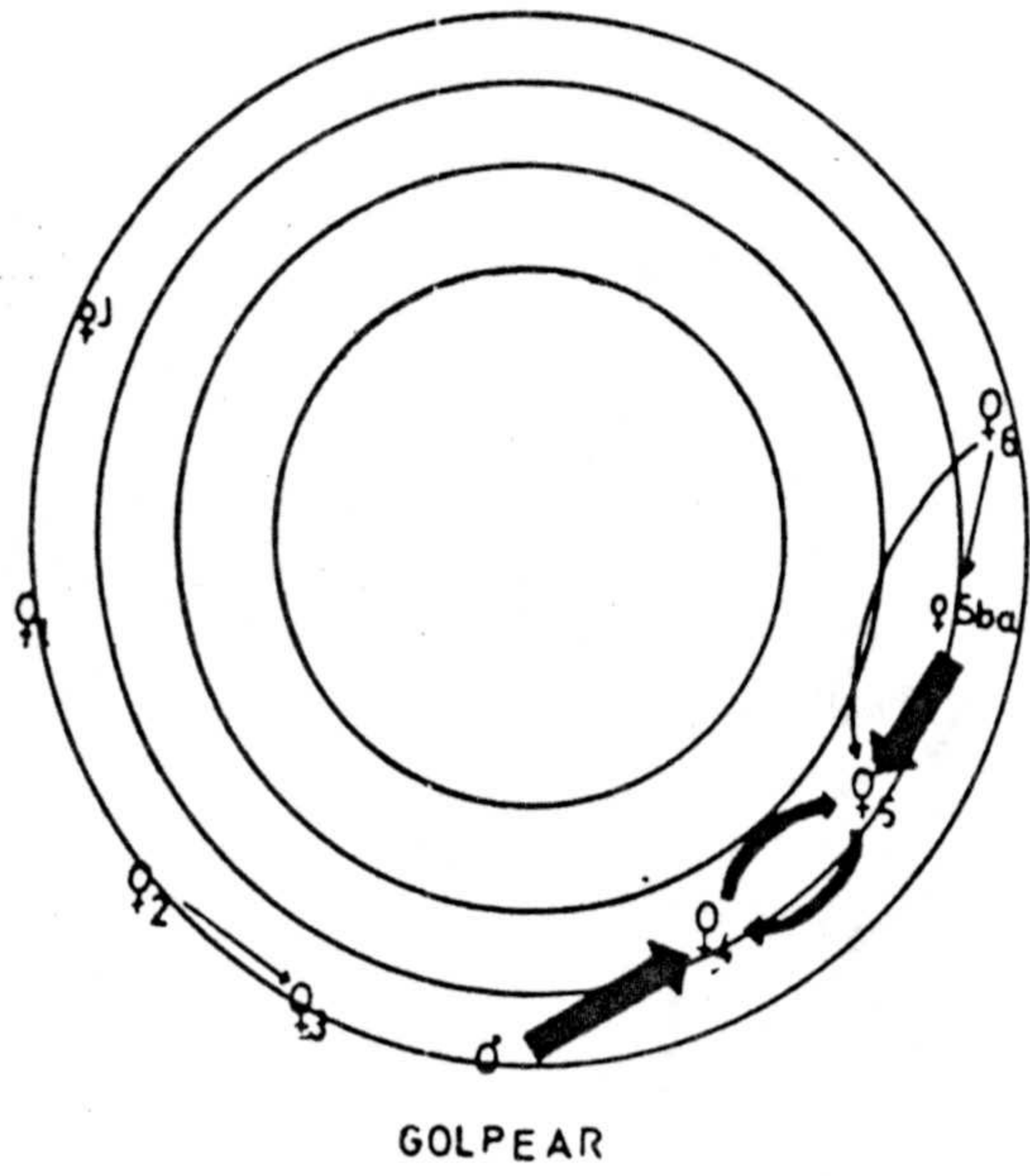
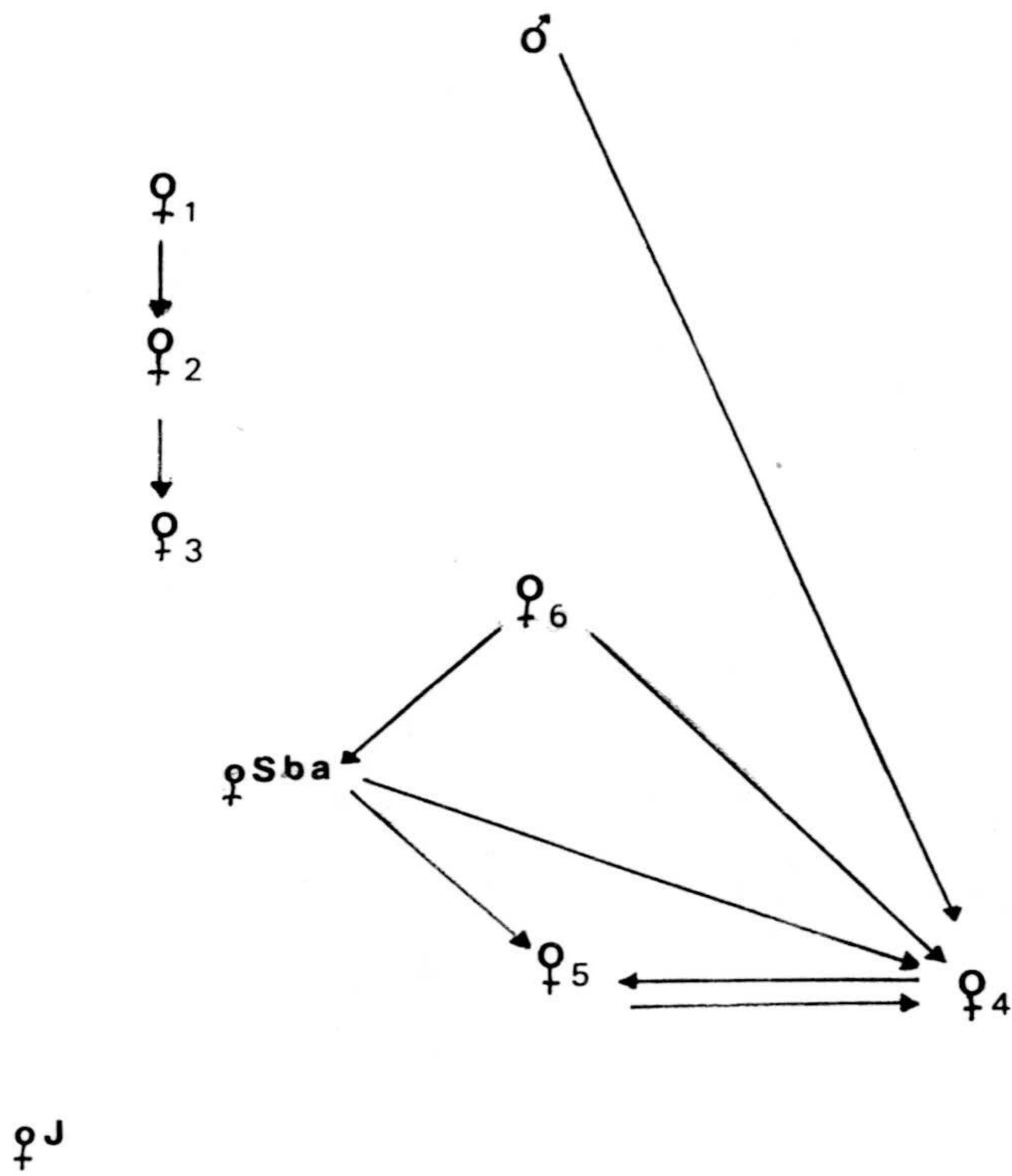


Fig. 33 Sociograma de círculos del rebaño  $R_1$  para las cuatro actividades elegidas.

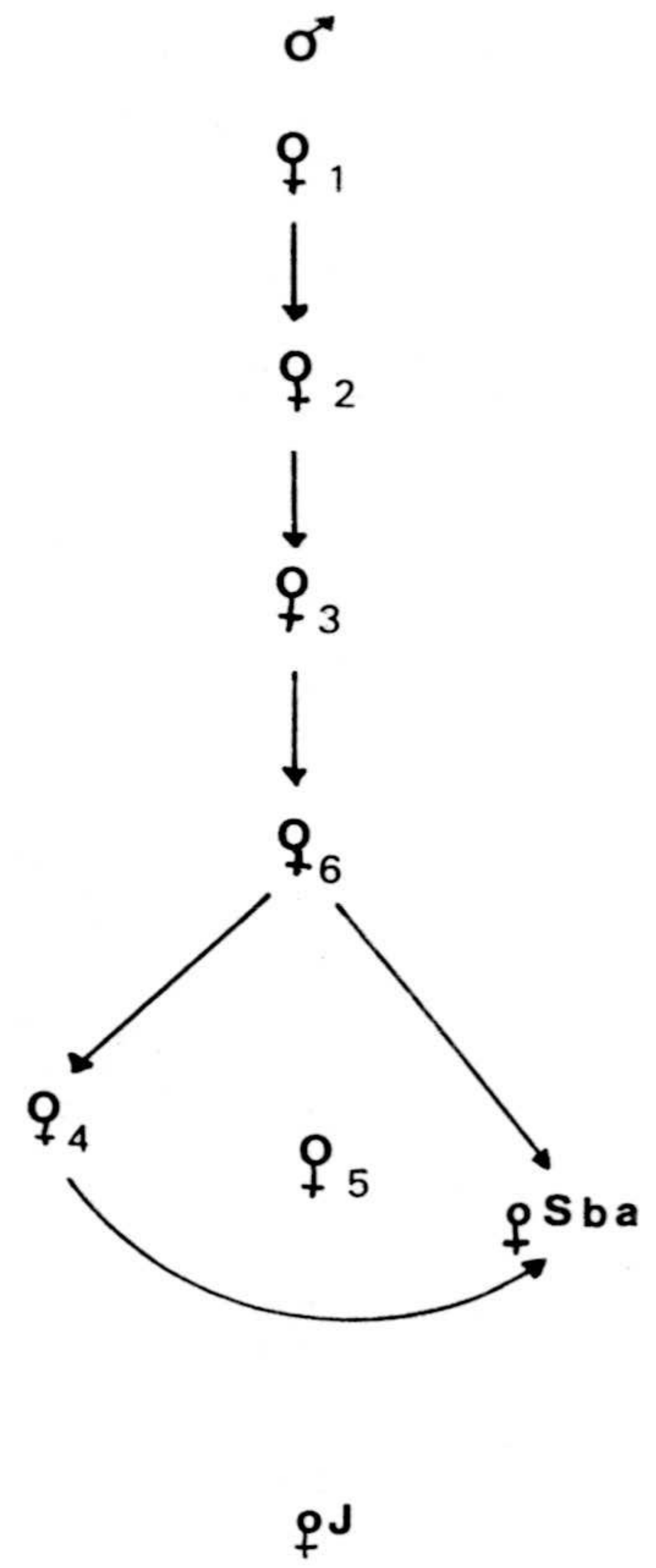


G O L P E A R

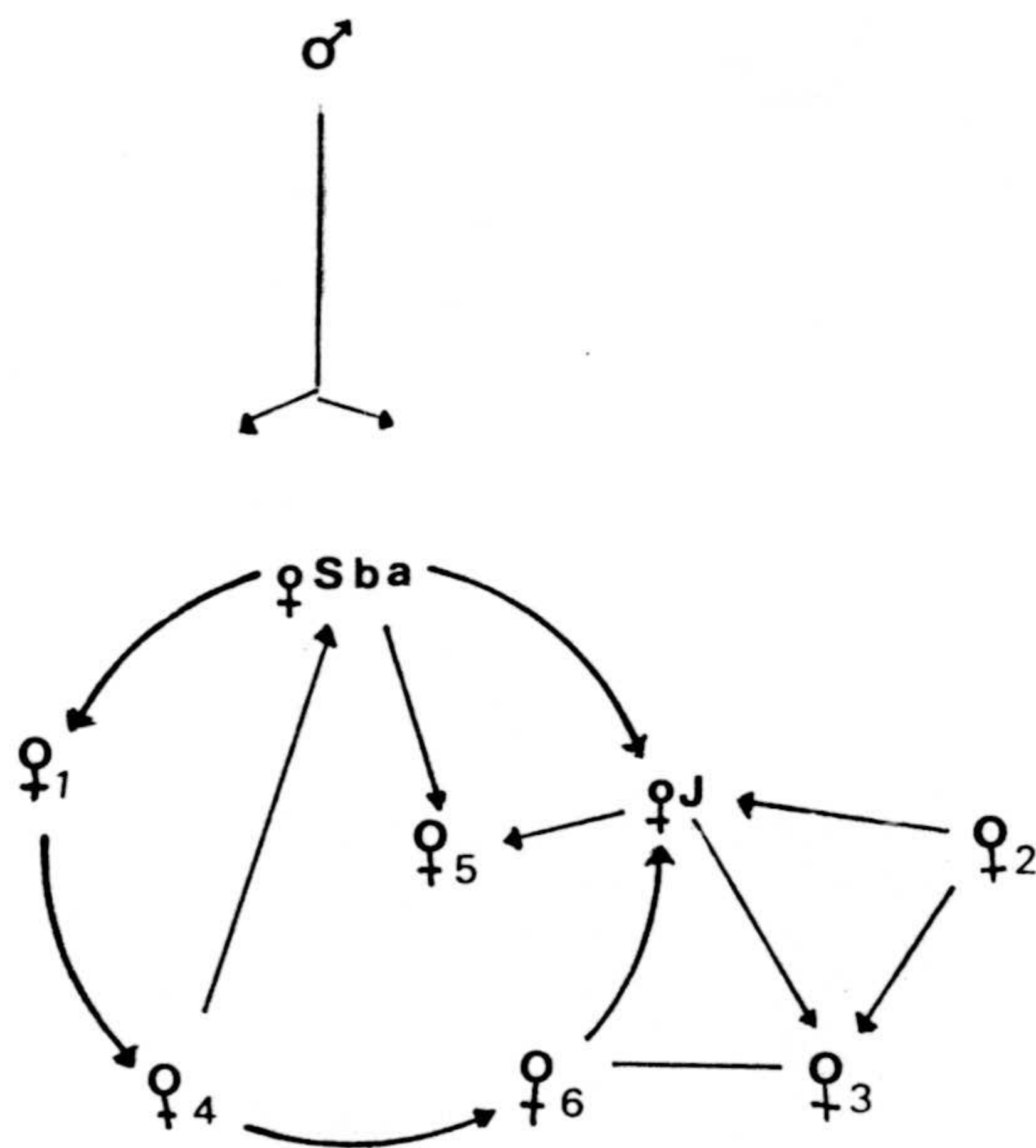


D I R I G I R

C U E R N O S



O L F A T E A R



L A M E R



cución y recepción de las pautas elegidas entre los miembros del grupo (vease tablas 25 y 26).

El grupo pues, en el sentido de la discriminación en la dirección de los actos cuenta con una estructura.

Con objeto de visualizar el esquema de interacciones, se localizan los miembros del grupo en un sociograma de círculos, contruidos de forma que cada división representa un cuarto del area total y la situación de cada individuo en el sociograma está en relación con el grado de recepción respecto a cada pauta concreta, de forma que cuanto más hacia el centro se localice cada individuo más veces habrá sido receptor de la pauta en cuestión. Las flechas que conectan a los sujetos indican la direccionalidad del acto y su grosor está en relación con la frecuencia de cada dirección concreta.

Veamos la situación para cada una de las pautas elegidas:

#### Golpear

Del total de las agresiones del macho, más del 60% se dirigen hacia un individuo, la hembra  $Q_4$ , a quién además acosaba e intentaba cubrir con frecuencia durante el periodo de observación.

Las tres hembras adultas de más edad ( $Q_1$ ,  $Q_2$  y  $Q_3$ ) mantenían un esquema casi lineal aunque de baja frecuencia y casi completamente independiente de las restantes



hembras, aunque hay indicios de que todas las restantes son tratadas a este respecto como inferiores (Fig. 34)

Entre las hembras adultas más jóvenes ( $Q_4$ ,  $Q_5$  y  $Q_6$ ) y la subadulta ( $qSba$ ) no se da ni un indicio de linealidad y es precisamente entre ellas donde se concentran las agresiones.

La hembra joven se mantiene bastante al margen, apenas es golpeada por los demás individuos y nunca les agrede.

#### Dirigir cuernos

En el sociograma correspondiente (Fig. 33) se observa un máximo en las recepciones hacia la hembra subadulta ( $qSba$ ) por parte de todos excepto uno de los compañeros del grupo, la hembra joven ( $qJ$ ), aunque es sobre todo amenazada por su hermana ya adulta ( $Q_4$ ).

La otra hembra que destaca algo del resto en cuanto a recepción de esta amenaza es  $Q_4$ , aunque en este caso no existe discriminación, es decir, todo el resto de los compañeros de grupo (excepto la hembra joven) le amenazan a un nivel similar.

En cuanto a la propia dirección de la amenaza, solo  $Q_4$  destaca algo en el nivel total de ejecución sobre las demás, aunque sobre todo como resultado de dirigir cuernos hacia  $qSba$ , como ya se indicó. El resto de las hembras dirigen cuernos a nivel similar, el macho ame-

naza bastante menos e indiscriminadamente y, por último, la hembra joven apenas lo hace.

Comparando el diagrama de dirigir cuernos de la Fig. 33 con el correspondiente de la Fig. 34, en que tan solo se indica la situación de los individuos en función de direccionalidades mutuas, se aprecia que los individuos situados en los círculos exteriores (los que reciben menos amenazas) son precisamente los que ocupan lugares más altos en la cadena de jerarquía ( $Q_1$ ,  $Q_2$  y  $Q_3$ ).

En cuanto al macho, parece mantenerse un tanto al margen en lo que a amenazas se refiere, apenas amenazando, y ello de manera indiscriminada, y casi sin recibir amenazas de las hembras.

#### Olfatear

El animal que recibe mayor atención al respecto es la hembra joven, por parte principalmente de su madre (más del 50% del total de veces olfateada). Le siguen en importancia las hembras  $Q_4$  y  $Q_2$ , la primera olfateada principalmente por el macho, mientras que la  $Q_2$  recibe unos olfateos más repartidos por parte de los compañeros de grupo, aunque sobre todo de la hembra más vieja ( $Q_1$ ) y de sus dos hijas más jóvenes ( $qSba$  y  $qJ$ ).

No es posible establecer para este acto ningún esquema válido de linealidad, y, tal como se aprecia en las

Fig. 33 y 34 el macho olfatea a todas las hembras más veces que estas hacia él, mientras que entre las mismas hembras hay triángulos y círculos en las interacciones mutuas.

#### Lamer

La hembra joven recibe mucha mayor atención al respecto que cualquier otro animal, aunque proviene casi unicamente de su madre ( $Q_2$ ), la que por otra parte apenas lame a su hija de mayor edad.

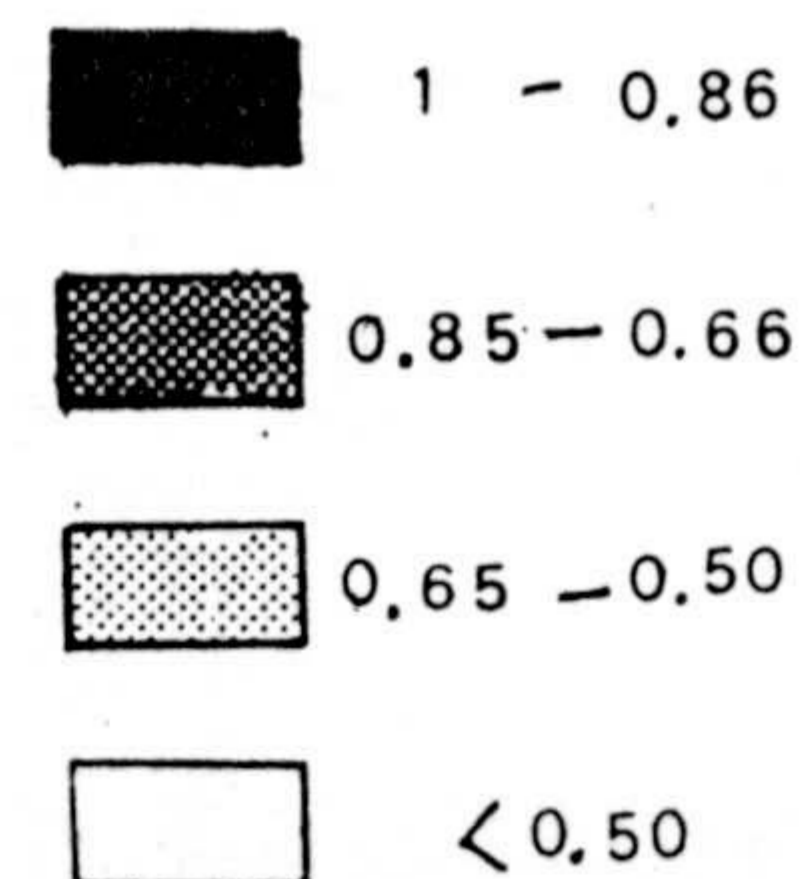
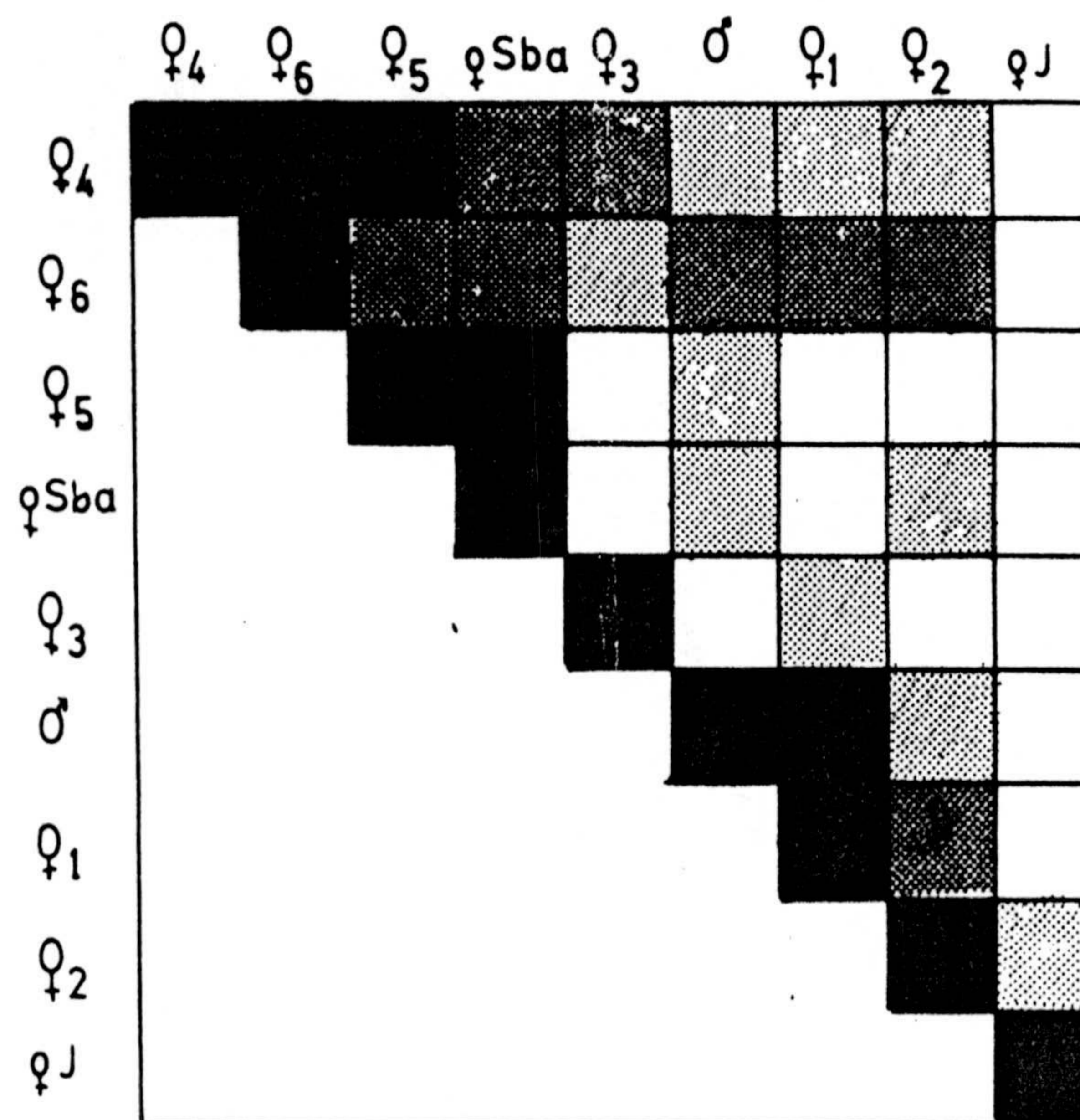
En cuanto a las interacciones entre los demás individuos, las frecuencias son nulas o tan bajas que impiden elaborar ningún esquema.

Parece de interés buscar similitudes entre dirigiendo actividades y recibíéndolas. De acuerdo con esto se compararon las distribuciones de frecuencias totales de ejecución y de recepción para cada acto en todas las parejas posibles de individuos, la comparación se realizó aplicando el coeficiente de correlación de Spearman. La matriz de correlación resultante se presenta en la tabla 27, junto con un diagrama en enrejado (utilizado anteriormente por Romaniszyn, 1953, en ecología), útil para visualizar los resultados.

En este diagrama pueden reconocerse cuatro grupos de individuos de comportamiento similar respecto a las pa

Tabla 27. Matriz de correlación interindividual (rebaño R<sub>1</sub>) en que se compara el grado de ejecución y de recepción total para cada pauta. A la derecha aparece la representación de la misma matriz.

	♀ <sub>4</sub>	♀ <sub>6</sub>	♀ <sub>5</sub>	♀Sba	♀ <sub>3</sub>	♂	♀ <sub>1</sub>	♀ <sub>2</sub>	♀ <sub>J</sub>
♀ <sub>4</sub>	1	0.89	0.87	0.78	0.71	0.61	0.54	0.51	0.46
♀ <sub>6</sub>		1	0.78	0.83	0.62	0.77	0.73	0.68	0.34
♀ <sub>5</sub>			1	0.89	0.21	0.62	0.38	0.40	0.43
♀Sba				1	0.26	0.65	0.45	0.52	0.45
♀ <sub>3</sub>					1	0.28	0.62	0.14	0.33
♂						1	0.86	0.58	0.37
♀ <sub>1</sub>							1	0.67	0.37
♀ <sub>2</sub>								1	0.52
♀ <sub>J</sub>									1



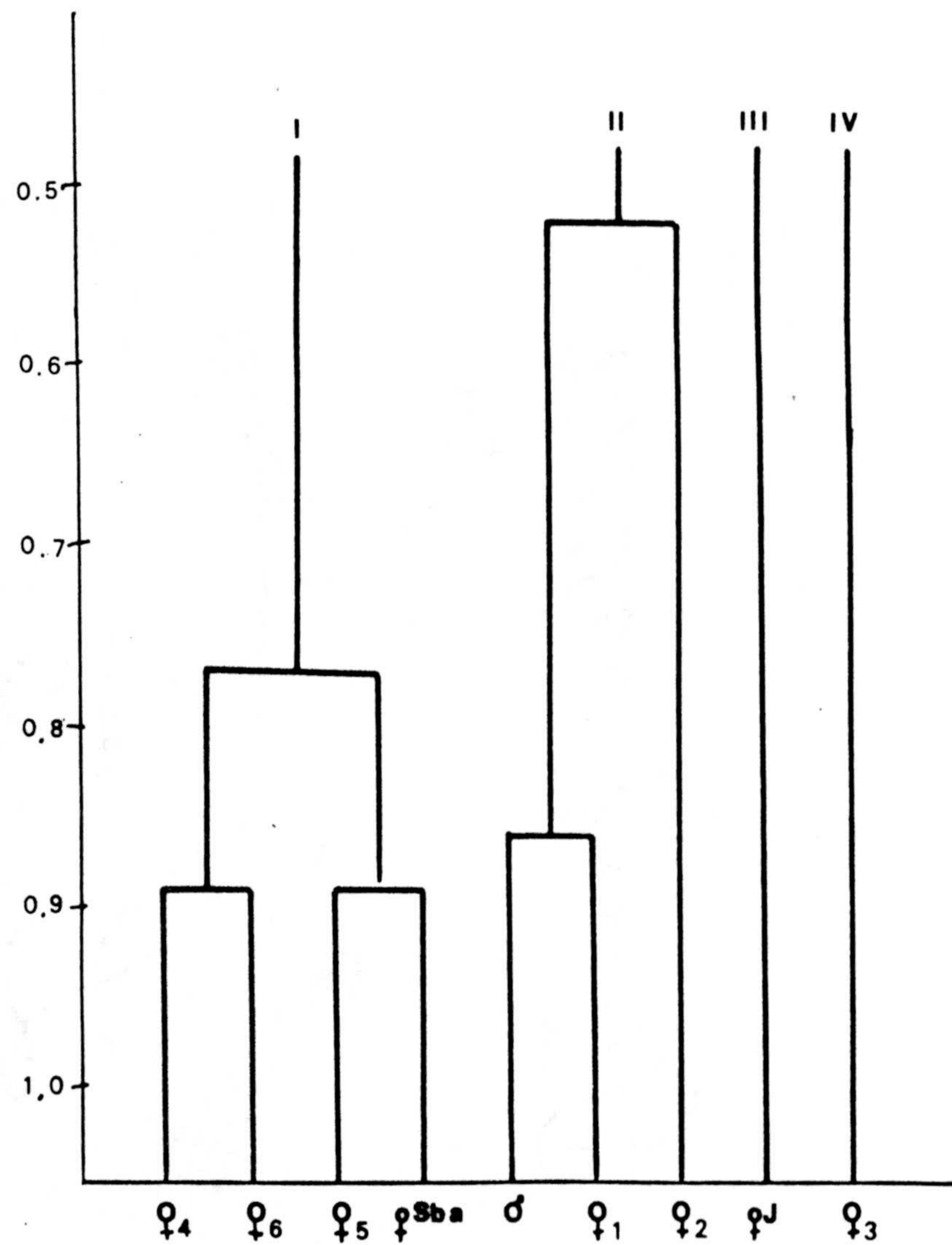


Fig.35 . Dendrograma (según algoritmo de Lance y Williams, 1967), para los individuos del rebaño R<sub>1</sub>.

tas en cuestión:

1. Grupo formado por las tres hembras adultas de menor edad y por la hembra subadulta ( $Q_4$ ,  $Q_5$ ,  $Q_6$  y  $qSba$ )
2. Formado por el individuo  $Q_3$  únicamente, quien, como ya se dijo, tenía lesionada una de sus patas.
3. Grupo constituido por el macho y las dos hembras adultas de mayor edad ( $Q_1$  y  $Q_2$ ).
4. Hembra joven por sí sola.

Para precisar y analizar con más exactitud los resultados anteriores, aplicamos el algoritmo de Lance y Williams a los datos obtenidos en la matriz de correlación, y encontramos los mismos resultados que por medio del diagrama en enrejado.

Apreciamos en el dendrograma de la Fig. 35 que existe mayor similitud entre las hembras  $Q_4$  y  $Q_6$  por un lado y entre las hembras  $Q_5$  y  $qSba$  por otro. Finalmente, podemos decir que el macho se parece más a la  $Q_1$ , en lo que a estas interacciones se refiere, que ambos a la  $Q_2$ .

Rebaño  $R_2$ :

Perfil de Personalidad

Igualmente que en el rebaño  $R_1$ , los individuos mos-

traban tendencia a realizar o recibir de forma discriminada los actos que indicaban agresión (parte superior del diagrama) y los actos que indicaban sumisión (parte inferior del diagrama), como se aprecia en la Fig. 36 constituyéndose de esta forma una estructura de dominancia en la que se situaban los elementos del grupo social.

El macho adulto, como en el primer caso, es agresivo y apenas sumiso, le siguen en este orden las hembras más viejas y de mayor antigüedad en el rebaño ( $Q_1$  y  $Q_3$ ).

La  $Q_2$  y el  $\sigma J$  forman un grupo caracterizado por el alto nivel de agresión-sumisión, siendo ambos muy similares, predominando en la hembra la agresión y en el macho la sumisión.

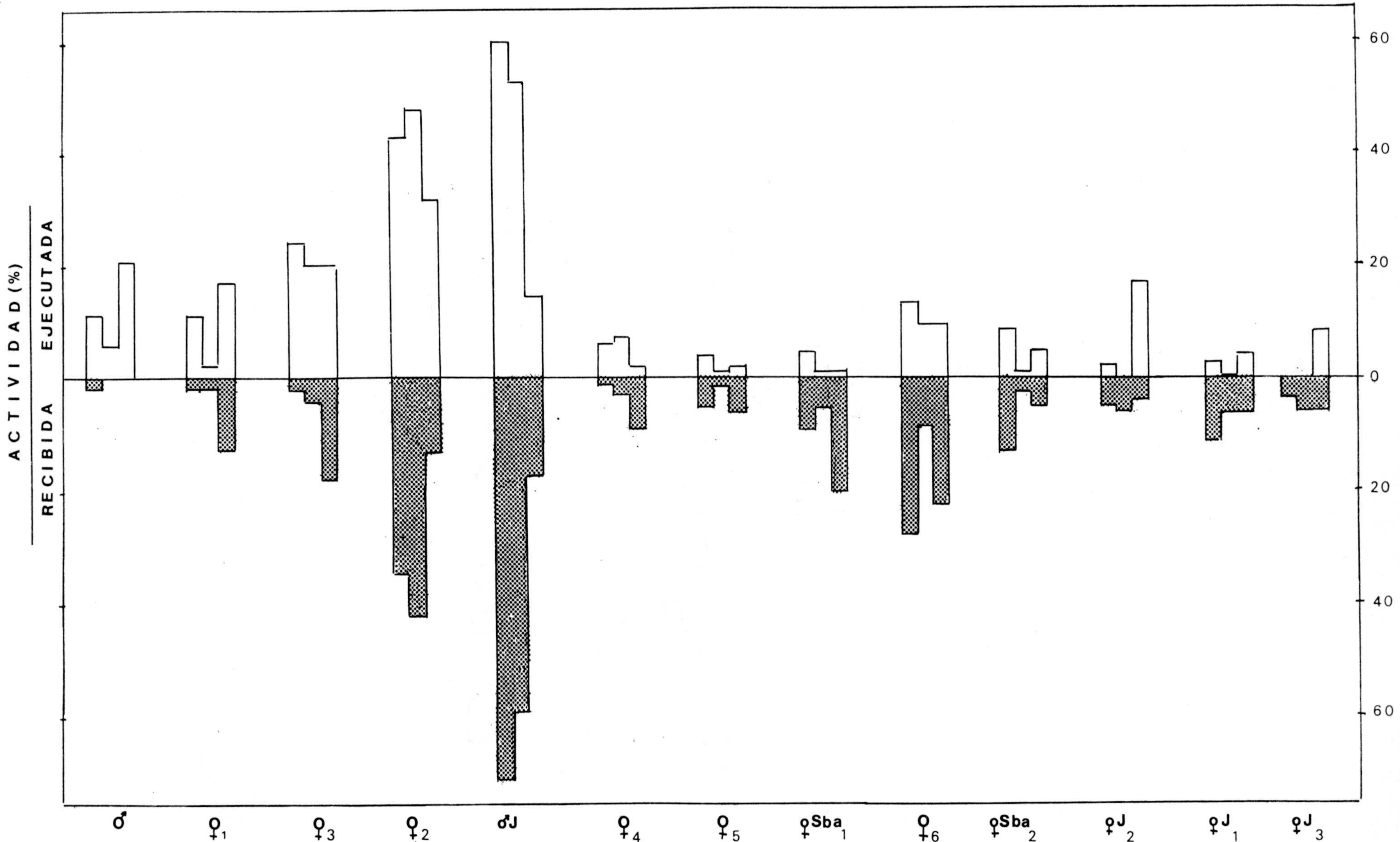
El resto de los individuos se caracterizan por un bajo nivel de sumisión y comparativamente un menor nivel de agresión. Las hembras  $Q_5$ ,  $q^{Sba}_1$ ,  $Q_6$  y  $q^{Sba}_2$  que son principalmente sumisas, reciben la agresión frecuentemente en forma de amenaza, sin llegar a ser golpeadas y huyen con frecuencia del resto de los compañeros del grupo.

Los individuos más jóvenes del rebaño ( $q^J_2$ ,  $q^J_1$  y  $q^J_3$ ) tenían una relación agresión-sumisión negativa, aunque no jugaban un papel importante en este tipo de interacciones.

Es importante que tengamos en cuenta que la  $Q_2$  y la







recibe dirigir cuernos    dirigir cuernos  
 "    golpear                    golpear  
 sujeto huye                    huyen de sujeto

$Q_{+6}$  proceden de otros rebaños, y fueron introducidos en éste algún tiempo antes de la recogida de datos.

### Direccionalidad

De la misma forma que en el rebaño  $R_1$ , realizamos las tablas de direccionalidad para cada pauta entre los individuos que componen el rebaño  $R_2$  (tablas 28 y 29), y obtuvimos que existe cierta discriminación en la direccionalidad de las cuatro pautas elegidas, lo cual pone de manifiesto la existencia de cierta estructura social entre los individuos del rebaño.

Con el fin de visualizar estos resultados, realizamos los sociogramas de círculos con los mismos criterios que los utilizados en el rebaño  $R_1$ , así como los esquemas lineales de las interacciones para las cuatro pautas.

A continuación expondremos los resultados para cada una de las pautas estudiadas.

#### Golpear

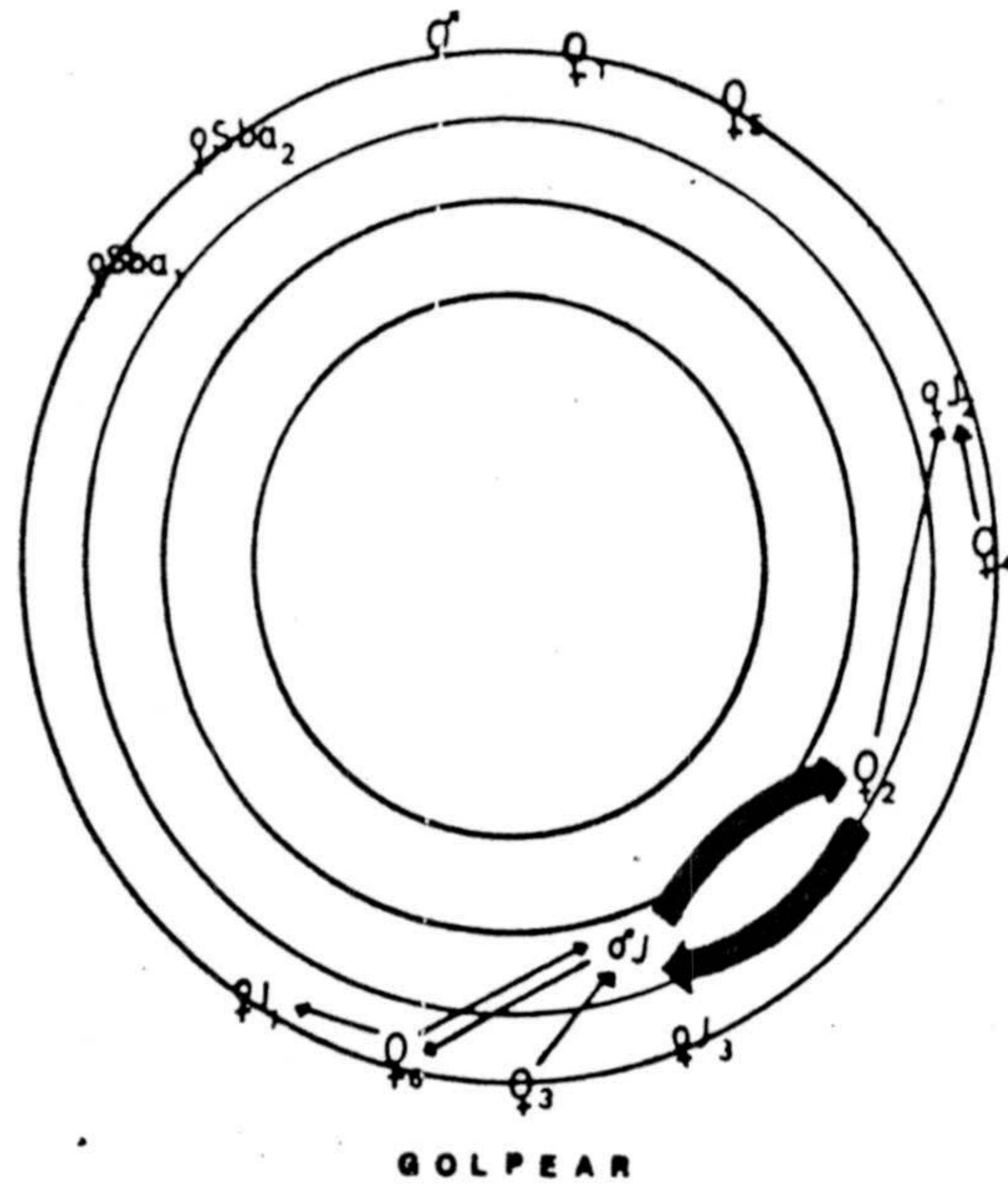
La agresión se realiza con poca frecuencia entre los individuos del rebaño  $R_2$ , igualmente que en el primer rebaño, y cuando estas agresiones tienen lugar se polarizan en el macho joven y en la  $Q_2$ , dirigiendose las mutuamente en un 80% del total de las agresiones ejer-

Tabla 28. Grado de discriminación (P) en la ejecución de las cuatro pautas elegidas para los miembros del rebaño R<sub>2</sub> hacia los compañeros del grupo (N.S.: no significativo)

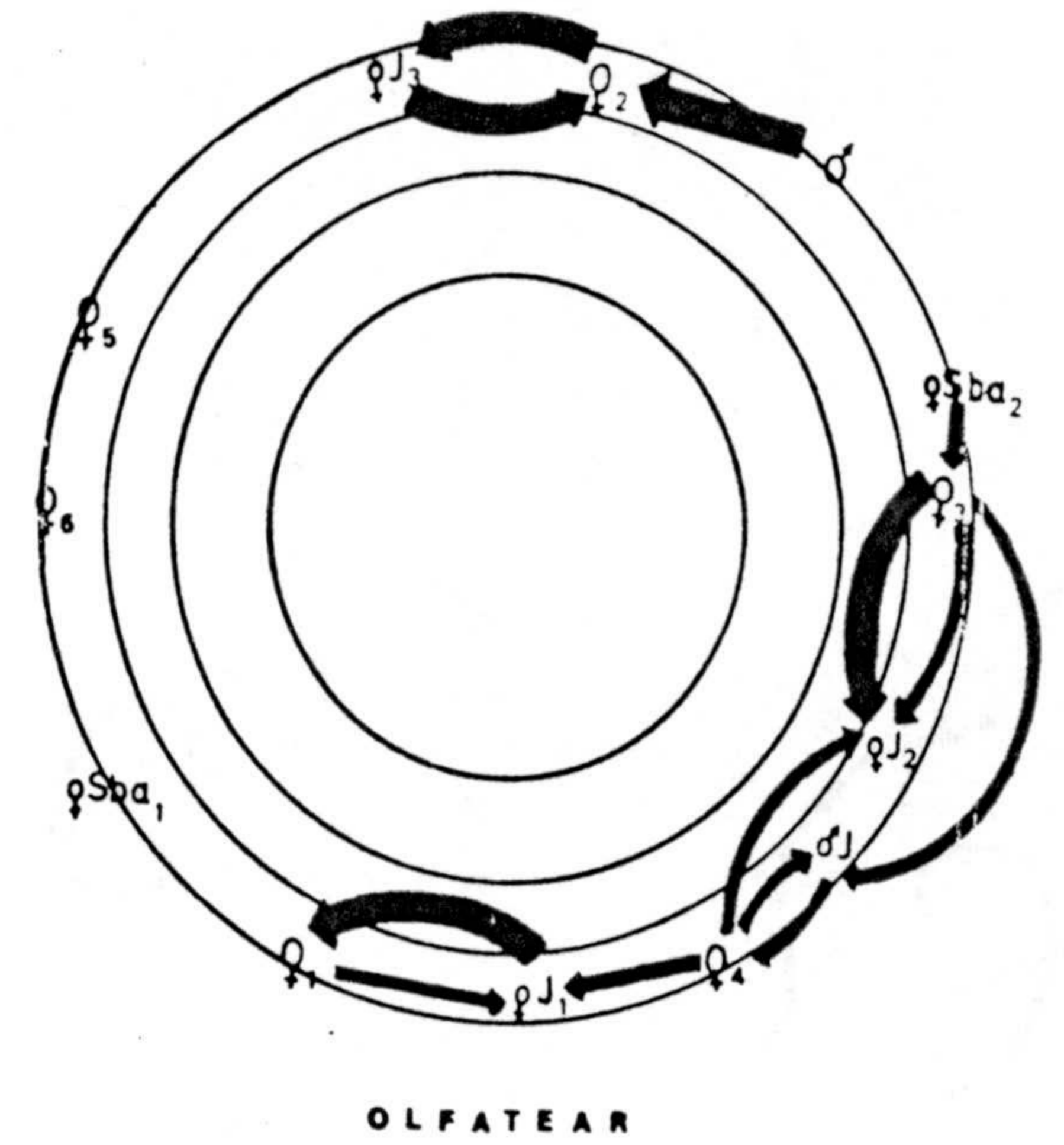
<u>Individuos</u>				
<u>ejecutantes</u>	<u>Golpear</u>	<u>Dirigir cuernos</u>	<u>Olfatear</u>	<u>Lamer</u>
♂	P<0,001	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sub>1</sub>	N.S.	P<0,005	P<0,001	N.S.
♀ <sub>2</sub>	P<0,001	N.S.	P<0,001	P<0,001
♀ <sub>3</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	P<0,005
♀ <sub>4</sub>	P<0,001	P<0,001	P<0,005	P<0,05
♀ <sub>5</sub>	P<0,001	P<0,001	N.S.	P<0,005
♀ <sub>6</sub>	P<0,001	N.S.	N.S.	P<0,001
♀ <sup>Sba</sup> <sub>1</sub>	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
♀ <sup>Sba</sup> <sub>2</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	P<0,05
♂ <sup>J</sup>	P<0,001	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sup>J</sup> <sub>1</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sup>J</sup> <sub>2</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sup>J</sup> <sub>3</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	N.S.

Tabla 29. Grado de discriminación (P) en la recepción de las cuatro pautas elegidas por los miembros del rebaño R<sub>2</sub> provenientes de los compañeros del grupo (N. S.: no significativo).

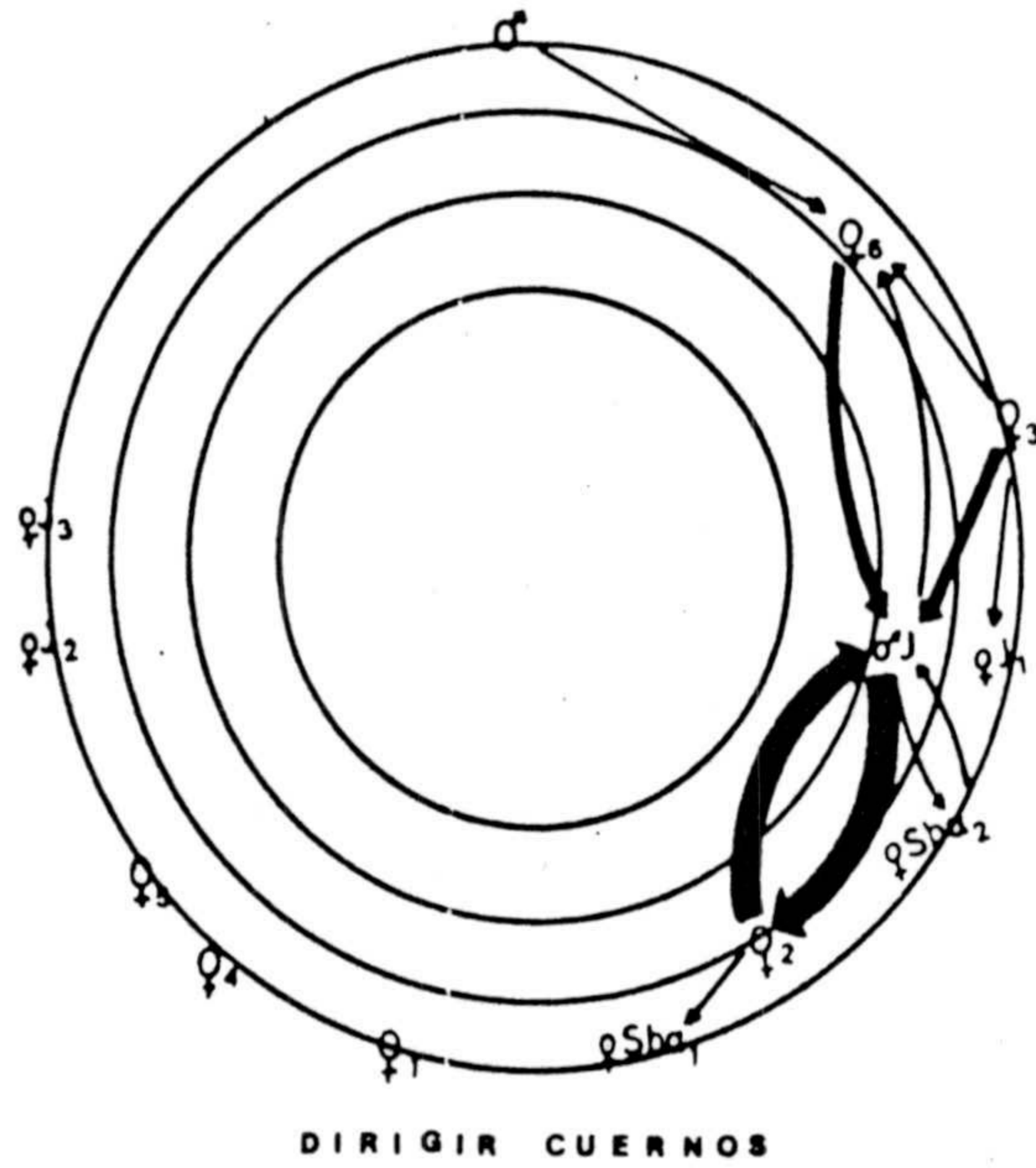
<u>Individuos</u>				
<u>receptores</u>	<u>Golpear</u>	<u>Dirigir cuernos</u>	<u>Olfatear</u>	<u>Lamer</u>
♂	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
♀ <sub>1</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sub>2</sub>	P<0,001	P<0,001	P<0,001	P<0,025
♀ <sub>3</sub>	P<0,025	P<0,005	P<0,001	N.S.
♀ <sub>4</sub>	P<0,001	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sub>5</sub>	P<0,025	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sub>6</sub>	N.S.	N.S.	P<0,005	N.S.
♀ <sup>Sba</sup> <sub>1</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sup>Sba</sup> <sub>2</sub>	N.S.	P<0,025	N.S.	P<0,001
♂ <sup>J</sup>	P<0,001	P<0,001	P<0,001	N.S.
♀ <sup>J</sup> <sub>1</sub>	P<0,001	N.S.	P<0,001	N.S.
♀ <sup>J</sup> <sub>2</sub>	P<0,005	P<0,001	P<0,001	P<0,005
♀ <sup>J</sup> <sub>3</sub>	N.S.	N.S.	P<0,001	P<0,001



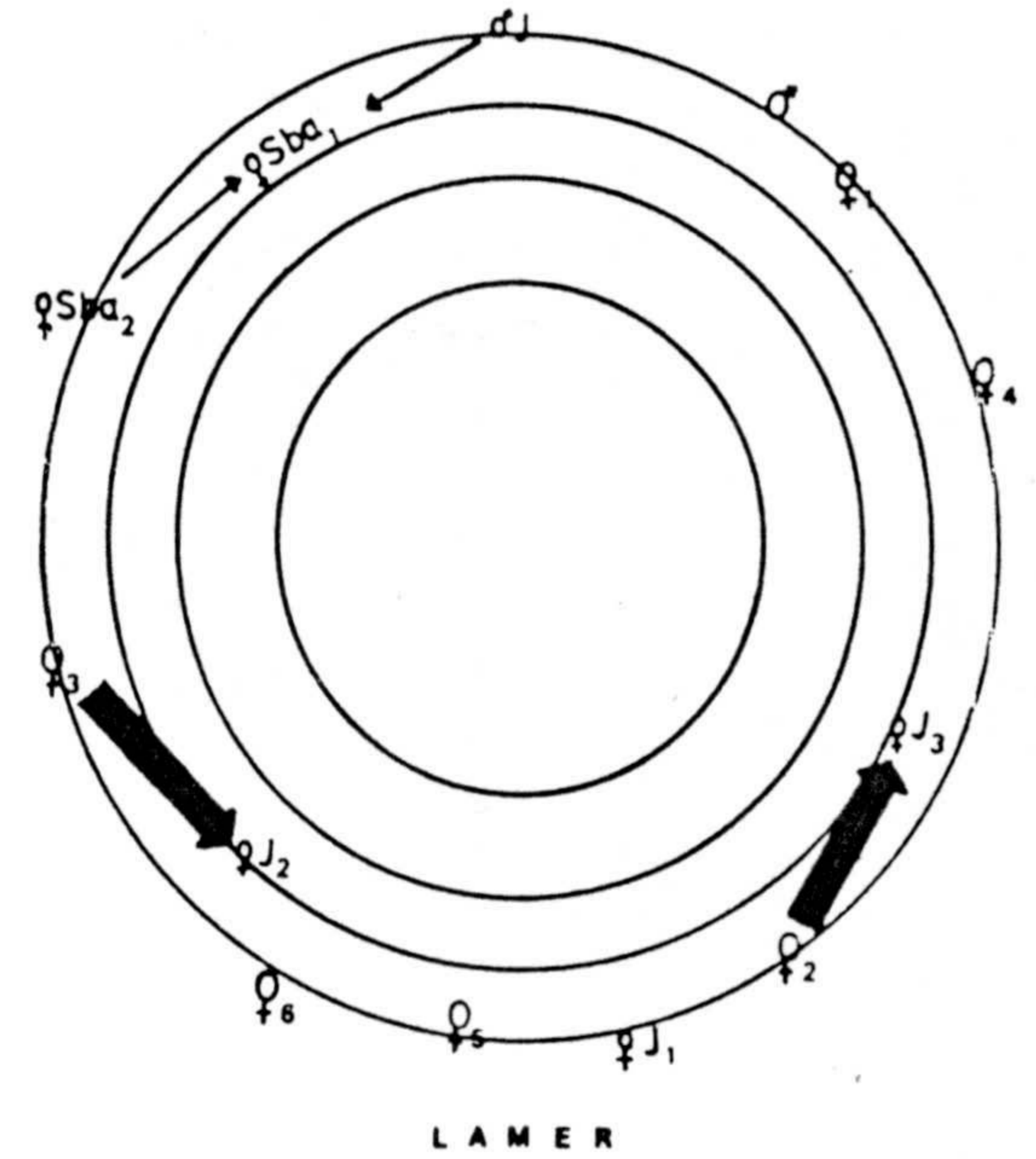
GOLPEAR



OLFATEAR



DIRIGIR CUERNOS



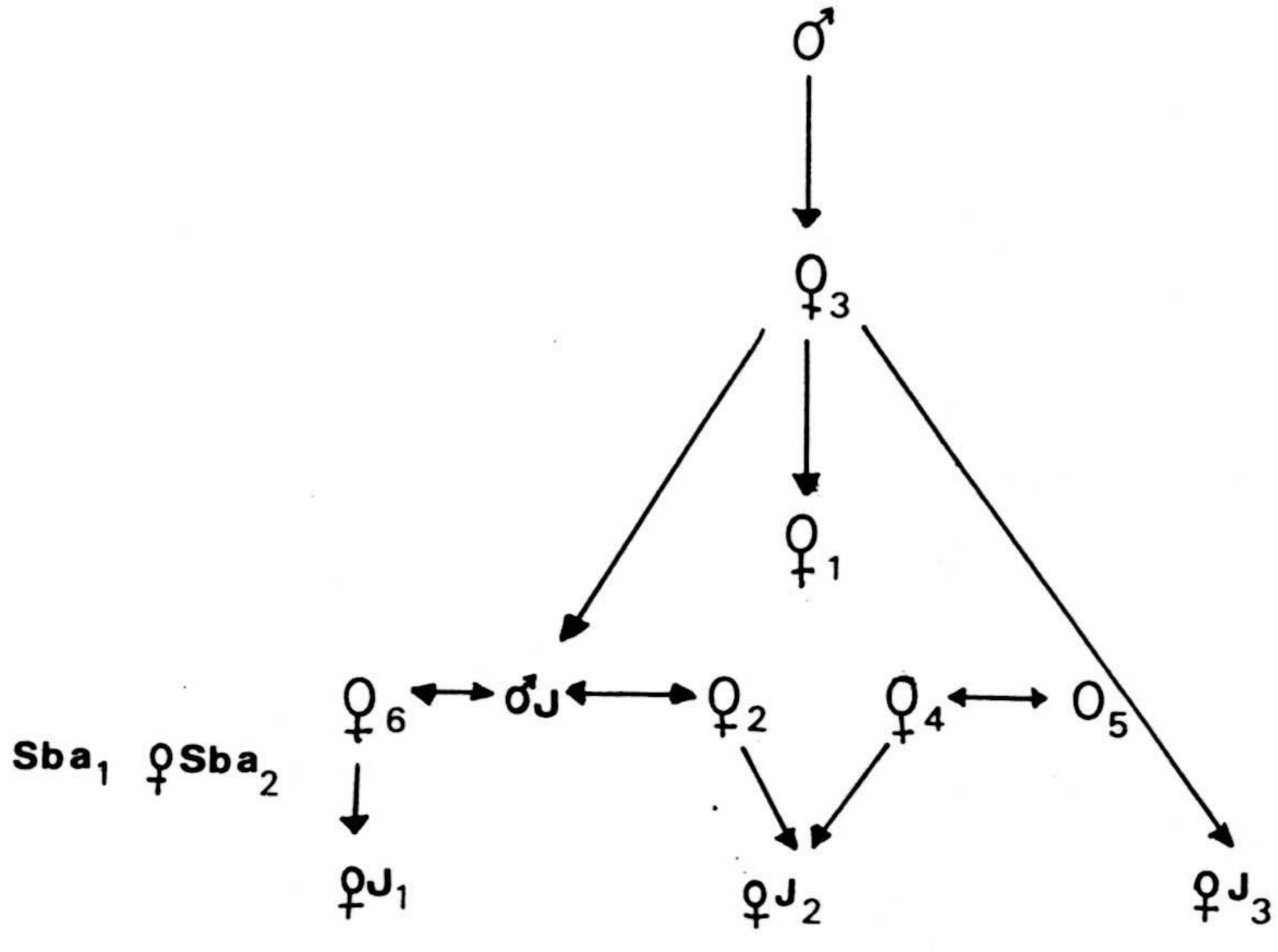
LAMER

326

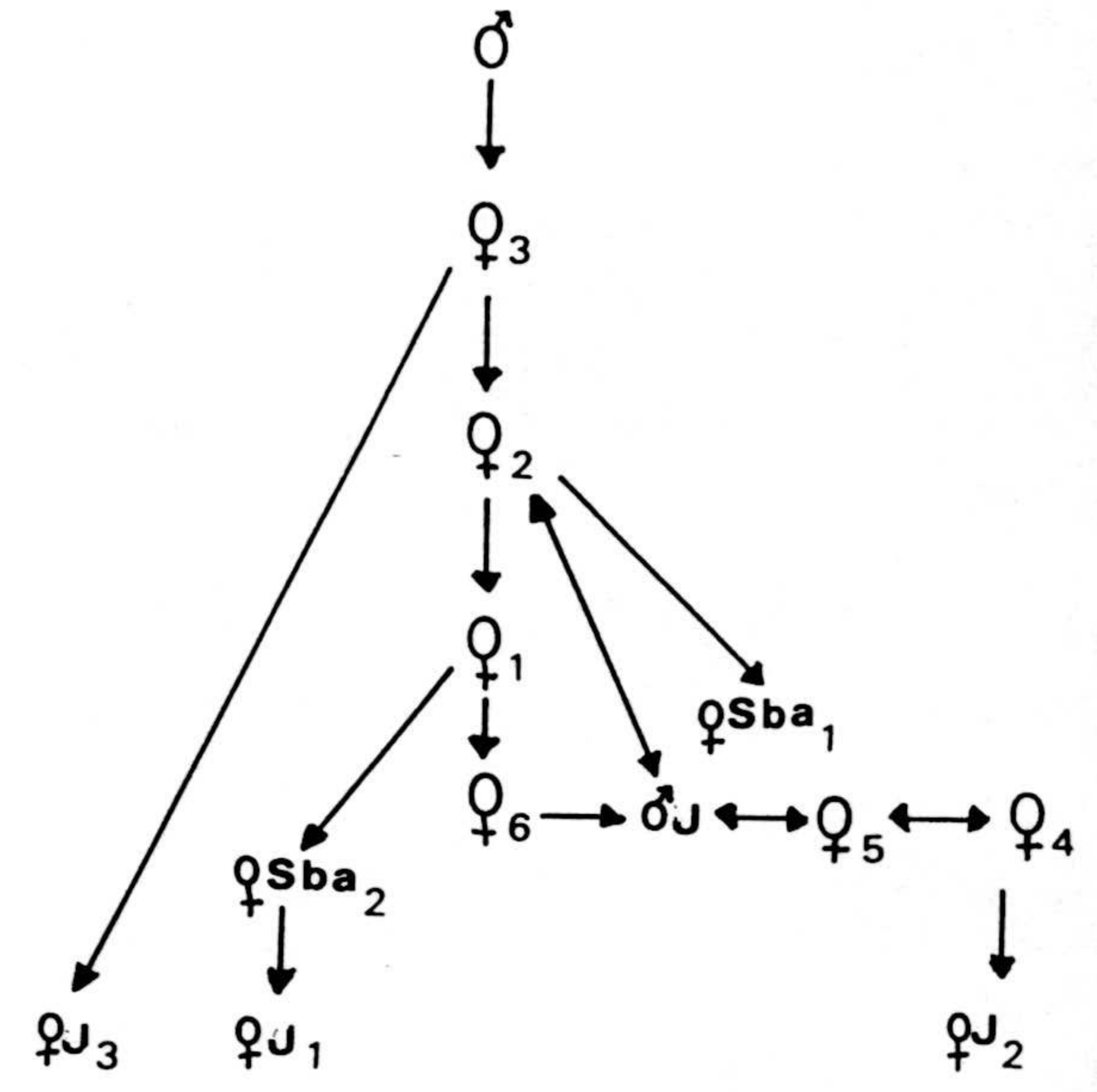
Fig. 37 Sociograma de círculos del rebaño R<sub>2</sub> para las cuatro actividades elegidas.



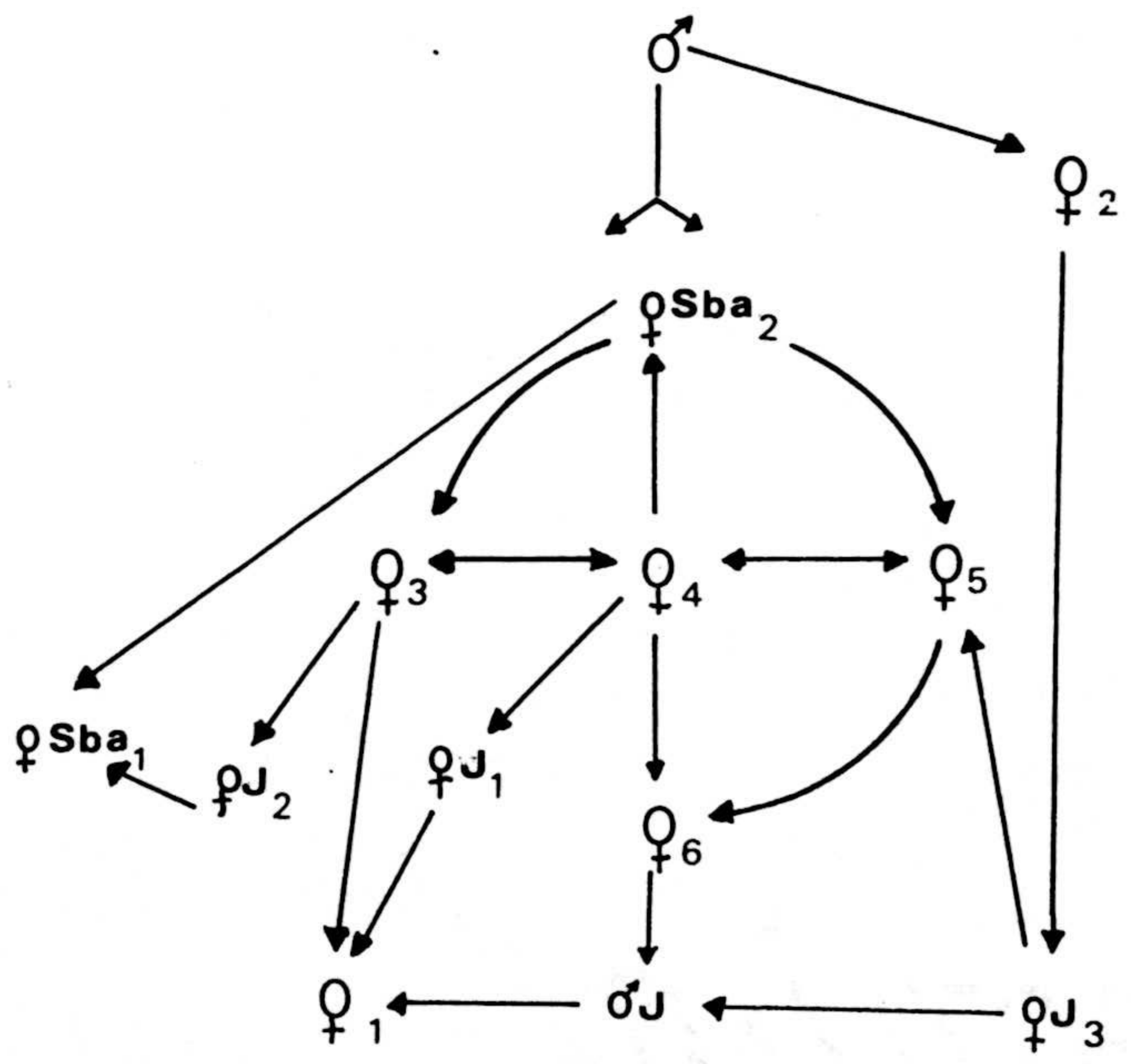
GOLPEAR



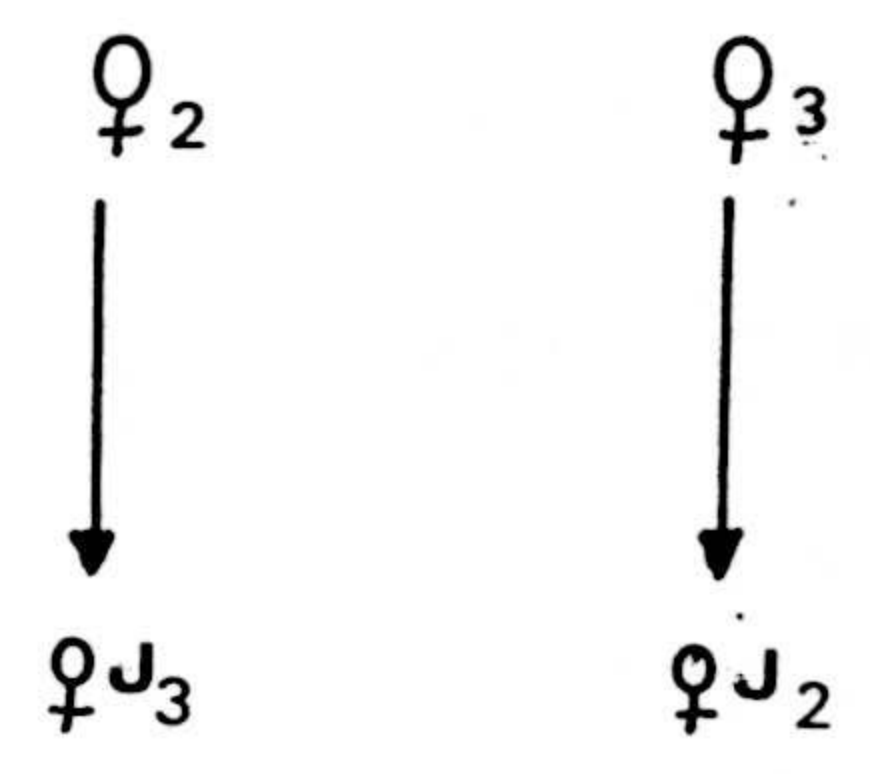
DIRIGIR CUERNOS



OLFATEAR



LAMER



cidas por ambos, y aproximadamente el 68% de las realizadas en este rebaño. (vease Fig. 37).

En cuanto a la posición de los individuos en función de las direccionalidades mutuas, el macho adulto, la  $Q_3$  y la  $Q_1$  mantienen una estructura lineal separada del resto de las hembras y por encima de ellas en la jerarquía de dominancia (Fig. 38).

Las hembras  $Q_4$ ,  $Q_2$ ,  $qSba_1$ ,  $Q_6$  y el macho joven, no siguen un orden lineal en la jerarquía, y es entre estos individuos donde se realizan la mayoría de las agresiones.

A un nivel por debajo del anterior se encuentran las hembras jóvenes ( $qJ_1$ ,  $qJ_2$  y  $qJ_3$ ) que nunca golpean y sin embargo son golpeadas alguna que otra vez por las hembras adultas.

#### Dirigir cuernos

Aunque hay un mayor reparto entre las amenazas que entre la actividad de golpear, la acción también se concentra entre los individuos  $Q_2$  y  $\sigma J$ , como podemos apreciar en el sociograma de círculos de la Fig. 37, los cuales realizan un 54% del total de las amenazas ejercidas en el rebaño durante nuestras observaciones, dichas amenazas se las dirigieron mutuamente más del 50% de las veces.

En cuanto a la recepción de la amenaza, el macho jo-



ven es el principal receptor de la misma, generalmente por parte de las hembras  $Q_2$ ,  $Q_6$  y  $Q_3$ , siguiéndole en el nivel de recepción las hembras  $Q_2$  y  $Q_6$ .

En el esquema de la Fig. 38 observamos una relación lineal, en lo que a esta pauta se refiere, entre el macho adulto y las hembras de mayor edad ( $Q_3$ ,  $Q_2$  y  $Q_1$ ). A un nivel intermedio y no lineal se encuentran las hembras adultas de menor edad ( $Q_4$ ,  $Q_5$  y  $Q_6$ ), las hembras subadultas y el macho joven. En el nivel más bajo, no siguiendo tampoco una jerarquía lineal, se encuentran las hembras jóvenes.

#### Olfatear

Los individuos se olfatean unos a otros con relativa frecuencia, y de esta forma reconocen la identidad del compañero. En nuestro caso, las madres olfatean predominantemente a sus crías del último parto, mientras éstas son jóvenes, y éstas a sus madres.

El macho adulto de este rebaño, que olfatea frecuentemente a sus compañeras, concentra el 40% de esta actividad en la  $Q_2$ , a la que corteja durante el periodo de observación.

En el esquema de la Fig. 38 observamos, como en el rebaño  $R_1$ , que no hay ningún indicio de linealidad. El macho adulto se encuentra por encima de todas las hem-

bras, a las que olfatea con frecuencia, ocurriendo pocas veces el caso inverso. Por su parte, las hembras establecen interacciones triangulares y circulares entre ellas.

#### Lamer

Los individuos de este rebaño, de forma similar a como venía ocurriendo en el primer rebaño, se lamen raramente unos a otros, sólo las madres lo realizan con relativa frecuencia hacia sus respectivos hijos cuando estos son aún jóvenes.

Con el fin de estudiar la similitud entre las interacciones de los individuos del rebaño  $R_2$  en el conjunto de las pautas analizadas, realizamos la matriz de correlación entre los individuos por medio de la aplicación del coeficiente de correlación de Spearman, y la visualizamos con un diagrama en enrejado, como el utilizado por Romaniszyn (1953) en ecología (tabla 28).

Los grupos que aparecen con comportamiento similar respecto de las pautas en cuestión son:

1. Grupo formado por las tres hembras jóvenes ( $qJ_1$ ,  $qJ_2$  y  $qJ_3$ ).
2. Grupo constituido por la  $Q_1$ , la  $Q_5$  y su hija la  $qSba_1$ .
3. Componen este grupo el macho adulto y las hembras

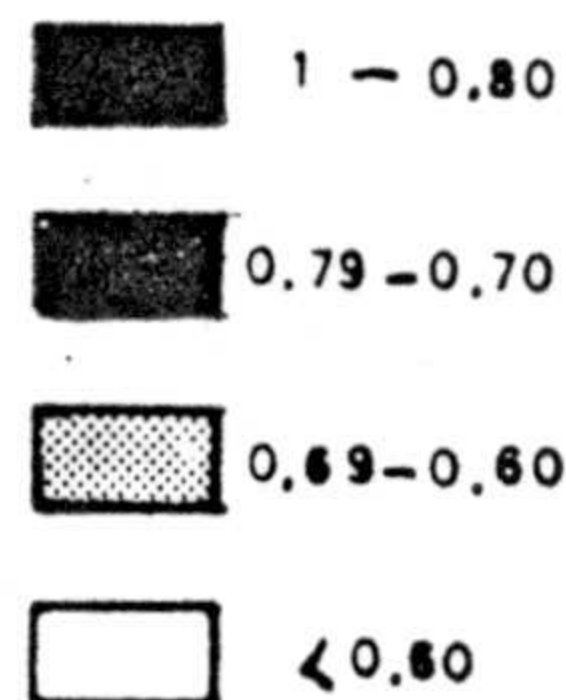
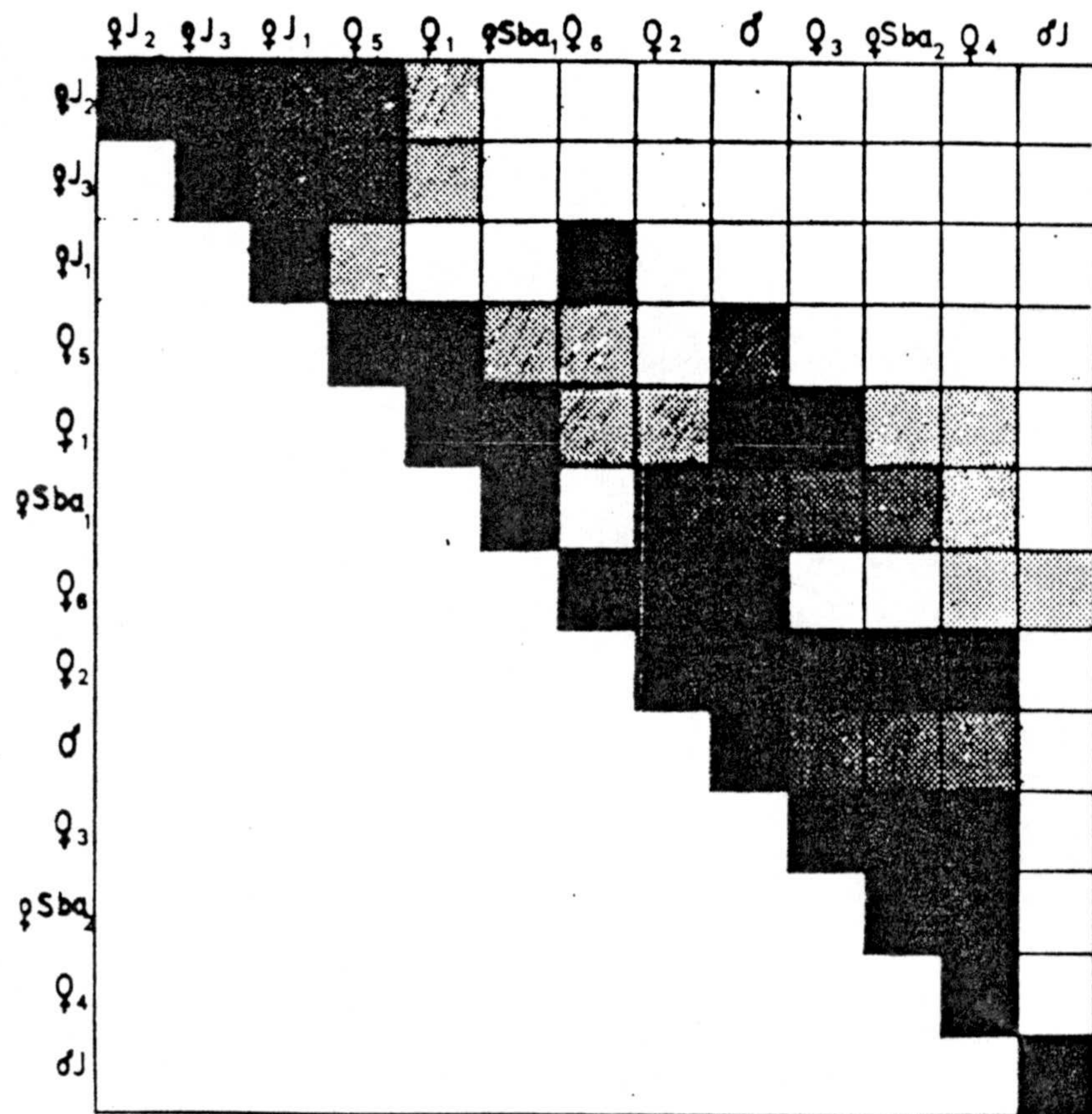
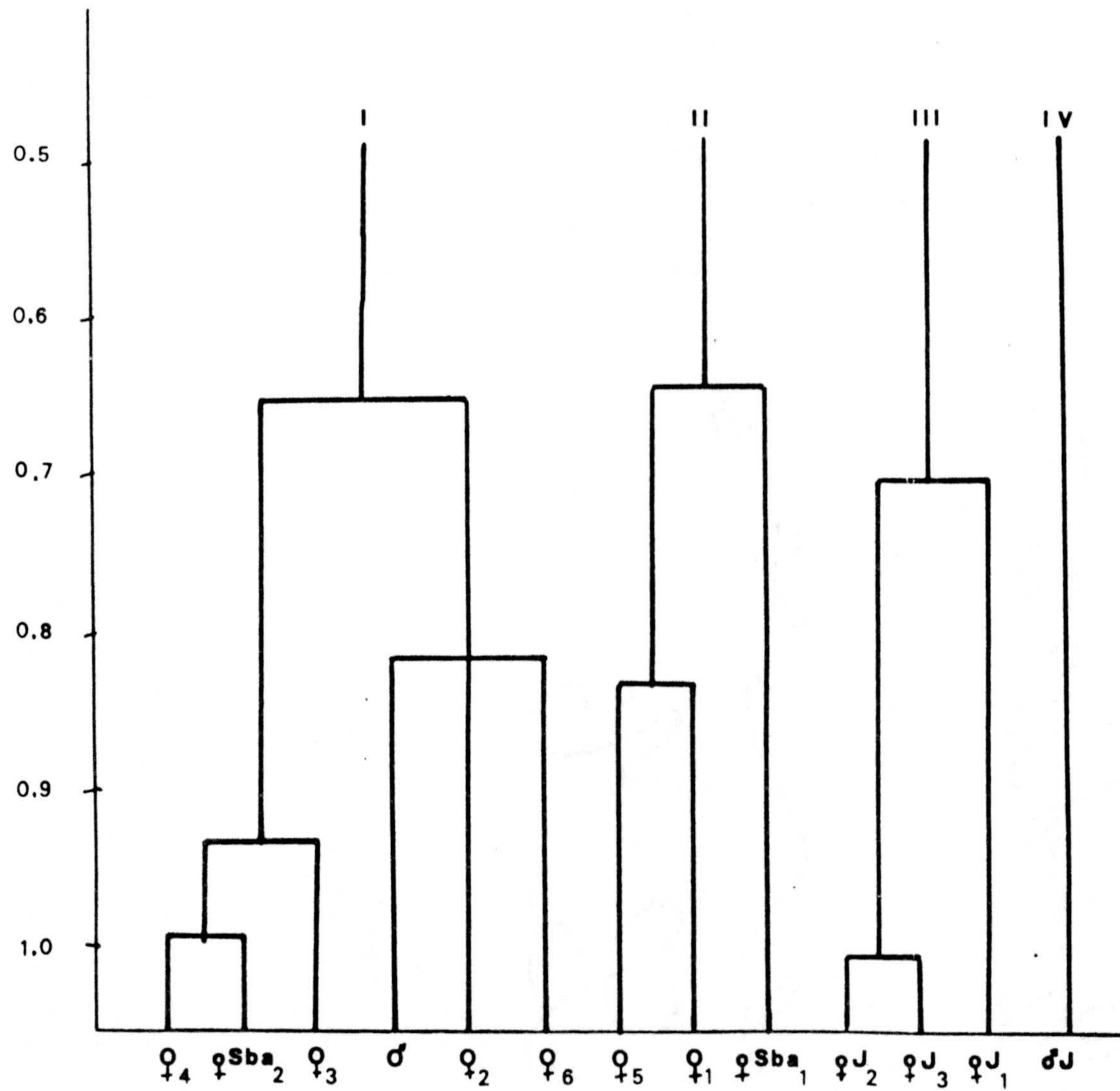


Tabla 28. Matriz de correlación interindividual (rebaño  $R_2$ ) en que se compara el grado de ejecución y recepción total para cada pauta. A la izquierda aparece la representación de la misma matriz.



	♀J <sub>2</sub>	♀J <sub>3</sub>	♀J <sub>1</sub>	Q <sub>5</sub>	Q <sub>1</sub>	♀Sba <sub>1</sub>	Q <sub>6</sub>	Q <sub>2</sub>	♂	Q <sub>3</sub>	♀Sba <sub>2</sub>	Q <sub>4</sub>	♂J
♀J <sub>2</sub>	1	1	0.78	0.79	0.67	0.54	0.43	0.37	0.31	0.28	0.23	0.20	0.07
♀J <sub>3</sub>		1	0.76	0.79	0.67	0.54	0.43	0.37	0.31	0.28	0.23	0.20	0.07
♀J <sub>1</sub>			0.1	0.65	0.49	0.22	0.77	0.43	0.43	0.33	0.34	0.38	0.39
Q <sub>5</sub>				1	0.83	0.62	0.68	0.43	0.71	0.45	0.37	0.33	0.23
Q <sub>1</sub>					1	0.74	0.62	0.62	0.80	0.80	0.67	0.63	0.06
♀Sba <sub>1</sub>						1	0.50	0.76	0.74	0.71	0.74	0.69	0.02
Q <sub>6</sub>							1	0.81	0.81	0.57	0.54	0.62	0.63
Q <sub>2</sub>								1	0.81	0.83	0.83	0.89	0.40
♂									1	0.78	0.78	0.77	0.20
Q <sub>3</sub>										1	0.95	0.93	0.03
♀Sba <sub>2</sub>											1	0.98	0.11
Q <sub>4</sub>												1	0.01
♂J													1



311 Fig. 39. Dendrograma (según algoritmo de Lance y Williams, 1967), para los individuos del rebaño R<sub>2</sub>.

$\frac{0}{+2}$  y  $\frac{0}{+6}$ .

4. Grupo formado por la  $\frac{0}{+3}$  con su hija la  $\frac{0}{+5}Sba_2$  y por la  $\frac{0}{+4}$ .

5. El macho joven por si solo constituye este grupo.

En el dendrograma de la Fig. 39, realizado siguiendo el método del algoritmo de Lance y Williams, se han formado grupos muy similares a los encontrados por el procedimiento anterior, apareciendo unidos en un solo grupo los individuos correspondientes a los apartados 3 y 4. Este grupo, que abarca al macho adulto y a la mayor parte de las hembras adultas, está formado por otros dos grupos, los cuales poseen mayor grado de similitud, que son los equivalentes a los apartados 3 y 4.

Por otra parte, podemos apreciar que la similitud entre las hembras jóvenes es mayor cuanto menor es su edad.

## Funciones Sociales

Rebaño  $R_1$ :

Los individuos muestran tendencia a realizar unas pautas con más frecuencia que otras, como se aprecia en la tabla 28, así pues, las pautas características del comportamiento de "mantenimiento" (tumbado, pastar, pa<sub>sear</sub>, mirar alrededor, olfatear suelo, alerta, rascarse y olfatear a congénere) son realizadas, aunque con diferente intensidad, por todos los individuos del rebaño. Sin embargo, las restantes pautas son más específicas de una determinada clase de individuo en un momento concreto de su ciclo vital.

El análisis factorial en componentes principales agrupa a las pautas en factores de acuerdo con la mayor o menor frecuencia con que la realizan determinados individuos del rebaño respecto de sus congéneres.

En la tabla 29 presentamos la matriz de correlación, según el coeficiente de correlación de Pearson, entre las 11 variables seleccionadas por el programa, de entre las 28 elegidas para el estudio, y de acuerdo con su influencia significativa en el grado de discriminación.

Los cuatro primeros componentes obtenidos explican el 69.3% de la varianza y se presentan en la tabla 30

Tabla 28. Frecuencias estandarizadas (arc. sen.  $\sqrt{A}$ ) con que los individuos del rebaño R<sub>1</sub> ejecutan las diferentes pautas del etograma total de la especie.

	S	b	a	c	m	mt	r	l	i <sub>1</sub>	i <sub>2</sub>	i <sub>3</sub>	i <sub>4</sub>	j <sub>1</sub>	j <sub>2</sub>	(j <sub>3</sub> )	j <sub>3.4</sub>	f	d	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	g	E	h <sub>1</sub>	H	K	(K)
♂	1,57	0,21	0,57	0,56	0,47	0,14	0,25	0,16	0,07	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,09	1,49	0,00
♀ <sub>1</sub>	1,57	0,20	0,47	0,69	0,33	0,03	0,17	0,12	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,17	0,10	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00
♀ <sub>2</sub>	0,82	1,09	1,57	0,51	0,92	0,03	0,35	0,14	0,17	0,29	0,00	0,07	0,10	0,10	0,00	0,00	0,05	0,40	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,08	0,00	0,00
♀ <sub>3</sub>	1,57	0,29	0,71	0,53	0,51	0,00	0,17	0,00	0,10	0,06	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,03	0,10	0,00	0,00
♀ <sub>4</sub>	1,57	0,44	0,58	0,37	0,37	0,00	0,29	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,07	0,27	0,00	0,00	0,00	0,22	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
♀ <sub>5</sub>	1,57	0,92	0,99	0,37	0,75	0,00	0,27	0,00	0,10	0,03	0,07	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,41	0,00	0,00	0,08	0,00	0,06	0,00	0,00	0,09	0,00	0,84
♀ <sub>6</sub>	1,57	0,47	0,63	0,26	0,47	0,08	0,20	0,00	0,11	0,05	0,00	0,00	0,04	0,00	0,08	0,00	0,05	0,40	0,13	0,07	0,07	0,00	0,08	0,00	0,06	0,08	0,00	0,09
♀ <sub>J1</sub>	1,57	0,45	0,86	0,57	0,12	0,03	0,32	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,09	0,20	0,07	0,00	0,05	0,00	0,07	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00
♀ <sub>J2</sub>	1,57	0,29	0,69	0,33	0,22	0,09	0,32	0,01	0,15	0,10	0,06	0,04	0,00	0,00	0,00	0,03	0,05	0,29	0,06	0,00	0,04	0,09	0,07	0,00	0,04	0,09	0,00	0,00
♂ <sub>J1</sub>	1,57	0,31	0,42	0,24	0,12	0,04	0,16	0,00	0,11	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,08	0,15	0,08	0,07	0,05	0,00	0,04	0,02	0,04	0,02	0,08	0,00
♂ <sub>J2</sub>	1,57	0,33	0,80	0,47	0,32	0,18	0,28	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,17	0,06	0,00	0,00	0,00	0,07	0,03	0,03	0,00	0,00	0,00
♂ <sub>J3</sub>	1,57	0,03	0,17	0,11	0,00	0,00	0,13	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,06	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabla 29. Matriz de correlación entre frecuencias estandarizadas de pautas correspondientes a los individuos del rebaño  $R_1$ .

	S	$i_1$	$i_3$	$j_{3.4}$	f	$e_1$	$e_2$	$e_5$	K	(K)	E
S	1,00										
$i_1$	-0,33	1,00									
$i_3$	0,13	0,11	1,00								
$j_{3.4}$	0,13	0,14	-0,09	1,00							
f	-0,04	0,32	0,06	0,34	1,00						
$e_1$	-0,14	0,03	-0,42	0,17	0,42	1,00					
$e_2$	0,13	0,01	-0,20	0,63	0,25	0,51	1,00				
$e_5$	0,09	0,22	0,61	0,02	0,04	-0,02	-0,13	1,00			
K	0,10	-0,21	-0,14	-0,08	-0,37	-0,09	-0,10	-0,10	1,00		
(K)	0,10	-0,05	0,72	-0,14	0,05	-0,45	-0,06	-0,10	-0,11	1,00	
E	0,17	-0,48	-0,25	0,34	0,02	0,21	0,13	-0,17	-0,15	-0,19	1,00



Tabla 30 . Matriz de factores rotados y proporción de la varianza absorbida para las frecuencias estandarizadas de pautas correspondientes a los individuos del rebaño R<sub>1</sub>.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>			
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>
e <sub>1</sub>	0,76	0,00	0,00	0,00
i <sub>3</sub>	-0,71	0,51	0,39	0,00
e <sub>2</sub>	0,66	0,28	0,31	0,00
(K)	-0,60	0,00	0,45	-0,52
j <sub>3.4</sub>	0,60	0,36	0,39	0,00
f	0,37	0,68	0,00	0,00
i <sub>1</sub>	0,00	0,67	-0,53	0,00
K	0,00	-0,53	0,00	0,37
S	0,00	0,00	0,70	0,31
e <sub>5</sub>	-0,32	0,47	0,00	0,75
E	0,49	-0,29	0,49	0,00
% de varianza	24,6%	19,0%	15,1%	10,6%

Clave de variables

- |  |                                    |
|--|------------------------------------|
| e <sub>1</sub> = trotar                | S = sentado                        |
| i <sub>3</sub> = perseguir a congénere | e <sub>5</sub> = marcha contoneada |
| e <sub>2</sub> = galopar               | E = estirarse                      |
| (K) = ser cortejada                    |                                    |
| j <sub>3.4</sub> = mamar o intentarlo  |                                    |
| f = aproximarse a objeto extraño       |                                    |
| i <sub>1</sub> = olfatear a congénere  |                                    |
| K = cortejar                           |                                    |

junto con los valores de carga de las variables para cada uno de los factores, a continuación se representan las nubes de puntos (valores de carga de las variables para los factores) en unos ejes de coordenadas que representan a los factores (Fig. 40). De acuerdo con las características de las variables agrupadas sobre los ejes, para mayor claridad adjudicaremos un nombre a cada uno de ellos.

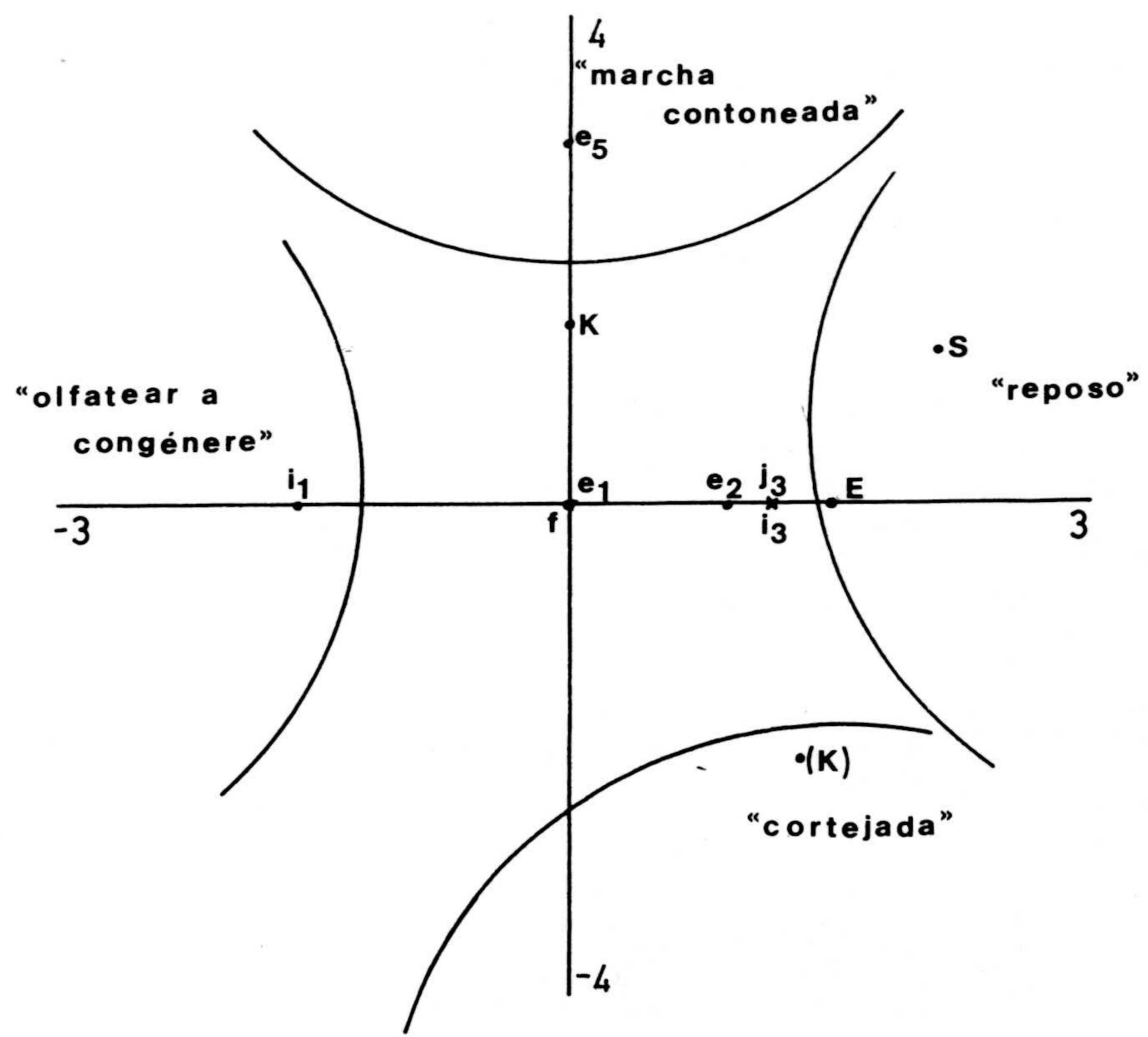
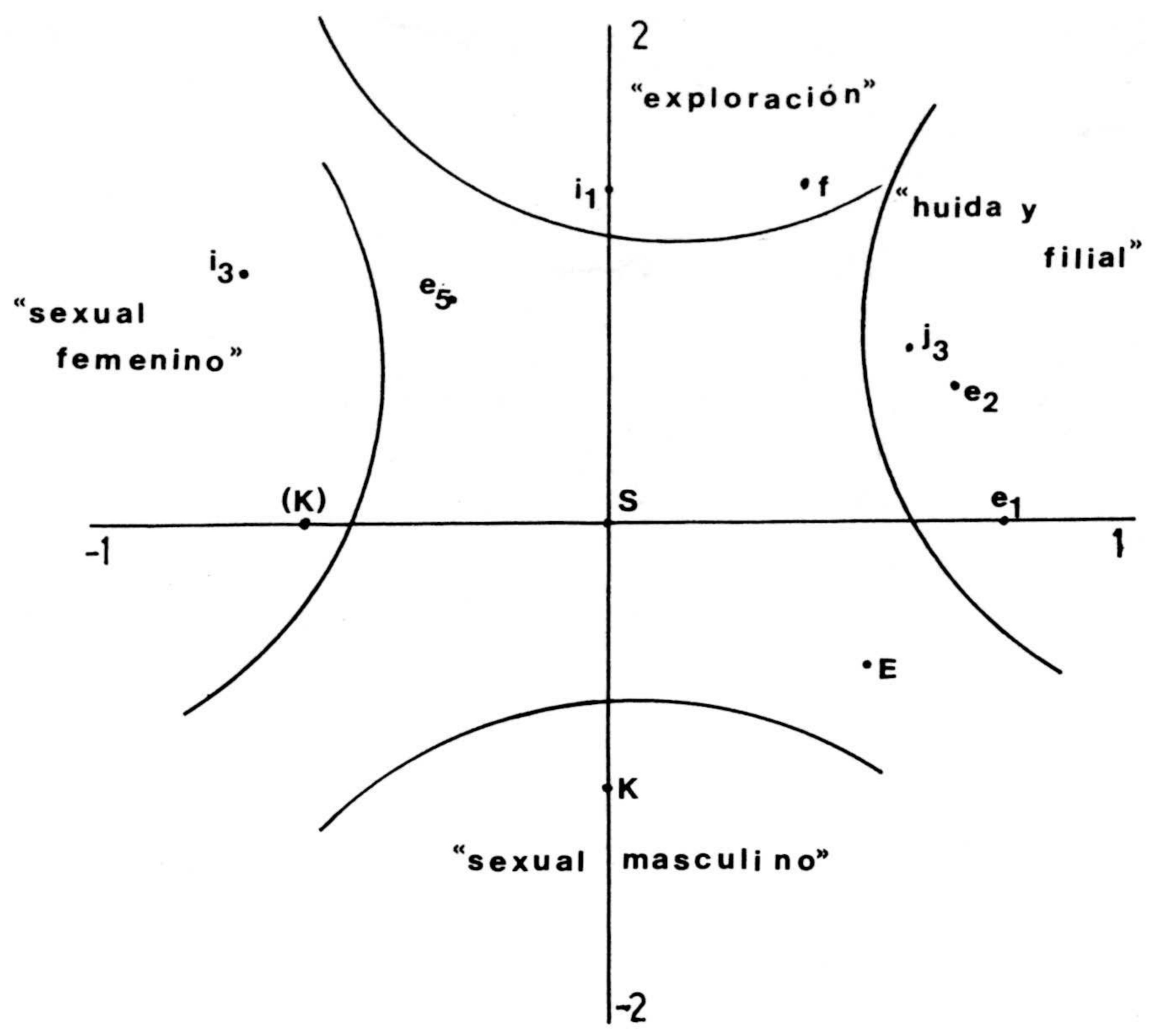
El eje I: "huida y filial versus sexual femenino" explica el 24.6% de la varianza total y agrupa a las pautas: huir trotando, huir a galope, mamar e intentar mamar (positivas), hembra persigue a congénere y ser cortejada (negativas).

El eje II: "exploración versus sexual masculino" explica el 19% de la varianza y agrupa en su parte positiva a las pautas: aproximarse a objeto extraño y olfatear a congénere; mientras que en la parte negativa del eje se encuentra el conjunto de actividades agrupadas bajo el nombre de cortejar por parte del macho.

El eje III lo denominaremos "reposo vs. olfatear a congénere" y explica el 15.1% de la varianza, agrupando a las pautas tumbado y estirarse en la parte positiva del eje, mientras que en la parte opuesta se encuentra la pauta olfatear a congénere.

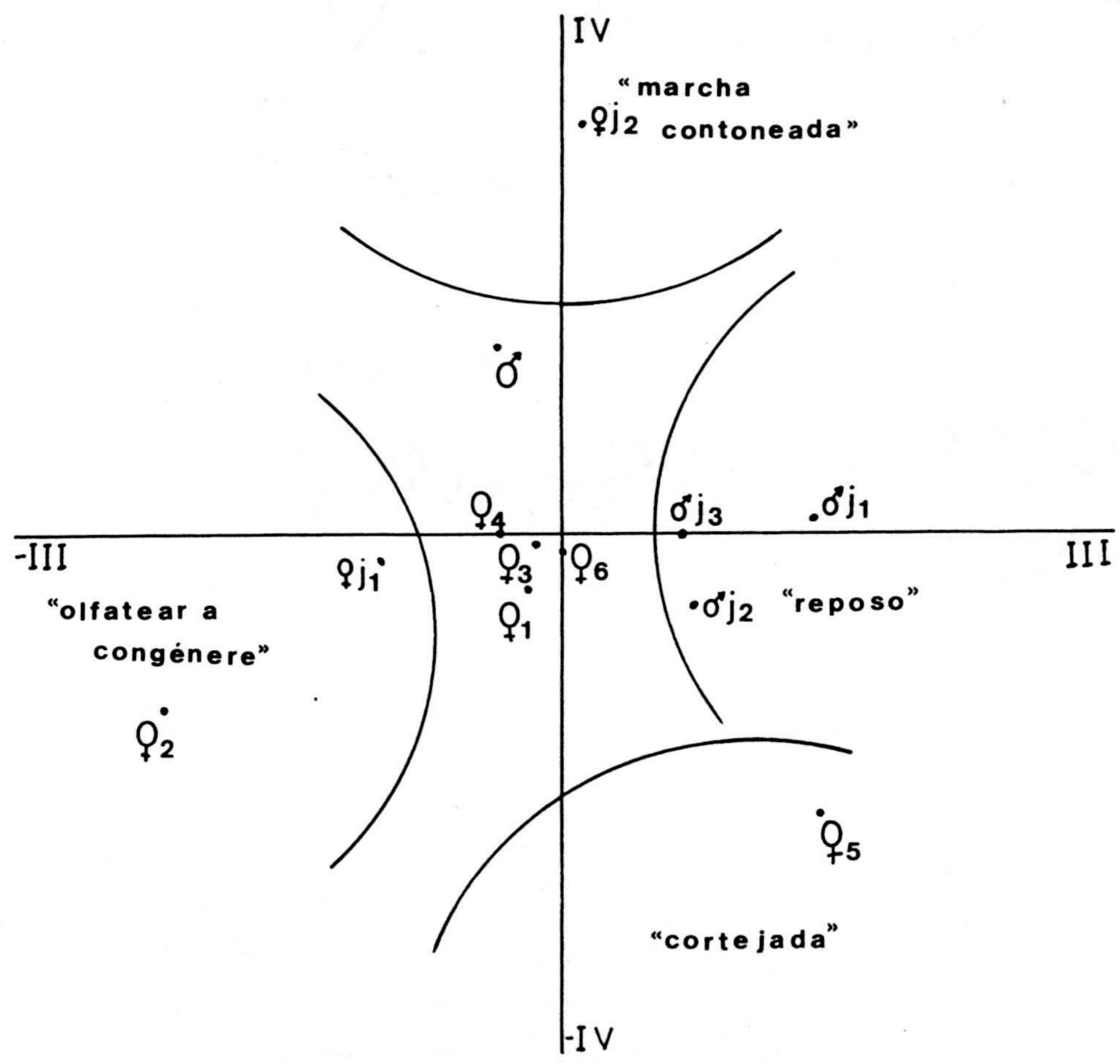
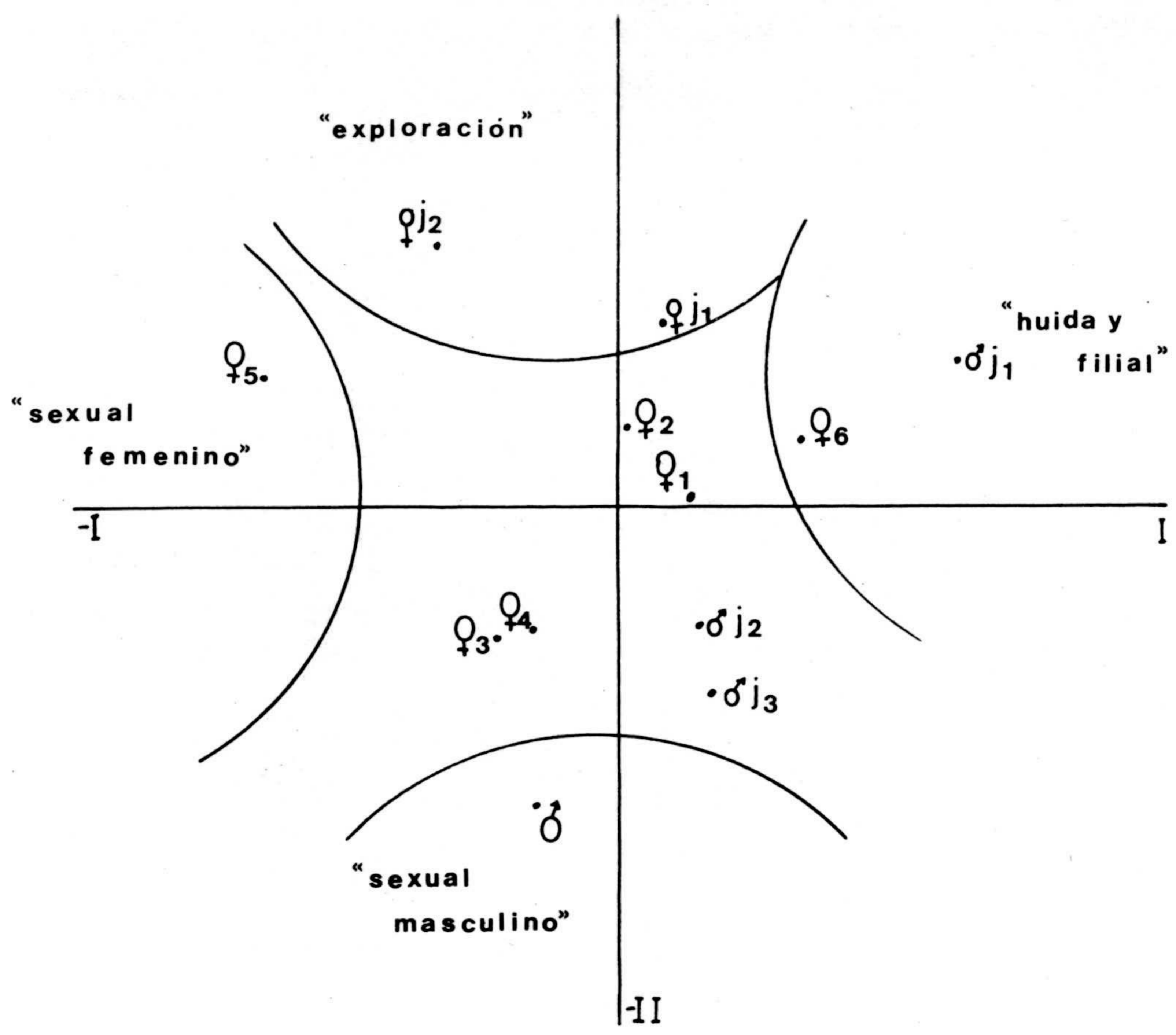
Finalmente, el eje IV: "alarma vs. cortejada" expli





REBAÑO R<sub>1</sub>





REBAÑO R<sub>1</sub>

ca el 10.6% de la varianza y está integrado por las variables marcha contoneada (positiva) y hembra cortejada por macho (negativa).

A continuación representamos en la Fig. 41 los individuos del grupo  $R_1$  de acuerdo con los valores que tienen para cada uno de los factores (tabla 30). Obtuvimos que el macho joven  $\sigma J_1$  se caracteriza por huir frecuentemente y mamar o intentar mamar, la hembra adulta  $\varnothing_6$  huye también con frecuencia, destacándose del resto del grupo. Con un comportamiento de "sexual femenino" aparece la hembra  $\varnothing_5$  perseguida por el macho adulto durante el periodo de observación, y la hembra joven  $\varnothing J_2$  con esta tendencia, más bien, debida a que realiza con frecuencia la pauta perseguir a congénere que a ser cortejada por el macho.

Aunque casi todas las hembras presentan un alto nivel de "exploración" (con excepción de  $\varnothing_3$  y  $\varnothing_4$ ), son las hembras jóvenes ( $\varnothing J_1$  y  $\varnothing J_2$ ) las que poseen un nivel más alto de "exploración". Con un comportamiento opuesto se encuentra el macho y el macho joven  $\sigma J_3$ , que se caracterizan, sobre todo el primero, por realizar actividades que incluimos dentro de "sexual masculino".

En los ejes de coordenadas de la parte inferior de la figura se sitúan los individuos del rebaño  $R_1$ , de acuerdo con sus valores para los factores III y IV.

Con tendencia a "reposo" se agrupan el macho joven  $\sigma J_1$  y la hembra  $Q_5$ , siguiéndoles con menor intensidad los machos jóvenes:  $\sigma J_2$  y  $\sigma J_3$ . Con tendencia opuesta se encuentra la hembra  $Q_2$ , seguida de la  $qJ_1$ , las cuales (sobre todo la primera) tienen altos valores para el comportamiento "olfatear a congénere". La hembra joven  $qJ_2$  intenta llamar la atención, posiblemente de su madre, realizando la pauta marcar el paso, que caracteriza la parte positiva del eje IV, mientras que en la parte opuesta se encuentra la hembra  $Q_5$ , que es cortejada por el macho adulto.

#### Rebaño $R_2$

En la tabla 31 se muestra la frecuencia estandarizada (según la estandarización  $\text{arc. sen.}\sqrt{A}$ , en radianes) con que los individuos del rebaño  $R_2$  realizan las 28 pautas elegidas para el análisis. Y, al igual que para el rebaño  $R_1$ , podemos apreciar que las pautas incluidas dentro del comportamiento base de los individuos ("mantenimiento") son realizadas con mayor frecuencia por todos los individuos del rebaño. Estas pautas son: tumbado, pastar, pasear, olfatear suelo, rascarse, mirar alrededor, alerta y olfatear a congénere. Sin embargo, las restantes pautas son realizadas sólo por



Tabla 31. Frecuencias estandarizadas (arc. sen  $\sqrt{A}$ ) con que los individuos del rebaño R<sub>2</sub> ejecutan las diferentes pautas del etograma total de la especie.

	S	b	a	c	m	mt	r	l	i <sub>1</sub>	i <sub>2</sub>	i <sub>3</sub>	j <sub>1</sub>	j <sub>2</sub>	(j <sub>3</sub> )	j <sub>3.4</sub>	f	d	e <sub>1</sub>	e <sub>2</sub>	e <sub>4</sub>	e <sub>5</sub>	g	E	h <sub>1</sub>	H	K	(K)
♂	1,57	0,06	0,17	0,44	0,13	0,04	0,07	0,12	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,13	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,44	0,00
♀ <sub>+1</sub>	1,57	0,35	0,78	0,48	0,37	0,00	0,24	0,06	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
♀ <sub>+2</sub>	1,57	0,77	0,49	0,65	0,45	0,03	0,43	0,00	0,10	0,00	0,00	0,11	0,26	0,00	0,00	0,13	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,07	0,00	0,03
♀ <sub>+3</sub>	1,57	0,37	0,65	0,19	0,16	0,00	0,30	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,07	0,13	0,00	0,00	0,06	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
♀ <sub>+4</sub>	1,57	0,23	0,80	0,46	0,38	0,00	0,29	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00
♀ <sub>J1</sub>	1,57	0,25	0,23	0,21	0,24	0,03	0,13	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,31	0,06	0,03	0,03	0,07	0,06	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
♂ <sub>Sba</sub>	1,57	0,51	0,92	0,57	0,54	0,05	0,40	0,06	0,18	0,08	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,44	0,14	0,00	0,16	0,00	0,10	0,04	0,15	0,15	0,51	0,00
♂ <sub>J1</sub>	1,57	0,16	0,32	0,22	0,26	0,03	0,17	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,24	0,03	0,00	0,06	0,09	0,00	0,03	0,04	0,15	0,00	0,00
♂ <sub>J2</sub>	1,57	0,13	0,40	0,10	0,15	0,02	0,08	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00

Tabla 32 . Matriz de correlación entre frecuencias estandarizadas de pautas correspondientes a los individuos del rebaño R<sub>2</sub>.

	b	a	j <sub>3.4</sub>	(j <sub>3</sub> )	e <sub>2</sub>	e <sub>5</sub>	K	E
b	1,00							
a	.0,46	1,00						
j <sub>3.4</sub>	-0,32	-0,45	1,00					
(j <sub>3</sub> )	0,09	0,17	-0,19	1,00				
e <sub>2</sub>	-0,11	-0,41	0,66	-0,12	1,00			
e <sub>5</sub>	-0,29	-0,52	0,27	-0,19	0,55	1,00		
K	-0,04	0,09	-0,26	-0,19	-0,19	-0,29	1,00	
E	-0,02	0,32	-0,11	-0,30	0,15	0,42	0,26	1,00

Tabla 33 . Matriz de factores rotados y proporción de  
varianza absorbida para las frecuencias estandarizadas  
de pautas correspondientes a los individuos del rebaño R<sub>2</sub>.

<u>Pautas</u>	<u>Componentes</u>		
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>
e <sub>2</sub>	0,78	0,00	0,33
j <sub>3.4</sub>	0,76	0,00	0,00
e <sub>5</sub>	0,76	0,29	0,29
a	-0,76	0,00	0,40
b	-0,51	0,00	0,58
E	0,00	0,89	0,31
(j <sub>3</sub> )	-0,29	-0,58	0,00
K	-0,30	0,54	-0,58
% de varianza	34,8%	20,2%	14,7%

Clave de variables

- e<sub>2</sub> = galopar
- j<sub>3.4</sub> = mamar o intentarlo
- e<sub>5</sub> = marcha contoneada
- a = pastar
- b = mirar alrededor
- E = estirarse
- (j<sub>3</sub>) = dar de mamar
- K = cortejar

determinados individuos.

El total de 28 variables elegidas para el estudio se redujo a 8 mediante el análisis factorial en componentes principales, de acuerdo con que influyeran significativamente en el análisis. La matriz de correlación de Pearson de las variables seleccionadas se presenta en la tabla 32.

Los tres primeros componentes obtenidos en el análisis absorben el 69.7% del total de la varianza y junto con los valores de carga de las variables sobre los ejes se presentan en la tabla 33, mientras que su representación gráfica se encuentra en la Fig. 42.

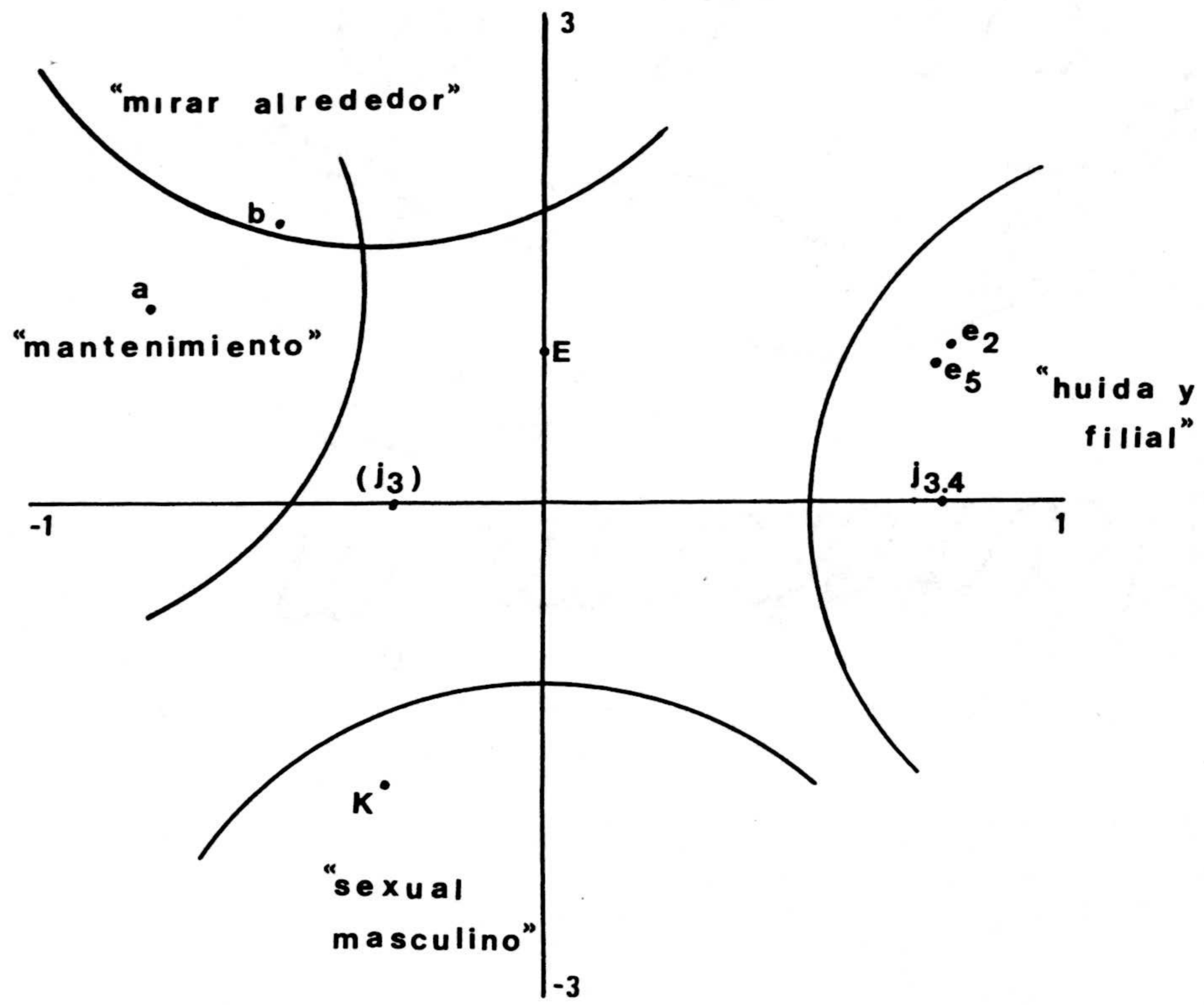
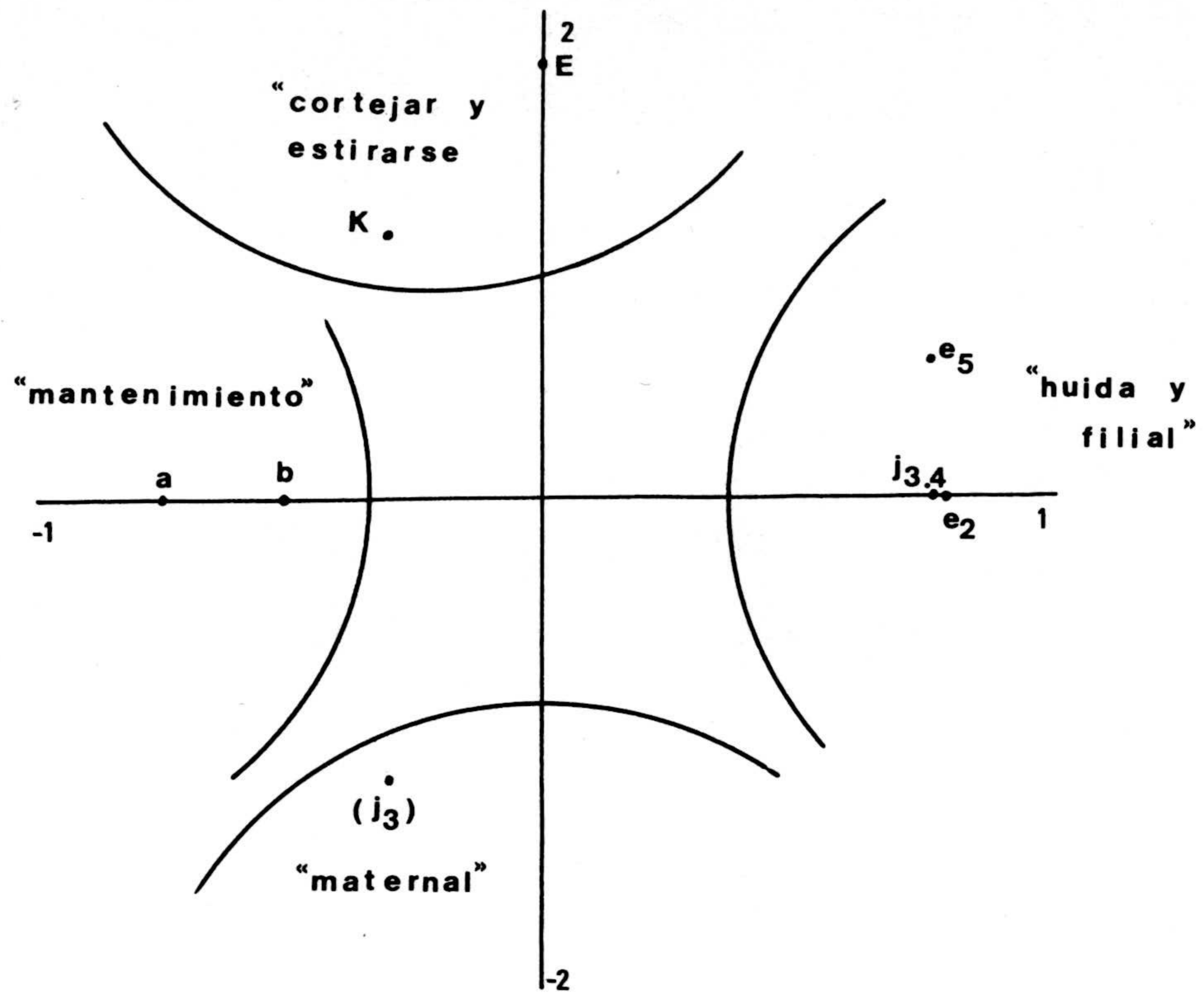
El eje I lo denominaremos "huida y filial vs. mantenimiento" y explica el 34.8% de la varianza. Está constituido por las variables: mamar e intentar mamar, huir al galope y marcha contoneada con valores positivos, y por pastar y mirar alrededor con valores negativos.

El eje II: "estirarse y cortejar vs. maternal" explica el 20.2% de la varianza y está constituido por las actividades de cortejar por parte del macho y estirarse situadas en la parte positiva del eje, y opuestas a ellas se sitúa la pauta dar de mamar.

Por último, el eje III: "mirar alrededor vs. sexual masculino" explica el 14.7% de la varianza y está formado por las variables mirar alrededor (positiva) y







cortejar por parte del macho (negativa).

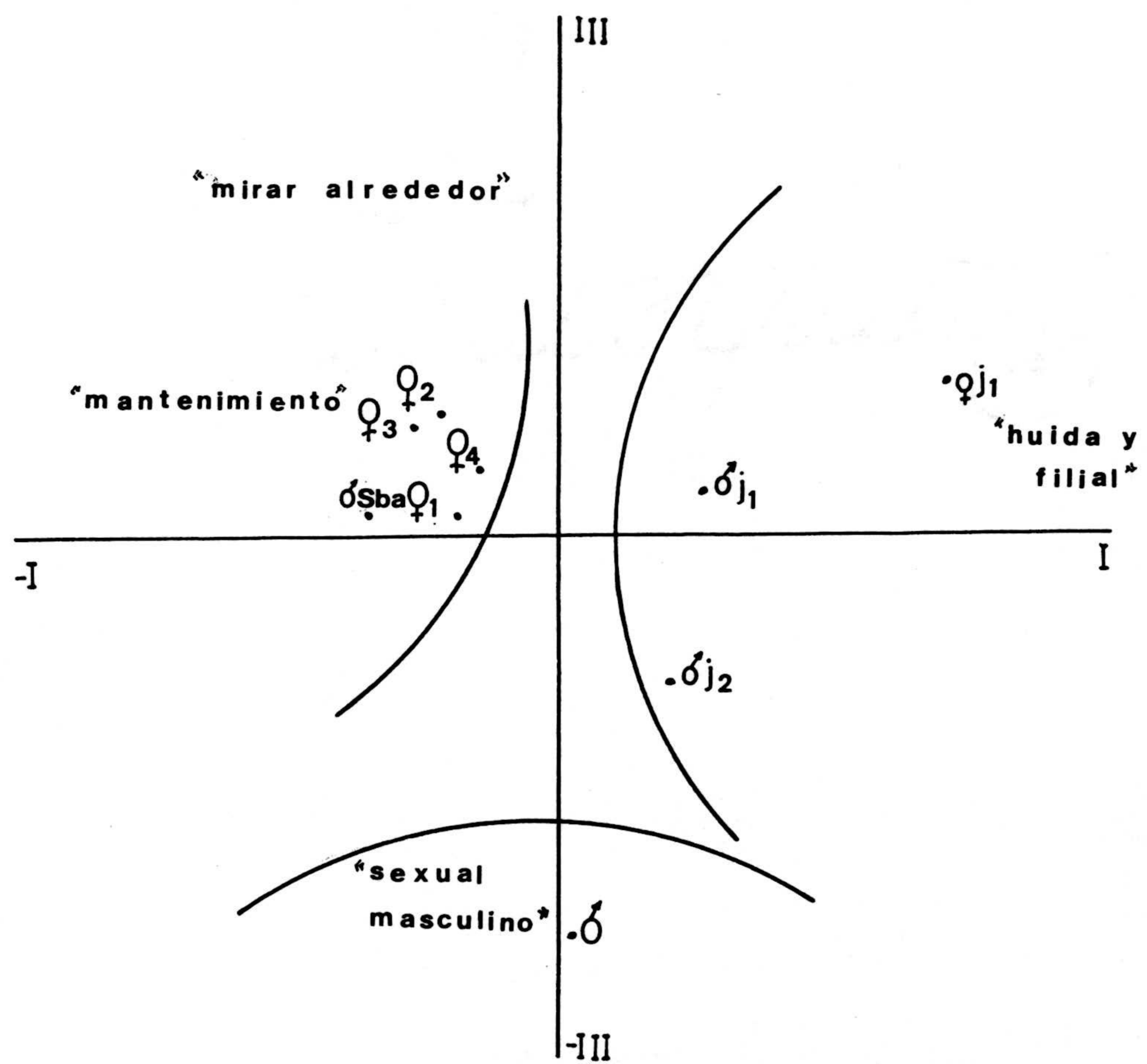
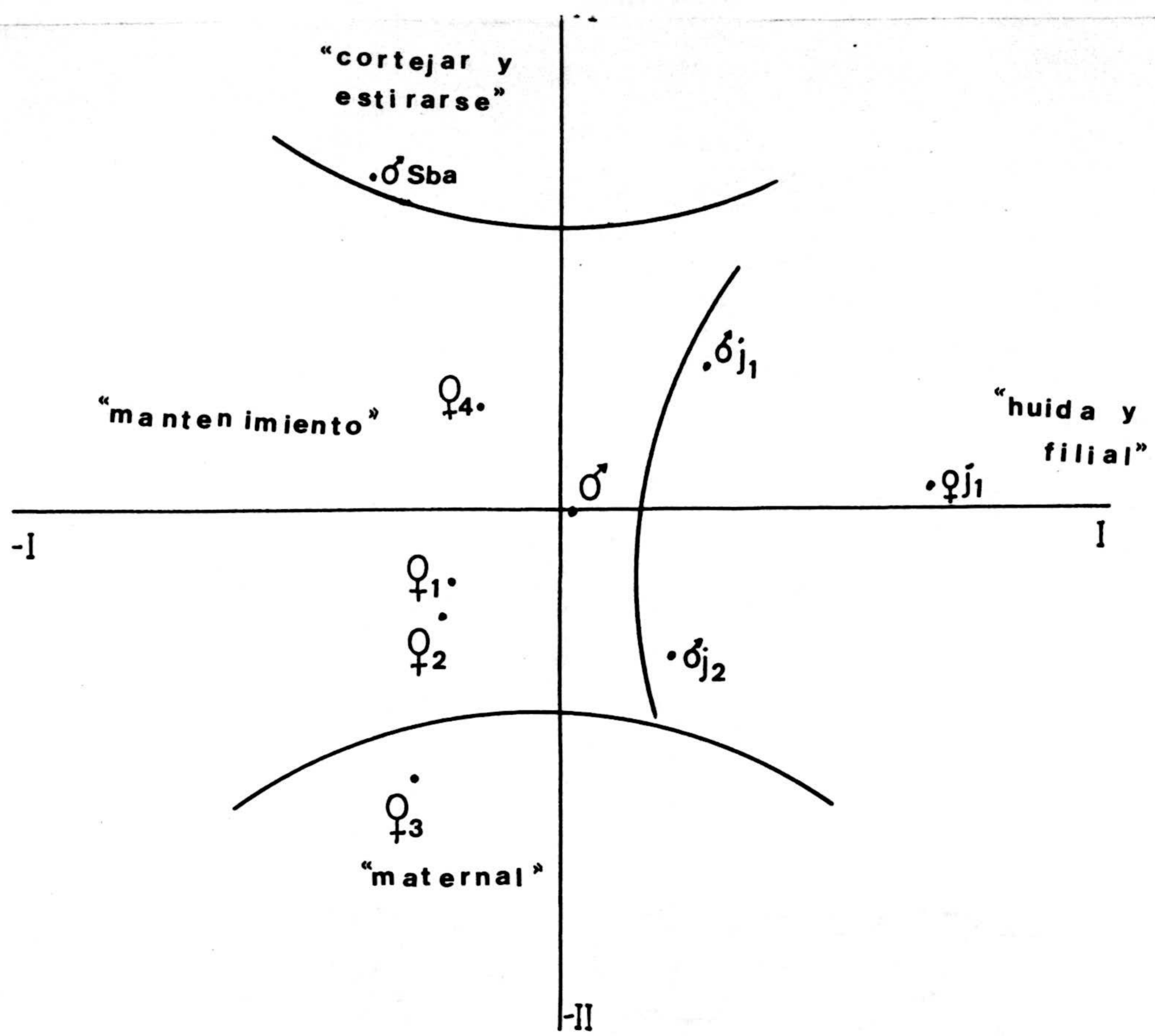
En la Fig. 42 representamos los individuos del rebaño  $R_2$  según sus valores para cada factor. En la parte superior de la figura se representan los factores I y II, y en ella encontramos que la hembra joven  $qJ_1$  y los dos machos jóvenes ( $\sigma J_1$  y  $\sigma J_2$ ) tienen valores positivos para el eje I, caracterizándose pues por un comportamiento de "huida y filial".

En la parte positiva del eje II, con un comportamiento de "estirarse y cortejar" se sitúa el macho subadulto, mientras que en la parte negativa del eje, con un comportamiento "maternal", se sitúa la hembra  $Q_3$  (que tiene un hijo, el macho joven  $\sigma J_2$ , de tres a cinco meses de edad).

Por otra parte, con un comportamiento "sexual masculino" aparece el macho adulto, y, finalmente, las hembras adultas y el macho subadulto se caracterizan por su tendencia, no muy elevada, a realizar las pautas de mirar alrededor y pastar.







REBAÑO R<sub>2</sub>

## CONCLUSIONES

### Direccionalidad

#### Perfil de Personalidad

Analizando los perfiles de personalidad de ambos rebaños, nos encontramos con que los machos adultos son predominantemente agresivos y poco sumisos, no pareciéndose a ningún otro individuo del grupo. Su nivel de agresión es bajo, posiblemente al no haber otro macho de la misma envergadura con quién competir (Walther 1964a, 1978a; Estes 1967; Grau y Walther 1976).

Las hembras adultas de mayor edad forman otro nivel, en el que predomina la agresión sobre la sumisión, aunque menos que en el caso del macho adulto, el resto de las hembras adultas de menor edad y subadultas, varían gradualmente desde intermedias hasta más sumisas que agresivas. Las hembras adultas  $Q_{+2}$  del rebaño  $R_2$  y la  $Q_{+4}$  del rebaño  $R_1$  que poseen un mayor nivel de agresión-sumisión que el resto del grupo, sugerimos que puede deberse a que estas hembras son cortejadas por los machos adultos de sus rebaños correspondientes durante el periodo de observación.

El macho joven con alto nivel de agresión-sumisión, por ser continuamente agredido y no tener fuerza suficiente por

ser joven para responder a la agresión, se encuentran equilibradas dichas tendencias. Estas interacciones agresivas tienen lugar generalmente con la  $Q_{+2}$  cortejada por el macho adulto, probablemente por estar en celo.

En el rebaño  $R_2$  nos encontramos también un elevado nivel de agresión-sumisión en las hembras introducidas  $Q_{+2}$  y  $Q_{+6}$ , más alto del que les corresponde según su edad, probablemente por intentar situarse en esta estructura social en la que aún no son reconocidas (Carpenter 1958, Kiley-Worthington 1977).

Finalmente nos encontramos con las hembras jóvenes con un bajo nivel de agresión-sumisión y principalmente sumisas, como ocurre en todas las especies de bóvidos.

Resumiendo, podemos decir que los individuos más dominantes son los machos adultos, siguiéndoles las hembras adultas de mayor edad, habiendo un paso gradual desde intermedias a sumisas en las hembras adultas de menor edad y en las subadultas, para terminar con las hembras jóvenes como claramente sumisas.

La tendencia general es a dividirse en los siguientes grupos según la actuación social de agresión sumisión:

macho adulto

hembras adultas de mayor edad

hembras adultas de menor edad y subadultas

hembras jóvenes

machos jóvenes

· Esta tendencia se acomodaría a lo que resulta en estado natural en un haren de un macho con las hembras y sus crías y del que se apartarían los machos jóvenes.

#### Direccionalidad

La disposición jerárquica de los individuos en los actos agresivos de golpear y dirigir cuernos es semejante. Para ambos actos el macho alfa se encuentra al margen y por encima del resto del grupo. Las hembras de mayor edad se disponen en una jerarquía lineal, superior a las de menor edad, entre las que no se establece una clara linealidad. Por debajo de todas ellas se encuentran las hembras jóvenes. Ambos actos ocurren con relativamente baja frecuencia, posiblemente porque al llevar mucho tiempo formados los grupos, estén establecidas sus posiciones en la jerarquía social. Jerarquías similares se han encontrado en gacelas de Grant (Walther 1972a) y en oryx (Walther 1978a).

En cuanto a la actividad olfatear, el macho olfatea a todos los miembros del grupo y especialmente a las hembras que corteja, las hembras olfatean con mayor frecuencia en dirección a sus crías y estas a sus madres, pero las interacciones que se establecen son de tipo circular o triangular, nunca lineal.

La actividad de lamer unos individuos a otros es rara en-

tre la mayoría de las especies de bóvidos y cérvidos, excepto las que tienen lugar entre la madre y su cría durante la primera época después del parto (p. ej. Walther 1965 en gacela de Grant, Alvarez et al. 1975a en gamo)

De acuerdo con la similitud entre los animales según el comportamiento realizado y recibido respecto a las pautas en cuestión, se nos han formado varios grupos.

Las hembras jóvenes se asemejan más cuanto menor es su edad, y poseen un bajo nivel de actividad, permaneciendo la mayor parte del tiempo tumbadas mientras son jóvenes. De igual forma ocurre en Cervus elaphus (Burckhardt 1958), Tragelaphus (Walther 1964a), Gazella granti (Walther 1965), G. granti y G. thomsoni (Estes 1967) y otros muchos ungulados. Además, como ya hemos comprobado anteriormente, las hembras jóvenes poseen niveles similares de agresión-sumisión y son de igual forma lamidas frecuentemente por sus madres, por lo que eran de esperar estos resultados.

Las hembras adultas tienen tendencia a asemejarse entre sí y algunas de ellas con el macho adulto, esto es evidente en el rebaño  $R_1$  y encaja con la tendencia a la masculinización en el comportamiento de las hembras viejas en mamíferos.

Por su parte el macho joven del rebaño  $R_2$  es diferente a todos los demás individuos, lo que concuerda con la tendencia a formar grupos de machos no territoriales que tie-

nen muchos grupos de ungulados, entre ellos las gacelas (p. ej. Burckhardt 1958 en ciervo, Ewer 1968 en impala, Walther 1972a en gacelas de Grant, Alvarez et al. 1975a en gamo, Walther 1978a en oryx).

Las hembras introducidas del rebaño  $R_2$  ( $Q_2$  y  $Q_6$ ) se parecen entre ellas, probablemente por ser tratadas de igual forma por el resto de sus compañeros del rebaño y deben responder a ello.

Sugerimos que bien por razones genéticas o como consecuencia de la crianza, las hembras tienden a permanecer en el mismo grupo que sus madres o hermanas, como es el caso del rebaño  $R_1$  ( $Q_4$  y su hermana  $qSba$ ) y del rebaño  $R_2$  ( $Q_3$  con su hija  $qSba_2$  y  $Q_5$  con su hija  $qSba_1$ ). Esto tiene relación con lo comprobado en primates de que las hijas toman el rango social de sus madres (Kawai 1958, Koford 1963, Kaufmann 1967, Sade 1967, Bernstein 1970).

Por tanto, aunque la edad y el sexo son factores muy importantes en la configuración de los grupos sociales, es necesario que tengamos en cuenta otros factores, como son las relaciones de parentesco.

## Funciones Sociales

En cuanto a las funciones que los individuos desempeñan en el grupo social, tenemos que, el comportamiento de "huida y filial" es característico de los individuos jóvenes en ambos rebaños, actitud que es de esperar, pues estos individuos al ser los de menor rango en la cadena de jerarquías, como ya dedujimos en la primera parte de este capítulo, muestran tendencia a huir de los congéneres de alto rango, siendo ésta una forma de manifestar su inferioridad, como ya apuntaron Leuthold (1978) para el gerenuc y Walther (1978a) para el oryx. Además, los jóvenes son los primeros en huir de algún objeto, animal o persona que altere el entorno, debido probablemente a que son más nerviosos que los restantes individuos.

En el rebaño  $R_1$  aparece el comportamiento "sexual femenino" opuesto al de "huida y filial", siendo realizado por una hembra en celo, que, además de ser cortejada por el macho adulto, persigue a otros congéneres de forma similar al paseo de apareamiento ejercido típicamente por el macho. Sin embargo, en el rebaño  $R_2$  al comportamiento de "huida y filial" se le opone "mantenimiento" (pastar y mirar alrededor), el cual es característico de hembras adultas y del macho subadulto, debido probablemente a que éste, por estar creciendo y no mamar, necesita mayor cantidad de alimento, y a que las

hembras necesitan también más aporte energético al estar criando constantemente, como así ocurre en cautividad. La pauta mirar alrededor la realizan las hembras con más frecuencia que el resto de los individuos por la tendencia de éstas a vigilar el entorno y proteger a sus crías de posibles agresiones de los predadores, como ocurre en muchos otros ungulados (Walther 1965, 1973; Lent 1974, Turner 1979). Mientras que el macho subadulto la realiza para prevenir los probables ataques del macho adulto del rebaño.

Las hembras jóvenes tienen mayor tendencia a realizar "exploración" que el resto de los individuos del rebaño  $R_1$  y sobre todo la hembra joven  $\varphi J_2$ ; y a buscar a su madre para mamar cuando son mayores, comportamiento que también se pone de manifiesto al olfatear a congénere la hembra joven  $\varphi J_1$  del rebaño  $R_1$ , conducta que realizan las madres cuando las crías son muy jóvenes ( $\varphi_2$  en rebaño  $R_1$ ).

El comportamiento de alarma: "marcha contoneada", que realiza  $\varphi J_2$  se explica por la tendencia de los jóvenes a llamar la atención de sus madres cuando éstos se hayan en peligro, ya que ellas los protegerán de los predadores (Walther 1965, Mendelssohn 1974).

El comportamiento "sexual masculino" es característico del macho adulto de cada rebaño. Por otra parte, los machos jóvenes tienen tendencia a descansar y a estirarse más que el resto de sus compañeros. Finalmente, el comportamiento "maternal" caracteriza a las hembras que han parido recientemente.



ESCUDO ANAL

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	341
Material y Métodos ....	348
Resultados .....	353
Conclusiones .....	373

## INTRODUCCIÓN

Walther 1974, define el comportamiento expresivo de la siguiente manera: "Las expresiones que funcionan en la comunicación social son la manifestación externa de la situación psicósomática momentánea de un animal, se dirigen al compañero actual (generalmente un congénere) y apuntan a realizar respuestas adecuadas por encima de los efectos del nivel de contagio, sin la influencia mecánica del compañero y sin salir de la esfera de acción del mismo".

Las interacciones sociales dependen de la habilidad de los animales para comprenderse mutuamente y percibir el estado emocional y las interacciones del compañero actual o potencial. Esto es llevado a cabo mediante una gran variedad de elementos de expresión y comunicación que se denominan generalmente señales. Estas señales pueden clasificarse según la manera en que son producidas o recibidas, entre ellas se encuentran las señales visuales, de las que vamos a tratar a continuación.

Morris (1957) ha propuesto dividir las señales visuales en exhibiciones concretas y exhibiciones graduales. Las primeras poseen una forma constante, prescindiendo del estado motivacional del animal y de esta forma exhiben una "intensidad típica". Los displays graduales cam

bian con el estado emocional del animal y así permiten expresar una información más completa. Los animales con mejores mecanismos de graduación en los displays deben tener también receptores más eficaces para discernir los matices que tienen lugar durante los displays graduales.

La riqueza de los movimientos de expresión es diferente de unas especies a otras, siendo mayor en los animales más sociales que en las especies solitarias (Eibl-Eibesfeldt 1975), y así, entre especies emparentadas, los lobos presentan un repertorio más variado de señales que los zorros (Tembrock 1954), en relación con las costumbres más sociales de los primeros.

Muchos de los movimientos de expresión pueden resultar de la superposición de algunos de ellos, lo cual nos puede llevar algunas veces a confusión. Las posturas de amenaza son resultado de la superposición de posturas de ataque y huida en perro (Lorenz 1953), gato (Leyhausen 1956), babuinos sagrados (Kummer 1957) y gacelas (Grau & Walther 1976), situación que muchos autores interpretan como causada por un conflicto entre tendencias opuestas (Tinbergen 1952, Ewer 1968, Hinde 1970).

La selección a favor de una mejor "comprensión" comunicativa entre coespecíficos ha sido causa de aparición

de señales comunicativas de varios tipos, entre ellas las visuales.

Un tipo de señal dinámica muy extendida en ungulados y en el que tan sólo una parte del cuerpo lo constituye es el escudo anal, es decir, el diseño visual, principalmente en blanco y negro, que incluye toda la zona anogenital y siempre la cola.

El escudo anal se da en muchas líneas filogenéticas diferentes. Entre los ungulados ocurre comunmente entre artiodáctilos y es ausente en perisodáctilos y proboscídeos; también lo presentan lagomorfos y primates, siendo en estos últimos coloreado.

Se ha pensado que el escudo anal podría contribuir a mantener la cohesión del grupo, así como en exhibiciones de alarma y de apaciguamiento. Guthrie (1971) expone la teoría de que el escudo anal tiene su origen como señal de sumisión o de apaciguamiento, y a partir de ahí puede evolucionar hacia otras funciones, como puede ser el aislamiento reproductivo, señal de alarma o mantener la cohesión del grupo. Guthrie basa esta idea en que los órganos del comportamiento agresivo están localizados alrededor de las armas (Moynihan 1955). Por tanto, en los animales que usan displays frontales, los órganos de intimidación se sitúan en la cabeza, y

los productos sexuales (glándulas anales, orina, olor, contornos especiales y colores) se sitúan próximos a los órganos sexuales.

Las posturas de sumisión han evolucionado a partir de tres fuentes: teniendo como punto de partida expresiones juveniles o bien a partir de ocultar armas u originándose de la postura de protección a la cópula por la hembra. Estando las armas situadas en la cabeza y los órganos sexuales en la parte posterior del cuerpo, se explica que el mostrar la culata (evitando la confrontación, en el acto presumiblemente de origen), sea una forma de expresar sumisión. Parece probable que debería haber alguna interrelación entre la evolución de los órganos del display de amenaza y los del display de apaciguamiento. De esta forma, Geist (1966) en las Ovis dalli; Murie (1951) y Flerov (1952) en Cervus elaphus se han referido a la relación positiva entre tamaño de cuernos o astas y tamaño del parche anal. Otros muchos estudios muestran la relación entre la presentación del escudo anal y su función de apaciguamiento (Hafez en co nejos, 1962; Walther en el ñu negro, 1966; Schaller en ciervos, 1967; Wickler en primates, 1967).

Leuthold (1978) observa que el giro de la cola y su apoyo sobre la espalda en gerenuc, aunque lo presentan machos subadultos cuando son amenazados por machos a-

dultos, no sirve para detener la amenaza de estos, y los primeros terminan finalmente huyendo. La función apaciguadora no es pues tan clara, al menos en esta especie.

Siguiendo a Kiley-Worthington (1976), el uso de la cola en display en mamíferos está aun conectado con su primitiva función de órgano de locomoción. Los músculos de la elevación y movimientos laterales de la cola tienen su origen en la propia musculatura de la columna vertebral de mamíferos, por tanto, podría esperarse que la elevación de la cola mantuviera su relación con la posición de la espalda. En cérvidos y antílopes la elevación de la cola se ha exagerado y es usada en displays.

A menudo, el mechón de pelos del final de la cola o por debajo de la misma, tiene diferente color al resto, posiblemente para hacer este gesto más visible. El parche anal es frecuentemente de pelos blancos, en contraste con el resto del cuerpo, y no raramente tiene los pelos muy eréctiles. Según el mismo autor, los movimientos laterales de la cola se dan con mucha frecuencia durante la locomoción al paso, y principalmente cuando el sujeto en cuestión está frustrado, dándose también la relación con irritación cutánea, en aproximarse o evitar conflictos. Posteriormente, Kiley-Worthington (1978), en sus estudios hechos sobre el eland, llega a las mismas conclusiones en lo que al escudo anal se refiere.

Muchas especies dejan también al descubierto el parche anal en situaciones de excitación, por ejemplo: trageláfinos (Walther 1964a); gacela de Grant y de Thomson (Estes 1967); impala, cudu mayor y menor (Leuthold 1977.); gamo (Alvarez et al. 1976).

Hay muchos ejemplos en que la cola se eleva en situaciones de alarma o de huida, pero también puede ocurrir en situaciones de amenaza, cortejo e hijo hacia madre, ejemplo: niala y damalisco de frente blanca (Kiley-Worthington 1976); gamo (Alvarez et al. 1975); cercopiteco de cara negra (Bernstein et al. 1978).

En algunos artiodáctilos el diseño del escudo anal se hace más visible en la posición de cola erecta verticalmente a causa de la erección de los pelos blancos del contorno, desapareciendo en este caso el paréntesis oscuro, esto ha sido observado en el presente estudio sobre Gazella dorcas en cautividad. Este es también el caso de Cervus elaphus observado en estado salvaje y en cautividad (diversos autores), en Antilocapra americana (Kitchen 1974), Antidorcas marsupialis (Maberly 1963), Gazella thomsoni y G. granti (Estes 1967) y Axis porcinus (Schaller 1967). En otros, el escudo anal no pierde su paréntesis oscuro a causa de la erección de los pelos blancos, como es el caso de Cervus duvaiceli, C. unicolor, Antílope cervicapra (Schaller

1967); Odocoileus virginianus (Guthrie 1971); Dama dama (Alvarez et al. 1976).

El escudo anal en Gazella dorcas consiste en cola negra móvil sobre fondo blanco, enmarcada en paréntesis levemente más oscuros que el color arenoso del cuerpo. Los diseños del escudo anal dependerán de las diversas posiciones de la cola. Desde la posición de cola caída y relajada, que divide el fondo blanco del escudo anal en dos mitades, hasta la cola erecta verticalmente, dejando totalmente al descubierto el fondo blanco, encontramos una serie de diseños adaptados a la visión monocromática de estos animales. La forma de usarlos en actividades diarias no era clara, y así, con objeto de obtener alguna ley sobre este desencadenante social, se incluyó en el presente estudio la investigación sobre su uso en el comportamiento de las gacelas.



## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en ejemplares de gacela dorcas procedentes del Norte de Africa y mantenidas en cautividad en el Centro de Rescate de la Fauna Sahariana, en Almería, donde se encuentran perfectamente aclimatadas, en cercados de tela metálica de aproximadamente doscientos metros cuadrados de superficie y en grupos de ocho a doce individuos.

En la realización del trabajo se cronometró la duración de cada diseño en coincidencia con las distintas pautas de comportamiento del etograma total de la especie. Nos concentramos en un individuo elegido al azar mientras contamos el total del tiempo en segundos, con un cronómetro, que el sujeto estaba ocupado en cualquiera de las actividades del etograma total de la especie, a la vez que determinamos la duración de las partes de este periodo cuando la cola estaba en cada una de las posturas que se describen a continuación. Los datos se iban grabando en magnetofón, así como la clase de individuo (edad y sexo) a que se referían.

Los datos se obtuvieron, en el rebaño  $R_1$ , durante el otoño de 1977, con un tiempo total de 14.913,62 segundos, siendo el número de sujetos observados doce, de los cua-

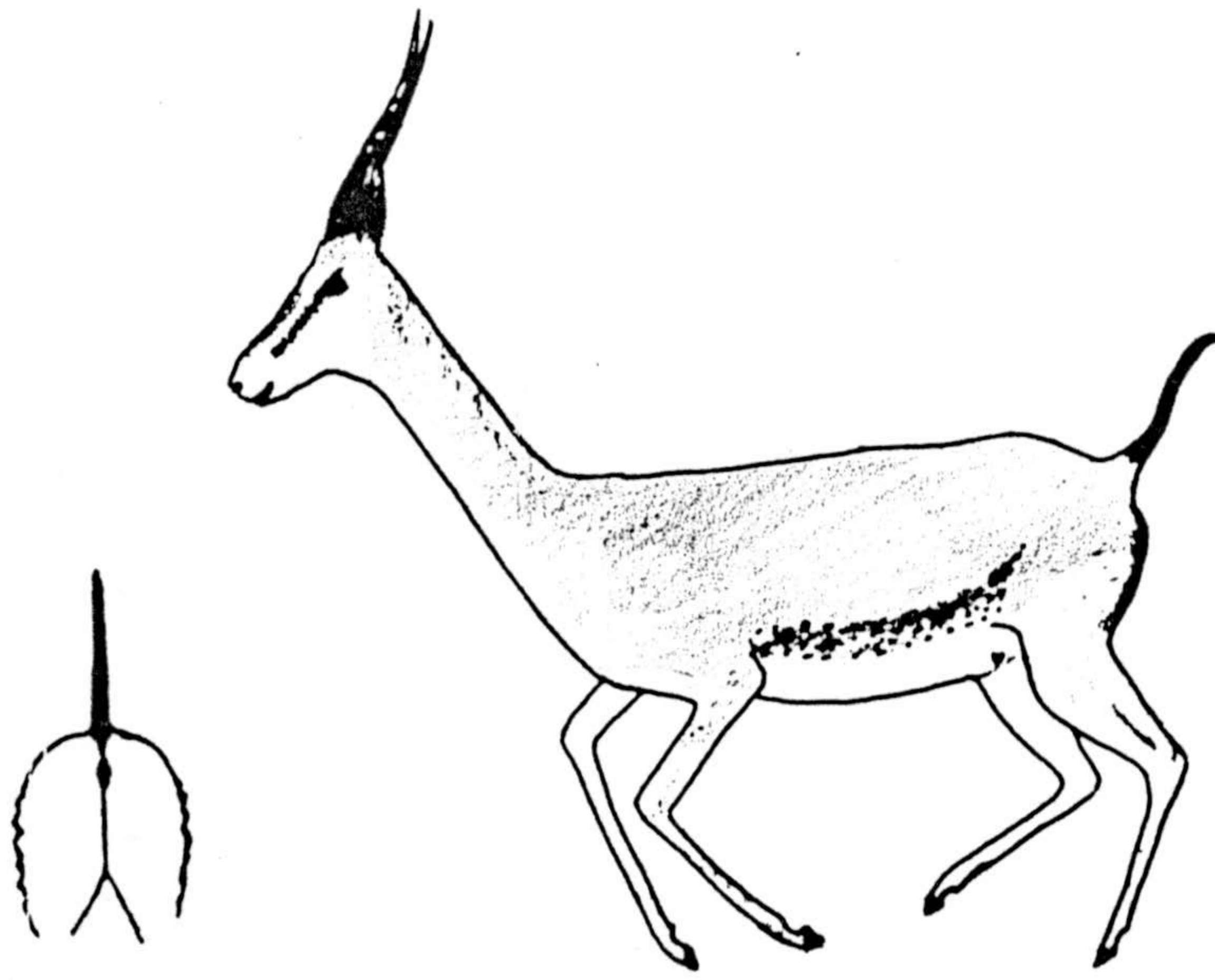
les cinco eran hembras y seis jóvenes, tres de ellos machos y tres hembras. En otoño de 1979 repetimos las observaciones para otro rebaño ( $R_2$ ) durante un tiempo total de 85.236,96 segundos repartidos de forma equivalente entre los individuos que componían el rebaño, de los cuales ocho eran hembras adultas, tres hembras jóvenes y un macho joven. En ambos rebaños había un macho adulto, al que no cronometramos por considerar de escaso valor estadístico el estudio de una clase de individuo constituída por un solo individuo.

#### Movimientos y posturas de la cola. (Fig. 44)

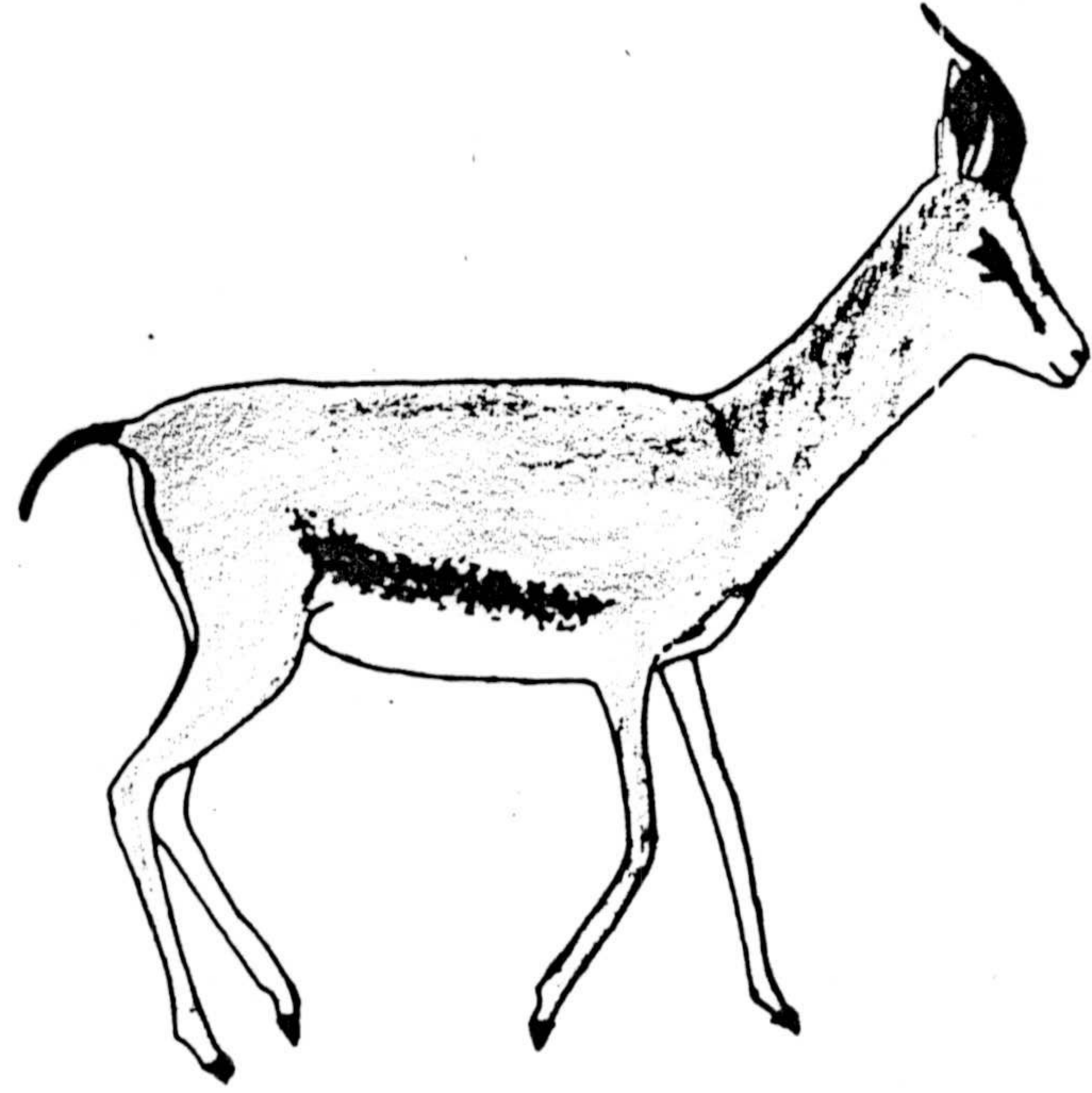
Cola colgante: la cola negra se mantiene caída y relajada hacia la mitad del escudo anal, dividiendo el fondo blanco en dos mitades.

Balanceo de cola caída: movimiento lateral y repentino de la cola, repitiéndose hacia ambos lados, dejando al descubierto el fondo blanco.

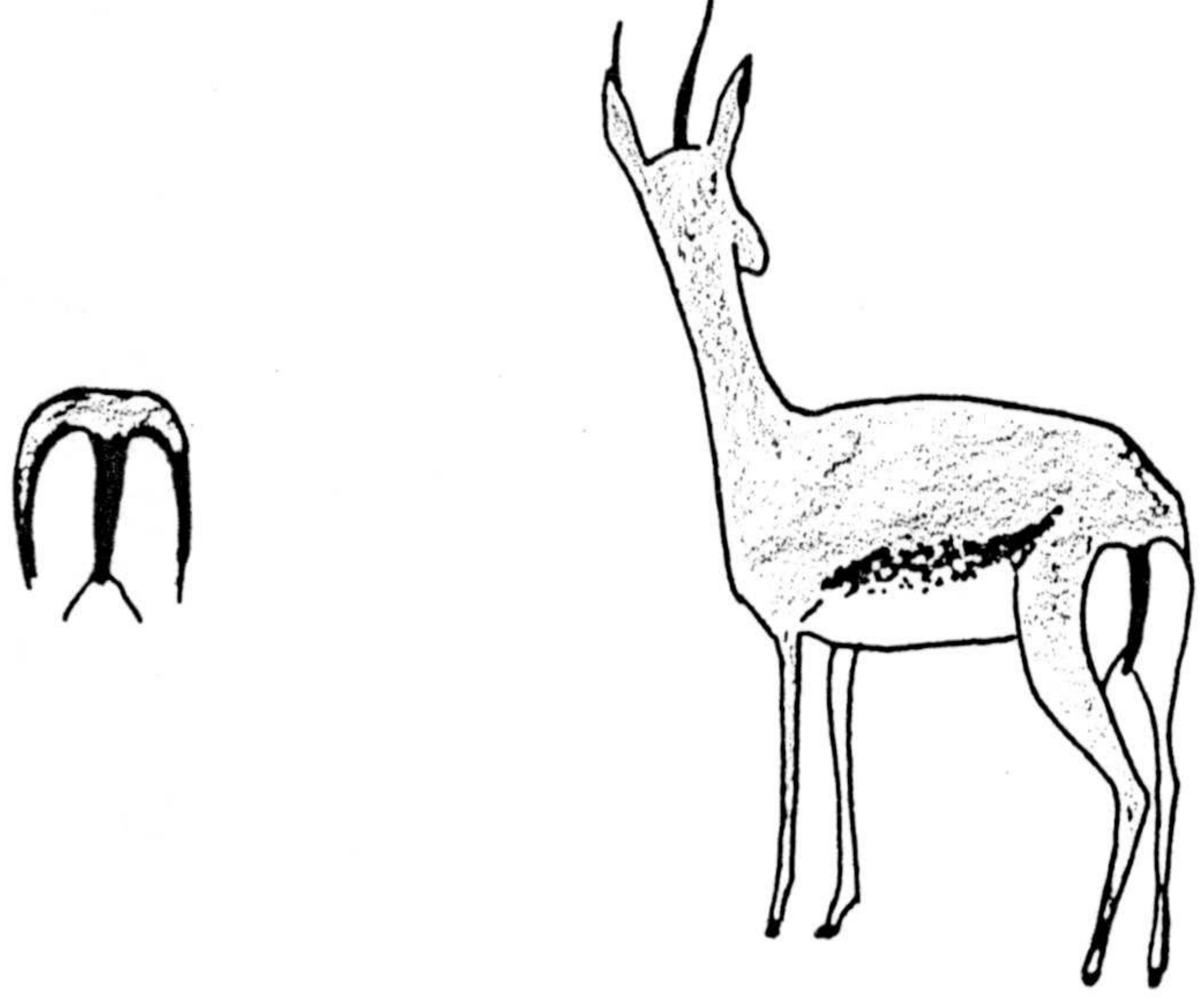
Cola horizontal con o sin balanceo: los músculos de la cola la elevan a la posición horizontal o posición cercana a la horizontal, con la mitad terminal colgante, lo que da a la cola aspecto truncado. La cola puede permanecer en esta posición o bien balancearse a uno y otro lado.



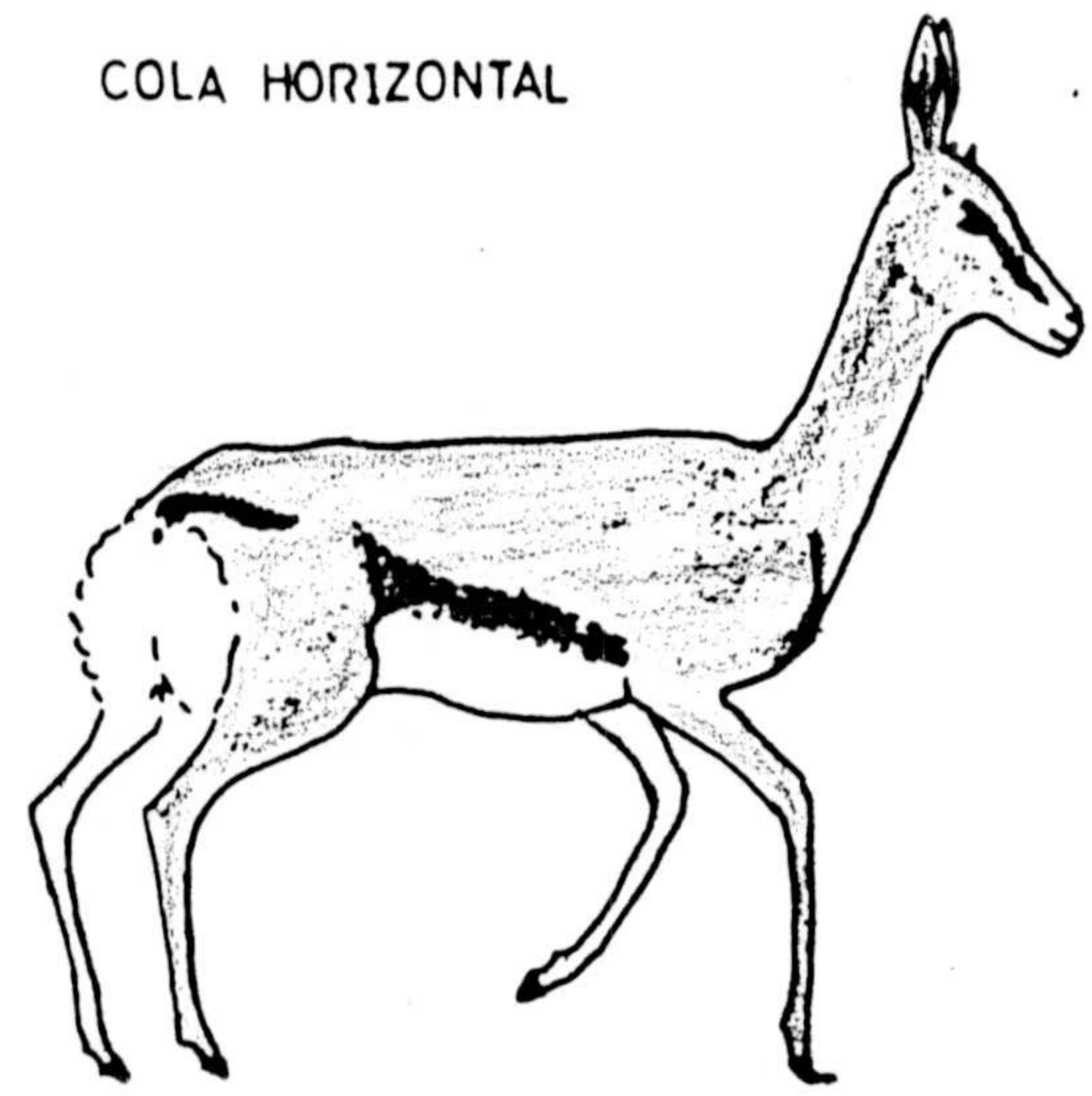
COLA ERECTA VERTICAL



COLA HORIZONTAL



COLA CAIDA Y RELAJADA



BALANCEO DE COLA HORIZONTAL

Fig. 44. Posturas de la cola

Cola erecta verticalmente con o sin balanceo: la cola se eleva a la posición vertical o próxima a la vertical. El lado negro inferior de la cola es ahora una extensión de la mancha negra que rodea al ano, quedando pues totalmente al descubierto el fondo blanco, a la vez que tiene lugar una erección de los pelos blancos del contorno, que, proyectándose hacia fuera, hacen el escudo anal aun más conspicuo. La cola puede permanecer en esta posición o balancearse repetidamente a uno y otro lado.

#### Actividades del animal.

Reposo de pie

Mirar alrededor

Pastar

Alerta

Aproximarse a objeto extraño

Olfatear suelo

Olfatear suelo paseando

Raspar suelo con pata delantera

Olfatear a congénere

Lamer a congénere

Acariciar con cabeza a congénere

Ventear

Olfatear zona genital

Montar

Dirigir cuernos

Golpear con cuernos en cuerpo de congénere

Empujar cuernos

Frotar con cuernos

Olfatear a hijo

Lamer a hijo

Marcar el paso

Marcha contoneada

Trotar

Galopar

Salto con patas rígidas

## RESULTADOS

### Rebaño R<sub>1</sub>

En las situaciones de mayor calma y en las sexuales, el porcentaje de cola caída y relajada es superior al de balanceo de cola colgante, tanto para jóvenes como para hembras adultas. La relación social con tendencia a la agresión y la agresión misma en los individuos jóvenes observados, el porcentaje de balanceo de cola colgante es superior que el de cola caída y relajada. La agresión en las hembras adultas conserva el porcentaje de cola caída y relajada por encima del de balanceo de cola, habiendo, no obstante, aumentado considerablemente este último. La exploración lleva a aumentar marcadamente el porcentaje de balanceo de cola colgante, apareciendo el diseño de cola horizontal con o sin balanceo.

Observando comparativamente a hembras adultas y a jóvenes, vemos que las hembras conservan mayor proporción de cola caída y relajada, manifestándose de esta forma su mayor tranquilidad.

En situaciones de peligro, mientras el animal se aleja del origen de la alarma, desaparece la postura de cola colgante y aumentando considerablemente el balanceo



<u>Pautas</u>	<u>Posturas de la cola</u>					<u>Tiempo (seg.)</u>
	<u>CC</u>	<u>BC</u>	<u>BCH</u>	<u>CH</u>	<u>CV</u>	
Reposo de pie	78,0	22,0	0,0	0,0	0,0	57,44
Mirar alrededor	74,5	25,5	0,0	0,0	0,0	2.511,82
Alerta	73,0	27,0	0,0	0,0	0,0	687,59
Pastar	54,5	45,5	0,0	0,0	0,0	982,83
Lamer a congé- nere	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	14,31
Montar	62,3	37,7	0,0	0,0	0,0	7,45
Olfatear a congénere	62,0	38,0	0,0	0,0	0,0	226,16
Dirigir cuer- nos	54,2	45,8	0,0	0,0	0,0	8,84
Golpear con cuernos	52,2	47,8	0,0	0,0	0,0	12,16
Olfatear sue- lo	47,8	47,5	2,2	2,5	0,0	782,07
Pasear	13,0	63,0	18,5	5,5	0,0	1.117,88
Olfatear sue- lo paseando	10,0	68,5	21,5	0,0	0,0	98,24
Aproximarse a objeto extraño	0,0	59,6	40,4	0,0	0,0	23,89
Marcar el paso	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	29,12
Trotar	0,0	0,0	35,5	64,5	0,0	73,26
Galopar	0,0	0,0	0,0	81,3	18,7	13,30

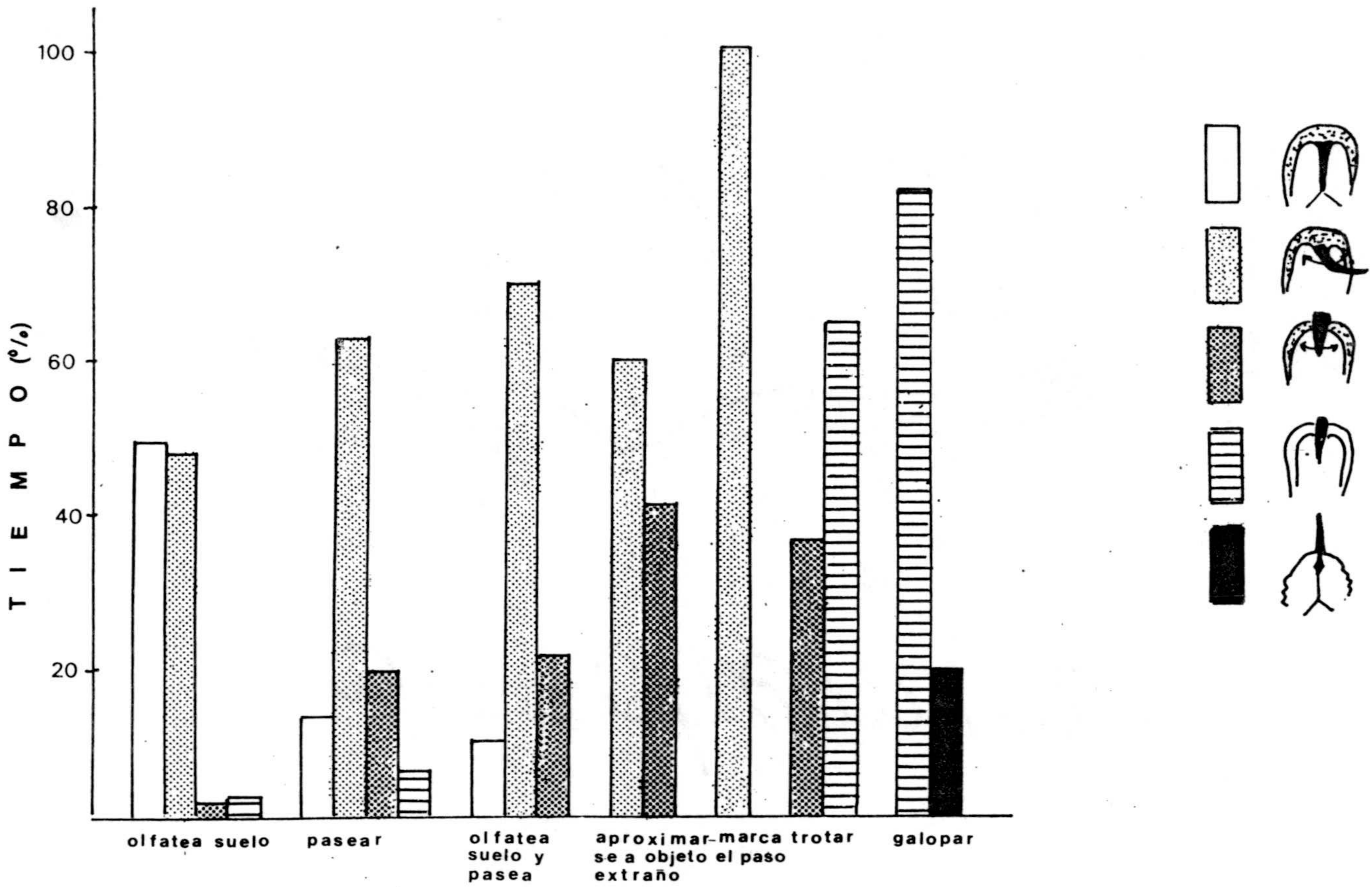




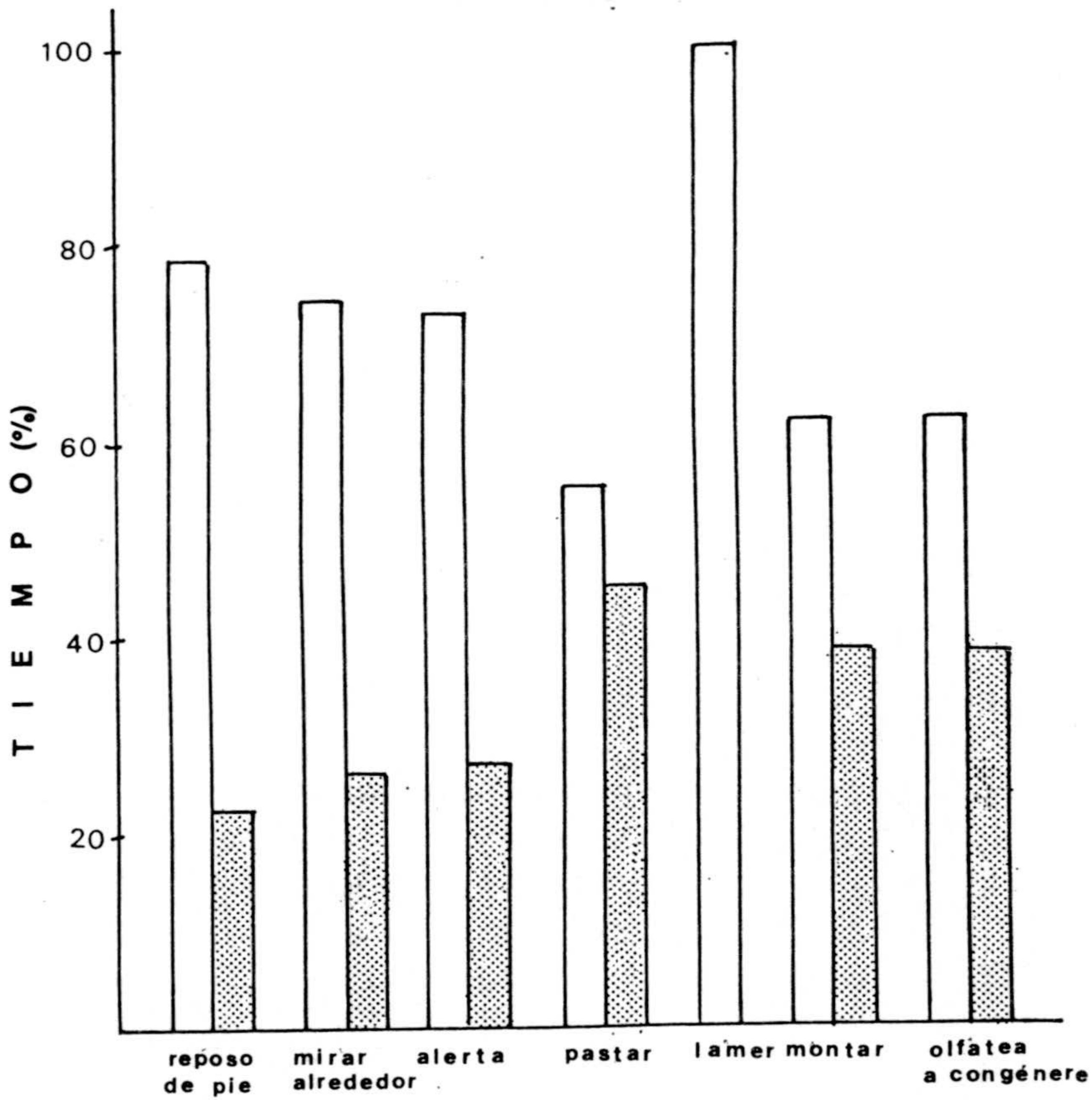
<u>Pautas</u>	<u>Posturas de la cola</u>					<u>Tiempo (seg.)</u>
	<u>CC</u>	<u>BC</u>	<u>BCH</u>	<u>CH</u>	<u>CV</u>	
Reposo de pie	72,9	27,1	0,0	0,0	0,0	38,68
Mirar alrededor	62,0	37,0	0,0	0,0	0,0	2.157,66
Alerta	73,5	26,5	0,0	0,0	0,0	935,18
Pastar	55,2	44,8	0,0	0,0	0,0	1.658,15
Ventear	79,7	20,3	0,0	0,0	0,0	12,99
Olfatear zona genital	59,7	40,3	0,0	0,0	0,0	28,35
Montar	54,8	45,2	0,0	0,0	0,0	5,27
Dirigir cuernos	51,2	48,8	0,0	0,0	0,0	30,79
Olfatear a congénere	44,4	55,6	0,0	0,0	0,0	185,22
Empujar con cuernos	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	22,67
Olfatear suelo	39,5	55,0	5,5	0,0	0,0	1.245,39
Pasear	0,0	82,8	17,2	0,0	0,0	1.547,15
Olfatear suelo paseando	0,0	73,4	26,6	0,0	0,0	128,96
Aproximarse a objeto extraño	19,3	51,8	28,9	0,0	0,0	71,20
Marcar el paso	0,0	10,2	89,8	0,0	0,0	122,59
Trotar	0,0	3,6	82,0	14,4	0,0	71,20
Galopar	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	5,81



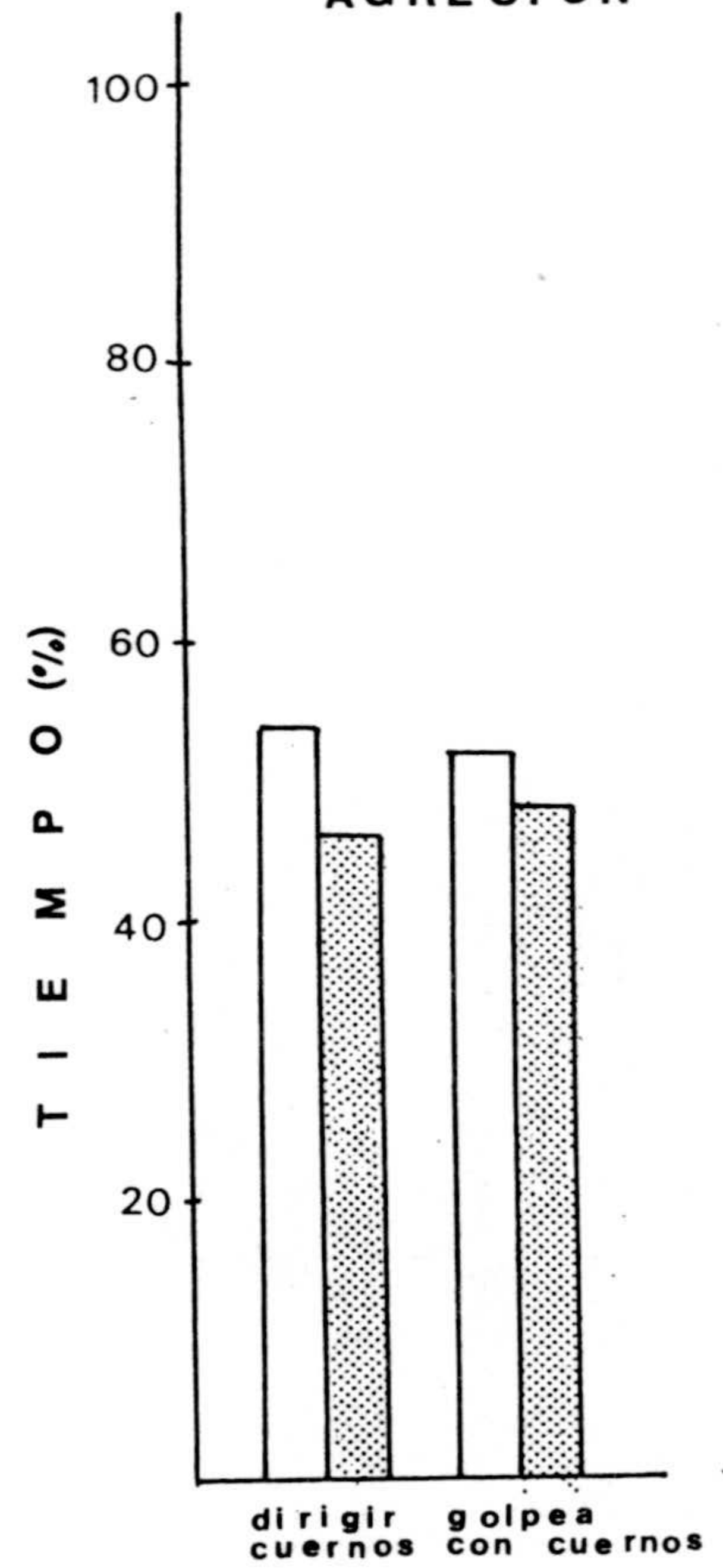
### EXPLORACIÓN Y PELIGRO



### TRANQUILIDAD

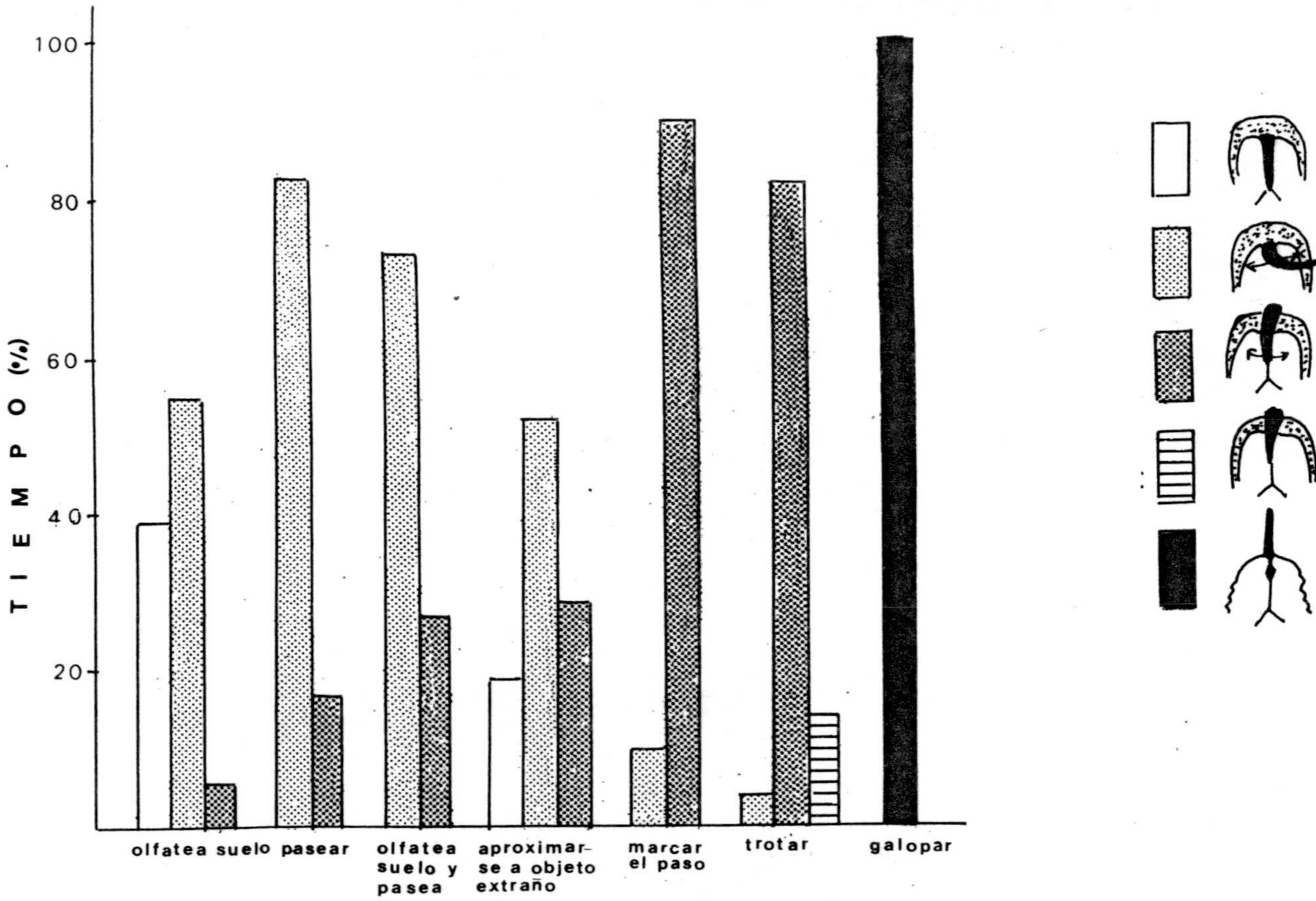


### AGRESIÓN

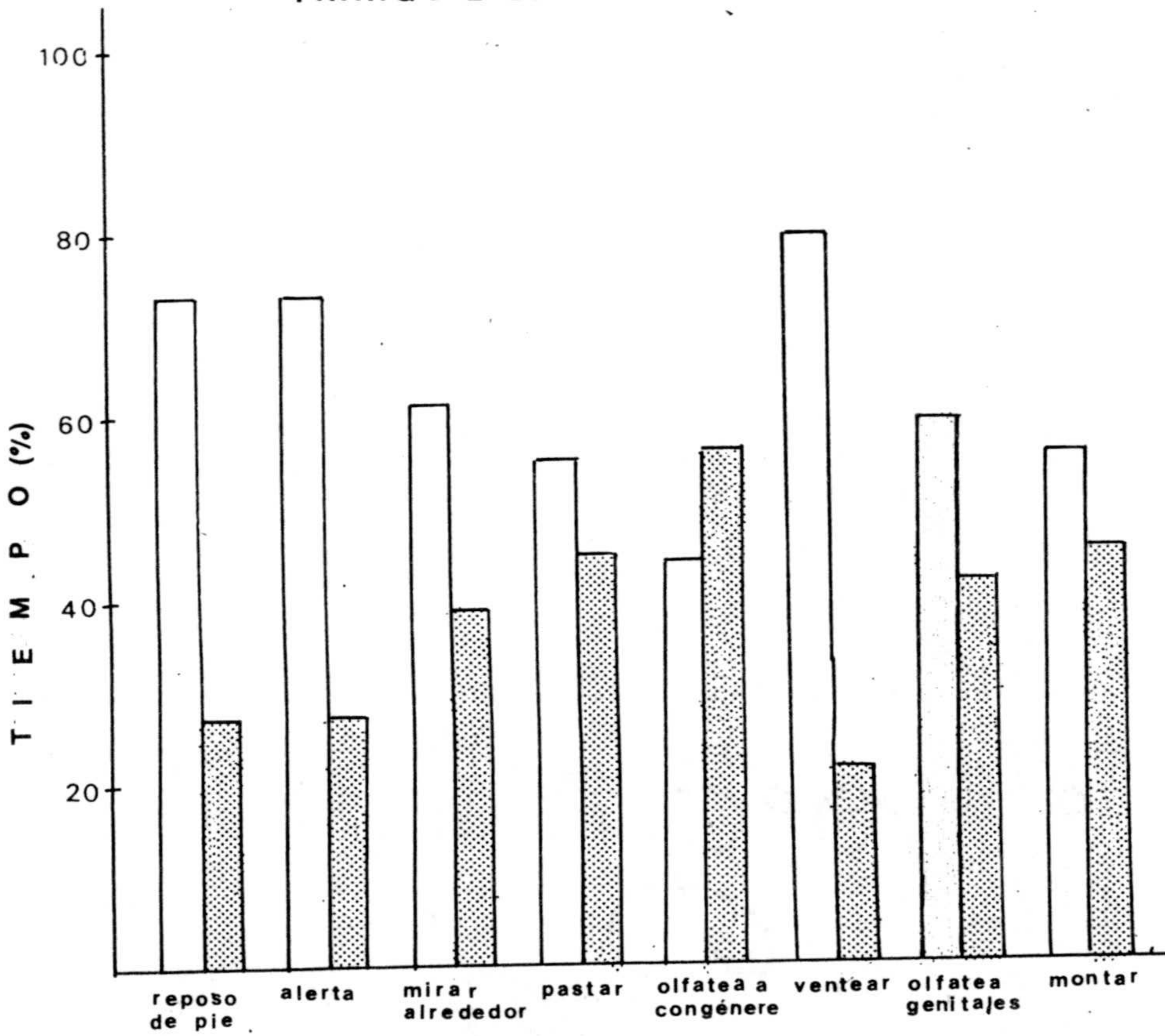


Handwritten notes or scribbles, possibly including the number '19' at the top.

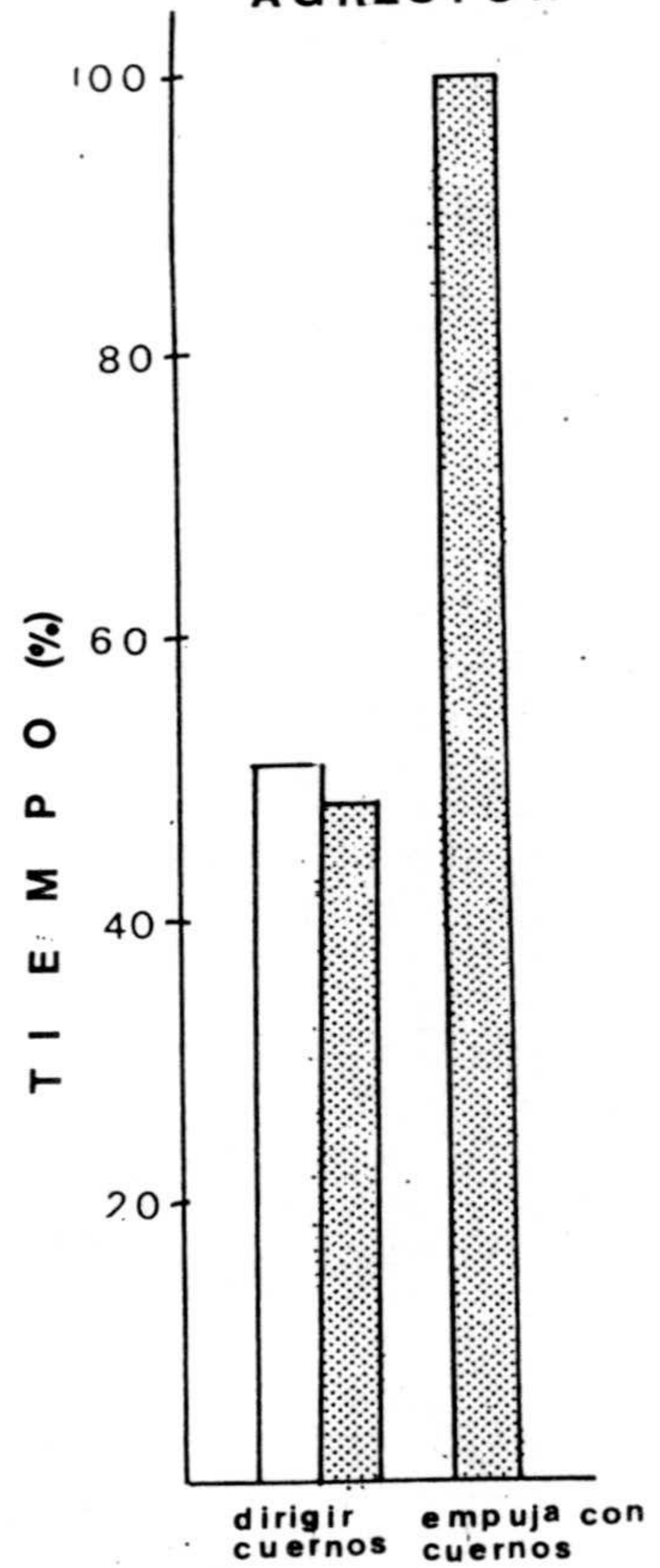
### EXPLORACIÓN Y PELIGRO



### TRANQUILIDAD Y SEXUAL



### AGRESIÓN



de cola, tanto en posición horizontal como colgante. Apareciendo en el peligro extremo la posición de cola erecta verticalmente. Los jóvenes, más nerviosos que las hembras adultas presentan mayores porcentajes de balanceo de cola horizontal y de cola erecta. La proporción de cola erecta aparece solamente en situaciones de máximo peligro, ( vease tabla 34 y 35; Fig. 45 y 46.)

### Rebaño R<sub>2</sub>

Los resultados que obtuvimos para este rebaño fueron similares a los encontrados en el R<sub>1</sub>. En las situaciones de mayor calma, el porcentaje de cola caída y relajada fué superior al de balanceo de cola colgante, tanto para jóvenes como para hembras adultas, sin embargo a diferencia del rebaño R<sub>1</sub>, en los jóvenes el porcentaje de balanceo de cola caída es menor que en hembras. En las situaciones tendentes a la agresión o en la propia agresión, tiende a aumentar considerablemente el porcentaje de balanceo de cola caída, apareciendo la postura balanceo de cola horizontal en la pauta frotar con cuernos, realizada por las hembras, en las que el porcentaje de balanceo de cola caída supera al de cola colgante, ocurriendo lo contrario en jóvenes.

Cuando el grado de excitación aumenta en el rebaño, como ocurre durante la exploración, el porcentaje de ba





<u>Pautas</u>	<u>Posturas de la cola</u>						<u>Tiempo (seg.)</u>
	<u>CC</u>	<u>BC</u>	<u>BCH</u>	<u>CH</u>	<u>CV</u>	<u>BCV</u>	
Reposo de pie	37,7	62,3	0,0	0,0	0,0	0,0	353,00
Mirar alrededor	84,0	16,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16.842,08
Alerta	94,2	5,8	0,0	0,0	0,0	0,0	4.801,70
Pastar	81,9	18,1	0,0	0,0	0,0	0,0	17.072,87
Lamer a congénere	90,1	9,9	0,0	0,0	0,0	0,0	81,00
Olfatear a congénere	82,5	17,5	0,0	0,0	0,0	0,0	603.50
Lamer a hijo	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,00
Olfatear a hijo	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,00
Ventear	77,5	22,5	0,0	0,0	0,0	0,0	55,50
Dirigir cuernos	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26,00
Golpear con cuernos	21,0	79,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,00
Frotar cuernos	52,8	43,1	4,1	0,0	0,0	0,0	73,80
Olfatear suelo	63,8	36,2	0,0	0,0	0,0	0,0	14.777,67
Pasear	3,9	69,3	15,8	0,0	0,0	11,0	6.770,34
Olfatear suelo paseando	5,4	90,6	4,0	0,0	0,0	0,0	1.251,00
Raspar suelo	79,2	20,8	0,0	0,0	0,0	0,0	84,00
Acariciar a congénere	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,00

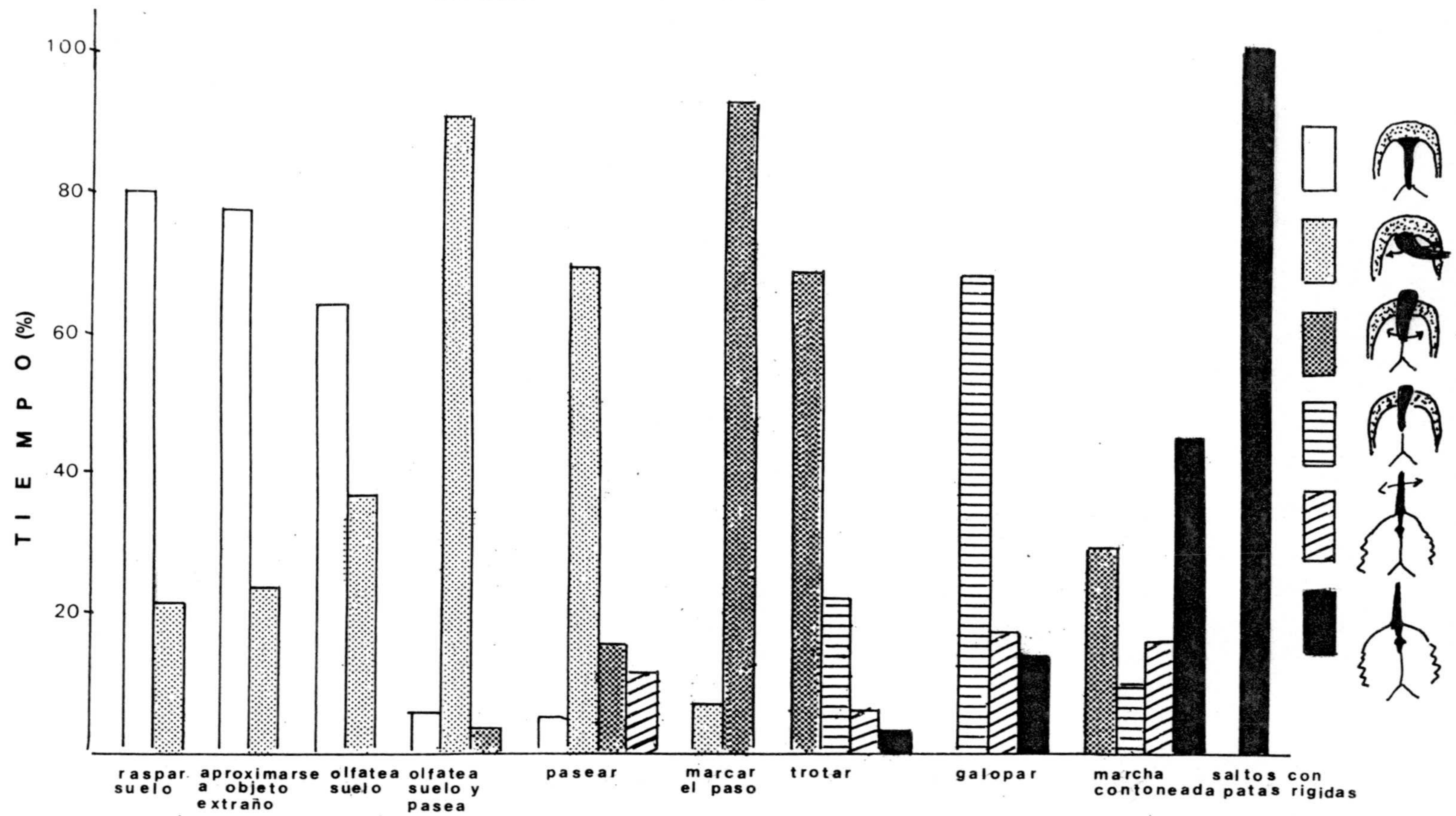
<u>Pautas</u>	<u>Posturas de la cola</u>						<u>Tiempo</u> (seg.)
	<u>CC</u>	<u>BC</u>	<u>BCH</u>	<u>CH</u>	<u>CV</u>	<u>BCV</u>	
Aproximarse a objeto extra.	76,7	23,3	0,0	0,0	0,0	0,0	30,00
Trotar	0,0	0,0	68,5	22,2	3,1	6,2	290,00
Galopar	0,0	0,0	0,0	68,6	13,7	17,7	51,00
Marcar el paso	0,0	6,6	93,4	0,0	0,0	0,0	339,00
Marcha contoneada	0,0	0,0	29,0	9,7	45,2	16,1	31,00
Salto con patas rígi.	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	3,50



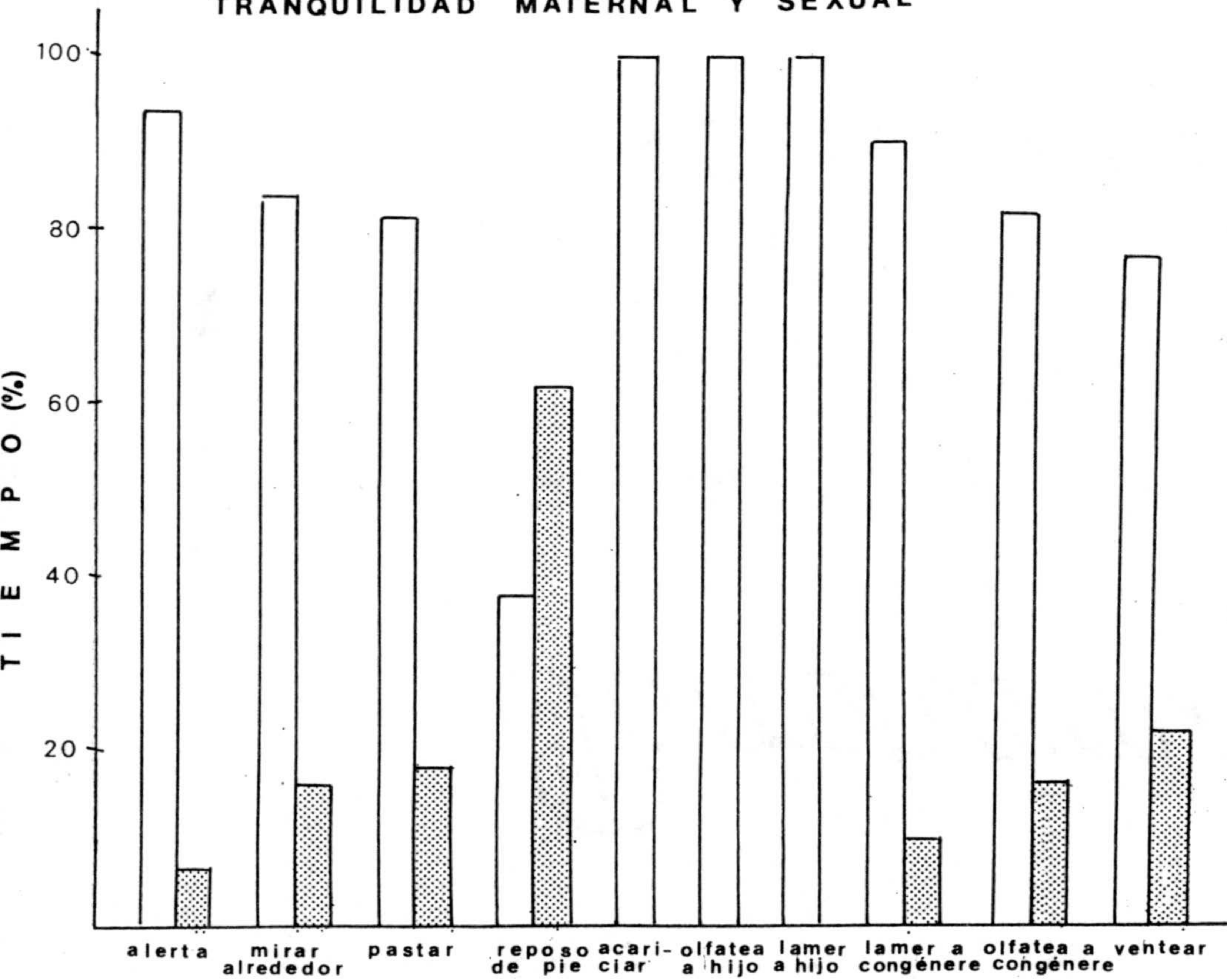
<u>Pautas</u>	<u>Posturas de la cola</u>					<u>Tiempo (seg.)</u>
	<u>CC</u>	<u>BC</u>	<u>BCH</u>	<u>CH</u>	<u>CV</u>	
Reposo de pie	91,7	8,3	0,0	0,0	0,0	72,00
Mirar alrededor	86,8	13,2	0,0	0,0	0,0	6.131,00
Alerta	90,1	9,9	0,0	0,0	0,0	2.984,50
Pastar	89,3	10,7	0,0	0,0	0,0	5.141,00
Acariciar a congénere	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,00
Lamer a congénere	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	30,00
Olfatear a congénere	88,5	10,4	0,0	1,1	0,0	471,50
Dirigir cuernos	73,3	26,7	0,0	0,0	0,0	15,00
Olfatear suelo	63,9	34,2	0,0	1,9	0,0	2.886,00
Pasear	11,0	67,5	21,5	0,0	0,0	3.261,00
Olfatear suelo paseando	5,3	94,7	0,0	0,0	0,0	94,50
Raspar suelo	39,4	60,6	0,0	0,0	0,0	87,50
Aproximarse a objeto extraño	46,7	19,5	33,8	0,0	0,0	38,50
Trotar	0,0	0,0	30,5	59,0	10,5	180,00
Galopar	0,0	0,0	0,0	51,4	48,6	35,00
Marcar el paso	0,0	23,7	69,9	6,4	0,0	109,50
Marcha contoneada	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	3,00
Saltos con patas rígidas	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	100,00



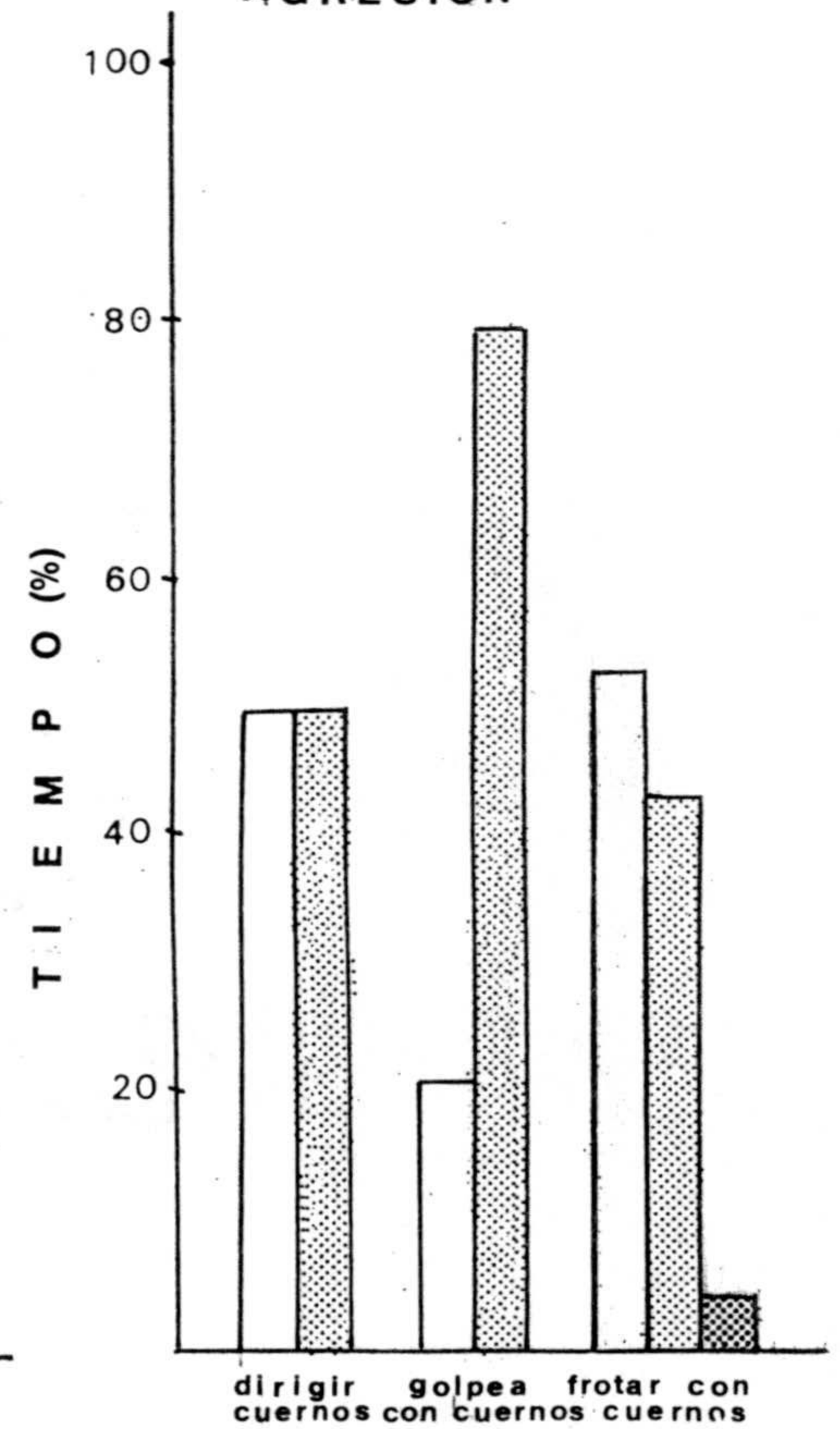
### EXPLORACIÓN Y PELIGRO



### TRANQUILIDAD MATERNAL Y SEXUAL

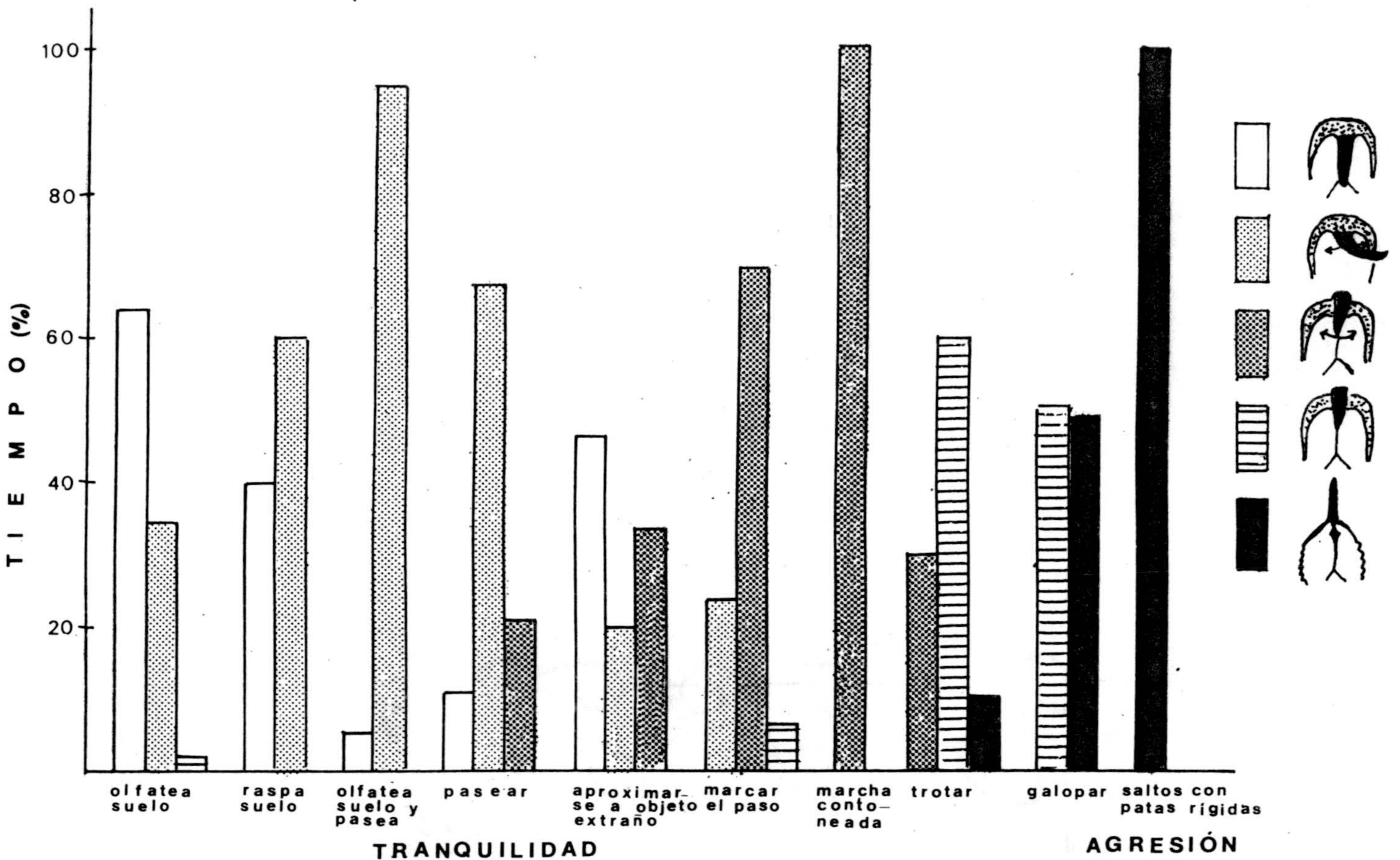


### AGRESIÓN



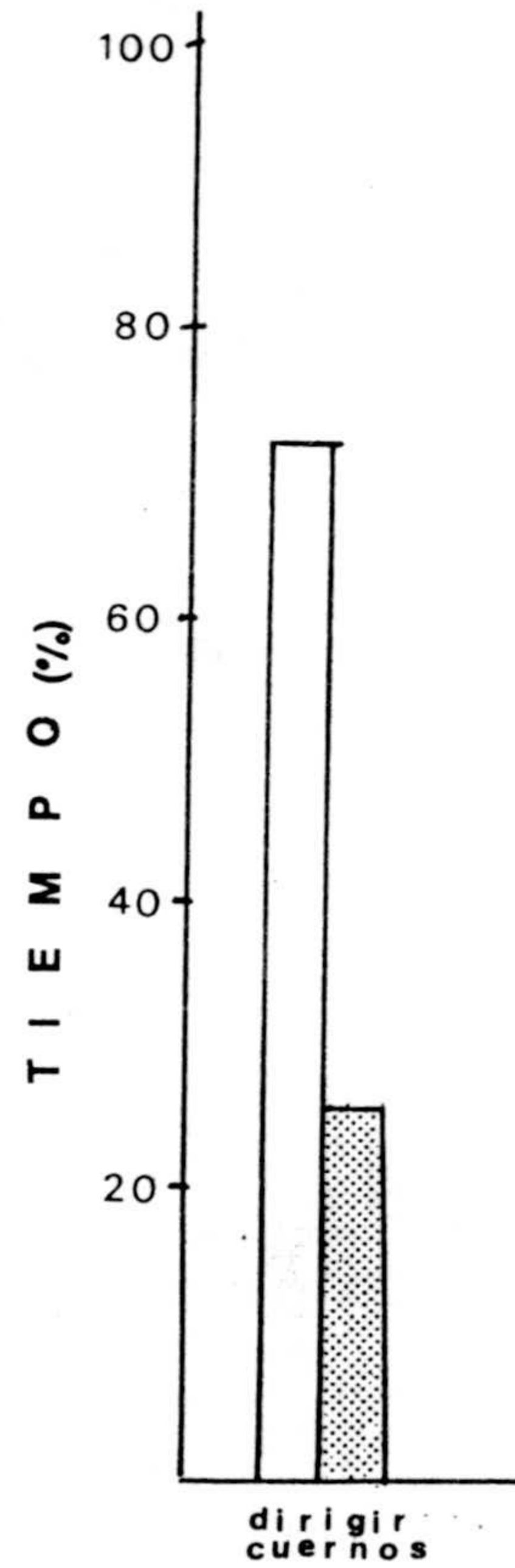
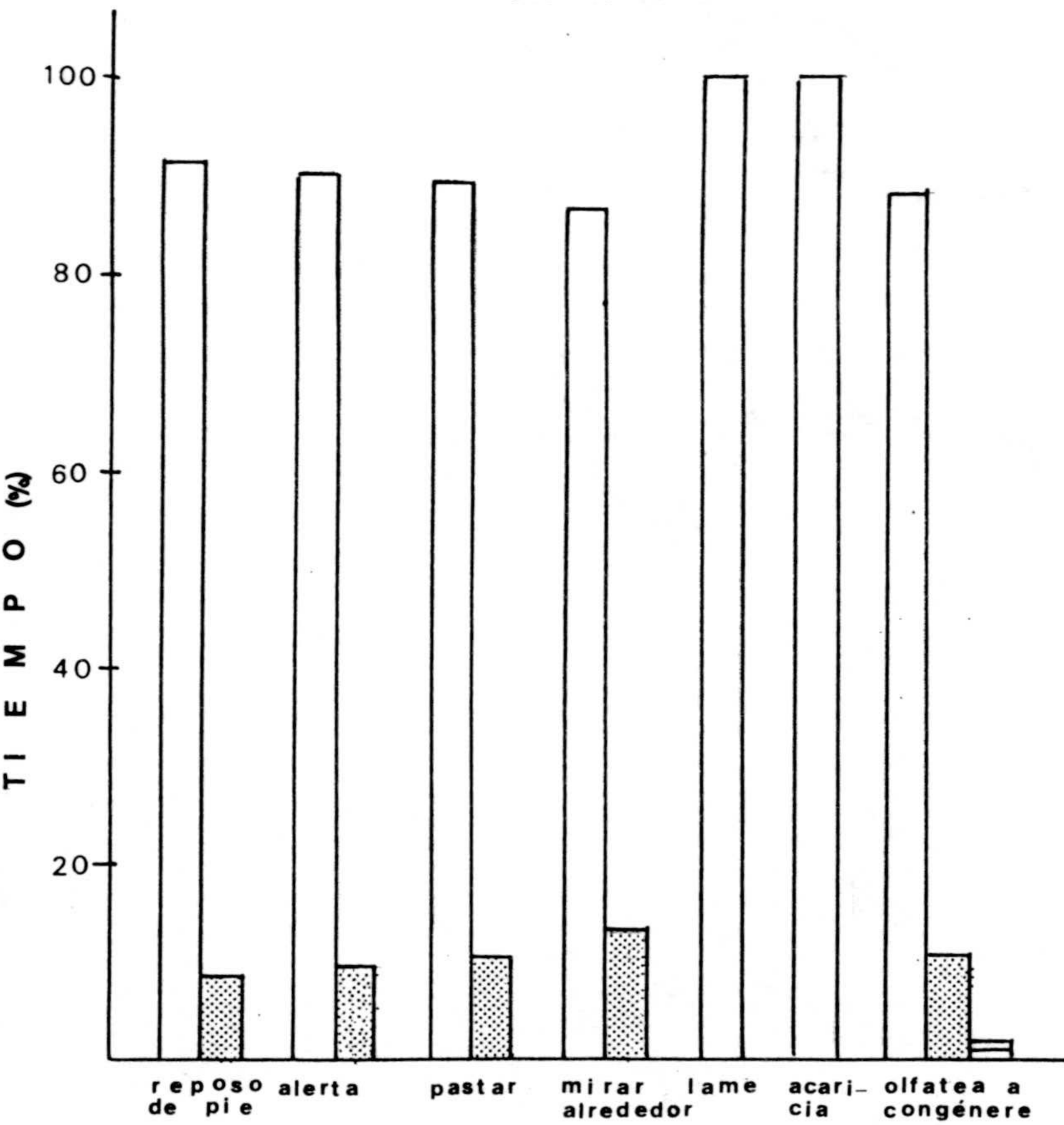


EXPLORACIÓN Y PELIGRO



TRANQUILIDAD

AGRESIÓN





lanceo de cola caída continua aumentando, apareciendo también balanceo de cola horizontal, lo que ocurre con mayor intensidad en jóvenes que en hembras.

Cuando los animales se alejan de la causa del peligro, desaparece la postura de cola caída y relajada y se manifiestan las restantes posturas de la cola, tendentes a llamar la atención sobre el blanco de su escudo anal, finalizando con la erección de los pelos blancos en la posición de cola erecta verticalmente con o sin balanceo en las situaciones de máximo peligro. En este rebaño los jóvenes no muestran mayor tendencia que las hembras adultas a presentar la zona blanca del escudo anal, (vease tablas 36 y 37 y Fig. 47 y 48.)

## CONCLUSIONES

Una rápida visión a los histogramas de las figuras 45 a 48 pone inmediatamente en evidencia una escala de uso gradual del escudo anal. Así: en las situaciones de ausencia de peligro o de relación social más amigable, de interacciones madre-hijo o de lamerse entre congéneres o bien de reposar de pie, los animales mantienen la cola caída, primera etapa de la secuencia temporal de las posturas.

Una situación de mayor actividad o alerta o de relación social no ya amigable, aunque tampoco agresiva, se manifiesta por la siguiente etapa: balanceo de cola caída.

Un paso siguiente, con mayor incidencia de balanceo de cola caída y elevación de cola a la posición horizonal se da en situaciones de actividad agresiva, mayor actividad general o dirigida hacia el suelo (olfatear y raspar suelo).

Finalmente y ganando mucho la constancia de la relación, se da la elevación de la cola a la vertical en situaciones de alarma, con mayor incidencia de la última etapa cuanto más inminente es el peligro.

Estos resultados encajan hasta cierto punto en las observaciones de otros autores sobre otras especies de

ungulados; así, Kiley-Worthington (1976,1978) relaciona el incremento en la movilidad de la cola con la actividad locomotora, del mismo modo que nuestras gacelas recorrían las gamas del escudo anal desde el reposo a pie al pastar, a pasear y a las varias actividades de alarma que implican alto nivel de locomoción.

Un paso desde la actividad social amigable a la agresiva conlleva también un paso de cola relajada al balanceo de cola caída, lo que podría en parte relacionarse con lo expuesto por Kiley-Worthington (1976, 1978) en relación con mayor estado de frustración mientras que aumenta la movilidad de la cola.

Una semejanza entre posición vertical de la cola y peligro extremo se da en nuestras gacelas y en el gamo (Alvarez et al. 1976). Al darse la misma situación en estos dos representantes de familias distintas de Artiodactyla y además en otros muchos ungulados (tragelafinos, Walther 1964; gacelas de Grant y de Thomson, Estes 1967; impala, cudu mayor y menor, Leuthold 1977; gerenuc, Leuthold 1978), todo ello nos hace pensar en una gran generalización del fenómeno.

Estamos, a mi parecer, en presencia de un fenómeno relativamente fácil de interpretar: la elevación de la cola va ligada a un aumento del grado de excitación general, que puede manifestarse alertándose, agrediendo o

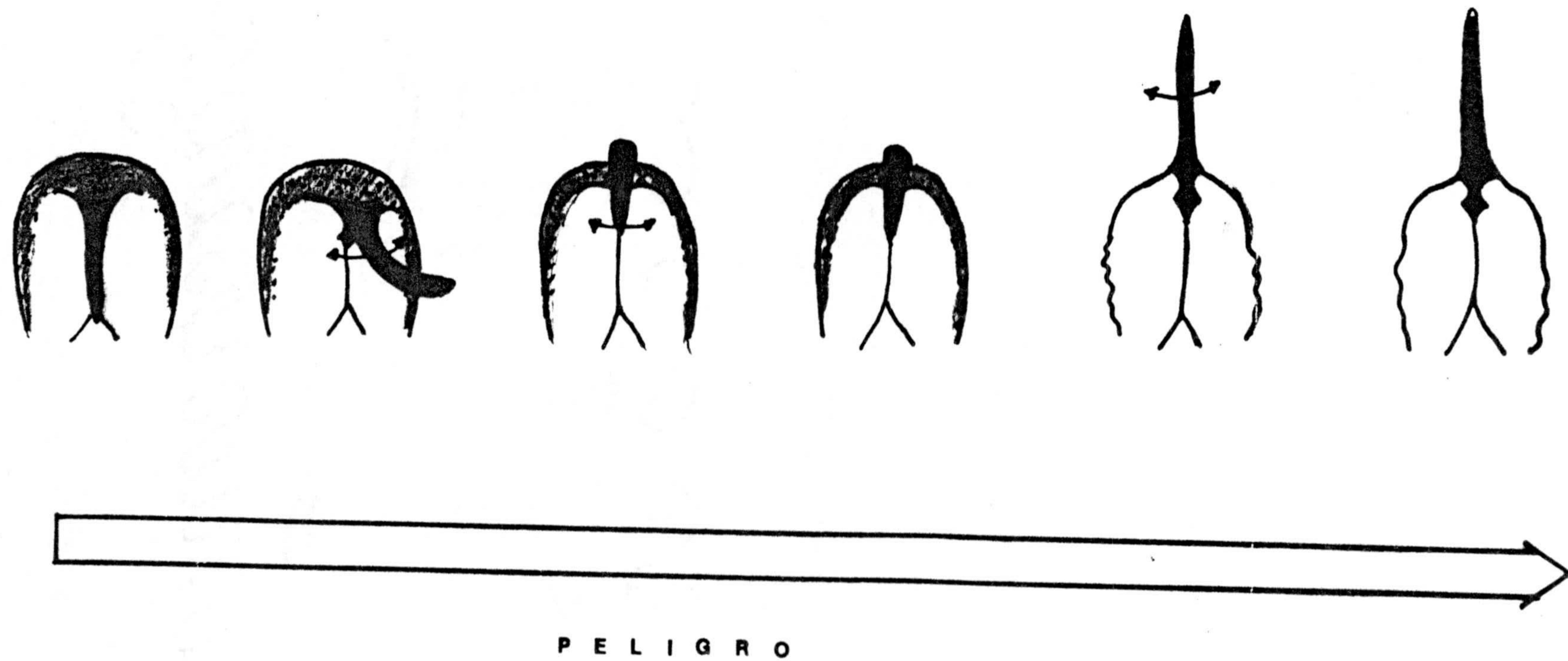


Fig. 49. Diferentes diseños del escudo anal en respuesta a un gradiente de peligro

alarmándose, pero principalmente y más sintéticamente, aumentando la actividad general.

La integración nerviosa de los estímulos externos (sociales o externos) funciona al parecer unificando las respuestas y a todos ellos, probablemente a través de intermedios hormonales, se responde aumentando el nivel de locomoción, lo que ecológicamente equivale en parte a disminuir el peligro, bien procedente de un predador o de un coespecífico.

La única posible explicación al origen evolutivo de la señal es que pasara a desempeñar función comunicativa hacia los miembros de grupos sociales con alta consanguiinidad (es decir, grupos cerrados de madres e hijos) y a través de selección de parentesco, con tal de que al tiempo que se seleccionaba el display lo hacía también la reacción automática (comunicación) al mismo por parte de los parientes.

En este sentido, la evolución de la señal debería haber seguido el mismo camino que otros procesos de cooperación intragrupo.

RITMO DE ACTIVIDAD

	<u>Pag.</u>
Introducción .....	378
Material y Métodos .....	388
Resultados .....	391
Conclusiones .....	427

## INTRODUCCIÓN

El problema de explicar los mecanismos que subyacen bajo el comportamiento cíclico es esencialmente el mismo tanto si el periodo es de un año o de una fracción de segundo. Uno de los primeros problemas con que nos encontramos al estudiar los ritmos es si los mecanismos que los controlan son endógenos o exógenos. Así, ciclos de reproducción anual son considerados por algunos autores como exógenos (dirigidos por estímulos externos), mientras que otros los consideran de origen endógeno (originados por el propio animal), siendo así en alguna medida espontáneos (Marshall 1960, Wolfson 1960).

Se conocen ritmos asociados con las fases de la luna y de las mareas (Naylor 1958, Brown 1959, Fingerman 1960, Hauenschild 1960, Chandrashekarán 1965) y para estos casos la misma cuestión se ha preguntado sobre la sincronización de esos ritmos, aunque la mayor parte del esfuerzo y de los avances a este respecto ha sido en el análisis de los ritmos diarios.

El comportamiento de la mayor parte de los animales reflejan el ciclo del día-noche. Esta influencia puede observarse en la actividad locomotora, alimenticia, de producción de sonidos y otras actividades.

Con el objeto de detectar el carácter endógeno o exógeno

de los ritmos se ha mantenido a los animales en condiciones constantes y se ha observado que el ritmo persiste por al menos varios ciclos. Así, experimentos de traslados sugieren que algunos ritmos circardianos pueden persistir por varios ciclos fuera de fase con el tiempo local. Ejemplo, Renner (1957) demostró la independencia del ritmo circardiano respecto al tiempo local, al trasladar abejas de París a Nueva York en condiciones constantes de luz y temperatura. Por tres días consecutivos fueron a comer al mismo sitio vacío y a la misma hora a que lo hacían en París. El experimento repetido de Nueva York a California, a cielo abierto, dió idénticos resultados.

Tales experimentos demuestran la existencia de elementos endógenos y de arrastre gradual del ritmo circardiano cuando los animales son situados fuera de fase con el ciclo día-noche.

Por otra parte, diferencias individuales en ritmos circardianos bajo condiciones similares también indican la existencia de un componente endógeno (Marler y Hamilton 1966).

Algunos ritmos, tales como actividad locomotora en mamíferos y aves, y cambios de color en cangrejos, persisten por años y meses en condiciones constantes, mientras que otros ritmos desaparecen en pocos días, dependiendo la persistencia de la especie estudiada, de las condiciones impuestas y de la tenacidad individual (Palmer 1976). Los ritmos obser-



vados en condiciones constantes son raramente de 24 horas exactas, en general hay una ligera desviación, por lo que se les llamó circardianos o nictemerales.

Brown (1959, 1960, 1976) ha apuntado por otra parte que otras características ambientales diferentes a temperatura y luz y variables a lo largo del día (tales como humedad y radiación cósmica) pueden ser causa exógena de los ritmos y no fueron controladas en estos experimentos.

De igual forma, variaciones en parámetros físicos asociados a los terremotos han sido considerados como un estímulo potencial para la alteración del comportamiento animal, tales como presión del aire, gravedad, elevación e inclinación, transmisión de sonidos, campo electromagnético, condiciones electrostáticas, nivel del agua y emisión de gases (Evernden 1976). Como consecuencia se plantea la posibilidad de utilizar los animales para predecir los terremotos, tal es el trabajo de Kenapy y Enright (1980).

La cuestión de la endogeneidad de los ritmos circardianos es un tema de controversia (Aschoof 1960, 1963; Brown 1960, Pittendrigh 1960). Los desacuerdos se deben principalmente a las dificultades del experimento y parcialmente porque la completa evidencia de endogeneidad es imposible (Brown 1960), ya que no se pueden controlar todos los factores externos y siempre quedaría la duda de que el factor que no se controló es el responsable del ritmo.

Muchos investigadores están de acuerdo en que al menos dos sistemas están actuando diferentemente en algún grado. Uno de ellos es más estrictamente endógeno y el otro es más bien una respuesta a estímulos externos. El comportamiento completo de los animales es resultado de interacciones entre los dos (Marler y Hamilton 1966).

La fase del ritmo no está restringida necesariamente a un tiempo particular del día en una zona geográfica determinada, así, un ratón que en el laboratorio se le han invertido las fases de luz-oscuridad, o que se le ha trasladado a la parte opuesta de la tierra, al cabo de pocos días reajusta su ritmo a las nuevas condiciones de luz oscuridad.

Con respecto a la influencia de la luz en el periodo de los ritmos circardianos, Aschoof (1960) establece una regla ("regla de Aschoof"), en la que dice que animales diurnos (aves, lagartos, etc.) reaccionan a un incremento en la intensidad de la luz con un decrecimiento en la longitud del periodo. Mientras que animales nocturnos (ratón de campo americano, arañas voladoras y ratón casero) muestran un incremento en la longitud del periodo del ritmo circardiano cuando hay un incremento en la intensidad de la luz.

Por otra parte, la luz continua parece inhibir el ritmo circardiano de animales nocturnos mientras que lo facilita en animales diurnos. Mientras que en general, temperaturas cálidas facilitan el ritmo circardiano de animales poiqui-

lotermos y el frío lo inhibe.

Frijo y calor juega un papel similar a la luz y oscuridad en la sincronización del ritmo circadiano.

En conclusión, luz y temperatura bajo condiciones constantes tienen efectos inhibitorios o facilitadores en la amplitud de los ritmos circadianos y pueden tener efectos definidos en la longitud del periodo. Con la luz el signo de un cambio depende de si el animal es nocturno o diurno.

Los animales homeotermos responden particularmente a ciclos de 24 horas de luz-oscuridad, mientras que poiquilotermos, tales como lagartos e insectos, responden a cambios de temperatura tanto como de luz (Harker 1964).

Adiestramiento (entrainment) del ritmo circadiano es definido como la repetición periódica de luz-oscuridad o de un ciclo de temperatura, o más raramente de otro estímulo periódicamente repetido que llega a estar en fase con el ritmo adiestrado (Bruce 1960). Apunta hacia la naturaleza endógena del ritmo el que éste revierta a un periodo de 24 horas una vez finalizado el adiestramiento a días de longitud artificial. Además, es difícil adiestrar a los animales a ciclos menores de 16 horas (Harker 1964). Así, Tribukai (1956) somete a ratones domésticos a ciclos de luz-oscuridad de 16 a 29 horas al día de duración con mitad de luz y mitad de oscuridad, y encuentra que puede adiestrarlos sólo a días de 21 a 27 horas de duración. En contraste

con estos resultados, Kavanau (1962 a, b) ha adiestrado al ratón de campo americano a ciclos de alimento y de bebida de 16 horas (8 horas de luz y 8 horas de oscuridad) usando transiciones crepusculares artificiales mejor que un simple control de encendido y apagado de luz.

Cuando a un animal le es impuesto un ciclo de 24 horas compuesto de una serie de periodos de luz-oscuridad, a menudo mantendrá ritmos de 24 horas como respuesta a ciertos ciclos. Así, días de 6 horas (2 horas de luz y 4 horas de oscuridad) estimulan a los hamsters a responder cada cuatro ciclos (Marler y Hamilton 1966); este fenómeno es llamado "fenómeno de multiplicación", y demuestra de nuevo la predisposición a responder a estímulos con un periodo de longitud alrededor de 24 horas.

La forma en que los ritmos circardianos de actividad nos son presentados a menudo, nos dan sólo una ligera idea de la actividad en un momento determinado, sin embargo, si la representación se hace a una escala más fina, es decir, a intervalos más cortos en el tiempo, entonces podemos observar muchos pequeños periodos de actividad en el curso del día (Marler y Hamilton 1966). En efecto hay otro ciclo más corto en longitud dentro del mayor de 24 horas, que en roedores, por ejemplo, varía entre  $1\frac{1}{2}$  horas y 4 horas (Aschoof 1957).

El periodo medio de ciclos cortos de actividad varía de especie a especie, así, en musarañas, Crowcroft (1953) ha

encontrado una correlación entre estos periodos y el tamaño corporal, por tanto, musarañas pequeñas tienen periodos de actividad más frecuentes y cortos que las grandes.

Variaciones de este tipo nos llevan a patrones de actividad circadiana específicos de especie. Aunque miembros de la misma especie tienen generalmente los mismos patrones de actividad solapados y pueden aparecer diferencias individuales significativas (Aschoof y Honma 1959).

Hasta recientemente ha habido pocas interacciones entre ritmos biológicos y comportamiento social. Por muchos años el énfasis en cronobiología era descubrir las bases fisiológicas de los ritmos, para ello los animales eran tratados bajo aislamiento para averiguar los efectos precisos de variables tales como luz, temperatura y aún algunas drogas.

Uno de los primeros trabajos de sincronización social se debe a Halberg, Visscher y Bittner (1954), quienes observaron que ratones ciegos entran en sincronización con ratones intactos al ser colocados en jaulas adyacentes en la misma habitación. Resultados similares fueron obtenidos por Kavanau (1963) en Peromyscus maniculatus. Otros trabajos de sincronización social han sido realizados en Macaca mulatta (Rohles y Osbaldiston 1969), en el pez Leucaspius delineatus (Siegmond y Wolff 1973), en Cervus elaphus (Bützler 1974) y en cánidos (Roper y Ryon 1977). Hay pues evidencia de que ciertos individuos pueden ser responsables directos del reajuste del

ritmo de otros individuos.

Sincronización social se ha demostrado tanto en ritmos ultradianos (periodo menor de 20 horas) como en ritmos infradianos (periodo mayor de 28 horas). En el primer caso tenemos los trabajos realizados sobre Quelea quelea (Crook 1961), Passer domesticus (Watson 1970), Macaca mulatta (Yellin y Hanty 1971; Delgado-García et al. 1976). En el segundo tipo encontramos por ejemplo el caso en el que hembras de roedores sincronizan su ciclo ovulatorio de tal forma que animales en la misma habitación entran dentro de estro al mismo tiempo (McClintock 1974). Sin embargo, en humanos, las alumnas internas de un colegio tienden a sincronizar el ciclo menstrual con el de sus mejores amigas más que con el de sus compañeras de habitación (McClintock 1971).

Por otra parte, recientes estudios han investigado las implicaciones sociales de la desincronización. Así, Crowcroft y Rower (1963) y Crowcroft (1966) observan que ratones caseros subordinados evitan contacto con animales más dominantes, siendo activos a diferentes horas de la noche. Resultados similares han sido obtenidos en humanos (Poppe 1968), en lagartos y en ratas (Regal y Connolly 1980).

Bovet (1972) demostró que el ratón de campo europeo (Apodemus sylvaticus) tiene periodos de sincronización social ("efecto Kavanau") y de desincronización social ("efecto Fujimoto") que corresponden, respectivamente, a tiem-

pos de bajos y altos niveles de encuentros agresivos.

Como consecuencia, Regal y Connolly (1980) dicen que un análisis de la literatura y de sus propios estudios muestra que hay un tiempo de utilización propia en el comportamiento social y en las interacciones sociales, que no está limitado a dormir y despertar, y que puede ser sistemática y cuantitativamente estudiado.

Los animales dividen su tiempo entre distintas actividades, que les permiten satisfacer sus requerimientos básicos de alimento, movimiento y descanso. La cantidad de tiempo invertido por los animales en cada actividad ("time budget") varía con los diferentes taxones (Bernstein 1976), así como con la edad, sexo y estación del año (Grubb y Jewell 1974).

Wilson (1980) arguye que el reparto del tiempo restringe las formas de organización social que una población puede adoptar, al considerar que especies minimizadoras (que minimizan la cantidad de tiempo preciso para conseguir la energía disponible) serán territoriales, encontrándose en el otro extremo las especies "maximalizadoras" de energía (consumen toda la energía disponible independientemente del coste del tiempo), que son menos propensas a gregarismo o, como mucho, se trasladan en manadas no muy organizadas.

En nuestro caso son pocos los estudios de que disponemos hasta la fecha sobre la utilización del tiempo por los gran-

des herbívoros (Boy y Ducan 1979, Turner 1979) y ninguno de ellos trata de ungulados africanos. Por otra parte son también pocos los estudios de que disponemos sobre ritmos de actividad en ungulados africanos en libertad (Walther 1973, 1978a).



## MATERIAL Y MÉTODOS

En la primavera de 1977 observamos dos rebaños de G. dorcas en cautividad ( $R_1$  y  $R_2$ ) en el Parque de Rescate de la Fauna Sahariana, en Almería, para lo que nos ayudamos de un magnetofón en el que se iban grabando cada una de las actividades que realizaba el individuo elegido previamente, de tal forma que cada clase (según edad y sexo) fuera observada en todas las horas y que todos los individuos tuviesen la misma probabilidad de ser observados.

La recogida de datos tuvo lugar desde la mitad de abril hasta finales de junio, con un tiempo total de observación de 1.800 minutos para el rebaño  $R_1$  y de 1.760 para el rebaño  $R_2$ , repartidos en periodos de 20 minutos en cada hora.

El rebaño  $R_1$  lo componían 6 hembras adultas, 2 hembras jóvenes, 3 machos jóvenes y un macho adulto. Los jóvenes estaban en edades comprendidas entre 1 a 7 meses.

El rebaño  $R_2$  estaba formado por 4 hembras adultas, 1 hembra joven, 2 machos jóvenes y un macho adulto, estando las edades de los jóvenes comprendidas entre 3 a 7 meses. También había en este rebaño un macho subadulto, cuyo comportamiento respecto a ritmos de

actividad no fue registrado, por ser el único individuo de esta clase.

Las pautas elegidas para el análisis fueron: pastar, explorar, mirar alrededor y tumbado. La pauta tumbado se registró independientemente de que el animal estuviera atento a lo que sucede en los alrededores o bien dormitara, generalmente rumiando al mismo tiempo.

Mirar alrededor consiste en observar los alrededores mientras el animal se mantiene de pie, aunque a veces el animal puede permanecer en esta postura con los ojos semicerrados, dormitando. Esta pauta puede suceder como mera transición entre otras dos actividades realizadas por el animal, en cuyo caso dura poco tiempo, o en caso de una alerta poco marcada, como por ejemplo cuando alguna persona conocida por estos individuos pasa por las inmediaciones del cercado, y finalmente, ocurre también y con mayor duración mientras la mayor parte de los individuos están tumbados, siendo en este caso cuando su duración es mayor.

Dado que ambas pautas, tumbado y mirar alrededor, aparecen en situaciones de reposo con más frecuencia que en situaciones de actividad, hemos decidido enfrentarlas en la gráfica de la Fig. 53; a las pau-

tas pastar y explorar el cercado.

La pauta pastar suponemos que debe venir condicionada, al menos en su inicio, por la hora en que se les proporciona alimento (alfalfa), generalmente entre las 7 y las 8 de la mañana (hora solar), aunque disponían de comida durante todo el día, ya que sobraba alfalfa de un día para otro, y había además pienso compuesto disponible permanentemente.

Explorar hemos denominado a un conjunto de dos pautas: pasear y olfatear suelo, que suceden generalmente juntas. Ambas tienen por objeto tanto el explorar el suelo del cercado como el aproximarse o alejarse de sus compañeros, no incluyendo en esta actividad el paseo de apareamiento realizado por el macho.

Todas estas pautas han sido descritas con anterioridad en el etograma de la especie.

En el departamento Climatológico del Aeropuerto de Almería recogimos la información sobre temperatura media, humedad relativa, precipitación y horas de sol.

## RESULTADOS

### Rebaño R<sub>1</sub>

En la tabla 38 se encuentra representado el porcentaje de frecuencia media con que se realizó cada una de las cuatro actividades elegidas para cada clase de individuo (según edad y sexo) en las distintas horas del día en que se realizaron las observaciones, junto con el número de individuos y desviación típica de la muestra, también representamos en dicha tabla el valor del  $\chi^2$  y el nivel de significación de la diferencia entre datos observados y esperados al azar para cada actividad en el conjunto de las horas analizadas. De la aplicación de este test resultó que las distintas clases de individuos realizan las actividades con mayor frecuencia a determinadas horas del día.

En la Fig. 50 se representan también las frecuencias medias de la tabla anterior.

#### Hembras adultas

Analizando por separado en hembras adultas las cuatro actividades elegidas (pastar, explorar, mirar alrededor y tumbada), observamos que el tiempo medio empleado en la actividad pastar a lo largo de las horas de observación fue de 19,6%, repartiéndolo bastante equitativamente a lo largo del día, con dos mínimos: uno entre las 8 y las 9 de la mañana (hora solar) y o-



HEMBRAS ADULTAS (rebaño R<sub>1</sub>)

HORAS DEL DIA

7      8      9      10      11      12      13      14      15      16      17      18      19

pastar

$\bar{x}$	20,4	9,4	28,5	19,5	18,5	26,0	17,7	29,3	16,9	1,4	25,6	22,4
n	3	4	6	3	3	3	3	3	3	5	3	3
s	29,9	14,7	23,5	11,5	23,1	23,2	26,9	29,7	23,9	3,1	26,3	27,6

mirar alrededor

$\bar{x}$	22,2	9,6	3,7	2,5	8,4	6,5	15,5	19,6	3,7	20,1	6,0	25,1
n	3	4	6	3	3	3	3	3	3	5	3	3
s	15,0	15,4	5,1	1,5	6,2	4,6	22,2	21,6	4,3	40,0	2,7	32,8

explorar

$\bar{x}$	28,5	26,4	6,8	28,3	30,7	53,2	20,2	11,7	6,6	2,0	13,0	12,3
n	3	4	6	3	3	3	3	3	3	5	3	3
s	12,5	24,1	4,9	28,6	2,7	35,4	20,0	13,4	7,8	1,4	6,9	15,3

tumbada

$\bar{x}$	0,0	44,8	51,0	36,9	25,7	9,3	33,3	29,9	66,3	76,0	46,5	33,3
n	3	4	6	3	3	3	3	3	3	5	3	3
s	0,0	51,3	40,9	35,7	22,7	16,2	57,7	51,7	42,0	38,9	45,1	57,7

nivel de significación

pastar:  $\chi^2 = 36,01$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

mirar alrededor:  $\chi^2 = 60,60$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia signifi.

explorar:  $\chi^2 = 116,90$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

tumbada:  $\chi^2 = 133,93$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

♂♂ y ♀♀ JOVENES (rebaño R<sub>1</sub>)

HORAS DEL DIA

7      8      9      10      11      12      13      14      15      16      17      18      19

pastar

$\bar{x}$	5,6	12,7	17,0	55,1	27,1	20,1	0,0	12,8	29,9	0,0	12,5	5,9
n	3	3	4	3	3	3	3	4	4	3	3	3
s	6,1	20,2	9,0	22,1	8,8	34,9	0,0	15,1	22,7	0,0	21,6	10,2

mirar alrededor

$\bar{x}$	3,3	1,7	14,3	6,9	12,8	1,8	0,0	8,5	3,8	0,4	2,4	1,9
n	3	3	4	3	3	3	3	4	4	3	3	3
s	5,6	1,1	9,2	3,9	10,0	3,2	0,0	9,9	4,5	0,7	2,1	3,2

explorar

$\bar{x}$	6,4	6,0	20,9	24,9	28,9	6,2	0,0	16,0	16,7	1,1	8,2	6,6
n	3	3	4	3	3	3	3	4	4	3	3	3
s	4,9	4,3	9,4	13,6	19,8	10,8	0,0	18,7	19,4	1,9	8,3	11,4

tumbado

$\bar{x}$	78,6	75,1	22,5	0,0	19,7	66,7	100	51,5	48,9	96,1	75,4	79,3
n	3	3	4	3	3	3	3	4	4	3	3	3
s	17,3	28,8	15,8	0,0	34,2	57,7	0,0	56,0	54,3	6,8	32,3	35,7

nivel de significación

pastar:  $\chi^2 = 172,50$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

mirar alrededor:  $\chi^2 = 57,53$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia signifi.

explorar:  $\chi^2 = 115,75$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

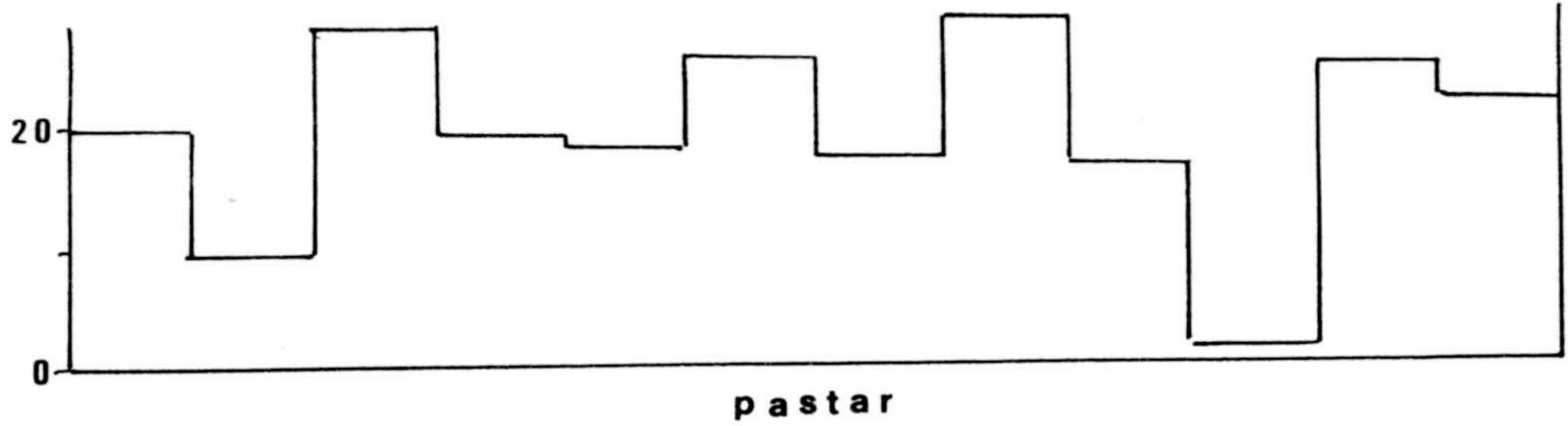
tumbado:  $\chi^2 = 173,12$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.



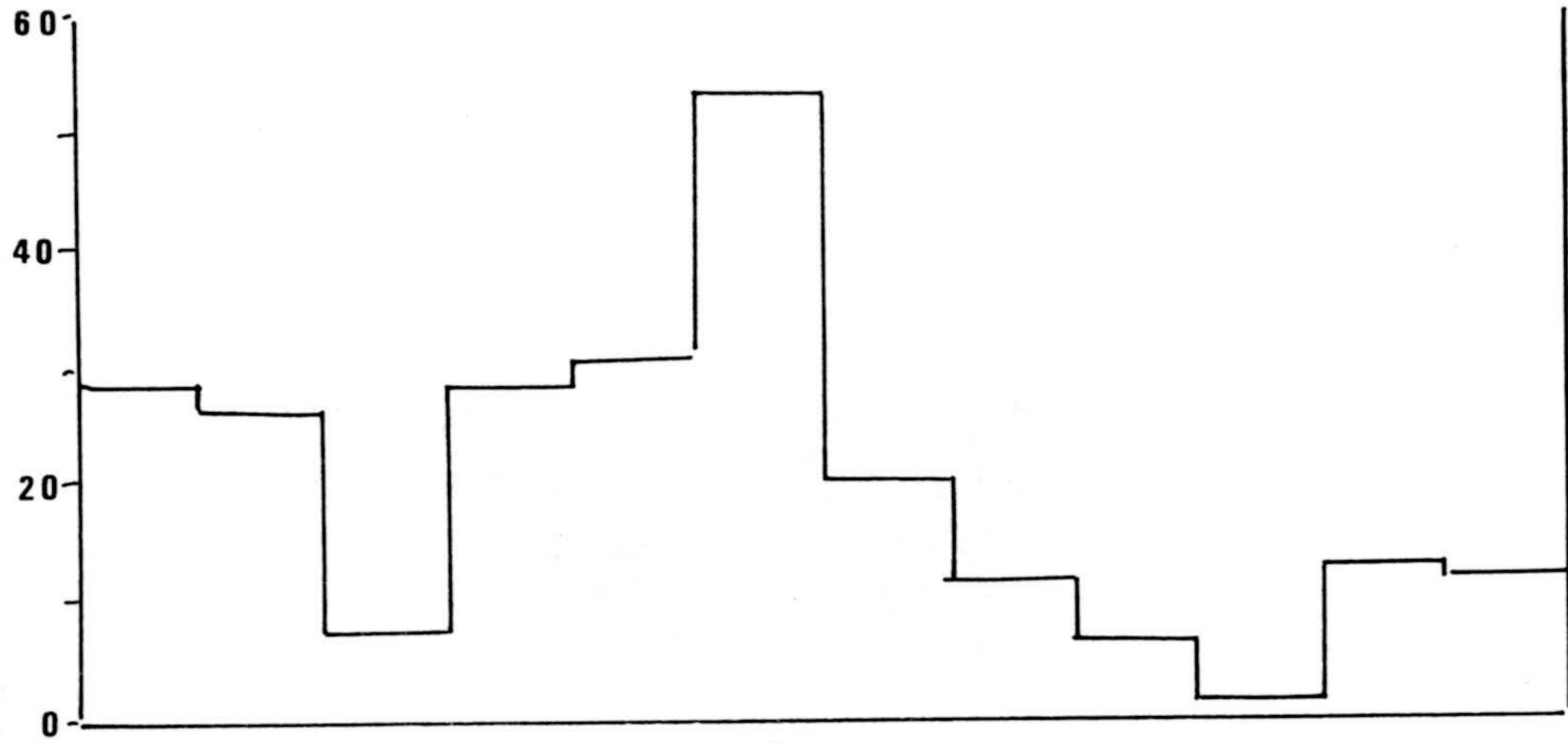


H O R A S

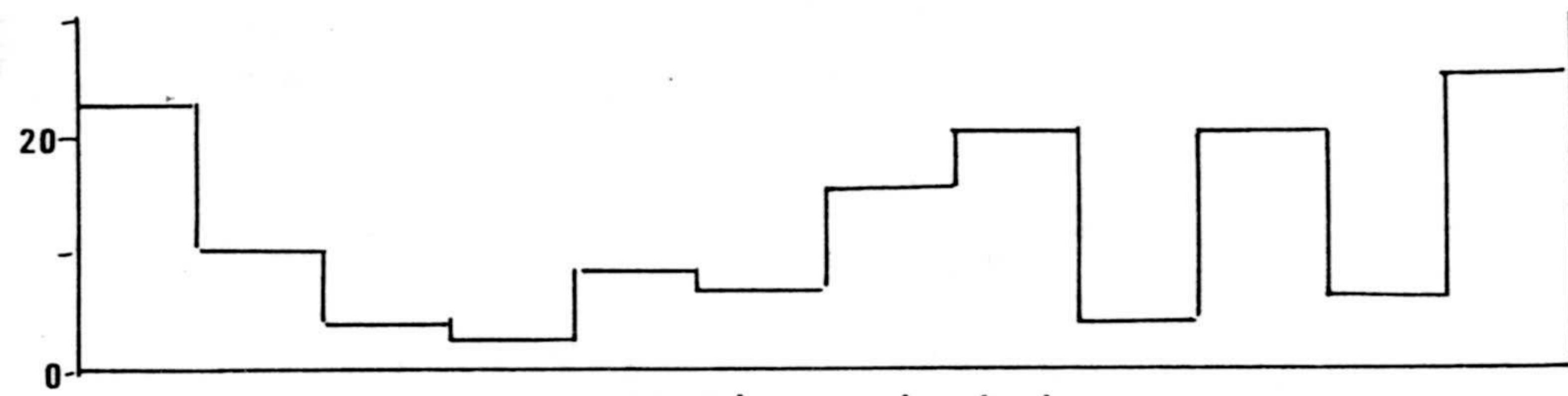
7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19



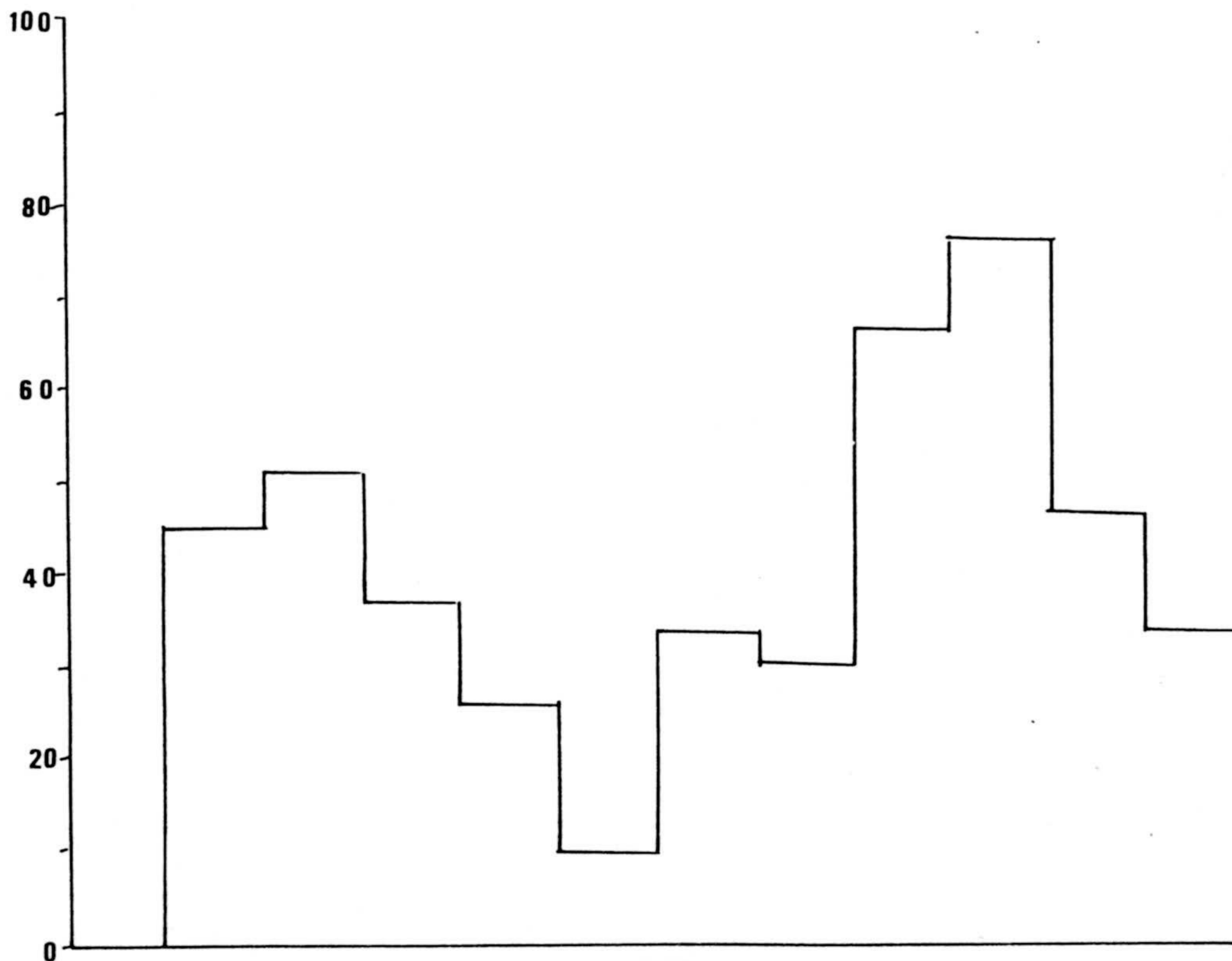
pastar



explorar



mirar alrededor



tumbada

A C T I V I D A D (%)

tro entre las 16 y las 17 horas.

Respecto a la actividad explorar, que fue realizada por un tiempo medio de 19,8%, observamos menor homogeneidad en su reparto, con un máximo entre las 12 y las 13 horas de 53,2% (tabla 38) que viene a ocupar aproximadamente, el centro del periodo comprendido entre las 10 y las 16 horas, ciclo que está en fase con el de pastar del centro del día. Hay además dos ciclos interrumpidos por el comienzo y final del periodo de observación, también coincidentes en ambas actividades, con un desfase de una hora en la mañana (Fig. 50 ). El primero de estos ciclos, con una amplitud de 28,5, está comenzado a las 7 y finaliza a las 9 horas, y el último ciclo con amplitud menor (13,0) comienza a las 17, continuando después de finalizar nuestra observación.

La actividad mirar alrededor se realiza durante 11,9% del tiempo total empleado en el conjunto de las actividades del etograma, observándose con mayor frecuencia al amanecer y al ocaso, siendo más abundante a partir del mediodía. Podemos hablar aquí de dos ciclos: el primero a las 7 horas está iniciado y finaliza a las 10, con una amplitud de 22,2%; el segundo ciclo comienza a las 11 y continúa aumentando hacia el atardecer, con breves interrupciones y una amplitud

de 25,1 de las 18 a las 19 horas.

Las hembras adultas permanecen tumbadas en este rebaño durante un tiempo medio de 37,8% del total empleado en el conjunto de las actividades del etograma. Estando repartido en dos periodos: el primero entre las 8 y las 12 horas y el segundo entre las 13 y las 19 horas.

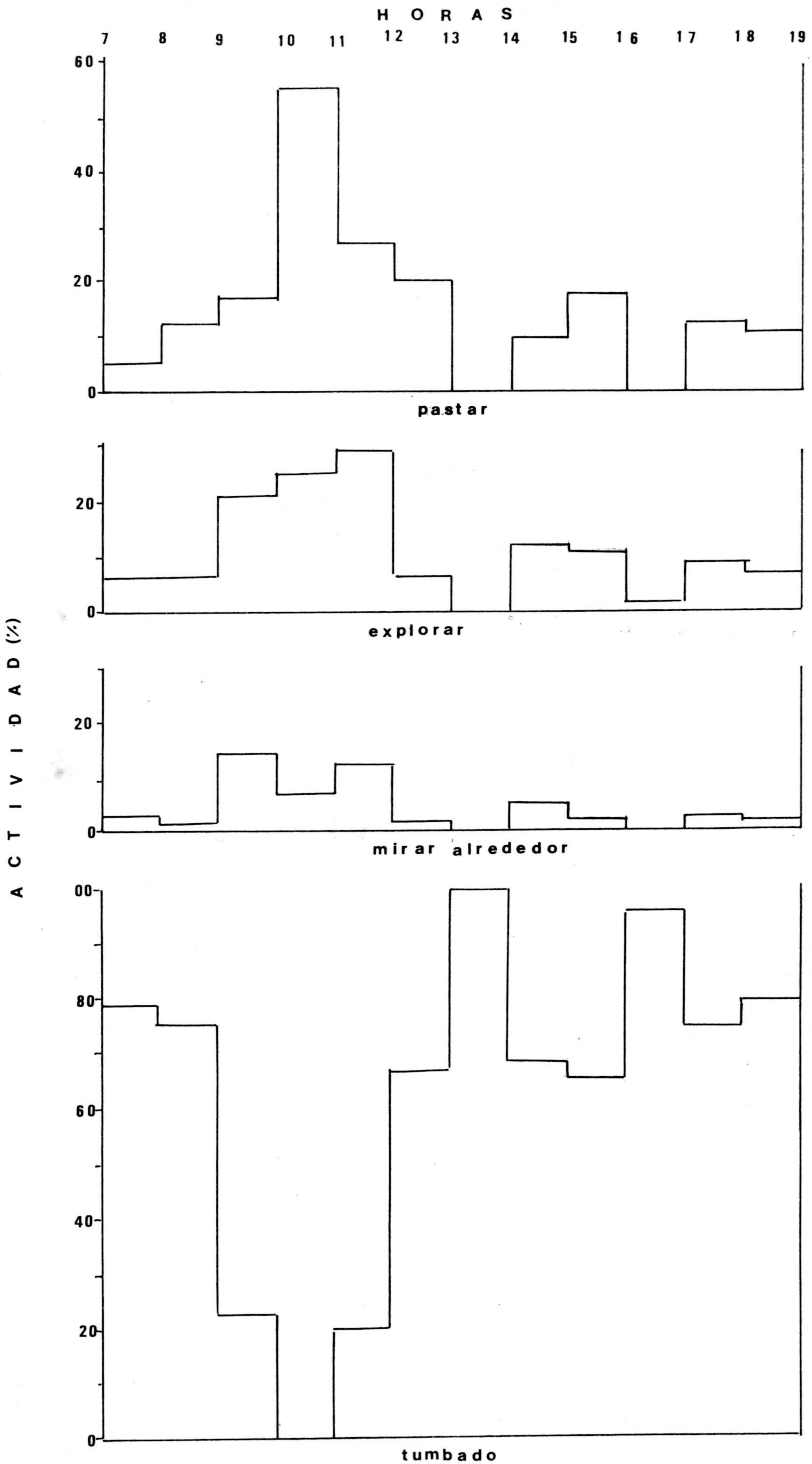
El histograma de la Fig. 53 lo hemos realizado de tal forma que se encuentran enfrentadas las pautas que indican mayor nivel de actividad (pastar y explorar) a las que indican mayor nivel de reposo (mirar alrededor y tumbada). Así pues, observamos tres ciclos de actividad en el tiempo de observación, el primero por la mañana temprano hasta las 9 horas, el segundo desde las 10 hasta las 16 horas, con el máximo nivel de actividad en este periodo entre las 12 y las 13 horas. Finalmente, el tercer ciclo de actividad que comienza a las 17 horas y queda interrumpido por el final del periodo de nuestra observación.

#### Machos y hembras jóvenes

Los machos y hembras jóvenes del rebaño  $R_1$  emplean el 16,6% de su tiempo total pastando, algo menos que las hembras del mismo rebaño (19,6%), aunque la diferencia no fue significativa (test de Wilcoxon,  $T=21$ ), como era de esperar puesto que muchos han sido destetados.

En la Fig. 51 se representa el porcentaje de tiem-





po empleado en las cuatro actividades elegidas para el análisis en cada una de las horas de observación. Para la actividad pastar se observan tres ciclos en el ritmo de la misma, siendo el mayor de ellos el primero con un periodo de seis horas (entre las 7 y las 13 horas) y una amplitud máxima de 10 a 11 de 55,1%. El segundo ciclo es de menor periodo (desde las 14 a las 16 horas) y menor amplitud (17,7), y, finalmente, un tercer ciclo con menor amplitud (12,5) y un periodo que comienza a las 17 horas y va disminuyendo hacia las 19 horas.

Respecto a la actividad explorar, los individuos jóvenes emplean un 10,9% de su tiempo en la misma, tiempo menor que el empleado por las hembras adultas (19,8), (test de Wilcoxon,  $T=13$ ,  $p < 0,05$ ).

De la misma forma que para la actividad pastar, los jóvenes poseen tres ciclos en el ritmo de dicha actividad, durante las horas en que hemos recogido los datos, ciclos que están en fase con los de pastar y que disminuyen en amplitud del primero al último (28,9; 16,7; 8,2).

La pauta mirar alrededor se realiza con menos frecuencia por los jóvenes (4,4% de valor medio) que por las hembras (11,9%), siendo esta diferencia significativa ( $T=14$ ,  $p < 0,05$ ). La forma en que los jóvenes re-

parten el tiempo dedicado a esta actividad, a lo largo del periodo de observación, es mediante tres ciclos en fase con los ciclos de las pautas anteriormente mencionadas, y que al igual que en ellas, disminuye su amplitud conforme avanza el día (14,3; 5,0; 2,4), (Fig. 51 tabla 38).

Los machos y hembras jóvenes permanecen tumbados más tiempo que las hembras adultas ( $T=14$ .  $p < 0,05$ ). Si nos fijamos en la Fig. 51 vemos que los jóvenes permanecen tumbados, sobre todo, por la mañana temprano y por la tarde, con una pequeña interrupción entre las 14 y las 16 horas. Podemos pues, considerar un primer ciclo que está iniciado a las 7 y finaliza a las 10, con una amplitud de 78,6; un segundo ciclo que se inicia a las 11 y continúa hasta las 14 horas, con una amplitud de 100,0; y finalmente, un tercer ciclo que se inicia a las 16 horas y continúa a las 19 horas, siendo su amplitud de 96,1.

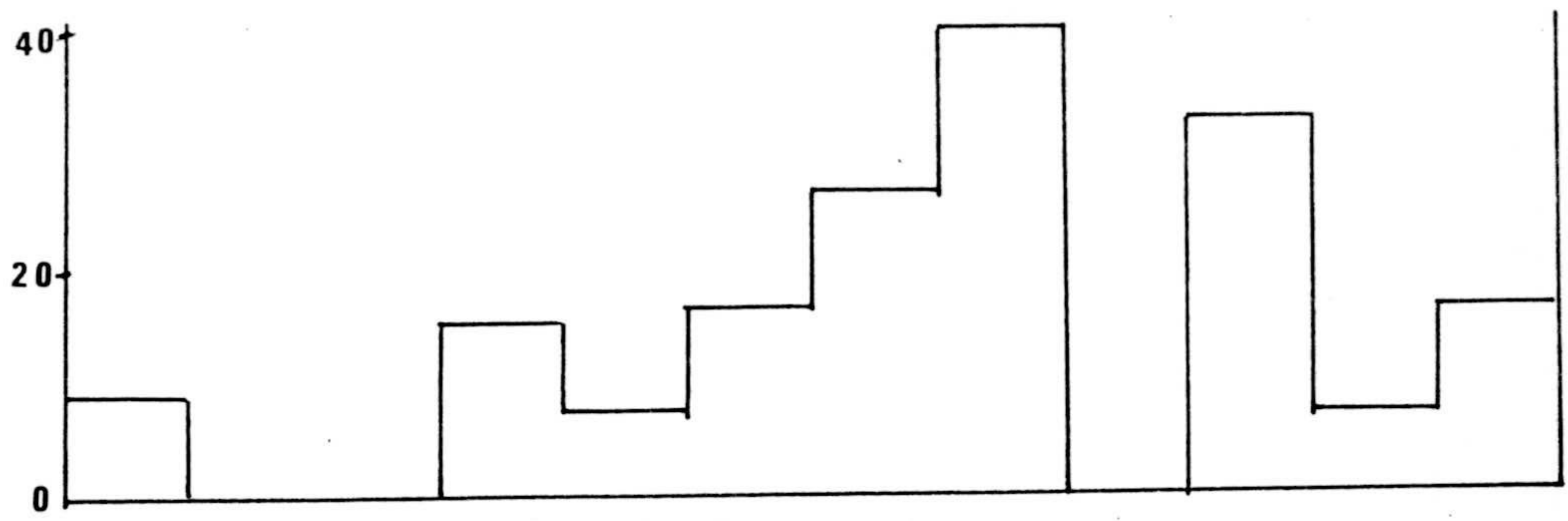
Por otra parte, observamos que las dos pautas elegidas que expresan mayor nivel de actividad (pastar y explorar) se realizan con más frecuencia entre las 8 y las 13 horas, habiendo otros dos ciclos de menor amplitud cuanto más se aproxima la caída de la tarde, (Fig. 51).

#### Macho adulto

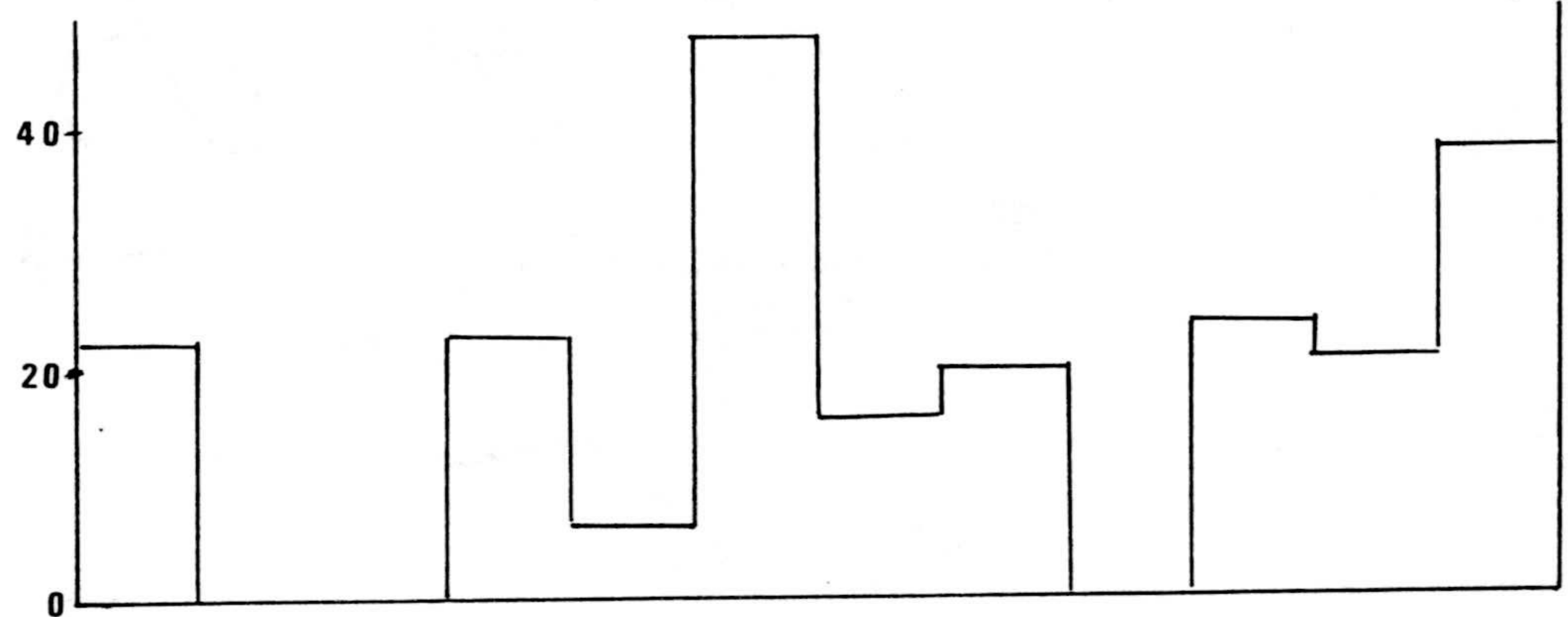




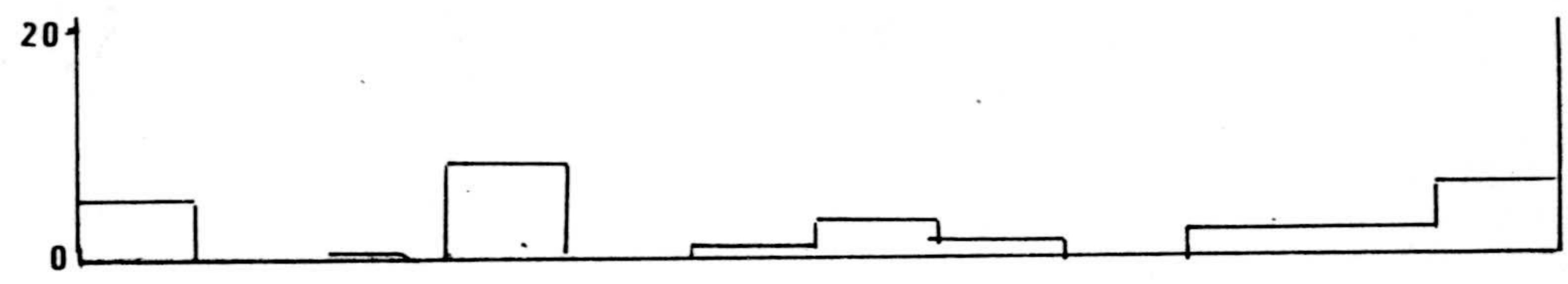
A C T I V I D A D (%)



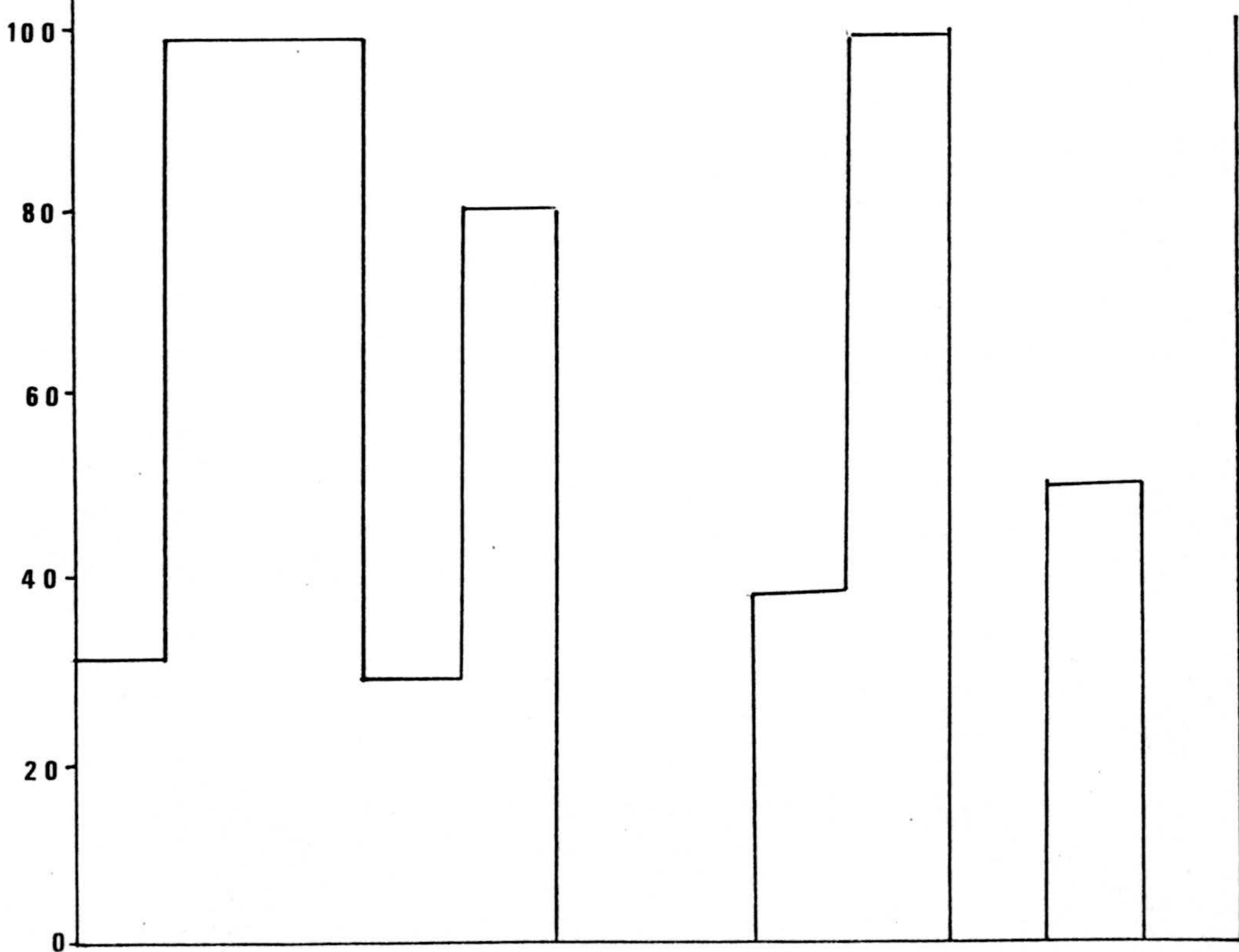
pastar



explorar



mirar alrededor



tumbado

Este individuo emplea en pastar el 13,6% del tiempo total en que le hemos observado, algo menos del dedicado por las hembras adultas, no llegando a ser la diferencia significativa ( $T=20$ ). Esta actividad es ejercida, principalmente, hacia la mitad del día, entre las 10 y las 19 horas, con una amplitud de 39,1. Otros dos ciclos de menor periodo y amplitud tienen lugar por la mañana temprano y al atardecer, el primero con un periodo que va desde las 7 a las 8 horas y una amplitud de 8,5, y el último con un periodo mayor (desde las 16 a las 19 horas) y una amplitud también mayor (31,3).

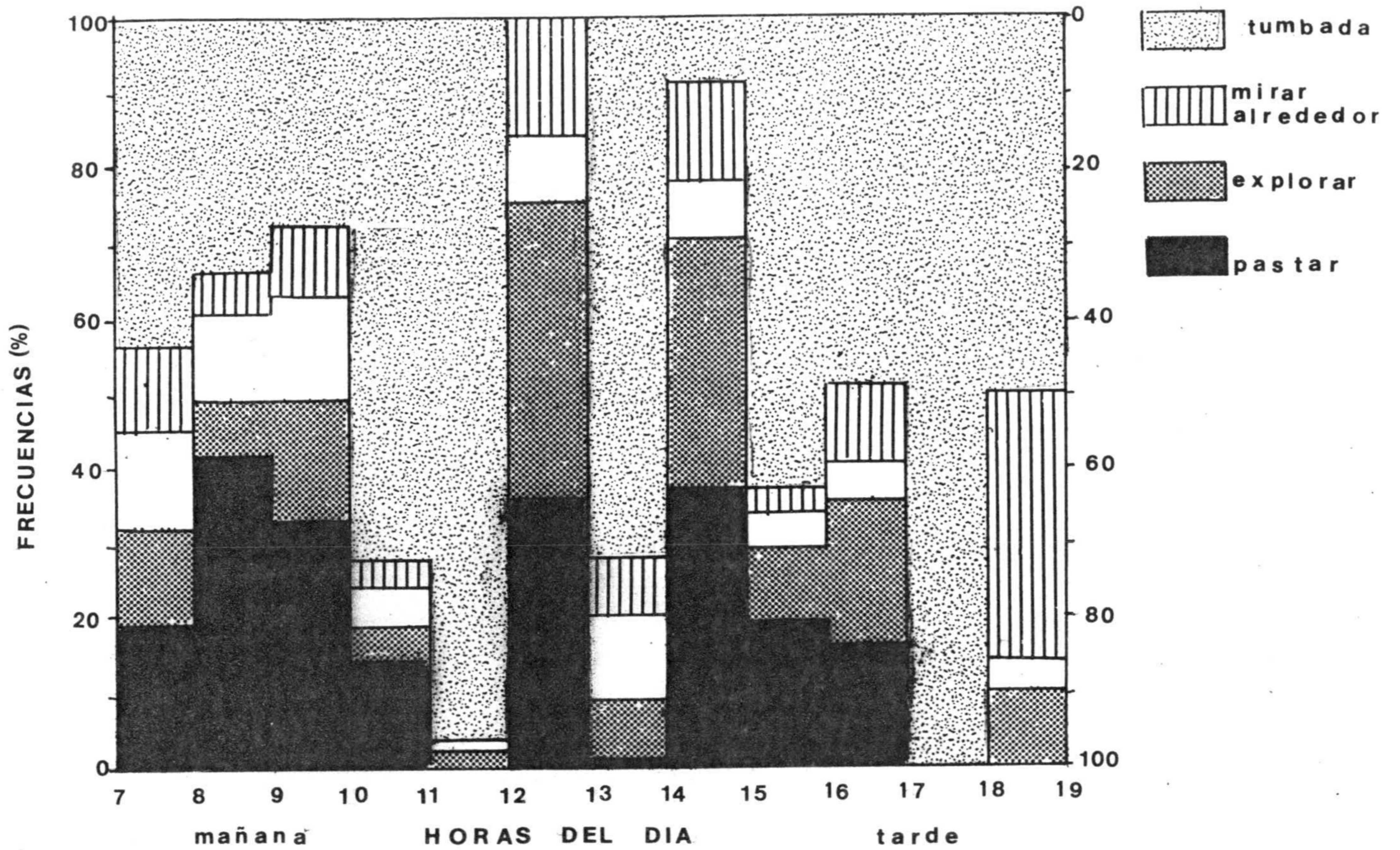
Con respecto a la actividad explorar, el macho adulto le dedica una frecuencia media de 18,0%, casi el mismo tiempo que es empleado por las hembras adultas en esta actividad (19,8%), (test de Wilcoxon,  $T=33$ , diferencia no significativa).

Por otra parte, en la Fig. 52 encontramos, al igual que para la actividad pastar, tres ciclos en fase con los anteriores, siendo igualmente más intensa esta actividad en el centro del día, siguiéndole en intensidad el atardecer y por último el amanecer.

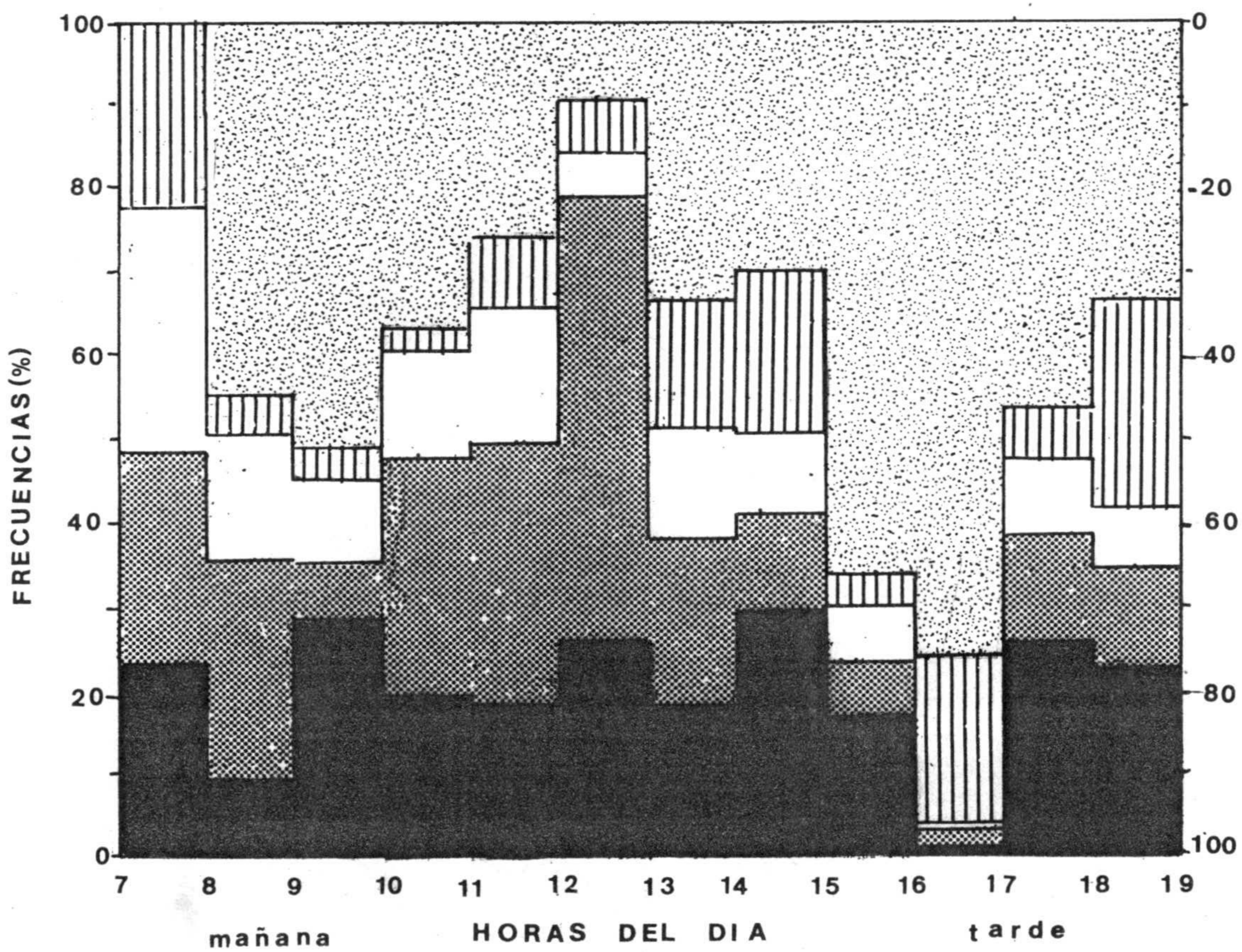
El macho adulto mira hacia los alrededores con poca frecuencia, siendo la media del tiempo empleado en esta actividad de 2,4%, la cual difiere significativamente con el tiempo empleado por las hembras en ejercer la



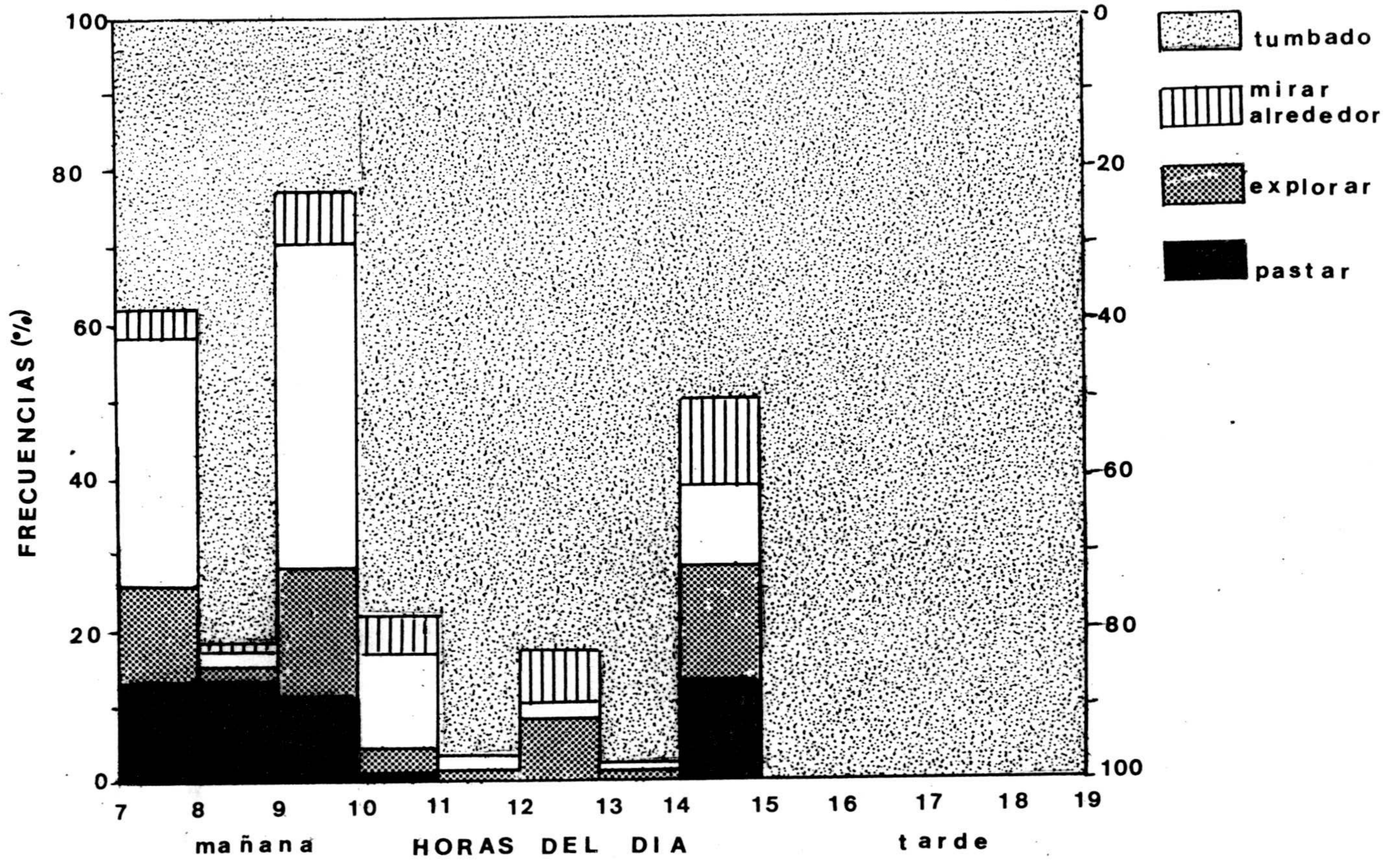
♀♀ adultas del rebaño R<sub>2</sub>



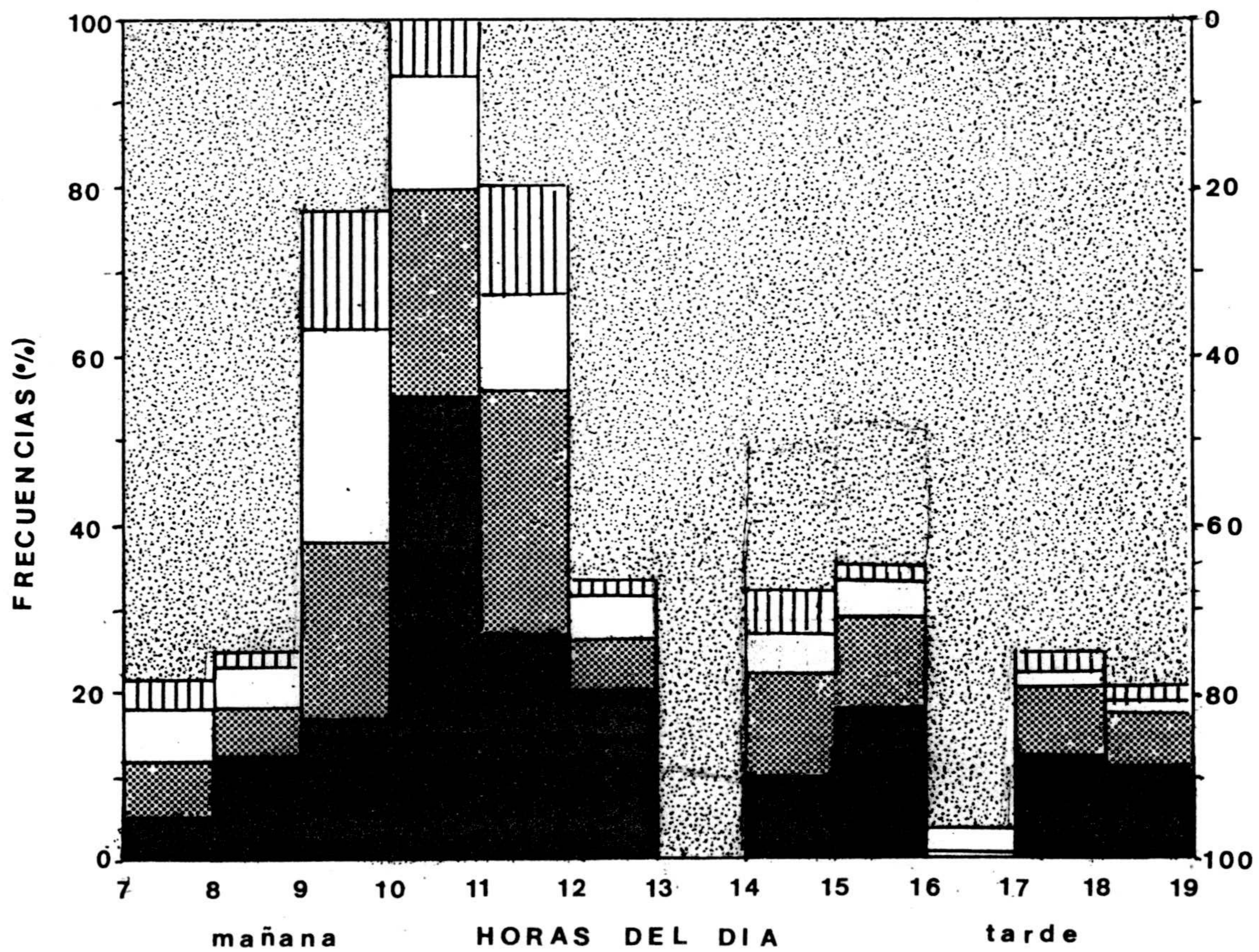
♀♀ adultas del rebaño R<sub>1</sub>



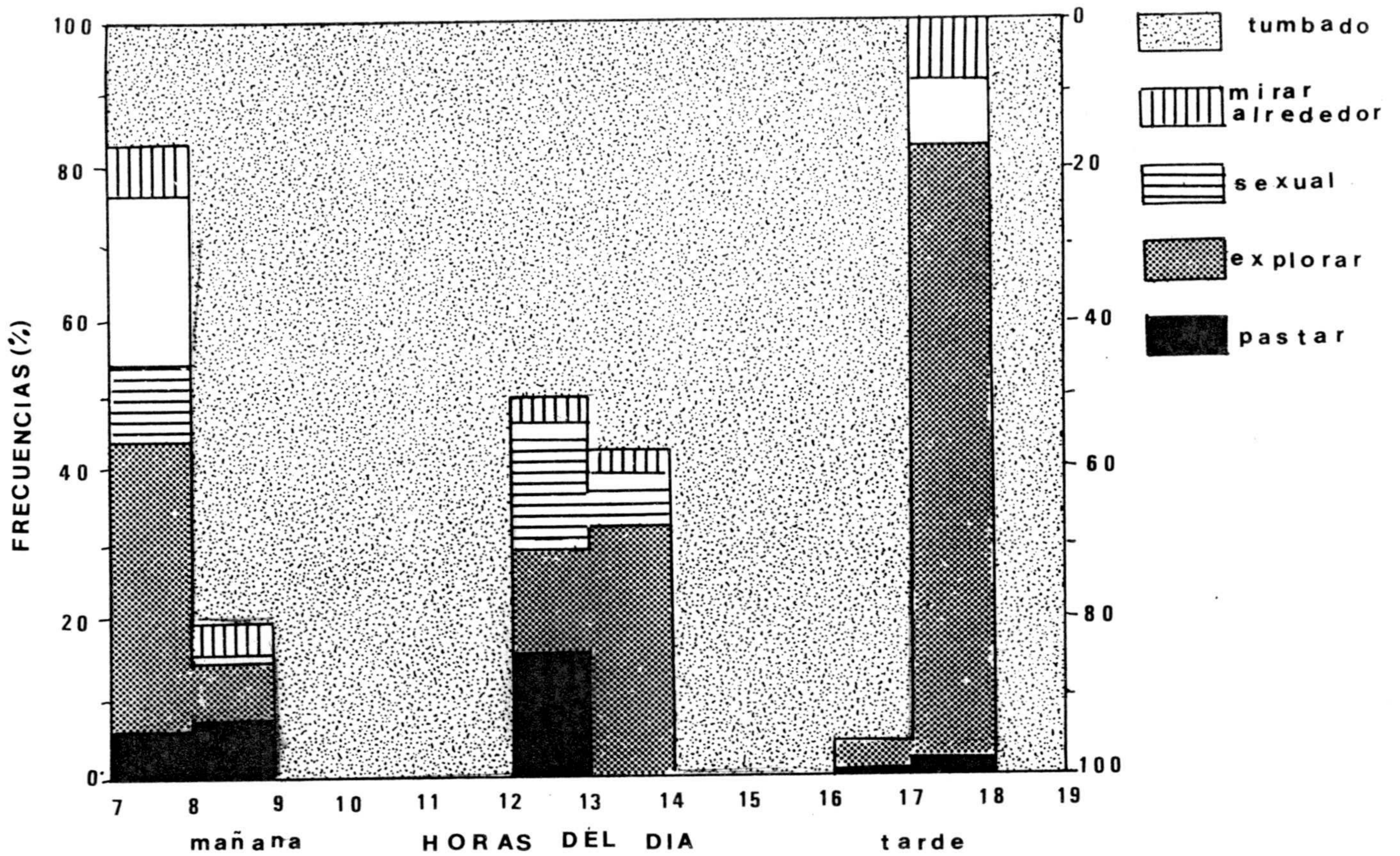
♂♀ jóvenes del rebaño R<sub>2</sub>



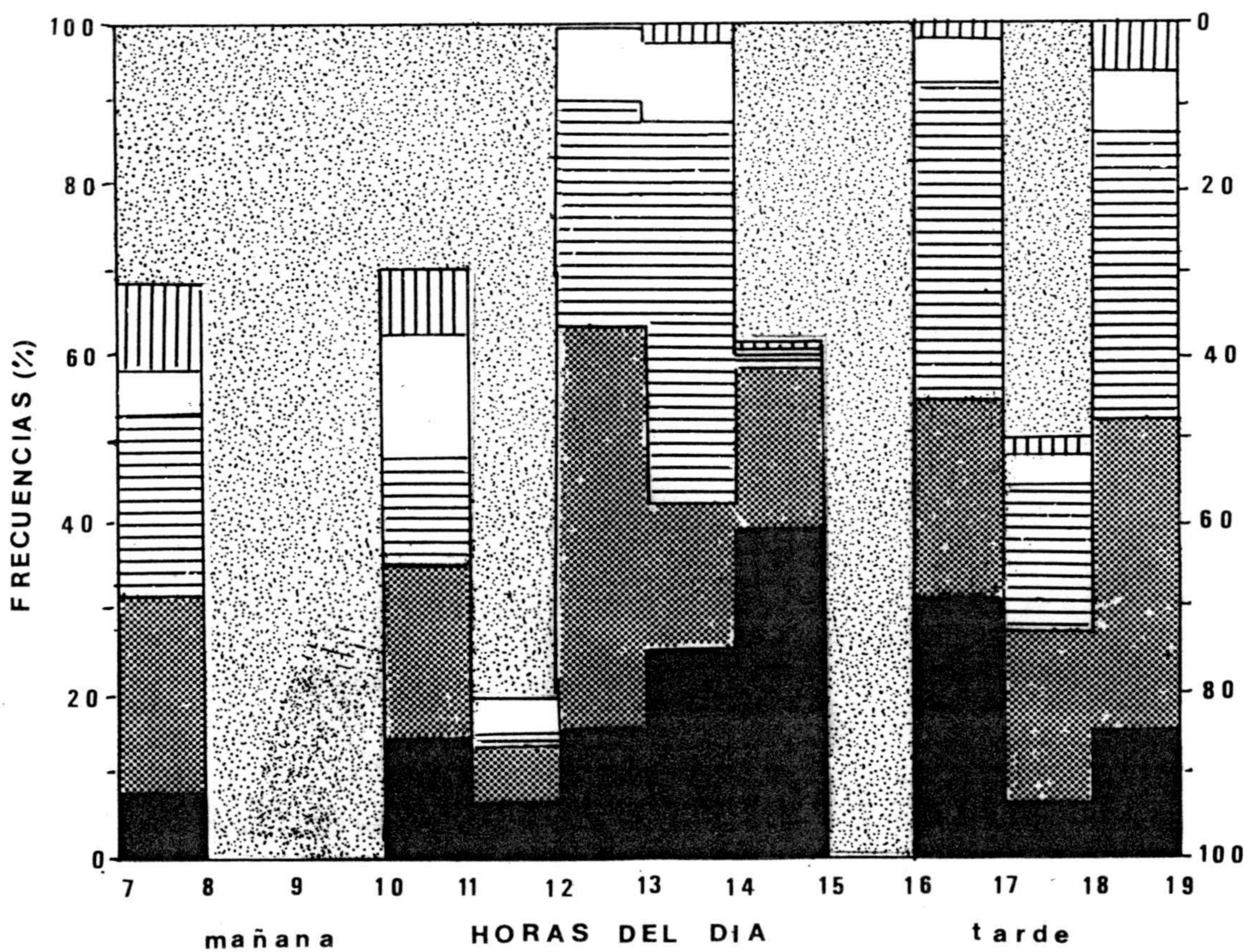
♂♀ jóvenes del rebaño R<sub>1</sub>



♂♂ adultos del rebaño R<sub>2</sub>



♂♂ adultos del rebaño R<sub>1</sub>



misma acción ( $T=4$ ,  $p < 0,01$ ), estando también esta pauta en fase con las dos anteriores.

Finalmente, el tiempo que el macho permanece tumbado es algo mayor del que permanece la hembra, aunque no llega a ser significativamente distinto (test de Wilcoxon,  $T=31$ ). El macho adulto, a diferencia de lo ocurrido con hembras adultas y jóvenes, dedican más tiempo a estar tumbado antes del mediodía que después, (Fig. 52).

En la Fig. 53, en que representamos las frecuencias de las actividades pastar, explorar y actividad sexual, enfrentadas a tumbado y mirar alrededor, se aprecia con mayor claridad que es a partir del mediodía cuando el macho adulto emplea su tiempo en actividades del tipo de pastar, explorar y actividad sexual, presentando dos interrupciones en las cuales se dedica a descansar.

#### Rebaño $R_2$

De la misma forma que para el rebaño  $R_1$ , representamos en la tabla 39 la frecuencia media con que las gacelas, repartidas en clases según edad y sexo, realizan las actividades: pastar, explorar, mirar alrededor y tumbada, en cada una de las horas comprendidas entre las 7 y las 19 horas, así como la desviación típica y

Tabla 39 . Porcentajes de frecuencias medias ( $\bar{x}$ ) con que se realizó cada una de las cuatro actividades elegidas en las distintas horas del día, junto con el número de individuos (n) y desviación típica de la muestra (s). En la parte inferior de la tabla aparece el valor del  $\chi^2$  y el nivel de significación ( $\alpha$ ) de la diferencia entre datos observados y esperados al azar para cada actividad en el conjunto de las horas analizadas.



HEMBRAS ADULTAS (rebaño R<sub>2</sub>)

HORAS DEL DIA

	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	<u>pastar</u>												
$\bar{x}$	19,7	42,0	33,2	14,4	0,0	36,2	1,1	37,2	19,7	16,5	0,0	0,0	
n	3	6	3	3	3	3	4	2	3	3	2	2	
s	16,2	26,5	25,2	17,0	0,0	27,5	1,2	0,0	34,1	21,0	0,0	0,0	
	<u>mirar alrededor</u>												
$\bar{x}$	11,1	5,6	9,5	3,6	0,5	15,7	7,9	13,2	3,4	10,6	0,0	36,0	
n	3	6	3	3	3	3	4	2	3	3	2	2	
s	9,6	3,2	6,0	4,7	0,9	8,0	5,5	16,2	4,3	12,8	0,0	50,8	
	<u>explorar</u>												
$\bar{x}$	12,6	7,1	16,1	4,6	2,6	39,5	7,9	33,6	9,7	19,8	0,0	10,1	
n	3	6	3	3	3	3	4	2	3	3	2	2	
s	7,8	2,1	17,5	6,0	4,6	25,1	8,3	31,7	14,9	24,0	0,0	14,3	
	<u>tumbada</u>												
$\bar{x}$	43,5	33,4	27,4	72,1	95,6	0,0	71,9	8,6	62,7	48,9	100	50,0	
n	3	6	3	3	3	3	4	2	3	3	2	2	
s	9,6	35,6	47,5	29,4	7,6	0,0	28,6	12,1	54,6	47,6	0,0	70,7	

nivel de significación

pastar:  $\chi^2 = 151,72$ ;  $p = 0,01$ , diferencia significativa.

mirar alrededor:  $\chi^2 = 104,23$ ;  $p = 0,01$ , diferencia significativa.

explorar:  $\chi^2 = 117,33$ ;  $p = 0,01$ , diferencia significativa.

tumbada:  $\chi^2 = 209,79$ ;  $p = 0,01$ , diferencia significativa.

♂♂ y ♀♀ JOVENES (rebaño R<sub>2</sub>)

HORAS DEL DIA

7      8      9      10      11      12      13      14      15      16      17      18      19

pastar

$\bar{x}$	31,1	13,6	11,1	1,4	0,0	0,6	0,3	13,7	0,0	0,0	0,0	0,0
n	3	2	2	3	2	2	3	2	2	1	3	2
s	21,7	10,8	14,4	2,4	0,0	0,8	0,5	19,3	0,0	0,0	0,0	0,0

explorar

$\bar{x}$	12,7	1,9	17,2	3,4	1,4	8,0	1,3	14,3	0,0	0,0	0,0	0,0
n	3	2	2	3	2	2	3	2	2	1	3	2
s	11,4	0,0	11,0	3,2	2,0	11,4	2,3	20,3	0,0	0,0	0,0	0,0

mirar alrededor

$\bar{x}$	3,7	1,0	7,0	4,8	0,2	6,7	0,1	11,1	0,0	0,0	0,0	0,0
n	3	2	2	3	2	2	3	2	2	1	3	2
s	4,8	1,4	0,6	2,8	0,3	9,4	0,1	15,7	0,0	0,0	0,0	0,0

tumbado

$\bar{x}$	37,9	81,9	22,5	78,2	96,3	82,8	97,5	50,0	100	100	100	100
n	3	2	2	3	2	2	3	2	2	1	3	2
s	47,6	8,0	10,8	19,0	5,2	24,2	4,4	70,7	0,0	0,0	0,0	0,0

nivel de significación

pastar:  $\chi^2 = 95,72$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia no significativa.

mirar alrededor:  $\chi^2 = 54,15$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia signifi.

explorar:  $\chi^2 = 87,97$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

tumbado:  $\chi^2 = 103,26$ ;  $\alpha = 0,01$ , diferencia significativa.

número de casos de cada muestra. También representamos en esta misma tabla el valor de  $\chi^2$  de la distribución de frecuencias de cada actividad a lo largo de las doce horas de observación en cada una de las clases de individuos, obteniendo como resultado que las distintas clases de individuos ejercen estas cuatro actividades con mayor intensidad en determinadas horas del día, como era de esperar.

#### Hembras adultas

Las hembras adultas del rebaño  $R_2$  emplean en pastar 18,3% del tiempo, casi el mismo que las hembras adultas del  $R_1$ , estando esta actividad concentrada entre las 7 y las 11 horas y después del mediodía hasta las 17 horas, con una breve interrupción de las 13 a las 14 horas.

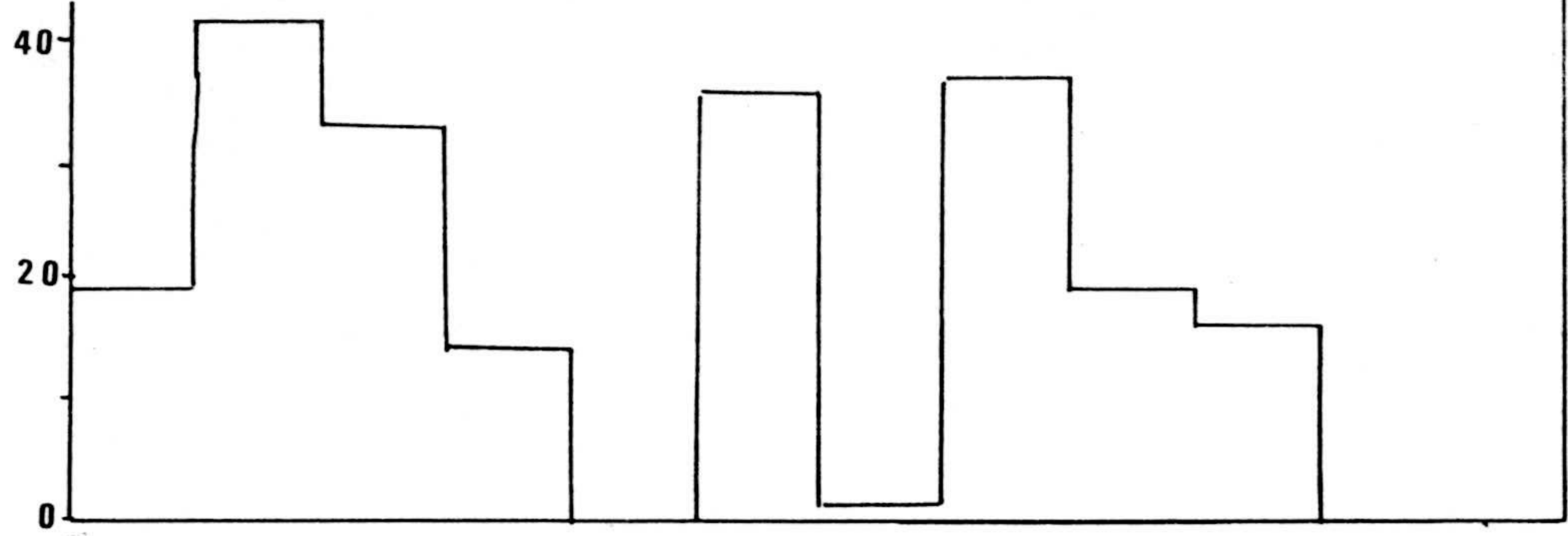
La actividad explorar es realizada durante un 13,6% del tiempo total de las doce horas de observación, siendo menor que el ejercido por las hembras adultas del rebaño  $R_1$  (19,8%). Este tiempo es repartido en dos ciclos, en fase con los ciclos formados por pastar, y un tercer ciclo que comienza a las 18 horas y que es interrumpido por el final de nuestras observaciones. La amplitud y periodo son mayores a partir del mediodía, descendiendo en intensidad al caer la tarde.

Por otra parte, las hembras adultas del presente re

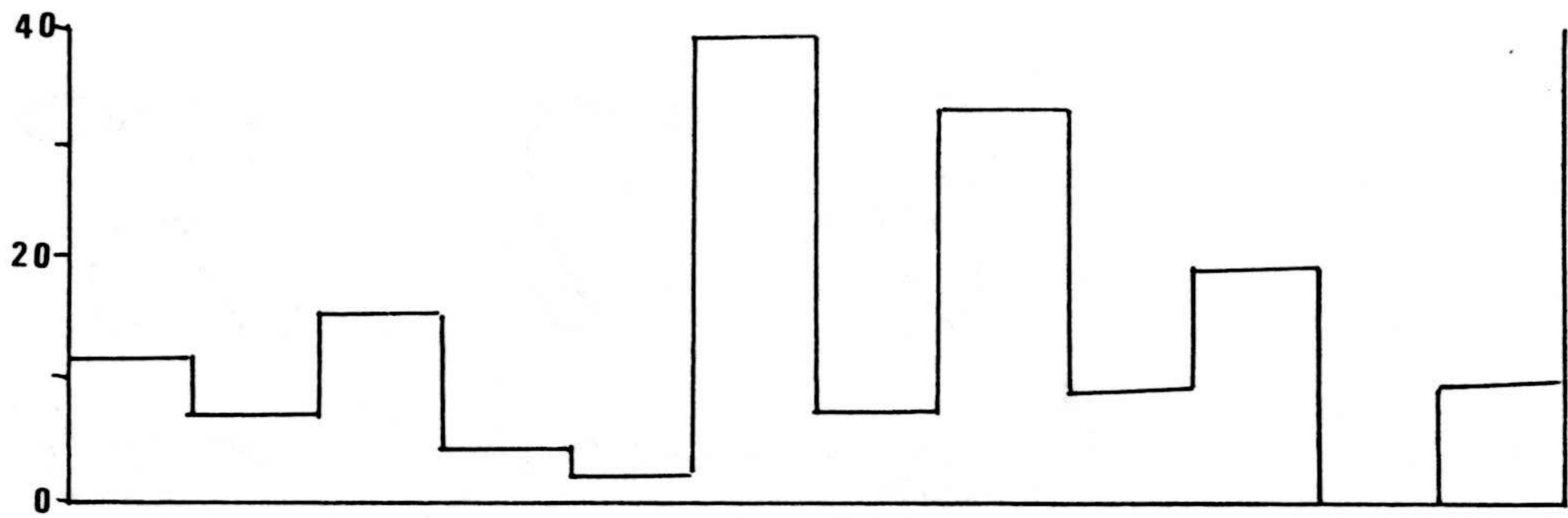


H O R A S

7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

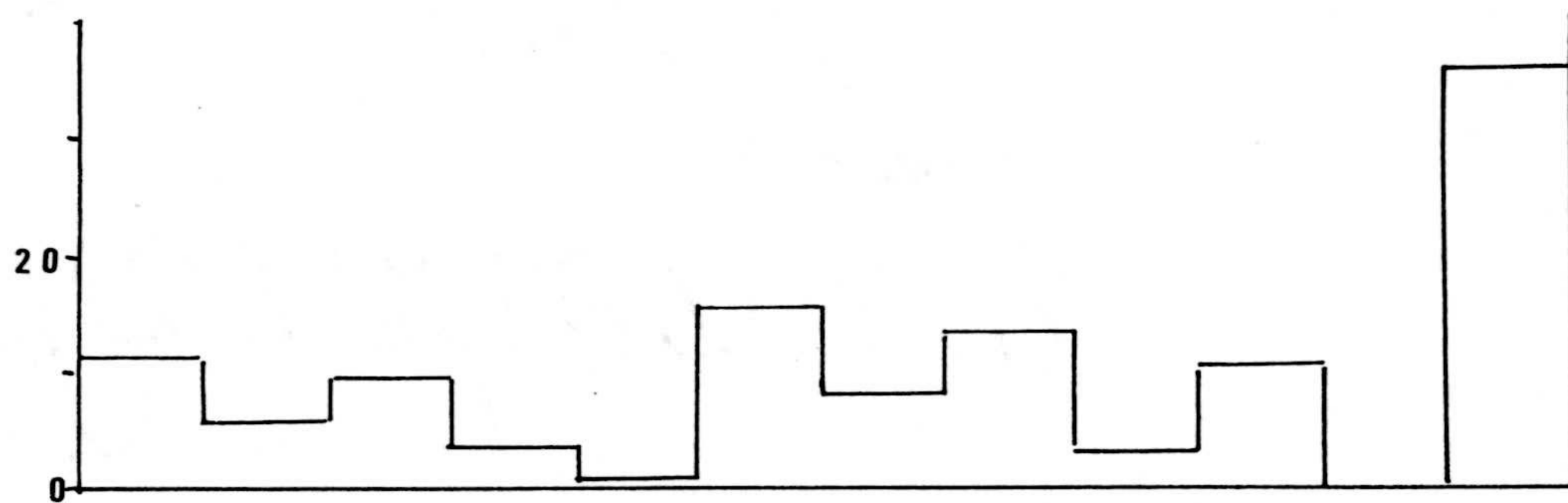


pastar

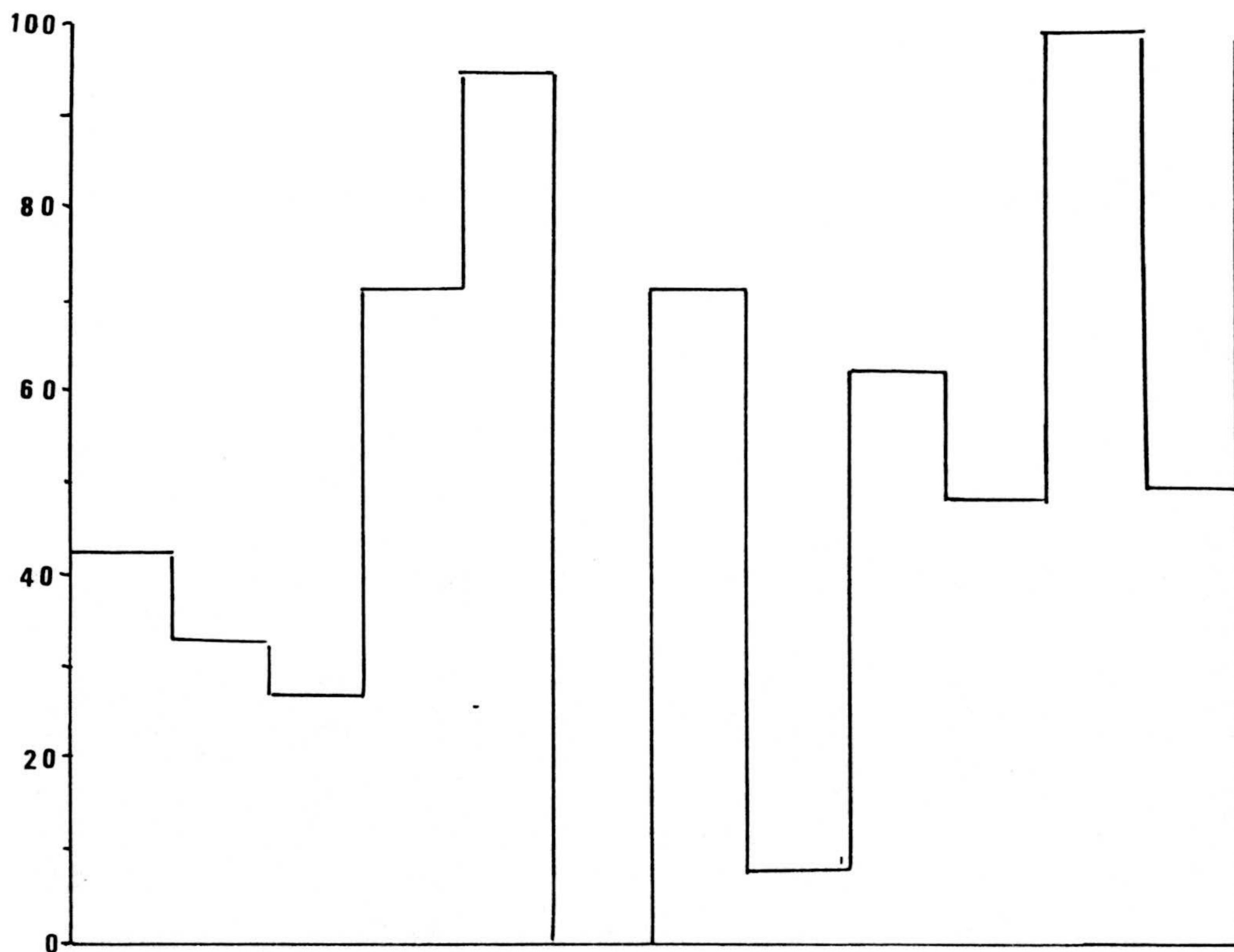


explorar

A C T I V I D A D (%)



mirar alrededor



tumbada

baño realizan la pauta mirar alrededor aproximadamente el mismo tiempo que las hembras del rebaño anterior, un 9,8% del total en el presente caso, y, también de igual forma que las hembras del rebaño  $R_1$ , esta actividad se realiza sobre todo al caer la tarde. En la Fig. 54 se aprecian tres ciclos en el ritmo de esta actividad en fase con los de la actividad explorar, el primer ciclo con un periodo de cuatro horas (desde las 7 a las 11) y una amplitud de 11,1 (entre las 7 y las 8 horas); un segundo ciclo de mayor periodo (cinco horas: desde las 12 a las 17) y amplitud 15,7; y, finalmente, un tercer ciclo que comienza a las 18 y es interrumpido por finalizar nuestras observaciones, cuya amplitud es mayor que cualquiera de las anteriores (36,0).

Las hembras adultas del rebaño  $R_2$  ocupan la mitad de su tiempo tumbadas en el suelo (51,2%), algo más del empleado por las hembras adultas del otro rebaño (37,8%). Y de la misma forma que éstas, reparten este tiempo en dos ciclos, el primero de menor periodo (cinco horas) que el segundo (seis horas), siendo también menor la amplitud en el primero (95,6) que en el segundo (100,0).

En la Fig. 53, en que se representan las pautas que indican mayor nivel de actividad (pastar y explorar el cercado), enfrentadas a las que indican mayor nivel de reposo (mirar alrededor y tumbada), se observa que

las hembras adultas del segundo rebaño estudiado concentran su actividad durante la primera parte de la mañana (entre las 7 y las 11 horas), entrando en un pequeño periodo de reposo de una hora, para volver a iniciar la actividad a partir del mediodía hasta las 17 horas, interrumpiéndola por pequeños intervalos, que emplean en descansar. A partir de las 17 horas las hembras dedican su tiempo a reposar y observar los alrededores. Si comparamos la gráfica de la Fig. 49 con la de la Fig. 54, podemos comprobar que las hembras adultas de gacelas en cautividad están más activas por la mañana temprano y en el centro del día que al atardecer.

#### Machos y hembras jóvenes

Los jóvenes de este rebaño emplean menos tiempo en pastar (4,5%) que los del rebaño anterior (15,3%), y también es menor el tiempo respecto del empleado por las hembras de su mismo rebaño (18,3%), siendo esta última diferencia significativa ( $T=2$ ,  $p < 0,01$ ). Estos individuos pastan principalmente por la mañana temprano (entre las 7 y las 10) y un poco al comienzo de la tarde (desde las 14 a las 19 horas).

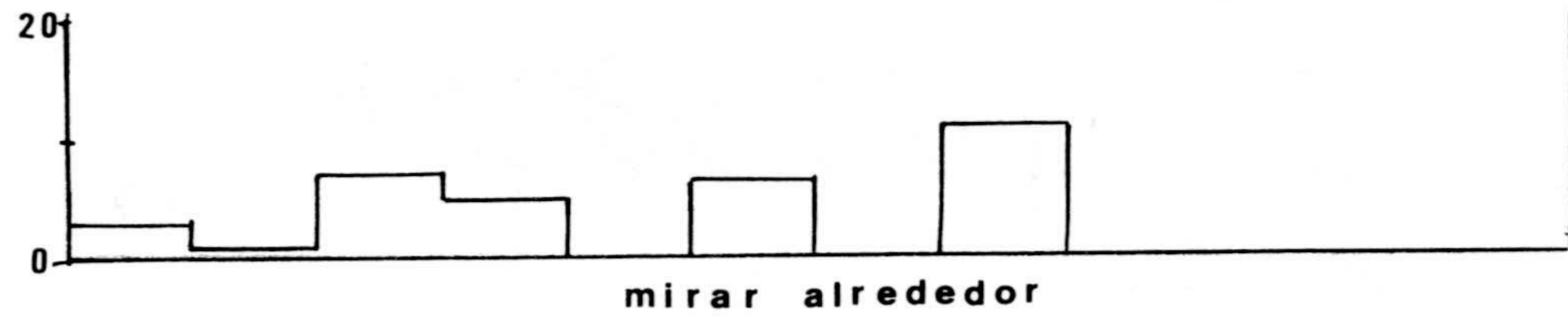
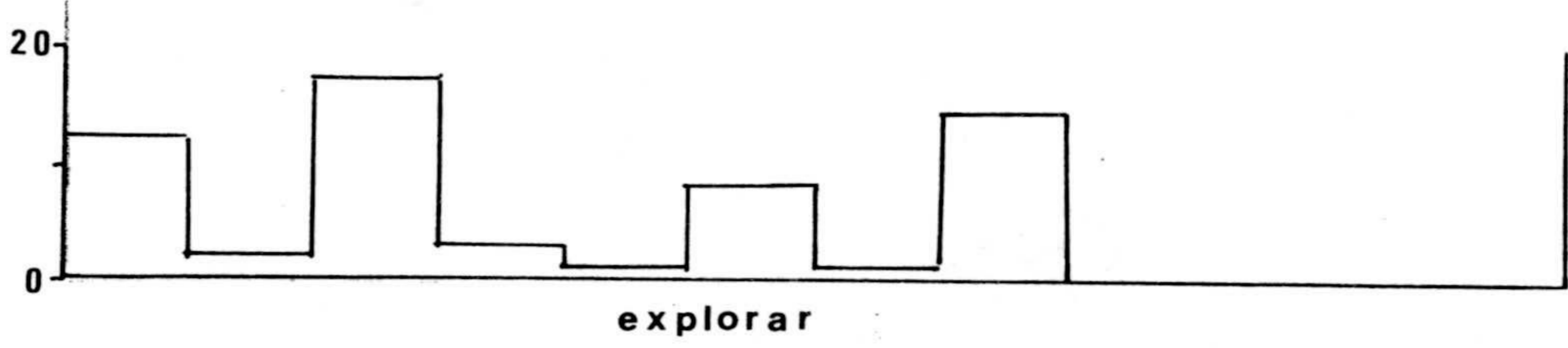
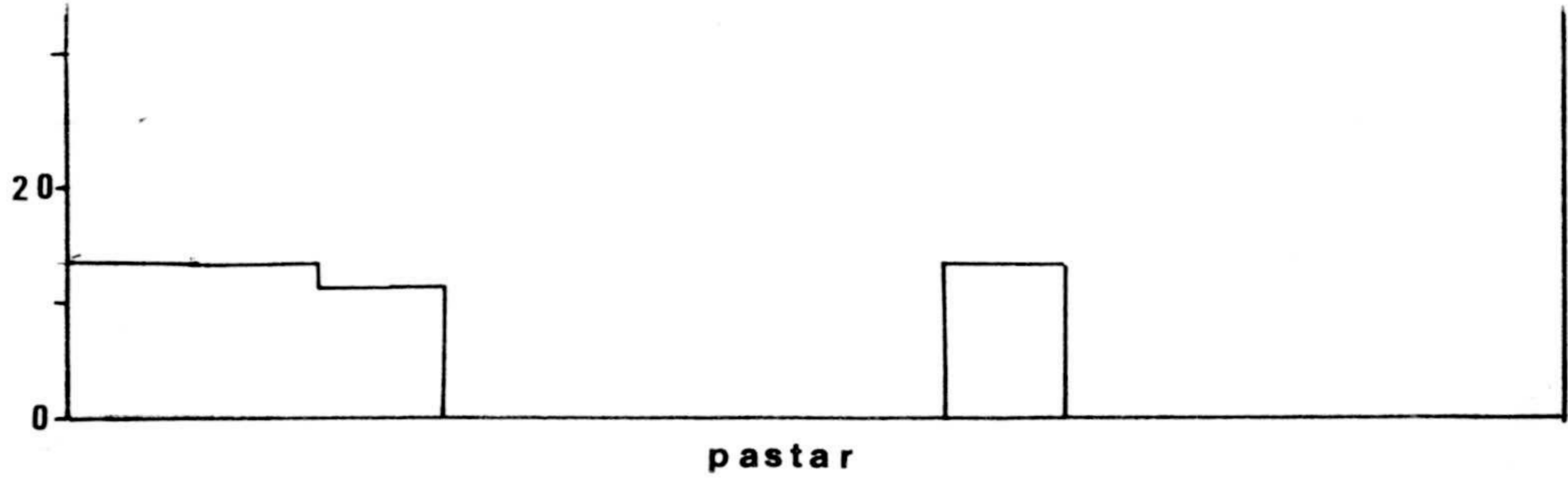
Respecto a la actividad explorar el tiempo medio empleado es de 5,0%, que de la misma forma que en la actividad anterior es menor que el de las hembras del



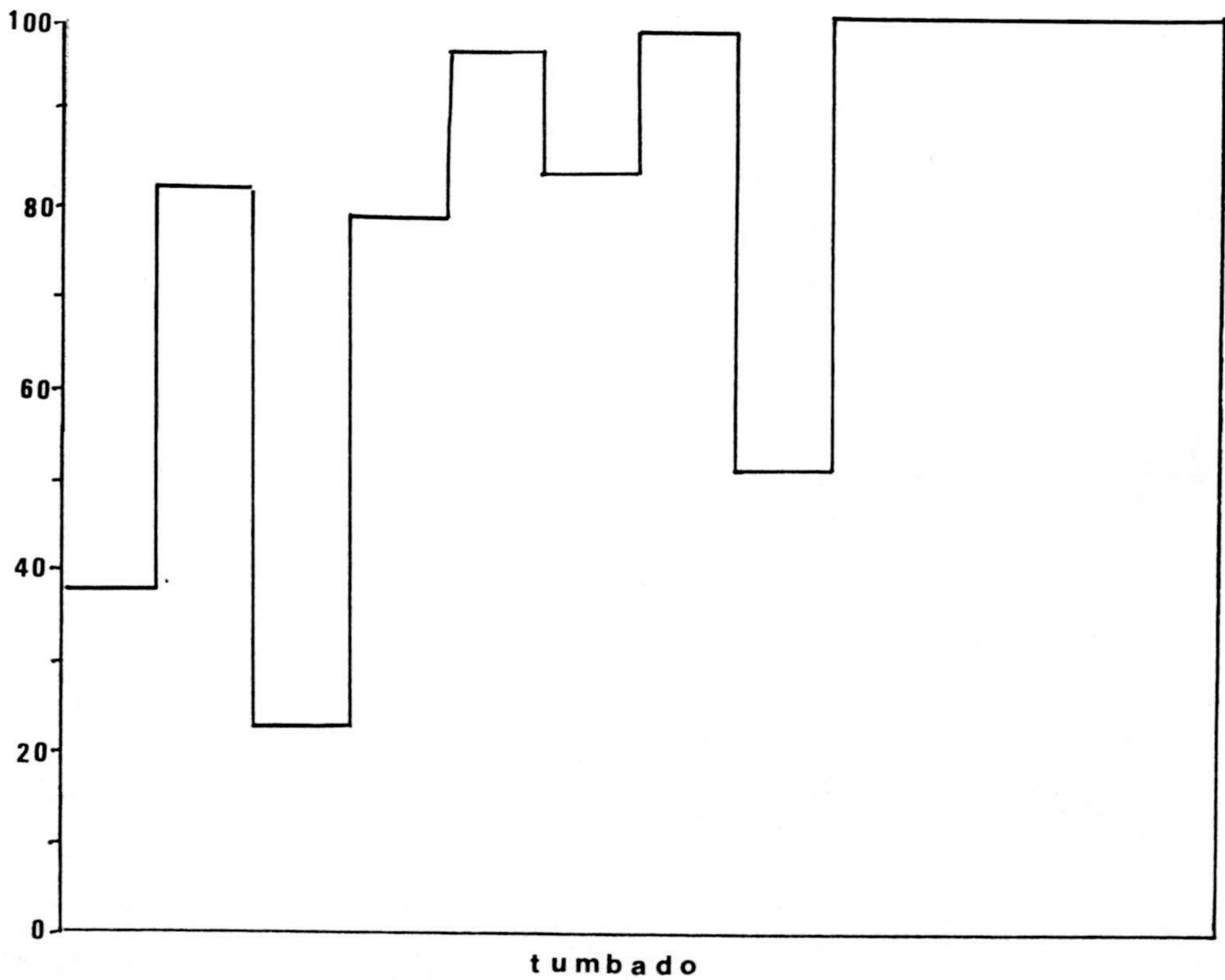


H O R A S

7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19



A C T I V I D A D (%)



mismo rebaño ( $T=3$ ,  $p < 0,001$ ). Estando esta actividad, igualmente a como ocurría en el primer rebaño, concentrada al comienzo del día, y reduciéndose en este caso a cero a partir de las 15 horas.

Los jóvenes del rebaño  $R_2$ , de igual forma a como ocurría en el rebaño  $R_1$ , dedican poco tiempo a mirar al rededor (2,9%), tiempo que difiere significativamente al empleado por las hembras adultas ( $T=2$ ,  $p < 0,01$ ), es tando esta actividad en fase con explorar, tal y como ocurría con los jóvenes del rebaño  $R_1$ . Por otra parte, también en este caso, esta actividad se concentra en la primera parte del día.

Finalmente, con respecto a tumbado, estos individuos ocupan más de dos tercios de su tiempo en esta actividad (78,9%), tiempo mayor al empleado por las hembras adultas del mismo rebaño ( $T=5$ ,  $p < 0,01$ ), y, de la misma forma que los jóvenes del  $R_1$ , esta actividad tiene lugar sobre todo al final del día. Podemos pues, apreciar en la Fig. 55 tres ciclos que aumentan en amplitud y periodo desde el amanecer hasta el atardecer, el primero con dos horas de periodo (de 7 a 9 horas) y 81,8 de amplitud; el segundo con un periodo de cuatro horas (desde las 10 a las 14) y amplitud de 97,5; y, finalmente, el tercer ciclo, más amplio, que comienza a las 15 horas y continúa después del final de la obseru

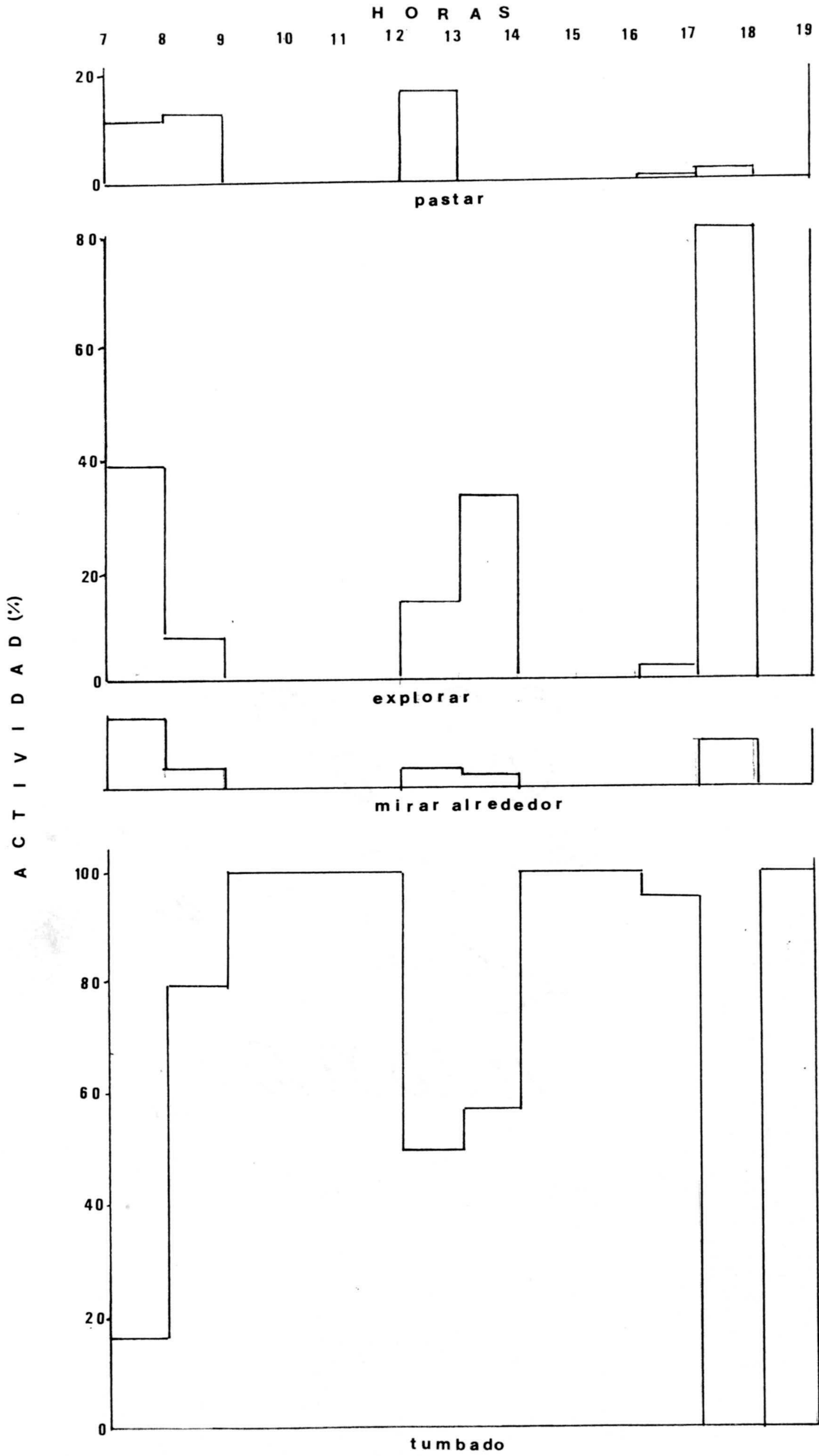
vación, con 100,0 de amplitud.

En la Fig. 55 se aprecia que los jóvenes son más activos a la mañana temprano, para disminuir su actividad desde el final de la mañana hasta el comienzo de la tarde, en que son otra vez activos por un corto tiempo, volviendo nuevamente a tumbarse a partir de las 15 horas y sin interrupción durante el tiempo en que continuamos observando.

#### Macho adulto

Este individuo dedica muy poco de su tiempo a pastar, sólo un 2,6% como media, valor mucho menor del que le dedica el macho adulto del rebaño  $R_1$  (13,6%). Si lo comparamos con las hembras adultas del mismo rebaño hallamos una diferencia significativa ( $T=2$ ,  $p < 0,001$ ). En la Fig. 56 representamos las frecuencias con que el macho realiza cada una de las actividades previamente seleccionadas, en cada hora del periodo de observación. En esta figura se aprecia que el macho reparte la actividad pastar en tres ciclos de corto periodo y amplitud, el primero de ellos con un periodo de dos horas (entre las 7 y las 9) y una amplitud de 7,1; el segundo ciclo con un periodo menor (desde las 12 a las 13 horas) y una amplitud mayor (16,2); y el último, con un periodo de dos horas (de las 16 a las 18 horas) y una amplitud muy pequeña (1,9).





Con respecto a la actividad explorar, este macho la realiza con aproximadamente la misma intensidad que el macho adulto del otro rebaño y que las hembras adultas de su mismo rebaño, siendo pues la diferencia con ellas no significativa ( $T=34$ ). Esta actividad es también realizada en tres ciclos, en fase con pastar: primer ciclo con un periodo de dos horas (desde las 7 a las 9) y una amplitud de 38,5; un segundo ciclo con también dos horas de periodo (de las 12 a las 14 horas) y una amplitud de 32,9; finalmente, un tercer ciclo con el mismo periodo (de las 16 a las 18 horas), y mayor amplitud (81,3).

La actividad mirar alrededor es realizada con muy poca frecuencia por este individuo, de la misma forma que ocurría con el macho adulto del rebaño  $R_1$ , e igualmente la diferencia con las hembras adultas es altamente significativa ( $T=7$ ,  $p < 0,001$ ). El reparto de esta actividad a lo largo de las horas de observación es también en tres ciclos, en fase con las dos actividades mencionadas anteriormente.

Finalmente, la actividad tumbado es ejercida durante más tiempo que las hembras adultas, aunque la diferencia no resultó significativa, siendo de 74,9% y repartido en dos grandes ciclos, el primero con un periodo de cinco horas de duración (desde las 7 a las 12)

y el segundo, de cuatro horas de duración (de 13 a 17 horas) y la misma amplitud (100,0). Un tercer ciclo en el ritmo de tumbado comienza una hora antes de finalizar nuestras observaciones.

Si representamos conjuntamente los valores correspondientes a las pautas que indican mayor actividad, como hacemos en la Fig. 53, observamos que existen tres ciclos en el ritmo de estas pautas del macho adulto, el primero a la mañana temprano, le sigue otro al mediodía y finalmente otro al caer la tarde.

Finalmente, en la Fig. 57 se representan los valores medios de las principales variables atmosféricas, obtenidos durante los meses que duraron las observaciones.

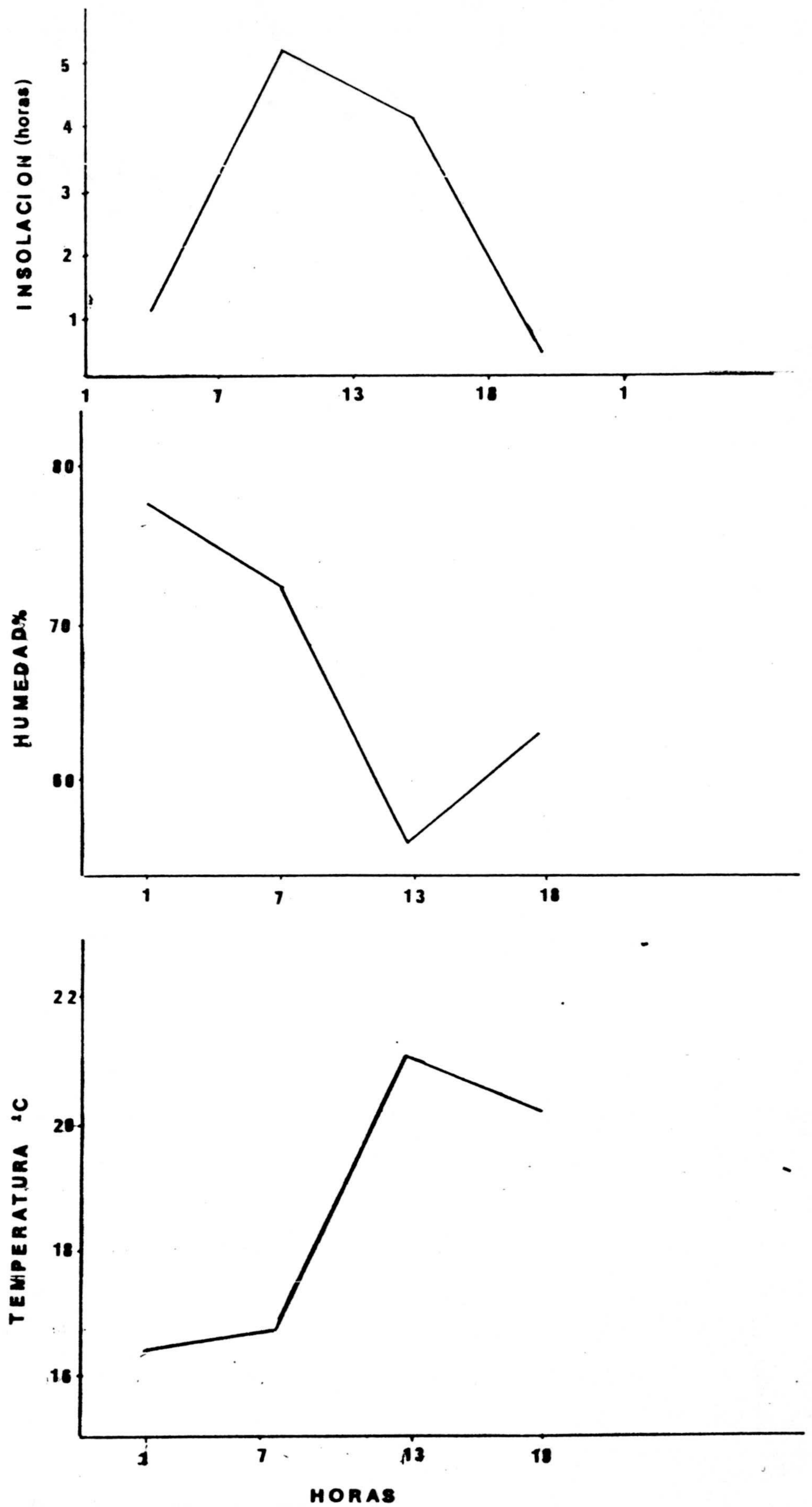


Fig. 57 . Representación gráfica de los valores medios de las principales variables atmosféricas, obtenidos durante los meses que duraron las observaciones.



## CONCLUSIONES

En las hembras adultas de nuestras gacelas observamos tres periodos activos (pastar y explorar) durante las horas de luz, alternando con dos periodos de reposo. El primer periodo activo ocurre por la mañana temprano, el siguiente al medio-día y el último al atardecer. Ritmo que coincide con el detectado en gacelas de Thomson en libertad (Walther 1973).

Nuestras gacelas mantienen el hábito natural de permanecer en pie vigilantes durante la noche, como ocurre en otras gacelas (Walther 1973) y corzos (Turner 1979), aunque no hay ningún predador acechando, tratándose posiblemente de un vestigio de su comportamiento en libertad, vigilando principalmente al atardecer y al amanecer.

Walther (1973) sugiere que los largos periodos que los animales permanecen tumbados o realizando otra actividad, están compuestos por unidades simples en las gacelas individualmente, lo cual explica el mayor número de máximos observados en las gráficas de las actividades para las hembras del R<sub>2</sub>, ya que este rebaño está formado por menor número de hembras (cuatro) que el primer rebaño (seis).

El mayor porcentaje de actividad de los jóvenes se concentra a media mañana, debido probablemente a la presencia en libertad de predadores al amanecer y al atardecer, por lo que el ritmo de actividad en estos periodos es casi nulo. Además, el ritmo de actividad de los jóvenes es distinto al

de sus madres, debido en parte a la tendencia de éstos a permanecer tumbados la mayor parte del tiempo (Walther 1965, en gacelas de Grant; Estes 1967, en gacelas de Grant y de Thomson; Mendelssohn 1974, en gacelas de montaña; Lente 1974, en bóvidos y cérvidos; Leuthold 1978, en gerenuc).

Respecto a la actividad mirar alrededor, observamos que no es realizado por los jóvenes como vigilancia de los predadores, sino como transición entre pautas o cuando alguna causa perturba el entorno, por esta razón, esta actividad es realizado por poco tiempo y en fase con la pauta de pastar y explorar.

El tiempo que dedican los machos adultos a estar tumbados es mayor que el dedicado por las hembras, estando además en fase con ellas, aunque los machos tienden a descansar más por la mañana que por la tarde, mientras que en las hembras es a la inversa.

Por otra parte, los machos emplean muy poco tiempo en mirar alrededor, menos incluso que el que emplean los jóvenes, como era de esperar, puesto que no vigilan a los predadores y cuando alguna perturbación ocurre en el entorno, los machos no están tan atentos como las hembras y los jóvenes. Sin embargo, respecto a la actividad explorar hay menos diferencias en cuanto al tiempo empleado entre machos y hembra. Además los machos adultos gastan menos energía que las hembras, debido probablemente en parte, a que no se han de pelear con otros machos rivales y están por tanto más tiempo descansando.

En cuanto al ritmo de actividad de machos adultos podemos observar tres periodos, que se sitúan al amanecer, en el mediodía y al atardecer, en fase con los ritmos de las hembras de su rebaño.

El desfase en el ritmo de actividad de machos adultos y de jóvenes puede deberse en parte como adecuación al ritmo de actividad de los predadores naturales por parte de los jóvenes, y en parte, quizás, porque los subordinados evitan contactos con los dominantes siendo activos a distintas horas (Crowcroft y Rowel 1963, Crowcroft 1966, Poppel 1968, Bovet 1972, Franklin 1974, Regal y Conolly 1980).

En resumen, podemos decir que gacelas dorcas en cautividad, al igual que las gacelas de Thomson (Walther 1973) y el oryx (Walther 1978a), muestran un ritmo polifásico con tres periodos de actividad y dos de descanso, durante el tiempo de observación, en las hembras y machos adultos. Además, los machos y hembras jóvenes están desincronizados con los adultos, exhibiendo descanso sobre todo al atardecer.

## CONCLUSIONES GENERALES

Veamos a continuación las conclusiones generales de nuestra tesis, organizadas según temática.

En primer lugar, en lo que se refiere a la situación taxonómica de Gazella dorcas en Africa y Península Arábiga, podemos llegar a las siguientes conclusiones:

1.- La escasa diferenciación obtenida entre las subespecies littoralis e isabella, hace pensar que se trata o bien de morfos con distinta representación cuantitativa en las dos áreas muestreadas, o bien incluso expresiones fenotípicas del mismo acervo genético.

2.- Contrariamente a lo expresado por otros autores, no es posible en nuestros análisis diferenciar las poblaciones de pelzelni provenientes de Eritrea de las provenientes de Somalia, a pesar de que, como un conjunto las dos poblaciones presentan alta variabilidad.

3.- En cuanto a la relación de pelzelni e isabella, no parece haber duda en nuestros resultados sobre su diferenciación según caracteres craneales.

4.- Al comparar a isabella con las gacelas del norte y sureste del Sahara, aparecen en nuestros resultados como integradas en distinta línea evolutiva, diferenciándose según la morfología de los cuernos.

5.- Es posible diferenciar las poblaciones de dorcas lo-

calizadas en el centro y norte del Sáhara de las provenientes del sureste del Sahara, de ahí que mantengamos el nombre subespecífico de dorcas para las poblaciones de latitud más al norte, y reunamos bajo el apelativo de osiris a las situadas desde el mismo Hoggar hacia el sur, hasta Darfur y Kordofán.

6.- Las poblaciones de saudiya y arabica, que viven en simpatria en la Península Arábiga, se sitúan en distintas líneas evolutivas y aparecen en nuestro análisis claramente diferenciadas.

7.- En cuanto a caracteres craneales, arabica se sitúa próxima a littoralis e isabella.

8.- Hay que destacar el alto grado de variación de arabica y de pelzelni, poblaciones ambas que habitan zonas más húmedas que los restantes miembros de la especie, por lo que es imaginable que la especie ancestral presente también alta variabilidad, ya que habitaba el Sahara antes que el proceso de desecación le llevara a ser el desierto que hoy es, con lo que posiblemente estas dos subespecies se asemejen al antepasado común más que ninguna otra de las dorcas, que han necesitado adaptarse a la mayor sequedad.

9.- La población saudiya y la procedente de Río de Oro, mantenida hoy en el P.R.F.S. de Almería, presentan alta similitud en todos los caracteres corporales excepto en morfología de los cuernos, lo que puede explicarse como evo-

lución paralela producida como adaptación a ambientes sumamente desérticos.

En cuanto a reproducción nuestras conclusiones son las siguientes:

1.- Aunque nuestras gacelas paren a lo largo del año, los partos tienden a concentrarse en determinadas épocas, siendo éstas variables en los distintos años.

2.- El periodo de gestación medio es de 5 meses y 20 días.

3.- El parto ocurre principalmente por la mañana, lo que puede interpretarse como la protección contra la predación, ya que sus predadores naturales son principalmente nocturnos.

4.- El celo tiene lugar durante todo el año, aunque ocurre con mayor frecuencia unos días después del parto.

5.- Desde el inicio del cortejo hasta el momento de la cópula transcurren como media 17 días.

6.- Las hembras alcanzan la madurez sexual al año de edad.

7.- Los recién nacidos permanecen ocultos los primeros días después de su nacimiento, comenzando a responder a los estímulos de alarma aproximadamente a los 10 días de edad.

8.- El crecimiento corporal es exponencial durante los tres primeros meses de edad, lentificándose gradualmente en los meses que le siguen.

9.- El destete ocurre a los tres meses, y es a partir de

este momento cuando se lentifica el crecimiento.

10.- El dimorfismo sexual es poco acusado, diferenciándose los machos de las hembras sólo en tamaño y forma de los cuernos y en anchura del cuello.

Referente al etograma de la especie podemos concluir lo siguiente:

1.- La pauta "mirar alrededor" se realiza como transición entre otras pautas y también cuando un animal vigila el entorno.

2.- "Marcar el paso" y "marcha contoneada" son pautas de expresión de peligro, altamente ritualizadas, y que se ejecutan en respuesta a una alarma no muy intensa, teniendo al parecer también la función de evitar la agresión entre los congéneres. Como contrapunto no ritualizado (no comunicativo) tenemos los ejemplos de huída al "trote" y al "galope", más eficaces en el alejamiento del peligro.

3.- El ejemplo más patente de ritualización con función comunicativa lo tenemos en la conspicua pauta "saltos con patas rígidas", muy efectiva como señal de alarma, aunque representa una huída relativamente lenta.

4.- Como forma de reconocimiento individual debe funcionar "olfatear", que se realiza con bastante frecuencia.

5.- Las interacciones madre-cría tienen su mayor expresión en "lamer el pelaje", que aunque se realiza en baja frecuencia, comparada con el resto de las pautas, se res-

tringe en alto grado a las relaciones materno-filiales.

6.- Las posturas de "micción y defecación" son distintas en machos que en hembras y están en los primeros altamente ritualizadas.

7.- Como es frecuente en otros Artiodáctilos, la pauta "frotar cuernos" es expresión de agresión redirigida.

8.- Las luchas están más ritualizadas hacia demostración de potencia en machos que en hembras, y así, la primitiva forma de lucha consistente en golpear el cuerpo del receptor (no la testud) mediante golpes de hocico o de cuernos, la realizan las hembras entre sí o los machos hacia ellas durante el cortejo. La elaborada lucha consistente en "golpear y empujar con cuernos" es realizada generalmente por machos adultos y jóvenes entre sí, siendo muy infrecuentes en hembras.

9.- Otro ejemplo de alta selección hacia fines comunicativos lo constituye el comportamiento de cortejo.

10.- La postura de "encogida", realizada por las hembras como respuesta al cortejo del macho, está relacionada con la postura de sumisión.

En cuanto a la estructura temporal del comportamiento podemos concluir lo siguiente:

- 1.- Que tal estructura varía con la clase de edad y sexo.
- 2.- En hembras adultas aparecen agrupadas las pautas de alarma y las maternas, lo que interpretamos como conse-



cuencia de la necesidad de que sean las madres las encargadas de defender a sus crías contra los predadores.

3.- En jóvenes machos y hembras, las pautas características del comportamiento de alarma se agrupan con las pautas de huída estereotipada, que además de permitirles alejarse del peligro les da la ocasión de llamar la atención de sus madres.

4.- En hembras adultas el comportamiento de alarma se agrupa también con el de agresión, oponiéndose ambos a las pautas del comportamiento amigable.

5.- Las crías, al ser rechazadas por sus madres durante el destete, ejecutan la agrupación "amenaza y filial", situación similar a la que se da cuando son rechazadas por hembras adultas distintas a sus madres.

6.- La transición entre las distintas agrupaciones temporales de pautas tiene lugar a través de elementos del grupo "mantenimiento" (actividades de desplazamiento).

7.- El comportamiento sexual en machos adultos se opone a la categoría "mantenimiento", sirviendo de conexión entre los dos grupos las pautas que implican reconocimiento del habitat y de los congéneres.

8.- Los comportamientos de huída y agresión se presentan agrupados en el macho subadulto, lo que debe representar las tendencias simultáneas por parte de estos animales de pretender imponer su posición dominante en el rebaño y de ale-

jarse del macho adulto, que es de hecho quién se impone.

9.- En los machos jóvenes las pautas de huída se agrupan con las pautas de apartarse encogido, ya que ambas pautas constituyen formas diferentes de manifestar sumisión.

En lo que se refiere al comportamiento social de nuestras gacelas tenemos que:

1.- Los machos adultos son predominantemente agresivos y poco sumisos.

2.- En las hembras adultas de mayor edad predomina la agresión sobre la sumisión, aunque el nivel de agresión es menor que en el macho adulto. El resto de las hembras de menor edad y las subadultas varían gradualmente desde intermedias hasta más sumisas que agresivas.

3.- Las hembras jóvenes poseen un bajo nivel de agresión sumisión siendo principalmente sumisas.

4.- La disposición jerárquica de cada individuo resulta la misma si se le ordena según el criterio de "golpear con cuernos" y según el criterio de "dirigir cuernos". Según estos dos criterios de dominancia el macho alfa se encuentra al margen y por encima del resto del grupo, las hembras de mayor edad se disponen en una jerarquía lineal, superior a las de menor edad, entre las que no se establece una clara linealidad. Por debajo de todas ellas se encuentran las hembras jóvenes.

5.- La actividad "olfatear" es la que ocurre con más fre-

cuencia de todas las pautas sociales. El macho olfatea a todos los miembros del grupo y especialmente a las hembras que corteja, las hembras olfatean con mayor frecuencia en dirección a sus crías y éstas exclusivamente a sus madres, pero las interacciones que se establecen son de tipo circular o triangular, nunca lineal.

6.- La actividad de "lamer" unos individuos a otros es rara, excepto de madres hacia sus crías en el periodo entre el nacimiento y el destete.

7.- La ordenación de los animales según la similitud en el nivel de comportamiento realizado y recibido resulta en las siguientes agrupaciones: hembras jóvenes y crías, hembras adultas de mayor edad y machos adultos, hembras adultas de menor edad y subadultas, machos jóvenes.

8.- Las pautas características de los individuos jóvenes son las de "huída y filial" y las de "descansar" y "desperdersarse", de las hembras adultas y de machos subadultos son las de "pastar" y "mirar alrededor", de las hembras jóvenes son las pautas de "exploración", de los machos adultos y subadultos lo son las pautas "sexual masculino" y de las hembras adultas las de "sexual femenino".

En lo referente al elaborado diseño del escudo anal concluimos que:

1.- Tal diseño se utiliza al parecer principalmente para denotar peligro extremo, elevándose la cola gradualmente

desde la postura relajada y moviéndose lateralmente más cuanto más inminente parecía el peligro, hasta llegar a la posición de cola vertical en situaciones de peligro extremo.

En lo referente al ritmo de actividad diurna:

1.- Los individuos adultos y subadultos presentan dos periodos de descanso al día, explorando, también cíclicamente, al amanecer y al atardecer.

2.- Los individuos jóvenes no coinciden en su ritmo perfectamente con el del resto de los sujetos.

## RESUMEN

En lo que se refiere a la clasificación de Gazella dorcas hemos llegado a la conclusión de que las poblaciones de littoralis e isabella, por ser tan similares entre sí y situarse en una línea evolutiva común, pertenecen a una misma subespecie, representando tan sólo morfos de distinta representación cuantitativa en las dos áreas en que se encuentran. Igualmente, las poblaciones de pelzelni de Eritrea y de Somalia, a veces consideradas aparte en la bibliografía, se sitúan en la misma línea evolutiva sin separarse estas dos poblaciones bajo ningún criterio.

En cuanto a la relación de pelzelni con isabella, cercanas geográficamente, la evidencia aquí presentada indica que se trata de dos subespecies bien diferenciadas, sin compartir ningún paso evolutivo.

Las poblaciones de dorcas de Darfur y Kordofan, en el SE del Sahara, se diferencian de las poblaciones del Macizo del Hoggar, en el centro del Sahara, y más al norte, aunque se presentan muy próximas entre sí. Así, la similitud entre estas poblaciones se explica, a pesar de la gran distancia que las separa, por situarse en uno de los corredores que atraviesan el desierto del Sahara de norte a sur.

Al comparar las gacelas del norte y sureste del desier-

to del Sahara con isabella, al otro lado del Nilo, obtenemos que, aunque se localizan en distintas líneas evolutivas, de hecho se diferencian tan sólo en forma y dimensiones de los cuernos. Por su parte, neglecta aparece en el análisis cladístico como especie primitiva.

Las gacelas saudiya y arabica, que viven en la Península de Arabia, aparecen similares entre sí en nuestro análisis factorial, aunque siguen dos líneas evolutivas diferentes. Por otra parte, arabica sigue la misma línea evolutiva que littoralis e isabella, a pesar de que habitualmente se les clasifica incluso en especies diferentes (G. gazella).

En cuanto al alto grado de variación observado en arabica, de amplitud similar a pelzelni, es quizás interesante destacar la presencia de ambos taxones en los hábitats menos desérticos del ámbito total de la especie.

Las gacelas de Río de Oro presentan enorme similitud con saudiya, bajo todos los prismas analizados, lo que interpretamos como debido a evolución paralela como adaptación a una desertización extrema.

En cuanto a la reproducción, nuestras gacelas paren a lo largo del año, aunque los partos tienden a concentrarse en determinadas épocas, variables en los distintos años. El periodo de gestación es de 5 meses y 20 días. El parto ocurre principalmente por la mañana, lo que relacionamos con protección contra los predadores.

El celo tiene lugar durante todo el año, aunque ocurre con mayor frecuencia después del parto; desde el inicio del cortejo hasta el momento de la cópula transcurre una media de 17 días. Las hembras alcanzan la madurez sexual al año de edad.

En cuanto a la relación materno-filial, las dorcas pertenecen a la categoría de "crías ocultas", es decir, recién nacidos escondidos los primeros días después de su nacimiento y sin responder a los estímulos de alarma hasta, en nuestro caso, aproximadamente diez días de edad.

El crecimiento es exponencial durante los tres primeros meses de edad, y disminuyendo gradualmente en los meses que le siguen. El destete ocurre a los tres meses, y es a partir de este momento cuando se lentifica el crecimiento.

El dimorfismo sexual es poco acusado, diferenciándose marcadamente los machos de las hembras sólo en tamaño y forma de cuernos y anchura de cuello, sin duda a consecuencia del uso de estas estructuras en la competencia entre machos por el acceso a las hembras.

En cuanto a la descripción de las pautas del etograma de dorcas, "mirar alrededor" se realiza como transición entre pautas y también cuando un animal vigila el entorno. La postura de "alerta" es posiblemente la más adecuada para percibir los estímulos de los alrededores. "Marcan-

do el paso" y "marcha contoneada" son realizadas cuando las gacelas se alejan de un peligro no muy intenso y parecen tener la función de evitar la agresión. Sin embargo, "tro-tar" y "galopar" son formas de huida más eficaces. Por el contrario, "saltos con patas rígidas" es más efectiva como señal de alarma que como huida de peligro.

"Olfatear" es probablemente una forma de reconocimiento individual y se realiza con bastante frecuencia. "Lamer el pelaje", por el contrario, se presenta con baja frecuencia, dirigiéndose en forma bastante restringida de madres hacia crías.

Las posturas de "micción y defecación" son distintas en machos y hembras, y están en los primeros altamente ritualizadas, lo que puede significar que además de la misión de marcar el territorio constituya una señal visual para sus compañeros.

"Frotar cuernos" se pone de manifiesto en nuestro caso de forma destacada, como agresión redirigida.

Las luchas están más ritualizadas en machos que en hembras; así, el "golpear con hocico" y el "golpear con cuernos" el cuerpo de un congénere son realizadas principalmente por las hembras, y por los machos sólo hacia hembras durante el cortejo; mientras que el "golpear y empujar con cuernos" son realizadas generalmente por machos adultos y jóvenes, siendo infrecuente en hembras.



El comportamiento de cortejo en machos está marcadamente ritualizado, y tiene por objeto estimular a la hembra aumentando su grado de receptividad, para, tras una media de 17 días ocurrir la cópula, que es muy rápida.

La postura de "encogida", realizada por las hembra como respuesta al cortejo del macho, está relacionada con la postura de sumisión.

La agrupación de las pautas según secuencias temporales varía con la clase de edad y sexo. Así, las hembras adultas agrupan las pautas de alarma y maternal, ya que son las madres las encargadas de defender a sus crías contra los predadores; por el contrario, en hembras y machos jóvenes las pautas características del comportamiento de alarma se unen a pautas de huida estereotipada, que además de permitirles alejarse del peligro les da ocasión de llamar la atención de sus madres.

El comportamiento de alarma en hembras adultas puede también agruparse con el de agresión, oponiéndose ambos a las pautas del comportamiento amigable. Además, la asociación alarma (estereotipada) y agresión en hembras adultas se explica por la necesidad de detener la escalada de agresiones entre ellas y las crías durante el destete cuando las crías intentan mamar, y al ser rechazadas ejecutan las pautas de la agrupación "amenaza y filial". Una situación similar aunque sin relación con el destete, se da en-

tre las hembras adultas y crías extrañas.

La conexión entre las distintas agrupaciones temporales de pautas, tiene lugar a través de elementos del primer grupo en importancia en el análisis de componentes principales, el que hemos denominado "mantenimiento", lo que es válido para todas las clases de edad y sexo.

El comportamiento sexual en machos adultos se opone a la categoría "mantenimiento", sirviendo de conexión entre los dos grupos las pautas que implican el reconocimiento del hábitat y de los congéneres.

El comportamiento agresivo en machos adultos se manifiesta mediante agresión redirigida. Los comportamientos de huida y de agresión se presentan agrupados en el macho subadulto, ya que éste pretende imponer su posición dominante en el rebaño, impidiéndoselo el macho adulto. En cuanto a la agrupación de "alarma", incompatible con la de "huida y agresión", se puede desencadenar de dos formas: por un origen externo al grupo que desencadena alarma y finaliza en huida, y por un origen procedente del macho adulto del rebaño, que desencadena agresión y huida.

Finalmente, en machos jóvenes, las pautas de huida se agrupan con la pauta apartarse encogido, típica del comportamiento sexual femenino, ya que ambas pautas constituyen formas diferentes de manifestar sumisión.

Analizando los perfiles de personalidad de los indivi-

duos de ambos rebaños, nos encontramos con que los machos adultos son predominantemente agresivos y poco sumisos, sin asemejarse a ningún otro individuo del grupo. Las hembras adultas de mayor edad forman otro nivel, en el que predomina la agresión sobre la sumisión, aunque el nivel de agresión es menor que en el macho adulto. El resto de las hembras de menor edad y subadultas varían gradualmente desde intermedias hasta más sumisas que agresivas. Finalmente, las hembras jóvenes con un bajo nivel de agresión-sumisión y principalmente sumisas.

La disposición jerárquica de los individuos, según los actos agresivos de golpear y dirigir cuernos, es semejante. Para ambos actos, el macho alfa se encuentra al margen y por encima del resto del grupo. Las hembras de mayor edad se disponen en una jerarquía lineal, superior a las de menor edad, entre las que no se establece una clara linealidad. Por debajo de todas ellas se encuentran las hembras jóvenes.

La actividad olfatear es la que ocurre con mayor frecuencia, y es una de las principales formas de reconocimiento individual en ungulados. El macho olfatea a todos los miembros del grupo y especialmente a las hembras que corteja; las madres olfatean con mayor frecuencia en dirección a sus crías y éstas a sus madres, pero las interacciones que se establecen son de tipo circular o triangular, nunca li-

neal.

La actividad de lamerse unos individuos a otros es rara, excepto de madres hacia sus crías en el periodo entre el nacimiento y el destete.

De acuerdo con la similitud entre los animales según el comportamiento realizado y recibido respecto a las pautas en cuestión, se formaron varios grupos, que dependen no sólo de la edad y sexo de los individuos implicados, sino también de sus relaciones de parentesco.

En cuanto a la forma en que los sujetos reparten sus funciones en el grupo social, tenemos que el comportamiento de "huida y filial" es característico de los individuos jóvenes, así como la tendencia a descansar y desperezarse más que sus compañeros. Las pautas pastar y mirar alrededor forman un grupo característico de hembras adultas y macho subadulto. El comportamiento maternal es también característico de hembras adultas, siendo el comportamiento de exploración peculiar de hembras jóvenes.

Quedó además constancia en los resultados que el comportamiento sexual como tal categoría puede adscribirse tan sólo a los adultos, quedando caracterizada una conducta sexual masculina propia principalmente de los machos adultos y del subadulto, y una conducta sexual femenina, predominante sobre todo en hembras adultas.

En lo que se refiere a la utilización del escudo anal,

en las situaciones de ausencia de peligro o de relación social más amigable, los animales mantienen la cola caída y relajada; en la siguiente etapa, de mayor actividad o de relación social no amigable, aunque tampoco agresiva, hay un incremento en el balanceo de la cola aumentando a continuación la incidencia del diseño visual que le acompaña, presentándose la cola en posición horizontal en las situaciones agresivas o de mayor actividad general, para, finalmente, en las situaciones de máximo peligro, elevarse la cola a la posición vertical o próxima.

Como consecuencia deducimos que la elevación de la cola y la presentación de los distintos diseños, van ligados a un aumento del grado de excitación general, que puede manifestarse aumentando la actividad general de los individuos.

En lo que se refiere a los ritmos de actividad de nuestras gacelas tenemos que, durante las doce horas de luz en que se observaron, las hembras adultas presentaron dos periodos de reposo (el primero desde la mañana temprano hasta el mediodía y el segundo en la primera parte de la tarde), intercalados entre tres periodos de actividad. Además el tiempo dedicado por las hembras adultas a explorar es mayor que las restantes clases de individuos, y se reparte al amanecer y al atardecer, probablemente como adaptación en estado libre a la presencia de predadores a esas

horas.

Los jóvenes presentan un ritmo diferente al de sus madres: el mayor porcentaje de actividad se da a media mañana, siendo además mayor el tiempo dedicado por éstos al descanso (tumbados) al atardecer.

Por otra parte, los machos adultos presentan tres periodos en el ritmo de actividad, en fase con las hembras de sus rebaños, y con una mayor tendencia a aumentar su actividad hacia el mediodía, con un descanso a media tarde, en contraposición con los jóvenes (machos y hembras), que tienden a descansar sobre todo a la tarde.

## AGRADECIMIENTOS

Llegamos al momento en que finalizado el trabajo hemos de agradecer la colaboración de todas aquellas personas, que, de una u otra forma, han posibilitado que éste llegue a buen fin.

En primer lugar, recordaremos a Antonio Cano y a Mar Cano, que me recibieron con gran amistad desde el primer momento en el P. R. F. S. (Almería), y que pusieron a mi disposición todo el trabajo realizado por ellos en años anteriores.

De igual forma, agradezco a Emilio López Caballero los consejos que me dió referentes al análisis factorial.

Y de forma especial, quiero recordar a F. Borja Sanchiz, que junto con Amparo Arano, Monserrat y Juan Manuel, me ayudaron en la confección del capítulo de taxonomía, que tanto trabajo y dificultades me ha llevado.

También le doy las gracias a Amparo Vila por haber realizado los análisis en los que se requería el uso del computador.

Finalmente, agradezco al director de la tesis: Fernando Alvarez que me haya enseñado una técnica de trabajo aplicada a Etología, y por haber aceptado la dirección del trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALTMANN, S.A. (1965). Sociobiology of Rhesus Monkeys II. Stochastices of social communication. J. Theoret. Biol. 8: 490-522.
- ALTMANN, S.A. (1968). Sociobiology of Rhesus Monkeys. IV. Testing Mason's hypothesis of sex differences in affective behaviour. Behaviour XXXII: 49-69.
- ALTMANN, D. (1969). Harnen und Koten bei Säugetieren. Neue Brehm-Bücherei No. 404. Wittengerg-Lutherstadt: Ziemsen.
- ALLIN, J.T. y E.M. BANKS (1968). Behavioural biology of the Collard Lemming Dicrostonyx groenlandicus (Tralill); I Agonistic Behaviour. Anim. Behav. 16: 245-262.
- ALVAREZ, F. (1973). Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*. Monog. Cienc. Mod., 82: 1-74. C.S.I.C., Madrid.
- ALVAREZ, F., F. BRAZA y A. NORZAGARAY (1975a). Estructura social del gamo (Dama dama, Mamalia, Cervidae), en Doñana. Ardeola, 21, especial, :1119-1142.
- ALVAREZ, F. (1975b). Social hierarchy under different criteria in groups of Squirrel Monkeys, Saimiri sciureus. Primates, 16 (4): 437-455.
- ALVAREZ, F., F. BRAZA y A. NORZAGARAY (1975c). Etograma cuantificado del gamo (Dama dama) en libertad.



- Doñana Acta Vertebrata, 2(1): 93-142.
- ALVAREZ, F., F. BRAZA y A. NORZAGARAY (1976). The use of the rump patch in the Fallow Deer (D. dama) Behaviour LVI (3-4): 298-308.
- ALVAREZ, F. y C. CÓNsul (1978). The structure of social behaviour in Theropithecus gelada. Primates, 19(1): 45-59.
- AMOROSO, E.C. y F.H.A. MARSHALL (1952). External factors in sexual periodicity. In: "Marshall's Physiology of Reproduction" (A.S.Parkes, ed.); 1(2): 707-831. London.
- ARIAS de REINA, L. (1977). Tesis doctoral: Comportamiento agresivo-competitivo en córvidos gregarios de Andalucía. Universidad de Sevilla.
- ASCHOOFF, J. (1960). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 25: 11-28.
- ASCHOOFF, J. (1963). Comparative physiology: diurnal rhythms. Ann. Rev. Physiol., 25: 581-600.
- ASCHOOFF, J. y K. HONMA (1959). Art-und individual-Muster der Tagesperiodik. Z. Verge. Physiol., 42: 383-393.
- BAERENDS, G.P., R. BROWER y H.T.J. WATERBOLK (1955). Ethological studies on Lebistes reticulatus (Peters) I. An analysis of the male courtship pattern.

Behaviour VIII : 249-334.

- BASIROV, F. B. (1960). Basic causes of seasonal variation in quantity and quality of bull and buffalo bull semen in Azerbaijan. Anim. Breed. Abstr. 28, 1.294.
- BEKOFF, M y M.C. WELL (1980). Ecología social de los coyotes. Investigación y Ciencia, 45: 88.
- BENZECRI, J. P. (1976). L'Analyse des Données. 1. La taxonomie. Ed. Dunod. Paris.
- BERNSTEIN, I.S. y L.G. SHARPE (1966). Social roles in a rhesus monkey group. Behaviour 26(1-2): 91-104.
- BERNSTEIN, I. S. (1970). Primate status hierarchies. In: "Primate behaviour" (L.A. Rosenblum, ed.), 1: 71-109.
- BERNSTEIN, I.S. (1974). Activity profiles of primates groups. In: "Behaviour of nonhuman primates" (A.M. Schrier y F Stollnitz). Academic Press, 5. London.
- BERNSTEIN, I.S. (1976). Activity pattern in a sooty mangabey group. Folia Primatol., 26: 185-206.
- BERNSTEIN, P.L., W.J. SMITH, A. KRENSKY y K. ROSENE (1978). Tail positions of Cercopithecus aethiops. Z. Tierpsychol, 46: 268-278.
- BLEST, A.D. (1961). The concept of ritualization. In: "Current problems in animal behaviour" (W.H Thorpe y O.L. Zangwill, eds.). Cambs. Univ. Press.

- BLAINE, G. (1913). Relationship of Gazella isabella to Gazella dorcas. The Annals & Magazine of Nat. Hist. 8(11): 291-296.
- BLURTON JONES, N.G. (1968). Observations and experiments on causation of threat displays of the great tit (Parus major). Anim. Behav. Monographs: 1(2-3): 75-158.
- BLURTON JONES, N.G. (1972). Categories of child-child interaction. In: "Ethological studies of child behaviour", (N. Blurton Jones, ed.): 97-127. Cambridge University Press, London.
- BONDENHEIMER, F.S. (1938). Problems of animal ecology. Oxford University Press, London.
- BONFENBRENNER, U. (1945). The measurement of sociometric status, structure and development. Sociometry Monographs, 6. Beacon House, New York.
- BOVET, J. (1972). On the social behaviour in a stable group of long tailed field mice (Apodemus sylvaticus) II. Its relations with distribution of daily activity. Behaviour 41: 55-67.
- BOY, V. y P. DUCAN (1979). Time-Budget of Camargue horses. I. Development changes in the time-budgets of foals. Behaviour 71(3-4): 187-201.
- BROWER, L. P., J. van Z. BROWER y F.P. CRANSTON (1965). Courtship behaviour of the queen butterfly Da-

- naus gilippus berenica (Cramer). Zoologica, 50: 1-39.
- BROWN, F.A. (1959). Living clocks. Science 130: 1.535-1.544.
- BROWN, F.A. (1960). Responses to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 25: 57-71.
- BROWN, F.A. (1976). Evidence for external timing of biological clocks. In: "An introduction to biological rhythms". (J.D. Palmer, ed.). Academic Press New York, San Francisco, London.
- BROWN, W.L. (1968). An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. American Naturalist, 102(924): 188-191.
- BROWN, R.G.B. (1965). Courtship behaviour in the Drosophila obscura group. Part II. Comparative studies. Behaviour 25: 281-323.
- BRUCE, V.G. (1960) Environmental entrainment of circadian rhythms. Cold Spr. Harb. Symp. Quant., Biol. 25: 29-48.
- BUECHNER, H.K. y R. SCHLOETH (1965). Ceremonial mating behavior in Uganda kob (Adenota kob thomasi Neumann) Z. Tierpsychol, 22: 209-225.
- BURCKARDT, D. (1958). Observations sur la vie sociale du cerf (Cervus elaphus) au Parc National Suisse. Mammalia, 22: 226-244.



- BÜTZLER, W. (1974). Kampf-und Paarungsverhalten soziale Rangordnung und Aktivitätsperiodik beim Rothirsch (Cervus elaphus L.) Z. Tierpsychol. Suppl. 16.
- CABRERA, A. (1928). A new gazelle from north Africa. Journal of Mammalogy, 9: 239-242.
- CABRERA, A. (1932). Gazella dorcas cabrerai Jouleaud. Los mamíferos de Marruecos: 344-347.
- CANNON, W.B. (1953). Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. Brandford Co., Boston.
- CARPENTER, C.R. (1958). Territoriality: a review of concepts and problems in behaviour and evolution. A. Rae & G.G. Simpson, : 244-250, New Haven: Yale University Press.
- CARRUTHER, D. y E. SCHWARZ (1935). On a new gazelle from central Arabia P. Z. S. London, : 155.156.
- CHANDRASHEKARAN, M.K. (1965). Persistent tidal and diurnal rhythms of locomotory activity and oxygen consumption in Emerita asiatica (M-Edw.). Z. Vergl. Physiol., 50:137-150.
- CLOUDSLEY-THOMSON, J.L. (1961). Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. Chap. 5. Academic Press. New York.
- CORBET, G.B. (1978). The mammals of the Palearctic Region. A taxonomic review. British Museum (N.H.). Cornell University Press. London & Ithaca.
- COLLIAS, N. E. (1953). Some factors in maternal rejection of sheep and goats. Bull. ecol. Soc. Am. 34: 78.
- COOKE, H.B.S. (1963). Pleistocene mammal faunas of Africa. In: African ecology and human evolution (F.C. Ho-

- wéll y F. Boulliere, eds.): 65-116. Methuen, Lond.
- COUTURIER, M.A.J. (1962). Le bouquetin des Alpes. Grenoble.
- CRAIG, G.W. (1918). Appetites and aversions as constituents of instincts. Biol. Bull Woods Hole, 34: 91-107.
- von CRANACH, M., K. KOPPA, W. LEPENIES y D. PLOOG (1979). Human ethology. Claims and limits of a new discipline. Cambridge University Press & Editions de la Maison des Sciences de l'Homme.
- CROOK, J.H. (1961). The basis of flock organization in birds. In: "Current problems in animal behaviour" (W.H. Thorpe & O.L. Zangwill, eds.). Cambridge University Press. London: 125-149.
- CROOK, J.H. (1970). Social behaviour in birds and mammals. Academic Press. London.
- CROWCROFT, P. (1953). The daily cycle of activity in British shrews. Proc. Zool. Soc. London, 123: 715-729.
- CROWCROFT, P. (1966). Mice all over. Dufour Editions, Chester Springs, Pa.
- CROWCROFT, P. y F.P. ROWE (1963). Social organization and territorial behaviour in the wild house mouse (Mus musculus.L.) Proc. Zool. Soc. London. 140: 517-531
- DAGET, J. (1976). Les Modèles mathématiques en Ecologie. Ed. Masson. Paris.
- DAGG, A.I y A. TAUB (1970). Flehmen. Mammalia 34: 686-695.

- DASMANN, R.F. y A.S. MOSSMAN (1962). Population studies of impala in Southern Rhodesia. *J. Mammal.* 43: 375-395.
- DAVID, J.H.M. (1973). The behaviour of the bontebok, Damaliscus dorcas dorcas (Pallas 1766), with special reference to territorial behaviour. *Z. Tierpsychol.*, 33: 38-107.
- DAVIS, J.A. (1965). A preliminary report on the reproductive behaviour of the small Malayan chevrotain, Tragulus javonicus, at New York Zoo. *Int. Zoo Yb.*: 42-44.
- DELGADO-GARCIA, J.M., C. GRAU, P. DeFEUDIS, F. del POZA, J.M. JIMENEZ y J.M.R. DELGADO (1976). Ultradian rhythms in the mobility and behavior of rhesus monkeys. *Exp. Brain Res.*, 25: 79-91.
- DeVORE, B.I. (1965). *Primate behavior: field studies of monkeys and apes.* Holt, Rinehart and Winston. New York.
- DINGLE, H. (1969). A statistical and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp Gonodactylus bredini manningi. *Anim. Behav.* 17: 561-575.
- DITTRICH, L. (1968). Erfahrungen bei der Gesellschaftshaltung verschiedener Huftierarten. *Zool. Garten NF*, 36: 95-106.
- DOUGLAS-HAMILTON, I (1972). On the ecology and behaviour of

- the African elephant. The elephants of Lake Manyara. Unpubl D. Phil. Thesis. Univ. Oxford.
- DUBOST, G. y F. FEER (1981). The behaviour of the male Antilope cervicapra L., its development according to de age and social rank. Behaviour 76: 62-125.
- DUTT, R.H. y L.F. BUSH (1955), The effect of low environmental temperature on initiation of the breeding season and fertility in sheep. J. Anim. Sci. 14: 885-896.
- ECKSTEIN, P. y S. ZUCKERMAN (1956). The oestrous cycle in the Mammalia. In: "Marshall's Physiology of Reproduction". (A.S. Parkes, ed.). 1(1) chap. 4: 226-396. Longmans, Green, London.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1975). The biology of behavior. Holt, Rinehart and Winston, INC. New York.
- EISENBERG, J.F. (1966). The social organizations of mammals. Handb. Zool. 8: 1-92.
- EISENBERG, J.F. y D.G. KLEIMAN (1972). Olfactory communication in mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 1-32.
- ELLERMAN J. R. y T.C.S. MORRISON-SCOT (1951). Checklist of Palearctic and Indian Mammals. 1758-1946. London: Trustees of the British Museum: 389-394.
- ESTES, R.D. (1967). The comparative behavior of Grant's and Thomson's gazelles. J. Mammal, 48: 189-209.
- ESTES, R.D. (1969). Territorial behavior of the wildebeest (Connochaetes taurinus Burchell, 1823). Z. Tier-



psychol., 26: 284-370.

- EVERDEE, J.F. (1976). Abnormal behavior prior to earthquakes. I. office of earthquake studies. U.S. Geological Survey, Menlo Park, Calif.: 1-426.
- EWER, R.F. (1968). Ethology of Mammals. London. Logos Press.
- FABRICIUS, E. y A.M. JANSSON (1963). Laboratory observations on the reproductive behaviour of the pigeon. (Columba livia) during the pre-incubation phase of the breeding cycle. Anim. Behav. 11(4): 534-547.
- FINGERMAN, M. (1960). Tidal rhythmicity in marine organisms. Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 25: 481-489.
- FLEROV, C.C. (1952). Fauna of the U.S.S.R. Mammals: musk deer and deer. Acad. of Sci. of the U.S.S.R., Moscow.
- FLOWER, S.S. (1932). Notes on the recent mammals of Egypt. Proc. Zool. Soc. London. 101: 369-450.
- FOSTER, J.B. y A.I. DAGG (1972). Notes on the biology of the giraffe. E. Africa Wildl. J. 10: 1-16.
- FRÄDRICH, H. (1967). Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flusspferde (Hippopotamidae). Hamdb. Zool. 8 (10/26): 1-44.
- FRASER, A.F. (1968). Reproductive behaviour in Ungulates. Academic Press. London. New York.
- GADGIL, M. (1981). Changes with age in the strategy of social behaviour. XVII<sup>th</sup> International Ethologi-

cal Conference. September 1-9, Oxford.

- GARTLAN, J. s. (1968). Structure and function in primate society. *Folia Primat.* 8(2): 89-120.
- GEIST, V. (1963). On the behaviour of the North American Moose in British Columbia (Alces alces andersoni Petersen 1950). *Behaviour* 20: 377-416.
- GEIST, V. (1966). The evolution of horn-like organs. *Behaviour*, 27(3-4): 175-214.
- GENTRY, A.W. (1964). Skull characters of African gazelles. *Ann. Mag. N.H.* 13(7): 353-382.
- GHOBRIAL, L.I. (1970). The water-relations of the desert antelope Gazella dorcas dorcas. *Physiological Zoology*, 43: 249-256.
- GHOBRIAL, L. I. (1974). Water relation and requirement of the dorcas gazelle in the Sudan. *Mammalia*, 38(L): 88-107.
- GORLING, L.M.C. (1969). Parturition and related behaviour in Coke's hartebeest, Alcelaphus buselaphus cokei Günther. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 6: 265-286.
- GRAU, G.A. y F. WALTHER (1976). Mountain gazelle agonistic behaviour. *Anim. Behav.* 24: 626-636.
- GRAY, J.E. (1846). On the new species of Antilopes in the British Museum Collection. *The Annals Magazine of Nat. Hist.* 18: 214-231.
- GROVES, C.P. y D.L. HARRISON (1967). The taxonomy of the gazelles (genus Gazella) of Arabia. *J. Zool. Lon-*

- don, 152: 381-387.
- GROVES, C.P. (1969). On the smaller gazelles of the genus Gazella de Blainville, 1816. Z. Säugetierk, 34: 38-60
- GRUBB, P. y P.A. JEWELL (1974). Movement, daily activity and home range of soay sheep. In: Island survivors, the ecology of the soay sheep of St. Kilda (P.A. Jewell y C.M. J. Morton-Boyd, eds,) Athlone Press. Univ. London.
- GUTHRIE, R.D. (1971). A new theory of mammalian rump patch evolution. Behaviour, 38: 132-145.
- HAFEZ, E.S.E. (1962). The behaviour of domestic animals. The Williams and Wilkins Co. Baltimore.
- HALDBERG, F., M.B. VISSCHER y J.J. BITTNER (1954). Relation of visual factors to eosinophil rhythm in mice. Am. J. Physiol. 179: 229-235.
- HALL, K.R.L. (1965). Social organization of the old-world monkeys and apes. Symp. Zoo. Soc. London. 14: 265-289.
- HARKER, J.E. (1964). The physiology of diurnal rhythms. Cambridge. Monograph Exper. Biol. 13. Cambridge Univ. Press.
- HART, G.S. , S.W. MEAD y W.M. REGAN (1946). Stimulating the sex drive of bovine males in artificial insemination. Endocrinology 39: 221-223.
- HASSENBERG, L. (1971). Verhalten bei Einhufern. Neue Brehm-

- Bücherei 427. Wittenberg Lutherstadt. Ziemsen.
- HAUENSCHILD, C. (1960). Lunar periodicity. Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 25: 491-497.
- HAZLETT, B.A. y G.F. ESTABROK (1974). Examinations of agonistic behaviour by character analysis I. The Spider Crab. Behaviour, 48: 131-144.
- HEDIGER, H. (1950). Wild animals in captivity. Butterworths, London.
- HEDIGER, H. (1954). Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Zürich (Gutenberg).
- HEDIGER, H. (1955). Studies of the psychology and behaviour of captive animals in zoos and circuses. Butterworths, London.
- HEDIGER, H. (1961). Tierpsychologie im zoo und Zirkus. Basel Reinhardt.
- HEINROTH, O. (1911). Beiträge zur biologie namentlich ethologie und psychologie der Anatider. Proc. Sth. Int. Orn. Congr. (1910): 589-702.
- HERSHER, L., A.U. MOORE y J.B. RICHMOND (1958). Effect of post-partum separation of mother and kind of maternal care in the domestic goat. Science, N.Y. 1.342-1.343.
- HINDE, R.A. (1952). The behaviour of the great tit (Parus major) and some other related species. Behaviour Suppl. 2: 1-201.

- HINDE, R. A. (1953). The conflict drives in the courtship and copulation of the chanffinsh. Behaviour 5: 1-31.
- HINDE, R.A. (1970). Animale behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology. McGraw-Hill Book Co., New york.
- HITCHINS, P.M. y M.G. BEHR (1968). Parental care in impala. Lammergeyer. 9: 43.
- van HOOFF, J.A.R.A.M. (1973). A structural analysis of the social behaviour of a semicaptive group of chimpanzees. In: "Social communication and movement. (M. vonCranach y I. Vine, eds.). Academic Press. London: 75-162.
- HUTSON, G. (1975). Sequences of prey-catching behaviour in the brush-tailed marsupial rat (Dasyuroides byrnei). Z. Tierpsychol, 39: 39-60.
- HUXLEY, J.S. (1914). The courtship-habits of the great crested grebe (Podiceps cristatus), with an addition to the theory of sexual selection. Proceedings of the Zoological Society of London, 35: 491-562.
- HUXLEY, J.S. (1923). Courtship activities in the red-throated diver (Colymbus stellatus Pontopp), together with a discussion of the evolution of courtship in birds. J. Linn. Soc. Lond., 27(10): 270-277.
- HUXLEY, J.F.R.S.(1966). A discussion on ritualization of behaviour in animals and man. R. Soc. Lond. 25:247-271

- INMELMANN, K. (1962). Beiträge zur biologie und ethologie australischer Prachtfinken (Spermestidae). Zool. Jb. Syst., 90: 1-196.
- IRBY, L.R. (1979). Reproduction in mountain reedbuck (Redunca fulvorufula). Mammalia, 43(2): 197-213.
- JARMAN, P.J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. Behaviour, 48: 215-267.
- JARMAN, M.V. (1976). Impala social behaviour. Birth behaviour. E. Afr. Wildl. J. 14: 153-167.
- JOLEAUD, J. (1929). Etudes de geographie zoologique sur la Berbérie. Les Gazelles. Bull. Soc. Zool. de France, Paris, : 438-457.
- KAUFMANN, J.H. (1967). Social relations of adult males in a free-ranging band of rhesus monkeys. In: Social communication among primates. (S.A. Altmann, ed.): 73-98.
- KAVANAU, J.L. (1962). Twilight transitions and biological rhythmicity. Nature, 194: 1.293-1.295.
- KAVANAU, J.L. (1963). The study of social interaction between small animals. Anim. Behav. II : 263-267.
- KAWAI, M. (1958). On the system of social ranks in a natural troop of Japanese Monkeys: I, basic rank and dependent rank. Primates, 1-2: 111-130.
- KENAPY, G. y ENRIHT, J.T. (1980). Animal behavior as a pre-

- dictor of earthquakes. An analysis of rodent activity rhythms. *Z. Tierpsychol*, 25: 269-284.
- KILEY-WORTHINGTON, N.M. (1976). The tail movements of ungulates, canids and felids with particular reference to their causation and function as displays. *Behaviour* 56(1-2): 69-115.
- KILEY-WORTHINGTON, N.M. (1978). The social organization of a small captive group of eland, oryx and roand antelope with an analysis of personality profiles. *Behaviour*, 66 (1-2): 32-55.
- KITCHEN, (1974). Social behavior and ecology of Pronghorn. *Widdl. Monogr.* 38.
- KLEIMAN, D.G. (1972). Social behavior of the maned wolf (Chrysocyon brachyurus) and bush dog (Spaothos venaticus) a study in contrast. *J. Mammal.* 53 (4): 791-806.
- KLINGEL, H. y V. KLINGEL (1966). Die Geburt eines Zebras (Equus quagga boehmi). *Z. Tierpsychol.* 23: 72-76.
- KLINGEL, H. (1967). Soziale organization und verhalten frelebender Steppenzebras. *Z. Tierpsychol.* 24: 580-624.
- KLINGEL , H. (1969). Social organisation and population ecology of the plains zebra (Equus quagga). *Zool. Afr.* 4: 249-263.
- KLINGEL, H. (1972). Social behaviour of African Equidae

Zool. Afr. 7: 175-185.

- KUMMER, H. (1957). Soziale Verhalten einer Mantelpavian-Gruppe. Schweiz. Z. Psychol., Suppl., 33. Bern (Huber).
- KUMMER, H. (1971). Primate societies: group techniques of ecological adaptation. Aldine-Athertory. Chicago.
- LACK, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. Oxford.
- LADEWIG, J. y EBELHART (1981). Flehman and vomeronasal org function in male goats. Anim. Behav. Abstract. 9(2): 2087Y9.
- LANG, E.M. (1964). Survival in zoos. In: "The biology of survival" (O.G. Edholm, ed.). Symp. Zool. Soc. Lond. 13: 129-132.
- LANG; E.M. (1967). The birth of an African elephant Loxodonta africana at Basel Zoo. Int. Zoo. Yb. 7: 154-157.
- LANGE, (1972). Studien an Gazellenschadeln. Ein Beitrag zur Systematik der kleineren Gazellen, Gazella (De Blainville 1816). Säugetierk Mitteilungen, 20(\$): 193-249.
- LAVAUDEN (1926). Gazella dorcas neglecta. Bull de la Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord. XVII (1):16.
- LENT, P.C. (1974). Mother-infant relationships in ungulates. Calgary Symposium: 14-55.



- LERESCHE, L. (1976). Dyadic play in *Mamadryas* baboons. *Behaviour*, 57(3-4): 190-205.
- LEUTHOLD, W. (1971). Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen (*Litocranius walleri*) im Tsavo-Nationalpark, Kenia. *Z. Säugetierk*, 36: 19-37
- LEUTHOLD, W. (1974). Observations on home range and social organization of lesser kudu, *Tragelaphus imberbis* (Blyth 1869). *Calgary Symposium*, 206-234.
- LEUTHOLD, W. (1977). African ungulates. A comparative review of their ethology and behavioral ecology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LEUTHOLD, W. (1978). On social organization and behaviour of the gerenuk (*Litocranius walleri* (Brooke 1787)). *Z. Tierpsychol* 47: 194-216.
- LEUTHOLD, W. y B.M. LEUTHOLD (1975). Parturition and related behaviour in the African elephant. *Z. Tierpsychol* 39: 75-84.
- LEYHAUSEN, P. (1956). Verhaltensstudien ankatzen. *Z. Tierpsychol. Suppl.* 2.
- LEYHAUSEN, P. (1965). The communal organization of solitary animals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 14: 247-263.
- LEYHAUSEN, P. (1971). Dominance and territoriality as complements in mammalian social structure. In: *Behaviour and environment.* (A.H. Esser, ed.)

- New York. Plenum Press.: 22-33.
- LORENZ, K. (1937). Über die Bildung des Instinkt Begriffes. Naturwiss, 22: 289-331.
- LORENZ, K. (1953). Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den Letzten 12 Jahren. Zool. Anz. Suppl. 16: 36-58.
- MARBERLY, C.T.A. (1963). The game animals of Southern Africa. T. Nelson & sons, Johannesburg.
- MARLER, P.R. (1955a). Studies of fighting in Chaffinches: (1) Behaviour in relation to the social hierarchy. Anim. Behav. 3: 111-117.
- MARLER, P.R. (1955b). Studies on fighting in Chaffinches: (2) The effect on dominance relations of disguising females as males. Anim. Behav. 3: 137-146.
- MARLER, P.R. (1956). Behaviour of the Chaffinches (Frin-  
gilla coelebs) Behaviour Suppl. 5: 1-184.
- MARLER, P. y W. J. HAMILTON (1966). Mechanisms of animal behavior. John Wiley & Sons. I.N.C. New York, London, Sydney.
- MARSHALL, F.H.A. (1942). Exteroceptive factors in sexual periodicity. Biol. Rev. 17: 68-90.
- MARSHALL, A.J. (1960). Annual periodicity in the migration and reproduction of bird. Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 25: 499-505.
- MAURUS, M. y H. PRUSCHA (1973). Classification of social signals in squirrel monkeys by means of cluster

- analysis. Behaviour 47: 106-128.
- McBRIDE, G. (1964). A general theory of social organization and behaviour. Copyright by the University of Queensland Press.
- McCLINTOC, M.K. (1971) Menstrual synchrony and suppression. Nature 229: 244-245.
- McCLINTOC, M.K. (1974). Sociobiology of reproduction in the Norway rat (Rattus norvegicus) estrous synchrony and the role of the female rat in copulatory behavior. Ph. D. Thesis. Univ. Pennsylvania. (Diss. Abstr. 36: 47513).
- MEJIA, C. (1972). Social behaviour and organization of giraffe in the Serengeti National Park. Unpubl. Report, Serengeti Research Institute.
- MENDELSSOHN, H. (1974). The development of the populations of Gazelles in Israel and their behavioural adaptations. In: "The behaviour of ungulates" IUCN Publis. (NS), 24(2): 722-743.
- MIES, F.A. y A.A. RAMOS (1960). Oestrus cycle of sheep in Brazil. Rev. Res. Agr. Vet. Univ. Rio Grande 3: 57-63.
- MIRTH, Ph.D. (1973). Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. Dissertation Abstr. int, 34 B` (4): 1470-1471.
- MORRIS, D. (1957). "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualisation. Behaviour, 11: 1-12.

- MORRIS, D. (1958). The reproductive behaviour of the ten-spined stickleback (Pygosteus pungitius, L.). Behaviour. Suppl. 6.
- MOYNIHAN, M. (1955). Some aspects of reproductive behavior in the blackheaded gull (Larus ridibundus ridibundus L.) and related species. Behaviour, Suppl. 4
- MULLER-SCHWARZE, D. (1971). Pheromones in black-tailed deer (Odocoileus hemionus columbianus) Anim. Behav. 19: 141-152.
- MULLER-SCHWARZE, D. (1972). Social significance of forehead rubbing in blacktailed deer (Odocoileus hemionus columbianus), Anim. Behav. 20: 788-797.
- MURIE, A. (1951). The elk of North America. Stackpole Co., Harrisburg.
- NAYLOR, E. (1958). Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in Carcinus maenas (L.). J. Exp. Biol. 58: 602-610.
- PALMER, J.D. (1976). An introduction to biological rhythms. Academic Press. London.
- PANNOUSE, J.B. (1957). Tableau de determination des Artiodactyles du Maroc au moyen des caracteres externes. Les Mammiferes du Maroc, : 147-151.
- PARER, J.T. (1963). Vaginal contents and rectal temperature during the estrous cycle of the African dwarf goat. Am. J. vet. Res. 24: 1223-1226.
- PARKES, A.S. (1960). The role of odorous substances in

- mammalian reproduction. Science, N.Y. 134: 1049-1054.
- PITTENDRIGH, C.S. (1960). Circadian rhythms and circadian organization of living systems. Cold. Spr. Harb. Quant. Biol. 25: 159-184.
- PÖPPEL, E. (1968). Desynchronisation en circadianer rhythm en innerhalb einer isolierten Gruppe. Plügers Arch. ges. Physiol. 299: 364-370.
- PRUSCHA, H. y M. MAURUS (1979). Analysis of the temporal structure of primate communication. Behaviour 69:118-133.
- REGAL, P.J. y M.S. CONNOLLY (1980). Social influences on biological rhythms. Behaviour, 72(3-4): 171-199.
- RENNER, M. (1957). Neue Versuche über der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 48: 85-118.
- von RICHTER, W. (1971a). The black wildebeest (Connochaetes gnou). Orange Free State Nature Conserv. Misc. Publ. 2.
- von RICHTER, W. (1971b). Observations on the biology and ecology of the black wildbeest (Connochaetes gnou). J. Sth. Afr. Wildl. Manage. Assoc. 1:3-16.
- von RICHTER, W. (1972). Territorial behaviour of the black wildbeest Connochaetes gnou. Zool. Afr. 7: 207-231.
- ROBERTSON, M.A y A.M. RAKHA (1965). Time of onset of oestrus in the ewe. Jl. Reprod. Fer. 10:271-272.
- ROBINET, W.L. y A.L. ARCHER (1971). Notes ageing criteria

- and reproduction of Thomson's gazelle. *E. Afr. Wildl. J.* 9: 83-98.
- ROHLES, F.S. y G. OSBALDISTON (1969). Social entrainment of biorhythms in rhesus monkeys. *Bibl. Primatol.*: 9139-9151.
- ROMANISZYN, W. (1953). *Polskie Pismo Entomologiczne* 22: 1-53.
- ROPEB, T.J. y T. RYON (1977). Mutual synchronization of diurnal activity rhythms in groups of red wolf coyote hybrids. *J. Zool. London.* 182: 177-185.
- ROSTRON, J. (1972). A multivariate statistical study of skull measurements of five taxa of gazelles. *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 1-14.
- ROWELL, T.E. (1966). Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Anim. Behav.* 14: 430-443.
- SADE, D.S. (1967). Determinations of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. In: "Social communication among primates" (S.A. Altmann, ed.): 99-114.
- SANDY, M.R. (1974). The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav.* 22: 914-930.
- SCHALLER, G.B. (1967). *The deer and the tiger: a study of wildlife in India* Univ. of Chicago Press, Chicago.
- SCHENKEL, R. (1966). Zum Problem der territorialität und des Markierens bei Säugetieren-an Beispiel des Schwarzen Nashornos und des Löwen. *Z. Tierpsychol.* 23: 593-626.

- SCHINCKEL, P.G. (1954a). The effect of the ram on the incidence and occurrence of estrus in ewes. Aust. vet.J. 30: 189-195.
- SCHINCKEL, P.G. (1954b). The effect of the presence of the ram on the ovarian activity of the ewe. Aust. J. Agrc. Res. 5: 465-469.
- SCHJELDRUP-EBBE, T. (1922a) Soziale Verhältnisse bei Vögeln. Z. Psychol, 90: 106-107.
- SCHJELDRUP-EBBE, T. (1922b). Beiträge zur sozialpsychologie des Haushuhns. Zeitschrift für Psychology, 88 (3-5): 225-252.
- SCHJELDRUP-EBBE, T (1935). Social behaviour of birds. In: "A handbook of social psychology" Clark Univ. Press (C.A. Murchison, ed.). Wprcester, Ass: 947-972.
- SCHLOETH, R. (1956). Zur psychologie der Begegnung zwischen Tieren. Behaviour, 10 : 1-79.
- SCHNEIDER, K.M. (1930). Das fkehmen. Zool. Gart. Lpz. 4: 183-198.
- SCHWARZ, E. (1937). Die fosilen Antilopen Von Oldeowey Wiss. Ercebl Oldowey Exped. 1913 Leipzig (N.F.) 4,8 104.
- SEKULIC, R., A. SMULDER, H. SMULDER y R.D. ESTES (1976). Birth and perinatal behavior of sable antelope. Unpubl. Report. Nairobi.
- SIEGMUND, R. y D.L. WOLFF (1973). Circardian rhythmik und Gruppenverhalten bei Leucaspius delineatus (Piscis, Cyprinidae). Experientia, 24: 54-58.

- SIKES, S.K. (1971). The natural history of the African elephant. London. Weidenfeld and Nicolson.
- SLAUGHETER, (1971). Gestation period of the dorcas gazelle. *J. Mammals*, 52: 480-481.
- SNEATH, P.H. y R.R. SOKAL (1973). Numerical taxonomy. W. H. Freeman and Company. San Francisco.
- SMYTHE, N. (1970). On the existence of "pursuit invitation" signals in mammals. *Amer. Nat.* 104: 491-494.
- STRATMAN, F.W. y H.L. SELF (1961). Comparison of natural mating with artificial insemination and influence of semen volumen and sperm numbers on conception, embryo survival and litter size in sows. *J. Anim. Sci.* 20: 708-711.
- TALBOT, L.M. y M.H. TALBOT (1963). The wildebeest in western Masailand East Africa. *Wildl. Mongr.* Chestertown, 12.
- TALBOT, L.M., W.J.A. PYNE, H.O. LEDGER, L.D. VERDCOURT y M. H. TALBOT (1965). The meat production potential of wild animals in Africa. *Tech. Commun. Commonw. Bur. Anim. Breed. Genet.* 16.
- TELEKY, G. (1973). THE predatory of wild chimpanzees. Bucknell Univ. Press. Lewisburg.
- TEMBROK, G. (1954). Rotfuchs und wolf. *Z. Säugetierkunde*, 19: 152-159.
- TEMBROK, G. (1963). Acoustic behaviour of mammals. In: "Acoustic behaviour of animals". (R.G. Busnel, ed.) Elsevier, Amsterdam.



- TINBERGEN, N. (1940). Übersprungbewegung. Z. Tierpsychol, 4: 1-40.
- TINBERGEN, N. (1951). The study of instinct. Clarendon Press of Oxford Univ. Press, Oxford.
- TINBERGEN, N. (1952). "Derived" activities their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. Quarterly Review of Biology, 27 (1): 1-32.
- TINBERGEN, N. (1965). Behavior and Natural Selection. In: " Ideas in Modern Biology" (J.A. Moore, ed.): 521-542.
- TRIBUKAI, B. (1956). Die Aktivitätsperiodik der Weissen Maus im Kunsttag von 16-29 Stunden. Länge. Z. vergl. Physiol. 38: 479-490.
- TURNER, D. (1979). An analysis of time-budgeting by roe deer (Capreolus capreolus) in an agricultural area. Behaviour, 71(3-4): 246-290.
- VERHEYEN, R. (1954). Monographie ethologique de l'hoppopotate (Hippopotamus amphibius, L.). Bruxelles: Inst. Parcs Nationaux Congo.
- WACKERNAGE, L.H. (1965). Grant's zebra Equus burchelli bochini, at Basle Zoo.- a contribution to breeding biology. Int. Zoo. Yb: 38-41.
- WALFSON, A. (1960). Regulation of annual periodicity in the reproduction of birds. Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 25: 507-514.

- WALTHER; F. R. (1958). Zum Kampf-und Paarungsverhalten einiger antilopen. Z. Tierpsychol, 15: 340-380.
- WALTHER, F.R. (1960/61). Entwicklungszüge im Kampf-und Paarungsverhalten der Horntiere. J. Geor-von opel. Freighege, 3: 90-115.
- WALTHER, F.R. (1961). Entwicklungszüge im Kampf-und Paarungsverhalten der Horntiere. J. Georg-von opel Freighege, 2: 90-115.
- WALTHER, F.R. (1964a). Verhaltensstudien an der Gattung Tragelaphus De Blainville, 1816 in Gefangenschaft, unter besonderer, Berücksichtigung des sozialverhaltens, Z. Tierpsychol, 21: 393-467.
- WALTHER, F.R. (1964b). Einige verhaltensbeobachtungen an Thomsongazellen (Gazella thomsoni Günther 1884) im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsychol, 21: 871-890.
- WALTHER, F.R. (1965). Verhaltensstudien an der Grantgazelle (Gazella granti, ooke 1872) im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsychol, 22: 167-208.
- WALTHER, F.R. (1966). Mit horn und Huf. Hamburg and Berlin. Parey.
- WALTHER, F.R. (1968). Verhalten der Gazellen. Neue Brehm-Bücherei, 307. Wittenberg Lutherstdt: Zeimsen.
- WALTHER, F.R. (1969). Flight behaviour and avoidance of predators in Thomson's gazelle (Gazella thomsoni Gunther 1884). Behaviour, 34: 184-221.
- WALTHER, F.R. (1972a). Social grouping in Grant'gazelle (Gazella granti Brooke 1872) in the Serengeti Natio-

- nal Park. *Z. Tierpsychol*, 31: 348-403.
- WALTHER, F.R. (1972b). Territorial behaviour in certain horned Ungulates, with special reference to the examples of Thomson's and Grant's gazelles. *Zoologica Africana* vol 7(1): 303-307.
- WALTHER, F.R. (1973). Round-the-clock activity of Thomson's gazelle (Gazella thomsoni, Günther 1884) in the Serengeti National Parks. *Z. Tierpsychol* 32: 75-105.
- WALTHER, F. R. (1974). Some reflections on expressive behaviour in combats and courtship of certain horned ungulates. *Calgary Symposium*, : 56-106.
- WALTHER, F.R. (1977). Sex and activity dependences of distances between Thomson's gazelles (Gazella thomsoni Günther 1884). *Anim. Behav.* 25: 713-719
- WALTHER, F.R. (1978a). Behavioral observations on oryx antelope (*Oryx beisa*) invading Serengeti National Park. Tanzania. *J. Mammalogy*, 59: 243-260.
- WALTHER, F.R. (1978b). Forms of aggression in Thomson's gazelle, their situational motivation and their relative frequency in different sex, age and social classes. *Z. Tierpsychol.* 47: 113-172.
- WALTHER, F.R. (1978c). Quantitative and functional variations of certain behaviour pattern in male Thomson's gazelle of different social status. *Behaviour*, 65(3-4): 212-239.
- WATSON, R.M. (1969). Reproduction of wildebeest, Connochaetes

- taurinus albojubatus Thomas in the Serengeti region, and its significance to conservation. J. Reprod. Fert. Suppl. 6: 287-310.
- WATSON, J.R. (1970). Dominance subordination in caged groups of house sparrows. Wilson Bull. 82: 268-278.
- WICKELER, W (1967). Socio-sexual signals and their intraspecific imitation among primates. In: "Primate ethology" (D. Morris, ed.). London: 169-147.
- WIEPKEMA, P.R. (1961). An ethological analysis of the reproductive behaviours of the Bitterling (Rhodeus amarus Bloch). Arch. Néerl. Zool. 14: 103-199.
- YAZAN, N. y 'Y. KNORRE (1964). Oryx 7(6):301.
- YELLIN, A.M y G.T. HANTY (1971). Activity cycles of the rhesus monkeys (Macaca mulatta) under several experimental conditions, both in isolation and in a group situation. J. interdiscipl. Cycle Res. 2: 475-490.
- ZACK, S. (1975). A description and analysis of agonistic behaviour patterns in a n opisthobranch mollusc, Hermissierda crassicornis. Behaviour, 53: 238-267.
- ZEUNER, F.E. (1963). "A history of domesticated animals". Hutchinson, London.

