

Posición alfa, dominancia y división del trabajo en las manadas de lobos

L. David Mech¹

Abstract: La imagen que se suele tener de una manada de lobos (*Canis lupus*) es la de un grupo de individuos que compiten constantemente por la dominancia pero que a la vez están controlados por la pareja “alfa”, el macho alfa y la hembra alfa. No obstante, la mayoría de los estudios sobre la dinámica social de las manadas de lobos se ha realizado con grupos heterogéneos no naturales de lobos en cautividad. A continuación se describe el orden social en las manadas de lobos en libertad, se analiza el concepto de “alfa”, la dominancia social y la sumisión, y se aportan datos sobre las relaciones concretas que se establecen entre los miembros de manadas que viven en libertad. Este estudio está basado en una amplia bibliografía y en la observación, durante 13 veranos, de los lobos de la isla de Ellesmere, situada en los Territorios del Noroeste (Canadá). Concluyo que la familia suele ser la manada típica, en la que los padres adultos guían las actividades del grupo siguiendo un sistema de división del trabajo en el que la hembra destaca principalmente en actividades como el cuidado y protección de los cachorros y el macho sobre todo en la caza, el suministro de alimentos y en los correspondientes desplazamientos.

Este artículo está recogido en la siguiente fuente (Northern Prairie Publication 1078):

Mech, L. David. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* 77:1196-1203.

Cómo citar este artículo:

Mech, L. David. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* 77:1196-1203.
Jamestown, ND: Northern Prairie Wildlife Research Center Home Page.
<http://www.npwr.usgs.gov/resource/2000/alstat/alstat.htm>
(Versión del 16 de mayo de 2000)

Índice

- Introducción
- Métodos
- Resultados y debate
 - Posición alfa
 - Dominancia y sumisión entre los miembros de la manada
 - Dominancia entre el macho y la hembra reproductores
 - Conclusiones
- Agradecimientos

- Bibliografía

Tablas

- [Tabla 1](#) – Interacciones de dominancia entre los reproductores de la manada de lobos de la Isla de Ellesmere, en ausencia de auxiliares.
- [Tabla 2](#) - Interacciones de dominancia en la manada de la isla de Ellesmere, entre los individuos reproductores y los primales, 1993.
- [Tabla 3](#) - Interacciones de dominancia, en la manada de la isla de Ellesmere, entre los individuos reproductores y los primales, 1998.
- [Tabla 4](#) - Interacciones de dominancia en la manada de la isla de Ellesmere, entre los reproductores y los lobos de dos años, 1994.
- [Tabla 5](#) - Interacciones de dominancia, en la manada de la isla de Ellesmere, entre los individuos reproductores y una hembra post-reproductora, 1990 y 1991.
- [Tabla 6](#) – Registro de intentos de proteger la comida de los demás miembros de la manada en la isla de Ellesmere.

¹ Biological Resources Division, U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street SE, Jamestown, ND 58401-7317, U.S.A.

Dirección actual: North Central Research Station, 1992 Folwell Avenue, St. Paul, MN 55108, U.S.A.
(e-mail: Mechx002@tc.umn.edu).

Introducción

Las manadas de lobos (*Canis lupus*) sirven desde hace mucho tiempo de ejemplo para describir las relaciones conductuales entre miembros de grupos sociales. La cuestión de la dominancia social y de la posición alfa ha ido cobrando importancia (Schenkel 1947; Rabb et al. 1967; Fox 1971b; Zimen 1975, 1982), y la imagen que se suele tener de una manada de lobos (*Canis lupus*) es la de un grupo de individuos que compiten constantemente por la dominancia pero que a la vez están controlados por la pareja “alfa”, el macho alfa y la hembra alfa (Murie 1944; Mech 1966, 1970; Haber 1977; Peterson 1977).

No obstante, la mayoría de los estudios sobre la dinámica social de las manadas de lobos se ha realizado con manadas de lobos en cautividad. Dichas manadas suelen estar formadas por una gran variedad de individuos de distinta procedencia, a los que se les agrupa y permite aparearse libremente (Schenkel 1947; Rabb et al. 1967; Zimen 1975, 1982). Este enfoque reflejaba, al parecer, la teoría de que, en libertad, “la formación de las manadas empieza con el inicio del invierno” (Schenkel 1947), lo cual implicaría de alguna forma una reunión anual de lobos independientes. (Schenkel también contempló

la posibilidad de que la manada fuera una familia, como ya había señalado Murie (1944), pero sólo lo indicó en una nota a pie de página).

En las manadas en cautividad, los lobos desconocidos establecían jerarquías de dominancia siguiendo la clasificación de animales alfa, beta, omega, etc. Teniendo en cuenta la naturaleza de estas agrupaciones, es probable que estas etiquetas de dominancia sean apropiadas, ya que la mayoría de las especies se organizaría de esta forma si se les encerrase en cautividad.

En libertad, por el contrario, la manada de lobos no es tan heterogénea, sino que suele ser una familia (Murie 1944; Young y Goldman 1944; Mech 1970, 1988; Clark 1971; Haber 1977) compuesta por una pareja reproductora y su descendencia nacida en los últimos 3 años, y a veces dos o tres familias de este tipo (Murie 1944; Haber 1977; Mech et al. 1998).

A veces la manada adopta a un lobo ajeno (Van Ballenberghe 1983; Lehman et al. 1992; Mech et al. 1998) o acoge a un pariente de uno de los individuos reproductores (Mech y Nelson 1990). Otras, un lobo forastero ocupa el lugar de un progenitor muerto (Rothman y Mech 1979; Fritts y Mech 1981) y se aparea con una de las crías de sexo opuesto que sustituye a su otro progenitor (Fritts y Mech 1981; Mech y Hertel 1983).

No obstante, estas variaciones son muy poco comunes, e incluso en estos casos la manada se compone de una pareja reproductora y de sus crías más pequeñas (Mech 1970; Rothman y Mech 1979; Fritts y Mech 1981; Mech y Hertel 1983; Peterson et al. 1984). La manada funciona como una unidad durante un año (Mech 1970, 1988, 1995*b*).

A medida que van madurando, las crías se van alejando de la manada, incluso a los 9 meses (Fritts y Mech 1981; Messier 1985; Mech 1987; Fuller 1989; Gese y Mech 1991). La mayoría se aleja después de 1 ó 2 años y muy pocos se quedan más de 3 años (Mech et al. 1998). Los miembros jóvenes constituyen pues una porción temporal de la mayoría de las manadas, en las que los únicos miembros que se quedan durante mucho tiempo son los individuos reproductores. Por el contrario, en las manadas en cautividad suele haber miembros que se ven obligados a permanecer juntos durante muchos años (Rabb et al. 1967; Zimen 1982; Fentress et al. 1987).

Se ha creado mucha confusión al intentar aplicar a la estructura familiar de las manadas en libertad la información extraída sobre el comportamiento de agrupaciones de lobos ajenos en cautividad. Este enfoque es equiparable a intentar sacar conclusiones sobre la dinámica de una familia de seres humanos a partir del estudio de seres humanos en campos de refugiados. El concepto de lobo alfa como “cabecilla” que dirige a un grupo de lobos de edad similar (Schenkel 1947; Rabb et al. 1967; Fox 1971*a*; Zimen 1975, 1982; Lockwood 1979; van Hooff et al. 1987) es especialmente engañoso.

La persecución a la que se ha sometido al lobo desde hace mucho tiempo (Young y Goldman 1944) ha dificultado su estudio en libertad (Mech 1974), por lo que con el tiempo se han ido acumulando datos sobre las interacciones sociales entre los miembros de las manadas que viven en libertad. Todavía se sabe muy poco sobre las interacciones entre los machos reproductores y las hembras reproductoras en condiciones naturales,

sobre la función de cada uno dentro de la manada y sobre la relación entre la dominancia y los lazos establecidos.

Algunos estudiosos han analizado el comportamiento social del lobo salvaje alrededor de las madrigueras, pero Murie (1944) simplemente hizo una mención anecdótica, Clark (1971) únicamente incluyó un resumen cuantificado de las relaciones jerárquicas de la manada en una tesis aún sin publicar y Haber (1977) describió su interpretación de la jerarquía social de una manada pero no aportó pruebas que lo corroboraran. Por consiguiente, hasta el momento nadie ha cuantificado las relaciones jerárquicas en una manada de lobos en libertad.

A continuación intentaré aclarar el orden social natural de una manada de lobos y profundizaré en el conocimiento de la dinámica social de las manadas de lobos. Para ello analizaré el concepto de alfa y la dominancia social y aportaré datos sobre las relaciones de dominancia entre los miembros de las manadas en libertad.

Este estudio se realizó durante los veranos de 1968 a 1998 en la isla de Ellesmere, situada en los Territorios del Noroeste (Canadá) (80° N, 86° O), donde el lobo se alimenta de liebres árticas (*Lepus arcticus*), bueyes almizcleros (*Ovibos moschatus*) y caribús de peary (*Rangifer tarandus pearyi*). Prácticamente no se asusta de la presencia de las personas (Mech 1988, 1995) porque vive suficientemente alejado de la explotación y persecución humanas. En 1986 logré que una de las manadas de lobos se acostumbrara a mi presencia y reforcé esta adaptación verano tras verano. Dicha manada acudía todos los veranos a la misma zona y solía usar la misma madriguera o bien otras cercanas. Gracias a esta familiarización, un asistente y yo pudimos permanecer con los lobos diariamente, para reconocerlos uno por uno y observarlos detenidamente, incluso a 1 metro de distancia (Mech 1988, 1995a; National Geographic Society 1988).

Anotamos todas las veces que un lobo se sometió posturalmente a otro. Esta deferencia se solía caracterizar por “lamer rápidamente” el hocico del animal dominante desde la postura de “sumisión activa” (Fig. 5 en Schenkel 1967), similar a la descrita por Darwin (1877) sobre los perros domésticos. Este comportamiento solía darse cuando un animal regresaba a la zona de la madriguera después de salir a cazar, y a veces el individuo que regresaba regurgitaba la comida al lobo que se la pedía (Mech 1988; Mech et al. 1999). También se dieron comportamientos de “sujeción intensa” y sumisión pasiva (Schenkel 1967), en el que el lobo dominante amenazaba a otro, que se humillaba, y el de “inclinación”, en el que un lobo se inclina sobre otro, que si bien suele tumbarse tranquilamente, en algunos casos olfatea los genitales del lobo que le cubre. Creo que esta “inclinación” no era un comportamiento de dominancia (L.D. Mech, pendiente de publicación)².

A continuación se incluyen datos inéditos cuantificados y un resumen de generalizaciones basadas en las referencias previamente citadas.

Posición alfa

“Alfa” connota la parte más alta de un tipo de jerarquía, por lo que un “lobo alfa” es por definición el lobo de rango superior. Dado que en los lobos en cautividad las jerarquías se rigen por el sexo, hay un “macho alfa” y una “hembra alfa” (Schenkel 1947).

La perspectiva histórica de la posición alfa se puede observar en los estudios que intentan distinguir los futuros alfa dentro de las camadas de lobos en cautividad. Se formuló la hipótesis, por ejemplo, de que “la reactividad emocional del cachorro dominante, el animal alfa *en potencia* (la cursiva es mía) de la manada, podría ser notablemente distinta de la reactividad emocional de los individuos subordinados”, y que “de esta forma sería posible seleccionar las características del temperamento o la reactividad emocional de los lobos *líderes o alfa en potencia* y de los subordinados (Fox 1971*b*, p.299). Además, “en condiciones normales de campo parece poco probable que los lobos retraídos y de bajo rango puedan aparearse” (Fox 1971*a*, p.307). Esta perspectiva presupone que el rango es innato o bien que se configura a una edad temprana, y también que hay determinados lobos destinados a dirigir la manada.

Por el contrario, personalmente considero que cualquier lobo joven es un reproductor en potencia y que llegado el momento de aparearse se convierte automáticamente en alfa (Mech 1970). El lobo gana y pierde su posición alfa (Zimen 1976) incluso en cautividad, por lo que no tiene una posición social constante e inherente, si bien los cachorros en cautividad muestran diferencias fisiológicas y conductuales relacionadas con el rango social que ocupan entonces (Fox 1971*b*; Fox y Andrews 1973). En segundo lugar, el lobo en cautividad se aparea sin problemas, y personalmente nunca he visto a ningún individuo maduro que viva en cautividad y que no se haya apareado al emparejarlo fuera de un grupo, que es lo que debería suceder si hubiera individuos no reproductores con un rango bajo por naturaleza.

En tercer lugar, en libertad, la mayoría de los lobos se alejan de sus manadas de origen, intentan emparejarse con otros también disgregados, tienen cachorros y fundan sus propias manadas (Rothman y Mech 1979; Fritts y Mech 1981; Messier 1985; Mech 1987; Gese y Mech 1991; Mech et al. 1998). No he sabido de ningún lobo que se haya disgregado definitivamente y que, habiendo vivido lo suficiente, no se haya apareado.

Lo que sí varía considerablemente es la edad a la que los lobos se alejan de su manada, la distancia a la que lo hacen, la dirección que toman y otros comportamientos afines (ver citas mencionadas anteriormente), todo lo cual está posiblemente relacionado con las variaciones que se producen dentro de la camada, analizadas anteriormente (Fox 1971*b*; Fox y Andrews 1973). No obstante, a menos que un miembro semiadulto de la manada herede una posición que le permita aparearse con un progenitor adoptivo de su propia manada (Fritts y Mech 1981; Mech y Hertel 1983), llegado el momento se disgregará para intentar aparearse en otro lugar.

La denominación de “alfa” a un lobo de alto rango subraya su estatus en una jerarquía de dominancia. No obstante, en libertad, el macho o la hembra “alfa” son simplemente los animales reproductores, los progenitores de la manada, y las competiciones de dominancia con otros lobos, en caso de darse, son escasas. En los 13 veranos que pasé estudiando la manada de Ellesmere no presencié ninguna.

Por ello llamar “alfa” a un lobo suele ser tan poco acertado como llamar “alfa” a una persona con hijos o a una gama. Cualquier padre es dominante con sus hijos pequeños, por lo que “alfa” no aporta ninguna información adicional. ¿Por qué no referirse a una hembra alfa como la progenitora, la hembra reproductora, la matriarca o simplemente la

madre? Esta denominación no hace hincapié en el estatus dominante del animal, dato irrelevante, sino en su función de progenitor de la manada, dato fundamental.

El único significado de “alfa” que podría interesarnos mantener lo encontramos en las manadas, relativamente escasas, compuestas por muchos miembros de distintas camadas. Aunque todavía se desconocen las relaciones genéticas entre las madres de dichas manadas, es probable que entre ellas se encuentre la matriarca original y una o varias hijas, mientras que los padres son probablemente el patriarca e individuos adoptados ajenos (Mech et al. 1998). En estos casos es probable que los individuos reproductores de mayor edad dominen a los de menor edad, por lo que quizás sea acertado llamarles “los alfa”. Una prueba que sostendría este argumento sería un individuo reproductor maduro que controla constantemente la distribución de los alimentos o los desplazamientos de la manada.

No se trata tanto de una cuestión terminológica, sino más bien de las implicaciones erróneas de la terminología: una jerarquía de dominancia rígida basada en la fuerza.

No cabe duda de que el grado de aplicación de estos argumentos a otras especies varía considerablemente, pero esto queda fuera del alcance de este artículo. No obstante cabe subrayar que se podrían presentar argumentos similares sobre los perros salvajes africanos (*Lycaon pictus*), ecológicamente similares a los lobos (Mech 1975). Mientras que algunos investigadores no detectaron ningún comportamiento de jerarquía en dicha especie (Kuhme 1965; Estes y Goddard 1967), otros hablan generosamente de animales “alfa” (Creel y Creel 1996).

Dominancia y sumisión entre los miembros de la manada

Aún no se ha llegado a un acuerdo sobre el concepto, la naturaleza y el valor de la escala o jerarquía de dominancia (Schenkel-Ebbe 1922) en muchas especies (resumen en Wilson 1975). Asimismo, en una manada de lobos en libertad, la dominancia no se manifiesta en forma de jerarquía, y es, al parecer, mucho menos relevante de lo que sugieren los estudios sobre manadas en cautividad (Schenkel 1947, 1967; Rabb et al. 1967; Zimen 1975, 1982; Lockwood 1979). En una manada de lobos en libertad, las reglas de dominancia no se parecen en absoluto a las reglas de una escala, es decir, a las de un grupo de individuos similares que compiten por el rango.

La única manifestación constante de rango en las manadas de lobos en libertad es la postura corporal durante la interacción social. Los lobos dominantes adoptan la clásica postura canina erecta, con la cola levantada al menos hasta la horizontal, y los individuos subordinados o sumisos se agachan y se “encogen” (Darwin 1877). De hecho, en términos de favorecer relaciones amistosas o reducir la distancia social, la sumisión en sí puede ser tan relevante como la dominancia.

Schenkel (1967), que fomentó la importancia de la sumisión, distinguió principalmente entre dos tipos: la sumisión activa y la sumisión pasiva. Según Schenkel la sumisión activa deriva de un comportamiento de petición de alimentos, mientras que yo no distingo entre la sumisión activa y la petición de alimentos. El lobo que se somete o pide comida se acerca a otro ansiosamente, meneando la cola, plegando las orejas y “lamiendo rápidamente” el hocico. Dependiendo de las circunstancias, el otro lobo puede hacer regurgitaciones (Mech et al. 1999). En la sumisión pasiva el lobo

subordinado se acuesta sobre un flanco o el dorso y el lobo dominante le olfatea la ingle o los genitales (Schenkel 1967). La sumisión activa fue más frecuente en la manada de la isla de Ellesmere

Todos los miembros de esta manada, incluida la hembra reproductora, se sometían posturalmente al macho reproductor, tanto activamente como pasivamente (Schenkel 1967). Los primales, los lobos de dos años y una hembra vieja en fase post-reproductora, se sometían a la pareja reproductora. Estas reglas se mantuvieron independientemente de la composición de la manada: pareja reproductora o pareja reproductora con cachorros (Tabla 1); pareja reproductora con primales (Tabla 2); pareja reproductora con primales y cachorros (Tabla 3); pareja reproductora con primales y auxiliares de dos años (Tabla 4), o pareja reproductora con cachorros y hembra post-reproductora (Tabla 5).

Tabla 1. Interacciones de dominancia: número de veces que unos lobos dominaron a otros u otros se les sometieron individualmente, durante un verano entre los reproductores de la manada de la isla de Ellesmere, en ausencia de auxiliares.

Año	Macho reproductor	Hembra reproductora	¿Cachorros?
1992	9	0	Sí
1996	21	0	Sí
1998	4	0	No

Nota: En las interacciones abundaban las sumisiones activas, aunque también se registraron tres casos de sumisión pasiva (Schenkel 1967); las interacciones no incluyen cuando un lobo "se inclina" sobre otro y no guardan relación con los alimentos, a excepción de la "petición de alimentos".

Tabla 2. Interacciones de dominancia: número de veces que unos lobos dominaron a otros u otros se les sometieron individualmente, entre los individuos reproductores y los primales de la manada de la isla de Ellesmere en 1993 (en ausencia de cachorros y con los progenitores como se indica en la Tabla 1).

	Padre	Madre	Primal (hembra)1	Primal (macho)	Primal (hembra)2	Total
Padre	--	0	0	0	0	0
Madre	3	--	0	0	0	3
Primal (hembra)1	3	2	--	0	4	9

Primal (macho)	4	3	0	--	0	7
Primal (hembra) ²	4	3	0	0	--	7
¿Primal?	3	2	0	0	0	5
Total	17 ^a	10 ^a	0	0	4	31

Nota: Las interacciones no incluyen cuando un lobo "se inclina" sobre otro y no guardan relación con los alimentos, con la única excepción de la "petición de alimentos".

^a En el caso de padre contra madre, $\chi^2=0.94$, $P = 0.33$, $df = 1$

Tabla 3. Interacciones de dominancia: número de veces que unos lobos dominaron a otros u otros se les sometieron individualmente, entre los individuos reproductores y los primales de la manada de la isla de Ellesmere en 1988 (con cachorros y con el mismo macho reproductor, como en 1990-1996).

	Padre	Madre	Primal (macho)	Primal (hembra)	Total
Padre	—	0	0	0	0
Madre	2	—	1	0	3
Primal (macho)	8 ^a	4	—	1	13
Primal (hembra)	5 ^b	9	0	—	14
Total	15	13	1	1	30

Nota: Las interacciones no incluyen cuando un lobo "se inclina" sobre otro y no guardan relación con los alimentos, a excepción de la "petición de alimentos".

^a Se incluye un período corto de cinco sumisiones.

^b Se incluye un período corto de cuatro sumisiones.

Tabla 4. Interacciones de dominancia: número de veces que unos lobos dominaron a otros u otros se les sometieron individualmente, entre los reproductores y los lobos de dos años^a de la manada de la isla de Ellesmere en 1994 (con cachorros y los mismos padres que en la Tablas 1 y 2).

	Padre	Madre	Hembra de dos años	Macho de dos años	Total
Padre	—	0	0	0	0
Madre	13	—	2 ^b	2	17
Hembra de dos años	8	9	—	4	21
Macho de dos años	4	0	0	—	4

Total	25 ^c	9 ^c	2	6	42 ^c
-------	-----------------	----------------	---	---	-----------------

Nota: Las interacciones no incluyen cuando un lobo "se inclina" sobre otro y no guardan relación con los alimentos, a excepción de la "petición de alimentos".

^a Estos son los primales de la Tabla 2.

^b La madre dominó a la hembra de 2 años durante 15 minutos en un determinado momento. No se incluye otro momento en el que no estaba claro si quien dominaba era la madre o la hembra de dos años.

^c En el caso de padre contra madre, $\chi^2 = 3.99$, $P = 0.05$.

Tabla 5. Interacciones de dominancia: número de veces que unos lobos dominaron a otros u otros se les sometieron individualmente, entre los reproductores y una hembra post-reproductora de la manada de la isla de Ellesmere, en los veranos de 1990 y 1991 (con cachorros y el mismo padre que en los otros años del estudio, excepto en 1998).

	Padre	Madre ^a	Hembra post-reproductora ^b	Total
Padre	—	1 ^c	0	0
Madre ^a	35	—	1	36
Hembra post-reproductora ^b	26	17	—	43
Total	61	18	1	80 ^d

Nota: Las interacciones no incluyen cuando un lobo "se inclina" sobre otro y no guardan relación con los alimentos, a excepción de la "petición de alimentos".

^a Primal (hembra) en 1988 (Tabla 1) y madre en 1990-1996.

^b Madre en 1988 y 1989 (Tabla 1).

^c El macho defirió al acercarse a una hembra y a los cachorros en una madriguera.

^d $\chi^2 = 12.64$, $P < 0.001$, $df = 1$.

Estas reglas de sumisión fomentan las relaciones amistosas, como quedó claramente demostrado en una observación que hice el 22 de junio de 1991. Una hembra post-reproductora regresó a la madriguera con los despojos muy secos de una liebre, lo que más que alimento era una mera distracción. En vez de llevar directamente la liebre a los cachorros, la hembra adulta se desvivió por llevársela sumisamente al macho reproductor, que se la arrebató inmediatamente. Éste hizo caso omiso de las peticiones de dicha hembra e incluso de la hembra reproductora, y estuvo 20 ó 30 minutos masticando la liebre.

Las únicas reglas de dominancia general que pude deducir aparte de éstas implicaban las marcas de olor, la posesión de alimentos y su transferencia. El macho y la hembra reproductores dejan marcas de olor, pero no así los subordinados a menos que rivalicen por la dominancia (Packard 1989; Asa et al. 1990), y personalmente no vi ninguna excepción. En cuanto a la posesión y transferencia de alimentos, si en la manada había cachorros o primales, el macho reproductor en el que me fijé regurgitaba o entregaba comida a la hembra reproductora, dejaba que ésta se la quitase o bien se la llevaba directamente a sus crías.

Aparte de estas entregas de comida, parece que había una zona de pertenencia (Mech 1970) cercando la boca de cada lobo, y el propietario intentaba quedarse con su comida independientemente del rango del rival, tal y como Laekwood (1979) había constatado con lobos en cautividad. Cualquier lobo de cualquier rango podía intentar robar comida a otro lobo de cualquier rango, y al mismo tiempo todos defendían su propia comida (Tabla 6). Al parecer los lobos dominantes lograban robar comida más a menudo, pero el tamaño de la muestra no es suficientemente grande y no se puede sacar una conclusión definitiva.

Tabla 6. Registro de intentos de proteger la comida de los demás miembros de la manada ^a de la isla Ellesmere.

Fecha	Dueño de la comida	Lobo desafiante	Resultado
1988-06-26	Cachorros/ Primal (hembra) ^b	Hembra reproductora	Éxito
1988-07-01	Primal (hembra) Cachorro ^c	Hembra reproductora Primal (macho)	Éxito Fracaso
1988-07-05	Primal (hembra)	Hembra reproductora	Éxito
1988-07-27	Primal (hembra) Macho reproductor Macho reproductor	Primal (macho) Primal (hembra) Primal (macho)	Fracaso Fracaso Éxito
1990-08-05	Macho reproductor	Hembra post-reproductora	Fracaso
1991-06-22	Hembra post-reproductora	Macho reproductor	Éxito
1993-07-11	Primal (hembra)	Primal (hembra)	Fracaso
1994-07-16	Cachorros y primal (macho)	Primal (hembra)	Fracaso
1996-07-15	Cachorros/ Hembra reproductora	Macho reproductor ^d	Éxito
1998-07-07	Hembra reproductora	Macho reproductor	Fracaso

^a No se incluye cuando la hembra reproductora coge comida del macho reproductor.

^b El primal (hembra) había traído comida a los cachorros e intentó morder a la hembra reproductora cuando ésta la robó.

^c El primal (hembra), que había traído la liebre, permaneció vigilante al lado del cachorro.

^d La hembra reproductora no pudo frenar al macho reproductor.

A pesar de la falta de suficientes datos, puede que otros dos comportamientos entre los miembros de la manada estuvieran relacionados con la dominancia: cuando un lobo “se inclinaba” sobre otro y cuando lo “abrazaba” (L.D. Mech, ver nota al pie). En el primer caso, un lobo “se inclinaba” (Schenkel, 1947) sobre otro lobo, echado en el suelo, y le colocaba la ingule sobre el hocico. A veces éste olfateaba la ingule o los genitales del lobo que le cubría.

Schenkel (1947) señaló que este comportamiento se dio únicamente en momentos de “tranquilidad”, y según él no guardaba relación con la dominancia. En lo que respecta al “abrazo”, el tamaño de mi muestra (5) no bastó para determinar una posible relación con la dominancia (L.D. Mech, ver nota al pie).

Estas reglas de dominancia, que implican un orden generacional natural en el que los actuales reproductores están en lo alto y las crías o los no reproductores están subordinados, son tan automáticas que apenas se cuestionan. De hecho, como ya señalara Clark (1971), las interacciones sociales entre los miembros de las manadas de lobos salvajes son más sosegadas y tranquilas que las descritas por Schenkel (1947) y Zimen (1982) sobre los lobos en cautividad. Asimismo, los cachorros defieren a los adultos y a sus hermanos mayores siguiendo el mismo comportamiento automático y tranquilo. Todavía se está debatiendo cuándo se empieza a establecer una posible jerarquía entre los cachorros (cf. Zimen 1975 y Fox y Yrews 1973; Haber 1977), a cuyo respecto no puedo aclarar nada. Incluso se han detectado pocas demostraciones de categoría entre los primales y los individuos de dos años (Tablas 2-5).

Es posible que aumenten las tensiones sociales durante la temporada de cría (Schenkel 1947), pero esta posibilidad desaparecería puesto que en la mayoría de las manadas de lobos salvajes sólo hay una pareja reproductora. Se sabe que, como muy pronto, los lobos salvajes empiezan a aparearse a los 22 meses (Seal et al. 1979), y algunos miembros no adquieren la madurez sexual hasta los 4 años (Haber 1977; Mech y Seal 1987). Puesto que la mayoría de los lobos se disgregan antes de los 2 años y casi todos antes de los 3 años (Mech 1987; Gese y Mech 1991; Mech et al. 1998), no existiría ninguna fuente de competencia sexual en la mayoría de las manadas.

Por lo tanto, únicamente en las manadas con muchos reproductores, relativamente escasas, se registrarían intensos enfrentamientos como los registrados por Haber (1977) durante la temporada de cría de su insólita manada. Por otra parte, algunas diferencias en las “hostilidades” observadas podrían deberse a los distintos puntos de vista de los investigadores. En varias ocasiones, en el verano de 1994, vi cómo una madre “sujetaba” intensamente a su cría hembra de dos años, de una forma que algunos podrían calificar de “hostil”. No obstante, este comportamiento me pareció simplemente el tipo de interacción entre una madre y un cachorro descarriado al que no podía controlar. En cualquier caso, este tipo de interacción no fue muy común durante mi investigación.

En lo que respecta a los animales de rango superior que imponen cualquier tipo de control práctico sobre sus subordinados, la naturaleza de la interacción varía enormemente. Delante de una presa de gran tamaño como un alce americano adulto (*Alces alces*), por ejemplo, todos los miembros de todos los rangos (edades) se reúnen alrededor de los despojos y comen a la vez, sin ningún privilegio de rango aparente (Mech 1966; Haber 1977). No obstante, si la presa es más pequeña, véase una cría de buey almizclero, es posible que los primeros en comer sean los individuos dominantes (reproductores), quienes a continuación controlan cuándo comen los subordinados (Mech 1988; National Geographic 1988).

De la misma forma, los cachorros están subordinados a sus progenitores y a sus hermanos mayores, y no obstante suelen recibir el alimento, preferentemente de sus

padres e incluso de sus hermanos mayores (dominantes) (Mech et al. 1999). Por otra parte, los padres dominan a los descendientes de mayor edad y les racionan la comida en momentos de escasez para alimentar a los cachorros. Por ello, la consecuencia más práctica de la dominancia social es que el individuo dominante puede elegir a quién repartir los alimentos.

Sólo conozco otro privilegio de rango en un entorno natural: los cachorros de mayor rango son más asertivos al competir por los alimentos que distribuyen los adultos. Asimismo, a veces acompañan a los adultos en la búsqueda de alimentos a edades más tempranas que los subordinados (Haber 1977).

Dominancia entre el macho y la hembra reproductores

La relación entre el macho reproductor y la hembra reproductora es compleja y requiere un estudio más profundo. Acerca de las manadas en cautividad se han realizado afirmaciones contradictorias sobre los roles de dominancia de los “machos alfa” y de las “hembras alfa” en las relaciones mutuas y con sus subordinados. Esta cuestión también está íntimamente relacionada con el concepto de liderato, si bien no se identifica con él forzosamente (L.D. Mech, pendiente de publicación)¹.

No se ha llegado a un acuerdo sobre la posibilidad de que haya una jerarquía de dominancia distinta para cada sexo. Como ya habían señalado van Hooff et al. (1987, p.248), Schenkel (1947) y Zimen (1982) afirmaron que en los lobos en cautividad cada sexo tenía su propia jerarquía. Sin embargo los estudios sobre lobos en libertad se oponen a esta teoría, y según Clark (1971) el macho reproductor dominaba a todos los lobos, mientras que la hembra reproductora dominaba a todos los lobos menos al macho reproductor. Haber (1977, p.203) señaló que, “salvo contadas excepciones”, en los lobos que había estudiado solían dominar los machos reproductores. La información de la que dispongo concuerda con que los machos reproductores dominan con su postura corporal, en tanto que sólo vi una vez cómo el macho reproductor defería posturalmente ante la hembra ([Tablas 1-5](#)).

Es probable que la discrepancia sobre las relaciones entre machos y hembras reproductores provenga de las marcadas diferencias de composición de la manada y las diferencias de antecedentes entre las manadas en cautividad y las manadas en libertad analizadas previamente. Por ello, es muy útil describir las interacciones típicas entre el macho reproductor y la hembra reproductora en las manadas en libertad, ya que nunca antes se han descrito dichas interacciones.

Si el macho y la hembra reproductores están alejados, ambos se reconocen y se aproximan. La hembra reproductora se acerca al macho en una postura típicamente subordinada: mantiene la cola bajada o entre las piernas, el cuerpo encogido o cerca del suelo, las orejas plegadas y el hocico hacia arriba mientras lame la boca del macho (Schenkel 1947). El macho permanece indiferente y algunas veces levanta la cola hasta la horizontal.

Cuando la manada que estudié tenía cachorros o primales en verano, estas reuniones solían realizarse cerca de las crías, cuando el macho regresaba de salir a cazar. El macho respondía al saludo de la hembra dejando caer cualquier pieza de comida que tenía en la boca y/ o regurgitando (Mech et al. 1999), tras lo cual la hembra se comía los alimentos

o bien se los daba a sus crías. No pude distinguir entre saludos como éste, que terminan en regurgitaciones, y los que no.

En 1998, cuando la pareja reproductora no tuvo descendencia, las cuatro reuniones que vi entre ellos siempre tuvieron lugar inmediatamente después de que la hembra hubiera salido a cazar por separado temporalmente, o hubiera estado escondiendo por separado los restos de una presa. Cada vez que regresaba junto a su pareja, la hembra adoptaba la postura de sumisión activa, y una de las veces se sometió efusivamente al macho durante 90 segundos. Incluso en una ocasión cuando la hembra reproductora estaba persiguiendo energicamente a otro lobo y su pareja le adelantó (17 junio 1991), se sometió momentáneamente al macho cuando éste pasó a su lado. A partir de estas apreciaciones parece razonable concluir que la hembra reproductora está subordinada a su pareja.

No obstante, las implicaciones prácticas de esta sumisión corporal no son evidentes. El comportamiento no siempre constituye, al parecer, una petición de alimentos. En una reunión en 1998, por ejemplo, la hembra adoptó una vez ante el macho la posición corporal descrita anteriormente mientras retenía un hueso de gran tamaño del que acababa de comer casi todo el alimento. El macho, que llevaba al menos varias horas sin comer, intentó arrebatarse el hueso, pero la hembra le lanzó un mordisco defensivo y logró retenerlo a pesar de que el macho siguió intentando robárselo durante más de 1 hora.

Incluso si la sumisión de la hembra reproductora a su pareja fuera de verdad una forma de pedir alimentos y no una subordinación, aún tendríamos que plantearnos la sumisión pasiva ocasional de la hembra reproductora (Schenkel 1967) al macho. Presencié esto en tres ocasiones en la isla de Ellesmere ([Tabla 1](#)), pero nunca vi al macho reproductor sometándose pasivamente a la hembra. Puesto que la sumisión pasiva no guarda ninguna relación aparente con la petición de alimentos, estos datos se erigen como ejemplos claros de subordinación.

Cuando atacan a las presas, entre otras bueyes almizcleros crías y adultos, el macho y la hembra reproductores se involucran aparentemente de igual grado y comen juntos, aunque a veces apartan a los primales. Ambos reproductores también cazan liebres juntos, si bien en las cacerías en las que también participan los primales la presencia del macho reproductor parece más persistente que la de la hembra (Mech 1995b).

Tanto el macho como la hembra reproductores realizan marcas de olor, y cualquiera de los dos puede iniciar las marcas dobles de olor (Haber 1977; Rothman y Mech 1979), dependiendo de quien vaya por delante en cierto momento de la travesía. El 16 de julio de 1993, por ejemplo, durante un desplazamiento de 4 Km, la pareja reproductora de la isla de Ellesmere hizo marcas dobles de olor en tres ocasiones, dos de ellas iniciadas por el macho. Ambos levantan una pata trasera cuando realizan la marca de olor con los orines, aunque el macho la levanta más, posiblemente de forma proporcional a su anatomía. A veces ambos escarban el suelo a la vez que hacen estas marcas de olor.

Durante las primeras fases de los cuidados de los cachorros, la pareja reproductora muestra una clara división del trabajo: la hembra se ocupa de la zona de la madriguera y de cuidar de los cachorros (Packard et al. 1992) y el macho se encarga de cazar lejos de la madriguera y de traer alimentos a la hembra y a los cachorros (Mech et al. 1999).

El macho se siente obligado a renunciar a los alimentos para dárselos a la hembra reproductora. El 8 de julio de 1992, por ejemplo, cuando el macho y la hembra de la isla de Ellesmere se encontraban a la misma distancia de mí y en direcciones opuestas, le arrojé al macho los despojos de una liebre adulta, que pesaban aproximadamente 5 Kg. El macho los recogió pero la hembra se acercó corriendo inmediatamente hasta él, se los arrebató de la boca y se los llevó a la madriguera. El macho no hizo ningún esfuerzo por retener o recuperar la liebre. A continuación le volví a dar al macho otra liebre del mismo tamaño. Se comió la cabeza y luego recorrió 0.5 Km para darle el resto de la pieza a la hembra, que lo guardó en la madriguera. Los resultados fueron similares al realizar la prueba con otras piezas más pequeñas.

No obstante, quien prevalece notablemente al intentar mantener alejados a los cachorros jóvenes de otros miembros de la manada era la hembra reproductora, especialmente cuando aquellos tenían menos de 3 semanas. En la manada de la isla de Ellesmere era normal ver a la hembra reproductora apresurarse hacia los cachorros jóvenes cada vez que el macho reproductor u otro lobo se les acercaba.

Además, el macho reproductor defiende posturalmente cuando se acerca a la hembra reproductora mientras ésta se ocupa de los cachorros jóvenes. El 26 de junio de 1990 vi cómo el macho reproductor se encaminaba hacia la hembra en la madriguera, “muy entusiasmado, meneando la cola y el cuerpo”. Asimismo, el 18 de mayo de 1990 observé en el Parque Nacional de Denali (Alaska) cómo el macho reproductor número 251 de la manada de la zona de Headquarters (Mech et al. 1998), dotado de un collar transmisor, se acercaba a la hembra reproductora número 307 cuando ésta se encontraba con los cachorros en una madriguera, y vi cómo éste empezaba a “contonearse” alrededor de ella meneando la parte trasera del cuerpo y la cola, como un subordinado acercándose a un dominante. La hembra salió de la madriguera y luego el macho regurgitó para ella. Estas fueron las únicas veces que he visto a un macho reproductor comportarse sumisamente hacia otro lobo, lo cual parece indicar que quien domina temporalmente antes de que las crías salgan de la madriguera es la hembra reproductora, incluso por encima del macho reproductor.

La hembra reproductora cuida y protege a los cachorros más que ningún otro miembro de la manada. De hecho las madres fueron los únicos miembros de la manada a los que vi coger y transportar a sus cachorros. Incluso en una ocasión vi cómo una hembra reproductora de la manada de Ellesmere se mostraba especialmente agresiva con un buey almizclero que estaba a la entrada de la madriguera (L.D. Mech, ver nota al pie 1). Esta teoría apoya las observaciones de Joslin (1966) y de Clark (1971). Sin embargo Murie (1944) señaló que quien se mostraba especialmente agresivo era el macho reproductor al alejar a los osos pardo (*Ursus arctos*) que merodeaban alrededor de una madriguera con cachorros.

Conclusiones

Estos estudios demuestran que, al menos en verano, las interacciones sociales entre los miembros de una manada de lobos no difieren notablemente en intensidad o calidad con respecto a aquellas que se establecen entre los miembros de cualquier otro grupo de individuos emparentados. Incluso la tan manida jerarquía de dominancia de los lobos es ante todo un reflejo natural de la edad, el sexo y la estructura reproductiva del grupo, en

el que el macho reproductor domina a todos los demás posturalmente y la hembra reproductora hace acopio de alimentos del macho mientras cuida de los cachorros.

De esta forma, la visión que se debería tener de una manada de lobos típica es la de una familia en la que los progenitores adultos guían las actividades del grupo y dividen el liderato de la manada siguiendo un sistema de división de trabajo en el que la hembra destaca principalmente en actividades como el cuidado y protección de los cachorros y el macho sobre todo en la caza, el suministro de alimentos y en los correspondientes desplazamientos (L.D. Mech, ver nota al pie).

Las manifestaciones de dominancia son poco comunes excepto en la competición por los alimentos. En este caso permiten a los progenitores monopolizar la comida y distribuirla a sus crías más jóvenes. La sumisión activa parece ser ante todo un gesto de petición de alimentos o un motivador para buscar alimentos (Mech 1970). Todavía hace falta seguir investigando la función de la sumisión activa y pasiva en las interacciones entre el macho y la hembra reproductores en ausencia de cachorros.

Este proyecto ha sido financiado por la *National Geographic Society*, el *US Fish and Wildlife Service*, el *National Biological Service* (en la actualidad *Biological Resources Division* del *U.S. Geological Survey*) y el *U.S. Department of Agriculture North Central Forest Experiment Station*. Asimismo, mi más sincero agradecimiento por su ayuda logística al *Polar Continental Shelf Project (PCSP)*, *Natural Resources Canada*; *Atmospheric Environment Services*, *Environment Canada* y *High Arctic International*. El *Department of Renewable Resources* and the *Grise Fiord Hunter and Trapper Association of the Northwest Territories*. Agradezco enormemente la ayuda logística de los siguientes ayudantes de campo: L. Adams, L. Boitani, D. Boyd, N. Gedgaudes, C. Johnson, J. Hutchinson, N. Gibson, T. Lebovsky, M. Maule, M. Ortiz, J. Packard, R. Peterson, R. Ream, L. Shaffer, R. Sternal, y U. Swain. Asimismo, me gustaría dar las gracias a R.O. Peterson por revisar y proponer mejoras al primer borrador de este texto. Este es el documento 003298 del *Polar Continental Shelf Project (PCSP)*.

Bibliografía

Asa, C. S., Mech, L. D., Seal, U. S. y Plotka, E. D. 1990. The influence of social and endocrine factors on urine-marking by captive wolves (*Canis lupus*). *Horm. Behav.* 24:497-509

Clark, K. R. F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin island. Tesis de Doctorado, Universidad de Toronto. Toronto, Ont. [Disponible en la Biblioteca Nacional de Canadá, Ottawa, Ont.]

Creel, S. y Creel, N. M. 1996. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates. *Behav. Ecol.* 8:298-306

Darwin, C. 1877. The expressions of the emotions in man and animals. Traducido por J. V. Carus. 3ª ed. Stuttgart, Alemania

Estes, R. D. y Goddard, J. 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *J. Wildl. Manage.* 31:52-70

- Fentress, J. C., Ryon, J., McLeod, P. J. y Havkin, G. Z. 1987. A multi-dimensional approach to agonistic behavior in wolves. *En Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*. H. Frank (ed.). Dr. W. Junk Publishers, Boston, pág. 253-274
- Fox, M. W. 1971a. Ontogeny of socio-infantile and socio-sexual signals in canids. *Z. Tierpsychol.* 28:185-210
- Fox, M. W. 1971b. Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour*, 41:298-313
- Fox, M. W. y Andrews, R. V. 1973. Physiological and biochemical correlates of individual differences in behavior of wolf cubs. *Behaviour*, 46:129-140
- Fritts, S. H. y Mech, L. D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* N° 80
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* N° 105
- Gese, E. M. y Mech, L. D. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969-1989. *Can. J. Zool.* 69:2946-2955
- Haber, G. C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a sub-arctic ecosystem. Tesis de Doctorado, Universidad British Columbia. Vancouver
- Joslin, P. W. B. 1966. Summer activities of two timber wolf (*Canis lupus*) packs in Algonquin Park. Tesis de Máster (MSc), Universidad de Toronto, Toronto, Ont.
- Kuhme, W. 1965. Freilandstudien zur Soziologie des Hyanesn-hundes. *Z. Tierpsych.* 22:495-541
- Lehman, N. E., Clarkson, P., Mech, L. D., Meier, T. J. y Wayne, R. K. 1992. A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:83-94
- Lockwood, R. 1979. Dominance in wolves--useful construct or bad habit. *En Symposium on the Behavior and Ecology of Wolves*. E. Klinghammer (ed.). Garland STPM Press, Nueva York, pág. 225-245
- Mech, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. National Park Service Fauna Ser. N° 7, Washington D. C.
- Mech, L. D. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. Doubleday Publishing Co., Nueva York

- Mech, L. D. 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. *En* Proceedings of XIth International Congress of Game Biologists, Stockholm, Sweden, 3-7 September 1973. I. Kjerner y P. Bjurholm (ed.). Swedish National Environment Protection Board, Estocolmo, pág. 315-322
- Mech, L. D. 1975. Hunting behavior in two similar species of social canids. *En* The wild canids. M. W. Fox (ed.), Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York, pág. 363-368
- Mech, L. D. 1987. Age, season, distance, direction, and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack. *En* Mammalian dispersal patterns. B. D. Chepko-Sade y Z. T. Halpin (ed.). University of Chicago Press, Chicago. pág. 55-74
- Mech, L. D. 1988. The arctic wolf: living with the pack. Voyageur Press, Stillwater, Minn.
- Mech, L. D. 1995a. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. *Arctic* 48:329-332
- Mech, L. D. 1995b. Summer movements and behavior of an arctic wolf, *Canis lupus*, pack without pups. *Can. Field-Nat.* 109:473-475
- Mech, L. D. y Hertel, H. H. 1983. An eight year demography of a Minnesota wolf pack. *Acta Zool. Fenn.* 174:249-250
- Mech, L. D. y Nelson, M. E. 1990. Non-family wolf, *Canis lupus*, packs. *Can. Field-Nat.* 104:482-483
- Mech, L. D. y Seal, U. S. 1987. Premature reproductive activity in wild wolves. *J. Mammal.* 68:871-873
- Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W. y Dale, B. W. 1998. The wolves of Denali. University of Minnesota Press, Minneapolis
- Mech, L. D., Wolf, P. C., y Packard, J. M. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. *Can. J. Zool.* 77:1192-1195
- Messier, F. 1985. Solitary living and extra-territorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can. J. Zool.* 63:239-245
- Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. U.S. National Park Service Fauna Ser. N° 5. Washington, D.C.
- National Geographic Society. 1988. White wolf. National Geographic Explorer video. National Geographic Society, Washington, D.C.

- Packard, J. M. 1989. Olfaction, ovulation, and sexual competition in monogamous mammals. *En* Neural control of reproductive function. J. Lakoski, J. Perez-Polo, D. K. Rassin (ed.). Alan R. Liss, Inc., Nueva York. pág. 525-543
- Packard, J. M., Mech, L. D. y Ream, R. R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms. *Can. J. Zool.* 70:1269-1275
- Peterson, R. O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. U.S. National Park Service Sci. Monogr. Ser. 11, Washington, D.C.
- Peterson, R. O., Woolington, J. D. y Bailey, T. N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl. Monogr.* N°. 88
- Rabb, G. B., Woolpy, J. H. y Ginsburg, B. E. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zool.* 7:305-311
- Rothman, R. J. y Mech, L. D. 1979. Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim. Behav.* 27:750-760
- Schenkel, R. 1947. Expression studies of wolves. *Behaviour*, 1:81-129
- Schenkel, R. 1967. Submission: its features and function of the wolf and dog. *Am. Zool.* 7:319-329
- Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.* 88:225-252
- Seal, U. S., Plotka, E. D., Packard, J. M. y Mech, L. D. 1979. Endocrine correlates of reproduction in the wolf. *Biol. Reprod.* 21:1057-1066
- Van Ballenberghe, V. 1983. Extraterritorial movements and dispersal of wolves in southcentral Alaska. *J. Mammal.* 64:168-171
- van Hooff, J.A.R.A.M. y Wensing, J.A.B. 1987. Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack. *En* Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research H. Frank. Dr. W. (ed.) Junk Publishers, Boston. pág. 219-252
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Young, S. P. y Goldman, E. A. 1944. *The wolves of North America: Part 1*. General Publishing Company, Ltd., Toronto, Ont.
- Zimen, E. 1975. Social dynamics of the wolf pack. *En* The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution. M. W. Fox (ed.). Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York. pág. 336-368
- Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Z. Tierpsychol.* 40:300-341

Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram. *En* Wolves of the world. F. H. Harrington y P. C. Paquet (ed.). Noyes Publishers, Park Ridge, NJ. pág. 282-322