

SECCIÓN I

Estudio de la sociabilidad y la reproducción en un grupo de tejones en cautividad

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización de la primera sección de este trabajo, se ha utilizado como material de estudio un grupo de tejones mantenidos en condiciones de cautividad y se han aplicado metodologías propias de un estudio etológico observacional. A continuación se describen las características tanto de los animales objeto de las observaciones, como de la instalación en donde habitaban, y las metodologías aplicadas, comunes a los siguientes capítulos que engloba esta primera sección.

Animales de estudio

El estudio del comportamiento social se realizó con un grupo de tejones en cautividad. Los individuos fundadores del clan estudiado son tres hembras y un macho adultos. Dos de las hembras proceden de la población silvestre y la restante hembra y el macho son nacidos en cautividad, en el seno del grupo fundado por, entre otros individuos, Rossa y Calva. Las hembras originarias del campo fueron capturadas ya adultas en el año 1988 en el Macizo del Montseny en un mismo territorio, por lo que asumimos que eran miembros del mismo clan. Desconocemos el año exacto del nacimiento de los 2 individuos nacidos en cautividad. En la tabla 1 aparecen algunas características morfométricas y las edades estimadas de cada individuo.

Código	Nombre	Origen	Edad ¹	LC (cm)	Peso (kg)	ICC
F1	Rossa	Silvestre	12	72,2	14,2	0,197
F2	Xiqui	Cautividad	7	69,5	13	0,187
F3	Calva	Silvestre	11	68	11,6	0,171
M	Mascle	Cautividad	4	70,47	10,7	0,152

Tabla 1. Individuos fundadores del grupo estudiado en cautividad: identificación, origen y algunas medidas morfométricas al inicio del estudio (1997).

LC: longitud corporal ($\pm 0,5$ cm), medido desde el morro hasta la base de la cola.

Peso: en kg (± 100 gr).

ICC: índice de condición corporal, equivale a Peso/LC .

¹ La edad, expresada en años, es aproximada por no poseer información más concreta.

Mediante análisis genético con marcadores de microsatélites pudimos calcular el “coeficiente de similitud” (o “coeficiente de bandas-compartidas”, Wetton *et al.*, 1992; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003) entre cada par de individuos del grupo con el fin de estimar el grado aproximado de parentesco entre ellos. El “coeficiente de similitud” se calcula:

$$D = 2N_{AB} / (N_A + N_B)$$

donde N_A y N_B son el número de bandas alélicas obtenidas en dos individuos (A y B) y N_{AB} es el número de bandas que comparten (Wetton *et al.*, 1987). En nuestros individuos la compartimentación de bandas osciló entre 0,433 y 0,766 (ver tabla 2). Al correlacionar los valores de D y los coeficientes de parentesco (r) obtenidos a partir de individuos con r conocidas (ver figura 1), se obtiene una ecuación que nos permitirá calcular la r entre los cuatro adultos. La correlación es altamente significativa ($r=0,695$, $p=0,000014$). Los valores calculados de r aparecen en la tabla 2.

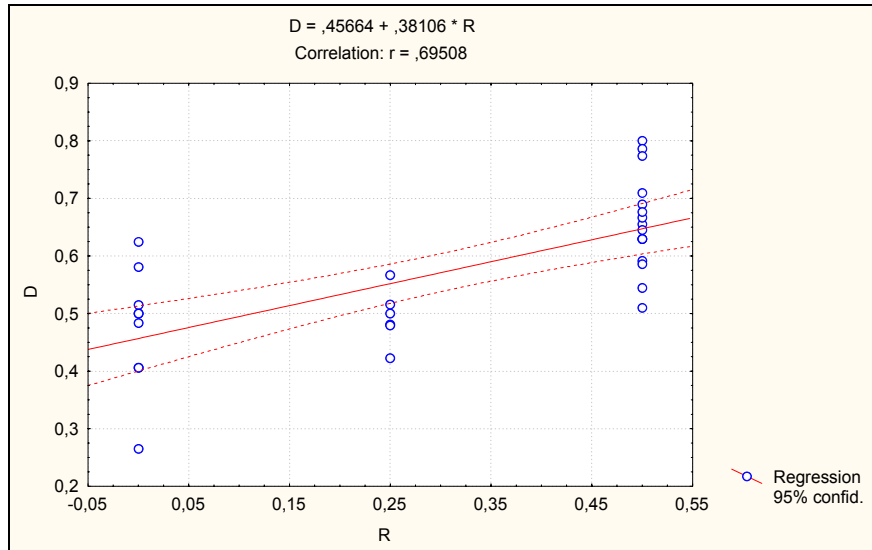


Figura 1. Correlación entre el coeficiente de parentesco (r) en individuos con relación conocida y el coeficiente de similitud (D) que presentan.. Se ha comparado con 3 tipos de relación de parentesco: primer grupo con $r=0$: individuos de subpoblaciones diferentes, no relacionados entre ellos; segundo grupo con $r=0,25$: individuos parientes de segundo grado (p.e. medio hermanos); tercer grupo con $r=0,5$: individuos parientes de primer grado (p.e. hermanos o padre-hijos)

Se observa que Rossa no estaría emparentada con ningún individuo del grupo (da valores de r entre -0,063 y 0,155), Calva tendría un parentesco cercano a la categoría de

primer grado con Xiqui y Mascle (valores de $r=0,409$ y $0,493$, respectivamente) y Xiqui estaría fuertemente emparentada con Mascle ($r=0,811$).

	<i>Rossa</i>	<i>Calva</i>	<i>Xiqui</i>	<i>Mascle</i>
Rossa	-	0,516	0,433	0,433
Calva	0,155	-	0,613	0,645
Xiqui	-0,063	0,409	-	0,766
Mascle	-0,063	0,493	0,811	-

Tabla 2. Por encima de la diagonal: coeficientes de similitud (D) entre los cuatro adultos del grupo. Por debajo de la diagonal, valores de coeficiente de parentesco (r) a partir de la ecuación obtenida (ver figura 1).

Otra característica destacable de cada individuo es su rango social dentro del grupo. A partir de la comparación de diversos parámetros (físicos, comportamentales y reproductivos) hemos establecido una escala de dominancia entre las hembras (ver Capítulo 2): *Rossa* se muestra como la hembra dominante, *Xiqui* como la subordinada de mayor rango y *Calva* la de rango inferior. *Mascle*, el único macho, tiene también un perfil de individuo dominante.

La composición del clan ha ido variando a lo largo de los años con la incorporación de las crías nacidas, pero éstas eran finalmente soltadas al medio entre su primer y segundo año de vida, de modo que los únicos individuos cuya presencia ha sido constante durante todo el estudio han sido los cuatro adultos ya nombrados. Teniendo estas oscilaciones de composición del grupo presentes, hemos centrado el estudio de las interacciones sociales más generales en las observaciones de los cuatro adultos, mientras que a partir de la observación de las crías hemos ahondado en el análisis de los comportamientos de interacción materno-filial, las pautas de juego y el desarrollo comportamental a lo largo del crecimiento (ontogenia del comportamiento).

En la tabla 3 aparece una relación de todas las crías nacidas a lo largo del estudio.

Código	Nombre	Año nacimiento	Sexo	Madre	Sobrevive
RH1-97	Mona	1997	Hembra	Rossa	sí
RH2-97	Asterix	1997	Hembra	Rossa	sí
RM3-97	Fausto	1997	Macho	Rossa	sí
XM1-97	-	1997	Macho	Xiqui	no
XM2-97	Jaimito	1997	Macho	Xiqui	sí
RH1-98	-	1998	Hembra	Rossa	no
XM1-98	-	1998	Macho	Xiqui	no
XH2-98	-	1998	Hembra	Xiqui	no
RH1-99	Maria	1999	Hembra	Rossa	sí
RH1-00	Lola	2000	Hembra	Rossa	sí
XM1-00	Hook	2000	Masclle	Xiqui	sí
XM2-00	Gabri	2000	Masclle	Xiqui	sí
XM3-00	Tim	2000	Masclle	Xiqui	sí
X?1-01	-	2001	¿?	Xiqui	no
XH2-01	Marina	2001	Hembra	Xiqui	sí

Tabla 3. Crías nacidas en el grupo cautivo, año de nacimiento, sexo, madre y supervivencia al destete.

Para facilitar la identificación de los individuos durante las observaciones, se realizaron marcas en el pelaje del dorso de cada animal.

Instalación: tejonera artificial

Ubicación

La tejonera artificial está situada en Can Balasc, un finca ubicada en el interior del Parc de Collserola, un espacio natural de 8.000 ha en el NE de la Península Ibérica (Barcelona, 41°27'N, 2°6'E). Los alrededores de la instalación lo configura un bosque de características mediterráneas, el encinar mixto, donde la predominante encina (*Quercus ilex*) se alterna con el roble cerrioide (*Quercus cerrioide*) y el pino carrasco (*Pinus halepensis*).

Características

La tejonera artificial consta de dos tipos de espacios: un espacio cubierto donde se encuentran los túneles que forman la guarida, y otro exterior formado por dos patios (ver figura 2).

El recinto cubierto alberga un túnel en forma de U, con una longitud total de 10,25 m. El túnel presenta, a lo largo del recorrido, algunos ángulos para incrementar su longitud y el aislamiento respecto al exterior. Las paredes y techo del túnel son de cristal y el suelo del mismo es de hormigón. El túnel puede quedar dividido en dos mediante unas compuertas separadoras, dispuestas en la mitad del recorrido y en el extremo contrario a las bocas de acceso al mismo desde el exterior. Durante el estudio se optó por poner las compuertas y, por tanto, establecer dos túneles a los que se accedía independientemente desde cada patio. El recinto, equipado con aire acondicionado para evitar fuertes oscilaciones de temperatura e imitar de esta forma el ambiente atemperado que se consigue en el interior de las tejoneras naturales, se ilumina mediante bombillas rojas, ya que la luz roja parece no molestar a los animales al no ser capaces de detectarla.

Cada túnel desemboca en un patio de 4,15 m x 4,30 m, donde los animales disponen de un arenal cuadrangular de 2 m x 2 m en el que desarrollan actividades relacionadas con la excavación (construcción de letrinas, aprendizaje de las crías a excavar, etc.). La entrada al túnel es de hormigón y su estructura imita una formación natural. El túnel presenta un giro brusco a un metro de la entrada que impide que la luz natural acceda al resto del túnel. Cada patio cuenta con un bebedero, una puerta de acceso para los cuidadores y una pequeña puerta de salida de los animales al exterior, utilizada cuando éstos son soltados al medio natural. Ambos patios pueden conectarse mediante una compuerta en la pared separadora. Todo el espacio exterior correspondiente a los patios se encuentra cubierto por malla metálica, excepto el suelo, que es de hormigón.

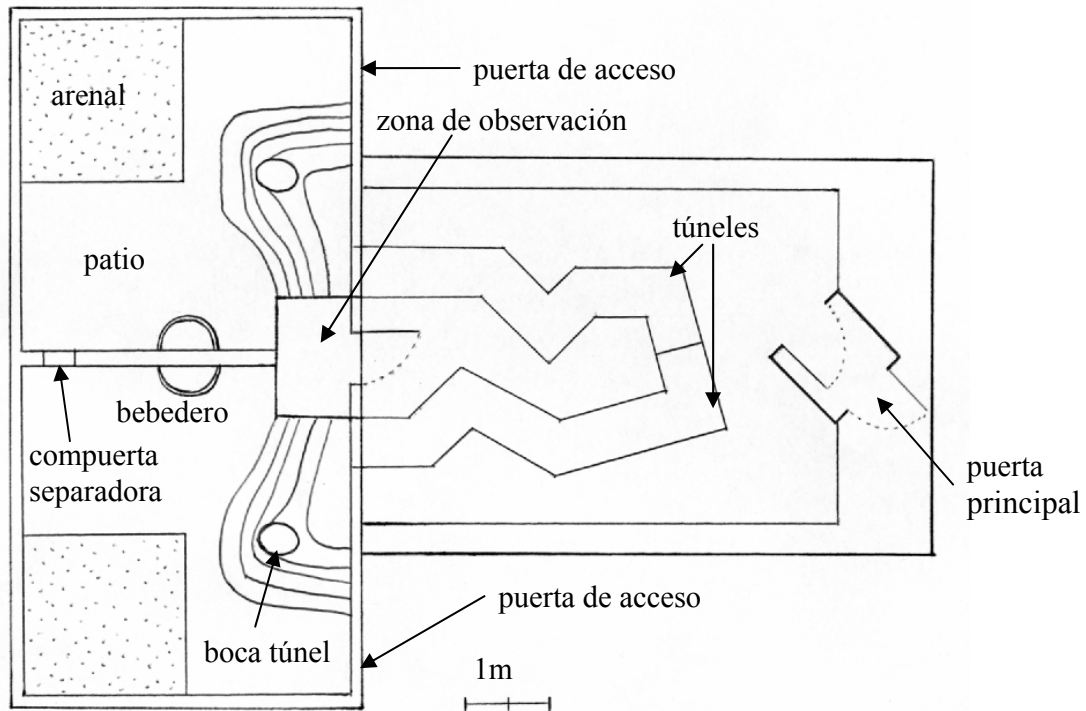


Figura 2. Esquema de la tejonera artificial de Can Balasc.

Con el fin de naturalizar la instalación, a parte de la tierra de los arenales se introdujeron en los patios elementos naturales tales como troncos y ramas de árboles. La vegetación natural de la zona que crecía en el exterior de la instalación recubría el enrejado y penetraba incluso a través de la malla metálica, debiéndose recortar periódicamente para evitar un exceso de cobertura vegetal. Destacaron las especies trepadoras, como la zarza (*Rubus ulmifolius*) y la vidalba (*Clematis vitalba*).

El alimento era suministrado en el patio. Éste consistió en carcasas de pollo o pienso para perros y frutas como manzana, pera, melón, etc. El agua se administraba *ad libitum*. También en el patio periódicamente se colocaba paja que los mismos animales manipulaban y entraban en los túneles para recubrir el suelo y construirse las camas de descanso y los nidos de cría.

Toma de datos biométricos

La longitud corporal (LC) de los tejones adultos fue medida al inicio del estudio con cinta métrica, con una precisión de 1mm. Los animales adultos fueron pesados estacionalmente con pesola de 20 kg, con precisión de 100 gr. Las crías fueron pesadas aproximadamente una vez por semana hasta la edad de 3 meses con pesolas de 300 gr, 1 kg y 5 kg, con precisiones de 10, 20 y 100 gr, respectivamente.

Toma de datos observacionales

Para estudiar el comportamiento del grupo en cautividad se utilizaron diversas metodologías observacionales basadas en las que describen Martin & Bateson (1986), en función del período de estudio y del tipo de comportamiento a observar en cada caso:

- ***Ad libitum***: en las fases previas al estudio se utilizó este método con el fin de familiarizarse con los animales, la instalación y, sobretodo, con los diferentes comportamientos. Este método de muestreo consiste en ir anotando aquello que se observa en el grupo y que resulta relevante, sin prefijarse un individuo o un comportamiento concreto a observar.
- **Muestreo focal**: observar un determinado individuo cada vez (individuo focal) durante un período de 15 minutos, utilizando un registro continuo, anotando todos los comportamientos observados, con especial énfasis en aquellos comportamientos que implican interacciones sociales.
- **Barrido o “scanned”**: anotar el comportamiento y posición de todos los individuos del grupo en un registro instantáneo y repetirlo a intervalos regulares, de 30 minutos en nuestro caso. En algunas ocasiones los intervalos fueron inferiores (de 10 minutos, por ejemplo), cuando se trataba de detectar algún comportamiento en concreto, pero siempre considerando el tiempo mínimo necesario para que las observaciones entre barridos fueran independientes.

- **Registro de comportamientos:** consiste en describir detalladamente aquellos comportamientos de interés que a su vez son poco frecuentes (como cópulas, peleas, episodios de lactancia comunal, etcétera). Este tipo de registro se aplicó siempre que se consideró necesario al observar cualquier comportamiento de este tipo, es decir, esporádico pero de gran interés para el estudio.

Las observaciones se realizaron básicamente durante el período de actividad de los animales (entre el crepúsculo y el amanecer), aunque parte del control de la lactancia y las distancias de dormida se efectuaron durante el día, período en que los animales reposan en el interior de los túneles. Las sesiones de observación duraban un promedio de 2 h y en ellas se alternaban registros focales y barridos. Ante la aparición de algún comportamiento infrecuente también se efectuaba registro continuo y detallado del mismo. La frecuencia con que se realizaron las sesiones de observación varió a lo largo del estudio entre años.

Como que generalmente los comportamientos de interacción social ocurren de forma eventual si los comparamos con otro tipo de comportamientos más básicos (de tipo motriz, por ejemplo), siendo las frecuencias de ocurrencia por unidad de tiempo muy bajas, se ha considerado oportuno trabajar con las frecuencias totales observadas (o número de ocurrencias totales). Dado que los valores no eran muy elevados si se tomaban los datos de cada metodología por separado, y se dificultaban de este modo los análisis estadísticos, con el fin de incrementar el tamaño de muestra se han compendiado los resultados de las diversas metodologías de observación, después de comprobar que los tiempos de muestreo entre los diferentes animales y metodologías no presentaban diferencias significativas. Trabajamos, de este modo, a partir de las observaciones de determinado comportamiento obtenidas tanto mediante muestreo focal, como de los barridos y de los registros de comportamientos, pero teniendo en cuenta que todas las ocurrencias incluidas en los análisis fueran independientes entre sí. Siempre que era posible se anotaba quiénes eran el actor y el receptor implicados en la interacción. En los análisis sólo se han incluido, sin embargo, los casos con actor y receptor conocido, dado que nos interesaba poder analizar tanto las frecuencias con que un individuo establece una interacción con otro individuo X, como las frecuencias con

que el mismo recibe la interacción por parte de X. Estas comparaciones nos permitirán detectar las posibles asimetrías existentes en el desenlace de los comportamientos de interacción social entre individuos y establecer relaciones con los rangos jerárquicos correspondientes, con la finalidad última de comprender mejor el funcionamiento de las tan cuestionadas “sociedades” de tejones.

Entre años el tiempo total de observación varió significativamente ($\chi^2_{4}=1132,905$, $p<0,001$), razón por la cuál no comparamos las frecuencias entre años. Lo que más nos interesaba comparar era cómo variaban las frecuencias de ocurrencia de los comportamientos sociales entre individuos y entre estaciones, pues esta información nos podría mostrar una posible relación entre el modo de interactuar los miembros del grupo y las diferentes fases del ciclo estral y reproductor. Se comprobó que ni entre individuos ni entre estaciones había diferencias significativas en el tiempo de muestreo. Se han realizado las comparaciones, entonces, entre los sumatorios de las frecuencias de ocurrencia de determinado comportamiento para una misma estación en todos los años muestreados, ya que tomándolo por años separados se obtenía un valor muestral excesivamente bajo.

Análisis estadísticos

Se analizaron los datos mediante métodos estadísticos no paramétricos (siguiendo a Zar, 1996) como el test de la U de Mann-Witney, los análisis de la varianza de Kruskal-Wallis y de Friedman, la correlación por rangos de Spearman y el test de la χ^2 . El nivel de significación se estableció en 0.05. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA (StatSoft, Inc. 2000).

ANÁLISIS DE LA DOMINANCIA INTRAGRUPAL

INTRODUCCIÓN

La dominancia entre individuos de una misma especie se ha definido en función a diversos parámetros: al estatus reproductor, al grado de agresividad, a la capacidad de ganar los encuentros agonísticos, a la prioridad de acceso a los recursos, entre otros (ver revisión en Drews, 1993). Las características que más frecuentemente se han considerado asociadas a que un individuo sea dominante sobre otros han sido ser macho frente a ser hembra, adulto frente a joven, tener gran tamaño frente a pequeño, y estar familiarizado con la zona frente a ser foráneo, pero no es tan sencillo como parecería, pues algunas de estas características a menudo se correlacionan entre ellas dificultando la comprensión de qué es realmente lo que influye a la hora de establecer los rangos de dominancia (Senar, 2000). Además, en cada especie la dominancia puede tener una función u otra y regirse por caracteres fenotípicos diferentes en cada caso. Entre los grupos en que se organizan los carnívoros sociales suelen darse jerarquías despóticas o lineares (Macdonald *et al.*, 2002), con claras asimetrías en el acceso a los recursos en función al rango social. El tejón también se considera que establece, entre los miembros del grupo, relaciones de dominancia-subordinación (Kruuk, 1989; Neal & Cheeseman, 1996), basadas principalmente en el asimétrico acceso a la reproducción que muestran, sobretodo, en las sociedades con alta densidad poblacional, donde un elevado porcentaje de hembras adultas ven inhibida su reproducción (Cresswell *et al.*, 1992).

La dominancia *per se* no es un carácter que el individuo posee, sino que es una variable que caracteriza la relación entre dos individuos (Huntingford & Turner, 1987). Las comparaciones entre los pares de individuos de un grupo en sus enfrentamientos agonísticos, intimidaciones o desplazamientos, entre otros, son el modo con que a menudo se establecen los rangos jerárquicos. En el caso del tejón, al ser una especie que no muestra mucha agresividad, los componentes de un grupo rara vez se pelean entre sí y los conflictos suelen resolverse más frecuentemente mediante comportamientos de evitación que con agresión (Macdonald *et al.*, 2002). Por ello, parece difícil establecer relaciones de dominancia-subordinación entre pares de individuos comparando las tasas

de enfrentamientos ganados, pues tan sólo se “lanzaban ataques”, gruñidos y algún que otro mordisco sin más repercusión, sin poder establecerse un ganador ni un perdedor, ya que a menudo estos ataques ni siquiera inmutaban al atacado (ver Capítulo 3). Pero como la agresividad en sí misma suele ser indicadora de dominancia (Krebs & Davies, 1987), quizás en el caso del tejón el comparar las tasas de agresividad mostradas sería mejor indicador que no la búsqueda de “ganadores” y “perdedores” concretos en sus ataques simbólicos. Un comportamiento observado en el grupo como el robo de comida entre individuos, sí podría valorarse mediante victorias y fracasos, ya que en este caso claramente un animal (quien roba) sale ganando frente al otro (quien es robado).

A pesar de que el estatus reproductor es uno de los principales baremos de la dominancia, una crítica común contra el concepto de dominancia basado tan sólo en el estatus reproductor es que el rango apenas está relacionado con otros aspectos de la organización social (Hall, 1983). Para evitar caer en el error de hacer girar *a priori* todo lo relacionado a la dominancia de los individuos de un mismo grupo en función únicamente a su éxito reproductor, hemos querido comparar en nuestro grupo las categorías jerárquicas obtenidas en función de la productividad, con las obtenidas a partir de la observación de otros aspectos, físicos y comportamentales. El objetivo es llegar a establecer una clasificación que tenga en cuenta los diversos aspectos en los que un animal puede mostrar su dominancia ante otros. Aunque es cierto que incrementar al máximo la eficacia biológica inclusiva (es decir, transmitir el máximo número de genes propios a las siguientes generaciones) es, en última instancia, el más alto nivel de competencia intraespecífica (y, por tanto, también intragrupal), tal y como se ha mencionado anteriormente también se dan otros niveles en que los individuos compiten (como por ejemplo en el acceso a otros recursos vitales como el alimento) y en los que pueden demostrar jerarquías de dominancia equivalentes o no a la establecida según el acceso asimétrico a la reproducción.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han comparado las siguientes variables individuales en los cuatro adultos que conforman el grupo cautivo:

- **Condición corporal:** peso, longitud corporal e índice de condición corporal;
- **Edad:** edad estimada, desgaste dentario;
- **Agresividad:** frecuencia de ataques;
- **Acceso al alimento:** orden en que acceden al alimento y frecuencia de robos de comida;
- **Acceso a la reproducción:** éxito reproductor y supervivencia de las crías.

Las características biométricas (peso, longitud corporal e índice de condición corporal) se calcularon con el promedio de los valores registrados a lo largo del estudio (ver Capítulo 1).

Las características comportamentales de agresividad y robos de comida se evaluaron a partir de las frecuencias de ocurrencia observadas a lo largo del análisis de las interacciones sociales (ver Capítulo 3). En el caso de los robos de comida, donde claramente se definía un ganador *versus* un perdedor, se calculó el *índice de linealidad de Landau (h)*, que da una medida del grado de linealidad de la jerarquía de dominancia (Lehner, 1979; Martin & Bateson, 1986):

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \cdot \sum_{a=1}^n (v_a - \frac{1}{2}(n-1))^2$$

donde n es el número de animales del grupo y v_a es el número de individuos a quien el individuo a ha dominado (en este caso, ha robado comida más veces que ha sido robado).

Para ver diferencias en el acceso al alimento se realizaron 5 sesiones experimentales en que se privó de alimento a los animales durante 48 h y se observó el proceso de acercamiento a la comida y el comienzo de la acción de comer de cada individuo tras colocar alimento en el patio.

El acceso a la reproducción se midió con el diferente éxito reproductor conseguido por cada individuo (medido como el número promedio de crías destetadas por temporada reproductiva), cuyo seguimiento aparece detallado en el Capítulo 4.

Finalmente, para cada variable se estableció un rango ordinal jerárquico entre los cuatro individuos, con valores entre 1 y 4, de mayor a menor rango, respectivamente. Cuando dos individuos tenían la misma clasificación, se asignaba a cada uno el promedio del sumatorio de las dos puntuaciones consecutivas que les corresponderían. Posteriormente, para establecer un orden de dominancia general se realizó el sumatorio de todos los valores ordinales conseguidos por cada individuo para cada variable, y se compararon entre sí: a menor puntuación, mayor rango en la escala jerárquica.

RESULTADOS

Condición corporal

Como se observa en la tabla 1, Rossa es el individuo con mayor longitud corporal del grupo, seguida, de mayor a menor, de Mascle, Xiqui y Calva. Pero respecto al promedio de los pesos fue mayor el de Mascle, a quien siguieron Rossa, Calva y Xiqui en orden decreciente. Los pesos de las diferentes hembras presentaron mayor variación que los del macho, atribuible al desgaste físico provocado por la gestación y lactancia de las crías, que les provocaba un descenso en su condición física durante la época de crianza.

Calculamos un sencillo Índice de Condición Corporal (ICC) mediante el cociente entre el peso y la longitud corporal de cada individuo. Conscientes de que no es el método más adecuado para mostrar la condición corporal, creemos que, como en este caso el objetivo era únicamente comparar entre los cuatro adultos del mismo grupo, era suficiente con este cociente. Habitualmente se calcula la condición física como la desviación entre el peso teórico (estimado en función del tamaño del animal) y el peso observado. La función que relaciona el peso teórico con la longitud corporal requiere del cálculo previo de dos constantes, a y k , obtenidas mediante regresión simple de los pesos y longitudes corporales de todos los individuos posibles de la población. En nuestro caso, al ser tan sólo cuatro individuos y en condiciones de cautividad, consideramos que no era aplicable.

Mascle, Rossa, Calva y Xiqui fue el orden, de mayor a menor, que presentaron respecto a la condición corporal. Destaca de este resultado que Calva, con longitud ligeramente inferior a la de Xiqui, casi siempre presentó un peso superior, por lo que su ICC también fue superior.

	Mascle	Rossa	Xiqui	Calva
LC	70,47	72,2	69,5	68
Peso	11,20 ± 1,08 (n=9)	10,89 ± 1,72 (n=14)	9,78 ± 1,47 (n=14)	9,90 ± 1,14 (n=13)
ICC	0,159 ± 0,015 (n=9)	0,151 ± 0,239 (n=14)	0,141 ± 0,021 (n=14)	0,146 ± 0,017 (n=13)

Tabla 1. Parámetros corporales de los cuatro adultos del grupo:

LC: longitud corporal (cm)

Peso: media ± DE (kg)

ICC: índice condición corporal

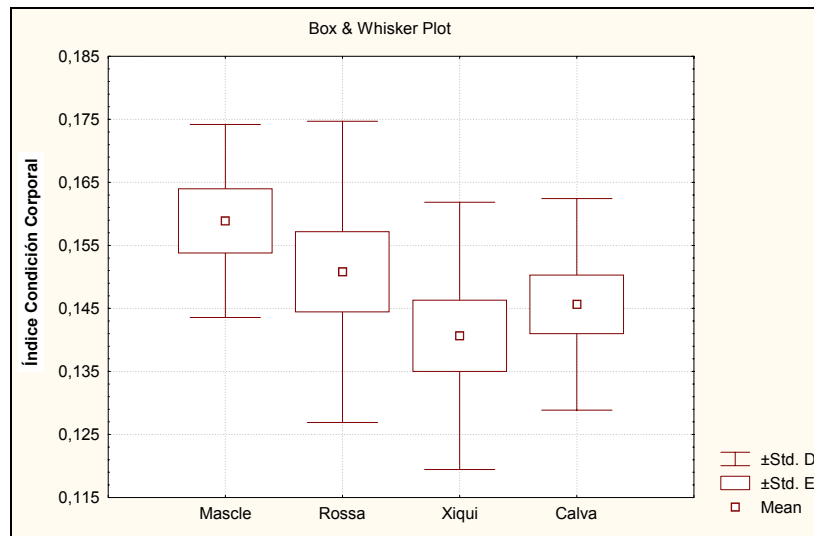


Figura 1. Índice de Condición Corporal promedio del período estudiado (\pm DE y \pm EE), para cada individuo.

Edad

Aunque la edad exacta de los individuos no la conocemos, sí sabemos que dos de las hembras, Rossa y Calva, proceden de la población salvaje y fueron capturadas, ya adultas, en el mismo territorio en el año 1988. Al inicio del estudio, en 1997, tenían un mínimo de 11 años, pero desconocemos cuál era mayor o si, por el contrario, tenían la misma edad. Mascle y Xiqui son nacidos en cautividad en el seno del grupo fundado por, entre otros animales, Rossa y Calva. Sin embargo, tampoco se les conoce su edad exacta, aunque estimamos que como mínimo tenían 4 años de edad y que Xiqui era unos 2-3 años mayor que Mascle.

Observando la dentición se aprecian diferencias entre los cuatro individuos, a pesar de que los desgastes son muy desiguales entre clases de piezas dentales (ver tabla 2). Donde no aparece valor se debe a que, o bien la pieza no estaba, o bien estaba tan desgastada que no podía ni medirse. Sumando las categorías de desgaste para cada pieza de cada individuo obtenemos un valor global individual que nos permite atribuir una clasificación, del 1 al 4, en función del desgaste dental general, siendo 1 quien menos desgaste sufre y 4 quien más.

	Derecha								Izquierda								DESG. DENT.
	superior				inferior				superior				inferior				
	I ¹	C	PM ²	M ¹	I ₁	C	PM ₂	M ₁	I ¹	C	PM ²	M ¹	I ₁	C	PM ₂	M ₁	
Mascle	4,0	10,0	3,0	1,1	1,4	10,2	3,1	1,4	3,2	9,4	3,0	3,3	1,5	10,5	2,4	2,0	1
Rossa	2,0	-	2,0	1,1	-	6,9	2,5	2,5	-	7,1	-	0,8	-	6,6	-	2,0	4
Xiqui	2,5	5,9	2,5	2,1	1,3	9,0	3,0	2,1	2,4	7,1	2,7	2,2	1,8	9,2	2,8	2,7	2
Calva	2,7	8,6	2,3	1,1	1,9	-	-	-	2,9	7,8	-	0,8	1,2	7,6	3,6	1,2	3

Tabla 2. Altura de la corona de algunas piezas dentales, para cada individuo. Al final se añade la categoría general del Desgaste Dental asignado a cada individuo.

Si asumimos que el desgaste dentario está asociado en este caso casi exclusivamente a la edad (ya que el tipo de alimento ha sido el mismo para todos los individuos durante años y, por tanto, el tipo de alimento no está influyendo en las diferencias existentes) diremos que el orden, de mayor a menor edad, es el siguiente: Rossa, Calva, Xiqui y

Mascle, con un importante salto cuantitativo entre la edad de los dos primeros individuos y los dos últimos.

Agresividad

Los tejones de nuestro grupo no mostraron comportamientos de gran agresividad entre ellos: no se registraron peleas graves, sino más bien leves ataques e intimidaciones. Sólo en algunas ocasiones en que las hembras estaban con crías se pelearon entre ellas, pero casi siempre a causa del estrés que sufrían cuando sustraíamos momentáneamente a las crías para pesar y medirlas. Estos casos provocados por factores ajenos a su sociabilidad no los hemos considerado en este apartado. Nos fijaremos, sin embargo, en un comportamiento más natural y frecuente, que forma parte de la convivencia en grupo de estos individuos, como son los mencionados ataques.

Comparando las frecuencias con que se atacaron los adultos, se detectan importantes diferencias significativas ($\chi^2 = 80,84$ gl=3 $p << 0,001$): dos de los individuos (Mascle y Rossa) atacaron casi el triple de veces de lo que lo hicieron los otros dos (Xiqui y Calva). Quienes recibieron los ataques fueron también principalmente Rossa y Mascle, ya que ambos se “intercambiaron” ataques mutuamente en numerosas ocasiones. Así pues, también en la recepción de ataques se registraron diferencias significativas individuales ($\chi^2 = 130,05$ gl=3 $p << 0,001$).

En general las hembras atacaron más al macho en invierno y primavera, en plena época de cría y de celo, mientras que el macho atacó más en otoño, y especialmente a Rossa. Una interpretación más detallada de los ataques se explica en el Capítulo 3.

Como el grado de agresividad es una de las medidas más comunes del grado de dominancia, diremos que, en este sentido, el orden jerárquico decreciente fue: Mascle, Rossa, Xiqui y Calva.

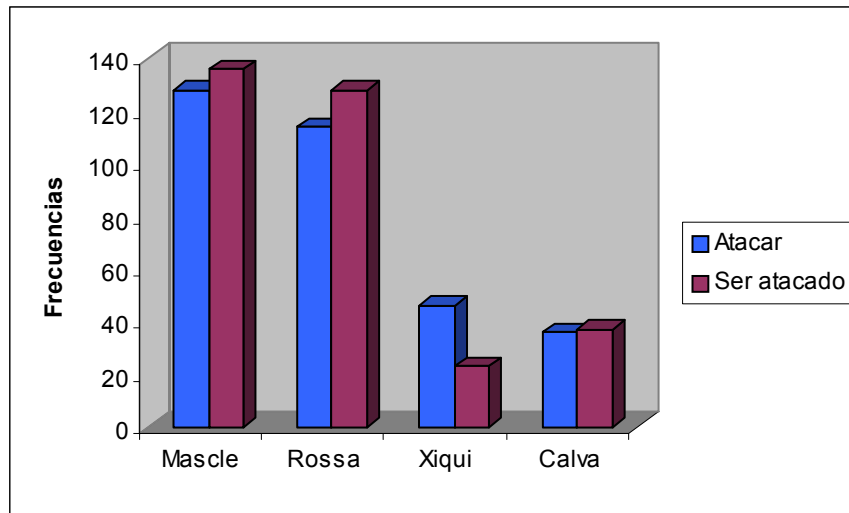


Figura 2. Frecuencias de “atacar” y “ser atacado” observadas para cada individuo.

Acceso al alimento

Orden en el acceso al alimento

Se observó el orden en que los cuatro adultos accedían al alimento colocado en el patio de la tejonera, tras dos días privados de comida. Se observó el proceso en 5 ocasiones, en que nos aseguramos que los cuatro individuos estaban despiertos y activos en el momento de colocar la comida en el patio, por lo que los cuatro detectaron el aporte de comida simultáneamente. El caso contrario podría haber distorsionado los resultados. No se dieron comportamientos agonísticos entre los adultos durante los episodios de acceso al alimento, pero si se observaron actitudes individuales de subordinación por parte de Calva, y diversos casos de robos de comida.

03/09/98:

- A los 4 minutos tras haber colocado la comida (carcasas de pollo), Rossa y Mascle están comiendo juntos, mientras Calva permanece sentada detrás de Rossa;
- En el minuto 13 Xiqui se une a comer junto a Rossa y Mascle;
- En el minuto 15 Calva se incorpora y comen todos juntos.

01/12/98:

- A los 6 minutos tras ser administrada la comida (carcasas de pollo), Rossa come en el patio;
- Xiqui empieza a comer en el minuto 7 y Mascle poco después, mientras Calva permanece sentada a 1,5 m del resto, en posición de “bola” (sentada con la cabeza encogida, escondida entre las patas delanteras);
- A los 25 minutos desde la colocación de la comida Calva se acerca y se sienta de nuevo, ahora a 20 cm de Mascle;
- En el minuto 40 Calva empieza a comer.

07/04/99:

- A los 2 minutos tras colocar la comida (carcasas de pollo), Xiqui coge una y la empieza a comer en el patio y simultáneamente Rossa coge otra y la entra al túnel, pero Mascle se la quita. Rossa vuelve a salir y coge la que Xiqui acaba de dejar (ya que ha cogido un trozo y lo ha entrado al túnel). Calva está por el momento de pie detrás de Mascle;
- En el minuto 12 Calva empieza a comer la carcasa abandonada por Rossa, pero 2 minutos después Mascle se la quita. Calva coge ahora otra carcasa que Rossa también ha dejado;
- En el minuto 19 Rossa se acerca y lame la carcasa que Calva está comiendo: Calva se retira hacia atrás, se sienta y baja la cabeza;
- Unos minutos después Mascle le quita a Xiqui la carcasa que estaba comiendo.

02/08/01:

- Un minuto después de dejar las manzanas y peras en el patio, Mascle ya coge una pieza y la entra al túnel;
- En el minuto 2 Rossa también coge una pieza de fruta, que come en el arenal del patio;
- En el minuto 3 Xiqui coge una pieza y la come en el patio, también. A medida que acaban una pieza, estos adultos cogen otra y siguen comiendo;
- En el minuto 10 Calva se acerca muy lentamente a la comida y finalmente empieza a comer, pero se asusta cada vez que se acerca otro adulto, a pesar de que no interaccionan con ella.

24/08/01:

- En el patio se coloca un melón (alimento al que no están habituados) y pienso para perros: a los 2 minutos Xiqui va directa a comer pienso;
- En el minuto 3 Mascle se acerca con cuidado al melón y lo huele de cerca, pero un minuto después va a comer el pienso;
- En el minuto 6 Rossa se acerca al melón pero no lo come: se acerca a Mascle y Xiqui (que comen pienso) y se tumba tras ellos (está ya muy coja y debilitada por su avanzada edad);
- En el minuto 9 Rossa se tumba en medio del pienso, como para poder acceder mejor al alimento;
- En el minuto 10 Calva se va acercando poco a poco, olfateando en dirección a la comida. Cuatro minutos después está parada de pie detrás de Mascle y Xiqui;
- Finalmente, en el minuto 18 Calva se acerca al pienso y empieza a comer junto a Mascle.

A partir de las frecuencias reflejadas en la figura 3 podemos establecer el siguiente orden jerárquico en el acceso al alimento: Mascle y Rossa en un mismo rango dominante, seguidos de Xiqui y por último Calva, con clara subordinación a la hora de acercarse a la comida.

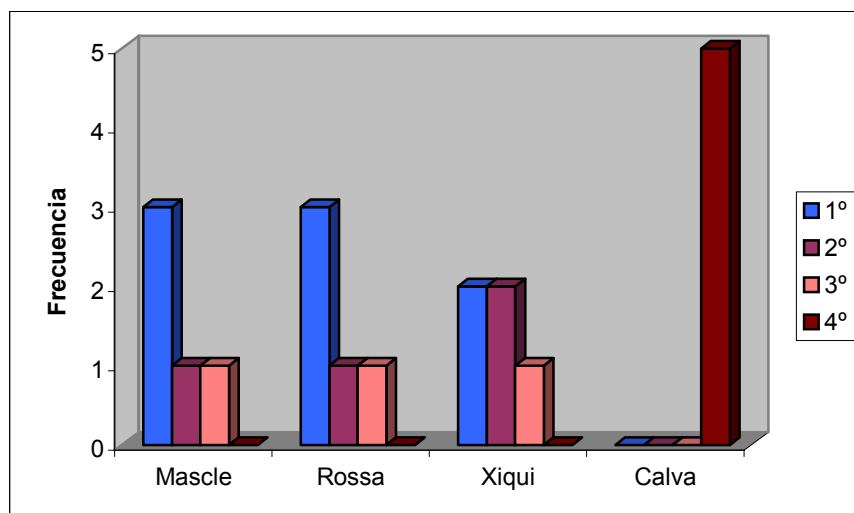


Figura 3 Frecuencias del orden con que cada adulto accedió al alimento durante las 5 sesiones experimentales.

Robar comida

Se observaron 39 casos de robos de comida entre los adultos y se efectuaron también sin la intervención de comportamientos de carácter agonístico: simplemente se acercaba un individuo a otro que ya estaba comiendo y le quitaba la pieza, normalmente colocada en el suelo, llevándosela sin más. Los robos de comida se produjeron con frecuencias significativamente distintas entre los adultos ($\chi^2 = 15,872$ gl=3 $p < 0,0012$). Por el contrario, las diferencias no fueron significativas entre las frecuencias con que fueron víctimas de estos robos ($\chi^2 = 2,949$ gl=3 $p < 0,4$) (ver Capítulo 3). Con respecto al robo de comida, en orden decreciente de frecuencias tenemos a Mascle, Rossa, Xiqui y Calva. También en orden decreciente, pero con respecto a ser víctimas del robo, están Xiqui, Mascle, Rossa y Calva, aunque como ya se ha comentado, en este caso las diferencias no fueron significativas.

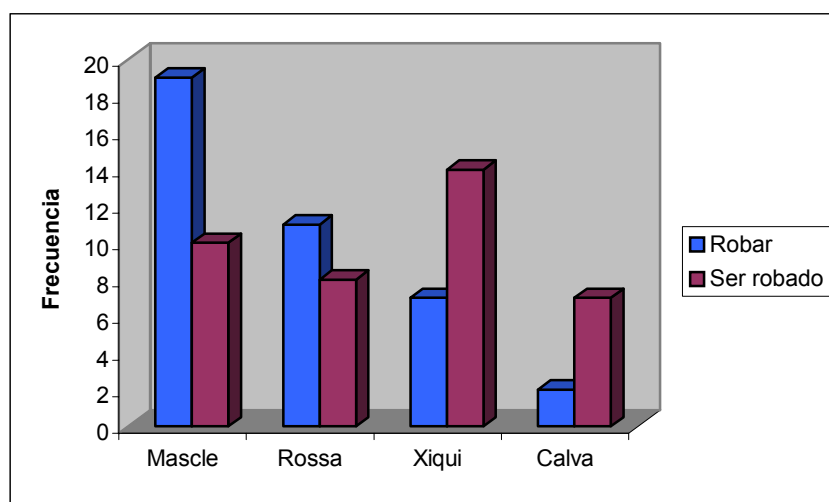


Figura 4. Frecuencias observadas de “robar comida” y de “ser robado”, para cada individuo.

De la matriz de dominancia establecida a partir de los robos de comida (tabla 3) se obtuvieron los valores para calcular el índice de linealidad de Landau (h). El índice obtenido fue de $h=1$, es decir, reflejó una linealidad perfecta, a pesar de que hubo “inversiones”, es decir, que los individuos subordinados también robaron en diversas ocasiones comida a sus dominantes. La dirección de las dominancias observadas es la siguiente: Mascle > Rossa > Xiqui > Calva.

	Mascle	Rossa	Xiqui	Calva
Mascle	-	6	9	4
Rossa	4	-	5	2
Xiqui	4	2	-	1
Calva	2	0	0	-

Tabla 3. Matriz de dominancia según los robos de comida entre individuos.

Acceso a la reproducción

Aunque este tema se encuentra ampliamente desarrollado en el Capítulo 4, presentamos a continuación un resumen del éxito reproductor de cada hembra en el conjunto de los años estudiados. En la figura 5 se muestra el número promedio por temporada de cría de fetos detectados, de crías nacidas y de crías destetadas para cada hembra. En el figura 6 se expresan los porcentajes de supervivencia al destete, tanto respecto a los fetos como a las crías nacidas, para cada hembra.

Aunque Xiqui implantó de media por temporada reproductora más fetos que Rossa (2 frente a 1,2) y parió también más crías que ella (1,5 frente a 1,2), Rossa tuvo una supervivencia mayor de sus crías: destetó un promedio de 1 cría por temporada, mientras Xiqui destetó 0,83. A Calva se le detectaron fetos en dos ocasiones, pero jamás se le vieron crías propias; la supervivencia de sus crías fue, por tanto, de 0.

Rossa fue, así, la hembra que crió con más éxito. Le siguió Xiqui, que también pudo completar con éxito su reproducción en diversas ocasiones. En último lugar se encuentra Calva, que no concluyó ningún ciclo reproductor de manera exitosa. En este caso el éxito de mascle se sobreentiende, ya que al ser el único macho presente, fue siempre el padre de las crías nacidas.

En el Capítulo 4 se especifica los tipos de supresión reproductora que cada hembra sufrió.

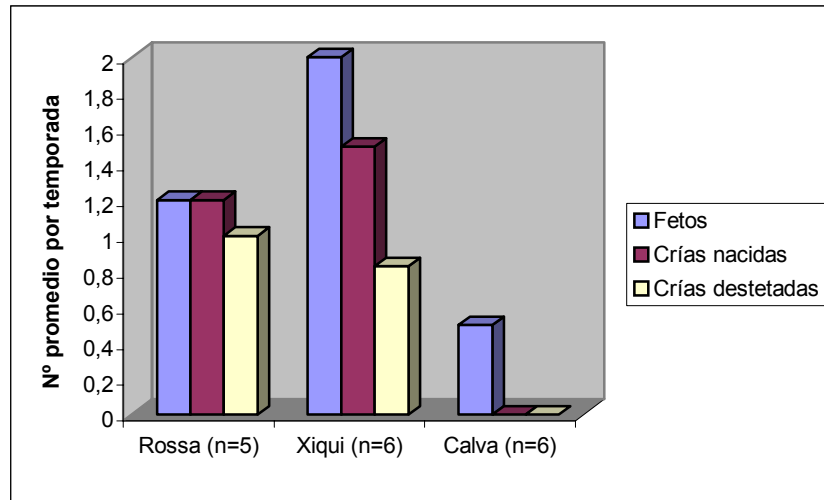


Figura 5. Resumen del éxito reproductor de las tres hembras. Se expresan los promedios anuales de nº fetos detectados, nº de crías nacidas y nº de crías destetadas. Entre paréntesis el nº de temporadas reproductoras observadas.

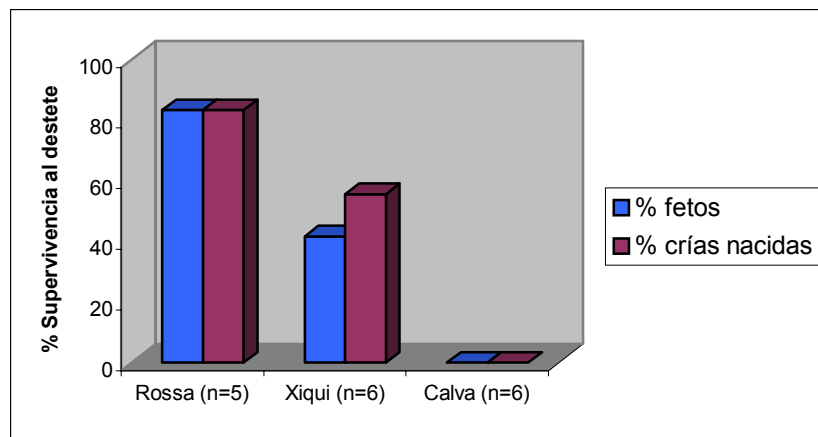


Figura 6. Supervivencia (%) total de los fetos y las crías nacidas al destete, para cada hembra. Entre paréntesis el nº de temporadas reproductoras observadas.

Resumen

Si de cada factor analizado que puede influir en la determinación de la dominancia establecemos una clasificación individual a modo de rango ordinal (asignando 1 al de mayor rango y sucesivamente hasta el 4, el más bajo), mediante el sumatorio de todos estos “puntos” obtendremos un valor por individuo que nos permitirá clasificarlos jerárquicamente.

Este proceso lo hemos realizado para el conjunto de los cuatro adultos, sin distinción por sexos (tabla 4), y también para las hembras únicamente (tabla 5).

	Mascle	Rossa	Xiqui	Calva
ICC	1	2	4	3
Edad	4	1	3	2
Acceso alim.	1,5	1,5	3	4
Robar comida	1	2	3	4
Atacar	1	2	3	4
Éxito reprod.	1,5	1,5	3	4
TOTAL	10	10	19	21

Tabla 4. Clasificación individual en los factores influyentes en la dominancia y valoración total, para todos los individuos.

	Rossa	Xiqui	Calva
ICC	1	3	2
Edad	1	3	2
Acceso alim.	1	2	3
Robar comida	1	2	3
Atacar	1	2	3
Éxito reprod.	1	2	3
TOTAL	6	14	16

Tabla 5. Clasificación individual en los factores influyentes en la dominancia y valoración total, para las tres hembras.

Vemos que al comparar los cuatro adultos juntos, Rossa y Mascle compartirían la categoría de dominantes: a pesar de la diferencia de edad, ambos se han mostrado física y comportamentalmente predilectos en la selección. Entre las dos hembras subordinadas, Xiqui tendría un rango social superior al de Calva. Pero la comparación entre individuos del mismo sexo es la más habitual, ya que la competencia intrasexual suele ser la más intensa. En nuestro grupo, al haber un solo macho adulto, no ha podido establecerse una jerarquía de machos. Entre las hembras, sin embargo, ya hemos visto que el orden jerárquico, de mayor a menor rango, lo constituían Rossa, Xiqui y Calva.

DISCUSIÓN

Habitualmente se ha determinado el rango jerárquico de los tejones (y de muchas otras especies sociales) analizando el acceso a la reproducción, que resulta asimétrico entre los miembros de un mismo grupo (Kruuk & Parish, 1987; Cresswell *et al.*, 1992; Woodroffe & Macdonald, 1995a, b). Nosotros hemos querido observar por separado diversos aspectos relacionados con las características del animal (edad, condición física), con determinados comportamientos (acceder al alimento, robar comida, atacar) y, obviamente, con su éxito reproductor. El objetivo fue confirmar si a través de los aspectos físicos y comportamentales considerados la jerarquía social encontrada coincidía con la obtenida a través del análisis exclusivo de la reproducción. La respuesta es que, en general, sí se reafirman los rangos jerárquicos con los distintos aspectos comparados, excepto en el caso de la condición física y de la edad, que nos harían esperar un mayor éxito reproductor y, por tanto, un estatus más elevado de Calva. Su comportamiento, sin embargo, fue claramente el de un individuo subordinado.

Aunque los hemos evaluado por separado, algunos de los factores están presumiblemente relacionados entre sí: la condición corporal, en combinación con la edad, es un factor determinante en el éxito reproductor (Cresswell *et al.*, 1992; Woodroffe & Macdonald, 1995; Revilla & Palomares, 2001). El acceso al alimento es, a su vez, un factor que influirá en la adquisición de una buena condición corporal, indispensable para acceder a la reproducción (Woodroffe & Macdonald, 1995). Revilla y Palomares (2001) observaron un acceso asimétrico entre los miembros de un mismo grupo al recurso trófico clave, cuando se llegaba a la capacidad de carga del territorio. Sugieren estos autores que las hembras dominantes pueden estar utilizando la exclusión del hábitat rico en recursos para inhibir la reproducción de las subordinadas, indirectamente mediante la debilitación de su condición corporal. A pesar de que en nuestro grupo el alimento no fue limitante ni se excluyeron en su acceso entre ellos, sí que se dieron casos de robos de comida, aparentemente con un significado más simbólico de denotación de la dominancia, que no de verdadera privación del acceso al alimento. Kruuk (1989) apuntó, por otro lado, que la agresividad entre los miembros de un grupo era un modo de dominancia de unos individuos (usualmente los de más edad) frente a otros. Así que, agresividad, edad y dominancia también se encontrarían vinculados. Macdonald *et al.* (2002) no encontraron evidencias de la existencia de una

jerarquía lineal entre tejones cuando observaron las interacciones agonísticas que se daban en puntos artificiales de alimentación situados en límites territoriales, concluyendo que existía un elevado grado de tolerancia entre individuos, y sugirieron que la sociabilidad de esta especie estaría en una temprana fase de su evolución.

Aunque en nuestro grupo la jerarquía parece tener carácter lineal entre las hembras, no descartamos que no siempre suceda de esta manera. Es posible que las posiciones de mayor dominancia estén claramente establecidas, mientras que entre los rangos inferiores las categorías sean más laxas y cambiantes. En nuestro grupo debemos tener en cuenta la avanzada edad de dos de las hembras, Rossa y Calva, lo cual por un lado les confiere un estatus prioritario en la escala jerárquica, pero que por otro lado ya en los últimos años les puede hacer descender de rango precisamente por estar perdiendo capacidad fisiológica para reproducirse, dado que al estar en cautividad alcanzaron edades insólitas (hasta 16 años) para una especie que en libertad no sobrepasa habitualmente los 7 años de vida. En la última fase del estudio ya pudimos comprobar cómo una de ellas, Rossa, la que “históricamente” catalogábamos como la dominante, fue perdiendo capacidad reproductora (ver Capítulo 4) y condición física general, pero sin embargo a nivel comportamental siguió demostrando su control sobre el grupo. Es curioso que tras la muerte de la dominante, la reproducción del grupo el invierno siguiente fue un fracaso (ver Capítulo 4).

COMPORTAMIENTOS DE INTERACCIÓN SOCIAL

INTRODUCCIÓN

El tejón es, como ya se ha comentado en la Introducción de esta memoria, un mustélido que vive en gran parte de su rango de distribución organizado en grupos sociales, aunque su sociabilidad no parece comparable a la de muchas otras especies típicamente sociales (p.e. mangostas, hienas, licaones, etc.), en las que los miembros del grupo cooperan entre sí. Para llegar a comprender mejor en qué consiste esta difusa sociabilidad que caracteriza al tejón, deben estudiarse las interacciones que suceden en el seno de los grupos. El estudio de los comportamientos de interacción entre individuos es, sin embargo, altamente complejo por la dificultad de observación de estos nocturnos y discretos animales, especialmente cuando gran parte de estos comportamientos (especialmente los que hacen referencia a la reproducción y cuidado parental) suelen tener lugar en el interior de las tejoneras. Un estudio en condiciones de cautividad es una buena oportunidad para vislumbrar algunos de los aspectos de tan difícil detección en animales en libertad. En el presente capítulo se analizan aquellos comportamientos en que interactúan, de un modo u otro, dos individuos, pero que no corresponden a pautas estrictamente reproductoras o de cuidado parental (como p.e. cópulas o episodios de lactancia), las cuales se analizan posteriormente en los Capítulos 4 y 6, respectivamente.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para este apartado del estudio comportamental se han utilizado los datos de las observaciones que se realizaron entre verano de 1997 e invierno de 2001. De entre todas las pautas de comportamiento que se registraron, se han seleccionado aquellas que implican interacción entre dos individuos. Estas son las siguientes:

- **olfatear:** oler cualquier zona del cuerpo de otro individuo;
- **marcar:** refregar la glándula subcaudal sobre el cuerpo de otro individuo;

- **acercarse:** dirigir el desplazamiento hacia otro individuo, aunque el movimiento no tiene por qué acabar con el contacto entre ambos individuos;
- **contactar cuerpos:** aproximarse a otro individuo hasta que llegan a tocarse los cuerpos;
- **perseguir:** desplazarse tras otro individuo;
- **acicalar:** limpiar alguna zona del cuerpo de otro individuo, generalmente con la boca (dientes y lengua);
- **atacar:** lanzarse agresivamente hacia otro individuo, aunque no necesariamente llegue el atacante a tocar al atacado, pues suele ser un gesto intimidatorio, a menudo realizado a cierta distancia, que no desencadena pelea;
- **gruñir:** emitir gruñidos dirigidos hacia otro individuo, situado tanto cerca como lejos;
- **morder:** dar uno o más mordiscos a otro individuo en cualquier parte del cuerpo, normalmente precedidos de un ataque;
- **huir-evitar:** desviar la trayectoria ante la presencia o proximidad de otro individuo;
- **robar comida:** coger la pieza de comida que otro individuo está en ese momento comiendo o manipulando y alejarse con ella sin apenas interactuar con él, es decir, sin gruñirle, tocarle o empujarle.

Para cada comportamiento se comparan las frecuencias de ocurrencia observadas de realización de la interacción (como “actor”) y de recepción de la misma (como “receptor”) entre los mismos adultos, y también respecto a las crías en su conjunto, con tests de la χ^2 . Se comparan igualmente las frecuencias totales estacionales (test de la χ^2) y los valores de los cuatro individuos en las diferentes estaciones (Friedman’s ANOVA), tanto respecto a la acción como a la recepción de la interacción. Se correlacionan las frecuencias totales de realización de la interacción por cada individuo con las de recepción, mediante la correlación de Spearman, r_s . Para simplificar la interpretación de las frecuencias y direcciones de las diferentes clases de interacciones estudiadas entre los cuatro adultos, se han realizado diagramas de flujo en los que aparece, para cada individuo, un círculo cuyo diámetro es proporcional a la frecuencia total de realización de la interacción por ese determinado animal. De estos círculos salen flechas hacia los restantes individuos (cuando existió interacción entre ellos) con un grosor proporcional al % de ocurrencias que éste dedica a cada individuo respecto al

total de sus ocurrencias realizadas. También se registraron las distancias que mantenían los adultos entre ellos al dormir (distancia de dormida) y la frecuencia con que dormían contactando los cuerpos.

RESULTADOS

Olfatear a

Se han dado diferencias significativas en las frecuencias totales de olfateo realizado por cada adulto hacia los tres restantes ($\chi^2_3=31,716$, $p<<0,001$), destacando la baja frecuencia realizada por Calva (sólo representa el 9,3% de los olfateos totales realizados entre los cuatro adultos). También entre las frecuencias de olfateo de los adultos hacia las crías las diferencias son significativas ($\chi^2_3=47,893$, $p<<0,001$), siendo en este caso Mascle quien menos olfateó (únicamente se observó en 8 ocasiones). De los olfateos entre adultos se observa que Mascle, que es quien más olfateos realiza, los dirige sobretudo a Rossa y Xiqui, Xiqui olfatea preferentemente a Rossa, y Rossa a Xiqui.

En cuanto al olfateo recibido por los adultos, no ha habido diferencias significativas cuando eran realizados solo por los propios adultos ($\chi^2_3=7,047$, $p<0,705$), pero sí cuando se incluían los olfateos por parte de las crías ($\chi^2_3=26,477$, $p<<0,001$). Las crías olfatearon de forma significativamente diferente a los distintos adultos ($\chi^2_3=30,83$, $p<<0,001$): Rossa recibió el 49% de estos olfateos mientras el resto se repartía casi equitativamente el restante 51%.

OLFATEAR A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A	Rossa	-	20	28	13	61	55	116
C	Mascle	31	-	27	18	76	8	84
T	Xiqui	29	17	-	12	58	42	100
O	Calva	7	9	4	-	20	16	36
R	Tot Ad	67	46	59	43	215	121	336
E	Tot Cr	51	20	20	15	106	x	x
S	Tot Ad+Cr	118	66	79	58	321	x	x

Tabla 1. Frecuencias totales de "olfatear a" cada individuo.

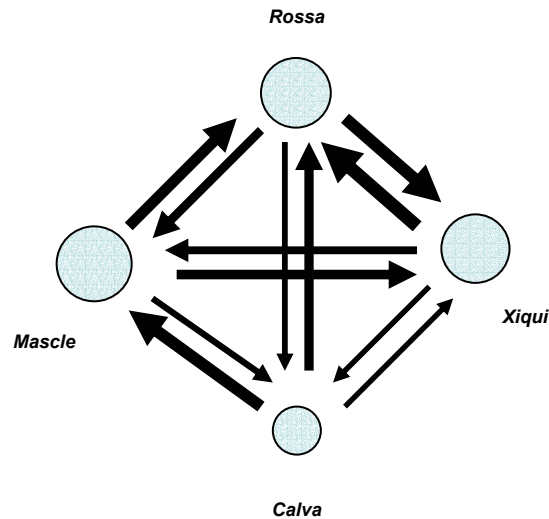


Figura 1. Diagrama de flujo de "olfatear a".

El número total de olfateos observados de los adultos no presentó diferencias entre estaciones ($\chi^2_3=1,551$, $p<0,67$). Tampoco presentaron diferencias entre estaciones las frecuencias de olfatear (Friedman's ANOVA $\chi^2_{4,4}=3,48$, $p<0,32$) ni las frecuencias con que fueron olfateados cada uno de los individuos (Friedman's ANOVA $\chi^2_{4,4}=3,079$, $p<0,38$).

No existe correlación significativa entre las ocurrencias totales de olfateo de un individuo entre los adultos con las ocurrencias de olfateo recibidas por los mismos ($r_s=0,4$, $p=0,6$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	20	13	15	14	10	17	16	20	61	67
Mascle	18	15	16	11	19	10	23	14	76	46
Xiqui	11	14	14	19	16	11	16	14	58	59
Calva	4	11	6	7	4	11	6	13	20	43
TOTAL	53	53	51	51	49	49	61	61	215	215

Tabla 2. Frecuencias de "olfatear a" totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

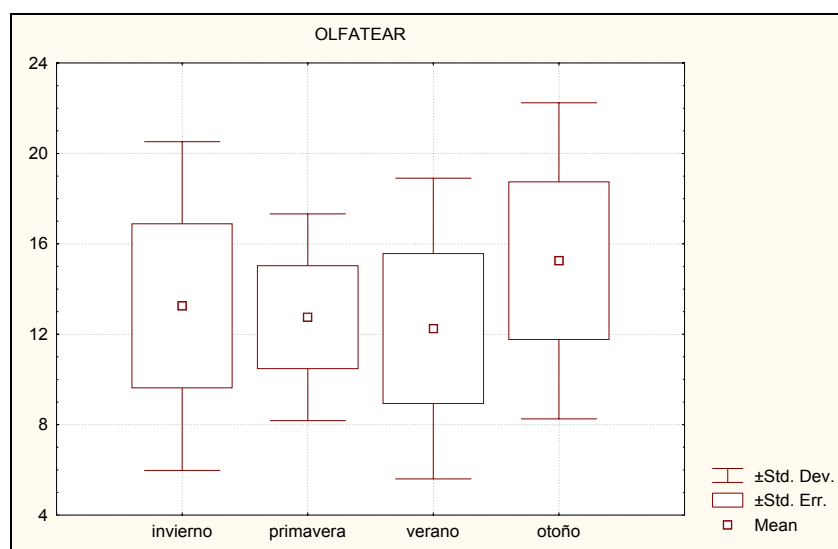


Figura 2. Frecuencias estacionales de “olfatear a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Marcar a

Los adultos se han marcado entre sí con frecuencias significativamente distintas ($\chi^2_3=167,964$, $p \ll 0,001$). Quien más marcajes ha realizado ha sido Xiqui, especialmente hacia Mascle y Rossa. En el sentido contrario destaca el bajo nivel de marcajes de Rossa, donde casi el 40% fueron dirigidos a Xiqui, la segunda hembra en rango. También existen diferencias significativas entre el marcaje que se efectuó a las crías ($\chi^2_3=15,436$, $p < 0,001$), siendo en este caso Calva quien más las marcó, seguida de Rossa.

Tampoco los animales fueron marcados por igual, ni entre los mismos adultos ni por parte de las crías ($\chi^2_3=95,897$, $p \ll 0,001$ y $\chi^2_3=81,619$, $p \ll 0,001$, respectivamente). Entre los adultos Mascle y Rossa fueron los individuos más marcados (36,66 y 36,36% respectivamente). Calva tan sólo recibió el 13,25% de estos marcajes. El 57,14% de los marcajes de las crías a los adultos lo hicieron a Rossa, mientras que apenas un 8% fue dirigido a Mascle y el mismo porcentaje a Calva.

MARCAR A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A C T O R E S	Rossa	-	19	44	6	69	45	114
	Mascle	69	-	21	29	119	30	149
	Xiqui	101	133	-	42	276	25	301
	Calva	24	61	32	-	117	56	173
	Tot Ad	194	213	97	77	581	156	737
	Tot Cr	72	10	34	10	126	x	x
	Tot Ad+Cr	266	223	131	87	707	x	x

Tabla 3. Frecuencias totales de “marcar a” cada individuo.

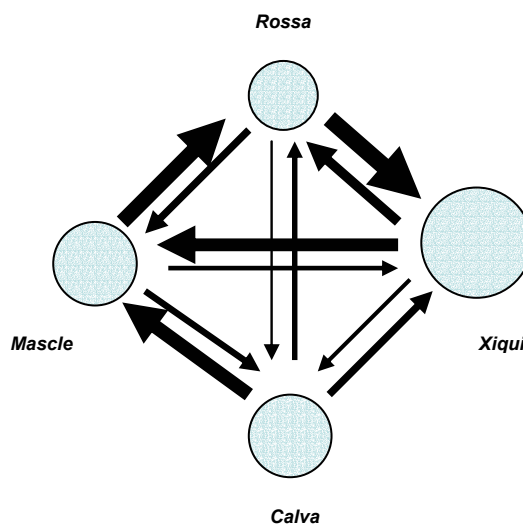


Figura 3. Diagrama de flujo de “marcar a”.

El total de marcajes realizados en cada estación por los adultos presentó diferencias significativas ($\chi^2_3=222,738$, $p<<0,001$): en invierno la frecuencia de marcaje fue más de tres veces superior respecto al resto de estaciones, en que se mantuvo bastante constante. También marcaron de modo significativamente diferente los individuos a lo largo de las estaciones (Friedman’s ANOVA $\chi^2_{4,4}=8,4$, $p<0,038$), mientras que las diferencias no fueron significativas entre los marcajes recibidos por cada individuo entre estaciones (Friedman’s ANOVA $\chi^2_{4,4}=5,405$, $p<0,141$).

No existe correlación entre el total de marcajes realizados y recibidos entre los adultos ($r_s=0$, $p=1$, $n=4$).

IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
----	----	----	----	----	----	----	----	-------	-------

Rossa	45	91	11	39	16	27	7	37	69	194
Mascle	54	133	26	33	27	14	12	33	119	213
Xiqui	170	33	34	12	17	39	55	13	276	97
Calva	42	44	23	10	31	11	21	12	117	77
TOTAL	301	301	94	94	91	91	95	95	581	581

Tabla 4. Frecuencias de “marcar a” totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

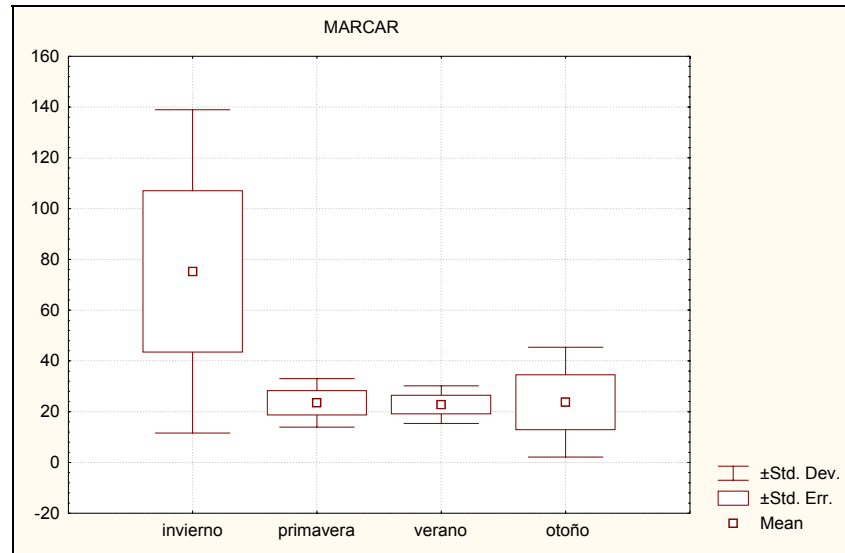


Figura 4. Frecuencias estacionales de “marcar a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Acercarse a

Se han dado diferencias significativas en la frecuencia de acercamientos de los adultos, tanto entre ellos ($\chi^2_3=113,29$, $p << 0,001$) como hacia las crías ($\chi^2_3=75,013$, $p << 0,001$). Rossa ha sido quien más acercamientos ha realizado, la mayor parte de los cuales los ha hecho hacia Xiqui (el 61,3% del total de sus ocurrencias). Como era de esperar, entre los acercamientos recibidos por parte de los adultos también ha habido diferencias significativas ($\chi^2_3=193,308$, $p << 0,001$) donde destaca la elevada frecuencia de acercamiento hacia Xiqui. Aunque Mascle es quien menos se ha acercado a las crías, no difiere demasiado de las frecuencias que han realizado Xiqui y Calva, y las diferencias se deben a la alta frecuencia de acercamiento por parte de Rossa hacia las crías. Las diferencias significativas se han dado igualmente en las frecuencias con que las crías se han acercado a los adultos ($\chi^2_3=93,802$, $p << 0,001$), donde casi el 54% de tales

acercamientos han sido hacia Rossa. A Calva las crías sólo se le han acercado en 14 ocasiones, incluso menos veces que a Mascle.

ACERCARSE A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A C T O R E S	Rossa	-	28	203	18	249	82	331
	Mascle	65	-	34	21	120	15	135
	Xiqui	44	41	-	23	108	20	128
	Calva	16	30	42	-	88	33	121
	Tot Ad	125	99	279	62	565	150	715
	Tot Cr	95	19	49	14	177	x	x
	Tot Ad+Cr	220	118	328	76	742	x	x

Tabla 5. Frecuencias totales de "acercarse a" cada individuo.

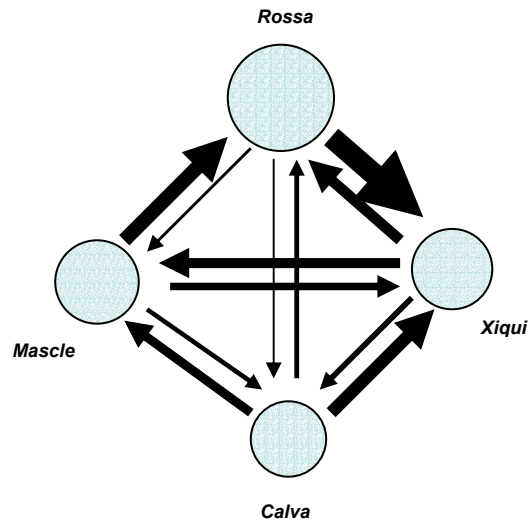


Figura 5. Diagrama de flujo de "acercarse a".

Se observaron diferencias significativas entre estaciones en las frecuencias de acercamiento totales realizadas entre los adultos ($\chi^2_3=17,945$, $p<<0,001$). Pero ni el comportamiento de acercamiento a otros adultos ni la acción pasiva de ser objeto de tales acercamientos, varió significativamente en cada individuo entre estaciones (Friedman's ANOVA $\chi_r^2(3, n=4)=2,385$, $p<0,5$ y $\chi_r^2(3, n=4)=3,3$, $p<0,35$, respectivamente).

Las frecuencias de acercamiento a otros adultos y las de ser objetivo del acercamiento no estuvieron correlacionadas ($r_s=0,4$, $p=0,6$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	80	31	33	23	44	42	92	29	249	125
Mascle	33	38	23	27	32	20	32	14	120	99
Xiqui	42	79	25	39	27	62	14	99	108	279
Calva	16	23	25	17	27	6	20	16	88	62
TOTAL	171	171	106	106	130	130	158	158	565	565

Tabla 6. Frecuencias de “acercarse a” totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

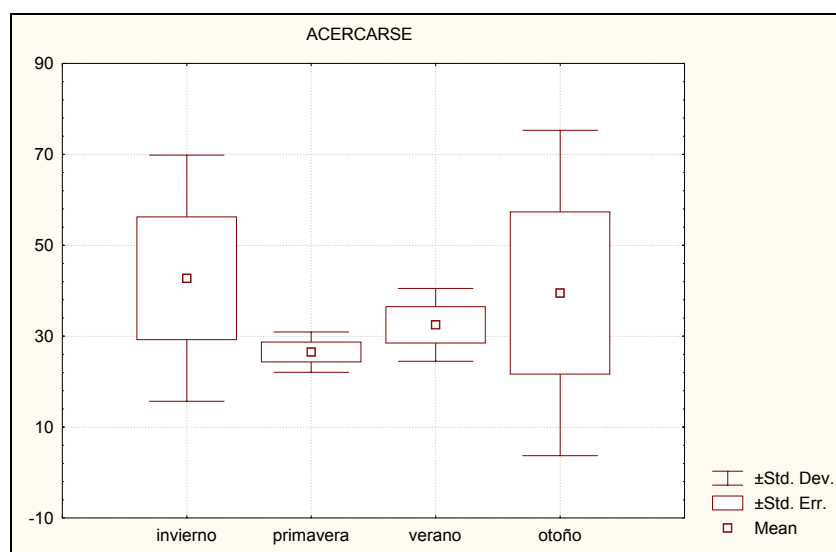


Figura 6. Frecuencias estacionales de “acercarse a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Contactar cuerpos

Las diferencias entre individuos de la frecuencia de contactar cuerpos fueron significativas, tanto al dirigirse a los mismos adultos como a las crías ($\chi^2_3=177,61$, $p < 0,001$ y $\chi^2_3=18,235$, $p < 0,001$, respectivamente). El adulto que más realizó el comportamiento fue Rossa (67% y 56% de las ocurrencias hacia adultos y crías, respectivamente), especialmente hacia Xiqui. En el sentido contrario se mostró Xiqui, la cual únicamente fue responsable del 2% del total de ocurrencias totales de los adultos, pero que a su vez recibió la mayoría de ocurrencias (86,6% de las realizadas por los adultos). En las frecuencias de recibir el contacto también las diferencias han sido

altamente significativas entre adultos con los propios adultos como autores ($\chi^2_3=377,94$, $p \ll 0,001$), así como cuando lo realizaron las crías ($\chi^2_3=22,727$, $p \ll 0,001$).

CONTACTAR CUERPOS		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A	Rossa	-	1	108	8	117	19	136
C	Mascle	8	-	12	1	21	5	26
T	Xiqui	1	0	-	0	1	3	4
O	Calva	0	1	35	-	36	7	43
R	Tot Ad	9	2	155	9	175	34	209
E	Tot Cr	15	2	4	1	22	x	x
S	Tot Ad+Cr	24	4	159	10	197	x	x

Tabla 7. Frecuencias totales de “contactar cuerpos”, de cada individuo.

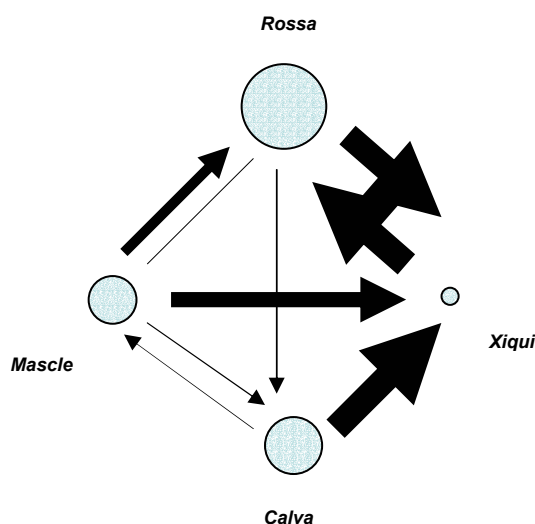


Figura 7. Diagrama de flujo de “contactar cuerpos”.

Los totales de ocurrencias efectuadas por los adultos presentaron diferencias significativas entre estaciones ($\chi^2_3=21,914$, $p \ll 0,001$). Por el contrario, no hubo diferencias significativas en las frecuencias individuales de contactar cuerpos entre estaciones (Friedman’s ANOVA $\chi^2_r(3, n=4)=2,143$, $p < 0,54$), ni en el grado de recepción del comportamiento por el resto de adultos (Friedman’s ANOVA $\chi^2_{r^2 4,4}=2,189$, $p < 0,53$).

No hubo correlación entre las frecuencias de cada individuo de contactar con las de recibir el contacto ($r_s=-0,316$, $p=0,68$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	43	0	14	1	13	6	47	2	117	9
Mascle	10	1	1	0	6	0	4	1	21	2
Xiqui	0	54	1	34	0	14	0	53	1	155
Calva	6	4	22	3	2	1	6	1	36	9
TOTAL	59	59	38	38	21	21	57	57	175	175

Tabla 8. Frecuencias de “contactar cuerpos” totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

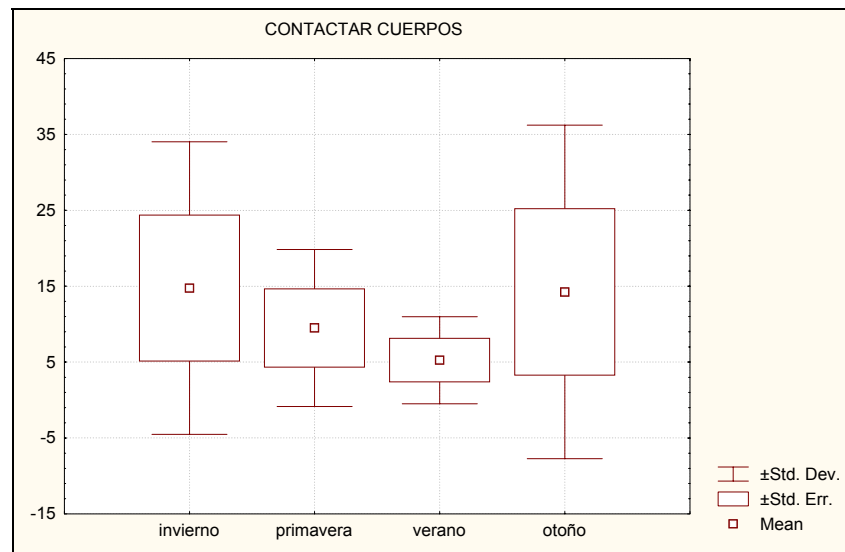


Figura 8. Frecuencias estacionales de “contactar cuerpos”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Perseguir a

No se dieron diferencias significativas entre las frecuencias de persecución de cada adulto al resto de adultos ($\chi^2_3=6,783$, $p<0,079$), pero sí entre las frecuencias de persecuciones que cada uno recibieron, tanto de los adultos ($\chi^2_3=11,891$, $p<0,008$) como de las crías ($\chi^2_3=134,33$, $p<<0,001$). También las persecuciones a las crías estuvieron sesgadas, dando diferencias significativas entre adultos ($\chi^2_3=51,74$, $p<<0,001$). Rossa realizó el 68,6% de las persecuciones a crías y ellas también la persiguieron en el 75% de los casos que realizaron. Macho fue quien menos interactuó con las crías (de hecho no se observó ninguna persecución de él hacia ellas), y las crías a penas le persiguieron a él, tampoco.

PERSEGUIR A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A C T O R E S	Rossa	-	6	16	4	26	32	58
	Mascle	8	-	7	6	21	0	21
	Xiqui	5	4	-	2	11	6	17
	Calva	2	22	1	-	25	8	33
	Tot Ad	15	32	24	12	83	46	129
	Tot Cr	72	2	18	4	96	x	x
	Tot Ad+Cr	87	34	42	16	179	x	x

Tabla 9. Frecuencias totales de “perseguir a”, de cada individuo.

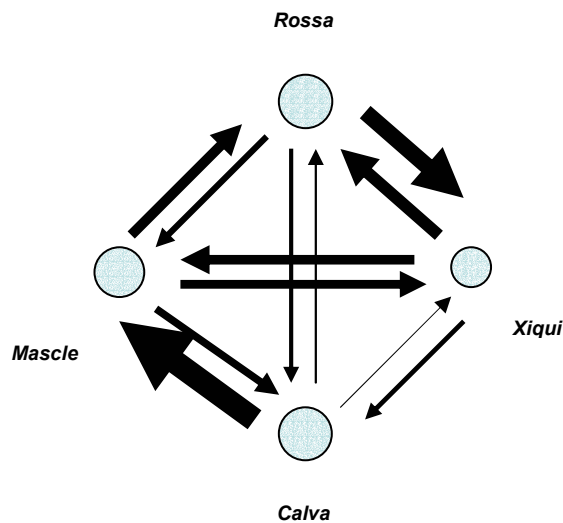


Figura 9. Diagrama de flujo de “perseguir a”.

Entre estaciones, los totales de persecuciones efectuadas por los adultos fueron significativamente diferentes ($\chi^2_3=16,52$, $p \ll 0,001$). Pero individualmente, el comportamiento no difirió entre estaciones de manera significativa, ni en la frecuencia de perseguir, ni en la de ser perseguido por el resto de adultos (Friedman’s ANOVA $\chi_r^2(3, n=4)=3,9$, $p < 0,27$ y $\chi_r^2(3, n=4)=6,538$, $p < 0,088$, respectivamente).

Las frecuencias de perseguir y ser perseguidos los adultos entre ellos no estuvieron correlacionadas ($r_s = -0,6$, $p = 0,4$, $n = 4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	14	5	8	1	0	4	4	5	26	15
Mascle	3	12	1	4	11	14	6	2	21	32
Xiqui	8	9	1	5	2	6	0	4	11	24
Calva	5	4	2	2	17	6	1	0	25	12
TOTAL	30	30	12	12	30	30	11	11	83	83

Tabla 10. Frecuencias de “perseguir a” totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

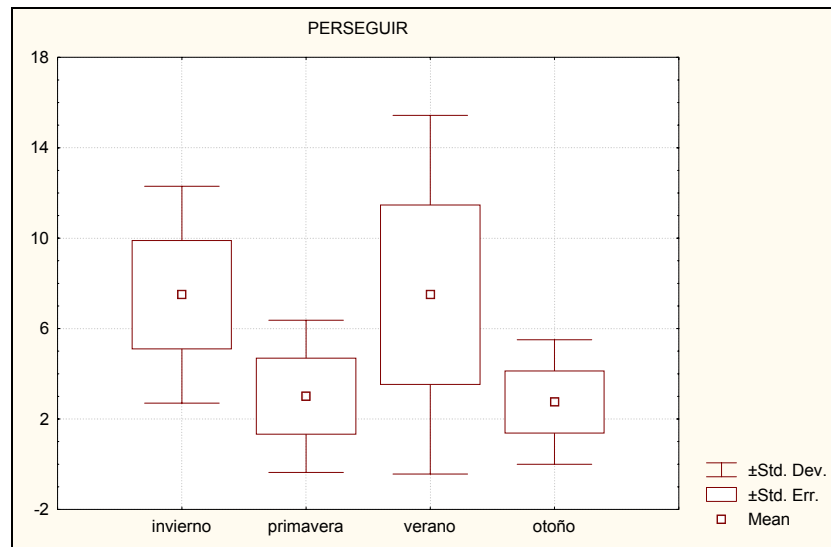


Figura 10. Frecuencias estacionales de “perseguir a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Acicalar a

Los adultos han presentado diferencias significativas entre las frecuencias de acicalar a otros adultos ($\chi^2_3=45,507$, $p < 0,001$) y a las crías ($\chi^2_3=9,767$, $p < 0,021$), aunque en el segundo caso las diferencias no fueron tan acusadas. Xiqui fue quien más acicaló a otros individuos, tanto a adultos (38,7% de los casos totales a adultos) como a crías (33,1% de los casos totales a crías). Mascle también destacó por la alta frecuencia de acicalamiento a otros adultos (28,5%), pero fue quien menos acicaló a las crías (14,3% de los casos). Rossa y Calva mostraron un comportamiento de acicalar a adultos y a crías muy similar. Difirió de manera significativa la frecuencia con que recibieron sesiones de acicalamiento entre ellos ($\chi^2_3=14,796$, $p < 0,002$), pero no por parte de las crías ($\chi^2_3=1$, $p < 0,801$), aunque en este segundo caso el número de ocurrencias fue muy

bajo (n=24). El adulto que recibió menos acicalamientos de los propios adultos fue Calva (16,41%) y Mascle el que más (31%). De las interacciones entre adultos, la más relevante es la elevada frecuencia con que Xiqui acicaló a Mascle (casi el 19% de los acicalamientos observados entre adultos), seguida de los acicalamientos que Mascle dedicó a Xiqui (cerca del 15%).

ACICALAR A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A C T O R E S	Rossa	-	30	16	12	58	35	93
	Mascle	33	-	48	11	92	19	111
	Xiqui	34	61	-	30	125	44	169
	Calva	15	9	24	-	48	35	83
	Tot Ad	82	100	88	53	323	133	456
	Tot Cr	7	4	6	7	24	x	x
	Tot Ad+Cr	89	104	94	60	347	x	x

Tabla 11. Frecuencias totales de “acicalar a”, de cada individuo.

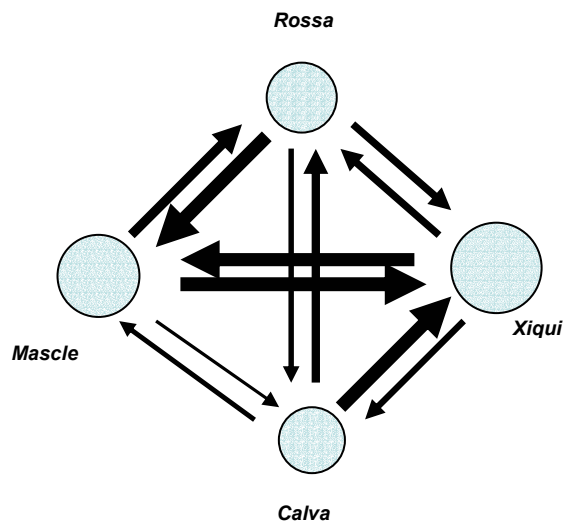


Figura 11. Diagrama de flujo de “acicalar a”.

Se dieron diferencias significativas en las frecuencias totales de acicalamiento de los adultos entre estaciones ($\chi^2_3=18,139$, $p<0,001$): fue en verano cuando en más ocasiones se observó este comportamiento, con una frecuencia semejante a la observada en primavera. La menor frecuencia de ocurrencias se dio en invierno. Los individuos acicalan al conjunto de adultos con frecuencias que no muestran diferencias significativas entre estaciones (Friedman’s ANOVA $\chi^2_{4,4}=4,5$, $p<0,21$), pero éstos sí

son acicalados de modo significativamente diferente entre estaciones (Friedman's ANOVA $\chi_r^2_{4,4}=8,7, p<0,03$).

No se dio correlación significativa entre las frecuencias con que un individuo acicalaba y las frecuencias con que éste era acicalado ($r_s=0,8, p=0,2, n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	15	13	19	28	7	21	17	20	58	82
Mascle	14	19	15	24	39	32	24	25	92	100
Xiqui	22	21	39	23	45	32	19	12	125	88
Calva	6	4	20	18	14	20	8	11	48	53
TOTAL	57	57	93	93	105	105	68	68	323	323

Tabla 12. Frecuencias de “acicalar a” totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

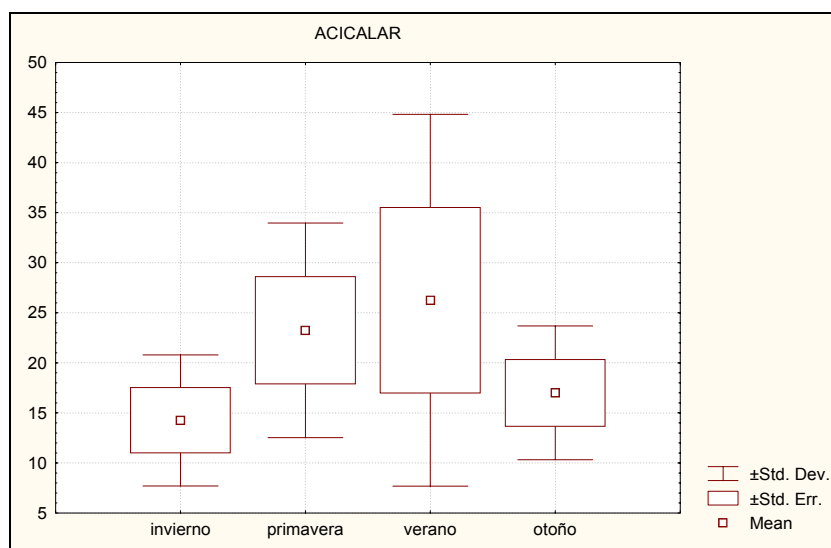


Figura 12. Frecuencias estacionales de “acicalar a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

En el verano de 1999 hubo gran cantidad de pulgas en la tejonera, circunstancia que aprovechamos para comparar las tasas de acicalamiento (tanto propio como a otros individuos) en tales condiciones de elevada presencia de pulgas y en condiciones normales, es decir, con muy baja presencia de pulgas. El período comparado fue un mes y medio antes y después de la aplicación de un tratamiento antipulgas. Se obtuvo una tasa de auto- y aloacicalamiento por sesión de observación mediante el cociente entre el número de barridos en que se observó auto- y aloacicalamiento (respectivamente) y el

total de barridos realizados en cada sesión. Se dieron diferencias significativas tanto al comparar las tasas de autoacicalamiento (Kruskall-Wallis test: $H(1, n=30)=8,27$, $p=0,004$) como las de aloacicalamiento (Kruskall-Wallis test: $H(1, n=30)=15,60$, $p \ll 0,001$) con y sin pulgas, siendo en ambos casos antes del tratamiento antipulgas cuando se dieron las tasas más elevadas.

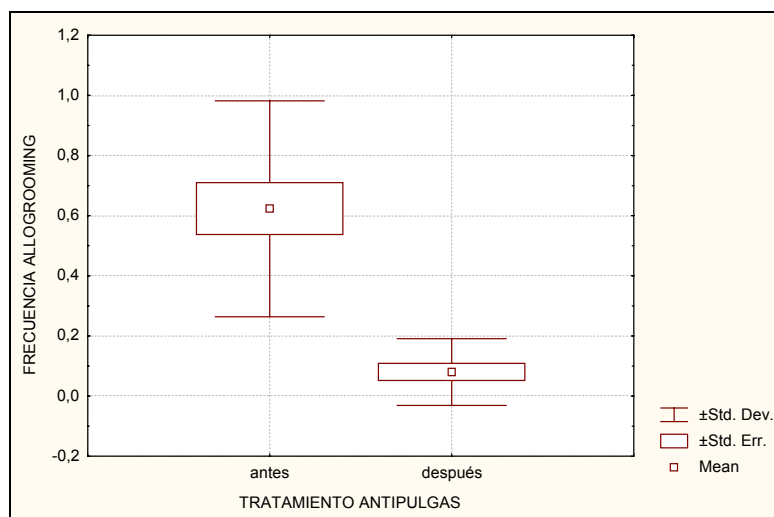


Figura 13. Frecuencias de aloacicalamiento antes y después de eliminar las pulgas (verano 1999).

En reiteradas ocasiones se observaron situaciones de acicalamiento mutuo entre dos adultos, justo después de que ambos se hubiesen estado atacando o gruñendo. Este peculiar modo de “hacer las paces” se detectó sobretodo hacia la madrugada, cuando los animales, tras la actividad nocturna en el patio, se encontraban de nuevo en el interior de los túneles, preparándose para dormir.

Algunos ejemplos de la observación de este comportamiento son los siguientes:

05/05/98: “Durante la madrugada se observan continuas agresiones entre Rossa y Mascle. A 6:28h se oye agresión dentro del túnel; Rossa sale al patio. A 6:33h entra de nuevo, gruñe al macho, que está sentado en el primer tramo del túnel. Ahora Rossa se le acerca con la cabeza bajada y le empieza a acicalar la nuca. Mascle también acicala a Rossa. Durante 30 segundos se acicalan los dorsos mutuamente, sentados uno frente al otro. Rossa se levanta de repente y camina directa hacia el fondo del túnel, donde las otras dos hembras ya están tumbadas.”

15/06/99: “Rossa entra en el túnel y poco después, Calva. En el límite entre el túnel interior y exterior, Rossa agrade a Calva, pero Calva inmediatamente se para contactando su cuerpo con el de Rossa y empiezan a acicalarse los cuellos mutuamente”.

15/06/99: “Mascle ataca a menudo a Rossa, sin razón aparente. En una ocasión el macho ataca a Rossa con su cría en el túnel, pero al momento se sientan juntos y se acicalan los cuellos. Mascle acicala también a la cría, Rossa sale y al volver a entrar, el macho la gruñe pero de nuevo se vuelven a sentar y acicalar uno al otro.”

Atacar a

Los individuos no atacaron del mismo modo al resto de adultos, se dieron diferencias significativas en las frecuencias de ataque ($\chi^2_3=80,84$, $p<<0,001$). Mascle y Rossa fueron quienes más ataques realizaron y éstos fueron en su mayor parte entre ellos (Mascle a Rossa el 35% y Rossa a Mascle el 26% de los ataques observados entre adultos). De este modo también hubo diferencias significativas en las frecuencias de recibir ataques por los adultos ($\chi^2_3=130,05$, $p<<0,001$). Las crías atacaron y fueron atacadas en muy pocas ocasiones. Destaca el hecho de que Mascle, al que solo se le observó un ataque hacia una cría, recibió la mayoría de los ataques de éstas (el 66,7%). Tanto Xiqui como Calva dirigieron también la mayor parte de sus ataques a adultos hacia Mascle y no a las otras dos hembras: Xiqui le dedicó 32 de los 46 ataques que se le registraron y Calva 19 de los 36.

ATACAR A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A	Rossa	-	85	10	19	114	10	124
C	Mascle	112	-	3	13	128	1	129
T	Xiqui	9	32	-	5	46	7	53
O	Calva	7	19	10	-	36	7	43
R	Tot Ad	128	136	23	37	324	25	349
E	Tot Cr	3	14	1	3	21	x	x
S	Tot Ad+Cr	131	150	24	40	345	x	x

Tabla 13. Frecuencias totales de “atacar a”, de cada individuo.

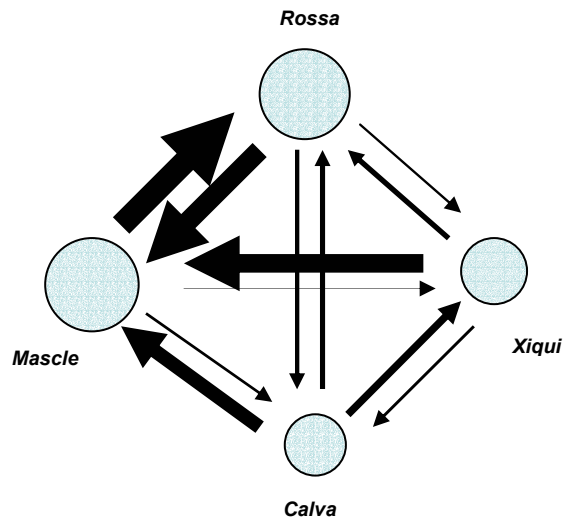


Figura 14. Diagrama de flujo de "atacar a".

Entre estaciones se detectaron diferencias significativas en las frecuencias totales de ataques entre adultos ($\chi^2_3=21,16$, $p<<0,001$). Cuando más ataques sucedieron fue en primavera (34%) e invierno (28%), coincidiendo con la época de partos y el máximo pico estral. El comportamiento de ataque en cada individuo no varió de forma significativa entre estaciones, ni tampoco las frecuencias con que fueron víctimas de ataques en las diferentes estaciones (Friedman's ANOVA $\chi^2_{4,4}=2,7$, $p<0,44$ y $\chi^2_{4,4}=3,9$, $p<0,27$, respectivamente).

No se da correlación significativa entre las frecuencias de atacar y ser atacado por un adulto ($r_s=0,8$, $p=0,2$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	40	12	51	37	17	36	6	43	114	128
Mascle	11	55	38	54	28	15	51	12	128	136
Xiqui	19	10	16	9	6	3	5	1	46	23
Calva	21	14	5	10	8	5	2	8	36	37
TOTAL	91	91	110	110	59	59	64	64	324	324

Tabla 14. Frecuencias de "atacar a" totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

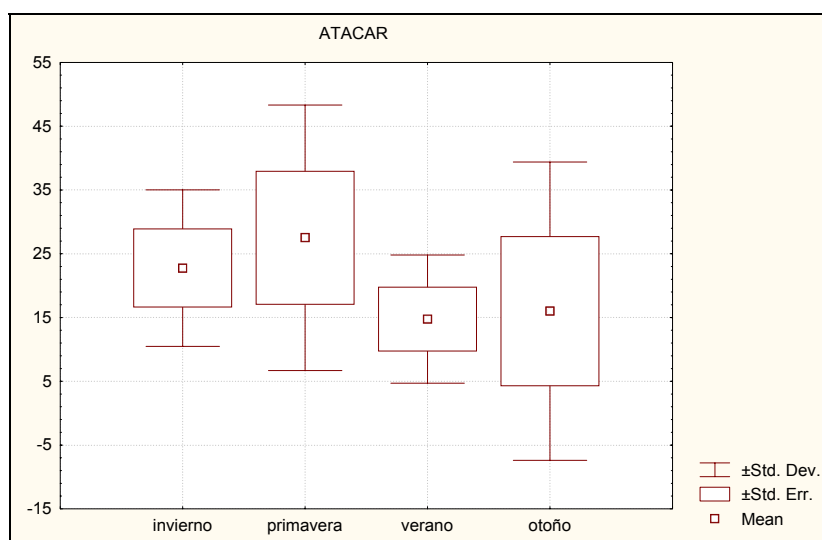


Figura 15. Frecuencias estacionales de “atacar a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Gruñir a

Los adultos gruñeron de forma significativamente diferente al resto de adultos ($\chi^2_3=42,075$, $p < 0,001$), destacando la elevada frecuencia con que Rossa gruñó a Mascle (38,7% de los gruñidos entre adultos) y Mascle también gruñó con bastante frecuencia a Rossa (20% de los casos), mientras el resto de interacciones fueron mucho más eventuales. Así pues, los adultos también recibieron de forma significativamente diferente los gruñidos del resto de adultos ($\chi^2_3=40,264$, $p < 0,001$). Fue Mascle, como se deduce de los valores antes mencionados, quien recibió más gruñidos de los adultos (50%), y la mayoría de ellos por parte de Rossa (77,3%). Las crías a penas gruñeron a, ni recibieron gruñidos de los adultos.

GRUÑIR A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A	Rossa	-	41	2	9	52	0	52
C	Mascle	21	-	5	2	28	0	28
T	Xiqui	0	4	-	2	6	1	7
O	Calva	6	8	6	-	20	1	21
R	Tot Ad	27	53	13	13	106	2	108
E	Tot Cr	0	1	0	0	1	x	x
S	Tot Ad+Cr	27	54	13	13	107	x	x

Tabla 15. Frecuencias totales de “gruñir a”, de cada individuo.

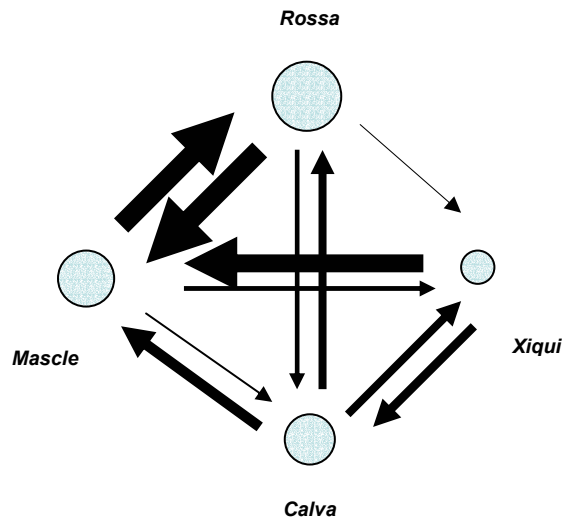


Figura 16. Diagrama de flujo de "gruñir a".

Las diferencias entre estaciones de las frecuencias totales de gruñidos de los adultos fueron altamente significativas ($\chi^2_3=81,094$, $p<<0,001$). En invierno fue cuando más se gruñeron (59,4% de los casos), contrastando con el bajísimo número de ocurrencias en verano y otoño. También hubo diferencias significativas entre estaciones en las frecuencias con que cada adulto gruñó a los otros (Friedman's ANOVA $\chi^2_{r\ 4,4}=9,343$, $p<0,025$) y también en las frecuencias de recibir gruñidos (Friedman's ANOVA $\chi^2_{r\ 4,4}=8,132$, $p<0,043$).

No se correlacionaron significativamente las frecuencias de gruñir y ser gruñido ($r_s=0,74$, $p=0,26$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	26	13	24	5	0	8	2	1	52	27
Mascle	12	27	5	24	8	0	3	2	28	53
Xiqui	5	12	1	1	0	0	0	0	6	13
Calva	20	11	0	0	0	0	0	2	20	13
TOTAL	63	63	30	30	8	8	5	5	106	106

Tabla 16. Frecuencias de "gruñir a" totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

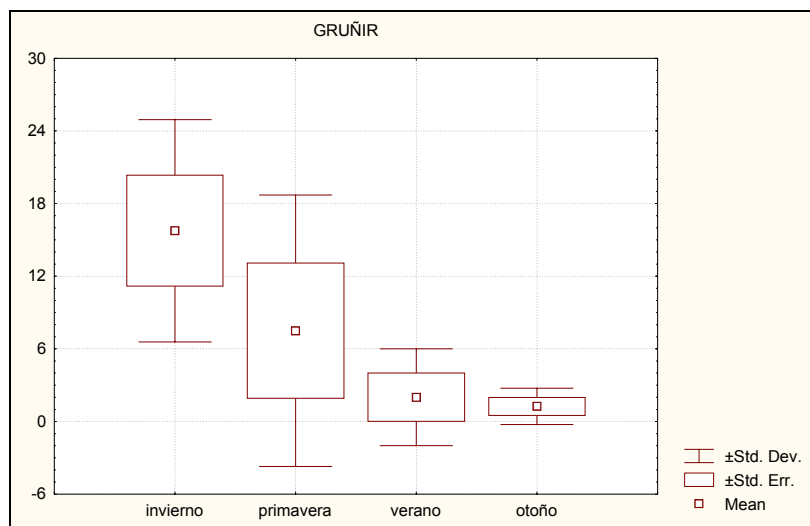


Figura 17. Frecuencias estacionales de “gruñir a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Morder a

No se dieron diferencias significativas entre las frecuencias totales de morder a otros adultos ($\chi^2_3=4,55$, $p<0,21$), pero sí en las frecuencias de ser mordidos ($\chi^2_3=32,127$, $p<<0,001$), debido a que casi todas las ocurrencias entre adultos fueron dirigidas hacia Mascle (41,5%) y Rossa (37,2%), siendo básicamente interacciones entre ambos: los mordiscos que Mascle dirige a Rossa representan el 83% del total que ésta recibe. Hacia las crías se observaron muy pocos mordiscos ($n=9$), y de ellas hacia los adultos tan solo en dos ocasiones.

MORDER A		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A	Rossa	-	17	4	1	22	2	24
C	Mascle	29	-	0	3	32	0	32
T	Xiqui	4	11	-	3	18	6	24
O	Calva	2	11	9	-	22	1	23
R	Tot Ad	35	39	13	7	94	9	103
E	Tot Cr	0	1	0	1	2	x	x
S	Tot Ad+Cr	35	40	13	8	96	x	x

Tabla 17. Frecuencias totales de “morder a”, de cada individuo.

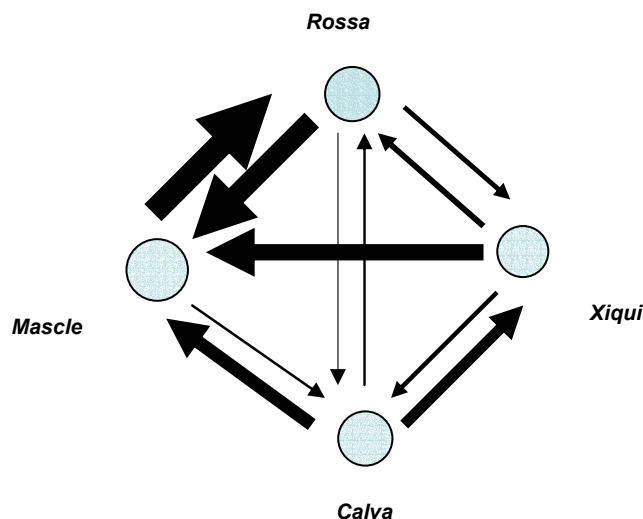


Figura 18. Diagrama de flujo de "morder a".

Entre estaciones, las diferencias que mostraron las frecuencias totales de morder a otros adultos fueron significativas ($\chi^2_3=51,276$, $p<<0,001$). Sin embargo, las frecuencias de morder de cada adulto (Friedman's ANOVA $\chi^2_{4,4}=7,364$, $p<0,061$), así como las frecuencias con que cada adulto fue mordido (Friedman's ANOVA $\chi^2_{4,4}=7,184$, $p<0,066$) no presentaron diferencias significativas entre estaciones. La estación del año en que más se observó el comportamiento de morderse los adultos fue invierno, donde se dieron más de la mitad de las ocurrencias observadas (53,2%). En segundo lugar en otoño (30%), a cierta distancia de primavera y verano, con muy pocas ocurrencias observadas.

No se observó una correlación significativa entre las frecuencias con que los adultos mordían a y eran mordidos por otros adultos ($r_s=0,63$, $p=0,37$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	11	10	2	2	2	7	7	16	22	35
Mascle	6	25	2	4	6	1	18	9	32	39
Xiqui	11	12	3	0	1	1	3	0	18	13
Calva	22	3	0	1	0	0	0	3	22	7
TOTAL	50	50	7	7	9	9	28	28	94	94

Tabla 18. Frecuencias de "morder a" totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

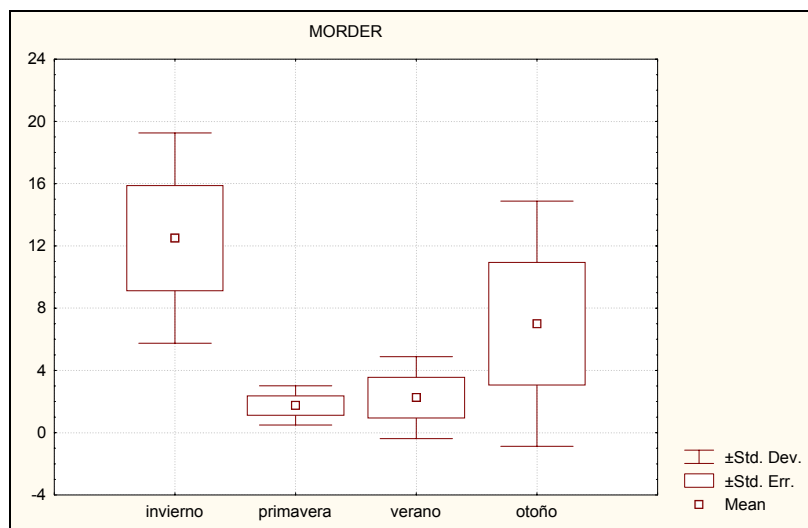


Figura 19. Frecuencias estacionales de “morder a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Huir de/evitar a

Este comportamiento se dio en muy contadas ocasiones (tan sólo se observó 36 veces) y siempre entre los adultos. Los datos no mostraron diferencias significativas entre individuos en las frecuencias con que huyeron o evitaron a otro adulto ($\chi^2_3=7,333$, $p<0,062$), pero sí en las frecuencias con que fueron la causa de la huida o fueron evitados ($\chi^2_3=16,667$, $p<<0,001$). Rossa y Mascle son quienes en más ocasiones han huido o evitado a otro individuo, y mayormente sus interacciones han sido mutuas: Rossa ha evitado o huido de Mascle en 13 ocasiones (36,1% de los casos) y Mascle de Rossa en 10 (27,8%).

HUIR/EVITAR		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A C T O R E S	Rossa	-	13	0	1	14	0	14
	Mascle	10	-	2	0	12	0	12
	Xiqui	0	1	-	4	5	0	5
	Calva	1	4	0	-	5	0	5
	Tot Ad	11	18	2	5	36	0	36
S	Tot Cr	0	0	0	0	0	x	x
	Tot Ad+Cr	11	18	2	5	36	x	x

Tabla 19. Frecuencias totales de “huir de/evitar a”, de cada individuo.

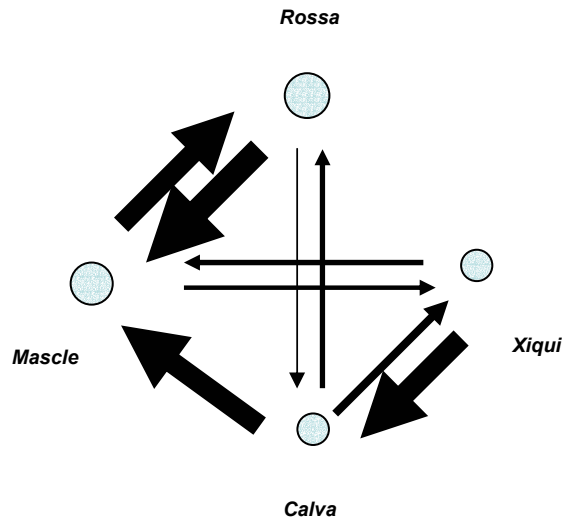


Figura 20. Diagrama de flujo de “huir de/evitar a”.

El análisis estadístico detectó diferencias, aunque no significativas, en las frecuencias totales de huir/evitar entre estaciones ($\chi^2_3=7,78$, $p<0,051$): obsérvese la bajísima frecuencia registrada en verano ($n=2$) respecto al resto de estaciones, en que las frecuencias de ocurrencia han sido muy similares, oscilando entre 10 y 13.

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	4	4	2	5	1	1	7	1	14	11
Mascle	6	5	5	3	1	1	0	9	12	18
Xiqui	1	2	4	0	0	0	0	0	5	2
Calva	0	0	2	5	0	0	3	0	5	5
TOTAL	11	11	13	13	2	2	10	10	36	36

Tabla 20. Frecuencias de “huir de/evitar a” totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

No se ha dado correlación significativa entre las frecuencias de huir/evitar y las de ser evitado ($r_s=0,74$, $p=0,26$, $n=4$).

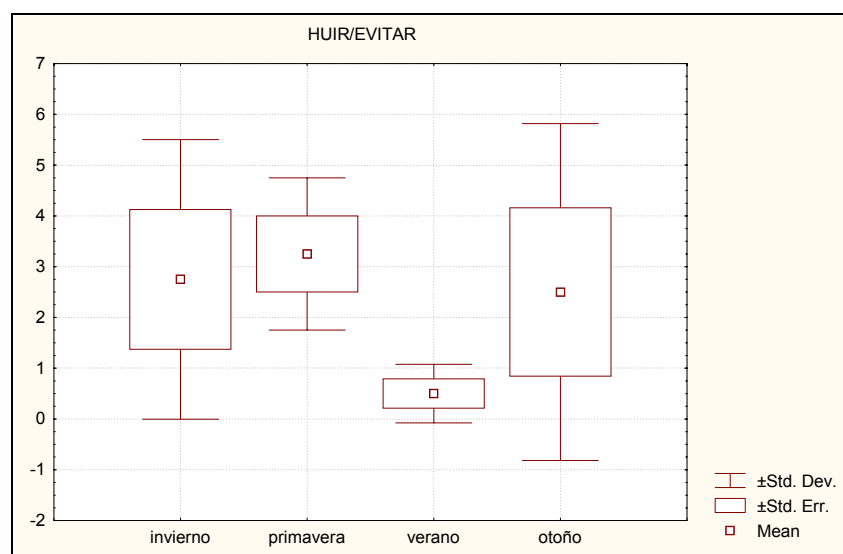


Figura 21. Frecuencias estacionales de “huir de/atacar a”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Robar comida

Los adultos practicaron el robo de comida con frecuencias significativamente diferentes ($\chi^2_3=15,872$, $p<0,0012$). Mascle fue quien más lo realizó y Calva quien menos (en 19 y 2 ocasiones, respectivamente) entre los mismos adultos. Únicamente en 7 ocasiones se observaron robos de comida a las crías por parte de los adultos, 4 de ellos efectuados por Mascle. No hubo diferencias significativas entre las frecuencias con que los adultos fueron víctimas del robo de su comida por parte de otros adultos ($\chi^2_3=2,949$, $p<0,4$). En referencia a las crías, cuatro veces éstas robaron la comida a un adulto, y en las 4 ocasiones fue a Xiqui.

ROBAR COMIDA		RECEPTORES						
		Rossa	Mascle	Xiqui	Calva	Tot Ad	Tot Cr	Tot Ad+Cr
A	Rossa	-	4	5	2	11	1	12
C	Mascle	6	-	9	4	19	4	23
T	Xiqui	2	4	-	1	7	1	8
O	Calva	0	2	0	-	2	1	3
R	Tot Ad	8	10	14	7	39	7	46
E	Tot Cr	0	0	4	0	4	x	x
S	Tot Ad+Cr	8	10	18	7	43	x	x

Tabla 21. Frecuencias totales de “robar comida”, de cada individuo.

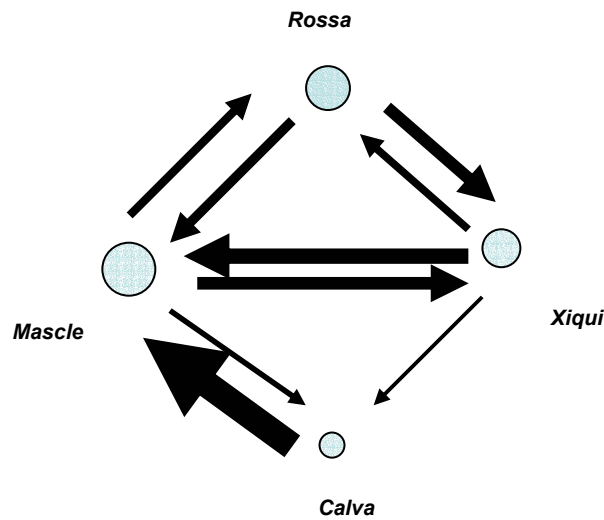


Figura 22. Diagrama de flujo de "robar comida".

Entre estaciones las frecuencias totales de robarse comida los adultos fueron significativamente diferentes ($\chi^2_3=51,974$, $p \ll 0,001$): en otoño fue cuando se observaron la mayoría de los casos (29 de los 39) y en verano cuando menos, con tan sólo una observación.

No se dio una correlación significativa entre las frecuencias de robar comida y ser robado, en los adultos ($r_s=0,4$, $p=0,6$, $n=4$).

	IA	IR	PA	PR	VA	VR	OA	OR	Tot A	Tot R
Rossa	0	1	1	1	0	0	10	6	11	8
Mascle	2	0	5	0	1	0	11	10	19	10
Xiqui	1	2	0	4	0	1	6	7	7	14
Calva	0	0	0	1	0	0	2	6	2	7
TOTAL	3	3	6	6	1	1	29	29	39	39

Tabla 22. Frecuencias de "robar comida" totales y estacionales (Invierno, I; Primavera, P; Verano, V; Otoño, O), tanto realizados (Actor, A) como recibidos (Receptor, R).

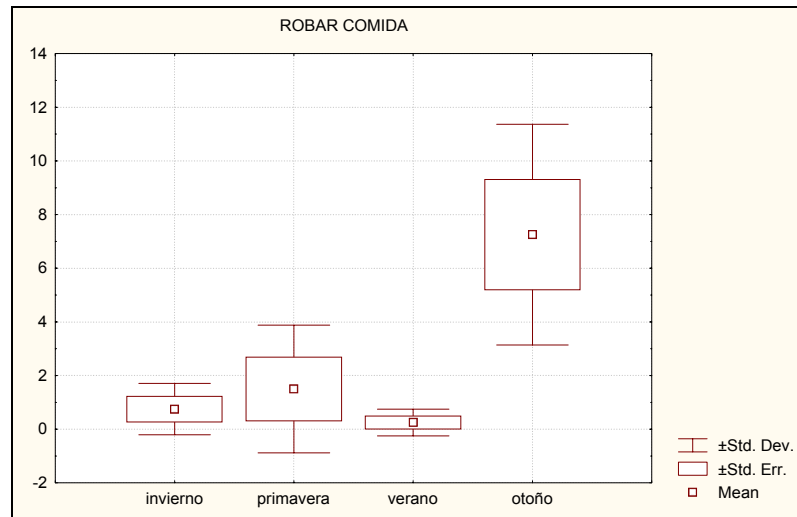


Figura 23. Frecuencias estacionales de “robar comida”: promedio para los cuatro individuos ($\pm EE$ y $\pm DE$).

Los robos de comida se dieron muy de vez en cuando, pero aun en presencia de alimento de sobras, tal y como se describe en el siguiente episodio observado:

15/06/96: “Xiqui come carcasa en el patio. Mascle se le acerca para quitársela pero ella hace gesto de atacarle. Seguidamente Xiqui le acicala el cuello y Mascle aprovecha para cogerle la carcasa y la entra al túnel. Lo más sorprendente es que a medio metro tienen otra carcasa. Además, 5 minutos más tarde el macho le vuelve a quitar otra carcasa a Xiqui que acababa de coger.”

Distancias de dormida

Las distancias de dormida entre las diferentes díadas de adultos del grupo se clasificaron en cuatro categorías:

- 1: entre 0 y 1 m, duermen “juntos”;
- 2: entre 1 y 3 m, duermen “próximos”;
- 3: entre 3 y 6 m, duermen “separados”;
- 4: más de 6 m, duermen “aislados” (normalmente en túneles separados).

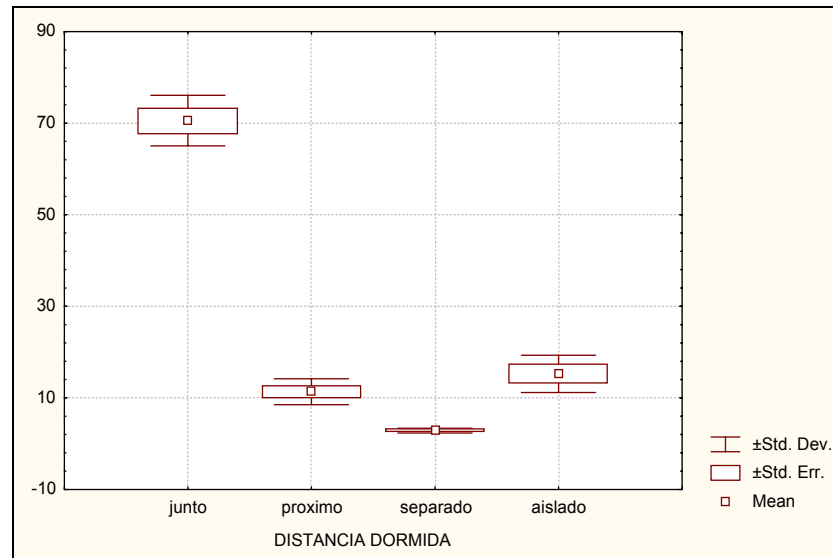


Figura 24. Promedio ($\pm EE$ y $\pm DE$) de las frecuencias con que han dormido los adultos del grupo entre ellos, en cada categoría de distancia: junto, próximo, separado y aislado.

Se dieron diferencias significativas entre las frecuencias de dormida en cada categoría de distancia (Kruskall-Wallis test: $H(3, n=16)=13,257, p=0,0041$). Como se aprecia en la figura 24, los pares de individuos durmieron preferentemente juntos (en promedio, en el 70,5% de las ocasiones observadas): la única que estuvo por debajo de la media fue Rossa (62,3%). La segunda categoría más frecuente (aunque muy por debajo de la primera), fue precisamente el aislamiento, con un promedio del 15,3%, pero oscilando entre el máximo valor 20,7%, de Rossa, y el mínimo, 11,8%, de Masclé. Las distancias intermedias fueron las menos seleccionadas para dormir: 11,4% en promedio de ocasiones de dormir próximos (entre 1 y 3 m) y sólo en el 2,8% separados (entre 3 y 6 m).

Xiqui fue el adulto que durmió en más ocasiones (44,8%) contactando con otro individuo y Rossa quien menos (35,2%). El valor promedio de contactos fue del 41,5% de las observaciones de días durmiendo ($n=1387$). Hubo diferencias significativas entre estaciones ($\chi^2_3=27,86, p<<0,001$): en otoño durmieron tocándose en un 70% de los casos observados en esa estación, mientras que en el resto de estaciones lo hacían tan sólo en el 30% aproximadamente. Analizando las frecuencias entre las días en cada estación se observaron únicamente diferencias significativas en invierno ($\chi^2_5=27,96, p<<0,001$), ya que las días integradas por Rossa (más otro individuo) presentaban frecuencias muy inferiores al resto, por al aislamiento de esta hembra durante las primeras semanas tras parir. Así que si eliminamos del análisis las distancias

con respecto a Rossa, vemos que el resto del grupo en invierno se acercó más que en primavera y verano, ya que ahora la proporción de contactos es del 47,1% (frente al 33,7% al considerar a Rossa). En primavera también se daban ciertas diferencias ($\chi^2_5=9,29$, $p<0,098$), aunque no significativas.

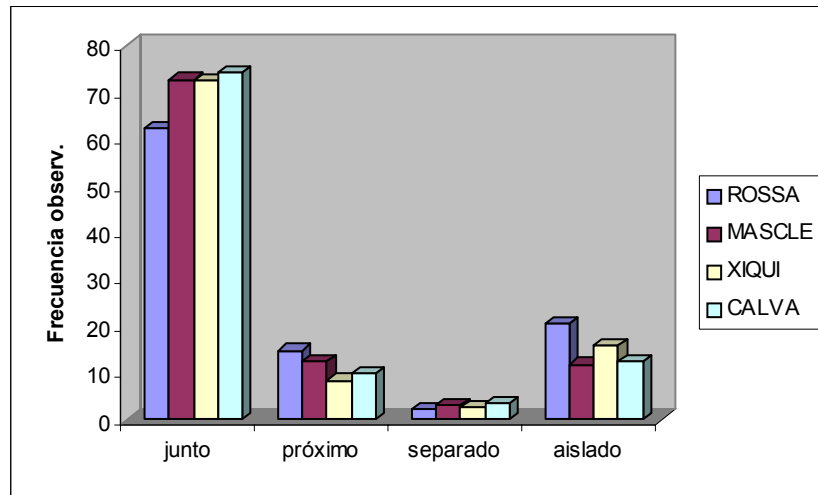


Figura 25. Porcentajes de observación de cada categoría de distancia de dormida entre los adultos del grupo, para cada individuo.

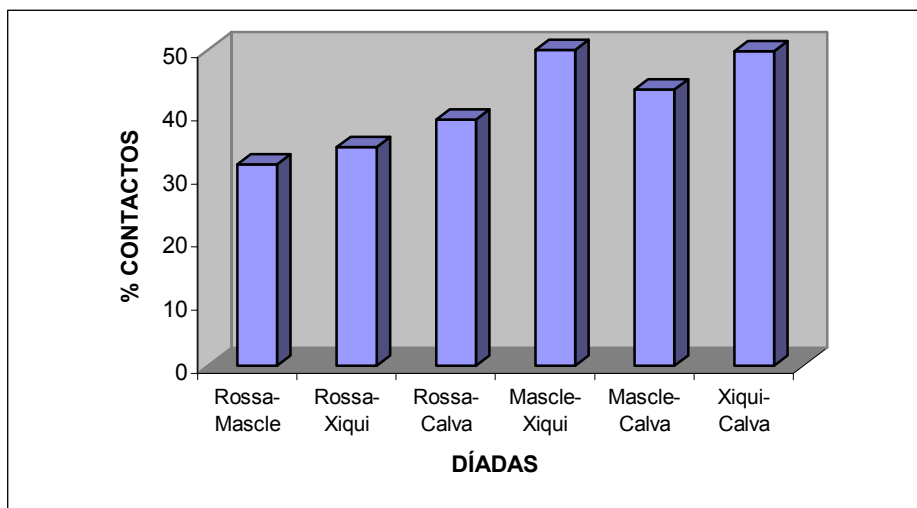


Figura 26. Porcentaje con que cada díada ha dormido contactando el cuerpo, respecto al total observaciones.

DISCUSIÓN

Olfatear

El olfato está en los tejones muy bien desarrollado y es el sentido más importante que poseen (Neal & Cheeseman, 1996). Además de ser imprescindible en la búsqueda de alimento, el reconocimiento del terreno o la detección de peligro, el sentido del olfato tiene un imprescindible papel en las interacciones con otros tejones, ya que le permite el reconocimiento de los individuos, determinar su estatus sexual y jerárquico e incluso su condición corporal, información que se desprende de la composición química de la secreción de la glándula subcaudal (Gorman *et al.*, 1984; Buesching *et al.*, 2003).

En el seno de un grupo social, el hecho de olfatearse parece tener más la función de actualizar la información sobre las condiciones en que se encuentra el animal olfateado, aunque posiblemente también necesiten olerse para identificarse entre ellos, ya que su sentido de la vista no está demasiado desarrollado. El hecho de oler a otro individuo denota cierto interés por obtener información sobre éste. De la misma manera, no olerlo parece significar ausencia de interés por tal individuo. En este sentido interpretamos el comportamiento de Mascle hacia las crías, a las que apenas olfateó. Mascle casi no interactuó con las crías en casi ninguno de los comportamientos de interacción social, a diferencia de las hembras. En el sentido contrario se mostraron las crías con Rossa, a quien olfatearon en casi la mitad de los casos que realizaron, lo cual no sorprende si tenemos en cuenta que esta hembra fue la madre de 6 de las 10 que sobrevivieron (ver Capítulo 4).

Aunque las diferencias no fueron significativas, de entre los mismos adultos las dos hembras de mayor rango social fueron las más olfateadas. De hecho, el macho olfateó a las hembras en función de su rango jerárquico: a mayor rango, más olfateos les dedicó. Este hecho parece responder a un interés por conocer el estado sexual de las hembras a lo largo del año, ya que pueden tener diversos estros anuales, hasta con una periodicidad aproximadamente mensual (Service, 1998). Por otro lado cabe resaltar que las dos hembras con mayor competencia reproductora (las de rango más elevado), se dedicaron mutuamente casi el 50% de olfateos que respectivamente realizaron, lo cual de nuevo

nos puede sugerir el interés de estas hembras por conocer el estado de su principal competidora en el acceso a la reproducción.

Marcar a

Los objetivos del marcaje social en los tejones parecen ser diversos:

- Creación y distribución de un olor común entre los miembros del grupo para ser identificados como pertenecientes al mismo (Gorman *et al.*, 1984; Buesching *et al.*, 2003);
- En un nivel de comunicación individual, el marcaje transmite información específica del individuo, ya que la secreción subcaudal contiene información sobre el sexo, la edad, la condición corporal y el estatus jerárquico y reproductor (Gorman *et al.*, 1984; Buesching *et al.*, 2002a, b, 2003);
- El marcaje también se ha descrito como un mecanismo de obtener recompensas comportamentales como por ejemplo el apaciguamiento de agresiones, observado entre las hembras tras ser marcadas por el macho dominante en época de celo (Kruuk, 1989).

Que las señales olfativas informan sobre el estatus de dominancia, la receptividad sexual, así como de otros parámetros relativos a la condición del animal, ya se conocía para muchas otras especies de mamíferos (ver revisión en Brown & Macdonald, 1985). En el caso del tejón se han descrito dos tipos de marcajes a otros individuos mediante la glándula subcaudal (Kruuk *et al.*, 1984): a) el marcaje mutuo, en que dos individuos contactan simultáneamente sus glándulas para homogenizar el olor grupal (aparentemente por el intercambio bacteriano) y b) el marcaje secuencial, donde un individuo marca a otro, cuya función sería la de aportar información individual. Este último tipo de marcaje se da mucho más frecuentemente que el primero (Buesching *et al.*, 2003). De hecho en nuestro estudio sólo analizaremos el marcaje secuencial por ser el marcaje mutuo observado tan sólo anecdóticamente.

Diversos autores coinciden en afirmar que, a pesar de que intervienen todos los tejones del grupo en el marcaje, es el macho dominante quien más frecuentemente lo realiza, y lo dirige hacia las hembras y especialmente en la época de celo (Kruuk, 1989; Neal & Cheeseman, 1996). Según Kruuk, las madres también marcan frecuentemente a sus crías, mientras que las hembras sin crías son quienes menos marcan. Por su parte, Buesching *et al.* (2003) observaron que los machos marcaban más que las hembras, que los jóvenes y subadultos marcaban más frecuentemente (y lo hacían a los adultos de su mismo sexo), y que las hembras no reproductoras marcaban más a las reproductoras que viceversa. En nuestro grupo no fueron los individuos dominantes quienes más marcajes a otros individuos realizaron sino que fue, y con diferencia, la hembra de rango jerárquico intermedio, Xiqui (la cual realizó casi la mitad de los registros entre adultos). La hembra dominante fue, sin embargo, quien menos marcó. Las causas que motivaron el marcaje parecieron variar entre individuos: en nuestro grupo la hembra de más bajo estatus marcó preferentemente al macho; el macho a la hembra dominante; la hembra dominante a la segunda hembra en rango; y ésta al macho y a la hembra dominante. Podríamos interpretar que el marcaje actúa a modo de “tarjeta de visita”, ya que quien marca muestra cierto interés por que el receptor reciba determinada información, contenida en su propia secreción. La información es, entre otras, como ya se ha dicho anteriormente, sobre el estado sexual del individuo, lo cual explicaría que el 60% de los marcajes se efectuaran en invierno (época en que se da el estro principal, post-parto). También Buesching *et al.* (2003) vieron que se marcaron mucho más frecuentemente en invierno, en la principal época de celo. La información contenida en la secreción subcaudal de una hembra podría, por lo tanto, estar anunciando la receptividad sexual y a su vez dejando constancia del estatus jerárquico con el fin de atraer por un lado al macho y disuadir a otras hembras en sus intentos de acoplarse.

En referencia al marcaje de las crías destaca el hecho de que sea Calva quien más marcajes les dedicó (a pesar de sólo haber criado dos crías adoptadas), seguida de Rossa. Pero fue precisamente Rossa quien recibió la mayor proporción de marcajes de las crías, y Calva (junto con Mascle), la que menos. Se demuestra así la gran asimetría entre marcar y ser marcado, lo cual reafirma la idea anterior de que cada individuo realiza el marcaje con una direccionalidad e intencionalidad concretas (aunque a veces de difícil interpretación), y no creemos que sea, por tanto, una deposición de secreciones al azar.

Acercarse a

Aunque en ocasiones cuesta entender por qué se acerca un individuo a otro, especialmente si a continuación no muestra ningún otro comportamiento de interacción con él, después de realizar nuestras observaciones consideramos que, en general, puede interpretarse como un modo de control sobre el otro individuo:

- cuando es un adulto quien se acerca a la cría este control toma un sentido proteccionista;
- cuando es la cría quien se acerca al adulto pretende controlar la ubicación de quien le protege y mantenerse cerca;
- cuando un adulto se acerca a otro lo hace con la intención de interactuar con él (marcarlo, olerlo, acicalarlo, etc), o simplemente mantenerse cerca controlando las acciones del mismo.

En nuestro grupo de adultos se observó que la hembra dominante, Rossa, fue quien más acercamientos realizó (más del doble que cualquier otro adulto) y lo hizo casi siempre hacia Xiqui, la segunda en rango. Fue en invierno (seguido de otoño) cuando Rossa más se acercó a Xiqui. Por la elevada frecuencia observada en invierno se podía interpretar como un mecanismo de competencia “sutil” entre hembras, quizás para, indirectamente, impedir o dificultar a Mascle el acceso a Xiqui, ya que es en esa época cuando se da el principal estro. Otro tipo de competencia entre hembras que podría pretender este comportamiento sería generar estrés en la hembra por la presencia frecuente de la dominante junto a ella, lo cual justificaría los numerosos acercamientos durante el otoño, pues es la época decisiva para obtener una buena condición física previa a la implantación de los blastocitos y posterior gestación, condición física que puede verse afectada negativamente a causa del estrés. Según Neal (1977), el estrés en las hembras inducido por el contacto frecuente en poblaciones de alta densidad influyen en el éxito reproductor (bien en la fecundidad, bien en la mortalidad de los neonatos) de las mismas.

En referencia a las crías, Rossa fue también quien, con notable diferencia, se acercó más a ellas y, del mismo modo, las crías se le acercaron también mucho más que al resto; esta reciprocidad demuestra el vínculo entre las crías y la hembra que las tiene al cargo.

Contactar cuerpos

“Contactar cuerpos” viene a ser un comportamiento similar al anterior en cuanto al significado, pero más exagerado, con mayor intensidad que únicamente acercarse a otro individuo. En este caso el individuo contacta su cuerpo con el del otro, a veces incluso refregándose contra él. Es posible que con esta fricción el animal esté aplicando secreciones de glándulas de la piel sobre el cuerpo del otro, como ocurre a menudo entre los miembros de un mismo grupo entre los carnívoros sociales (Gorman & Trowbridge, 1996), lo cual incrementaría el nivel de información transmitida mediante este comportamiento.

La intención del contacto corporal parece ser la de establecer cierto control sobre el individuo “contactado” y hacer patente su presencia cercana. Las connotaciones concretas en cada caso parecen variar dentro de un amplio espectro, en función de los individuos implicados y su relación, como ya ocurría con los “acercamientos”.

Teniendo en cuenta esta interpretación, no será extraño comprobar que de nuevo es Rossa quien más contactó y casi siempre con Xiqui. En invierno y otoño es cuando hubo más contactos, tal y como ya ocurrió con el comportamiento de acercamiento. Por estas razones volvemos a considerar este caso concreto como un mecanismo de “vigilancia” y posible factor estresante de la hembra dominante hacia su máxima competidora en la reproducción.

También con las crías vuelve a ser Rossa quien más intervino, y del mismo modo ellas contactaron su cuerpo con Rossa con mayor frecuencia que con el resto de adultos. De nuevo con este comportamiento se sigue reafirmando el rol que desempeña la hembra hacia sus crías, aun en la fase post-lactancia.

Perseguir a

Éste no fue un comportamiento muy generalizado y, al igual que sucede en otros comportamientos, presenta connotaciones distintas cuando lo efectúan los adultos entre ellos que cuando son las crías quienes persiguen a los adultos. En el segundo caso el

hecho de seguir una cría a un adulto denota la búsqueda de seguridad y protección en las primeras semanas de actividad en el exterior, que poco a poco se va transformando en unos desplazamientos más seguros e independientes por parte de las crías, pero que a su vez constantemente buscan, mediante el juego, la proximidad de los adultos. En la mayoría de los casos ha sido a Rossa a quien más han seguido las crías y, en segundo lugar (aunque con gran diferencia), a Xiqui.

Cuando se han perseguido los adultos, el objetivo parece haber divergido entre individuos. Las máximas frecuencias las han tenido Calva persiguiendo a Mascle y Rossa persiguiendo a Xiqui. El caso de Rossa persiguiendo a Xiqui se encuadra en la serie de comportamientos que venimos analizando que le dirige especialmente en invierno (en esta ocasión apenas lo realizó en otoño), coincidiendo con la época de partos y el celo más importante del año. Esta presencia tan cercana y constante de la hembra dominante puede querer dificultar el acoplamiento de Xiqui con el macho y a su vez provocar estrés en la hembra que influya negativamente en su implantación de blastocitos y gestación y, en último término, en su éxito reproductor.

Pero las persecuciones de Calva hacia Mascle, sobretodo realizadas en verano, podrían interpretarse de otro modo: quizás esta hembra buscaba el acoplamiento con el macho durante los estros secundarios que se suceden a lo largo del año (destacando el de verano) y que protagonizan sobretodo las hembras subordinadas (Ahnlund, 1980). Sin embargo, por falta de otros indicios que reafirmen esta idea, no podemos ir más allá de la mera especulación.

Acicalar a

El comportamiento de aloacicalamiento (o acicalamiento a otros individuos) parece tener diversas funciones (Neal & Cheeseman, 1996): a) la más obvia sería la de ayudar a desparasitar y mantener el pelaje del animal limpio, idea que se reafirma al observar que las zonas preferentemente acicaladas por otros individuos son las más inaccesibles para acicalarse uno mismo, como la nuca y la parte alta del dorso; b) la otra función tendría un carácter más social, de reforzar los vínculos intragrupal entre los diferentes miembros, así como apaciguar tensiones que se den en el seno del grupo, es decir actuar

a modo de mecanismo conciliador (Wilson 1975; Hall 1983; Neal & Cheeseman, 1996). Nuestros resultados confirman esta doble funcionalidad del aloacicalamiento en tejones.

Las especies huésped de ectoparásitos como las pulgas, reducen su carga parasitaria mediante dos vías (Johnson *et al.*, 2003): el autoacicalamiento (con efecto de predación directa sobre las pulgas mediante el acicalamiento a uno mismo) (Mooring & Samuel, 1998) y el aloacicalamiento (con efecto de predación indirecta sobre las pulgas mediante la cooperación, al acicalarse los individuos entre sí). Este segundo mecanismo, el aloacicalamiento, mejora la eliminación de ectoparásitos pues permite la limpieza de zonas que para el mismo animal serían inaccesibles por autoacicalamiento (O'Brien, 1993). El aloacicalamiento observado entre tejones también se cree que sirve para eliminar las pulgas del pelaje (Johnson *et al.*, 2003). Que los tejones observados se acicalaran con mayor frecuencia en el período de primavera y verano (época con mayor probabilidad de presencia de pulgas), junto al hecho de que se auto- y aloacicalaran mucho más cuando hubo gran cantidad de pulgas que cuando no las hubo (tras su eliminación), corrobora precisamente esta función más obvia e inmediata de tal comportamiento, que es el control de parásitos externos y limpieza del pelaje.

En nuestro grupo observamos en diversas ocasiones cómo dos individuos que se habían estado atacando y gruñendo, inmediatamente después o bien al poco rato se encontraban en el interior de la tejonera e iniciaban una sesión de acicalamiento mutuo, antes de tumbarse juntos a dormir. Parece esto indicar que en estos casos la finalidad del comportamiento era apaciguar el conflicto reciente, a modo de reconciliación, para iniciar la fase de descanso habiendo “resuelto” todas las tensiones surgidas durante el período de actividad.

Aunque todos los adultos se acicalaron entre sí, hubo claras diferencias individuales, tanto en las frecuencias de ocurrencia como en las preferencias de destinatario: las dos hembras de mayor rango acicalaron mucho más al macho que a las otras hembras, mientras que la de rango más bajo lo hizo al contrario, es decir, que dedicó más acicalamientos a las otras hembras que al macho (aunque fue quien menos acicaló en general). El macho acicaló, con mayor a menor frecuencia, a Xiqui, Rossa y Calva. De nuevo parece que la estrategia sea interactuar (en este caso mediante el acicalamiento)

con quien más le interese a cada uno, en función de lo que pueda obtener a cambio (apaciguar tensiones, ganarse el favor de las hembras de mayor rango, etc.)

Es destacable el hecho de que todos los adultos participaron en el acicalamiento de las crías (aunque Mascle en menor medida), ya que la mayoría de comportamientos relacionados con el cuidado de las crías fueron casi exclusivamente ejecutados por las hembras y, en concreto, por las hembras que aquel año tenían crías a su cargo (propias o adoptadas, ver Capítulo 6).

El papel que puede desempeñar el aloacicalamiento en las sociedades de tejonos creemos que es doble, según la función que se analice en cada momento:

- Respecto a la función de reducción de la carga parasitaria, podría tratarse de un factor implicado en la evolución de la sociabilidad de esta especie, ya que al ser este comportamiento recíproco, los beneficios de agruparse serían mayores que los de vivir en solitario, a pesar de que la probabilidad de reinfestarse de pulgas por los compañeros de grupo sea elevada (aunque el efecto dilución en este sentido también haría reducir la carga media de parásitos por individuo) (Johnson *et al.*, 2003). De este modo, Johnson *et al.* (2003) proponen que, tras una agregación inicial de individuos por mecanismos como los planteados por la hipótesis de la dispersión de recursos (ver Introducción) (Johnson *et al.*, 2002; Macdonald, 1983), el aloacicalamiento podría haber evolucionado desde el acicalamiento materno-filial y extenderse entre los individuos adultos, obteniendo los miembros del grupo los beneficios derivados de la reciprocidad del comportamiento. Esta idea coincidiría con la expresada por Alexander (1974), quien sugirió que la minimización parasitaria era uno de los principales factores que habrían conducido a la evolución del comportamiento social entre los animales, incluidos los humanos.
- Al considerar la función de apaciguamiento de tensiones, se trasluce también un beneficio para la vida en grupo debido a que se facilita, mediante este comportamiento, que los animales puedan acceder a la realización de otros comportamientos grupales que también les aportan beneficios individuales. Es decir, que el hecho de reconciliarse tras situaciones agonísticas y antes de iniciar

el período de reposo, permitirá al grupo dormir juntos en la tejonera aprovechando, por ejemplo, los beneficios de termorregulación que el agrupamiento en que a menudo reposan parece aportar a esta especie (Kruuk, 1989). El aloacicalamiento en este tipo de contexto creemos que se debe haber desarrollado como un comportamiento ritualizado, con una función secundaria de cohesión social, y derivado del comportamiento originario cuya función sería la de desparasitar.

Atacar a

En el seno de un grupo de tejones existen fricciones y no sólo durante la época de los acoplamientos. Son leves interacciones agresivas, con gestos de ataque e intentos de morder, que se dan con frecuencia entre los miembros del grupo, tal y como observó Kruuk (1989) en su clan estudiado en cautividad. Igualmente en animales salvajes se vio que las interacciones agonísticas que mantienen raramente sufren una escalada hacia agresión física (Macdonald *et al.*, 2002).

En nuestro grupo fueron el macho y la hembra dominante quienes más ataques realizaron, pero principalmente éstos fueron entre ellos mismos. Rossa, durante la época de lactancia, agredía a menudo a Mascle para mantenerlo alejado de la entrada del túnel donde sus crías estaban, a pesar de que éste no mostrara interés alguno en acercarse a las crías, ni siquiera en entrar en el túnel. Este comportamiento tan receloso de protección de las crías frente al macho también lo tuvieron las otras hembras aunque con mucha menor frecuencia, y las tres dirigieron la mayoría de sus ataques al macho. Pero quien más ataques realizó fue Mascle, casi siempre a Rossa, tanto en respuesta a las agresiones que ella le dirigía al proteger a las crías, como agresiones iniciadas por él sin causa aparente. Entre estaciones se observaron diferencias destacables: las hembras atacaron mucho más en invierno y primavera (especialmente Rossa en esta segunda estación), coincidiendo con la presencia de crías, mientras que Mascle incrementó sus ataques (sobre todo hacia Rossa) en otoño, cuando las hembras apenas atacaron. El por qué de estos ataques del macho en otoño se nos presenta como una incógnita, pero podría estar relacionado con los niveles de testosterona del macho debido a los repetidos períodos estrales de las hembras a lo largo del año. La concentración de testosterona se

ha visto que está correlacionada con el comportamiento agresivo en los machos de los mamíferos (Vandenbergerh, 1971), que en el caso de tejones salvajes seguramente serviría para defender de intrusos a las hembras del grupo y, a su vez, el territorio.

Aunque hubo pocos casos registrados, las hembras dirigieron más ataques a las crías que Mascle (tan sólo una observación), observaciones que denotan una vez más la poca intervención del macho en el cuidado y desarrollo de las crías, ya que los “ataques” que las hembras les brindaban eran a modo de señal de alerta o recriminación cuando no se comportaban “adecuadamente” (ver Capítulo 6), entendiendo estos ataques como un comportamiento agonístico pero con finalidad instructiva.

Gruñir a

Este comportamiento agonístico de advertencia, previo en ocasiones al ataque y en otras efectuado de forma aislada, fue realizado en casi la mitad de los casos observados entre adultos por Rossa, entre invierno y primavera, y mayoritariamente dirigidos a Mascle. El carácter dominante y proteccionista de Rossa hacia sus crías le hacía comportarse a menudo de modo agresivo con Mascle, tanto atacándolo directamente (como se ha indicado anteriormente) como gruñéndole amenazadoramente. Puede que la presencia de las crías no fuese el único motivo por el que Rossa gruñera y atacase a Mascle: quizás la presencia de otras hembras receptivas (especialmente en el período post-parto, en que el estro es más intenso) movía a la hembra dominante a enfrentarse al único macho capaz de fecundarlas, con el fin de monopolizar la reproducción.

Morder a

El comportamiento de morderse se dio casi siempre en el contexto de un ataque, aunque en la mayoría de ataques no se mordieron. Los mordiscos, sin embargo, nunca fueron graves, al menos en los casos observados jamás se detectó sangre ni ningún individuo herido. Como en el caso de los ataques, se observa un doble patrón en la estacionalidad del comportamiento: el macho (que fue quien más mordió y casi exclusivamente a

Rossa) incrementa notablemente la frecuencia de morder en otoño, mientras que las hembras lo hacen con mayor frecuencia en invierno y dirigiéndose preferentemente hacia Mascle. Parecen regirse por motivaciones diferentes las hembras respecto al macho, tal y como ya se comentó al describir los ataques.

Huir de/evitar a

El comportamiento de huir de o evitar a otro individuo fue realizado muy esporádicamente. Se daba preferentemente en épocas en que los ataques a determinado individuo eran previsibles por su elevada frecuencia. Así, cuando el atacado ya veía acercarse al atacante (o incluso únicamente al verlo a cierta distancia, aunque no se dirigiese hacia él) cambiaba de dirección para evitar encontrarse con éste. Mascle evitó mayoritariamente a Rossa, y sucedió en invierno y primavera, y Rossa, a su vez, huyó casi únicamente de Mascle, ligeramente más en otoño que en invierno y primavera. En definitiva, que se evitaron más en las épocas en que más ataques recibían cada uno. Como ya se ha comentado anteriormente, el tejón suele evitar las escaladas de agresividad (Macdonald *et al.*, 2002), y generalmente los conflictos tan sólo implican leves gestos de ataque, intentos de morder y gruñidos (Kruuk, 1989; presente estudio). Paralelamente han desarrollado pautas de “reconciliación” (como el acicalarse mutuamente tras una interacción agonística y antes de reunirse a dormir, presente estudio) y, con la finalidad de evitar agresiones innecesarias, en las épocas de mayor tensión entre individuos, aquellos que sufran más “ataques” realizaran el comportamiento de huir de/o evitar al animal que suele atacarle.

Robar comida a

El robo de comida a otro individuo, especialmente entre los adultos, parece ser una muestra de dominancia, un comportamiento provocador con el que demostrar que se “domina la situación”, pero que no desencadena situaciones agonísticas. A esta conclusión llegamos por varios motivos: 1) cuando se realizaron robos de comida se observó que había más alimento accesible en el recinto, a veces justo al lado de donde se efectuaba el robo y, por tanto, no era una necesidad, una lucha por el acceso a un

recurso limitante en ese momento, sino más bien un comportamiento simbólico; 2) en algunas ocasiones, poco después de haber robado una pieza de alimento, ésta era abandonada por quien la había robado sin ser comida; 3) si observamos las frecuencias con que cada individuo robó comida, veremos que en orden descendiente lo hicieron Mascle, Rossa, Xiqui y Calva, con diferencias significativas, lo cual demuestra que a mayor estatus social, mayor frecuencia de robos. En cuanto a ser víctima del robo, no hubo diferencias cuando se hizo entre adultos, aunque Mascle y Rossa robaron más a Xiqui que a Calva, posiblemente porque Calva siempre procuraba comer más tarde y más alejada del resto, de modo que, consciente o inconscientemente, reducía la probabilidad de este tipo de interacciones. Por otro lado sí es interesante observar que la mayoría de los robos sucedieron en otoño, cuando los tejones ingieren mayor cantidad de alimento con el fin de acumular grasas que les ayudaran a pasar el invierno. Quizás en esta época los animales están más predispuestos fisiológicamente a responder a los estímulos alimenticios con mayor intensidad que el resto del año, lo cual les llevaría en ocasiones a realizar este tipo de comportamiento.

Distancias de dormida

Los tejones del grupo prefirieron dormir juntos, a menos de 1 m de distancia, e incluso contactando con el individuo más cercano, sobretodo en otoño. El dormir más juntos entre ellos en otoño (y también en invierno), puede ser un mecanismo para evitar o reducir las pérdidas de calor y mantener así una buena temperatura corporal en los meses más fríos. En invierno contactaron más que en primavera y verano, pero no tanto como en otoño; esto se debió a la presencia de las crías recién nacidas, que hacía a las hembras parturientas separarse del resto durante la fase más vulnerable para la supervivencia de los neonatos. Rossa fue quien en más ocasiones estuvo aislada del resto, pero casi siempre fue debido a que se mantenía alejada para parir y durante las primeras semanas de vida de las crías. Luego gradualmente se iba acercando de nuevo al resto del grupo (o más bien el resto del grupo a ella), para volver a dormir otra vez a poca distancia unos de los otros durante el resto del año. Nuestras observaciones coinciden con las de Kruuk (1989), quien describe que los tejones durmieron juntos más a menudo de lo esperado por azar, principalmente con el fin de mantenerse calientes. Como nosotros, también observó mayor frecuencia de dormir juntos en otoño e

invierno, a excepción de la hembra que criaba que, del mismo modo que en nuestro grupo, se mantenía distanciada con los recién nacidos. Se considera, así, beneficioso el dormir agrupados (Kruuk, 1989; Roper, 1992) e incluso se sugiere que este comportamiento podría generar el beneficio más importante de la sociabilidad del tejón (Kruuk, 1989).

Es destacable el hecho de que incluso en verano los tejones buscan la cercanía de los otros animales del grupo para dormir (en más del 70% de los casos observados en verano durmieron a menos de 1 m), aunque no se aproximan tanto pues no requieren en esa época termorregular como en otoño o invierno. El efecto dilución ante los ectoparásitos y el tener cerca otros animales con los que realizar aloacicalamiento para desparasitarse podrían ser algunas de las razones por las que en verano los tejones también eligieran dormir acompañados.

En resumen podríamos hablar de diversas funciones del comportamiento de dormir agrupados: 1) la termorregulación o evitar la pérdida de calor corporal, mediante el contacto con otros cuerpos; 2) la reducción de la carga parasitaria y 3) cohesionar el grupo: potenciar las interacciones entre los miembros del grupo en aquellos momentos en que se reúnen todos (o algunos de ellos) para descansar, ya que durante las horas de actividad suelen ser prácticamente solitarios. En el rato inmediatamente anterior y posterior al descanso los tejones se muestran muy sociales: es en estos momentos cuando más se acicalan entre ellos, se olfatean, etcétera. De hecho, incluso han desarrollado comportamientos de “reconciliación” para resolver, antes de iniciar el reposo, los conflictos sucedidos durante la noche (ver apartado de Acicalar).

Posiblemente la cohabitación en el interior de la tejonera también actúe de mecanismo defensivo ante el ataque de algún predador e incluso para defender un recurso de gran valor como es la tejonera en sí misma ante posibles intrusos conespecíficos.

REPRODUCCIÓN DEL GRUPO EN CAUTIVIDAD

INTRODUCCIÓN

La reproducción del tejón muestra gran complejidad, tanto por las características fisiológicas del ciclo a lo largo del año, como por el relevante papel del componente social en el éxito reproductor individual (ver Introducción). Tal y como ocurre en la mayoría de carnívoros sociales cooperativos (Creel & Creel, 1991), el tejón presenta supresión reproductora entre las hembras del mismo grupo, aunque en su caso de manera facultativa, pues a pesar de que habitualmente una única hembra cría en cada grupo y temporada, también se han observado casos de camadas dobles, triples y hasta cuádruples (Cresswell *et al.*, 1992). La supresión de la reproducción en el tejón puede suceder en cualquier estadio del ciclo (Cresswell *et al.*, 1992), tanto pre- y post-implantación del blastocito, como incluso después del parto (Harris & Cresswell, 1987; Kruuk, 1989; Lüps & Roper, 1990). La competencia entre las hembras por el acceso a los recursos limitantes (p.e. alimento, lugares óptimos de descanso y cría) es determinante en el desenlace, con mayor o menor éxito, de la temporada reproductora para cada hembra (Woodroffe & Macdonald, 1995b). En este sentido, las condiciones ecológicas y demográficas que se dan durante el otoño anterior al período de gestación, influyen en la condición física que las hembras puedan adquirir en esa época y, en consecuencia, en el éxito reproductor del grupo el invierno siguiente (Woodroffe, 1995). Un factor que puede influir en la condición física y, por tanto, en la fecundidad, es, a parte de la disponibilidad de alimento, la densidad de individuos. Según Neal (1977), en poblaciones con alta densidad las hembras sufren más estrés debido al contacto frecuente entre ellas, el cual afecta al éxito reproductor de las mismas. Por otro lado Kruuk (1978) atribuye a la influencia del estatus social el hecho que se produzca inhibición en la reproducción. Consideramos que ambas ideas se complementan, puesto que la densidad de individuos debe ser uno de los factores que determine la “intensidad” de la supresión reproductora (a mayor densidad, mayor supresión), mientras que la jerarquía existente entre las hembras del grupo determinará la “direccionalidad” de esta supresión (qué hembras verán inhibida su propia reproducción y cuáles no).

En el presente capítulo se describe la reproducción del grupo en cautividad, compuesto inicialmente por tres hembras y un macho adultos, durante el período 1997-2002. Se analiza también la relación entre la densidad relativa de individuos, la condición física de las hembras, su estatus social y la inhibición reproductora, con el objetivo de comprender mejor cómo actúan los mecanismos de regulación demográfica de esta especie con fertilidad densodependiente (Cheeseman *et al.*, 1987).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los individuos estudiados entre 1997 y 2002 con capacidad de reproducirse fueron los mismos entre temporadas, excepto en 2002, año en que Rossa no estaba presente pues había muerto unos meses antes. Ya en 2001 es posible que la fertilidad de Rossa y Calva se encontrase en regresión, debido a lo avanzado de sus edades por entonces.

Con el fin de observar el efecto sobre la reproducción del grupo, se variaron las condiciones de densidad entre años, cambiando la cantidad de espacio disponible:

- Condiciones de densidad óptima: en los años 1997, 2000 y 2002 tuvieron todo el espacio de la instalación disponible, y una densidad media de 0,11 individuos/m² (rango: 0,09-0,12);
- Condiciones de densidad subóptima: en los años 1998, 1999 y 2001 dispusieron de la mitad del espacio (ahora con un solo túnel y patio), dándose una densidad media de 0,20 individuos/m² (rango: 0,19-0,21), es decir, se duplicó la densidad relativa.

Otros factores que también pueden influir en la reproducción, como la disponibilidad de agua y alimento, se mantuvieron constantes (adecuando la ración de comida al número de animales presentes).

La determinación del estado de gestación se efectuó mediante ecografías realizadas en la Facultat de Veterinaria de la Universitat Autònoma de Barcelona. El resto de fases del ciclo reproductor se estudiaron mediante observación directa del grupo en cautividad (ver Capítulo 1). En el caso de comportamientos poco frecuentes (como p.e.

las cópulas) se han descrito los episodios observados para ampliar la información sobre los mismos.

Cuando una hembra gestante no llegó a parir o no se le observaron las crías nacidas, estimamos el teórico día de nacimiento a partir de la comparación con datos publicados de crecimiento fetal de tejón por Dumartin *et al.* (1989).

RESULTADOS

Cópulas

Durante el estudio en cautividad se observaron cinco cópulas (ver tabla 1), dos en 1998 y tres en 1999, que implicaron a las tres hembras adultas. Las cópulas se registraron entre finales de Febrero y principios de Mayo.

Fecha cópula	Individuos	Duración	Causa finalización
24/02/98	Rossa y Mascle	46 min	Se asustan por ruido
30/03/98	Calva y Mascle	1h 21 min	Fin cópula
01/03/99	Rossa y Mascle	58 min	Fin cópula
24/04/99	Xiqui y Mascle	59 min	Fin cópula
08/05/99	Calva y Mascle	41 min	Fin cópula

Tabla 1. Registro de cópulas observadas en el grupo estudiado.

A continuación se describen los episodios de cópulas observados:

24/02/98: Rossa y Mascle

“A las 20h Rossa está en el interior del túnel, amamantando a su cría. A 20:35h se levanta repentinamente y va hacia el primer tramo del túnel, y allí se para a rascarse. Al terminar camina hacia el túnel exterior, donde se encuentran el resto de adultos. A las 20:40h observo que muy cerca de la boca del túnel, pero en el interior del mismo, Mascle monta a Rossa, mordiéndole el cuello. Rossa intenta salir al patio pero el macho la retiene. Finalmente salen (sin separarse en ningún momento) y se paran delante de la boca del túnel. Mascle sobre Rossa, sin dejar de morderle el cuello por detrás de las orejas. No parece apretar mucho, pero sí tira lo suficiente como para hacer que Rossa

tenga que mantener la cabeza levantada. Él la sujeta, como en un abrazo, a la altura de la pelvis. En ocasiones el macho hace tumbar a la hembra, otras veces la hace ponerse de lado (mientras está tumbada) y él se acopla a ella en la misma posición. Apenas se desplazan en el espacio, únicamente van variando ligeramente la orientación de tanto en tanto.

Cada uno emite una vocalización específica, diferente a lo oído hasta el momento: la hembra emite un grito corto y agudo, pero muy esporádicamente; él hace un sonido más grave, como “acuoso” y gutural.

Las otras hembras, Xiqui y Calva, siguen su actividad por el patio con normalidad. Ambas se acercan a menudo, sin embargo, a marcar a Mascle mientras copula. En alguna ocasión también olisquean a Rossa.

La cópula finaliza a las 21:26 cuando se oye un fuerte golpe en la malla metálica. Todos corren a esconderse dentro del túnel. A partir de ese momento Rossa y Mascle siguen cada uno por su lado: Rossa dentro del túnel se lame un instante el pelaje y sale al patio, donde marca constantemente el suelo. Entra hasta mitad del túnel, sale de nuevo, pero a los dos minutos entra otra vez, ahora hasta el nido. Remueve la paja con el morro y se tumba a amamantar a la cría, que se ha puesto a gritar cuando la madre se ha acercado. Por su parte el macho sale enseguida al patio después del sobresalto y se desplaza oliendo el suelo.”

30/03/98: Calva y Mascle

“A las 22:27h ya observo que están en posición de copular, pero se asustan al verme y se separan. Dos minutos después Calva se acerca a Mascle y se huelen. El macho levanta la cola. Calva entra y sale del túnel y, de nuevo en el patio, Mascle la marca tres veces. Calva va a letrina y allí defeca u orina (no puedo apreciarlo), y mientras Mascle la vuelve a marcar. Mascle huele detenidamente la letrina de Calva, una vez ésta ha salido y se pasea muy cerca del macho.

A 22:36h Calva se acerca a Mascle y éste la monta de nuevo, agarrándola a la altura del tórax y mordiéndole el cuello. Calva mantiene la cabeza un poco levantada por el tirón del cuello. En algún momento que Mascle deja de morderla, ella encoge la cabeza.

Rossa ha salido al patio y no se inmuta por la cópula. Xiqui, que se desplaza también por el patio, marca muy a menudo al macho. Rossa también lo marca en una ocasión.

A 23:57h se separan: Calva entra directamente al túnel, andando lentamente, pero sale enseguida al patio de nuevo. Mascle se pone a comer en el arenal. A 24:00h Calva marca a Mascle.”

01/03/99: Rossa y Mascle

“A las 00:43h, estando en el interior del túnel, Mascle monta a Rossa y la sujeta por el cuello. Ella avanza por el túnel como intentando evitarlo, pero no se saca al macho de encima. Ahora está Rossa casi sentada, se levanta e intenta andar pero Mascle la retiene. De vez en cuando él le sacude la cabeza. Rossa parece querer acceder al nido donde tiene a su cría, pero él se lo impide. Rossa está sentada, se deja caer sobre las manos quedando tumbada, pero el macho la levanta y la cubre con más violencia y la muerde con más fuerza. Rossa no parece estar nada cómoda, pues va cambiando constantemente de posición: se sienta, se tumba, se vuelve a sentar... De vez en cuando emite la especie de “ladrido” y Mascle el sonido grave y “acuoso”.

Calva se acerca y marca dos veces a Mascle.

La cópula finaliza a 01:41h. Mascle sale directamente al patio, se sienta en el arenal y se lame la zona genital. Luego marca la tierra rascando con las patas posteriores. Rossa está unos minutos por el patio hasta que entra de nuevo al túnel, come un poco y se dirige al nido donde está la cría. Fuera el macho ronda por el patio, y Xiqui lo marca con frecuencia.”

24/04/99: Xiqui y Mascle

“A 18:55h sale Mascle y Xiqui se le acerca y lo marca. Mascle le huele la zona genital. A las 19:42h el macho monta a Xiqui en el patio, agarrándola con la boca por el cuello. Ella está sentada y con los brazos el macho la sujeta por encima de la pelvis. Rossa merodea cerca, pero no interviene para nada (sólo marca a Mascle un par de veces). El macho de vez en cuando hace mover a Xiqui, la desplaza de un lado al otro. Xiqui se tumba pero él la levanta y queda sentada. El macho está bastante agresivo. Xiqui emite de tanto en tanto esa especie de “ladrido” ya escuchado en las otras hembras, y Mascle el sonido gutural, “acuoso”, como de gárgaras.

Mascle tumba de lado a Xiqui, luego se levantan. Ara es Xiqui quien se tumba con la cabeza de lado. A las 20:39h Xiqui parece no aguantar más y gira la cabeza hacia el macho, intentando morderle. Cada vez está colocada más panza arriba, pero siguen

acoplados. Durante un rato copulan en posición frontal, pero ya parece más una pelea que una cópula: Mascle la muerde por el cuello y Xiqui intenta a su vez atacarlo.

A 20:41h se separan. El macho inmediatamente se pone a lamerse el pene, sentado. Xiqui, sentada junto al macho, se huele la zona genital y luego huele a Mascle. Éste, de vez en cuando, se deja caer hacia atrás y se sigue lamiendo los genitales.”

08/05/99: Calva y Mascle

“Calva sale al patio y utiliza la letrina (defeca u orina). Un par de minutos después Mascle olfatea esta letrina y al minuto siguiente lo veo montando a Calva en el patio (20:05h). Mientras estan copulando, Rossa huele la zona ventral de Mascle, se gira y lo marca. Xiqui también marca al macho, en cuatro ocasiones.

A 20:23h Calva se gira agresivamente, gritando, a morder a Mascle, pero él la sujeta fuerte y no puede salir. Al oír los gritos de Calva, Xiqui ha dejado de desplazarse por el patio y ha entrado en el túnel. Cinco minutos más tarde Calva vuelve a encararse al macho y se pelean. Rossa entonces se acerca corriendo e intenta morder a Mascle. Calva y Mascle llegan a separarse del todo, y cara a cara los dos gritan con las bocas abiertas. Pero el macho consigue colocarse de nuevo sobre Calva y sujetarla mordiéndole el cuello. Rossa de vez en cuando marca a Mascle.

A 20:30h se da nueva pelea y Rossa se acerca otra vez. Pasa rozando el cuerpo de Calva y muerde al macho en el cuello, pero él parece ignorar a Rossa.

A 20:45h Calva se tumba pero el macho la hace levantar, sin dejar de morderla en ningún momento. Un minuto después finaliza la cópula. Mascle se tumba en el arenal panza arriba y se lame el pene, se rasca el vientre, el pecho, las patas... Calva hace algún estiramiento, anda lentamente por el patio y entra al túnel.”

El macho adulto mantuvo los testículos en posición escrotal casi todo el año. En verano se observaron algunos comportamientos de acercamiento entre el macho y las hembras subordinadas. Por ejemplo, en Agosto de 1997 se registraron comportamientos aparentemente de cortejo del macho hacia Xiqui, a pesar de que no acabaron en cópula:

08/08/97: “Mascle huele la cabeza de Xiqui y la sigue a tocar (Rossa le ataca al pasar y más tarde él la ataca a ella). Mascle marca a Xiqui, la sigue y le olfatea la zona

genital primero, luego la cara (Rossa de vez en cuando ataca nuevamente a Mascle). Mascle marca de nuevo a Xiqui y la sigue. Caminan ahora en paralelo, oliéndose las caras. Rossa mirando de cerca, el macho la ataca.”

Fechas de implantación y nacimiento

Entre los años 1997 y 2002 se detectaron 11 embarazos (ver tabla 2) de las tres hembras adultas del grupo. Ocho de los 11 (72,7%) finalizaron exitosamente con el nacimiento de las crías, pero en los restantes tres casos no se tiene constancia de que las hembras llegaran a parir. Todos los partos constatados se produjeron durante el mes de Febrero (entre el 7 y 27), siendo entre el 15 y 16 de Febrero la fecha de parto promedio observada. Al analizar por separado los partos de Rossa y de Xiqui vemos que el día promedio de parto de Rossa se sitúa entre el 13 y 14 de Febrero (n=4), mientras que el de Xiqui es unos días más tarde, el 18 de Febrero (n=4) (ver figura 1) .

Los tres partos previstos para Marzo (dos de Calva y uno de Xiqui) no sabemos con seguridad si se produjeron, pero en ninguno de los casos se detectó la presencia de crías, vivas o muertas, ni restos de ellas.

Año	Camada de hembra	Fecha nacimiento	Fecha estimada nacimiento	PH otoño	ICCH otoño
1997	Rossa	7 Febrero		14,2	0,197
	Xiqui	14 Febrero		13	0,187
	Calva		Inicios Marzo	11,6	0,171
1998	Rossa	14 Febrer		11,2	0,155
	Xiqui	18 Febrer		9,05	0,130
1999	Rossa	18 Febrero		11,5	0,159
	Calva		13-14 Marzo	10,15	0,149
2000	Rossa	16 Febrero		12,8	0,177
	Xiqui	27 Febrero		11,4	0,164
2001	Xiqui	13 Febrero		8,4	0,121
2002	Xiqui*		5-6 Marzo	10	0,144

Tabla 2. Nacimientos en el grupo: fechas (real o estimada) y características de las hembras gestantes durante el otoño anterior:

PH: Peso de la hembra (en kg);

ICCH: Índice condición corporal de la hembra (PH/longitud corporal).

*Única temporada con tan sólo dos hembras (Xiqui y Calva)

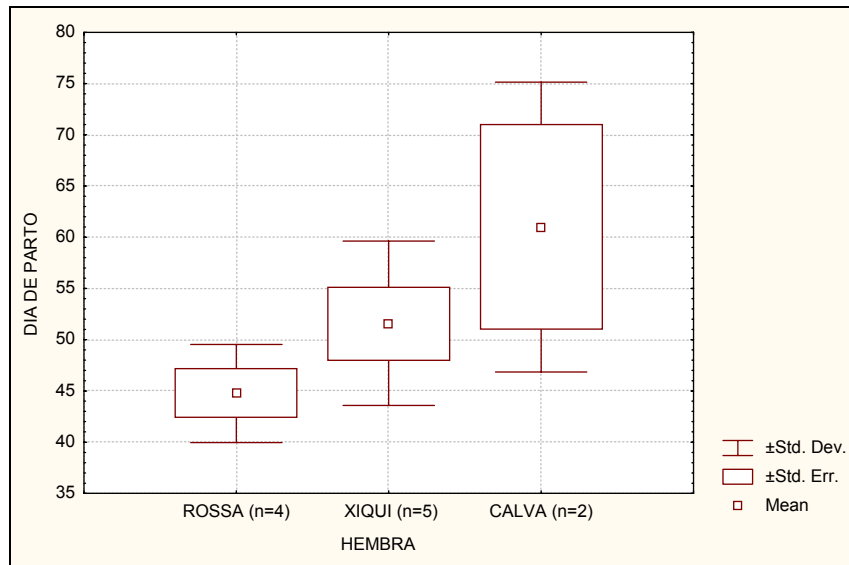


Figura 1. Día promedio de parto de cada hembra, calculado a partir de valores reales y estimados.

Como la gestación de los tejones dura aproximadamente 45 días, se deduce que la implantación de los blastocitos en la pared del útero se dio casi siempre en nuestro grupo durante la primera semana de Enero.

Entre la condición corporal de las hembras en otoño y el día de parto (real o estimado), hubo cierta correlación negativa ($r=-0,329$), aunque no significativa (ver figura).

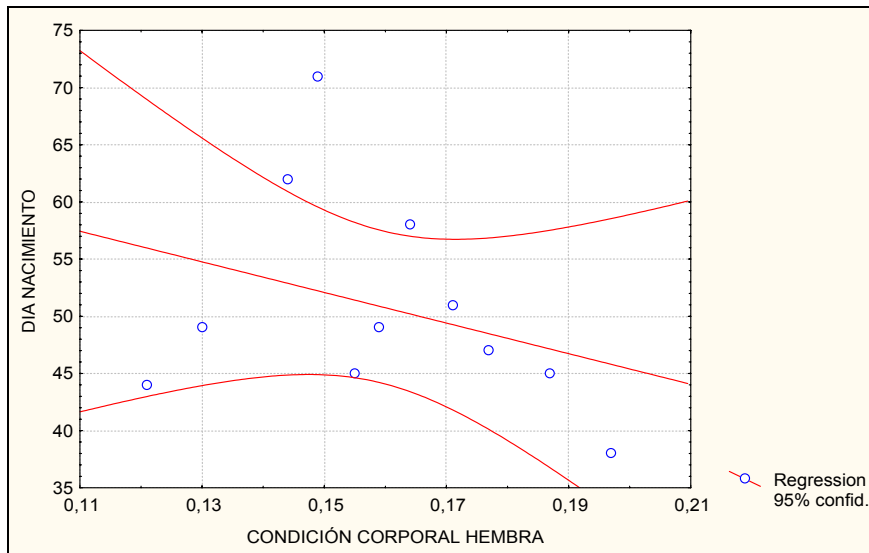


Figura 2. Correlación entre los índices de condición corporal de las 3 hembras en otoño y el día de parto (para todos los años).

Partos

No se observó directamente ningún parto de los ocurridos en el grupo estudiado. Sí se registraron, sin embargo, comportamientos relacionados con el momento del parto y los primeros días de vida de las crías, como el aislamiento del grupo respecto de la hembra parturienta y su posterior reagrupamiento. Se describe a continuación lo observado en cada temporada:

1997:

- Rossa dormía junto con el resto de adultos en el fondo de un mismo túnel a principios de Febrero de 1997. Cuando la vimos tras haber parido (el 7 de Febrero) estaba sola con sus tres crías en el mismo túnel, y el resto de adultos se habían desplazado al fondo del otro túnel. En este caso parece que la hembra dominante hizo desplazar al resto para estar sola en el parto y los primeros días después. Xiqui parió una semana más tarde y ubicó el nido en el túnel junto a Calva y Mascle.
- Once días después de parir Rossa los otros adultos empezaron a dormir de nuevo junto a ella. Al treceavo día Xiqui trasladó sus crías a un metro de distancia de las de Rossa.

1998:

- Como este año sólo disponían de un túnel, Rossa se colocó en el fondo del mismo para dar a luz (donde estaban hasta el momento durmiendo todos juntos), pero el resto del grupo estaba a apenas 0,5 m de ella. Dos días después, sin embargo, el grupo se alejó de Rossa y desplazó la cama al túnel exterior, cerca de la salida al patio (ahora a unos 7 m del nido de Rossa), y durmieron allí unos 5 días. Luego volvieron a acercarse a la madre con la cría y permanecieron a 2 m de distancia de ellas.
- Cuando la cría tenía unas dos semanas de edad, Rossa reubicó el nido y lo colocó más cerca del grupo, a una distancia de entre 0,5 y 1 m.

1999:

- El día antes del parto todas los adultos dormían juntos al final de un túnel. Al día siguiente vimos a Rossa con la cría recién nacida, instalada donde estaban todos el día anterior. El resto del grupo estaba ahora al final del otro túnel.
- El catorceavo día después del parto descubrimos que el resto de adultos se había cambiado de túnel y dormía de nuevo cerca de Rossa, a 0,5-1 m de distancia.

2000:

- Los primeros días tras el parto de Rossa el resto del grupo se trasladó al túnel opuesto;
- Cuando al cabo de 10 días Xiqui parió, los otros individuos volvieron a dormir en el túnel donde estaba Rossa con su cría, dejando sola a la nueva parturienta. A la semana siguiente empezaron a alternar entre los dos túneles, mientras las dos hembras con crías se mantuvieron separadas hasta que la camada más pequeña tuvo dos semanas (momento en que se produjo la adopción de una de las tres crías de Xiqui por parte de Calva) y se reagruparon compartiendo todos el mismo túnel de nuevo (en el que ya estaba Rossa).

2001:

- Durmieron todos juntos hasta que Xiqui, la única que ese año estaba embarazada, parió las dos crías, ya que por entonces el resto del grupo se trasladó al túnel contrario (como pasaba en años anteriores cuando Rossa era la primera que paría).

- Sin embargo, 5 o 6 días más tarde Rossa le “raptó” la cría superviviente e instaló su nido en el túnel opuesto, desplazándose de nuevo el resto del grupo al túnel inicial (reuniéndose así con Xiqui otra vez, la cual ahora se había quedado sin crías). Esta separación de los lechos de descanso del grupo respecto a la hembra con cría (por entonces Rossa con la cría de Xiqui) se mantuvo en aquella ocasión durante dos meses. A partir de entonces los adultos volvieron a acercarse y dormir junto a Rossa y la cría, aunque alternando con el otro túnel.

Otro comportamiento asociado al parto es el acúmulo de material de nido. Aunque durante todo el año acumularon y manipularon material para construirse sus camas de reposo, cuando las hembras alumbraban a sus crías se cubrían casi totalmente de la paja que les era suministrada en los patios. Durante los primeros días de vida resultaba casi imposible observar ni siquiera a la hembra, a causa de la cantidad de material con que se cubría. A medida que pasaban las semanas el recubrimiento era menor.

Supervivencia de las crías y éxito reproductor

Se produjeron diferencias en la productividad entre hembras (ver tabla3), que fueron significativas al comparar el número de crías nacidas (Kruskall-Wallis test: $H(2, n=17)=6,945, p=0,0311$), pero no cuando se compara el número de fetos implantados (Kruskall-Wallis test: $H(2, n=17)=5,087, p=0,786$) o el número de crías destetadas (Kruskall-Wallis test: $H(2, n=17)=4,673, p=0,0967$).

Las camadas nacidas tuvieron un tamaño medio de $1,87 \pm 0,83$ crías (rango: 1-3, $n=8$) y un poco superior fue el número promedio de fetos en las hembras preñadas ($1,9 \pm 0,83$ fetos, rango: 1-3, $n=11$).

	Rossa			Xiqui			Calva		
	Nºfet	Nºnac	Nºdest	Nºfet	Nºnac	Nºdest	Nºfet	Nºnac	Nºdest
1997*	3	3	3	2	2	1	2	0	0
1998**	1	1	0	3	2	0	0	0	0
1999**	1	1	1	0	0	0	1	0	0
2000*	1	1	1	3	3	3	0	0	0
2001**	0	0	0	2	2	1	0	0	0
2002*	-	-	-	2	0	0	0	0	0

Tabla 3. Resultados de cría de los años 1997-2002:

nºfet: nº de fetos detectados mediante ecografía;

nºnac: nº de crías nacidas (detectadas);

nºdest: nº de crías que sobreviven al destete;

* Condiciones de densidad óptima

** Condiciones de densidad subóptima

Como se observa en la tabla 4, Rossa fue la hembra que más crías destetó en promedio por temporada reproductora y quien tuvo un mayor porcentaje de fetos que nacieron y sobrevivieron (83,3%), frente al 41,7% de Xiqui que, a pesar de haber desarrollado más fetos y haber parido más crías por temporada que Rossa, éstas tuvieron una supervivencia menor (55,6 % de crías nacidas). Calva desarrolló un total de tres fetos en las 6 temporadas, pero no se le constató ningún parto (supervivencia 0%).

	Nº temp reprod*♀	Nº fetos	Nº nacid	Nº destet	% fetos destet	% nacid destet
Rossa	5	6 (1,2)	6 (1,2)	5 (1)	83,3	83,3
Xiqui	6	12 (2)	9 (1,5)	5 (0,83)	41,7	55,6
Calva	6	3 (0,5)	0 (0)	0 (0)	0	0

Tabla 4. Resumen del éxito reproductor de cada hembra y del grupo en el periodo 1997-2002. Entre paréntesis, el promedio por temporada de reproducción.

	Nº fetos	Nº nacid	Nº destet	Dens otoño	Cría coop
1997	7 (3)	5 (2)	4 (2)	0,09	Sí
1998	4 (2)	3 (2)	0 (0)	0,19	No
1999	2 (2)	1 (1)	1 (1)	0,19	No
2000	4 (2)	4 (2)	4 (2)	0,12	Sí
2001	2 (1)	2 (1)	1 (1)	0,21	No
2002	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0,12	-

Tabla 5. Resumen del éxito reproductor anual del grupo. Entre paréntesis, el número de hembras con fetos, con crías nacidas y con crías destetadas, respectivamente.

Dens otoño: nº individuos/m² de instalación, desde el otoño anterior;

Cría coop: indica la presencia/ausencia de cría cooperativa.

La variación de la densidad relativa de tejones en la instalación entre años afectó al éxito reproductor del grupo (ver tabla 5): en 1997 y 2000, años de “densidad baja” (0,11 ind/m²) nacieron y se destetaron más crías que en los años de “densidad alta” (0,20 ind/m²). Como excepción, en 2002, a pesar de la baja densidad, no se reprodujeron con éxito: Rossa ya había muerto unos meses antes y, de las dos hembras que quedaban, Calva estaba también muy vieja y debilitada físicamente y empezaba a perder peso, y Xiqui, a pesar de haber iniciado la gestación de dos fetos, no llegó a culminar con éxito su reproducción.

La densidad de individuos durante los meses anteriores a la época de partos (otoño e invierno) estuvo inversamente correlacionada con el índice de condición corporal de las hembras en la misma época (ver figura 3), aunque sólo en el caso de Xiqui esta correlación fue significativa ($r_s = -0,97$, $p = 0,00125$, $n = 6$). La condición corporal, a su vez, se correlacionó positivamente con la productividad, aunque de forma no significativa.

Sólo en dos temporadas (1997 y 2000) se dio cría múltiple (ver tabla 3). En ambas temporadas se dieron condiciones óptimas de espacio. Cabe resaltar el hecho de haberse producido cría cooperativa únicamente en estos dos años en que parieron dos hembras (un total de 4 crías en cada temporada) (ver Capítulo 6).

En la tabla 6 aparecen los valores descriptivos de la productividad global del grupo para el período de estudio.

	Media	Mínimo	Máximo	Desv Est	n
Nº fetos	1,24	0	3	1,15	17
Nº nacid	0,88	0	3	1,11	17
Nº destet	0,59	0	3	1,00	17

Tabla 6. Valores descriptivos de la productividad del grupo, en el período 1997-2002: media, mínimo, máximo, desviación estándar y n (nº de temporadas reproductoras * hembras).

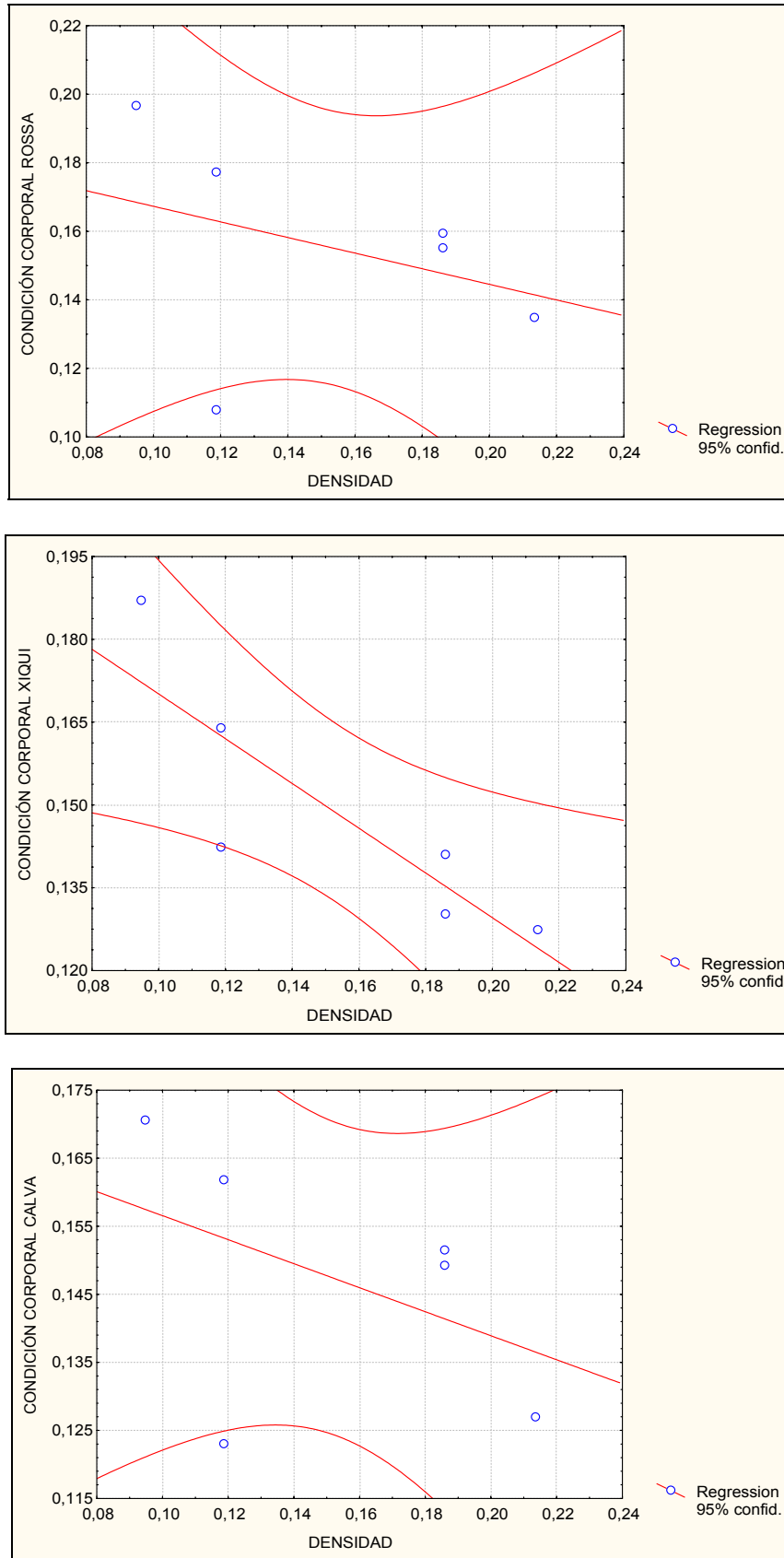


Figura 3. Correlaciones entre la densidad relativa de la instalación y la condición corporal de cada hembra.

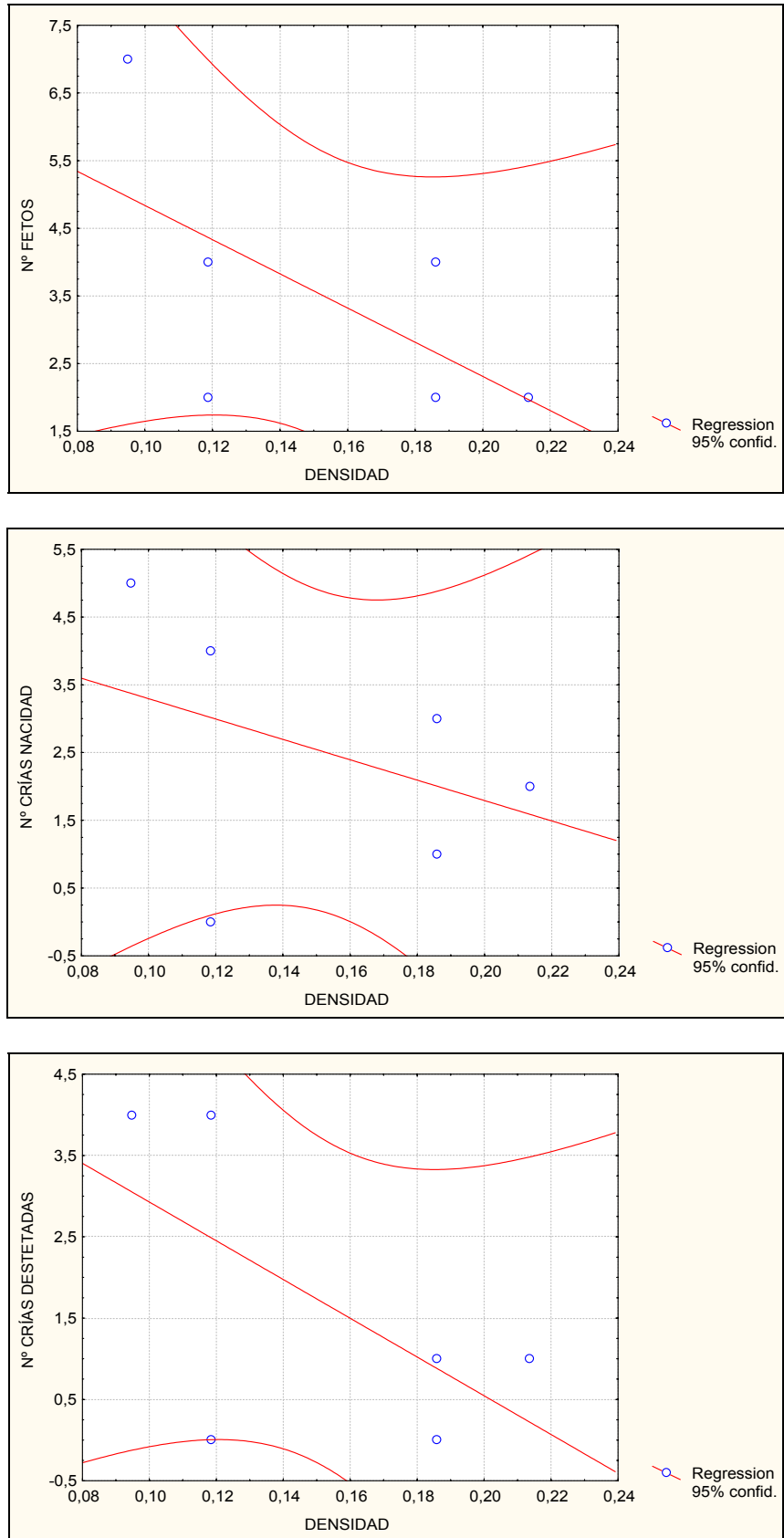


Figura 4. Correlaciones entre la densidad relativa en la instalación y la productividad, medida como: n° fetos, n° crias nacidas y n° de crias destetadas.

Supresión reproductora

A continuación se describe los casos de fallo reproductor de cada hembra y se especifica en qué fase del ciclo se ha producido. Se resume al final el número de temporadas en que ha sufrido cada tipo de supresión reproductora (ver figura 5).

Rossa

Rossa no perdió ningún feto y la única cría que tuvo que no llegó a destetar, la perdió a la edad de 2 meses: apareció con graves heridas en una pata y, a pesar de las curas que se le realizaron, a los pocos días murió. Desconocemos el origen de las heridas, pero quizás se habrían originado durante algún forcejeo entre hembras.

En su último año de vida no gestó ningún feto. Posiblemente ya no había sido fecundada, o bien los blastocitos fecundados no habían llegado a implantarse con éxito. Su condición corporal durante el otoño anterior había empezado a declinar respecto a los valores hasta el momento registrados, aunque seguía teniendo el máximo peso entre las hembras.

Xiqui

En una ocasión fue inhibida de la reproducción en la fase pre-implantación, pues no se le detectaron fetos en 1999.

Sufrió probablemente alguna pérdida de fetos en 2 de las 5 temporadas en que gestó, aunque quizás se tratase de muerte de los neonatos (de los cuales no se encontró rastro).

El tipo de supresión reproductora que más padeció esta hembra fue post-natal: perdió antes del destete 4 de las 9 crías nacidas que se le detectaron.

Calva

Únicamente desarrolló fetos en dos temporadas, pero en ninguno de los casos llegaron a observarse crías nacidas.

En la temporada 2000 no se le detectaron fetos a pesar de que la primavera anterior había copulado con el macho: de ahí se deduce que, o bien no quedó fecundada (bastante improbable) o no implantó con éxito los blastocitos.

En la segunda temporada que gestó se descarta la reabsorción del feto debido a que se comprobó su evolucionado estado en el momento de la ecografía (aproximadamente a una semana del parto). Tampoco se descarta que llegara a nacer y muriesen en sus primeras horas de vida.

TIPO SUPR REPROD	Rossa	Xiqui	Calva
Pre-implantación	1/5	1/6	4/6
Post-implantación	0/4	2/5	2/2
Post-natal	1/4	3/4	-

Tabla 7. Frecuencias y tipos de supresión reproductora sucedidos en cada hembra.

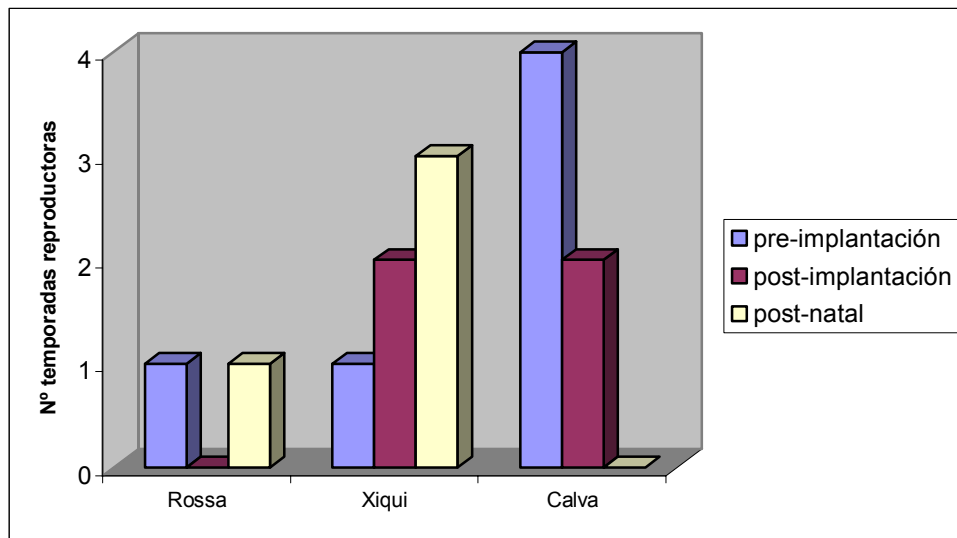


Figura 5. Supresión reproductora de cada hembra, indicando el tipo y el n° de temporadas.

A parte de estos fallos constatados en la reproducción, se observó una pauta de comportamiento que parece estar relacionada, directa o indirectamente, con algún tipo de inhibición reproductora. El comportamiento en cuestión lo protagonizó únicamente Rossa y consistió en mantenerse a muy poca distancia de otra hembra (casi siempre Xiqui) durante las horas de actividad. La hembra dominante realizaba una especie de “vigilancia” de Xiqui mediante acercamientos, contactos directos con el cuerpo, seguimientos por el patio, e incluso agresiones al macho cuando éste se acercaba a la hembra. Veamos algún ejemplo:

28/03/97: “*Rossa sigue constantemente a Xiqui, dentro del túnel, fuera, por el patio... A menudo se acerca mucho a ella. En una ocasión Rossa sale del túnel y se gira como esperando que salga Xiqui y cuando ésta saca la cabeza, Rossa le acicala el cuello.(...) Rossa sigue de cerca a Xiqui, especialmente si Mascle se acerca: en este caso Rossa se aproxima más a Xiqui. En una ocasión Rossa ha atacado al macho cuando éste ha pasado cerca de ellas. (...) Xiqui se dirige al patio izquierdo (donde también está el macho) y Rossa la sigue a cierta distancia; Mascle al ver acercarse a Rossa le gruñe. Al volverse a cruzar, Rossa gruñe ahora a Mascle. (...) Mascle se acerca a Xiqui hasta contactar los cuerpos. Rossa está cerca y el macho se le acerca y la ataca.*”

Este comportamiento se observó entre Octubre y Mayo, aunque mucho más frecuentemente en el período de otoño e invierno (ver apartados de “Acercarse a” y “Contactar cuerpos” en el Capítulo 3).

DISCUSIÓN

Cópulas

Del análisis de todas las observaciones de cópulas podemos extraer unas pautas que han caracterizado el patrón estándar de éste comportamiento:

- el macho obtiene información sobre el estado sexual de la hembra mediante el olfato (oliendo directamente a la hembra o bien sus excreciones);
- el macho, durante la cópula, muerde el cuello de la hembra y la sujeta también con los brazos, controlando y dominando de este modo la posición de ésta;
- durante la cópula el macho emite un sonido grave, “acuoso”, como de gárgaras, mientras que la hembra emite esporádicamente una especie de “ladrido”, corto y agudo;
- la duración media de la cópula (si ésta no es interrumpida por factores externos) es de una hora aproximadamente (media \pm DE= 59,75 \pm 16,4, n=4);
- las hembras que no copulan marcan de vez en cuando al macho, mientras dura el acoplamiento;

- la hembra dominante no se interpone para evitar el acoplamiento del macho con otras hembras de menor rango. Por el contrario, puede salir en defensa de otras hembras que estén siendo agredidas por el macho durante la cópula, lo cual denota cierta cooperación entre hembras.

En nuestro grupo no hubo inhibición directa de la cópula, aunque sí ocurrieron otro tipo de inhibiciones de la reproducción entre las hembras del grupo, que sucedieron tanto en estadios previos como posteriores a la implantación de los blastocitos (ver más abajo). De hecho, determinados comportamientos de la hembra dominante hacia la segunda en rango podrían ir dirigidos a evitar el acercamiento del macho a esta hembra y, por tanto, a dificultar la cópula entre ambos. Pero una vez iniciada la cópula, no fue nunca interrumpida por las otras hembras. Podría decirse, así, que no se dio en nuestro grupo inhibición directa de la cópula, pero sí una posible inhibición indirecta. En otro estudio en cautividad sí se citan episodios de competencia directa entre las hembras durante la cópula, como que una de ellas empujase a un macho mientras montaba a otra hembra (Kruuk, 1989). El mismo autor observó que en libertad las hembras del mismo grupo incrementaban su agresividad entre ellas cuando alguna de ellas estaba en celo y era montada por el macho dominante.

A pesar de que sólo se observaran cópulas entre finales de invierno y primavera, es posible que sucedieran nuevos acoplamientos durante el verano, ya que el macho mantuvo los testículos escrotales casi todo el año y se registraron algunos episodios de aparente cortejo durante el verano. Aunque el principal celo se sitúa en la época después del parto (a finales de invierno y principios de primavera), las tejonas pueden seguir ovulando a lo largo del año (Service, 1998), pudiendo quedar fecundadas de nuevo, incrementando así el número de blastocitos a implantar el invierno siguiente (Ahnlund, 1980; Cresswell *et al.*, 1992, Page *et al.*, 1994), aunque según Ahnlund (1980) la reposición o el incremento de blastocitos durante el período de retraso de la implantación es un fenómeno poco común. Algunos autores han detectado un segundo pico estral entre Julio y Septiembre (Neal & Harrison, 1958; Paget & Middleton, 1974), pero la mayoría de fecundaciones tienen lugar durante el estro post-parto (Canivenc, 1966; Canivenc & Bonnin, 1979; Ahnlund, 1980; Page *et al.*, 1994), coincidiendo con el máximo peso testicular (Ahnlund, 1980). Diversos autores apuntan que el tejón tiene un ciclo estral aproximadamente mensual, llegando a esta conclusión tanto a partir de

métodos observacionales (Paget & Middleton, 1974) como por análisis hormonales (Service, 1998). Sobre el por qué de que aparezcan nuevas ovulaciones a lo largo del año se especula que pudiera tener en su origen una función de asegurar la fecundación por parte del macho, pero que haya evolucionado hacia una función más social, como sería mantener al macho desarrollando comportamientos de prevención de la cópula de las hembras de su grupo mediante, por ejemplo, una ferviente defensa del territorio, la cual favorece a todos los miembros del grupo (Ahnlund, 1980). Otra cuestión que plantea el mismo autor es si la ocurrencia de este segundo pico estral de finales de verano se correlaciona con el estatus social de la hembra: observó que sucedía con mayor frecuencia en hembras jóvenes y, por tanto de menor rango, subordinadas. En nuestro caso, los comportamientos de cortejo observados en verano sucedieron entre el macho y las hembras subordinadas, también, lo que reafirmaría esta hipótesis.

Fecha de implantación y de nacimiento

Los partos que se dieron en la tejonera artificial sucedieron, en promedio, a mitad de Febrero (rango: 7-27 Febrero). Comparando estas fechas con las aportadas por otros estudios, nuestros datos se enmarcan en aquellos obtenidos en latitudes similares a la nuestra para la población silvestre (Hernández & Rodríguez-Teijeiro, 1995). A nivel de la población mundial, existe una correlación entre las fechas de parto promedio y la latitud (Neal & Cheeseman, 1996), siendo más tardíos los nacimientos cuanto más al norte. Así, vemos que los partos en la población de Doñana se concentran en la primera semana de Enero (Revilla, 1998), mientras que en Escocia, Alemania y Suecia lo hacen a principios de Marzo (Neal & Cheeseman, 1996).

La hembra dominante siempre implantó los blastocitos antes que la subordinada y, por tanto, parió unos días antes a sus crías, con las ventajas que esto supone en cuanto a la selección del lugar de cría. Entre nuestras hembras la correlación entre la condición corporal y la fecha de parto fue negativa, aunque no significativa. Que las hembras con mejor condición física paren antes se había ya observado en estudios de campo (Woodroffe, 1995). Así como el fotoperiodo delimita a “gran escala” la época de implantación, la condición física de las hembras lo ajusta con mayor precisión (Wandeler & Graf, 1982; Woodroffe, 1995). Como durante los meses de invierno

(época en que se implantan los blastocitos y se gestan los embriones) los tejones se muestran bastante inactivos y movilizan la grasa acumulada durante el otoño, las hembras que hayan acumulado más reservas de grasa serán las que podrán implantar antes sus blastocitos y, por tanto, parir antes que el resto (Woodrooffe, 1995). No tan sólo la selección de un buen lugar de cría sería una ventaja de dar a luz antes, sinó, y sobretodo, el hecho que las crías alcancen antes el momento de salir al exterior de la tejonera para comenzar a explotar el abundante alimento primaveral para asegurarse pasar un verano sin escasez de reservas (Woodrooffe, 1995). Las camadas más tardías contarán con menos tiempo de abundancia alimenticia previa al verano, y a su vez son más vulnerables a sufrir bajas causadas por los mismos integrantes del grupo. La pérdida de crías de corta edad (antes de emerger al exterior) se ha estimado en algunos estudios en un promedio del 38% (Cheeseman *et al.*, 1987; Harris & Cresswell, 1987), considerándose la causa principal el infanticidio y otros factores sociales (Lüps & Roper, 1990; Harris *et al.*, 1992). En los tres embarazos de nuestras hembras en que no llegaron a observarse crías (los tres previstos para inicios de Marzo), pudieron haber sucedido varias cosas: 1) que se hubieran reabsorbido los fetos, 2) que hubieran sido abortados; 3) que hubieran nacido pero que hubieran muerto al poco tiempo (por infanticidio, canibalismo o de forma natural). En la gestación de Calva de 1999 parece poco probable pensar, sin embargo, en reabsorción de los fetos dado el avanzado estado de gestación que mostraba la última ecografía (a unos 5 días de la fecha de parto). En el caso de la gestación de Xiqui de 2002, la última ecografía indicaba que faltaban unos 12 días para que nacieran las crías, lo cual también parece difícil que a esas alturas del desarrollo embrionario se reabsorbieran. Las hipótesis de aborto o muerte de los neonatos parecen, pues, más plausibles.

Partos

Los elementos comunes que se dieron en los días cercanos al parto fueron los siguientes:

- La primera hembra que pare en cada temporada (o la única cuando sólo pare una) mantiene la posición de su lecho en el fondo de uno de los túneles en donde hasta el momento dormía junto al resto del grupo. Son los otros individuos quienes se trasladan de túnel cuando la hembra pare, aunque no sabemos en qué

momento (si antes, durante o después del parto) sucede el cambio de ubicación, ni cómo se sucede (mediante agresiones o intimidaciones de la madre, señales olfativas, etc.);

- Pasados entre 9 y 14 días desde el parto, el resto del grupo se reúne de nuevo con la madre y sus crías en las horas de descanso, durmiendo a poca distancia de ellas (entre 0,5 y 1 m) sin que se produzcan interacciones agonísticas con la madre.
- Cuando ha habido una segunda hembra que ha parido (2 ocasiones), lo ha hecho junto a los otros adultos si las crías de la dominante no superaban la semana de edad y, por tanto, parece ser que ésta hembra aún no aceptaba la presencia de otros animales cerca de su nido. Cuando la diferencia temporal entre el primero y el segundo parto fue de 10 días, coincidió el parto de la segunda con que los adultos volvieron a dormir junto a la dominante (dejando a la segunda parturienta sola en un túnel), pero ignoramos si el traslado de túnel tenía como objetivo alejarse de la segunda parturienta o acercarse de nuevo a la dominante, o quizás ambos simultáneamente.

Se intuye un relevo jerárquico en la temporada 2001 cuando por primera vez la hembra dominante, Rossa, no gesta y sí lo hace Xiqui, la cual se comporta igual que lo hizo anteriormente Rossa en el momento de parir: no se mueve del lecho grupal de los últimos días, pero “hace desplazar” al resto del grupo al túnel contrario, probablemente para dar a luz en condiciones de tranquilidad y seguridad.

Estas observaciones dejan entrever la importancia de la jerarquía en la reproducción, incluso en aspectos del parto como el momento en que ocurre, la ubicación del nido y el grado de aislamiento del mismo. Las mayores ventajas las tendrá aquella hembra que sea la primera en parir (y, por tanto, que haya implantado antes sus blastocitos), ya que dispondrá de más espacio para poder aislarse respecto al resto del grupo y ofrecer, así, más seguridad y protección a sus crías.

El gran recubrimiento con material de nido revela los elevados requerimientos de termorregulación en los primeros estadios del crecimiento de las crías (Neal & Cheeseman, 1996). Las crías nacen muy pequeñas y poco desarrolladas, con un peso

aproximado al 1% del de la madre (Ofstedal & Gittleman, 1996). De hecho, el tejón aparece como el mustélido cuya camada presenta un menor porcentaje de peso respecto el de la madre (2,9%) en un estudio comparativo realizado por Gittleman (1986), lo cual reafirma la idea de que en las primeras semanas de vida sean necesarias condiciones óptimas para el correcto desarrollo de los neonatos. Aunque el material de nido (paja) lo tenían disponible durante todo el año para construirse sus camas, éstas nunca fueron tan voluminosas como los nidos de cría, lo cual sugiere una intencionalidad por mantener la temperatura y la protección de la camada.

Supervivencia de las crías y éxito reproductor

El tamaño medio de camada (1,87 al nacer) fue inferior al que muestran otros trabajos: 3,3 en Cataluña (Hernández & Rodríguez-Teijeiro, 1992), 2,52 en la región suiza de Broye (Do Linh San, 2003) o 2,94 en el sudoeste de Inglaterra (Neal & Cheeseman, 1996). Interpretamos este resultado por la avanzada edad de la hembra dominante, la cual el primer año del estudio parió 3 crías, pero a partir de entonces tan solo desarrolló un embrión por temporada, hasta que en 2001 ya no gestó. Aunque la capacidad de criar, e incluso de hacerlo antes que la subordinada, seguía vigente en esta hembra, es posible que en sus últimos años de vida su facultad reproductiva ya no estuviera al cien por cien. Recordemos que el mismo año en que ya no crió, murió, con una edad aproximada de 16 años. Esta edad parece tan sólo alcanzable en condiciones de cautividad, pues en libertad se ha visto que entre el 75-85 % no pasa de los 4-5 años, siendo muy raros los que llegan a los 10-12 años (Rogers *et al.*, 1997).

La jerarquía de las hembras asignada a partir de diversos parámetros físicos y comportamentales (ver Capítulo 2), ha coincidido con la jerarquía reproductora: Rossa fue quien tuvo un mayor éxito reproductor, seguida de Xiqui y, en último lugar, Calva, la cual no llegó a criar exitosamente ninguna cría propia.

En nuestro grupo hemos visto que en dos de las tres temporadas en que las condiciones de espacio han sido mejores, en el grupo se ha relajado la supresión reproductora pre- y post-parto y han criado con éxito dos hembras (las de mayor rango jerárquico). Además, en ambos años se ha producido cría comunal, con comportamientos de gran inversión

energética como la alolactancia y la adopción de crías (ver Capítulo 6). Woodrooffe (1995) también observa que se da más cooperación (en su caso a modo de guardería de las crías) cuando se ha producido menos supresión reproductora.

Todo parece indicar, por tanto, que la disponibilidad de espacio es un factor que influye en el éxito reproductor del grupo:

- Por un lado el espacio determina la densidad relativa de individuos en la instalación: la densidad afecta a la condición corporal de las hembras, ya que a mayor densidad, más probabilidad de interacciones entre los individuos, lo cual genera más estrés (Neal, 1977) que repercutiría, a su vez, en la condición corporal de las hembras. La condición corporal está relacionada con el éxito reproductor: cuanto mejor sea la condición corporal mayor será la probabilidad de criar con éxito (Woodroffe, 1995; Woodroffe & Macdonald, 1995b). El estrés y la consecuente disminución de la condición física de las hembras hacen que se incremente la probabilidad de sufrir fallos en la implantación de los blastocitos y/o durante la gestación, es decir, a sufrir mayor supresión reproductora pre-parto. La fecundidad del tejón en las poblaciones salvajes se considera densodependiente (Cresswell *et al.*, 1992), pues se vio que en las poblaciones con mayor densidad las hembras presentaban mayor inhibición de su reproducción, frente a las zonas con densidades más bajas, donde casi todas las hembras criaban (Ahnlund, 1980; Cresswell *et al.*, 1992).
- Por otro lado la disponibilidad de espacio es en sí misma un factor que influye también en el éxito reproductor, en la medida en que, cuanto más espacio disponible haya, más oportunidades tendrán las hembras subordinadas de mantenerse aisladas (especialmente de la hembra dominante) para parir y permanecer protegidas los primeros días de vida de las crías, lo cual hará incrementar la probabilidad de supervivencia de éstas. Una baja disponibilidad de espacio generará, por el contrario, competencia por este recurso limitante, que se traducirá en un incremento de la supresión reproductora post-parto (por la mayor probabilidad de muerte de los neonatos). En la misma línea de pensamiento, vemos que en otros estudios se sugiere que la existencia de tejonerías secundarias permite que hembras subordinadas críen exitosamente

(Cresswell *et al.*, 1992; Roper, 1992a,b; Rogers *et al.*, 2003), ya que les da la opción de aislarse durante el parto y los días de máxima vulnerabilidad de las crías, reduciendo de este modo el contacto con la hembra dominante.

Supresión reproductora

Se ha dado una gradación entre hembras en los tipos e intensidad de la supresión reproductora que han sufrido, que se corresponde con el rango social que poseen: a mayor rango social menor supresión reproductora y, cuando ésta se ha dado, ha ocurrido en estadios más avanzados del ciclo reproductor. Es decir, que las hembras subordinadas ven inhibida su reproducción con mayor frecuencia en estadios anteriores (como la implantación de los blastocitos o el desarrollo completo de los fetos) que cuando afecta a las de rango superior.

La observación directa de comportamientos inhibitorios de la reproducción fue muy limitada por diversas razones: a) algunos de estos comportamientos pueden ser muy sutiles y de difícil interpretación debido a que tampoco se conoce cómo se desencadenan algunos de ellos (como, por ejemplo, la interrupción de una gestación o la inhibición de la implantación de los blastocitos); b) otros comportamientos pueden ser más fáciles de interpretar pero difíciles de detectar por ser muy puntuales en el tiempo (como un infanticidio, por ejemplo), lo cual implica que la observación del mismo está sujeta a encontrarse en el lugar y momento indicados. En nuestro grupo ya vimos anteriormente que no se dio inhibición directa de la cópula, pues en ninguno de los acoplamientos observados se percibió intención de evitarlo por parte de las otras hembras. Pero sí que se registró en repetidas ocasiones un comportamiento de “vigilancia” que podría tener relación con la supresión de la reproducción de otras hembras. Todo el período en el que se observó esta “vigilancia” de Rossa sobre Xiqui (básicamente), en el tiempo coincide con: a) la época previa a la implantación (Octubre-Diciembre), b) la época de implantación (Enero) y c) la principal época de acoplamientos (Febrero-Mayo). El objetivo que perseguiría la hembra dominante sobre la hembra objeto de tal seguimiento, podría ser de dos tipos:

- indirecto: generarle poco a poco un estado de estrés que influya negativamente en su condición física y, por tanto, en su efectividad a la hora de reproducirse con éxito;
- directo: mantenerla distanciada del macho para evitar que copule con ella.

Como ya se vio en el apartado de “Supervivencia de las crías y éxito reproductor”, el tipo y la intensidad de la supresión reproductora estuvieron influenciados por factores ecológicos (como la disponibilidad de espacio) que a su vez determinaban factores demográficos (como la densidad relativa de animales). La densidad en el interior de la instalación estuvo inversamente correlacionada con la condición física de las hembras. Adquirir una buena condición física durante el otoño es importante para criar con éxito, ya que las reservas energéticas permitirán implantar antes los blastocitos y ayudarán a pasar la época de gestación y lactancia sin sufrir un excesivo desgaste físico (Woodroffe, 1995). El hecho de que la gestación y la lactancia se den en invierno hacen que la reproducción de esta especie sea particularmente costosa en términos energéticos (Woodroffe & Macdonald, 1995a), por lo que el papel de la condición corporal de las hembras toma aún mayor relevancia.

El estudio de los mecanismos que inhiben la reproducción de las hembras en tejones es muy complejo, pues pueden darse en muy distintos momentos del ciclo, y desencadenarse por procesos hormonales de difícil estudio. Con nuestros datos hemos modestamente contribuido a entender mejor la relación entre algunos factores ecológicos/demográficos y el grado y tipo de supresión reproductora que provocan. Así pues, tal y como Woodroffe & Macdonald (1995b) exponen, creemos que la supresión reproductora entre hembras es un mecanismo de regulación de la población, que actúa a través de la regulación del tamaño de grupo, en respuesta a situaciones en que los recursos son limitantes (p.e. alimento, lugares de cría). No creemos, por lo tanto, que la supresión reproductora sea un mecanismo para que las hembras dominantes consigan ayudantes, ya que en nuestro grupo precisamente se dio cría comunal en los años de menor supresión reproductora (la ocurrencia de episodios de cría cooperativa se analiza en el Capítulo 6).

CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LAS CRÍAS

INTRODUCCIÓN

Los tejones dan a luz en invierno a unas crías muy pequeñas, con un peso que representa sobre un 1% del peso de la madre (Ofstedal & Gittleman, 1996), ciegas y desprovistas de pelo (Neal & Cheeseman, 1996). Durante las primeras 12 semanas los neonatos dependen de la leche materna, que empiezan más adelante a alternar con el alimento sólido hasta destetarse totalmente (Neal & Cheeseman, 1996). La cantidad y calidad de leche producida por la hembra lactante está relacionada con la condición corporal de la misma, que a su vez está influida por factores ecológicos y demográficos del entorno, como la disponibilidad de alimento o la densidad poblacional, respectivamente.

Como en nuestro grupo reproductor sucedieron casos de adopciones, hemos estudiado cómo ha podido influir en el crecimiento de las crías dicho fenómeno. A su vez hemos comparado el tamaño de las crías según el sexo, la madre natural y las condiciones de densidad para poder entender cuáles son los factores de mayor incidencia en el crecimiento de las mismas. Se describen también episodios del desarrollo locomotriz y comportamental, de las pautas de juego y observaciones sobre maduración sexual de los jóvenes. Esta información, aunque no es exhaustiva, destaca por la dificultad que supone el estudiarlo en las poblaciones silvestres sobre individuos concretos a lo largo del período de crecimiento.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para controlar las variables de crecimiento de las crías nacidas en el grupo cautivo (descritas en el Capítulo 1), se extraían del interior de los túneles aproximadamente una vez por semana hasta los tres meses de edad. En un primer momento se quiso hacer cada 3 días, pero era tal la situación de estrés que se generaba entre las hembras ante la captura de sus crías, que decidimos separar más en el tiempo la toma consecutiva de

medidas, además de procurar hacerlo cuando las hembras estuvieran alejadas del nido (aunque los gritos de las crías al cogerlas las alertaban inmediatamente). A partir de los tres meses se pesaron puntualmente cuando los animales eran capturados durante las fases preparatorias de la suelta al medio natural (ver Capítulo 8).

Se tomaron las medidas de peso (gr) y longitud corporal (cm), esta última medida desde la punta del hocico hasta la base de la cola. Se utilizaron pesolas de 300 gr, 1 kg, 5 kg o 20 kg, en función de la edad, (con una precisión de ± 10 , 20, 100 y 200 gr, respectivamente) y la regla o cinta métrica (con precisión de ± 1 mm). En función del nerviosismo de las hembras tomábamos una o las dos medidas. La primera en ser tomada era el peso y, si la situación lo permitía, se procedía a tomar la longitud corporal.

Se compararon los pesos que tenían las crías a la edad de 1 (n=11), 2 (n=11), 3 (n=10), 8 (n=10), 12 (n=6) y 21 (n=5) meses, según el sexo (macho/hembra), la madre natural (Rossa/Xiqui), si habían sido adoptadas (sí/no) y la densidad del grupo cautivo (alta/baja). Como se observa, en las edades de 12 y 21 meses tan sólo se obtuvieron los pesos de algunas de ellas (6 y 5 crías, respectivamente), ya que el resto de crías ya habían sido liberadas con anterioridad (ver Capítulo 8). Las comparaciones se realizaron con el test de la U de Mann-Witney. Tan sólo se han podido comparar estadísticamente estas variables dicotómicas, pues el valor muestral era demasiado bajo como para llevar a cabo comparaciones en variables con más de dos categorías, como por ejemplo, la madre funcional (Rossa/Xiqui/Calva), o el año (1997/1998/1999/2000/2001). En el caso de la madre funcional sí se representan, sin embargo, los valores gráficamente para permitir un examen visual de los resultados. Los valores promedios se expresan en el texto con la desviación estándar, entre paréntesis).

RESULTADOS

Desarrollo corporal y tasas de crecimiento

Peso

La única cría de teji3n pesada con un d3a de vida pes3 104 gr. El promedio de peso con una semana de edad fue de 153,1 gr ($\pm 6,4$, $n=10$). No hubo diferencias significativas entre los pesos de las cr3as a la semana de nacer en funci3n del sexo, ni de la madre natural (Rossa o Xiqui).

En la tabla 1 aparecen los valores descriptivos de los pesos obtenidos para los meses en que se pudo obtener mayor informaci3n. Se representa gr3ficamente los promedios y desviaciones de los pesos quincenales (figura 1) y las curvas de crecimiento de cada cr3a, ajustando los valores obtenidos a una funci3n polin3mica (figura 2).

	N	Media	SD	SE	M3nimo	M3ximo
Mes 1	11	578,5	112,9	34	350	718
Mes 2	11	1435	485,7	146,5	600	2100
Mes 3	10	2534,5	1102	348,5	810	4000
Mes 8	10	7465	1988,4	628,8	4200	10600
Mes 12	6	7366,7	1291	527,1	5300	8800
Mes 21	5	9264	1015,74	454,25	7700	10500

Tabla 1. Descripci3n de los pesos de las cr3as nacidas en cautividad, expresados en gramos, en los meses 1, 2, 3, 8, 12 y 21.

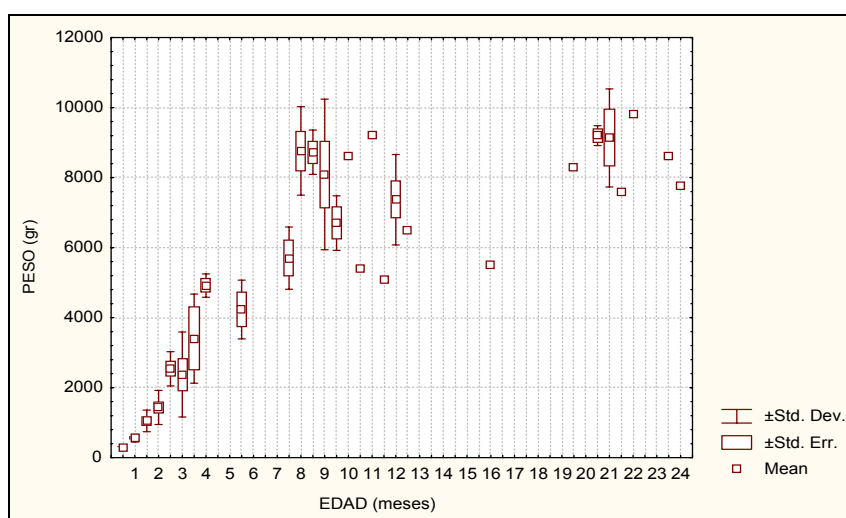


Figura 1. Pesos medios quincenales de las cr3as ($\pm DE, \pm EE$).

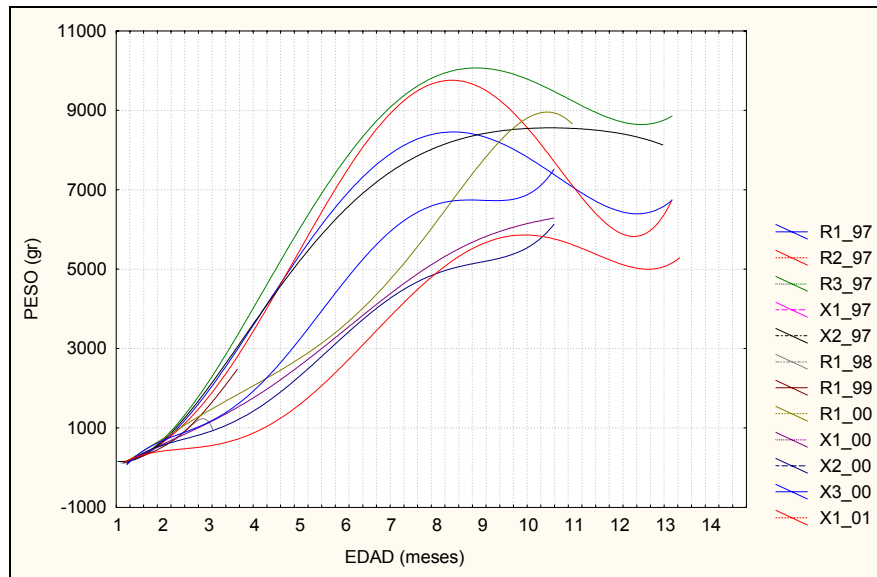


Figura 2. Curvas de crecimiento de cada cría.

De todas las comparaciones realizadas entre los pesos de las crías para los meses 1, 2, 3, 8, 12 y 21, en función del sexo, de la madre natural, de las condiciones de densidad existentes y de si eran adoptadas o no, tan sólo una de ellas presentó diferencias significativas. A la edad de 8 meses, las crías de Rossa (n=5) pesaron más que las de Xiqui (n=5) ($U= 4$ $Z=1,98$ $p=0,047$ $n=10$), ver figura 4. Esta tendencia se mantuvo durante todo el período de crecimiento, pero la diferencia queda minimizada en el segundo año de vida (ver figura 3b).

Algo similar sucede entre las crías adoptadas y no adoptadas (figura 3c): aunque las diferencias no fueron significativas en ningún caso, se observa que durante el primer año las crías que han crecido con su madre natural pesaban más que las adoptadas, pero cuando llegan a subadultos estas diferencias son mínimas.

Las diferencias entre sexos (figura 3a) han sido más pronunciadas a partir del año de vida, resultando en unos machos subadultos más pesados que las hembras. Con 12 meses los machos pesaron en promedio 8,40 kg ($\pm 0,57$), lo cual representa un 23 % más del peso medio de las hembras a esa edad, 6,85 kg ($\pm 1,27$). En noviembre de su segundo año, a los 21 meses de edad, la diferencia se redujo al 15 %: las hembras pesaron entonces 8,72 kg ($\pm 0,89$) frente a los 10,08 kg ($\pm 0,60$) de los machos.

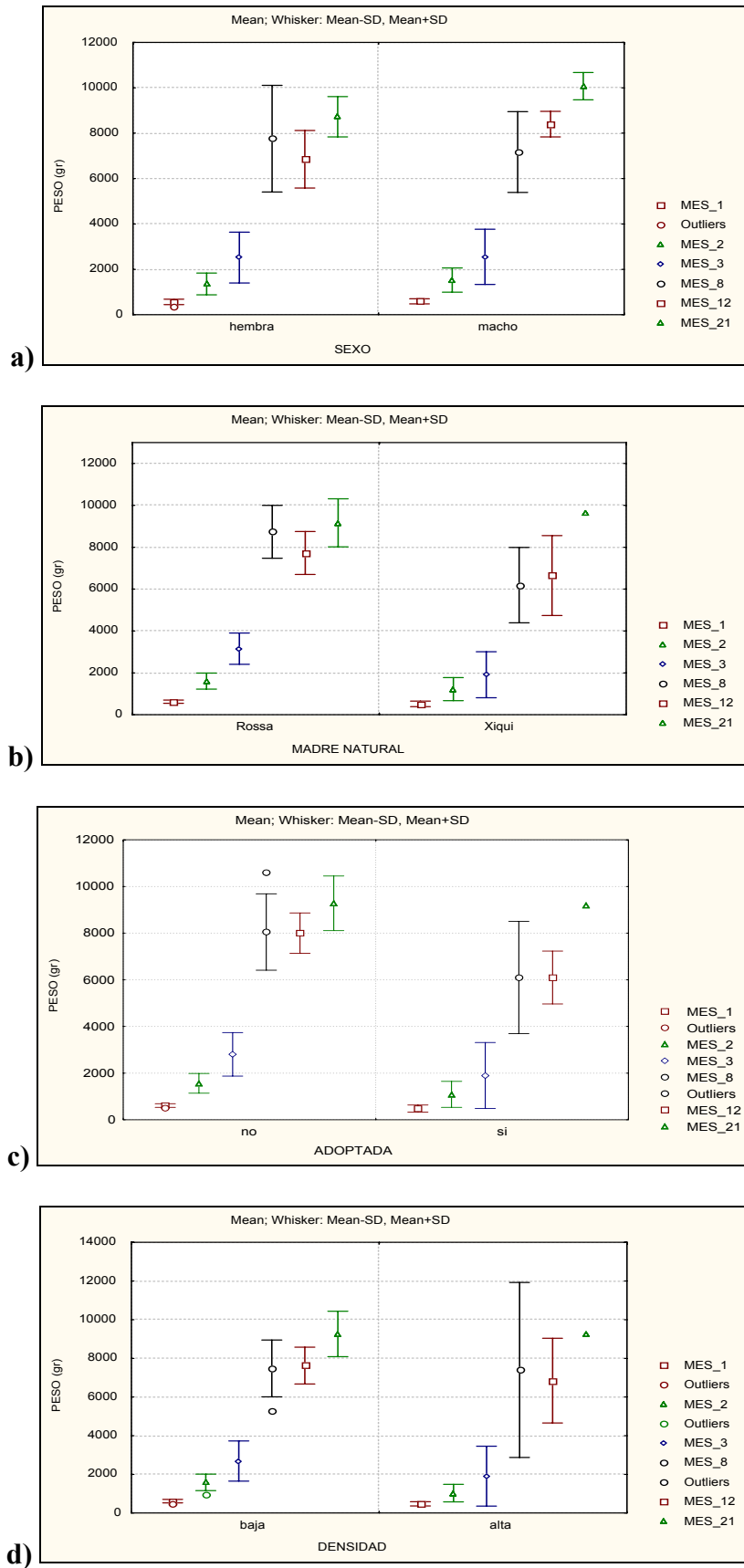


Figura 3. Valores promedios ($\pm DE$) del peso de las crías en los meses 1, 2, 3, 8, 12 y 21 en función de: a) sexo, b) madre natural, c) adopción y d) densidad de individuos.

La densidad, por el contrario, parece que tuvo más efecto en los primeros meses de vida de las crías, ya que es en las tres primeras comparaciones (meses 1, 2 y 3) cuando se aprecian diferencias (aunque ligeras, no significativas: $p > 0,076$) en el peso (figura 3d): las que se criaron en condiciones de densidad alta pesaron menos en los primeros meses que las que lo hicieron en condiciones de menor densidad.

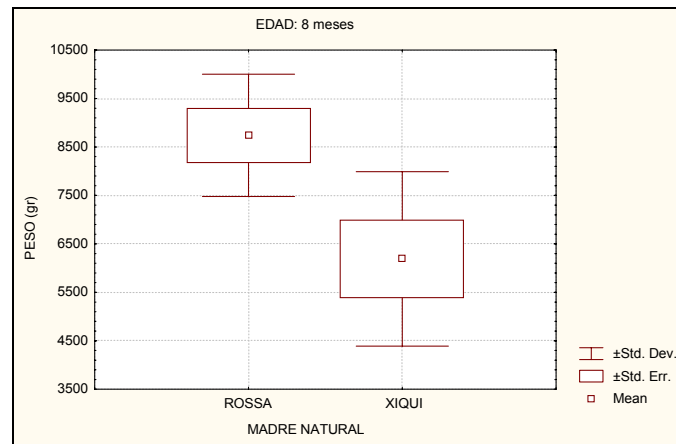


Figura 4. Pesos medios de las crías de cada madre natural (Rossa y Xiqui) a los 8 meses de edad ($\pm DE, \pm EE$).

A pesar de que no fue posible comparar estadísticamente el crecimiento de las crías en función a la madre funcional que tuvieron (Rossa, Xiqui y Calva) por el bajo valor muestral, en la figura 5 se muestran gráficamente los valores promedios y las desviaciones estándar.

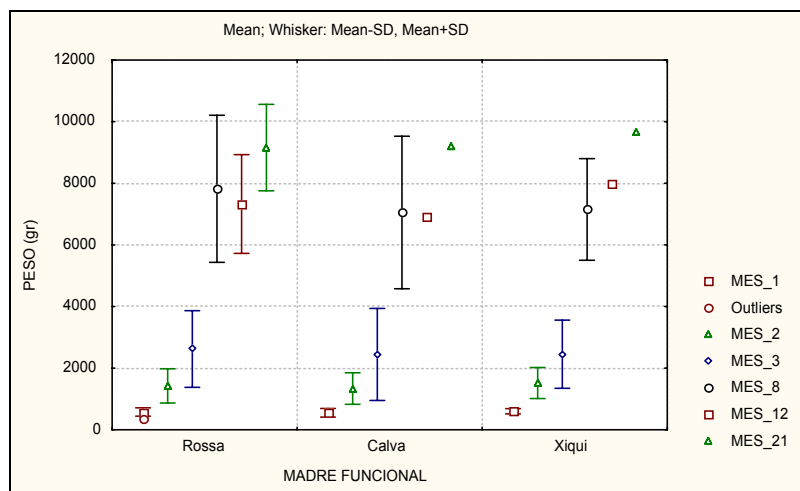


Figura 5. Valores promedios ($\pm DE$) del peso de las crías en los meses 1, 2, 3, 8, 12 y 21 para cada madre funcional.

Tasa de crecimiento ponderal

Las tasas de crecimiento respecto al peso se calcularon para los 3 primeros meses de vida y tuvieron valores promedios de 18,1 ($\pm 4,2$), 27,5 ($\pm 11,5$) y 38,6 ($\pm 23,5$) gramos/día para el primer, segundo y tercer mes, respectivamente (ver figura 6).

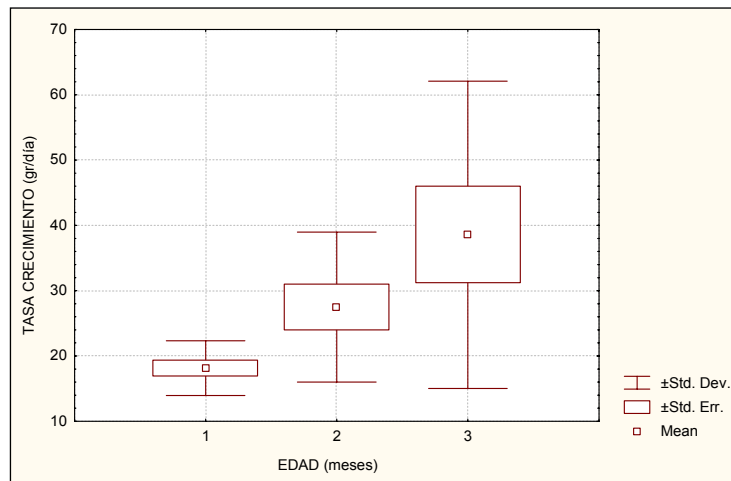


Figura 6. Tasas de crecimiento promedio en los meses 1, 2 y 3 ($\pm DE, \pm EE$).

Las tasas de crecimiento en función de la madre natural presentaron diferencias significativas en el segundo mes, aunque también se observaron diferencias importantes en el tercer mes, pero apenas en el primero (figura 7b). En el segundo mes crecieron significativamente más rápido las crías nacidas de Rossa que las de Xiqui ($U=4$ $Z=2$ $p=0,045$ $n=11$). El resto de comparaciones (entre sexos, ser o no adoptado y densidad) no originaron diferencias significativas ($p>0,153$). Pero las tendencias, como en el caso del peso, son que durante los tres primeros meses de vida las crías adoptadas crecen más lentamente (figura 7c), tal y como sucede cuando la densidad de individuos es más elevada (figura 7d). Entre sexos, sin embargo, apenas hubo diferencias (p valores de 0,584, 0,855 y 0,917 para el 1er, 2º y 3er mes, respectivamente; figura 7a).

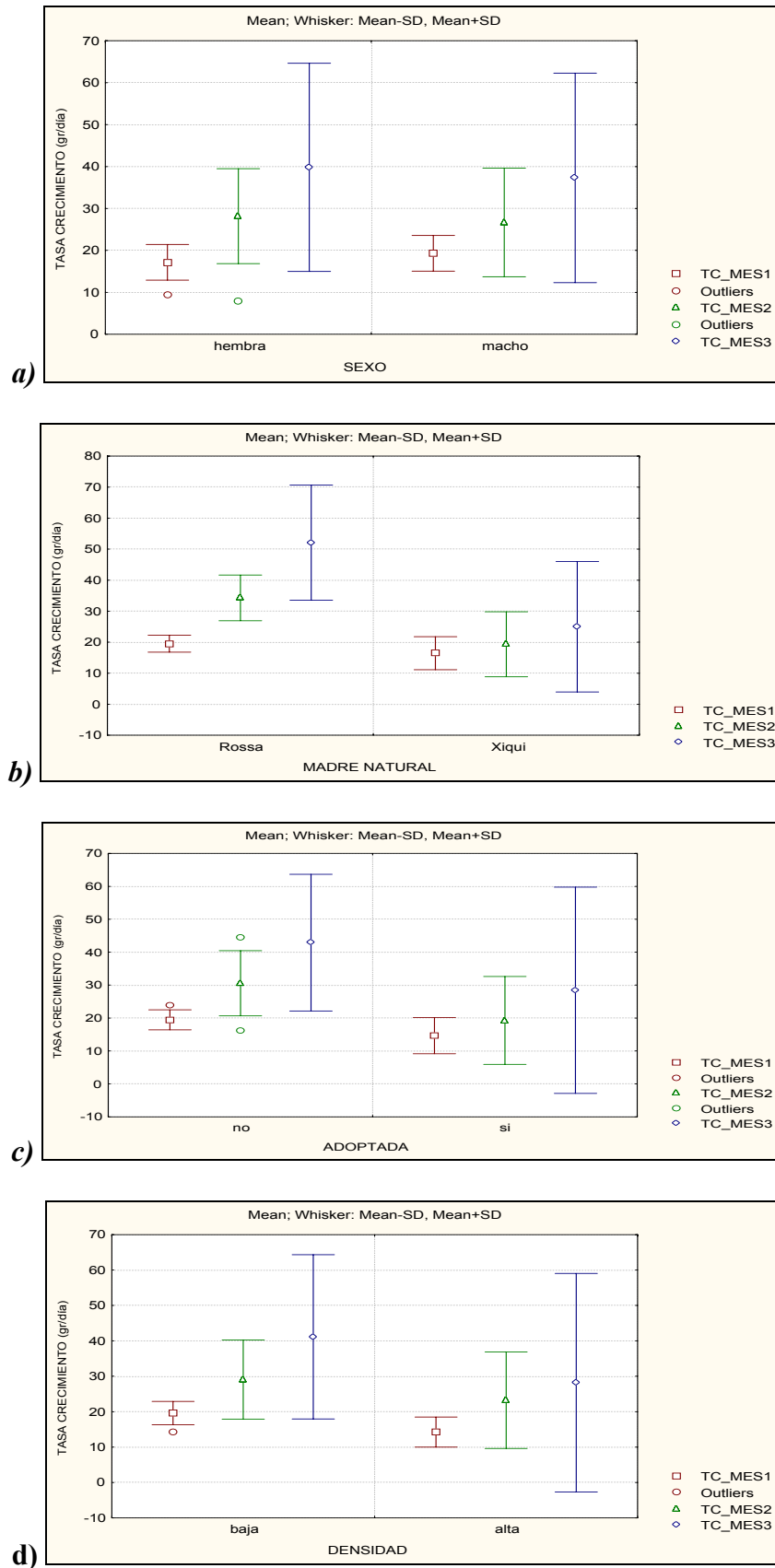


Figura 7. Valores promedios ($\pm DE$) de la tasa de crecimiento ponderal de las crías en los meses 1, 2, 3, 8, 12 y 21 en función de: a) sexo, b) madre natural, c) adopción y d) densidad de individuos.

Hubo un parámetro que varió entre temporadas reproductoras y que pudo haber afectado directamente al crecimiento de las crías: la condición física de las madres (relacionada, como se ha visto en el Capítulo 4, con la densidad relativa). Si la condición corporal durante el otoño previo a la gestación ya hemos visto en el Capítulo 4 que condicionaba el éxito reproductor (respecto al número de fetos, nacimientos y crías destetadas), consideramos que la condición corporal durante el invierno en el que paren afectará más directamente sobre el crecimiento de las crías. Aunque, como era esperable, la condición corporal de las hembras en otoño y la de invierno están altamente correlacionadas (correlación de Spearman, $r_s=0,894$ $p=0,000007$ $n=15$), consideramos más conveniente comparar el peso de las crías con el valor de invierno, es decir, el más cercano a la fecha de parto y lactancia. Los resultados de las correlaciones entre la condición corporal de las madres con el peso y las tasas de crecimiento ponderal de sus crías se muestran en las tablas 2 y 3, respectivamente. Hemos calculado la relación existente tanto con la condición física de la madre natural, como de la madre funcional.

	CC Inv Madre Natural-Peso Cría			CC Inv Madre Func.-Peso Cría		
	r_s	p	N	r_s	p	N
Mes 1	0,59	0,0547	11	0,47	0,144	11
Mes2	0,90	0,00016*	11	0,86	0,0007*	11
Mes 3	0,93	0,00012*	10	0,87	0,0010*	10
Mes 8	0,80	0,0053*	10	0,75	0,0125*	10
Mes 12	0,27	0,6	6	0,38	0,461	6
Mes 21	-0,22	0,718	5	0,10	0,869	5

Tabla 3. Correlaciones entre la condición corporal de las madres (natural y funcional) en invierno y el peso de las crías en diferentes meses durante el desarrollo. * simboliza la significación.

Los resultados en general indican que existe una fuerte correlación en los primeros meses de vida entre el peso de la cría y la condición corporal de la madre (tanto natural como funcional), aunque ésta es mayor con la de la madre natural. Los valores de las correlaciones son significativos para el 2º, 3º y 8º mes, pero no para el 1º (marginamente significativo). Los pesos en los meses 12 y 21 no guardan relación con la condición física de la madre.

Altamente significativas también fueron las correlaciones entre las tasas de crecimiento de las crías en su 2º y 3º mes de vida con la condición corporal de la madre, tanto con la natural como con la funcional, aunque de nuevo ligeramente superior con la de la madre

natural. Las tasas de crecimiento del primer mes se correlacionaron más débilmente que en el 2º y 3er mes, aunque, en el caso de la condición corporal de la madre natural, de manera significativa (ver tabla 4).

	CC Inv Madre Natural-TC Cría			CC Inv Madre Func.-TC Cría		
	r_s	p	N	r_s	p	N
Mes 1	0,611	0,0457*	11	0,493	0,123	11
Mes 2	0,956	0,000004*	11	0,913	0,000087*	11
Mes 3	0,926	0,00012*	10	0,841	0,00227*	10

Tabla 4. Correlaciones entre la condición corporal de las madres (natural y funcional) en invierno y la tasa de crecimiento ponderal de las crías en diferentes meses durante el desarrollo. Con * se simbolizan la significación.

Longitud corporal

En la tabla 4 se muestran los valores promedios de la longitud corporal de las crías a la edad de 3, 8 y 21 meses. La figura 8 muestra gráficamente los valores de longitud corporal a lo largo de los meses en que fueron medidas durante el período de crecimiento.

	N	Media	SD	SE	Mínimo	Máximo
Mes 3	3	42,7	1,68	0,97	40,8	44
Mes 8	10	63,98	4,01	1,27	55,5	68,2
Mes 21	4	68,25	1,04	0,52	67	69,5

Tabla 4. Valores descriptivos de las longitudes corporales de las crías nacidas en cautividad (cm).

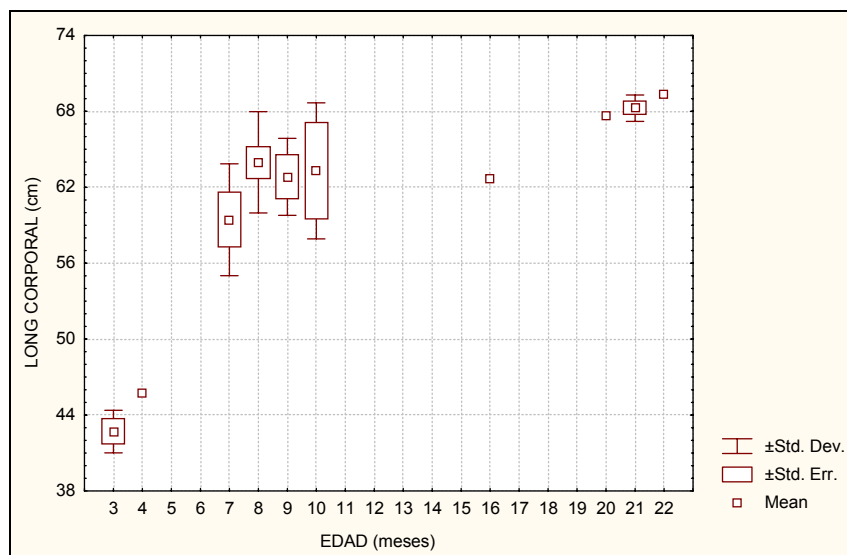


Figura 8. Longitud corporal de las crías promedio ($\pm DE$, $\pm EE$) a lo largo del período de crecimiento.

Al comparar las medidas obtenidas de 4 de las crías a los 8 y los 21 meses pudimos ver que la longitud corporal a los 8 meses era ya casi el valor que presentaba esta medida a los 21 meses, tan sólo un 1,4% por debajo de éste ($DE=1,5$, $n=4$, rango: 0,15-3,45%). A esta edad la longitud corporal únicamente mostró diferencias significativas entre las crías de una u otra madre natural ($U=2$ $Z=2,19$ $p=0,028$ $n=10$), pero no en función del sexo, ni de la densidad, ni de si habían sido o no adoptadas. Con 8 meses de edad, las crías de Rossa fueron en promedio un 8,7 % mayores que las de Xiqui ($66,64 \pm 1,7$ cm, $n=5$ y $61,31 \pm 3,9$ cm, $n=5$, respectivamente, ver figura 9a).

Al correlacionar la longitud corporal de las crías a los 8 meses con la longitud y la condición corporal de sus madres naturales, se obtuvieron valores significativos de $r_s=0,731$ ($p=0,0163$, $n=10$) y $r_s=0,777$ ($p=0,008$, $n=10$), respectivamente. La longitud de las crías a los 8 meses no guardó relación con la longitud de la madre funcional ($r_s=0,132$, $p=0,717$, $n=10$) pero sí con su condición corporal ($r_s=0,640$, $p=0,0461$, $n=10$).

En cuanto a sexos no hubo apenas diferencias: las hembras presentaron una longitud un 1,1 % mayor que los machos: las hembras midieron 64,32 cm ($\pm 5,21$, $n=5$) y los machos 63,63 cm ($\pm 2,95$, $n=5$) (figura 9b). Respecto al efecto de la adopción, las crías no adoptadas fueron un 7 % más largas que las adoptadas, pero tales diferencias no

fueron significativas. Las adoptadas midieron 60,98 cm ($\pm 6,32$, n=3), mientras que las que crecieron con su madre biológica midieron 65,26 cm ($\pm 2,09$, n=7) (figura 9c). En referencia a la densidad de animales en la instalación, aquellas crías que pasaron sus primeros meses de vida en condiciones de baja densidad fueron un 3,2 % mayores que lo hicieron con una densidad mayor. Midieron 62,57 cm ($\pm 6,47$, n=2) y 64,58 cm ($\pm 2,96$, n=8) las de condiciones de alta y baja densidad, respectivamente (figura 9d).

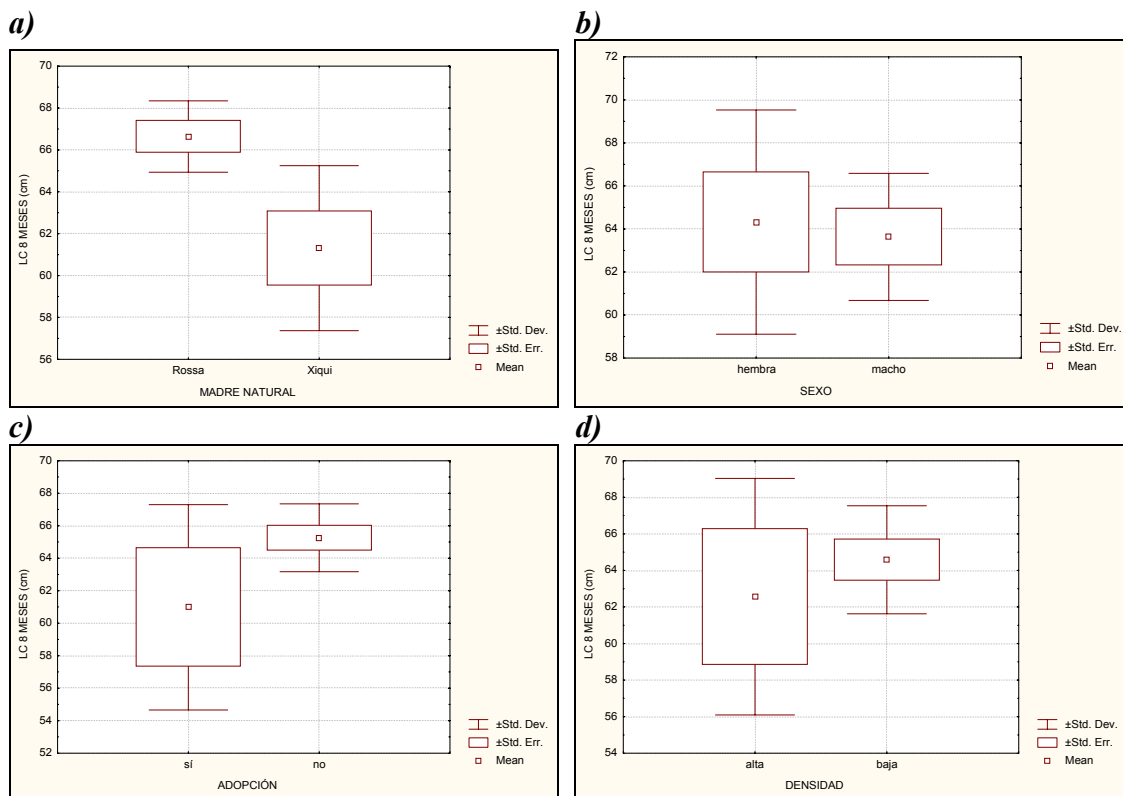


Figura 9. Comparaciones de la longitud corporal de las crías a los 8 meses de edad en función de: a) la madre natural, b) el sexo, c) la adopción y d) la densidad.

Otras observaciones del desarrollo físico

- Las crías nacían desprovistas de pelo, pero a los pocos días quedaban cubiertas por una capa de cortos pelitos blancuecinos, que le daba un aspecto aterciopelado.
- La línea facial se intuía desde el primer día de vida, aunque a medida que crecía el pelaje, se iban definiendo e intensificando su color.

- Entre la 5ª y 6ª semana empezaban a abrir los ojos, aunque no estaban totalmente abiertos hasta entre 7 y 10 días más tarde.

Desarrollo locomotriz y comportamental

Se describen a continuación aquellas observaciones que aportan información sobre el desarrollo locomotriz de las crías, por orden de aparición:

- Sobre la 6ª semana, las crías empiezan a desplazarse por sí mismas por los alrededores del nido, aunque aún con dificultades, tambaleándose ligeramente.

- Entre la 7ª y 8ª semana, las madres, durante el período de actividad (nocturno), sacan a las crías al exterior llevándolas en la boca, como para ofrecerles un primer contacto con el medio, fuera de los túneles de la tejonera.

“26/03/97: Rossa sale al patio con una cría en la boca y la deja momentáneamente en el suelo. Vuelve a entrar con la cría en la boca, sale, entra, sale, entra. A los 5 minutos vuelve a salir pero ahora sola.”

“07/04/97: Rossa coge con la boca una de sus crías y se la lleva fuera, la vuelve a entrar. Dos minutos después la vuelve a sacar, muy cerca de la entrada, pero sin dejarla ir de la boca la vuelve a meter.”

“Xiqui sale con su cría en la boca y la lleva sujeta mientras ella se desplaza por el patio.”

- Durante la 9ª semana empiezan a manipular el material de nido, acumulándolo con las patas anteriores y cabeza y desplazándose con él de espaldas, hacia el lecho.

- Progresivamente se observa, en la 9ª y 10ª semanas, cómo las crías amplían su radio de movimiento en el interior de los túneles, y se acercan cada vez más al límite entre el túnel interior y el exterior, primero, para poco a poco irse adentrando en el túnel exterior. En ocasiones las crías se aventuran demasiado acercándose a la salida del túnel y la madre las coge con la boca y las devuelve al interior.

“14/04/97: Las crías RH2-97 y RM3-97 juegan en el límite del túnel interior y exterior, mientras Rossa está tumbada en el fondo. Cada día juegan más cerca del exterior.”

“27/04/99: RH1-99 sentada junto a Rossa en el túnel exterior. Rossa la coge con la boca y caminando de espaldas la entra al túnel y la deja en el primer tramo. Ella sale al túnel exterior y la cría la sigue. Rossa vuelve a cogerla y ahora la lleva hasta el nido, en el fondo del túnel. Remueve la paja y deja allí a la cría. Rossa sale. Dos minutos después la cría sale del nido y va hacia el túnel exterior, pero vuelve al nido ella sola, remueve la paja y se acurruca. Unos minutos más tarde Rossa aparece, se para a medio metro del nido y huele y “mira” a la cría, sin acercarse más (¿quizás para evitar despertarla?). Rossa se va mientras la cría duerme.”

- En la 11ª ó 12ª semana las crías hacen su primera salida al exterior por su propio pie, aunque en estas primeras salidas la madre se mantiene al lado e incluso las coge con la boca de vez en cuando.

“23/04/97: Rossa está con RH1-97 y RM3-97 en el patio: camina a su lado y las marca constantemente. De pronto coge a una de ellas con la boca y la deja unos pasos más allá, o bien la desplaza hasta el otro extremo del patio... Luego entra al túnel con una de las crías en la boca, pero vuelve a salir al momento.”

“08/05/99: primera salida observada de RH1-99: sale al patio pero enseguida entra al túnel de nuevo. Sale otra vez y corre hacia el otro patio y entra en el túnel. Rossa se levanta y la sigue dentro. Cuando la cría vuelve a salir, Rossa sale tras ella.”

- Sobre la semana 12 se les ve rascar con las manos y manipular con el morro la paja de dentro del túnel (unas semanas más tardes ya lo harán en el arenal del patio, ver más abajo).

- También hacia la semana 12 observamos los primeros marcajes urogenitales hacia otros individuos y unas semanas más tarde (sobre la 16), los primeros marcajes a objetos y lugares en el patio.

- A partir de la 13ª semana las crías se desplazan con mayor seguridad por los patios, aunque cerca de la madre. Durante estas primeras semanas la madre se desplaza junto a las crías emitiendo a menudo una vocalización como de “contacto” o “localización” hacia las crías, que recuerda al sonido de gárgaras.

“19/05/99: La cría sale al patio y tras ella Rossa, que emite sonidos guturales hacia la cría. La cría entra al túnel, Rossa la sigue y se sienta junto a ella. Poco

después la cría sale y Rossa detrás. Mientras la cría camina por el patio oliéndolo todo, Rossa la sigue de cerca emitiendo esta vocalización como de contacto. Se marcan a menudo una a la otra.”

- Entre las semanas 16 y 17 se observó ya el comportamiento de excavación: a veces cuando un adulto ampliaba alguna de las letrinas del arenal, las crías se unían a él y le ayudaban en la extracción de arena.

“16/06/99: la cría juega a morder a Rossa y subirse sobre ella, mientras ésta excava en el arenal. Rossa al principio no se inmuta, pero finalmente coge a la cría con la boca y la tumba en el suelo (ésta grita). Se levanta y se pone a excavar junto a Rossa.”

Juego

Aunque la evolución de las pautas de juego está asociada al desarrollo locomotriz (ver apartado anterior), en este apartado describiremos en concreto los diferentes tipos de juego observados en cada categoría de edad.

- Sobre la 8ª semana, antes de las primeras salidas al exterior por sí mismas, las crías ya jugaban en el interior de la tejonera. Básicamente, cuando estaban tumbadas en el nido se mordían la cabeza y las patas, o se estiran de la piel con la boca. Pero a veces era tan amistoso y suave el juego que en ocasiones el “atacado” seguía durmiendo sin inmutarse. Cuando el juego era más dinámico, se paraban frente a frente con el pelo erizado y retozaban uno sobre el otro mordiéndose los costados y cuellos y empujándose con las patas. En ocasiones corrían por la tejonera y se aventuraban a entrar en el túnel exterior, donde olfateaban detenidamente el espacio.

- A esta edad también se observó cómo empezaban a oler y manipular con las manos y el hocico todo aquello que encontraban, como restos de comida de los adultos. En el caso de la comida incluso la mordían, aunque no llegaban a masticarla ni ingerirla.

- A medida que pasaban los días las crías intensificaban sus movimientos, ganaban coordinación, fuerza y velocidad. Ya en el exterior, a partir de la semana 16 jugaban

entre ellas a perseguirse corriendo, botando alrededor del otro o saltando sobre él, se mordían los cuellos mientras rodaban por el suelo hechos una “pelota”, se estiraban de las colas... Uno inmovilizaba al otro sujetándolo por el cuello, pero luego lo dejaba ir para empezar un nuevo ataque.

- Las crías también jugaron con los adultos, sobretodo aquellas crías únicas que no tuvieron otros compañeros de juego. Habitualmente jugaban con la madre, aunque a medida que crecían ampliaban su abanico e interaccionaban con todos los individuos que en aquel momento estaban cerca. El juego con los adultos se dio tanto en los túneles como en el exterior. En la tejonera, cuando están tumbados reposando, la cría les mordía las orejas, les lamía la cara, se les subía encima, etc., no provocando normalmente reacción alguna en ellos, que seguían durmiendo. Pero el juego más activo se daba en el patio: la cría saltaba sobre el adulto para subírsele encima, le mordía el cuello, le estiraba de la cola... El adulto tampoco solía responder activamente, sino más bien se mostraba impasible. En alguna ocasión, sin embargo, sí se detectó algún gruñido o gesto agresivo por parte del adulto hacia la cría que intentaba jugar con él.

“15/06/99: la cría en el patio, salta dando unos botes increíbles. Cuando ve a Rossa cerca, galopa hacia ella e intenta subírsele. Pasa el Mascle cerca y se le cuelga de la oreja, mordiéndosela. El macho acelera el paso como para deshacerse de ella. Vuelve a cruzarse con Rossa y se le tira a morder el cuello, las orejas... se le sube al dorso pero resbala y cae. Al pasar cerca el macho se le tira a las patas.”

- Sobre la misma época se observaba también gran curiosidad por explorar y jugar con todos los elementos que encontraban, como la vegetación que cubría el enrejado y que entraba a través de él (p.e. olían las plantas, las mordían y tiraban de ellas) o un moscardón que pasara por allí, al cual perseguían para capturarlo.

- En las peleas jugando que realizaban a las 17 semanas podían observarse matices nuevos como por ejemplo que en ocasiones uno de ellos montaba y agarraba al contrincante en posición de cópula, mientras le mordía el cuello y lo zarandeaba.

- Alternando con las persecuciones y revolcones, a veces se veía correr a dos crías en paralelo, contactando los hocicos. Este comportamiento también se observó en alguna

ocasión entre una cría y su madre, desplazándose muy juntos, en paralelo, y contactando las caras.

- Hacia la semana 21 las crías también jugaban a subirse por el enrejado metálico hasta alcanzar el techo. A veces se perseguían dos individuos trepando por la pared. En otras ocasiones, una de las crías tiraba de la cola de la que estaba escalando.

- Cuando tenían 7 meses observé un nuevo comportamiento de juego: una cría se colocaba sobre la boca del túnel y con la boca abierta intimidaba a la que estaba debajo.

De las crías que estuvieron en cautividad dos años, pudimos obtener más registros sobre la evolución del juego:

- Uno de los subadultos, XM2-97, a los 11 meses realizó un nuevo juego que hasta el momento no había realizado: dar volteretas. Consistía en acercarse a una pared y cuando ya estaba casi tocándola se dejaba caer hacia atrás, rodando sobre el dorso por el suelo hasta dar la vuelta completa. Este nuevo comportamiento tan sólo lo realizaba este macho, y con mucha frecuencia, hasta que 8 meses después observé a una hembra, con 19 meses, también realizarlo.

- A los 15 meses jugaban todavía a pelearse, pero ahora con mucho más vigor. Cuando el vencedor inmovilizaba al oponente colocándose sobre él, tumbado boca arriba en el suelo, solía marcarlo intensamente con la glándula subcaudal e inmediatamente salir corriendo para iniciar una nueva persecución y “combate”.

El papel de los adultos, y más concretamente de las madres, en el juego de las crías no se limitó a ser uno de los objetos de juego de éstas, como se ha descrito anteriormente. También se mostraron como intermediarias en algunas de las peleas que entre las crías realizaban jugando.

“09/06/97: RH1-97, RH2-97 y RM3-97 se muerden las colas, los cuellos... Rossa de vez en cuando se interpone entre ellas, luego permanece cerca.”

“11/06/97: RH1-97 y RM3-97 se persiguen, se muerden las cabezas mutuamente, se meten en el túnel peleándose, salen y rápidamente RM3-97 se coloca sobre RH1-97, dominándola, mordiéndole el cuello. Vuelven a meterse en el túnel y se les oye pelear dentro. Sale Rossa arrastrando a RM3-97 por delante, pero éste vuelve a entrar corriendo. Rossa y RM3-97 vuelven a salir. Ahora él salta sobre el dorso de su madre, eriza el pelo y bota hacia la boca del túnel donde ha dejado a su contrincante en el juego. Rossa vuelve a entrar: sale de nuevo y tras ella sale RM3-97, avanzando de espaldas. Corre junto a Rossa, se paran a olisquear...”

Madurez sexual

De los 5 machos que nacieron y sobrevivieron, tan sólo uno de ellos (XM2-97) empezaba a tener los testículos escrotales a los 8 meses de edad. Los dos que se manipularon con 21 meses (XM2-97 y RM3-97) sí tenían los testículos descendidos, escrotales, en el mes de Noviembre de su segundo año de vida.

En referencia a las hembras, de las 4 hembras que pasaron más de un año en cautividad, ninguna de ellas quedó embarazada en su primer año. Únicamente una de las nacidas en cautividad ha permanecido más de 22 meses en la instalación (XH2-01) y es de la que podemos aportar más información sobre la madurez sexual: gestó por primera vez en su tercer año 3 fetos (aunque luego no se le observaron las crías). También ha gestado en su cuarto año, en este caso con dos fetos, pero de nuevo las crías no han sobrevivido.

DISCUSIÓN

Desarrollo corporal y tasas de crecimiento

El peso de los neonatos en nuestro grupo de estudio estuvo dentro del rango descrito en bibliografía de 75-132 gr en las islas Británicas (Neal & Cheeseman, 1996). A la semana de edad las crías tuvieron un peso promedio de 153,1 gr, sin mostrar diferencias entre sexos, ni en función de quién fue la madre natural. De hecho, las diferencias entre sexos aparecieron a partir del año de vida, a pesar de no ser significativas (debido el

bajo valor muestral, probablemente): los machos pesaban un 23 % más que las hembras a los 12 meses de edad, y con 21 meses la diferencia se había reducido al 15 %. Esta diferencia de peso es consistente con la observada en algunas poblaciones silvestres: en diversas poblaciones británicas los machos fueron entre 9-15 % más pesados que las hembras (Neal & Cheeseman, 1996). Sin embargo, en una muestra de 44 individuos atropellados de Catalunya no se registraron apenas diferencias entre sexos (los machos apenas tuvieron un 3 % más de peso que las hembras) (Corral, 2003), en consonancia con el escaso dimorfismo sexual que Revilla (1998) encuentra en la población de Doñana, donde los machos pesan un 6,5% más que las hembras.

Las crías nacidas de Rossa fueron más pesadas durante el primer año de vida que las de Xiqui, aunque las diferencias fueron significativas tan sólo en el 8º mes de vida. La comparación de peso en los subadultos con 21 meses mostró que la cría de Xiqui pesaba más que el promedio de las 4 crías de Rossa pesadas a esa edad, aunque al compararse con un único valor no nos permite sacar conclusiones ni generalizar.

El efecto de las condiciones de densidad en la tejonera, que variaron entre años debido a variaciones del espacio disponible (ver Capítulo 1), no dio lugar a diferencias significativas en el peso de las crías, pero si se detectaron ligeras diferencias durante los primeros meses de vida, en que las crías dependían únicamente de la leche materna. En este período las crías nacidas bajo condiciones de densidad alta pesaron menos que las que lo hicieron con densidades más bajas. En el Capítulo 4 ya vimos que la densidad relativa afectaba a la condición corporal de las hembras y, por tanto, a su capacidad reproductora. Un descenso de la condición corporal de las hembras podría afectar a la producción de leche respecto a la cantidad y/o calidad, lo que directamente influiría en el crecimiento de las crías. De hecho, el peso de las crías se correlacionó con la condición corporal de la madre, tanto con respecto a la madre natural como a la funcional, en los primeros meses de vida, especialmente en el 2º y 3º mes, y un poco más débilmente en el 8º mes. Al igual que el peso, la tasa de crecimiento de las crías estuvo altamente correlacionada con la condición física de las hembras en el 2º y 3º mes para ambos tipos de relación materno-filial, pero más débilmente y solo con las madres naturales en el 1º mes de vida. Estos resultados sugieren que la condición física de la hembra lactante afecta al peso y a la tasa de crecimiento de las crías que amamanta, durante el período en que dependen tróficamente de ella.

Las crías que fueron adoptadas pesaron menos que las criadas por su madre natural, aunque sin ser significativas las diferencias. Esta observación estaría en consonancia con lo expuesto anteriormente sobre la condición de la hembra lactante, debido a que la hembra que adoptó dos de las tres veces en que este fenómeno sucedió, fue la que presentaba menor condición corporal. En la tercera adopción este patrón no se cumplió, pero la hembra adoptiva había fracasado en su reproducción propia. El fracaso pudo ser debido a que era ya muy vieja, lo que no le impidió desarrollar leche, a pesar de que probablemente ésta fuese más escasa y de menor calidad que la de la hembra más joven. Sólo se equipararon los pesos de las crías adoptadas y no adoptadas en la comparación hecha a la edad de 21 meses, aunque de nuevo se compara una única cría adoptada con 4 no adoptadas, limitándose de este modo la interpretación del resultado.

Las crías presentaban en Octubre casi la misma longitud que un año más tarde (en promedio un 1,4 % inferior, n=4). La longitud era por entonces también muy similar a la que presentaban en su segundo otoño: se incrementó un 2,5 % de media (n=5), aunque con una gran variabilidad entre individuos. Podríamos decir que, en general, el tamaño alcanzado por los animales nacidos en la tejonera hasta su primer otoño fue ya muy parecido al que tuvieron un año más tarde.

La longitud corporal a los 8 meses fue significativamente mayor en las crías de Rossa, la hembra dominante. Esta medida se correlacionó significativamente con la longitud de la madre natural y con la condición corporal de la madre funcional, aunque en el segundo caso la correlación fue más débil. Las crías adoptadas fueron un 7 % más pequeñas que las criadas por sus propias madres biológicas, lo cual podría explicarse por dos razones: a) por un lado por el “efecto de la madre natural” (componente genético), ya que dos de las tres crías adoptadas fueron hijas de Xiqui, la hembra con menor longitud corporal; b) por otro lado por el “efecto de la madre adoptiva” (componente “ambiental”, traducido en capacidad de aporte nutricional en función de su condición corporal) que, como se explica más arriba cuando se habla del peso, estas hembras mostraron poseer menor condición corporal (en el caso de Calva) o deficiencias en la reproducción (en el caso de Rossa), por lo que seguramente la cantidad y/o el valor nutricional de su leche será inferior al de hembras con mejor condición física.

Que las hembras presentaran una longitud corporal un poco mayor que los machos podría en nuestro caso explicarse por el “efecto madre”, ya que 4 de los 5 machos eran hijos de Xiqui, la cual ya hemos visto que tuvo crías casi un 9 % más pequeñas que Rossa. El bajo valor muestral no nos ha permitido hacer comparaciones múltiples para poder ahondar en los factores implicados en el tamaño alcanzado por las crías. De todos modos las diferencias entre sexos en cuanto a la longitud corporal tampoco suelen ser muy pronunciadas, como muestran algunos trabajos peninsulares como el realizado en Catalunya (Corral, 2003) donde los machos fueron un 1,5% más largos que las hembras, o el de Doñana (Revilla, 1998), en que la longitud de los machos fue un 3% mayor que la de las hembras.

La densidad de animales en la instalación no pareció afectar demasiado al crecimiento en longitud de las crías: a pesar de que las que crecieron en condiciones de alta densidad fueron un poco más pequeñas en promedio (sobre un 3 %) que las que gozaron de más espacio, esta diferencia (no significativa) hay que analizarla con cautela ya que entre los 3 individuos adoptados se encuentran los dos valores extremos de longitud corporal para el conjunto de las crías. Así pues, consideramos que, como en el caso del peso, la densidad tampoco afectó al crecimiento longitudinal de las crías y que su efecto se manifestó en fases anteriores al destete de las crías (bien mediante una regulación en el número de blastocitos implantados, o de fetos gestándose, o en la supervivencia de las crías) (ver Capítulo 4).

Desarrollo locomotriz

El desarrollo de las pautas de movilidad en las crías de nuestro grupo fueron las mismas que las observadas en libertad descritas en Neal & Cheeseman (1996): a las 6 semanas de vida ya se movían alrededor del nido; sobre las 7-8 semanas hacen las primeras salidas al patio, pero entonces todavía son las madres quienes les sacan cogiéndolas con la boca; a las 11 semanas salen ya solas, aunque se mantienen cerca de las madres, que frecuentemente emiten un vocalización de contacto con sus crías. Neal observó que las madres sólo sacaban a las crías por vez primera con la boca cuando éstas tenían una

única cría, pero en nuestro grupo también sucedió cuando se trataba de camadas mayores, sacándolas por turnos.

Comportamientos como el marcaje urogenital de individuos y objetos, la manipulación del material de nido o la excavación en la tierra fueron observados a edades tempranas, todos antes de las 16 semanas de vida de las crías. Hasta qué punto estos comportamientos son innatos o aprendidos es difícil de evaluar en nuestro grupo pues no se hicieron experimentos con tal fin. Sin embargo, Neal y Cheeseman (1996) explican que crías separadas de los adultos a los 10 días de edad desarrollaron estos comportamientos del mismo modo, por lo que se sugiere que deben ser patrones de comportamiento heredados.

Juego

El juego se considera un mecanismo que contribuye al desarrollo físico y la coordinación de los jóvenes. Asimismo mediante el juego aprenden a perseguirse, pelear y huir de otros individuos, comportamientos que en el futuro deberán poner en práctica, tanto en peleas reales a las que deban enfrentarse (p.e. por la intrusión de individuos forasteros en el territorio) como en peleas ritualizadas entre individuos de un mismo grupo (Neal & Cheeseman, 1996; ver Capítulo 3). El juego es también un modo de estrechar los vínculos sociales entre los miembros del grupo a través del contacto físico (Neal & Cheeseman, 1996).

Las pautas de juego observadas en nuestro grupo no difirieron mucho de las registradas por otros autores, aunque el medio en el que se desenvuelven los individuos condiciona en cierto modo la aparición de unas u otras pautas. Por ejemplo, el juego de dejarse caer rodando por una vertiente inclinada, descrita en Neal & Cheeseman (1996), no podía darse en nuestra instalación por ser toda ella plana, pero comportamientos similares como dejarse caer y rodar por el suelo, o bien hacer volteretas hacia detrás (tal como hicieron dos de los jóvenes), indican que estas pautas son usuales.

Otro tipo de juego descrito por Neal es “el Rey del Castillo”: consiste en que una de las crías se ubica en una posición elevada respecto al resto (sobre un montículo de tierra o un tronco de árbol tumbado) y el resto intenta desalojarlo para recolocarse ellos en su

privilegiada posición elevada. En nuestro grupo sucedieron comportamientos parecidos: intimidar una cría a otra desde lo alto de la boca del túnel, o intentar hacer caer estirando de la cola cuando uno trepaba por la reja. De nuevo aparecen patrones similares a los que pueden encontrarse en grupos sociales salvajes, adaptados en cada caso a los recursos que el medio les proporciona.

Los elementos comunes fueron, sin embargo, los mismos: tanto en el grupo cautivo como en poblaciones de campo (Neal & Cheeseman, 1996) el juego se basaba principalmente en perseguirse, morderse (especialmente el cuello, la cola y las orejas), intentar inmovilizarse en el suelo y volver a salir corriendo.

Madurez sexual

Cuatro de los 5 machos nacidos en el grupo no mostraron signos de madurez sexual en su primer otoño, pero uno sí tenía por entonces los testículos levemente escrotales. La edad de pubertad en los machos se sitúa en los 13-14 meses de edad (Ahnlund, 1980), lo que explicaría la falta de actividad sexual en los meses previos. Los machos que aún no se habían soltado no se volvieron a pesar hasta los 21 meses, por lo que no se pudo establecer el momento en que estos animales maduraron sexualmente. En su segundo otoño estos animales sí que tenían los testículos en posición escrotal. Aunque tal desarrollo testicular no se corresponde con la época del principal pico estral post-parto (Febrero- Marzo), cabe recordar que las hembras tienen a lo largo del año diversos estros, con una periodicidad aproximadamente mensual (Service, 1998).

Ninguna de las hembras gestó en su primer año de vida, y la única que permaneció en la tejonera lo hizo por primera vez a los tres años, aunque fracasó pues no se le observaron crías vivas. Tanto en Suecia como en el sud-este de Inglaterra se ha visto que las hembras ovulaban por primera vez a los 13-14 meses (Ahnlund, 1980; Neal & Cheeseman, 1996). Pero aunque hayan alcanzado la madurez sexual en la primavera de su segundo año, en poblaciones de densidad alta se ha visto que no empiezan a producir crías hasta su tercer año (Cresswell *et al.*, 1992), tal y como sucedió con nuestra hembra, aunque a pesar de haber gestado, fracasó. La presencia de otras hembras en el grupo y las condiciones ecológicas y demográficas del entorno determinarán que las

hembras jóvenes se reproduzcan por sí mismas y con éxito en una u otra temporada reproductora.

CUIDADO PARENTAL Y ALOPARENTAL

INTRODUCCIÓN

De entre los comportamientos de cuidado parental que desarrollan los mamíferos, la lactancia es el más costoso energéticamente (Clutton-Brock *et al.*, 1989; Packer *et al.*, 1992), pudiendo incluso reducir la supervivencia y el futuro éxito reproductor de las madres (Loudon *et al.*, 1983; Clutton-Brock *et al.*, 1989). A pesar de ello, se ha descrito lactancia a crías no propias (alolactancia) en diversas especies (Packer *et al.*, 1992): muchas de las que comparten refugios como los murciélagos (McCracken, 1984; Wilkinson, 1992), de las que crían comunalmente como algunos carnívoros (Pusey & Packer, 1994) y roedores (Hoogland *et al.*, 1989), o las que alumbran colonialmente en reducidos espacios como las focas (Boness *et al.*, 1998). De entre los carnívoros se ha estudiado bien este comportamiento en algunas especies como el león *Felis leo* (Packer *et al.*, 1991), el licaón *Lycaon pictus* (Malcolm & Marten, 1982), el suricata *Suricata suricatta* (Clutton-Brock *et al.*, 1998), la mangosta rayada *Mungos mungo* (Cant *et al.*, 2001) o la mangosta enana *Helogale parvula* (Creel & Waser, 1991). Estas especies se caracterizan por organizarse en sociedades bien estructuradas, donde los miembros del grupo obtienen claros beneficios derivados de la cooperación. En el tejón, sin embargo, a pesar de organizarse muy frecuentemente en grupos, presenta una sociabilidad catalogada por diversos autores como “primitiva”, en un estado incipiente de su evolución (Macdonald, 1983; Woodroffe & Macdonald, 1993; Da Silva *et al.*, 1994) debido a que aparentemente no muestran signos de cooperación entre ellos. Aunque sí se han sugerido ciertos beneficios que le aportaría la vida en grupo como la termorregulación (Kruuk, 1989) y el control de ectoparásitos (Johnson *et al.*, 2003) por el hecho de dormir agrupados, no se han observado otro tipo de comportamientos sociales más evolucionados tales como sistemas de alarma o cría cooperativa. En referencia a este último aspecto, sí se detectó en una población británica de alta densidad la existencia de ayudantes que realizaban la guardería de las crías mientras la madre se ausentaba de la tejonera (Woodroffe, 1993; Woodroffe & Macdonald, 2000), pero en la bibliografía consultada no hemos visto referencias a la existencia de alolactancia en tejones salvajes. Kruuk (1989) observó en un grupo en cautividad un

caso de infanticidio por parte de la hembra dominante a las crías de la subordinada (su hermana), que desencadenó que la hembra subordinada cogiera y amamantara una de las dos crías de la dominante tras la pérdida de las suyas. Como a los pocos días la hembra subordinada apareció moribunda por agresiones de la dominante, no consideramos que el caso dado fuera una adopción permitida por la madre, sino más bien un rapto o robo de la cría.

Mediante la observación de las interacciones sociales (Capítulo 3) y del ciclo reproductor (Capítulo 4) de nuestro grupo de estudio en cautividad, hemos podido comprobar que éste sigue un patrón comportamental y fisiológico comparable al encontrado en las poblaciones salvajes de las mismas latitudes. El estudio del cuidado parental del grupo consideramos que puede aportar información de gran relevancia al conocimiento de la especie, dado que es uno de los aspectos menos estudiados por la dificultad que entraña su observación en libertad, y que a su vez puede arrojar más luz al “misterio” de la sociabilidad del tejón y su posible evolución.

MATERIAL Y MÉTODOS

El cuidado de las crías corrió casi totalmente a cargo de las hembras, mientras que el macho intervino tan sólo en algunos episodios de acicalamiento. En nuestro grupo reproductor el cuidado de las crías no siempre lo efectuó la madre natural (o biológica), sino que se dieron casos de cría cooperativa, con comportamientos como lactancia comunal y adopción de crías (en los siguientes apartados se ira explicando con más detalle cada comportamiento). Así pues, deberemos diferenciar entre:

Madre natural: la madre biológica, que alumbró a las crías;

Madre adoptiva: la madre no biológica que ha adoptado una cría ajena;

Madre funcional: nombre genérico para referirse a la hembra que está al cargo de determinada cría, tanto si es la madre natural o la adoptiva;

Cría propia: cría nacida de determinada hembra;

Cría adoptiva: cría cuidada por una madre adoptiva;

Cría a cargo: nombre genérico para referirse a la cría que determinada hembra tutela y cuida, sea propia o adoptiva;

Cría no a cargo: nombre genérico para referirse a la cría que determinada hembra no tutela ni cuida, sea propia o adoptiva (ej. Puede ser cría propia pero haberla cedido en adopción, por tanto es cría “no a cargo”).

El cuidado de las crías (parental y aloparental) incluyó los comportamientos de lactancia, acicalamiento, protección, defensa y “enseñanza”. De lactancia y acicalamiento se expresan las frecuencias de ocurrencia observadas a partir de la combinación de los diferentes métodos observacionales aplicados (ver Capítulo 1). El acicalamiento al que nos referimos es el realizado sobre el pelaje con la boca (dientes y lengua), desde que tienen un mes de edad hasta que son separadas de los adultos, a los 10 meses de edad. Se describen aquellos comportamientos asociados en la bibliografía a funciones de protección, defensa y “enseñanza”.

RESULTADOS

Antes de explicar los resultados de cada uno de los comportamientos de cuidado parental, analizaremos cómo, cuándo y quiénes protagonizaron los episodios de adopción que se observaron a lo largo del estudio, para poder entender de este modo las relaciones entre las diversas hembras y crías, y facilitar así la interpretación de los resultados.

Adopciones

En nuestro grupo se sucedieron diversos episodios de adopción. En dos de los tres casos de adopción observados las características de la reproducción del grupo fueron muy similares, mientras que en el tercer caso el contexto fue muy diferente, dándose ese año unos factores muy peculiares que podrían haber influido en el desarrollo de los sucesos que se acontecieron.

A partir del momento en que se produce la adopción, la madre adoptiva toma la responsabilidad del cuidado, nutrición y protección de la cría.

1997

Este año criaron con éxito dos hembras (Rossa y Xiqui): Rossa tuvo 3 crías y Xiqui 2, de las cuales una murió sobre los 10 días de edad. Aunque Calva también había gestado, no se le observaron crías en ningún momento. Sin embargo, esta hembra adoptó una de las 3 crías de la única camada múltiple superviviente (la de Rossa), cuando tenía 13 días. El día anterior a la detección de la adopción, se registró la siguiente secuencia de comportamientos: *“ya de madrugada se tumbó junto a las otras hembras con sus respectivas crías, pero en posición panza arriba, postura muy inusual, especialmente en invierno. Se levantó en diversas ocasiones a lamer el agua condensada en el vidrio del techo del túnel, comportamiento que jamás antes se le había observado. Parecía inquieta, pues se tumbaba, se levantaba, se acercaba a Rossa, removía el material del lecho, se tumbaba de nuevo (combinando la posición panza arriba con la de costado). Más tarde, cuando Rossa se levantó y pasó por encima de ella removiendo la paja (como tantas otras veces ocurría), Calva gruñó y le mordió, desencadenándose una pequeña pelea entre ambas, gruñéndose y empujándose bajo la paja. Poco después Calva se tumbó, se acurrucó y siguió durmiendo, mientras Rossa continuó removiendo la paja de alrededor de las crías”*. El día siguiente encontramos a Calva durmiendo en el otro túnel con la cría RH2-97: se había efectuado en esas horas la adopción. En ese túnel Calva instaló su nido, separada de Rossa hasta que ésta se trasladó junto a Calva con sus otras dos crías, a las tres semanas de la adopción. Xiqui durante ese período sí que cambiaba a menudo de túnel, durmiendo a veces junto a Calva y otras junto a Rossa.

Los encuentros de las hembras Rossa y Calva durante las primeras semanas después de la adopción, tanto en los patios como en los túneles durante las horas de actividad, no fueron agonísticos, ni se observó intento alguno por parte de Rossa de recuperar a su cría. Por estos motivos se ha considerado como una adopción consentida por la madre natural.

2000

En esta temporada también fueron dos las hembras que alumbraron, Xiqui y Rossa de nuevo. En esta ocasión Xiqui parió 3 crías mientras que Rossa tuvo una única cría. Calva este año no gestó. Cuando las crías de Xiqui tenían 11 días, se observó que aún

dormían todas con su madre, y Calva a poca distancia. Dos días después vimos que Calva dormía en el otro túnel con dos de las crías de Xiqui (junto a Rossa y su cría), mientras Xiqui permanecía con la cría restante en túnel aparte. Esa misma noche, al iniciar la actividad, observé a Calva y Xiqui acicalándose mutuamente en el túnel donde estaba Xiqui, a unos metros de la cría. Poco después Xiqui salió al patio y al rato oyó gritar a sus crías (las que estaban con Calva durmiendo) y entró corriendo hasta ellas, las olió, les acondicionó la paja y finalmente se tumbó con ellas. Mientras, Calva en el otro túnel se había tumbado también con la cría que quedaba sola. A partir de ese instante Calva atiende a esa cría (XM2-00) como a una cría propia. Ese mismo día se comprobó la lactancia por parte de Calva a RH2-00, la única cría de Rossa de esa temporada. Dos días después todas las hembras compartían el mismo túnel, ya que Calva desplazó su nido para acercarlo al grupo.

De nuevo consideramos que se trató de una adopción consentida por la madre natural por la falta de muestras agonísticas de ésta hacia la madre adoptiva.

2001

Este año tan sólo desarrolló fetos Xiqui. Parió dos crías que estuvieron con ella hasta el sexto día de vida, en que ocurrió lo siguiente: Xiqui estaba trasladando a una de las crías, XM2-01, al otro túnel y Rossa la interceptó y se la quitó de la boca. Se tumbó con ella y acumuló paja alrededor. Tras intentar recuperar a su cría en vano, Xiqui volvió donde dejó a la otra cría y se tumbó con ella. Un rato después Xiqui se acercó a Rossa, recuperó a la cría y se la llevó a su nido, junto con su otra cría. Rossa la siguió y se pelearon, ya que Rossa de nuevo intentó quitarle una cría. Esta vez consiguió quitarle la otra, XM1-01, se la llevó al nido del otro túnel y se tumbó con ella. Xiqui se quedó tumbada con XM2-01. Dos días después observamos que Xiqui dormía junto a Calva y Mascle, sin crías, mientras Rossa estaba con XM2-01 en el túnel opuesto. Cuando iniciaron la actividad nocturna Xiqui se acercó a Rossa y forcejeó con ella para recuperar a su cría. Llegó a cogerla un par de veces pero Rossa de nuevo se la arrebató y la cubrió con todo el cuerpo para hacerla más inaccesible. A pesar de que Xiqui lo intentó reiteradamente, no consiguió recuperar a su propia cría. XM1-01 no fue encontrada, ni viva ni muerta. Desde ese día Rossa se hizo cargo de la cría “adoptada”, aunque bien podría calificarse de “robada” o “raptada”. Es evidente que el proceso de

adopción fue muy diferente a los anteriormente descritos, pues en este caso la cría fue separada de la madre natural a la fuerza, mediante comportamientos agresivos reiterados. Además, durante el proceso se produjo la desaparición de otra de las crías, que muy probablemente moriría a causa del forcejeo agresivo que efectuaban ambas hembras.

Xiqui parecía seguir pendiente de su cría incluso 10 días después del “robo”, pues se la observó en el fondo del túnel contrario al que ocupaba Rossa con su cría (quedando a apenas un metro de distancia de éstas pero separadas por la compuerta), y se mostraba inquieta, removiendo la paja, y escuchando atentamente cada vez que se oía gritar a su cría al otro lado.

Lactancia

La lactancia tuvo lugar casi exclusivamente en el interior de los túneles, estando la hembra en posición tumbada generalmente sobre un costado, aunque en alguna ocasión se observó a alguna cría mamar mientras la madre estaba sentada. Al ser los recién nacidos tan pequeños y estar tan recubiertos por el material de nido y la propia madre (ver apartado de Protección y defensa), durante las primeras semanas resultaba bastante difícil ver cómo amamantaban. Se observaba con frecuencia cómo las hembras facilitaban a las crías el acceso a las mamas, e incluso les incitaban a que iniciaran la lactancia:

15/02/97: “Rossa tumbada con las 3 crías: empiezan a gritar y patalear, y Rossa al instante separa más las patas anteriores y posteriores, como ofreciendo más espacio a las crías para que accedan mejor a los pezones.”

06/03/97: “Calva, tumbada, rasca suavemente a RH2-97 con las uñas y la lame. Con la mano la cubre con paja a la vez que la coloca bien sobre la barriga. La cría empieza a trepar por el cuerpo de Calva pero resbala, como en un tobogán! Consigue subir y se coloca sobre el dorso. Calva gira la cara como mirando a la cría y se queda boca arriba, como ofreciéndole las mamas. Calva hace finalmente subir a la cría sobre la barriga con las manos y la boca, y se quedan abrazadas. R2-97 intenta salir, saca medio cuerpo del “abrazo” de Calva, pero ésta la cubre de nuevo con las patas. La cría se acerca ahora a la cabeza de su madre adoptiva, pero cuando ésta la detecta, con la mano derecha la desplaza de nuevo hacia el vientre.”

15/04/97: “Xiqui sentada junto a XM2-97, la coge con la boca y la tumba a su lado, ella se tumba casi encima suyo. Poco después oigo mamar a la cría.”

30/03/98: “Rossa está comiendo y se le acerca su cría. Rossa la coge con la boca, la transporta hasta el nido donde la deposita, arregla un poco la paja y se tumba con la cría a darle de mamar.”

Durante las sesiones de lactancia las crías de vez en cuando gritaban emitiendo un sonido que onomatopéyicamente podría transcribirse como “chec-chec-chec-....” muy agudo, a la vez que pataleaban con las patas posteriores. En estos casos la madre solía acercarse a la boca la parte posterior de la cría con las manos y lamerle la zona urogenital para estimularle la micción. En breve la cría se calmaba y dejaba de gritar. Este comportamiento lo realizaron hasta que las crías tenían aproximadamente dos meses de vida.

El período de lactancia en nuestro grupo cautivo se prolongó hasta inicios del mes de Julio en todos los años, excepto en 2001, en que aún se podía ver algún episodio puntual de lactancia durante la primera semana de Agosto entre Rossa y su hija “adoptiva” XM2-01. Esta cría, precisamente, presentó un crecimiento inferior al del resto; Rossa, su madre “adoptiva”, era ya muy senil y no había sido capaz de criar (ni de gestar) ese mismo año. El primer peso que se obtuvo de la cría, a los 6 días de edad, no difería del de las otras crías a esa misma edad (el promedio del peso de 8 crías con 7 días de edad fue de 152 gr y su peso con 6 días fue de 153 gr), pero a partir del momento en que empezó a depender de los cuidados de Rossa, su tasa de crecimiento se redujo respecto a la de las otras crías (ver Capítulo 5), y no porque Rossa la privase de lactar sino porque, presumiblemente, la calidad y/o cantidad de leche que producía no serían suficientes.

En los episodios de lactancia se dieron, en resumen, dos tipos de relación entre hembra y cría: cuando la cría que la hembra amamantaba estaba a su cargo (siendo propia o no propia -es decir, adoptada-) o cuando no estaba a su cargo (siendo propia -es decir, cedida- o no propia). El primer caso supuso el 87,5% de las observaciones y, de entre éstas, el 77,8% fueron protagonizadas por la madre natural. En casi todos los casos que se amamantó a una cría no a cargo, ésta tampoco fue cría propia (91,8%); sólo en 4

ocasiones se observó a la madre biológica volver a lactar a una cría cedida en adopción (3 en Rossa y 1 en Xiqui).

En el 50% de los casos de lactancia a crías no a cargo, la madre “funcional” se encontraba al lado (entre 0-1 m de distancia), mientras que en el 37,5% ésta estaba fuera, en el patio, o bien en el otro túnel. Así pues, las situaciones en que se dieron los casos de alolactancia a crías no a cargo fueron diversas, tanto por la presencia o ausencia de la “madre”, como por el desenlace del suceso. Se describen a continuación algunos ejemplos:

13/03/97: *“Rossa vuelve del patio, ve a Calva con RH1-97, RH2-97 y RM3-97 y se tumba a su lado. Se levanta y acerca el morro hacia Calva para coger sus crías, pero Calva gruñe y se incorpora. Se gruñen levemente y justo después se acicalan mutuamente las nuca. Calva vuelve a tumbarse con las tres crías y Rossa sale por el túnel. Unos minutos más tarde vuelve y se “reparten” las crías, volviendo a quedar tumbadas una junto a la otra, con sus respectivas crías a cargo.”*

04/04/97: *“Todas las hembras y crías tumbadas bastante juntas. XM2-97 se separa de su madre Xiqui y se pone a mamar de Rossa (donde RH1-97 ya estaba lactando). RH2-97 (adoptada por Calva) también quiere mamar de Rossa, pero Calva la coge con la boca y se la coloca debajo. Xiqui se acerca a Rossa, le olfatea el vientre, le acicala un poco con dientes junto al pezón donde su cría está enganchada y seguidamente coge a su cría y se la lleva al nido, donde se tumba sobre ella.”*

24/04/00: *“RH1-00 lacta de Xiqui. Rossa llega del patio, acicala a XM1-00 y luego a XM3-00. Olfatea a su cría RH1-00, la coge por la nuca y la lleva al fondo, pero la cría camina de nuevo hacia Xiqui y el resto. Rossa se incorpora, estira el cuello, la coge y se la vuelve a colocar. Enseguida se pone a mamar de Rossa, hasta que ésta se levanta repentinamente y sale corriendo. RH1-00 se pone entonces a mamar de Calva.”*

Las madres naturales y las adoptivas no mostraron diferencias significativas en el porcentaje de ocasiones en que se las vio amamantando a su cría a cargo (natural o adoptiva, respectivamente) respecto al total de episodios de lactancia observados en dicha cría ($U=9$ $Z=0,83$ $p=0,405$) (ver figura 1).

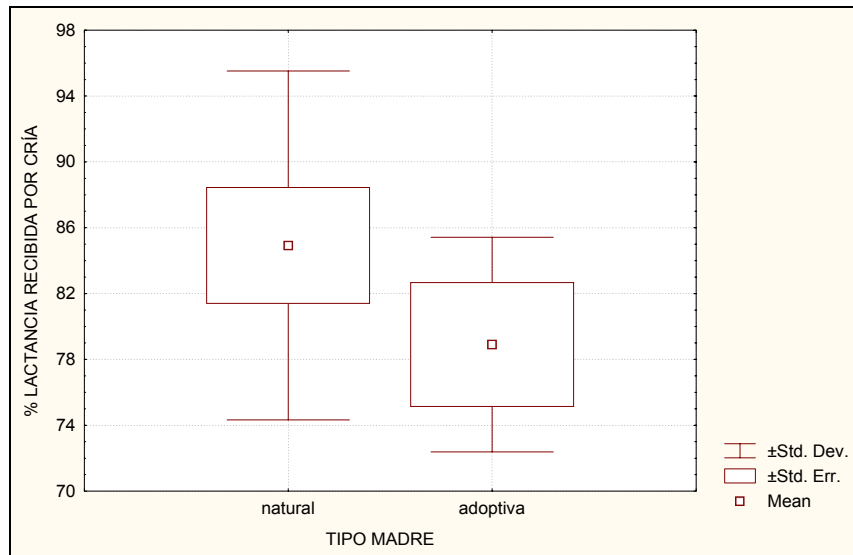


Figura 1. Porcentaje de lactancia que aporta cada tipo de madre a su cría a cargo.

Si no consideramos los episodios de lactancia con la cría XM1-97, que murió en su segunda semana de vida, el promedio dedicado por cada hembra que parió (Rossa y Xiqui) a cada cría a cargo fue ligeramente superior que el dedicado a cada cría propia, aunque las diferencias no fueron significativas ($U=1$ $Z=0,775$ $p=0,439$) (ver figura 3). En el caso de Rossa los valores son muy similares, ya que cedió una cría propia en adopción, pero también adoptó una. Xiqui, a quien le criaron dos de sus crías y ella no adoptó ninguna, sí que tuvo un notable incremento (del 46,3%) en el promedio dedicado a cada cría a cargo respecto al dedicado a cada cría propia. Como Calva no tuvo crías propias, toda la lactancia que realizó fue a crías no propias, pero de entre éstas, casi el 66% la destinó a las dos crías que adoptó. La figura 2 muestran los porcentajes totales de lactancia observada en cada hembra a cada categoría de cría y la tabla 1 los valores promedios.

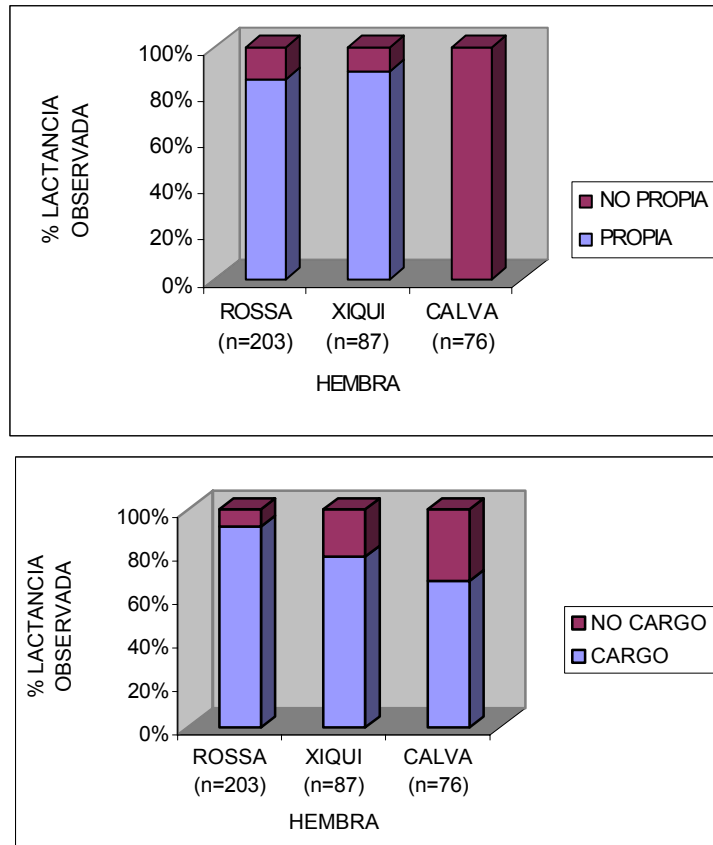


Figura 2. Porcentaje de lactancia dedicada por cada hembra a las crías propias/no propias (arriba) y a cargo/no a cargo (debajo). Entre paréntesis aparece el n° de ocurrencias de lactancia observadas en cada hembra (n).

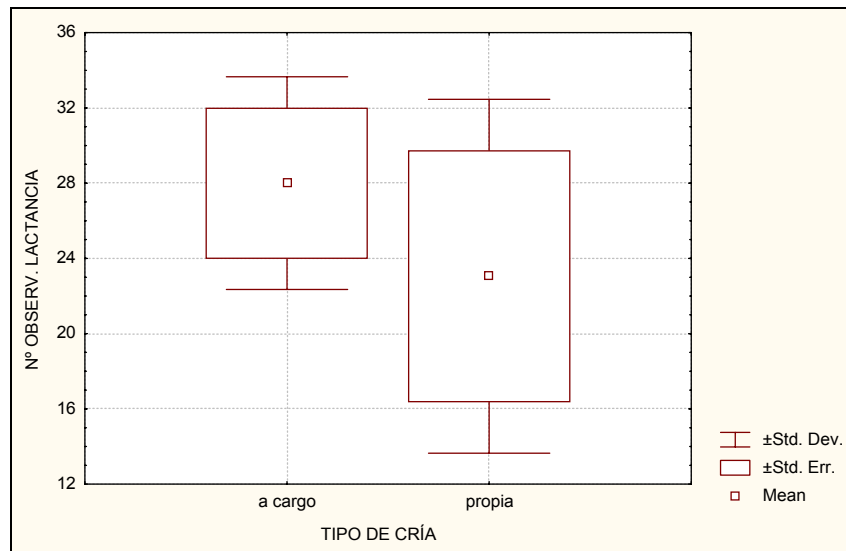


Figura 3. Observaciones de lactancia promedio por cría a cargo y propia para las dos hembras que parieron (Rossa i Xiqui).

Donde sí hubo diferencias significativas fue en los promedios de lactancia de las tres hembras por cada cría al cargo respecto a los promedios dedicados a cada cría no a cargo ($U=0$ $Z=1,964$ $p=0,0495$) (ver figura 4).

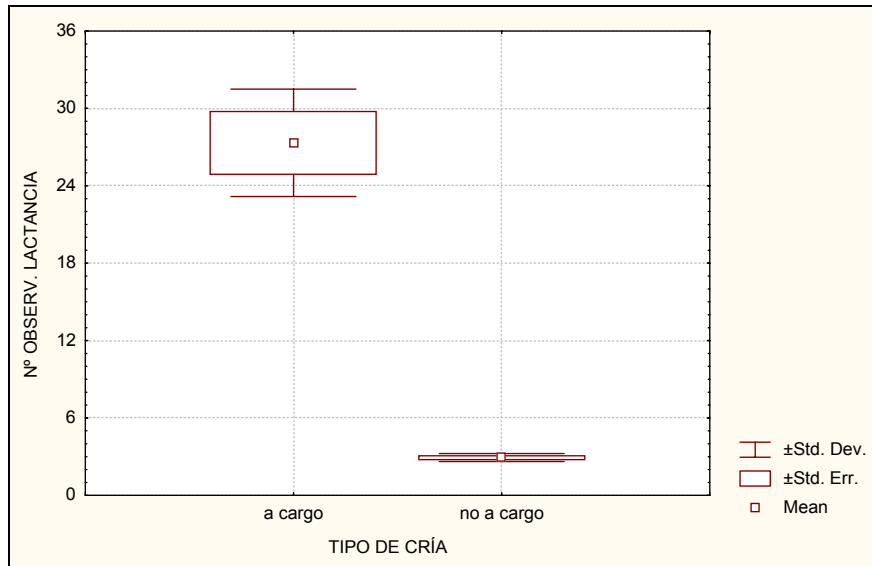


Figura 4. Observaciones de lactancia promedio por cría a cargo y no a cargo.

Los dos años en que solamente crió Rossa (1998 y 1999), ésta protagonizó el 100% de los episodios de lactancia de sus dos crías únicas. Fue únicamente en los años con camada múltiple (1997 y 2000) cuando sí permitió que las otras hembras colaboraran en el amamantamiento de sus crías, así como ella también intervino en el de las crías ajenas.

	Rossa	Xiqui	Calva
Crías propias	29,17 ± 14,16 (6)	15,6 ± 14,94 (5)	-
Crías no propias	5,6 ± 9,4 (5)	1,8 ± 2,49 (6)	10,4 ± 14,67 (11)
Crías a cargo	31,17 ± 11,51 (6)	22,67 ± 16,07 (3)	25,5 ± 14,85 (2)
Crías no a cargo	3,2 ± 4,32 (5)	3,8 ± 2,28 (8)	3,2 ± 3,7 (9)

Tabla 1. Episodios de lactancia promedios ± DE por cría de cada categoría (propia/no propia, a cargo/a no cargo), para cada hembra (entre paréntesis, n° de crías de cada categoría).

Acicalamiento

El acicalamiento a las crías fue un comportamiento realizado de forma mucho más eventual que, por ejemplo, la lactancia, de modo que las frecuencias observadas son muy inferiores a las observadas en el caso anterior. En el acicalamiento de las crías intervinieron habitualmente sólo las tres hembras, excepto en 1999, en que Mascle también acicaló a RH1-99 en diversas ocasiones. Este año hubo una explosión de pulgas, a diferencia de los otros años en que, o no había, o había muy poca cantidad. Para el análisis se han descartado los valores de 1998, ya que la única cría que nació ese año murió a los dos meses de edad.

Si analizamos todos los años juntos, incluido el año con presencia de pulgas (1999), vemos que hubo diferencias significativas en la frecuencia con que las hembras acicalaron a las crías tanto si se consideraba que todas las hembras acicalarían por igual a las crías (independientemente de su relación con ellas) ($\chi^2=6,05$; $gl=2$; $p=0,0486$), como si que acicalarían proporcionalmente en función del número de crías que tuvieran al cargo ($\chi^2=11,74$; $gl=2$; $p=0,0028$). Esta última comparación, sin embargo, no ofreció diferencias significativas cuando se excluyeron los datos de 1999 (ver más abajo).

Xiqui fue quien acicaló con más frecuencia y lo hizo un 54,5% más de lo que le correspondería si tal frecuencia fuese proporcional al número de crías a cargo. Calva superó en un 28,6% su frecuencia teórica estimada, mientras Rossa tan sólo acicaló en un 65,1% del valor esperado.

Los porcentajes de acicalamiento que las crías recibieron por parte de su madre funcional no variaron en función de si ésta era madre natural o madre adoptiva ($U=8,5$ $Z=0,456$, $p=0,649$).

Al comparar la frecuencia de acicalamiento promedio de Rossa y Xiqui hacia sus crías propias y sus crías al cargo, vemos que no se dan diferencias significativas ($U=1$ $Z=0,775$ $p=0,439$). Tampoco se dan al comparar entre los promedios de las frecuencias que dedica cada hembra a sus crías a cargo y a las no a cargo ($U=1$ $Z=1,53$ $p=0,127$).

Los valores promedios de acicalamiento se muestran en las tablas 4 y 5, considerando todos los años y eliminando 1999, respectivamente. En la figura 5 se representan los porcentajes del total de observaciones que dedica cada hembra a cada categoría de cría.

	Rossa	Xiqui	Calva
Crías propias	7 ± 7,91 (5)	4,4 ± 1,52(5)	- (0)
Crías no propias	1,6 ± 1,51 (5)	6,6 ± 11,52 (5)	2,5 ± 5,37 (10)
Crías al cargo	7,4 ± 7,64(5)	5,33 ± 0,58 (3)	3 (2)
Crías no al cargo	1,2 ± 0,84 (5)	5,57 ± 11,52 (7)	2,37 ± 5,61 (8)

Tabla 4. Episodios de acicalamiento promedios±DE por cría de cada categoría, para cada hembra (entre paréntesis, n° de crías de cada categoría), del periodo estudiado (1997-2001).

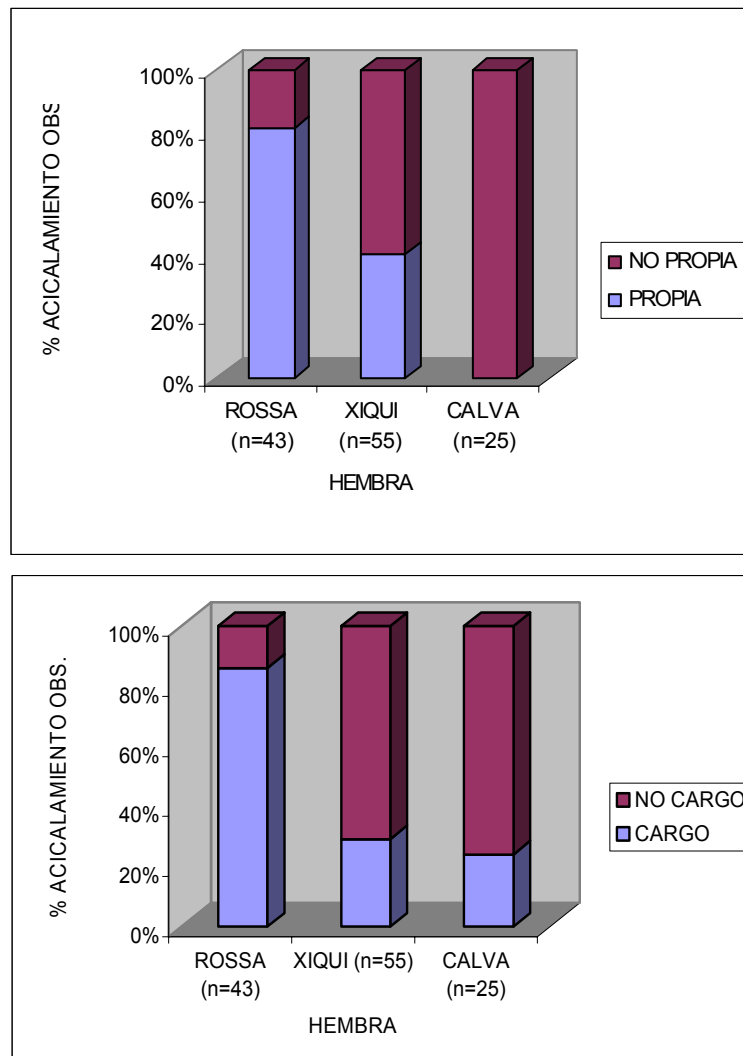


Figura 5. Porcentaje de acicalamiento dedicado por cada hembra a las crías propias/no propias (arriba) y a cargo/no a cargo (debajo).

Como un 48,4% de las observaciones totales de acicalamiento a crías por las hembras fueron dirigidas a la cría de 1999, consideramos adecuado analizar de nuevo este comportamiento, pero ahora sin incluir los valores de tal año, ya que la presencia de pulgas podría estar alterando la manifestación del comportamiento de acicalamiento respecto a años normales, es decir, sin pulgas o con muy pocas. Así pues, tal y como pasaba al analizarlo junto, también hubo diferencias significativas al comparar las frecuencias observadas cuando se esperaba que todas las hembras acicalaran por igual al conjunto de las crías ($\chi^2=6,38$; $gl=2$; $p=0,041$), pero no difirió significativamente de lo que se esperaría si las hembras acicalaran con una frecuencia proporcional al número de crías al cargo ($\chi^2=3,51$; $gl=2$; $p=0,173$). También se mantiene un valor ligeramente superior de acicalamientos promedios por cría al cargo respecto al de crías propias, aunque las diferencias no son significativas ($U=1$ $Z=0,775$ $p=0,439$). Ahora sí se observa que las hembras dedicaron en promedio más atenciones a cada cría que tuvieron a cargo (tanto propias como adoptadas) que al resto ($U=0$ $Z=1,96$ $p=0,0495$), en los años sin muchos parásitos externos (ver figura 6).

	Rossa	Xiqui	Calva
Crías propias	3,75 ± 3,59 (4)	4,4 ± 1,52 (5)	- (0)
Crías no propias	1,6 ± 1,51 (5)	1,5 ± 1,91 (4)	1,33 ± 1,26 (10)
Crías al cargo	4,25 ± 3,4 (4)	5,33 ± 0,58 (3)	3 (2)
Crías no al cargo	1,2 ± 0,83 (5)	2 ± 1,91 (6)	0,86 ± 0,58 (7)

Tabla 5. Episodios de acicalamiento promedios por cría de cada categoría, para cada hembra (entre paréntesis, n° de crías de cada categoría), de los años sin presencia de pulgas (1997, 2000 y 2001).

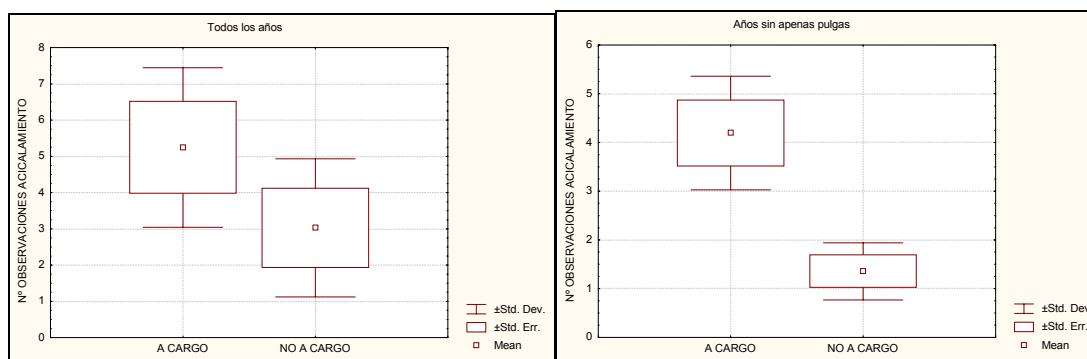


Figura 6. Observaciones de acicalamiento a las crías a cargo/no a cargo: **izquierda:** considerando todos los años (1997, 1999, 2000 y 2001); **derecha:** sin considerar 1999 (año con gran presencia de pulgas).

Respecto a la temporada de 1999, la única cría de esa temporada (R1-99) recibió los servicios de limpieza de los cuatro adultos, incluido el macho, en las siguientes proporciones: Rossa el 28,2%, Xiqui el 32,4%, Calva el 23,9% y Mascle el 15,5%. La presencia de pulgas incrementó la frecuencia habitual de acicalamiento del grupo (ver figura 7), tanto propia (autoacicalamiento) como a otros individuos (aloacicalamiento) (ver Capítulo 3), lo cual también se vio reflejado en la frecuencia de acicalamiento hacia la cría. El 87,3% de las observaciones de acicalamiento a RH1-99 se realizaron en el período previo a la aplicación del tratamiento antipulgas, mientras que después, cuando la presencia de pulgas era anecdótica, sólo se detectó en 9 ocasiones (12,7%) durante un período equivalente de tiempo (1,5 meses).

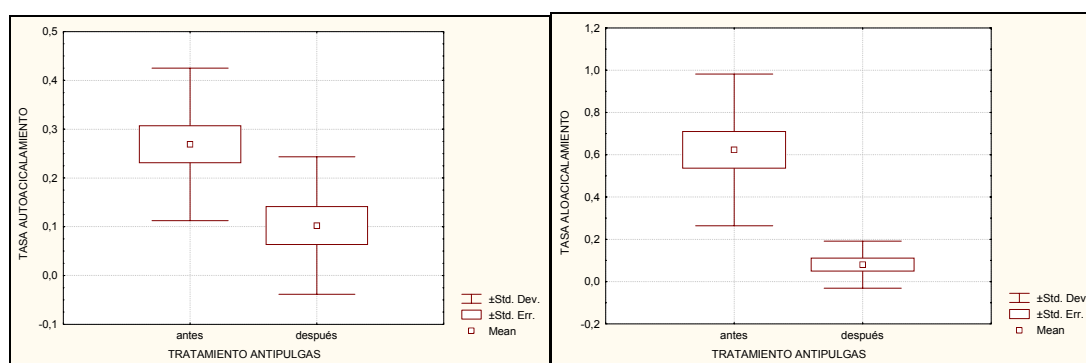


Figura 7. Tasas de auto- (izda.) y aloacicalamiento (dcha.) en el grupo durante primavera-verano 1999, antes y después de la eliminación de las pulgas.

Un comportamiento curioso que se empezó a observar ese mismo año, 1999, fue el de arrancar pelos del dorso de la cría. Tan sólo lo efectuó Rossa, y únicamente hacia las crías RH1-99, RH1-00 y XH2-01 (su cría adoptada). Empezaba a pelarla a finales de marzo, cuando la cría tenía aproximadamente un mes y medio, y su primer pelaje ya estaba bien desarrollado. A la vez que la acicalaba, cogía los pelos con los dientes e iba tirando de ellos. El resultado final era todo el dorso, desde la nuca hasta la base de la cola, pelada.

Dentro del ámbito de la higiene de las crías se observó también otro comportamiento que, de forma indirecta, ayudaba a mantener a las crías y el nido limpios. Cuando la hembra lactante estaba tumbada con las crías y necesitaba rascarse, salía corriendo del nido y se paraba a varios metros del mismo para acicalarse. Al terminar solía volver directamente al nido a tumbarse de nuevo con las crías. Rossa y Xiqui también fueron

observadas saliendo del túnel, meterse en el agua del bebedero y una vez dentro, acicalarse rascándose enérgicamente. Luego salían, se sacudían y entraban de nuevo a encontrarse con las crías.

Protección y defensa

El sentido de protección y defensa de las crías se manifestó de diversas maneras. En primer lugar el hecho de intentar aislarse la madre en el momento del parto (explicado con detalle en el apartado de “Partos” del Capítulo 4) ya indica el deseo de ésta de evitar interacciones con otros individuos, que podrían significar un decremento de la seguridad de sus crías, debido a la gran vulnerabilidad que presentan en los primeros días de vida.

Otro mecanismo de protección de las crías fue la construcción de enormes nidos de paja en los que hembras y crías quedaban a menudo literalmente enterradas, totalmente invisibles desde nuestra posición de observadores, hasta que la madre se movía para levantarse. Las madres reorganizaban el nido muy a menudo, sobretodo al volver de alguna salida al patio: antes de tumbarse con las crías, removían la paja con el hocico y la reagrupaban ayudándose también con las manos. El máximo volumen y cobertura de los nidos se daba durante la primera quincena de vida de las crías, y luego se hacía gradualmente menor y más abierto. Las crías, durante las primeras semanas, eran difícilmente observables cuando la madre salía del nido, pues quedaban totalmente cubiertas de paja. También se hacía difícil la observación de las crías lactando, ya que la posición de la madre tendía a cubrirlas, incluso abrazándolas. Especialmente inaccesibles a nuestra visión eran las crías únicas, ya que la madre podía cubrir a cada una mucho más que cuando tenía hasta tres crías lactando simultáneamente.

También se manifestó un tipo de defensa que hemos denominado “ataque preventivo”, realizado casi exclusivamente por la hembra dominante, Rossa, y hacia el macho. El adjetivo “preventivo” se debe a que jamás se observó un ataque, ni intento de ataque, del macho hacia ninguna cría. Por el contrario, lo único que manifestaba hacia ellas era aparente indiferencia. Rossa, sin embargo, se mostraba muy recelosa cuando éste se aproximaba a la entrada del túnel donde tenía ubicado su nido, aunque únicamente se

hubiese acercado por casualidad, sin intención de entrar. Entonces Rossa se acercaba corriendo a la entrada del túnel y atacaba y gruñía al macho, cerrándole el paso hacia el interior. Algunos ejemplos de estas reacciones son los siguientes:

16/02/97: “*Rossa sale del túnel donde tiene las crías. Mascle se acerca a la boca del túnel y ella corre hacia allí gritando y atacándolo. Rossa se mete en el túnel y al salir vuelve a gritar y gruñir al macho cuando éste se acerca demasiado a la entrada.*”

01/03/99: “*Oigo agresión de Rossa hacia Mascle en el túnel exterior (Rossa tiene la cría dentro): Rossa lo empuja hacia fuera, limitándole el paso hacia dentro del túnel. Se calma, pero un minuto después se da un nuevo ataque de Rossa hacia mascle, pero ahora él la coge por el cuello, intentando copular, pero Rossa avanza para evitar el contacto.*”

En otras ocasiones el comportamiento de vigilancia de las crías no terminaba en ataque, y simplemente era cuestión de estar alerta e identificar quién se acercaba al nido o escuchar si sucedía algo extraño con las crías:

16/02/97: “*Rossa está delante del nido donde se encuentran sus crías, removiendo la paja. Oye ruido en el túnel y va hacia allí corriendo: encuentra a Calva que al ver a Rossa inmediatamente se encoge un poco. Se huelen. Calva sale al patio y Rossa vuelve al nido, removiendo la paja*”.

16/02/97: “*Xiqui se levanta de estar con las crías, se sacude y sale al exterior. Se desplaza por el patio, pero a la mínima se gira como para escuchar, bien quieta, y corre a veces hacia la entrada del túnel.*”

Las madres también se encargaron de proteger a las crías de posibles “peligros” cuando éstas se alejaban demasiado del nido y se aventuraban cerca de la boca del túnel, cuando aún eran demasiado pequeñas. Las cogían con la boca y las devolvían al nido, como se detalla en algún ejemplo ya descrito en el apartado de “Desarrollo locomotriz” del Capítulo 5.

Las hembras demostraron poseer un comportamiento de protección hacia cualquier cría del grupo, expresado sobretudo en momentos críticos (p.e. cría sola en el túnel, cría gritando...), independientemente de su relación con ellas. Un ejemplo al respecto:

10/03/97: “*Xiqui y Rossa tumbadas con sus crías correspondientes. Xiqui sale al patio y Rossa, desde su posición tumbada, coge la cría XM2-97 con la mano, la acicala con*

dientes y lengua el pelaje y le lame la zona urogenital. Xiqui vuelve, le coge la cría de Rossa RH1-97 y se acurruca con ella bajo el cuello. Rossa se la quita. Xiqui vuelve y ahora recupera a su cría y se tumba sobre ella, aunque Rossa intenta quitársela de nuevo. Rossa sale por el túnel, pero un minuto después vuelve al nido donde están sus crías RH1-97 y RH2-97.”

Especialmente en situaciones de estrés, como cuando cogíamos a las crías para realizar la toma de medidas corporales, las hembras se comportaban de un modo extremadamente protector con cualquiera de las crías, independientemente de si fuera propia o no propia, a cargo o no. La misma reacción de nerviosismo por proteger a las crías causaba en ocasiones situaciones de riesgo para éstas, ya que las hembras las trasladaban precipitadamente de túnel y hasta se peleaban y forcejeaban entre ellas por llevarse las crías a sus respectivos lechos. Para evitar generar este estrés entre las hembras, se intentaba hacer en momentos en que estaban fuera del túnel, se procedía a realizar lo más rápidamente posible la toma de datos, e incluso se desistía de hacerlo cuando se las veía demasiado nerviosas. Veamos algunos ejemplos:

28/02/97: *“Tras la toma de peso de las crías, Xiqui coge a su cría con la boca y la cambia de túnel. Al entrar en el nuevo túnel, Calva la oye, va corriendo hacia ella, le coge la cría y se la lleva al fondo del mismo, donde ya estaba su cría adoptiva. Xiqui la sigue, se gruñen, pero Calva protege a la cría enroscándose sobre ella. Xiqui intenta meter el morro para recuperar la cría, pero Calva le responde con mordiscos. Xiqui sigue intentándolo durante un buen rato, mientras Calva amamanta a ambas crías. Finalmente Xiqui recupera a XM2-97. Una hora después Xiqui sale al patio y deja sola a la cría. Tras media hora sola, Calva coge de nuevo a la cría de Xiqui y le da de mamar junto a la suya. Cuando Xiqui vuelve, coge a su cría esta vez sin problemas y se tumba con ella al final del túnel.”*

01/04/99: *“Al dejar en el túnel la única cría de ese año (RH1-99) después de pesarla, las tres hembras intentan cogerla, pero Rossa (su madre) se lanza a morder a Calva y Xiqui cuando éstas se acercan. Calva llega a coger a la cría pero Rossa se la quita y se la lleva al nido, donde se tumba a amamantarla. Calva y Xiqui aún se vuelven a acercar en alguna otra ocasión, pero luego se sientan juntas en el límite entre el túnel interior y el exterior, acicalándose entre ellas de vez en cuando. Unos minutos más tarde Rossa sale al patio quedando su cría sola. Calva gira la cabeza hacia la cría cada vez que ésta grita, pero no se acerca a ella.”*

“Enseñanza”

Las madres son las encargadas de hacer descubrir a sus crías a cargo el mundo exterior, más allá de los túneles de la tejonera. Para ello, tal y como se describe en el apartado de “Desarrollo locomotriz” del Capítulo 5, las hembras empezaban a sacar a sus respectivas crías al patio llevándolas en la boca, cuando éstas tenían entre 7 y 8 semanas. Cuando a partir de la semana 11 o 12 las crías ya empezaban a salir por su propio pie, las madres se mantenía a su lado, incluso de vez en cuando las cogían por la boca y las desplazaban así unos metros por el patio. Durante semanas se desplazaban juntas madre y crías, emitiendo a menudo la primera una vocalización suave, como de gárgaras, cuya finalidad parecía ser la localización y el establecimiento de contacto (sonoro) con las crías. A medida que las crías tomaban confianza e invertían cada vez más tiempo en jugar que en seguir a la madre, ésta última se convertía también en objeto pasivo de sus juegos, aunque sin dejar de vigilarlas. A veces intervenían en las peleas que las crías realizaban jugando, metiendo la cabeza entre los contrincantes como para separarlas. En una ocasión en que la cría de Xiqui trepó por la reja metálica del patio, la madre se acercó a la base de la misma y esperó, mirando a la cría, hasta que ésta bajó.

DISCUSIÓN

En nuestro grupo hemos observado diversos comportamientos propios de sociedades cooperativas como la lactancia y acicalamiento de crías no propias, e incluso adopciones de crías por parte de hembras que habían visto suprimida su reproducción.

Podemos hablar de verdaderas adopciones, consentidas por la madre natural, en dos de los tres casos observados. En ambos casos fue la hembra de menor rango quien asumió la responsabilidad de criar uno de los hijos de la camada más numerosa en esa temporada, que en ambos casos fue de tres crías. El primer año que esto sucedió la hembra que adoptó sí había gestado, pero seguramente por reabsorción o aborto habría perdido los fetos, ya que empezó a amamantar a la cría de la dominante unos 10 días antes de su fecha estimada de parto. Más sorprendente fue el segundo caso, protagonizado por la misma hembra pero adoptando esta vez una cría de la hembra de

rango intermedio: ese año la hembra que adoptó no había gestado, por lo que la producción de leche se debió al fenómeno de la lactancia espontánea. La lactancia sin una gestación previa puede ser inducida bien por aporte artificial de hormonas exógenas, bien por una prolongada succión, o por ambos (Daly, 1979). Pero la lactancia espontánea, sin gestación previa y sin inducción experimental, es un fenómeno extremadamente inusual (Smith & Macdonald, 1974; Rapaport & Haight, 1987). La mangosta enana es la única especie salvaje en que se ha observado repetidamente este mecanismo (Rood, 1980), y se le ha asociado un incremento en la eficacia inclusiva de las hembras subordinadas lactantes, ya que quienes lo realizaban presentaban un alto grado de parentesco con las madres (Creel *et al.*, 1991). En el tejón no se había descrito hasta el presente estudio, y se observó en dos ocasiones: la primera en 2000, en la ya mencionada adopción de una cría de la segunda hembra en rango por parte de la subordinada; y la segunda vez en 2001, en la “adopción” (no consentida) de también una cría de la misma hembra pero por parte de la dominante, que tampoco había quedado embarazada aquella temporada.

La tercera adopción observada, la protagonizada por la hembra dominante el año que ya no se reprodujo, y la realizó sobre una de las dos crías que la segunda hembra en rango había parido. Mientras que en los dos primeros casos el hecho de suprimirse la reproducción de la subordinada pero posteriormente ayudar a criar una de las crías de las hembras reproductoras parecía beneficiar a las hembras (ver más abajo) y, por tanto, al grupo, en el tercer caso consideramos que fue un comportamiento no cooperativo ya que no se obtuvieron claros beneficios derivados de esta adopción, pues la cría adoptada tubo una tasa de crecimiento inferior al resto (ver Capítulo 5) y la otra cría nacida murió. La hembra que adoptó en esta ocasión había sido hasta el momento la de mayor rango, y había criado cada año con éxito hasta entonces, pero dada su avanzada edad (estimada por entonces en unos 16 años, impensables de alcanzar por los tejones salvajes) creemos que su capacidad reproductora estaría ya muy disminuida. Pero a pesar de que no fue capaz de reproducirse por sí misma, sí lo fue, sin embargo, de producir leche sin haber gestado, y conseguir criar finalmente a una cría, aunque ajena, con lo que volvió a demostrar su dominancia comportamental y supremacía ante las otras hembras.

Evidentemente la mayor parte de la alolactancia vino dada por las madres adoptivas hacia sus crías a cargo, pero también observamos episodios de alolactancia entre el resto de hembras con todas las crías, en los años de reproducción múltiple. En los dos años en que más de una hembra crió (1997 y 2000), se produjo cría cooperativa, llegando a amamantar las tres hembras a todas las crías presentes, aunque la proporción de lactancia dedicada a las crías a cargo o no a cargo fue significativamente diferente. No se dieron diferencias, sin embargo, en el amamantamiento que las madres naturales y adoptivas dedicaron a sus crías a cargo. Los casos de alolactancia a crías no a cargo no se realizó únicamente en ausencia de la madre “funcional” (natural o adoptiva): el 50 % sucedió estando ésta delante y el 37,5 % estando ausente, fuera del túnel. De aquí se deduce que, por un lado, el hecho de realizarse la mitad de las veces en presencia de la madre, nos indica que es un comportamiento generalmente permitido por ésta; pero cuando se efectuó estando la madre ausente podría pretender reducir el intervalo entre tomas de leche de la cría que había quedado sola.

El promedio de leche recibido por cada cría de la madre a cargo fue un poco superior al recibido por cada cría de la madre natural. De este modo, el sistema de alolactancia creemos que fue beneficioso para las hembras que cedían la cría, pues éstas solo amamantaron intensivamente a dos de sus tres crías, pero las tres sobrevivían gracias a los cuidados de la hembra adoptiva. Al repartirse las crías de dos madres entre tres hembras lactantes, la inversión energética de éstas queda repartida y las crías pueden sobrevivir sin que las madres que han tenido más crías acusen tanto el desgaste físico y puedan de este modo invertir en futuras crías. Pero la hembra adoptiva ¿qué beneficios obtiene al invertir en crías de otra hembra? ¿y las otras hembras cuando también han realizado alolactancia? Repasaremos las cinco hipótesis que Roulin (2002) expone en su revisión sobre el tema: 1) *hipótesis del cuidado parental equivocado* (cuando las hembras no son conscientes de que otras crías se están amamantando con ellas): en nuestro caso no sucedió, ya que en muchas ocasiones eran las propias hembras las que cogían a las crías ajenas y se las colocaban para lactar; 2) *hipótesis de la reciprocidad* (cuando las hembras implicadas saben que la otra invertirá en sus crías como ella lo hace en las suyas, beneficiándose ambas de este comportamiento recíproco): podría explicar el intercambio esporádico de crías entre las dos hembras reproductoras del que se beneficiarían si de este modo redujesen el intervalo entre tomas de las crías cuando las madres salen al exterior, pero no para explicar las adopciones por parte de la única

que no crió, pues no podía esperar tal reciprocidad; 3) *hipótesis de la selección de parentesco* (se amamanta sólo a las crías de parientes cercanas, incrementando así la eficacia inclusiva indirecta al ayudar a dispersar los genes comunes): en nuestro grupo podría ser uno de los principales beneficios para algunas hembras (Xiqui y Calva), pero no para Rossa, pues el grado de parentesco varió mucho entre individuos, estando las dos primeras hembras muy emparentadas mientras que la dominante no (ver Capítulo 1); 4) *hipótesis de la evacuación de leche* (las hembras amamantan a otras crías para evacuar el exceso de leche producido que sus crías no consumen): podría ser la razón por la cual una hembra que pierde a sus crías adopta o roba otras, o incluso en caso de hembras que han sufrido pseudogestación (pues están preparadas para lactar a pesar de no tener crías), siendo éste posiblemente otro de los beneficios obtenidos por las hembras de nuestro grupo; 5) *hipótesis de la ganancia de experiencia* (las hembras lactan crías ajenas para ganar experiencia en el cuidado materno): no creemos que sea un factor que haya promovido la alolactancia en nuestro grupo debido a que las hembras eran ya experimentadas y alolactaron incluso las que tenían crías propias, lo cual parece contradictorio con la ganancia de experiencia previa a la reproducción propia. En resumen, consideramos que diversas pueden haber sido las motivaciones y, por tanto, los beneficios de la lactancia comunal en nuestro grupo: la reciprocidad, el parentesco y la evacuación de leche sobrante. Deberían de realizarse nuevos estudios diseñados adecuadamente para testar estas hipótesis empíricamente.

Otro comportamiento cooperativo, realizado por hembras distintas a la madre natural, fue el acicalamiento de las crías. De entre los años de estudio, uno de ellos se caracterizó por una elevada presencia de pulgas en primavera y parte del verano. Durante esos meses las tasas de auto- y aloacicalamiento del grupo de tejones fue significativamente mayor que tras la eliminación de los ectoparásitos artificialmente con la aplicación de sustancias antiparasitarias. Estos resultados nos sugieren que uno de los beneficios de la vida en grupo del tejón podría ser la reducción de ectoparásitos (ver Capítulo 3), puesto que los tejones se ayudaron entre sí a desparasitarse cuando fue más necesario, visto que incrementaron en esa ocasión enormemente las frecuencias de aloacicalamiento. Incluso el macho, que solía mantenerse al margen de los cuidados parentales, acicaló a RH1-99 (la única cría de ese año) mientras hubo gran carga de ectoparásitos.

En los años con poca o nula presencia de pulgas se vio que las hembras acicalaron proporcionalmente al número de crías que tenían a cargo. Como en el caso de la lactancia, también el promedio de acicalamientos a crías a cargo es ligeramente superior al dedicado a crías propias. Sí acicalaron significativamente más a las crías a cargo (propias o no) que a las que no tuvieron a su cargo. En los años en que la función de desparasitar no fue tan importante debido a la escasa presencia de pulgas, el acicalamiento se realizó probablemente más con una función social, de incrementar los vínculos de relación, ocurriendo de un modo mucho más esporádico y efectuado principalmente por la hembra al cargo.

Un comportamiento curioso que realizó la hembra dominante en relación al acicalamiento de las crías, fue el de arrancar con los dientes los pelos del dorso de la cría que tenía a cargo, desde la nuca hasta la base de la cola. Este comportamiento lo realizó por primera vez el año con muchas pulgas, 1999, y desde entonces lo repitió a su cría del año 2000 y a la que adoptó en 2001. Es posiblemente un mecanismo de evitar un acúmulo excesivo de pulgas en el pelaje, disminuyendo a su vez la cantidad de picadas que estas producen. En referencia a la limpieza y cuidado de las crías, también observamos cómo las hembras se apresuraban a alejarse del nido cuando tenían que acicalarse, para volver acto seguido a tumbarse con sus crías. El mantener esta distancia podría ser un modo de evitar que los posibles parásitos de los que se despojan mientras se rascan vayan a parar a las crías.

Los tejones recién nacidos tienen un peso promedio de 100 gr, apenas un 1% del peso de la madre (Ofstedal & Gittleman, 1996), por lo que los neonatos son muy vulnerables en los primeros días de vida. En poblaciones británicas se ha observado una elevada mortalidad de crías antes de su primera salida al exterior (38 % en promedio de dos estudios, Cresswell *et al.*, 1987). Durante el período de aproximadamente dos meses que las crías pasan en el interior de la tejonera deben de recibir la suficiente seguridad y protección para poder crecer y desarrollarse exitosamente. Tal seguridad se la proporcionarían tanto las características propias del espacio (de la tejonera) como el comportamiento activo de la madre. De ahí que construyan unos nidos que proporcionen tanta cobertura y que se mantengan alerta de posibles incursiones en el túnel por parte de posibles atacantes. Aunque en nuestro caso no se observó ningún intento de ataque a las crías por parte del macho, la hembra respondía a cualquier

indicio de acercamiento (por casual que fuera) a la camada lanzándose agresivamente hacia el macho. Ante situaciones de gran estrés para las hembras como los momentos puntuales de coger a las crías para pesarlas y medirlas, la reacción fue de mayor tensión y violencia (intentando todas las hembras proteger a cualquier cría), pero afortunadamente momentánea, ya que enseguida retornaban a la normalidad, respetando a las crías con sus respectivas madres. Estos casos fueron quizás la manifestación más extrema del comportamiento protector que desarrollan las hembras, ya que en tal grado podría haber sido incluso perjudicial precisamente para las mismas crías a las que intentaban proteger. Esta reacción fue exclusiva de las hembras, ya que en el macho jamás se observó ningún comportamiento ni gesto similar, por más “estrés” o “peligro” que se hubiese generado.

Sobre el aprendizaje de actividades de gran importancia para la vida del tejón (como por ejemplo la excavación o la entrada de material de nido), no sabemos hasta qué punto es innato o realmente también aprenden a partir de la observación de los adultos del grupo. En nuestro grupo sí observamos cómo empezaban a practicar nuevas pautas comportamentales junto a los adultos (ver Capítulo 5), lo cual no implica que en solitario no las hubiesen desarrollado, pero en este trabajo no se testó. Al igual que en el resto de comportamientos parentales analizados, es la madre funcional quien acompaña a sus crías en sus primeras salidas, vigilándolas e incluso reprimiéndolas cuando su comportamiento no parecía ser el “adecuado”.

Las observaciones de cuidado parental en nuestro grupo nos han mostrado que el tejón es capaz de desarrollar comportamientos cooperativos en aquellas temporadas en que se ha relajado la supresión reproductora y más de una hembra ha criado con éxito. Una discusión más exhaustiva sobre la aparición de cría cooperativa y su relación con las condiciones ecológicas y demográficas se describe en el Capítulo 7.

INTERPRETACIÓN DE LA COOPERACIÓN EN EL TEJÓN

Comportamientos cooperativos

Entender los posibles beneficios que conlleva la vida en grupo de los tejones no es tarea sencilla, ya que todos los estudios parecen indicar que no existe apenas cooperación entre los individuos. Según la hipótesis de que los grupos se formarían pasivamente sin apenas costos cuando los animales defienden recursos ampliamente distribuidos o con altas tasas de renovación (Waser; 1981; Macdonald, 1983; Carr & Macdonald, 1986; Woodroffe & Macdonald, 1993; Hatchwell & Komdeur, 2000), bastarían débiles restricciones en la dispersión o en la reproducción independiente para que tales grupos se formaran (Emlen, 1982; Da Silva *et al.*, 1994). El mecanismo por el que se forman los grupos es el reclutamiento de los jóvenes en el territorio natal, es decir, por filopatría (Kruuk & Parish, 1982; Cheeseman *et al.*, 1987, 1988; Da Silva *et al.*, 1994; Revilla & Palomares, 2002). Los individuos que no se dispersan sufrirán las desventajas de la vida en grupo tales como la inhibición de su propia reproducción (especialmente las hembras) y la competencia con los dominantes por los recursos. Por otro lado, cabe esperar ciertos beneficios derivados de la vida en grupo. Para el tejón, se han mencionado algunos posibles beneficios como son la conservación del calor al dormir apilados (Kruuk, 1989; Roper, 1992a), el esfuerzo común en la excavación y mantenimiento de madrigueras (Kruuk, 1989) y la defensa del territorio común y los recursos que éste contiene (Kruuk, 1978; Macdonald, 1983). Sin embargo, beneficios potenciales que suelen obtener los miembros de otras sociedades animales, como disponer de señales de alarma para avisarse de la presencia de peligro (Butler & Roper, 1994), obtener información de las zonas de alimentación, cazar cooperativamente o defenderse en grupo de los depredadores o la cooperación en la reproducción, no parecen ocurrir en esta especie.

Es bien conocido que bajo condiciones que restringen la dispersión y la reproducción independiente, los subordinados son capaces de maximizar su eficacia biológica incluso ayudando a sus parientes a criar a su descendencia (Emlen, 1982), tal como

ocurre en los grupos de mangosta enana (*Helogale parvula*) (Keane *et al.*, 1994; Creel & Waser, 1997), de suricata (*Suricata suricatta*) (Doolan & Macdonald, 1997) y de licaón (*Lycaon pictus*) (Malcolm & Marten, 1982), donde las hembras subordinadas ven suprimida su reproducción y amamantan a las crías de las dominantes, emparentadas con ellas. En el caso del tejón se ha detectado la existencia de comportamientos cooperativos menos complejos como el acicalamiento y la vigilancia de las crías ajenas, en ausencia de la madre (Woodroffe, 1993), aunque aparentemente la presencia de ayudantes (definidas por los autores como hembras no lactantes) no aportó beneficios netos a la reproducción del grupo (Woodroffe & Macdonald, 2000). La opinión más generalizada al respecto es que los tejones no habrían desarrollado un sistema de cría cooperativa efectivo porque se encontrarían en una fase incipiente en la evolución de la sociabilidad de los carnívoros (Macdonald, 1983; Woodroffe & Macdonald, 1993; Da Silva *et al.*, 1994).

En especies cooperativas (con claros beneficios de la vida en grupo), cuando se debilitan las restricciones que dificultan la dispersión, los subordinados pueden llegar a reproducirse, hablando en tal caso de “fallo en la supresión reproductora” (Creel & Waser, 1991; Creel & Waser, 1997; Doolan & Macdonald, 1997). En estas circunstancias los dominantes podrían permitir que otras hembras criaran, tolerando su presencia en su territorio y, a su vez, obteniendo ciertos beneficios indirectos por la reproducción cuando estuvieran emparentados (Emlen, 1982; Creel & Waser, 1991). En algunas poblaciones de tejón se dan frecuentemente casos de reproducción de varias hembras (Domingo-Roura *et al.*, 2003), en lo que parece ser una relajación de la supresión reproductora, hecho que sugeriría un interés por parte de la hembra dominante por evitar la dispersión de las subordinadas, permitiéndolas así criar, pero también explicable si las hembras en mejor condición física no son capaces de suprimir la reproducción de un número elevado de hembras adultas, o si hay varias hembras adultas con una condición física similar, no estableciéndose una jerarquía de dominancia clara.

Interpretación de la sociabilidad del tejón

Estas novedosas observaciones sobre lactancia comunal, adopciones y pseudogestaciones en nuestro grupo (ver Capítulo 6), ponen de manifiesto que, al

menos en cautividad, el tejón no es una especie tan poco cooperativa como tradicionalmente se ha descrito, sino que tiene la capacidad de adaptar su comportamiento reproductor a las circunstancias ecológicas y demográficas del momento. Hemos observado que cuando se ha dispuesto de más espacio y, por lo tanto, ha habido menor densidad relativa de individuos, se ha relajado la supresión reproductora, han criado dos hembras y la tercera ha adoptado una cría de la camada más numerosa (en definitiva, en estas circunstancias ha habido cooperación en la reproducción). Cuando las condiciones de espacio han sido restrictivas, provocando una mayor densidad relativa en la instalación, se ha intensificado la supresión reproductora, han nacido y sobrevivido menos crías y no se ha producido cría cooperativa. La interpretación de estos resultados hay que hacerla con cautela, ya que el escaso tamaño de muestra y el tratarse de un grupo en cautividad no nos permiten generalizar. A pesar de ello, creemos que nos permiten una reinterpretación de los trabajos publicados hasta la fecha.

Woodroffe y Macdonald (2000) concluyen en su trabajo que un mayor número de ayudantes potenciales (consideradas como las hembras no lactantes en primavera y verano) en un grupo no incrementaba el éxito reproductor del mismo. Sin embargo, en el presente estudio se pone de manifiesto que las hembras que han cooperado son, por un lado, las mismas que han criado y, por otro lado, las hembras que no han criado pero que han desarrollado leche, bien por haber gestado (aunque sin éxito), bien por pseudogestación. El hecho de que hembras gestantes pierdan sus propias crías pero puedan adoptar posteriormente a una cría ajena, puede dar lugar a confusión en estudios de campo, al identificar a hembra gestante y luego lactante como hembra reproductora, pudiendo ser, tal como hemos visto, una hembra ayudante, quizás madre adoptiva.

En las poblaciones de tejones con densidades próximas a la capacidad de carga del hábitat, aparecen restricciones densodependientes en la fecundidad, que permiten mantener una estabilidad poblacional a largo plazo (Cresswell *et al.*, 1992). Sobre cómo afecta la densidad a la fecundidad o la mortalidad de los neonatos Neal y Cheeseman (1996) abogan por una influencia del estrés producido por el contacto frecuente entre las hembras en poblaciones de alta densidad. Kruuk (1978), por su parte, sugiere que el estatus social puede ser importante, produciéndose a menudo una única camada por grupo a cargo de la hembra dominante. Nuestros resultados apoyan ambas visiones,

matizando que el estrés (en nuestro caso por incremento de la densidad relativa) puede determinar la intensidad de la inhibición, mientras que el estatus social marcará la dirección de la misma. Consideramos que debe existir, bajo unas condiciones ecológicas dadas, una densidad “umbral” por encima de la cual la intensidad de la competencia intragrupal implica más agresiones entre los componentes del mismo, en consecuencia más estrés, menor condición corporal, más supresión reproductora y menor éxito reproductor. Sin embargo, por debajo de tal densidad, considerando que los subordinados tendrían menos dificultades para dispersarse y criar por sí mismos al haberse reducido las restricciones densodependientes, los dominantes (asumiendo que se comportasen como en las especies claramente sociales cooperativas) disminuirían la supresión reproductora para evitar tales dispersiones y obtener los beneficios de la vida grupal. En consecuencia, al criar más de una hembra se incrementaría el éxito reproductor del grupo y se estimularía la cría cooperativa. Las hembras subordinadas en buenas condiciones corporales, que no hayan sufrido demasiado estrés por la competencia con las dominantes, podrían ser capaces de producir leche por pseudogestación con la que ayudar a criar a la descendencia de las de rango superior. De este modo, tanto las hembras que crían como las que ayudan obtendrían beneficios de la cría cooperativa al incrementar su eficacia biológica inclusiva (directa o indirecta, respectivamente).

Que los dominantes permitan la filopatría de los subordinados (cuando las condiciones ecológicas lo permiten) se podría explicar por los beneficios que aportaría la vida en grupo a los tejones. Algunos de estos beneficios ya se han sugerido en trabajos anteriores (el mantenimiento de una temperatura adecuada al reposar varios individuos juntos, la creación y mantenimiento de las tejonerías) y otros se infieren a partir de los resultados de este estudio (el acicalamiento mutuo para desparasitarse y la cría cooperativa, que incluiría los comportamientos de lactancia y acicalamiento comunal de las crías, adopción y guardería). Esto no significa que siempre tengan que criar de este modo cooperativo, pues hemos visto que se condiciona a determinados escenarios, pero sí hemos demostrado que, al menos en cautividad, pueden desarrollar esta capacidad. De hecho, en alguna ocasión se ha equiparado el sistema de reproducción con supresión reproductora del tejón con el de especies de carnívoros cooperativos obligados o estrictos como el licaón y la mangosta enana (Jennions & Macdonald, 1994), cuyas hembras dominantes no consiguen criar con éxito sin la ayuda de los subordinados, pues

estas especies, como el tejón, presentan elevados costos energéticos tanto en la gestación como post-natales (Malcolm & Marten, 1982; Creel & Creel, 1991). En las especies cooperativas estrictas se suele suprimir la reproducción de las hembras subordinadas (Macdonald & Mohelman, 1983), pero éstas lo toleran porque los costos de criar solas son tan elevados que no lo conseguirían (Jennions & Macdonald, 1994; Courtchamp *et al.*, 1999). Sin embargo en estas especies se ha demostrado que a veces también incluso las subordinadas llegan a criar, permitidas por la dominante (Keane *et al.*, 1994; Creel & Waser, 1997), tal y como ha sucedido en nuestro grupo de tejones. Tantos paralelismos con las especies cooperativas ponen en evidencia que el patrón de reproducción del tejón estaría a medio camino entre las especies no cooperativas (que nunca crían cooperativamente) y las cooperativas estrictas (que dependen de la cooperación para criar con éxito), considerándolo, en tal caso, como una especie cooperativa facultativa (que cría cooperativamente bajo determinadas condiciones), término ya utilizado por Blumstein y Armitage (1999) para la marmota de vientre amarillo (*Marmota flaviventris*).

El amamantamiento de crías ajenas es considerado el comportamiento cooperativo más costoso de todos, debido a que la producción de leche es muy cara desde el punto de vista energético (Clutton-Brock *et al.*, 1989; Packer *et al.*, 1992). Las especies que lo practican, consiguientemente, deberán poseer cierta predisposición a la cooperación, al menos con sus parientes cercanos, y obtener así beneficios con tal comportamiento. Si hasta el momento no se han encontrado en el campo evidencias de que las hembras de tejón cooperan entre sí al criar, es altamente probable que se deba a la dificultad de observarlo, ya que la mayor parte del comportamiento relacionado con la reproducción y el cuidado parental en esta especie suceden en el interior de las tejoneras.

