

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



**Casa abierta al tiempo**  
UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“CARACTERIZACIÓN DEL RITMO DE REPOSO-ACTIVIDAD DEL LOBO  
MEXICANO (*Canis lupus baileyi*) EN SEMICAUTIVERIO”**

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**PRESENTA:**

**M. EN NEUROETOL. JOSÉ CARLOS SÁNCHEZ FERRER**

**MATRICULA: 2121800700**

**CORREOS: lobojsf@hotmail.com, kurt,jcsf@gmail.com**

**COMITÉ TUTORIAL**

**CODIRECTOR: DR. RICARDO LÓPEZ WILCHIS**

**CODIRECTOR: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ**

**ASESOR: DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO**

**JURADO**

**PRESIDENTE: DR. RICARDO LÓPEZ WILCHIS**

**VOCAL: DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO**

**VOCAL: DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA**

**VOCAL: DR. MANUEL MIRANDA ANAYA**

**SECRETARIO: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ**

**IZTAPALAPA, CIUDAD DE MÉXICO, 2 DE MAYO DEL 2022**

**El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACYT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93.**

**El autor José Carlos Sánchez Ferrer agradece la beca otorgada por el CONACYT (No de Becario: 211532/ No CVU: 236509).**

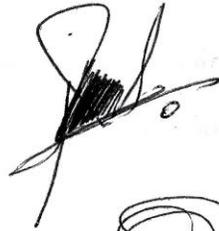
El jurado asignado por la Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa, Lerma y Xochimilco aprobó la tesis que presentó José Carlos Sánchez Ferrer el 2 de mayo de 2022.

Jurado

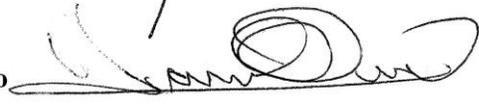
Presidente: Dr. Ricardo López Wilchis



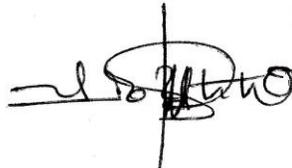
Secretario: Dr. Jorge Ignacio Servín Martínez



Vocal: Dr. Jairo Ignacio Muñoz Delgado



Vocal: Dr. Amando Bautista Ortega



Vocal: Dr. Manuel Miranda Anaya



## **Dedicatoria**

**A Lourdes Villalba, mi amiga y compañera de vida, gracias por tu apoyo durante el trayecto de este proyecto, gracias por tu afecto, confianza y paciencia.**

**A mis padres Luz Ma Ferrer V. y Cornelio Sánchez G, a mis hermanos Roberto, Oscar y Miguel, gracias por su incondicional apoyo y cariño.**

**A mis sobrinos Oscar, Roberto, Diego, Renata e Iñaki, gracias por los momentos de felicidad y alegría.**

**A mis abuelos Eva Velasco y Roberto Ferrer, en su memoria, gracias por el cariño que me brindaron.**

## **Agradecimientos**

**Al Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, al Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz”, a la Dirección General de Vida Silvestre de la SEMARNAT, a la UMA Coatepec Harinas, al Instituto Nacional de Ecología A. C. y a la Reserva de la Biosfera La Michilía; por permitirme la realización del presente estudio.**

**Al Comité Tutorial, Dr. Jairo I. Muñoz Delgado del Laboratorio de Cronoecología y Etología Humana del Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz”, que gracias al equipo adquirido con el proyecto CONACYT No 0220300 se realizaron parte de los registros de actividad en el presente estudio. Dr. Jorge Servín Martínez del Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre de la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco y Dr. Ricardo López Wilchis del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa; por aceptar dirigir y asesorar este proyecto.**

**A los miembros del jurado, Dr. Amando Bautista Ortega, Dr. Manuel Miranda Anaya, Dr. Daniel Mota Rojas y Dr. Noé Manuel Montaña Arias; por los comentarios, sugerencias, observaciones y críticas que permitieron enriquecer el contenido del presente trabajo.**

**Al M. V. Z. Fernando Cortes Villavicencio Jefe del Departamento de Control y Remediación, Subdirector de Manejo de Fauna Silvestre Coordinador de los Centros para**

**la Conservación e Investigación de la Vida Silvestre (CIVS), DGVS-SEMARNAT (2012-2014) y al M. V. Z. Jorge Yáñez Cabrera responsable médico y administrativo del CIVS San Cayetano, DGVS-SEMARNAT (2012-2014); a la Dra. Ana Dolores Díaz de la Vega Martínez responsable técnico, UMA Coatepec Harinas, al M. V. Z. Herbe Monrroy Jacobo responsable de gestión, extensión, vinculación y fauna silvestre, UMA Coatepec Harinas (2012-2013) y al M. V. Z. Marcos Serrano Campos responsable de alimentación y medicina preventiva, UMA Coatepec Harinas (2012-2013); al Sr. José Medina Flores Encargado de la Estación Piedra Herrada, Centro Regional Durango-INECOL y al Contador Juan Antonio Guerra. Centro Regional Durango-INECOL; por las facilidades y apoyo para que se llevara a cabo el presente proyecto.**

**Al grupo de alumnos y tesistas del Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre de la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco: Edgar Francisco Hernández Reyes, María de los Ángeles Salinas Carrillo, Joaquín Tinoco Pérez-Tagle, Juan Carlos Andrade Ramos y Marbella Fernández Salgado por su participación y ayuda en los registros de datos realizados para el presente estudio.**



Modificado de [www.pinterest.es](http://www.pinterest.es)  
Hati and Skoll Celtic Knots by Tanathe

*Sköl es el lobo, sigue al dios de claro rostros al abrigo de los bosques; y otro es Hati, hijo de Hródvitnir, ante la clara novia del cielo.*

*-Saemund Sigfússon  
Edda Mayor-Grímnismál  
Tomado de <http://asatru.es/grimnismal/>*

*Entonces dijo Gangleri: “Rápido viaja Sol, y parecería que está asustada, y no apresuraría más su marcha si temiese la muerte”. Entonces responde Hár: “No es extraño que vaya deprisa; cerca va quien la persigue, y no tiene más salida que escapar”. Entonces dijo Gangleri: “¿Quién le causa tantas fatigas?” Hár dice: “Hay dos lobos, y el que va tras ella, se llama Skoll; la asusta y quiere cogerla. Y se llama Hati, hijo de Hródvitín, el que corre delante de ella y quiere coger a Luna, y asíá habrá de ser” ...*

*-Snorri Sturlusson  
Edda Menor-Gylfaginning  
Tomado de <http://asatru.es/1592-2/>*

## Resumen

Los ritmos biológicos son eventos periódicos que producen cambios fisiológicos y/o conductuales en los organismos útiles para la supervivencia, estos eventos se originan de forma endógena y se sincronizan entre otros con los ciclos geofísicos, la señal ambiental responsable de la sincronización se denomina zeitgeber (sincronizador) y el más importante es el ciclo luz-oscuridad. El objetivo del estudio fue realizar un análisis del efecto de los factores geofísicos sobre la actividad motriz del lobo mexicano, se registraron 19 ejemplares en tres instalaciones pertenecientes al Programa de Reproducción en Cautiverio, se colectaron datos de actividad motriz mediante la técnica de actimetría por aproximadamente tres años y medio, se estimaron los parámetros del ritmo de reposo-actividad y las variables del patrón de actividad para cada individuo. Simultáneamente se calcularon los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad y se registraron las variables ambientales de temperatura, humedad relativa e intensidad de luz para las tres localidades donde se encontraban los lobos. Se determinó que el periodo del ritmo de reposo-actividad del Lobo Mexicano en semicautiverio es de  $24:01 \pm 00:04$  con un tiempo de actividad de  $14:35 \pm 01:18$  y un tiempo de reposo de  $09:25 \pm 01:18$ , iniciando actividad a las  $05:31 \pm 00:46$  y finalizando actividad a las  $20:07 \pm 01:15$ . El inicio de actividad en los lobos fue significativamente más temprano en el CIVS San Cayetano ( $05:14 \pm 00:26$ ) en comparación con la UMA Coatepec Harinas ( $06:28 \pm 01:17$ ) y el final de actividad en los lobos también fue significativamente más temprano en el CIVS San Cayetano ( $19:20 \pm 00:28$ ) con respecto a la UMA Coatepec Harinas ( $20:51 \pm 00:30$ ) y la RB La Michilía ( $20:46 \pm 01:37$ ). La salida del sol presentó un efecto significativo exponencial sobre los porcentajes de la amplitud de los ritmos de reposo-actividad de los lobos, incrementando a una razón de 0.653. Se observó una correlación significativa positiva entre las temperaturas máximas y la intensidad de luz solar con el final de actividad de los individuos, y una correlación significativa negativa entre la humedad relativa y el final de actividad de los individuos. El índice de nocturnidad se vio afectado significativamente por la estacionalidad climática, en invierno ( $-0.59 \pm 0.37$ ) los lobos fueron menos diurnos que en verano ( $-0.87 \pm 0.03$ ) y primavera ( $-0.81 \pm 0.07$ ). El ciclo lunar exhibió un efecto significativo sobre la actividad motriz de los lobos, fue mayor durante el cuarto creciente ( $24.03 \pm 23.58$ ) y menor durante el cuarto menguante ( $19.08 \pm 19.13$ ) y la luna nueva ( $19.59 \pm 20.48$ ); sin embargo, los efectos del ciclo lunar dependen de la edad y la estacionalidad climática. Los estudios del patrón de actividad del lobo gris en libertad indican que son animales principalmente nocturnos con picos de actividad crepuscular, los Lobos Mexicanos en semicautiverio presentan un patrón de actividad diurno con el 73.25% de actividad durante el día y el 26.75% de actividad nocturna de la cual el 10.94% corresponde a la actividad crepuscular. Los hallazgos sugieren que el ciclo natural de luz-oscuridad sincroniza el ritmo de reposo-actividad de los lobos y que el patrón diurno se debe a la falta de caza en los individuos y a la alimentación durante el tiempo de luz del día. Los hallazgos son los primeros resultados de estudios cronobiológicos para la especie de lobo gris y la subespecie mexicana y pueden aportar información útil para los programas de conservación, la selección de los lobos más aptos para la reproducción y la reintroducción a su medio silvestre deben cumplir cierto perfil conductual que incluya el cronobiológico donde se vean favorecidos aquellos ejemplares o grupos con las óptimas capacidades de respuesta al medio ambiente.

## Summary

Biological rhythms are periodic events that produce physiological and/or behavioral changes in organisms useful for survival. These events originate endogenously and are synchronized, among others, with geophysical cycles. The environmental signal responsible for the synchronization is called zeitgeber (synchronizer) and the most important is the light-dark cycle. The objective of the study was to analyze the effect of geophysical factors on the motor activity of the Mexican wolf, 19 specimens were registered in three facilities belonging to the Captive Reproduction Program, motor activity data were collected using the actimetry technique for approximately three and a half years, activity-rest rhythm parameters and activity pattern variables were estimated for each individual. Simultaneously, the parameters of the natural light-dark cycle were calculated, and the environmental variables of temperature, relative humidity and light intensity were recorded for the three localities where the wolves were found. It was determined that the period of the activity-rest rhythm of the Mexican Wolf in semi-captivity is  $24:01\pm00:04$  with an activity time of  $14:35\pm01:18$  and a resting time of  $09:25\pm01:18$ , onset activity at  $05:31\pm00:46$  and ending activity at  $20:07\pm01:15$ . The onset of activity in wolves was significantly earlier at CIVS San Cayetano ( $05:14\pm00:26$ ) compared to UMA Coatepec Harinas ( $06:28\pm01:17$ ) and the end of activity in wolves was also it was significantly earlier at CIVS San Cayetano ( $19:20\pm00:28$ ) compared to UMA Coatepec Harinas ( $20:51\pm00:30$ ) and RB La Michilía ( $20:46\pm01:37$ ). Sunrise had a significant exponential effect on the percentage amplitude of the wolves' activity-rest rhythms, increasing at a ratio of 0.653. A significant positive correlation was observed between the maximum temperatures and the intensity of sunlight with the end of activity of the individuals, and a significant negative correlation between the relative humidity and the end of activity of the individuals. The nocturnality index was significantly affected by climatic seasonality, in winter ( $-0.59\pm0.37$ ) wolves were less diurnal than in summer ( $-0.87\pm0.03$ ) and spring ( $-0.81\pm0.07$ ). The lunar cycle exhibited a significant effect on the motor activity of the wolves, it was greater during the first quarter ( $24.03\pm23.58$ ) and less during the last quarter ( $19.08\pm19.13$ ) and the new moon ( $19.59\pm20.48$ ); however, the effects of the lunar cycle depend on age and climatic seasonality. Studies of the activity pattern of the gray wolf in the wild indicate that they are mainly nocturnal animals with peaks of twilight activity, Mexican Wolves in semi-captivity present a diurnal activity pattern with 73.25% activity during the day and 26.75% nocturnal activity, of which 10.94% corresponds to twilight activity. The findings suggest that the natural light-dark cycle synchronizes the wolves' activity-rest rhythm and that the diurnal pattern is due to individuals' lack of hunting and feeding during daylight. The findings are the first results of chronobiological studies for the gray wolf species and the Mexican subspecies and can provide useful information for conservation programs, the selection of wolves fittest for breeding and reintroduction to their wild environment must meet a certain behavioral profile that includes the chronobiological one where those individuals or groups with the optimal response abilities to the environment are favored.

## ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>La Cronobiología y Cronoecología de la Conducta</b> .....	<b>1</b>
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>18</b>
<b>ANTECEDENTES</b> .....	<b>22</b>
<b>Efecto de las Variables Ambientales sobre el Patrón de Actividad del Lobo Gris</b> <b>(Canis lupus)</b> .....	<b>22</b>
<b>PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN</b> .....	<b>30</b>
<b>HIPÓTESIS</b> .....	<b>30</b>
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	<b>31</b>
<b>OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	<b>31</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>32</b>
<b>Individuos y Localidades</b> .....	<b>32</b>
<b>Colecta de Datos</b> .....	<b>37</b>
<i>Actividad Motriz</i> .....	<b>37</b>
<i>Parámetros del Ciclo Natural de Luz-Oscuridad</i> .....	<b>38</b>
<i>Variables Ambientales</i> .....	<b>39</b>
<i>Estaciones Climáticas</i> .....	<b>40</b>
<b>Procesamiento de Datos</b> .....	<b>41</b>
<b>Análisis Estadístico</b> .....	<b>45</b>
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>49</b>
<b>El Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio</b> .....	<b>49</b>

<b>Efecto del Ciclo Natural de Luz-Oscuridad sobre el Ritmo de Reposo-Actividad y el Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.....</b>	<b>56</b>
<b>Efecto de las Variables Ambientales sobre el Ritmo de Reposo-Actividad y el Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.....</b>	<b>72</b>
<b>Efecto de la Estacionalidad Climática sobre el Ritmo de Reposos-Actividad y el Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.....</b>	<b>88</b>
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>99</b>
<b>CONCLUSIÓN .....</b>	<b>117</b>
<b>PERSPECTIVAS .....</b>	<b>119</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>121</b>
<b>ARTÍCULO PUBLICADO .....</b>	<b>131</b>

## INTRODUCCIÓN

### **La Cronobiología y Cronoecología de la Conducta**

La vida en la Tierra ha evolucionado en un entorno que sufre variaciones regulares caracterizado por la sucesión cíclica de determinados eventos, consecuencia de las condiciones geofísicas que prevalecen en la Tierra: la radiación solar y la gravedad en combinación con la rotación de la Tierra sobre su eje, que determina la secuencia día/noche, la translación de la Tierra alrededor del Sol que determina las estaciones del año y la traslación de la Luna alrededor de la Tierra, que determina las fases de la Luna (Ardura et al., 1994; Erkert, 2011). Para efectos de los estudios biológicos medimos el tiempo usando referentes en relación con los ciclos geofísicos (Helm et al., 2017).

Consecuencia de la superposición de estos ciclos entre sí, así mismo están asociados con ciclos abióticos adicionales (factores físicos ambientales), como son: la duración e intensidad de la exposición a la luz (duración del día, la noche y el crepúsculo), la temperatura, la humedad y la precipitación entre otros (Figura 1); como la relación con los ciclos bióticos, como son: los cambios anuales en la cobertura vegetal, que implican disponibilidad de alimentos fluctuante, detección y la presión de los depredadores o disponibilidad de presas, la presión de parásitos y la competencia interespecífica por los alimentos entre otros conforman el tiempo ecológico (Figura 1); como también, el contacto social, la comunicación, la competencia con los conespecíficos por pareja o por los alimentos entre otros son componentes del tiempo social (Figura 1); también pueden variar periódicamente a lo largo del día, a través de las estaciones, de las fases lunares o por las mareas (Pittendrigh y Bruce, 1957; Erkert, 2011; Helm et al., 2017).

Los procesos dentro de los organismos y las interacciones entre los organismos y su

ambiente tienen perfiles de tiempo distintos, por ejemplo, pueden alterar las formas en que experimentan los ciclos abióticos modificando su microambiente (retirándose a refugios o construyendo nidos) o realizando migraciones; por otra parte, la especificidad de los efectos bióticos está bien establecida en los organismos (ejemplo, el momento adecuado de obtener un recurso particular), de tal forma que la especificidad está asociada con el componente de tiempo adicional que es relevante para el comportamiento y la fisiología de un organismo, el reloj del tiempo interno (Figura 1) puede anticipar ciclos abióticos y bióticos externos y regular las respuestas de un organismo a su ambiente (Helm et al., 2017).

Resultado de estas variaciones periódicas en el ambiente terrestre, el entorno de cada animal tiene una estructura de tiempo altamente compleja, la cual es muy repetitiva en el tiempo y altamente predecible; la previsibilidad confiable proporciona un buen sustrato para adaptaciones genéticamente fijadas. Por lo tanto, además de adaptaciones fisiológicas, ecológicas y/o conductuales generales o específicas, los animales también han desarrollado ritmos endógenos diarios (circadianos), anuales (circanuales), lunares (circalunares) y/o de mareas (circamareales) (Erkert, 2011). Desde el punto de vista evolutivo, parece lógico pensar que, si las oscilaciones que presentan las funciones de un organismo vivo se acomodan a las variaciones del medio externo, el resultado será una mejor adaptación a dichas condiciones. Los eventos que producen cambios fisiológicos y/o conductuales en los organismos que son útiles para la supervivencia y que se presentan con cierta frecuencia temporal a lo largo de su vida, es lo que se conoce como ritmos biológicos, entre ellos, se encuentran algunos que aparentemente responden a variaciones del entorno, como por ejemplo el ritmo sueño-vigilia y el ritmo de reposo-actividad, o el ciclo de hibernación en algunas especies animales, así como los ciclos reproductivos. En la actualidad se han descrito oscilaciones cíclicas para numerosas variables

biológicas, tanto en organismos unicelulares como en vegetales y animales superiores, de tal forma que la expresión fisiológica y conductual en los animales, se basa en la sucesión alternante de patrones de actividad y reposo conformando un ciclo, la repetición de tal ciclo constituye el ritmo biológico (Ardura et al., 1994).

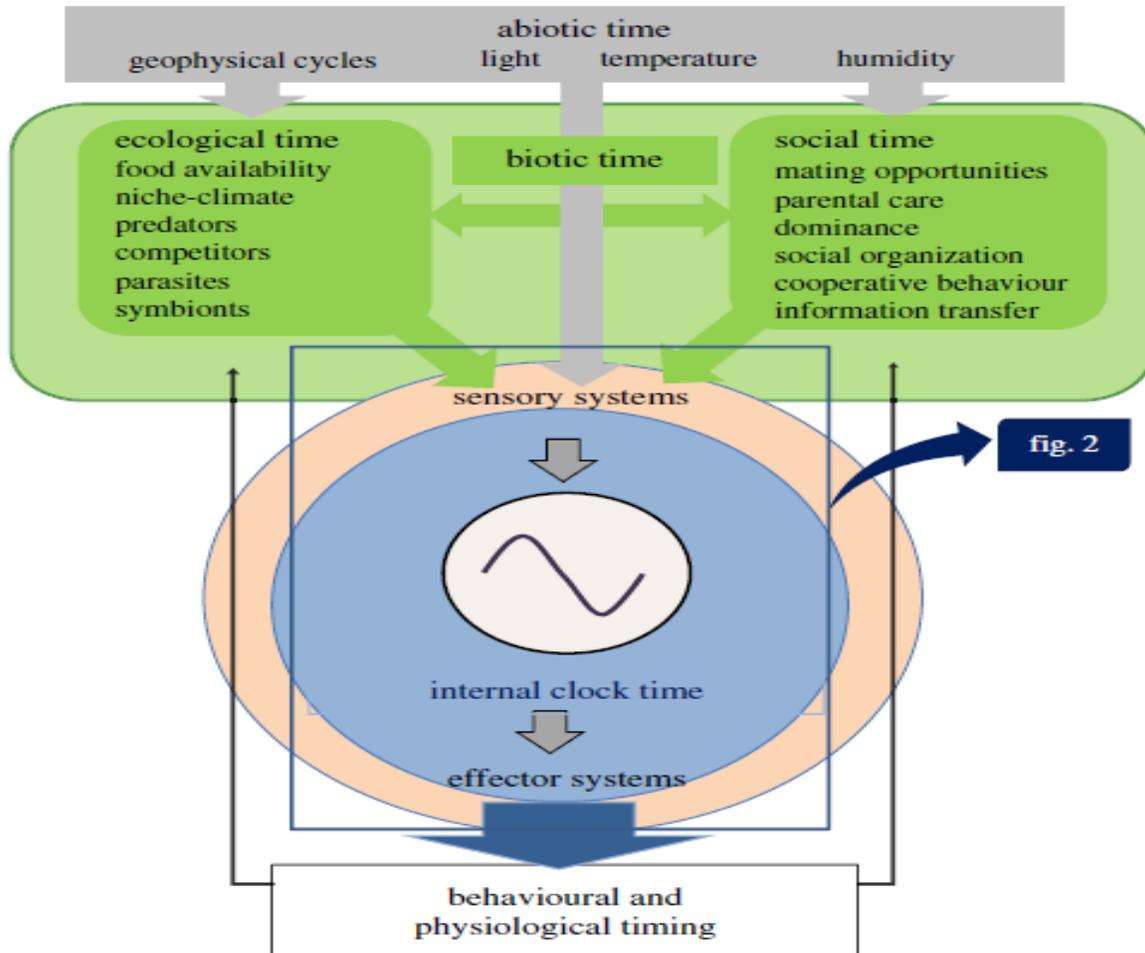


Figura 1. Esquema de los factores que afectan el tiempo manifestado de un organismo. El círculo naranja central representa un organismo, que contiene su sistema biológico de medición del tiempo mostrado en azul. Los componentes de los ciclos abióticos externos (mostrados en gris) y los ciclos bióticos (mostrados en verde) son percibidos por el sistema sensorial de un organismo. La información externa se interpreta en función del tiempo del reloj interno de un individuo (p. ej. si las temperaturas cálidas del invierno deberían inducir la reproducción), pero al mismo tiempo, los componentes externos del tiempo también pueden modificar el tiempo del reloj interno. Conjuntamente, los componentes de tiempo externos y el tiempo del reloj interno influyen en los resultados de tiempo individuales, que en promedio pueden usarse para caracterizar el cronotipo de un individuo. El comportamiento y la fisiología del organismo pueden, a su vez, retroalimentarse para afectar los ritmos de los conespecíficos (tiempo social) o interespecíficos (tiempo ecológico) (Tomado de Helm et al., 2017).

Los organismos se prepararán internamente para coincidir con los momentos de los eventos estacionales periódicos a través de sus relojes biológicos, de tal forma que una fecha determinada, los individuos con diferente especialización van a diferir en la sincronización de sus ciclos anuales y el tiempo del reloj interno específico de cada individuo (Figuras 1 y 2) tendrá efecto en su capacidad para explotar los recursos; siendo importante destacar que los relojes biológicos no predicen únicamente el momento correcto para efectuar una actividad determinada, también proveen a los organismos con mecanismos para ajustar la sincronización en respuesta a componentes de tiempo abióticos y bióticos que varían a través del tiempo en el espacio y momentos determinados; para comprender el tiempo manifiesto de un organismo, se deben considerar simultáneamente los diferentes componentes del “tiempo”, los cuales algunos son externos (factores ambientales) y otros internos (Figuras 1 y 2) (Helm et al., 2017).

Durante mucho tiempo se pensó que los ritmos biológicos eran una respuesta a los cambios cíclicos del medio ambiente, debido a que los ritmos biológicos coinciden con determinados ciclos geofísicos. Sin embargo, estas oscilaciones se mantienen en ausencia de fluctuaciones en el entorno, lo que indica que su programación depende de un reloj endógeno autosostenible. Como consecuencia de los experimentos en animales sometidos a condiciones constantes de oscuridad o luz muy tenue y en los cuales se elimina cualquier otra variable como factor externo; se sabe que los ritmos biológicos se originan de forma endógena y no son controlados de forma voluntaria por los individuos o por eventos externos, ya que se ha observado que presentan un periodo de curso libre del ritmo biológico estudiado cercano pero no igual a 24 h, llamado periodo espontaneo o endógeno ( $\tau$ ) (Pittendrigh y Bruce, 1957; Aschoff, 1960; 1966).

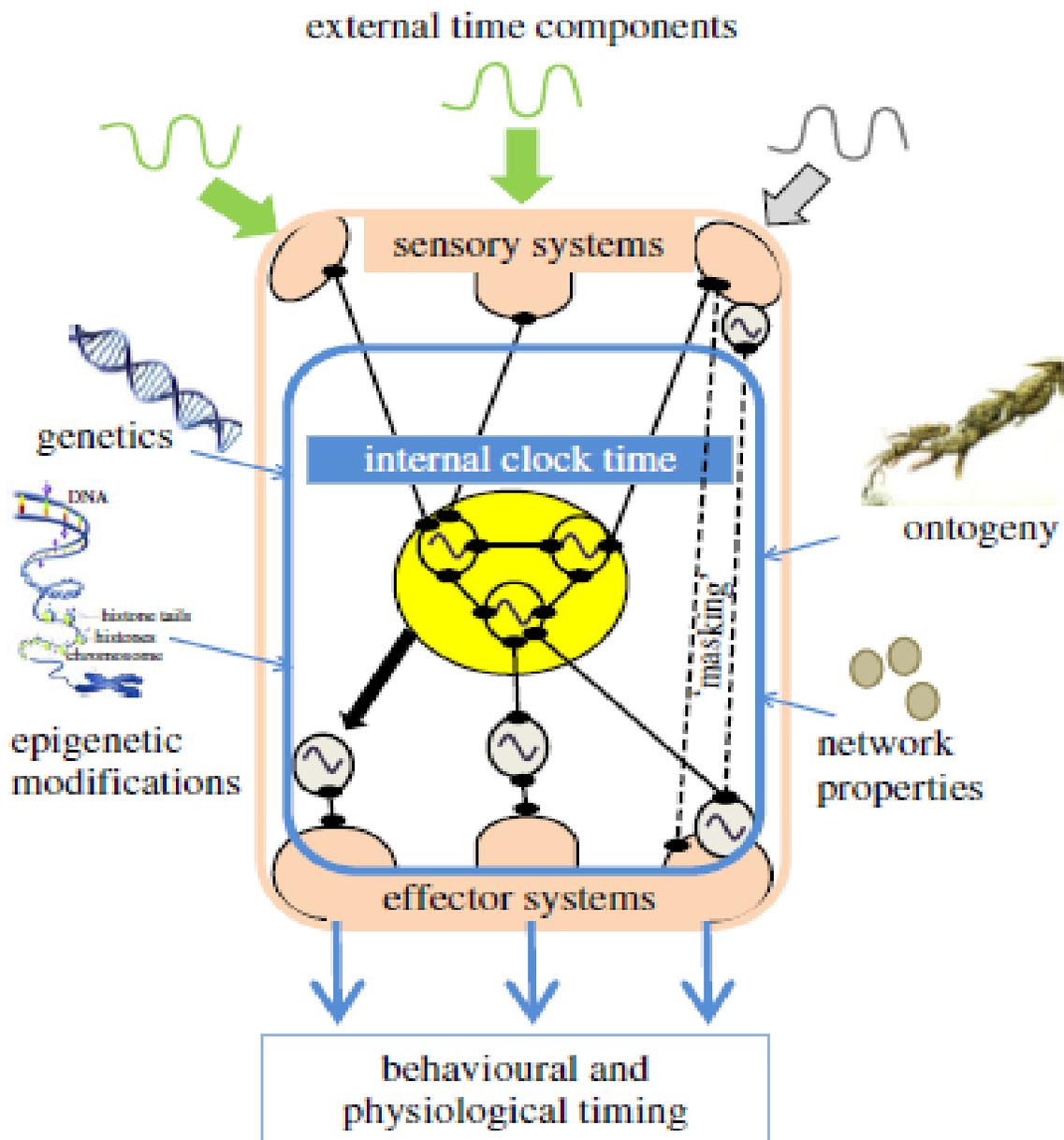


Figura 2. Plasticidad en el sistema del reloj. Múltiples factores ambientales pueden actuar sobre sistemas sensoriales que pueden contener o no relojes periféricos (indicados por ondas sinusoidales). Los sistemas sensoriales están conectados y pueden sincronizar el tiempo del reloj interno central (forma central amarilla, que muestra múltiples osciladores centrales con una onda sinusoidal). El reloj central sincroniza los osciladores periféricos y actúa sobre los sistemas efectores a través de vías neuronales (líneas negras con extremos circulares) u otras (p. ej. humoral, térmica, flecha negra). Las señales ambientales que son percibidas por el sistema sensorial también pueden actuar directamente sobre los sistemas efectores (p. ej. enmascaramiento) (líneas discontinuas con extremos circulares). Los sistemas efectores generan ritmos en el comportamiento y fisiología de los organismos. Las diferencias individuales en el sistema biológico temporal que integra esta información pueden surgir de múltiples formas, por ejemplo, a través de la variación genética, la variación epigenética, la ontogenia y las propiedades de la red (Tomado de Helm et al., 2017).

Tanto los cronobiólogos como los ecólogos aprecian bien la importancia de la sincronización biológica y la medición del tiempo biológico, desde hace aproximadamente sesenta y cinco años se sentaron las bases para la investigación sobre el tiempo biológico; desde entonces, nuestra comprensión de los mecanismos del tiempo biológico ha florecido, ahora abarca detalles a nivel molecular, celular, tisular y orgánico, al incluir también la entrada de variables diferentes de la luz las cuales representan los factores abióticos, pero también podrían representar factores bióticos; así es como, los ecólogos han demostrado la importancia del tiempo biológico para la aptitud individual, con desviaciones del tiempo óptimo que posiblemente resulten en una reducción del éxito en la búsqueda de alimento, la supervivencia y el rendimiento reproductivo (Schwartz et al., 2017).

Generalmente se asume que los mamíferos han evolucionado de pequeños insectívoros arbóreos con un estilo de vida nocturno (Erkert, 2008). El estilo de vida diurno registrado en un gran número de taxones de mamíferos se piensa que se han desarrollado a partir de ancestros nocturnos polifiléticos (Charles-Dominique, 1975; Crompton et al., 1978; Fleagle, 1988; Martin, 1990). Varios órdenes de mamíferos no son claramente nocturnos, diurnos ni crepusculares. Algunas especies pueden ser activos durante el día y la noche (Erkert, 2008). Este modo de actividad conductual o cronotipo, se presenta en algunos mamíferos como los Primates, Carnívoros, Artiodáctilos, Perisodáctilos y Xenartros, designados como “catemerales” (Tattersall, 1987; 2006; Curtis y Rasmussen, 2006).

Mientras que la biología evolutiva y la ecología conductual han abordado la importancia funcional del tiempo en la naturaleza; describen, comparan y analizan funcionalmente ritmos en ambientes naturales, refiriéndose principalmente a las causas últimas que podrían haber producido que ciertos miembros de un orden, familia, o género presenten un estilo de vida

nocturno o adoptan uno más diurno, los cronobiólogos se han centrado casi exclusivamente en el estudio sistemático de la maquinaria endógena del reloj que utilizan los organismos para medir el tiempo de los procesos corporales en relación con los ciclos geofísicos, esto a partir principalmente de la fenomenología y el análisis funcional del sistema de regulación circadiana (SRC) que participan en la organización temporal de las fases diarias de actividad y reposo; el interés de la cronobiología es “cómo los organismos miden el tiempo de los procesos biológicos” y el de la ecología es “por qué los organismos miden el tiempo de los procesos biológicos” (Erkert, 2008; Helm et al., 2017; Schwartz et al., 2017). El trabajo en cronobiología se ha realizado con un número limitado de organismos modelo en condiciones estándar de vivienda, con alternancia rítmica de luz-oscuridad y principalmente aisladas, con comida ad libitum; si los cronobiólogos quieren comprender el significado, la función y la evolución de los relojes endógenos, deben empezar explorar entornos naturales donde los factores abióticos y bióticos imponen desafíos adaptativos importantes que son parte integral del nicho ecológico de una especie. Por otro lado, los ecólogos no consideran la programación temporal innata en los organismos que incluye cambios rítmicos en la expresión génica y la capacidad fisiológica, las cuales regulan las respuestas a diversas perturbaciones del ambiente (Schwartz et al., 2017).

Numerosos estudios en campo sobre la ecología conductual y la sociobiología en mamíferos diurnos y nocturnos, además de analizar los presupuestos de tiempo de las especies, tratan con todo detalle el tiempo y los patrones diarios de sus diferentes actividades conductuales. Sin embargo, hasta hace poco debido a las restricciones metodológicas, muchos estudios de observación en campo presentaban un valor limitado para la cronobiología. Por razones prácticas, es imposible llevar a cabo en la naturaleza observaciones conductuales interrumpidas a largo plazo, que son necesarios para producir un conjunto de datos relevantes

para la cronobiología (Erkert, 2008). En la actualidad se cuenta con herramientas para registrar, analizar y manipular los componentes del mecanismo oscilatorio endógeno, marcadores de las salidas de los relojes cerebrales y corporales, así como, dispositivos y potentes análisis para el rastreo de animales y sus índices fisiológicos en la naturaleza, tanto en el espacio como en el tiempo (Schwartz et al., 2017). El uso de la técnica de actimetría ha demostrado ser una herramienta adecuada para la obtención de registros de actividad motriz a largo plazo en los mamíferos silvestres de mediana y gran talla (Erkert, 2011).

Los principales parámetros que caracterizan un ritmo son: 1) El periodo — tiempo transcurrido para que una oscilación describa un ciclo completo; 2) La frecuencia — es el inverso del periodo; expresa el número de ciclos por unidad de tiempo; 3) La acrofase — es el tiempo en que se observa el máximo valor de una variable; 4) La amplitud — en una onda sinusoidal es la mitad de la altura que separa el valor máximo del mínimo a lo largo de todo un periodo; 5) La fase — es un momento en el ciclo al cual corresponde un valor observado. La relación de fase describe en qué momento del curso temporal está situado el ritmo biológico en estudio, es decir, describe la relación entre dos o más ritmos. En general, la relación de fase está referida a otra función periódica que puede ser externa (hora del día) o bien interna (otro ritmo biológico) (Ardura et al., 1994; Cardinali y Golombek, 1994; Salazar-Juárez et al., 2006; Valdez-Ramírez et al., 2015).

Todos los animales muestran variaciones regulares en su conducta y fisiología. La organización temporal endógena de las funciones fisiológicas y conductuales de los organismos tiene un impacto sobre la optimización de los recursos disponibles y en el gasto energético. El sistema temporal que sincroniza los procesos internos del organismo con los eventos diarios del ambiente es el circadiano, los ritmos más representados y estudiados en los animales son los

circadianos (Moore-Ede et al., 1982); ejemplos de dichos ritmos son los de: reposo-actividad, sueño-vigilia, la mayoría de las secreciones endocrinas, la regulación de la temperatura corporal, entre otros, y los factores del ambiente que lo impactan son los zeitgebers (“sincronizadores”) (Aschoff, 1960; Gruart et al., 2002; Moore-Ede et al., 1982). Los zeitgebers son los estímulos externos que sincronizan la periodicidad del ritmo biológico al interactuar con los osciladores endógenos (Aschoff, 1960; Moore-Ede et al., 1982; Mistlberger y Skene, 2004). La capacidad de sincronización consiste en diarios desplazamientos de la fase inducidos por el estímulo externo que compensa la diferencia entre el periodo endógeno y el periodo de un ciclo ambiental (Pittendrigh, 1981; Pittendrigh y Daan, 1976).

Tal es el efecto del zeitgeber más conocido, el ciclo natural de luz-oscuridad, que es el encargado de ajustar el ritmo circadiano en la naturaleza a las 24 h del día (Aschoff, 1966). Hay varios rasgos característicos de las oscilaciones que surgen como resultado de entradas periódicas de energía o como resultado del acoplamiento de osciladores; el período de una oscilación que resulta cuando el sistema tiene una entrada de energía periódica, no será necesariamente el período del agente de entrada, sólo cuando el período del agente de entrada está lo suficientemente cerca del período endógeno de la oscilación, entonces la oscilación será sincronizada por el agente externo periódico. Las periodicidades ambientales de la luz están acopladas a los osciladores autosostenibles endógenos y los sincronizan al período de un día solar (Pittendrigh y Bruce, 1957).

Actualmente se plantea que el sistema circadiano en los mamíferos incluye un oscilador central endógeno (Pittendrigh y Bruce, 1957; Valdez-Ramírez et al., 2015; Helm et al., 2017). En los mamíferos el hipotálamo es la estructura donde se encuentran los mecanismos que coordinan a los relojes circadianos; el hipotálamo se compone de varios núcleos, entre ellos los

núcleo supraquiasmático (NSQ), es una estructura bilateral que se localiza en la porción ventral del hipotálamo anterior, ventrolateral al receso óptico del tercer ventrículo y dorsal al quiasma óptico (Aguilar-Roblero et al., 2004). Estos NSQ presentan diferencias anatómicas entre las especies, así como la composición y el agrupamiento de las células varía según el grupo filogenético. Estudios en roedores y en primates, como el mono ardilla *Saimiri sciureus*, principalmente todos aquellos que tratan sobre lesión de los NSQ, han concluido sobre la función de estos en la regulación de los ritmos circadianos, como el principal oscilador central del sistema circadiano en los mamíferos, ya que se ha observado una desincronización de tales ritmos, como por ejemplo el ritmo de reposo-actividad (Moore-Ede et al., 1982; Aguilar-Roblero y Drucker-Colín, 1987; Hakim et al., 1991; Edgar et al., 1993; Aguilar-Roblero et al., 1997; 2004; Valdez-Ramírez et al., 2015).

Las conexiones de entrada (aférentes) que incluyen todas las características del organismo que se encuentran entre el reloj endógeno y los elementos sensoriales del organismo que sincronizan al oscilador central con el ambiente (Pittendrigh y Bruce, 1957; Valdez-Ramírez et al., 2015; Helm et al., 2017). La vía de entrada va del Sol (ciclo de luz-oscuridad) a la retina, la cual cuenta con receptores que responden al nivel general de iluminación y se activan por medio de cambios químicos del fotorpigmento melanopsina; de ahí se transmite información a través del tracto retino hipotalámico al oscilador central del reloj circadiano principal ubicado en los NSQ, acerca de la presencia o ausencia de luz, así como del nivel de iluminación que se presenta a cada momento; sincronizándolo. El tracto retino hipotalámico también se conecta con la lámina intergeniculada y de ahí con los NSQ; otras vías de entrada provienen de los núcleos del rafe que se encuentran en el tallo cerebral, estas vías nerviosas pueden ser la base de la sincronización por medio del alimento o estímulos sociales (Mistlberger y Skene, 2004; Valdez-

Ramírez et al., 2015).

Las conexiones de salida (eferentes) permiten que el oscilador regule las respuestas del organismo, convirtiendo la información del reloj endógeno en respuestas fisiológicas o conductuales (Pittendrigh y Bruce, 1957; Valdez-Ramírez et al., 2015; Helm et al., 2017); conectan los NSQ con el área preóptica del hipotálamo; esta vía se encarga de regular los ritmos circadianos de la temperatura corporal, la ingestión de agua y la conducta sexual; otra vía conecta los NSQ a la glándula pineal, así mismo los NSQ también se conecta con el núcleo paraventricular hipotalámico, del cual salen fibras nerviosas que siguen por el cordón interomediolateral de la médula espinal hasta el ganglio cervical superior, de donde surgen nuevas fibras que se conectan con la glándula pineal, la encargada de secreta la melatonina, la cual se libera en la oscuridad y regula la actividad del sueño y de la mayor parte de las glándulas del organismo y consecuentemente la secreción de adrenalina, cortisol, las hormonas hipofisarias y las hormonas sexuales, entre otras (Valdez-Ramírez et al., 2015).

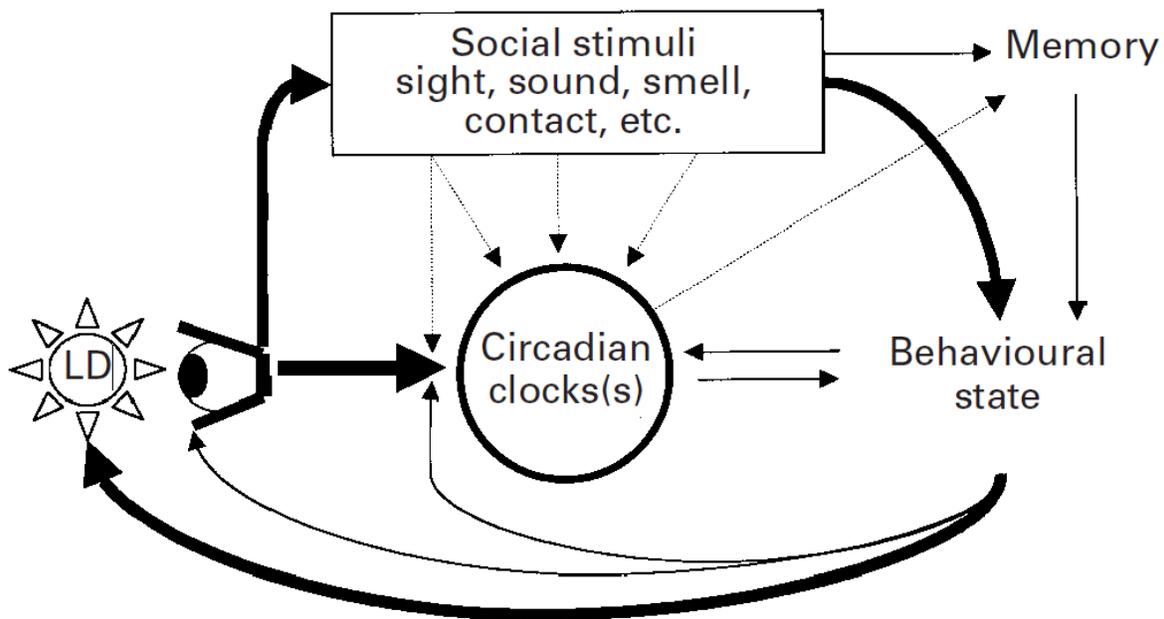
Las características fundamentales de los ritmos circadianos son: 1) su naturaleza endógena, 2) su capacidad de sincronizarse con respecto a las oscilaciones que presentan determinados estímulos externos (zeitgebers), y 3) su capacidad de compensar los cambios en la temperatura ya que su periodo espontaneo varia muy poco o nada ante variaciones amplias de la temperatura (Aguilar-Roblero y Chávez, 2015; Vitaterna et al., 2001; Bruce, 1960).

Los organismos coordinan sus actividades a partir del ciclo natural luz-oscuridad algunos son diurnos otros son nocturnos. No está claro cómo y por qué los relojes biológicos con un periodo de aproximadamente 24 h evolucionaron en ambientes cíclicos de exactamente 24 h. Una posible explicación es que los ciclos de luz-oscuridad proveen de una estabilidad para su expresión (Salazar-Juárez et al., 2006). La luz es la señal dominante para la mayoría de las

especies y puede inducir desplazamiento de fase que varían en magnitud y dirección (Mistlberger y Rusak, 2005). Como consecuencia, una pequeña fluctuación en el periodo endógeno, cuando este es igual a 24 h, puede causar grandes cambios en la relación de fase entre la fase del ritmo biológico y el ciclo de luz-oscuridad. En cambio, grandes fluctuaciones en el periodo endógeno, cuando es diferente a 24 h, sólo causan pequeños cambios en la relación de fase entre la fase del ritmo biológico y el ciclo de luz-oscuridad. Por lo tanto, los relojes circadianos con un periodo endógeno diferente a 24 h son más estables que los que muestran periodos endógenos iguales a 24 h. Esto sugiere que la selección natural seleccionó los relojes biológicos que tenían una capacidad de mantener una relación de fase entre la fase del ritmo biológico y el ciclo de luz-oscuridad estable entre las fluctuaciones internas y el ambiente periódico externo (Salazar-Juárez et al., 2006).

Existen otros eventos externos que pueden funcionar como zeitgebers no fóticos, por ejemplo el alimento, la temperatura y/o el contacto social (Yellin y Hauty, 1971; Moore-Ede et al., 1982; Escobar et al., 1998; 2001; Martínez-Merlos et al., 2004; Mistlberger y Skene, 2004; Aguilar-Roblero y Díaz-Muñoz, 2010; Erkert, 2011). Mistlberger y Skene (2004), presenta un modelo (Figura 3) que se muestra conexiones que van de los estímulos sociales al estado del comportamiento y a la fuente de luz (ciclo de luz-oscuridad); en esta vía se resalta un marco dentro del cual se consideran los efectos sociales en los ritmos circadianos: 1) se considera a la luz como el zeitgeber principal, 2) la exposición a la luz está regulada por el estado del comportamiento (ejemplo, abrir y cerrar los ojos, entrar o salir de una madriguera), y 3) el estado del comportamiento y la exposición a la luz pueden estar regulados por los estímulos sociales; así mismo, es posible que los estímulos sociales por el efecto sobre el estado del comportamiento puedan regular la entrada de luz a la retina (mediante efectos autonómicos sobre el tamaño de

la pupila) o la entrada retinal a las células del reloj circadiano en los NSQ; en consecuencia, se esperaría que los efectos en la entrada de luz influyan de forma significativa en el seguimiento de los ciclos diarios de luz-oscuridad e incluso si los estímulos sociales no tienen efecto en el reloj circadiano independientemente de la luz.



**Figura 3. Modelo conceptual del sistema circadiano de los mamíferos. Ilustra e identifica todas las vías posibles por las cuales los estímulos ambientales pueden influir en los programas temporales diarios de comportamiento en los mamíferos. Se observan las vías por las cuales los estímulos sociales pueden impactar a los ritmos circadianos. Las líneas discontinuas indican vías para las que aún no hay evidencia. LD, ciclo luz-oscuridad (Tomado de Mistlberger y Skene, 2004).**

Además, se muestra un conjunto de conexiones que representan entradas no fóticas al reloj de los NSQ donde los estímulos sociales que tienen efectos directos sobre la fase y el período del reloj y que pueden sincronizar a los ritmos diarios, pueden designarse como zeitgebers; estos zeitgebers sociales pueden impactar a los relojes circadianos a través de entradas sensoriales específicas, que codifican imágenes, sonidos, olores o estímulos táctiles, o

de una entrada que codifique para la locomoción o algún estado del comportamiento no específico; estas vías que codifican información no fótica pueden ingresar directamente a las células del reloj de los NSQ por medio de aferentes neurales como el rafe medio, la valva intergeniculada talámica o grupos de células colinérgicas, o también pueden ingresar a células del reloj circadiano ubicadas en otras partes del cerebro o periféricas; los osciladores circadianos fuera de los NSQ se han identificado por los estudios del comportamiento (ritmos circadianos anticipatorios del alimento), donde se observa que persisten en animales con extirpación de los NSQ y se han identificado mediante la expresión del gen Clock en tejidos diferentes a los NSQ, como son la neocorteza y el hígado. Además, otro conjunto de conexiones muestra salidas del sistema circadiano a los sistemas cerebrales que pueden ayudar a la memoria en el tiempo y el espacio; los animales pueden consultar continuamente el reloj circadiano para reconocer la fase circadiana, conocer la hora local en animales sincronizados, y así poder recordar que eventos (por ejemplo, encuentros sociales) se repiten en determinadas fases circadianas (Mistlberger y Skene, 2004).

Otras hipótesis sugieren que los estímulos sociales también pueden impactar al programa circadiano mediante procesos de condicionamiento clásico, si estímulos sociales, como una alerta o una pareja, pueden predecir de forma fiable la aparición diaria de la estimulación fótica, el estímulo no fótico puede llegar a imitar los efectos fóticos en el reloj por condicionamiento; de tal forma que un estímulo social puede adquirir las propiedades de zeitgeber para sustituir o reforzar las acciones de la luz en la fase circadiana. Un condicionamiento de este tipo podría ocurrir a través de interacciones sinápticas entre aferentes fóticos y no fóticos dentro del reloj circadiano de los NSQ (Mistlberger y Skene, 2004).

Las interacciones entre zeitgebers fóticos y no fóticos son complejas, en función de su tiempo relativo y magnitud, pueden ser sinérgicos o mutuamente inhibitorios al efectuar los desplazamientos de la fase. Además de los zeitgebers, ciertas variables tanto físicas, biológicas como sociales presentan un efecto directo en el incremento o reducción de la actividad de una o más variables fisiológicas y/o conductuales, enmascarando en mayor o menor medida el ritmo circadiano (Sulzman et al., 1977; Aschoff, 1981; Erkert et al., 1986; Erkert y Schardt, 1991; Mrosovsky, 1999). Los estímulos sociales pueden impactar la expresión de los ritmos diarios provocando comportamientos directamente, sin alterar los parámetros del reloj mediante conexiones que no cruzan el sistema temporal circadiano o que no involucran procesos de condicionamiento temporal, esto es lo que se considera un estímulo “enmascarador” (Figura 3) (Mistlberger y Skene, 2004).

El ritmo de reposo-actividad no se excluye de esto, a pesar de que tiene un origen endógeno puede ser afectado por los eventos del medio ambiente (Muñoz-Delgado, 2004), esto se entiende como un proceso adaptativo de los organismos, una ventaja del mecanismo endógeno circadiano es la capacidad de anticiparse a los acontecimientos cíclicos del medio ambiente, como los cambios en la temperatura, la humedad y la disponibilidad de luz (Ardura et al., 1994; Mistlberger y Rusak, 2005).

Estos efectos han sido estudiados en varias especies de mamíferos, principalmente en primates en diferentes condiciones de vida (Fuller et al., 1979; Aschoff y Tokura, 1986; Erkert, 1989; 2011). Los estudios comparativos realizados en primates diurnos y nocturnos en condiciones de cautiverio en laboratorio y en ambientes seminaturales, así como en vida libre, muestran que los tres enfoques dan resultados esenciales que se complementan y contribuyen a una mejor comprensión de los aspectos del comportamiento, ecología y evolución de los

procesos de sincronización de naturaleza biológica. Estos ambientes ofrecen la oportunidad para la experimentación simple, como para comprobar la función de la abundancia de alimento, la calidad o la dispersión en los patrones de actividad, así como las influencias de otros factores ambientales. Sin embargo, aún falta por conocer sobre las bases cronofisiológica y cronoecológica del estilo de vida en mamíferos y de su múltiple evolución. Así como la diversidad de las características circadianas y su significado funcional y/o adaptativo en los diferentes grupos sistemáticos, ecotipos y cronotipos. Por tal motivo son necesarios estudios cronobiológicos comparativos tanto en condiciones de laboratorio y en el medio natural (Erkert, 2008). El profundo interés en ambas áreas del conocimiento (cronobiología y ecología) en los fenotipos temporales consistentes (cronotipos) y en la plasticidad fenotípica temporal ofrece una base para la integración futura a partir de las nuevas herramientas y una mejor comprensión de los relojes biológicos, las diferencias encontradas en los resultados de los estudios en la naturaleza y el laboratorio ahora se pueden abordar como indicadores de la flexibilidad del tiempo biológico (Schwartz et al., 2017).

Los ritmos de actividad circadiana además se caracterizan por patrones típicos, siendo el más común el que presenta dos picos de actividad en un período. En condiciones naturales, estos picos se relacionan estrechamente con estímulos específicos en el medio ambiente, por ejemplo, al amanecer y al atardecer. Sin embargo, estos no pueden ser relacionados únicamente a los factores externos, sino también se pueden considerar como parte del patrón del sistema circadiano (Aschoff, 1966). Esto se ha podido comprobar mediante experimentos en condiciones constantes donde los patrones de actividad presentan los dos picos.

En mamíferos se han encontrado genes que generan los ritmos circadianos, como son el gen *Clock*, *Bmal1* y *Cry*, si uno de estos genes se elimina los animales dejan de presentar ritmos

circadianos en la actividad motora. Además, existen otro gen que codifica para el control de la duración del período (gen Tau), y cuando se elimina los periodos de los ritmos se acortan a 22 horas; la sincronización de los ritmos circadianos a los ciclos en el ambiente parece estar vinculada a las proteínas que generan los genes que controlan los ritmos, de tal forma que los cambios en el ambiente pueden regular la actividad de las proteínas o los circuitos de retroalimentación de las propias proteínas modifican la actividad de los genes (Valdez-Ramírez et al., 2015).

## JUSTIFICACIÓN

El caso de la conservación del Lobo Mexicano *Canis lupus baileyi* es singular, los estudios de genética realizados a ejemplares vivos muestran que poseen patrones únicos perfectamente diferentes a los de otras subespecies de lobo gris. Por otra parte, los Lobos Mexicanos se erradicaron en la naturaleza como resultado de las campañas de eliminación de depredadores (Treviño, 1983; 1994; Instituto Nacional de Ecología, 2000). Siendo estas las principales razones porque los científicos especialistas en lobos declararan a la subespecie mexicana como “La necesidad de más alta prioridad para la conservación de lobos en el mundo” (Instituto Nacional de Ecología, 2000). Hace poco más de cuatro décadas se establece un programa conjunto México-E. U. A. de reproducción en cautiverio con el propósito de recuperar a la subespecie, el Programa de Reproducción en Cautiverio del Lobo Mexicano se origina con tan solo tres fundadores silvestres y posteriormente se aprueba la incorporación de otros dos linajes cautivos, cada uno con dos fundadores (Hedrick et al., 1997; Instituto Nacional de Ecología, 2000; Hedrick y Fredrickson, 2008; Fitak et al., 2018; Greely, 2020). Por lo cual, el Lobo Mexicano se encuentra en peligro y su supervivencia depende de una buena gestión de manejo en cautiverio; la población cautiva se ha manejado genéticamente tratando de minimizar el parentesco medio y conservando la variación genética, identificando los mejores candidatos desde estos puntos de vista para la reproducción (Hedrick et al., 1997; Hedrick y Fredrickson, 2008). Resultado de estos esfuerzos los ejemplares descendientes de estos animales se están utilizando para reintroducir a la subespecie al medio natural; se espera que los lobos reintroducidos presenten comportamientos adecuados para su supervivencia como la caza e interacciones sociales y que las habilidades de supervivencia y las capacidades para responder

a los cambios del ambiente aún persistan en la población después de varias décadas de cautiverio. Los estudios cronobiológicos realizados en diferentes condiciones de cautiverio pueden ser de relevancia en los programas de conservación como indicadores de las respuestas de los individuos al entorno, de tal forma que permitan establecer criterios más integrales en el manejo en cautiverio, como la elección e integración de individuos para la reproducción y para la reintroducción al medio silvestre. Así mismo, se puede aportar en la respuesta de preguntas como: ¿Cuán variables son los ritmos dentro y entre especies, poblaciones e individuos? ¿Qué factores provocan la variación en los ritmos biológicos? (condiciones del ambiente físico, estado fisiológico, factores sociales o antropogénicos) ¿Se pueden comparar los ritmos de los animales cautivos a los ritmos de los animales salvajes? (Dominoni et al., 2017)

Todo animal incluyendo el lobo *Canis lupus* heredan predisposiciones genéticas (el instinto; también llamado “programador neuroendocrino”) estas lo dirigen en situaciones en que aprende de su ambiente (Fentress, 1983). Su genotipo lo habilita a resolver antiguos problemas previsiblemente registrados en la historia de la especie. La comunicación durante las interacciones sociales ayuda a afinar estas respuestas, los individuos se habilitan a resolver nuevos problemas y responder a la naturaleza imprevisible de su ambiente. Los lobos son afectados por ambos factores, sociales y físicos en su ambiente. El “ambiente social” se refiere a los con-específicos con que un lobo interactúa; el “ambiente físico” se refiere a factores abióticos (ejemplo, clima y territorio), así como también factores bióticos, otras especies diferentes a los lobos en su ambiente (Figura 4) (Packard, 2003). Los lobos viven en ambientes diversos y cambiantes (Boitani, 2003); la variación en el ambiente es probablemente una de las llaves a la comprensión de por qué varias especies han evolucionado flexiblemente el comportamiento de la resolución de problemas (Byrne, 1995).

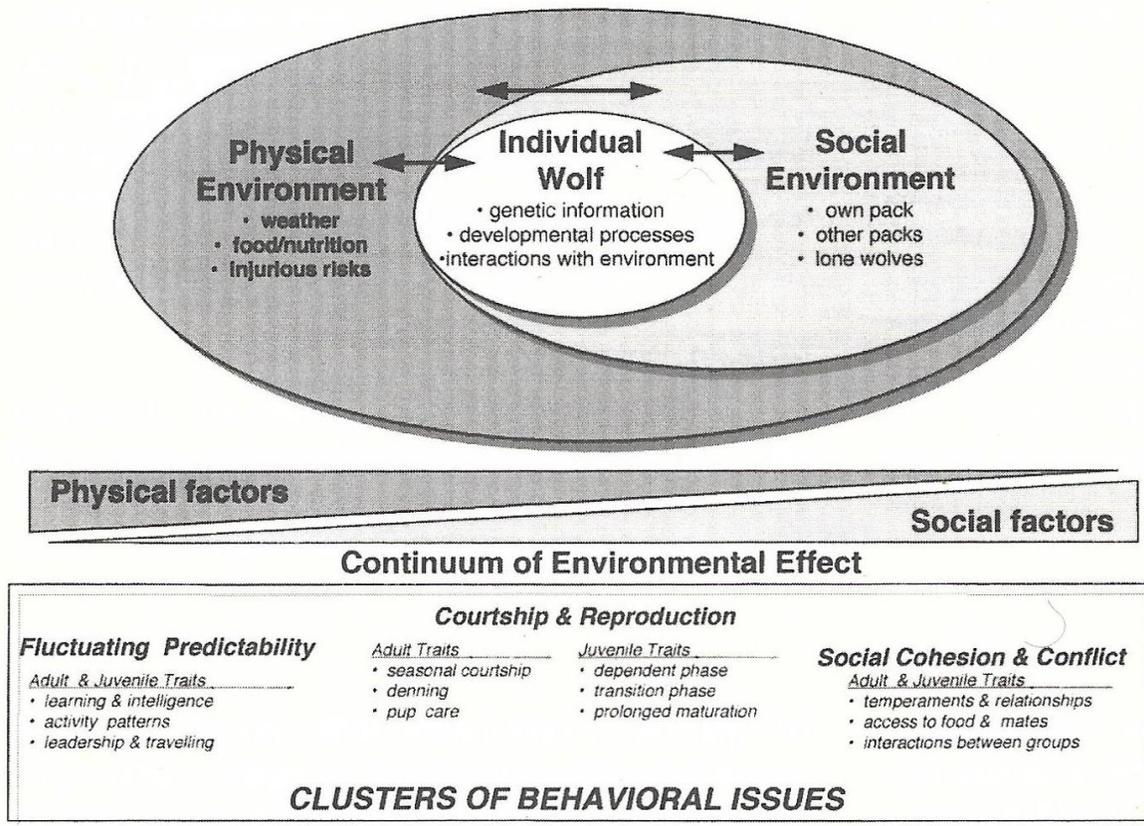


Figura 4. Mapa conceptual que ilustra cómo las interacciones entre los rasgos de comportamiento individuales, el entorno social y el entorno físico se superponen en la resolución de problemas reproductivos, resolución de problemas del ambiente físicos y resolución de problemas sociales (Tomado de Packard, 2003).

Aunque los lobos *C. lupus* se encuentran entre las especies de carnívoros más estudiadas (Mech, 1970; Harrington y Paquet, 1982; Carbyn et al., 1995; Mech y Boitani, 2003), muchas áreas de la biología del lobo incluyen diferencias sustanciales (Mech, 1995); los patrones de actividad circadianos es una de estas (Merrill y Mech, 2003). Varios estudios han examinado estos patrones de actividad en el lobo utilizando técnicas convencionales de seguimiento (Kolenosky y Johnston, 1967; Peterson et al., 1984; Kunkel et al., 1991; Mech 1992; Vilà et al., 1995; Kreeger et al., 1996; Ciucci et al., 1997; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003). Los principales métodos aplicados en los estudios de patrones de actividad del lobo han sido el

seguimiento por radio telemetría con ubicaciones registradas en intervalos de unos pocos días a varias semanas y en algunos casos únicamente durante el tiempo de luz del día; los detalles de los movimientos sólo pueden ser investigados por medio de un seguimiento continuo por radio vía satélite, registrando las ubicaciones con tanta frecuencia como sea posible, o mediante collares con Sistema de Posicionamiento Global (GPS). La aplicación de estos métodos aún es limitada por los costos y/o requieren mucha labor humana (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985; Potvin, 1988; Ballard et al., 1995). Estos estudios han explicado ampliamente las variaciones de los patrones de actividad en los lobos asociados a factores como la actividad humana, el estatus reproductivo o la disponibilidad de presas, entre otros (Kolenosky y Johnston, 1967; MacDonald, 1980; Peterson et al., 1984; Bibikov et al., 1985; Ballard et al., 1991; Kunkel et al., 1991; Mech, 1992; Vilà et al., 1995; Fancy y Ballard, 1995; Kreeger et al., 1996; Ciucci et al., 1997; Jędrzejewski et al., 2001; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003; Kusak et al., 2005; Chavez y Gese, 2006; Eggermann et al., 2009). Sin embargo, ninguno ha tenido la capacidad de caracterizar el ritmo de reposo-actividad del lobo y de evaluar los efectos de los factores geofísicos, biológicos y sociales sobre el ritmo.

## ANTECEDENTES

### **Efecto de las Variables Ambientales sobre el Patrón de Actividad del Lobo**

#### **Gris (*Canis lupus*)**

Los patrones de actividad en los animales son un campo de investigación ampliamente estudiado; se asocia principalmente con la ecología, pero el análisis del comportamiento de la actividad y la ecología evolutiva de las estrategias temporales ha recibido una atención limitada (Halle y Stenseth, 2000). Por otro lado, la selección de nichos temporales por las especies de mamíferos ha mostrado gradientes inter e intraespecíficos entre los extremos diurno y nocturno (Refinetti, 2008).

Kavanau y Ramos (1975) estudiaron la influencia de la luz sobre las respuestas conductuales de la actividad locomotora y el ajuste de fase en diferentes especies de mamíferos carnívoros terrestres, incluyendo 6 especies de cánidos, entre estas 2 especies del género *Canis*, bajo condiciones de exposición de luz exterior natural e interior artificial, evaluando la adaptación del sistema visual en este grupo de mamíferos. Los autores informan que el comportamiento de la actividad observada en el coyote *Canis latrans* sugiere una mejor visión durante el crepúsculo y la luz diurna moderada, mientras que el comportamiento de actividad del lobo rojo *Canis rufus* indica una mejor visión con luz diurna moderada que con luz tenue, en ambas especies los resultados muestran que su actividad es inhibida por la oscuridad. Además, también informan que en algunos individuos el tiempo de alimentación influyó en el ajuste de fase. Concluyen la presencia de una amplia variación en las respuestas del comportamiento de actividad entre carnívoros terrestres y que la gran diferencia en las respuestas individuales a las alteraciones y los ciclos de luz son características de especies con

una gran versatilidad en la visión.

Refinetti (2008) evidencia esta variabilidad en la actividad de los mamíferos en la elección del nicho temporal porque menciona que algunas especies no tienen preferencia por el momento del día en que son activas, especies crepusculares o especies con diferentes patrones temporales debido a los efectos de diferentes variables ambientales. Del mismo modo, en ciertas especies en las que los individuos son activos en el día y la noche, o el cambio espontáneo de su patrón de actividad. Los estudios en vida libre de los patrones de actividad del lobo gris *C. lupus* en latitudes septentrionales muestran principalmente patrones de actividad nocturna a lo largo del año con picos crepusculares (Jędrzejewski et al., 2001; Merrill y Mech, 2003; Kusak et al., 2005). Sin embargo, también se han observado patrones diurnos con picos crepusculares, que están regulados por los momentos de caza de los lobos (Theuerkauf et al., 2003). Además, se informan cambios en los patrones de actividad nocturna a diurna debido a causas sociales (Merrill y Mech, 2003) o estacionales (Eggermann et al., 2009).

Un estudio en lobos en Polonia mediante radio telemetría reporta que se desplazan más durante la noche que en el día (Jędrzejewski et al., 2001); Merrill y Mech (2003) describen los patrones de movimiento circadiano del lobo en Minnesota E. U. A. mediante telemetría por GPS, miden el movimiento circadiano como la distancia promedio recorrida por intervalo de la ubicación. A excepción de un lobo macho que realiza una incursión extraterritorial, cuyo patrón de movimiento circadiano pasó a diurno, todos los patrones de movimiento circadiano muestran ser nocturnos sin importar la época del año. Los lobos muestran ser más activos a partir de las 20:00 hasta aproximadamente las 8:00 del día siguiente. Lobos con collares programados a intervalos  $\leq 1$  h muestran picos de movimiento, al amanecer, el atardecer, y a la mitad de la noche. El estudio apoya otros reportes donde se concluye que los lobos son principalmente

nocturnos (Kunkel et al., 1991; Mech, 1970; Murie, 1944), y presentan un aumento en la actividad al amanecer y al atardecer (Kolenosky y Johnston, 1967; Vilà et al., 1995; Ciucci et al., 1997; Theuerkauf et al., 2003). El estudio muestra que los picos no pueden ser detectados a través de telemetría GPS si el intervalo es mayor a 3 h; por lo que se concluye que los tiempos de los intervalos de las ubicaciones pueden afectar las tasas de movimiento percibidas. Esto sugiere que los patrones de movimiento con picos crepusculares pueden haber estado presentes, pero sin ser detectados en varios estudios previos y pueden ser más comunes entre los lobos de lo que se conoce generalmente (Merrill y Mech, 2003). Observaciones en cautiverio pueden concordar con estos hallazgos (MacDonald, 1980) o pueden ser contradictorias (Kreeger et al., 1996).

Otros estudios parecen no estar de acuerdo con los resultados que los lobos son principalmente nocturnos. Theuerkauf et al. (2003) concluyen para los lobos estudiados en Polonia que son activos durante el tiempo de luz del día, interaccionando socialmente, alimentándose, protegiendo el alimento o desplazándose cerca de los sitios de caza, reunión o madrigueras, sin generalmente viajar desplazándose largas distancias hasta la noche. Y ciertamente en algunas zonas los lobos viajan extensamente durante el día (Mech, 1966; 1992; Peterson, 1977; Peterson et al., 1984; Boitani, 1986). En un estudio más reciente en Polonia se siguieron con radio telemetría y triangulación por tierra VHF a 3 lobos: una hembra reproductora, una hembra no reproductora y un macho reproductor. Se estimó la proporción de actividad para las cuatro estaciones del año (invierno, primavera, verano y otoño) y para los períodos del día: el amanecer, el día, el atardecer y la noche (Eggermann et al., 2009); para estimar la nocturnidad (proporción de actividad por la noche en comparación con el día), fue utilizando el índice de efectividad de Ivlev (Jacobs, 1974). En verano, los lobos tienden hacia la

actividad diurna, pero son más nocturnos en otras estaciones. Los lobos muestran un patrón de actividad crepuscular con un pico al amanecer y viajan más durante la madrugada (3:00-6:00) y menos al mediodía (10:00-16:00) a lo largo del año. Los patrones diarios de las distancias promedio recorridas seguidos al momento de la salida y puesta del sol son mayores en invierno y menores en verano. Aunque el tamaño de la muestra es pequeño, se concluye que aparte de los momentos en que están cazando (al amanecer), la actividad y la distancia recorrida son muy variables, lo que refleja la plasticidad de su comportamiento (Eggermann et al., 2009). Estos resultados concuerdan con los de Fancy y Ballard (1995), reportan que los lobos en Alaska E. U. A. suelen tener distintos patrones de actividad, pero que su actividad es muy flexible y puede adaptarse a diversas condiciones ambientales. Theuerkauf et al. (2003) demuestran que los lobos en Polonia cazan sobre el amanecer y al atardecer. Otro estudio en Minnesota E.U.A., reporta que los lobos son más activos durante la noche y al amanecer, cuando cazan (Chavez y Gese, 2006).

Un estudio conductual en cautiverio bajo condiciones de luz natural ha mostrado los efectos sociales sobre los ritmos de actividad de híbridos de lobo rojo y coyote, observando que los ritmos de actividad en grupos de un solo sexo difieren significativamente entre sí cuando están separados, pero los ritmos de actividad de machos y hembras cuando se reúnen en grupos se sincronizan estrechamente; además la actividad es mayor durante el día que durante la noche y los picos se producen al amanecer y al anochecer (Roper y Ryon, 1977).

Por otra parte, se reporta de otros factores biológicos y ambientales que afectan el ritmo de actividad en perros *Canis lupus familiaris*, se observan patrones de actividad diurna que varían dependiendo de la edad y la condición de vivienda; los perros viejos alojados en instalaciones interiores muestran un inicio tardío de la actividad; episodios de actividad más

cortos; y más tiempos de descanso durante el día, en comparación con los perros más jóvenes, el efecto de la edad es menos prominente en los perros alojados en instalaciones de interior-exterior, lo que sugiere que la luz solar y las transiciones naturales de luz-oscuridad son más capaces de consolidar y sincronizar el ritmo de actividad de los perros (Siwak et al., 2003).

Un estudio en Minnesota E. U. A. comparó la cantidad y frecuencia de actividad en lobos grises alojados en pequeños recintos artificiales contra grandes recintos naturales, no observándose diferencias significativas (Kreeger et al., 1996). En contraste, otro estudio en el centro de México, durante el invierno de 1989-1990, evaluó las diferencias en el comportamiento social de dos grupos familiares de Lobos Mexicanos *Canis lupus baileyi*, comparó una instalación típica de zoológico (cautiverio) y una estación de campo (semicautiverio), reportó que para cada categoría de edad y sexo, la actividad, la agresión y el juego son más frecuentes en el grupo del zoológico con respecto al grupo de la estación de campo, mientras que la frecuencia de las interacciones de cortejo y el marcaje olfativo es significativamente mayor en el grupo de la estación de campo que en el grupo del zoológico (Bernal y Packard, 1997). En ambos estudios, dado el pequeño tamaño de la muestra, no se pueden generalizar los resultados (Kreeger et al., 1996; Bernal y Packard, 1997). En especies en peligro de extinción, hay pocas oportunidades para obtener tamaños de muestra lo suficientemente grandes para detectar diferencias estadísticamente significativas debido al gran esfuerzo de recursos necesarios para producir y mantener animales en cautiverio (Fredrickson y Hedrick, 2002).

Muchas especies de mamíferos son nocturnas y otras son activas durante el día y la noche. Se ha demostrado que diferentes intensidades de luz nocturna (naturales o artificiales), afectan el comportamiento nocturno y los relojes biológicos en mamíferos (Beier, 2006). Dentro

del conocimiento disponible sobre la influencia de la luz de la luna en el comportamiento cánido, un estudio en coyotes mostró que el aullido social está relacionado negativamente con el aumento de la luz de la luna, pero no el aullido solitario, que no está influenciado por la intensidad de la luz de la luna. Una explicación de estos resultados está asociada con cambios en el comportamiento social de los coyotes con respecto al forrajeo y a la defensa del territorio (Bender et al., 1996). Con respecto a los efectos que tiene la Luna sobre la relación depredador-presa hay dos hipótesis: a) los depredadores aumentan el esfuerzo de búsqueda para mantener la ingesta de alimento y b) los depredadores disminuyen las distancias cubiertas como un esfuerzo para conservar energía o por un aumento en la eficiencia de la caza (Sábato et al., 2006). En este sentido, los estudios demuestran que, en vida libre durante la estación de secas, en una especie distinta de cánido, el lobo de crin *Chrysocyon brachyurus*, que se considera un cánido solitario, el efecto de las fases de la Luna sobre los patrones de actividad utilizando seguimiento por collares GPS monitoreando las distancias recorridas (que son representativas del esfuerzo de búsqueda) se observa que los lobos de crin viajan menos durante la luna llena comparado con la luna nueva. Estos datos sugieren que los lobos de crin responden a la reducción temporal de la disponibilidad de presas mediante la reducción de sus distancias recorridas como un esfuerzo para economizar energía (Sábato et al., 2006).

Por otra parte, en el lobo gris se ha encontrado un aumento en la eficiencia de la captura de presas en las noches iluminadas por la luna, en comparación con el tiempo de luz del día (Theuerkauf et al., 2003). Por lo tanto, también es posible que la reducción en las distancias recorridas sea resultado del aumento de eficiencia de caza durante las noches iluminadas por la luna, y en consecuencia una menor necesidad de viajar largas distancias.

Packard (2003), menciona que si se desea comprender la vida social de los lobos, se debe

entender cómo varía dentro y entre poblaciones en diferentes ambientes físicos; la variación dentro de cada población resulta de las diferentes historias de las manadas que forman las unidades reproductivas en esa población (ambiente social); en la medida en que los lobos comparten propensiones genéticas para ciertos tipos de comportamiento social, es probable que la dinámica social de las manadas sean similares entre las poblaciones de lobos, de tal forma que para comprender esta programación neuroendocrina, se buscan similitudes en el comportamiento entre poblaciones de lobos que difieren en latitud, especies presas y la sincronía de fase de la dinámica de las poblaciones de lobos y presas (ambiente físico); desde un enfoque etológico se busca comprender cuánto de esa similitud es resultado de la información compartida en el genoma y cuánto de experiencias similares que todos los lobos presentan al crecer dentro de una familia (ambiente social); siendo uno de los principales problemas el grado en que el comportamiento observado en las poblaciones cautivas de lobos puede diferir del observado en poblaciones de lobos en la naturaleza; por razones prácticas, se han realizado más estudios sobre el comportamiento social de los lobos en cautiverio que en la naturaleza; se señala que los factores específicos pueden mantenerse constantes en cautiverio para poder determinar los efectos independientes de la variación social, física y genotípica, a diferencia de las poblaciones en libertad donde tanto el ambiente social como físico fluctúan simultáneamente de forma interactiva e incontrolada; en consecuencia, la comprensión del comportamiento social de los lobos puede avanzar más rápido si se integra la información tanto de las poblaciones cautivas como de las silvestres, teniendo cuidado en reconocer las limitaciones de cada perspectiva y comprender el todo como la adición de las perspectivas.

En el Mexican Gray Wolf Husbandry Manual (2009) se establecen los requisitos mínimos para los recintos que van a alojar Lobos Mexicanos, los estándares de tamaño de los

recintos divididos en diferentes áreas van desde los 400 m<sup>2</sup> para un grupo del mismo sexo o no reproductivo hasta los 2300 m<sup>2</sup> para un grupo de liberación potencial. Los Lobos Mexicanos principalmente se alojan en condiciones de cautiverio completo en zoológicos y en condiciones de semicautiverio en recintos amplios ubicados en áreas naturales (principalmente en su rango de distribución original). Donde los animales en condiciones de semicautiverio generalmente complementan su alimentación y socializan en su entorno natural, pero también están influenciados por los humanos; por ejemplo, reciben atención veterinaria, alimento o se gestionan los recintos; así mismo, a la vez carece de muchas de las preocupaciones asociadas al cautiverio completo, como es el movimiento limitado, la ausencia de estructura social u oportunidades o la pérdida de habilidades de supervivencia; pudiendo desempeñar un papel en los esfuerzos de conservación o reintroducción in situ, estando más adaptados a su hábitat natural que los individuos totalmente cautivos (Crawley, 2021).

## **PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

¿Cuáles son los factores que afectan el ritmo de actividad motriz del Lobo Mexicano, *C.*

*l. baileyi*, en condiciones de semicautiverio?

## **HIPÓTESIS**

1. Si el ritmo de reposo-actividad sincronizado de los Lobos Mexicanos en semicautiverio se reajusta por los cambios en la alternancia de luz-oscuridad natural; entonces, los parámetros del ciclo natural luz-oscuridad y la estacionalidad climática tendrán un efecto sobre los parámetros del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos para mantener una variación anual.
2. Si el ritmo de reposo-actividad sincronizado de los Lobos Mexicanos en semicautiverio es afectado directamente por las variaciones ambientales de la temperatura, la humedad relativa y el ciclo de la Luna; entonces, los fenómenos geofísicos influirán sobre la variación estacional del patrón de actividad motriz del Lobo Mexicano.

## **OBJETIVO GENERAL**

Realizar un análisis del efecto de los factores geofísicos, como el ciclo natural de luz-oscuridad, la temperatura ambiente, la humedad relativa, la intensidad de luz solar, la estacionalidad climática y las fases de la Luna, sobre la actividad motriz del lobo mexicano, *C. l. baileyi*.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Describir el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano.
- Comparar el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano entre localidades.
- Evaluar el efecto del ciclo natural de luz-oscuridad sobre el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad de Lobo Mexicano.
- Evaluar el efecto de la temperatura ambiental, la humedad relativa y la intensidad de la luz solar sobre el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano.
- Comparar el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano entre las estaciones climáticas.
- Evaluar el efecto de las fases de la Luna sobre la actividad motriz del Lobo Mexicano.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Individuos y Localidades

El estudio se realizó con 19 Lobos Mexicanos *C. l. baileyi* (9 machos [1 castrado] y 10 hembras) pertenecientes al Programa de Reproducción en Cautiverio del Plan Binacional México-E.U.A. para la Recuperación del Lobo Mexicano. La edad de los individuos varió durante el tiempo en que se realizó el estudio de 0.8 a 12.6 años, por lo cual se agruparon a los individuos en tres clases de edad (7 juveniles [2 machos entre 0.8 a 1.6 años y 5 hembras entre 1.1 a 2.6 años], 8 adultos [4 machos (1 castrado) entre 2.8 a 9.3 años y 4 hembras entre 5.7 a 10.6 años] y 4 seniles [3 machos entre 10.6 a 12.6 años] y 1 hembra entre 11.9 a 12.4 años). Los 19 individuos estudiados se encontraban ubicados en tres instituciones participantes en el Programa de Reproducción en Cautiverio: en la Unidad de Manejo y Aprovechamiento de Vida Silvestre “Coatepec Harinas” (UMA Coatepec Harinas) se estudiaron a 3 individuos, en el Centro para la Conservación e Investigación de la Vida Silvestre “San Cayetano” (CIVS San Cayetano) perteneciente a la Dirección General de Vida Silvestre (DGVVS) de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) se estudiaron a 10 individuos\* y en la Reserva de la Biosfera “La Michilía” (RB La Michilía) se estudiaron a 7 individuos\* (Detalle de la información Cuadro 1).

UMA Coatepec Harinas. Localizada en las coordenadas geográficas 18°55' de latitud norte y 99°44' de longitud oeste, a una altitud de 2300 msnm, en el Municipio de Coatepec Harinas, Estado de México, México. Cuenta con una superficie de 16 ha de bosque de pino encino de transición. Dentro de las instalaciones de la UMA Coatepec Harinas se encuentra un

**\*Para una de las hembras adultas estudiadas se obtuvieron registros de datos en el CIVS San Cayetano y en la RB La Michilía.**

encierro de malla ciclónica en un ambiente natural de aproximadamente 1150 m<sup>2</sup>, compuesto de bosque de pino encino, con una altura de aproximadamente 15 m, y un extracto arbustivo. El encierro está compuesto por dos áreas separadas mediante una división de malla ciclónica y conectadas por una compuerta del mismo material; los individuos ubicados en ambas áreas mantuvieron contacto visual; en la primera área de aproximadamente 100 m<sup>2</sup> se encontraba un macho senil, N° de Studbook 567 (no incluido en el estudio); en la segunda área de aproximadamente 1050 m<sup>2</sup> alojaba 3 machos seniles, N° de Studbook 719, 724 y 793. Inicialmente se colectaron datos del 719 y el 724 y posteriormente del 793. Durante el estudio se presentó el deceso del 567, posterior a este suceso los tres individuos restantes pasaron a ocupar todo el encierro. Sin embargo, también se tuvo el deceso del individuo 719 (Detalle de la información en el Cuadro 1).

CIVS San Cayetano. Localizado en las coordenadas geográficas 19°23' latitud norte y 100°05' longitud oeste, a una altitud aproximada 2622.5 msnm, en el Municipio San José de Allende, Estado de México, México. Cuenta con una superficie de 536 ha totales de las cuales 422 son bosque de pino encino y el resto es pastizal. Dentro de las instalaciones del CIVS San Cayetano se cuenta con un encierro de malla ciclónica en un ambiente natural de aproximadamente 10000 m<sup>2</sup>, con un cuerpo de agua natural de 15 m de longitud x 2 m de ancho aproximadamente; la vegetación está compuesta por un bosque mixto de coníferas, de una altura aproximada a los 30 m, con un extracto arbustivo aislado y un compacto herbáceo. El encierro se encuentra dividido en cuatro áreas separadas por malla ciclónica conectadas por puertas del mismo material. Las dos primeras áreas de aproximadamente 1500m<sup>2</sup> y dos áreas restantes de aproximadamente 8500m<sup>2</sup>. En el encierro habitaban al inicio del estudio un grupo de once Lobos Mexicanos, 3 machos adultos (1 castrado), N° de Studbook 913 (no incluido en el estudio), 983

y 1103 (castrado), 4 hembras adultas, N° de Studbook 909, 910, 911 y 1068, y 4 crías (1 macho y 3 hembras), N° de Studbook 1263, 1264, 1265 y 1266, respectivamente. Del grupo se seleccionó inicialmente para el estudio a la hembra adulta 911 y al macho adulto 983, posteriormente se incluyeron gradualmente la hembra 910, el macho castrado 1103, y las hembras adultas 909 y 1068, por último, al macho juvenil 1263, y las hembras juveniles 1264, 1265 y 1266. Sin embargo, durante el tiempo que se realizó el estudio se tuvo el deceso del macho adulto 913 y la hembra adulta 910, y los traslados a otras instituciones participantes en el Programa de Reproducción en Cautiverio del Lobo Mexicano de la hembra adulta 1068 (posteriormente también se estudió en la RB La Michilía), el macho castrado 1103, la hembra adulta 911, y los juveniles 1263, 1265, 1266 y 1264 (Detalle de la información en el Cuadro 1).

RB La Michilía. Localizada aproximadamente en las coordenadas geográficas 23°25' latitud norte y 104°10' longitud oeste, a una altitud promedio 2010 msnm, en el Municipio Súchil, Durango, México. Cuenta con una superficie de 70000 ha, de las cuales 7000 corresponden a la zona núcleo, el hábitat característico de la reserva es el bosque mixto de encino-pino, también existen pastizales naturales y chaparrales. Dentro de las instalaciones de la RB La Michilía se cuenta con tres encierros de malla ciclónica en un ambiente natural de aproximadamente 10000 m<sup>2</sup> cada uno; la vegetación está compuesta por un bosque mixto de encino-pino, de una altura aproximada a los 30 m. Los tres encierros se encuentran divididos en dos áreas separadas por malla ciclónica conectadas por puertas del mismo material. Las áreas en los encierros varían en tamaño, en el primer encierro el área principal tiene una superficie aproximada de 8000m<sup>2</sup> y la segunda área es de aproximadamente 2000m<sup>2</sup>; en este encierro en el área principal habitaba una pareja reproductora conformada por la hembra y el macho con N° de Studbook 844 y 1082 respectivamente, los cuales se incluyeron en el presente estudio. El

segundo encierro cuenta con un área principal de aproximadamente 9500 m<sup>2</sup>, en tanto que la segunda área aproximadamente de 500m<sup>2</sup>; en el área principal se encontraba habitada por un grupo familiar conformado por la hembra adulta con N° de Studbook 1068 (anteriormente ubicada y estudiada en el CIVS San Cayetano), el macho adulto con N° de Studbook 1271 y el macho juvenil 1379, inicialmente incluidos en el estudio. Posteriormente se incluyeron al estudio las hembras juveniles 1380 y 1381; en la segunda área se encontraba ubicado un macho senil con N° de Studbook 718 (no incluido en el estudio). Por último, en el tercer encierro ambas áreas presentan un tamaño similar aproximado a los 5000m<sup>2</sup>; en una de ellas se encontraba alojado un macho adulto castrado con N° de Studbook 1103 (ubicado anteriormente en el CIVS San Cayetano, donde se colectaron datos) (Detalle de la información en el Cuadro 1).

Los Lobos Mexicanos en las tres localidades estuvieron expuestos al ciclo natural de luz-oscuridad. Por otra parte, aunque este semicautiverio les permitió tener actividades y desplazamientos independientes de la intervención humana, los individuos recibieron diariamente una ración de alimento comercial y eventualmente recibían pollo crudo, carne de burro o presas vivas (conejo específicamente) en algún momento del tiempo de luz del día, no se tenía horario fijo de alimentación en ninguna de las localidades. Un día a la semana no se proporcionaba alimento, se suministraba agua ad-libitum 7 días a la semana, de acuerdo con los protocolos del Programa Binacional para la Recuperación del Lobo Mexicano (Siminski y Linsay, 1998).

**Cuadro 1. Información de los Lobos Mexicanos Incluidos en el Presente Estudio por Localidad.**

N° Studbook	Sexo	Categoría de Edad	Periodos de Registro	Observaciones
<b>UMA Coatepec Harinas</b>				
719	Macho	Senil	10/06/12-08/12/12 10/12/12-05/02/13	Deceso 06/02/13
724	Macho	Senil	10/06/12-08/12/12 10/12/12-20/06/13 23/06/13-19/12/13	
793	Macho	Senil	10/12/12-20/06/13 23/06/13-19/12/13	
<b>CIVS San Cayetano</b>				
909	Hembra	Adulto	07/12/12-19/12/12 21/12/12-13/05/13 03/06/13-05/08/13 16/09/13-30/11/13 04/12/13-28/02/14 02/03/14-01/09/14 04/09/14-16/12/14	Reproductora 2012 y 2014 Parto 14/04/14
910	Hembra	Adulto	16/11/12-05/12/12 07/12/12-15/12/12	Deceso 16/12/12
911	Hembra	Adulto	23/09/12-17/12/12 21/12/12-11/01/13 19/01/13-26/05/13 03/06/13-02/12/13	Reproductora 2013 Parto 26/04/13 Traslado 24/01/14
983	Macho	Adulto	23/09/12-19/12/12 21/12/12-17/01/13 19/01/13-26/05/13 03/06/13-02/10/13 04/12/13-28/01/14 31/01/14-28/02/14 02/03/14-05/08/14 03/09/14-07/09/14	Reproductor 2012 al 2014
1068*	Hembra	Adulto	07/12/12-23/03/13	Traslado 24/03/13
1103	Macho Castrado	Adulto	17/11/12-05/12/12 07/12/12-23/03/13	Traslado 24/03/13
1263	Macho	Juvenil	03/06/13-18/08/13 23/09/13-02/12/13	Traslado 15/12/13
1264	Hembra	Juvenil	03/06/13-12/07/13 17/09/13-24/12/13 03/03/14-07/04/14 03/09/14-01/11/14 08/11/14-16/12/14	Traslado 17/12/14
1265	Hembra	Juvenil	03/06/13-13/01/14 03/09/14-04/11/14	Traslado 05/11/14
1266	Hembra	Juvenil	05/09/14-04/11/14	Traslado 05/11/14
<b>RB La Michilía</b>				
<b>Encierro 1</b>				
844	Hembra	Senil	04/02/15-09/02/15 14/02/15-25/03/15 02/04/15-14/05/15 22/07/15-05/08/15	Reproductora 2015
1082	Macho	Adulto	04/02/15-05/08/15	Reproductor 2015
<b>Encierro 2</b>				
1068*	Hembra	Adulto	21/01/15-15/04/15 07/08/15-10/01/16	Reproductora 2015 Parto 01/05/15
1271	Macho	Adulto	27/01/15-01/08/15	Reproductor 2015
1379	Macho	Juvenil	21/01/15-03/08/15	
1380	Hembra	Juvenil	07/08/15-27/01/16	
1381	Hembra	Juvenil	07/08/15-27/01/16	

**Nota:** \*La hembra adulta número de studbook 1068 es el único individuo que se repite en la tabla por que se estudió en dos localidades diferentes, primero en el CIVS San Cayetano entre los años 2012-2013 siendo un ejemplar no reproductor y en la RB La Michilía entre los años 2015-2016 siendo un ejemplar reproductor.

## Colecta de Datos

### *Actividad Motriz*

La actividad motriz de los Lobos Mexicanos *C. l. baileyi*, necesaria para determinar su patrón de actividad y los parámetros de su ritmo de reposo-actividad fue registrada mediante la técnica de actimetría, utilizando dispositivos denominados actímetros AW64 y Actical de la Philips Respironics®-Mini Mitter®, los cuales poseen un acelerómetro, dichos dispositivos fueron programados para contar y almacenar los impulsos inducidos por aceleración (a partir de un diferencial voltaico) en intervalos de 5 min durante las 24 h del día hasta por seis meses (Mini Mitter Company Inc, 2004); estos dispositivos han sido evaluados y han demostrado ser una herramienta robusta para recolectar datos de actividad motora en perros *C. l. familiaris* (Hansen et al., 2007; John et al., 2000; Siwak et al., 2003; Wu et al., 2002). Los actímetros se inicializaron con la hora oficial del horario de invierno (Tiempo del Centro de México, zona de horario UTC-6). Con el fin de proteger los actímetros de posibles daños causados por el clima o por las actividades propias de los individuos, se resguardaron en pequeñas cajas de aluminio (45 X 35 X 15mm) las cuales se fijaron a un collar de hule con inserción de tela o a un collar de cuero (tipo radio-telemetría). Para colocar los collares, los lobos fueron capturados, manipulados y físicamente restringidos siguiendo los protocolos establecidos en el Programa de Conservación del Lobo Mexicano (Instituto Nacional de Ecología, 2000).

La colecta de los datos de actividad motriz en los Lobos Mexicanos ubicados en la UMA Coatepec Harinas se efectuó a partir del 10 de junio de 2012 hasta el 19 de diciembre de 2013, en los Lobos Mexicanos ubicados en el CIVS San Cayetano se efectuó a partir del 23 de septiembre de 2012 hasta el 16 de diciembre de 2014; por último, en la RB La Michilía la colecta

de datos de los Lobos Mexicanos se efectuó del 21 de enero de 2015 al 27 de enero de 2016. El tiempo de colecta de datos fue diferente entre los individuos debido a que se presentaron decesos, traslado a otras instituciones pertenecientes al Programa de Reproducción en Cautiverio de Lobo Mexicano (Detalle de la información en el Cuadro 1). Además, en el caso de los juveniles no fue hasta que tuvieron aproximadamente el año de edad cuando se pudo coleccionar datos, ya que, al inicio de la colecta de datos en las localidades, todavía siendo crías en desarrollo implicaba un manejo continuo. Por otra parte, en algunos casos debido a las interacciones sociales presentes entre los individuos, propiciaron el desprendimiento ocasional de los collares que a la brevedad posible se les volvió a colocar para continuar con la colecta de datos. También se presentó en algunos casos mal funcionamiento de los dispositivos. Los tiempos de registros de actividad motriz de cada Lobo Mexicano se muestran en el Cuadro 1.

### ***Parámetros del Ciclo Natural de Luz-Oscuridad***

Con las coordenadas geográficas de cada una de las localidades, fueron generadas las tablas de los parámetros diarios del ciclo natural de luz-oscuridad gracias al servicio en línea que provee el Observatorio Naval de los Estados Unidos de América (USNO, abreviación en inglés – <http://aa.usno.navy.mil/data/index.php>), para los tiempos de registro de actividad motriz de los grupos de Lobos Mexicanos *C. l. baileyi* en cada localidad. Los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad fueron el tiempo de luz del día (T D – o tiempo diurno, que comprende el tiempo entre la salida y puesta del sol), el tiempo de oscuridad del día (T N – o tiempo nocturno que corresponde al tiempo entre la puesta y salida del sol), la salida y puesta del sol (S S y P S respectivamente), el inicio y final del crepúsculo astronómico (I C y F C

respectivamente), el tiempo crepuscular (P C – que corresponde al tiempo entre el inicio del crepúsculo y la salida del sol, y al tiempo entre la puesta del sol y el final del crepúsculo).

### ***Variables Ambientales***

Simultáneamente al registro de actividad motriz de los Lobos Mexicanos *C. l. baileyi* en los encierros donde se encontraban ubicados se colocó un dispositivo data logger modelo U12 HOBO® con el propósito de medir las variables ambientales de temperatura (T), humedad relativa (H R) e intensidad de luz (I L), los dispositivos se programaron para coleccionar y almacenar datos de las variables ambientales cada hora y los datos se descargaron en un procesador portátil cada mes durante el tiempo que duró el registro de actividad motriz de los individuos en cada localidad. Los dispositivos se sujetaron a un árbol de los encierros a una altura entre 2.0 y 2.5 m (para evitar un posible daño de los dispositivos por curiosidad de los individuos) empotrados en una tabla y protegiéndolos de las condiciones del tiempo con un PET transparente a manera de sombrero con agujeros y sin fondo (se realizaron pruebas para confirmar que no afectara las mediciones del dispositivo), la tabla a su vez por medio de un sistema de polea se deslizaba cada vez que se coleccionaron los datos. La posición que se escogió para colocar los dispositivos en los árboles fue dando la cara hacia el Sur, tratando que el recorrido del Sol durante todo el año se presentara sobre la cara del dispositivo ya que es donde tiene los sensores para la medición de las variables ambientales. Cabe destacar que en ninguna de las localidades los recintos donde se alojan a los individuos se encontraba cerca alguna fuente de luz artificial.

## ***Estaciones Climáticas***

Para evaluar el efecto de la estacionalidad climática sobre los parámetros del ritmo de reposo-actividad y las variables del patrón de actividad de los Lobos Mexicanos *C. l. baileyi*, Se tomaron las fechas y horas reportadas para los solsticios y equinoccios en el hemisferio norte por el Observatorio Naval de los Estados Unidos de América (USNO – <http://aa.usno.navy.mil/data/index.php>) para establecer el inicio y termino de las estaciones en los años que se realizó el presente estudio:

Invierno – Del solsticio de invierno al equinoccio de primavera (89 días).

Primavera – Del equinoccio de primavera al solsticio de verano (93 días).

Verano – Del solsticio de verano al equinoccio de otoño (94 días).

Otoño – Del equinoccio de otoño al solsticio de invierno (90 días).

## ***Procesamiento de Datos***

La lectura de los datos colectados por los actímetros de cada Lobo Mexicano *C. l. baileyi* se efectuó con el programa comercial Actiware-Sleep® v.3.4 (Mini Mitter Co., Inc.) y se ajustaron a la hora geográfica de las localidades (la diferencia con el horario oficial para la UMA Coatepec Harinas fue de -38 min 57 s, para el CIVS San Cayetano de -40 min 19 s y para la RB La Michilía de -56 min 59 s).

Para determinar los parámetros del ritmo de reposo-actividad de cada Lobo Mexicano, primero los datos obtenidos de actividad motriz por los actímetros fueron sometidos a un análisis de periodograma utilizando el software Circadian Rhythm Laboratory v.2.7 (R. Refinetti – [www.circadian.org](http://www.circadian.org)), para calcular el periodo del ritmo mediante el método de Lomb-Scargle ya que permite analizar un conjunto de datos que aunque las observaciones se registran en intervalos de tiempo iguales pero se tienen falta de observaciones debido algún tipo de problema. Posteriormente mediante el uso del programa PGRAPH se calculó el Alpha (tiempo de actividad en el ritmo) y el Rho (tiempo de reposo en el ritmo), mediante el método de aproximación de la actividad perfil para un periodo determinado (24 h) por una función rectangular, donde la bondad de ajuste se mide por mínimos cuadrados. Entre otros cálculos el programa además de proporcionar el Alpha y el Rho también proporciona los momentos en el cual se presentan el inicio de Alpha, el cual corresponde al momento de inicio de actividad en el ritmo (I A), y el momento en el cual se presenta el final de Alpha, el cual corresponde al final de actividad en el ritmo (F A); el programa también proporciona el patrón de actividad y la aproximación a la función rectangular a doble gráfica donde se puede observar que la línea base de la función rectangular se encuentra en un valor aproximado del 0.2% de la actividad total del

periodo, por consiguiente se puede observar que el inicio de actividad se presenta cuando en uno de los intervalos de tiempo se sobrepasa este valor y se sostiene, y el final de actividad cuando en uno de los intervalos de tiempo decrece este valor y se sostiene.

Además, en la representación del patrón de actividad a doble gráfica se observa el momento en el que se presenta el valor máximo de actividad (pico principal de actividad – P A); el programa también proporciona una tabla con los valores porcentuales de la cantidad de actividad motriz para cada intervalo de registro (cada 5 min), por lo cual proporciona el momento del pico principal de actividad y la cantidad de actividad al momento del pico principal de actividad (amplitud del ritmo). El valor de la cantidad de actividad total en el periodo del ritmo (actividad total diaria – A T D) la calcula el programa y con los valores porcentuales de actividad proporcionados en la tabla antes mencionada se puede calcular la cantidad actividad motriz en el tiempo de actividad (Actividad Alpha) y en el tiempo de reposo (Actividad Rho) del ritmo, así como los valores porcentuales que representan de la actividad total diaria.

Obtenidos los valores de los parámetros diarios del ciclo natural de luz-oscuridad de cada localidad, se calcularon los promedios de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad para los tiempos de registro de cada Lobo Mexicano, los cuales fueron utilizados para determinar si existe un efecto o una asociación con los parámetros del ritmo de reposo-actividad y con las cantidades y porcentajes de actividad del ritmo de los individuos.

Posteriormente, determinados los parámetros de los ritmos de reposo-actividad de cada Lobo Mexicano y calculados los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad, se procedió a describir el patrón de actividad y analizar las diferencias entre localidades.

Primero, una vez generada la representación gráfica del patrón de actividad de cada Lobo Mexicano a partir del análisis del cálculo de Alpha y Rho por el programa PGRAPH, se realizó

una descripción visual y general del patrón de actividad del Lobo Mexicano en semicautiverio. Seguido, se procedió a determinar el cronotipo y/o cronoecotipo de cada uno de los individuos a partir del cálculo de las relaciones de fase ( $\Psi$ ) entre los parámetros correspondientes del ciclo natural de luz-oscuridad (evento referente) y los parámetros del ritmo de reposo-actividad (objeto de estudio) de la siguiente forma:

$$\Psi_{T D-\text{Alpha}} = \text{Tiempo de luz del día} - \text{Tiempo de actividad del ritmo}$$

$$\Psi_{T N-\text{Rho}} = \text{Tiempo de oscuridad del día} - \text{Tiempo de reposo del ritmo}$$

$$\Psi_{S S-\text{IA}} = \text{Salida del sol} - \text{Inicio de actividad}$$

$$\Psi_{P S-\text{FA}} = \text{Puesta del sol} - \text{Final de actividad}$$

$$\Psi_{I C-\text{IA}} = \text{Inicio del crepúsculo astronómico} - \text{Inicio de actividad}$$

$$\Psi_{F C-\text{FA}} = \text{Final del crepúsculo astronómico} - \text{Final de actividad}$$

Así como, la cantidad y porcentaje de actividad diurna (de la salida a la puesta del sol), de actividad nocturna (de la puesta a la salida del sol), de actividad crepuscular (del inicio del crepúsculo astronómico a la salida del sol y de la puesta del sol al final del crepúsculo astronómico). También se calcularon los índices de nocturnidad (I N) a partir de la modificación del índice de efectividad de Ivlev utilizado por Eggermann *et al.* (2009) (Ecuación 1). Por último, los datos de los individuos se agruparon por localidad para determinar si existen diferencias.

$$I N = \left( \frac{t_n - t_d}{24} \right) \left( \frac{t_n + t_d}{24} - \frac{t_n t_d}{288} \right)^{-1}, \quad Ec (1)$$

Donde:  $t_n$  es el tiempo que un individuo está activo durante el tiempo de oscuridad del día (de la puesta a la salida del sol),  $t_d$  el tiempo que el individuo está activo durante el tiempo de luz del día (de la salida a la puesta del sol), 24 y 288 son constantes de tiempo. El índice de

nocturnidad puede variar desde +1 (totalmente nocturno) a -1 (totalmente diurno).

Colectados los datos de las variables ambientales en cada localidad, se calcularon los promedios para todo el tiempo de registro de cada individuo, los cuales fueron utilizados para determinar el efecto o asociación con los parámetros del ritmo de reposo-actividad, las relaciones de fase, el índice de nocturnidad y las variables del patrón de actividad de los individuos.

Se clasificaron los datos de actividad motriz de cada uno de los individuos por estación climática y se volvieron a calcular los parámetros, las variables de actividad y las relaciones de fase del ritmo de reposo-actividad, el índice de nocturnidad y las variables del patrón de actividad de los Lobos Mexicanos como anteriormente se describió, pero ahora para cada estación climática correspondiente a los tiempos de registro de actividad motriz de cada individuo.

## *Análisis Estadístico*

Todas las pruebas estadísticas y la estadística descriptiva se realizaron con el programa estadístico JMP v.11 y la probabilidad de error fue de  $\alpha = 0.05$ .

Para caracterizar y evaluar el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano *C. l. baileyi* en semicautiverio se estimaron los parámetros del ritmo, las cantidades y porcentajes de actividad motriz en Alpha y Rho, así como las relaciones de fases, la cantidad y porcentaje de actividad diurna, nocturna, crepusculares y el índice de nocturnidad para cada Lobo Mexicano y se procedió a calcular la estadística descriptiva para el grupo de individuos. Los valores estimados del ritmo de reposo-actividad y del patrón de actividad motriz de cada individuo se agruparon por localidad y se realizaron pruebas de ANOVA de un factor para determinar si existen diferencias entre las localidades. Se realizó la validación de los modelos verificado el supuesto de distribución normal de los residuos estudentizados, para esto se utilizó la prueba de bondad de ajuste por Shapiro-Wilk (Sokal et al., 1979; Zar, 2010). De no ajustarse a una distribución normal los residuos estudentizados se realizó una transformación de Box Cox de los datos, y nuevamente se aplicó la prueba de ANOVA y la prueba de bondad de ajuste; de comprobarse la distribución normal en el modelo ya sea con los datos originales o transformados, así como de encontrarse diferencias estadísticas significativas se aplicó la prueba Post-Hoc HSD (Diferencia Honestamente Significativa) de Tukey y Kramer (Sokal et al., 1979; Zar, 2010) para determinar entre cuales localidades se presentaron diferencias estadísticas significativas. Si el modelo con los datos transformados no presentaba un ajuste a una distribución normal, se procedió a realizar una prueba no paramétrica de Wilcoxon para determinar si los valores estimados del ritmo de reposo-actividad presentaban diferencias entre

las localidades, de encontrarse diferencias estadísticas significativas se realizó una prueba de comparación no paramétrica para todos los pares mediante el método de Steel-Dwass para determinar entre cuales localidades se encontraban las diferencias. Se calculó el tamaño del efecto mediante el método usado para el análisis de varianza, para determinar la magnitud y relevancia de las diferencias estadísticas (Jaccard, 1998; Cortina y Nouri, 2000; Morales Vallejo, 2012). Para el caso de la evaluación y comparación del el efecto de la estacionalidad climática sobre el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad motriz del Lobo Mexicano, se estimaron para cada estación climática los parámetros, las variables de actividad, las relaciones de fase del ritmo de reposo-actividad, el índice de nocturnidad y las variables de patrón de actividad para cada Lobo Mexicano y se procedió de igual forma para para determinar la existencia de diferencias estadísticas significativas entre las estaciones y su magnitud y relevancia.

Para evaluar el efecto del ciclo natural de luz-oscuridad sobre el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano en semicautiverio, obtenidos los parámetros diarios del ciclo natural de luz-oscuridad para cada localidad, se procedió a calcular la estadística descriptiva para los tiempos de registro en cada localidad. Posteriormente se procedió a realizar un análisis de regresión lineal con cada uno de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad como variable independiente para determinar su efecto sobre el correspondiente parámetro del ritmo de reposo-actividad de los individuos como variable dependiente. La validación de los modelos para verificar el ajuste a la distribución normal se realizó siguiendo el mismo procedimiento descrito para la prueba de análisis de varianza antes mencionada. Si el modelo no se ajustó a una distribución normal se procedió a realizar pruebas no paramétricas de Spearman para determinar si existía una asociación entre los valores de los

parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad y los parámetros del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos.

Para el caso del efecto de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad sobre las variables de cantidad y porcentajes de actividad del ritmo de los Lobos Mexicanos se procedió de forma similar, primero se realizaron análisis de regresión lineal. Sin embargo, se contrastaron todos los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad con cada una de las variables de cantidad y porcentajes de actividad del ritmo de los individuos, para determinar cuál de los parámetros del ciclo presentaba un mayor efecto sobre las variables de actividad, además se realizaron las transformaciones necesarias de los datos para determinar que función presentaba el mejor ajuste. Los procedimientos de validación de los modelos para verificar el ajuste a la distribución normal y los utilizados de no ajustarse los modelos a la distribución normal para determinar la existencia de una asociación entre los valores de los parámetros del ciclo natural luz-oscuridad y las variables de cantidad del ritmo de los Lobos Mexicanos fueron los mismos que los descritos para evaluar los efectos de los parámetros del ciclo natural luz-oscuridad sobre los parámetros estimados de ritmo de reposo-actividad de los lobos.

Para evaluar el efecto de las variables ambientales sobre el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad del Lobo Mexicano en semicautiverio, primero con los datos de las variables ambientales se procedió a calcular la estadística descriptiva para los tiempos de registro en cada localidad. Con los datos de las variables ambientales para el tiempo de registro total de cada Lobo Mexicano se procedió a realizar un análisis de regresión múltiple con los datos de la temperatura mínima ( $T_{min}$ ), máxima ( $T_{max}$ ), promedio del día ( $T$ ), la humedad relativa ( $H R$ ) y la intensidad de luz ( $I L$ ) como variables independientes para determinar su efecto sobre cada uno de los parámetros del ritmo de reposo-actividad, las relaciones de fase, el

índice de nocturnidad y las variables del patrón de actividad motriz de los Lobos Mexicanos como variables dependientes; se realizaron las transformaciones convenientes para determinar cuál era el mejor ajuste al modelo. Los procedimientos estadísticos de validación de los modelos para verificar el ajuste a la distribución normal y los utilizados de no ajustarse los modelos fueron los mismos que los descritos para los modelos de regresión simple utilizados para evaluar los efectos de los parámetros del ciclo natural luz-oscuridad sobre los parámetros y las variables del ritmo de reposo-actividad de los lobos.

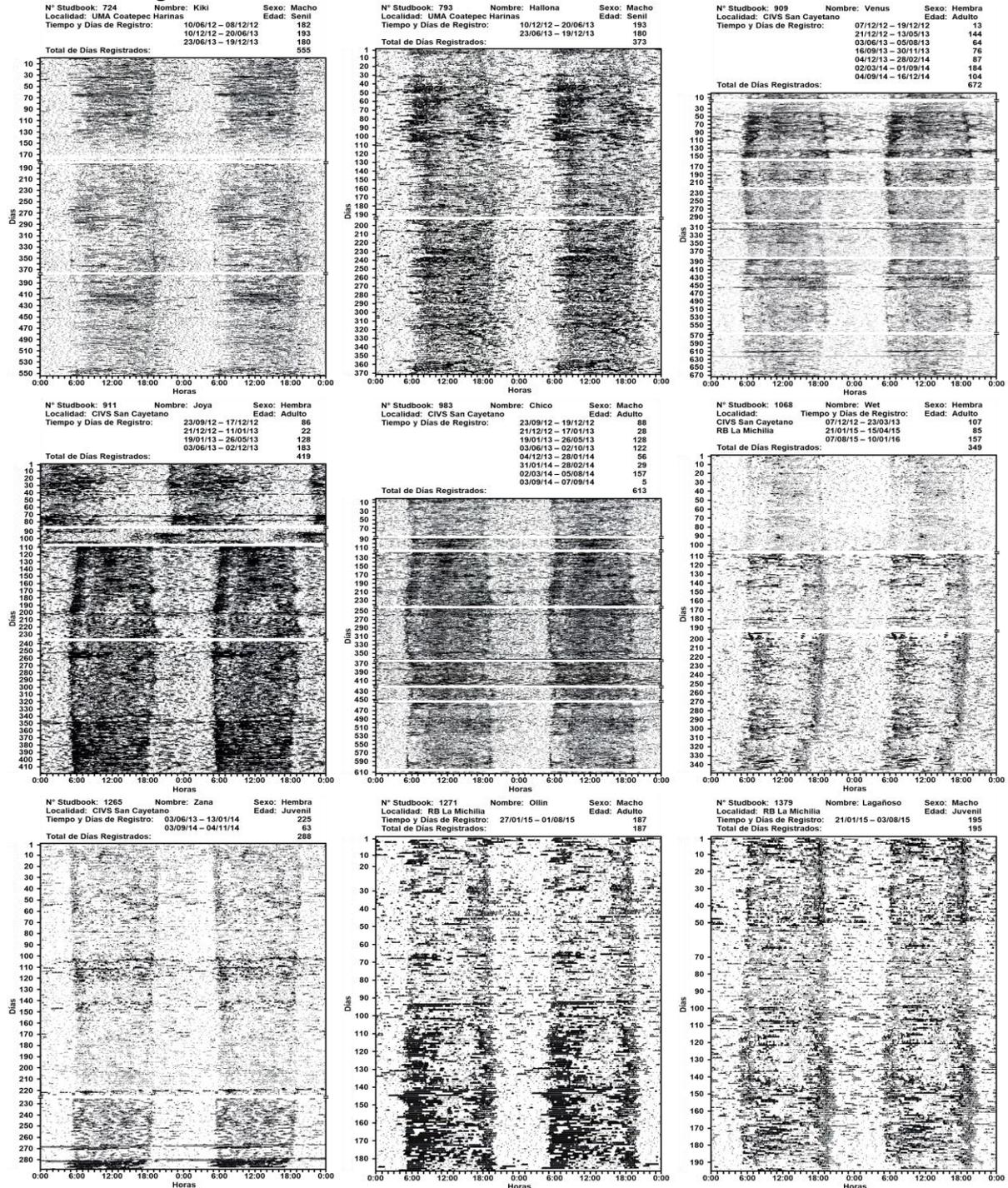
## RESULTADOS

### **El Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio**

La Figura 5 muestra un conjunto de nueve actogramas a doble gráfica que representan la distribución actividad motriz en el ritmo de los lobos bajo condiciones naturales de luz-oscuridad cíclicas, Se puedes observar y comparar de forma visual las características del ritmo en cada uno de los individuos, así como diferencias y similitudes en los patrones de actividad entre e intraindividuales. Se identifica visualmente el tiempo de actividad (Alpha) de los individuos por la concentración de color negro (mayor nivel de actividad) en la gráfica, como de forma contraria se puede visualizar el tiempo de reposo de los individuos por los espacios grises o blancos delimitados (menor nivel de actividad o ausencia) en la gráfica. Se puede observar que la actividad en los individuos principalmente se presenta en el tiempo de luz del día y el tiempo de reposo coincide con el tiempo de oscuridad del día. En uno de los individuos se puede observar un cambio notorio en el patrón de actividad, presentando actividad durante la noche y posteriormente cambia a ser activo durante el día.

El Cuadro 2 muestra la estadística descriptiva de los parámetros del ritmo de reposo-actividad, de las cantidades y porcentajes de actividad del ritmo en el grupo de Lobos Mexicanos *C. l. baileyi* estudiados. Se puede observar que la media del periodo del ritmo de reposo-actividad de los individuos estudiados fue de 24:01±0:04, con un tiempo de actividad (Alpha) promedio de 14:35±1:18 que representó el 60.78±5.39 % de las 24 h del día, la media del tiempo de reposo (Rho) fue de 9:25±1:18 el cual representó el 39.22±5.39 % de las 24 h del día, con una media de inicio y final de actividad a las 5:31±0:46 y a las 20:07±1:15 respectivamente. La media del pico principal de actividad se presentó a las 11:25±4:43.

**Figura 5. Conjunto de Actogramas a Doble Gráfica de la Actividad Motriz de Nueve Lobos Mexicanos Registrados en el Ciclo Natural de Luz-Oscuridad.**



El eje horizontal representa 48 h (2 días del ciclo natural de luz-oscuridad) y el eje vertical representa días de registro sucesivos. En las gráficas se muestra la variación en la distribución de la actividad en los individuos estudiados. Los puntos negros representan los niveles de actividad, a mayor concentración mayor nivel de actividad. Los espacios grises-blancos representan bajos niveles de actividad o ausencia de actividad.

**Cuadro 2. Estadística Descriptiva de los Parámetros, las Cantidades y los Porcentajes de Actividad del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

n = 19			
Variable	Media	Desv. Est.	Error Est.
Días Registrados	271.79	183.21	42.03
Periodo	24:01	0:04	0:01
Alpha	14:35	1:18	0:18
Rho	9:25	1:18	0:18
Inicio de Actividad	5:31	0:46	0:11
Final de Actividad	20:07	1:15	0:17
Pico Principal de Actividad	11:25	4:43	1:05
Amplitud	51.16	34.71	7.96
Actividad Total Diaria	5707.25	4190.00	961.25
Actividad en Alpha	4932.27	3614.13	829.14
Actividad en Rho	774.98	705.03	161.74
% de Actividad en Alpha	85.86	4.17	0.96
% de Actividad en Rho	14.14	4.17	0.96
% de la Amplitud	0.96	0.28	0.06

Entre las localidades no se observaron diferencias estadísticas significativas en los valores del periodo del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos. Sin embargo, el periodo del ritmo de reposo-actividad de los individuos ubicados en la RB La Michilía presentó un tamaño de efecto moderado con relación al de los individuos ubicados en las otras dos localidades (Cuadro 3). Las medias de los tiempos Alpha y Rho del ritmo de los individuos tampoco presentaron diferencias estadísticas significativas entre las localidades, pero se observó un tamaño de efecto grande entre los tiempos Alpha y Rho del ritmo de los individuos ubicados en la RB La Michilía con respecto a los individuos ubicados en las otras localidades (Cuadro 3). Las medias del inicio de actividad mostraron diferencias estadísticas significativas entre las localidades; en el CIVS San Cayetano el inicio de actividad se presentó más temprano en los individuos en comparación con los de la UMA Coatepec Harinas y si bien no se observaron diferencias estadísticas significativas del inicio de actividad entre los individuos de RB La

Michilía y las otras localidades, si se observaron tamaños de efecto moderados y muy grandes con los individuos ubicados en el CIVS San Cayetano y la UMA Coatepec Harinas respectivamente (Cuadro 3 y Figura 6A); en tanto que, las medias del final de actividad también mostraron diferencias estadísticas significativas; en el CIVS San Cayetano el final de actividad fue más temprano con respecto a la UMA Coatepec Harinas y la RB La Michilía (Cuadro 3 y Figura 6B). Por otra parte, las medias del momento en el que se presentó el pico principal de actividad en los individuos mostraron diferencias estadísticas significativas, pero la prueba Post-Hoc mostró que las diferencias estadísticas significativas no se presentan entre los pares de las localidades. Sin embargo, se observaron tamaños de efecto grandes y muy grandes entre los momentos en los cuales se presentó el pico principal de actividad en los individuos del CIVS San Cayetano y los individuos de la RB La Michilía y la UMA Coatepec Harinas respectivamente (Cuadro 3).

Las medias de la actividad total diaria y de los tiempos Alpha y Rho del ritmo, así como la amplitud del ritmo no mostraron diferencias estadísticas significativas entre las localidades. Pero los análisis complementarios indicaron tamaños de efecto moderado entre las medias de actividad total diaria de los individuos de la UMA Coatepec Harinas y los individuos de la RB La Michilía; así como también entre la media de la actividad del tiempo Alpha de los individuos de la RB La Michilía y los individuos de las otras dos localidades; de la misma forma que entre la media de actividad del tiempo Rho de los individuos de la UMA Coatepec Harinas y los individuos del CIVS San Cayetano. Por otra parte, se observaron tamaños de efecto moderado y grande entre la media de la amplitud del ritmo de los individuos de la RB La Michilía y los individuos del CIVS San Cayetano y la UMA Coatepec Harinas respectivamente (Cuadro 3). Las medias de los porcentajes de actividad de los tiempos Alpha y Rho del ritmo, así como de

la amplitud tampoco mostraron diferencias estadísticas significativas entre las localidades; tamaños de efecto moderados se observaron entre los porcentajes de actividad de los tiempos Alpha y Rho de los ritmos de los individuos ubicados en la UMA Coatepec Harinas y el CIVS San Cayetano, y también se observaron tamaños de efecto grande entre los porcentajes de actividad de los tiempos Alpha y Rho de los ritmos de los individuos ubicados en el CIVS San Cayetano y la RB La Michilía. Por último, se observaron tamaños de efecto grandes entre los porcentajes de actividad de la amplitud del ritmo de los individuos de la UMA Coatepec Harinas y las otras dos localidades (Cuadro 3).

**Cuadro 3. Comparación entre Localidades de los Parámetros, las Cantidades y los Porcentajes de Actividad del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

Variable	Prueba de Shapiro-Wilk		Prueba de ANOVA		Localidad	Estadística Descriptiva			Prueba Post-Hoc de Tukey		Tamaño del Efecto	
	W	p	F <sub>(2,17)</sub>	p		Media	D. E.	Pares	p	d		
Alpha	0.94	0.22	1.52	0.25	UMA Coatepec Harinas	14:23	1:47	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.22		
					CIVS San Cayetano	14:07	0:32	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	<b>0.63</b>		
					RB La Michilía	15:11	1:43	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	<b>0.85</b>		
Rho	0.94	0.22	1.52	0.25	UMA Coatepec Harinas	9:37	1:47	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.22		
					CIVS San Cayetano	9:53	0:32	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	<b>0.63</b>		
					RB La Michilía	8:49	1:43	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	<b>0.85</b>		
Inicio de Actividad <sup>T</sup>	0.94	0.24	<b>3.88</b>	<b>0.04*</b>	UMA Coatepec Harinas	6:28	1:17	<b>UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano</b>	<b>0.035*</b>	<b>1.87</b>		
					CIVS San Cayetano	5:14	0:26	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	0.249	<b>1.33</b>		
					RB La Michilía	5:35	0:38	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	0.395	0.54		
Final de Actividad <sup>T</sup>	0.92	0.08	<b>6.05</b>	<b>0.01*</b>	UMA Coatepec Harinas	20:51	0:30	<b>UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano</b>	<b>0.048*</b>	<b>1.47</b>		
					CIVS San Cayetano	19:20	0:28	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	0.945	0.08		
					RB La Michilía	20:46	1:37	<b>CIVS San Cayetano vs RB La Michilía</b>	<b>0.02*</b>	<b>1.38</b>		
Pico Principal de Actividad	0.91	0.06	<b>4.49</b>	<b>0.03*</b>	UMA Coatepec Harinas	14:36	5:17	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	0.083	<b>1.51</b>		
					CIVS San Cayetano	8:32	2:10	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	0.922	0.27		
					RB La Michilía	13:32	5:25	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	0.053	<b>1.25</b>		
Amplitud	0.92	0.12	0.92	0.42	UMA Coatepec Harinas	34.48	24.38	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.32		
					CIVS San Cayetano	45.64	30.06	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	<b>0.84</b>		
					RB La Michilía	63.71	43.13	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	0.52		
Actividad Total Diaria <sup>T</sup>	0.97	0.74	0.23	0.80	UMA Coatepec Harinas	4816.46	3957.33	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.09		
					CIVS San Cayetano	5189.04	4396.89	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	0.36		
					RB La Michilía	6387.56	4474.34	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	0.27		
Actividad en Alpha <sup>T</sup>	0.96	0.63	0.27	0.77	UMA Coatepec Harinas	4236.94	3619.99	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.02		
					CIVS San Cayetano	4327.18	3487.36	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	0.39		
					RB La Michilía	5711.15	4157.43	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	0.37		
Actividad en Rho <sup>T</sup>	0.96	0.49	0.05	0.95	UMA Coatepec Harinas	579.52	352.58	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.39		
					CIVS San Cayetano	861.86	941.78	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	0.13		
					RB La Michilía	676.40	348.94	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	0.26		
% Actividad en Alpha	0.94	0.22	0.99	0.39	UMA Coatepec Harinas	86.18	5.48	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.41		
					CIVS San Cayetano	84.53	3.09	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	0.28		
					RB La Michilía	87.34	4.81	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	<b>0.69</b>		
% Actividad en Rho	0.94	0.22	0.99	0.39	UMA Coatepec Harinas	13.82	5.48	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.41		
					CIVS San Cayetano	15.47	3.09	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	0.28		
					RB La Michilía	12.66	4.81	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	<b>0.69</b>		
% Amplitud <sup>T</sup>	0.96	0.65	2.39	0.12	UMA Coatepec Harinas	0.77	0.12	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	<b>0.84</b>		
					CIVS San Cayetano	1.01	0.36	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	<b>0.96</b>		
					RB La Michilía	1.05	0.21	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	0.12		

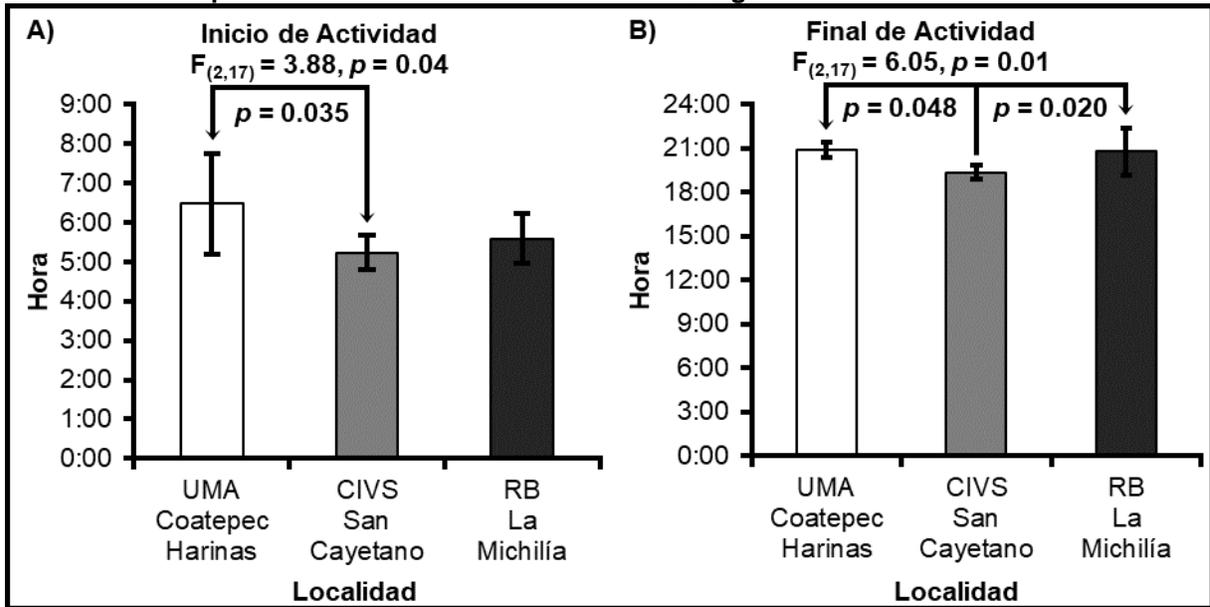
Variable	Prueba de Shapiro-Wilk		Prueba de Wilcoxon		Localidad	Estadística Descriptiva			Prueba de Steel-Dwass		Tamaño del Efecto	
	W	p	$\chi^2_{(2)}$	p		Media	D. E.	Pares	p	d		
Periodo	0.94	< 0.0001	2.22	0.33	UMA Coatepec Harinas	24:02	0:03	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.05		
					CIVS San Cayetano	24:02	0:05	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilía	—	0.46		
					RB La Michilía	24:00	0:00	CIVS San Cayetano vs RB La Michilía	—	0.42		

**Notas:** <sup>T</sup>Indica que la prueba estadística se realizó con datos transformados.

\*Indica diferencias estadísticas significativas en el modelo y/o en las pruebas Post-Hoc.

Negritas – resalta las variables y los pares que mostraron diferencias estadísticas significativas y valores de pares con tamaños de efecto grandes.

**Figura 6. Comparación de los Parámetros del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio que Mostraron Diferencias Estadísticas Significativas entre Localidades.**



**Notas:** En el eje horizontal se ubican las localidades de estudio.  
 En el eje vertical indican las horas A) de inicio de actividad y B) de final de actividad.  
 Las barras representan el valor de la media de las horas.  
 Las líneas de error representan la desviación estándar.  
 Las flechas indican diferencias estadísticas significativas.

## **Efecto del Ciclo Natural de Luz-Oscuridad sobre el Ritmo de Reposo-Actividad y el Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio**

El Cuadro 4 muestra la estadística descriptiva de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad para cada localidad durante los tiempos de registro de actividad motriz de los Lobos Mexicanos *C. l. baileyi* estudiados. Los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad no presentaron una amplia variación entre las localidades. El tiempo de luz fue más largo en promedio por seis minutos en la UMA Coatepec Harinas respecto al CIVS San Cayetano, de forma opuesta el tiempo de oscuridad del día fue más largo en el CIVS San Cayetano que en la UMA Coatepec Harinas, la razón entre ambos tiempos aproximadamente fue de LO 12:12 durante el registro de actividad motriz de los individuos. La salida del sol se presentó en promedio cuatro minutos más temprano en la UMA Coatepec Harinas respecto al CIVS San Cayetano, en tanto, la puesta del sol se presentó en promedio tres minutos más tarde en la RB La Michilía respecto al CIVS San Cayetano.

El inicio del crepúsculo astronómico en promedio se presentó tres minutos más temprano en la UMA Coatepec Harinas y la RB La Michilía con relación al CIVS San Cayetano; el final del crepúsculo astronómico en promedio se presentó seis minutos más tarde en la RB La Michilía con relación al CIVS San Cayetano; el tiempo crepuscular en promedio fue seis minutos más largos en la RB La Michilía respecto a la UMA Coatepec Harinas y el CIVS San Cayetano.

**Cuadro 4. Estadística Descriptiva de los Parámetros del Ciclo Natural de Luz-Oscuridad Durante los Tiempos de Registro de Actividad Motriz de los Lobos Mexicanos en cada Localidad.**

		Localidad		
		UMA Coatepec Harinas	CIVS San Cayetano	RB La Michilía
		Periodos de Registro		
		10/06/12-08/12/12	23/09/12-26/05/13	21/01/15-05/08/15
		10/12/12-20/06/13	03/06/13-28/02/14	07/08/15-27/01/16
		23/06/13-19/12/13	02/03/14-01/09/14	
		03/09/14-16/12/14		
Parámetro		n = 555	n = 806	n = 371
Tiempo de Luz del Día	Media	12:10	12:04	12:08
	Desv. Est.	0:47	0:48	1:00
	Error Est.	0:02	0:02	0:03
Tiempo de Oscuridad del Día	Media	11:50	11:56	11:52
	Desv. Est.	0:47	0:48	1:00
	Error Est.	0:02	0:02	0:03
Salidad del Sol	Media	5:53	5:57	5:56
	Desv. Est.	0:22	0:23	0:31
	Error Est.	0:01	0:01	0:02
Puesta del Sol	Media	18:03	18:01	18:04
	Desv. Est.	0:28	0:28	0:32
	Error Est.	0:01	0:01	0:02
Inicio del Crepúsculo Astronómico	Media	4:37	4:40	4:37
	Desv. Est.	0:24	0:25	0:32
	Error Est.	0:01	0:01	0:02
Final del Crepúsculo Astronómico	Media	19:20	19:17	19:23
	Desv. Est.	0:30	0:29	0:34
	Error Est.	0:01	0:01	0:02
Crepúsculo Matutino	Media	1:17	1:17	1:19
	Desv. Est.	0:03	0:03	0:04
	Error Est.	7 s	7 s	11 s
Crepúsculo Vespertino	Media	1:17	1:17	1:19
	Desv. Est.	0:03	0:03	0:04
	Error Est.	7 s	7 s	11 s
Tiempo Crepuscular	Media	2:33	2:33	2:39
	Desv. Est.	0:07	0:07	0:08
	Error Est.	18 s	14 s	0:01

El Cuadro 5 muestra los resultados de los análisis de regresión y correlación entre los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad y los parámetros del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos, así como de las cantidades y porcentajes de actividad de los ritmos. Ninguno de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad presentó un efecto o asociación con los parámetros del ritmo de reposo-actividad; de igual forma los parámetros del ciclo de luz-oscuridad no presentaron un efecto sobre las cantidades de actividad de los ritmos. Sin embargo, únicamente la salida del sol presentó un efecto estadístico significativo de tipo exponencial sobre los porcentajes de la amplitud de los ritmos de reposo-actividad de los lobos incrementando a una razón de 0.653 respecto al momento en el que se presentó la salida del sol (Figura 7).

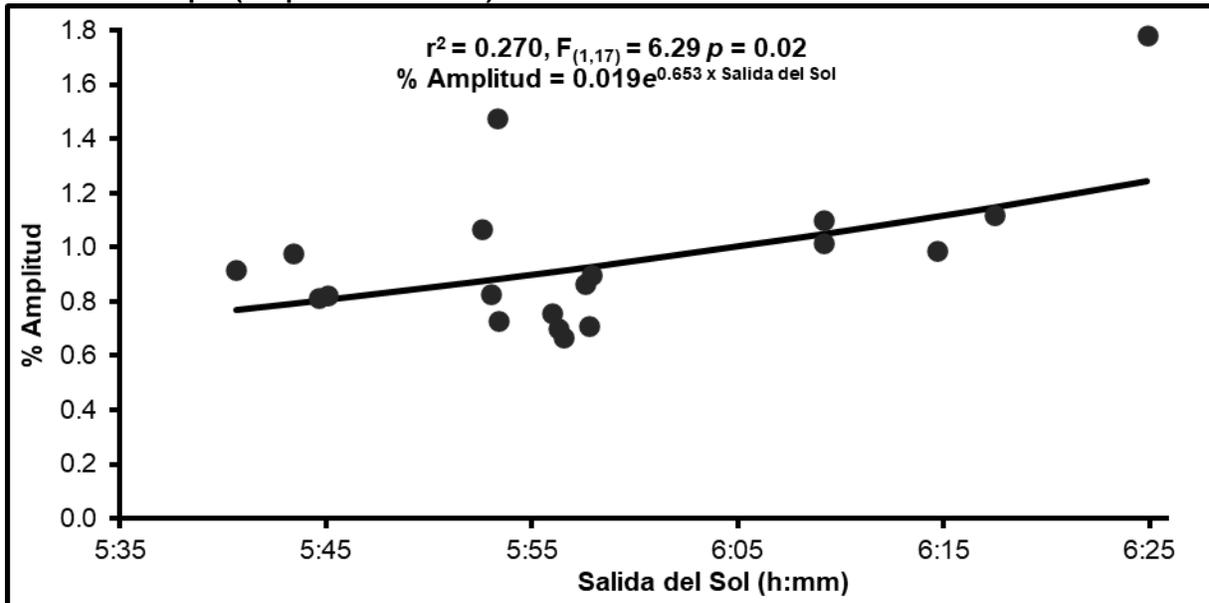
**Cuadro 5. Resultados de los Análisis de Regresión y Correlación entre los Parámetros del Ciclo Natural de Luz-Oscuridad y los Parámetros, las Cantidades y Porcentajes de Actividad del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

Variable Independiente	Variable Dependiente	Transformación	Análisis de Regresión			Prueba de Shapiro-Wilk	
			$r^2$	$F_{(1,17)}$	$p$	W	$p$
Tiempo de Luz del Día	Alpha	Box Cox	0.014	0.24	0.63	0.96	0.57
Tiempo de Oscuridad del Día	Rho	Box Cox	0.009	0.16	0.70	0.95	0.38
<b>Salida del Sol</b>	Inicio de Actividad	Box Cox	0.045	0.79	0.39	0.93	0.15
	Pico Principal de Actividad	Box Cox	0.019	0.33	0.57	0.92	0.13
	<b>% Amplitud</b>	<b>Exponencial</b>	<b>0.270</b>	<b>6.29</b>	<b>0.02*</b>	0.94	0.22
Puesta del Sol	Final de Actividad	Box Cox	0.015	0.25	0.62	0.91	0.06
	Pico Principal de Actividad	Box Cox	0.007	0.13	0.73	0.92	0.12
Inicio del Crepúsculo Astronómico	Inicio de Actividad	Box Cox	0.042	0.74	0.40	0.93	0.16
	Pico Principal de Actividad	Box Cox	0.010	0.17	0.69	0.92	0.12
Final del Crepúsculo Astronómico	Pico Principal de Actividad	Box Cox	0.004	0.06	0.81	0.92	0.10
Tiempo Crepuscular	Actividad Total Diaria	Potencial	0.088	1.64	0.22	0.98	0.98
	Actividad en Alpha	Logarítmica	0.098	1.86	0.19	0.91	0.09
	Actividad en Rho	Box Cox	0.068	1.24	0.28	0.97	0.79
	Amplitud	Logarítmica	0.120	2.32	0.15	0.93	0.17
	% Actividad en Alpha	Box Cox	0.054	0.97	0.34	0.95	0.46
	% Actividad en Rho	Exponencial	0.067	1.22	0.28	0.97	0.84
Parámetro Ciclo L-O	Parámetro Ritmo R-A	Prueba de Spearman		Prueba de Shapiro-Wilk			
Final del Crepúsculo Astronómico	Final de Actividad	$r_s$	$p$	W	$p$		
		0.177	0.47	0.85	0.01		

**Nota:** \*Indica diferencias estadísticas significativas.

Negritas – indican en que variables se observaron efectos y resalta los valores de las pruebas.

**Figura 7. Efecto de la Salida del Sol sobre el Porcentaje de la Cantidad de Actividad al Momento del Pico Principal (Amplitud del Ritmo).**



**Notas:** Los puntos representan los valores observados en los lobos.  
La curva representa el ajuste de la función obtenida por el análisis de regresión.

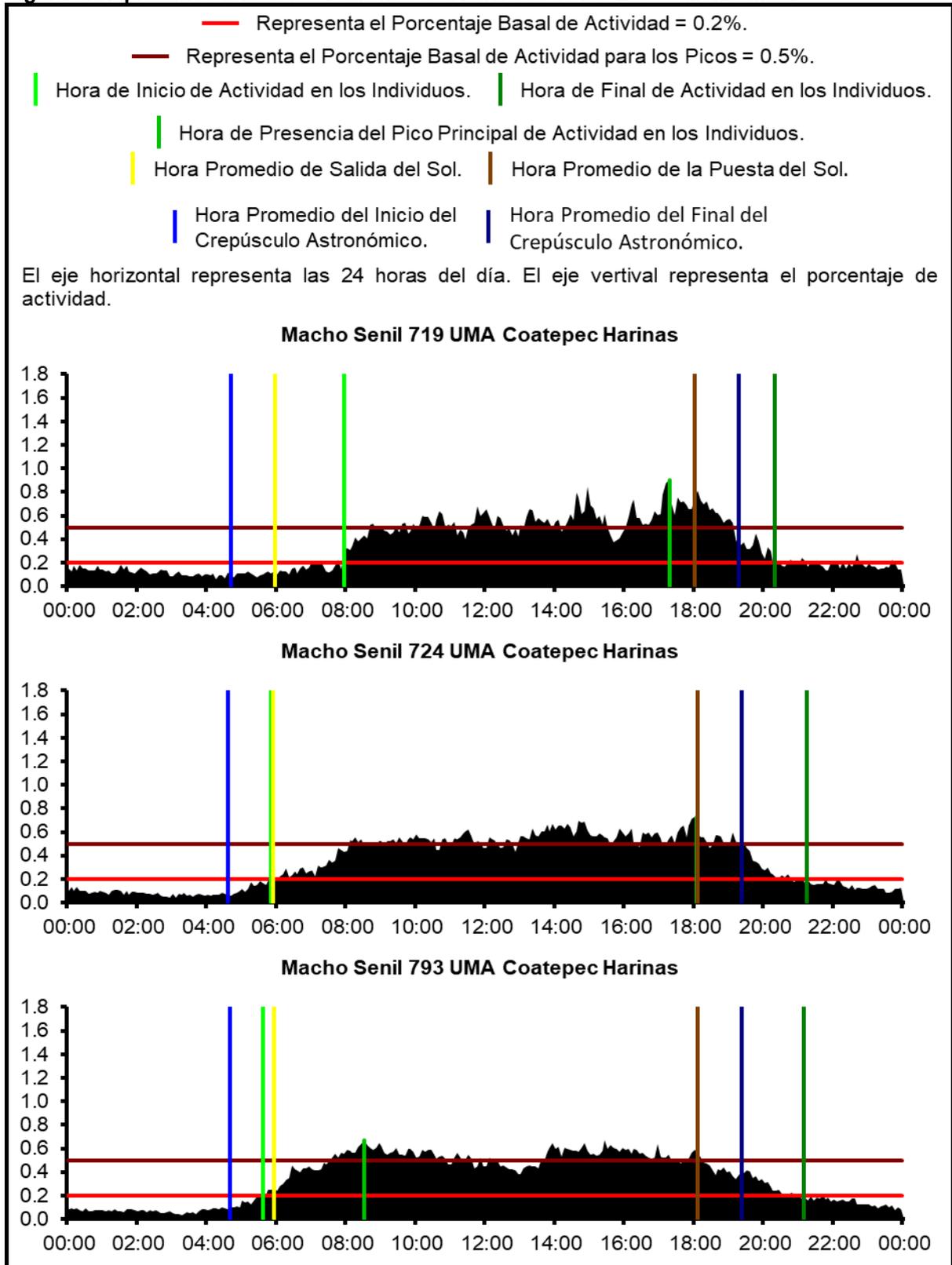
En la Figura 8 se muestran los patrones de actividad de los Lobos Mexicanos estudiados; en general se puede observar que el tiempo Alpha del ritmo de los individuos presentó mayor duración que el tiempo de luz del día y de forma inversa el tiempo Rho del ritmo de los individuos presentó menor duración que el tiempo de oscuridad del día (Cuadro 6); el inicio de actividad de los individuos se presentó antes de la salida del sol y después del crepúsculo matutino, en tanto que, finalizaron actividad después el crepúsculo vespertino (Cuadro 6). El pico principal de actividad de los Lobos Mexicanos se presentó después crepúsculo matutino y antes del crepúsculo vespertino (Cuadro 6).

En resumen, los Lobos Mexicanos presentaron un patrón de actividad diurno, ya que en la mayoría de los casos fueron activos durante el tiempo de luz del día completo y extendieron su actividad parcial o completamente a los crepúsculos matutino y vespertino. Por otra parte, no se observó un número constante de picos de actividad en los patrones de los Lobos Mexicanos,

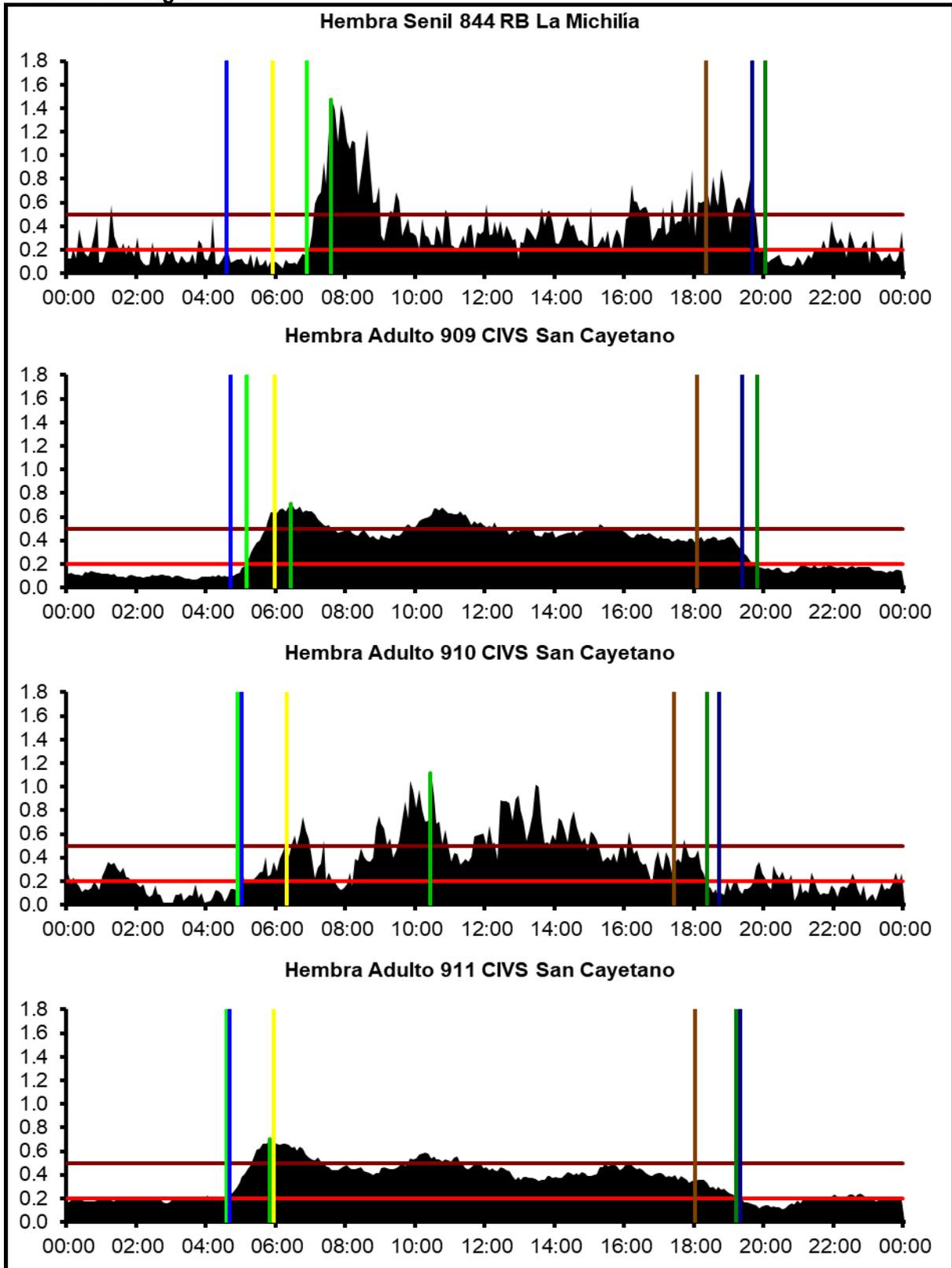
presentándose de uno hasta siete picos distinguibles en las gráficas de forma dispersa a lo largo del tiempo Alpha (Figura 8); el pico principal de actividad en algunos individuos se presentó cercano al crepúsculo matutino o vespertino y en otros lobos el pico principal de actividad se presentó cerca del mediodía.

El patrón de actividad de los Lobos Mexicanos se confirma y complementa con los datos que se presentan en el Cuadro 6; la actividad diurna en promedio representó el  $73.25 \pm 5.32$  % de la actividad total diaria de los individuos, en tanto la actividad nocturna en promedio representó el  $26.75 \pm 5.32$  % de la actividad total diaria de los individuos, pero de esta el  $10.94 \pm 1.76$  % correspondió a la actividad crepuscular. Además, el índice de nocturnidad en promedio fue de  $-0.77 \pm 0.11$  indicando que los Lobos Mexicanos son diurnos, aunque no totalmente.

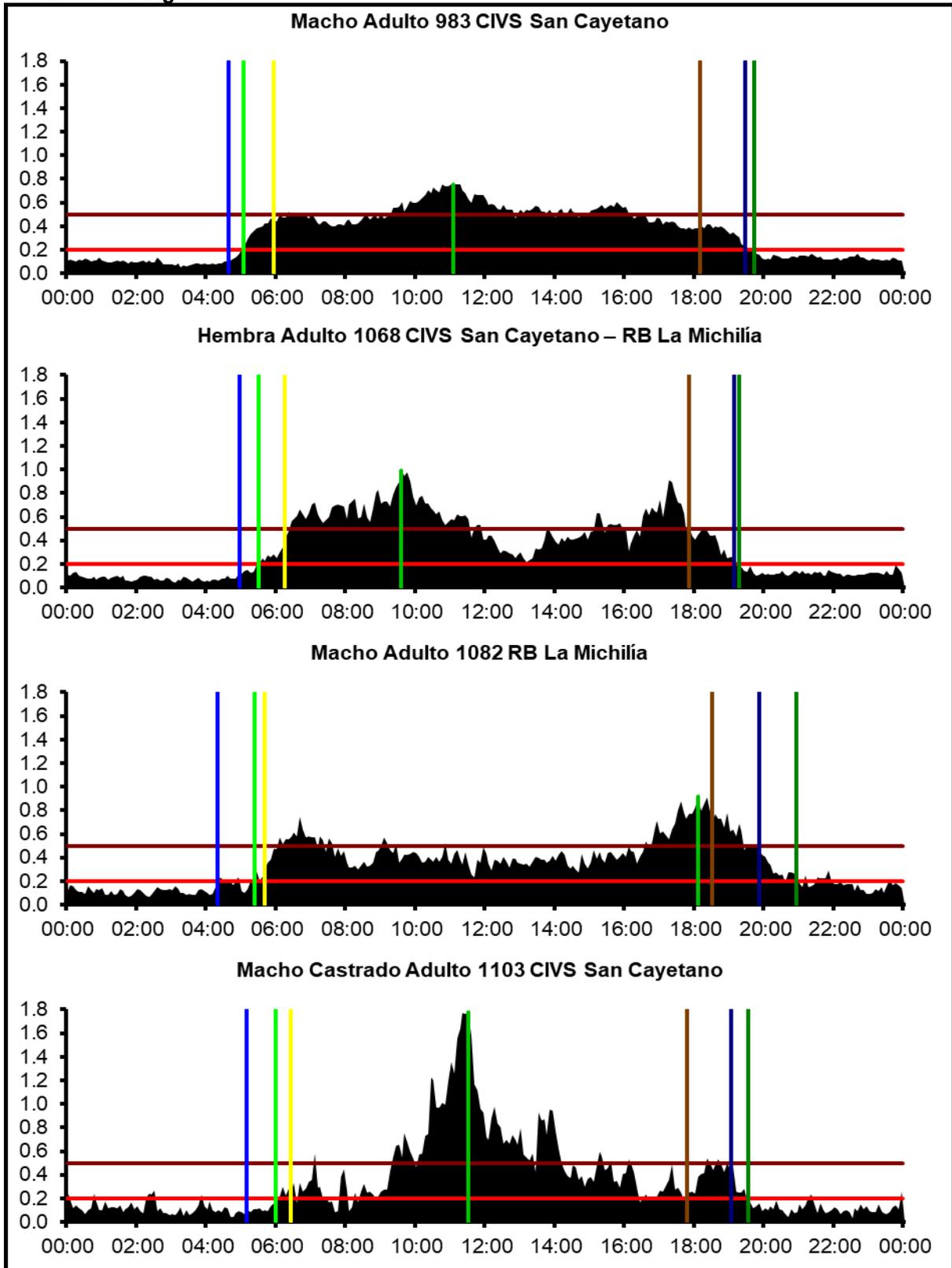
**Figura 8. Representación de los Patrones de Actividad de los Lobos Mexicanos.**



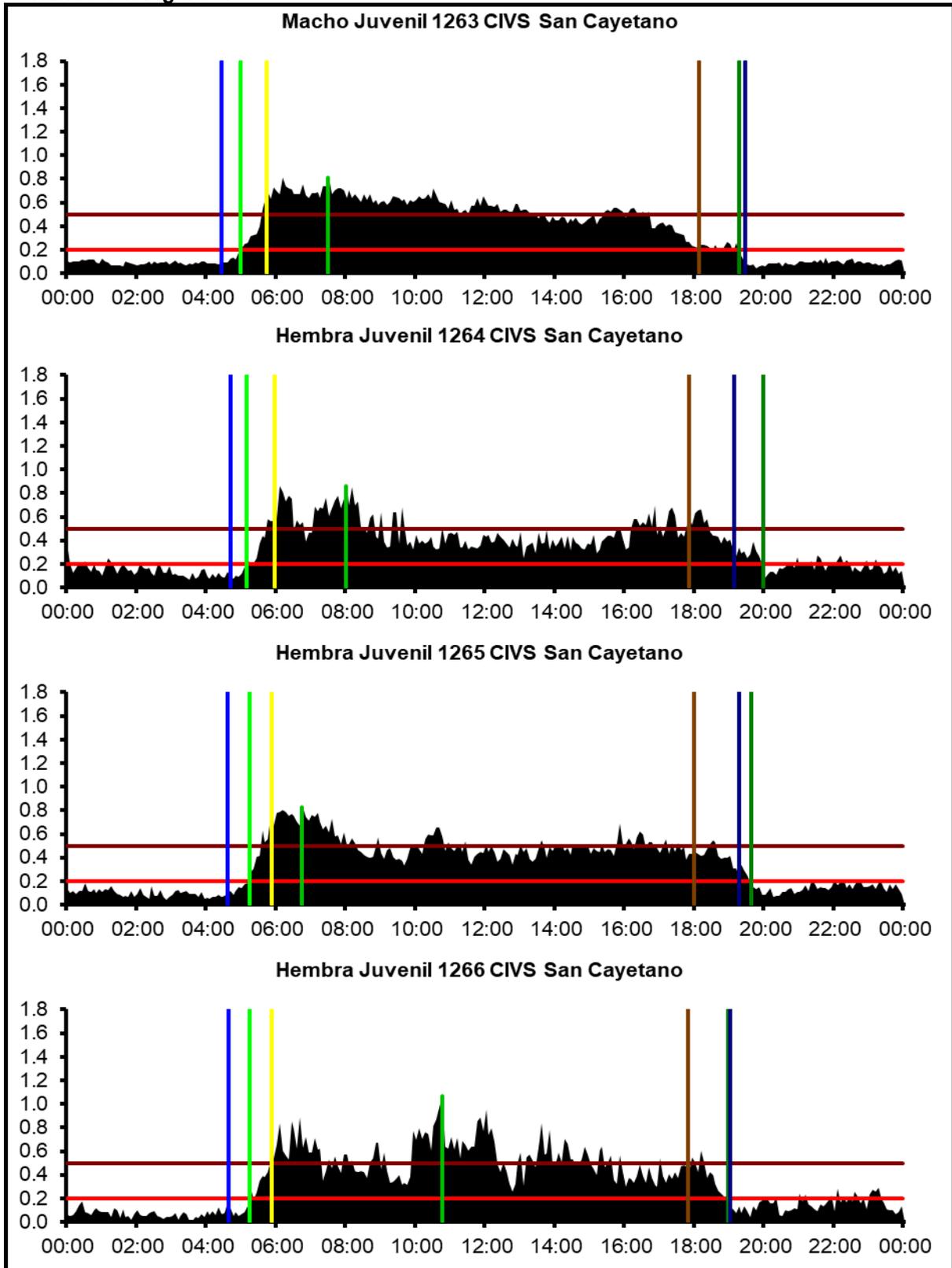
Continuación Figura 8.



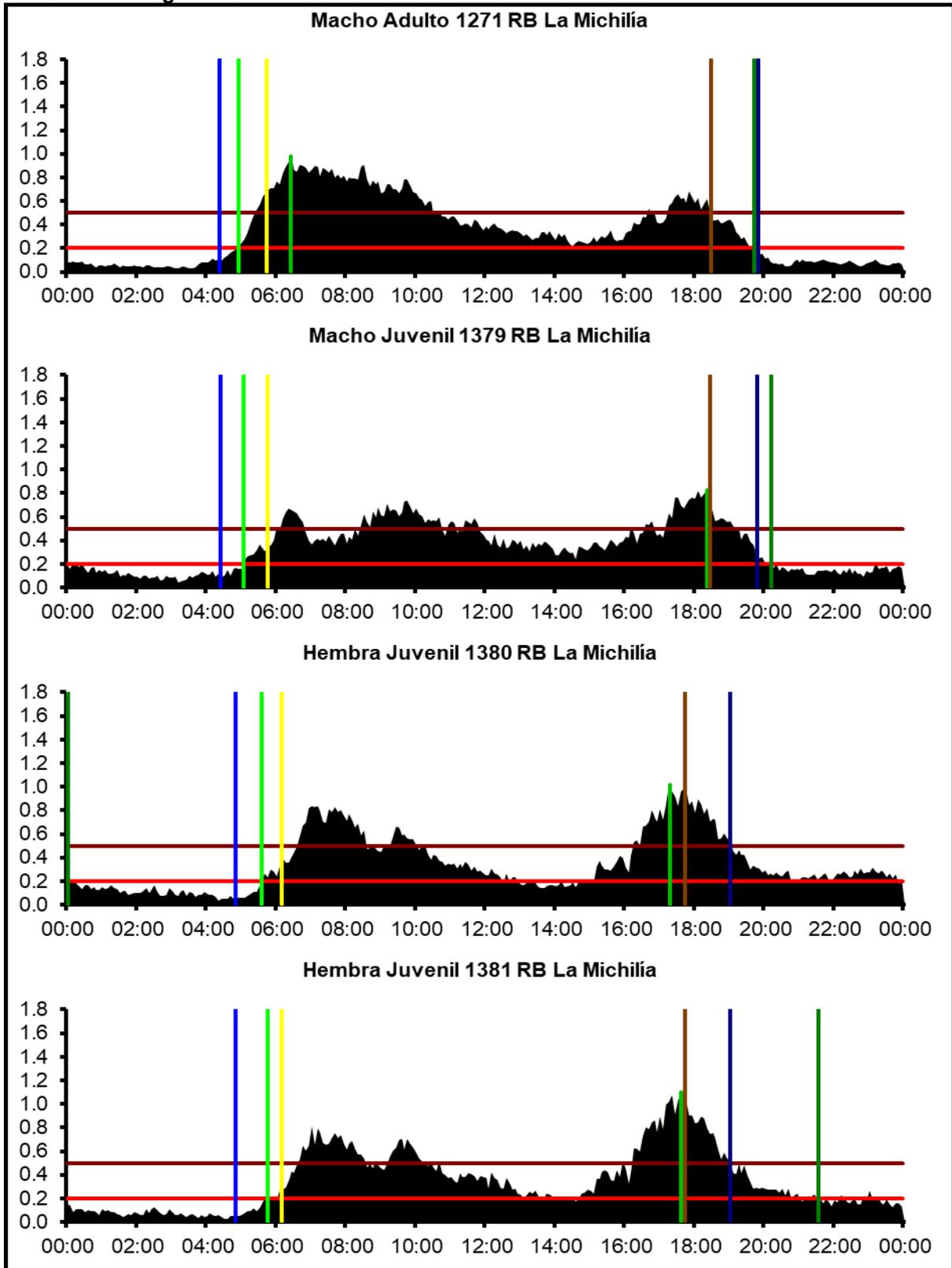
Continuación Figura 8.



Continuación Figura 8.



Continuación Figura 8.



**Cuadro 6. Estadística Descriptiva de las Relaciones de Fase del Ritmo de Reposo-Actividad y de las Cantidades y Porcentajes de Actividad del Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

	n = 19		
	Media	Desv. Est.	Error Est.
<b>Relación de Fase</b>			
$\Psi$ Tiempo de Luz del Día-Alpha	-2:34	1:21	0:19
$\Psi$ Tiempo de Oscuridad del Día-Rho	2:34	1:21	0:19
$\Psi$ Salida del Sol-Inicio de Actividad	0:27	0:46	0:11
$\Psi$ Puesta del Sol-Final de Actividad	-2:07	1:16	0:18
$\Psi$ Inicio del Crepúsculo-Inicio de Actividad	-0:50	0:46	0:11
$\Psi$ Final del Crepúsculo-Final de Actividad	-0:50	1:16	0:17
<b>Actividad</b>			
Diurna	4195.91	3129.31	717.91
Nocturna	1511.34	1194.48	274.03
Crepúsculo Matutino	249.34	295.76	67.85
Crepúsculo Vespertino	382.06	251.79	57.77
Crepuscular	631.41	493.46	113.21
<b>Porcentaje Actividad</b>			
Diurna	73.25	5.32	1.22
Nocturna	26.75	5.32	1.22
Crepúsculo Matutino	3.69	1.56	0.36
Crepúsculo Vespertino	7.25	2.40	0.55
Crepuscular	10.94	1.76	0.41
<b>Índice</b>			
Nocturnidad	-0.77	0.11	0.02

Entre las localidades, los promedios de las relaciones de fase del tiempo de luz del día-Alpha del ritmo y las relaciones de fase del tiempo de oscuridad del día-Rho del ritmo no presentaron diferencias estadísticas significativas; pero las relaciones de fase en la RB La Michilía mostraron tamaños de efecto moderado versus UMA Coatepec Harinas y CIVS San Cayetano (Cuadro 7).

Los promedios de las relaciones de fase de la salida del sol-inicio de actividad de los Lobos Mexicanos presentaron diferencias estadísticas significativas entre las localidades, en la UMA Coatepec Harinas el inicio de actividad de los individuos se presentó después de la salida

del sol, mientras que en las otras dos localidades el inicio de actividad de los individuos se presentó antes de la salida del sol, el promedio de la relación de fase fue mayor y menos amplio en el CIVS San Cayetano, en tanto que, el promedio de la relación de fase fue menor en la RB La Michilía, y la mayor amplitud de relación de fase se observó en la UMA Coatepec Harinas. Así mismo el análisis complementario mostró tamaños de efecto muy grande entre la relación de fase de los Lobos Mexicanos ubicados en la UMA Coatepec Harinas versus las relaciones de fase de los individuos ubicados en el CIVS San Cayetano y la RB La Michilía; y entre las relaciones de fase en el CIVS San Cayetano y la RB La Michilía se observó un tamaño de efecto grande (Cuadro 7 y Figura 9A).

En promedio las relaciones de fase de la puesta del sol-final de actividad de los Lobos Mexicanos presentaron diferencias estadísticas significativas entre las localidades; en todas las localidades el final de actividad de los individuos se presentó después de la puesta del sol, se observó que en promedio en la UMA Coatepec Harinas fue mayor la relación de fase respecto a las otras dos localidades, siendo estadísticamente significativo con el del CIVS San Cayetano que fue el que presentó la menor amplitud, mientras que en la RB La Michilía se observó que los individuos presentaron la mayor amplitud relación de fase. En tanto, se observaron grandes tamaños de efecto entre las relaciones de fase en el CIVS San Cayetano y las otras dos localidades (Cuadro 7 y Figura 9B).

Los valores de las relaciones de fase del inicio del crepúsculo-inicio de actividad de los Lobos Mexicanos fueron significativamente mayores en la UMA Coatepec Harinas en comparación con los del CIVS San Cayetano, además el rango en los valores de las relaciones de fase también fue mayor en la UMA Coatepec Harinas y menor en el CIVS San Cayetano. Y se observaron tamaños de efecto muy grandes entre la relación de fase de los individuos

ubicados en la UMA Coatepec Harinas y las otras dos localidades, mientras que la relación de fase entre los individuos ubicados en el CIVS San Cayetano y la RB La Michilía mostraron tamaños de efecto grande (Cuadro 7 y Figura 9C).

Las relaciones de fase de final del crepúsculo-final de actividad de los Lobos Mexicanos no presentaron diferencias estadísticas significativas entre las localidades. Sin embargo, el análisis complementario mostró tamaños de efecto grande entre la relación de fase de los individuos del CIVS San Cayetano y las otras dos localidades (Cuadro 7).

Las cantidades y los porcentajes de actividad diurna, nocturna y crepuscular de los Lobos Mexicanos no mostraron diferencias estadísticas significativas entre las localidades, se observaron tamaños de efecto moderados entre la cantidad de actividad diurna, nocturna y crepuscular matutina de los individuos de la UMA Coatepec Harinas y del CIVS San Cayetano; por otra parte, se observaron tamaños de efecto grandes entre la cantidad de actividad del crepúsculo matutino de los individuos de la UMA Coatepec Harinas y el CIVS San Cayetano, de la misma forma que la cantidad de actividad del crepúsculo vespertino entre los individuos de la RB La Michilía y las otras dos localidades; y la actividad crepuscular total mostró tamaños de efecto grande y moderado entre los individuos ubicados en la RB La Michilía versus la UMA Coatepec Harinas y CIVS San Cayetano respectivamente (Cuadro 7).

Los porcentajes de actividad diurna y nocturna mostraron tamaños de efecto moderado entre los Lobos Mexicanos ubicados en el CIVS San Cayetano y la RB La Michilía; los porcentajes de la actividad crepuscular total mostró tamaños de efecto muy grandes y grandes entre los individuos de la RB La Michilía versus la UMA Coatepec Harinas y el CIVS San Cayetano. Los porcentajes de la actividad de los crepúsculos matutinos y vespertino si mostraron diferencias estadísticas significativas, observándose mayor porcentaje de actividad

crepuscular matutina en los individuos del CIVS San Cayetano respecto a los individuos de la UMA Coatepec Harinas; en tanto que, el porcentaje de actividad crepuscular vespertina fue mayor en los individuos de la RB La Michilía respecto a los individuos del CIVS San Cayetano. Los tamaños de efecto fueron grandes entre los porcentajes de actividad del crepúsculo matutino en los individuos de la RB La Michilía y los individuos de las otras dos localidades; en tanto que, también se observaron tamaños de efecto grande entre los porcentajes de actividad crepuscular vespertina de los individuos en la UMA Coatepec Harinas y los individuos de las otras dos localidades (Cuadro 7 y Figura 9D y E).

Los valores de los índices de nocturnidad tampoco mostraron diferencias estadísticas significativas entre las localidades; sin embargo, se observaron tamaños de efecto grandes entre los índices de nocturnidad de los individuos del CIVS San Cayetano y los individuos de las otras dos localidades (Cuadro 7).

**Cuadro 7. Comparación entre Localidades de las Relaciones de Fase del Ritmo de Reposo-Actividad, de las Cantidades, Porcentajes de Actividad del Patrón de Actividad e Índice de Nocturnidad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

	Prueba de Shapiro-Wilk		Prueba de ANOVA		Localidad	Estadística Descriptiva			Prueba Post-Hoc de Tukey		Tamaño del Efecto	
	W	p	F <sub>(2,17)</sub>	p		Media	D. E.	Pares		p	d	
<b>Relación de Fase</b>												
$\Psi_{T D-\text{Alpha}}^T$	0.92	0.11	0.46	0.64	UMA Coatepec Harinas	-2:18	1:42	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.01		
					CIVS San Cayetano	-2:17	0:20	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.52		
					RB La Michilia	-3:00	2:01	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.53		
$\Psi_{T N-\text{Rho}}^T$	0.92	0.11	0.46	0.64	UMA Coatepec Harinas	2:18	1:43	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.01		
					CIVS San Cayetano	2:17	0:20	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.52		
					RB La Michilia	3:00	2:01	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.53		
$\Psi_{S S-I A}^T$	0.97	0.74	<b>7.02</b>	<b>0.01*</b>	UMA Coatepec Harinas	-0:32	1:15	<b>UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano</b>	<b>0.004*</b>	<b>2.21</b>		
					CIVS San Cayetano	0:49	0:19	<b>UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia</b>	<b>0.038*</b>	<b>1.43</b>		
					RB La Michilia	0:21	0:37	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	0.456	<b>0.77</b>		
$\Psi_{P S-F A}^T$	0.97	0.80	<b>5.00</b>	<b>0.02*</b>	UMA Coatepec Harinas	-2:50	0:27	<b>UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano</b>	<b>0.031*</b>	<b>1.20</b>		
					CIVS San Cayetano	-1:28	0:21	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	0.547	0.15		
					RB La Michilia	-2:40	1:50	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	0.090	<b>1.05</b>		
$\Psi_{F C-F A}^T$	0.95	0.36	0.06	0.94	UMA Coatepec Harinas	-1:33	0:28	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	<b>1.19</b>		
					CIVS San Cayetano	-0:12	0:21	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.18		
					RB La Michilia	-1:20	1:51	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	<b>1.01</b>		
<b>Actividad</b>												
Diurna <sup>T</sup>	0.96	0.55	0.17	0.84	UMA Coatepec Harinas	3766.04	2949.84	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.05		
					CIVS San Cayetano	4756.09	3747.65	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.35		
					RB La Michilia	3597.57	3055.95	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.30		
Nocturna <sup>T</sup>	0.96	0.47	0.38	0.69	UMA Coatepec Harinas	1218.89	902.83	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.16		
					CIVS San Cayetano	1423.00	1487.08	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.33		
					RB La Michilia	1631.47	898.69	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.17		
Crepúsculo Matutino <sup>T</sup>	0.98	0.89	0.60	0.56	UMA Coatepec Harinas	114.67	117.94	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	<b>0.57</b>		
					CIVS San Cayetano	284.95	352.61	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.39		
					RB La Michilia	232.73	255.54	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.17		
Crepúsculo Vespertino	0.95	0.33	2.34	0.13	UMA Coatepec Harinas	347.47	221.97	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.32		
					CIVS San Cayetano	272.41	201.43	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	<b>0.74</b>		
					RB La Michilia	523.42	285.07	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	<b>1.06</b>		
Crepuscular <sup>T</sup>	0.98	0.94	0.62	0.55	UMA Coatepec Harinas	462.14	339.80	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.19		
					CIVS San Cayetano	557.36	546.17	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	<b>0.58</b>		
					RB La Michilia	756.15	486.65	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.39		
<b>Porcentaje Actividad</b>												
Diurna	0.98	0.96	0.28	0.76	UMA Coatepec Harinas	73.46	3.13	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.11		
					CIVS San Cayetano	74.05	4.71	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.26		
					RB La Michilia	72.06	6.85	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.37		
Nocturna	0.98	0.96	0.28	0.76	UMA Coatepec Harinas	26.54	3.13	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.11		
					CIVS San Cayetano	25.95	4.71	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.26		
					RB La Michilia	27.94	6.85	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	0.37		
Crepúsculo Matutino	0.92	0.11	<b>6.24</b>	<b>0.01*</b>	UMA Coatepec Harinas	2.11	0.52	<b>UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano</b>	<b>0.017*</b>	<b>2.05</b>		
					CIVS San Cayetano	4.60	1.35	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	0.052	<b>0.79</b>		
					RB La Michilia	3.07	1.18	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	0.060	<b>1.26</b>		
Crepúsculo Vespertino	0.96	0.57	<b>7.19</b>	<b>0.01*</b>	UMA Coatepec Harinas	7.96	1.51	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	0.182	<b>1.22</b>		
					CIVS San Cayetano	5.75	1.33	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	0.655	<b>0.61</b>		
					RB La Michilia	9.08	2.44	<b>CIVS San Cayetano vs RB La Michilia</b>	<b>0.005*</b>	<b>1.83</b>		
Crepuscular	0.94	0.25	3.36	0.06	UMA Coatepec Harinas	10.07	1.01	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	0.18		
					CIVS San Cayetano	10.35	1.53	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	<b>1.35</b>		
					RB La Michilia	12.15	1.72	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	<b>1.17</b>		
<b>Índice</b>												
$\Psi_{I C-I A}$	0.76	0.0003	<b>10.12</b>	<b>0.01*</b>	UMA Coatepec Harinas	-1:49	1:16	<b>UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano</b>	<b>0.038*</b>	<b>2.23</b>		
					CIVS San Cayetano	-0:28	0:19	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	0.25	<b>1.38</b>		
					RB La Michilia	-0:58	0:36	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	0.064	<b>0.85</b>		
Nocturnidad	0.83	0.002	4.36	0.11	UMA Coatepec Harinas	-0:73	0:01	UMA Coatepec Harinas vs CIVS San Cayetano	—	<b>0.67</b>		
					CIVS San Cayetano	-0:80	0:03	UMA Coatepec Harinas vs RB La Michilia	—	0.02		
					RB La Michilia	-0:74	0:17	CIVS San Cayetano vs RB La Michilia	—	<b>0.64</b>		

**Notas:** <sup>T</sup>Indica que la prueba estadística se realizó con datos transformados.

\*Indica diferencias estadísticas significativas en el modelo y/o en las pruebas Post-Hoc.

Negritas – resalta las variables y los pares que mostraron diferencias estadísticas significativas y valores de pares con tamaños de efecto grandes.

$\Psi_{T D-\text{Alpha}}^T$  = Relación de fase del tiempo de luz del día (tiempo diurno) y el tiempo de actividad (alpha) de los individuos en el ritmo de actividad motriz.

$\Psi_{T N-\text{Rho}}^T$  = Relación de fase del tiempo de oscuridad del día (tiempo nocturno) y el tiempo de reposo (rho) de los individuos en el ritmo de actividad motriz.

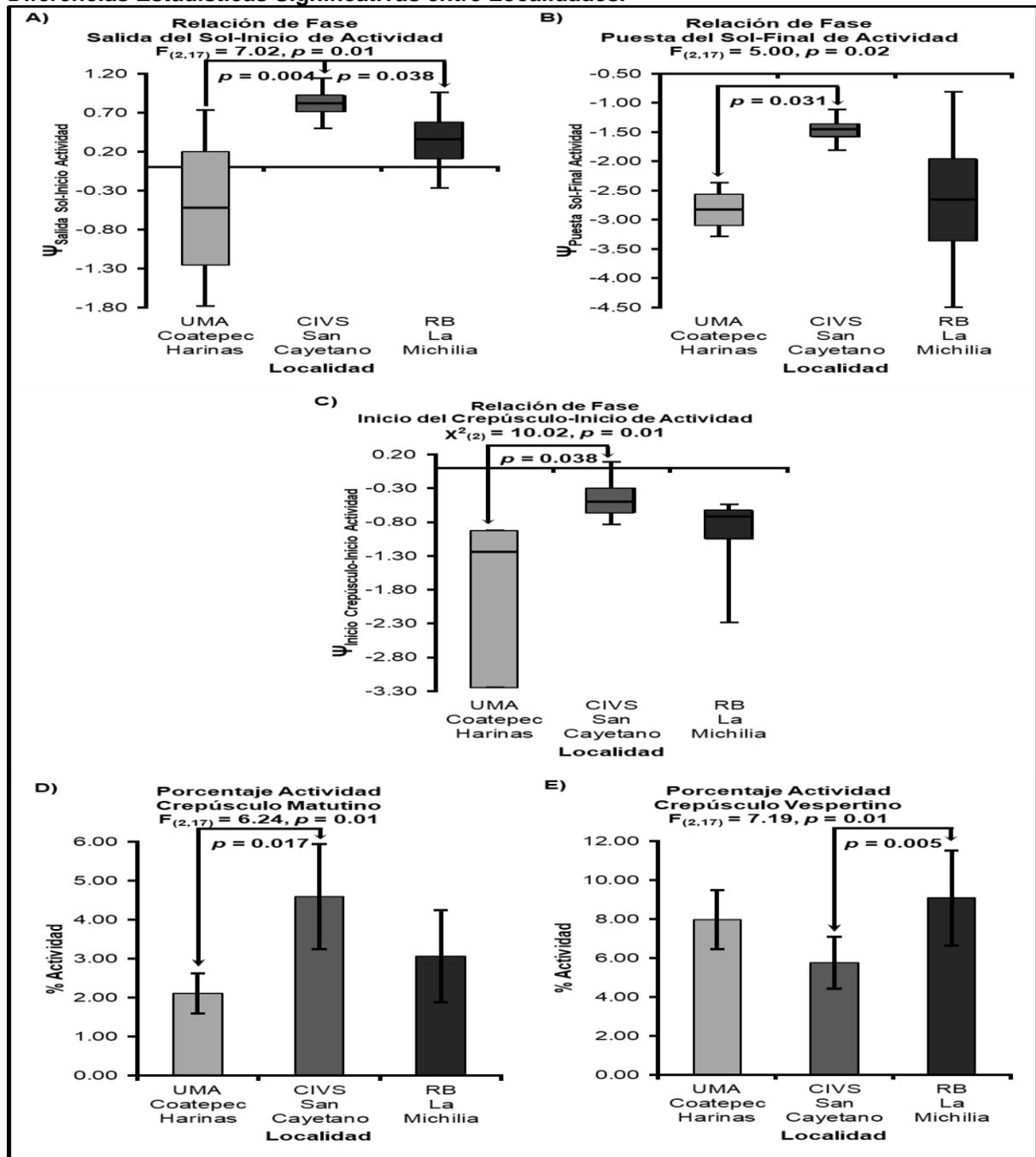
$\Psi_{S S-I A}^T$  = Relación de fase de la salida del sol y el inicio de actividad en los individuos.

$\Psi_{P S-F A}^T$  = Relación de fase de la puesta de sol y el final de actividad en los individuos.

$\Psi_{I C-I A}$  = Relación de fase del inicio del crepúsculo astronómico y el inicio de actividad en los individuos.

$\Psi_{F C-F A}^T$  = Relación de fase del final del crepúsculo astronómico y el final de actividad en los individuos.

**Figura 9. Comparación de las Relaciones de Fase del Ritmo de Reposo-Actividad y los Porcentajes del Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio que Mostraron Diferencias Estadísticas Significativas entre Localidades.**



**Notas:** En el eje horizontal se representan las localidades

A), B) y C) En el eje vertical se representan los valores de las relaciones de fase en formato hora decimal.

A) y B) Línea negra dentro de las cajas representa la media. C) Línea dentro de la caja representa la mediana.

La caja representa  $\pm 1$  error estándar. La caja representa los cuartiles de 25 y 75 %.

Los bigotes  $\pm 1$  desviación estándar. Los bigotes son los valores mínimos y máximos.

D) y E) En el eje vertical se representan los valores porcentuales de la cantidad de actividad.

Las barras representan el valor de la media y Las líneas de error representan la desviación estándar.

Las flechas indican diferencias estadísticas significativas.

## **Efecto de las Variables Ambientales sobre el Ritmo de Reposo-Actividad y el Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio**

En la RB La Michilía se presentó la media de temperaturas mínimas más baja, en tanto, en la UMA Coatepec Harinas se presentó la media de las temperaturas mínimas más alta, siendo la diferencia entre ambas localidades de 6.5°C (Cuadro 8). Por otra parte, la media de las temperaturas máximas más elevada se presentó en la UMA Coatepec Harinas y la media de las temperaturas máximas más baja se presentó en el CIVS San Cayetano, con una diferencia de 5.4°C (Cuadro 8). La temperatura media diaria fue más elevada en la UMA Coatepec Harinas y más baja en la RB La Michilía, se observó una diferencia entre ambas localidades de 3.9°C (Cuadro 8). En general las temperaturas en las tres localidades fueron templadas durante los tiempos de registro de actividad motriz de los Lobos Mexicanos *C. l. baileyi*.

El valor de la media de humedad relativa más elevado se registró en el CIVS San Cayetano, siendo 12.7 % mayor que el registrado en la UMA Coatepec Harinas con el valor de la media más bajo, durante los tiempos de registro de actividad motriz de los Lobos Mexicanos (Cuadro 8). Por último, La media de intensidad de luz más elevada se presentó en la UMA Coatepec Harinas, superando por aproximadamente el triple el valor de la media de la intensidad de luz en el CIVS San Cayetano (Cuadro 8).

**Cuadro 8. Estadística Descriptiva de las Variables Ambientales Durante los Tiempos de Registro Actividad Motriz de los Lobos Mexicanos en cada Localidad.**

Variable	Localidad			
	UMA Coatepec Harinas	CIVS San Cayetano	RB La Michilía	
	Periodos de Registro			
	13/09/12-08/12/12 10/12/12-20/06/13 23/06/13-30/10/13 23/11/13-19/12/13	23/09/12-26/05/13 03/06/13-23/10/13 23/11/13-28/02/14 02/03/14-01/09/14 03/09/14-16/12/14	21/01/15-05/08/15 07/08/15-27/01/16	
Temperatura Mínima (°C)	n	437	776	742
	Media	11.5	7.2	5.0
	Desv. Est.	1.7	3.4	5.1
	Error Est.	0.1	0.1	0.2
Temperatura Máxima (°C)	n	437	776	742
	Media	28.5	23.1	25.9
	Desv. Est.	6.4	4.1	5.8
	Error Est.	0.3	0.2	0.2
Temperatura Media del Día (°C)	n	10452	18600	17786
	Media	17.1	13.3	13.1
	Desv. Est.	6.1	5.9	8.0
	Error Est.	0.1	0.04	0.1
Humedad Relativa (%)	n	10452	18600	17786
	Media	64.4	77.2	69.2
	Desv. Est.	25.6	22.3	25.4
	Error Est.	0.3	0.2	0.2
Intensidad de Luz Solar (lux)	n	10452	18600	17786
	Media	3617.4	1261.0	2937.0
	Desv. Est.	6437.1	3323.8	5960.1
	Error Est.	63.0	24.4	44.7

**Nota:** La n representa el número de registros de las variables ambientales durante el tiempo total de registro de actividad motriz en el grupo de individuos estudiados en cada localidad.

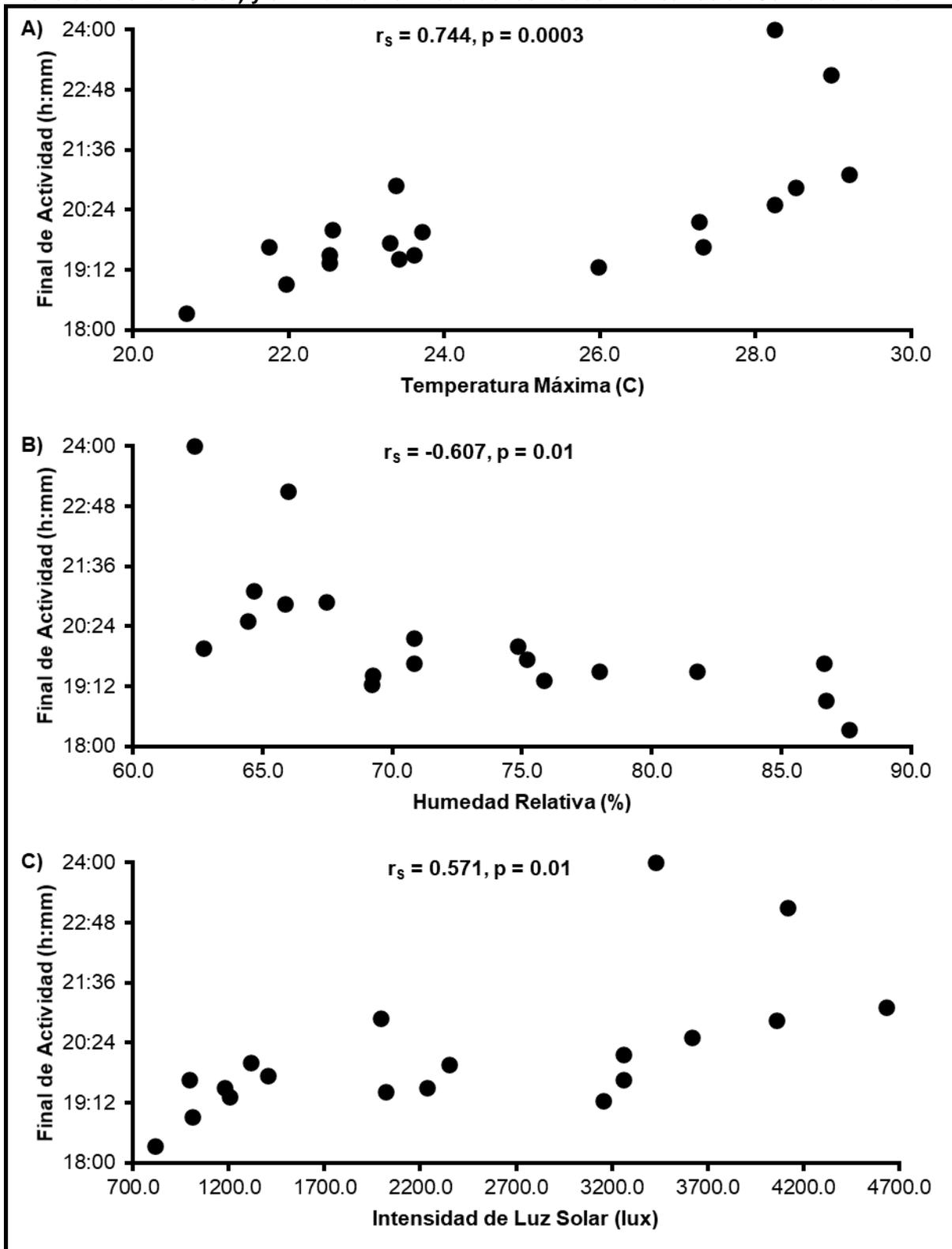
Las variables ambientales no mostraron un efecto estadístico significativo sobre los parámetros del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos (Cuadro 9). Sin embargo, se observó una asociación entre los valores de las variables ambientales de temperatura máxima, humedad relativa e intensidad de luz solar con los valores del final de actividad de los individuos independientemente de la estación climática (Cuadro 9); se observó que conforme aumentó la temperatura máxima y la intensidad de la luz solar el final de actividad de los individuos fue más tarde (Figura 10A y C) y conforme la humedad relativa aumentó el final de actividad de los individuos se presentó más temprano (Figura 10B).

**Cuadro 8. Resultados de los Análisis de Regresión Múltiple y Correlación entre las Variables Ambientales y los Parámetros y Variables de Actividad del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

Variable Dependiente	Variable Independiente	Transformación	Análisis de Regresión					Prueba de Shapiro-Wilk		
			r <sup>2</sup>	F <sub>(5,13)</sub>	p	t <sub>(13)</sub>	p	W	p	
<b>Parámetro Ritmo</b>										
Alpha	Temperatura Mínima	Box Cox	0.330	1.28	0.33	-0.25	0.80	0.94	0.26	
	Temperatura Máxima					1.83	0.09			
	Temperatura Media					0.15	0.89			
	Humedad Relativa					0.46	0.65			
Rho	Intensidad de Luz Solar	Box Cox	0.307	1.15	0.38	-1.25	0.23	0.92	0.11	
	Temperatura Mínima					0.21	0.84			
	Temperatura Máxima					-1.82	0.09			
	Temperatura Promedio					-0.07	0.94			
Inicio de Actividad	Humedad Relativa	Box Cox	0.381	1.60	0.23	-0.37	0.72	0.94	0.26	
	Intensidad de Luz Solar					1.28	0.22			
	Temperatura Mínima					1.54	0.15			
	Temperatura Máxima					-0.11	0.92			
Pico principal de Actividad	Temperatura Promedio	Logaritmica	0.363	1.48	0.26	-1.26	0.23	0.98	0.98	
	Humedad Relativa					-1.34	0.20			
	Intensidad de Luz Solar					1.04	0.32			
	Temperatura Mínima					0.43	0.67			
<b>Variable Actividad</b>										
Actividad Total Diaria	Temperatura Mínima	Exponencial	0.197	0.64	0.67	-0.88	0.39	0.94	0.32	
	Temperatura Máxima					0.93	0.37			
	Temperatura Promedio					0.49	0.64			
	Humedad Relativa					0.73	0.48			
Actividad Alpha	Intensidad de Luz Solar	Exponencial	0.209	0.69	0.64	-0.57	0.58	0.95	0.38	
	Temperatura Mínima					-0.91	0.38			
	Temperatura Máxima					0.99	0.34			
	Temperatura Promedio					0.51	0.62			
Actividad Rho	Humedad Relativa	Box Cox	0.125	0.37	0.86	0.79	0.44	0.92	0.10	
	Intensidad de Luz Solar					-0.60	0.56			
	Temperatura Mínima					-0.57	0.58			
	Temperatura Máxima					0.49	0.64			
Amplitud	Temperatura Promedio	Exponencial	0.314	1.19	0.37	0.26	0.80	0.93	0.18	
	Humedad Relativa					-0.36	0.72			
	Intensidad de Luz Solar					-0.89	0.39			
	Temperatura Mínima					0.91	0.38			
%Actividad Alpha	Temperatura Máxima	Box Cox	0.492	2.51	0.08	0.24	0.82	0.95	0.40	
	Temperatura Promedio					0.63	0.54			
	Humedad Relativa					-0.37	0.71			
	Intensidad de Luz Solar					-1.30	0.22			
%Actividad Rho	Temperatura Mínima	Box Cox	0.493	2.53	0.08	2.05	0.06	0.95	0.41	
	Temperatura Máxima					1.33	0.21			
	Temperatura Promedio					-2.04	0.06			
	Humedad Relativa					-1.03	0.32			
%Amplitud	Intensidad de Luz Solar	Logaritmica	0.507	2.67	0.07	-1.90	0.08	0.94	0.23	
	Temperatura Mínima					1.06	0.31			
	Temperatura Máxima					-0.54	0.60			
	Temperatura Promedio					-0.59	0.57			
<b>Prueba de Spearman</b>										
Parámetro Ritmo R-A	Variable Ambiental	r <sub>s</sub>	p		Prueba de Shapiro-Wilk					
Final de Actividad	Temperatura Mínima	0.261	0.28							
	Temperatura Máxima	<b>0.744</b>	<b>0.0003*</b>							
	Temperatura Promedio	0.359	0.13		0.89	0.03				
	Humedad Relativa	<b>-0.607</b>	<b>0.01*</b>							
	Intensidad de Luz Solar	<b>0.571</b>	<b>0.01*</b>							

**Nota:** \* y negritas - Indica y resaltan donde se encontraron diferencias estadísticas significativas.

Figura 10. Asociación de las Variables Ambientales (Temperatura Máxima, Humedad Relativa e Intensidad de Luz Solar) y el Final de Actividad de los Lobos Mexicanos en Semicautiverio.



Las variables ambientales no presentaron un efecto estadístico significativo en conjunto sobre las relaciones de fase del tiempo de luz del día-tiempo Alpha y tiempo de oscuridad del día-tiempo Rho del ritmo de los Lobos Mexicanos (Cuadro 10), pero se observó un efecto potencial parcial de las variables ambientales de temperatura mínima, máxima y media del día sobre las relaciones de fase del tiempo de luz del día-tiempo Alpha y tiempo de oscuridad del día-tiempo Rho del ritmo de los individuos (Cuadro 10). La temperatura mínima y máxima mostraron un efecto incrementando de forma negativa la relación de fase tiempo luz del día-tiempo Alpha del ritmo de los lobos, es decir, a mayores temperaturas mínimas o máximas la diferencia entre el tiempo de luz del día y el tiempo Alpha de los Lobos Mexicanos aumenta potencialmente (Figura 11A y B); de la misma forma se observó un efecto de la temperatura mínima y máxima sobre la relación de fase tiempo de oscuridad del día-tiempo Rho de los individuos, aumentando potencialmente de forma positiva la relación de fase (Figura 12A y B). Por otra parte, se observó que el aumento de la temperatura media del día presentó un efecto decreciendo potencialmente de forma negativa la relación de fase del tiempo de luz del día-tiempo Alpha de los Lobos Mexicanos (Figura 11C), mientras que la relación de fase del tiempo de oscuridad del día-tiempo Rho del ritmo de los individuos decreció potencialmente de forma positiva (Figura 12C).

Las variables ambientales no mostraron un efecto estadístico significativo sobre la relación de fase de la salida del sol-inicio de actividad de los Lobos Mexicanos (Cuadro 10), pero si se observó un efecto potencial significativo en conjunto de las variables ambientales sobre la relación de fase de la puesta del sol-final de actividad de los Lobos Mexicanos, así como también se observó un efecto potencial parcial significativo de la temperatura máxima sobre la relación de fase de la puesta del sol-final de actividad de los individuos si se mantienen

el resto de las variables ambientales constantes (Cuadro 10). Se observó que conforme aumenta la temperatura máxima la relación de fase de la puesta de sol-final de actividad de los individuos incrementa potencialmente de forma negativa, es decir, al aumentar la temperatura máxima el final de actividad se presenta más tarde con respecto a la puesta del sol (Figura 13).

Por otra parte, las variables ambientales en conjunto presentaron un efecto potencial estadístico significativo sobre la relación de fase del inicio del crepúsculo-inicio de actividad de los Lobos Mexicanos (Cuadro 10), así como un efecto potencial parcial estadístico significativo de la temperatura mínima, máxima e intensidad de luz sobre la relación de fase del inicio del crepúsculo-inicio de actividad de los individuos (Cuadro 10). Se observó que un incremento en la temperatura mínima y la intensidad de luz la relación de fase del inicio del crepúsculo-inicio de actividad de los individuos decrece potencialmente de forma negativa, es decir, la diferencia entre el inicio del crepúsculo y el inicio de actividad de los individuos disminuye, presentándose el inicio de actividad después del inicio del crepúsculo (Figura 14A y C), por otra parte, se observó que un incremento en la temperatura máxima la relación de fase del inicio del crepúsculo-inicio de actividad de los Lobos Mexicanos incrementa potencialmente de forma negativa; la diferencia entre el inicio del crepúsculo y el inicio de actividad de los individuos aumenta, presentándose el inicio de actividad después del inicio del crepúsculo (Figura 14B).

El índice de nocturnidad de los Lobos Mexicanos no se vio afectado por el conjunto de variables ambientales (Cuadro 10), pero se observó un efecto potencial parcial de las temperaturas mínima, máxima y media del día; un aumento de la temperatura mínima o máxima el índice de nocturnidad incrementa potencialmente, resultando que los Lobos Mexicanos son menos diurnos (Figura 15A y B); en contraste un incremento de la temperatura media del día el índice de nocturnidad decrece potencialmente, resultando en que los Lobos Mexicanos son más

diurnos (Figura 15C).

**Cuadro 9. Resultados de los Análisis de Regresión Múltiple entre las Variables Ambientales y las Relaciones de Fase del Ritmo de Reposo-Actividad e Índice de Nocturnidad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

Variable Dependiente	Variable Independiente	Transformación	Análisis de Regresión					Prueba de Shapiro-Wilk		
			$r^2$	$F_{(5,13)}$	$p$	$t_{(13)}$	$p$	W	$p$	
<b>Relación de Fase</b>										
$\Psi_{T D-Alpha}$	Temperatura Mínima						-2.33	0.04*		
	Temperatura Máxima						-2.83	0.01*		
	Temperatura Medio	Potencial	0.513	2.74	0.07*		2.48	0.03*	0.95	0.40
	Humedad Relativa						0.20	0.84		
	Índice de Luz Solar						0.37	0.72		
$\Psi_{T N-Rho}$	Temperatura Mínima						2.33	0.04*		
	Temperatura Máxima						2.83	0.01*		
	Temperatura Medio	Potencial	0.513	2.74	0.07*		-2.48	0.03*	0.95	0.40
	Humedad Relativa						-0.20	0.84		
	Índice de Luz Solar						-0.37	0.72		
$\Psi_{S S-IA}$	Temperatura Mínima						1.02	0.32		
	Temperatura Máxima						-0.10	0.92		
	Temperatura Medio	Potencial	0.124	0.37	0.86		-0.74	0.47	0.90	0.051
	Humedad Relativa						-0.54	0.60		
	Índice de Luz Solar						0.35	0.73		
$\Psi_{P S-FA}$	Temperatura Mínima						-1.94	0.07		
	Temperatura Máxima						-2.77	0.02*		
	Temperatura Medio	Potencial	0.613	4.12	0.02*		2.00	0.07	0.91	0.08
	Humedad Relativa						1.41	0.18		
	Índice de Luz Solar						0.82	0.43		
$\Psi_{I C-IA}$	Temperatura Mínima						-2.21	0.05*		
	Temperatura Máxima						2.26	0.04*		
	Temperatura Medio	Potencial	0.683	5.61	0.01*		1.66	0.12	0.98	0.98
	Humedad Relativa						0.56	0.58		
	Índice de Luz Solar						-3.77	0.002*		
$\Psi_{F C-FA}$	Temperatura Mínima						0.10	0.92		
	Temperatura Máxima						0.51	0.62		
	Temperatura Medio	Exponencial	0.367	1.51	0.25		-0.34	0.74	0.93	0.16
	Humedad Relativa						-1.76	0.10		
	Índice de Luz Solar						-1.99	0.07		
<b>Índice</b>										
Índice de Nocturnidad	Temperatura Mínima						2.60	0.02*		
	Temperatura Máxima						2.57	0.02*		
	Temperatura Medio	Potencial	0.497	2.57	0.08		-2.71	0.02*	0.91	0.07
	Humedad Relativa						-0.98	0.35		
	Índice de Luz Solar						-0.29	0.77		

**Nota:** \* y negritas - Indican y resaltan diferencias estadísticas significativas en el modelo completo y/o parcial.  
 $\Psi_{T D-Alpha}$  = Relación de fase del tiempo de luz del día (tiempo diurno) y el tiempo de actividad (alpha) de los individuos en el ritmo de actividad motriz.  
 $\Psi_{T N-Rho}$  = Relación de fase del tiempo de oscuridad del día (tiempo nocturno) y el tiempo de reposo (rho) de los individuos en el ritmo de actividad motriz.  
 $\Psi_{S S-IA}$  = Relación de fase de la salida del sol y el inicio de actividad en los individuos.  
 $\Psi_{P S-FA}$  = Relación de fase de la puesta de sol y el final de actividad en los individuos.  
 $\Psi_{I C-IA}$  = Relación de fase del inicio del crepúsculo astronómico y el inicio de actividad en los individuos.  
 $\Psi_{F C-FA}$  = Relación de fase del final del crepúsculo astronómico y el final de actividad en los individuos.

Figura 11. Efecto de la Temperatura Mínima, Máxima y Media del Día sobre la Relación de Fase Tiempo de Luz del Día-Tiempo de Actividad del Ritmo de los Lobos Mexicanos.

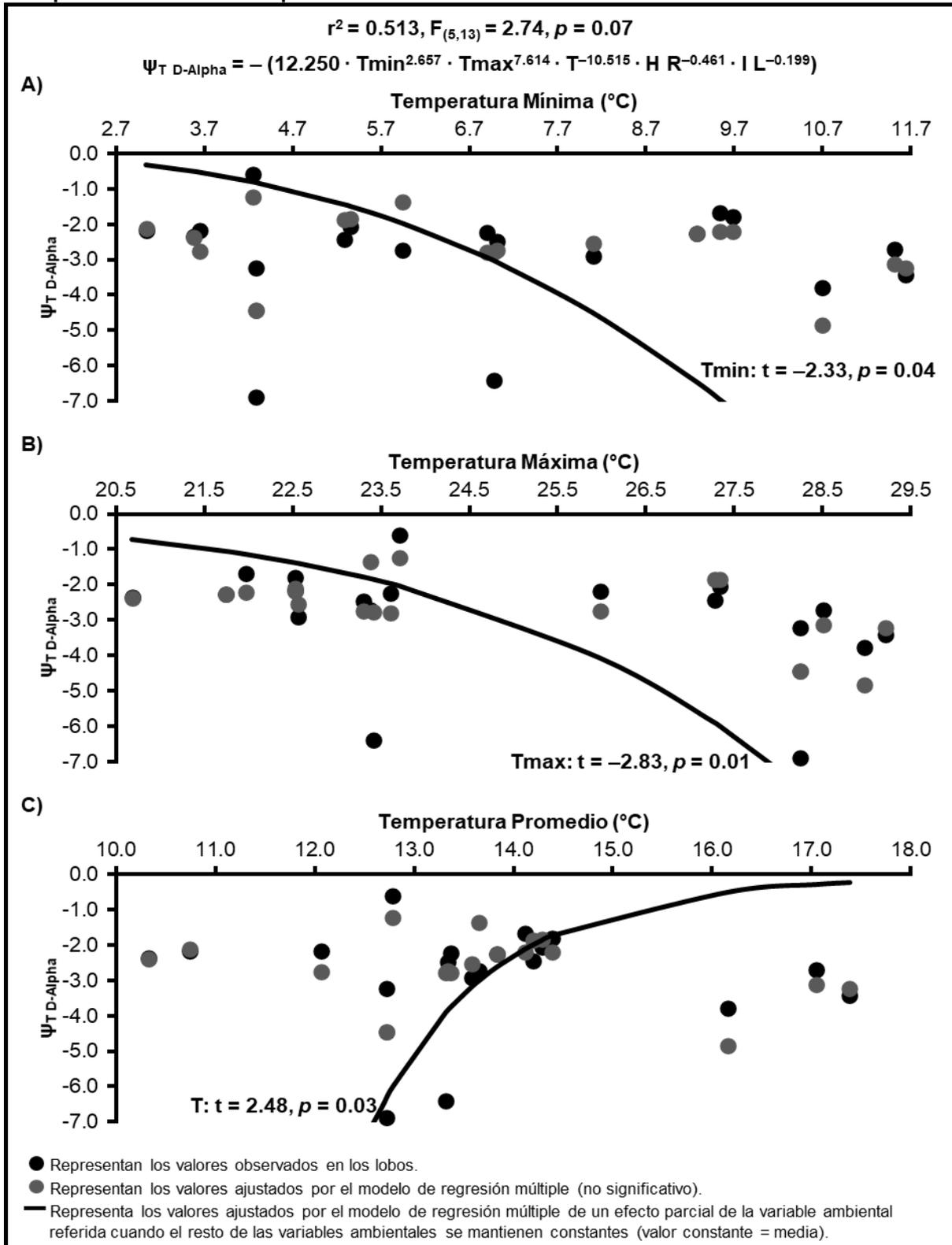
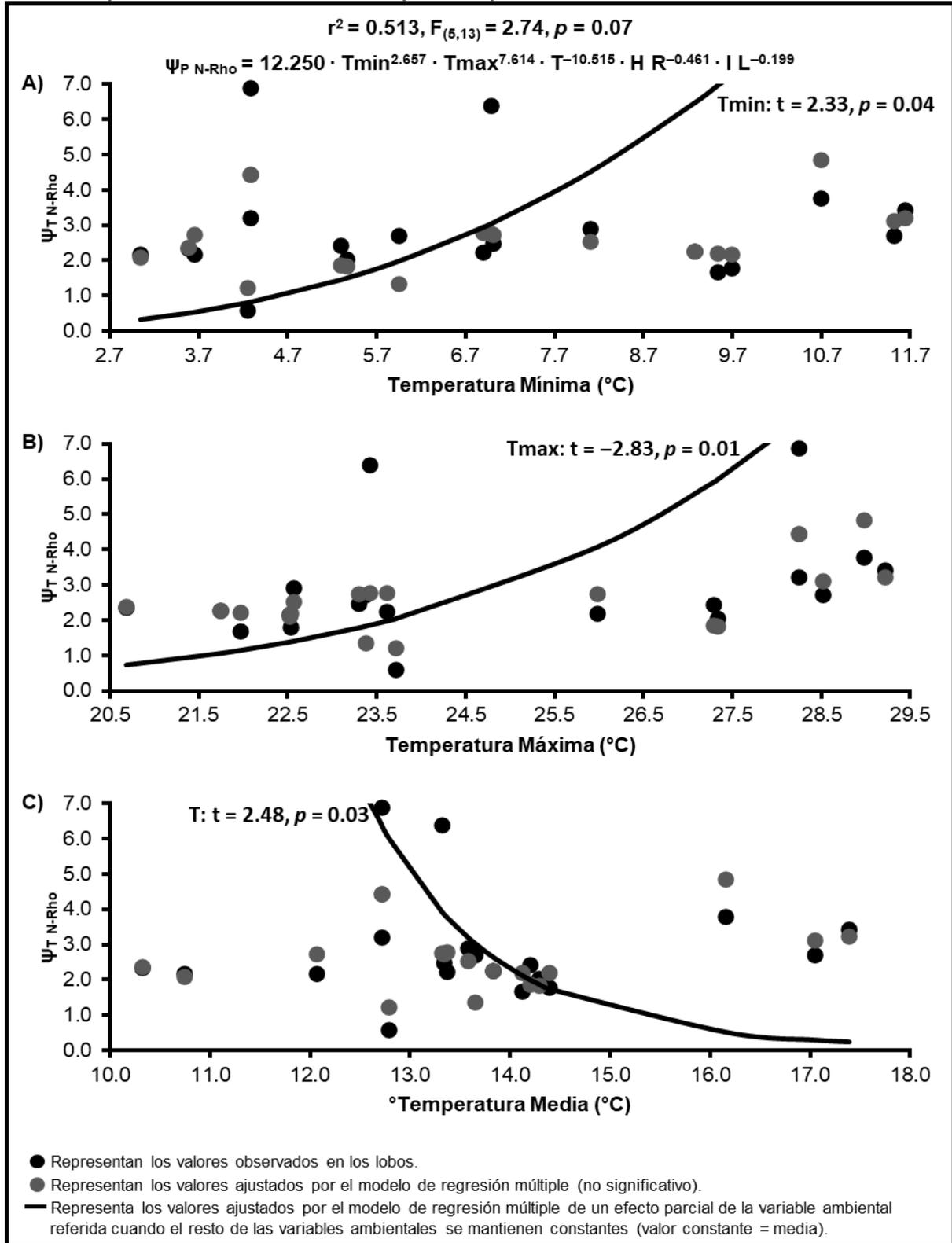


Figura 12. Efecto de la Temperatura Mínima, Máxima y Promedio del Día sobre la Relación de Fase Tiempo de Oscuridad del Día-Tiempo de Reposo del Ritmo de los Lobos Mexicanos.



**Figura 13. Efecto de la Temperatura Máxima sobre la Relación de Fase Puesta del Sol-Final de Actividad de los Lobos Mexicanos.**

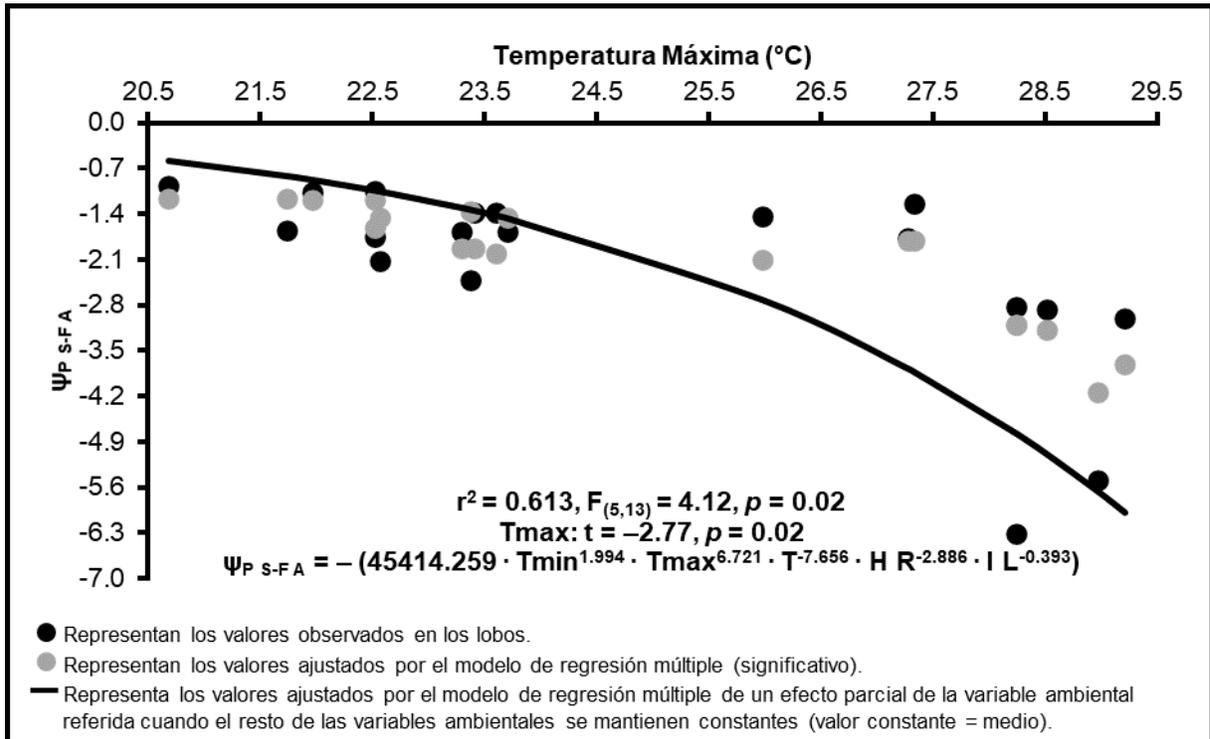


Figura 14. Efecto de la Temperatura Mínima, Máxima e Intensidad de Luz sobre la Relación de Fase Inicio del Crepúsculo-Inicio de Actividad de los Lobos Mexicanos.

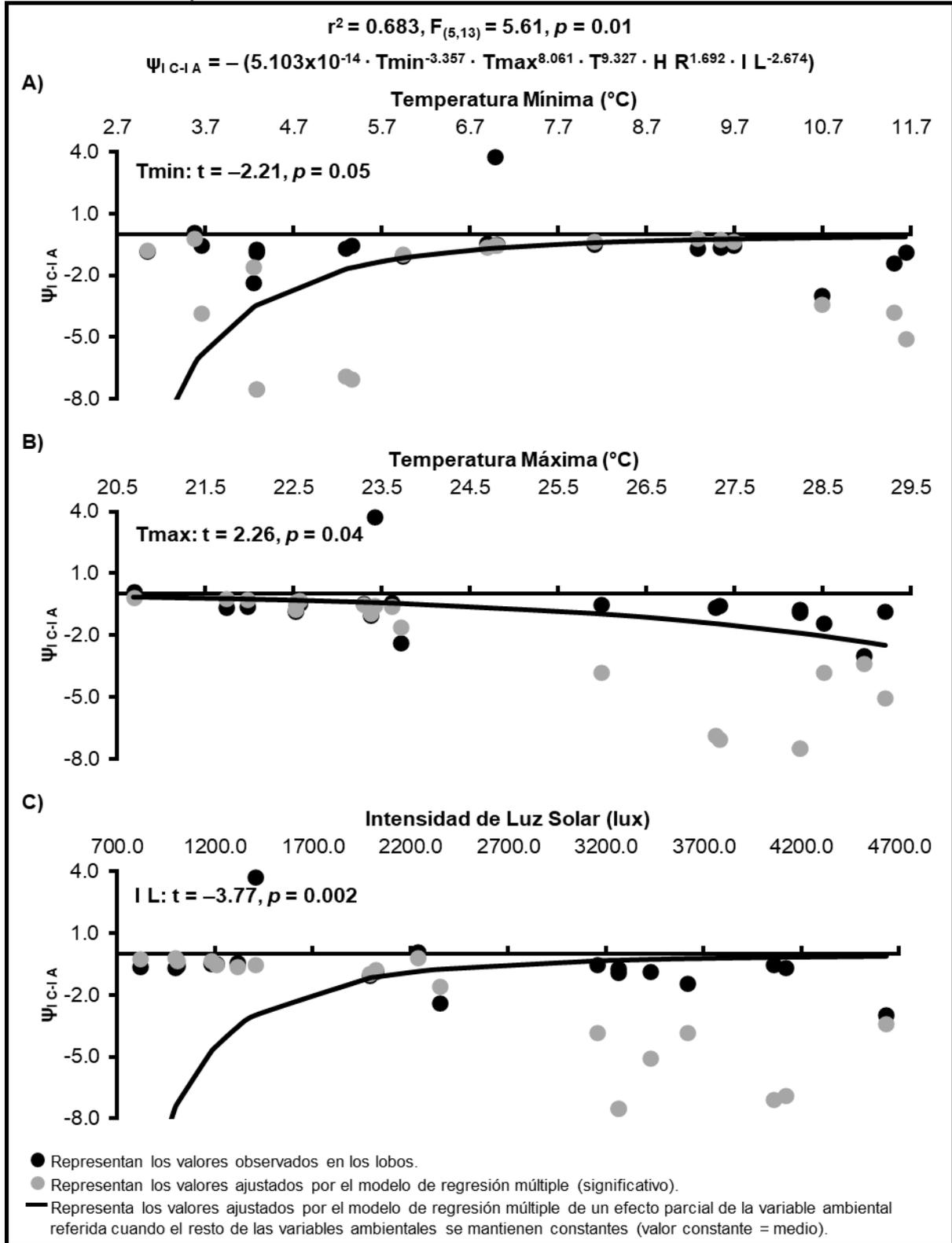
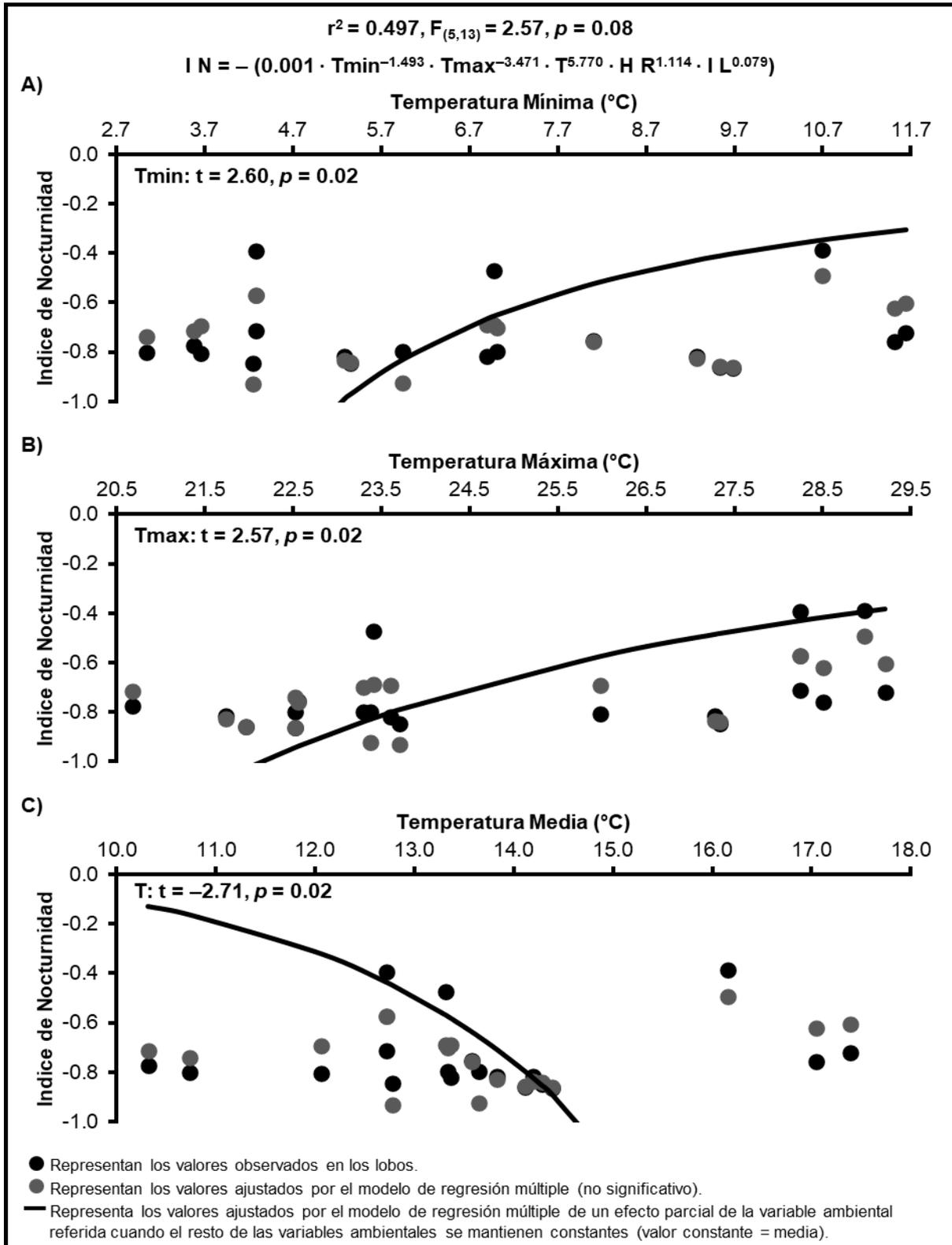


Figura 15. Efecto de la Temperatura Mínima, Máxima y Promedio del Día sobre el Índice de Nocturnidad de los Lobos Mexicanos.



Las variables ambientales en conjunto o parcialmente no presentaron un efecto estadístico significativo sobre las variables de cantidad de actividad diurna, nocturna y crepuscular de los Lobos Mexicanos (Cuadro 11). Por otra parte, para las variables de los porcentajes de actividad que representan el patrón de actividad de los individuos; solo se observó un efecto parcial potencial de la temperatura mínima y media del día sobre los porcentajes de actividad diurna y nocturna de los individuos (Cuadro 11). Se observó que un incremento de la temperatura mínima el porcentaje de actividad diurna en los individuos decrece, en tanto que el porcentaje de actividad nocturna de los individuos aumenta (Figura 16A y 17A); en contraste se observó que si incrementa la temperatura media del día el porcentaje de actividad diurna y nocturna de los Lobos Mexicanos aumenta y decrece respectivamente (Figura 16B y 17B).

**Cuadro 10. Resultados de los Análisis de Regresión Múltiple entre las Variables Ambientales y las Variables del Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

Variable Dependiente	Variable Independiente	Transformación	Análisis de Regresión					Prueba de Shapiro-Wilk		
			r <sup>2</sup>	F <sub>(5,13)</sub>	p	t <sub>(13)</sub>	p	W	p	
Actividad Diurna	Temperatura Mínima						-1.03	0.32	0.94	0.25
	Temperatura Máxima						0.76	0.46		
	Temperatura Media	Exponencial	0.185	0.59	0.71	0.66	0.52			
	Humedad Relativa						0.83	0.42		
	Intensidad de Luz Solar						-0.54	0.60		
Actividad Nocturna	Temperatura Mínima						-0.39	0.71	0.96	0.49
	Temperatura Máxima						1.36	0.20		
	Temperatura Media	Box Cox	0.246	0.85	0.54	-0.08	0.94			
	Humedad Relativa						0.35	0.73		
	Intensidad de Luz Solar						-0.68	0.51		
Actividad Crepuscular	Temperatura Mínima						-1.07	0.31	0.97	0.68
	Temperatura Máxima						1.14	0.27		
	Temperatura Media	Exponencial	0.272	0.97	0.47	0.60	0.56			
	Humedad Relativa						0.77	0.45		
	Intensidad de Luz Solar						-0.74	0.47		
% Actividad Diurna	<b>Temperatura Mínima</b>						<b>-2.29</b>	<b>0.04*</b>	0.92	0.14
	Temperatura Máxima						-1.54	0.15		
	<b>Temperatura Media</b>	<b>Potencial</b>	0.354	1.42	0.28	<b>2.32</b>	<b>0.04*</b>			
	Humedad Relativa						1.46	0.17		
	Intensidad de Luz Solar						0.17	0.87		
% Actividad Nocturna	<b>Temperatura Mínima</b>						<b>2.32</b>	<b>0.04*</b>	0.90	0.06
	Temperatura Máxima						1.55	0.14		
	<b>Temperatura Media</b>	<b>Potencial</b>	0.349	1.39	0.29	<b>-2.39</b>	<b>0.03*</b>			
	Humedad Relativa						-1.71	0.11		
	Intensidad de Luz Solar						-0.39	0.70		
% Actividad Crepuscular	Temperatura Mínima						-0.72	0.49	0.94	0.29
	Temperatura Máxima						0.94	0.36		
	Temperatura Media	Sin Transformación	0.209	0.69	0.64	0.39	0.70			
	Humedad Relativa						0.14	0.89		
	Intensidad de Luz Solar						-0.75	0.47		

**Nota:** \* y negritas - Indican y resaltan diferencias estadísticas significativas en el modelo parcial.

**Figura 16. Efecto de la Temperatura Mínima y Media del Día sobre el Porcentaje de Actividad Diurna de los Lobos Mexicanos.**

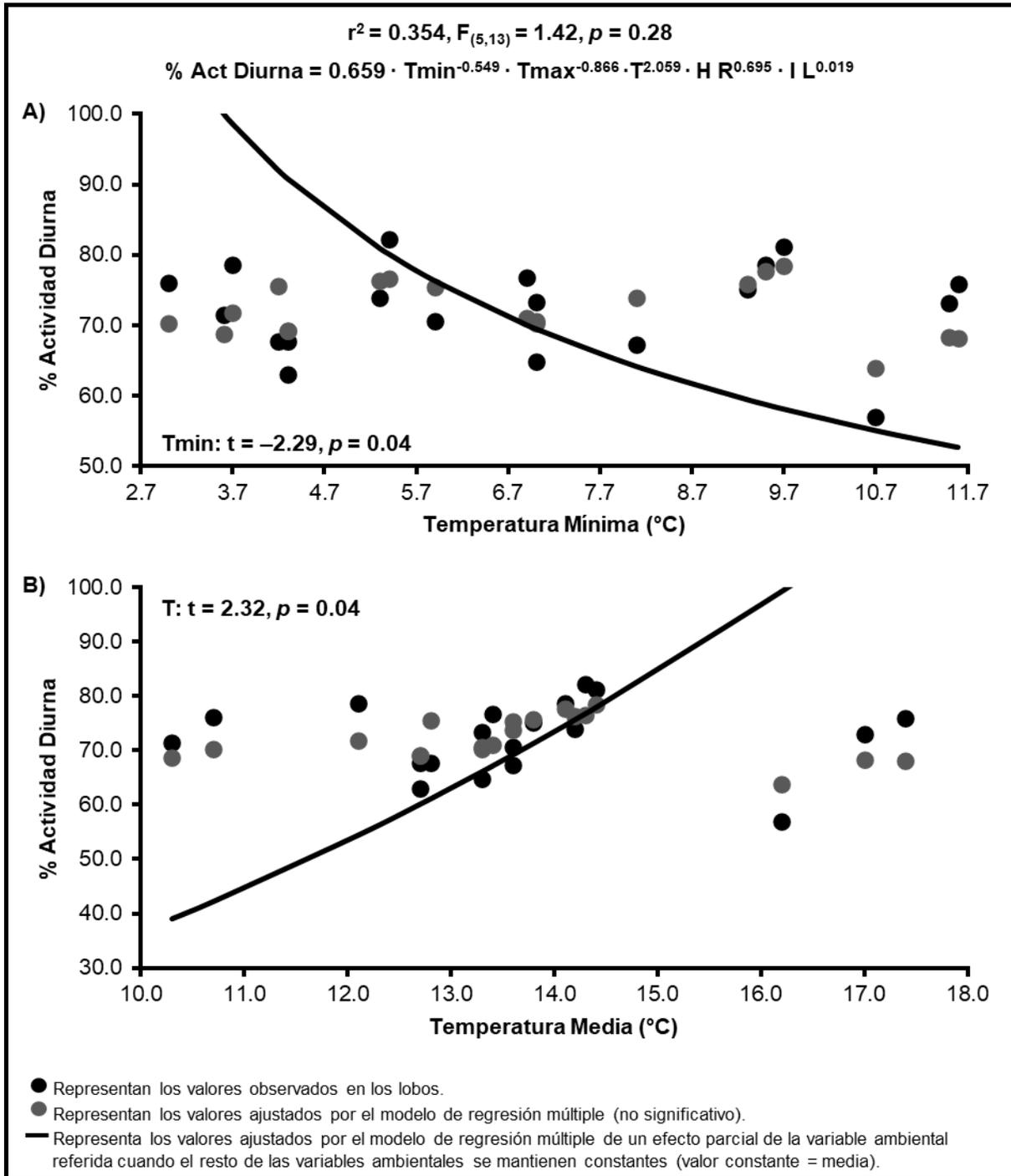
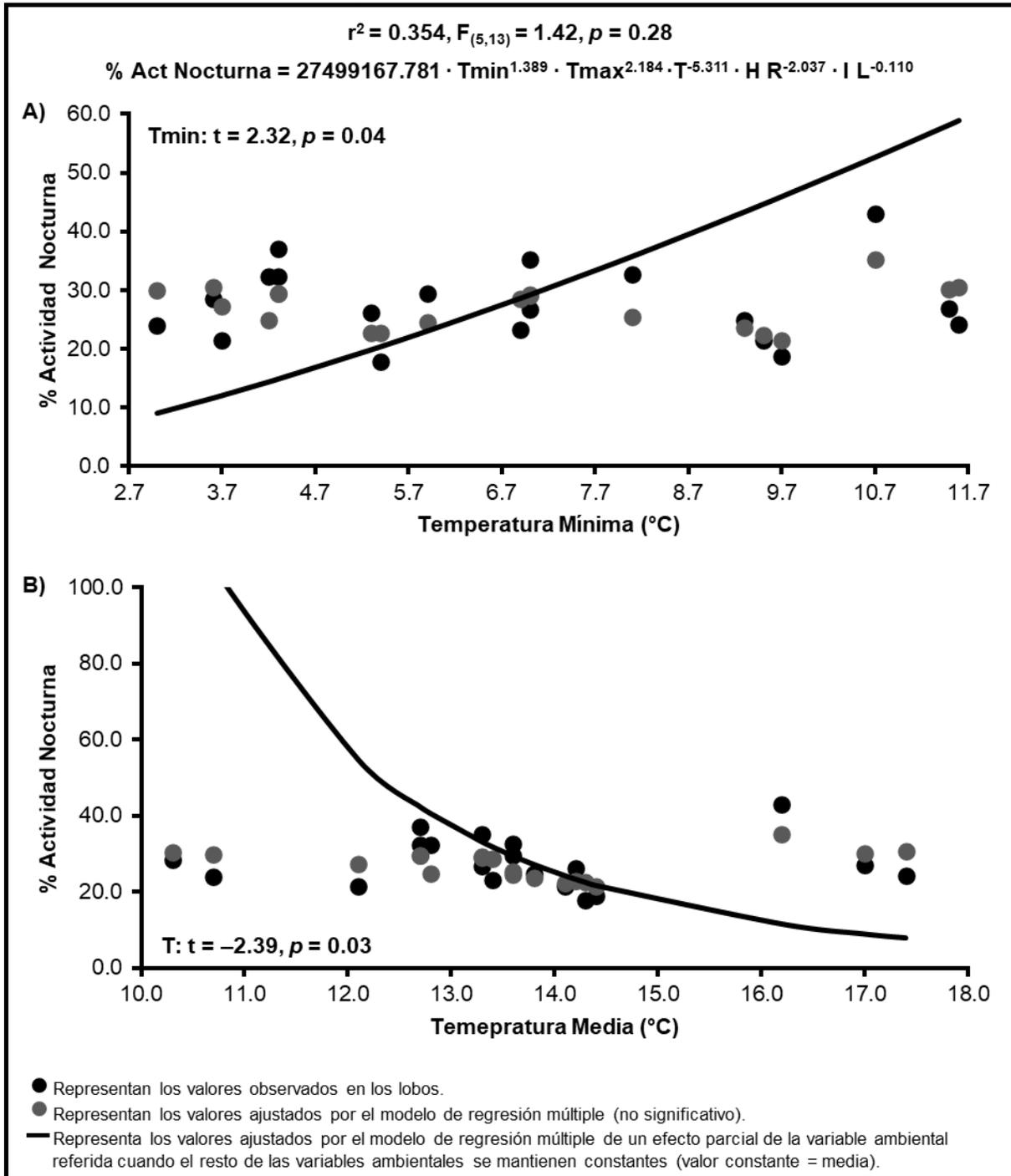


Figura 17. Efecto de la Temperatura Mínima y Media del Día sobre el Porcentaje de Actividad Nocturna de los Lobos Mexicanos.



## **Efecto de la Estacionalidad Climática sobre el Ritmo de Reposos-Actividad y el Patrón de Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio**

La media de días registrados para estimar los parámetros del ritmo de reposo-actividad y las variables del patrón de actividad motriz en los lobos fue: Invierno  $n = 15$  individuos,  $\bar{x} \pm D.E. = 81.00 \pm 51.82$  días de registro con un rango = 29-177 días de registro; Primavera  $n = 13$  individuos,  $\bar{x} \pm D.E. = 85.46 \pm 45.88$  días de registro con un rango = 29-178 días de registro; Verano  $n = 15$  individuos,  $\bar{x} \pm D.E. = 88.67 \pm 43.72$  días de registro con un rango = 41-186 días de registro y Otoño  $n = 12$  individuos,  $\bar{x} \pm D.E. = 115.08 \pm 51.06$  días de registro con un rango = 34-186 días de registro.

Ninguno de los parámetros y las variables del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos *C. l. baileyi* presentaron diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas (Cuadro 12). Sin embargo, se observó en el ritmo de actividad motriz de los individuos que en primavera la media del tiempo de actividad (Alpha) fue mayor y el tiempo de reposo (Rho), mientras que en verano la media del tiempo de actividad fue menor y la media del tiempo de reposo fue mayor en el ritmo de los individuos, con una diferencia entre ambas estaciones de 49 minutos se observaron tamaños de efecto moderado entre los valores de las medias en ambos tiempos del ritmo de los Lobos Mexicanos (Cuadro 12).

El inicio de actividad de los Lobos Mexicanos en promedio fue más temprano en primavera y más tarde en el otoño con una diferencia de una hora treinta ocho minutos y se observaron tamaños de efecto grande y moderado entre el inicio de actividad de los individuos durante el otoño con respecto al verano y primavera respectivamente (Cuadro 12). En tanto, el final de actividad de los Lobos Mexicanos en promedio fue más temprano en el verano y en el

otoño fue más tarde con una diferencia de una hora treinta cinco minutos y con tamaños de efecto moderado entre la estación de otoño y las estaciones de primavera y verano (Cuadro 12). Por otra parte, el pico principal de actividad en promedio se presentó más temprano en la primavera y más tarde en el verano con una diferencia de una hora con treinta y un minutos (Cuadro 12).

La media de la cantidad de actividad total diaria y del tiempo Alpha del ritmo de los Lobos Mexicanos fue mayor en el verano, mientras la media de la cantidad de actividad total diaria y del tiempo Alpha fue menor en el otoño; así mismo se observó un tamaño de efecto moderado entre la cantidad de actividad total diaria de las estaciones de verano y otoño, del mismo modo se observaron tamaños de efecto moderados entre la cantidad de actividad del tiempo Alpha del ritmo de los individuos de la estación climática de verano versus las estaciones climáticas de invierno y otoño (Cuadro 12). En contraste, la media de actividad de los individuos durante el tiempo Rho fue mayor en el invierno y menor en el otoño; con tamaños de efecto moderados entre la media de la cantidad de actividad del tiempo Rho en el invierno versus las medias de la cantidad de actividad del tiempo Rho de las estaciones de primavera y verano, en tanto que entre las estaciones de invierno y otoño se observó un tamaño de efecto grande (Cuadro 12). La media de la amplitud del ritmo de los Lobos Mexicanos fue mayor en verano y en otoño fue menor, se observaron tamaños de efecto moderado entre la amplitud del ritmo de los individuos en el verano y las amplitudes de los ritmos de los individuos en primavera y otoño (Cuadro 12).

La media del porcentaje de actividad durante el tiempo Alpha del ritmo de los individuos fue mayor en el verano y menor en invierno con una diferencia de 3.85%, de forma contraria el porcentaje de actividad durante el tiempo Rho del ritmo de los individuos fue mayor en invierno

y menor en el verano, observando un tamaño de efecto grande entre los porcentajes de actividad en ambas estaciones en los tiempos Alpha y Rho; también se observaron tamaños de efecto moderado en los porcentajes de actividad en ambos tiempos del ritmo de los individuos entre la estación de invierno con respecto a la primavera y otoño, así mismo, entre la estación de verano con respecto a la primavera y el otoño (Cuadro 12). La media del porcentaje de amplitud del pico principal de actividad de los Lobos Mexicanos fue mayor en invierno y menor en el verano con una diferencia del 0.12% y un tamaño de efecto moderado (Cuadro 12).

**Cuadro 11. Comparación entre Estaciones Climáticas de los Parámetros y las Variables del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

Parámetro o Variable	Prueba de Shapiro-Wilk		Prueba de ANOVA		Estación Climática	Estadística Descriptiva		Pares	Tamaño del Efecto <i>d</i>
	W	<i>p</i>	F <sub>(3,51)</sub>	<i>p</i>		Media	D. E.		
Alpha <sup>T</sup>	0.96	0.09	0.46	0.71	Invierno	14:38	1:53	Invierno vs Primavera	0.26
					Primavera	15:05	1:23	Invierno vs Verano	0.21
					Verano	14:16	0:56	<b>Primavera vs Verano</b>	<b>0.48</b>
					Otoño	14:40	2:15	Primavera vs Otoño	0.24
								Verano vs Otoño	0.23
Rho <sup>T</sup>	0.97	0.18	0.49	0.69	Invierno	9:22	1:53	Invierno vs Primavera	0.26
					Primavera	8:55	1:23	Invierno vs Verano	0.21
					Verano	9:44	0:56	<b>Primavera vs Verano</b>	<b>0.48</b>
					Otoño	9:20	2:15	Primavera vs Otoño	0.24
								Verano vs Otoño	0.23
Pico Principal de Actividad <sup>T</sup>	0.96	0.08	0.61	0.61	Invierno	10:32	5:07	Invierno vs Primavera	0.01
					Primavera	10:29	5:16	Invierno vs Verano	0.30
					Verano	12:00	4:31	Invierno vs Otoño	0.30
					Otoño	11:59	4:39	Primavera vs Verano	0.31
								Primavera vs Otoño	0.31
Actividad Total Diaria <sup>T</sup>	0.98	0.40	0.53	0.67	Invierno	6262.09	4185.99	Verano vs Otoño	0.002
					Primavera	6322.54	4683.92	Invierno vs Primavera	0.01
					Verano	7576.09	6614.99	Invierno vs Verano	0.26
					Otoño	5170.74	4083.73	Invierno vs Otoño	0.22
								<b>Primavera vs Verano</b>	<b>0.25</b>
Actividad en Alpha <sup>T</sup>	0.97	0.28	0.57	0.64	Invierno	5255.50	3359.87	Primavera vs Otoño	0.23
					Primavera	5542.99	4167.76	<b>Verano vs Otoño</b>	<b>0.48</b>
					Verano	6846.73	6329.66	Invierno vs Primavera	0.06
					Otoño	4588.74	3940.93	<b>Invierno vs Verano</b>	<b>0.34</b>
								Invierno vs Otoño	0.14
Actividad en Rho <sup>T</sup>	0.98	0.62	0.46	0.71	Invierno	1006.59	960.59	Primavera vs Verano	0.28
					Primavera	779.54	556.44	Primavera vs Otoño	0.21
					Verano	729.37	417.14	<b>Verano vs Otoño</b>	<b>0.49</b>
					Otoño	584.32	279.18	<b>Invierno vs Primavera</b>	<b>0.38</b>
								<b>Invierno vs Verano</b>	<b>0.46</b>
Amplitud <sup>T</sup>	0.97	0.13	0.69	0.56	Invierno	66.69	35.75	<b>Invierno vs Otoño</b>	<b>0.70</b>
					Primavera	60.32	41.74	Primavera vs Verano	0.08
					Verano	78.68	68.65	Primavera vs Otoño	0.32
					Otoño	53.25	34.14	Verano vs Otoño	0.24
								Invierno vs Primavera	0.13
% Actividad en Alpha	0.98	0.61	2.02	0.12	Invierno	84.70	4.74	Invierno vs Verano	0.25
					Primavera	86.76	4.37	Invierno vs Otoño	0.28
					Verano	88.55	3.36	<b>Primavera vs Verano</b>	<b>0.38</b>
					Otoño	86.46	4.36	Primavera vs Otoño	0.15
								<b>Verano vs Otoño</b>	<b>0.53</b>
% Actividad en Rho	0.98	0.59	2.03	0.12	Invierno	15.30	4.74	<b>Invierno vs Primavera</b>	<b>0.49</b>
					Primavera	13.24	4.37	<b>Invierno vs Verano</b>	<b>0.91</b>
					Verano	11.45	3.36	<b>Invierno vs Otoño</b>	<b>0.42</b>
					Otoño	13.55	4.33	<b>Primavera vs Verano</b>	<b>0.43</b>
								Primavera vs Otoño	0.07
% de la Amplitud <sup>T</sup>	0.97	0.13	0.31	0.82	Invierno	1.20	0.40	<b>Verano vs Otoño</b>	<b>0.50</b>
					Primavera	1.14	0.45	Invierno vs Primavera	0.19
					Verano	1.08	0.20	<b>Invierno vs Verano</b>	<b>0.36</b>
					Otoño	1.11	0.32	Invierno vs Otoño	0.26
								Primavera vs Verano	0.17

Variable	Prueba de Shapiro-Wilk		Prueba de Wilcoxon		Estación Climática	Estadística Descriptiva		Pares	Tamaño del Efecto <i>d</i>
	W	<i>p</i>	$\chi^2_{(3)}$	<i>p</i>		Media	D. E.		
Inicio de Actividad	0.82	< 0.0001	4.32	0.23	Invierno	6:20	2:14	Invierno vs Primavera	<b>0.47</b>
					Primavera	5:09	1:17	Invierno vs Verano	0.28
					Verano	5:37	0:58	Invierno vs Otoño	0.18
					Otoño	6:47	4:05	Primavera vs Verano	0.19
								<b>Primavera vs Otoño</b>	<b>0.65</b>
Final de Actividad	0.83	< 0.0001	0.90	0.82	Invierno	20:59	2:50	<b>Verano vs Otoño</b>	<b>0.46</b>
					Primavera	20:14	0:52	Invierno vs Primavera	0.22
					Verano	19:53	0:24	Invierno vs Verano	0.31
					Otoño	21:28	0:25	Invierno vs Otoño	0.14
								Primavera vs Verano	0.10

**Notas:** <sup>T</sup>Indica que la prueba estadística se realizó con datos transformados.  
 Negritas – resalta los pares con tamaños de efecto moderados y grandes.

Si bien en general los Lobos Mexicanos presentaron un patrón de actividad diurno, dos lobos, el macho 719 en la UMA Coatepec Harinas y la hembra 911 en el CIVS, presentaron amplia actividad durante todo el tiempo de oscuridad del día y extendiéndose hacia gran parte del tiempo de luz del día durante las estaciones de invierno y otoño respectivamente. Por tal motivo las relaciones de fase se redefinieron:

— Relación de fase de actividad ( $\Psi_{Act}$ ):

Individuos diurnos = Tiempo de luz del día — Tiempo de actividad (Alpha) del ritmo de los individuos.

Individuos nocturnos = Tiempo de oscuridad del día — Tiempo de actividad (Alpha) del ritmo de los individuos.

— Relación de fase de reposo ( $\Psi_{Rep}$ ):

Individuos diurnos = Tiempo de oscuridad del día — Tiempo de reposo (Rho) del ritmo de los individuos.

Individuos nocturnos = Tiempo de luz del día — Tiempo de reposo (Rho) del ritmo de los individuos.

— Relación de fase de inicio ( $\Psi_{Ini}$ ):

Individuos diurnos = Salida del sol — Hora de inicio de actividad en los individuos.

Individuos nocturnos = Puesta del sol — Hora de inicio de actividad en los individuos.

— Relación de fase del final ( $\Psi_{Fin}$ ):

Individuos diurnos = Puesta del sol — Hora del fin de actividad en los individuos.

Individuos nocturnos = Salida del sol — Hora del fin de actividad en los individuos.

— Relación de fase de inicio prima ( $\Psi_{\text{Ini}}$ ):

Individuos diurnos = Inicio del crepúsculo astronómico — Hora de inicio de actividad en los individuos.

Individuos nocturnos = Final del crepúsculo astronómico — Hora de inicio de actividad en los individuos.

— Relación de fase del final prima ( $\Psi_{\text{Fin}}$ ):

Individuos diurnos = Final del crepúsculo astronómico — Hora del fin de actividad en los individuos.

Individuos nocturnos = Inicio del crepúsculo astronómico — Hora del fin de actividad en los individuos.

Se observaron entre las estaciones climáticas diferencias estadísticas significativas en las relaciones de fase de actividad ( $\Psi_{\text{Act}}$ ) y reposo ( $\Psi_{\text{Rep}}$ ) de los Lobos Mexicanos, la media de las relaciones de fase fue menor en verano mientras que en invierno y otoño fue mayor, presentando diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas y tamaños de efecto moderados y grandes entre las relaciones de fase de los individuos de la estación de primavera con respecto a las de invierno, verano y otoño respectivamente (Cuadro 13 y Figura 18A y 18B).

Los valores de las relaciones de fase de inicio ( $\Psi_{\text{Ini}}$ ) de los Lobos Mexicanos mostraron diferencias estadísticas significativas, siendo los valores menores y negativos en verano, y mayores y positivos en invierno; se observaron tamaños de efecto moderado entre las relaciones

de fase de primavera con respecto a invierno y verano, también se observaron tamaños de efecto grande entre las relaciones de fase de invierno con respecto a verano y otoño (Cuadro 13 y Figura 18C).

Las relaciones de fase del final ( $\Psi_{Fin}$ ), de inicio prima ( $\Psi_{Ini'}$ ) y del final prima ( $\Psi_{Fin'}$ ) no mostraron diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas. Sin embargo, las relaciones de fase del final ( $\Psi_{Fin}$ ) de los Lobos Mexicanos mostraron tamaños de efecto moderado entre la estación de invierno con respecto a las estaciones de verano y otoño; y tamaños de efecto grande fueron observados en las relaciones de fase de los individuos entre la estación de otoño con respecto a las estaciones de primavera y verano (Cuadro 13).

En cuanto a la relación de fase de inicio prima ( $\Psi_{Ini'}$ ) se observaron tamaños de efecto moderado entre la estación climática de primavera versus las estaciones de invierno y verano, también se observaron tamaños de efecto grande entre la estación invernal versus el verano y otoño (Cuadro 13). Por último, la relación de fase del final prima ( $\Psi_{Fin'}$ ) mostró tamaños de efecto moderado entre la estación de invierno y las estaciones de verano y otoño, así como también se observaron tamaños de efecto grande entre la estación de otoño y las estaciones de primavera y verano (Cuadro 13).

Las variables del patrón de actividad de los Lobos Mexicanos como las cantidades de actividad diurna, nocturna y crepuscular no mostraron diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas. La actividad diurna de los individuos mostró tamaños de efecto moderado entre la estación de verano con respecto a las estaciones de invierno y primavera, también se observó un tamaño de efecto grande entre la actividad diurna del verano y del otoño (Cuadro 13). En la cantidad de actividad nocturna exhibida por los individuos se observaron tamaños de efecto moderado entre la estación invernal con el resto de las estaciones climáticas

(Cuadro 13). En cuanto a la actividad crepuscular exhibida por los individuos se observaron tamaños de efecto moderado entre la estación de otoño versus las estaciones de invierno y verano (Cuadro 13).

En contraste, el porcentaje de actividad diurna en los Lobos Mexicanos estudiados mostró diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas, la media del porcentaje de actividad diurna fue significativamente menor en los individuos durante el invierno con respecto a primavera y verano, observándose en verano un porcentaje significativamente mayor de actividad diurna en contraste con el otoño. El tamaño de efecto fue moderado entre los porcentajes de actividad diurna de los individuos en invierno y otoño; en tanto que, entre el porcentaje de actividad diurna primaveral y los porcentajes de actividad diurna de los individuos en verano y otoño se observaron tamaños de efecto grande (Cuadro 13 y Figura 18D).

En forma opuesta, el porcentaje de actividad nocturna de los Lobos Mexicanos presentó diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas. El porcentaje de la actividad nocturna en los individuos fue significativamente menor con relación a las estaciones de otoño e invierno. Y se observó un tamaño de efecto moderado entre los porcentajes de actividad nocturna de las estaciones de invierno y otoño; así mismo, se observaron tamaños de efecto grande entre el porcentaje de actividad nocturna primaveral versus el resto de las estaciones (Cuadro 13 y Figura 18E).

Por otra parte, el porcentaje de la actividad crepuscular de los Lobos Mexicanos no mostró diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas; se observaron tamaños de efecto moderado entre la actividad crepuscular de la estación de invierno y la actividad crepuscular de las estaciones de primavera y otoño, en tanto que entre los porcentajes

de actividad crepuscular de las estaciones de invierno y verano se observó un tamaño de efecto grande (Cuadro 13).

En cuanto al índice de nocturnidad se observaron diferencias estadísticas significativas en los valores entre las estaciones climáticas. Durante las estaciones invernales los Lobos Mexicanos adoptaron valores significativamente menos diurnos que en verano y primavera; también se observaron diferencias estadísticas significativas entre los valores del índice de nocturnidad de los individuos en verano y otoño. El análisis complementario mostró tamaños de efecto moderado entre los índices de nocturnidad del invierno y otoño en los individuos; y entre las estaciones de primavera y otoño se observó un tamaño de efecto grande en los índices de nocturnidad de los individuos (Cuadro 13 y Figura 18F).

**Cuadro 12. Comparación entre Estaciones Climáticas de las Relaciones de Fase, las Variables del Patrón de Actividad e Índice de Nocturnidad del Lobo Mexicano en Semicautiverio.**

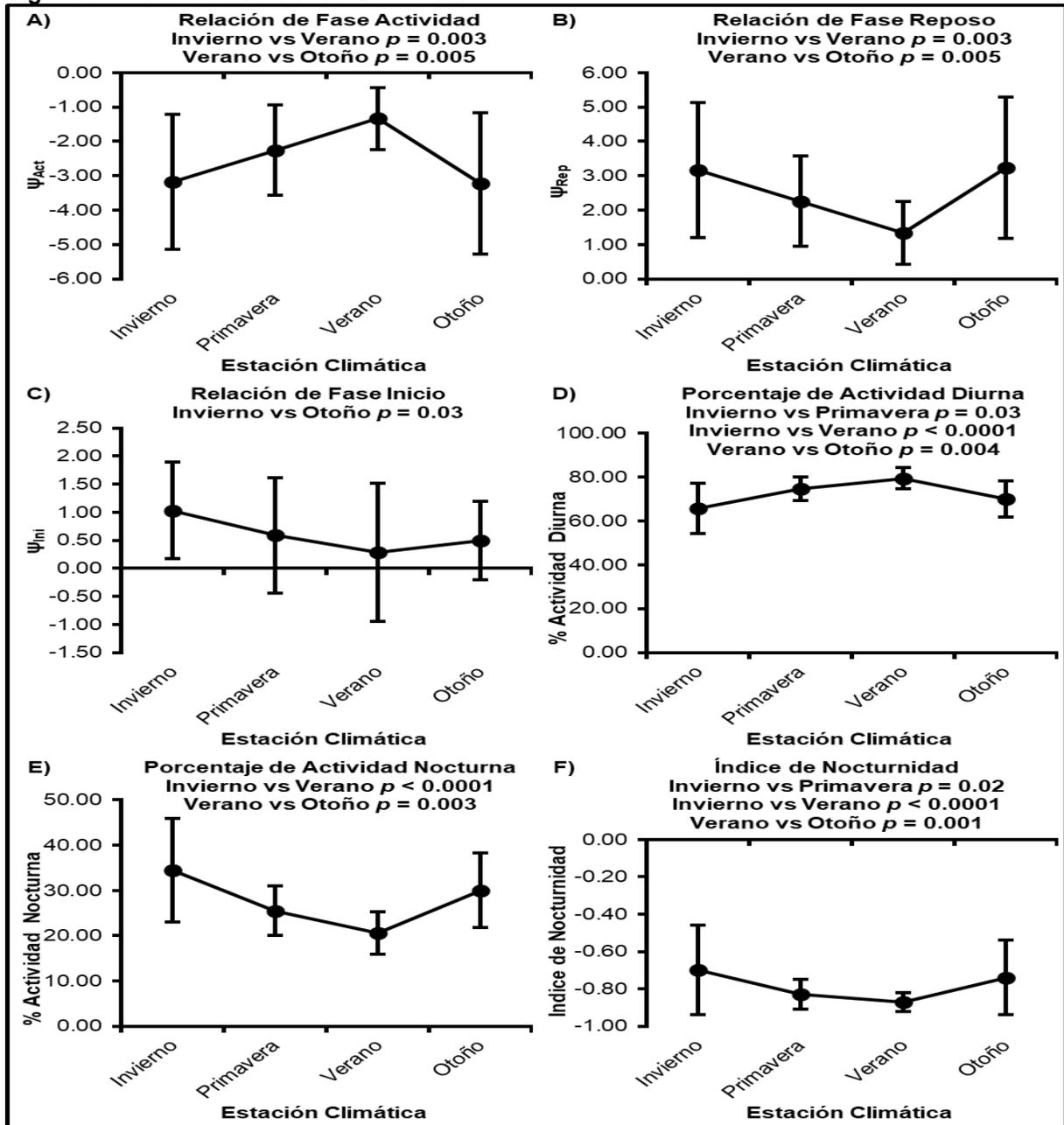
Variable	Prueba de Shapiro-Wilk		Prueba de ANOVA		Estación Climática	Estadística Descriptiva		Prueba Post-Hoc de Tukey			Tamaño del Efecto		
	W	p	F <sub>(3,51)</sub>	p		Media	D. E.	Pares	p	d			
$\Psi_{Act}^T$	0.97	0.18	5.84	0.002*	Invierno	-3:10	1:58	Invierno vs Primavera	0.58	0.55	<b>Invierno vs Verano</b>	0.003*	1.11
					Primavera	-2:16	1:19	Invierno vs Otoño	1.00	0.04	Primavera vs Verano	0.15	0.56
					Verano	-1:20	0:55	Primavera vs Otoño	0.68	0.59	<b>Verano vs Otoño</b>	0.005*	1.15
					Otoño	-3:14	2:03	Invierno vs Primavera	0.58	0.55	<b>Invierno vs Verano</b>	0.003*	1.11
								Invierno vs Otoño	1.00	0.04	Primavera vs Verano	0.15	0.56
$\Psi_{Rep}^T$	0.97	0.18	5.84	0.002*	Invierno	3:10	1:58	Invierno vs Primavera	0.58	0.55	<b>Invierno vs Verano</b>	0.003*	1.11
					Primavera	2:16	1:19	Invierno vs Otoño	1.00	0.04	Primavera vs Verano	0.15	0.56
					Verano	1:20	0:55	Primavera vs Otoño	0.68	0.59	<b>Verano vs Otoño</b>	0.005*	1.15
					Otoño	3:14	2:03	Invierno vs Primavera	0.58	0.55	<b>Invierno vs Verano</b>	0.003*	1.11
								Invierno vs Otoño	1.00	0.04	Primavera vs Verano	0.15	0.56
$\Psi_{Fin}^T$	0.98	0.31	1.55	0.21	Invierno	-2:13	1:50	Invierno vs Primavera	—	0.22	Invierno vs Verano	—	0.45
					Primavera	-1:49	0:51	Invierno vs Otoño	—	0.49	Primavera vs Verano	—	0.23
					Verano	-1:23	0:25	Primavera vs Otoño	—	0.71	Verano vs Otoño	—	0.94
					Otoño	-3:09	2:59	Invierno vs Primavera	—	0.52	Invierno vs Verano	—	0.89
								Invierno vs Otoño	—	0.63	Primavera vs Verano	—	0.37
$\Psi_{Ini}^T$	0.98	0.66	2.36	0.08	Invierno	-0:08	2:08	Invierno vs Primavera	—	0.11	Invierno vs Verano	—	0.27
					Primavera	-0:52	1:16	Invierno vs Otoño	—	0.31	Primavera vs Verano	—	0.27
					Verano	-1:23	0:57	Primavera vs Otoño	—	0.37	Verano vs Otoño	—	0.27
					Otoño	-1:01	0:50	Invierno vs Primavera	—	0.31	Invierno vs Verano	—	0.52
								Invierno vs Otoño	—	0.44	Primavera vs Verano	—	0.21
$\Psi_{Fin}^T$	0.96	0.06	0.19	0.90	Invierno	-1:08	1:34	Invierno vs Primavera	—	0.21	Primavera vs Verano	—	0.75
					Primavera	-0:30	0:50	Invierno vs Otoño	—	0.97	Verano vs Otoño	—	0.15
					Verano	-0:04	0:25	Primavera vs Verano	—	0.49	Invierno vs Verano	—	0.49
					Otoño	-2:03	3:32	Primavera vs Otoño	—	0.17	Invierno vs Otoño	—	0.33
								Verano vs Otoño	—	0.32	Verano vs Otoño	—	0.65
Actividad Diurna <sup>T</sup>	0.99	0.80	0.98	0.41	Invierno	4226.43	2895.31	Invierno vs Primavera	—	0.43	Invierno vs Verano	—	0.50
					Primavera	4842.75	3699.33	Invierno vs Otoño	—	0.33	Primavera vs Verano	—	0.10
					Verano	6190.74	5933.08	Primavera vs Otoño	—	0.18	Verano vs Otoño	—	0.18
					Otoño	3557.56	2582.39	Invierno vs Primavera	—	0.06	Invierno vs Verano	—	0.41
								Invierno vs Otoño	—	0.23	Primavera vs Verano	—	0.35
Actividad Nocturna <sup>T</sup>	0.96	0.09	0.62	0.60	Invierno	2035.66	1402.83	Invierno vs Primavera	—	0.35	Invierno vs Verano	—	0.18
					Primavera	1484.38	1079.68	Invierno vs Otoño	—	0.18	Primavera vs Verano	—	0.18
					Verano	1385.65	868.14	Primavera vs Otoño	—	0.06	Verano vs Otoño	—	0.18
					Otoño	1613.17	1636.86	Invierno vs Primavera	—	0.06	Invierno vs Verano	—	0.41
								Invierno vs Otoño	—	0.23	Primavera vs Verano	—	0.35
Actividad Crepuscular <sup>T</sup>	0.98	0.38	0.50	0.68	Invierno	787.14	516.55	Invierno vs Primavera	—	0.18	Invierno vs Verano	—	0.06
					Primavera	694.04	566.68	Invierno vs Otoño	—	0.41	Primavera vs Verano	—	0.12
					Verano	755.91	575.66	Primavera vs Otoño	—	0.23	Verano vs Otoño	—	0.35
					Otoño	569.16	470.90	Invierno vs Primavera	—	0.03*	Invierno vs Verano	—	1.13
								Invierno vs Otoño	—	0.50	Invierno vs Verano	—	1.73
% Actividad Diurna <sup>T</sup>	0.96	0.11	9.04	< 0.0001*	Invierno	65.59	11.42	Invierno vs Primavera	0.06	1.12	Invierno vs Verano	< 0.0001*	1.72
					Primavera	74.60	5.47	Invierno vs Otoño	0.57	0.55	Primavera vs Verano	0.30	0.60
					Verano	79.37	4.70	Primavera vs Otoño	0.43	0.57	<b>Verano vs Otoño</b>	0.004*	1.17
					Otoño	70.01	8.25	Invierno vs Primavera	0.06	1.12	Invierno vs Verano	< 0.0001*	1.72
								Invierno vs Otoño	0.57	0.55	Primavera vs Verano	0.20	0.60
% Actividad Nocturna <sup>T</sup>	0.97	0.28	9.06	< 0.0001*	Invierno	34.42	11.42	Invierno vs Primavera	0.06	1.12	Invierno vs Verano	< 0.0001*	1.72
					Primavera	25.46	5.48	Invierno vs Otoño	0.57	0.55	Primavera vs Verano	0.20	0.60
					Verano	20.64	4.69	Primavera vs Otoño	0.50	0.57	<b>Verano vs Otoño</b>	0.0028*	1.17
					Otoño	29.99	8.25	Invierno vs Primavera	—	0.50	Invierno vs Verano	—	0.71
								Invierno vs Otoño	—	0.52	Primavera vs Verano	—	0.21
% Actividad Crepuscular <sup>T</sup>	0.96	0.09	1.32	0.28	Invierno	12.56	3.40	Invierno vs Primavera	—	0.02	Invierno vs Verano	< 0.0001*	1.28
					Primavera	11.11	2.31	Invierno vs Otoño	—	0.42	Invierno vs Verano	< 0.0001*	1.28
					Verano	10.49	2.43	Primavera vs Verano	0.08	0.26	Primavera vs Verano	0.22	0.60
					Otoño	11.05	3.18	Primavera vs Otoño	—	0.02	<b>Verano vs Otoño</b>	0.001*	0.86
								Verano vs Otoño	—	0.19			

Notas: <sup>T</sup>Indica que la prueba estadística se realizó con datos transformados.

\*Indica diferencias estadísticas significativas en el modelo y/o en las pruebas Post-Hoc.

Negritas – resalta las variables y los pares que mostraron diferencias estadísticas significativas y valores de pares con tamaños de efecto grandes.

**Figura 18. Comparación de las Relaciones de Fase, las Variables del Patrón de Actividad e Índice de Nocturnidad del Lobo Mexicano en Semicautiverio que Mostraron Diferencias Estadísticas Significativas entre Estaciones Climáticas.**



**Notas:** A), B), D) y E) Los puntos representa la media y las líneas de error  $\pm 1$  desviación estándar (Pruebas de ANOVA). C) y F) Los puntos representan la mediana y las líneas de error el rango intercuartil (Prueba de Wilcoxon).

Relación de fase de actividad ( $\Psi_{Act}$ ):

Individuos diurnos = Tiempo de luz del día — Tiempo de actividad del ritmo.

Individuos nocturnos = Tiempo de oscuridad del día — Tiempo de actividad del ritmo.

Relación de fase de reposo ( $\Psi_{Rep}$ ):

Individuos diurnos = Tiempo de oscuridad del día — Tiempo de reposo el ritmo.

Individuos nocturnos = Tiempo de luz del día — Tiempo de reposo del ritmo.

Relación de fase de inicio ( $\Psi_{Ini}$ ):

Individuos diurnos = Salida del sol — Hora de inicio de actividad.

Individuos nocturnos = Puesta del sol — Hora de inicio de actividad.

## DISCUSIÓN

Un análisis cronobiológico de los patrones de actividad del lobo gris *C. lupus* hasta la fecha no se había llevado a cabo y, en consecuencia, no se cuenta con una caracterización de su ritmo de reposo-actividad; en un contexto causal el patrón de actividad observado en los lobos es una respuesta entre otros a los cambios en el tiempo de luz del día del ciclo natural de luz-oscuridad que se sincroniza con su ritmo endógeno mediante los reajustes de fase. El presente estudio evaluó el ritmo de reposo-actividad del Lobo Mexicano *C. l. baileyi* en condiciones de semicautiverio. Los estudios en dichas condiciones son puntos de referencia para complementar y comparar los hallazgos en vida libre y condiciones de laboratorio (Kavanau y Ramos, 1975).

Un aspecto importante sobre los patrones de conducta de los animales es si son adaptativos para el individuo y para su especie, la mayoría como los relacionados con la alimentación, reproducción, escape de depredadores y los ritmos biológicos entre otros, presentan un gran valor adaptativo debido a que ayudan al individuo a sobrevivir y perpetuar la especie. En este sentido la investigación debe encaminar estudios hacia la búsqueda de los factores ambientales en los que las especies responden con las adaptaciones conductuales. Una característica es que los factores ambientales que determinan la conducta pueden variar mucho y los animales podrían modificar su comportamiento en nuevas condiciones ambientales (Sanpedro Marín, 2016); en estos casos la experimentación en condiciones de semicautiverio que permite controlar factores de presión sobre los individuos puede ser relevante para determinar las funciones adaptativas de los ritmos biológicos.

Por otra parte, la participación de la genética, la demografía, la ecología e incluso la etología en los programas de conservación y manejo de la fauna silvestre es conocido; pero la

participación de la cronobiología en estas actividades es desconocida. La evaluación de las capacidades de adaptación a las condiciones medio ambientales, con el fin de seleccionar o preparar a los lobos para la vida en libertad es importante y se puede llevar a cabo mediante el estudio de los ritmos biológicos como indicadores de las capacidades de respuesta a las variaciones ambientales.

Se determinó que el periodo del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos en promedio fue cercano a las 24 h ( $24:01 \pm 0:04$ ), similar al reportado para el perro domestico *C. l. familiaris* en condiciones de luz-oscuridad en alojamiento interior utilizando la técnica de actimetría (Siwak et al., 2003), pero contrasta con la periodicidad cercana a 18 h en el lobo gris en cautiverio exterior utilizando la técnica de radio telemetría (Kreeger et al., 1996). La diferencia observada entre las periodicidades de los ritmos en los estudios es posible que sean resultado de los procedimientos y cierta limitación atribuida a las técnicas de radio telemetría (Kreeger et al., 1996; Merrill y Mech, 2003) para su uso en estudios cronobiológicos.

Los datos observados sobre la media del tiempo de actividad (Alpha) ( $14:35 \pm 1:18$ ;  $60.78 \pm 5.39$  % del tiempo del día) y del tiempo de reposo (Rho) ( $9:25 \pm 1:18$ ;  $39.22 \pm 5.39$  % del tiempo del día) del ritmo de los Lobos Mexicanos estudiados en semicautiverio en latitudes ubicadas en México con la técnica de actimetría contrastan los datos reportados con el uso de técnicas de radio telemetría en condiciones de libertad; por ejemplo, la media de 12:20 de tiempo activo de los lobos silvestres en Italia (Ciucci et al., 1997), las 10.8 h ( $10:48$ ; 32 %) de tiempo activo durante el día en Polonia (Theuerkauf et al., 2003) o las aproximadas 6 h (25 %) por día de actividad en España (Vilà et al., 1995), así como el lapso de tiempo de mayor actividad de 12:00 reportado en Minnesota EUA (Merrill y Mech, 2003). Así mismo, los presupuestos de actividad observados en los Lobos Mexicanos estudiados contrastan drásticamente con los

reportados para híbridos del género *Canis* en condiciones de exposición al ciclo natural de luz-oscuridad, 80 % del tiempo total dedicado al reposo y 20 % a la actividad (Roper y Ryon, 1977); y los de lobos grises en libertad en Polonia, donde se reporta 45 % de tiempo activo determinado por las ubicaciones de radio (Eggermann et al., 2009) o con los presupuestos invernales de 65 % de reposo (incluido dormir) y 35 % de actividad en Minnesota EUA (Mech, 1992). Sin embargo, los porcentajes de actividad pueden variar entre los individuos, por ejemplo, de 8.0 a 57.4% de tiempo activo (Vilà et al., 1995) o entre las estaciones, las observaciones de actividad pueden variar en los individuos de 14.5 %-61.3 % en el pre-destete a el 24.7 %-63.4% en el post-destete (Ballard et al., 1991). Las características de los presupuestos de actividad entre otras cosas dependen de las condiciones del entorno y los resultados en los diferentes estudios no son comparables si se han utilizados diferentes métodos y técnicas para su estimación, sin embargo, los resultados reportados en otros estudios sobre los presupuestos de actividad aportan un punto referencial para el presente estudio ya que no existen antecedentes de estudios cronobiológicos sobre la especie.

La duración, la cantidad y los porcentajes de actividad de los tiempos Alpha y Rho del ritmo de los individuos estudiados no presentaron diferencias estadísticas significativas entre las localidades. Pero se observaron tamaños de efecto moderados y grandes en las duraciones y la actividad de los tiempos Alpha y Rho del ritmo de los individuos entre localidades. Los hallazgos son consistentes con los reportados por Kreeger et al. (1996) donde concluyen que el tamaño del recinto parece no tener efecto sobre la actividad del lobo. Sin embargo, en un estudio conductual del Lobo Mexicano alojado en diferentes condiciones de exhibición y tamaño del recinto muestra diferencias estadísticas significativas entre la actividad relativa de los individuos del mismo sexo en cada uno de los tres períodos del día (Bernal y Packard, 1997).

El inicio de actividad en los Lobos Mexicanos se presentó en promedio a las 5:31 y el final de actividad a las 20:07. Los lobos silvestres siendo nocturnos inician actividad a las 18:25 y cesan actividad a las 6:45 (Ciucci et al., 1997). Los hallazgos reportados en el presente estudio sugieren que la actividad diurna en condiciones de semicautiverio en los lobos es resultado de factores antropogénicos, como lo es el tiempo y frecuencia de alimentación. El inicio y final de actividad de los Lobos Mexicanos en semicautiverio presentaron diferencias estadísticas significativas y tamaños de efecto moderados y grandes entre las localidades; debido a que los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad no mostraron amplias diferencias entre las localidades de estudio, las diferencias probablemente se pueden deber entre otras causas a la composición de los grupos. En la UMA Coatepec Harinas el grupo estaba conformado por individuos machos seniles, en tanto que en el CIVS San Cayetano y la RB La Michilía los grupos eran familiares. Roper y Ryon (1977) mencionan en grupos cautivos de híbridos de lobo rojo *C. rufus* y coyote *C. latrans* diferencias en las horas de inicio y final de actividad asociadas a la conformación de los de los grupos, si eran grupos conformados por individuos de un solo sexo o de ambos sexos tras un proceso de separación y reunión; evidenciando una sincronización mutua del ritmo de reposo-actividad de los individuos generada por un zeitgeber social. Perros seniles alojados en interior presentan inicio de actividad tardío después del encendido de luces en comparación con los perros jóvenes (Siwak et al., 2003). Los Lobos Mexicanos en la UMA Coatepec Harinas iniciaron actividad después de la salida del sol, mientras que en las otras dos localidades el inicio de actividad se presentó antes de la salida del sol; el final de actividad en las tres localidades se presentó después de la puesta del sol.

El pico principal de actividad del Lobo Mexicano se presentó prácticamente al medio día contrastando con el patrón bimodal de actividad con picos crepusculares reportado por la

literatura en condiciones de cautiverio exterior en híbridos del género *Canis* (Roper y Ryon, 1977) o con el pico principal de actividad al amanecer o al anochecer en lobos silvestres (Kolenosky y Johnston, 1967; Vilà et al., 1995; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003; Chavez y Gese, 2006; Eggermann et al., 2009). Si bien el pico principal de actividad se presenta durante el tiempo de luz del día en los individuos estudiados contrasta el momento en el que se presenta en las localidades; el pico de actividad de los individuos en el CIVS San Cayetano se presentó después de la salida del sol en tanto que el pico de actividad de los individuos ubicados en la UMA Coatepec Harinas y la RB La Michilía se presentó después del mediodía. Incluso la variación entre los individuos del pico principal de actividad fue muy amplia a lo largo del tiempo de luz del día. Por otra parte, en general no se observaron patrones de actividad bimodal consistentes en los individuos estudiados, más bien se observaron patrones de actividad con varios picos de actividad dispersos a lo largo del tiempo Alpha del ritmo.

El análisis de los datos muestra cerca del 73 % de actividad diurna y el 27 % de actividad nocturna (de la cual cerca del 11 % representa la actividad crepuscular) y con un índice de nocturnidad de -0.77 que indica que el Lobo Mexicano en semicautiverio sin exhibición al público presenta principalmente un comportamiento de actividad diurno extendiendo su actividad al tiempo crepuscular; estos resultados no coinciden con los estudios realizados en vida libre en otras subespecies de lobo gris, los cuales reportan que son principalmente nocturnos (Ciucci et al., 1997; Kusak et al., 2005) y con picos de actividad crepusculares (Vilà et al., 1995; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003; Chavez y Gese, 2006; Eggermann et al., 2009). Sin embargo, los patrones de actividad diurnos son conocidos en los lobos de vida libre (Fancy y Ballard, 1995; Vilà et al., 1995; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003; Eggermann et al., 2009) y en otros cánidos en cautiverio (Kavanau y Ramos, 1975; Roper y

Ryon, 1977; Siwak et al., 2003). Por otra parte, si bien no se presentan picos de actividad crepuscular en los Lobos Mexicanos, si se observó una considerable actividad crepuscular; la literatura sugiere que la alta actividad crepuscular es debido a que estos son los mejores momentos para cazar, ya que la temperatura es moderada y se superponen los períodos de actividad de muchas especies, así como, las ventajas de utilizar el mayor tiempo disponible adecuadamente; ya que la refracción atmosférica acorta la noche y las noches más cortas ocurren durante la temporada en que la comida es más abundante (Kavanau y Ramos, 1975), en lobos silvestres se ha reportado que cazan principalmente durante los crepúsculos (Theuerkauf et al., 2003; Chavez y Gese, 2006; Eggermann et al., 2009) y la actividad de caza y disponibilidad de presas pueden modificar los patrones de actividad (Jędrzejewski et al., 2001; Theuerkauf et al., 2003); la falta de caza en los individuos estudiados puede explicar la ausencia de los picos crepusculares y como consecuencia la baja actividad nocturna mostrada indica que este período se dedica al reposo.

Las cantidades y los porcentajes de actividad de los Lobos Mexicanos en los diferentes tiempos del día y los valores de los índices de nocturnidad no mostraron diferencias estadísticas significativas y se observaron tamaños de efecto moderados y grandes entre las localidades. Los niveles de actividad relativa de los machos y hembras reproductores de dos grupos de Lobos Mexicanos alojados en diferentes condiciones de exhibición difirieron significativamente en los tiempos del día (Bernal y Packard, 1997).

El tiempo Alpha del ritmo de los Lobos Mexicanos presentó mayor duración que el tiempo de luz del día y de forma inversa el tiempo Rho del ritmo presentó menor duración que el tiempo de oscuridad del día. Sin embargo, ninguno de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad presentó un efecto o asociación con los parámetros del ritmo de reposo-actividad o

las variables de cantidad de actividad del ritmo. Así mismo, ninguno de los parámetros y las variables del ritmo de reposo-actividad de los Lobos Mexicanos presentaron diferencias estadísticas significativas entre las estaciones climáticas. Sin embargo, se observaron tamaños de efecto moderado y grande entre las duraciones, la cantidad y los porcentajes de actividad de los tiempos Alpha y Rho; así como en el inicio y final de actividad. La actividad total diaria de los Lobos Mexicanos fue mayor en el verano y menor en el otoño con un tamaño de efecto moderado entre las estaciones; en lobos grises en libertad se reportan menor actividad en primavera-verano y mayor actividad en otoño-invierno (Eggermann et al., 2009; Jędrzejewski et al., 2001; Theuerkauf et al., 2003). Kusak et al. (2005) reportan una correlación entre el ciclo solar y la actividad de los lobos. Sin embargo, los reportes en la zona ártica mencionan que son más activos durante el verano con respecto al invierno (Fancy y Ballard, 1995). Los efectos del ciclo natural de luz-oscuridad y de la estacionalidad climática pudieran no observarse debido a procesos de sincronización mediado por señales sociales que alteren la sensibilidad de los animales a zeitgeber externos (Roper y Ryon, 1977); la variabilidad de los patrones de actividad de los lobos se relaciona con la estacionalidad reproductiva de la especie, la edad y sexo del individuo (Eggermann et al., 2009; Jędrzejewski et al., 2001; Kusak et al., 2005; Theuerkauf et al., 2003; Vilà et al., 1995).

En cuanto a los efectos o asociación de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad, y la estacionalidad climática sobre el momento de presencia del pico principal de actividad del Lobo Mexicano no se observaron en el presente estudio. Pero la salida del sol sí tuvo un efecto positivo, incrementando el porcentaje de actividad del pico de actividad, reportes de lobos en vida libre indican que los picos de actividad siguen los cambios estacionales de la hora de salida y puesta del sol (Theuerkauf et al., 2003). La amplitud del pico de actividad de los Lobos

Mexicanos fue mayor en verano y en otoño fue menor presentando un tamaño de efecto moderado, contrastando con la información descrita para lobos en libertad donde se reportan picos más amplios en invierno y menos amplios en verano (Eggermann et al., 2009). Sin embargo, el porcentaje de amplitud del pico de actividad de los Lobos Mexicanos fue mayor en invierno y menor en verano con un tamaño de efecto moderado entre las estaciones.

El comportamiento diurno observado en nuestro estudio sugiere que el ciclo natural de luz-oscuridad regula la actividad, sincronizando el tiempo Alpha de los Lobos Mexicanos al tiempo de luz del día y puede ser una respuesta adaptativa a la exposición a tiempos de luz más consistentes durante el año, en nuestros sitios de estudio (11-13 h), ciclos donde la proporción del tiempo de luz y oscuridad del día no varían ampliamente con respecto a otras latitudes del norte donde se distribuye el lobo (por ejemplo, Minnesota EUA (8-16 h), Polonia (7-17 h) y Croacia (9-15 h). Sin embargo, para poder confirmar estos hallazgos es necesario realizar estudios cronobiológicos con lobos en otras latitudes en diferentes condiciones de cautiverio y libertad, así como poder confirmar o negar los hallazgos en Lobos Mexicanos en libertad.

En perros se ha reportado que la transición natural del ciclo luz-oscuridad es más capaz de consolidar y sincronizar los ritmos de actividad (Siwak et al., 2003). Sin embargo, no podemos descartar el efecto del tiempo de alimentación; los Lobos Mexicanos fueron alimentados durante el tiempo de luz del día, en cánidos se ha reportado que el tiempo de alimentación puede influir en el patrón de actividad (Kavanau y Ramos, 1975) y que el patrón de actividad nocturno del lobo en vida libre se puede deber a la evitación y actividades del humano o porque son los momentos donde se presenta la caza (Vilà et al., 1995; Ciucci et al., 1997; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003; Kusak et al., 2005; Chavez y Gese, 2006; Eggermann et al., 2009).

Si bien en general los Lobos Mexicanos presentaron un patrón de actividad diurno, dos lobos, el macho 719 en la UMA Coatepec Harinas y la hembra 911 en el CIVS San Cayetano, presentaron amplia actividad durante todo el tiempo de oscuridad extendiéndose a gran parte del tiempo de luz del día durante las estaciones de invierno y otoño, respectivamente. En el caso del macho senil 719 falleció y tiempo después se realizó la necropsia para determinar la causa de muerte, la cual fue por un adenoma hepatocelular, probablemente el individuo presentó aumento en la temperatura corporal, tratando de sentirse más reconfortado realizando sus actividades conductuales en el tiempo de oscuridad del día más fresco y buscando refugio en el tiempo de luz del día más caluroso. Sin embargo, la hembra adulta 910 ubicada en el CIVS San Cayetano también falleció, aparentemente por un problema congénito en el sistema digestivo, la presencia de un doble ciego que no permitía el paso y la digestión adecuada del alimento; en este caso no se presentó cambio del patrón de actividad, se observó un aumento exagerado en los niveles de actividad distribuidos a lo largo del día por tres días antes de la muerte.

El caso de la hembra adulta 911 durante el verano y principios del otoño del 2012 fue la hembra ayudante en la crianza de los cachorros nacidos en primavera y para el invierno del 2013 fue asignada como hembra reproductora por lo cual se tuvo que acoplar con el macho reproductor 983. Los hallazgos sugieren que los cambios en su patrón de actividad fueron producidos por el comportamiento socio-sexual asociado a los eventos reproductivos en la biología del lobo. A finales de otoño y principios de invierno los lobos en libertad que salen de sus grupos natales se dispersan para buscar pareja y el cambio de patrón de actividad se puede presentar (Merrill y Mech, 2003); algunos de los individuos adultos no reproductores e individuos juveniles cercanos a la madurez sexual incluidos en el presente estudio durante el otoño extendieron su tiempo de actividad (Alpha) al tiempo de oscuridad del día.

La estacionalidad climática no presentó un efecto estadístico significativo sobre las cantidades de actividad en los diferentes tiempos del día, pero los tamaños de efecto observados fueron moderados y grandes entre algunas estaciones climáticas. Los hallazgos en lobos silvestres contrastan, los patrones diarios de las distancias recorridas parecen no variar en las cuatro estaciones climáticas del año (Eggermann et al., 2009), pero los ámbitos hogareños diarios son menores en primavera y mayores en invierno (Jędrzejewski et al., 2001; Kusak et al., 2005), y pareciera que algunos lobos viajan más durante las horas de luz del día en verano (Kolenosky y Johnston, 1967).

En contraste el porcentaje de actividad diurna, nocturna e índice de nocturnidad de los Lobos Mexicanos si fueron afectados por las estaciones climáticas observándose diferencias estadísticas significativas y tamaños de efecto moderado y grande entre las estaciones; el porcentaje de actividad diurna fue menor en invierno y mayor verano, de forma opuesta el porcentaje de actividad nocturna fue mayor en invierno y menor en verano; los valores de los índices de nocturnidad reflejaron que son menos diurnos en invierno con respecto al verano. Sin embargo, el porcentaje de la actividad crepuscular no fue afectado de forma significativa estadísticamente, pero si se observó un tamaño de efecto grande entre las estaciones de invierno y verano. Reportes de lobos en vida libre indican que en verano prevalece la actividad diurna y en las otras estaciones son principalmente nocturnos (Eggermann et al., 2009); o si bien se mantienen nocturnos, aumenta la actividad diurna en verano con respecto a otras estaciones (Ciucci et al., 1997). Por otra parte, reportes indican que los índices de actividad nocturna son mayores en verano y menores en invierno; y los índices de actividad diurna en primavera y otoño son mayores (Kusak et al., 2005). Pero en zonas árticas los índices de actividad en verano fueron más altos durante la noche y en invierno los índices de actividad fueron mayores durante

el día (Fancy y Ballard, 1995), recordado que en estas latitudes durante el verano no se oculta el sol y la noche se mantiene en penumbra, y durante el invierno prevalece la oscuridad con muy pocas horas de luz de día o prácticamente en penumbra.

Las variables climáticas tampoco presentaron un efecto o asociación con los parámetros del ritmo de reposo-actividad, las variables de cantidad de actividad del ritmo o el pico principal de actividad de los Lobos Mexicanos. Sin embargo, se observó una asociación positiva entre la temperatura máxima y la intensidad de la luz con el final de actividad, y una asociación negativa entre la humedad relativa y el final de actividad. El rango de los promedios de intensidad de luz diurna en las localidades que se llevó a cabo el presente estudio fue cercano a 1300-3600 lx, si bien no se observaron efectos de la intensidad de la luz sobre los parámetros del ritmo de reposo-actividad y los niveles de actividad de los individuos de Lobo Mexicano en semicautiverio, se puede observar que el patrón de actividad observado en los individuos es similar al reportado para el lobo rojo *C. rufus* en condiciones experimentales. El efecto de la intensidad de la luz ha sido estudiado en cánidos bajo ciclos artificiales de luz-oscuridad, el lobo rojo mantenido en ciclos de intensidad de luz 3000:0.1 lx y 200:0.1 lx es diurno pero el porcentaje de actividad diurna es menor en ciclos de 200:0.1 lx y la actividad durante las mitades brillantes de los crepúsculos es mayor en comparación con la de las mitades tenues; los hallazgos sugieren una buena visión tanto con luz brillante como tenue, siendo mejor con luz diurna moderada que con luz tenue (Kavanau y Ramos, 1975).

La temperatura ambiente presentó un efecto parcial sobre el índice de nocturnidad y los porcentajes de actividad diurna y nocturna de los Lobos Mexicanos, a un aumento de la temperatura mínima o máxima el índice de nocturnidad y el porcentaje de actividad nocturna incrementan, a su vez decrece el porcentaje de actividad diurna, resultando que los individuos

son menos diurnos; en contraste un incremento de la temperatura media del día decrecen el índice de nocturnidad y el porcentaje de actividad nocturna, así como el porcentaje de actividad diurna incrementa, resultando en que los individuos son más diurnos. Por otra parte, las variables ambientales en conjunto o parcialmente no presentaron un efecto estadístico significativo sobre las variables de cantidad de actividad de los Lobos Mexicanos en los diferentes tiempos del día. Estudios mencionan que pareciera ser que las variables climáticas no tienen un efecto significativo sobre la actividad de los lobos (Kolenosky y Johnston, 1967), se reportan efectos negativos no significativos de la profundidad de la nieve y la precipitación (Jędrzejewski et al., 2001). Sin embargo, otros estudios reporta efectos de la precipitación sobre la actividad de los lobos en libertad, reduciendo la actividad en días con más de 10 mm de lluvia, pero la nieve no tuvo efecto sobre la actividad y los patrones diarios de actividad se vieron modificados significativamente en los días de verano en que las temperaturas diarias medias fueron igual o superiores a 20°C reduciendo los movimientos nocturnos (Theuerkauf et al., 2003). En Alaska los índices de actividad en invierno de los lobos aumentaron y se volvieron más variables a medida que disminuyeron las temperaturas, presentándose una correlación inversas entre la temperatura y los conteos de actividad; las temperaturas invernales fueron más variables que las del verano (Fancy y Ballard, 1995).

En el presente estudio se evaluó la relación entre los ciclos ambientales, la edad y el comportamiento de actividad del Lobo Mexicano en cautiverio sin exposición al público y en recintos al aire libre. Los resultados de la actividad motriz mostraron una amplia variación entre los individuos; esta variación puede estar asociada con la edad, la estructura o el estatus sociales que cada individuo tiene dentro de su grupo. Si bien la edad de los individuos por sí misma no mostró un efecto estadístico significativo sobre la actividad motriz se observaron tamaños de

efecto grande entre la actividad de los adultos con respecto a los juveniles y seniles. Reportes indican que la edad en perros presenta efectos en diferentes variables de actividad del ritmo; cachorros presentan mayor actividad diaria que los viejos y jóvenes, y los jóvenes mayor actividad diaria que los viejos, las diferencias entre los grupos etarios fueron más evidentes durante las horas de luz del día cuando los niveles de actividad fueron más altos, durante la noche no difirieron; siendo la edad un predictor de la actividad total diaria y la edad presentó un efecto menor cuando los individuos estaban alojados en una condición interior-exterior, sugiriendo que la luz del sol y las transiciones naturales luz-oscuridad pueden consolidar y sincronizar mejor los ritmos de actividad (Siwak et al., 2003).

La interacción de la estación climática y la clase de edad en los Lobos Mexicanos mostró que la variación anual en la actividad difiere según la edad de los individuos; los jóvenes exhibieron el nivel de actividad más bajo durante la primavera y el nivel de actividad más alto en invierno. Los adultos fueron los que exhibieron una variación anual del nivel de actividad más marcado y presentaron los valores de actividad más altos; el nivel de actividad durante el otoño fue el más bajo, seguido del nivel de actividad de invierno y primavera, con el nivel de actividad más alto en verano. Los individuos seniles fueron los que exhibieron los niveles más bajos de actividad y no mostraron una variación significativa entre las estaciones climáticas.

Los hallazgos presentados deben ser interpretados con cierta cautela, como en el recinto más pequeño (UMA Coatepec Harinas) sólo se colectaron datos de la actividad motriz de Lobos Mexicanos viejos, lo que lleva a la discusión entre poder distinguir los efectos de la edad y del tamaños del recinto sobre la actividad de los individuos; cabe resaltar que en el presente estudio el área por individuo en el recinto más pequeño fue en un rango de 350-575m<sup>2</sup>, similar a la reportada en los recintos más grandes en el estudio de Kreeger et al. (1996); contrasta la

información de la literatura, por un lado se reporta que el tamaño del recinto y las condiciones de exposición influyen en los patrones de conducta social e índices de actividad de los Lobos Mexicanos registrados a partir de la técnica de observación directa del comportamiento, la actividad fue mayor en el recinto de zoológico que en el recinto exterior natural, CIVS San Cayetano (Bernal y Packard, 1997), y por otro lado, se reporta que el tamaño del recinto no afecta la actividad de los lobos grises (Kreeger et al., 1996).

Sin embargo el estatus reproductivo podría estar influyendo sobre la actividad motriz de los individuos (Eggermann et al., 2009). Jędrzejewski et al. (2001) reportan, en lobos en vida libre monitoreados por telemetría, que los miembros reproductores de la manada cubren diariamente más distancia que los miembros no reproductores, asociada a la actividad de protección de territorio, búsqueda de alimento y actividad reproductiva. Las manadas con miembros juveniles cubren más distancia que los grupos sin juveniles, debido a la necesidad de satisfacer las crecientes demandas de alimento de los jóvenes.

La interacción de los ciclos de luz-oscuridad y de las estaciones mostró que la actividad diurna de los Lobos Mexicanos fue mayor en todas las estaciones climáticas seguida de la actividad crepuscular y por último la actividad nocturna. Los niveles de actividad diurna fueron mayores en verano, menores en otoño y similares en invierno y primavera; los niveles de actividad crepuscular fueron similares durante las estaciones climáticas, observándose un incremento en invierno y un descenso en otoño; de la misma forma los niveles de actividad nocturna fueron similares a lo largo del año, se observó que los niveles de actividad nocturna fueron mayores en invierno y en el resto de las estaciones variaron poco, posiblemente debido a que en invierno el tiempo de oscuridad del día es mayor y en consecuencia la actividad se extiende hasta la noche, además que la actividad reproductiva de los lobos se presenta en

invierno y se concentra por la noche (Eggermann et al., 2009; Jędrzejewski et al., 2001; Merrill y Mech, 2003; Theuerkauf et al., 2003).

Si bien el presente análisis muestra un efecto del ciclo lunar sobre la actividad motriz del Lobo Mexicano; estas diferencias se asocian con la edad y la estacionalidad climática. En los individuos seniles no se observó un efecto de los niveles actividad por el ciclo lunar; el nivel de actividad en cuarto creciente en los individuos jóvenes fue mayor durante el ciclo lunar y menor en cuarto menguante, con niveles de actividad similares en la fase llena y nueva de la luna; en el caso de los individuos adultos se observa un decremento del nivel de actividad iniciando en su valor más alto en el cuarto creciente disminuyendo gradualmente durante la luna llena y el cuarto menguante alcanzando su nivel más bajo en luna nueva.

En cuanto al análisis de la interacción de los ciclos geofísicos lunar y anual si bien no se observa variación significativa en los niveles de actividad de los individuos en la mayoría de las estaciones climáticas a través del ciclo lunar, si se observan tamaños de efecto considerables a lo largo de los ciclos lunar y de las estaciones climáticas. En invierno el nivel de actividad más alto se observó durante el cuarto creciente y el nivel de actividad más bajo en el cuarto menguante, los niveles de actividad fueron similares durante la luna llena y nueva; en primavera el nivel más alto de actividad se observó en luna llena decreciendo a lo largo del ciclo hasta su valor más bajo en luna nueva e incrementando nuevamente en el transcurso del ciclo; para el verano y otoño se observó que los niveles de actividad eran más similares a lo largo de los ciclos lunares siendo menores los niveles de actividad en otoño.

El efecto sobre los niveles de actividad de Lobo Mexicano por la interacción de los ciclos geofísicos lunar y de luz-oscuridad muestra una tendencia estadística y tamaños de efecto considerables. La actividad nocturna y crepuscular presentaron su nivel más alto en el cuarto

creciente el cual descendió gradualmente hasta su nivel más bajo en cuarto menguante para paulatinamente volver a incrementar. En tanto, la actividad diurna presentó su pico en el cuarto creciente y en el resto de las fases lunares los niveles de actividad se mantuvieron en valores similares.

Los hallazgos detectados en el estudio sugieren que factores sociales y/o el efecto de la caza pueden estar incidiendo en el patrón de actividad y consecuentemente en el ritmo de reposo-actividad del Lobo Mexicano en Semicautiverio. En cánidos se ha informado que los ritmos de actividad de los individuos dentro de los grupos pueden ser sincronizados entre sí a través de *zeitgebers* (sincronizadores) sociales generados dentro de los grupos, y la estructura social de los grupos también puede alterar la capacidad de respuesta del grupo a *zeitgebers* externos, es decir, que los *zeitgebers* sociales sobreponen a los ambientales externos (Roper y Ryon, 1977); a su vez la fase lunar puede tener efecto sobre la conducta social de los cánidos (Bender et al., 1996).

Por otra parte, en el presente estudio los Lobos Mexicanos no tuvieron la oportunidad de cazar, por tal razón no tuvieron la necesidad de incrementar la actividad nocturna; en consecuencia los resultados sugieren que la actividad diurna observada en los individuos estudiados está influenciada por la falta de caza; la relación entre los patrones de caza, los patrones de actividad y la periodicidad de la Luna ha sido reportada para lobos en vida libre (Theuerkauf et al., 2003), siendo los hallazgos de este estudio consistentes con la hipótesis que la actividad crepuscular y nocturna de los lobos en vida silvestre es probablemente causada por la necesidad de cazar.

La amplia variabilidad ha sido reportada no sólo en la cantidad de actividad del lobo sino también en un número considerable de variables del patrón de actividad, la cual refleja la

plasticidad del comportamiento del lobo en vida libre y a la capacidad de adaptarse a diversas condiciones ambientales (Fancy y Ballard, 1995; Boitani, 2003; Packard, 2003; Eggermann et al., 2009) y en cánidos en general bajo condiciones experimentales (Kavanau y Ramos, 1975).

Los hallazgos del presente estudio proporcionan un enfoque del efecto producido por los factores ambientales, biológicos y la condición de alojamiento en la actividad de los Lobos Mexicanos. Con base en las múltiples variables que influyen en la actividad se sugiere hacer estudios más amplios en diferentes condiciones de cautiverio y en vida libre con mayor tamaño de muestra, porque los hallazgos hasta ahora no permiten generalizar los resultados para la especie (Kreeger et al., 1996; Bernal y Packard, 1997; Kusak et al., 2005).

Finalmente, la contribución de este estudio es generar información que debe ser considerada en el Programa de Preservación para la Reintroducción del Lobo Mexicano en vida libre. La reproducción en cautiverio del Lobo Mexicano es un ejemplo exitoso de manejo científico de poblaciones en cautiverio; se espera que los lobos elegidos para reintroducirlos a la vida silvestre presenten comportamientos adecuados para cazar, responder a los cambios en su medio ambientales y formar grupos sociales estables, al respecto es importante saber si las capacidades de supervivencia aún existen en la población cautiva de Lobos Mexicanos. Estudios cronobiológicos como el presente donde se usan técnicas de monitoreo poco invasivo, como la actimetría pueden tener un papel importante en la conservación de especies en peligro de extinción. Por ejemplo, la información generada sobre las respuestas observadas en el ritmo de reposo-actividad y el patrón de actividad motriz por efecto de los factores geofísicos nos dan información de primera mano de las capacidades de respuesta ante las variaciones ambientales de tal forma que se pueden elegir individuos para su reintroducción que cumplan con cierto

perfil cronobiológico que favorezca respuestas conductuales más adecuadas para su supervivencia en vida libre.

Otro tipo de información con la cual el presente estudio puede contribuir al Programa de Reproducción en Cautiverio de Lobo Mexicano es mediante la evaluación del acoplamiento de los ritmos de reposo-actividad, identificando parejas reproductoras potenciales y grupos sociales cohesivos, de tal forma que las diferentes estimaciones de los parámetros del ritmo y las variables del patrón de actividad pueden funcionar como indicadores de los vínculos sociales entre los individuos.

## CONCLUSIÓN

El ritmo de reposo-actividad del Lobo Mexicano *C. l. baileyi* en semicautiverio presenta un periodo de 24 h ( $24:01 \pm 0:04$ ) con un tiempo de actividad (Alpha) de 14:35 y un tiempo de reposo (Rho) de 9:25.

El inicio de actividad del Lobo Mexicano en semicautiverio se presenta a las 5:31 y el final de actividad a las 20:07, presentando variación entre las localidades atribuibles a factores sociales por la composición de los grupos y edad de los individuos,

El Lobo Mexicano en semicautiverio presenta un patrón de actividad diurno con el 73.25% de actividad durante el tiempo de luz del día, con un índice de nocturnidad promedio de -0.77; los hallazgos sugieren que el ciclo natural de luz-oscuridad sincroniza el ritmo de reposo-actividad del Lobo Mexicano y que tal patrón de actividad diurno observado se debe a la condición de cautiverio, por la falta de caza en los individuos y a la actividad humana diurna relacionada con el mantenimiento de los ejemplares, como lo es el momento de alimentación.

No se presenta efecto de los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad o las estaciones climáticas sobre los parámetros y variables del ritmo de reposo-actividad de los individuos, posiblemente debido a procesos de sincronización o enmascaramiento regulados por el comportamiento social o los momentos de alimentación que altera la sensibilidad del zeitgeber fótico.

Los porcentajes de actividad y el índice de nocturnidad del Lobo Mexicano presentan variación estacional; indicando que los lobos son menos diurnos en invierno y más diurnos en verano; coincidiendo con los reportes en vida libre para la especie.

Las variables climáticas presentan efectos sobre algunos componentes del patrón de actividad del Lobo Mexicano, Lo que muestra la compleja interacción entre factores físicos ambientales no fóticos sobre el comportamiento de actividad de los lobos, sugiriendo la capacidad adaptativa de la especie a diversas condiciones ambientales.

La amplia variación observada en la actividad motriz entre los individuos expresa la plasticidad del comportamiento de la especie.

Los hallazgos son los primeros resultados de estudios cronobiológicos para la subespecie mexicana *Canis lupus baileyi*, siendo representativos de los individuos alojados bajo la condición de semicautiverio en el país.

Los estudios cronobiológicos pueden aportar información útil para la toma de decisiones en los programas de conservación, reproducción y reintroducción de especies en peligro de extinción. Para seleccionar los lobos más aptos para reproducción y la reintroducción a su medio silvestre se deben considerar perfiles conductuales que incluyan los cronobiológicos donde se vean favorecidos aquellos ejemplares o grupos con las óptimas capacidades de respuesta al medio ambiente.

## **PERSPECTIVAS**

Dentro de las aportaciones más relevantes del presente trabajo se puede mencionar de forma general la información generada del efecto del tiempo abiótico (factores geofísicos y variables ambientales) y las condiciones de semicautiverio tienen sobre el ritmo diario de actividad motriz de lobos.

Sin embargo, se deben de confirmar los hallazgos generados en otras condiciones de vida para la especie, principalmente en libertad y en diferentes condiciones ambientales.

Si se desea comprender ampliamente el impacto que tienen los diferentes factores ambientales sobre los ritmos biológicos y el comportamiento de la especie se debe generar información sobre el tiempo biótico de la especie y su interacción con el tiempo abiótico:

### **El tiempo ecológico.**

Factores como la variación en las fuentes de alimentación afecta los parámetros de los ritmos biológicos y los patrones de actividad; la experimentación en la variación de la alimentación en condiciones de cautiverio puede proveer información relevante ya que se pueden controlar variables como diferentes tipos de alimento y dietas, calidad y cantidades de fuentes de energía (se puede medir el gasto energético), el horario de la alimentación, entre otras variables.

En la naturaleza es de relevancia determinar el grado en el que los ritmos biológicos regulan o están involucrados en las interacciones presa-depredador o si las interacciones alimenticias ya sea con las propias presas o competidores tienen un impacto sobre los ritmos biológicos.

Determinar el impacto que la calidad de salud puede tener sobre la expresión de los ritmos biológicos fisiológicos y conductuales, en este punto nuevamente el control, monitoreo y la información que se tiene sobre la salud de los individuos cautivos puede generar información relevante sobre su efecto en los ritmos biológicos.

### **Tiempo Social**

Determinar si las oportunidades de reproducción, la búsqueda de pareja, la dispersión en la especie está siendo regulada por los ritmos biológicos. En el caso de la reproducción bajo cuidado humano en la especie, es muy importante para los programas de conservación y es de relevancia evaluar el acoplamiento en parejas reproductivas, una forma de realizarlo podría ser mediante la evaluación del acoplamiento de los ritmos biológicos entre los individuos.

Evaluar si la estructura social, el cuidado parental y el comportamiento cooperativo tienen efecto sobre la plasticidad temporal en la especie.

Evaluar y determinar como la comunicación social y las vías en las que da pueden influir en los ritmos biológicos, ya sea sincronizándolos o enmascarándolos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar-Roblero, R., y Chávez, J. L. (2015). El Sistema Circadiano de los Mamíferos. En M. Caba y P. Valdez (Eds.), *Ritmos Circadianos: De la Célula al Ser Humano* (pp 35–53). Universidad Veracruzana.
- Aguilar-Roblero, R., y Díaz-Muñoz, M. (2010). Chronostatic Adaptations in the Liver to Restricted Feeding: The FEO as an Emergent Oscillator. *Sleep and Biological Rhythms*, 8(1), 9–17.
- Aguilar-Roblero, R., y Drucker-Colín, R. (1987). The Role of the Suprachiasmatic Nuclei in the Regulation of Circadian Rhythms in Mammals. *Boletín de Estudios Médicos y Biológicos*, 35(1–2), 35–51.
- Aguilar-Roblero, R., Guadarrama, P., Mercado, C., y Chávez, J. L. (2004). El Núcleo Supraquiasmático y la Glándula Pineal en la Regulación de los Ritmos Circadianos en Roedores. En J. Velázquez Moctezuma (Ed.), *Temas Selectos de Neurociencias III* (pp. 321–330). Universidad Autónoma Metropolitana.
- Aguilar-Roblero, R., Salazar-Juarez, A., Rojas-Castañeda, J., Escobar, C., y Cintra, L. (1997). Organization of Circadian Rhythmicity and Suprachiasmatic Nuclei in Malnourished Rats. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 273(4), R1321–R1331.
- Ardura, J., Revilla, M. A., Andrés, J. M., Aldana, J., y Villamañan, I. (1994). Bases Conceptuales de la Cronobiología y Aplicaciones Clínicas. *Boletín de Pediatría*, 35, 89–97.
- Aschoff, J. (1960). Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 25, 11–28.
- Aschoff, J. (1966). Circadian Activity Pattern with Two Peaks. *Ecology*, 47(4), 657–662.
- Aschoff, J. (1981). Handbook of Behavioral Neurobiology. Volume 4. Biological Rhythms. Plenum Press.
- Aschoff, J., y Tokura, H. (1986). Circadian Activity Rhythms in Squirrel Monkeys: Entrainment by Temperature Cycles 1. *Journal of Biological Rhythms*, 1(2), 91–99.
- Ballard, W. B., Ayres, L. A., Gardner, C. L., y Foster, J. W. (1991). Den Site Activity Patterns

- of Gray Wolves, *Canis lupus*, in Southcentral Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, 105(4), 497–504.
- Ballard, W. B., Reed, D. J., Fancy, S. G., y Krausman, P. R. (1995). Accuracy, Precision, and Performance of Satellite Telemetry for Monitoring Wolf Movements. En L N Carbyn, S. H. Fritts, y D. R. Seip (Eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World* (pp. 461–467). Canadian Circumpolar Institute, (Occasional Publication No. 35).
- Beier, P. (2006). Effects of Artificial Night Lighting on Terrestrial Mammals. En C. Rich y T. Longcore (Eds.), *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting* (pp. 19–42). Island Press.
- Bender, D. J., Bayne, E. M., y Brigham, R. M. (1996). Lunar Condition Influences Coyote (*Canis latrans*) Howling. *American Midland Naturalist*, 136(2), 413–417.
- Bernal, J. F., y Packard, J. M. (1997). Differences in Winter Activity, Courtship, and Social Behavior of Two Captive Family Groups of Mexican Wolves (*Canis lupus baileyi*). *Zoo Biology*, 16(5), 435–443.
- Bibikov, D. I., Kudaktin, A. N., y Filimonov, A. N. (1985). Territoriality, Movements. En D. I. Bibikov (Ed.), *The Wolf: History, Systematics, Morphology, Ecology* (pp. 415–431). Nauka.
- Boitani, L. (1986). Dalla Parte del Lupo. L’Airone di G. Mondadori and Association.
- Boitani, L. (2003). Wolf Conservation and Recovery. En L. D. Mech y L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 317–340). University of Chicago Press.
- Bruce, V. G. (1960). Environmental Entrainment of Circadian Rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 25, 29–48.
- Byrne, R. R. (1995). *The Thinking Ape: Evolutionary Origins of Intelligence*. Oxford University Press.
- Carbyn, Ludwig N, Fritts, S. H., y Seip, D. R. (Eds.). (1995). *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*. Canadian Circumpolar Institute, (Occasional Publication No. 35).
- Cardinali, D. P., y Golombek, D. A. (1994). Naturaleza y Propiedades de los Ritmos Biológicos. Análisis de los Ritmos Circadianos. En D. P. Cardinali, J. J. Jordá Catalá, y E. J. Sánchez Barceló (Eds.), *Introducción a la Cronobiología: Fisiología de los Ritmos Biológicos* (pp.

15–25). Universidad de Cantabria.

- Charles-Dominique, P. (1975). Phylogeny of Primates. En *Nocturnal and Diurnality an Ecological Interpretation of These two Modes of a Life by an Analysis of the Higher Vertebrata Fauna in Tropical Forest Ecosystem* (pp. 69–90). Plenum Press.
- Chavez, A. S., y Gese, E. M. (2006). Landscape Use and Movements of Wolves in Relation to Livestock in a Wildland–Agriculture Matrix. *Journal of Wildlife Management*, 70(4), 1079–1086.
- Ciucci, P., Boitani, L., Francisci, F., y Andreoli, G. (1997). Home Range, Activity and Movements of a Wolf Pack in Central Italy. *Journal of Zoology*, 243(4), 803–819.
- Cortina, J. M., y Nouri, H. (2000). Effect Size for ANOVA Designs. Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-129.
- Crawley, J. A. H., Liehrmann, O., dos Santos, D. J. F., Brown, J., Nyein, U. K., Aung, H. H., Htut, W., Oo, Z. M., Seltmann, M. W., Webb, J. L., Lahdenperä, M., y Lummaa, V. (2021). Influence of Handler Relationships and Experience on Health Parameters, Glucocorticoid Responses and Behaviour of Semi-Captive Asian Elephants. *Conservation Physiology*, 9(1), coaa116.
- Crompton, A. W., Taylor, C. R., y Jagger, J. A. (1978). Evolution of Homeothermy in Mammals. *Nature*, 272(5651), 333.
- Curtis, D. J., y Rasmussen, M. A. (2006). The Evolution of Cathemerality in Primates and Other Mammals: A Comparative and Chronoecological Approach. *Folia Primatologica*, 77(1–2), 178–193.
- Dominoni, D. M., Åkesson, S., Klaassen, R., Spoelstra, K., y Bulla, M. (2017). Methods in field chronobiology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1734), 20160247.
- Edgar, D. M., Dement, W., y Fuller, C. A. (1993). Effect of SCN Lesions on Sleep in Squirrel Monkeys: Evidence for Opponent Processes in Sleep-Wake Regulation. *The Journal of Neuroscience*, 13(3), 1065–1079.
- Eggermann, J., Gula, R., Pirga, B., Theuerkauf, J., Tsunoda, H., Brzezowska, B., Rouys, S., y Radler, S. (2009). Daily and Seasonal Variation in Wolf Activity in the Bieszczady

- Mountains, SE Poland. *Mammalian Biology-Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 74(2), 159–163.
- Erkert, H. G. (1989). Characteristics of the Circadian Activity Rhythm in Common Marmosets (*Callithrix j. jacchus*). *American Journal of Primatology*, 17(4), 271–286.
- Erkert, H. G. (2008). Diurnality and Nocturnality in Nonhuman Primates: Comparative Chronobiological Studies in Laboratory and Nature. *Biological Rhythm Research*, 39(3), 229–267.
- Erkert, H. G. (2011). Chronobiological Aspects of Primates Research. En J. M. Setchell y D. J. Curtis (Eds.), *Field and Laboratory Methods in Primatology: A Practical Guide* (Second, pp. 319–338). Cambridge University Press.
- Erkert, H. G., Nagel, B., y Stephani, I. (1986). Light and Social Effects on the Free-Running Circadian Activity Rhythm in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*; Primates): Social Masking, Pseudo-Splitting, and Relative Coordination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(6), 443–452.
- Erkert, H. G., y Schardt, U. (1991). Social Entrainment of Circadian Activity Rhythms in Common Marmosets, *Callithrix j. jacchus* (Primates). *Ethology*, 87(3–4), 189–202.
- Escobar, C., Díaz-Muñoz, M., Encinas, F., y Aguilar-Roblero, R. (1998). Persistence of Metabolic Rhythmicity During Fasting and its Entrainment by Restricted Feeding Schedules in Rats. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 274(5), R1309–R1316.
- Escobar, C., Martínez-Merlos, M. T., Ángeles, M., y Mendoza, J. (2001). El Alimento como Sincronizador de los Ritmos Biológicos: Su Relevancia para la Identificación de un Oscilador Circadiano. *Revista de La Facultad de Medicina UNAM*, 44(2), 58–62.
- Fancy, S. G., y Ballard, W. B. (1995). Monitoring Wolf Activity by Satellite. En L N Carbyn, S. H. Fritts, y D. Seip (Eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World* (pp. 329–333). Canadian Circumpolar Institute, (Occasional Publication No. 35).
- Fentress, J. C. (1983). A View of Ontogeny. En J. F. Eisenberg y D. G. Kleiman (Eds.), *Advances in the Study of Mammalian Behavior: Special Publication N° 7* (pp. 24–64). American Society of Mammalogists.
- Fitak, R. R., Rinkevich, S. E., y Culver, M. (2018). Genome-Wide Analysis of SNPs is

- Consistent with no Domestic Dog Ancestry in the Endangered Mexican Wolf (*Canis lupus baileyi*). *Journal of Heredity*, 109(4), 372–383.
- Fleagle, J. C. (1988). Primate Adaptation and Evolution. Academic Press Inc.
- Fredrickson, R., y Hedrick, P. (2002). Body Size in Endangered Mexican Wolves: Effects of Inbreeding and Cross-Lineage Matings. *Animal Conservation*, 5(1), 39–43.
- Fritts, S. H., y Mech, L. D. (1981). Dynamics, Movements, and Feeding Ecology of a Newly Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs*, 80, 5–79.
- Fuller, C. A., Sulzman, F. M., y Moore-Ede, M. C. (1979). Circadian Control of Thermoregulation in the Squirrel Monkeys *Saimiri sciureus*. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 236(3), R153–R161.
- Greely, S. E. (2020). Mexican Wolf, *Canis lupus baileyi*, International Studbook, 2020. The Living Desert.
- Gruart, A., Delgado, J. M., Escobar, C., y Aguilar-Roblero, R. (2002). Los Relojes que Gobiernan la Vida. SEP-Fondo de Cultura Económica.
- Hakim, H., DeBernardo, A. P., y Silver, R. (1991). Circadian Locomotor Rhythms, but Not Photoperiodic Responses, Survive Surgical Isolation of the SCN in Hamsters. *Journal of Biological Rhythms*, 6(2), 97–113.
- Halle, S., y Stenseth, N. C. (2000). Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach, Vol. 141. Springer-Verlag.
- Hansen, B. D., Lascelles, B. D. X., Keene, B. W., Adams, A. K., y Thomson, A. E. (2007). Evaluation of an Accelerometer for At-Home Monitoring of Spontaneous Activity in Dogs. *American Journal of Veterinary Research*, 68(5), 468–475.
- Harrington, F. H., y Paquet, P. C. (Eds.). (1982). Wolves of the World: Perspectives of Behavior, Ecology, and Conservation.
- Hedrick, P. W., y Fredrickson, R. J. (2008). Captive Breeding and the Reintroduction of Mexican and Red Wolves. *Molecular Ecology*, 17(1), 344–350.
- Hedrick, P. W., Miller, P. S., Geffen, E., y Wayne, R. (1997). Genetic Evaluation of the Three Captive Mexican Wolf Lineages. *Zoo Biology*, 16(1), 47–69.
- Helm, B., Visser, M. E., Schwartz, W., Kronfeld-Schor, N., Gerkema, M., Piersma, T., y Bloch, G. (2017). Two Sides of a Coin: Ecological and Chronobiological Perspectives of Timing

- in the Wild. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1734), 20160246.
- Instituto Nacional de Ecología. (2000). Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). Instituto Nacional de Ecología.
- Jaccard, J. (1998). Interaction Effects in Factorial Analysis of Variance. Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-118.
- Jacobs, J. (1974). Quantitative Measurement of Food Selection: A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia*, 14(4), 413–417.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., y Okarma, H. (2001). Daily Movements and Territory Use by Radio-Collared Wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland. *Canadian Journal of Zoology*, 79(11), 1993–2004.
- John, J., Wu, M.-F., y Siegel, J. M. (2000). Systemic Administration of Hypocretin-1 Reduces Cataplexy and Normalizes Sleep and Waking Durations in Narcoleptic Dogs. *Sleep Research Online*, 3(1), 23–28.
- Kavanau, J. L., y Ramos, J. (1975). Influences of Light on Activity and Phasing of Carnivores. *The American Naturalist*, 109(968), 391–418.
- Kolenosky, G. B., y Johnston, D. H. (1967). Radio-Tracking Timber Wolves in Ontario. *American Zoologist*, 7(2), 289–303.
- Kreeger, T. J., Pereira, D. L., Callahan, M., y Beckel, M. (1996). Activity Patterns of Gray Wolves Housed in Small vs. Large Enclosures. *Zoo Biology*, 15(4), 395–401.
- Kunkel, K. E., Chapman, R. C., Mech, L. D., y Gese, E. M. (1991). Testing the Wildlink Activity-Detection System on Wolves and White-Tailed Deer. *Canadian Journal of Zoology*, 69(9), 2466–2469.
- Kusak, J., Skrbinšek, A. M., y Huber, D. (2005). Home Ranges, Movements, and Activity of Wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian Part of Dinarids, Croatia. *European Journal of Wildlife Research*, 51(4), 254–262.
- MacDonald, K. B. (1980). Activity Patterns in a Captive Wolf Pack. *Carnivore*, 2, 62–64.
- Martin, R. D. (1990). Primate Origins and Evolution. London: Chapman and Hall.
- Martínez-Merlos, M. T., Ángeles-Castellanos, M., Díaz-Muñoz, M., Aguilar-Roblero, R., Mendoza, J., y Escobar, C. (2004). Dissociation between Adipose Tissue Signals, Behavior

- and the Food-Entrained Oscillator. *Journal of Endocrinology*, 181(1), 53–63.
- Mech, L. D. (1966). *The Wolves of Isle Royale*. US Government Printing Office.
- Mech, L. D. (1970). *The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species*. University of Minnesota Press.
- Mech, L. D. (1992). Daytime Activity of Wolves During Winter in Northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 73(3), 570–571.
- Mech, L. D. (1995). What do We Know About Wolves and What More do We Need to Learn? En L N Carbyn, S. H. Fritts, y D. R. Seip (Eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World* (pp. 537–545). Canadian Circumpolar Institute, (Occasional Publication No. 35).
- Mech, L. D., y Boitani, L. (Eds.). (2003). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press.
- Merrill, S. B., y Mech, L. D. (2003). The Usefulness of GPS Telemetry to Study Wolf Circadian and Social Activity. *Wildlife Society Bulletin*, 31(4), 947–960.
- Messier, F. (1985). Solitary Living and Extraterritorial Movements of Wolves in Relation to Social Status and Prey Abundance. *Canadian Journal of Zoology*, 63(2), 239–245.
- Mini Mitter Company Inc. (2004). Actiwatch®-16 / Actiwatch®-64 / Actiwatch®-L / Actiwatch®-Score: Instruction Manual. Software Version 3.4 and Earlier. Mini Mitter Company Inc.
- Mistlberger, R. E., y Rusak, B. (2005). Circadian Rhythms in Mammals: Formal Properties and Environmental Influences. En M. H. Kryger, T. Roth, y W. C. Dement (Eds.), *Principles and Practice of Sleep Medicine* (Fourth, pp. 321–333).
- Mistlberger, R. E., y Skene, D. J. (2004). Social Influences on Mammalian Circadian Rhythms: Animal and Human Studies. *Biological Reviews*, 79(3), 533-556.
- Moore-Ede, M. C., Sulzman, F. M., y Fuller, C. A. (1982). *The Clocks that Time Us: Physiology of the Circadian Timing System*. Harvard University Press.
- Morales Vallejo, P. (2012). El Tamaño del Efecto (Effect Size): Análisis Complementarios al Contraste de Medias. Estadística Aplicada a las Ciencias Sociales. Universidad Pontificia Comillas, Madrid, Facultad de Ciencias Humanas y Sociales.
- Mrosovsky, N. (1999). Masking: History, Definitions, and Measurement. *Chronobiology*

- International*, 16(4), 415–429.
- Muñoz-Delgado, J. (2004). Variaciones del Periodo de Reposo-Actividad del Mono Araña *Ateles geoffroyi*, Relacionados con Cambios Diarios, Lunares y Anuales. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Murie, A. (1944). *The wolves of mount McKinley*. University of Washington Press.
- MWSSP. (2009). *Mexican Wolf Husbandry Manual: Guidelines for Captive Management*. Mexican Wolf SSP Management Group.
- Packard, J. M. (2003). Wolf Behavior: Reproductive, Social, and Intelligent. En L. D. Mech y L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 35–65). University of Chicago Press.
- Peterson, R. O. (1977). *Wolf Ecology and Prey Relationships on Isle Royale*. National Park Service Scientific Monograph Series, N° 11.
- Peterson, R. O., Woolington, J. D., y Bailey, T. N. (1984). Wolves of the Kenai Peninsula Alaska. *Wildlife Monographs*, 88, 3–52.
- Pittendrigh, C. S. (1981). Circadian Systems: Entrainment. En J. Aschoff (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology Volumen 4* (pp. 95–123). Plenum Press.
- Pittendrigh, C. S. y Bruce V. G. 1957 An oscillator model for biological clocks. En D. Rudnick (Ed.), *Rhythmic and synthetic processes in growth* (pp. 75–109). Princeton University Press
- Pittendrigh, C. S., y Daan, S. (1976). A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents IV. Entrainment: Pacemaker as Clock. *Journal of Comparative Physiology A*, 106(3), 291–331.
- Potvin, F. (1988). Wolf Movements and Population Dynamics in Papineau-Labelle Reserve, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 66(6), 1266–1273.
- INE. (2000). Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología.
- Refinetti, R. (2008). The Diversity of Temporal Niches in Mammals. *Biological Rhythm Research*, 39(3), 173–192.
- Roper, T. J., y Ryon, J. (1977). Mutual Synchronization of Diurnal Activity Rhythms in Groups of Red Wolf/Coyote Hybrids. *Journal of Zoology*, 182(2), 177–185.

- Sábato, M. A. L., de Melo, L. F. B., Magni, E. M. V., Young, R. J., y Coelho, C. M. (2006). A Note on the Effect of the Full Moon on the Activity of Wild Maned Wolves, *Chrysocyon brachyurus*. *Behavioural Processes*, 73(2), 228–230.
- Salazar-Juárez, A., Parra-Gámez, L., Barbosa-Méndez, S., Leff, P., y Antón, B. (2006). Sincronización Luminosa. Conceptos Básicos. Primera Parte. *Salud Mental*, 29(2), 11–17.
- Sanpedro Marín, A. S. (2016). La Etología como Herramienta para la Conservación de Fauna Silvestre. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, 8, 391–399.
- Schwartz, W. J., Helm, B., y Gerkema, M. P. (2017). Wild Clocks: Preface and Glossary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1734), 20170211.
- Siminski, D. P., y Linsay, S. (1998). Mexican Gray Wolf Keeper Training Workshop.
- Siwak, C. T., Tapp, P. D., Zicker, S. C., Murphey, H. L., Muggenburg, B. A., Head, E., Cotman, C. W., y Milgram, N. W. (2003). Locomotor Activity Rhythms in Dogs Vary with Age and Cognitive Status. *Behavioral Neuroscience*, 117(4), 813–824.
- Sokal, R. R., León, M. L., y Rohlf, F. J. (1979). *Biometría: Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. Blume.
- Sulzman, F. M., Fuller, C. A., y Moore-Ede, M. C. (1977). Environmental Synchronizers of Squirrel Monkey Circadian Rhythms. *Journal of Applied Physiology*, 43(5), 795–800.
- Tattersall, I. (1987). Cathemeral Activity in Primates: A Definition. *Folia Primatologica*, 49(3–4), 200–202.
- Tattersall, I. (2006). The Concept of Cathemerality: History and Definition. *Folia Primatologica*, 77(1–2), 7–14.
- Treviño, F. J. (1983). Status of the Mexican Wolf and Grizzly Bear in Northern Mexico. Workshop Proceedings. *USDA Forest Service General Technical Report WO (USA)*. 36, 78–80.
- Treviño, F. J. (1994). El Lobo Mexicano... su Futuro Incierto. En *Memorias del Primer Congreso sobre el Lobo Gris Mexicano (Canis lupus baileyi)* (pp. 81–87). Instituto Nacional de Ecología.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H., Ruczyński, I., Śnieżko, S., y Gula, R. (2003). Daily Patterns and Duration of Wolf Activity in the Białowieża Forest, Poland.

- Journal of Mammalogy*, 84(1), 243–253.
- Valdez-Ramírez, P., Ramírez-Tule, C., y García-García, A. (2015). Introducción a la Cronobiología. En M. Caba y P. Valdez (Eds.), *Ritmos Circadianos: De la Célula al Ser Humano* (pp 15–34). Universidad Veracruzana.
- Vilà, C., Urios, V., y Castroviejo, J. (1995). Observations on the Daily Activity Patterns in the Iberian Wolf. En L N Carbyn, S. H. Fritts, y D. R. Seip (Eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World* (pp. 335–340). Canadian Circumpolar Institute, (Occasional Publication No. 35).
- Vitaterna, M. H., Takahashi, J. S., y Turek, F. W. (2001). Overview of Circadian Rhythms. *Alcohol Research & Health*, 25(2), 85-93.
- Wu, M.-F., John, J., Maidment, N., Lam, H. A., y Siegel, J. M. (2002). Hypocretin Release in Normal and Narcoleptic Dogs After Food and Sleep Deprivation, Eating, and Movement. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 283(5), R1079–R1086.
- Yellin, A. M., y Hauty, G. T. (1971). Activity Cycles of the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*) Under Several Experimental Conditions, Both in Insolation and in a Group Situation. *Journal Interdisciplinary Cycle Research*, 2(4), 475–490.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis* (Fifth). Prentice Hall.

## Variations in the locomotor activity of the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*) respect to moon periodicity: a study in an outdoor enclosure

José C. Sánchez-Ferrer<sup>a</sup>, Jorge Servín<sup>b</sup>, Jairo Muñoz-Delgado<sup>c</sup>, Chiharu Murata<sup>d</sup>, Ignacio Méndez Ramírez<sup>e</sup>, Jesús Sánchez-Robles<sup>f</sup> and Ricardo López-Wilchis<sup>g</sup>

<sup>a</sup>Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México; <sup>b</sup>Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Departamento del Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, Ciudad de México, México; <sup>c</sup>Laboratorio de Cronoecología y Etología Humana, Dirección de Neurociencias, Instituto Nacional de Psiquiatría "Ramón de la Fuente Muñiz", Ciudad de México, México; <sup>d</sup>Departamento de Metodología de la Investigación, Instituto Nacional de Pediatría, Ciudad de México, México; <sup>e</sup>Departamento de Probabilidad y Estadística, Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México; <sup>f</sup>Laboratorio de Estadística, Departamento del Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, Ciudad de México, México; <sup>g</sup>Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México

### ABSTRACT

It is assumed that the response of the regulatory system of mammal activity depends on the changes in light intensity throughout the 24-h cycle. The aim of this study was to determine whether the moon luminosity cycle exerts an effect on the locomotor activity of the Mexican wolf (*C. lupus baileyi*). Data collection was carried out with the actimetry, of 11 individuals were analyzed using ANOVA to determine the effect of the lunar cycle. Significant differences were encountered between moon phases ( $p = 0.001$ ), with a decrement of activity during new and full moon. However, effects were dependent also on the age of the individuals and the daylight period. On the other hand, it is a possible regulation of the activity pattern by the effect of lunar periodicity. This periodicity needs a more detailed examination to determine its adaptive function.

### ARTICLE HISTORY

Received 2 March 2016  
Accepted 6 March 2016

### KEYWORDS

Actimetry; behavior;  
locomotor activity; light  
lunar intensity

### Introduction

The study of activity patterns in animals is a widely studied research field; it is mainly associated with ecology, but the analysis of the behavior of activity and evolutionary ecology of temporal strategies has received limited attention (Halle & Stenseth 2000), such is the case of the gray wolf, where among other areas, there are substantial gaps on the relationship between circadian movements and dispersal patterns and/or extraterritorial forays (Merrill & Mech 2003) or no information on the effect of the Lunar cycle on the biology of the wolf. On the other hand, the selection of temporal niches for mammal species has shown inter- and

intra-specific gradients between the diurnal and nocturnal extremes (Refinetti 2008). Many mammal species are nocturnal and others are active during day and night. It has been shown that different intensities night light (natural or artificial), affect nocturnal behavior and biological clocks in mammals (Beier 2006).

Kavanau and Ramos (1975) studied the influence of light on the behavioral responses of locomotor activity and phasing in different species of terrestrial mammalian carnivores (including six canid species, between these two species of the genus *Canis*), under conditions of exposure outdoor natural and artificial indoor light, evaluating the adaptation of the visual system in this group of mammals. The authors report that the activity behavior observed in the coyote (*Canis latrans*) suggests a better vision during twilight and moderate daylight, whereas the activity behavior of the red wolf (*Canis rufus*) indicates a better vision with moderate daylight than with dim light, in both species, the results show that their activity is inhibited by darkness. Moreover, also report that in some individuals, feeding time influenced phasing. They conclude the presence of a wide variation in the responses of activity behavior between terrestrial carnivores and that the large difference in individual responses to lighting alterations and cycles are characteristic of species with a great versatility in vision.

Refinetti (2008) evidence this variability in activity among mammals in the election of temporal niche because it mentions that some species do not have a preference for the time of day in which they are active, crepuscular species, or species with different temporal patterns due to the effects of different environmental variables. Similarly, in certain species in which individuals are active both day and night, or change spontaneously change their activity pattern. Studies in the nature on the activity patterns from gray wolf to the northern latitudes show mainly nocturnal activity patterns throughout the year with crepuscular peaks (Jedrzejewski et al. 2001; Merrill & Mech 2003; Kusak et al. 2005). However, they have also been observed diurnal patterns with crepuscular peaks, which are regulated by hunting moments of wolves (Theuerkauf et al. 2003). In addition, changes are reported in the activity patterns from nocturnal to diurnal due to social causes (Merrill & Mech 2003) or seasonal (Eggermann et al. 2009). A behavioral study in captivity under natural lighting has shown the social effects on the activity rhythms of hybrid red wolf and coyote, observing that activity rhythms in single sex groups differ significantly from each other when they are separated, but activity rhythms of males and females when they meet in groups are synchronized closely; besides the activity, it is higher during the day than at night and peaks occur at dawn and dusk (Roper & Ryon 1977).

Moreover, there are other biological and environmental factors that influence the rhythm of activity in dogs (*Canis lupus familiaris*) report diurnal activity patterns that vary depending on the age and housing environment, the old dogs in indoor facilities show a delayed onset of activity; shorter episodes of activity; and more periods of rest during the day, compared to younger dogs, the effect of age is less prominent in dogs housed in indoor/outdoor facilities, suggesting that sunlight and natural light-dark transitions are more able to consolidate and synchronize the rhythm of activity of dogs (Siwak et al. 2003). In a study comparing the amount and frequency of activity in gray wolves housed in small artificial enclosures against large natural enclosures, show no significant differences (Kreeger et al. 1996). In contrast, another study, during the winter of 1989–1990, evaluated the differences in the social behavior of two family groups of Mexican wolves, comparing a typical zoo facility and a field station facility, reported that for each of age and sex category, activity, aggression, and play are more frequent in the zoo group than in the field station group, while the frequency

of interactions of courtship and scent marking are significantly higher in the field station group than in the zoo group (Bernal & Packard 1997). In both studies, given the small size of the sample can not be generalized the results (Kreeger et al. 1996; Bernal & Packard 1997).

Within the knowledge available of moonlight influence on canid behavior, a study on coyotes showed that social howling is negatively related to moonlight enhancement, but not solitary howling, which is not influenced by light intensity of the moon. One explanation for these results is associated with changes in the social behavior of coyotes with respect to foraging and defense of territory (Bender et al. 1996). With regard to the effects that the moon has on the predator–prey relationship, there are two hypotheses: (a) predators increase the searching effort to maintain food intake and (b) predators diminish the distances covered as an effort to conserve energy or by an increase in hunt efficiency (Sábato et al. 2006). In this respect, studies show that in the wild of maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*), which are considered solitary canids, during full moon nights cover less distances to get food than during new moon nights (Sábato et al. 2006). In gray wolf, increased efficiency of capturing prey during moonlight illuminated nights (Theuerkauf et al. 2003).

Due to the lack of information in the wild on the relationship between environmental factors and the rhythm of activity of the Mexican wolf, the aim of this study was to evaluate the influence of the phases of dark/light moon, the daylight period (diurnal, twilight, and nocturnal) and the age on locomotor activity of the Mexican wolf.

## Material and methods

### Individuals and locations

This study was carried out with 11 Mexican wolves; 6 males (one was castrated) and 5 females. All these individuals are inserted in the Bi-National Program for Reproduction in Captivity (signed up by Mexico and USA) (Siminski 2005). Age of the individuals exhibited a wide range from 1.1 to 12.6 years old. Therefore, animals were divided into 4 categories by age: (a) 2 juveniles: 1 male (M1263) and 1 female (F1264), 1.1–1.6 years of age; (b) 2 non-breeding adults: 1 castrated male (CM1103) and 1 female (F1068), 5.6–6.0 years old; (c) 4 breeding adults: 1 male (M983) and 3 females (F909, F910 and F911), 7.4–9.6 years old, and (d) 3 old wolves: all males (M719, M724 and M793), 10.6–12.6 years old. Individuals were included in two groups housed in two facilities (both locations are within the original distribution of the subspecies) approved by the Bi-National Program for the Preservation of the Mexican Wolf, in the State of Mexico, in Mexico: (1) A family group formed by four breeding adults, two non-breeding adults, and four juveniles (data only two juveniles were collected) housed in a natural enclosure of approximately 10000 m<sup>2</sup> located in the facilities of the Center for Conservation and Research Wildlife of “San Cayetano” (CIVS San Cayetano) which belongs to the General Direction of Wildlife in the Secretary of the Environment and Natural Resources and (2) A group formed by the three old males housed in a natural enclosure of approximately 1150 m<sup>2</sup> located in the facilities of the Unit for Management and Use of Wildlife “Coatepec Harinas” (UMA Coatepec Harinas).

CIVS San Cayetano facilities are located at 19°22'31" north latitude and 100°04'47" west longitude at an approximate height of 2622 m above sea level, in the San José Allende municipality in the state of Mexico, Mexico. It has an area of 536 ha in which 422 ha are conifer and holm-oak woodland and the rest is pastureland. Wolves were housed in an area of approximately 10000 m<sup>2</sup> or 1 ha surrounded by a wire fence within a natural environment

that has a 15-m long body of water. Vegetation consists of mixed-conifer woodland, with trees of approximately 30 m tall, and shrub and herb strata within the enclosed surface. This confined area is divided in four separate parts by wire fences connected by doors made of the same material. The first two areas measure approximately 750 m<sup>2</sup> each and the other two areas approximately 4250 m<sup>2</sup> each.

UMA Coatepec Harinas facilities are located in the geographical coordinates 18°55'30" north latitude and 99°44'20" west longitude at an altitude of 2300 m above sea level, in the Coatepec Harinas municipality, in the state of Mexico, Mexico. It comprises 16 ha of transition conifer-holm-oak woodland. Inside these facilities, there is a confined natural area of approximately 1150 m<sup>2</sup> consisting of conifer-holm-oak woodland with 15-m tall trees approximately and shrub stratus. The confined area is divided in two parts separated by a wire fence and connected by a door of the same material.

In both enclosures (CIVS San Cayetano and UMA Coatepec Harinas), wolves were maintained in natural conditions: dark-light cycle, temperature, humidity, rainfall, and other weather conditions. The wolves, supplied a feeding ration (500 g/indiv. of commercial dog pellets) once time every 24 h, this ration was provided always during the daylight, without schedule. Rabbits were supplied once a month. Once day a week any food was provided, water was provided *ad libitum* 7 days a week, in agreement with protocols Bi-National Program for the Preservation of the Mexican Wolf (Siminski & Linsay 1998). Two observers used several hidden sites around the enclosures in order to get social behavioral data during 7–10 days every month, throughout 18 months. Also they supplied the food. The days without behavior samples, just one person supplied food. Any behavioral observer and feeder interacted with wolves.

### **Data collection**

Locomotor activity data of the individuals were recorded with AW64 actiwatch accelerometers (Philips Respironics®–Mini Mitter®) initialized for counting and storage of acceleration induced impulses with a frequency in successive 5-min intervals during the 24-h of day until six months (Mini Mitter Company Inc 2004). These devices have been evaluated and have proven to be a robust tool for collecting data of motor activity in dogs (*C. l. familiaris*) (John et al. 2000; Wu et al. 2002; Siwak et al. 2003; Hansen et al. 2007). Actiwatches were initialized with the official hour of the winter time (Center Mexican time, UTC-6). Collars and boxes were designed to protect actiwatches from potential damage caused by the weather or the activities proper of the individuals (bites, blows, among others), they were fit into small aluminum boxes (45 × 35 × 15 mm) and sealed with commercial silicone gel to avoid the entrance of humidity. This box was fixed and sealed with epoxy resin to a resistant rubber collar, such as a radiotelemetry collar, only smaller, with an approximate weight of 200 g including the collar, box, and actiwatch. To fasten the collar on each individual, wolves were captured, handled, and physically restrained following the protocols established in the Preservation of the Mexican Wolf Program (Instituto Nacional de Ecología 2000).

Data collection of locomotor activity of the individuals housed in UMA Coatepec Harinas was carried out from 10 June 2012 to 19 December 2013, whereas for individuals housed in CIVS San Cayetano, the records included from 23 September 2012 to 2 December 2013. Actiwatches were withdrawn from the wolves after six months. The procedure consisted in capturing each individual wearing a collar with an actiwatch, the device was removed and,

according to the circumstances, the device was replaced by other actiwatch and new collar to record another six months of activity. The time of data collection was different for each individual because of the availability of the devices, the death or transfer of individuals to other participating institution in the Preservation Program and the occasional unfastening of collars.

In the group of the UMA Coatepec Harinas, data collection began with M719 and M724 in June 2012, but M719 died in February 2013, the M793 data collection began in December 2012, and the data collection of these individuals continued until December 2013. In the CIVS San Cayetano, data collection was from September 2012 to October 2013 for M983 and until December 2013 for F911. Subsequently in November 2012 were included F910 (who died in December 2012) and CM1103, while for December 2012 was included F1068 (together with CM1103 in March 2013 were transferred to another facility as part of exchanges individuals Preservation Program has annually) and F909 with data collected was until November 2013. Finally, for M1263 and F1264, data collection began around the first year of life in June 2013, since the start of the study were pups in growth, in the case of M1263, data collection was extended until December 2013, and for F1264 only could collect data until July 2013 as a result of social interactions present among individuals in the CIVS San Cayetano group occasionally unfastening collars in some individuals, and replacing it with a new collar as soon as possible to continue data collection. The collars unfasten was reported by facility staff or observers of behavior.

### **Data processing**

Once the actiwatch was recovered from the protection box, stored data were retrieved using an ActiReader interface (Philips Respironics®–Mini Mitter®), which can be connected to a computer and transferred to a database in which date, hour, and activity data in 5-min intervals were the variables. The reading of digital data collected by the actiwatches of each individual was carried out with the commercial program Actiware-Sleep version 3.4 (Philips Respironics®–Mini Mitter®); this program allows visualize and analyze the periodicity of the rest activity patterns (Mini Mitter Company Inc 2004). Subsequently, the time was adjusted to the time of the corresponding locations where the study took place to organize activity given the period of the day.

To determine the possible effect of moon luminosity on the activity of the wolves, we evaluate the three more relevant days of each moon phase (new moon, crescent, full moon, and last quarter) – the day prior to the change in phase, the day of the phase change, and the day posterior to the change of phase–. The day of moon phase change was the one reported in the tables generated by the Naval Observatory of the USA (<http://aa.usno.navy.mil/data>) based on the geographical coordinates and the posterior adjustment in time to the real hour in both locations. Also we consider the period of daylight (daylight, twilight and nocturnal) and the age of individuals (juveniles, non-breeding adults, breeding adults and old wolves) because previous studies have shown to be factors influencing the activity of canids (Bernal & Packard 1997; Jedrzejewski et al. 2001; Merrill & Mech 2003; Siwak et al. 2003; Theuerkauf et al. 2003; Eggermann et al. 2009). Astronomical parameters considered to determine the period of daylight were: times of sunrise and sunset, begin and end of astronomical twilight, and daylight and darkness periods, as well as twilight duration. This information came from the tables generated by the Naval Observatory of the United States

of America (<http://aa.usno.navy.mil/data>) based on the geographical coordinates and the time adjustment for both locations. Individual recordings of locomotor activity of every 5-min interval were arranged and averaged according to each age category, daylight period, and moon phase.

### Statistical analysis

A linear mixed model was used to determine the effect of the independent variables: moon phases, daylight period, age class; and their interactions over the dependent variable: locomotor activity in 5 min. The random factor was the individuals nested in each age class. Estimation of variance components was carried out by REML methods. To show the differences among the categories of the significant factors as well as those of the interactions, the Tukey and Kramer post hoc HSD (Honest Significant Difference) test was applied (Sokal et al. 1979; Zar 1999). We performed model validation verified the assumptions of the residuals, for this, a goodness of fit test by Shapiro and Wilk was used. (Sokal et al. 1979; Zar 1999). The significance level considered for every test was 0.05 except for the interactions among main factors which was 0.2. The latter, in order to overcome the low power to detect significant differences (Selvin 2004), all the analyses were carried out with the statistics program JMP version 11.

### Results

The number of moon cycles evaluated by individuals ranging from 1 (for F910) to 19 (for M724) with an average of 8.36. In the first step of the analysis, the residual distribution of the model using the mean data of locomotor activity in 5-min values untransformed yielded a non-normal distribution of the residuals ( $p = 0.017$ ); hence, the Box-Cox transformation was applied for a second step. The revision of the residual allowed the detection of various atypical data belonging to individual F910. This individual died during the period in which the study was carried out and we considered that the agony process probably has altered the final part of the recording, which coincided with a change of moon phase; therefore, these data were excluded. After this refinement, the residual of the model using the transformed data was compatible with a normal distribution ( $p = 0.071$ ). Table 1 shows the results of the REML analysis for the fixed factors and interactions. It was found that interaction among the three factors (moon phase, daylight period, and age class) yielded significant effect.

**Table 1.** Tests of fixed effects and interactions.

	df	F	P
Age class	3	5.52	0.029*
Daylight periods	2	270.40	<0.0001*
Moon phases	3	5.92	0.001*
Age class × daylight periods	6	2.67	0.021**
Age class × moon phases	9	3.66	0.001**
Daylight periods × moon phases	6	0.92	0.486
Age class × daylight periods × moon phases	18	1.70	0.058**

\*Statistical significance  $\alpha = 0.05$ ; \*\*Statistical significance  $\alpha = 0.2$ .

### ***Variation of locomotor activity by the interaction of moon phase, daylight period, and age class***

Figure 1 shows that breeding adult wolves in general presented the highest mean activity (mean  $\pm$  SE) in the all moon phases, as well as three daylight periods, its activity was higher than the other age class, while non-breeding adults had the lowest mean activity with respect to moon phases and daylight periods. However, the test showed no significant differences in activity compared to the same moon phases and the same daylight period among the different age class.

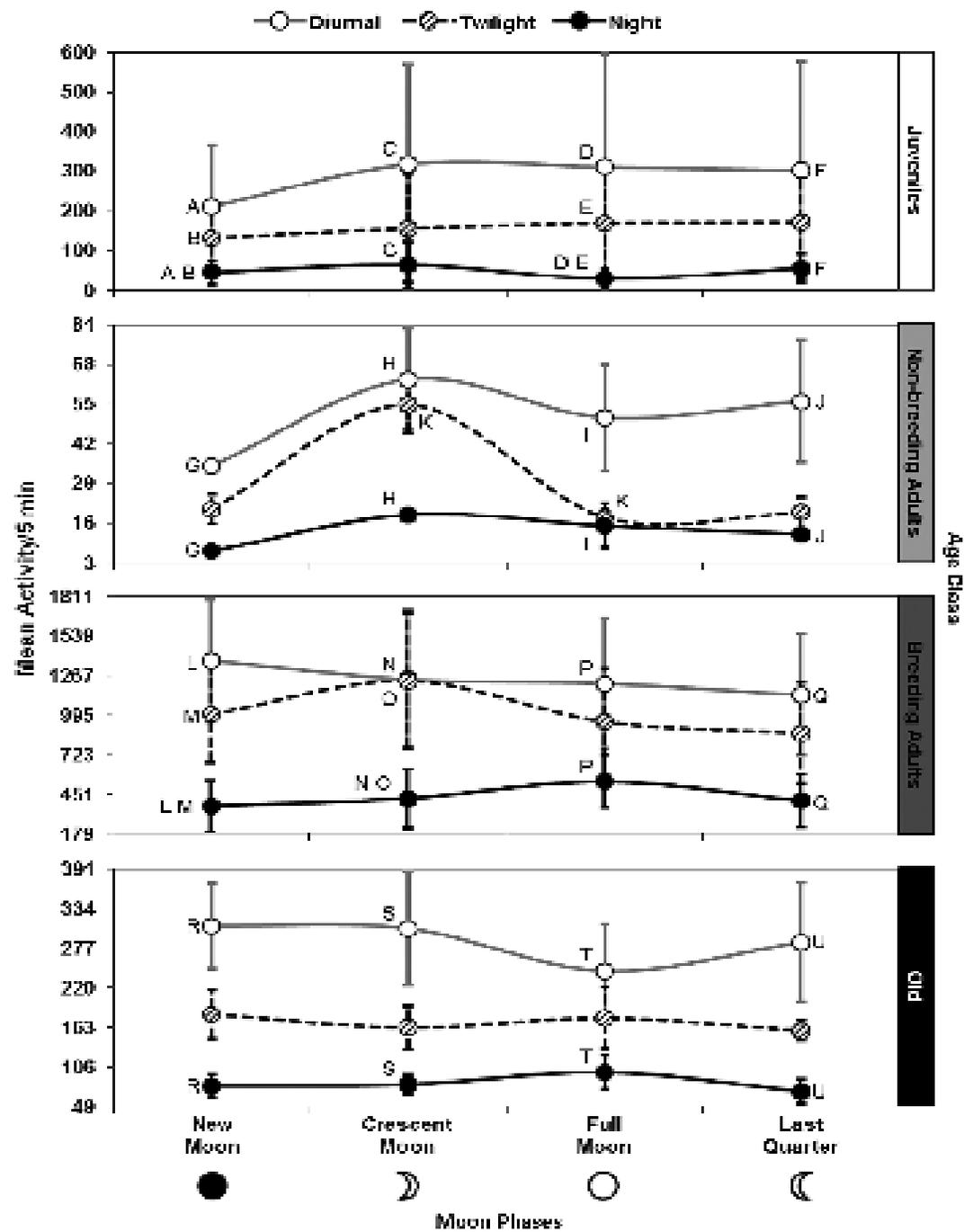
On the other hand, in the same Figure 1 shows that when comparing the activity between the moon phases during daylight periods within each age class, only showed significant differences ( $p = 0.039$ ) between the twilight mean activity of the crescent moon ( $54.88 \pm 9.30$ ) and the full moon ( $18.01 \pm 2.51$ ) in the non-breeding adults. Whereas in each age class, diurnal activity was showed the highest mean values being significantly different from night activity (which exhibited the lowest mean values) for all moon phases (juveniles in crescent moon night activity ( $65.09 \pm 57.90$ ) vs. diurnal activity ( $317.92 \pm 254.07$ ) ( $p = 0.048$ ); in non-breeding adults in crescent moon night activity ( $18.90 \pm 2.00$ ) vs. diurnal activity ( $63.32 \pm 16.72$ ) ( $p = 0.017$ ) and full moon night activity ( $15.28 \pm 7.31$ ) vs. diurnal activity ( $50.71 \pm 17.55$ ) ( $p = 0.006$ ); old wolves in full moon night activity ( $98.38 \pm 24.50$ ) vs. diurnal activity ( $244.19 \pm 66.76$ ) ( $p = 0.044$ ); for the rest of cases  $p \leq 0.001$ ); the twilight activity also showed high mean values; however, only in juvenile wolves during the full moon the twilight activity ( $169.94 \pm 131.25$ ) vs. night activity ( $30.28 \pm 25.26$ ) and new moon the twilight activity ( $132.44 \pm 81.65$ ) vs. night activity ( $46.09 \pm 30.88$ ) showed significant differences ( $p < 0.001$  and  $p = 0.037$ , respectively); and breeding adults during crescent moon the twilight activity ( $1229.55 \pm 462.09$ ) vs. night activity ( $423.54 \pm 200.18$ ) and new moon the twilight activity ( $1001.93 \pm 334.08$ ) vs. night activity ( $369.48 \pm 174.33$ ) significant differences ( $p < 0.001$  and  $p = 0.002$ , respectively) were presented.

### ***Variation of locomotor activity by moon cycle (moon phase)***

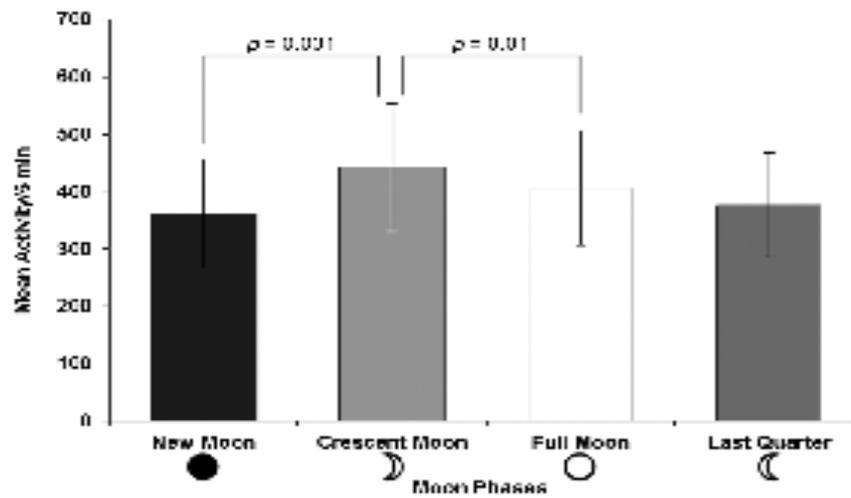
Wolves exhibited the highest mean activity during the crescent moon ( $441.80 \pm 111.16$ ); a decrement in mean activity was observed during full moon ( $406.69 \pm 100.43$ ) and last quarter ( $376.58 \pm 91.71$ ). The lowest mean activity was present during the new moon ( $361.35 \pm 93.93$ ). Figure 2 shows that the mean activities of wolves when moon phases were considered not yielded significant differences when activity during new moon was compared with the activity during last quarter moon ( $p = 0.439$ ) and full moon ( $p = 0.870$ ). Activity exhibited by individuals during new moon was significantly different when compared with the activity during crescent moon ( $p = 0.001$ ). Whereas activity during full moon was not significantly different when compared to that of last quarter moon ( $p = 0.876$ ). In contrast, activity during full moon when compared to that during crescent moon presented significant differences ( $p = 0.010$ ), whereas no significant differences in activity were obtained during crescent moon in comparison to last quarter moon ( $p = 0.071$ ).

### ***Variation in locomotor activity by daylight period***

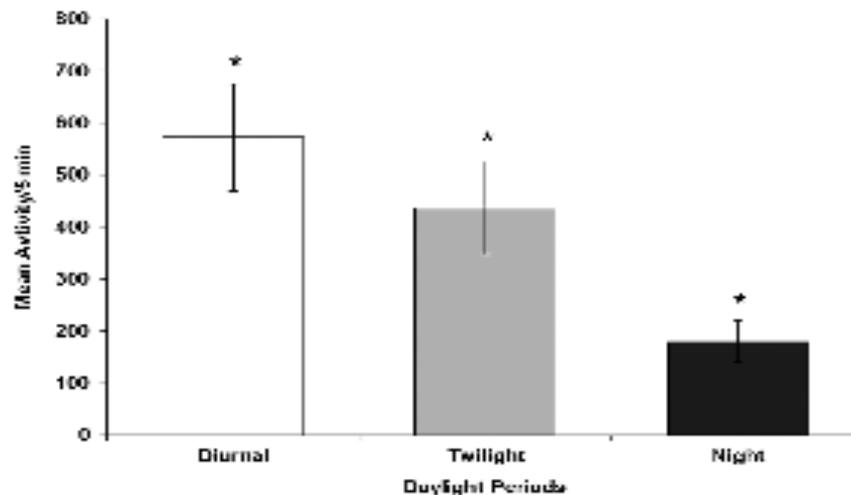
Studied wolves showed a wide variation in activity throughout a 24-h cycle as shown in Figure 3. Diurnal activity showed the highest mean values ( $571.75 \pm 103.05$ ), followed



**Figure 1.** Graph of comparison of locomotor activity by age class × daylight periods × moon phases. Notes: The points represent the mean ± SE of values real activity. Lines connecting the points represent the trend of activity during the moon cycle. The letters indicate the pairs of mean that showed significant differences among them. The graphics are presented at different scales to show more clearly the differences. See text for details on statics.



**Figure 2.** Graph of comparison of locomotor activity among the phases of the moon. Notes: Bars represent the mean  $\pm$  SE of values real activity. The dark lines connecting the phases of the moon that showed significant differences among them.

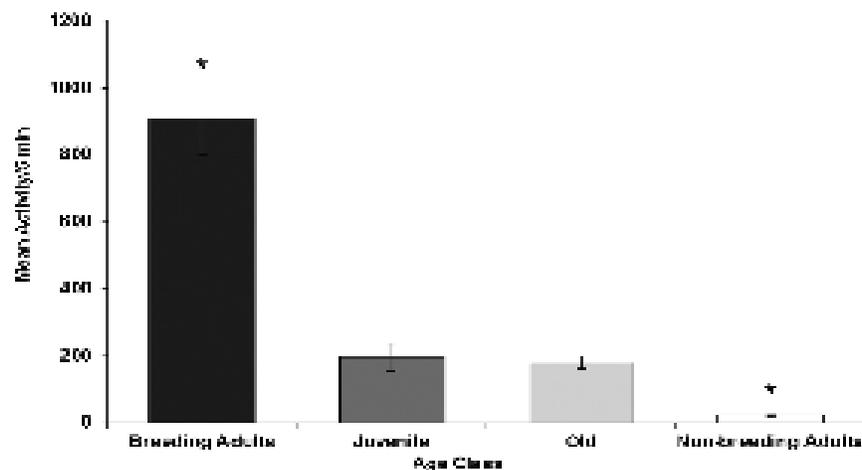


**Figure 3.** Graph of comparison of locomotor activity by period of daylight. Notes: Bars represent the mean  $\pm$  SE of values real activity. \* Indicates periods of daylight that showed significant differences among them ( $p$ -values  $<$  0.001).

by twilight activity ( $435.72 \pm 89.62$ ); night activity showed the lowest mean values ( $179.52 \pm 39.48$ ). The test showed that the activity during the three different daylight periods was significantly different among them ( $p <$  0.0001 in all cases).

**Variation in locomotor activity by age**

Breeding adult wolves displayed the highest mean activity ( $902.59 \pm 105.25$ ) followed by old ( $179.36 \pm 18.44$ ), and juvenile ( $164.45 \pm 39.71$ ) (Figure 4). Comparison analysis of mean



**Figure 4.** Graph of comparison of locomotor activity among the ages class. Notes: Bars represent the mean  $\pm$  SE of values real activity. \* Indicate the age class that showed significant differences among them ( $p = 0.025$ ).

activities among these three classes showed no significant differences (breeding adults vs. old wolves,  $p = 0.347$ ; breeding adults vs. juveniles,  $p = 0.149$ ; old wolves vs. juveniles,  $p = 0.834$ ). Non-breeding adult wolves exhibited the lowest mean activity ( $30.98 \pm 4.48$ ) among the age class (Figure 4). The test showed significant differences between the mean of activity in breeding adults and non-breeding wolves ( $p = 0.025$ ). No significant differences between the mean activities of non-breeding adults when compared with old and juvenile wolves ( $p = 0.222$  and  $0.64$ , respectively).

#### **Individual variation of locomotor activity**

Estimations of the variance components by REML analysis exhibited that 92% of data variance corresponded to the random factor "individual", whereas the remaining 8% was due to the error. From these results, a wide variation was observed in locomotor activity between individuals, post hoc test showed significant differences between most individuals. F911, M983, and F909 were the individuals with the highest mean of activity values ( $1689.68 \pm 184.89$ ,  $912.70 \pm 145.26$ , and  $591.57 \pm 76.31$ , respectively) which were significantly different from each other and the rest of the individuals ( $p < 0.001$  and only the differences between M983 vs. F909  $p = 0.026$ ). Followed by M1263 ( $298.58 \pm 57.39$ ) and M793 ( $259.77 \pm 40.08$ ), were not observed statistically significant differences between them, but significant from the rest of the individuals ( $p < 0.001$ , only with F910 ( $173.32 \pm 26.64$ ) the differences were of a value  $p = 0.005$  and  $p = 0.006$ , respectively). Subsequently, F910, M724 ( $140.20 \pm 21.37$ ), and M719 ( $138.11 \pm 17.34$ ), no significant differences were observed between them, with the remaining individuals whether significant differences were observed ( $p < 0.001$ ). Finally, the lowest activity values were observed in CM1103 ( $36.43 \pm 7.94$ ), F1264 ( $30.32 \pm 5.53$ ), and F1068 ( $25.52 \pm 3.95$ ), significant differences between them were not observed.

## Discussion

In the present study, we evaluated the relationship between environmental factors and behavior of activity of the Mexican wolf in captivity without public exposure and outdoor enclosures with influence of the natural cycle of the moon (phases of the moon), the age, and the daylight period. Results of the locomotor activity showed a wide variation among individuals; this variation may be associated with age, social structure, or social status that each individual has within the group. The highest mean activities were observed in breeding adults and non-breeding adults exhibited the lowest activity, while juvenile and old wolves mean locomotor activity was not significantly different. These findings are in agreement with the reports by Jedrzejewski et al. (2001), of wolves in wildlife monitored by telemetry, in which the reproductive members of the pack cover daily more distance than non-reproductive members and packs with juvenile members cover more distance than groups without juveniles. This wide variability has been reported not only in activity but also in the distance covered and reflects the plasticity in behavior and in the activity pattern of the wolf in wildlife (Eggermann et al. 2009) and canids in general under experimental conditions (Kavanau & Ramos 1975).

Data analysis showed that the Mexican wolf in captivity under natural housing without public exhibition presents mainly a diurnal activity behavior, these results do not coincide with studies carried out in wildlife in other subspecies of gray wolf, which report they are mainly nocturnal (Jedrzejewski et al. 2001; Merrill & Mech 2003; Kusak et al. 2005; Eggermann et al. 2009). However, patterns of diurnal activity are known in wolves in wildlife; these are mainly associated with seasonal, social factors, or with food availability (Merrill & Mech 2003; Theuerkauf et al. 2003; Eggermann et al. 2009), and other canids in captivity (Roper & Ryon 1977; Siwak et al. 2003). On the other hand, mean twilight activity obtained in our study coincides with other reports where activity peaks appear during twilight (Jedrzejewski et al. 2001; Merrill & Mech 2003; Theuerkauf et al. 2003; Kusak et al. 2005; Eggermann et al. 2009). As a consequence, low mean night activity shown by individuals in our study indicates that this period is dedicated to rest. This diurnal behavior observed in our study suggests that the natural cycle of light/dark regulates the activity, synchronizing the period of activity of the wolves in the daylight period and may be a response to exposure to light periods more consistent during the year, such as those in our study sites (11–13 h) with respect to other northern latitudes where the wolf is distributed (e.g. Minnesota USA (8–15 h), Poland (7–17 h), and Croatia (9–15 h)), in dogs, it has been reported that natural transition of light–dark cycle are more able to consolidate and synchronize the rhythms of activity (Siwak et al. 2003). However, we can't rule out the effect of feeding time because the wolves were fed during the diurnal period, in canids has been reported that feeding time may influence the pattern of activity (Kavanau & Ramos 1975).

Our analysis shows a moon cycle effect on activity, which is associated with age and daylight periods. But not the significant differences of the between differ age class of wolves in same daylight periods and same moon phases in our study suggests is due to social factors and/or to the effect of hunting. In canids has been reported that the rhythms of activity of individuals within groups can be synchronized with each other through a social *zeitgeber* (synchronizer) generated within groups and social structure of groups can also alter the responsiveness of the group to external *zeitgebers*, i.e. that social *zeitgebers* will overwrite the external environmental *zeitgebers* (Roper & Ryon 1977). Moreover, in our study, the wolves

did not have the opportunity to hunt for that reason did not have the need to increase night activity; accordingly our results suggest that the diurnal activity observed in our wolves is influenced by lack of hunting; the relationship between hunting patterns, activity patterns, and moon periodicity have been reported for wolves in the wildlife by Theuerkauf et al. (2003), being our findings consistent with its hypothesis: twilight and night activity of wolves in wildlife is probably caused by the need to hunt.

In the case of age, our data are consistent with reports for dogs exposed to external light/dark cycles (Siwak et al. 2003). Our findings should be interpreted with some caution as in the smaller enclosure, only data collected from the motor activity of old wolves, this leads the discussion between the effects of age and the effects of enclosure on motor activity of the wolves can be distinguished, in this regard, the information from the literature is contrasted, on the one hand, there is information indicating the size of the enclosure does not affect the activity of wolves (Kreeger et al. 1996), and on the other hand reported that the size of enclosure and exhibition conditions have an effect on patterns of social behavior (Bernal & Packard 1997). The analysis of behavioral data that is not included in this study can provide additional information, such a study is under preparation. However, our results provide an approach of the effect produced by biological factors and the condition of housing on the activity wolves. Given the many variables that influence the activity of wolves and the small sample in this study, we suggest do extended studies in different housing conditions and with larger sample size, because studies so now do not allow to generalize the results for the species (Kreeger et al. 1996; Bernal & Packard 1997). Finally, the contribution of this study was to generate information that should be considered Preservation Program for Mexican wolf re-introduction to the wild life.

### Acknowledgments

We thank the Dirección General de Vida Silvestre in the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales of Mexico and the Unidad de Manejo y Uso de Vida Silvestre Coatepec Harinas, for providing the use of their facilities and give permission to work with individuals of Mexican wolf housed in their facilities. Finally, thank the staff of the Centro para la Conservación e Investigación de la Vida Silvestre San Cayetano and Unidad de Manejo a Uso de Vida Silvestre Coatepec Harinas for their help in conducting this study.

### Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

### Funding

This work was supported by the Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud of the Universidad Autónoma Metropolitana and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología of Mexico under Grant [No scholarship: 211532/No CVU: 236509].

### References

Beier P. 2006. Effects of artificial night lighting on terrestrial mammals. In: Rich C, Longcore T, editors. *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Washington, DC: Island Press; p. 19–42.

- Bender DJ, Bayne EM, Brigham RM. 1996. Lunar condition influences coyote (*Canis latrans*) howling. *Am Midl Nat.* 136:413–417.
- Bernal JF, Packard JM. 1997. Differences in winter activity, courtship, and social behavior of two captive family groups of Mexican wolves (*Canis lupus baileyi*). *Zoo Biol.* 16:425–443.
- Eggermann J, Gula R, Pirga B, Theuerkauf J, Tsunoda H, Brzezowska B, Rouys S, Radler S. 2009. Daily and seasonal variation in wolf activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland. *Mamm Biol für Säugetierkd.* 74:159–163.
- Halle S, Stenseth NC. 2000. Activity patterns in small mammals: an ecological approach. Vol. 141. Berlin: Springer-Verlag.
- Hansen BD, Lascelles BDX, Keene BW, Adams AK, Thomson AE. 2007. Evaluation of an accelerometer for at-home monitoring of spontaneous activity in dogs. *Am J Vet Res.* 68:468–475.
- Instituto Nacional de Ecología. 2000. Proyecto de Recuperación del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). México, DF [National Institute of Ecology. 2000. Project for the Recovery of the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*). Mexico, DF].
- Jedrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jedrzejewska B, Okarma H. 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland. *Can J Zool.* 79:1993–2004.
- John J, Wu M-F, Siegel JM. 2000. Systemic administration of hypocretin-1 reduces cataplexy and normalizes sleep and waking durations in narcoleptic dogs. *Sleep Res Online.* 3:23–28.
- Kavanau JL, Ramos J. 1975. Influences of light on activity and phasing of carnivores. *Am Nat.* 109:391–418.
- Kreeger TJ, Pereira DL, Callahan M, Beckel M. 1996. Activity patterns of gray wolves housed in small vs. large enclosures. *Zoo Biol.* 15:395–401.
- Kusak J, Skrbinšek AM, Huber D. 2005. Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. *Eur J Wildl Res.* 51:254–262.
- Merrill SB, Mech LD. 2003. The usefulness of GPS telemetry to study wolf circadian and social activity. *Wildl Soc Bull.* 31:947–960.
- Mini Mitter Company Inc. 2004. Actiwatch<sup>®</sup>-16/Actiwatch<sup>®</sup>-64/Actiwatch<sup>®</sup>-L/Actiwatch<sup>®</sup>-Score: Instruction Manual Software Version 3.4 and earlier. Bend, OR: Mini Mitter Company Inc.
- Refinetti R. 2008. The diversity of temporal niches in mammals. *Biol Rhythm Res.* 39:173–192.
- Roper TJ, Ryon J. 1977. Mutual synchronization of diurnal activity rhythms in groups of Red wolf/coyote hybrids. *J Zool.* 182:177–185.
- Sábato MAL, de Melo LFB, Magni EMV, Young RJ, Coelho CM. 2006. A note on the effect of the full moon on the activity of wild maned wolves, *Chrysocyon brachyurus*. *Behav Processes.* 73:228–230.
- Selvin S. 2004. Statistical analysis of epidemiologic data. 3rd ed. Oxford: Oxford University Press.
- Siminski DP. 2005. Mexican wolf, *Canis lupus baileyi*, international studbook. Palm Desert, CA: The Living Desert.
- Siminski DP, Linsay S. 1998. Mexican Gray Wolf Keeper Training Workshop. St. Louis, MS: WCSRC.
- Siwak CT, Tapp PD, Zicker SC, Murphey HL, Muggenburg BA, Head E, Cotman CW, Milgram NW. 2003. Locomotor activity rhythms in dogs vary with age and cognitive status. *Behav Neurosci.* 117:813–824.
- Sokal RR, León ML, Rohlf FJ. 1979. Biometría: principios y métodos estadísticos en la investigación biológica [Biometrics: principles and statistical methods in biological research]. Madrid: Blume.
- Theuerkauf J, Jedrzejewski W, Schmidt K, Okarma H, Ruczyński I, Śniezko S, Gula R. 2003. Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieża Forest, Poland. *J Mammal.* 84:243–253.
- Wu M-F, John J, Maidment N, Lam HA, Siegel JM. 2002. Hypocretin release in normal and narcoleptic dogs after food and sleep deprivation, eating, and movement. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* 283:R1079–R1086.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. 4a ed. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.



Caracterización del Ritmo de Reposo-Actividad del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en Semicautiverio.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 10:00 horas del día 2 del mes de mayo del año 2022 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. RICARDO LOPEZ WILCHIS
- DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO
- DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA
- DR. MANUEL MIRANDA ANAYA
- DR. JORGE IGNACIO SERVIN MARTINEZ



JOSE CARLOS SANCHEZ FERRER  
ALUMNO

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: JOSE CARLOS SANCHEZ FERRER

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

*Aprobar*

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALBA BERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. RICARDO LOPEZ WILCHIS

VOCAL

DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO

VOCAL

DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

VOCAL

DR. MANUEL MIRANDA ANAYA

SECRETARIO

DR. JORGE IGNACIO SERVIN MARTINEZ