

TESIS DE MAESTRÍA EN REPRODUCCIÓN ANIMAL

**DESCRIPCIÓN DE CORTEJO, CÓPULA E INTERACCIÓN MADRE - CRÍA
EN CARPINCHO (*H. HYDROCHAERIS*), EN CONDICIONES DE CRÍA
INTENSIVA**



Mahia Elizabeth Minteguiaga Boutureira
Lic. en Ciencias Biológicas

UDELAR
URUGUAY
2016



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

DESCRIPCIÓN DE CORTEJO, CÓPULA E INTERACCIÓN MADRE - CRÍA EN
CARPINCHO (*H. HYDROCHAERIS*), EN CONDICIONES DE CRÍA INTENSIVA

Mahia Minteguiaga
Lic. en Ciencias Biológicas

TESIS DE MAESTRÍA EN REPRODUCCIÓN ANIMAL

URUGUAY
2016



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

DESCRIPCIÓN DE CORTEJO, CÓPULA E INTERACCIÓN MADRE - CRÍA EN
CARPINCHO (*H. HYDROCHAERIS*), EN CONDICIONES DE CRÍA INTENSIVA

Mahia Minteguiaga
Lic. en Ciencias Biológicas

Dr. Daniel Olazábal
Director de Tesis

2016

AGRADECIMIENTOS

Mi mayor agradecimiento es para la familia Marzaroli en cuya propiedad se encuentra el criadero de carpinchos donde se recabaron los datos. A todos ellos por su disposición, paciencia, ayuda y capacidad de convivir con una hincha/socia de Nacional. A Javier Marzaroli, el propietario del criadero, por creer en mi proyecto, por brindarme todas las facilidades logísticas, el transporte desde y hacia la ciudad, el alojamiento, el alargue eléctrico hasta los encierros, etc. A Marta y Daniel gracias por las invitaciones a comer, los paseos, el humor, el termo. A Silvio y la tía Rita gracias por sus conversaciones y por soportarme. A Falucho y a Morena por su compañía que me hizo no extrañar tanto a mis hijos peludos.

A mi madre y hermana, María Boutureira y Beatriz Minteguiaga, que no entienden mucho de qué va esto pero igual están ahí, poniéndome obstáculos para hacerme más fuerte. A mis amigas Ana Paula Arévalo, Graciela Izquierdo y Sylvia Corte, por todo el apoyo moral, aportes científicos, y aguante mental en todo este tiempo. Entre brujas nos entendemos. A mis hijos peludos, los que están y los que estuvieron, que me dan su amor incondicional: Lula, Lolo (que nació el primer día que visité el criadero), Simón, Atrevida, Schumacher (que murió una semana antes de la primera visita al criadero), Conan y el gato más increíble del mundo, Fidel, el ser que más me extrañó durante mis viajes, el que primero venía a recibirme cuando volvía.

A mi tutor, Daniel Olazábal, por guiarme en este camino, por ser el único que pese a todo se la jugó por mi loca idea de estudiar carpinchos sin tocarles un pelo, sin rebanar una micra de su cerebro. Gracias por toda la paciencia, por enseñarme el significado de la palabra PRIORIDAD, por ser una mezcla de Maestro Yoda y Sr. Miyagui.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación por el financiamiento de mis estudios de maestría a partir del año 2012, mediante el otorgamiento de una beca de Posgrado. Al Programa de Posgrado de Facultad de Veterinaria, por las facilidades brindadas para realizar esta tesis (alícuotas) y abrirme las puertas de esta casa de estudios ayudándome a ver el mundo animal con mayor perspectiva. Al personal de la Oficina de Posgrado por todas las facilidades en los trámites.

A Selene Siqueira da Cunha Nogueira y Sergio Luiz Gama Nogueira-Filho, investigadores de la UESC, en Ilhéus, Brasil. Gracias a ese Congreso de Etología Aplicada en 2008 donde los conocí y “me” sembraron la semilla de la etología de los carpinchos.

También me gustaría mencionar a los profesionales de la salud con los que me he atendido durante todo este lapso, como el Centro de Salud Mental de Pando y el equipo de cirugía bariátrica del Hospital Maciel, entre otros.

A todos mis ‘amigos virtuales’ de las redes sociales, que me brindaron algún microsegundo de alegría con un chiste, comentario, fotos, etc. #MTFBWY.

Y por supuesto, al Club Nacional de Fútbol, por existir y dejar exteriorizar mis frustraciones durante este proceso insultando jueces, técnicos y jugadores, partido tras partido, entre decepciones y festejos inolvidables.

*Le dedico esta tesis a mi padre, Oscar Minteguiaga, "Alegría".
Aunque no está físicamente conmigo siempre estuvo presente en mis pensamientos y sé
que de alguna manera sigue conmigo cuidándome en mis aventuras, aunque no esté
estudiando peces en alta mar, como él quería.*

INDICE

| | |
|--|----|
| Resumen..... | 1 |
| Summary..... | 2 |
| Introducción..... | 3 |
| 1. Sistemas de apareamiento y estrategias reproductivas..... | 3 |
| 2. Cortejo..... | 4 |
| 3. Cópula..... | 5 |
| 4. Comportamiento parental..... | 7 |
| Antecedentes específicos..... | 10 |
| 1-El carpincho: características generales de la especie..... | 10 |
| 2-Dimorfismo sexual, marcaje y estructura social..... | 11 |
| 3-Reproducción y comportamiento sexual..... | 13 |
| 4-Comportamiento parental..... | 16 |
| Objetivo general..... | 19 |
| Estudio 1 – Comportamiento reproductivo..... | 19 |
| 1. Materiales y métodos..... | 20 |
| 2.Resultados..... | 27 |
| 3. Discusión..... | 38 |
| Estudio 2 - Comportamiento madre-cría..... | 43 |
| 1 – Materiales y métodos..... | 43 |
| 2 – Resultados..... | 47 |
| 3 - Discusión..... | 64 |
| Conclusiones..... | 66 |
| Referencias bibliográficas..... | 68 |
| Anexos..... | 74 |

RESUMEN

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), mamífero autóctono del Uruguay, ha sido utilizado como fuente de alimento e insumos de marroquinería. Existen escasos criaderos legales en Uruguay, siendo mínimos los de cría intensiva. El obstáculo más importante en la explotación comercial del carpincho es la falta de conocimiento de su comportamiento y biología reproductiva. El objetivo general de esta tesis fue describir el comportamiento sexual y materno-filial de esta especie en condiciones de cría intensiva. Mediante observación sistemática registramos los comportamientos de 7 parejas de carpinchos, y de 20 pares de madres y crías, pertenecientes al criadero del Sr. Marzaroli, en Salto, Uruguay. Se visitó el lugar desde 2009 a 2013, totalizando 854 h de registros. Para detectar desde el inicio el comportamiento previo de cortejo y cópula, se realizaron registros con el método de animal focal durante 30 min. Si se detectaba alguna persecución de macho a hembra, el registro se prolongaba al menos hasta 30 min después de la última monta. Para los comportamientos materno-filiales se realizaron registros focales continuos de 2 h una vez al día, y focales con duración de 10 min a lo largo del día. La frecuencia y duración de comportamientos que involucran la nutrición, la comunicación y el reconocimiento entre madre y cría se registraron en 4 edades distintas de la progenie: 1 semana (n=11), 1 mes (n=9), 2 meses (n=8), y 3 meses (n=6). La duración del cortejo y la cópula fue de 15 y 28 min, en promedio, respectivamente. La monta tuvo una frecuencia de 2 eventos cada 5 min, durando 8 ± 1 s cada uno. Un análisis secuencial reveló que durante la etapa de cortejo, las persecuciones del macho a la hembra fueron seguidas frecuentemente por las vocalizaciones de la hembra. En la etapa de cópula se observó un aumento muy significativo de la frotación contra sustratos del morrillo de la hembra. Los comportamientos cuya secuencia se repitió con más frecuencia fueron las vocalizaciones de la hembra tras la monta, posteriormente la frotación de sustratos, y las persecuciones. En el período post-cópula se registró una disminución de la frecuencia de vocalizaciones de la hembra respecto a lo visto en las anteriores etapas. En los patrones comportamentales materno-filiales la lactancia se mantuvo constante, tanto en frecuencia como duración, hasta los 2 meses de vida de la cría, aumentando en paralelo el consumo de sólidos. Los olfateos de la madre a la cría fueron mayores en la primera semana, y durante esa etapa se produjo la mayor proximidad entre ambos. La hembra del carpincho tendría un rol proactivo en la reproducción, con comportamientos que indicadores de su proceptividad al macho, como vocalizaciones y frotaciones de su morrillo. El destete de las crías se da al tercer mes de vida y de forma abrupta. Mediante el olfateo la madre identifica y reconoce a las crías como pertenecientes a su grupo de manera temprana. Se aporta una mayor comprensión del comportamiento de esta especie, contribuyendo a mejorar el manejo y producción responsable del carpincho.

SUMMARY

The capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), a native mammal from Uruguay, has been used as food and for its leather. There are very few legal intensive breeder facilities in this country. The more remarkable problem in capybara commercial production is the lack of knowledge about its behaviour and reproductive biology. The main goal of this thesis was to describe the reproductive and mother-young behaviour in intensive breeding conditions. The behaviour of 7 mating pairs of capybaras and 20 pairs of mother –young from breeder facility owned by Mr. Marzaroli in Salto, Uruguay, was recorded by systematic observation. The place was visited from 2009 to 2013, with 854 h of registration in total. Focal animal records during 30 min were performed in order to detect the beginning of courtship and mating. Once detected a male- female pursuit, the record continued until 30 min after the last mount watched. For mother- young behaviour, focal animal method was used with three samples of 10 min each one, along the daylight per pair. There were also records from the same dyads which lasted 2 continuous h, once per day. The frequency and duration of behaviours involving nutrition, communication and recognition between mother-young were registered in 4 infant ages: 1 week (n=11), 1 month (n=9), 2 months (n=8) and 3 months (n=6). The average duration of courtship was 15 m and mating lasted 28 min. Mounting frequency was of 2 events each 5 min, during 8 ± 1 s. Sequential analysis of pattern behaviour during the courtship period revealed that male-female pursuits were followed at a high frequency by female vocalizations. During the mating period the behaviours which sequence repeated more frequently were female vocalizations after mounting, then rubbing on substrates her morrillo, and pursuits. There was a decrease in the frequency of vocalizations in the female in the post-mating period compared with the other three. During the mating period there was an increase in the rubbing of the supranasal gland of the female against substrates. In mother –young behavioural patterns, lactation was constant during the first 2 months of life, in frequency and duration, with an increase of solid food intake at the same time. Sniffing frequency from mother to young was higher in the first week ($p<0.05$), compared with other ages. Mother and young stay closer to one another during those first 7 days of life. The capybara female has a proactive role during reproduction, with behaviours that indicate her proceptivity to the male, as vocalizations and rubbings of her supranasal gland. Weaning of young occurs at 3 months of life, abruptly. For the mother, sniffing the young is the main tool for identification and recognition. It is more important for the mother to recognize the young being from her own social group at an early age. We present more understanding of the behaviour of this species, contributing to a better management and responsible production of the capybara.

INTRODUCCIÓN

En la presente tesis se describen aspectos comportamentales de un roedor autóctono, *Hydrochoerus hydrochaeris*, profundizando en su reproducción y desarrollo del vínculo materno-infantil. Para una mejor comprensión de la temática, se presenta un panorama de la reproducción en mamíferos, sus distintas etapas y variabilidad de sus parámetros en algunas especies. Luego se exponen variadas facetas del desarrollo del comportamiento parental en mamíferos. Finalmente se presenta a la especie de estudio, desde sus aspectos ecológicos, morfológicos, fisiológicos y etológicos.

1 – Sistemas de apareamiento y estrategias reproductivas

Los mamíferos muestran una amplia gama de sistemas de apareamiento, conformando relaciones entre machos y hembras con distintos grados de estabilidad o mantenimiento a lo largo del tiempo o la estación reproductiva (ej. monogamia, poligamia o promiscuidad). En la mayoría de las especies monógamas, el macho contribuye al cuidado de las crías, con comportamientos que incluyen desde la construcción de nidos, defensa del territorio que ocupan las hembras y crías, o alimentando a la hembra lactante. Los miembros de la pareja se aparean principalmente entre ellos y permanecen juntos durante un período determinado, ya sea por una sola estación reproductiva o varias, o durante el desarrollo de la cría (Clutton-Brock, 1989, revisión; Emlen & Oring, 1977). En mamíferos la monogamia está limitada a muy pocas especies, como por ejemplo, el ratón de California (*Peromyscus californicus*; Gubernick & Teferi, 2000).

En el sistema poligámico, los individuos de un sexo buscan activamente aparearse con varios individuos del otro sexo. Si es el macho el que se aparea con varias hembras se habla de poliginia, y si es al contrario se denomina poliandria. En la poliginia, las hembras son las que suelen encargarse del cuidado parental. Dentro de los mamíferos esta es la estrategia más generalizada (94% de las especies; Clutton-Brock, 1989, revisión). En general, la poliginia aparece en especies que presentan un alto grado de dimorfismo sexual (diferencias morfológicas externas entre los sexos), como por ejemplo, el elefante marino (*Mirounga angustirostris*; Lebeouf, 1972). La poliandria se ha observado en pocas especies de animales con reproducción sexual, siendo menos frecuente en el reino animal que la monogamia. Se encuentran hembras poliándricas en varias especies de mamíferos (perros de las praderas de Gunnison, *Cynomys gunnisonii*; hienas rayadas, *Hyaena hyaena*), en las que pueden aparearse no sólo con el macho dominante sino que también copulan con los subordinados (Hoogland, 1998; Wagner, 2007). Dentro de estos sistemas existe mayor o menor estructura jerárquica que permite un grado variable de acceso de los otros individuos (machos o hembras) a la cópula.

En la mayoría de los mamíferos la hembra acepta al macho solamente en períodos específicos, denominados celos o estros. El período en el cual el estro ocurre exclusiva o principalmente se denomina estación reproductiva (Glover, 2012). De esta forma encontramos que algunos mamíferos tienen una estacionalidad fuertemente marcada. Los llamados reproductores de días cortos, como la oveja, comienzan a aparearse a medida que se reducen las horas de luz solar (conforme termina el verano y avanza el otoño. Por el contrario, los reproductores de días largos, como los equinos, lo hacen cuando la cantidad de horas de luz es mayor que las de oscuridad (desde fines del invierno y durante la primavera; Walters, 2007). Estas estrategias asegurarían al

momento del parto la mayor disponibilidad de recursos alimenticios, tanto para la cría como para la madre, además de presentar un clima más benigno para ambos, entre otros beneficios. Sin embargo otras especies pueden aparearse a lo largo de todo el año, sin importar la variación en disponibilidad de alimento, condiciones climáticas u horas de fotoperíodo (Bustos Obregón & Torres, 2012).

La duración y frecuencia del período de receptividad de la hembra varía entre los mamíferos. Existen especies donde el celo dura algunas horas en cada ciclo estral, como la vaca (13 a 17 h), la rata (13 a 15 h) o el cobayo (6 a 12 h). En otras la receptividad perdura varios días, como el perro (7 a 10 d) y algunos primates (12 a 25 d) (Rastogi, 2007). Las especies también pueden dividirse en monoéstricas y poliéstricas, y éstas a su vez pueden ser poliéstricas estacionales (con apareamientos en determinado período; como equinos y ovinos), o continuas (apareándose durante todo el año; como bovinos y porcinos; Glover, 2012). La mayoría de las hembras de los mamíferos ovulan espontáneamente; liberan sus ovocitos en el tracto femenino de acuerdo a cambios hormonales cíclicos, sin necesitar ningún tipo de estímulos del macho. En otras especies la ovulación debe ser inducida por la propia cópula, que estimula la liberación de los ovocitos en ese mismo momento. Ejemplos de ovuladores inducidos son varios felinos, lagomorfos y camélidos. En muchas de estas especies el pene del macho posee una anatomía particular, con elaboradas estructuras que sirven para estimular la vagina o el cervix durante la cópula e inducir la ovulación (Rastogi, 2007).

En las hembras de muchas especies se pueden apreciar cambios neuroendócrinos y comportamentales que anteceden al período de receptividad. La actividad locomotora en general aumenta, la hembra puede buscar activamente al macho o exhibir comportamientos de monta hacia ejemplares del mismo sexo. A nivel externo o morfológico pueden presentarse cambios como entumecimiento o hiperpigmentación de la vulva, y secreciones vaginales. Todos estos cambios están asociados con la variación en el perfil endócrino de la hembra (Rastogi, 2007; Walters, 2007).

2 - Cortejo

Tanto los machos como las hembras a menudo eligen a sus potenciales parejas basados en el comportamiento de la misma durante el cortejo. Comúnmente se define la etapa del cortejo como “el sistema de comunicación reproductiva heterosexual que conduce al acto consumatorio sexual” o “todos los comportamientos que preceden o acompañan el acto sexual que lleva a la concepción de descendencia” (Bastock, 1967 y Halliday, 1981, citados en Dewsbury, 1988). Aun así, existen variadas especies donde se presenta comportamiento de cortejo entre individuos del mismo sexo (revisión, Bailey & Zuk, 2009). Algunos machos han desarrollado características físicas especializadas para competir por las hembras con otros oponentes previo al cortejo (como cuernos, astas, mayor tamaño corporal) o para atraerlas durante el cortejo (tales como pelaje, coloraciones, u otros caracteres sexuales secundarios). Ambos sexos pueden utilizar despliegues comportamentales estereotipados (vocalizaciones, danzas, gestos) para asegurarse la atención del otro (West, 2009).

El cortejo en algunos roedores (rata, *Rattus norvegicus*; ratón, *Mus musculus*) comúnmente consiste en eventos de sollicitación de la hembra hacia el macho (tales como acercarse y alejarse rápidamente de él), vocalizaciones ultrasónicas, olfateos

recíprocos y persecuciones. En el proceso final del cortejo, estos machos persiguen a la hembra y la montan, mientras ésta adopta una postura característica de receptividad, la lordosis (Sachs & Barfield, 1970; revisión, Dewsbury, 1988; Erksine, 198,; Hull & Dominguez, 2007). En otras especies de roedores (cobayo, *Cavia porcellus*) el macho mordisquea el pelaje de la hembra, en el cuello y en la cabeza, olfatea la región anogenital, emite vocalizaciones guturales mientras camina rodeándola y se balancea sobre sus patas traseras (Thornton et al, 1991).

Las principales especies de interés productivo en el Uruguay (bovinos, ovinos, suinos), presentan en sus cortejos algunas características comunes. Por ejemplo, el macho, una vez atraído por una hembra en particular, prueba su receptividad haciendo intentos de monta, apoyando su mentón sobre la hembra, y lamiendo y olfateando la región perianal. Sin embargo, también existen algunas particularidades. En el caso del carnero, este ejecuta “codazos”, que son extensiones y flexiones de una pata delantera, que orientan a la hembra. También realiza vocalizaciones de baja frecuencia, movimientos de la cabeza y el flehmen o vomerolfación (Banks, 1964). El flehmen es un comportamiento muy usual en machos de varias especies, como ungulados, primates, félidos y algunos insectívoros. El animal extiende su cuello, cierra sus fosas nasales y frunce su labio superior, exponiendo sus incisivos superiores y la cresta de la encía. Usualmente sucede después de lamer la orina o la vulva de una hembra o simplemente olerla (Barrows, 2000). Las actividades de la hembra incluyen pararse, con la cabeza baja, y orejas elevadas; mover la cabeza para observar al macho cortejante; desplazamientos interrumpidos para mirar de nuevo al macho. El estímulo más simple que motiva a un macho a montar e intentar copular es la quietud de la hembra. Los “codazos” persistentes del carnero a la oveja pueden resultar en su aceptación por parte de la hembra. En ese caso, su comportamiento de solicitud incluye acercarse al carnero, frotar y empujar con su cabeza en la región escrotal y flancos del macho (Chenoweth, 1981, Price, 1985).

En los bovinos, cuando la hembra está en estro, presenta un aumento de la actividad locomotora, pudiendo mostrar agresividad hacia otras hembras. La vaca también realiza flehmen, lamidos e intentos de monta homosexual (Chenoweth, 1981). La visualización de las montas entre las vacas le permitiría al toro localizar a las hembras en estro. También utilizaría señales olfativas y gustativas, a través del lamido de la zona genital femenina y la vomerolfación (French et al, 1989). En suinos es la hembra quien adopta un rol activo en la búsqueda del macho para aparearse. Las cerdas en proestro y estro son fuertemente atraídas por el macho, llegando incluso a montarlo (Hafez & Signoret, 1969, citados en Beach, 1976). Los machos pueden olfatear la vagina de la hembra, vocalizar, secretar saliva con grandes concentraciones de feromona y mordisquear a la cerda, entre otros comportamientos (Chenoweth, 1981). Los estímulos del macho son importantes para inducir el reflejo de inmovilización en las cerdas en estro, con una participación importante de los estímulos olfativos y auditivos, lo que indica que están dispuestas a ser montadas (Aguilera –Reyes et al, 2006).

3 - Cópula

Luego de ser cortejada, la hembra receptiva permanece inmóvil mientras el macho la investiga y eventualmente la monta. En la monta el macho levanta la parte delantera de

su cuerpo y la apoya sobre la parte trasera de ella. En algunos casos, el macho la sujeta con sus patas delanteras apoyadas en sus flancos y comienza una serie de embestidas rápidas con su pelvis (Dewsbury, 1988). Durante estas embestidas generalmente su pene está erecto, pudiendo o no realizar intromisiones. En algunas especies la hembra puede adoptar una postura característica, la lordosis, arqueando su espalda y exponiendo su vulva para facilitar las intromisiones del pene del macho. Posteriormente, tras haber recibido la estimulación derivada de las embestidas intravaginales, el macho eyacula, transfiriendo su esperma a la hembra (Hull et al, 2002). Es usual la ocurrencia de un período posteyaculatorio en el que, sin importar la intensidad de los estímulos, el macho no puede retomar la actividad sexual. La duración de este período, también llamado refractario, puede ir de unos pocos segundos o minutos en algunas especies de roedores, hasta varias horas o incluso días en otros mamíferos (revisión, Dewsbury, 1972). Luego de este período de inactividad, la secuencia de acercamientos, monta, intromisiones y eyaculación vuelve a repetirse. Los períodos de actividad e inactividad se alternan hasta que el ritmo del acto copulatorio disminuye al punto que los animales se sacian (Sachs & Barfield, 1970). En la tabla I se pueden comparar diferentes parámetros reproductivos en machos de diferentes especies de roedores.

Tabla I - Parámetros de la cópula en distintos roedores machos

| Especie | Duración intromisión (s) | Nº intromisiones | Duración eyaculación (s) | Período post-eyaculatorio | Referencias |
|---|--------------------------|------------------|--------------------------|---------------------------|--|
| Rata (<i>Rattus norvegicus</i>) | 0,2–0,3 | 7-10 | 0,8–2 | 6 a 10 min | Dewsbury (1972) Hull & Dominguez (2007) |
| Ratón (<i>Mus musculus</i>) | 13-25 | 5 - 142 | 13-23 | 17 a 60 min | McGill (1962) Burnett et al (1996) |
| Hamster (<i>Mesocricetus auratus</i>) | 2,4 | 10-15 | 3,4 | 35-90 s | Bunnell (1977) |

Durante el período de cópula en la rata, mayormente se suceden acercamientos del macho hacia la hembra por detrás, montándola, y realizando varias embestidas superficiales con su pelvis, sin ocurrir una penetración. Luego, al detectar la vagina de la hembra, realiza embestidas profundas, insertando su pene. Inmediatamente salta hacia atrás y acicala sus genitales (revisión, Dewsbury, 1972). Después de varias intromisiones se produce la eyaculación, caracterizada por una embestida profunda y de mayor duración que las preliminares, y una desmonta mucho más lenta (Beyer et al, 1981, citado en Hull & Dominguez, 2007). Después de la eyaculación, el macho vuelve a acicalar sus genitales y entra en un período de descanso posteyaculatorio antes de retomar los apareamientos. Puede suceder, sin embargo, que este período se acorte, y que luego de 2 o 3 horas posteriores a la eyaculación, el macho sea capaz de interesarse y cortejar a una hembra nueva (comportamiento conocido como efecto Coolidge). Tras varias eyaculaciones el macho se sacia y no copulará de nuevo en un plazo de 1 a 3 días (Hull & Dominguez, 2007).

El apareamiento del ratón (*Mus musculus*) presenta características distintas a las de la rata. Se dan numerosas intromisiones, con embestidas intravaginales que se mantienen hasta la eyaculación. El reflejo eyaculatorio del ratón consiste en un estremecimiento corporal mientras mantiene la intromisión. Entonces sujeta a la hembra con sus cuatro miembros, cayendo usualmente hacia un lado, arrastrando a la hembra con él (McGill, 1962). La duración de los intervalos posteyaculatorios puede variar entre varios min hasta 1 h. Tras la eyaculación se termina el interés sexual por esa hembra, al menos por 24 h. Pero, al igual que en *Rattus norvegicus*, se presenta el efecto Coolidge y se pueden suceder nuevos apareamientos con una nueva hembra (Hull & Dominguez, 2007).

En condiciones experimentales, la hembra del hámster dorado (*Mesocricetus auratus*) puede posicionarse en lordosis inmediatamente después que el macho es introducido a su recinto. El macho puede realizar una intromisión completa al primer intento de montar a la hembra, o puede presentar embestidas pélvicas para orientarse hacia la vagina de la hembra, que cesan luego de la intromisión. Durante una intromisión profunda se da la eyaculación, que es seguida de una serie de “intromisiones largas” con embestidas intravaginales pero sin transferencia espermática, antes de que el macho se sacie (Bunnell et al, 1977; Hull & Dominguez, 2007).

En las especies con explotación comercial, la mayoría de los patrones de apareamiento se ven modificados por la domesticación y los diferentes manejos, de acuerdo a los sistemas productivos, como el extendido empleo de la inseminación artificial en ganado lechero (Cavestany et al, 2008).

4 - Comportamiento parental

El cuidado parental consiste en una serie de comportamientos dirigidos por los adultos hacia las crías, tendientes a protegerlas, alimentarlas y garantizar su supervivencia. Estos comportamientos se pueden dar desde el nacimiento hasta la independencia o madurez de la descendencia. En varias especies de mamíferos placentados, inmediatamente después del parto la madre ingiere la placenta, los fluidos y las membranas amnióticas y coriónicas. La supervivencia del recién nacido implica que la madre debe romper las membranas fetales para liberarlo y permitirle respirar, además de cortar el cordón umbilical que lo conecta a la placenta. Esta se puede considerar como la primera interacción entre madre y cría fuera del útero. Este comportamiento se ha registrado en roedores, carnívoros, ungulados, primates y lagomorfos (Kristal, 1980; Melo & González-Mariscal, 2003). Existen muy pocas especies donde el macho, presente al momento del parto, también realiza placentofagia, como por ejemplo el hámster enano (*Phodopus campbelli*) y el ratón de California (*Peromyscus californicus*; Perea-Rodriguez & Saltzman, 2014), siendo ambas especies biparentales y socialmente monógamas. Comúnmente el desencadenamiento del comportamiento maternal en los mamíferos coincide con cambios endocrinos al final de la preñez. Las hormonas que facilitan el comportamiento materno son principalmente la prolactina y la oxitocina, que actúan en el Área Preóptica Media, entre otras regiones cerebrales, para estimular dicha conducta (González-Mariscal & Poindron, 2002).

En los mamíferos, la atención del recién nacido es brindada generalmente sólo por la madre, aunque existen sistemas de cuidado biparental, de crianza comunitaria y aloparental (Barrows, 2000). Por ejemplo, en algunas especies otros individuos de

ambos sexos (denominados helpers) ayudan al cuidado de la descendencia, como en perros salvajes (*Lycaon pictus*), suricatas (*Suricata suricatta*), y ratas topo desnudas (*Heterocephalus glaber*). En los casos de cría comunitaria entre varias hembras lactantes, estas se aparean y dan a luz al mismo tiempo, existiendo un cuidado cooperativo de las crías, como en leones (*Panthera leo*), coatíes (*Nasua nasua*) o hienas manchadas (*Crocuta crocuta*; König, 1997). En otras especies, el padre también puede ayudar a la hembra en el cuidado de los recién nacidos como en topos de la pradera (*Microtus ochrogaster*) y ratones de California (*Peromyscus californicus*; Perea-Rodríguez & Saltzman, 2014).

Al momento del nacimiento, las crías de los mamíferos pueden ser categorizadas como precoces o altriciales. Los neonatos precoces (como corderos o cervatillos) típicamente nacen cubiertos de pelo y con sus sentidos bien desarrollados. Tienen los ojos abiertos, oídos funcionales y capacidad de desplazamiento propia en cuestión de horas. Los neonatos precoces utilizan la termorregulación fisiológica para mantener su temperatura interna constante aún en ambientes fríos, aunque dicho mecanismo no esté completamente desarrollado (revisión, Nowak et al, 2000). En ovejas y cabras el cuidado parental incluye tocar a la cría con su hocico, lamerlos, emitir balidos de baja intensidad y aceptar la lactancia de sus ubres. En relación a la interacción madre-cría, las especies pueden ser seguidoras de la madre (como ovejas y caballos), u ocultarse (“hidere”, como algunos ciervos y cabras) siendo la madre quien va a su encuentro con una frecuencia variable. La estrategia de los “hidere” sería evitar predadores, al no exponer a las crías directamente, lo que a su vez permite a la madre forrajear con mayor libertad (Rosenblatt, 2002). Usualmente las especies de crías precoces seguidoras son animales de manada, en las que la madre y su prole se reúnen con el grupo al poco tiempo después del nacimiento. En el caso de estas crías, la madre y la manada las protegen directamente al estar siempre en contacto (revisión, Olazábal et al, 2013).

Por el contrario, las crías altriciales (como gatos y ratas) son de tamaño pequeño, nacen en camadas medianas a grandes, y pueden estar confinados a un nido por los primeros días o semanas de vida. Estos neonatos tienen ojos y oídos cerrados, poco o nada de pelo, y movilidad limitada tras su nacimiento. Los altriciales tienen una capacidad limitada para termorregular (revisión, Nowak et al, 2000). Durante sus primeros días de vida, dependen del calor proveniente de su madre, del calor compartido con sus hermanos de camada y por el aislamiento provisto por los materiales del nido. La madre los acicala, lame y los acarrea con su boca si se dispersan. También los protege activamente, con comportamientos agonísticos hacia individuos de su misma especie y predadores que puedan amenazar a su prole (Rosenblatt, 2002). Un punto intermedio en esta escala de desarrollo postparto sería el caso de crías semialtriciales, como las de los primates y quirópteros. Estos nacen con sus habilidades motoras limitadas y tienen que ser acarreados en brazos o espalda de sus madres por cierto tiempo, similar a lo que acontece con las crías altriciales, pero tienen sus capacidades sensoriales desarrolladas al nivel de las crías precociales (Barrows, 2000).

En algunas especies, como ratas, ratones y conejos, se dan comportamientos maternos hacia cualquier cría presente en el nido, sea o no la propia. En contraste con estas especies que no presentan selectividad de crías, otros animales con neonatos precoces (como la oveja y la cabra), establecen rápidamente un vínculo exclusivo con su descendencia, y rechazan a cualquier infante que intente lactar de ellas (revisión, Olazábal et al, 2013). La identificación de la prole se realizaría principalmente por el

olfato, aunque también intervendrían señales visuales y vocales (González-Mariscal & Poindron, 2002). Por otra parte, en otras especies como el cuis (*Galea musteloides*), existe cría comunitaria entre madres lactantes y amamantamiento no específico, comportamiento denominado generalmente como aloamamantamiento. Aunque la madre identifique a sus propias crías, es capaz de amamantar a crías ajenas sin rechazarlas, y su descendencia a su vez puede alimentarse de la leche de otras hembras que también estén amamantando simultáneamente (Künkele & Hoeck, 1995).

Durante el postparto el comportamiento maternal se mantiene por la interacción con las crías, sin que las fluctuaciones hormonales jueguen un papel crítico (Rosenblatt, 2002). El desarrollo y evolución de la interacción madre-cría desde el nacimiento hasta el destete no ha sido estudiado en detalle en la mayoría de las especies. Sin embargo, este desarrollo se caracteriza por un aumento en la independencia de las crías, un aumento de su actividad locomotora, y el comienzo de una etapa de juego previa a la maduración comportamental (revisión, Olazábal et al, 2013).

La lactancia puede durar desde algunas semanas, como en ratas, ratones y cerdos, hasta varios meses como en los ovinos y bovinos. Las glándulas mamarias varían en su número y ubicación en las distintas especies. Los monotocos producen una o dos crías y tienen glándulas mamarias en la región inguinal (como en cabras, por ejemplo), mientras que los politocos poseen glándulas mamarias pareadas a lo largo de la línea ventral media (como las cerdas) y paren camadas numerosas (González-Mariscal & Poindron, 2002). Los principales componentes de la leche materna son agua, lactosa, grasa, proteínas y minerales (Walters, 2007). La frecuencia de amamantamientos varía ampliamente entre las especies. En la rata se dan dos períodos de amamantamiento por hora; en perros, hámster y gatos, una vez por hora; mientras que en conejos la madre amamanta a las crías una vez al día, por un lapso de 3 min. Otras madres pueden pasar varios días sin amamantar (como la musaraña arborícola, *Ptilocercus lowii*) e incluso hasta una semana (como en fósidos). En ovejas, cabras y suinos, las madres alimentan con su leche una o dos veces por hora. El momento del destete también es muy variable, siendo la foca capuchina (*Cristophora cristata*) una de las especies que presentan un destete muy precoz, a tan sólo cuatro días postparto. En el caso de la rata, el destete sucede alrededor de los 25 a 30 días postparto, mientras que en las ovejas sucede entre los tres a los cinco meses (Arnold et al, 1979), y en los primates y leones ocurre al año o más de vida (Rosenblatt, 2002).

Los roedores son uno de los órdenes de mamíferos más exitosos en términos de radiación y flexibilidad. Su comportamiento adaptativo y eficiencia reproductiva, les ha permitido conquistar una gran cantidad de ambientes. En este caso, esta tesis se enfoca en describir el comportamiento sexual y maternal del carpincho para poder entender mejor la estrategia social y reproductiva desarrollada por esta particular especie de roedor.

ANTECEDENTES ESPECÍFICOS

1 - El carpincho: características generales de la especie

El carpincho es el roedor viviente más grande del mundo. Pertenece al suborden Hystricognathi, que incluye tanto a roedores del viejo como del nuevo mundo. A los hystricognatos sudamericanos comúnmente se los conoce como Caviomorfos. Ocupan una diversidad de nichos y llegan a ser comparados ecológica y morfológicamente con otros herbívoros terrestres, como ungulados y lagomorfos (Mones & Ojasti, 1986). Por sus características los carpinchos tienen su propia familia, Hydrochoeridae. Su distribución geográfica abarca todo el sub-continente sudamericano (con la excepción de Chile), y parte de Centro América. Se encuentra asociado a las cuencas de los ríos sudamericanos más importantes: Orinoco, Amazonas, San Francisco y Uruguay. Existen dos subespecies: *H. hydrochaeris* e *H. isthmus*, de menor tamaño que el primero y restringida geográficamente a Panamá, Venezuela y Colombia (Alho, 1986). Sus hábitos acuáticos los llevan a optar por hábitats con cuerpos de agua permanente en las cercanías, ya sea en forma de riveras de ríos y lagunas, o tajamares y humedales. En Uruguay se distribuye a lo largo y ancho del territorio y principalmente se lo encuentra en zonas de humedales y bosques ribereños (Mayor et al, 2007).

Su tamaño en la adultez alcanza 1 a 1,5 m de longitud, y una altura de 0,5 m. Otras características físicas del carpincho son su cuello corto y cabeza prolongada, alta y ancha, con la presencia de un hocico achatado, con labios superiores hendididos. Sus orejas son pequeñas, sin pelo y muy móviles. Los ojos y orificios nasales están situados en la parte superior de la cabeza, alineados con las orejas, como adaptación a la vida acuática (Jiménez, 1995). Las extremidades de los carpinchos son cortas en relación al tamaño corporal, siendo las traseras más largas. En las patas anteriores presentan cuatro dedos y en las posteriores tres. Todos los dedos están unidos entre sí por membranas natatorias y terminan con uñas fuertes y gruesas. Como otros caviomorfos carece de cola (Mayor et al, 2007).

Al igual que otros integrantes de la fauna nativa, el carpincho ha sido utilizado como fuente natural de proteínas en la alimentación de los pobladores de la campaña. El peso vivo del animal de un año de vida alcanza los 25 kg, y al cumplir los dos años, ya adulto, llega a los 40 kg (Saadoun & Cabrera, 2008). De este animal se utiliza principalmente su carne y cuero. En ocasiones también se lo mantiene como mascota exótica por lo que el carpincho tiene, entre otros, un valor ecológico, económico y sociocultural. La carne del carpincho es magra y de buena calidad, teniendo un bajo contenido de lípidos y colesterol (Oda et al, 2004; Bressan et al, 2004). Además de los usos tradicionales, esta carne se presta para la fabricación de embutidos y conservas. El cuero del carpincho es suave, resistente e impermeable y resulta excelente para fabricar botas, guantes o camperas. También es utilizada la grasa como suplemento nutricional para animales (García et al, 2000).

Este roedor herbívoro es monogástrico y de digestión cecal, como lagomorfos, equinos o paquidermos (García et al, 2000). Su proceso digestivo se inicia con un fino molido de las pasturas con sus dientes molariformes, reduciendo los forrajes a tamaños de partículas que contribuye a su eficiencia digestiva (Ojasti, 1973, citado en Mayor et al, 2007). Además mediante la cecotofía (reingestión directa desde el ano de contenido

cecal) se incrementa la eficiencia de utilización de la energía y de algunos nutrientes como las proteínas y las vitaminas (Mendes et al, 2000). Prefieren las gramíneas con alto contenido proteico, pero en zoológicos y predios productivos también se los alimenta con raciones concentradas, frutas y verduras (Zara, 1973; Alho, 1986).

Las poblaciones silvestres de carpincho han disminuido debido a la caza indiscriminada y a la destrucción de su hábitat (Álvarez & Kravetz, 2004). En nuestro país existen algunos criaderos autorizados por RENARE (Recursos Naturales Renovables, MGAP) que deben cumplir con disposiciones comunes a criaderos de fauna silvestre y reglamentaciones específicas para la especie. Sumado al hecho de que se trata de una explotación no tradicional, los criadores se enfrentan a la falta de conocimiento de la biología reproductiva y social de la especie, principalmente de sus aspectos comportamentales.

2 – Dimorfismo sexual, marcaje y estructura social

Los carpinchos no presentan dimorfismo sexual externo marcado, salvo por el desarrollo en los machos dominantes de una glándula supranasal (denominada morrillo), con cuya secreción marcan su territorio (Macdonald et al, 1984; Lord 1994). Esta glándula también está presente en las hembras pero mucho menos desarrollada. En ambos sexos se encuentran los sacos o glándulas anales, las cuales, según Macdonald et al (1984), serían las más utilizadas por las hembras para el marcaje. Estos mismos autores afirman que los carpinchos muestran dimorfismo sexual en el morrillo y los sacos anales (llamados en su conjunto glándulas odoríferas). Este dimorfismo se manifestaría tanto a nivel comportamental como anatómico. Las secreciones del morrillo y los sacos anales son diferentes en machos y hembras aunque ambos contienen lípidos (esteroles y/o terpenos), aminas y aminoácidos. Los mismos compuestos están generalmente presentes en diferentes cantidades y proporciones en los distintos individuos, sugiriendo una identificación individual sobre la base de una “huella química” (Macdonald et al, 1984). Los machos más grandes también tienen testículos más pesados y morrillos más grandes (Herrera, 1992), característica de los machos dominantes quienes poseen la mayor cantidad de encuentros sexuales exitosos.

Estudiando animales en vida libre en Venezuela, Herrera & Macdonald (1994) encontraron que el comportamiento más frecuente era el marcaje con las glándulas odoríferas, principalmente usando las glándulas anales (siendo el 71,4 % de los marcajes). Distintos autores encontraron que los machos marcan más que las hembras (Schaller & Crawshaw, 1981; Herrera & Macdonald, 1994). Los contextos más comunes en el que ocurren los marcajes (definido como los eventos ocurridos 2 min previos al marcaje) son: otros marcajes, agresión, persecuciones sexuales y olfateo a otro individuo (estos dos últimos en frecuencias muy bajas, Herrera & Macdonald, 1994). Estos autores resaltan el hecho de que en 3 años de observación, sólo en 21 ocasiones registraron a un individuo marcando el cuerpo de otro animal, siendo mayormente las hembras a los machos (13 veces) y siempre con su morrillo. No se encontraron investigaciones que profundizaran sobre las características del comportamiento de marcaje en la hembra, específicamente en el que involucra el uso de su morrillo.

Siendo animales sumamente sociales presentan una jerarquía muy marcada. Cada grupo de carpinchos admite un solo macho dominante, y los demás machos adquieren el carácter de subordinados. El macho dominante mantiene ese estatus mediante comportamientos agonísticos hacia los subordinados (que incluyen persecuciones, mordidas, amenazas) en las que estos últimos son desplazados. El dominante lidera el grupo y defiende a sus hembras y crías, pero eso no le garantiza el éxito absoluto en los apareamientos (Herrera & Macdonald, 1987, 1993). Estos autores reportaron que un 75 % de las cópulas fueron realizadas por el macho dominante y Salas (1999, citado en Herrera, 2013) observó lo mismo en un 81% de las cópulas. Herrera & Macdonald (1994) definen al sistema de apareamiento de los carpinchos como polígamico, a pesar de que las hembras pueden aparearse con los subordinados ante la incapacidad del macho dominante de servir a todas las hembras en estro. Sería más apropiado definirlo como un sistema promiscuo. López et al (2008) encontraron que los machos subordinados invertirían más que los dominantes en tejido productor de esperma, como forma de equiparar su inversión absoluta en esperma. Obtuvieron una correlación negativa entre el volumen del morrillo y las secciones de tejido de los testículos que tienen túbulos seminíferos. Los machos dominantes invertirían más en tejido productor de testosterona para mantener su estatus: mayor peso corporal, mayor tamaño de testículos y mayor tamaño del morrillo.

En hembras estudiadas a campo abierto, Herrera y Macdonald (1994) no encontraron ningún sistema de jerarquía, y las agresiones eran mucho menos frecuentes que entre los machos. No obstante, en condiciones de semicautiverio, Ferraz et al (2013) encontraron que las hembras presentaban una estructura social no lineal, con varias hembras ocupando la misma posición jerárquica. En ese estudio, las interacciones agonísticas sólo ocurrían durante la alimentación. Lopes (2007), quién estudió hembras en condiciones de cautiverio intensivo, encontró una jerarquía lineal, donde las hembras dominantes eran aquellas de mayor peso.

En la naturaleza, la disposición de los individuos en los grupos es con un bloque central de hembras con sus crías, los subordinados en la periferia vigilando, y el macho dominante protegiendo al grupo de posibles depredadores. Las crías siempre son mantenidas en el interior del grupo, y rodeadas por los adultos y/o hermanos mayores. Todos los adultos marcan con sus glándulas odoríferas los límites del territorio. Cuando se detecta la presencia de un intruso de otro grupo, los carpinchos, tanto machos como hembras, se tornan muy agresivos hacia el desconocido, atacándolo con sus poderosos incisivos. En otras ocasiones se dan vocalizaciones de alerta (conocidas como “ladridos”), y todos huyen hacia el matorral más cercano o se zambullen en algún cuerpo de agua, con las madres siempre rodeando a las crías (Lord, 1994; Jiménez, 1995; Mayor et al, 2007).

En cuanto a su anatomía reproductiva, el carpincho macho no tiene un escroto propiamente definido, y los testículos están localizados subcutáneamente en la región inguinal. En descanso el pene presenta una posición subcutánea, por lo que, para una identificación precisa de recién nacidos y juveniles, es necesario presionar la región anogenital para exponer el miembro. En el macho adulto el tercio distal de la parte libre del pene carece de cuerpos cavernosos resilientes, y esta porción está ocupada por el hueso peneano. Este aporta rigidez y engrosamiento pero no causa que los genitales femeninos y masculinos se traben durante la cópula como en los cánidos (Paula & Walker, 2013).

Los órganos sexuales de la hembra del carpincho consisten en un par de ovarios, un par de oviductos, un útero bipartido con un cervix en forma de Y, una amplia y larga vagina, y la vulva. El tamaño de los ovarios varía de acuerdo al estado del ciclo estral del animal. Los ovarios de las hembras adultas pesan aproximadamente 2,8 g, tienen un largo de 1,7 cm y alrededor de 1 cm de ancho (Ojasti, 1973; Silva & Perdomo, 1983 citados en Miglino et al, 2013). En cuanto al útero, Ojasti (1973) observó diferencias en su peso en hembras nulíparas y multíparas, pesando en las primeras entre 6,5 a 57 g y en las segundas entre 40 y 765 g, sin distinguir en qué etapa del ciclo estral se encontraban los ejemplares, y la cantidad exacta de partos, lo que explicaría las diferencias encontradas en el grupo de multíparas. El cervix mide 4 cm y la vagina alcanza una longitud de 15 cm (Costa et al, 2002).

3 – Reproducción

La reproducción ocurre durante todo el año, y aunque no hay una estación reproductiva específica, la frecuencia de apareamientos tiende a ser mayor al comienzo de la estación húmeda (Abril-Mayo en Venezuela, Octubre-Noviembre en el sur oeste del Brasil; Mones & Ojasti, 1986). En condiciones de cautiverio en zoológicos en distintos lugares del mundo, este patrón se mantiene aunque la disponibilidad de agua y comida es constante, y las condiciones climáticas no presentan una estacionalidad tan marcada (Chapman, 1991). En el trabajo de García et al (2000), realizado en nuestro país, se registraron nacimientos en todas las estaciones, pero debido al tamaño de la muestra (n= 70 recién nacidos) no representaría una afirmación concluyente.

Los carpinchos alcanzan la madurez sexual en condiciones de vida libre a los 10-12 meses las hembras y a los 15-18 meses los machos, dependiendo de la estación del año y de la calidad del hábitat (Zara, 1973; Mones & Ojasti, 1986). La duración promedio del ciclo estral es de 7-8 días, la ovulación es espontánea y el período de receptividad dura unas 8 h (Miglino et al, 2013). La gestación se extiende aproximadamente 150 días, el período más largo conocido entre roedores. En Venezuela los nacimientos se concentran principalmente al comienzo de la estación húmeda y al comienzo de la estación seca. Esto permitiría a los carpinchos el potencial de tener dos gestaciones al año (Mones & Ojasti, 1986). El promedio de crías por parto en vida libre es de 4 animales (Herrera & Macdonald, 1987) pero las camadas pueden variar desde 1 hasta 7 cachorros. Según Azcárate et al (1979), tras el parto la hembra volvería a ser receptiva al cabo de 20 a 25 días. De acuerdo a López Barbella este reinicio se daría a los quince días postparto (1984, citado en Costa et al, 2002).

En cuanto a parámetros de natalidad vinculados a la madre, se ha visto una variabilidad importante. Nogueira (1997, citado en Lopes, 2007) encontró que en cautiverio la edad media para el primer parto de las hembras era de 1149 ± 744 días. La hembra que parió más precozmente fue a los 486 días de vida, y la que más demoró dio a luz a los 2850 días. El promedio del intervalo interpartos fue de 471 ± 312 días, descartando de alguna manera el potencial de dos partos al año en la especie en estas condiciones. En un relevamiento en distintos zoológicos Chapman (1991) encontró que la duración promedio de dicho intervalo fue de $251 \pm 12,9$ días (rango 124-523 días, $n = 58$) y la edad promedio de las hembras al primer parto fue de 930 ± 75 días (rango 365 - 1590 días, $n = 19$).

Rodríguez et al (2012) obtuvieron muestras de semen de carpinchos mayores a 15 meses de edad mediante electroeyaculación (a 6v), y determinaron que el volumen promedio de eyaculado era de $135,5 \pm 93,6 \mu\text{L}$, el porcentaje de espermatozoides, considerados normales, fue de $51,3 \pm 19,4\%$, y la concentración de $127 \pm 59,0 \times 10^6$ espermatozoides/mL. El eyaculado de las 10 muestras presentó un aspecto blanco lechoso, con un pH de $8,1 \pm 0,4$. Los investigadores advirtieron que, sin embargo los valores de volumen y concentración del semen no representarían valores reales, ya que la técnica de electroeyaculación produciría muestras más diluidas por mayores secreciones de glándulas anexas (Rodríguez et al, 2012).

3.1 Comportamiento Sexual

3.1.1 – Cortejo

No existen descripciones detalladas o análisis cuantitativos del período de cortejo en carpinchos. Estos animales no producen signos físicos externos de estar en estro (Alho et al, 1989, citado en Miglino et al, 2013), siendo la única señal evidente del celo el comportamiento heterosexual, ya que no hay hinchazón de la vulva o exteriorización de secreciones vaginales en la hembra (revisión, Costa et al, 2002). Según Herrera & Macdonald (1993) el macho iniciaría el cortejo marcando a la hembra con su morrillo y oliendo las secreciones de sus glándulas anales. También otros autores observaron caminatas y nados en círculos, que finalizan con intentos de monta del macho; todo este proceso duraría entre 5 y 10 min (Lord, 1994; Jiménez, 1995; revisión, Costa et al, 2002). Ojasti (1968) describió el cortejo en vida libre de la siguiente manera: *“During the period of greatest sexual activity, the male closely follows the female, often maintaining his snout in contact with her rump and moving his mouth as if biting her gently in the anal region. In this fashion they may walk slowly for several hundred meters. When they reach a sizeable body of water, the female enters and swims back and forth, pursued by the male. She may dive frequently and the male may lose close contact for a few seconds. A low, clicking sound is sometimes heard during the display. The sexual pursuance in the water may last up to 10 min”*.

Macdonald et al (1984) indicaron que el macho tiende a marcar con sus glándulas más frecuentemente que la hembra, pero en el contexto reproductivo ambos sexos son igualmente activos, siendo la hembra quien utilizaría más las glándulas anales. Estas secreciones podrían no sólo indicar el estro de la hembra sino también evitar la agresión del macho. Sin embargo, no hay mayores detalles del uso de la marcación de la hembra con su morrillo ya sea hacia alguna parte del cuerpo del macho o hacia los sustratos circundantes. Durante el cortejo en vida libre, la pareja camina rápidamente o trota, con el macho elevando su nariz. La hembra se dirige al agua siendo perseguida por el macho. Si él se acerca, ella se sumerge; si la ignora, ella nada cerca de él, aparentemente como forma de incitación. Schaller & Crawshaw (1981) observaron que algunas veces la hembra sale corriendo hacia fuera del agua y frota su nariz contra algún sustrato, siendo éste frotado a su vez por el macho. Por su parte, Rodríguez (2008) observó en semicautiverio que cuando la hembra se muestra receptiva, el macho expone su pene y la marca frotando su morrillo contra el cuerpo de ella, pero no cuantificó las ocurrencias de dicho comportamiento. Ambos integrantes de la pareja emiten una vocalización de tono bajo, siendo la hembra la que vocaliza con más frecuencia, previo a dirigirse al

cuerpo de agua donde se aparean. Lord (1994) registró vocalizaciones de la hembra similares a silbidos, que atraerían al macho hacia el agua donde ella lo esperaba. Una vez juntos, la vocalización cesaría, pero no se produjeron montas exitosas durante estos encuentros.

Bedoya (2007) observó en vida libre que, previo a iniciarse el cortejo, las hembras realizarían comportamientos afiliativos (tales como la presentación de su zona genital hacia el macho, o “abrazos”), la mayoría dirigidos hacia los machos dominantes. Según la definición utilizada por el autor, el cortejo podía iniciarse si el macho se acercaba a la hembra lo suficiente como para apoyar su mentón en la grupa o tocar con su nariz la zona anogenital de la hembra. También marcó como punto de inicio de esta etapa si el macho montaba a la hembra sin haber persecuciones previas. Para determinar su final se basó en criterios como que cambiasen los participantes del cortejo, que uno de ellos se alejara del otro por más de 100 metros, o que uno de los participantes se involucrara en una interacción social con otro individuo de la manada. En este contexto, los machos dominantes lograron al menos una monta exitosa en el 24,4 % de los cortejos que realizaron. El cortejo de estos machos duró en promedio $4,5 \pm 1$ min, con una latencia a la primera monta de $1 \text{ min} \pm 20 \text{ s}$. Las diferencias en estos comportamientos con respecto al grupo de los machos subordinados no fueron estadísticamente significativas. En las hembras existiría una elección hacia los machos dominantes, ya que la trayectoria que realizan durante la persecución varía dependiendo de quienes las cortejan: son más sencillas cuando el cortejante es un dominante y se vuelven más complicadas con machos subordinados (entra y sale del agua, varía la velocidad, se dirige hacia el macho dominante). Otras diferencias en su comportamiento pueden incluir la huida o ataque si el que intenta cortejarlas es un macho subordinado. Por el contrario, si el macho es dominante, la hembra realizaría un mayor número de interacciones afiliativas (aproximaciones, juegos, presentación genital) de manera de despertar la atención de éste y promover el inicio del cortejo.

3.1.2 - Cópula

La cópula tiene lugar generalmente en el agua, aunque también se da en tierra en condiciones de cautiverio. Una vez más, existe muy poca información sobre como procede la cópula. Algunos autores (Clark & Olfert (1986) y López (1987), ambos citados en la revisión de Costa et al, 2002) indicaron que la hembra se detiene, finalizando el seguimiento del macho, luego se posiciona en lordosis y el macho ejecuta de 6 a 7 “montas” en erección antes de penetrar y eyacular. Ojasti (1968) describió la cópula de la siguiente manera para condiciones de vida libre: *“When the female stops in shallow water (about 30 to 40 cm deep) and takes a submissive position, mounting occurs. While mounting, the male holds the female with his forelegs on her flanks. She bends her back higher, lifts her rump and lowers her head and neck; her head may be entirely submerged. The copulatory act lasts 4 to 6 s and it includes some six to ten fast thrusts and a slow and final one, when the male moves higher and forward along the female. It remains uncertain whether the intromission takes place during the first or the final thrust when ejaculation would also occur. The copulating female may emit a weak sound not heard in other opportunities. When she moves again the male pursues her as before and, if undisturbed, several copulations follow. An observed pair copulated 11 times in 14 min, and another, seven times in 3 min”*.

Jorgenson (1986) estudió las persecuciones (definidas como “seguimientos de macho a hembra que terminan en monta”) en poblaciones en vida libre. Si bien no distinguió entre persecuciones en contexto de cortejo o cópula, determinó que la duración promedio de las persecuciones sexuales era de $7,2 \pm 0,4$ min, pudiendo incluir también a la monta en esta duración. La persecución más larga incluyó 31 montas y el promedio de montas por persecución fue de 5,8. Las latencias entre las montas variaron de 60 a 90 s. El 8% de las persecuciones incluyeron montas en tierra antes de entrar al agua, y se dieron generalmente durante la estación seca.

Rodríguez (2008) cronometró 103 cópulas en condiciones de semicautiverio, obteniendo una duración promedio de $9,39 \pm 4,61$ s para cada cópula, y 13 montas seguidas con la misma hembra en promedio. Sin embargo su trabajo carece de una definición exhaustiva del comportamiento al que denominó “cópula”. Otros autores afirmaron que la monta duraría entre 3 y 10 s, y el macho realizaría cerca de 20 intromisiones. En este estudio, de 66 cópulas observadas en 18 parejas, el 74% ocurrieron en el agua (Schaller & Crawshaw, 1981). Una misma hembra llegó a aparearse 14 veces con un mismo macho y 2 veces con otro individuo, en un lapso de 15 min, siempre dentro del agua (Macdonald, 1981).

4 - Comportamiento Parental

4.1 Nacimiento

Tras cinco meses de gestación, los carpinchos nacen con un alto grado de precocidad. Tienen los ojos abiertos y están totalmente cubiertos de pelaje. El peso promedio de las crías al nacer en condiciones de vida libre es de $1,5 \pm 0,1$ kg, mientras que en cautiverio se registró un peso de $2,0 \pm 0,3$ kg para machos y de $2,0 \pm 0,4$ kg para hembras (Ojasti, 1973; Nogueira, 1997, ambos citados en Moreira et al, 2013). Los neonatos son capaces de trasladarse por sus propios medios en cuestión de horas, y comen sólidos a los pocos días de nacidos (Ojasti 1973, citado en Moreira et al, 2013). En condiciones naturales, las hembras se separan espontáneamente del grupo algunas horas antes de dar a luz, refugiándose en la vegetación tupida, la que podría suplir la función de un nido (Azcarate, 1979; Herrera & Macdonald, 1987). Basándose en sus observaciones personales (no publicadas), y los estudios de Ojasti (1973) Nogueira et al (1999) describieron los momentos posteriores al parto como: *“En el parto, la hembra inmediatamente limpia y remueve los residuos de placenta de las crías lamiendo y mordiendo. Esta limpieza comienza desde la cabeza y continúa hacia el área abdominal y patas. Este es un proceso delicado, que toma segundos, cuando la madre debe controlar la fuerza de las mordidas para no mutilar al recién nacido. El estrés de la hembra en esta ocasión puede poner en peligro toda la camada. La hembra come toda la placenta después de cada alumbramiento, dejando el lugar del parto prácticamente limpio de vestigios”*.

Según Nogueira et al (1999) uno de los problemas más importantes de la cría del carpincho es la alta tasa de mortalidad debida al infanticidio. El aislamiento de las hembras al momento del parto creó el problema de la reintroducción de las mismas a sus grupos originales y aumentó los costos de mantenimiento. Su estudio postuló que mientras los miembros del grupo permanezcan estables antes, durante y después del parto, los recién nacidos no corren peligro de ser atacados, ya sea por su propia madre o las otras hembras del grupo. Más allá de que el comportamiento pre-parto de la madre

observado en vida libre sea alejarse del grupo para dar a luz, en condiciones de cautiverio aislar a la madre no parece ser el manejo más adecuado. Esta especie presenta cuidado comunitario de las crías, siendo protegidas y amamantadas por todas las hembras lactantes que pertenecen al mismo grupo social con un mismo macho dominante (Macdonald, 1981; Nogueira et al, 2000; Rodríguez, 2008).

4.2 Amamantamiento

La hembra del carpincho posee seis pares de mamas en posición ventro - lateral, que se ubican desde la región inguinal hasta alcanzar las patas delanteras. La postura de amamantamiento característica de esta especie es de pie, o en ocasiones sentada (Guillermo, 1990; García et al, 2000). Durante la lactancia las hembras permanecen en un estado de alerta continua (Yáber & Herrera, 1994). En vida libre y en semicautiverio el período de lactancia se extiende hasta los 3 o 4 meses aproximadamente (Azcarate et al, 1979; Álvarez & Kravetz, 2006; Rodríguez, 2008). Cueto (1999, citado en Álvarez & Kravetz, 2006) sostuvo que la lactancia tiene un valor fundamentalmente nutritivo durante las dos primeras semanas de vida, después de las cuales se convertiría en un comportamiento de tipo social.

Respecto a la duración del período de succión, Rodríguez (2008) cronometró 75 eventos (bouts) de amamantamientos en 16 crías sin distinción de edad, que duraron en promedio $5,49 \pm 2,87$ s, dándose el 71% de estos amamantamientos en horas de la mañana. En cuatro crías de una semana de vida en semicautiverio, la duración promedio de cada sesión de amamantamiento fue de 7,7 min, disminuyendo a 6 min al cumplir un mes de vida, pero esta diferencia no fue estadísticamente significativa (Guillermo, 1990). Por otra parte, no se tienen descripciones de cómo se produce el destete natural en vida libre.

Los recién nacidos pierden peso durante los primeros días de vida (Cueto, 1999 citado en Mendes & Nogueira-Filho, 2013). Exactamente no se conoce la composición de la leche materna como para proveer un suplemento alimenticio de iguales características. La pérdida de peso inicial se estabiliza en la segunda semana cuando la ingesta de sólidos es mayor. En general se recomienda actualmente que el destete de los carpinchos en sistemas productivos intensivos se dé entre los 45 a 60 días post-parto (Nogueira-Filho, 1996 citado en Mendes & Nogueira-Filho, 2013). Sin embargo un grupo de crías que fueron destetadas a los 70 días de vida presentaron mayor consumo de materia sólida ($339,7 \pm 40,9$ g versus $285,5 \pm 53,3$ g) y mayor tasa de mortalidad (30,3 % contra 0 muertes) que aquellas que no lo fueron. Los autores asumen que esto fue debido al estrés por la separación de sus madres, el cambio de alimentación y mayor fragilidad de los animales al manejo por su destete precoz (Andrade et al, 1998). Álvarez & Kravetz (2006) implementaron una técnica de destete temporario. Tres semanas después de dar a luz las madres fueron separadas de sus camadas durante el día y reunidas con ellas en la noche. Esta técnica se prolongó hasta el destete definitivo a los tres meses de edad de las crías. Este destete temporario logró aumentar la tasa de supervivencia y al mismo tiempo, disminuir el intervalo entre partos en las madres.

4.3 Desarrollo, juego e integración al grupo

Lord (1994) describió un comportamiento lúdico en animales en vida libre en Venezuela. Este comportamiento se observa entre infantes compañeros de camada, y consiste en “falsas” montas. Algunas crías tienen preferencia por treparse y descansar

sobre su madre u otras hembras sin que a ellas les incomode. Los infantes y juveniles utilizarían una vocalización similar a un “silbido” para llamar a sus madres en el caso de que estas se encuentren fuera de su vista. Estos silbidos pueden repetirse casi constantemente por la cría que se siente abandonada, y no terminarán hasta que la madre se acerque. Barros et al (2011) confirmó que el “silbido” es una vocalización exclusiva de juveniles (solamente definidos como individuos con un peso menor a 20 kg) en cautiverio, en un contexto de aislamiento. Existe una vocalización menos audible que es emitida tanto por las crías como por las madres, y se utilizaría cuando se desplazan juntos, como forma de mantener la cohesión del grupo (Guillermo 1990; Lord, 1994). El desarrollo del vínculo de las crías con su madre no parece ser un área de investigación en la que se haya profundizado hasta la actualidad. Por ejemplo, no encontramos investigaciones que profundicen en las características de la comunicación entre madre y crías, ya sea vocalmente como olfativamente.

Sobre el desarrollo de los neonatos, la evolución de su vínculo con el resto del grupo de adultos y con las demás crías, existen varias descripciones anecdóticas. Por ejemplo, Rodríguez (2008) describió cómo durante la primera semana de vida, los padres “enseñan” a nadar a las crías. *“El macho α y la hembra progenitora entraron varias veces a la laguna, nadando en círculos y volviendo cerca de los cachorros, rodeándolos, con vocalizaciones de tonos bajos, consecutivas, hasta que las crías entraron al agua. Minutos después todos los cachorros acompañaban a los padres por toda la laguna”*. Otros autores afirmaron que las crías más pequeñas son reacias al agua y prefieren desplazarse sobre el lomo de los adultos (Macdonald, 1981; Guillermo, 1990). Lord (1994) sostuvo que las crías más pequeñas tienen miedo de adentrarse en aguas profundas, pero de todos modos lo hacen y nadan muy bien.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de esta tesis fue describir detalladamente el comportamiento sexual y el comportamiento parental del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), con el fin de entender su biología reproductiva.

ESTUDIO 1 – DESCRIPCIÓN DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL EN CAUTIVERIO

Además de la poca información que existe sobre el proceso de la cópula en vida silvestre, las adaptaciones a la cría intensiva o a la cópula en tierra son aún menos conocidas. En el caso de la cría en cautiverio, es muy común la ocurrencia de la cópula en tierra. ¿Existe alguna preferencia entre este sustrato y la cópula dentro del agua? ¿La hembra intenta guiar al macho al agua? ¿Existe marcaje de territorio? Debido a los pocos emprendimientos exitosos de cría intensiva, y las condiciones en las que estos habitan (como cuerpos de agua de dimensiones relativamente pequeñas), no se conoce como se realiza el cortejo en estas condiciones. Las descripciones del cortejo y la cópula en vida libre existentes en la bibliografía son mayormente del tipo anecdótico, con pocos datos cuantitativos, sin observación sistemática. Tampoco se encontraron datos de los momentos posteriores al encuentro sexual de la pareja, sin importar las condiciones de mantenimiento. Esta tesis se focalizó en describir el comportamiento de cortejo, cópula y postcópula de la hembra, y sus adaptaciones a las condiciones de cría intensiva, comparándolo con las limitadas descripciones existentes en vida libre. Comprender mejor el proceso de cortejo, cópula y postcópula, y sus posibles adaptaciones a la cría intensiva, nos permitirá modificar el manejo de la especie, optimizando tiempos y posibilitando introducciones exitosas de animales extraños.

Hipótesis

- a) Las hembras muestran comportamientos indicadores de celo (olfateo, marcaje, vocalizaciones) previos a la cópula con el macho.
- b) La cópula en tierra se presenta en una frecuencia igual o mayor que la cópula en agua en condiciones de cría intensiva.
- c) El comportamiento de frotación del morrillo cumple un papel importante en el cortejo y cópula en tierra.

Objetivo Específico

Realizar una descripción cuantitativa y cualitativa del comportamiento de cortejo, cópula y postcópula en las hembras de esta especie, en condiciones de cautiverio intensivo. Determinar conductas anticipatorias a la cópula e identificar comportamientos sexuales modificados por las condiciones de cría intensiva.

Materiales y métodos

Lugar de estudio y animales

El criadero

Los sujetos de estudio pertenecían al plantel del criadero “Don Javier”, propiedad del señor Javier Marzaroli, autorizado legalmente ante el Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. El mismo se encuentra en la zona de Corralito (31° S 58° O) en el departamento de Salto, Uruguay (Fig. 1).



Figura 1 – Imagen satelital del criadero Don Javier con las coordenadas geográficas de su ubicación. Google Earth ®, 2014

El número de animales en el criadero varió a lo largo del período de estudio, en promedio se contó con unos 30 animales, dispuestos en grupos familiares en encierros contiguos. Los grupos consistían de un macho adulto, varias hembras adultas, y sus crías. También existieron grupos de hembras adultas solas, grupos mixtos de juveniles y grupos de machos que, por consanguinidad, no podían ser apareados con las hembras disponibles, y esperaban a ser vendidos. En un principio los animales no estaban identificados por ningún medio físico. Visualmente se los distinguió por edad (según el tamaño corporal) y sexo (mediante presencia de morrillo en machos adultos), y además, por los datos proporcionados por el productor. Para la identificación de las crías se utilizó pintura y collares elásticos con una caravana de oveja. Para los adultos se utilizaron características físicas individuales de los animales (Fig. 2). Algunos animales fueron nombrados por la investigadora a fines de identificación durante el estudio, siendo que no tienen nombres “formales” en el conjunto de animales del criadero.



Figura 2 – Métodos de identificación de los ejemplares. a) y c) Características físicas en hembras adultas, b) cría recién nacida pintada, d) collar con caravana en cría más grande.

El espacio físico del criadero “Don Javier” constaba de 8 encierros, que se fueron modificando estructuralmente a lo largo del período de estudio. Estaban constituidos por tejido de alambre, postes de madera y chapas metálicas (Fig. 3). Todos cuentan con un refugio, árboles que proporcionan sombra, bateas o recipientes para disponer la ración, y áreas de baño. En uno de los encierros se construyó una piscina de concreto, mientras que otro posee un pequeño estanque natural, y en los demás se utilizan tanques de metal. Detalles sobre medidas y características de diseño del criadero se encuentran en el ANEXO 1. Debido a la costumbre de excretar en el agua en el cual se bañan y beben, el recambio se hace aproximadamente 2 veces por semana. El predio cuenta con pozo de agua surgente y bomba. El criadero se encuentra en una chacra, por lo que se dispone de descarte de la producción hortícola (zanahorias, boniatos, zapallos entre otros) y forraje natural para alimentar a los ejemplares, además de ración balanceada brindada por el productor. El régimen de alimentación es de dos veces al día, todos los días: temprano en la mañana y a última hora del día.



Figura 3 – Encierros del criadero de carpinchos. a) Piscina de concreto en Encierro 1 en primer plano y Encierro 2 al fondo, en la época en que la cerca tenía con chapas, b) Detalle de refugio en Encierro 5, c) Tanque de agua para baños, bateas para ración y palets de madera reforzando el tejido en Encierro 5, d) Vista de Encierro 7

Los animales

Todos los animales estudiados nacieron en cautiverio en el criadero. La totalidad de los procedimientos de manejo (sexado, sujeción para marcado o colocación de collares, alimentación, limpieza, arreglos) fueron realizados por el productor.

Para cumplir el objetivo del estudio 1 se registró el comportamiento reproductivo de 7 parejas distintas, conformadas por 4 machos y 7 hembras. La información detallada sobre las parejas y sus características se encuentra en la Tabla II.

Tabla II – Parejas de carpinchos registradas en comportamientos sexuales para el Estudio 1

| Macho | Hembra | Pareja | Situación | Período de registro | Preñez |
|--------------|---------------|---------------|------------------|----------------------------|--|
| Rubio | Muerta | 1 | Circunstancial | Octubre 2009 | Sí, parto en Marzo 2010 |
| Chico | Flaca | 2 | Encierro E1 | 2011,2012,2013 | Sí, cría nace muerta en Setiembre 2012 |
| Rubio | 1 E7 | 3 | Encierro E7 | 2011,2012,2013 | No |
| Rubio | 2 E7 | 4 | Encierro E7 | 2011,2012,2013 | No |
| Chico | Otra | 5 | Encierro E1 | 2012 | No |
| Lucho | 1 E2 | 6 | Encierro E2 | 2012,2013 | Sí, parto en Abril 2013 |
| Edi | 1 E5 | 7 | Encierro E5 | 2012,2013 | Sí, parto en Mayo 2013 |

Toma de datos

El criadero se visitó durante octubre a diciembre de 2009; mayo, octubre, noviembre y diciembre de 2011; marzo a mayo y octubre a diciembre de 2012; y marzo a mayo de 2013. Se realizaron un total de 16 visitas, con una duración promedio de 7 días.

Durante las visitas de 2009 el registro se realizó simplemente utilizando papel y lápiz, y una grabación que ayudaba a cronometrar los registros focales. A partir de 2011 los registros se realizaron digitalmente, mediante el programa informático StopWatch® instalado en una pc portátil Acer. Para todos los posteriores procesamientos y gráficas se utilizó el programa Microsoft® Excel. La observadora permaneció durante todo el período de estudio por fuera de los recintos, pero cerca del tejido. Al tratarse de animales de criadero, tras unos pocos minutos de acostumbamiento a la presencia de la investigadora en el primer día de cada visita, se procedió a continuar con el registro de comportamientos a simple vista y a poca distancia.

La actividad reproductiva se mantiene estable durante todo el año, según la bibliografía consultada y la experiencia del productor. Se registraron las interacciones de 7 parejas adultas durante el cortejo y la cópula utilizando el método de registro de animal focal (Martin & Bateson, 1993), mediante observación sistemática, sin ningún tipo de manipulación de los animales. Para detectar el comienzo del cortejo se realizaron a diario focales de 30 min continuos de duración a las parejas, variando entre las horas de la mañana y la tarde. Cuando se presencié una persecución de un macho a una hembra (considerado como el inicio del período de cortejo), el registro se extendió indefinidamente hasta que no se observaran montas exitosas por un lapso máximo de 30 min.

Se totalizaron 56,5 h de observación para los individuos del Encierro 1 (113 focales de 30 min) durante 2011, 2012 y 2013. Para los individuos del Encierro 2 fueron 19 horas de observación (38 focales) durante 2012 y 2013. En el Encierro 5 se observó durante 18 h (36 focales) durante 2012 y 2013. Finalmente para los individuos del Encierro 7 se observó por 61 h (122 focales) en 2011, 2012 y 2013. Además, el macho que luego

perteneció a este Encierro (“Rubio”) fue apareado exitosamente en 2009 con 2 hembras que morirían luego de parir. Su introducción al recinto, que terminó con montas exitosas, también fue registrada (120 min). Se estima, entonces, un registro de actividad de las parejas, incluyendo inactividad, comportamientos previos, cortejo, cópula y seguimiento post-cópula de 156,1 horas.

Los comportamientos registrados para este objetivo se presentan en la Tabla III. El etograma se realizó en base a la bibliografía consultada y en observaciones preliminares. Parte de dicho comportamiento se tiene registrado en filmaciones digitales. Las definiciones de las etapas registradas para el análisis se encuentran en la Tabla IV. El comportamiento “Movimientos pélvicos” fue de difícil registro a simple vista y a tiempo real. El mismo fue cuantificado sólo en los casos en los que las cópulas fueron registradas mediante las filmaciones.

También se realizó una secuenciación de comportamientos (Bakeman & Gottman, 1997) utilizando los focales de aquellas parejas en las cuales se habían registrado el inicio y finalización exacta de las etapas de cortejo y de la cópula. Para el cortejo se secuenciaron 5 focales de 3 parejas y para la cópula, datos de 9 focales de 4 parejas. Esta diferencia se debió a que en algunos casos el registro comenzó cuando las etapas del cortejo o la cópula probablemente ya estuviesen iniciadas. Tampoco se consideró representar gráficamente aquellas secuencias de comportamientos con frecuencia menor al 2%.

Tabla III: Etograma para el objetivo del Estudio 1. Interacciones entre macho y hembra adultos en contexto sexual

| Comportamiento | Descripción |
|--|---|
| Olfateo ano-genital macho a hembra (OMH) | Macho dirige su hocico hacia los genitales de la hembra, oliéndolos |
| Olfateo ano-genital hembra a macho (OHM) | Hembra dirige su hocico hacia los genitales del macho, oliéndolos |
| Vocalización macho (VM) | Emisión de sonido por parte del macho, con las características de llamada de contacto, generalmente de timbre bajo |
| Vocalización hembra (VH) | Emisión de sonido por parte de la hembra, sin diferenciar sus características |
| Frotación sustrato macho (FSM) | Macho fricciona su morrillo u otra glándula contra algún elemento del encierro |
| Frotación sustrato hembra (FSH) | Hembra fricciona su morrillo u otra glándula contra algún elemento del encierro |
| Persecución macho a hembra (Persec.) | Desplazamiento del macho siguiendo a la hembra a menos de 1 metro de distancia. La velocidad es lenta a media, y usualmente el macho apoya el mentón en la parte posterior (ancas) de la hembra |
| Intento de monta (IM) | Macho se posiciona detrás de la hembra, se para en sus patas traseras, apoyándose con sus patas delanteras por detrás de los hombros de la hembra e intenta penetrarla. No se dan movimientos pélvicos en el macho |
| Monta en agua (MA) | Macho se posiciona detrás de la hembra, se para en sus patas traseras, apoyándose con sus patas delanteras por detrás de los hombros de la hembra y la penetra estando ambos en un cuerpo de agua. Se registran movimientos pélvicos del macho contra la hembra |
| Monta en tierra (MT) | Macho se posiciona detrás de la hembra, se para en sus patas traseras, apoyándose con sus patas delanteras por detrás de los hombros de la hembra y la penetra estando ambos en tierra. Se registran movimientos pélvicos del macho contra la hembra |
| Frotación morrillo hembra a macho (FHM) | Hembra fricciona su morrillo contra los genitales del macho |
| Frotación morrillo macho a hembra (FMH) | Macho fricciona su morrillo contra los genitales de la hembra |
| Movimientos pélvicos | Macho ejecuta movimientos hacia atrás y adelante en la zona anogenital de la hembra, estando parado detrás de ella, con su zona pélvica |
| Lordosis | La hembra arquea la espalda exponiendo su zona anogenital hacia el macho |
| Agresión | Interacciones agonísticas que sirven para intimidar o causar daños físicos a otro |
| Incitación hembra | Comportamientos de la hembra que promueven la atracción del macho e incluyen caminar cerca de él, jugar, dar o recibir mordisqueos. |

Análisis estadístico

El software estadístico usado fue Statview (SAS Institute Inc.© 1992-1998, versión 5.0.1). Además se recurrió al programa XLSTAT PRO 2014 (Addinsoft© 1995 - 2014). Se promediaron las frecuencias de comportamientos a 5 min para poder compararlas, ya que los registros de la etapa “Previa”, “Cortejo”, “Cópula” y “Post” tenían duraciones variables. Primeramente se realizó una tabla de estadística descriptiva, para todas las variables, separando los comportamientos de acuerdo a 4 etapas (ver Tabla IV). Se obtuvieron distintas cantidades de parejas para cada etapa, algunas de las cuales fueron registradas en todos los períodos y otras no. Al momento de comparar comportamientos entre distintas etapas se optó por Test de Friedman (*post hoc* Wilcoxon rangos pareados). Se tomó a cada pareja como una unidad independiente para cada etapa. Todos los datos se expresan como $\bar{X} \pm EE$. El nivel de significancia fue establecido a $p < 0,05$. Para comparar si hubo diferencias en el número de hembras que realizaron incitaciones en cada etapa se realizó un test de χ^2 .

Tabla IV – Definiciones de las etapas utilizadas para el análisis de la interacción sexual entre parejas de carpinchos

| <i>Etapas</i> | <i>Definición</i> |
|---------------|--|
| Previa | Periodo de registro con comienzo arbitrario que finaliza cuando se observa la primera persecución no agresiva del macho hacia la hembra |
| Cortejo | Periodo de registro que comienza con la aparición de persecuciones del macho hacia la hembra en un contexto no agresivo, y que finaliza con la primera monta con movimientos pélvicos, o con un fin arbitrario cuando no se observó este tipo de monta |
| Cópula | Periodo de registro que comienza con la primera monta con movimientos pélvicos (con un período de inactividad reproductiva previa) y que finaliza con la última monta o con su interrupción arbitraria |
| Post | Periodo de registro inmediato a la última monta observada, caracterizado por inactividad reproductiva y cuya duración mínima fue de 15 minutos |

Resultados

Comunicación entre hembras y machos

Vocalizaciones

Las vocalizaciones de la hembra fueron más frecuentes durante el cortejo y la cópula que en el período de “Post” (Fig.4, $p < 0,05$). Las vocalizaciones del macho se mantuvieron estables en todos los períodos.

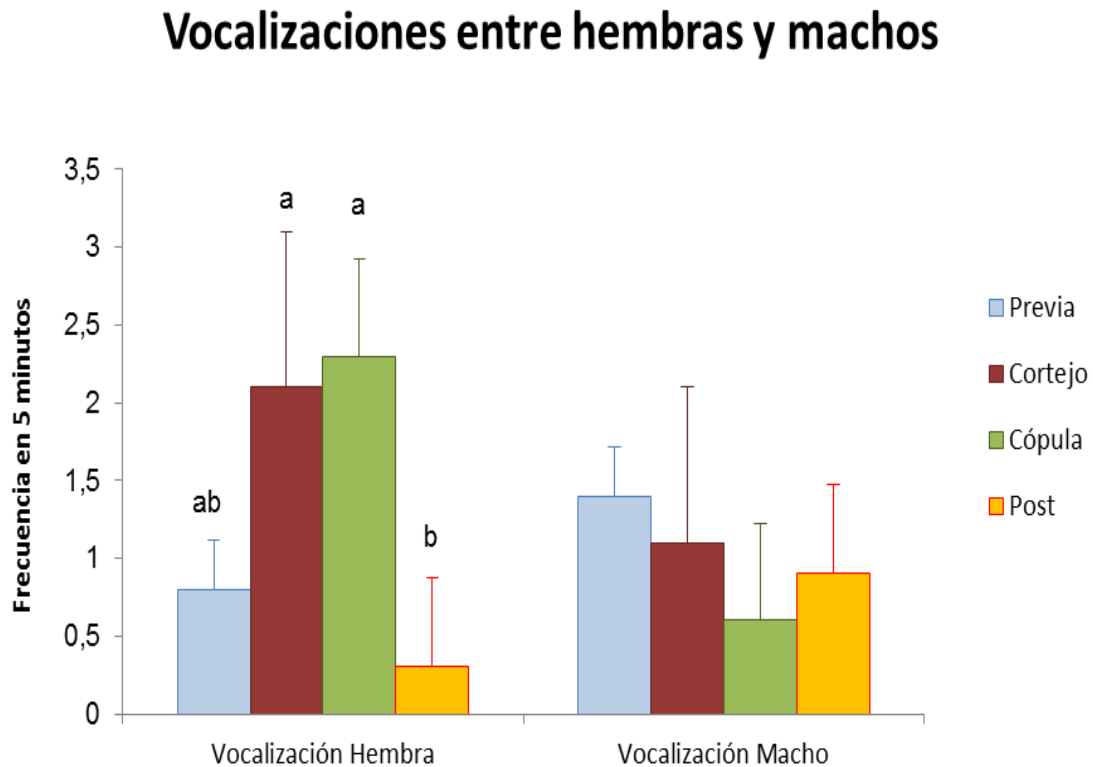


Figura 4 – Emisión de vocalizaciones en parejas de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante etapas de comportamiento reproductivo ($\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos períodos (Wilcoxon, $p < 0,05$)

Olfateos de zona anogenital

Los animales se olfatearon con poca frecuencia. No se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de olfateos del macho hacia la hembra ni de ésta hacia el macho entre ninguna de las etapas del comportamiento reproductivo registrado (Fig.5). No se presentaron olfateos de la hembra hacia el macho en la etapa “Post”.

Olfateos de zona genital de hembras y machos

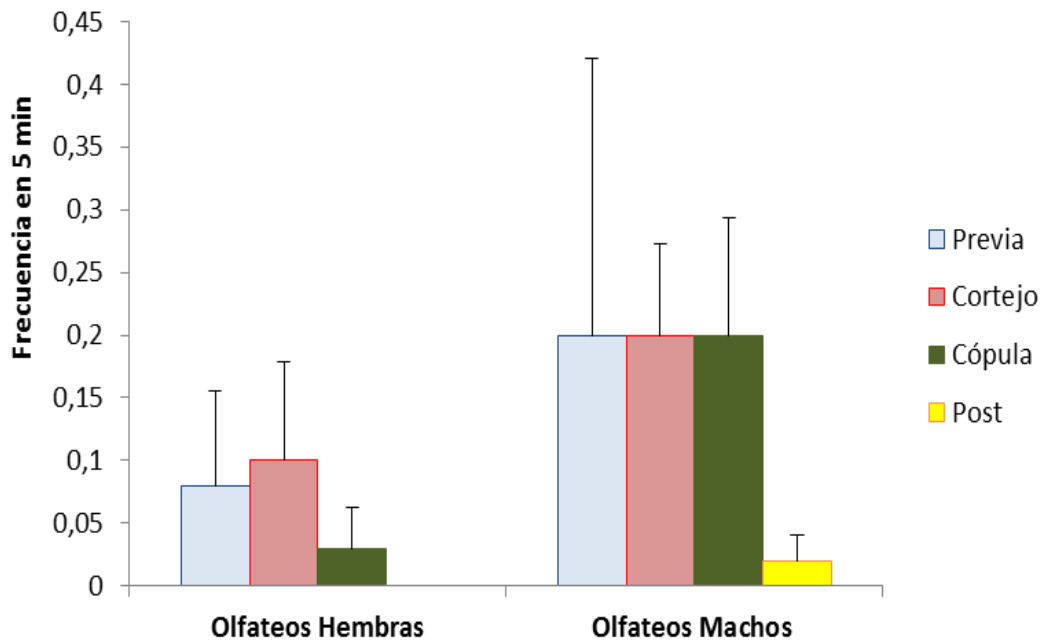


Figura 5 – Frecuencia de olfateos entre las parejas de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante etapas de comportamiento reproductivo ($\bar{X} \pm EE$).

Frotación de morrillo

Tampoco se presentaron diferencias significativas en la frecuencia de frotaciones del morrillo del macho hacia la zona anogenital de la hembra ni viceversa entre ninguna de las etapas del comportamiento reproductivo registrado (Fig. 6). En las etapas “Previa” y “Cortejo” no se presentaron eventos de frotación de morrillo del macho hacia la hembra.

Frotación de morrillos hacia zona genital de hembras y machos

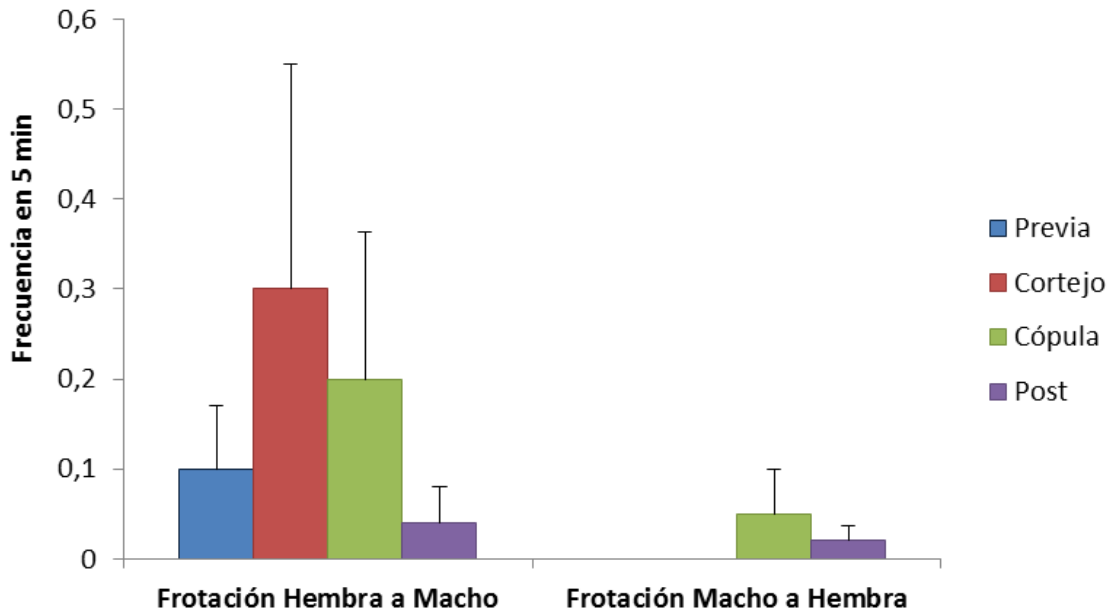


Figura 6 – Frecuencia de frotaciones de morrillos entre las parejas de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante etapas de comportamiento reproductivo ($\bar{X} \pm EE$).

Frotación de sustratos

La frecuencia de frotación de sustratos por parte de la hembra con cualquiera de sus glándulas fue significativamente mayor en la etapa “Cópula” comparada con los demás períodos (Fig.7, $p < 0,05$). Este comportamiento se presentó en una sola hembra para la etapa “Previa”, en un solo evento reproductivo, y en otra hembra distinta para la etapa “Cortejo”, en varios encuentros reproductivos. En “Cópula” y “Post”, 5 y 4 de 7 hembras, respectivamente, presentaron este comportamiento. Analizando la duración de la frotación en 5 min se encontraron diferencias significativas entre la etapa “Cópula” ($14,6 \pm 4$ s) y el post ($1,8 \pm 0,3$ s; $p < 0,05$). La duración de cada frotación de sustrato, calculada como duración total en la etapa/ frecuencia total en la etapa, fue de $12,9 \pm 4,1$ s para “Cópula”; y de $7,7 \pm 2,8$ s en “Post”, no presentando diferencias significativas ($p=0,27$)

La frecuencia de frotación del macho se mantuvo estable durante todas las etapas.

Frotación de morrillos contra sustratos de hembras y machos

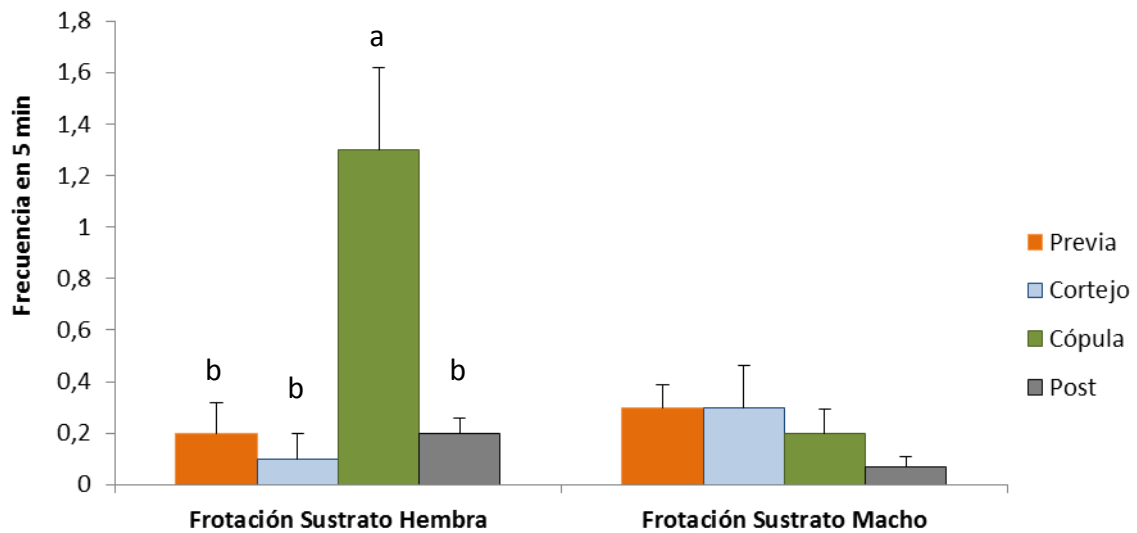


Figura 7 – Frecuencia de frotaciones de sustratos en parejas de carpintero (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante etapas de comportamiento reproductivo ($\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos períodos (Wilcoxon, $p < 0,05$).

Incitación de la hembra

Se sucedieron muy pocos eventos de este tipo a lo largo del estudio. Para comparar si existieron diferencias en el número de animales que realizaron incitaciones en cada etapa se realizó un test de χ^2 no observándose diferencias significativas ($\chi^2 = 3,73$ $p = 0,29$ $DF = 3$). Las incitaciones se registraron en 3 parejas distintas (n° 2, 4 y 6) en cuatro ocasiones distintas (Octubre 2011, Marzo, Abril y Noviembre de 2012).

Persecuciones e intentos de monta

Persecución

Las frecuencias de las persecuciones del macho a la hembra variaron significativamente entre las etapas “Cópula” y “Post” (Fig. 5, $p < 0,05$).

Persecución

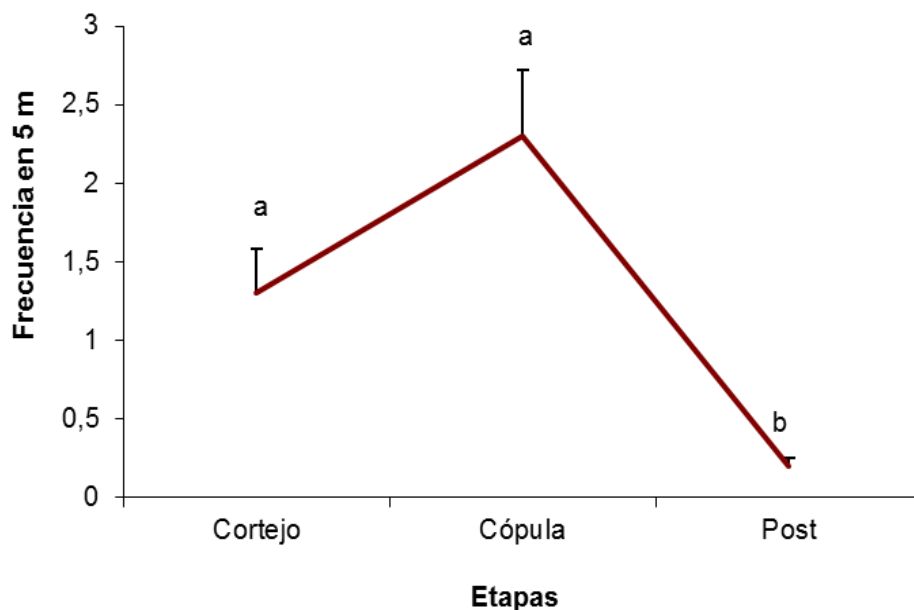


Figura 8 – Frecuencia de persecuciones del macho a hembra en parejas de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante etapas de comportamiento reproductivo ($\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos períodos (Wilcoxon, $p < 0,05$)

La duración promedio de las persecuciones en la etapa del cortejo y cópula fue de 46 ± 22 s y 38 ± 6 s, respectivamente. Durante la etapa del post se registraron algunas persecuciones con duración promedio de 53 ± 16 s.

Intento de monta

La frecuencia de los intentos no exitosos de monta por parte del macho fue significativamente mayor durante la etapa “Cópula” que en “Post” (Fig. 9, $p < 0,05$). Estas diferencias no fueron significativas con relación a “Cortejo”, etapa que mostró mucha variabilidad.

Intento de monta

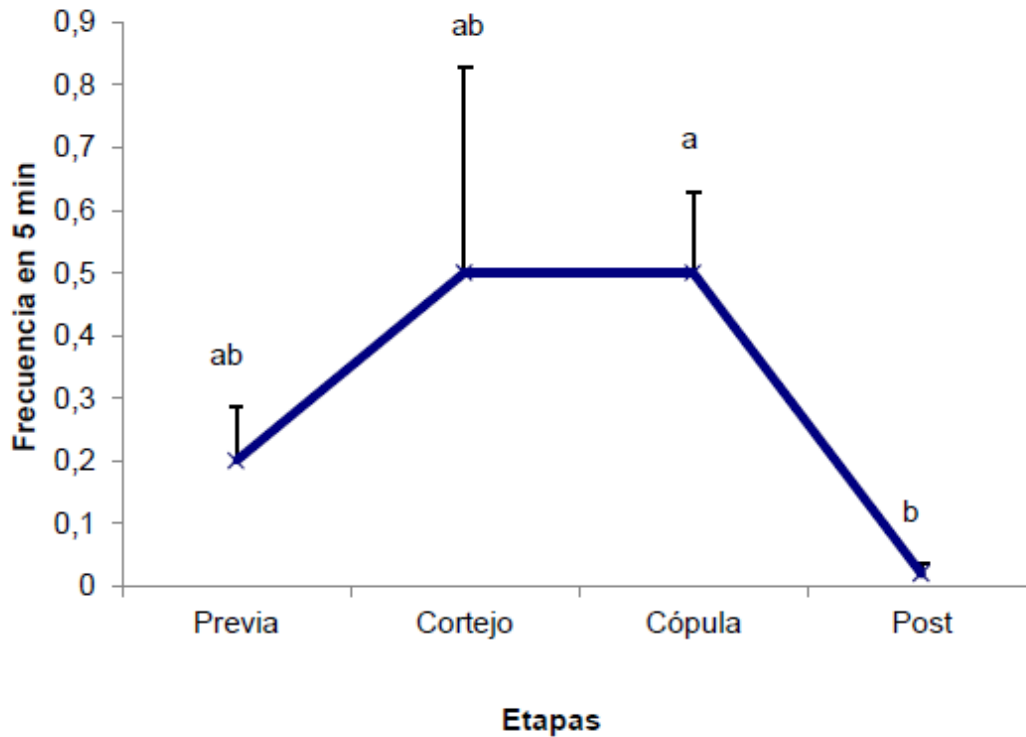


Figura 9 – Frecuencia de intentos de monta del macho en parejas de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante etapas de comportamiento reproductivo ($\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos períodos (Wilcoxon, $p < 0,05$)

Análisis del Cortejo

Duración

La duración promedio de esta etapa en aquellas parejas en que se determinó con precisión su inicio y término fue de $15,1 \pm 7,5$ min.

Secuencia comportamental de cortejo

Las conductas más frecuentes en el cortejo figuran en la tabla V, y fueron las que se representaron gráficamente en la figura 10. La secuencia de comportamientos más común fue la persecución del macho a la hembra y el subsiguiente intercambio de vocalizaciones, como se aprecia en la tabla VI. Las vocalizaciones de la hembra precedieron a la persecución del macho en algunos casos. También, en menor medida, las persecuciones frecuentemente precedieron a los intentos de monta y éstos a su vez a las persecuciones del macho.

Tabla V – Frecuencias de comportamientos secuenciados durante etapa “Cortejo” en *H. hydrochaeris*

| Comportamiento | Frecuencia |
|-----------------------|-------------------|
| Persec. | 18,3 |
| Vocal H | 35,3 |
| Vocal M | 25,5 |
| O M-H | 3,9 |
| IM | 5,2 |
| FSH | 7,8 |
| FSM | 3,9 |

Tabla VI – Matriz de probabilidades de transición de comportamientos durante etapa “Cortejo” en *H. hydrochaeris*

| | Persec. | Vocal H | Vocal M | O M-H | IM | FSH | FSM |
|----------------|----------------|----------------|----------------|--------------|-----------|------------|------------|
| Persec. | 0,03 | 0,09 | 0,02 | 0 | 0,05 | 0 | 0 |
| Vocal H | 0,06 | 0,12 | 0,11 | 0,02 | 0,007 | 0,03 | 0,01 |
| Vocal M | 0,02 | 0,1 | 0,07 | 0,01 | 0 | 0,03 | 0,03 |
| O M-H | 0,007 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0 | 0,007 | 0 |
| IM | 0,04 | 0,007 | 0,007 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| FSH | 0,01 | 0,03 | 0,02 | 0,007 | 0 | 0,01 | 0 |
| FSM | 0,007 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0 | 0,007 | 0 |

Abreviaturas para Tablas V, VI y Figura 10:

Persecución: Persec.

Vocalización Hembra: Vocal H

Vocalización Macho: Vocal M

Olfateo Macho a Hembra: O M-H

Intento de Monta: IM

Frotación Sustrato Hembra: FSH

Frotación Sustrato Macho: FSM

Análisis de la cópula

Duración

La duración promedio de esta etapa en aquellas parejas en que se determinó con precisión su inicio y término fue de $28,2 \pm 14,7$ min.

Monta

La duración promedio de la persecución que precedió a la primera monta fue de $1,4 \pm 0,7$ min. La duración promedio de la persecución que precedió a la última monta fue de $0,9 \pm 0,3$ min.

Se registró $1,0 \pm 0,3$ monta en tierra cada 5 min, con una duración de 8 ± 1 s. Para las montas en el agua también se obtuvo una frecuencia de $1,1 \pm 0,6$ monta cada 5 min, con una duración de 7 ± 1 s. Considerando las montas en su totalidad (tanto en tierra como en agua), la frecuencia en 5 minutos fue de $2,3 \pm 0,4$ montas, con una duración de 8 ± 1 s. La duración promedio de la primera monta registrada en la etapa de cópula fue de 9 ± 2 s. La duración promedio de la última monta registrada en dicha etapa fue de 8 ± 1 s.

Se obtuvo un promedio general de 8 ± 1 movimientos pélvicos por monta. Al inicio de la cópula dicho promedio fue de 10 ± 1 movimientos pélvicos, y al final fue de 6 ± 2 .

No se pudo determinar el momento de la eyaculación aunque hubo una observación puntual, que permitió ver un volumen aproximado del eyaculado. Se tiene filmado, tras 2 horas de registro de comportamientos de cortejo y cópula para el grupo del macho Rubio, un eyaculado por fuera del tracto genital de las hembras con las que este macho interactuó.

El período de latencia entre monta y monta tuvo una duración de $2,2 \pm 0,3$ min. La duración de la latencia entre la primera y la segunda monta fue de $3,3 \pm 1,7$ min. La duración de la latencia entre la penúltima y la última monta fue de $4,5 \pm 2,1$ min.

Secuencia comportamental de cópula

Las conductas más frecuentes en la cópula figuran en la tabla VII, y fueron las que se representaron gráficamente en la figura 11. La secuencia de eventos más frecuente fue observar montas seguidas por vocalizaciones de la hembra, y montas precediendo nuevas persecuciones del macho, como se aprecia en la tabla VIII. También las vocalizaciones de la hembra fueron seguidas por frotación de sustrato por parte de esta. En un segundo nivel, otros comportamientos con altas asociaciones fueron la vocalización de la hembra previa a la monta, la frotación de sustrato por parte de la hembra previa a la vocalización de ésta, y las vocalizaciones del macho luego de las vocalizaciones de las hembras.

Tabla VII – Frecuencias de comportamientos secuenciados durante etapa “Cópula” en *H. hydrochaeris*

| Comportamiento | Frecuencia |
|-----------------------|-------------------|
| Monta | 19,7 |
| IM. | 4,9 |
| Persec | 16,9 |
| Vocal H | 32,5 |
| Vocal M | 8,9 |
| FSH | 17,1 |

Tabla VIII – Matriz de probabilidades de transición de comportamientos durante etapa “Cortejo” en *H. hydrochaeris*

| | Monta | IM | Persec. | Vocal H | Vocal M | FSH |
|----------------|--------------|-----------|----------------|----------------|----------------|------------|
| Monta | 0,01 | 0,002 | 0,04 | 0,11 | 0,005 | 0,03 |
| IM | 0,01 | 0,003 | 0,007 | 0,02 | 0,005 | 0,003 |
| Persec. | 0,06 | 0,01 | 0,007 | 0,04 | 0,008 | 0,04 |
| Vocal H | 0,05 | 0,02 | 0,07 | 0,08 | 0,05 | 0,06 |
| Vocal M | 0,02 | 0,007 | 0,02 | 0,03 | 0,01 | 0,007 |
| FSH | 0,03 | 0,01 | 0,03 | 0,05 | 0,01 | 0,03 |

Abreviaturas para Tablas VII, VIII y Figura 11:

Persecución: Persec.

Vocalización Hembra: Vocal H

Vocalización Macho: Vocal M

Intento de Monta: IM

Frotación Sustrato Hembra: FSH

SECUENCIACIÓN DE LA CÓPULA

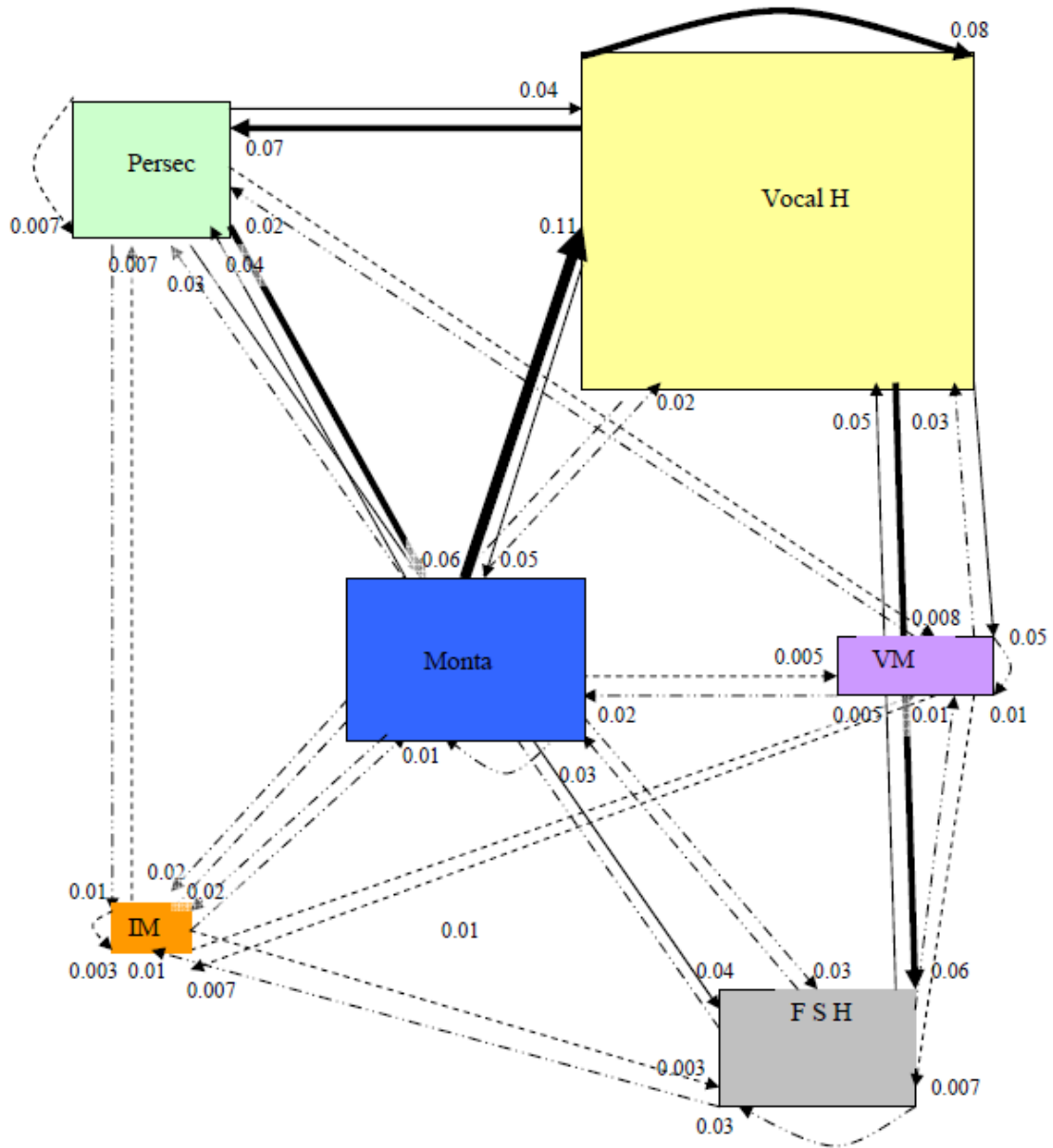


Figura 11 - Diagrama de transición de eventos para comportamientos en la etapa de cópula entre macho y hembra de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio. Tamaño de cuadrados en relación a la frecuencia de comportamientos en 5 min (Tabla VII).

Líneas con patrones representativos de frecuencias de transición, de acuerdo al siguiente diseño

| | |
|----------------------|---------------|
| $0 < x < 0,01$ | ----- |
| $0,01 \leq x < 0,03$ | - · - · - · - |
| $0,04 \leq x < 0,05$ | ————— |
| $0,06 \leq x < 0,08$ | ————— |
| $> 0,09$ | ————— |

Discusión

Comportamientos previos al cortejo

Por primera vez se tienen datos del inicio del cortejo. En el período previo al cortejo, se observaron olfateos mutuos entre el macho y la hembra, vocalizaciones, y frotación de sustrato; todos en escasas frecuencias y como parte del comportamiento no reproductivo del animal. Sin embargo, es interesante destacar que en este período se registraron algunas frotaciones del morrillo de la hembra contra la genitalia del macho. La frotación de la glándula supranasal de la hembra, en esta etapa, representaría una solicitud, activando al mismo tiempo, el olfateo del macho hacia ella. De esta manera verificaría su estado reproductivo e iniciaría el cortejo con las persecuciones hacia la hembra. Además, se observaron algunos intentos de monta del macho, sin persecuciones previas, que también pudieron servir para comprobar la receptividad de la hembra. De esta manera nuestros resultados no nos permiten determinar quién toma la iniciativa en el inicio del cortejo, aunque los análisis posteriores indicarían que la hembra juega un papel preponderante en las siguientes etapas. Cabe destacar que a diferencia de otras especies, no hay signos externos que señalen el estro en carpinchos (Costa et al, 2002).

Cortejo

El papel activo de la hembra durante la etapa de cortejo, con vocalizaciones y frotación de su morrillo contra la genitalia del macho, se asemejaría a la incitación o invitación a la cópula que muestran otras especies. En muchos animales (ratas, ratones, ovinos, cerdos), las hembras receptivas solicitan la monta al macho, por ejemplo, presentando la región anogenital o manteniéndose en lordosis (Banks, 1964; Kleiman, 1974; Chenoweth, 1981). En el caso de la no receptividad, la hembra de carpincho no presentó ningún comportamiento agresivo hacia el macho, sino de evitación. No se puede concluir que en esta especie el cortejo cumpla con una función de apaciguamiento en la pareja (Dewsbury, 1988), sino que parecería que en este caso, la hembra comunicaría al macho su proceptividad para que él inicie las persecuciones e intente montarla. Las vocalizaciones emitidas por la hembra (en contraste con la menor frecuencia de emisiones en el macho), y la frotación del morrillo contra la genitalia del macho por parte de la hembra, están asociadas con el surgimiento de persecuciones del macho y los primeros intentos de monta durante el cortejo. Parece muy razonable que su función sea la incitación de la cópula, sobre todo considerando que en el caso del macho no se identificó ningún cambio en sus vocalizaciones o frotación de morrillo contra sustratos, y tampoco se apreció la frotación de esta glándula contra la genitalia de la hembra. En hámsteres la frecuencia de marcación con olor vaginal de la hembra tiene un pico el día antes de entrar en estro y serviría para atraer al macho hacia su cueva, mientras que en otras especies (perros, ratas) las hembras marcan cuando ya están en estro (Johnston, 1979).

En otros estudios previos, tanto en vida libre como en semicautiverio, se observa también la presencia de vocalizaciones de tono bajo por parte de ambos integrantes de la pareja, que son las que mayormente se cuantificaron en este trabajo. Al igual que en esta tesis, Rodríguez (2008) encontró que la hembra era quien vocalizaba con más frecuencia durante el cortejo. En ratas se conoce la existencia de vocalizaciones ultrasónicas de la pareja durante el apareamiento, con una característica emisión por parte del macho en el período posteyaculatorio (Hull & Domínguez 2007). También se

observa que las hembras tienden a vocalizar más durante el estro que en otras etapas de su ciclo estral (Matochik et al, 1992). En ratones, las hembras se sienten atraídas por las vocalizaciones ultrasónicas de los machos, sin importar el estado de su ciclo estral (Pomerantz, 1983). Según el trabajo de White et al (1998), la emisión de vocalizaciones de las hembras de ratones se limitaría a las primeras etapas del cortejo, desapareciendo casi por completo durante la cópula. En bovinos existe muy poca información sobre vocalizaciones, asociándose su emisión la mayoría de las veces con situaciones de estrés (Grandin, 1998), y su papel como indicador de celo en las vacas necesita más estudio (Schön et al, 2007), mientras que en ovinos se reporta la presencia de vocalizaciones de tono bajo por parte del macho (Banks, 1964). En algunos primates también se presentan llamadas de las hembras emitidas antes, durante o inmediatamente después de la cópula, que servirían para indicar su estado reproductivo a otros machos y atraerlos. Esta llamada, con sus características particulares, indicaría el estado reproductivo de la hembra al resto del grupo, de una manera confiable (Semple & McComb, 2000). De esta forma la comunicación oral de la hembra del carpincho compartiría características similares a las de otros roedores, teniendo en cuenta, además, que nuestro estudio no se focalizó en la caracterización de las vocalizaciones, y se omitió el rango ultrasónico, que podría enriquecer este análisis y brindar una mejor comprensión del mismo.

La frotación del morrillo de la hembra contra la parte posterior del macho no ha sido descrita ni cuantificada en la literatura hasta el momento. En machos se ha registrado la frotación de sus morrillos en el cuerpo de la hembra pero no específicamente en su zona genital o posterior; un comportamiento que también se menciona para las hembras pero sin especificar la zona del marcaje en el cuerpo del macho (Macdonald, 1984). Los carpinchos también poseen glándulas anales que igualmente son utilizadas para el marcaje en ambos sexos y, que según Herrera & Macdonald (1994), son las más utilizadas para marcar por la hembra. Sin embargo en este estudio no se observó este comportamiento dentro del contexto reproductivo. Una posible explicación para el registro de la frotación de morrillo de la hembra hacia los genitales del macho podría ser las facilidades que presentó el lugar de estudio para una observación detallista, que permitió una identificación de los individuos bastante precisa. En los estudios en vida libre, a una gran distancia, puede ser complicado identificar exactamente qué individuo interactúa con quien, siendo usualmente el macho el más fácil de identificar.

En estudios previos en condiciones de vida salvaje, se había señalado en forma anecdótica que la duración de la etapa de cortejo era breve y de unos 5 o 10 min (Lord, 1994; Jiménez, 1995). En dichas observaciones, a diferencia de la presente tesis, no se precisaron los criterios utilizados para considerar el inicio y la culminación del cortejo, ni se cuantificaron los comportamientos asociados a este. Entonces, es posible, de acuerdo a nuestros resultados, que el cortejo en vida silvestre dure un poco más (~15 min) de lo estimado anteriormente.

Durante el cortejo también se observaron otros comportamientos mencionados en la bibliografía, pero que no fueron cuantificados en esta tesis, como la elevación de la nariz del macho y el apoyo de su mentón en el lomo de la hembra (Ojasti, 1968). En el contexto reproductivo no percibimos mordisqueos en zonas del cuello y cabeza entre macho y hembra, pero dicho comportamiento fue presenciado fuera del apareamiento. Comparado con las interacciones que muestran otras especies en esta etapa, el carpincho no presenta un cortejo que necesite un despliegue de comportamientos ritualizados, tal

vez por el hecho de que son animales sociales y tienen conocimiento previo de los individuos que integran su grupo.

Cópula

Durante la cópula la frecuencia de vocalizaciones de la hembra continúa siendo predominante sobre la del macho. Si bien no se cuantificaron los distintos tipos de sonidos, estos variaron en sus características. Se percibieron vocalizaciones con un tono agudo por parte de la hembra, inmediatamente después de ser montada, similar a lo reportado por Ojasti (1968). Las vocalizaciones del macho no parecen jugar un papel particularmente importante en la cópula, especialmente analizando la secuencia del comportamiento, obtenidas en aquellas parejas donde se detectó y registró todo el proceso desde el comienzo del cortejo hasta la finalización de la cópula.

Buscando una posible explicación a la alta frecuencia de marcaje de sustrato con el morrillo por parte de la hembra en la etapa de cópula (sobre todo inmediatamente después de ser montada) nos planteamos varias hipótesis. Una posibilidad sería que este marcaje fuera una señal para el macho, por ejemplo, de que sigue estando receptiva aunque ya haya sido montada o que tiene un territorio y recursos disponibles. Al no haber registrado los comportamientos de olfateos hacia sustratos en este contexto, no se puede afirmar que el macho huela inmediatamente el marcaje de la hembra. La frecuencia de frotación de sustrato del macho fue mucho menor que la que se esperaría si luego de olfatear el sustrato, el macho marcara siempre con su propio morrillo lo depositado por la hembra. Otra posibilidad, sería que fuera una señal hacia otros machos, aunque se desconoce, dada la conformación de los grupos, como afectaría este comportamiento a los machos subordinados; si como una señal para atraerlos o para ahuyentarlos. Finalmente, podría ser una señal para las otras hembras del grupo, como un aviso de su actividad reproductiva y futura disponibilidad de territorio y recursos para compartir la crianza de la progenie, en los casos de sincronización de celos. De esta forma se asegurarían la crianza comunal de todos los infantes nacidos en esa temporada de partos. En base a la significativa frecuencia de la frotación de sustrato con morrillo de la hembra en el período de cópula, así como la diferencia en su duración comparada con la etapa posterior, consideramos que esta glándula jugaría un papel crítico en las hembras de esta especie en este período, al menos en cautiverio.

En la bibliografía (Schaller & Crawshaw, 1981; Herrera & Macdonald, 1994) no se encuentra que el marcaje de sustrato o genital esté particularmente asociado a la cópula. Lo único que los autores mencionan es que en el contexto del cortejo la hembra puede frotar el morrillo en otras partes (no específicamente en los genitales) del macho. Es posible que nuestras observaciones se deban a las condiciones de mantenimiento de los animales, o a una función adaptativa de este comportamiento que no ha sido identificada o descrita cuantitativamente en la naturaleza. Por esto, esta glándula tendría una importancia que no puede ignorarse y que conlleva a plantearse nuevas hipótesis y ahondar en sus características químicas y etológicas. La composición química de la secreción del morrillo del macho ha sido analizada cualitativamente (Macdonald et al, 1984) pero no así la de la hembra.

En la etapa que en este estudio se consideró como cópula, el macho ya identifica a la hembra como claramente receptiva, lo cual provoca el mayor número de persecuciones y la disminución de su duración (de aproximadamente de 1 min a la mitad), ya que la

monta exitosa se logra fácilmente. De esta forma existen diferencias con los datos aportados por Jorgenson (1986), tanto cualitativa como cuantitativamente. Este autor reportó una duración de las persecuciones de aproximadamente 7 min en vida libre, pero no diferenció entre etapas (cortejo y cópula, por ejemplo). Además durante las persecuciones podían suceder las montas, que también estaban incluidas en la duración total de la persecución. Las duraciones de las persecuciones que registramos en esta tesis estuvieron en el entorno de un minuto, pero no incluyeron la duración de la monta y diferenciamos las persecuciones de tres etapas. Esta variabilidad podría explicarse porque las condiciones de mantenimiento en nuestro trabajo (espacios reducidos, tanto en tierra como en agua) podrían limitar la duración de los desplazamientos, siendo que los carpinchos en vida libre podrían recorrer distintas trayectorias por más tiempo. En cuanto a la duración de la latencia entre montas, nuestros registros alcanzan a los 120 s aproximadamente, mientras que Jorgenson registró intervalos de 60 a 90 s.

La duración de la monta que registramos (8 s) fue similar a lo reportado en forma anecdótica por otros autores (de 4 a 6 s, Ojasti, 1968; y de 9 s, Rodríguez, 2008, en vida libre y semicautiverio respectivamente). En cuanto a los movimientos pélvicos o embestidas del macho durante la monta también se obtuvieron cifras (8 embestidas) que coinciden con lo mencionado anecdóticamente en el trabajo de Ojasti (1968). El tiempo promedio entre montas (aproximadamente de 2 min), y la persecución previa a la primera monta (también alrededor de 2 min), fueron semejantes a los reportes anecdóticos de ese autor. En el presente trabajo, la monta se presentó con la misma frecuencia en tierra y en agua, a diferencia de lo observado en condiciones de vida libre. Sin embargo, la duración de la monta en tierra fue similar a la observada en agua, por lo que el sustrato no marcó una diferencia significativa en el desarrollo de la cópula. De esta forma, las características etológicas de la cópula en esta especie se conservarían mayormente, existiendo algunas modificaciones debido a las condiciones de mantenimiento de los animales.

En base a nuestras observaciones podemos afirmar que en el apareamiento del carpincho no se presentan trabas o bloqueos a nivel genital, y que hay varias embestidas pélvicas con múltiples intromisiones. No se esperaría presenciar esta interacción debido a la anatomía del pene del carpincho, que no presenta ninguna característica especial para que esto suceda. Tampoco se esperarían bloqueos genitales por el tipo de sistema de apareamiento (poligínico para algunos autores, promiscuo para otros), que no tiende a buscar la exclusividad en la paternidad. Lo que faltaría determinar con precisión sería el momento de la eyaculación, y si ésta es única o múltiple. La clasificación de Dewsbury (1972) sirve como base para comparar los patrones copulatorios de los machos entre las distintas especies de mamíferos, considerando 4 pautas claves durante la cópula. La primera llave dicotómica parte de si existe o no bloqueo genital. La siguiente llave pregunta por la presencia o ausencia de embestidas pélvicas. La tercera llave divide entre los que presentan múltiples intromisiones y los que no. Y finalmente, el número de patrón es establecido por la existencia o no de múltiples eyaculaciones. Entonces, Dewsbury llega a diferenciar 16 patrones, siendo el 9 el más común de los observados: ausencia de bloqueo genital, presencia de embestidas pélvicas, con múltiples intromisiones y varias eyaculaciones. Por lo tanto, el patrón del comportamiento copulatorio del carpincho sería un patrón 9 o 10, difiriendo de categoría en la cantidad de eyaculaciones (una o varias). En el carpincho es difícil estimar un período de descanso posteyaculatorio o refractario. Sin embargo nuestro estudio encontró que luego de realizar una última monta exitosa, el animal puede

permanecer más de 30 min sin retornar a la actividad sexual, a lo que nosotros denominamos etapa “Post”. En otras especies la duración de este período es muy variable, y puede ir de 6-10 min en el caso de la rata (Dewsbury, 1972, revisión), a 17-60 min en el ratón (Burnett et al, 1996), y 4 a 12 min en el carnero (Pepelko & Clegg, 1965)

Por otra parte, la postura adoptada por la hembra al momento de la monta no coincide exactamente con la definición de lordosis (Barrows, 2000). Esto no concuerda con lo descrito anecdóticamente por Ojasti (1968). En nuestro estudio encontramos que la hembra inclina su cabeza, tal vez debido al peso del macho apoyado en su lomo, pero no arquea su espalda. Durante ninguna de las etapas se presenciaron, entre los integrantes de la pareja, lamidos hacia las zonas genitales. Los olfateos hacia dichas áreas no parecen tener la importancia de otros comportamientos (vocalización, marcaje), para el desarrollo del cortejo y la cópula. El macho y la hembra mantuvieron un nivel de olfateos similar en todas las etapas. Los lamidos y olfateos parecen tener más relevancia en especies donde el flehmen tiene un rol fundamental para detectar el estado de celo de la hembra, como en ungulados o felinos (Barrows, 2000).

Las pocas incitaciones de las hembras que fueron observadas en este estudio, sucedieron durante la cópula. Consistieron en que la hembra empujaba su parte posterior hacia la cara del macho, lo que se podría considerar una “presentación” de la zona genital, tal como menciona Bedoya (2007), en sus observaciones en vida libre. En otras especies, como la cerda, Beach (1976) encontró que las hembras empujan hacia atrás al macho, mientras sucede la cópula, como forma de mantener la intromisión del pene hasta que ocurra la eyaculación. El movimiento descrito en ese estudio es similar al observado en carpinchos, pero en este caso los empujones nunca sucedieron durante la monta en sí, sino en los intervalos entre ellas. Consideramos que los comportamientos de sollicitación de las hembras de esta especie consistirían mayormente en las vocalizaciones y marcajes que se suceden durante la etapa de cortejo, siendo estos “empujones” o “presentaciones”, una forma de estimular al macho a que prosiga con la secuencia de montas.

Comportamientos postcopulatorios

En esta etapa se continuaron registrando los comportamientos posteriores a la última monta exitosa. La frecuencia de vocalizaciones de la hembra bajó significativamente respecto a las dos etapas previas, indicando probablemente su saciedad sexual, ya que no incitaría o llamaría al macho a proseguir con las montas. La frecuencia de las persecuciones y de la frotación de morrillo, a su vez, cayeron a niveles similares a los observados al inicio del cortejo. La caída drástica de la frecuencia y duración de la marcación de sustrato por parte de la hembra muestra claramente el rol importante, hasta esta tesis desconocido, de este comportamiento en la reproducción. En conclusión, en esta etapa la hembra ya no incita o invita al macho a la monta, disminuyendo sus vocalizaciones y marcajes, lo que inhibiría (o dejaría de estimular) progresivamente, la actividad sexual del macho.

ESTUDIO 2 – DESCRIPCIÓN DEL COMPORTAMIENTO PARENTAL EN CAUTIVERIO

De acuerdo a la bibliografía consultada existe muy poca información sobre la evolución de la relación madre-cría durante los 3 primeros meses de vida. Específicamente no conocemos los cambios en la frecuencia y duración de los períodos de amamantamiento más allá del primer mes de vida, ni cómo evoluciona la alimentación sólida. La información con la que se cuenta sobre la frecuencia y duración de los períodos de amamantamiento es limitada y muy variable. Tampoco se ha encontrado una descripción cuantitativa de las interacciones entre la/s madres y la descendencia, como por ejemplo, intercambio de olfateos, vocalizaciones, acercamientos, proximidad, y la evolución de estos comportamientos. Por ejemplo, ¿cumplen las vocalizaciones de la cría o la madre un papel importante en su vínculo o interacción? Por eso propusimos determinar los cambios que ocurren en la alimentación y la dinámica de interacción entre la cría y su madre a lo largo de esta etapa de su desarrollo. Comprender mejor el desarrollo de las crías y su vínculo con la/s madres y sus posibles adaptaciones a la cría intensiva nos permitirá mejorar el manejo de la especie, pudiendo realizar, por ejemplo, destetes tempranos sin afectar el desarrollo físico y social de las crías y permitiendo que las madres retomen la actividad reproductiva en menos tiempo.

Hipótesis

- a) La edad del destete natural en cría intensiva es anterior al reportado en vida silvestre (4 meses).
- b) Los olfateos y las vocalizaciones juegan un papel importante en el reconocimiento y la interacción madre-cría, al menos en el primer mes de vida

Objetivo Específico

Describir detalladamente el comportamiento maternal en el carpincho durante los primeros tres meses de vida, determinando etapas claves en el desarrollo de la cría.

Materiales y métodos

El lugar del relevamiento de datos fue el mismo que para el Estudio 1, criadero “Don Javier”, en Salto, Uruguay.

Para los procedimientos de captura e inmovilización de crías para su identificación no se utilizó ningún tranquilizante químico, sino que se utilizó una red de captura. El uso de tranquilizantes conlleva riesgos clínicos en especies silvestres y más aún en crías recién nacidas. El criadero no cuenta con servicio veterinario especializado por lo que nunca se planteó realizar ésta práctica. El productor está acostumbrado a la manipulación de los animales en etapas tempranas de su desarrollo y debido a su pericia el estrés que sufren es mínimo. El sexado se realizó de forma manual presionando en la región inguinal del animal de forma de que si es un macho el pene se extiende hacia el exterior (Fig.12).



Figura 12 - Sexado de crías. a) hembra, b) macho

Para cumplir el objetivo del estudio 2 se registró el comportamiento de cuatro grupos familiares diferentes (llamados E1, E2, E5 y E7) alojados en sus respectivos encierros. Las díadas madre-crías se categorizaron de acuerdo a las edades de los cachorros: 1 semana (0 a 7 días de vida), 1 mes (28 a 35 días), 2 meses (55 a 65 días) y 3 meses (86 a 95 días de vida). El número total de crías distintas fue de 20, siendo que muchas de ellas se repitieron a lo largo de algunas visitas, perteneciendo a distintas categorías etáreas. Por lo tanto se obtuvieron: 11 crías para el grupo de 1 semana, 9 para el grupo de 1 mes de edad, 8 crías para el grupo de 2 meses y 6 para el de 3 meses. El número de crías en cada grupo etéreo fue variable ya que en ocasiones hubo muertes o no se pudo acceder al establecimiento por distintas causas. Más información sobre las crías y madres puede encontrarse en el ANEXO 3.

Toma de datos

El criadero se visitó durante octubre a diciembre de 2009; mayo, octubre, noviembre y diciembre de 2011; marzo a mayo y octubre a diciembre de 2012; y marzo a mayo de 2013. Los meses de visita se eligieron de acuerdo a la bibliografía consultada y a la experiencia del productor de acuerdo a los meses en que se producían el mayor número de nacimientos, de forma de obtener una considerable cantidad de datos posibles para las crías menores a una semana.

Se documentó la interacción madre-cría (olfateos, amamantamiento, vocalizaciones, acercamientos, etc.) utilizando el método de registro de animal focal (Martin & Bateson, 1993), mediante observación sistemática, sin ningún tipo de manipulación de los animales. Se realizaron registros focales de 2 h de duración continuas por díada madre-cría, tratando de realizar uno en la mañana y otro por la tarde, por lo menos, en distintos días durante la semana de visita. De esta manera se totalizó un registro continuo de 72 focales, con una duración total de observación de 144 horas, discriminados según franjas etáreas como se puede apreciar en la Tabla IX. El número mínimo de focales por díada fue 1 y el máximo fue de 5.

Tabla IX – Discriminación de los registros comportamentales en las díadas madre-cría de carpinchos

| Franja etérea | Díadas 2 h | Focales 2 h | Díadas 10 m | Focales 10 m |
|----------------------|-------------------|--------------------|--------------------|---------------------|
| 1 semana | 9 | 22 | 11 | 63 |
| 1 mes | 7 | 23 | 9 | 137 |
| 2 meses | 6 | 10 | 8 | 114 |
| 3 meses | 6 | 17 | 6 | 90 |

Además se relevaron los mismos comportamientos mediante registros focales continuos, de 10 min de duración cada uno, 3 veces al día: 1 en la mañana (8 a 13 h), 1 en la tarde (14 a 17 h en otoño y 16 a 19 en primavera) y 1 al anochecer (> 17:30 h en otoño y > 19:30 h en primavera) durante la semana para incrementar el período de muestreo a lo largo del día. En este régimen se registraron las 20 díadas diferentes madre-cría, como ya se mencionó. De esta forma se concretaron 404 focales de 10 min, con 67,3 horas de observación total en esta modalidad, discriminados según franjas etéreas como se puede apreciar en la Tabla IX. La cantidad mínima de muestreos focales en una díada fue de 2 (un solo día de observación) y el máximo fue de 25 (a lo largo de 10 días). Estos dos tipos de registros (10 y 120 min) apuntaron a detectar comportamientos asociados a un período particular del día (por ejemplo infrecuentes períodos de amamantamiento sólo en la mañana) y por otro lado detectar los comportamientos más frecuentes a lo largo de todo el día.

Los comportamientos registrados se presentan en el etograma de la Tabla X. El mismo se realizó en base a la bibliografía consultada. El comportamiento descrito como “Cría Lacta” tuvo dos formas de ser registrado. La primera, utilizada en los registros de 10 minutos fue “Bouts de succión” que se definió como la acción de succión del pezón de la madre por parte de la cría (medida en duración y frecuencia). Para los focales de 2 h también se registró la “Lactancia total”, que se definió como el período en que la cría realiza múltiples bouts de succión, sin alejarse de la madre, cambiando de pezón, por ejemplo, o interaccionando con otra cría (medida también en duración y frecuencia). El comportamiento definido como “Juntas madre-cría” fue nombrado en Resultados como “Proximidad entre madre y cría”.

Otro tipo de eventos (nacimientos, infanticidios, rechazos maternos, cantidad de crías por camada, distribución temporal de partos, entre otros) relacionados con el comportamiento parental fueron registrados, ya sea sistemáticamente o en forma anecdótica.

Tabla X: Etograma para el objetivo del Estudio 2. Interacciones entre madre y cría

| Comportamiento | Descripción |
|------------------------------------|--|
| Acercamiento cría-madre (ACM) | Cría se desplaza hacia su madre en un radio menor a 2 metros |
| Acercamiento madre-cría (AMC) | Madre se desplaza hacia cría en un radio menor a 2 metros |
| Vocalización crías (VC) | Emisión de cualquier tipo de sonido por parte de cría |
| Vocalización madre (VM) | Emisión de cualquier tipo de sonido por parte de madre |
| Desplazamiento madre y crías (DMC) | Madre y cría se trasladan juntas (separadas por menos de 2 metros) de un lugar a otro, caminando o corriendo. |
| Desplazamiento crías solas (DC) | Cría, sin compañía de la madre (madre a más de 2 metros) se trasladan de un lugar a otro, caminando o corriendo |
| Alimentación madre y crías (ALMC) | Madre y cría juntas en un radio de 2 metros, ingieren alimentos sólidos (verduras, pasturas, ración) |
| Alimentación crías (ALC) | Cría sola (con madre a más de 2 metros de distancia), ingieren alimentos sólidos (verduras, pasturas, ración) |
| Olfateo madre a cría (OMC) | Madre acerca su hocico y olfatea a la cría. |
| Olfateo cría a madre (OCM) | Cría acerca su hocico y olfatea a madre |
| Juntas madre y cría (JMC) | Madre y cría permanecen en un radio menor a 2 metros, en reposo o durmiendo |
| Crías lacta (L) | Cría ingiere leche de su madre |
| Cría juega (J) | Cría juega con otras crías o con algún adulto. Se define al juego como una interacción falta de propósito aparente, con movimientos exagerados o vigorosos, no agresivos |
| Madre lame crías (ML) | Madre pasa su lengua por el cuerpo de la cría |
| En refugio (RMC) | Madre y cría permanecen en el refugio, y no son visibles sus comportamientos |
| En refugio crías (RC) | Sólo cría permanece en el refugio, y no es visible su comportamiento |

Se realizó una secuenciación de comportamientos (Bakeman & Gottman, 1997) utilizando parte de los focales de 2 h, como por ejemplo, aquellos que incluyeran la mayor variedad de comportamientos o lactancias. Para la franja etárea menor a 1 semana se consideraron 13 focales de 5 díadas. Para el grupo de 1 mes se tomaron 15 focales pertenecientes a 5 díadas. En el grupo de 2 meses se consideraron 6 díadas y se utilizaron 10 focales, y para el grupo de 3 meses fueron 5 díadas y 13 focales. No se consideró representar gráficamente aquellas secuencias de comportamientos con frecuencia menor al 2%.

Análisis estadístico

El software estadístico usado fue Statview. Se promediaron las frecuencias de comportamientos tanto para los registros de 2 horas como para los de 10 min dentro de cada franja etárea. En el primer análisis se realizó una tabla de estadística descriptiva, para todas las variables, la cual aportó los errores estándares (EE). Luego se usó el test de Kruskal Wallis en todas las variables, para cada grupo etéreo, determinando en cuales comportamientos hubo diferencias significativas. Los datos se presentaron en duración y frecuencia promedio ($\bar{X} \pm EE$), tanto para 10 como para 120 min. Para el análisis *post hoc* se utilizó el test Mann Whitney para comparar los comportamientos donde previamente se encontraron diferencias, entre grupos etéreos. El nivel de significancia fue establecido a $p < 0,05$. Se optó por estos test en lugar de comparaciones por Friedman y *post hoc* Wilcoxon rangos pareados, porque nuestro

interés se centró en estudiar el comportamiento de la cría en cada franja etárea, independientemente de cómo se desarrollara cada cría, no fue un seguimiento individual. Cada par madre cría fue considerado como nuestra unidad de muestreo en cada franja etárea, sin importar si se repitiera la misma madre para distintas crías.

Para determinar posibles diferencias entre los comportamientos a lo largo del día se realizó el test Wilcoxon de rangos pareados. Esto solo se realizó para los focales de 10 min. No se encontraron diferencias significativas entre los datos tomados en la mañana, la tarde y el anochecer, por lo que se decidió seguir el análisis de los resultados utilizando el promedio diario.

Otras variables que hubieran sido interesantes de comparar, como posibles efectos de las estaciones del año o diferencias entre comportamientos de madres primíparas y multíparas, no pudieron analizarse debido a que no se alcanzó un número de animales aceptable estadísticamente para evaluarlas en cualquier test. Como se detalla en el Anexo 3, Tabla II, las características de las madres fueron disímiles en cada franja etárea. Por ejemplo para la franja etárea de una semana de vida de la cría sólo se registró el comportamiento de 2 madres multíparas y de 6 primíparas; para el grupo de un mes hay 3 madres multíparas y 3 primíparas; para el de 2 meses 4 y 3 respectivamente y para el de 3 meses 4 multíparas y 2 primíparas.

Resultados

Nacimiento

En el transcurso de esta tesis se realizó un registro audiovisual de un parto. Se observó a una hembra dar a luz a dos crías. En este caso único observado el macho realizó placentofagia, comportamiento muy inusual en mamíferos y generalmente asociado al comportamiento paternal. Tras la expulsión del feto, la madre se dio vuelta hacia él para lamerlo. Inmediatamente el padre, que no estaba junto a ellos, se acercó a la cría y comenzó a lamer las membranas fetales que todavía la rodeaban por completo. Junto con la madre las rompieron con sus dientes e ingirieron las membranas. Tras unos minutos de esta actividad el macho se retiró, pero volvió inmediatamente y dirigió su atención hacia la zona anogenital de la hembra, olfateándola y lamiéndola. Aún quedaron vestigios de las membranas fetales colgando del canal de parto en la hembra, y el macho se dedicó a tirar con su boca de estos trozos. Finalmente consiguió extraer la placenta directamente de la hembra y la devoró rápidamente. Otras hembras del grupo se acercaron, compartiendo su interés por lamer y olfatear a la cría recién nacida y, también alguna se dedicó a comer la placenta que extrajo el macho. Pasados unos 15 min del parto, la hembra continuó lamiendo y olfateando al recién nacido, junto con su hermano nacido previamente ese mismo día. La placenta correspondiente al primer parto fue ingerida sólo por la madre. Quienes se acercaron a investigarlos fueron las crías de las otras hembras del grupo, nacidas en días previos.

Alimentación

Focales 10 minutos

Durante los 2 primeros meses la frecuencia y duración de los bouts de succión no variaron significativamente (Fig.13 a y b, $p < 0,05$). En la primera semana de vida la duración de cada succión, calculada como duración/frecuencia, fue de $82,5 \pm 42,6$ s; en el primer mes fue de $47,1 \pm 12,5$ s, y en el segundo mes fue de $43,3 \pm 12,8$ s. No se documentaron bouts de succión en este tipo de registro para el tercer mes de vida.

Se observó que las crías empezaron a ingerir sólidos a los dos días post-parto. En relación a la alimentación sólida, se observó un incremento de la frecuencia entre la primera semana y el primer mes, que se mantuvo en los meses posteriores (Fig.13 a, $p < 0,05$). En la primera semana de vida la duración de cada ingesta sólida (duración en 5 min/frecuencia en 5 min) fue de $35,3 \pm 12,7$ s; en el primer mes fue de $177,1 \pm 22,1$ s; y a los 2 y 3 meses de vida de $241,6 \pm 32,7$ s y 244 ± 21 s, respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la duración de cada ingesta de sólidos entre la primera semana de vida y las demás franjas etáreas, y entre 1 mes y 3 meses de vida (Mann Whitney, $p < 0,05$)

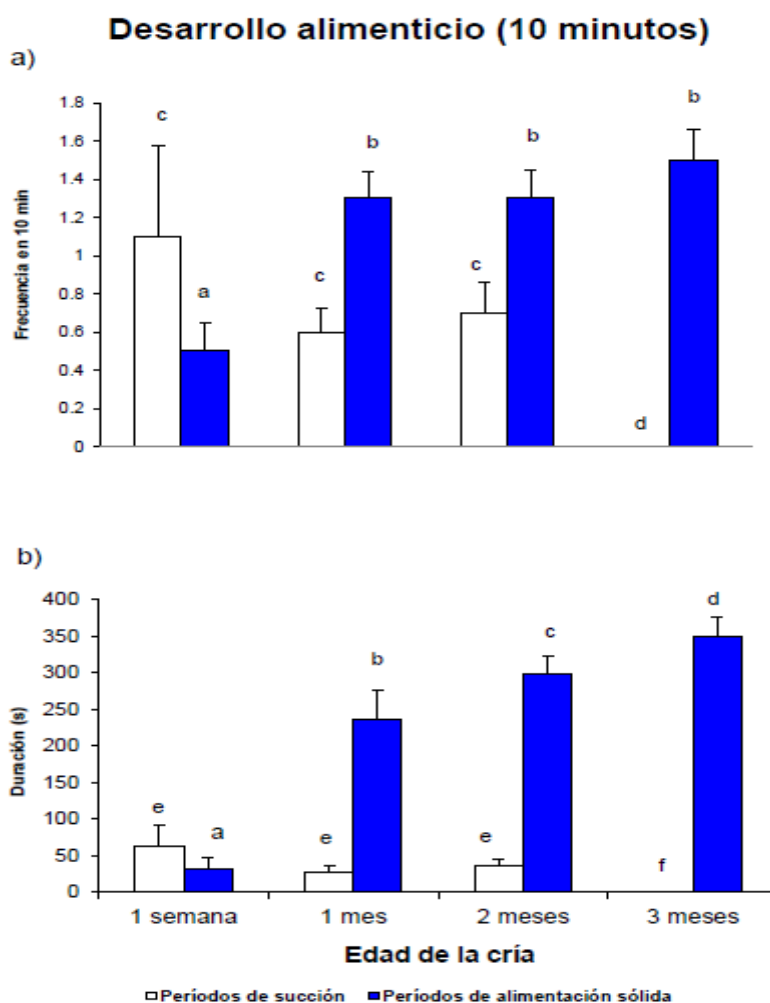


Figura 13 – Desarrollo de la lactancia y alimentación en las crías de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio - 1. a) Frecuencia en 10 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Duración de cada período de succión (segundos, $\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreas (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Focales de 2 horas

Tanto la duración como la frecuencia de los bouts de succión y períodos de amamantamiento disminuyeron significativamente en el tercer mes de vida en comparación con la primera semana y el mes 1 (Fig. 14 a y b, $p < 0,05$). Los rangos de la duración de cada bout variaron de la siguiente manera: 1 semana de $53 \pm 12,2$ s; 1 mes de 61 ± 8 s; 2 meses de $34,5 \pm 13,4$ s, y 3 meses de $21,9 \pm 15,3$ s, sin presentarse diferencias significativas. La duración de cada período de amamantamiento varió, según las franjas etáreas, de la siguiente manera: 1 semana $332 \pm 72,1$ s; 1 mes $459 \pm 93,7$ s; 2 meses $163 \pm 91,2$ s, y 3 meses $52,3 \pm 34$ s. Las diferencias fueron significativas entre las duraciones del tercer mes de vida contra las de una semana y 1 mes (Mann Whitney, $p < 0,05$). Las duraciones de cada ingesta de sólidos en las distintas edades fueron las siguientes: 1 semana: $316,6 \pm 127,9$ s; 1 mes: $349,8 \pm 62,1$ s; 2 meses: $324,9 \pm 60,4$ s y 3 meses: 343 ± 67 segundos. Tampoco se presentaron diferencias al comparar las duraciones de ingestas entre cada franja etárea.

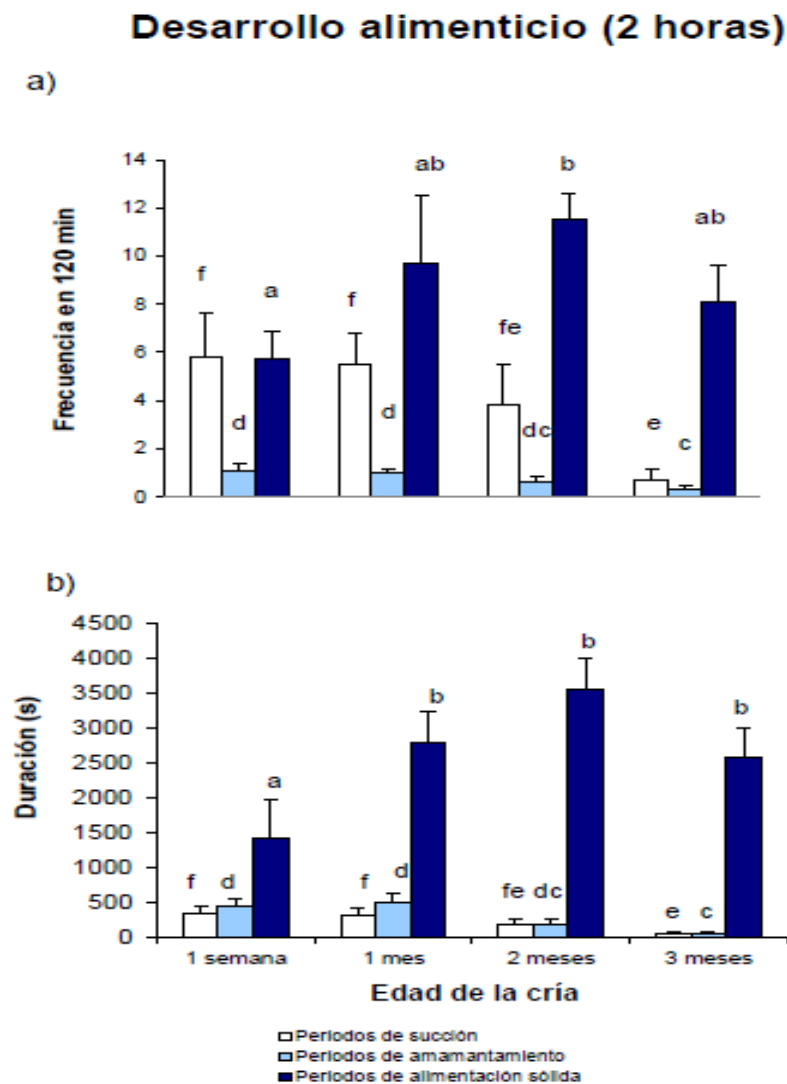


Figura 14 – Desarrollo de la lactancia y alimentación en las crías de carpíncho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio - 2. a) Frecuencia en 120 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Duración de cada período (segundos, $\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreas (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Comunicación y reconocimiento entre madre - cría

Focales de 10 minutos y 2 horas

La frecuencia del olfateo de la madre hacia la cría fue significativamente más alto durante los primeros siete días de vida (Fig. 15a, $p < 0,05$), disminuyendo en las siguientes franjas etáreas, en los focales de 10 min. En el registro de 2 h, los olfateos de la madre disminuyeron desde el primer mes de vida de la cría (Fig. 15 b). También en este registro más extenso se obtuvo una diferencia significativa en la disminución de las vocalizaciones de la madre hacia la cría entre el segundo y tercer mes (Fig. 15 b, $p < 0,05$).

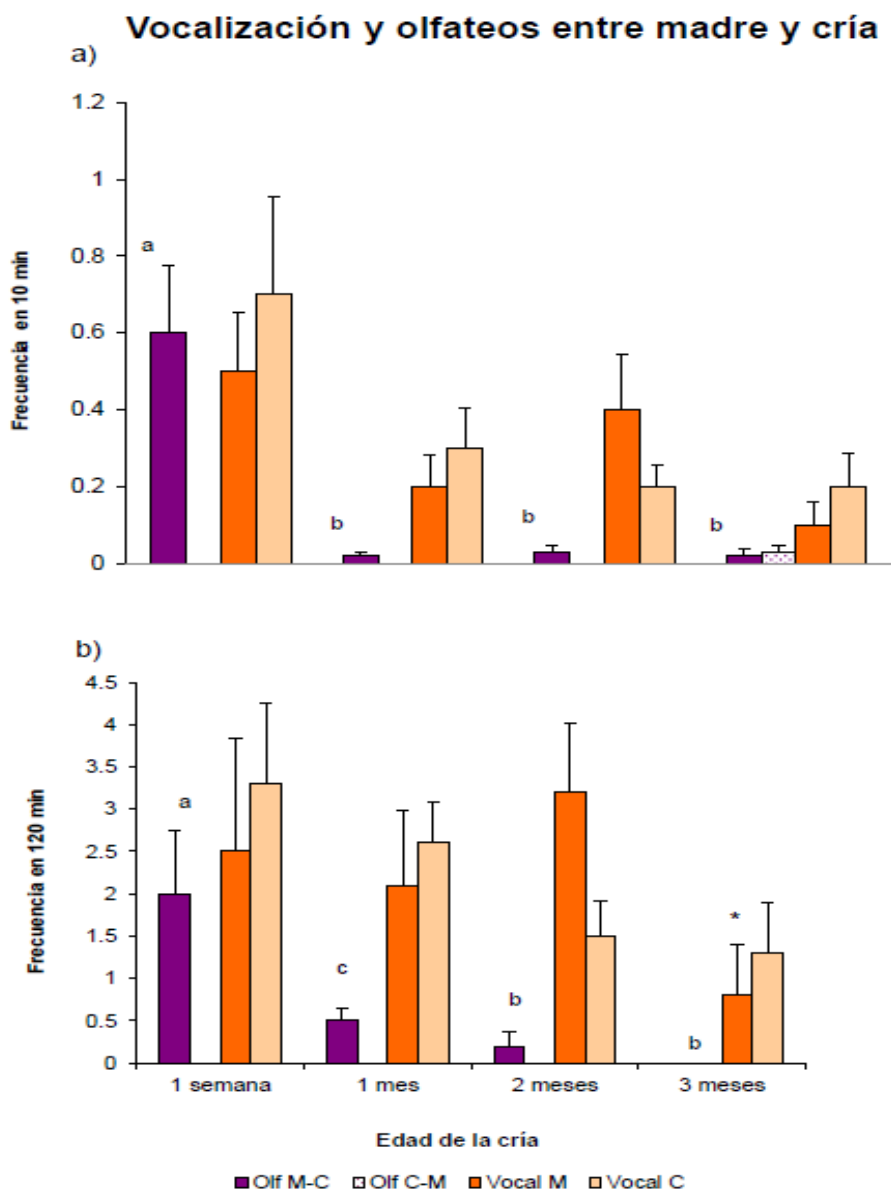


Figura 15 – Evolución de vocalizaciones y olfateos entre madre y cría del carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio. a) Frecuencia en 10 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Frecuencia en 120 min ($\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreas (Mann Whitney, $p < 0,05$). En b) * indica diferencia significativa entre 2 meses y 3 meses. Olf M-C: olfateo madre a cría. Olf C-M: Olfateo cría a madre. Vocal M: vocalización de la madre. Vocal C: vocalización de la cría

Acercamiento y proximidad madre-cría

Acercamientos - Focales 10 minutos y 2 horas

No hubo diferencias significativas en los eventos de aproximación entre madre y cría a lo largo del estudio (Fig. 16 a y b), pero en ambos registros la cría fue quien se acercó más a menudo hacia la madre.

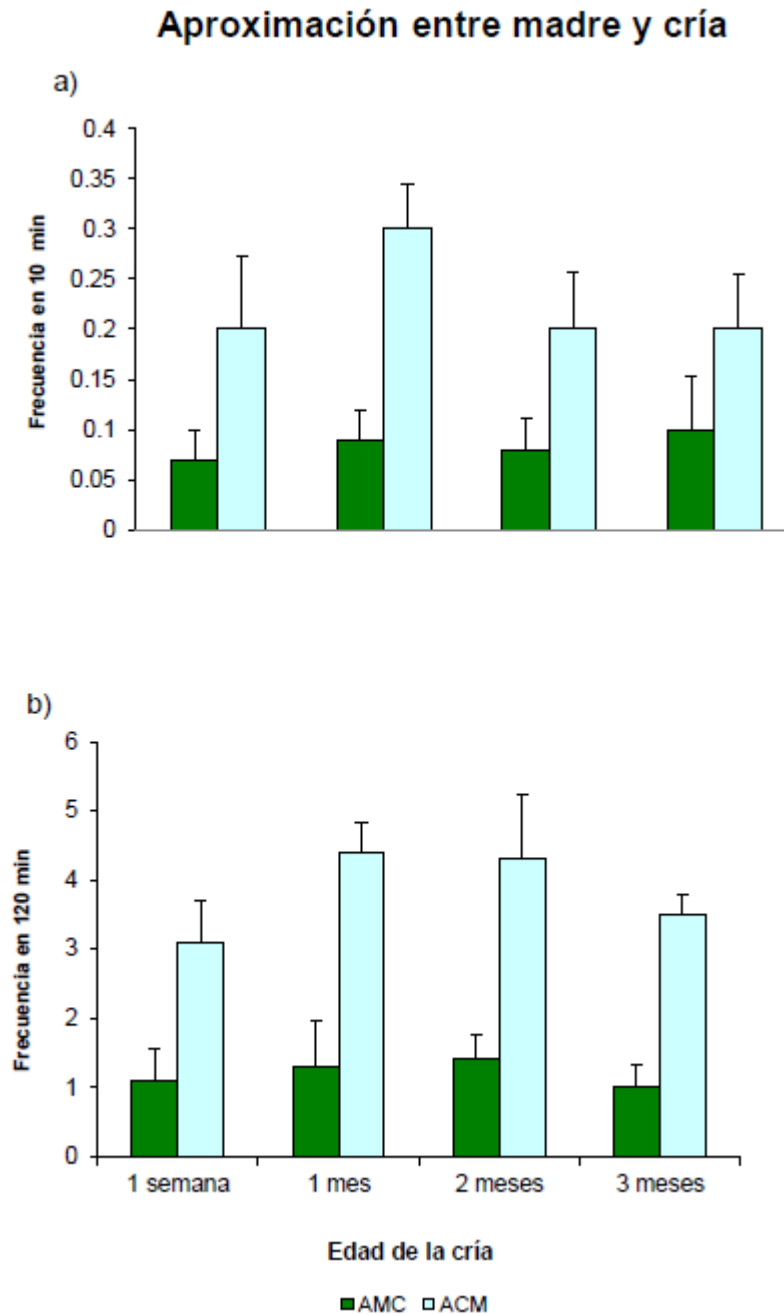


Figura 16 – Evolución de los acercamientos entre madre y cría del carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio. a) Frecuencia en 10 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Frecuencia en 120 min ($\bar{X} \pm EE$). AMC: Acercamiento de la madre a la cría. ACM: Acercamiento de la cría a la madre

Proximidad madre y cría - Focales 10 minutos

La frecuencia y duración de la cercanía entre progenitora y descendiente fue significativamente mayor en los primeros siete días de vida de la cría ($p < 0,05$) que en las demás franjas etáreas. Luego disminuyó progresivamente hasta el tercer mes (Fig. 17 a y b).

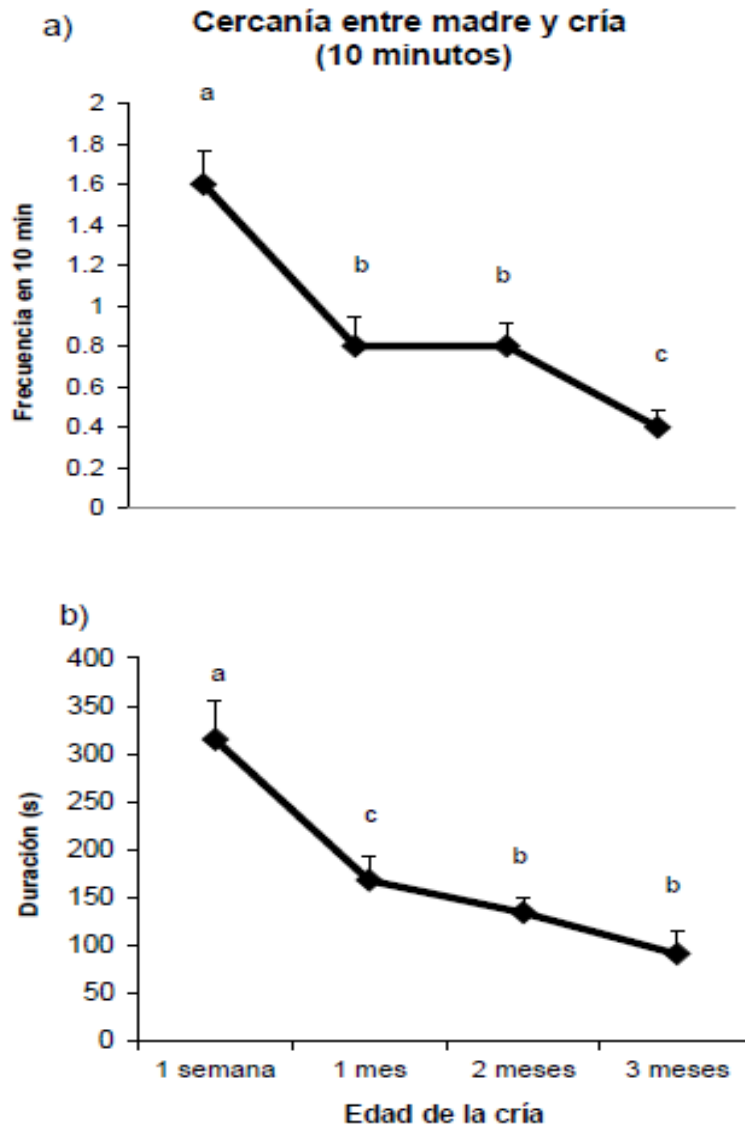


Fig. 17 - Proximidad de la madre y la cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio -1 a) Frecuencia en 10 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Duración de cada período (segundos, $\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreos (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Proximidad madre y cría - Focales 2 horas

En los registros de 2 h la frecuencia de la proximidad estuvo en su nivel más bajo en el tercer mes en comparación con el primer y segundo mes (Fig. 18 a, $p < 0,05$). En cuanto a la duración de la permanencia en conjunto de madre y cría, ésta fue significativamente más alta durante la primera semana y el mes 1 (Fig. 18 b $p < 0,05$).

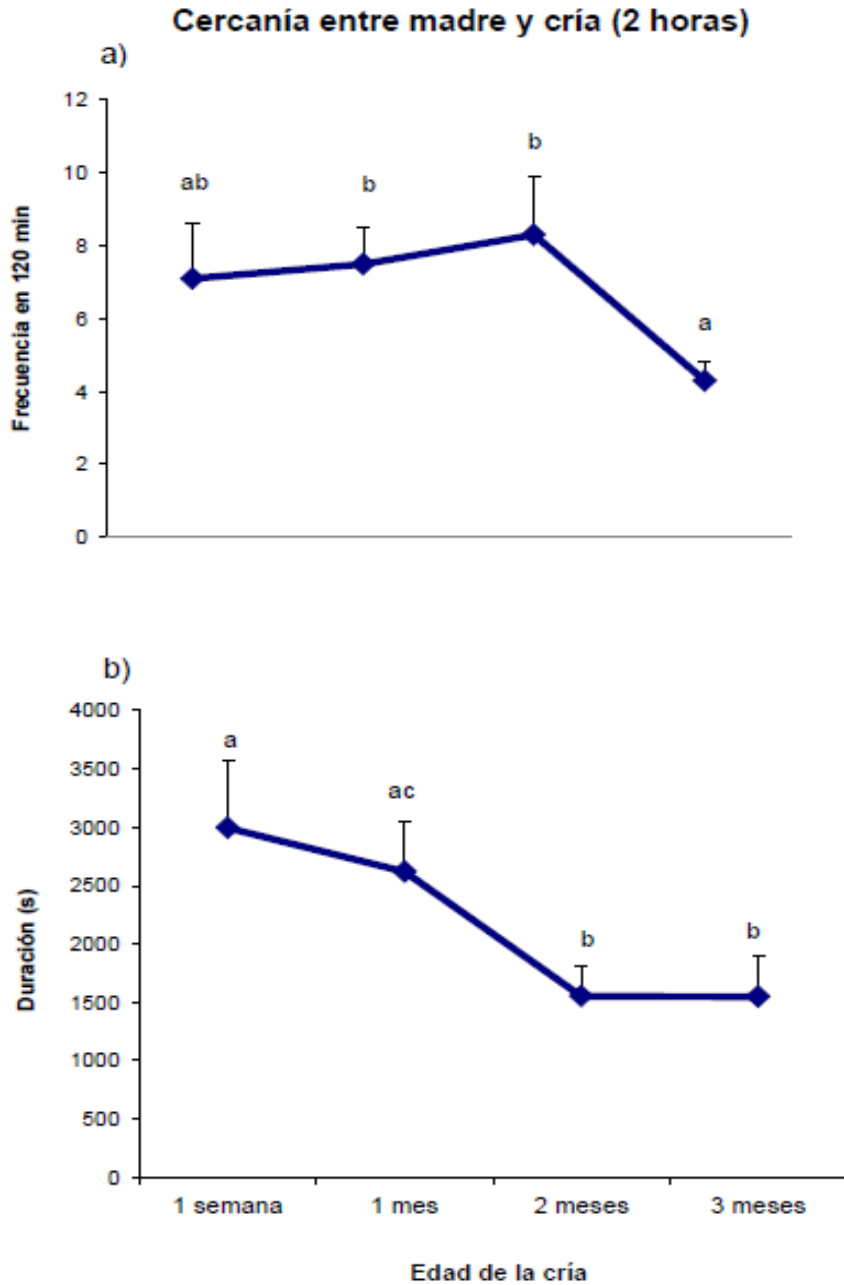


Fig. 18 - Proximidad de la madre y la cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio - 2 a) Frecuencia en 120 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Duración de cada período (segundos, $\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreos (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Juego

Focales 10 minutos

El comportamiento de juego en la cría fue muy variable en su frecuencia durante este registro, sin presentarse diferencias significativas en ninguna franja etárea (Fig. 19 a). En cuanto a la duración de los períodos de juego hubo un descenso significativo en el segundo mes (Fig. 19 b, $p < 0,05$) en comparación con el mes 1.

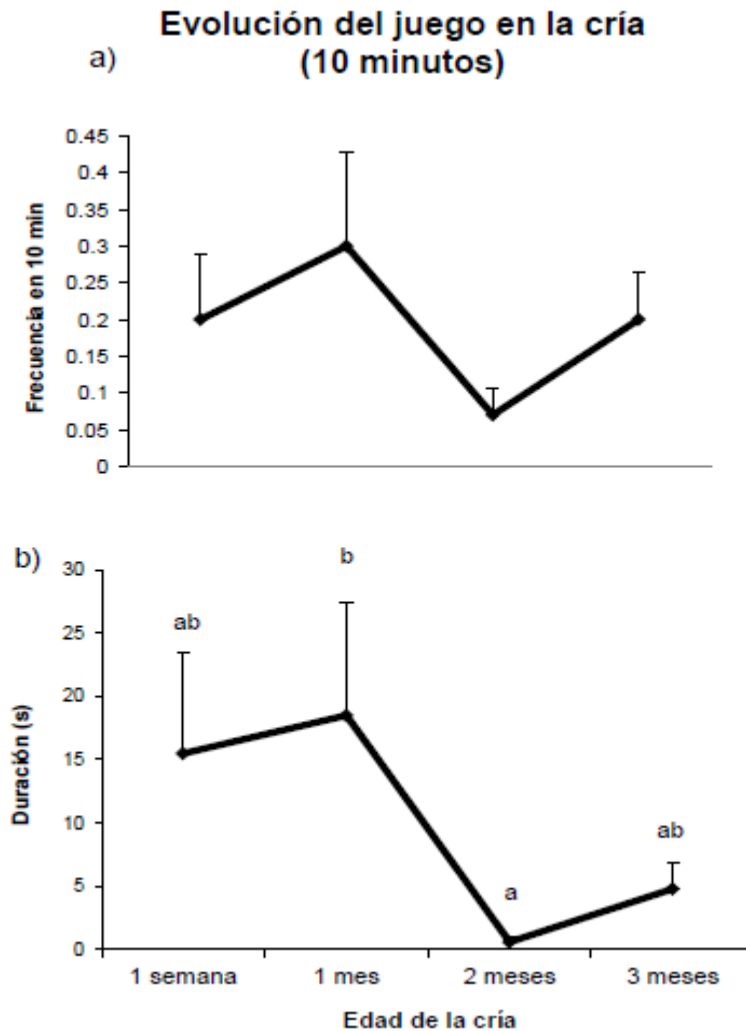


Fig. 19 – Comportamiento de juego en la cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio - 1 a) Frecuencia en 10 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Duración de cada período (segundos, $\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreos (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Focales 2 horas

En el registro de 2 horas, la frecuencia del juego descendió significativamente al tercer mes con respecto al primer mes (Fig. 20 a, $p < 0,05$). La duración de los períodos de juego tuvo un aumento significativo al alcanzar las crías el primer mes de vida respecto a su duración en la primera semana (Fig. 20 b, $p < 0,05$)

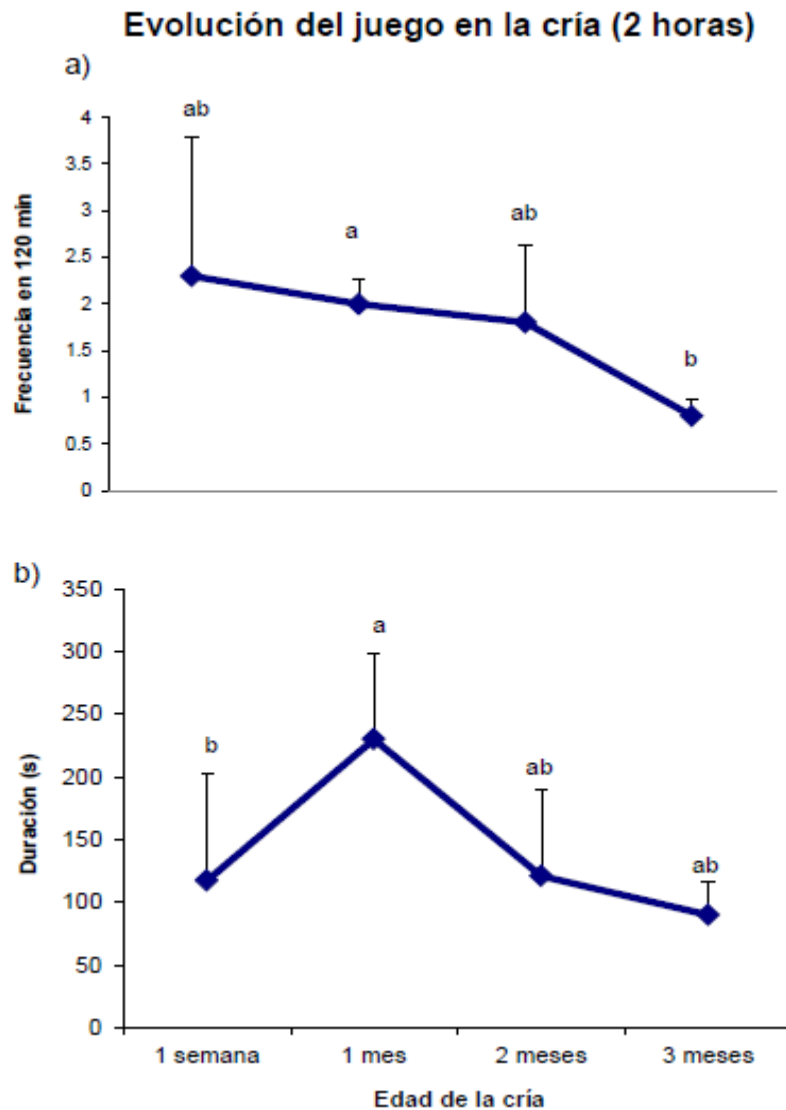


Fig. 20 – Comportamiento de juego en la cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio - 2 a) Frecuencia en 120 min ($\bar{X} \pm EE$) b) Duración de cada período (segundos, $\bar{X} \pm EE$). Las letras diferentes corresponden a diferencias significativas en distintos grupos etáreos (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Secuencias comportamentales

Primeros 7 días

Durante la primera semana de vida se observó que la cadena de eventos comportamentales más frecuente consistió en los olfateos de la madre hacia la cría, seguidos de la vocalización de la madre (Tabla XI y Fig. 21). Estas proseguían con acercamientos a la cría, o en bouts de amamantamiento cuando la cría ya estaba lo suficientemente cerca. Tras el amamantamiento se sucedieron las vocalizaciones de la madre y las vocalizaciones de la cría con igual frecuencia (Tabla XII).

Tabla XI – Frecuencias de comportamientos materno-filiales secuenciados durante la primera semana de vida en *H. hydrochaeris*

| Comportamiento | Frecuencia |
|-----------------------|-------------------|
| AMC | 5,3 |
| ACM | 12,6 |
| VM | 21,9 |
| VC | 12,9 |
| O | 14,2 |
| Bout | 33,1 |

Tabla XII – Matriz de probabilidades de transición para los comportamientos materno – filiales en la primer semana de vida en *H. hydrochaeris*

| | AMC | ACM | VM | VC | O | Bout |
|-------------|------------|------------|-----------|-----------|----------|-------------|
| AMC | 0 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0,03 | 0,01 |
| ACM | 0,01 | 0,02 | 0,02 | 0,03 | 0,02 | 0,03 |
| VM | 0,04 | 0,02 | 0,06 | 0,01 | 0,03 | 0,04 |
| VC | 0,003 | 0,03 | 0,01 | 0,05 | 0,01 | 0,02 |
| O | 0,01 | 0,01 | 0,06 | 0,01 | 0,03 | 0,02 |
| Bout | 0 | 0,02 | 0,04 | 0,04 | 0,02 | 0,20 |

Abreviaturas para Tablas XI, XII y Figura 21:

AMC: Acercamiento madre a cría

ACM: Acercamiento cría a madre

VM: Vocalización de la madre

VC: Vocalización de la cría

O: Olfateo de la madre a la cría

Bout: ingestión de leche materna por parte de la cría

SECUENCIACIÓN DE COMPORTAMIENTOS EN LA PRIMERA SEMANA DE VIDA

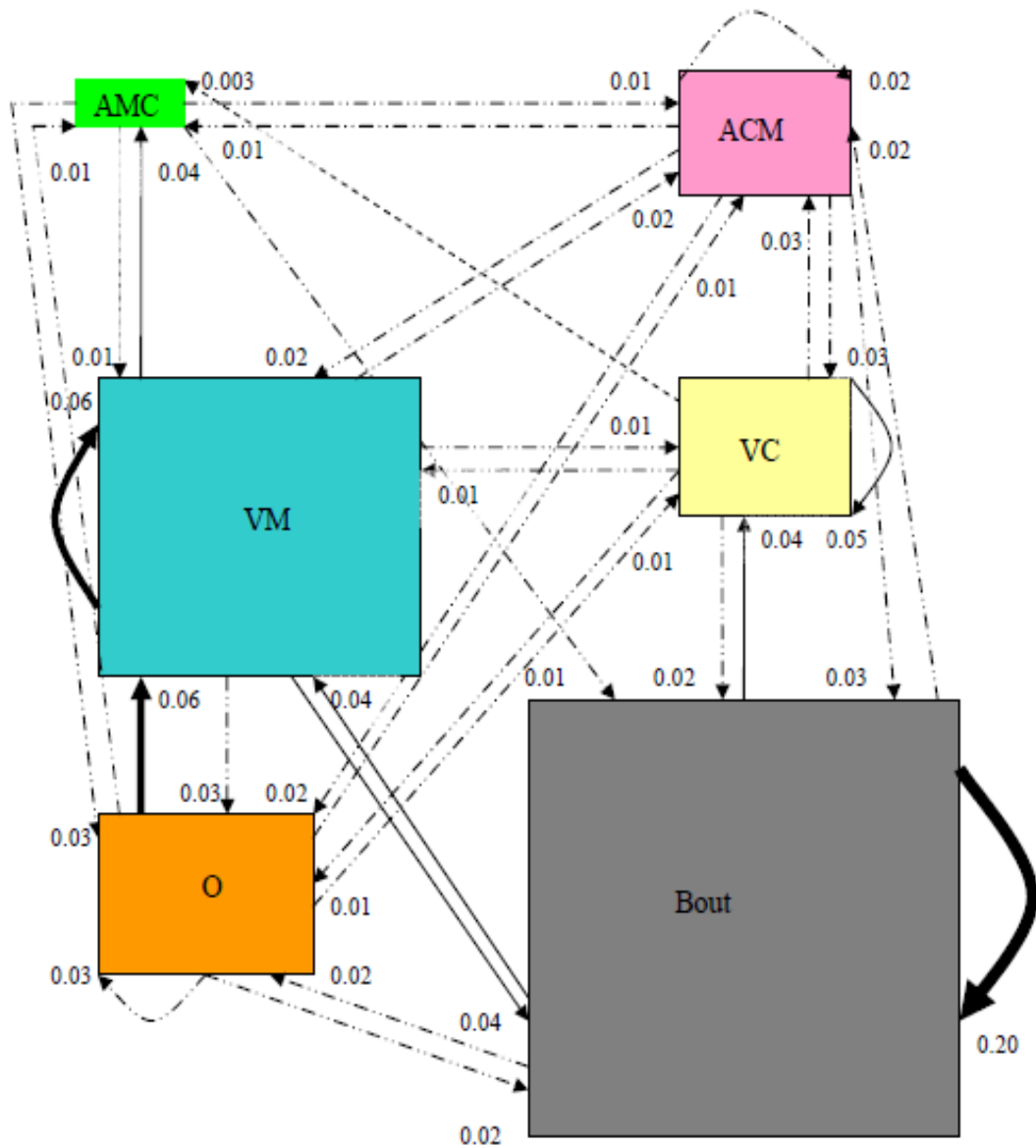


Figura 21 - Diagrama de transición de eventos para comportamientos entre madre y cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante la primera semana de vida. Tamaño de cuadrados en relación a la frecuencia de comportamientos en 120 min (Tabla XI). Líneas con patrones representativos de frecuencias de transición, de acuerdo al siguiente diseño:

| | |
|-------------------------|---------------|
| $0 < x < 0,01$ | ----- |
| $0,01 \leq x \leq 0,03$ | - · - · - · - |
| $0,04 \leq x \leq 0,05$ | ————— |
| $0,06 \leq x \leq 0,08$ | ————— |
| $x > 0,09$ | ————— |

Primer mes

En el primer mes de vida la sucesión de comportamientos más frecuente fueron las vocalizaciones de la cría precediendo a su acercamiento hacia la madre, como se aprecia en la Fig. 22 Después del acercamiento de la cría a su madre otros comportamientos altamente asociados fueron las vocalizaciones de ésta y los períodos de amamantamiento (Tablas XIII y XIV). Ligados a las vocalizaciones de la madre posteriormente se dieron vocalizaciones de la cría y acercamientos de ésta a su madre.

Tabla XIII – Frecuencias de comportamientos materno-filiales secuenciados durante el primer mes de vida en *H. hydrochaeris*

| Comportamiento | Frecuencia |
|-----------------------|-------------------|
| AMC | 10,2 |
| ACM | 25,7 |
| VM | 18,1 |
| VC | 14,2 |
| O | 3,1 |
| Bout | 28,8 |

Tabla XIV – Matriz de probabilidades de transición para los comportamientos en el primer mes de vida en *H. hydrochaeris*

| | AMC | ACM | VM | VC | O | Bout |
|-------------|------------|------------|-----------|-----------|----------|-------------|
| AMC | 0,03 | 0,03 | 0,02 | 0,01 | 0 | 0,01 |
| ACM | 0,03 | 0,10 | 0,05 | 0,03 | 0,02 | 0,04 |
| VM | 0,02 | 0,04 | 0,06 | 0,04 | 0,01 | 0,02 |
| VC | 0,004 | 0,06 | 0,01 | 0,04 | 0 | 0,03 |
| O | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0 | 0,004 |
| Bout | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 0,02 | 0,004 | 0,2 |

Abreviaturas para Tablas XIII, XIV y Figura 22:

AMC: Acercamiento madre a cría

ACM: Acercamiento cría a madre

VM: Vocalización de la madre

VC: Vocalización de la cría

O: Olfateo de la madre a la cría

Bout: ingestión de leche materna por parte de la cría

SECUENCIACIÓN DE COMPORTAMIENTOS EN EL PRIMES MES DE VIDA

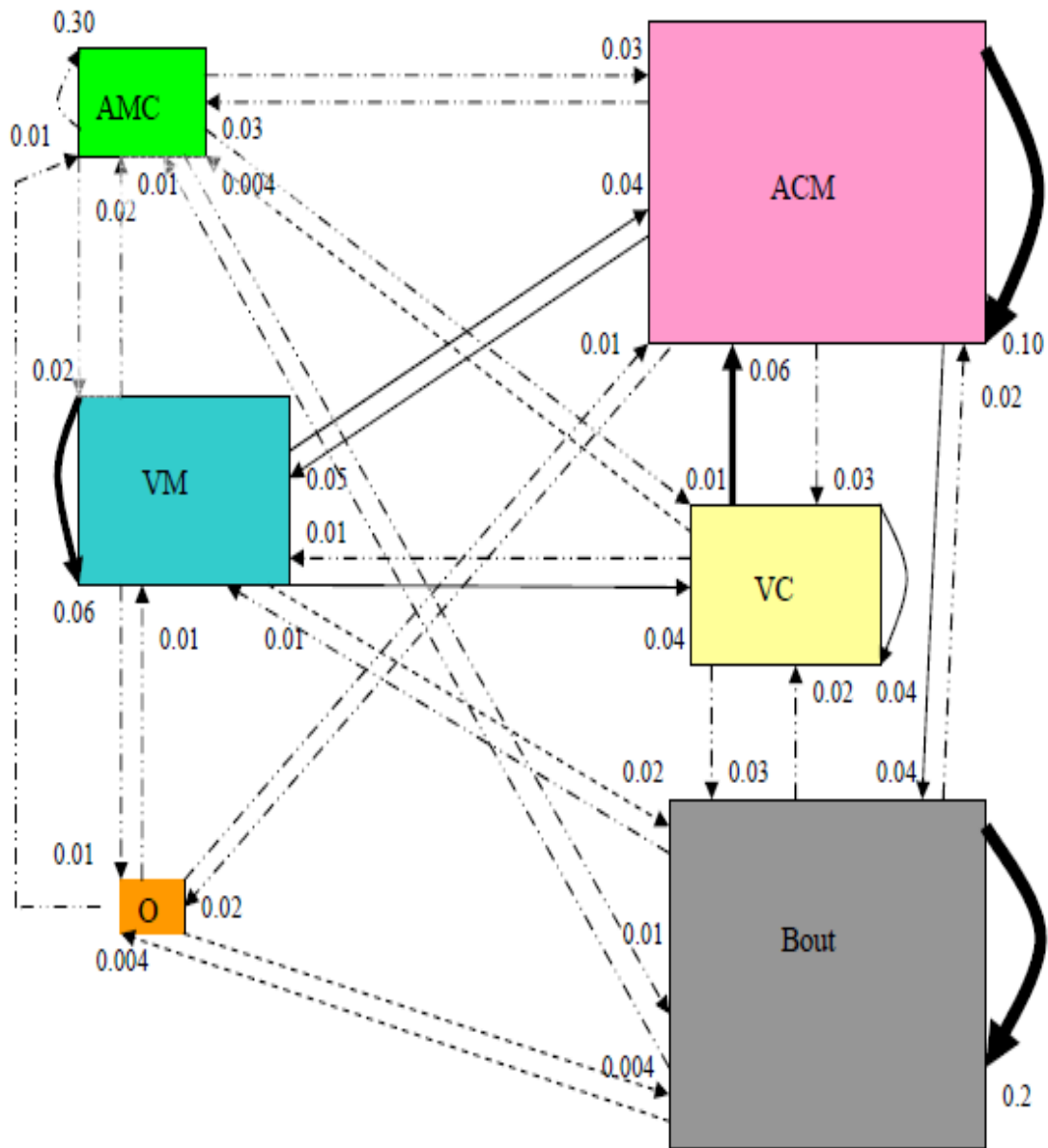


Figura 22 - Diagrama de transición de eventos para comportamientos entre madre y cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante el primer mes de vida. Tamaño de cuadrados en relación a la frecuencia de comportamientos en 120 min (Tabla XIII). Líneas con patrones representativos de frecuencias de transición, de acuerdo al siguiente diseño

| | |
|-------------------------|-----------|
| $0 < x < 0,01$ | ----- |
| $0,01 \leq x \leq 0,03$ | -.-.-.-.- |
| $0,04 \leq x \leq 0,05$ | ————— |
| $0,06 \leq x \leq 0,08$ | ————— |
| $> 0,09$ | ————— |

Segundo mes

Para el segundo mes de vida, los comportamientos más fuertemente asociados fueron el acercamiento de la cría hacia la madre previo a la vocalización de ésta, y nuevamente acercarse a ella tras dicha vocalización (Tabla XVI). Tras el acercamiento de la cría también se asociaron las vocalizaciones de ésta (Fig. 23). A su vez, la madre también se acercó frecuentemente a la cría (Tabla XV).

Tabla XV – Frecuencias de comportamientos materno-filiales secuenciados durante el segundo mes de vida en *H. hydrochaeris*

| Comportamiento | Frecuencia |
|-----------------------|-------------------|
| AMC | 10 |
| ACM | 31 |
| VM | 22,3 |
| VC | 12,3 |
| O | 1,5 |
| Bout | 23,1 |

Tabla XVI– Matriz de probabilidades de transición para los comportamientos en el segundo mes de vida en *H. hydrochaeris*

| | AMC | ACM | VM | VC | O | Bout |
|-------------|------------|------------|-----------|-----------|----------|-------------|
| AMC | 0 | 0,08 | 0,02 | 0 | 0,01 | 0 |
| ACM | 0,03 | 0,10 | 0,10 | 0,04 | 0 | 0,03 |
| VM | 0,03 | 0,08 | 0,08 | 0,02 | 0 | 0,01 |
| VC | 0,03 | 0,03 | 0,01 | 0,04 | 0 | 0 |
| O | 0 | 0,01 | 0 | 0 | 0,01 | 0 |
| Bout | 0 | 0,01 | 0,03 | 0 | 0 | 0,20 |

Abreviaturas para Tablas XV, XVI y Figura 23:

AMC: Acercamiento madre a cría

ACM: Acercamiento cría a madre

VM: Vocalización de la madre

VC: Vocalización de la cría

O: Olfateo de la madre a la cría

Bout: ingestión de leche materna por parte de la cría

Tercer mes

Para el tercer mes de vida la cadena de secuencias de comportamientos en general fue menos compleja (Fig. 24), y presentó menos interacciones que sus antecesoras. En los focales que se utilizaron para la secuenciación no se registraron olfateos de la madre a la cría (Tablas XVII y XVIII). La secuencia con mayor asociación entre dos comportamientos distintos fue la que involucró la vocalización de la cría antes de su acercamiento a la madre. Dos duplas de comportamientos estuvieron asociadas con una alta frecuencia. Una de ellas fue el acercamiento de la cría a la madre y el acercamiento de la madre a la cría. La otra dupla fue la vocalización de la madre y el acercamiento de la cría hacia ésta.

Tabla XVII – Frecuencias de comportamientos secuenciados durante el tercer mes de vida en *H. hydrochaeris*

| Comportamiento | Frecuencia |
|-----------------------|-------------------|
| AMC | 9,7 |
| ACM | 42 |
| VM | 16 |
| VC | 21,5 |
| O | 0 |
| Bout | 10,8 |

Tabla XVIII– Matriz de probabilidades de transición para los comportamientos en el tercer mes de vida en *H. hydrochaeris*

| | AMC | ACM | VM | VC | O | Bout |
|-------------|------------|------------|-----------|-----------|----------|-------------|
| AMC | 0 | 0,05 | 0,01 | 0,03 | 0 | 0 |
| ACM | 0,04 | 0,30 | 0,05 | 0,03 | 0 | 0,03 |
| VM | 0,03 | 0,05 | 0,03 | 0,03 | 0 | 0,01 |
| VC | 0,02 | 0,07 | 0,03 | 0,08 | 0 | 0 |
| O | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Bout | 0 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0,06 |

Abreviaturas para Tablas XVII, XVIII y Figura 24:

AMC: Acercamiento madre a cría

ACM: Acercamiento cría a madre

VM: Vocalización de la madre

VC: Vocalización de la cría

O: Olfateo de la madre a la cría

Bout: ingestión de leche materna por parte de la cría

SECUENCIACIÓN DE COMPORTAMIENTOS EN EL TERCER MES DE VIDA

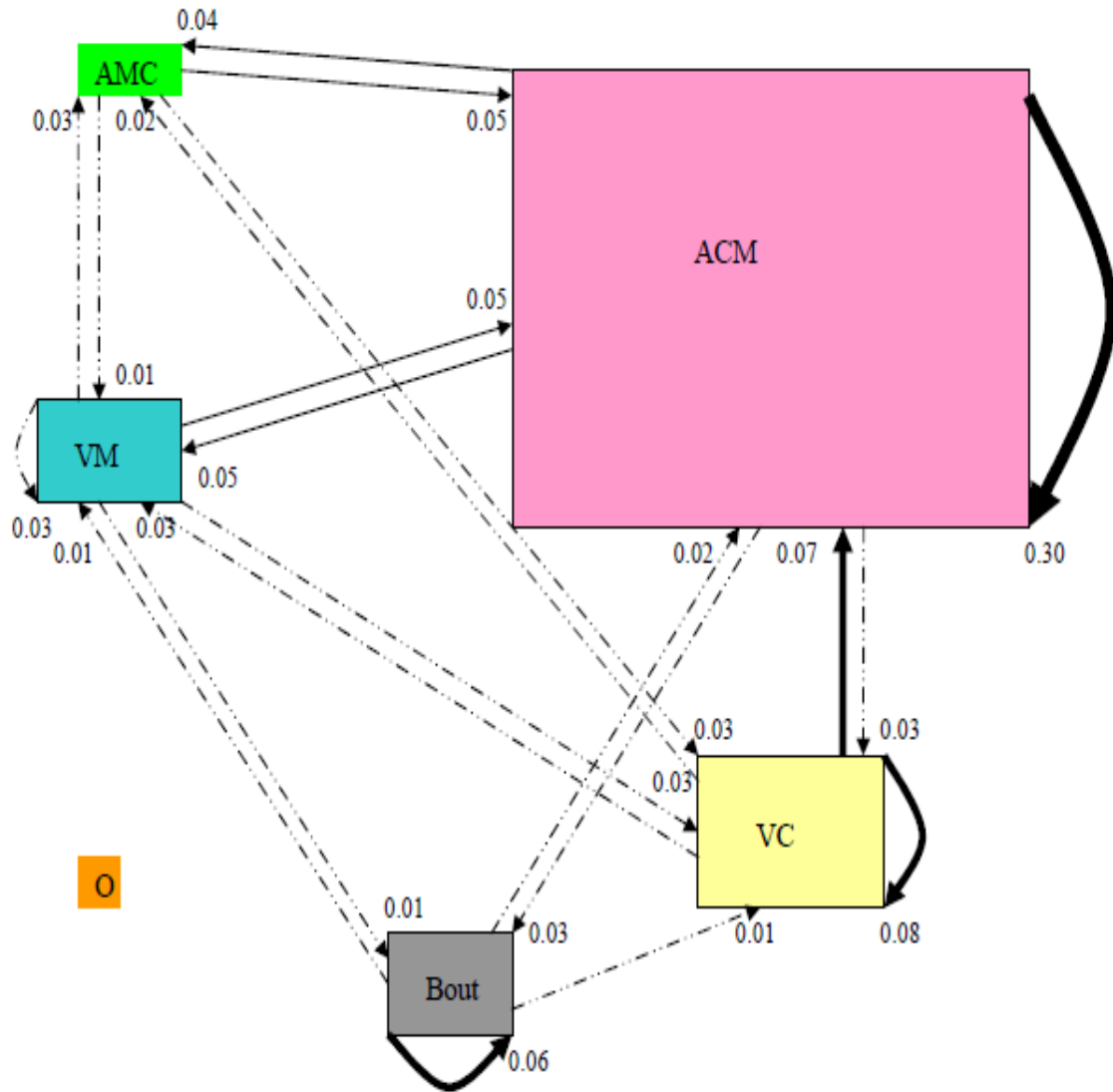


Figura 24 - Diagrama de transición de eventos para comportamientos entre madre y cría de carpincho (*H. hydrochaeris*) en cautiverio durante el tercer mes de vida. Tamaño de cuadrados en relación a la frecuencia de comportamientos en 120 min (Tabla XVII). Líneas con patrones representativos de frecuencias de transición, de acuerdo al siguiente diseño

| | |
|-------------------------|-----------|
| $0 < x < 0,01$ | ----- |
| $0,01 \leq x \leq 0,03$ | -.-.-.-.- |
| $0,04 \leq x \leq 0,05$ | ————— |
| $0,06 \leq x \leq 0,08$ | ————— |
| $> 0,09$ | ————— |

Discusión

El comportamiento maternal y paternal se expresa claramente inmediatamente después del parto. En vida libre las hembras se alejan del grupo para parir a resguardo entre arbustos o matorrales, mientras que en cautiverio el manejo habitual es separar a las hembras o al macho al momento del parto, para evitar posibles infanticidios (Azárate, 1979; Nogueira et al, 1999). Durante el presente estudio, se registró un comportamiento que, si bien fue un caso único, merece ser resaltado. Fue la situación de una hembra que parió fuera del refugio, y donde resultó evidente que el macho del grupo se vio fuertemente atraído por la placenta y demás membranas fetales. Los casos ya descritos de placentofagia paterna acontecen en especies de roedores monógamas y biparentales (Jones & Wynne-Edwards, 2000). ¿Por qué un macho polígamo, de una especie que presenta cuidado comunitario, con crías que nacen altamente precoces, podría presentar este comportamiento? Una posibilidad es disminuir la probabilidad de predadores. Sin embargo no se descartaría el comportamiento paternal del macho, al menos en lo que se refiere a la protección del grupo. Es necesario seguir investigando este comportamiento, con observaciones más detalladas de partos en vida libre.

El patrón de comportamiento parental de carpincho se ajusta a las características de roedores histricomorfos, con períodos extensos de preñez y crías altamente precoces, en contraposición con los roedores murinos, con preñeces cortas y crías muy dependientes del cuidado materno (Kleiman, 1974). No se presenciaron acarreos ni lamidos hacia las crías como es común en madres de ratas y ratones, ni se apreció construcción de nidos. *Hydrochoerus hydrochaeris* presenta cuidado comunitario de sus crías, pero al haber identificado tempranamente a cada madre biológica con su cría, no se pudo estudiar en profundidad cómo esas interacciones afectan el vínculo de la díada madre-cría, que fue el centro de este estudio.

Primera semana de vida

No se registraron lamidos de la madre a la cría, en esta ni en ninguna de las posteriores franjas etáreas relevadas. Los lamidos se presentarían exclusivamente durante el parto, principalmente por la atracción del líquido amniótico y restos de las membranas placentarias en el recién nacido, como sucede en ratas (Ronca et al, 1993). Posteriormente, la madre no lame más a sus crías, pudiéndose deber al tipo de pelaje de la especie (tiende a endurecerse con el transcurso de las semanas postparto), y a la morfología de la propia lengua (podría resultar corta o chocar contra los incisivos).

Mientras que en vida libre se reporta que la hembra se aleja del grupo para dar a luz, en nuestras condiciones de estudio la mayoría de los partos se dieron dentro de los refugios artificiales. Evidentemente existe un impulso de la hembra parturienta a aislarse de los demás individuos para parir.

La alimentación de los recién nacidos se basó en la ingesta de la leche materna, en una elevada frecuencia, y con una duración relativamente corta. La ingesta de alimentación sólida, mayormente pasturas en esta etapa, funcionaría como complemento de los nutrientes aportados por la leche. La duración promedio de los encuentros de amamantamiento (“lactancia total”) en esta edad, fue de aproximadamente 7 min, similar a la reportado previamente (Guillermo, 1990), en una hembra lactante, y en condiciones de semicautiverio. La secuenciación de comportamientos muestra que la

vocalización de la madre es uno de los comportamientos que inicia el período de amamantamiento. La cría también suele vocalizar después de ingerir leche. La comunicación acústica serviría entonces como desencadenador de los períodos de amamantamiento. A su vez, estas vocalizaciones podrían jugar un papel importante en el reconocimiento mutuo, lo que refuerza el vínculo entre madre y cría.

Durante esta primera semana de vida, la madre parece identificar a los recién nacidos principalmente mediante el olfato, que en ocasiones, es seguido por vocalizaciones de la madre. Esta necesidad de identificar a las crías propias y de otras madres con las que comparte el cuidado y amamantamiento, podría deberse a la alta territorialidad y cohesión que exhiben los grupos de carpinchos. Todos los individuos ajenos al grupo son atacados sistemáticamente, siendo en este criadero una de las principales causas de muerte postparto de las crías al escaparse hacia algún recinto adyacente.

Primer mes

Al llegar a esta etapa del desarrollo, las crías de carpincho continúan con la lactancia en igual frecuencia y duración que en la primera semana, pero se aprecia una notoria diferencia en la ingesta de sólidos. No se cuantificó la ganancia de peso vivo, lo cual nos hubiera permitido estimar la capacidad de metabolizar los nutrientes y efectivizarlo en el desarrollo corporal. En esta etapa las crías pueden consumir, además de pasturas, otros alimentos (ración balanceada, hortalizas).

El reconocimiento olfativo de las crías por parte de la madre estaría bien consolidado a esta edad, y la diada probablemente se reconocería también a través de sus vocalizaciones. Al mes de vida, tanto la cría y la madre, parecen llamarse para los encuentros de amamantamiento. La cría “avisa” a la madre de su acercamiento hacia ella, lo que puede resultar en el inicio del amamantamiento o el intercambio de vocalizaciones. También puede darse el caso de que la madre “llama” a la cría, y ésta se acerca a ella. Al igual que en el objetivo a), no cuantificamos los tipos de vocalizaciones, pero se apreciaron la existencia de varios tipos. Barros et al (2011) indican que la comunicación acústica en los carpinchos es un importante mecanismo para regular los encuentros sociales, y alertar a los miembros del grupo sobre señales en los alrededores, como posibles predadores y aislamiento de las crías.

Las crías de un mes de vida parecen aumentar la frecuencia y duración del comportamiento de juego, comparado con otras etapas. Paralelamente, habría una disminución gradual en la proximidad con las madres, que se aprecia notoriamente en los registros de 10 min. Los infantes ya estarían lo suficientemente nutridos como para estar más activos locomotoramente, por lo que empezarían a distanciarse de sus madres y dedicarse a comportamientos lúdicos. Ya serían reconocidos plenamente por los adultos como miembros del mismo grupo.

Segundo mes de vida

Tanto los comportamientos de las crías como de las madres presentan similitudes en duración y frecuencia con lo observado a los 30 días postparto. En cuanto a la dinámica de interacciones, se fortalecen los acercamientos de la cría hacia la madre y ésta la “recibe” con una vocalización, aunque la cría pareciera vocalizar menos al acercarse a la madre. El vínculo entre ambas se mantiene y refuerza a través de este tipo de

comunicación. En esta etapa vemos que la lactancia es principalmente iniciada luego de que la cría es quien se acerca a la madre. El juego en las crías sufrió una disminución tanto en su duración como su frecuencia con respecto a la franja etárea anterior, descenso que se aprecia notoriamente en el registro de 10 min. Debido a la escasa información sobre este comportamiento en carpinchos, al momento no podemos encontrar una explicación contundente a los cambios que se presenciaron. Además este comportamiento presentó diferencias en los registros de 10 min y de 2 h, que no permiten sacar conclusiones contundentes. ¿Por qué el juego sería una de las actividades preferidas por las crías al mes de edad y luego parece casi desaparecer al segundo mes?

Tercer mes

En esta etapa la lactancia desaparece casi por completo, pudiendo registrarse escasos amamantamientos en los registros de 2 h de duración. Este comportamiento podría verse como un intento de la cría para saber si la madre todavía está receptiva a lactar, si todavía tiene leche, y si ésta es de palatabilidad agradable o lo suficientemente nutritiva. También podría ser parte de la necesidad de continuar el vínculo con la madre más allá de la necesidad alimenticia.

El olfateo de la madre, que tan importante resultó en la primera semana de vida y disminuyó drásticamente en los meses siguientes, prácticamente desaparece en esta etapa. La frecuencia de vocalizaciones se reduce bastante, e incluso la disminución de los sonidos emitidos por la madre es significativa respecto a los presentados en el segundo mes, en el registro de 2 h. Sumado al hecho de que la proximidad de madres y crías es de menor frecuencia y duración a esta edad, podemos concluir que la cría está atravesando el destete comportamental, e independizándose del vínculo materno-filial. De todas formas, las crías siguen compartiendo proximidad y tiempo junto a su madre, sin una función nutricional (lactando o comiendo), locomotora (desplazamientos) o defensiva (permanecer en el refugio). Incluso la cría sigue presentando una mayor frecuencia de acercamientos hacia la madre, aún cuando el vínculo alimenticio ya parece haber terminado. Esto podría implicar una función social a la cercanía del grupo. El cuidado comunitario de las crías en hembras lactantes de esta especie, pareciera promover la formación de grupos de infantes con más interacciones entre sí a medida que se vuelven más activos y se alejan de sus madres. Además, compartiendo los costos del cuidado de las crías, las madres podrían aumentar su eficiencia reproductiva, ya que afrontarían una nueva preñez en mejores condiciones físicas al no sufrir un gasto energético excesivo si amamantaran sus crías por separado (Macdonald et al, 2007).

CONCLUSIONES

En este trabajo de tesis se realizaron una serie de aportes de carácter novedoso y que contribuyen a una mejor comprensión del comportamiento del carpincho. Estos resultados pueden, a su vez, contribuir a mejorar el manejo y la producción responsable de la especie, como se detalla en los párrafos siguientes.

En relación al comportamiento sexual se determinó que la hembra juega un papel muy activo en la etapa del cortejo y la cópula, a través de la utilización de canales auditivos y olfatorios, tales como una presencia significativa de vocalizaciones y marcajes de

sustrato con su morrillo. Estas conductas son claramente distintivas de su receptividad sexual, estimulan las persecuciones del macho, y probablemente marcan el territorio y podrían señalar la presencia de recursos. También se determinaron las duraciones de las diferentes etapas, sus comportamientos característicos, variación en frecuencia y secuencias comportamentales.

El comportamiento sexual tiende a estar latamente conservado a lo largo de la evolución y se aprecia en esta especie que modificando las condiciones de mantenimiento, ciertos parámetros (preferencia por montas en tierra o agua, duración de la cópula, despliegues durante el cortejo) permanecen básicamente incambiables.

Algunas interrogantes que podrían investigarse en el futuro pueden ser la composición química de la secreción del morrillo de la hembra, y su frotación contra los sustratos; y la comunicación vocal en el contexto sexual, sobre todo los distintos tipos de vocalizaciones de la hembra en las diferentes etapas.

En relación al comportamiento de las madres y sus crías, determinamos como períodos claves en el desarrollo la primera semana de vida (establecimiento del vínculo materno-filial) y el tercer mes (independencia alimenticia de la cría). Se detallaron los comportamientos entre la cría y su madre en cada franja etárea y cómo evolucionó la relación materno-filial. En las condiciones de este estudio, la calidad y cantidad de la alimentación sólida provista por el productor podría provocar el adelantamiento del destete nutricional en comparación con las condiciones en vida libre.

Se precisó que el sistema olfativo adquiere un papel preponderante para la madre durante la primera semana postparto, ya que de esta forma identificaría y reconocería a sus crías como pertenecientes a su grupo. Esto no se observa en los meses subsiguientes, en los que la madre y la cría permanecen más tiempo alejadas, y es esta última la que comienza a adoptar un papel más activo (vocalizando y acercándose) en los contactos que desencadenan el amamantamiento. En esta última etapa, la identificación de la cría por parte de la madre probablemente se haya consolidado también a través otros mecanismos (ej. sistema auditivo). Si bien los animales se mantienen más tiempo separados, esto no afecta la frecuencia o duración de los amamantamientos, sugiriendo que estos encuentros para amamantar son importantes hasta el momento del destete, el cual se da alrededor del tercer mes y en forma bastante abrupta. La ingesta de alimentación sólida va adquiriendo gradualmente una mayor importancia a lo largo de los tres primeros meses, pero sin afectar la frecuencia o duración de los períodos de amamantamiento.

En cuanto al desarrollo alimenticio de las crías, creemos que aunque en la práctica podrían ser destetadas a los 2 meses y medio, proveyendo una alimentación sólida con suplementación, el vínculo social con su madre se mantiene por lo menos hasta los tres meses. Consideramos que no sería necesario el aislamiento de la madre previo al parto, e incluso podría mantenerse al macho en el mismo recinto, con los recaudos correspondientes. La primera semana de vida es también cuando el individuo es reconocido y aceptado por el grupo, y donde se deben tener las mayores precauciones para evitar posibles fugas a otros recintos vecinos, por los posibles ataques mortales de los otros carpinchos.

Sería interesante registrar partos en condiciones vigiladas para describir con precisión y cuantitativamente los comportamientos de la madre, recién nacidos y otros integrantes del grupo, en especial el padre. También se podría investigar la realización de destetes al mes y medio de vida, cuando ya se ve que el animal tiene un consumo de alimentación sólida muy importante. Conocer la composición exacta de la leche materna serviría para los casos de destetes muy precoces. Además se podría estudiar la importancia del olfateo en la primera semana de vida, evitando que la madre pueda oler a la cría, o usando olores de crías de otros grupos de la misma edad. El comportamiento de juego merecería un estudio en profundidad ya que los datos que hemos obtenido no son concluyentes.

Finalmente, coincidimos con lo expresado por Alho (1986) en que la cría de especies nativas, como ésta, en establecimientos privados, demuestra que la conservación y la explotación comercial pueden ser compatibles, siendo beneficiarios directos los productores y el medio ambiente.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilera-Reyes U, García López GI, Zavala Páramo G, Monroy Vilchis O, Pescador Salas N (2006) Elección precopulatoria y conducta copulatoria en cerdos Yorkshire, Yorklandrace y Landarce. *Acta Zool Mex* 22: 63-73
- Alho CJR (1986) Criação e Manejo de Capivaras em pequenas propriedades rurais. EMBRAPADPP. Documentos 13. Brasília. 48 pp.
- Álvarez M R & Kravetz F (2004) Propuesta para el aprovechamiento sustentable del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*, RODENTIA) en Argentina. 6° Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna Silvestre en Amazonía y Latinoamérica. 5-10 Setiembre, 2004. Iquitos, Perú. pp. 405-414
- Álvarez MR, Kravetz F (2006) Reproductive performance of capibaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in captivity under different management systems in Argentina. *Anim Res* 55: 153–164
- Andrade PCM, Lavorenti A, Nogueira Filho SLG (1998) Efeitos do Tamanho da Área, da Dieta e da Idade Inicial de Confinamento sobre Capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris hydrochaeris* L. 1766) em Crescimento. *R. Bras. Zootec.* 2: 292-299
- Arnold GW, Wallace SR, Maller RA (1979) Some factors involved in natural weaning processes in sheep. *Appl Anim Ethol*, 5: 43-59
- Azcarate T, Beaza F, Álvarez F (1979) Observaciones sobre la reproducción del Capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en los Llanos de Venezuela. Doñana, *Acta Vert* 2: 244-247
- Bailey NW, Zuk M (2009) Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends Ecol Evol* 24: 439-446
- Bakeman R, Gottman J (1997) Observing interaction: An introduction to sequential analysis. Cambridge University Press. 2nd ed. New York – Cambridge. 207 pp.
- Banks EM (1964) Some Aspects of Sexual Behavior in Domestic Sheep, *Ovis aries*. *Behaviour* 23: 249-279
- Barros KS, Tokumaru RS, Pedroza JP, Nogueira SSC (2011) Vocal repertoire of captive capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*): Structure, context and function. *Ethology* 117: 83-93
- Barrows EM (2000) Animal behavior desk reference. A dictionary of animal behavior, ecology and evolution. CRC Press LLC. 2nd ed. Boca Raton. 922 pp.

- Beach FA (1976) Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Horm Behav* 7: 105-138
- Bedoya MA (2007) Elección de pareja en hembras de *Hydrochoerus hydrochaeris*. Tesis de grado. Licenciatura en Biología. Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela
- Bressan MC, Oda SH, Cardoso MG, Miguel GZ, Fonseca de Freitas RT, Vieira JO, Faria PB, Savian, TV Ferrão, SPB (2004) Composição de ácidos graxos dos cortes comerciais de capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris* L. 1766). *Ciênc agrotec Lavras* 6: 1352-1359
- Bunnell BN, Boland BD, Dewsbury DA (1977) Copulatory behavior of golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behaviour* 61: 180-206
- Burnett AL, Nelson RJ, Calvin DC, Liu J-X, Demas GE, Klein SL, Kriegsfeld LJ, Dawson VL, Dawson TM, Snyder SH (1996) Nitric oxide-dependent penile erection in mice lacking neuronal nitric oxide synthase. *Mol Med* 2 (3): 288-296
- Bustos Obregón E, Torres-Diaz L (2012) Seasonal reproduction in the male. *Int J Morphol* 30:1266-1279
- Cavestany D, Fernandez M, Perez M, Tort G, Sanchez A, Sienna R (2008) Oestrus behaviour in heifers and lactating dairy cows under a pasture-based production system. *Vet Quart* 30:10-36
- Chapman C (1991) Reproductive biology of captive capybaras. *J Mamm* 1: 206-208
- Chenoweth PJ (1981) Lybido and mating behavior in bulls, boars and rams. A review. *Theriogenology* 16: 155-177
- Clutton-Brock T H (1989) Mammalian mating systems. Review lecture. *Proc R Soc Lond B* 236: 339-372
- Costa DS, Paula TAR, Fonseca CC, Neves MTD (2002) Reprodução de capivaras. Artigo de revisão. *Arq ciên vet zool UNIPAR*, 1: 111 -118
- Dewsbury DA (1972) Patterns of copulatory behavior in male mammals. *Q Rev Biol* 47: 1-33
- Dewsbury DA (1988) Copulatory behavior as courtship communication. *Ethology* 79: 218-234
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223
- Erksine MS (1989) Solicitation behavior in the estrus female rat: a review. *Horm Behav* 23: 473-502
- Ferraz KMPMB, Izar P, Sato T, Nishida SM (2013) Social and spatial relationships of capybaras in a semi-confined production system. En: *Capybara: biology, use and conservation of an exceptional neotropical species*. JR Moreira et al (eds.). Springer Science + Business Media New York. Cap.14, pp. 243- 260
- French JM, Moore GF, Perry GC, Long SE (1989) Behavioural predictors of oestrus in domestic cattle, *Bos Taurus*. *Anim Behav* 38: 913-919
- García A, Fernández A, López B, Santurión F (2000) La crianza del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) Parámetros técnicos y recomendaciones en alimentación y reproducción. En: *Producciones alternativas: Ranas, Martineta y Carpincho*. Serie FPTA - INIA 03. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur SRL. Montevideo – Uruguay. pp. 51-84
- Glover T (2012) Mating males. An evolution perspective on mammalian reproduction. Cambridge University Press. New York – Cambridge. 202 pp.
- González – Mariscal G, Poindron P (2002) Parental care in mammals: Immediate internal and sensory factors of control. En: *Hormones, brain and behavior*. DW Pfaff,

- AP Arnold, AM Etgen, SE Fahrbach, RT Rubin, eds. Academic Press, New York. Cap 3, pp 215 - 298
- Grandin T (1998) The feasibility of using vocalization scoring as an indicator of poor welfare during cattle slaughter. *Appl Anim Behav Sci* 56: 121–128
- Gubernick DJ, Teferi T (2000) Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proc R Soc Lond B* 267: 147-150
- Guillermo G (1990) Observaciones sobre la lactancia y el comportamiento maternal en semicautiverio de *Hydrochoerus hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochoeridae) del Uruguay. Tesis de grado. Licenciatura en Biología. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay
- Herrera EA (1992) Size of testes and scent glands in capybaras, *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia: Caviomorpha). *J Mammal* 73:871-875
- Herrera EA (2013) Capybara social behavior and use of space: patterns and processes. En: *Capybara: biology, use and conservation of an exceptional neotropical species*. JR Moreira et al (eds.), Springer Science + Business Media New York. Cap. 11, pp. 195-207
- Herrera EA, Macdonald D (1987) Group stability and the structure of a capybara population. *Symp Zoo Soc Lond* 58: 115-130
- Herrera EA, Macdonald D (1993) Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*) *Behav Ecol* 4: 114-119
- Herrera EA, Macdonald D (1994) Social significance of scent marking in capybaras. *J Mamm* 75: 410-415
- Hoogland JL (1998) Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? *Anim Behav* 55: 351–359
- Hull E, Dominguez JM (2007) Sexual behavior in male rodents. *Horm Behav* 52: 45–55.
- Hull EM, Meisel R, Sachs BD (2002) Male sexual behavior. En *Hormones, Brain and Behavior*. DW Pfaff, AP Arnold, AM Etgen, SE Fahrbach, RT Rubin, eds. Academic Press, New York. Cap 1, pp 3–137
- Jimenez EG (1995) El capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*): estado actual de su producción. Roma: FAO. 110 pp. Disponible online: <http://www.fao.org/docrep/004/v4590s/V4590S00.htm#TOC>
- Johnston RE (1979) Olfactory preferences, scent marking, and “proceptivity” in female hamsters. *Horm Behav* 13: 21-39
- Jones JS, Wynne-Edwards KE (2000) Paternal hamsters mechanically assist the delivery, consume amniotic fluid and placenta, remove fetal membranes, and provide parental care during the birth process. *Horm Behav* 37: 116–125
- Jorgenson JP (1986) Notes on the ecology and behavior of capybaras in northeastern Colombia. *Vida Silv Neotrop* 1:31-40
- Kleiman DG (1974) Patterns of behaviour in hystricomorph rodents. *Symp zool Soc Lond* 34:171-209
- König B (1997) Cooperative care of young in mammals. *Naturwissenschaften* 84: 95–104
- Kristal MB (1980) Placentophagia: A biobehavioral enigma (or *De gustibus non disputandum est*) *Neurosci Biobehav R* 4:141-150
- Künkele J, Hoeck HN (1995) Communal suckling in the cavy *Galea musteloides*. *Behav Ecol Sociobiol* 37: 385-391
- Lopes PCC (2007) Estudo da estrutura social de fêmeas de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus 1766) em cativeiro. Dissertação MSc, Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil

- López M, Muñoz MG, Herrera EA (2008) Reproductive morphology of capybaras, *Hydrochoerus hydrochaeris* (Rodentia: Hystricognathi): No evidence for sperm competition? *Mamm Biol* 73: 241 – 244
- Lebeouf BJ (1972) Sexual Behavior in the Northern Elephant Seal *Mirounga angustirostris*. *Behaviour* 41: 1-26
- Lord RD (1994) A descriptive account of capybara behaviour. *Stud Neotrop Fauna Environ* 29: 11-22
- Macdonald DW (1981) Dwindling resources and the social behavior of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia). *J Zool Lond* 194: 371–391.
- Macdonald DW, Herrera EA, Taber AB, Moreira JR (2007) Social organization and resource use in capybaras and maras. En: *Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective*. Wolff JO, Sherman PW eds. The University of Chicago Press. Chicago-London. Cap 33, pp 393- 402
- Macdonald DW, Krantz K, Aplin RT (1984) Behavioural, anatomical and chemical aspects of scent marking amongst Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Rodentia: Caviomorpha). *J Zool Lond* 202: 341-360
- Matochik JA, White NR, Barfield RJ (1992) Variations in scent marking and ultrasonic vocalizations by Long-Evans rats across the estrous cycle. *Physiol Behav* 51: 783- 786
- Martin P, Bateson P (1993) *Measuring behaviour: An introductory guide*. Second edition. Cambridge University Press. 222pp.
- Mayor Aparicio P, Santos Fita D, López Béjar, M (2007) La cría de Capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). En: *Sostenibilidad de la Amazonía y la Cría de Animales Silvestres*. Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía. Perú. pp 98-109
- McGill TE (1962) Sexual behavior in three inbred strains of mice. *Behaviour* 19: 341-350
- Melo AI, Gonzalez - Mariscal G (2003) Placentophagia in rabbits: incidence across the reproductive cycle. *Dev Psychobiol* 43: 37–43
- Mendes A, Nogueira SSC, Lavoretti A, Nogueira-Filho SLG (2000) A note on cecotrophy behavior in capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) *Appl Anim Behav Sci* 66: 161-167
- Mendes A, Nogueira-Filho SLG (2013) Feeds and nutrition of farmed capibaras. En: *Capybara: biology, use and conservation of an exceptional neotropical species*. JR Moreira et al (eds.). Springer Science + Business Media New York. Cap.15, pp. 261 – 274
- Miglino MA, dos Santos TC, Kanashiro C, dos Santos Ferraz RH (2013) Morphology and reproductive physiology of female capybaras. En: *Capybara: biology, use and conservation of an exceptional neotropical species*. JR Moreira et al (eds.). Springer Science + Business Media New York. Cap. 7, pp. 131 – 146
- Mones A, Ojasti J (1986) *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian Species* 264: 1-7.
- Moreira JR, Wiederhecker H, Ferraz KMPMB, Aldana-Domínguez J, Verdade LM, Macdonald DW (2013) Capybara demographic traits. En: JR Moreira et al (eds.), *Capybara: biology, use and conservation of an exceptional neotropical species*. Springer Science + Business Media New York. Cap. 8, pp. 147 - 167
- Nogueira SSC, Nogueira-Filho SLG, Otta E, dos Santos Dias CT, de Carvalho A (1999) Determination of the causes of infanticide in capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) groups in captivity. *Appl Anim Behav Sci* 62: 351–357
- Nogueira SSC, Nogueira-Filho SLG, Dias CTS (2000) Alloparental behavior in capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Rev Etol* 2: 17-21
- Nowak R, Porter RH, Lévy F, Orgeur P, Schaal B (2000) Role of mother - young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Rev Reprod* 5: 153–163

- Oda S HI, Bressan M C, Fonseca de Freitas R T, Miguel G Z, Vieira J O, Faria P B, Savian T V (2004) Composição centesimal e teor de colesterol dos cortes comerciais de capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris* L. 1766). Ciênc. agrotec, Lavras, 6: 1344-1351.
- Olazábal DE, Pereira M, Agrati D, Ferreira A, Fleming AS, González-Mariscal G, Lévy F, Lucion AB, Morrell JI, Numan M, Uriarte N (2013) Flexibility and adaptation of the neural substrate that supports maternal behavior in mammals. *Neurosci Biobehav R*, 37: 1875 -1892
- Ojasti J (1968) Notes on the mating behavior of the capybara. *J Mammal* 49: 534-535
- Paula TAR, Walker NJ (2013) Reproductive morphology and physiology of the male capybara. En: JR Moreira et al (eds.), *Capybara: biology, use and conservation of an exceptional neotropical species*. Springer Science + Business Media New York. Cap.6, pp.107 – 129
- Pepelko WE, Clegg MT (1965) Studies of mating behaviour and some factors influencing the sexual response in the male sheep *Ovis aries*. *Anim Behav* 13: 249 - 258
- Perea – Rodriguez JP, Saltzman W (2014) Differences in placentophagia in relation to reproductive status in the california mouse (*Peromyscus californicus*). *Dev Psychobiol* 56: 812-820
- Pomerantz SM, Nuñez AA, Bean NJ (1983) Female behavior is affected by male ultrasonic vocalizations in house mice. *Physiol Behav* 31: 91-96
- Price EO (1985) Sexual behavior of large domestic farm animals: an overview. *J Anim Sci* 61:62-74.
- Rastogi SC (2007) Reproduction. En: *Essentials of animal physiology*. SC Rastogi. New Age International Limited, Publishers. Fourth edition. New Delhi. Cap. 20, pp. 435 – 460
- Rodríguez MV (2008) Comportamento social e reprodutivo de capivaras *Hydrochoeris hydrochaeris* Linnaeus 1766 (RODENTIA) em áreas com diferentes níveis de influência humana. Dissertação MSc, Programa Pós-graduação em Medicina Veterinária. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, Brasil
- Rodríguez JP, Peña MJ, Góngora AO, Murillo RP (2012) Obtención y evaluación del semen de capibara *Hydrochaeris hydrochaeris*. *Rev MVZ Córdoba* 17: 2991-2997
- Ronca AE, Lamkin CA, Alberts JR (1993) Maternal contributions to sensory experience in the fetal and newborn rat (*Rattus norvegicus*) *J Comp Psycho* 107: 61-74
- Rosenblatt JS (2002) Hormonal bases of parenting in mammals. En: *Handbook of parenting. Volume 2 Biology and ecology of parenting*. Bornstein MH ed. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. 2nd ed. Mahwah, New Jersey. Cap. 2, pp. 31- 60
- Saadoun A, Cabrera MC (2008) A review of the nutritional content and technological parameters of indigenous sources of meat in South America. *Meat Sci* 80: 570–581
- Sachs DB, Barfield RJ (1970) Temporal patterning of sexual behavior in the male rat. *J Comp Physiol Psych* 73: 359 - 364
- Semple S, McComb K (2000) Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species. *Proc R Soc Lond B* 267: 707-712
- Schaller GB, Crawshaw PG (1981) Social organization in a capybara population. *Säugetierkundliche Mitt* 29:3-16
- Schön PC, Hämel K, Puppe B, Tuchscherer A, Kanitz W, Manteuffel G (2007) Altered vocalization rate during the estrous cycle in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 90:202–206
- Thornton JE, Irving S, Goy RW (1991) Effects of prenatal antiandrogen treatment on masculinization and defeminization of Guinea Pigs. *Physiol Behav* 50: 471- 475
- Wagner AP, Creel S, Frank LG, Kalinowski ST (2007) Patterns of relatedness and parentage in an asocial, polyandrous striped hyena population. *Mol Ecol* 16: 4356 – 4369

- Walters EM (2007) Comparative reproductive physiology of domestic animals. En: Comparative reproductive biology. Schatten H & Constantinescu G (eds.) Blackwell Publishing. Iowa- Oxford-Victoria. Cap. 4, pp. 117-131
- West K (2009) The natural history of courtship. En: K West, Animal behavior: animal courtship. Chelsea House Publishers. New York. Cap. 2, pp 16 - 29
- White NR, Prasad M, Barfield RJ, Nyby JG (1998) 40- and 70-kHz Vocalizations of mice (*Mus musculus*) during copulation. *Physiol Behav* 63:467- 473
- Yáber MC, Herrera EA (1994) Vigilance, group size and social status in capybaras. *Anim behav* 48: 1301-1307
- Zara JL (1973) Breeding and husbandry of the capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Int Zoo Yearb* 13: 137-139

Anexo 1- Instalaciones y características del criadero de carpinchos de sistema intensivo “Don Javier”

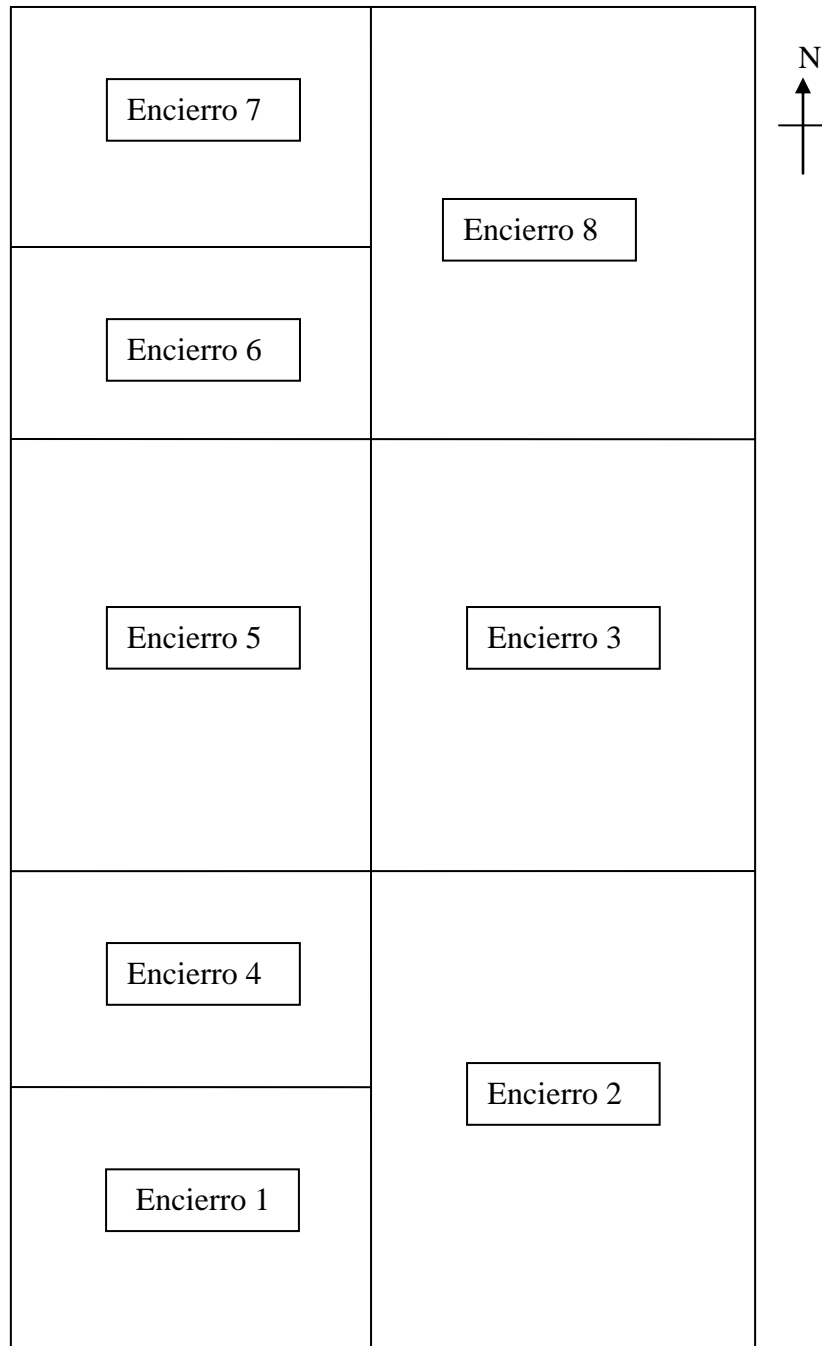


Figura 1 – Esquema del criadero a la última visita en mayo de 2013

La superficie total que abarcan los recintos del criadero es de 1500m², aproximadamente. A continuación se detallarán aquellos recintos en los cuales se documentaron comportamientos para cualquiera de los 2 objetivos

Encierro 1 – Grupo de “Chico”

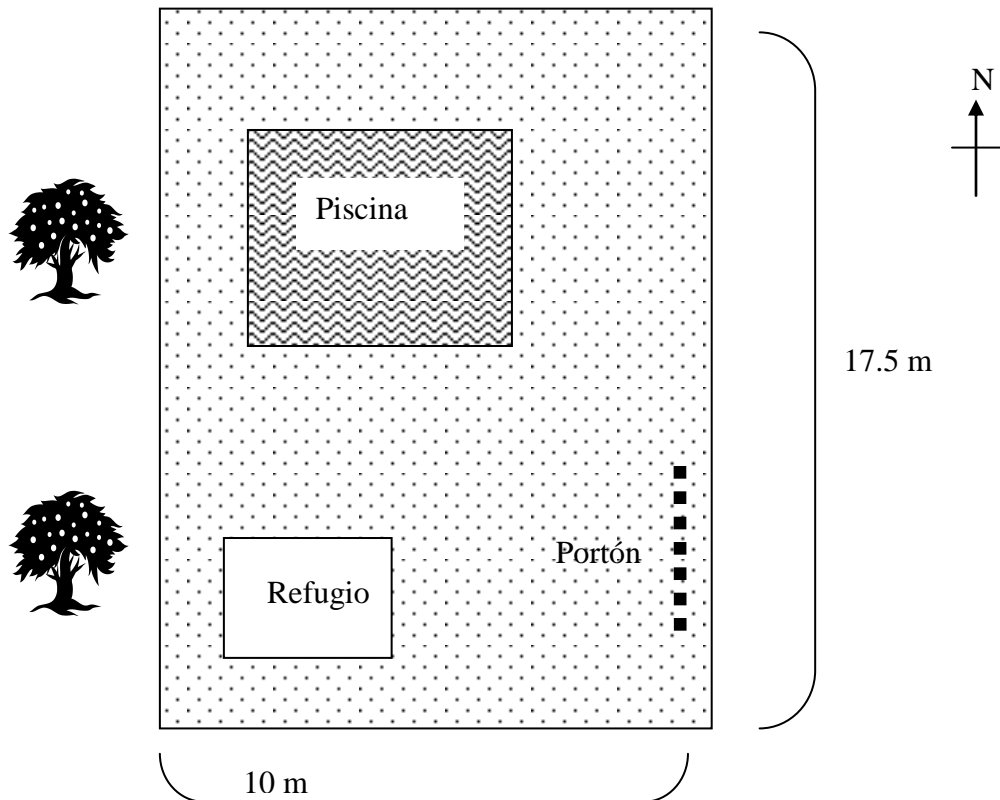


Figura 2 – Esquema del Encierro 1

Dimensiones de la piscina: 2 m x 2 m x 0.5 m de profundidad aproximadamente



Figura 3 – Vista del Encierro 1

Encierro 2 – Grupo de “Lucho”

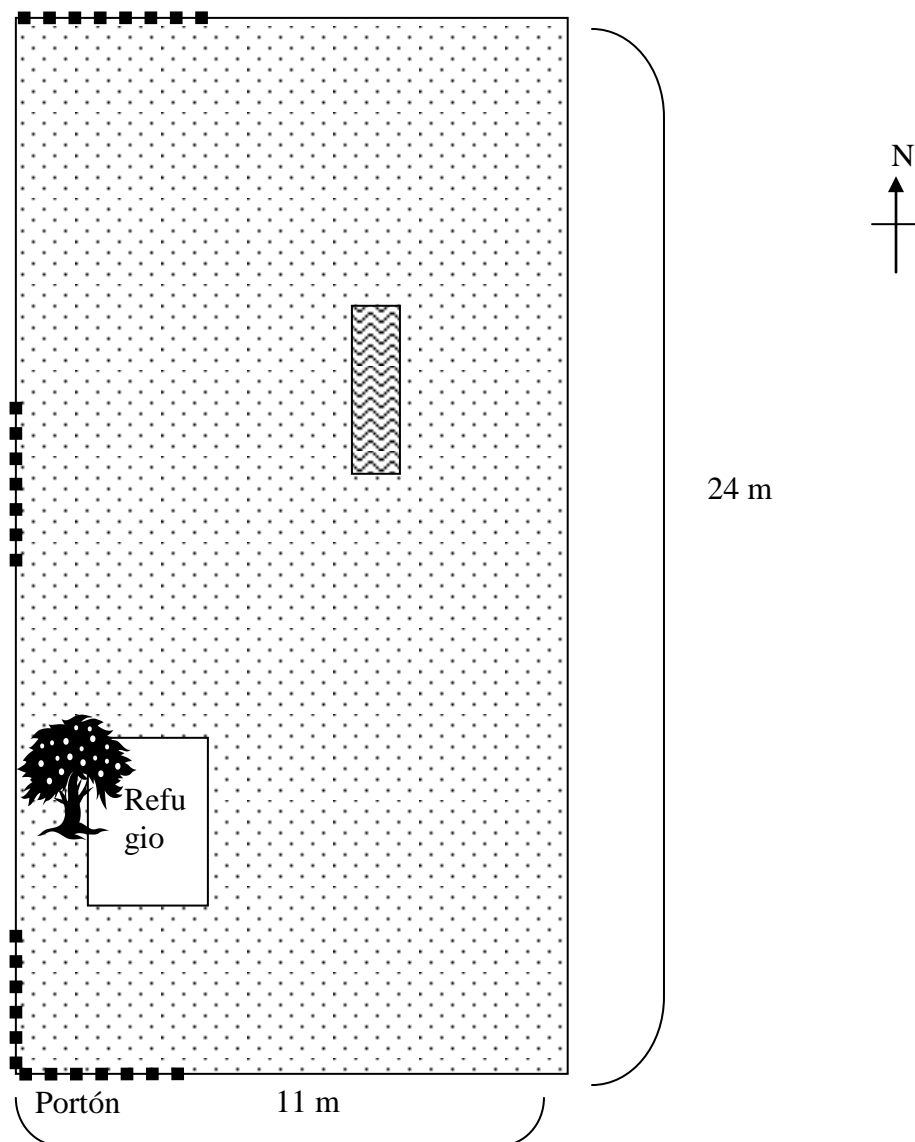


Figura 4 – Esquema del Encierro 2

Las medidas de los tanques de metal son de 3 metros por 0,70 por 0,50 de profundidad en la mayoría de los encierros donde están presentes. Los otros portones marcados son las entradas a los encierros E1, E4 y E3.



Figura 5 - Vista del Encierro 2

Encierro 5 – Grupo de “Edi”

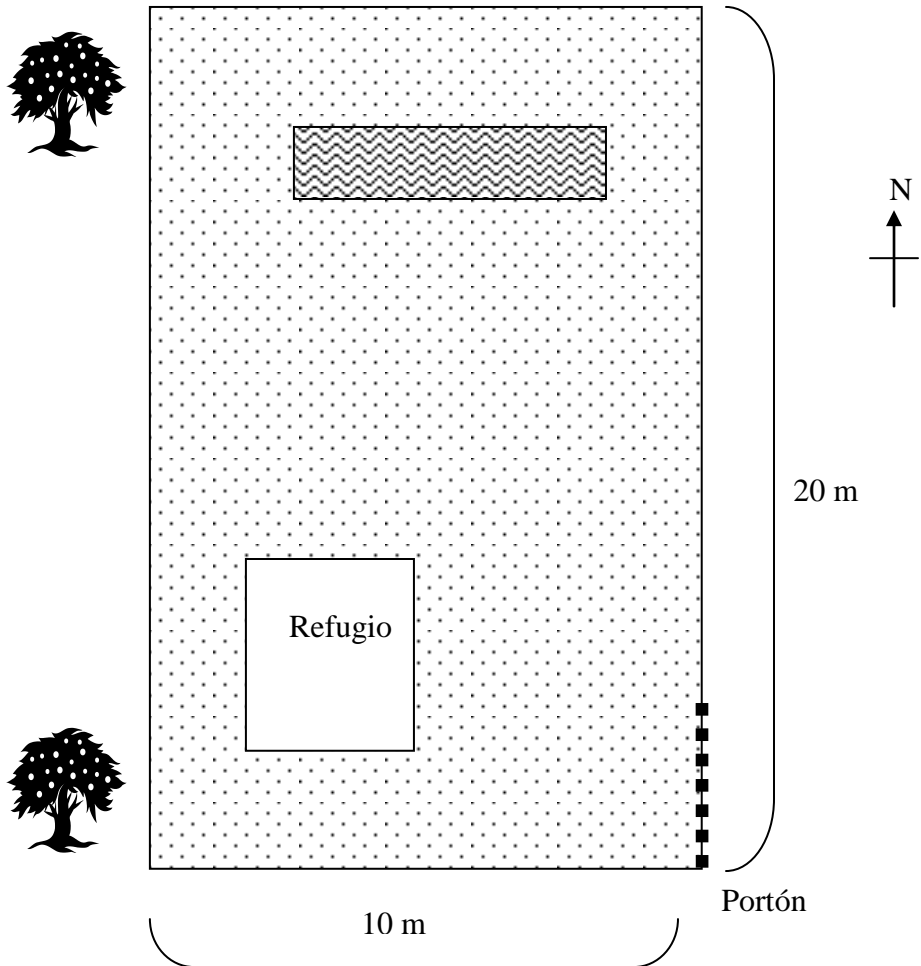


Figura 6 – Esquema del Encierro 5



Figura 7 - Vista del Encierro 5

Encierro 7 – Grupo de “Rubio”

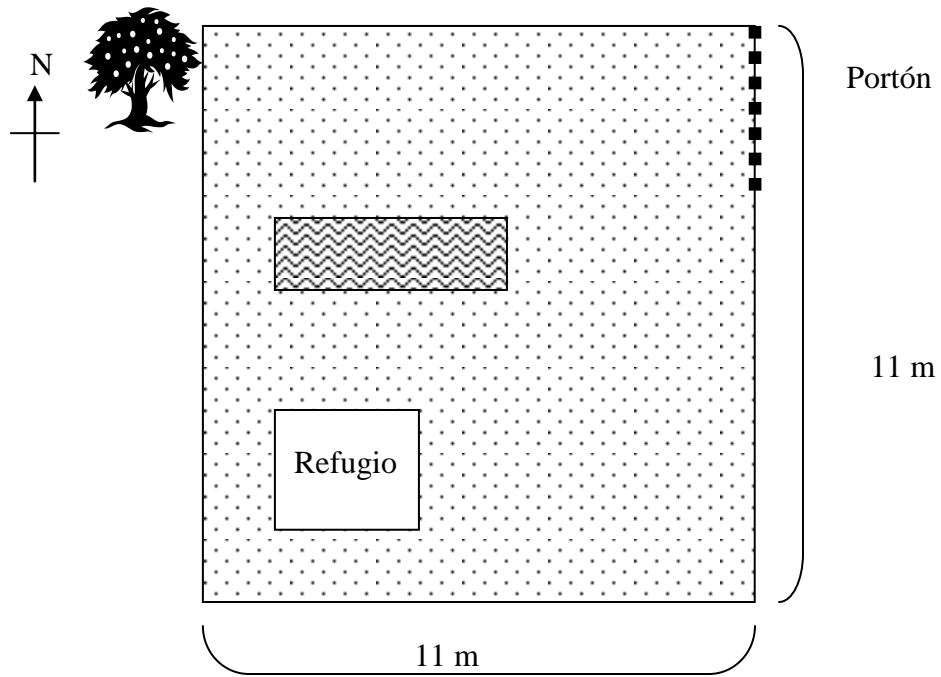


Figura 8 – Esquema del Encierro 7



Figura 9 - Vista del Encierro 7

Anexo 2 – Comportamientos en el contexto sexual

Imágenes de las parejas en distintos comportamientos



Figura 1 Comportamiento sexual- a) Pareja 1 copulando en tierra, b) Monta en agua en Pareja 4



Figura 2 - Frotación morrillo hembra a macho en pareja 2



Figura 3 - Vista posterior del macho Lucho



Figura 4 - Frotación morrillo contra sustrato del macho Rubio



Figura 5 - Frotación morrillo macho a hembra en pareja 2



Figura 6 - Olfateo macho a hembra en Pareja 3

Anexo 3 - Datos sobre natalidad, mortalidad y díadas madre-cría en el criadero Don Javier durante el período de investigación

Distribución anual de partos y cantidad de crías

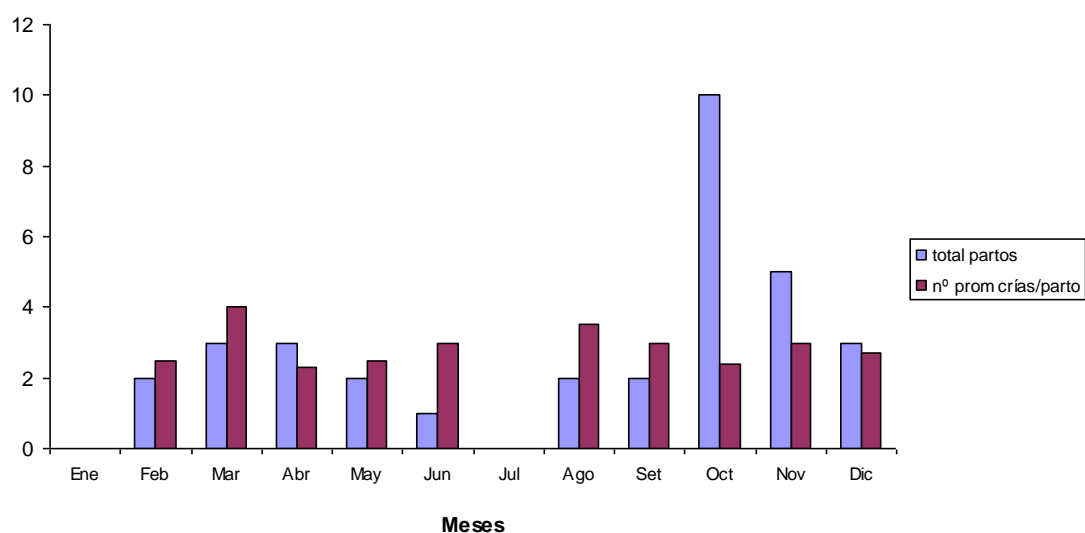


Figura 1 – Distribución de partos y números de crías promedio por parto

Los datos se recabaron en base a la información brindada por el productor, entre los años 2009 a 2013. En la figura 1 se puede apreciar que los únicos 2 meses en los que no se presentaron nacimientos fueron los de condiciones climáticas extremas (frío, calor). El número total de crías nacidas vivas fue de 92 en un total de 33 partos registrados, lo que arroja un promedio total de 2,8 crías/parto. El pico de nacimientos se produjo en el mes de octubre, con un total de 10 partos, y en junio se dio sólo un nacimiento en los 4 años registrados.

Tabla I- Natalidad y mortalidad en el criadero de capinchos

| Fecha | n° de partos | n° crías total | Promedio c/p | Mortalidad (%) | Franja mortalidad predominante |
|-------------|--------------|----------------|--------------|----------------|--------------------------------|
| 2° sem 2009 | 2 | 5 | 2.5 | 20 | <7 días |
| 2010 | 5 | 25 | 5 | 16 | * |
| 2011 | 4 | 9 | 2.3 | 0 | ** |
| 2012 | 8 | 17 | 2.1 | 41 | <7 días |
| 2013 | 14 | 36 | 2.6 | 17 | <7 días |

* no se poseen datos sobre en qué franja etárea fueron predominantes las muertes.** no se registraron muertes de crías < a 3 meses.

El promedio de mortalidad de las crías menores a 3 meses fue un 19%. Las causas de las muertes no se pueden establecer con certeza, ya que no se realizó necropsia. En un solo caso, el parto de una madre primeriza en octubre de 2012, se produjo el infanticidio de sus 2 crías. La madre las mordió en la región abdominal, produciendo profuso sangrado. Una de las crías murió en menos de 2 horas tras nacer (Fig 2) y la otra agonizó por no menos de 6 horas, sin que la madre se acercara a ella (Fig 3)



Fig 2 – Cría neonata muerta por hemorragia causada por mordida de la madre al poco rato de haber nacido

Fig 3 – Cría neonata moribunda con herida hemorrágica causada por mordida de la madre. Moriría media hora después de tomada la imagen.

Sobre las causas del infanticidio, el productor argumentó posible estrés de la madre por peleas entre el macho dominante del grupo, Edi y un macho subordinado que continuaba viviendo en el mismo recinto (E5). Otros ataques con posteriores muertes de las crías se dieron en ocasiones en que siendo éstas muy pequeñas pudieron escabullirse por el alambrado y cruzar a recintos de familias vecinas. Al no ser reconocidas como de su grupo fueron atacadas por los adultos, especialmente las hembras.

Tabla 2 – Díadas madre-cría relevadas en el estudio. Se detalla grupo familiar al que pertenece la madre y si se trató de una madre primeriza o no, de acuerdo a la información brindada por el productor.

| Nombre | Madre(grupo) | Tipo de madre | N° focales 10 minutos | N° focales 2 horas | Días de registro |
|---------------|---------------------|----------------------|------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| bebe1 | A(E5) | Multípara | 12 | 0 | 3 |
| bebe2 | B(E5) | Multípara | 5 | 0 | 1 |
| C1 | Ricotta(E2) | Primípara | 6 | 5 | 4 |
| C2 | Ricotta(E2) | Primípara | 2 | 2 | 1 |
| C3 | C(E2) | Primípara | 6 | 4 | 4 |
| Brenda | J(E2) | Primípara | 2 | 1 | 1 |
| Brandon | J(E2) | Primípara | 2 | 1 | 1 |
| Menta | Ricotta(E2) | Multípara | 6 | 3 | 4 |
| Palta | Ricotta(E2) | Multípara | 10 | 3 | 4 |
| Ultra | K(E2) | Primípara | 6 | 1 | 2 |
| Bolso | L(E5) | Primípara | 6 | 2 | 2 |
| bebe2 | B(E5) | Multípara | 25 | 0 | 8 |
| C1 | Ricotta(E2) | Primípara | 19 | 4 | 7 |
| C2 | Ricotta(E2) | Primípara | 19 | 4 | 7 |
| C3 | C(E2) | Primípara | 13 | 4 | 5 |
| Gretel | Flaca(E1) | Multípara | 17 | 4 | 7 |
| Leia | I(E5) | Primípara | 18 | 3 | 7 |
| Brenda | J(E2) | Primípara | 8 | 2 | 6 |
| Brandon | J(E2) | Primípara | 9 | 0 | 6 |
| Menta | Ricotta(E2) | Multípara | 9 | 2 | 6 |
| bebe3 | D(E1) | Multípara | 18 | 0 | 7 |
| bebe4 | E(E6) | Multípara | 14 | 0 | 6 |
| bebe5 | F(E6) | Multípara | 18 | 2 | 7 |
| C1 | Ricotta(E2) | Primípara | 10 | 2 | 4 |
| C2 | Ricotta(E2) | Primípara | 10 | 1 | 4 |
| C3 | C(E2) | Primípara | 10 | 1 | 4 |
| Gretel | Flaca(E1) | Multípara | 17 | 2 | 7 |
| Leia | I(E5) | Primípara | 17 | 2 | 7 |
| bebe6 | G(E1) | Multípara | 18 | 4 | 7 |
| Chiqui | E(E6) | Multípara | 18 | 3 | 7 |
| Scar | F(E6) | Multípara | 17 | 3 | 7 |
| C4 | H(E2) | Primípara | 18 | 3 | 7 |
| Gretel | Flaca(E1) | Multípara | 9 | 2 | 6 |
| Leia | I(E5) | Primípara | 10 | 2 | 6 |

En la Tabla II se encuentra detallada la información sobre la composición de las díadas del estudio. La variabilidad en el número de ejemplares por franja etárea se debió a la disponibilidad de ejemplares al momento de las visitas. En la franja de 1 semana se relevaron 11 díadas, compuestas por 8 madres distintas y sus crías. De las 8, dos eran multíparas y una primeriza (Ricotta) tuvo 2 partos durante la investigación, siendo el resto de las madres primíparas. En el grupo de 1 mes se relevaron 9 díadas, con 6 madres diferentes. Nuevamente había 2 hembras multíparas y el caso de Ricotta. En el grupo de 2 meses se registraron 8 díadas con 7 madres distintas. Allí encontramos 4 hembras multíparas y 3 primíparas. Finalmente para el grupo de 3 meses se registraron 6 díadas con 6 madres diferentes. Sólo 2 eran primíparas.