



Facultad de Ciencias
Universidad de la República



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Estudio comportamental de
Panthera onca en cautiverio: influencia
de factores ambientales y orgánicos.**



Noelia Paola Zambra Márquez

Orientadora: MSc. Graciela Izquierdo.

Co-orientadora: MSc. Sylvia Corte.

Tribunal: Dr. Gabriel Francescoli.

MSc. Sylvia Corte.

MSc. Graciela Izquierdo.

Julio 2010

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a todas aquellas personas que de alguna forma u otra me ayudaron y apoyaron para que este trabajo se lleve a cabo:

* Dr. Fernando Cirillo (director del Zoológico Villa Dolores) quién me permitió realizar el estudio en la Institución, Rodolfo Sosa (funcionario cuidador de los Felinos) quien me brindó toda su colaboración ante el trabajo con los jaguares y al plantel de veterinarios del zoológico por la información proporcionada.

* Graciela Izquierdo y Sylvia Corte por guiarme en este trabajo y enseñarme mucho más allá de la temática de la investigación.

* Todos los integrantes de la Sección de Etología que siempre me dieron sus consejos y fuerzas para hacer lo que realmente me gusta, haciéndome sentir una mas de ellos.

* Sabrina Riverón y Yenifer Hernández por su amistad, el apoyo constante y la información brindada.

Quiero dedicar este trabajo a mis padres y hermanos, Leticia y Alvaro, por apoyarme incondicionalmente desde el comienzo y recordarme siempre que la Etología es lo que realmente me gusta.

Indice

Resumen ----- 7

1 Introducción

Panthera onca ----- 8
Bienestar animal y comportamientos estereotipados ----- 10
Los visitantes y su efecto en el comportamiento animal ----- 13
Enriquecimiento ambiental ----- 13
Objetivos -----15

2 Materiales y Métodos

2.1 Lugar de estudio ----- 16
2.2 Etograma ----- 19
2.3 Registro de actividad ----- 19
2.4 Evaluación del enriquecimiento ambiental ----- 20
2.5 Efecto de visitantes ----- 21

3 Resultados

3.1 Etograma ----- 22
3.2.1 Efecto del sexo y la edad ----- 27
3.2.2 Efecto del estado reproductivo en las hembras ----- 28
3.2.3 Efecto maternal ----- 28
3.2.4 Efecto del cambio de recinto ----- 29
3.3 Evaluación del enriquecimiento ambiental y su relación con las estereotipias
----- 30
3.4 Utilización del espacio ----- 33
3.5 Efecto de los visitantes en el comportamiento ----- 34

4 Discusión

¿En que consiste el repertorio comportamental de los jaguares en cautiverio?	35
¿Existe algún efecto del sexo y la edad de los jaguares sobre su repertorio comportamental?	36
El estado reproductivo en las hembras ¿induce cambios sobre las frecuencias de aparición de las categorías comportamentales?	37
El nivel de enriquecimiento ambiental y el tamaño de los recintos ¿repercuten en el comportamiento de los jaguares?	38
¿Todos los recintos son utilizados de la misma forma?	40
¿Existe un efecto de la presencia de visitantes sobre el comportamiento de <i>P. onca</i> ?	42
Conclusiones	43
Bibliografía	44
Anexo I	49
Porcentaje de aparición de los comportamientos.	
Anexo II	50
Porcentaje de aparición de las categorías comportamentales.	
Anexo III	51
Sitios utilizados de los recintos.	

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Recintos analizados en este trabajo.....	17/18
Figura 2. Diagrama de flujo de algunas pautas comportamentales de <i>P. onca</i> . Basado en registros previos a los cambios de recintos y registros que no incluyen a la cría o alguna interacción con la misma. El ancho de las flechas indica el nivel de asociación entre pautas.....	22
Figura 3. Porcentaje en que se presentan las diferentes categorías dentro del repertorio comportamental de <i>Panthera onca</i> en cautiverio.....	26
Figura 4. Porcentaje en que se presentan los diferentes comportamientos que integran la categoría <i>Interacción</i>	26
Figura 5. Frecuencias relativas de las categorías comportamentales de los sexos.....	27
Figura 6. Frecuencia relativa de la categoría juego según franja etárea.....	28
Figura 7. Cambio en las frecuencias relativas de las categorías <i>Interacción</i> y <i>Estereotipia</i> frente a la pérdida de la cría.....	29
Figura 8. Comparación de las categorías <i>Interacción</i> y <i>Materno-filial</i> durante la presencia de la cría.....	29
Figura 9. Cambio en la frecuencia de estereotipias luego de la rotación de recinto.....	30
Figura 10. Diferencias de la categoría <i>Estereotipia</i> en los diferentes niveles de enriquecimiento ambiental.....	32
Figura 11. Nivel de estereotipias dependiendo del tamaño del recinto.....	33
Figura 12. Valores del “Spread of Participation Index” (SPI).....	33
Figura 13. Respuesta comportamental frente a la llegada de visitantes.....	34

LISTA DE TABLAS

Tabla I: Información básica de los animales de la muestra. Parejas: 1-Malú y Soledad 2-Florencio y Atlántida.....	16
Tabla II: Información básica de los recintos.....	16
Tabla III: Etograma de <i>Panthera onca</i> en cautiverio. *comportamientos con porcentaje de aparición menor al 1%, Δ comportamientos modificados de la literatura.....	23
Tabla IV. Comportamientos cuya asociación es significativa en el repertorio de <i>Panthera onca</i>	25
Tabla V: Evaluación de las variables de Enriquecimiento Ambiental.....	31
Tabla VI: Tipo de Enriquecimiento Ambiental presentes en los recintos.....	31
Tabla VII: Resultado del test chi-cuadrado para los comportamientos que cambiaron ante la llegada de visitantes. (+) mayor, (-) menor, e (=) igual actividad.....	34

RESUMEN

La mayor consecuencia del alojamiento de animales en los zoológicos, es la reducción de espacio y complejidad a que se ven sometidos. En cautiverio, los animales pueden carecer de motivación, oportunidad o necesidad de desplegar las conductas de la especie en su hábitat natural. Cambios en el ambiente tienen el potencial de mejorar el bienestar. Teniendo en cuenta que la mayoría de los felinos silvestres que se encuentran en cautiverio están amenazados o en peligro de extinción, y hasta la fecha no se reportaron investigaciones sobre las condiciones en que se encuentran los felinos en zoológicos uruguayos, es justificable realizar estudios sobre el efecto del cautiverio en el comportamiento de estos animales. En la siguiente investigación, se estudió el comportamiento de los jaguares instalados en el Zoológico Villa Dolores (Uruguay), para determinar la influencia de factores ambientales (espacio, enriquecimiento ambiental y visitantes) y orgánicos (sexo y edad) sobre su comportamiento. Se observaron 6 animales (5 adultos y 1 cría) desde mayo hasta setiembre del 2008 totalizando 144hs 45' de observación. Los datos se analizaron mediante estadística no paramétrica y se aplicó el índice "Spread of Participation Index" para medir la utilización de los recintos. Se registró un amplio repertorio comportamental en los jaguares cautivos (42 comportamientos) que no difiere entre sexos ni entre franjas etarias. Entre sexos existen diferencias significativas en la frecuencia de aparición de las categorías comportamentales *Estereotipia*, *Locomoción*, *Reposo* y *Territorial*. Los jaguares machos son más activos y territoriales que las hembras, y más afectados por el cautiverio que éstas. Se define una nueva estereotipia que se denominó *abrir-cerrar boca*, la que expresaría menor nivel de estrés que el *pacing*. Los recintos presentaron diferencias significativas al relacionar: estereotipias-nivel de enriquecimiento ambiental (cambios desde el recinto con bajo nivel de EA hacia recintos con nivel medio o alto, disminuyen las estereotipias) y estereotipias-tamaño del recinto (ejemplares alojados en recintos chicos presentan mayor estereotipias). Las partes traseras de los encierros son utilizados para descansar y los bordes delanteros para realizar *pacing*. La presencia de público (durante el día) no afecta el nivel de actividad de estos jaguares en cautiverio. En base a todos los resultados obtenidos en este estudio, podemos afirmar que los jaguares del Zoológico Villa Dolores presentan un bajo nivel de bienestar, siendo necesario implementar un programa de enriquecimiento que, basándonos en las conclusiones llegadas, seguramente aumente el bienestar de estos ejemplares.

1. INTRODUCCIÓN.

Actualmente la familia Felidae está dividida en dos subfamilias (Felinae y Pantherinae), cuenta con 14 géneros y 40 especies. La mayoría de sus representantes tienen hábitos nocturnos, son solitarios y utilizan grandes áreas, distribuyéndose en bajas densidades (Carvalho *et al.*, 2006). El género *Panthera* cuenta con cuatro especies: *Panthera Tigris* (tigre), *Panthera leo* (león), *Panthera pardus* (leopardo) y *Panthera onca* (jaguar). *Panthera tigris* se distribuye en Asia, *Panthera leo* en África, *Panthera pardus* se puede encontrar tanto en África como en Asia y *Panthera onca* se distribuye en América (Nowell & Jackson, 1996).

Panthera onca.

El **jaguar** es el felino de mayor tamaño en América (Isasi-Catalá & Barreto, 2008; Pereira, 2000; Silveira, 2004) y único miembro del género *Panthera* en dicho continente (Drury *et al.*, 2005). Después del tigre y el león, es el tercer felino de mayor tamaño en el mundo (Sellinger & Ha, 2005; Soisalo & Cavalcanti, 2006) y ocurre en bajas densidades poblacionales (Isasi-Catalá & Barreto, 2008; Pereira, 2000). Algunos países donde se encuentran las poblaciones de jaguares son: Argentina, Belice, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Guayana, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Surinam y Venezuela. Está extinto en Uruguay, El Salvador y Estados Unidos, aunque investigaciones realizadas por Mc Cain & Childs (2008) demuestran la presencia de jaguares adultos, con parte de su territorio dentro de Arizona, Estados Unidos.

Se considera una especie “paraguas” dentro de una amplia variedad de hábitats (Soisalo & Cavalcanti, 2006). Una especie “paraguas” se define como una especie cuya conservación conferiría protección a un gran número de especies con las que coexisten naturalmente (Reberge & Angelstam, 2004). También es considerada especie “clave”, ya que como depredadores son claves en el equilibrio de los ecosistemas, no sólo por la presión que ejercen extrayendo individuos del sistema sino también condicionando el comportamiento de las presas. Cuando los grandes depredadores desaparecen comienzan a actuar fenómenos en cadena que desestabilizan y pueden llevar al deterioro de los ecosistemas. Asimismo se cataloga como especie “indicadora”, ya que la presencia de una población viable de jaguares es un indicador del buen estado de salud

del área, al hacer evidente la existencia de presas suficientes para mantener la población de depredadores. Dichas características ecológicas son fundamentales para colocar a esta especie como elemento central de proyectos de conservación (jaguarconservancy.org, 2008; Silveira, 2004).

Panthera onca es una especie solitaria con hábitos nocturnos y crepusculares (Campos *et al.*, 2005, Carvalho *et al.*, 2006; Silveira, 2004; Tolesani, 2006). Son excelentes nadadores y depredadores generalistas oportunistas (Carvalho *et al.*, 2006; Mac Donald, 2006; Weckel *et al.*, 2006). En total el jaguar da caza a más de 80 especies (más que el león y el tigre) (Carvalho *et al.*, 2006). Suelen atrapar cualquier animal, desde ranas y ratones a aves, peces y animales domésticos, su dieta es esencialmente carnívora compuesta principalmente por vertebrados de porte mediano y grande como venados, tapires, carpinchos, pecaríes, tatú y yacarés.

Presentan un área de actividad de 25 a 80 km²/ individuo (Tolesani, 2006). El largo total de los animales varía de 1,8 a 2,1 m y el peso entre 61 a 158 kg, los machos tienen mayor tamaño que las hembras (Carvalho *et al.*, 2006; Seymour, 1989).

Los machos y las hembras se encuentran sólo para reproducirse (Carvalho *et al.*, 2006; Sellinger & Ha, 2005; Tolesani, 2006), pudiendo ocurrir esto durante todo el año (Mac Donald, 2006; Pereira, 2000). El estro puede ser detectado por comportamientos característicos como: movimientos particulares de la cola, lordosis, vocalizaciones e incremento de las marcas de olor (Law, 2005). La gestación dura alrededor de 100 días (91-111) y las hembras tienen en promedio dos crías, aunque pueden variar entre 1 y 4 cachorros. Los machos jóvenes alcanzan su madurez sexual a los 3-4 años, mientras que las hembras la alcanzan a los 2-3 años (Mac Donald, 2006; Nowell & Jackson, 1996; Pereira, 2000). El amamantamiento dura entre 5-6 meses permaneciendo los cachorros con la madre aproximadamente 2 años (Pereira, 2000).

El desarrollo de los comportamientos muchas veces requiere de las interacciones de la cría con factores extrínsecos como el contacto social (Cassini & Hermitte, 1994). Jaguares de 1 año de edad expresan el repertorio completo, con la excepción de algunas secuencias estructuradas exclusivamente asociadas con el comportamiento reproductivo (Seymour, 1989).

Se han reportado casos de infanticidio en jaguares cuando el acceso a la hembra madre para la reproducción es impedido por el cuidado parental de su cría. La muerte de la cría provoca la interrupción de la lactancia y las hembras entran de nuevo en estro, con lo cual son posibles nuevas cópulas y una nueva preñez (Silveira & Jácomo, 2004).

La longevidad de los jaguares es de 12 años, sin embargo en cautividad pueden vivir más de 20 años (Mac Donald, 2006; Nowell & Jackson, 1996).

Se encuentran amenazados principalmente por su matanza indiscriminada, la pérdida y destrucción de hábitat (Isasi-Catala & Barreto, 2008; Mac Donald, 2006; Quigley & Crawshaw, 1992; Sellinger & Ha, 2005; Silver *et al.*, 2004), la cacería indiscriminada de sus presas naturales y los conflictos con los humanos (Isasi-Catala & Barreto, 2008; Silver *et al.*, 2004). La depredación del ganado es la principal causa de la intolerancia de la gente a estos grandes felinos (Soisalo & Cavalcanti, 2006).

Su estatuto de protección prohíbe la caza de estos felinos en Argentina, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Honduras, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Surinam, Estados Unidos, Uruguay, Venezuela. No hay protección jurídica en Ecuador y Guyana (Nowell & Jackson, 1996).

En la naturaleza, los felinos pasan gran parte del tiempo cazando, defendiendo su territorio y en busca de “compañeros” para el apareamiento e interacción (Tolesani, 2006). Por el contrario, en cautiverio los animales pueden carecer de la motivación, oportunidad o necesidad de desplegar toda la gama de conductas normales de la especie en su hábitat natural (McPhee, 2002) ya que impone condiciones muy diferentes (Campos *et al.*, 2005): los animales son provistos de alimento, protegidos contra interacciones competitivas y los espacios en que habitan son reducidos, generalmente con poca complejidad ambiental (Mallapur *et al.*, 2002). Estas condiciones generan un impacto negativo en los animales vinculado al estrés de permanecer en cautiverio, por lo que el comportamiento del animal podrá sufrir alteraciones de acuerdo al nivel de perturbación (Tolesani, 2006). Por lo tanto, cambios que mejoren el enriquecimiento del ambiente tienen el potencial de aumentar el bienestar animal.

Bienestar animal y comportamientos estereotipados.

Un nivel adecuado de bienestar es un estado de salud mental y física completa, donde el animal está en armonía con el ambiente que lo rodea (Lindberg, 1995; Mateos, 1994). El estado en que se encuentra un individuo puede considerarse un continuo desde muy bueno hasta muy malo. La estimación del bienestar no es directa, sino que se deduce de la ausencia de indicadores de malestar, sufrimiento o precursores de enfermedades, así como el conocimiento de las necesidades fisiológicas y etológicas de los animales (Mateos, 1994).

Un indicador inicial de los aspectos relevantes que deben ser considerados en cualquier estudio de bienestar, es lo que se conoce como “Las cinco libertades”.

1. **Libertad del Hambre y Sed:** Acceso al agua limpia y a una dieta equilibrada, representativa de la que tendrían en estado salvaje.
2. **Libertad de Incomodidad y Molestias:** Un entorno que les proporcione refugio, intimidad, y estímulos mentales y físicos.
3. **Libertad de Dolor, Lesiones y Enfermedades:** Medidas para minimizar el riesgo de lesiones, enfermedades, dolencias o infecciones.
4. **Libertad de Miedo y Sufrimiento:** Tomar precauciones para minimizar el sufrimiento mental, estrés y malestar.
5. **Libertad de Expresar el Comportamiento Normal:** Medidas para asegurarles suficiente espacio y facilidades para permitir todos los comportamientos naturales (Born Free Foundation, 2006).

Los animales en cautiverio pueden presentar frecuentemente actividades reveladoras de estrés como automutilación, coprofagia, letargo y estereotipias (Lyons *et al.*, 1997). Se ha demostrado que estos comportamientos, inusuales en la especie en estado salvaje, son el resultado de condiciones inadecuadas de cautiverio (Campos *et al.*, 2005) e indicadores de bienestar comprometido (Bashaw, 2007; Mallapur *et al.*, 2002; Mason, 1991; Mc Cain & Childs, 2008; Minteguiaga & Corte, 2005; Pitsko, 2003, Young, 2003). El estrés es una respuesta del individuo frente a un efecto medioambiental sobre el mismo, que desborda sus sistemas de control y reduce su eficacia. Esto implica que los factores medioambientales inductores de estrés son prolongados (no instantáneos), y que las únicas medidas utilizables de estrés son aquellas que demuestren una reducción en la eficacia biológica de los individuos (Mateos, 1994). Swaisgood & Shepherdson (2006) definen al estrés como: 1. la percepción por parte de un animal de una amenaza que sobrepasa su homeostasis interna y 2. los ajustes fisiológicos y comportamentales que un organismo pasa para evitar o adaptarse al agente estresante y regresar a la homeostasis.

Incrementar el grado de control que tienen los animales sobre su ambiente puede, por lo tanto, ser un mecanismo por el cual ambientes más complejos tienden a

reducir el estrés y resultar psicológicamente más estables (Swaisgood & Shepherdson, 2006).

La estereotipia es un patrón de comportamiento repetitivo, invariable y que no tiene objetivo o función aparente (Lindberg, 1995; Lyons *et al.*, 1997; Mallapur *et al.*, 2002; Mason, 1991; Minteguiaga & Corte, 2005; Pitsko, 2003). Los comportamientos estereotipados se repiten y podrían ser tan previsibles en el tiempo y en el lugar de la realización como en su morfología. Las estereotipias de algunos animales mantenidos en cautividad se desarrollan a partir de lo que parecen ser movimientos intencionados de escape. El *pacing* surge a partir de que el animal tiene dos motivaciones contradictorias y entonces alterna la acción de aproximarse con la de retirarse (Mason, 1991). Entendemos por *pacing* al comportamiento de desplazarse de un lado a otro siguiendo el mismo trayecto una y otra vez. Este comportamiento generalmente se presenta en los bordes del recinto ya que constituyen un límite territorial (Bashaw, 2007; Lyons *et al.*, 1997). En carnívoros el *pacing* puede deberse al resultado de altos niveles de motivación expresando comportamientos apetitivos, particularmente en el período pre-alimentación (Lyons *et al.*, 1997), ya que se ven privados de las oportunidades naturales de comportamientos asociados con la captura de presas (McPhee, 2002). Si bien esta es la hipótesis más frecuente, la aparición del *pacing* puede deberse a otros motivos como escapar de estímulos adversos específicos, ubicación cerca de los congéneres, búsqueda de compañeros durante el período de monta natural y el patrullaje de territorio (Clubb & Vickery, 2006).

Otros comportamientos aberrantes comunes en felinos son los movimientos de balancear la cabeza, el lamerse en exceso y despellejarse (McPhee, 2002; Pitsko, 2003). Los factores que influyen en el despliegue de todos estos comportamientos son el tamaño y la complejidad del recinto, el método de suministro de alimentos, la presencia de sustratos no naturales (por ejemplo hormigón) y la baja intensidad de estímulos (Clubb & Vickery, 2006; Mallapur *et al.*, 2002; MCPhee, 2002; Pitsko, 2003), ya que en ambientes poco novedosos, los animales a menudo parecen estar aburridos o letárgicos (Pitsko, 2003). Una forma de reducir o eliminar estos comportamientos anormales es aumentando la complejidad de los recintos, por ejemplo fomentando el comportamiento exploratorio ocultando los alimentos (Lindberg, 1995), satisfaciendo el comportamiento de arañar mediante el suministro de bloques de madera o troncos, y reemplazando encierros estériles con concreto por sustratos naturales y vegetación que intente

reproducir las condiciones físicas del hábitat en el que se distribuye la especie (Healy & Marples, 2000; Pitsko, 2003).

Los visitantes y su efecto en el comportamiento animal.

Investigaciones realizadas desde los años 70' han asociado la presencia, densidad, tamaño del grupo y posición de los visitantes, con desviaciones en el comportamiento y cambios fisiológicos indicativos de estrés (Davey, 2006). Si bien actualmente se ha reportado que la presencia de visitantes *per se* no influye en el comportamiento de los felinos en cautiverio (Margulis *et al.*, 2003; O'Donovan *et al.*, 1993), factores como nivel de ruido y cantidad de visitantes presentes, sí están asociados a una mayor actividad de los animales. Estudios realizados en el Woodland Park Zoo muestran que los jaguares son reactivos a la intensidad de ruido y densidad de público, con una tendencia hacia el aumento de *pacing* y agresión, en particular las hembras (Pepper & Martin, 2005; Sellinger & Ha, 2005). Por lo tanto, la reducción de la intensidad sonora y cantidad de visitantes puede reducir el estrés experimentado por los animales y ser importante para mantener su salud y aumentar su bienestar general (Sellinger & Ha, 2005).

Enriquecimiento ambiental.

Una manera de mitigar los factores estresantes de la vida en cautiverio, es mediante la aplicación de programas de enriquecimiento ambiental (EA). El enriquecimiento ambiental consiste en un conjunto de técnicas por las cuales los entornos de los animales en cautividad se manipulan, para brindar al animal formas de controlar su propio ambiente y que estimulen su bienestar psicológico y fisiológico (Clubb & Vickery, 2006; Minteguiaga & Corte, 2005; Pitsko, 2003). La investigación en este área ha indicado varios beneficios: reducción de comportamientos anormales como por ejemplo el *pacing* en felinos, reducción de estrés, aumento en la gama de comportamientos naturales y mejora en la salud, todo lo cual puede influir en el éxito reproductivo (Byrne, 2005; Roynon, 2000; Skibieli *et al.*, 2007; Young, 2003).

Las planificaciones de enriquecimiento ambiental deben estar siempre basadas en el conocimiento de la biología de la especie y el comportamiento de los ejemplares en particular. El espacio vertical, horizontal y la escala espacial, son tres factores importantes que deberían ser considerados (Pitsko, 2003). La presencia de sustrato

natural, vegetación, agua, rocas y otros elementos, hacen que el entorno sea más agradable para los animales. La vegetación crea un entorno más natural, ya que permite a los animales ocultarse en zonas alejadas al público, crea zonas de sombra y atrae a los insectos y aves en los recintos, que proporcionan un ambiente más complejo. La presencia de una piscina, corrientes de agua, bañera, estanque u otro tipo de masa de agua aumenta la exploración y los comportamientos estereotipados se ven muy reducidos. Proveer un gran espacio enriquecido, ofrece a los animales la oportunidad de correr, acechar, perseguir y jugar. Estos comportamientos permiten el pleno ejercicio de sus músculos y gastar energía que normalmente gastan en la naturaleza (Pitsko, 2003).

Para los carnívoros en cautividad, que se habitúan rápidamente a un tipo de enriquecimiento, las técnicas deben ser originales y adaptarse continuamente para proporcionar un resultado positivo sostenido (Kingston *et al.*, 2005). En el caso específico de felinos, es necesario enriquecer los recintos con sustrato y vegetación natural, barreras visuales (paredes de vidrio reforzado, fosos secos o con agua, cercas eléctricas, plantas, paredes sólidas de ladrillos), estimulación olfativa, suministro de carcasas intactas de presas, variación en el régimen alimenticio tanto en tiempo como localización, colocación de juguetes suspendidos en troncos, sombra, una variedad de lugares de descanso y cuerpos de agua (lagos, piscinas) (Maple *et al.*, 1995; Pitsko, 2003; Young, 2003). En la naturaleza, los felinos dependen de la estimulación sensorial y ella debería estar siempre presente en el medio ambiente en cautividad (Pitsko, 2003).

Implementar programas de enriquecimiento ambiental es, además, una herramienta para educar a los visitantes sobre el comportamiento normal de las especies, algunas características de su hábitat natural, su alimentación y sus formas de comportamiento social, logrando así cumplir con la función educativa adquiriendo valores y comportamientos necesarios para afrontar los problemas ambientales y de conservación que se presentan en la actualidad.

Panthera onca es una especie extinta en nuestro país y con alto valor ecológico. La mayoría de los zoológicos de Uruguay exhiben jaguares, y hasta la fecha no se reportaron investigaciones sobre las condiciones de cautiverio en que se encuentran estos felinos. Por lo expuesto, es interesante y necesario realizar estudios sobre el efecto del cautiverio en zoológicos, así como de sus instalaciones, en el comportamiento de dichos animales.

El presente trabajo tiene como **objetivo** estudiar el repertorio comportamental de *Panthera onca* en cautiverio y determinar la influencia de factores ambientales (espacio, enriquecimiento ambiental y visitantes) y organísmicos (sexo y edad), sobre su comportamiento. Para esto será preciso:

1. Establecer las categorías comportamentales para los ejemplares de *Panthera onca* en cautiverio, comparando etogramas existentes en la literatura con el comportamiento observado y registrado de los individuos bajo estudio.
2. Estudiar como influye el sexo y/o la edad en las frecuencias de las categorías comportamentales.
3. Determinar la frecuencia de aparición de las estereotipias y relacionarla con la ocurrencia de los otros comportamientos observados; y si existe relación entre éstas y el enriquecimiento ambiental presente en los recintos.
4. Estudiar el uso del espacio de encierro por parte de los animales bajo estudio.
5. Determinar el efecto de los visitantes sobre el comportamiento de los jaguares en cautiverio.

De esta forma se obtendrá información necesaria para comenzar a evaluar y promover la implementación de programas de enriquecimiento ambiental, utilizando a los jaguares como modelo, para aumentar el nivel del bienestar de los felinos en cautiverio y promover futuros programas de reinserción que hasta la fecha no se han reportado para la especie en Uruguay.

2. MATERIALES Y MÉTODOS.

2.1- LUGAR DE ESTUDIO

El sitio de estudio fue el Zoológico Villa Dolores (Montevideo-Uruguay) y el registro se llevó a cabo desde mayo hasta setiembre del 2008. Primero se realizó la confección del etograma para *Panthera onca* en cautiverio y posteriormente se registró la actividad de todos los ejemplares de la especie presentes en el zoológico.

Se estudiaron un total de seis ejemplares (Tabla I), identificados mediante marcas naturales, los que estaban distribuidos en 4 recintos (Figura 1, Tabla II). Durante el período de estudio 3 de los 6 jaguares fueron rotados de encierro (Tabla I).

Los datos fueron registrados manualmente en planillas, a una distancia entre 2-3 metros del recinto. Las observaciones se efectuaron desde la apertura hasta el cierre del zoológico (9 a 18 horas).

Los registros del ejemplar cría estudiado fueron suspendidos debido a la muerte del mismo, ocurrió en el primer mes de registro focal. La autopsia indicó muerte por dilatación, torsión de estómago.

Tabla I: Información básica de los animales de la muestra.
Parejas: 1-Malú y Soledad 2-Florencio y Atlántida.

INDIVIDUO	SEXO	EDAD	Nº FOCALES	Nº ESPACIALES	Nº RECINTO
Cría	H	8 meses	8	38	1a
Soledad	H	3,5 años	10	65	1a
			30	139	2
Malú	M	6 años	9	48	1b
			30	141	2
Killer	M	12 años	16	80	2
			28	139	1a
Florencio	M	4 años	30	146	3
Atlántida	H	2 años	31	156	3

Tabla II: Información básica de los recintos.

Recinto	Dimensiones (LxAxH m)	Área (m²)
1a	9.30; 10,0; 3.5	93
1b	4.30; 3,0; 3,5	12,9
2	9.40; 9.30; 3.5	87.5
3	5.7; 3.3; 3	18.8

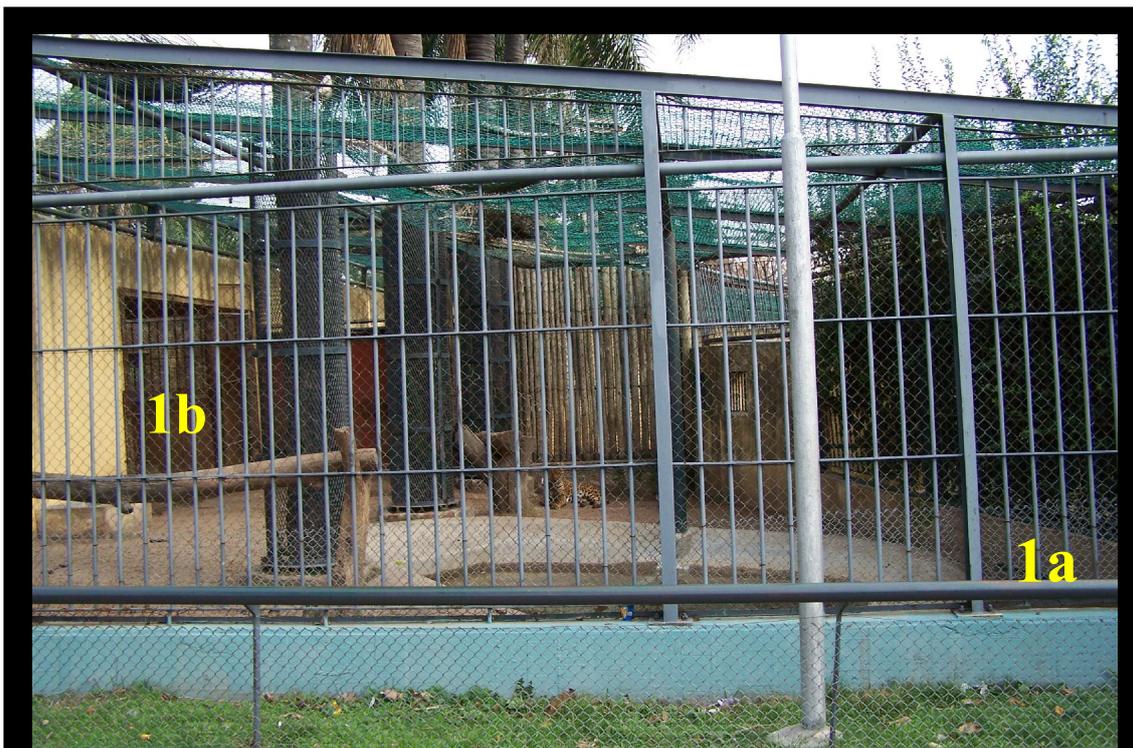




Figura 1. Recintos analizados en este trabajo.

2.2- ETOGRAMA

El etograma de los individuos se realizó durante el mes de mayo, mediante la técnica de muestreo *ad libitum* (Martin & Bateson, 1991; Slater, 2000). Este implica tanto comportamientos de adulto como de cría, individual o en interacción con otro.

Las definiciones de algunos comportamientos tuvieron que ser modificadas en este estudio, para que explicaran exactamente la conducta de estos ejemplares en estas condiciones de trabajo.

Se calcularon las frecuencias de aparición de las distintas pautas comportamentales sin considerar la duración de las mismas, ya que el intervalo de registro no permitió discriminar la duración de varias pautas. Los comportamientos cuyo porcentaje de aparición fue igual o menor a 1%, fueron considerados poco frecuentes.

Para facilitar la comparación, se agruparon las pautas comportamentales en 12 categorías.

2.3- REGISTROS DE ACTIVIDAD

La toma de datos se efectuó durante los meses de julio, agosto y setiembre. Se utilizó el muestreo de *animal focal*, el método de registro fue continuo de 20 minutos de duración con intervalos de un minuto (Martin & Bateson, 1991). El orden de los animales a los que se realizaron los focales fue aleatorio y para los registros consecutivos en el mismo ejemplar, se consideró un tiempo mínimo de 20 minutos entre registros. Cuando un ejemplar permaneció no visible por un tiempo mayor a 3 minutos el registro focal fue descartado.

El total de horas de observación fue de 144hs 45', de las cuales: 67hs 30' correspondieron al muestreo *ad libitum* y 77hs 15' al registro, que totalizó 197 focales. Para el análisis estadístico se utilizó estadística no paramétrica al comparar las frecuencias de aparición de las categorías comportamentales. Las comparaciones de los registros de un mismo individuo en los distintos recintos y de la hembra frente a la pérdida de su cría, se analizó mediante el test de Wilcoxon para variables dependientes; mientras que las comparaciones entre sexos, estado reproductivo y franjas etarias se realizaron mediante el test de Mann-Whitney (variables independientes). El nivel de significación estadística para todas las aplicaciones fue de $\alpha = 0,05$.

La categoría *Alimentación* se descartó de todos los análisis estadísticos, debido a que está muy vinculada al horario (la mañana) y lugar de suministro de alimento (recinto interno).

Para determinar el uso del espacio por los ejemplares se aplicó muestreo de barrido cada 5 minutos con registros instantáneos intercalados en el transcurso de cada focal (Martin & Bateson, 1991). El índice “Spread of Participation Index (SPI)” fue usado para medir la utilización del espacio (Lyons *et al.*, 1997) y aplica la fórmula:

$$SPI = [M (n_b - n_a) + (F_a - F_b)] / 2 (N-M)$$

N=número total de observaciones para el sujeto; M= frecuencia media de observación en todas las subdivisiones del encierro (N dividido por el número de subdivisiones en el encierro); n_a = número de subdivisiones con frecuencias mayores que M; n_b = número de subdivisiones con frecuencias menores que M; F_a = número total de observaciones en las subdivisiones con frecuencias mayores que M; F_b = número total de observaciones en las subdivisiones con frecuencias menores que M. El valor de SPI varía entre 0 y 1; 0 indica que todas las subdivisiones del encierro fueron utilizadas de manera equivalente y 1 indica que el animal se presenta todo el tiempo observado en una de las subdivisiones.

2.4- EVALUACIÓN DEL ENRIQUECIMIENTO AMBIENTAL

La calidad del recinto se evaluó mediante las variables tamaño y tipo de sustrato (natural, balasto, hormigón o baldosas).

Para medir la variable tamaño se aplicó la pauta empleada por Law (2005), quien considera que los recintos al aire libre deben medir no menos de 30m², con 50% adicional por cada animal. Se clasificó como recinto chico aquel cuya área fue igual o menor al mínimo establecido; recinto mediano el que duplica el mínimo y grande aquel con dimensión triple al área mínima de encierro o mayor.

Los ítems de enriquecimiento se eligieron basándose principalmente en los criterios usado por Campos *et al.* (2005) y Pitsko (2003), quienes consideraron presencia/ausencia de los siguientes elementos:

- plantas o elementos que brinden sombra,
- objetos que el animal pueda romper/masticar (ej: troncos),
- plataformas o troncos para descansar,
- piscina,
- posibilidad de ver a otros animales,
- punto de fuga donde un animal pueda refugiarse de la visión de coespecíficos o del público,
- opción entre luz solar y sombra.

A esta lista se le agregaron los dos siguientes elementos:

- objetos para jugar,
- variabilidad de los sitios de alimentación.

El enriquecimiento ambiental de los recintos fue clasificado en tres niveles (bajo, medio, alto) de acuerdo al criterio de Pitsko (2003) modificado. Pitsko considera el promedio de ítems presentes en la totalidad de los encierros y el rango del nivel medio se fija al sumar un desvío estándar y quitar un desvío al promedio; los niveles restantes están determinados por debajo y por encima de este rango. La modificación consistió en considerar el rango medio como el valor desde el promedio hasta el promedio más un desvío estandar.

El análisis de la relación entre las estereotipias y el EA se llevo a cabo a través del análisis ANOVA no paramétrico Kruskal Wallis, mientras que la relación entre estereotipias y tamaño del recinto se realizó a través del test Mann-Whitney.

2.5- EFECTO DE VISITANTES

Se registró la presencia del público cada vez que éste se presentó frente al recinto durante el transcurso de los focales, y se tomó en cuenta si los animales presentaron cambio en sus pautas comportamentales. Cuando existió cambio, se evaluó si el nuevo comportamiento indicó mayor, menor o igual actividad en el individuo, teniendo en cuenta la clasificación de las pautas en función de la inquietud expresada. (ver Anexo I).

La repercusión del público sobre el comportamiento de los jaguares se analizó estadísticamente por medio del test de Chi-cuadrado.

3. RESULTADOS.

3.1- ETOGRAMA

El etograma obtenido de *Panthera onca* en cautiverio consta de un total de 42 comportamientos, agrupados en 12 categorías (Tabla III). El 74% se presentaron en el muestreo *ad libitum* de los cuales el 63% se observó en los 2 primeros días de muestreo, mientras el 11% restante recién apareció en la etapa de muestreo focal.

El 54,8% de los comportamientos son poco frecuentes en el repertorio de los jaguares (ver Tabla III y Anexo I).

La única pauta comportamental que se observó en el *ad libitum* pero no se presentó en los registros focales, fue *vomitar*.

El comportamiento *abrir-cerrar boca* se presenta en forma simultánea con las pautas comportamentales *quieto*, *pacing* y *sentado observando*; aunque presenta una asociación altamente significativa únicamente con el *pacing*. A su vez, el *pacing* está asociado con *caminar*, *jugar*, *olfatear*, *orinar*, *quieto*, *sentado observando* y *vocalizar* (Figura 2 y Tabla IV).

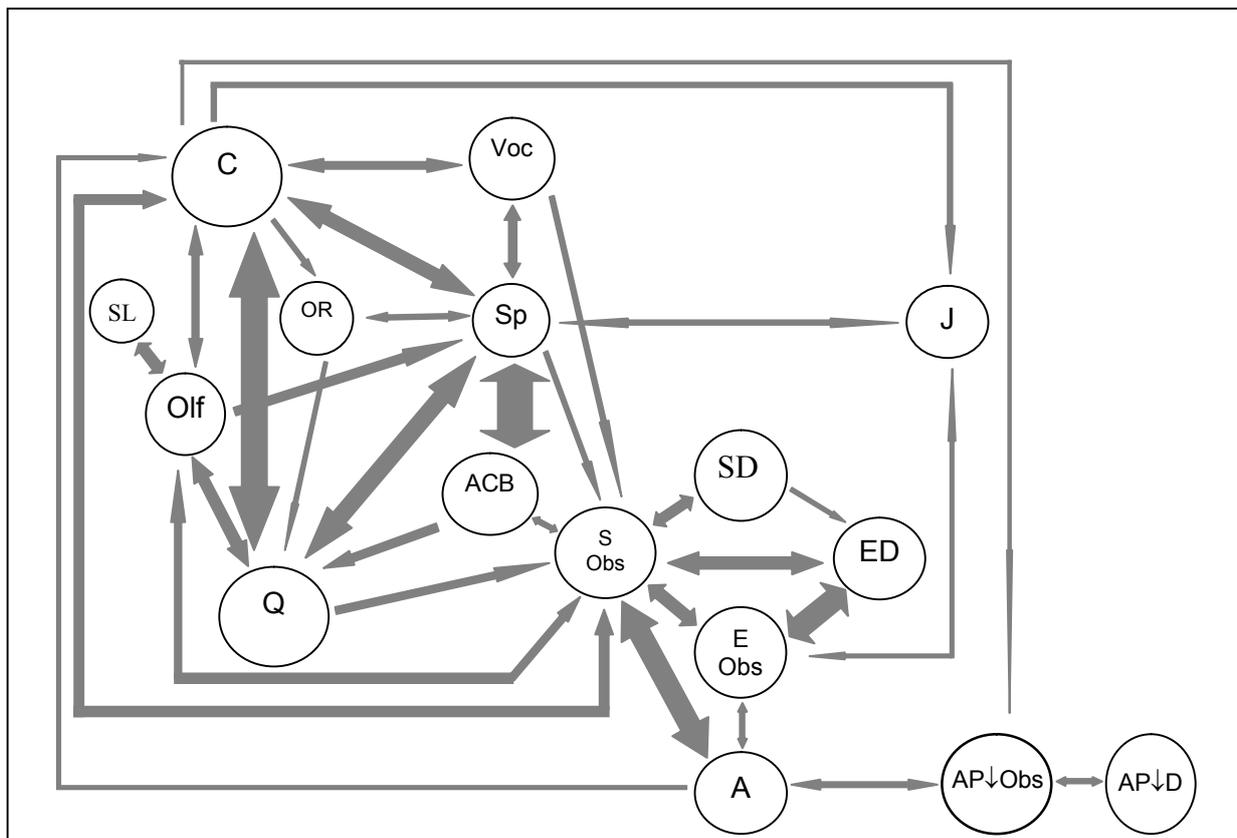


Figura 2. Diagrama de flujo de algunas pautas comportamentales de *P. onca*. Basado en registros previos a los cambios de recintos y registros que no incluyen a la cría o alguna interacción con la misma. El ancho de las flechas indica el nivel de asociación entre pautas.

Panthera onca en cautiverio: Influencia de factores ambientales y organísmicos.

Tabla III: Etograma de *Panthera onca* en cautiverio. * comportamientos con porcentaje de aparición menor al 1%,
Δ comportamientos modificados de la literatura.

CATEGORIA	UNIDAD		SIMBOLO	DESCRIPCIÓN DE LA UNIDAD
REPOSO	Acostado panza abajo		(AP↓)	Tendido con panza hacia abajo.
	Acostado panza arriba	*	(AP↑)	Tendido con la panza hacia arriba.
	Dormir	Δ	(D)	Ejemplar echado, sentado o acostado con los ojos cerrados.
	Echado		(E)	Acostado sobre uno de los lados, totalmente estirado con los miembros hacia delante y orejas levantadas. La cabeza puede estar apoyada contra el sustrato o miembros delanteros.
	Quieto		(Q)	Erguido apoyado en las cuatro patas, sin movimiento aparente.
	Sentado		(S)	Apoyado sobre el anca y las patas delanteras mientras las patas traseras están estiradas hacia el costado.
FISIOLÓGICA	Bostezar		(B)	Apertura máxima de la cavidad bucal mostrando lengua y dientes. No presenta vocalizaciones.
	Defecar	* Δ	(Def)	Eliminar las heces.
	Desperezarse	* Δ	(Desp)	Estirar el cuerpo y los miembros.
	Estornudar	*	(Est)	Despedir con violencia el aire de los pulmones.
	Vomitir	Δ	(V)	Eliminar por la boca el alimento previamente ingerido.
ALIMENTACIÓN	Beber		(Bebe)	Consumir agua o cualquier otro líquido.
	Comer	*	(C)	Ingerir algo sólido.
ESTEREOTIPIA	Abre-cierra boca		(ACB)	Movimiento vertical de apertura y cierre de boca.
	<i>Pacing</i>	Δ	(Sp)	Desplazamiento de un lado a otro, siguiendo el mismo trayecto una y otra vez.
EXPLORACIÓN	Excavar	*	(Ex)	Movimiento hacia adelante y atrás, efectuado con las patas delanteras sobre el sustrato.
	Observar	Δ	(Obs)	Mirada directa a un objeto u otro individuo. Puede presentarse simultáneamente con movimiento de orejas y/o cola.
	Olfatear	Δ	(Olf)	Levantar el hocico con movimiento simultáneo de nariz, hacia una dirección en particular o contra un objeto.
	Parado		(P)	Erguido con los miembros posteriores apoyados en el suelo y los anteriores apoyados en un sustrato u objeto mas elevado. Esto puede ir acompañado de traslado.
	Trepar	*	(Tropa)	Subir por una reja utilizando las cuatro patas.
VOCALIZAR	Vocalizar	Δ	(Voc)	Emitir algún tipo de sonido (gruñidos o rugidos).

Panthera onca en cautiverio: Influencia de factores ambientales y organísmicos.

JUEGO	Agazaparse	*	(∅)	Agacharse encogiendo el cuerpo contra la tierra.
	Aplaudir	*	(ap)	Echado o acostado panza arriba palmeando con los miembros anteriores.
	Balaceo	*	(↔)	Acostado panza arriba efectuando simultáneamente movimientos laterales.
	Jugar con tronco	*	(JT)	Saltar, morder y resbalarse sobre un objeto (tronco).
	Morder	*	(M)	Presión con la boca sobre un objeto.
LOCOMOCIÓN	Caminar	Δ	(.:)	Desplazarse hacia una dirección en particular.
	Correr	*	(Corre)	Trasladarse con cierta velocidad.
MANTENIMIENTO	Acicalarse	Δ	(A)	Lamerse patas o cuerpo (incluyendo o no pequeños mordiscos) y frotar miembros anteriores por la superficie de la cabeza.
	Rascarse	* Δ	(RR)	Frotar fuertemente la piel con los miembros posteriores o con los dientes.
	Sacudir	*	(Sac)	Movimiento brusco de cuerpo y/o cabeza de un lado a otro.
TERRITORIAL	Afilar garras	* Δ	(AG)	Evertir las garras sobre un tronco y frotarlas sobre éste.
	Orinar	Δ	(OR)	Eliminar orina pulverizando una superficie.
	Rozar	*	(R)	Pasar el cuerpo y/o cabeza contra algún objeto (tronco, reja, columna, pared) ejerciendo presión sobre el mismo.
	Sacar lengua	*	(SL)	Apertura amplia de la boca sacando la lengua, puede o no mostrar los dientes. Esta unidad puede verse precedida de la unidad olfatear.
INTERACCIÓN	Agresión	* Δ	(X)	Salto de un individuo sobre otro, emitiendo vocalizaciones y dando zarpazos.
	Evadir	*	(*)	Alejarse de un individuo que se acerca para interactuar.
	Jugar	Δ	(J)	Trepar sobre otro animal y morderlo, o intercambiar zarpazos en contexto no agresivo.
	Lamer	* Δ	(~)	Pasaje de lengua en forma continua por el cuerpo de otro individuo.
	Monta	* Δ	(SX)	Lograr la posición copulatoria con otro individuo.
	Sumisión	*	(Sum)	Acostado panza abajo con orejas hacia atrás y cabeza contra el sustrato.
MATERO-FILIAL	Lactación		(LC)	Acción de amamantar o mamar de un individuo.

Tabla IV. Comportamientos cuya asociación es significativa en el repertorio de *Panthera onca*. *** $p < 0,001$ ** $p < 0,01$ * $p < 0,05$

ASOCIACIÓN (antecede→sigue)	CHI CUADRADO	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
ED → E Obs	348,89	***
ED → S Obs	7,92	**
E Obs → ED	225,58	***
E Obs → S Obs	10,22	**
E Obs → J	5,95	*
SD → ED	13,23	***
SD → S Obs	52,52	**
S Obs → ED	18,69	***
S Obs → SD	84,43	***
S Obs → Olf	5,12	*
S Obs → A	106,66	***
AP↓ D → AP↓ Obs	199,90	***
AP↓ Obs → AP↓ D	131,60	***
AP↓ Obs → A	29,65	***
Q → Olf	41,65	***
Q → ∴	79,38	***
Q → Sp	4,72	*
Q → ACB	6,80	**
Olf → ∴	10,27	**
∴ → Q	85,23	***
∴ → OR	24,18	***
∴ → J	8,09	**
A → S Obs	76,12	***
A → AP↓ Obs	24,44	***
OR → Q	7,73	**
OR → Sp	11,51	***
J → E Obs	6,40	*
Voc → ∴	6,67	**
Sp → Q	12,21	***
Sp → J	3,83	*
Sp → Voc	6,89	**
Sp → ACB	254,18	***
ACB → Sp	178,99	***

Las categorías tienen distinta representación dentro del repertorio comportamental, varían entre 33 y 0,74 % (Figura 3). A su vez, los comportamientos que las conforman no se presentan equitativamente (Anexo I). Como ejemplo, la categoría *Interacción* esta representada mayormente por el comportamiento *jugar* (50,57%), seguido por *agresión*, *lamer*, *monta*, *sumisión* y *evadir* (Figura 4).

Otra categoría a destacar como *Estereotipia*, será analizada en profundidad al tratar su relación con el EA en la sección 3.3.

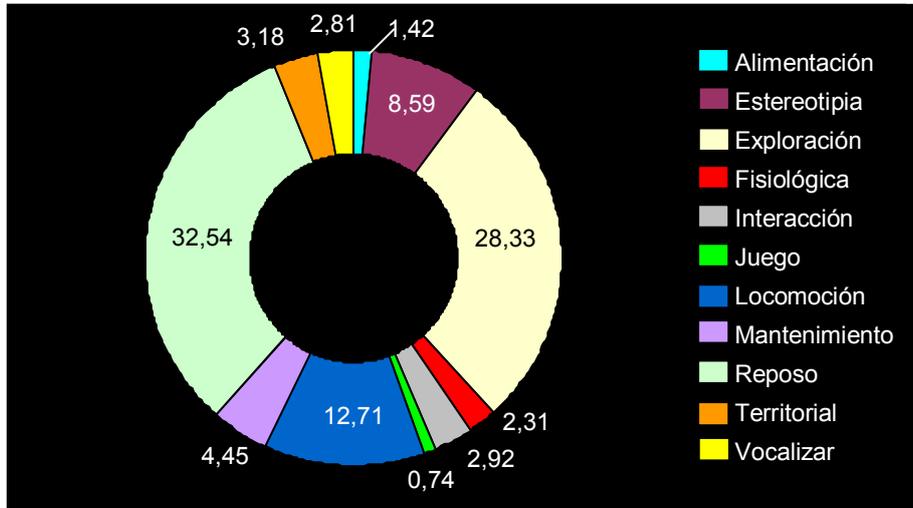


Figura 3. Porcentaje en que se presentan las diferentes categorías dentro del repertorio comportamental de *Panthera onca* en cautiverio.

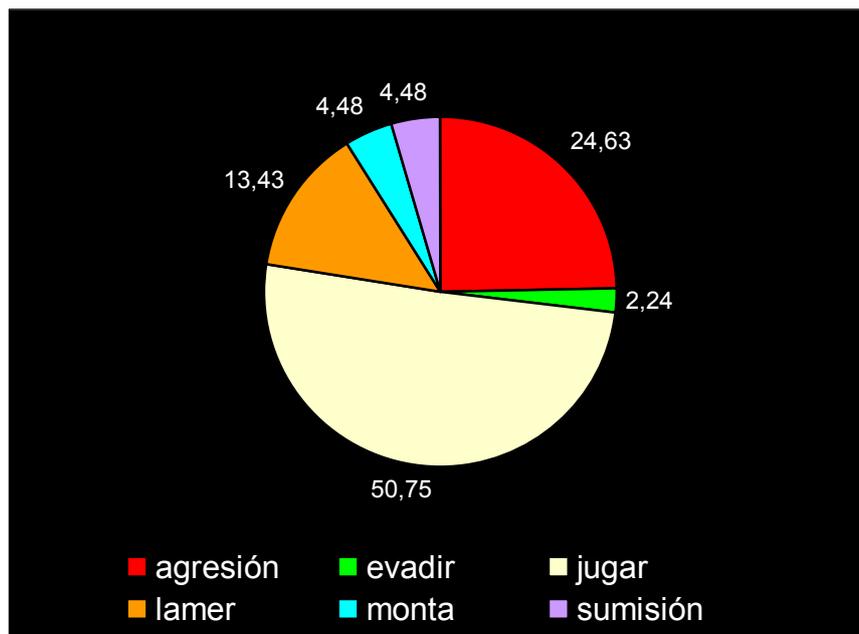


Figura 4. Porcentaje en que se presentan los diferentes comportamientos que integran la categoría *Interacción*.

3.2.1- EFECTO DE SEXO Y EDAD

Los ejemplares mostraron igual repertorio comportamental para ambos sexos.

A su vez, existieron diferencias significativas en la frecuencia de aparición del 36,4% de las categorías comportamentales (*Estereotipia*, *Locomoción*, *Reposo* y *Territorial*).

Las hembras superaron únicamente a los machos en la categoría *Reposo* ($N_1=58$ $N_2= 61$; $U=1143$; $p=0,00087$) y los machos superaron a éstas en las demás categorías: *Estereotipia* ($N_1=58$ $N_2= 61$; $U=1380$; $p=0,01245$), *Locomoción* ($N_1=58$ $N_2= 61$; $U= 1355,5$; $p= 0,02432$) y *Territorial* ($N_1=58$ $N_2= 61$; $U=994$; $p=1,30E-07$) (Figura 5).

La *Exploración* mostró en los machos una tendencia a ser mayor ($N_1=58$ $N_2= 61$; $U=1424$; $p=0,06633$).

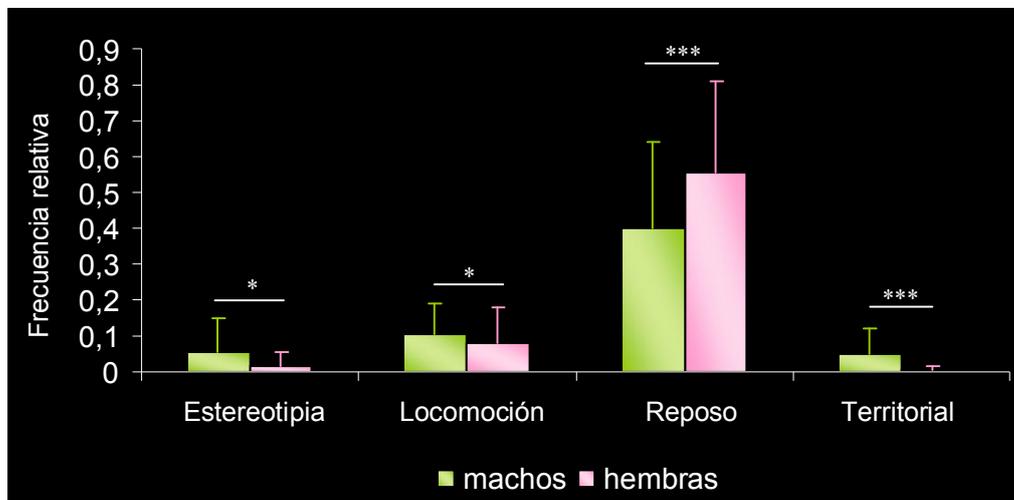


Figura 5. Frecuencias relativas de las categorías comportamentales de los sexos.
* $p<0,05$; *** $p<0,001$

No existió diferencia en el repertorio comportamental entre los individuos de diferentes franjas etarias (cría vs. adultos), además el comportamiento *pacing* no se observó en la cría.

La categoría comportamental *Juego* tuvo mayor frecuencia en la cría ($N_1=8$ $N_2=61$; $U=110$; $p=0,00035$) (Figura 6).

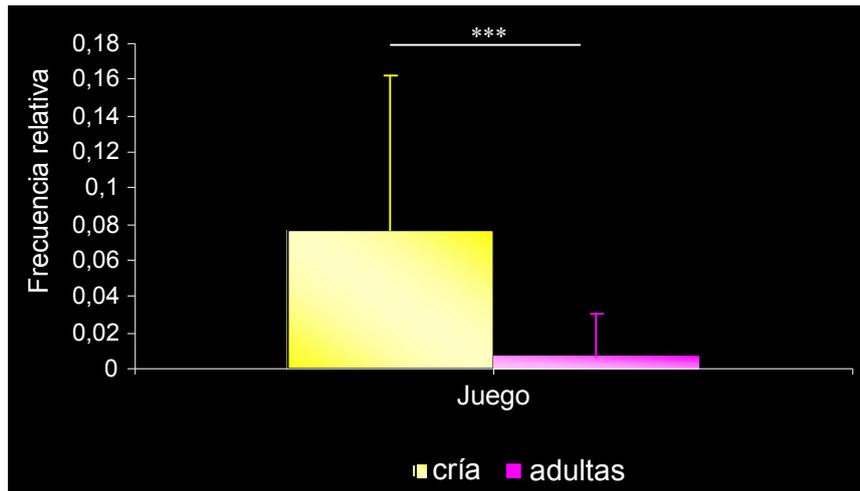


Figura 6. Frecuencia relativa de la categoría *Juego* según franja etárea.
*** $p < 0,001$

3.2.2- EFECTO DEL ESTADO REPRODUCTIVO EN LAS HEMBRAS

Las hembras en estado reproductivo no mostraron diferencias significativas en las frecuencias de aparición de las categorías comportamentales, aunque existió una tendencia en la categoría *Juego* a estar más representada en el estado no reproductivo ($N_1=9$ $N_2=41$; $U=129$; $p=0,05322$).

3.2.3- EFECTO MATERNAL.

Las categorías comportamentales *Estereotipia* e *Interacción* aumentaron en la hembra una vez que perdió su cría, ambas categorías presentaron igual nivel de significación ($N=9$; $z = 1,99174$; $p=0,04641$) (Figura 7).

La hembra acompañada de su cría mostró diferencias significativas entre las categorías *Materno-filial* vs. *Interacción* como se muestra en la figura 8 ($N=9$; $z=2,022597$; $p=0,043123$).

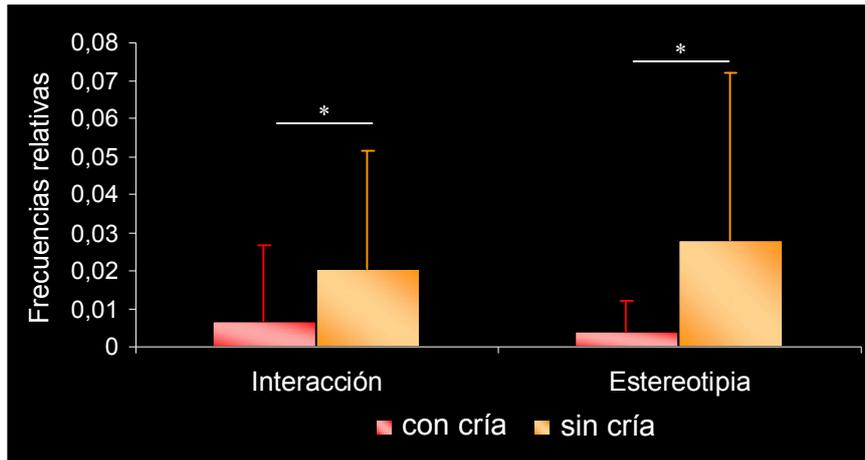


Figura 7. Cambio en las frecuencias relativas de las categorías *Interacción* y *Estereotipia* frente a la pérdida de la cría. * $p < 0,05$

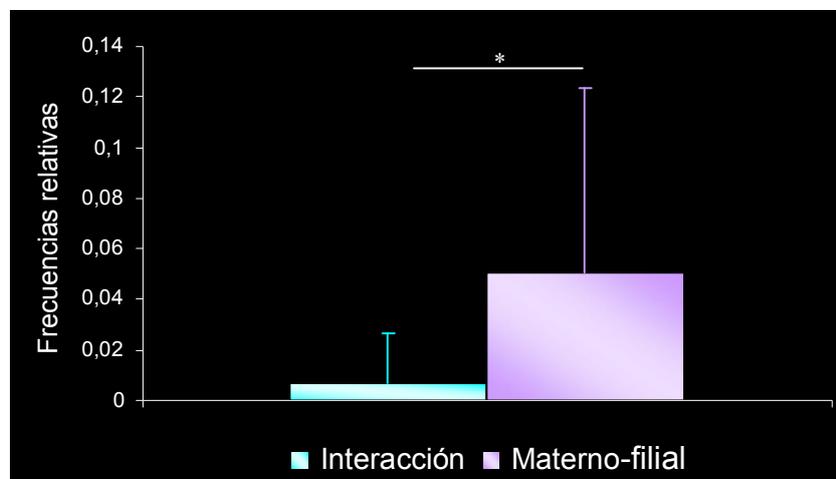


Figura 8. Comparación de las categorías *Interacción* y *Materno-filial* durante la presencia de la cría. * $p < 0,05$

3.2.4- EFECTO DEL CAMBIO DE RECINTO.

Todos los ejemplares que rotaron de recinto variaron el nivel de estereotipias que presentaban antes del cambio (Anexo II).

Se examinó el efecto del cambio de recinto solamente en los dos machos, donde el análisis de Wilcoxon reveló un efecto significativo en la disminución de la categoría

Estereotipia (N=10; $z=2,201398134$; $p=0,02771$) en un solo macho (Malú) (Figura 9). A su vez, aumentó su repertorio comportamental apareciendo la categoría *Vocalizar*.

El otro macho (Killer) mostró solo una tendencia en la disminución de las estereotipias frente al cambio de recinto (N=16; $z=1,85196984$; $p=0,06404$).

Ambos machos, una vez que fueron cambiados de recinto, aumentaron su repertorio comportamental ya que apareció el comportamiento *sacar lengua*.

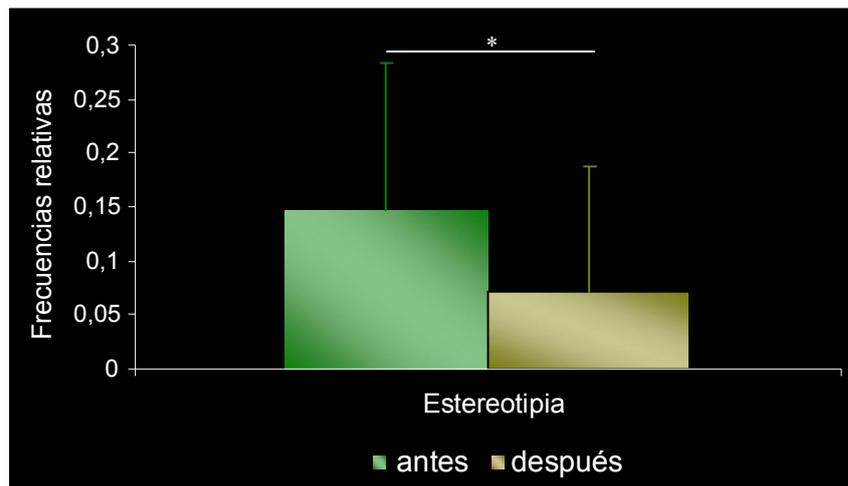


Figura 9. Cambio en la frecuencia de estereotipias luego de la rotación de recinto. * $p<0,05$

3.3- EVALUACIÓN DEL ENRIQUECIMIENTO AMBIENTAL Y SU RELACIÓN CON LAS ESTEREOTIPIAS

Los recintos presentan diferentes niveles de enriquecimiento ambiental entre ellos, ninguno contó con el total de los ítems de enriquecimiento a evaluar.

La media de elementos o ítems de EA encontrada fue de 5 con un mínimo de 4 y un máximo de 8. Se definieron 3 rangos para evaluar el nivel de EA, según la cantidad de ítems presentes: bajo (0-4), medio (5-7) y alto (8-10). El recinto “1b” presentó un bajo nivel de EA, los recintos 2 y 3 se clasificaron como nivel medio y por último el recinto “1a” como nivel alto de enriquecimiento (Tabla V y VI). El sustrato en todos los recintos fue artificial, ninguno presentó sustrato natural con vegetación. Los ítems de EA “objetos para jugar” y “variabilidad en la forma de alimentación” no estaban

presentes en ningún recinto evaluado; “piscina” y “plantas que den sombra” sólo se encontraron en el recinto “1a”.

Al considerar el tamaño de los recintos se encontró que también variaron en sus dimensiones, dos fueron chicos y dos medianos, sin haber recintos de tamaño grande (Tabla V).

Tabla V: Evaluación de las variables de Enriquecimiento Ambiental.

Recinto	Tamaño (m ²)	Sustrato	Enriquecimiento
1a	93 (mediano)	Balastro	Alto (8)
1b	12,9 (chico)	Hormigón	Bajo (4)
2	87,5 (mediano)	Balastro	Medio (5)
3	18,8 (chico)	Baldosas	Medio (5)

Tabla VI: Tipo de Enriquecimiento Ambiental presentes en los recintos.

ITEM DE EA	RECINTO 1a	RECINTO 1b	RECINTO 2	RECINTO 3
Piscina	X	-	-	-
Plantas o elementos que den sombra	X	-	-	-
Objetos para romper/ masticar	X	-	X	-
Objetos para jugar	-	-	-	-
Plataformas o troncos para descansar	X	-	-	X
Otros animales a la vista	X	X	X	X
Puntos de fuga	X	X	X	X
Variabilidad en la forma de alimentación	-	-	-	-
Sol	X	X	X	X
Sombra	X	X	X	X

La categoría *Estereotipia* no es la de mayor frecuencia de aparición en el repertorio comportamental de los jaguares en cautiverio; esta categoría se expresa hasta en cuarto lugar (8,59%) luego de las categorías *Reposo*, *Exploración* y *Locomoción*. Dentro de la categoría *Estereotipia* el *padding* se presentó con una media de 38,14±15,04 (frecuencia relativa=0,058) mientras que el comportamiento *abrir-cerrar boca* presentó

una media de $18,14 \pm 18,39$ (frecuencia relativa=0,028), ambos comportamientos tienen una alta variabilidad.

Los recintos presentaron diferencias significativas en la presencia de estereotipias en relación al nivel de enriquecimiento ambiental ($N=63$; $H=9,625991$ $p=0,0081$).

Los de bajo nivel de enriquecimiento presentan diferencias significativas tanto con los de enriquecimiento medio ($N_1=6$ $N_2=45$; $U=44$; $p=0,00748$) como con los de alto ($N_1=6$ $N_2=12$; $U=3,5$; $p=0,00214$). No hubo diferencias entre los recintos de nivel medio y alto de EA $p>0,05$ (Figura 10).

También existió diferencia significativa en la presencia de estereotipias en relación al tamaño del recinto, los recintos chicos presentan más estereotipias ($N_1=18$ $N_2=45$; $U=234$; $p=0,00887$) (Figura 11).

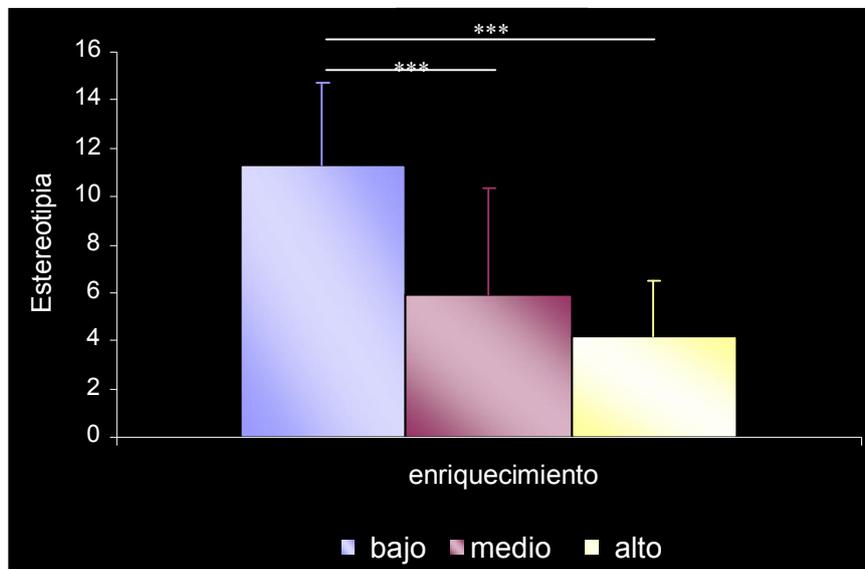


Figura 10. Diferencias de la categoría *Estereotipia* en los diferentes niveles de EA.

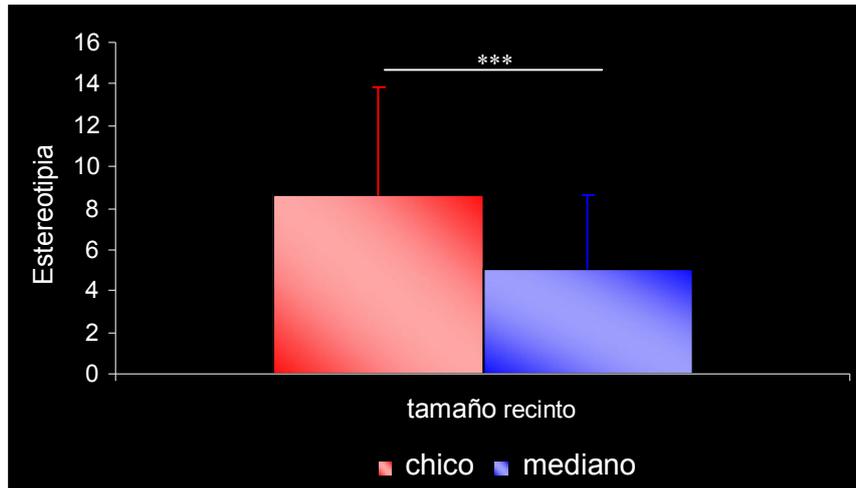


Figura 11. Nivel de estereotipias dependiendo del tamaño del recinto.

3.4- UTILIZACIÓN DEL ESPACIO

El uso del espacio analizado mediante el “Spread of Participation Index (SPI)” (ver metodología) varió entre 0,27 y 0,95. Cinco ocasiones dieron un valor entre 0,4 y 0,6 mientras tres fueron por debajo y uno por encima de este rango (Figura 12).

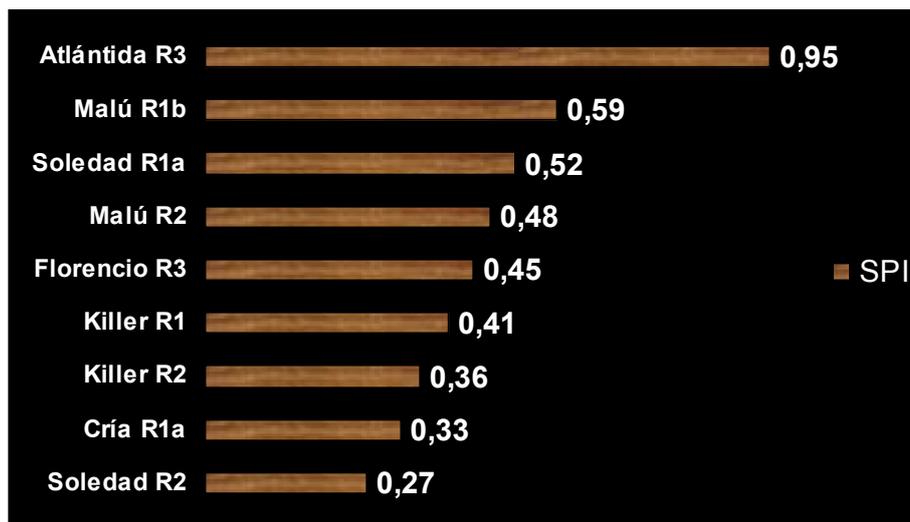


Figura 12. Valores del “Spread of Participation Index” (SPI).

Independientemente del recinto, la mayoría de los ejemplares (cría y adultos) utilizaron las partes delanteras del encierro para hacer *pacing* y las traseras para el *Reposo* (ver Anexo III).

3.5- EFECTO DE LOS VISITANTES EN EL COMPORTAMIENTO

El efecto de los visitantes sobre el comportamiento de los jaguares fue evaluado observando los posibles cambios en su comportamiento.

Ante la llegada de visitantes, los animales cambiaron el comportamiento que se encontraban realizando en un 32%, y no lo cambiaron en un 68% de las ocasiones (presencia/ausencia de cambio) (Figura 13).

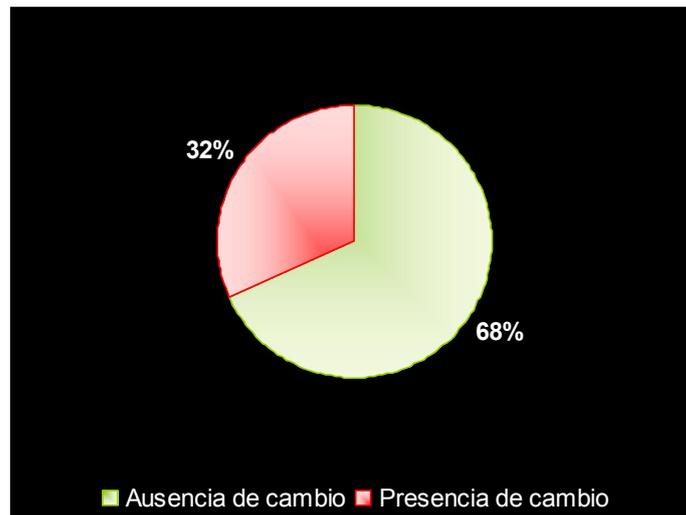


Figura 13. Respuesta comportamental frente a la llegada de visitantes.

Cuando existe cambio en el comportamiento frente a la presencia de visitantes, éste es significativo en cuanto a la variación del grado de actividad respecto a lo esperado (Tabla VII). El 71% son cambios hacia comportamientos de mayor actividad. A su vez, el 15,5% de los cambios de mayor tensión fueron hacia comportamientos estereotipados.

Tabla VII: Resultado del test chi-cuadrado para los comportamientos que cambiaron ante la llegada de visitantes. (+) mayor, (-) menor, e (=) igual actividad.

Actividad	Nº de cambios	chi-cuadrado	Nivel de significancia
(+)	90	53,68	p< 0,001
(-)	19	12,86	p< 0,01
(=)	18	13,98	p< 0,01

4. DISCUSIÓN

¿EN QUE CONSISTE EL REPERTORIO COMPORTAMENTAL DE LOS JAGUARES EN CAUTIVERIO?

Los jaguares estudiados presentaron un amplio repertorio comportamental, expresando un total de 42 unidades. Esto no dista de otros estudios en jaguares cautivos, donde ha reportado la expresión de 37 unidades comportamentales (Tolesani, 2006).

Si bien existen en la literatura etogramas de jaguares en cautiverio, en este estudio se realizó un etograma detallado para evaluar el comportamiento de estos ejemplares en estas condiciones de cautividad.

Pitsko (2003) reportó que los jaguares en cautiverio pasan la mayor parte del tiempo diurno en reposo. Esto se refleja en el presente estudio donde la categoría *Reposo* es la más exhibida por los jaguares estudiados.

Si bien categorías comportamentales como *Interacción* y *Territorial* tienen un bajo porcentaje de aparición dentro del repertorio, algunos de los comportamientos que las conforman son muy representativos. Williams & Mellen (1983) al estudiar el comportamiento de *Felis margarita*, reportaron que la pauta comportamental *Jugar* es la que mayormente se presenta dentro de la categoría *Interacción* y Motta & Reis (2009) observaron que el comportamiento de marcación más característico de los felinos es *orinar*. En el presente estudio la categoría *Interacción* se expresa mayormente mediante el comportamiento *jugar* (50,75%) y la categoría *Territorial* mediante el comportamiento *orinar* (45,21%) al igual que lo observado por Williams & Mellen (1983) y Motta & Reis (2009) (Anexo I).

Las estereotipias son comportamientos muy frecuentemente hallados en animales en cautiverio. Consideramos las estereotipias como un patrón de comportamiento repetitivo, invariable y que no tiene objetivo o función aparente (Lindberg, 1995; Lyons *et al.*, 1997; Mallapur *et al.*, 2002; Mason, 1991; Minteguiaga & Corte, 2005; Pitsko, 2003). En el presente trabajo se catalogó el comportamiento *abrir-cerrar boca* como una nueva estereotipia. Si bien este comportamiento no fue citado en la literatura publicada hasta el momento, se ajusta perfectamente a la definición de estereotipias y presenta una alta asociación con el *pacing*, dos motivos considerados suficientes para tomar el criterio de clasificarlo como un nuevo comportamiento estereotipado.

Un comportamiento común en felinos en vida libre es el reflejo de flehmen. Según Mac Donald (2006) y Wielebnowski & Brown (1998) el flehmen es realizado por los machos mientras olfatean las marcas de orina u otras marcas de olor, a la vez que levantan la cabeza y retiran los labios hacia atrás. Aunque es un comportamiento realizado para detectar el estado reproductivo de las hembras (Mac Donald, 2006), también es definido por Pageat (1999) como un comportamiento de comunicación territorial en felinos.

Si bien en el presente trabajo el comportamiento *sacar lengua* tiene una definición muy similar a la citada para el flehmen, (está asociado al comportamiento *olfatear* y fue clasificado dentro de la categoría *Territorial*), no se puede afirmar que sea un verdadero reflejo de flehmen. Considero que es necesario profundizar en esta pauta comportamental mediante estudios que combinen el análisis de variables etológicas y fisiológicas, para poder afirmar que dicha conducta corresponde verdaderamente a este comportamiento.

¿EXISTE ALGÚN EFECTO DEL SEXO Y LA EDAD DE LOS JAGUARES SOBRE SU REPERTORIO COMPORTAMENTAL?

El repertorio de *Panthera onca* en cautiverio, independientemente del sexo y la edad de los ejemplares, fue el mismo. Esto refleja que la especie manifiesta desde temprana edad todos los comportamientos salvo aquellos que se expresan completamente en la época reproductiva.

Si bien adultos y crías presentan igual repertorio, existe diferencia en la frecuencia de aparición de los comportamientos que integran la categoría *Juego*, lo que expresa la maduración diferencial de los comportamientos durante el crecimiento. La mayor frecuencia de *juego* en la cría es esperable, ya que este comportamiento cumple la función de poner a punto o favorecer el desarrollo de las habilidades motoras, sociales y cognitivas de las crías, que pueden ser de gran valor adaptativo para sobrevivir y reproducirse en el futuro (Colmenares & Gómez, 1994; Young, 2003). Un ejemplo son los comportamientos relacionados con la alimentación, que cambian durante el crecimiento, ya que desarrollan y expresan diferentes métodos de caza a través del aprendizaje (Segura & Flores, 2009).

Debido a que los comportamientos estereotipados no pertenecen al repertorio normal de las especies en vida libre y reflejan el efecto negativo del cautiverio en los

individuos, es esperable la ausencia de estos comportamientos en el repertorio de una cría en cautividad. Así, la ausencia del comportamiento *pacing* en la cría estudiada es un ejemplo de lo anteriormente planteado. Sin embargo, el efecto del cautiverio en etapas tempranas se refleja en este ejemplar por la presencia de la estereotipia *abrir-cerrar boca*, indicando por lo tanto que esta estereotipia refleja menor nivel de estrés que el *pacing*. En base a esto, *abrir-cerrar boca* sería un buen indicador de los primeros síntomas de estrés en felinos cautivos.

Al ser los felinos animales solitarios muy territoriales, tanto en vida libre como en cautiverio, deberían presentarse en forma reiterada comportamientos que le permitan mantener delimitado su territorio del de sus coespecíficos. Williams & Mellen (1983) en su estudio de *Felis margarita* en cautiverio afirman que el macho pasa más tiempo realizando comportamientos territoriales (*marcar, orinar y defecar*) que la hembra; Healy & Marples (2000) reportaron que los jaguares machos son más activos que las hembras. En el presente estudio las frecuencias de aparición de las categorías comportamentales reafirman lo hallado por estos autores, pues los jaguares machos son más activos que las hembras, expresan más cantidad de locomoción, comportamientos territoriales y estereotipias. Concordando con los resultados obtenidos por Williams & Mellen (1983), los porcentajes de aparición de la categoría *Territorial* en *Panthera onca* muestran que los machos presentan dicha categoría entre el doble y cuádruple que las hembras (♀♀ 0-1,74% y ♂♂ 2,03-8,4%). Sólo un ejemplar, la hembra Soledad, no manifestó comportamientos territoriales. Esto puede deberse a la acción de los siguientes factores: la pérdida de su cría y la unión con el macho.

Dado que en vida libre los territorios de los jaguares machos adultos son mayores que los de las hembras (incluso pueden abarcar el territorio de dos a tres hembras; Law, 2005), es posible que la falta de espacio inducida por el cautiverio repercuta más en machos que en hembras, reflejado esto en el aumento de la aparición de estereotipias.

EL ESTADO REPRODUCTIVO EN LAS HEMBRAS ¿INDUCE CAMBIOS SOBRE LAS FRECUENCIAS DE APARICIÓN DE LAS CATEGORÍAS COMPORTAMENTALES?

Si bien no existe una diferencia significativa en ninguna de las frecuencias de aparición de las categorías, la hembra en estado no reproductivo tiende a jugar más que las hembras en estado reproductivo.

Esta tendencia puede deberse a que la hembra en estado no reproductivo se encontraba acompañada de su cría, y si bien el comportamiento de juego es mucho más común en animales jóvenes que en adultos, en algunas especies los adultos pueden mostrar conductas de juego al interactuar con los juveniles (Young, 2003).

En el presente estudio los registros de la hembra en estado no reproductivo fueron escasos debido a la pérdida de la cría. Serían necesarias futuras investigaciones para aumentar el número de observaciones, y así poder determinar si hay diferencias significativas en la categoría *Juego* entre los diferentes estados reproductivos de las hembras.

EL NIVEL DE ENRIQUECIMIENTO AMBIENTAL Y EL TAMAÑO DE LOS RECINTOS ¿REPERCUTEN EN EL COMPORTAMIENTO DE LOS JAGUARES?

Aspectos de los encierros como complejidad y tamaño influyen en el desempeño de comportamientos estereotipados. Se ha registrado más *pacing* en aquellos recintos a los cuales el animal se ha habituado y en el caso de los jaguares también en recintos menos complejos (Healy & Marples, 2000).

El presente estudio confirma diferencias en la aparición de estereotipias en base al tamaño y el nivel de enriquecimiento ambiental presente en los recintos. Los niveles mayores de estereotipias se expresan en el ejemplar alojado en el recinto chico con bajo nivel de EA. Recintos con nivel medio y alto de enriquecimiento no influyen significativamente en la aparición de comportamientos estereotipados.

Otra variable que influye en el nivel de estereotipias que expresan los animales, es el cambio de los ejemplares a encierros con diferente tamaño y nivel de enriquecimiento. Cambios hacia recintos con menor EA aumentan las estereotipias en los jaguares; cambios a recintos con mayor EA las disminuyen.

Este patrón se observó en todos los ejemplares que fueron cambiados de recinto, incluyendo la hembra que perdió su cría. El macho (Malú) que cambió a un recinto mayor, tanto en tamaño como en nivel de enriquecimiento, disminuyó significativamente la expresión de comportamientos estereotipados y aumentó su repertorio apareciendo los comportamientos *sacar lengua* y *vocalizar*. El macho (Killer) que rotó hacia un recinto de igual tamaño pero con alto nivel de EA mostró una tendencia a disminuir las estereotipias, esto podría estar indicando que para disminuir los niveles de estereotipias se requieren cambios beneficiosos en ambas variables

simultáneamente (enriquecimiento ambiental y tamaño del encierro). Este macho, al igual que Malú, presentó un aumento en el repertorio con la expresión de la pauta comportamental *sacar lengua*.

La hembra aumentó tanto la frecuencia de aparición de estereotipias como la interacción luego del cambio, lo que podría estar reflejando un aumento de tensión en la hembra producido por la pérdida de su cría y el cambio hacia un nuevo recinto donde estará en contacto directo con otro ejemplar (Malú).

La aparición del comportamiento *sacar lengua* en ambos machos frente a un nuevo territorio, estaría indicando que este comportamiento tiene la función de sensor el ambiente. Esta es otra característica que estaría apoyando la hipótesis de que el comportamiento *sacar lengua* podría ser el flehmen.

La aparición de vocalizaciones en Malú, concuerda con lo planteado por Baker (2005) quien afirma que una de las formas en que los jaguares mantienen su territorio es mediante vocalizaciones. Si bien en este trabajo las vocalizaciones no fueron categorizadas dentro de los comportamientos territoriales, ya que no se profundizó en los diferentes tipos de vocalizaciones expresadas, es recomendable que futuros estudios comportamentales en la especie discriminen entre ellas para una interpretación mas detallada del comportamiento de jaguares en cautiverio.

Se ha observado que cuando las hembras de jaguar entran en condición de estro se mueven, buscan y llaman al macho que se encuentra fuera de su territorio, gruñen, se frotan contra objetos y frecuentemente ruedan en el suelo (Law, 2005, Chamorro-Rengifo & Cubillos-Rodríguez, 2007). Las hembras de *Felis margarita*, durante dicho periodo, exhiben significativamente más *pacing* y locomoción que en periodo no reproductivo (Williams & Mellen, 1983).

Teniendo en cuenta lo anteriormente citado y si consideramos que la hembra Soledad perdió su cría y luego se unió con Malú (presentándose la *monta* y posterior preñez de la hembra), podemos pensar que entró en celo, fue inducida al estro (por la pérdida de la cría) y el aumento dado de *Interacción* y *Estereotipias* es concordante con lo planteado para *Felis margarita*.

Un punto importante a considerar respecto al enriquecimiento ambiental y por tanto al bienestar de los ejemplares en este estudio, es la ausencia de objetos para jugar, sustratos naturales y variabilidad en la forma de alimentación en todos los recintos estudiados. Los carnívoros son animales que se habitúan rápidamente a un tipo de

enriquecimiento, por lo que es necesario proporcionarles estímulos novedosos en forma continua (Kingston *et al.*, 2005).

La implementación de juguetes, como pelotas y cajas de cartón, promueven el comportamiento natural de caza: acecho y salto (Law, 2005).

Sustratos no naturales pueden dar lugar a comportamientos estereotipados, en cambio la vegetación atrae insectos, aves y olores que proporcionan un ambiente más complejo (Pitsko, 2003). Esto aumenta los estímulos ambientales en los recintos y promueve un incremento en el desarrollo de la gama de comportamientos típicos de la especie en vida libre.

El método de suministro de alimento en carnívoros es otro factor que influye en la expresión de comportamientos estereotipados. El enriquecimiento ambiental desde el punto de vista de la alimentación en felinos puede promover estrategias de caza, impedir cambios fisiológicos y morfológicos en los animales en cautividad y reducir los comportamientos anormales (McPhee, 2002; Skibieli *et al.*, 2007).

Por consiguiente, la ausencia de estos tipos de enriquecimiento (objetos para jugar, sustratos naturales y variabilidad en la forma de alimentación) y los altos niveles de estereotipias en relación al resto de las categorías, nos permiten afirmar, en base a parámetros comportamentales, que los jaguares estudiados presentan un bajo nivel de bienestar. Es sumamente necesario y recomendable la realización en este zoológico de un programa de Enriquecimiento Ambiental donde se analizan, planifican, desarrollan y evalúan las técnicas utilizadas en el programa. Se sugieren implementar dentro de este marco, objetos de juego como pelotas, cajas y guías telefónicas; sustratos vegetales y variedad de plantas para estimular comportamientos relacionados a la interacción con el ambiente natural; y la provisión como mínimo de carcasas de presas y sitios elevados donde colocar el alimento para estimular el esfuerzo físico requerido en la captura y consumo de presas en estos felinos.

¿TODOS LOS RECINTOS SON UTILIZADOS DE LA MISMA FORMA?

Según Mallapur *et al.* (2002) y Lyons *et al.* (1997) los felinos en cautiverio utilizan los bordes de los recintos próximos al público para hacer *pacing*, las zonas traseras o plataformas para descanso y las partes restantes del encierro para realizar otro tipo de actividades.

Esto no se pudo reafirmar mediante la aplicación del “Spread of Participation Index (SPI)”, ya que no demuestra con claridad una utilización equitativa o preferencial de los diferentes sitios del recinto. El único caso en que es posible interpretar el resultado del SPI obtenido, es el caso extremo donde el $SPI = 0,95$ lo que indica una clara preferencia de sitio. Considero por lo tanto, que la aplicación del SPI para analizar la utilización de espacio no es conveniente, ya que no hay rangos exactos que diferencien niveles de uso, únicamente se refleja una preferencia de sitio o real equivalencia de utilización en los casos de valores muy extremos ($SPI = 1$ y $SPI = 0$ respectivamente). Valores intermedios no pueden ser interpretados con claridad.

Por el contrario, si nos basamos en los porcentajes de utilización de espacio, los ejemplares estudiados reflejan lo reportado por Lyons *et al.* (1997) y Mallapur *et al.* (2002). Cuatro de los seis ejemplares, independientemente del recinto en que se encontraran, utilizaron preferentemente la parte trasera de los recintos para el descanso y la delantera para realizar *pacing*, ya que los bordes próximos al público son posibles límites territoriales y una fuente de varios estímulos.

Los dos ejemplares restantes presentaron un uso diferente del espacio. Tanto Killer como Soledad optaron, independientemente del encierro en donde se encontraran, por descansar en los sitios soleados siendo éstos los costados de los recintos o la parte delantera de los mismos. Soledad también difirió del resto ya que en el recinto “1a” el *pacing* lo realizó sobre la reja R1b donde podía tener contacto con el macho; esto podría sugerir que la aparición de *pacing* se debe a la ubicación cerca de congéneres o al patrullaje de territorio (Clubb & Vickery, 2006), aumentando el estrés de los ejemplares.

Healy & Marples (2000) estudiaron el comportamiento de felinos en el zoológico de Dublín hallando que la hembra de jaguar pasa más tiempo que el macho en la plataforma presente en el recinto. Esto es esperable ya que las plataformas o sitios elevados son los lugares preferidos por los felinos para descansar (Law, 2005; Coe, 2006; Mallapur *et al.*, 2002). Así, los ejemplares ubicados en recintos con plataformas o sitios elevados, utilizaron éstos preferentemente para reposo (Florencio, Atlántida y Soledad).

Otro punto a destacar es la división en la utilización del espacio entre ejemplares de un mismo recinto. La pareja del recinto “1a” utiliza sólo en un 7% el espacio donde mayormente se encuentra su compañero: Soledad sólo se presenta un 7% en la reja delantera (sitio más usado por el macho) y Malú sólo se encuentra un 7% en la pared

derecha (lugar donde más se encuentra Soledad). Esta división de espacio también fue hallada en *Felis margarita* (Williams & Mellen, 1983) y nos sugiere una división temporal de espacio del encierro entre estos solitarios ejemplares, como una posible adaptación para poder convivir con su coespecífico.

¿EXISTE UN EFECTO DE LA PRESENCIA DE VISITANTES SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE *P. onca*?

Al igual que lo planteado por Margulis *et al.* (2003) y O'Donovan *et al.* (1993) más de la mitad de las veces que se presentó público frente al recinto de los jaguares, los animales no mostraron cambio de comportamiento. Estos autores afirman que la presencia de visitantes *per se* no influye en la actividad de los felinos.

No obstante, en ocasiones se presentaron cambios comportamentales y en su mayoría los ejemplares aumentaron su actividad (71%). Es posible que esto se encuentre más relacionado con la densidad e intensidad de ruido producida por los visitantes. Aunque estas variables no fueron analizadas en el presente estudio, varias investigaciones afirman que la densidad de público e intensidad de ruido aumenta la tensión de los animales en cautiverio (Davey, 2007; Pepper & Martin, 2005; Sellinger & Ha, 2005). Futuros estudios que integren las 3 posibles variables de tensión en felinos (presencia/ausencia, densidad de visitantes e intensidad de ruido) serán necesarios para definir con exactitud cuáles son los factores desencadenantes por el público, que influyen en el comportamiento de los felinos en cautiverio.

Si bien la pauta *jugar* tiene una baja frecuencia de aparición con respecto al total de los comportamientos, mayormente se manifiesta en presencia de público y el *pacing* presenta una asociación significativa con ésta. Lo mismo sucede con el comportamiento *acicalarse*. El acicalamiento excesivo es una estereotipia común en felinos, si bien esto no se presentó en el repertorio de estos ejemplares, comenzar a acicalarse ante la llegada de visitantes puede ser un indicador de estrés cuya propagación podría resultar en un exceso de lamido (resultar en una estereotipia). Es por esto que ambos comportamientos (*jugar* y *acicalarse*) se consideraron como comportamientos que reflejan un aumento de tensión en el animal ante la presencia de público.

CONCLUSIONES.

Este estudio sugiere que:

1. El repertorio comportamental de *Panthera onca* en cautiverio no difiere entre sexos ni entre franjas etarias.
2. Los jaguares machos son más activos y territoriales que las hembras, y son más afectados por el cautiverio que éstas.
3. Una nueva estereotipia en felinos, *abrir-cerrar boca*, refleja el efecto del cautiverio en etapas tempranas y expresa menor nivel de estrés que el *pacing*.
4. El tamaño de los recintos y el grado de enriquecimiento ambiental de éstos afecta el nivel de estereotipias.
5. El cambio de ambiente se refleja en el nivel de expresión de estereotipias.
6. Los bordes de los encierros son utilizados preferentemente para *pacing* y los lugares elevados y/o alejados del público para el reposo.
7. La presencia de visitantes *per se* podría no influir en el comportamiento de los jaguares cautivos.

BIBLIOGRAFÍA.

- Bashaw, M. 2007. Environmental effects on the behavior of Zoo-housed Lions and Tigers, with a case study of the effects of a visual barrier on pacing. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 10(2): 95-109.
- Born Free Foundation. 2006. Comprender el bienestar animal - Guía de las cinco libertades y su aplicación a los animales silvestres en cautiverio. *Animal Welfare and the Five Freedoms*. 5pp.
- Byrne, L. 2005. Environmental enrichment: does it enrich zoo visitors?. *Proceedings of the Seventh Annual Symposium on Zoo Research*. Warwickshire-England. p29.
- Campos, B.; De Seixas, V.; Gonçalves, R. & Genaro, G. 2005. Padrão de actividade de Onças pintadas (*Panthera onca* Linnaeus, 1758) mantidas em cativeiro – Manejo e comportamento. *Revista de Etologia*, 7(2): 75-77.
- Carvalho, C.; Nakano-Oliveira, E.; Fusco-Costa, R.; Rocha-Mendes, F. & Cuadros, J. 2006. Ordem Carnívora. En: Reis, R.; Peracchi, A.; Pedro, W. & Lima, I. (Eds.). *Mamíferos do Brasil. Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da Universidade Estadual de Londrina, Londrina*. pp.231-275.
- Cassini, M. & Hermitte, G. 1994. Etología aplicada a la producción animal. En: Carranza, J (Ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. pp.469-491.
- Chamorro-Rengifo, J. & Cubillos-Rodríguez, P. 2007. *Panthera onca* (L., 1758). Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia. www.siac.net.co/sib/catalogoespecies/especie.do?idBuscar=338&method=displayAAT Fecha de acceso: 27-III-2010.
- Clubb, R. & Vickery, S. 2006. Locomotory stereotypies in carnivores: Does pacing stem for hunting, ranging or frustrated escape?. En: Mason, G. & Rushen, J (Eds.). *Stereotypic animal behaviour. Fundamentals and applications to welfare*. 2º Edición. CABI, London. pp. 58-85.
- Coe, J. 2006. Naturalistic enrichment. *Conference proceedings. ARAZPA, Australia*. 9pp.
- Colmenares, F. & Gómez, J. 1994. En: Carranza, J. (Ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. pp.93-117.
- Davey, G. 2006. Visitor behavior in zoos: A review. *Anthrozoös*, 19(2): 143-157.
- Davey, G. 2007. Visitors' effects on the welfare of animals in the Zoo: A review. *Journal of applied animal welfare science*, 10(2), 169–183.

- Drury, H; Hill, S. & Saccheri, I. 2005. Investigation into inbreeding in the European Zoo jaguar population. Proceedings of the Seventh Annual Symposium on Zoo Research. Warwickshire-England. p41.
- Healy, E. & Marples, N. 2000. The effect of enclosure complexity on activity levels and stereotypic behaviour of three species of the genus *Panthera* at Dublin Zoo. 2nd Annual Symposium on Zoo Research. Federation of Zoological Gardens of Great Britain and Ireland. p35.
- Isasi-Catalá, E & Barreto, G. 2008. Identificación de individuos de jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Panthera concolor*) a partir de morfometría de sus huellas (Carnivora: Felidae). Revista de Biología Tropical, 56(4): 1893-1904.
- jaguarconservancy.org. 2008. La importancia del jaguar en la conservación de los recursos naturales de México. www.jaguarconservancy.org/node/17. Fecha de acceso: 15-VIII-2009.
- Kingston, M.; Marno, R. & Buchanan-Smith, H. 2005. Novel Feeding and Hunting Enrichment for Large Captive Felids: The Lionrover and Responsive Hanging Prey. Proceedings of the Seventh Annual Symposium on Zoo Research. Warwickshire-England. p91.
- Law, C. (Ed.). 2005. Jaguar Species Survival Plan. Guidelines for captive management of jaguars. Editorial Jaguar SSP. 91pp.
- Lindberg, C. 1995. Animal behaviour and animal welfare. Journal of Biological Education, 29(1):16.
- Lyons, J.; Young, R. & Deag, J. 1997. The effects of physical characteristic of the environment and feeding regime the behavior of captive felids. Zoo Biology, 16: 71-83.
- Mac Donald, D. 2006. La gran enciclopedia de los mamíferos. LIBSA, San Rafael. 928pp.
- Mallapur, A.; Qureshi, Q. & Chellam, R. 2002. Enclosure design and space utilization by Indian leopards (*Panthera pardus*) in four zoos in Southern India. Journal of Applied Animal Welfare Science, 5(2): 111-124.
- Margulis, S; Hoyos, C. & Anderson, M. 2003. Effect of Felid Activity on Zoo Visitor Interest Zoo Biology, 22: 587-599.
- Maple, T.; Mc Manamon, R. & Stevens, E. 1995. Defining the good Zoo. Animal care, maintenance and welfare. En: Norton, B.; Hutchins, M.; Stevens, E. & Maple, T. (Eds.). Ethics on the Ark. Zoos, Animal welfare and wildlife conservation. Smithsonian Institution Press, London. pp.219- 234.
- Martin, P. & Bateson, P. 1991. La medición del comportamiento. Alianza editorial SA., Madrid. 237pp.

- Mason, G. 1991. Stereotypies: a critical review. *Animal Behaviour*, 41: 1015-1037.
- Mateos, C. 1994. El bienestar animal. Una evaluación científica del sufrimiento animal. En: Carranza, J (Ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. pp.493-527.
- Mc Cain, E. & Childs, J. 2008. Evidence of resident jaguars (*Panthera onca*) in the Southwestern United States and the implication for conservation. *Journal of Mammalogy*, 89(1): 1-10.
- McPhee, M. 2002. Intact carcasses as enrichment for large felids: Effects on On-and Off-exhibit behaviors. *Zoo Biology*, 21: 37-47.
- Minteguiaga, M. & Corte, S. 2005. Propuestas de enriquecimiento ambiental para un ejemplar de Babuino *Papio papio* en cautiverio. *Revista de Etología*, 7(1): 15-23.
- Motta, M. & Reis, N. 2009. Elaboration of a behavioral catalog for the little spotted cat *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775) (Carnivora: Felidae) in captivity. *Biota Neotropica*, 9(3): 165-171.
- Nowell, K. & Jackson, P. 1996. Wild Cats: status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Cat Specialist Group. Gland. XXIV+382pp.
- O'Donovan, D; Hindle, J; McKeown, S. & O'Donovan, S. 1993. Effect of visitors on the behaviour of female cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and cubs. *International Zoo Yearbook*, 32: 238-244.
- Pageat, P. 1999. Comunicación y territorio en el gato. Asociación Argentina de Medicina Felina. <http://www.aamefe.org/territorialidad.html> Fecha de acceso: 23-III-2010.
- Pepper, I. & Martin, J. 2005. Noise in the Environment of a Range of Captive Primate Species: How does it Affect Behaviour? *Proceedings of the Seventh Annual Symposium on Zoo Research*. Warwickshire-England. p37.
- Pereira, M. 2000. Relações entre a Onça-pintada, Onça-parda e moradores locais em três unidades de conservação da Floresta Atlântica do estado do Paraná-Brasil. Curso de Pós-graduação em Ciências Florestais. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 84pp.
- Pitsko, L. 2003. Wild Tigers in captivity: A study of the effects of the captive environment on Tiger behavior. Thesis Master of Science in Geography. Faculty of Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg. VII+61pp.
- Quigley, H. & Crawshaw, Jr. P. 1992. A conservation plan for the jaguar *Panthera onca* in the Pantanal region of Brazil. *Biological Conservation*, 61: 149-157.

- Reberge, J. & Angelstam, P. 2004. Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18(1): 76-85.
- Roynon, J. 2000. It's a cat's life! The effectiveness of simulated prey on a pair of Sumatran tigers (*Panthera tigris sumatrae*). 2nd Annual Symposium on Zoo Research. Federation of Zoological Gardens of Great Britain and Ireland. p85.
- Segura, V. & Flores, D. 2009. Aproximación cualitativa y aspectos funcionales en la ontogenia craneana de *Puma concolor* (Felidae). *Mastozoología neotropical*, 16(1): 169-182.
- Sellinger, R. & Ha, J. 2005. The effects of visitor density and intensity on the behavior of two captive jaguars (*Panthera onca*). *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 8(4): 233-244.
- Seymour, K. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species*, 340: 1-9.
- Silveira, L. 2004. Ecologia comparada e conservação da Onça-pintada (*Panthera onca*) e Onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal. Tese para título de Doctor em Biología Animal. Universidade de Brasília, Brasília. 240pp.
- Silveira, L. & Jácomo, A. 2004. Infanticídio em onça-pintada no Parque Nacional das Emas. XXV Congresso Brasileiro de Zoologia, Brasília. p224.
- Silver, S.; Ostro, L.; Marsh, L.; Maffei, L.; Noss, A.; Kelly, M.; Wallace, R.; Gomez, H. & Ayala, G. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 38(2): 1-7.
- Skibieli, A; Trevino, H. & Naugher, K. 2007. Comparison of several types of enrichment for captive felids. *Zoo Biology*, 26: 371-381.
- Slater, P. 2000. El comportamiento animal. Cambridge University Press, Madrid. 238pp.
- Soisalo, M. & Cavalcanti, S. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129: 487-496.
- Swaigood, R. & Shepherdson, D. 2006. Environmental enrichment as a strategy for mitigating stereotypies in zoo animals: a literature review and meta-analysis. En: Mason, G. & Rushen, J (Eds.). *Stereotypic animal behaviour. Fundamentals and applications to welfare*. 2ª Edición. CABI, London. pp. 256-285.
- Tolesani, F. 2006. Avaliação das condições dos recintos para Onças pintadas (*Panthera onca*) e suas interferências no comportamento. <http://www.spzoo.org.br/anais2007/4.pdf>. Fecha de acceso: 07-V-2008.
- Weckel, M.; Giuliano, W. & Silver, S. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology*, 270: 25-30.

Wielebnowski, N. & Brown, J. 1998. Behavioral Correlates of Physiological Estrus in Cheetahs. *Zoo Biology*, 17:193-209.

Williams, S. & Mellen, J. 1983. Social interactions and solitary behaviors in a pair of captive sand cats (*Felis margarita*). *Zoo Biology*, 2: 39-46.

Young, R. 2003. Environmental enrichment for captive animals. Universities Federation for Animal Welfare, UK. xii + 288 pp.

ANEXO I

Porcentaje de aparición de los comportamientos en todo el repertorio y en la categoría a la cual cada uno pertenece. Basado en el comportamiento de ejemplares adultos sin cría.

□ Comportamientos de baja inquietud, ◇ de inquietud media y ♪ de alta inquietud.

Categoría	Comportamiento		Presencia de comportamientos respecto al total (%)	Presencia del comportamiento dentro de su categoría (%)
Reposo	Acostado panza abajo	□	1,85	5,70
	Acostado panza arriba	□	0,57	1,74
	Dormir	□	6,76	20,76
	Echado	□	6,10	18,75
	Quieto	□	7,96	24,45
	Sentado	□	9,31	28,60
Fisiológica	Bostezar	□	1,59	68,87
	Estornudar	□	0,17	7,55
	Defecar	□	0,13	5,66
	Desperezarse	□	0,41	17,92
	Vomitarse		0	0
Alimentación	Beber		1,13	80
	Comer		0,28	20
Estereotipia	ACB	♪	2,77	32,23
	Pacing	♪	5,82	67,77
Exploración	Excavar	◇	0,04	0,15
	Observar	◇	19,73	69,62
	Olfatear	◇	6,93	24,46
	Parado	◇	1,61	5,70
	Trepar	♪	0,02	0,08
Vocalizar	Vocalizar	♪	2,81	100
Juego	Agazaparse	◇	0,15	20,60
	Aplaudir	◇	0,11	14,71
	Balanceo	◇	0,41	55,88
	Jugar tronco	♪	0	0
	Morder	♪	0,07	8,82
Locomoción	Caminar	◇	12,49	98,28
	Correr	♪	0,22	1,72
Mantenimiento	Acicalarse	♪	4,10	92,16
	Rascarse	♪	0,02	0,49
	Sacudir	◇	0,33	7,35
Territorial	Afilar garras	♪	0,31	9,59
	Orinar	♪	1,44	45,21
	Rozar	♪	0,65	20,55
	Sacar lengua	♪	0,78	24,66
Interacción	Agresión	♪	0,72	24,63
	Evadir		0,07	2,24
	Jugar	♪	1,48	50,75
	Lamer	♪	0,39	13,43
	Monta		0,13	4,48
	Sumisión	♪	0,13	4,48

ANEXO II

Porcentaje de aparición de las categorías comportamentales (por ejemplar y por recinto).

Malú (recinto 1b)		Malú (recinto 2)		Killer (recinto 2)	
Categoría	%	Categoría	%	Categoría	%
reposo	28,49	reposo	30	reposo	32,05
exploración	21,52	exploración	27,76	exploración	27,38
estereotipias	20,30	locomoción	12,30	estereotipias	17,04
locomoción	8,48	territorial	8,40	locomoción	13,18
mantenimiento	6,06	estereotipias	6,33	mantenimiento	3,85
interacción	6,06	mantenimiento	4,38	territorial	2,03
territorial	3,33	interacción	4,14	alimentación	1,83
juego	3,33	vocalizar	4,14	fisiológica	1,42
alimentación	1,52	fisiológica	1,95	juego	0,81
fisiológica	0,91	alimentación	0,36	interacción	0,41
vocalizar	0	juego	0,24	vocalizar	0

Killer (recinto 1a)		Florencio (recinto 3)		Atlántida (recinto 3)	
Categoría	%	Categoría	%	Categoría	%
exploración	33,41	reposo	31,60	reposo	41,73
reposo	30,43	exploración	27,70	exploración	25,89
locomoción	15,10	estereotipias	13,57	locomoción	11,60
estereotipias	5,72	locomoción	9,30	mantenimiento	5,70
mantenimiento	4,35	vocalizar	7,16	fisiológica	4,70
territorial	3,90	mantenimiento	3,51	interacción	4,37
alimentación	3,32	interacción	2,90	vocalizar	2,60
fisiológica	2,85	territorial	2,13	estereotipias	1,62
vocalizar	0,46	fisiológica	1,07	territorial	1,30
juego	0,23	alimentación	0,61	juego	0,49
interacción	0,23	juego	0,45	alimentación	0

Soledad (recinto 1a)		Soledad (recinto 2)		Cría (recinto 1a)	
Categoría	%	Categoría	%	Categoría	%
reposo	34,01	reposo	33,63	reposo	37,20
exploración	29,36	exploración	29,66	exploración	25,10
locomoción	8,72	locomoción	15,86	locomoción	10,80
mantenimiento	7,27	estereotipias	5,37	juego	10,20
materno-filial	7,27	mantenimiento	4,22	materno-filial	5,80
juego	5,52	interacción	3,84	mantenimiento	4,00
fisiológica	2,62	vocalizar	3,58	alimentación	2,70
territorial	1,74	fisiológica	2,43	fisiológica	2,20
alimentación	1,16	juego	1,15	estereotipias	0,90
interacción	1,16	alimentación	0,26	territorial	0,90
estereotipias	0,58	territorial	0	vocalizaciones	0,20
vocalizar	0,58				

ANEXO III

Sitios utilizados de los recintos y porcentaje de permanencia en ellos para reposo o *pacing*. **S**-Soledad; **K**-Killer; **C**-Cría; **M**-Malú; **A**-Atlántida; **F**-Florencio.

Recinto	Sitios	Utilización (%)			Reposo (%)			Pacing (%)					
		S	K	C	S	K	C	S	K	C			
1a	Reja R1b	26,2	1,4	7,9	13,8	0	7,9	10,8	1,4	0			
	Piscina	3,1	14,4	10,5	3,1	9,3	10,5	0	0	0			
	Reja derecha	1,5	10,1	2,6	1,5	3,6	2,6	0	6,5	0			
	Entrada recinto	29,2	34,5	10,5	21,5	33,8	5,3	0	0	0			
	Portón	18,5	0	26,3	13,8	0	26,3	0	0	0			
	Tronco 1	0	0	10,5	0	0	7,9	0	0	0			
	Tronco 2	13,8	0	18,4	13,8	0	18,4	0	0	0			
	Bebedero	6,2	7,2	2,6	6,2	2,2	0	0	0	0			
	Palmera 1	1,5	2,2	0	1,5	2,2	0	0	0	0			
	Palmera 2	0	0,7	0	0	0,7	0	0	0	0			
	Reja delantera	0	29,5	10,5	0	26,6	7,9	0	0,7	0			
1b		M			M			M					
	Pared derecha	20,8			14,6			0					
	Reja delantera	72,9			33,3			35,4					
	Reja costado	2,1			2,1			0					
		4,2			2,1			0					
2		S	M	K	S	M	K	S	M	K			
	Hormigón	15,8	29,8	8,7	15,1	28,4	8,7	0,7	0	0			
	Zona bebedero	15,8	6,4	12,5	15,1	5,7	7,5	0	0	0			
	Reja trasera	2,2	2,8	8,8	0,7	2,8	2,5	0	0	5			
	Pared derecha	28,1	7,1	38,8	28,1	7,1	36,3	0	0	0			
	Reja izquierda	9,4	7,1	5	5,7	4,9	2,5	2,9	2,1	0			
	Pared izquierda	5,0	2,8	2,5	4,3	2,8	2,5	0	0	0			
	Palmera	8,6	0,7	0	8,6	0,7	0	0	0	0			
	Troncos	7,9	4,3	3,7	7,9	4,3	3,7	0	0	0			
Reja delantera	7,2	39	20	2,9	14,9	2,5	2,2	21,9	17,5				
3		A		F		A		F		A		F	
	Plataforma	94,9		58,3		94,9		56,2		0		0	
	Reja delantera	1,3		7,5		0,6		4,8		0,6		2,7	
	Reja lateral	0,6		23,9		0,6		4,8		0		19,2	
	Mitad recinto	0		8,9		0		8,2		0		0	
	Bajo plataforma	1,9		0,7		1,9		0,7		0		0	
Entrada recinto	1,3		0,7		1,3		0,7		0		0		