

R.12731

TD-540



Ecología del zorro, Vulpes vulpes, en la  
Reserva Biológica de Doñana,  
Huelva, SO de España

por

Jaime R. Rau Acuña

Estación Biológica de Doñana  
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

TD

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

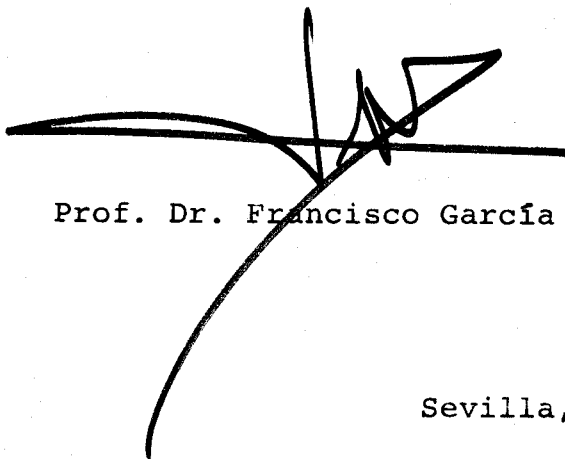
ECOLOGIA DEL ZORRO, Vulpes vulpes (L.), EN LA RESERVA  
BIOLÓGICA DE DOÑANA, S.O. DE ESPAÑA

Memoria presentada por Jaime R. Rau Acuña para optar al  
título de Doctor en Ciencias Biológicas.



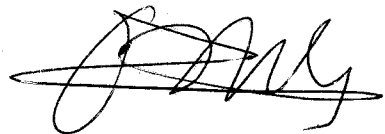
Fdo. Jaime R. Rau.

EL CATEDRÁTICO PONENTE



Prof. Dr. Francisco García Novo

EL DIRECTOR DE LA TESIS



Dr. Miguel Delibes Castro

Sevilla, Junio de 1987.

A mi esposa y nuestro  
hijo.

Quizás la Historia Natural del zorro, incluyendo nuestra obvia incapacidad para controlarle a él o a la rabia vulpina, sea otra prueba más de la incompetencia humana para manejar las extremadamente intrincadas y sensibles interacciones de los ecosistemas (Zimen, 1980, en las conclusiones finales de un simposio sobre el zorro).



## INDICE

INDICE .....	v
AGRADECIMIENTOS .....	viii
I.- INTRODUCCION .....	1
II.- AREA DE ESTUDIO .....	7
III.- MATERIAL Y METODOS .....	10
1. Estimación de la densidad de zorros .....	10
1.1. Contabilización de excrementos en parcelas permanentes .....	10
1.1.1. Determinación de la tasa de evacuación media diaria .....	13
1.2. Contabilización de rastros en parcelas permanentes .....	15
1.3. Extrapolación del área de campeo media .....	18
1.4. Índice de visitas a estaciones de atracción olfativa .....	19
1.5. Contabilización de excrementos en transectos .....	23
1.6. Contabilización de rastros en transectos .....	23
1.7. Observaciones directas no sistemáticas de zorros .....	24
2. Hábitos alimenticios .....	24
2.1. Análisis de excrementos .....	24
2.2. Segregación espacial entre conejos y liebres .....	26
2.3. Comparación entre los hábitos alimenticios de los zorros en diferentes áreas mediterráneas .....	26
3. Uso del espacio y del tiempo .....	27
3.1. Areas de campeo, desplazamientos diarios y actividad .....	27
3.2. Selección de biotopos .....	30
3.3. Marcaje territorial .....	31

4.	Estimación de la densidad de conejos .....	32
4.1.	Contabilización de heces .....	32
4.2.	Contabilización de huras .....	34
5.	Uso del hábitat por los conejos .....	35
6.	Germinación de semillas de sabinas obtenidas de excrementos de zorro .....	36
7.	Impacto de la predación .....	37
IV.-	RESULTADOS Y DISCUSION .....	40
1.	Autoecología del zorro .....	40
1.1.	Estimación de la densidad .....	40
1.1.1.	Contabilización de excrementos en parcelas .....	40
1.1.2.	Contabilización de rastros en parcelas ..	50
1.1.3.	Extrapolación del área de campeo media ..	53
1.1.4.	Índice de visitas a estaciones de atracción .....	57
1.1.5.	Contabilización de excrementos en transectos .....	67
1.1.6.	Contabilización de rastros en transectos	73
1.1.7.	Observaciones directas no sistemáticas ..	76
1.1.8.	Crecimiento de la población .....	84
1.1.9.	Comparación entre los distintos métodos .	86
1.2.	Hábitos alimenticios .....	92
1.2.1.	Una consideración preliminar: segregación de biotopo en lagomorfos .....	92
1.2.2.	Dieta del zorro en Doñana .....	95
1.2.3.	¿Existe convergencia en las dietas de los zorros mediterráneos? .....	114
1.3.	Uso del espacio .....	116
1.3.1.	Área de campeo .....	116
1.3.2.	Desplazamientos diarios .....	133
1.3.3.	Preferencia de biotopo .....	148
1.3.4.	Marcado territorial con heces .....	152
1.4.	Actividad circadiana .....	157

2. Relaciones con las presas .....	164
2.1. Estimación de la densidad de conejos .....	164
2.1.1. Contabilización de heces .....	164
2.1.2. Contabilización de huras .....	177
2.1.3. Crecimiento de la población de conejos ..	195
2.2. Uso del hábitat por conejos: La cobertura como defensa ante la predación .....	195
2.3. El zorro como dispersante de semillas .....	198
2.4. Impacto de predación .....	209
V.- CONCLUSIONES .....	225
VI.- BIBLIOGRAFIA .....	228
VII.- APENDICES .....	259

## AGRADECIMIENTOS

Constituye para el autor un deber el reconocer el apoyo facilitado por las autoridades académicas de su institución (Instituto Profesional de Osorno, Chile), así como la gentil invitación del Dr. Javier Castroviejo, Director de la Estación Biológica de Doñana (CSIC). También es un deber agradecer al Dr. Francisco García Novo el haber aceptado actuar como ponente de esta tesis ante la Universidad de Sevilla. Sin ningún lugar a dudas, constituye un placer agradecer de una manera muy especial al Dr. Miguel Delibes, quien cargó con la responsabilidad de dirigirla. Agradezco, también, a los distinguidos miembros de mi tribunal de tesis, haber aceptado participar en su corrección y evaluación.

Durante toda la realización del trabajo, y en muchísimos otros aspectos de la elaboración de éste, la ayuda, comprensión y continuo apoyo de mi esposa, Angélica Catalán, que más tarde impediría con sus gracias nuestro hijo, Mateo Alfonso, constituyó siempre un agradable aliciente para seguir por la mitad del camino. A ambos dedico este estudio.

También me han ayudado considerablemente en el trabajo de campo R. Laffitte, quien tuvo a su cargo la captura de los animales, contando con la colaboración de J.F. Beltrán, durante su inmovilización. J.I. Servín viajó desde México para encargarse del radio-rastreo de los zorros durante el primer año de estudio, siendo reemplazado posteriormente por el infaltable R. Laffitte y J. Aldama. Mucha información sobre la dieta de la especie me ha sido amablemente proporcionada por J.F. Beltrán y M. Delibes. Los experimentos realizados por J. Ruíz, en el Zoológico de Barcelona, han sido cruciales para analizar la información y poder sacarle el mayor provecho.

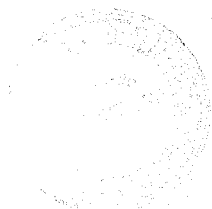
M. Delibes, C.M. Herrera, J.M. Jakšić, M.D. Samuel y R.C. Soriguer me permitieron husmear en algunos de sus manuscritos antes de haber sido publicados. Asimismo, J. Aguilar-Amat, A.C. Andreu, C. Arthur, H. Brunner, J. Calderón, B.J. Cowan, M. Delibes, M.R. Fleming, J. Herrera, P. Jordano, M.B. Kufner, R. Laffitte, S. Lovari y J. Ruíz me facilitaron, de manera muy amable, información relacionada con mi trabajo. Información específica sobre los zorros de ambientes mediterráneos me ha sido suministrada por los siguientes investigadores: K.B. Aubry, M. Artois, L. Boitani, E. Brolly, A. Brosset, H. du P. Bothma, H. Brunner, B.J. Cowan, T.K. Fuller, C.E. Harris, W.H. Howard, J. Iliopoulou-Georgudaki, F.M. Jakšić, D. King, S. Lovari, J. Malcolm, J.A.J. Nel, M. Pandolfi, F. Petrucci-Fonseca, A.I. Roest, J. Ruíz, N. Spassov, G. Trapp, M.M. Valla, B.J. Verts, D.R. Voigt y Y. Yom-Tov.

Bibliografía indispensable me ha sido ayudada a conseguir por: M. Artois, M.C. Conner, D.L. Dwyer, J.E.C. Flux, D. Fraguglione, G.C. Hickman, M.B. Kufner, P. Lebreton y J.A. Simonetti.

La mayoría de las figuras fueron pacientemente realizadas por mi esposa (i.e. aquellas que escaparon del accionar predador de nuestro hijo), siendo las restantes dibujadas por J. Peña. La latosa tarea de procesar los textos corrió a cargo de M<sup>a</sup> del Carmen Quintero, mientras que Josefa Pérez hizo calzar la literatura citada con las respectivas bibliografías, otorgando, espero, "credibilidad científica" al estudio.

Evidentemente un agradecimiento muy especial debe dirigirse hacia todos mis compañeros de trabajo, tanto en el Coto Doñana como en la Estación Biológica de Doñana. Rafael Bernal, Carmelita Otero y Antoñita Chico hicieron muy agradable mi ecología trófica, espacial y temporal en "El Palacio". A todos ellos, muchas gracias.

Para la realización de este trabajo se contó con una ayuda a la investigación concedida, a través de un convenio con el CSIC, por el Instituto de Cooperación Iberoamericana. Este estudio formó parte del proyecto 944 del CSIC-CAICYT, concedido a M. Delibes.



## I.- INTRODUCCION

Aunque en este trabajo se consideran las tres dimensiones más importantes (para el investigador) de entre las que definen el papel ecológico de una especie dentro del ecosistema del cual forma parte, i.e. su dieta, uso del espacio y actividad temporal (Pianka, 1974), el objetivo principal de esta investigación se halla dirigido hacia la obtención de información que ayude a estimar el impacto de predación que ejercerían en el área de estudio zorros (Vulpes vulpes) sobre conejos (Oryctolagus cuniculus). Debido a que se considera más adecuado, el enfoque de este estudio no se ha centrado únicamente en el estudio de ambas poblaciones ni de la comunidad entera de la cual forman parte; sencillamente se ha decidido trabajar cerca de la interfase existente entre esos dos niveles de organización. Este enfoque, "a medio camino" (sensu F.M. Jaksić, com. pers.), se considera de una mayor resolución para afrontar los temas tratados en este trabajo. Es decir, aspectos puramente pragmáticos (e.g. sólo pueden manejarse las poblaciones pero no la comunidad, Bourliere, 1964; M. Delibes, com. pers.) como aspectos enteramente teóricos (e.g. cuáles serían las causas, correlaciones y consecuencias determinando la "estructura trófica" de un ensamble de predadores, sensu Jaksić, 1981; Feinsinger et al., 1985; Jaksić y Delibes, 1987). De esta manera, nuestro interés presentaría dos vertientes: a) determinar si el notorio incremento admitido para la población de zorros (Valverde, 1967; Delibes, 1981; Delibes, 1982) afectaría negativamente a otras especies de predadores dependiendo de la oferta de conejos en el área de estudio (e.g. Rau et al., 1985a) y b) conocer el papel que desempeñaría un predador generalista en la regulación de una presa especializada.

En lo que respecta al nivel de la comunidad no ha habido un acuerdo unánime entre los investigadores que se han preocupado de este tema (Erlinge et al., 1984a). Así, Giller (1984) ha negado importancia a la predación como un factor determinando la riqueza de especies y la organización de las comunidades. Sin embargo, la reciente revisión realizada por Sih et al. (1985) ha permitido concluir a estos autores que en la mayoría de los casos la predación ha tenido más impacto que la competencia para determinar la estructura, funcionamiento y organización de las comunidades.

Aún admitiendo que lo anterior fuera cierto (aunque ambas coacciones se encuentran estrechamente relacionadas, ver Noy-Meir, 1981), se viene aceptando que la predación sería estabilizante cuando: a) las presas presentan refugios o escapan a la predación disminuyendo el tamaño de su población, haciéndose así antieconómica su explotación (Pimm, 1984); b) las presas oscilan en su abundancia poblacional cuando tienen muchos predadores compitiendo entre sí (Armstrong y Mcgehee, 1980; véanse clásicos ejemplos en Pearson, 1964; 1966; 1971); y c) existen presas alternativas y los predadores, generalistas, se regulan en forma intrínseca (Erlinge et al., 1982; 1984a). Sin embargo, Powell y Zielinski (1983) han concluido que, dependiendo de las especies y el sistema, los predadores tanto estabilizarían como desestabilizarían a sus "comunidades" de presas. Una explicación para esta aparente contradicción estribaría en que (en ausencia de experimentos de simulación" vía ordenador") en el campo sería casi imposible separar los efectos estabilizantes y destabilizantes de la predación (ver Taylor, 1984). También, después de haber estudiado durante largo tiempo a los predadores y sus presas en el campo, Erlinge et al. (1984b) acabaron por concluir que la eliminación experimental de predadores sería



el único método adecuado para evaluar el efecto de la predación sobre las presas.

### Algunos experimentos

En el caso de los zorros, Spittler (1972) encontró que cuando se aumentó el control sobre la especie aumentaron en forma concomitante las piezas cazadas correspondientes a liebres y perdices. Este "experimento natural" fue mejorado por Jensen (1970), quien concluyó que después de la exterminación de zorros hubo una duplicación en la población de liebres, perdices y faisanes, mientras que en las áreas donde no hubo control de zorros estas presas no incrementaron su tamaño poblacional. Sin embargo, como se ha insinuado en Rau *et al.* (1985a), no siempre es tarea fácil diferenciar si el incremento de una especie es una consecuencia o una causa de la disminución de otras. Esto es evidente si se admite que las presas mantienen entre si relaciones competitivas, de forma que al removerse a su predador disminuirá la estabilidad del sistema pero aumentará su complejidad (Pimm, 1980).

Por razones obvias, en los Parques Nacionales (como nuestra área de estudio) es difícil realizar experimentos. En el caso de la relación predador-presa, una alternativa es considerar que los propios cambios cíclicos en la abundancia de una presa representarían un experimento natural, reflejándose en la respuesta numérica y funcional del predador y, a través de su dieta, en la dinámica de las presas alternativas (Lindström, 1980). En esta tesis se seguirá una aproximación similar, a una escala de tiempo más reducida que la de Lindström (*op. cit.*). Sin embargo, se considera de interés dejar constancia que el experimento factorial (*i.e.* control, aumento y disminución del preda-

dor, a lo que habría que añadir lo mismo para las presas) esperado por Taylor (1984), según el conocimiento del autor de este estudio ¡aún no ha sido realizado!.

#### Acerca del predador y de su presa

Varios hechos merecen destacarse sobre el zorro. De acuerdo con Calderón (1977) es la especie que más literatura no científica ha originado. Aquí se agregará que sería, también, una de las que más literatura científica ha generado: más de 1.300 artículos recopilados (Centre National d'études sur la rage, 1986), situación que quizás podría deberse a que es el principal vector de la rabia selvática, no relacionada linealmente con el tamaño de sus poblaciones y avanzando desde Polonia hacia Francia a una velocidad media de 37 km/año (Moegle et al., 1974; Steck y Wandeler, 1980) y por tener una distribución circumpolar (Stains, 1975). Es, además, una especie de difícil control. Aún exterminándolo localmente, se pudo comprobar que los animales juveniles en dispersión fueron capaces de colonizar rápidamente los biotopos vacantes (Phillips, 1970). Aún empleándose compuestos químicos inhibidores de la fertilidad, no ha podido disminuirse efectivamente el porcentaje de preñez anual (Allen, 1982). Evidentemente, éstas serían por sí mismas razones más que suficientes justificando el estudio del papel ecológico desempeñado por esta especie dentro de aquellos ecosistemas donde sea necesario controlarlo.

Respecto del conejo, puede destacarse su supervivencia, aún a pesar de las epizootias de mixomatosis incidiendo tanto sobre los individuos adultos, con tasas de mortalidad en ocasiones de un 90-96%, como sobre las crías, con tasas de mortalidad próxima a un 46-67% y mu-

riendo todos los animales que contrajeron la enfermedad (Williams et al., 1972; 1973). De esta manera, no es de extrañar que la duración de la supervivencia de los conejos infectados con mixomatosis no haya sido significativamente reducida por predación (Fullagar, 1977). Este hecho se ve avalado por el estudio de Englund (1965), autor que encontró que, en proporción, los zorros consumieron a los conejos enfermos 10 veces más que antes de la irrupción de esta enfermedad. Incidiendo también sobre la tasa de desaparición del conejo, se encuentran en las biocenosis mediterráneas ibéricas 19 especies de predadores aéreos y 10 especies de predadores terrestres, pudiéndonosla considerar una "especie clave" (sensu Paine, 1969), ya que el hecho de no extinguirse (aún a pesar de su bajo éxito reproductivo en comparación con otras poblaciones de conejos no mediterráneos o introducidos en áreas mediterráneas; ver discusión en Soriguer, 1981; 1983), significa que el cociente tasa de reproducción: tasa de predación (Holt, 1977) sería al menos, positivo.

Sin haberse podido realizar el "experimento ideal" de Taylor (1984), pero trabajando aún a medio camino, en este trabajo se espera lograr en todo o en parte los siguientes objetivos:

- a) Estimar el número de zorros presentes en el área de estudio (lo que a su vez significa diseñar y poner a prueba métodos específicos para este propósito) y verificar si el tamaño de su población ha aumentado o no durante los últimos años.
- b) Determinar la utilización del espacio físico por los zorros, la extensión de sus desplazamientos diarios, el tamaño de su área de campeo, y su actividad temporal.
- c) Conocer sus hábitos alimenticios, a fin de poder evaluar cuantitativamente su impacto de predación neta sobre los conejos (lo cual obliga a conocer la utilización del

espacio y la densidad absoluta de conejos en el área) y el efecto amortiguador que sobre éste tendrían las presas alternativas.

Se espera que las autoridades encargadas de la conservación, gestión y manejo del Parque Nacional de Doñana puedan utilizar esta información, junto con otras que diferentes investigadores han obtenido y obtendrán respecto de especies relacionadas, a veces de manera no muy aparente (ver Jaksić y Delibes, 1987), con los zorros, conejos, sus competidores y sus biotopos, de manera racional.

## II. AREA DE ESTUDIO

La Reserva Biológica de Doñana (RBD) comprende una extensión de 68 km<sup>2</sup> (Delibes, 1980a), hallándose enclavada prácticamente en el centro del Parque Nacional de Doñana, región de llanuras que se encuentra situada entre el Océano Atlántico y el margen derecho de la desembocadura del río Guadalquivir entre los 37° N y los 6°15' O, siendo parte de las provincias de Huelva y Sevilla, SO de España. Una descripción detallada sobre este Parque Nacional, su vegetación, fauna y clima, puede encontrarse en Aguilar-Amat (1979).

En cuanto a la vegetación de la RBD, su formación principal es la de un matorral denso, de 40 km<sup>2</sup> de superficie (Delibes op. cit.), dominando los jaguarzos (Hali-miun spp.), de menor altura y mayor cobertura total, y los brezos (Erica spp., Calluna vulgaris), de mayor altura y menor cobertura total. La distribución de ambas asociaciones se encuentra determinada por la profundidad de la capa freática, mayor en el caso de los jaguarzos, y menor en el caso de los brezos. Descripciones muy detalladas sobre la vegetación de este área pueden consultarse, entre otras, en Allier et al. (1974), García Novo et al. (1977), Galiano y Cabezudo (1976). Información sobre su orografía, geomorfología y edafología puede verse, entre otros, en Mudarra et al. (1977), y Siljeström (1985). Descripciones ecológicas de la RBD aparecen publicadas en las investigaciones pioneras de Valverde (1958, 1960, 1967). Un trabajo más reciente se debe a García Novo (1981).

Evidentemente, una de las características biológicas más importantes de esta particular región es su gran abundancia y diversidad de especies, tanto vegetales como animales (ver Valverde, 1958). Puesto que este estudio trata sobre una especie de mamífero carnívoro terrestre, es de

conveniencia mencionar los estudios efectuados por Delibes (1980a) y Aldama (1986), sobre lince (Lynx pardina), Martín-Franquelo (1981), sobre tejones (Meles meles), y Palomares (1986) sobre meloncillos (Herpestes ichneumon) y ginetas (Genetta genetta). Las especies-presas más importantes en la alimentación de estos predadores han sido contempladas en las investigaciones realizadas por Rogers (1974) y Kufner (1986). Una primera aproximación para el entendimiento de las interacciones entre estos gremios y ensambles (ver concepto en Jaksic, 1981) de carnívoros puede verse en Jaksic y Delibes (1987). En todos estos trabajos el área de estudio se ha descrito ampliamente.

Para finalizar, sólo se dirá que una de las características principales de esta zona de estudio es su marcada estacionalidad climática (ver un análisis de Soriguer, 1981a), debido a su clima mediterráneo, caracterizado por lluvias templadas durante las estaciones de otoño e invierno, y un clima seco y cálido durante las estaciones de primavera y verano (véase Linés, 1970; véase también Castri y Mooney, 1973). En consideración con lo recién planteado, en la tabla 1 se presentan los datos sobre temperaturas y precipitación de la RBD, correspondientes a los años que abarcó esta investigación.

TABLA 1. Información climatológica para el área de estudio durante el período enero 1982-diciembre 1985.

PERIODO	TEMPERATURA MAXIMA (°C)				TEMPERATURA MINIMA (°C)				PRECIPITACION (mm)					
	1982	1983	1984	1985	1982	1983	1984	1985	1982	1983	1984	1985		
Ene.	10.3	16.8	14.3	14.0	6.1	1.9	4.8	3.3	147.5	0.0	24.3	153.5		
Feb.	16.6	15.7	15.5	17.8	5.9	2.8	4.0	9.9	37.5	10.9	20.8	71.6		
Mar.	21.4	21.7	16.7	18.2	6.7	6.0	6.3	10.1	70.3	3.9	69.6	2.5		
Abr.	21.0	20.8	21.3	21.9	8.8	8.6	9.7	9.5	36.3	62.9	16.4	71.2		
May.	25.7	21.3	19.9	21.8	10.5	8.7	9.2	9.5	0.0	6.0	31.9	18.0		
Jun.	30.1	28.3	25.8	27.0	13.1	13.2	12.6	13.9	0.5	2.3	14.4	39.5		
Jul.	27.4	26.3	33.0	31.4	15.6	13.1	14.5	14.7	4.0	0.0	0.0	0.0		
Ago.	32.2	28.9	32.0	33.1	15.2	15.0	14.8	14.0	20.8	0.0	0.0	0.0		
Sep.	29.1	32.4	29.2	32.9	14.8	15.0	13.3	14.7	13.0	2.0	9.5	0.0		
Oct.	23.6	27.7	25.4	28.4	9.0	12.2	8.9	10.6	3.5	24.6	21.3	0.0		
Nov.	18.8	20.4	18.7	19.1	7.4	12.7	9.0	6.8	146.0	264.6	231.5	104.5		
Dic.	14.6	16.6	17.0	16.2	2.9	6.6	6.4	4.7	27.8	99.7	13.9	57.6		
Media	21.7	23.1	22.4	23.5	Media	9.7	9.6	9.5	10.1	Total	507.2	476.9	453.6	518.4

## MATERIAL Y METODOS

Puesto que se ha trabajado con diferentes especies y objetivos, en este apartado conviene diferenciar los siguientes temas:

### 1.- Estimación de la densidad de zorros

Se han utilizado tres métodos para estimar la densidad absoluta y cuatro para calcular la abundancia relativa. A continuación se describe por separado cada uno de ellos.

#### 1.1.- Contabilización de excrementos en parcelas permanentes

En este caso se ha adaptado por primera vez a carnívoros el método desarrollado por Taylor y Williams (1956), originalmente utilizado con conejos y también ciervos (e.g. Eberhardt y Etten, 1956). Este método se basa en la contabilización de excrementos en parcelas permanentes durante dos ocasiones por muestreo, relacionándose el número de heces/parcela con el número medio diario de excrementos producidos por el animal y la tasa de desaparición de éstos para el área de estudio (ver una revisión en Neff, 1968). Para el empleo de este método deben cumplirse las siguientes presunciones:

- a) Que se conozca la antigüedad de las heces producidas por período de tiempo, en general limpiando completamente de heces las parcelas permanentes durante la primera contabilización.



- b) Que la población estudiada sea estacionaria, i.e. que permanezca constante durante el período de tiempo transcurrido entre las contabilizaciones.
- c) Que se conozca la tasa de evacuación de excrementos por animal/día y su variación estacional.
- d) Que todos los excrementos presentes por parcela sean contabilizados (Bailey y Putman, 1981) y que éstos se distribuyan aleatoriamente. La distribución al azar de las heces por parcela está relacionada directamente con el tamaño de la muestra a emplear (cf. Overton, 1971).

La fórmula original de Taylor y Williams (1956) ha sido simplificada, al incorporarle constantes, por Osterveld (1983). En el caso específico de los zorros, se le puede expresar de la siguiente forma (ver más detalles en Rau et al., 1985b):

$$D = E / A.t.M \quad (1)$$

En donde D es la densidad media en individuos/Km<sup>2</sup>, E es el número total de excrementos, A es el área de las parcelas utilizadas en Km<sup>2</sup>, t es el tiempo en días transcurrido entre la primera y la segunda contabilización y M es el número medio de excrementos evacuados por animal/día.

En nuestro caso, en el período octubre 1983-noviembre 1984 se controlaron 21.0 Km correspondientes a 5 transectos. Una vez al mes cada transecto se caminó tanto de ida como de vuelta colectándose todas las muestras de heces de zorros (i.e. una o más deyecciones/sitio de colecta) avistadas. Como transectos se utilizaron las rayas y caminos de la RBD (Fig. 1). Para asignar los transectos a parcelas de muestreo, se hicieron mediciones al inicio, mitad y final de cada transecto, obteniéndose de esta manera superficies conocidas de muestreo, puesto que se conocía la

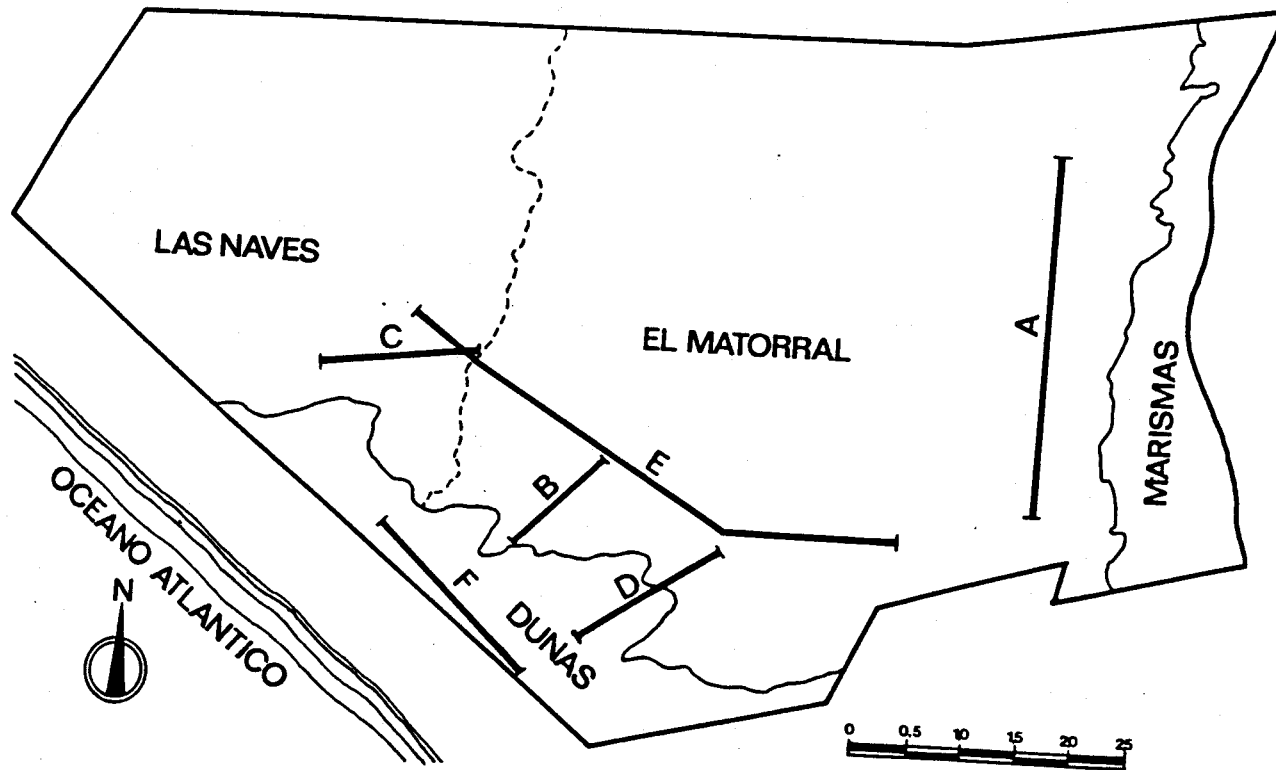


Figura 1. Localización sobre un mapa de la Reserva Biológica de Doñana de los transectos empleados para la recolección de excrementos de zorros durante el período octubre 1983-noviembre 1984 (14 km). a = Raya de las Perdices (ecotono matorral-marisma), b = Raya del Pinar del Raposo (matorral), c = Raya del Pinar de Repoblación (pinar), d = Raya de Santa Olalla (matorral), e = Carretera, desde el Rancho de María Manuela-Pinar de Repoblación (matorral), f = Dunas móviles, desde la Cota 32-Puesto del Vigía (dunas).

longitud de cada transecto. La primera contabilización de heces no fué considerada al aplicarse la fórmula (1), ya que se consideró como "barrido" inicial de heces anteriormente depositadas. A fin de comparar los resultados obtenidos durante el primer período, en el año 1985 se hicieron 4 muestreos adicionales. Por razones de logística, sólo se repitió una de las parcelas anteriores, manteniéndose el total de 5 por la adición de 4 nuevas. En este segundo caso se recorrieron a pie o en un vehículo todo terreno un total de 10.6 Km. Para hacer comparables los recuentos, se establecieron factores de corrección que resultaron del cociente del número de heces avistadas en una segunda ocasión por un observador montado en la parte delantera del vehículo, que desconocía el resultado del primer recuento, por el avistado a pie en ese primer recuento.

En el caso de los zorros, no se empleó ningún factor para corregir la tasa de desaparición de los excrementos bajo condiciones naturales; sólo se procedió a relacionar la cantidad de heces colectadas con factores climáticos tales como la cantidad de lluvia caída, la temperatura máxima y la abundancia relativa de coleópteros (Tabla 2).

Dadas las características del trabajo, a continuación se describe la forma de obtener el número medio de excrementos producidos por zorro/día.

#### 1.1.1.- Determinación de la tasa de evacuación media diaria

Durante los meses de noviembre 1984 a febrero 1985 se pudo disponer de dos zorros adultos (un macho y una hembra), viviendo en cautividad en el Zoológico de Barcelona. Para las experiencias cada ejemplar se mantuvo en una jau-

TABLA 2. Abundancia relativa de coleópteros (%) para un transecto dispuesto en el matorral formado por 20 trampas de caída espaciadas 2 m entre sí y operadas 3 días/mes.

---

<u>MES</u>	<u>FRECUENCIA</u>
Oct. 83	75
Nov. 83	25
Dic. 83	10
Ene. 84	15
Feb. 84	15
Mar. 84	35
Abr. 84	30
May. 84	70
Jun. 84	74
Jul. 84	60
Ago. 84	70
Sep. 84	25
Oct. 84	25
Nov. 84	10

---

la de 9 x 4 x 2 m, que al comienzo de cada determinación se limpió detenidamente para, después de un período de 24 hrs, contabilizar el número de muestras de excrementos "recolectables" (ver Floyd et al., 1978) evacuados. Siguiendo las recomendaciones sugeridas por Andelt y Andelt (1984), se tuvo en consideración la digestibilidad diferencial de los alimentos ofrecidos a los animales. La oferta de éstos intentó simular en la mayor medida posible los hábitos alimenticios de la especie en condiciones naturales (e.g. Amores, 1975). De esta forma los animales fueron alimentados con conejos, roedores, aves y frutos.

En total, se realizaron 76 determinaciones (Tabla 3). Junto con esta experiencia se obtuvo también tanto la biomasa consumida como la biomasa desechada por animal/día en el caso de los conejos.

En lo que se refiere a la tasa de evacuación media diaria a emplear en la fórmula (1), ésta resultó de la ponderación del número de evacuaciones diarias/animal para cada categoría de alimento ofrecido.

## 1.2.- Contabilización de rastros en parcelas permanentes

Desde noviembre 1984 a noviembre 1985 se recorrió una vez al mes un transecto permanente de 1,2 Km de longitud (excluidos 100 m no aptos para el registro de huellas), situado en la zona de dunas. Para la contabilización de rastros se procedió a su recuento 1-3 días después de las últimas lluvias (ver Smith et al., 1975; Mooty y Karns, 1984), o bien después de emplear un aparato (basado en Alvarez et al., 1984) especialmente diseñado para ello, de 65 cm de ancho (Fig. 2). En forma paralela (i.e. en el otoño-invierno de 1984-1985) se obtuvo la tasa diaria de movimiento/zorro a través del transecto mediante el segui-

TABLA 3. Tasa de defecación media diaria (número de muestras de heces/día) en zorros según el tipo de alimento consumido.

<u>TIPO DE ALIMENTO</u>	<u>TASA DE DEFECACION</u>	<u>N</u>	<u>CV (%)</u>
*Roedores	5.0 $\pm$ 0.5	8	30.2
Codorniz	3.2 $\pm$ 0.5	4	29.9
*Pollo	7.7 $\pm$ 0.9	6	29.2
*Manzanas	6.8 $\pm$ 2.3	4	68.3
*Conejo	6.1 $\pm$ 0.9	14	54.7
Carne de caballo	2.0 $\pm$ 0.2	40	60.4

\* Categorías para las cuales se calculó la tasa de defecación media ponderada empleada en este estudio.

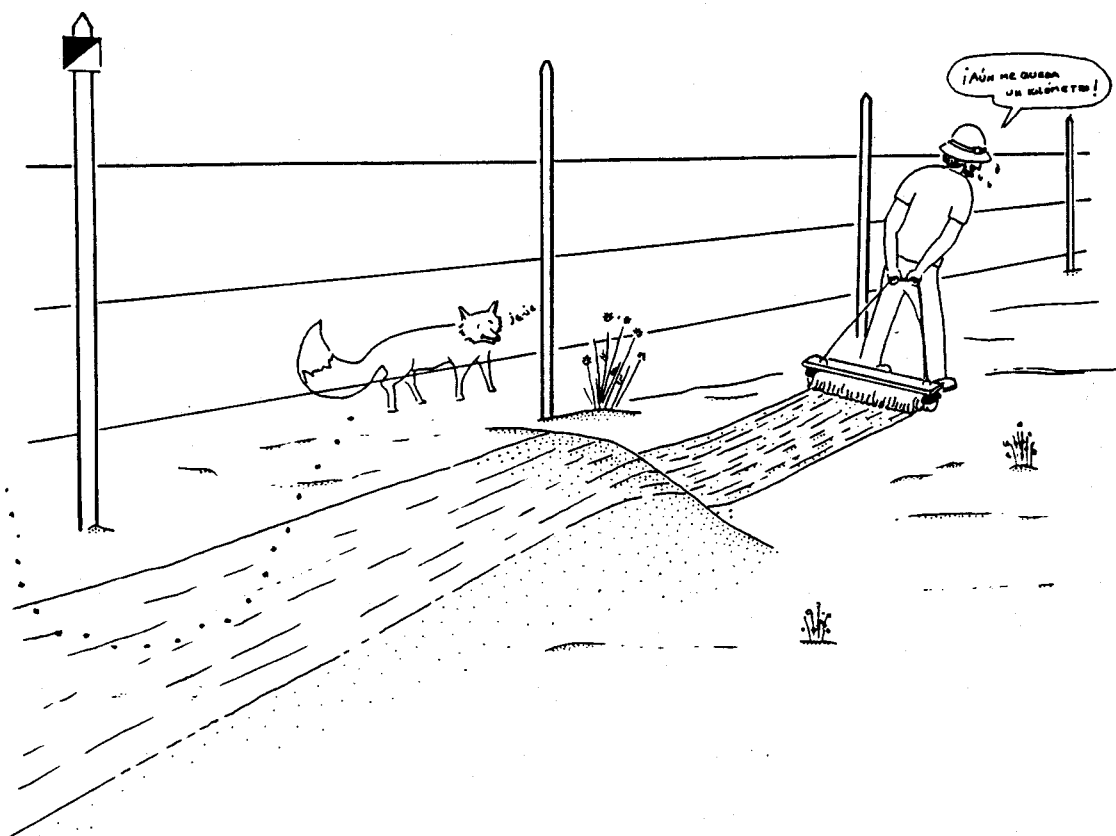


Figura 2. Contabilización de rastros de zorros atravesando un transecto permanente en la zona de las dunas móviles. El día anterior a los recuentos de rastros el observador limpia de huellas antiguas, con un aparato especialmente diseñado para ello (i.e. un "servinómetro"), una franja de 1.2 km de longitud y 65 cm de ancho.



miento radiotelemétrico intensivo (i.e. durante un día completo con intervalos de una hora) de cuatro zorros machos adultos (ver una descripción de los estudios con radiotelemetría en la EBD en Delibes y Beltrán, 1986). De esta manera el número de rastros totales cruzando el transecto pudo transformarse en número de animales (ver más detalles en Servín et al., 1987). Conociendo el desplazamiento de los animales y empleando el mapa de la RBD de Allier et al. (1974), el área de censo por muestreo (ver Overton, 1971) se estimó en 1,6 Km<sup>2</sup>. Esta superficie se obtuvo de la media aritmética de 10 mediciones efectuadas con un planímetro digital sin compensación polar.

### 1.3.- Extrapolación del área de campeo media

Desde noviembre 1984 a junio 1985 se ha estudiado mediante el empleo de técnicas radiotelemétricas el uso del espacio y el tiempo por parte de 9 zorros machos (8 individuos adultos y 1 individuo sub-adulto) y 2 zorros hembras adultas. Estos animales se han estudiado principalmente en la zona de las dunas móviles y en el ecotono matorral-marisma.

Para el cálculo de la densidad absoluta se ha empleado la siguiente fórmula:

$$D = 1/H \quad (2)$$

En donde D es la densidad mensual media, y H es el área de campeo media para los animales radio-instrumentalizados. Esta estimación de la densidad proporciona valores mínimos, pues asume áreas de campeo exclusivas para todos los animales.



#### 1.4.- Índice de visitas a estaciones de atracción olfativa

Este método fué dado a conocer por primera vez en una publicación periódica por Wood (1959), siendo formalizado por Linhart y Knowlton (1975) y refinado metodológicamente por Roughton y Sweeny (1982). En líneas generales el método consiste en atraer a los animales mediante sustancias olorosas hacia estaciones de muestreo donde se pueda poner en evidencia su presencia por el registro de huellas.

En nuestro caso se procedió de la siguiente manera: de las rayas y caminos presentes en la RBD se eligieron 4 transectos. Como se muestra en la Fig. 3 éstos estuvieron bastante distanciados unos de otros (1-2,5 Km), a fin de poderlos considerar como unidades independientes de muestreo (cf. Roughton y Sweeny, 1982), y comprendieron una muestra de los siguientes biotopos de la RBD (ver una descripción en Allier et al., 1974): matorral, pinar, ecotono matorral-marisma y dunas. Siguiéndose a Wood (1959) cada transecto comprendió 7 estaciones de atracción espaciadas 200 m entre sí. Cada estación fué un círculo de 100 cm de radio en 1984 y 50 cm de radio en 1985, limpio de huellas antiguas, en cuyo centro se dispuso a ras del suelo una cápsula en cuyo interior se colocó una bola de algodón saturada con el atractivo empleado. Con objeto de considerar las estaciones como operables durante el registro de huellas, el día de su activación se marcaron en su borde con la huella de la mano del propio operador. Si esta huella se encontraba presente durante los recuentos, la estación en cuestión se consideró operable (ver Lindzey et al., 1977). Los pasos seguidos durante la activación de las estaciones de atracción se han representado en la Fig. 4.

Los muestreos se realizaron desde noviembre 1983 a enero 1984, abril a diciembre 1984, y a noviembre 1985. Como atractivo se empleó orina de gato montés americano

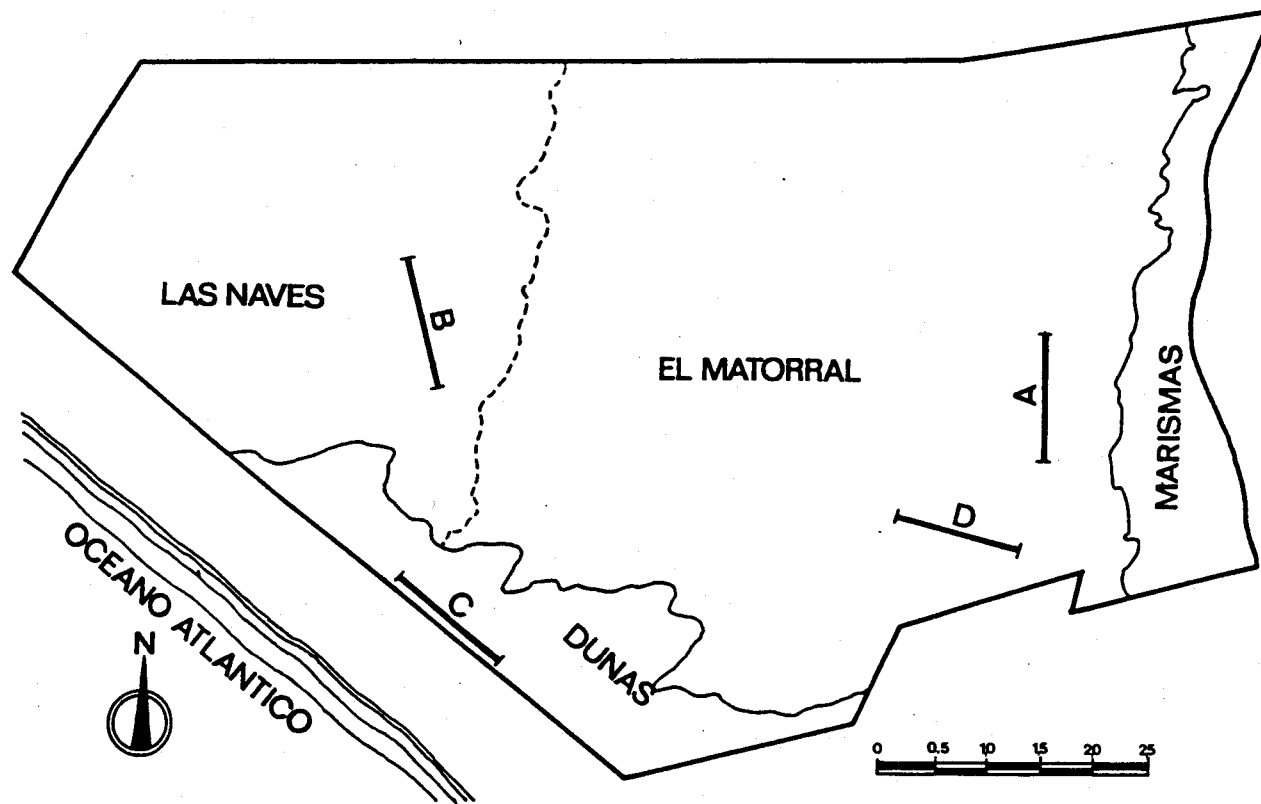


Figura 3. Localización de los transectos empleados para la activación mensual de las estaciones de atracción olfativa durante el período noviembre 1983-diciembre 1985. Cada transecto midió 1.2 km. Distancia entre a y d = 1-2 km, b y c = 2-2.5 km.

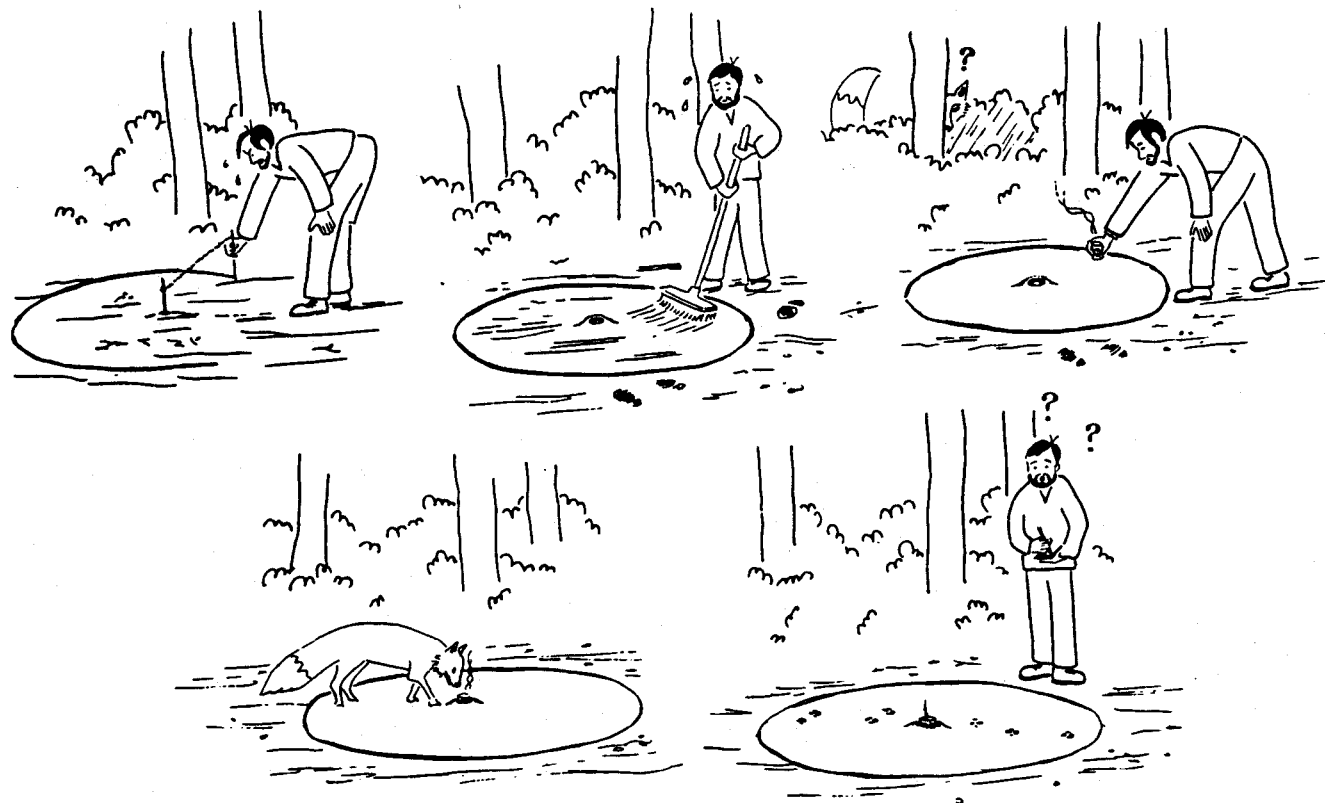


Figura 4. Pasos a seguir en la activación de una estación de atracción. El observador señala en la arena un círculo de 100 cm de radio, limpiándolo de huellas antiguas. Dispone en su centro y a ras del suelo una cápsula conteniendo una bola de algodón saturada de un attractivo líquido. Finalmente, registra por las huellas de los animales la frecuencia mensual de visitas (una o más huellas)/transecto.

(Lynx rufus), obtenida comercialmente de Cronk's Outdoor Supplies, Wiscasset, Maine (USA). De acuerdo con Conner et al. (1983) este atractivo ha resultado de utilidad con varias especies de mamíferos carnívoros, incluidos los zorros. Considerando que en el área de estudio los vientos soplan en su gran mayoría en dirección Suroeste (ver Linés, 1970), todas las estaciones se dispusieron siempre en un mismo lado del transecto. Tomando en cuenta el refinamiento metodológico propuesto por Roughton y Sweeny (1982), las estaciones se activaron en el atardecer y se revisaron a la mañana siguiente. Si las condiciones climáticas hicieron inoperable algún período de muestreo, éste se repitió hasta lograr una noche operativa. La identificación de las huellas de los animales se hizo siguiendo las indicaciones de Bang y Dahlström (1975).

El valor del índice se obtuvo empleando la fórmula propuesta por Linhart y Knowlton (1975):

$$I = 1000 V/N \quad (3)$$

Donde I es el índice de visitas/estación/noche en tanto por mil, V son el número de visitas/trayecto y N son el número de estaciones operables/noche/trayecto.

Una visita puede definirse como la presencia de huellas de zorros en el interior de una estación operable, sin importar el número de animales que visitó cada estación. Tampoco se determinó si un mismo animal fué el responsable de nuevas visitas a estaciones diferentes/transecto (ver más detalles en Bean y Roughton, 1980).

Debido a la naturaleza aromática del atractivo utilizado (Bothma, 1971), se procedió también a correlacionar índice de visitas vs. la cantidad de lluvia caída y la temperatura máxima.

### 1.5.- Contabilización de excrementos en transectos

Esta es una forma tradicional para estimar abundancia relativa en zorros (e.g. Lindström, 1982; Kolb y Hewson, 1980). Consiste simplemente en relacionar el número de excrementos con la longitud recorrida. Las generalidades de esta metodología ya se han tocado en el apartado anterior. Sin embargo, hay que señalar que, al recorrerse un mismo transecto tanto de ida como de vuelta, el número total de heces colectadas se han debido dividir por dos. En el muestreo del año 1985, los resultados se han vuelto a dividir por dos, debido al intervalo de dos meses entre las contabilizaciones en este último caso. Tomando en cuenta el hábito de defecación de los zorros (e.g. Brunner, et al., 1975; Brosset, 1975), todas las muestras de heces se recolectaron en los bordes de las rayas o caminos elegidos.

### 1.6.- Contabilización de rastros en transectos

Sabiendo que los zorros suelen tener pasos fijos a través de los cercados (Maurel, 1983), se empleó como transecto permanente la valla que resguarda el límite S.O. de la RBD. El procedimiento general ya se ha descrito en el apartado 1.2. Sin embargo, debe hacerse notar que en este caso se diferenciaron, además, tanto los rastros de entrada como de salida de la RBD. Tomando en cuenta la "corrección radiotelemétrica", la abundancia relativa de los zorros de la zona de las dunas móviles puede determinarse con el empleo de la siguiente fórmula (cf. Servin et al., 1987):

$$I = R / L.C \quad (4)$$

Donde  $I$  es el índice de abundancia relativa (número de zorros/km),  $L$  es la longitud del transecto en Km,  $C$  es el número medio de cruces diarios/animal/transecto/ y  $R$  es el número total de rastros.

### 1.7.- Observaciones directas no sistemáticas de zorros

Por tratarse la RBD de un centro de investigación permanente, se utilizaron las observaciones de zorros realizadas por investigadores a cargo de otros proyectos. Se cuenta con observaciones para el período noviembre 1983 a noviembre 1985 (con un marcado sesgo hacia el año 1985). Las observaciones no sistemáticas de animales se correlacionaron con el número de observadores diferentes reportándolas, y el resultado de esta correlación se tuvo en cuenta a la hora de corregirlas para el número de observadores.

Ya que se han empleado varias metodologías diferentes para evaluar la densidad absoluta y/o abundancia relativa de la población de zorros presentes dentro de los deslindes de la RBD, los resultados se compararon entre sí mediante correlaciones no paramétricas (Siegel, 1956).

## 2.- Hábitos alimenticios

### 2.1.- Análisis de excrementos

Los excrementos de zorros empleados para evaluar la densidad absoluta y/o abundancia relativa de esta especie permitieron contar con una muestra bastante representativa por biotopo, estación y año, sobre la cual basar el estudio de los hábitos alimenticios de los zorros, utilizándo-

se el método de análisis de los restos indigeridos de presas presentes en los excrementos. Se dispone de muestras para los años 1983-1985.

La metodología del análisis de excrementos ha sido empleada repetidamente para el estudio de la dieta en especies de mamíferos carnívoros (e.g. Triggs et al., 1984). El procedimiento básico consiste en la recolección de excrementos, preparación de las muestras, posterior disgregación manual en el laboratorio, identificación de los restos indigeribles presentes en los excrementos, su tabulación, y valoración como presas en la dieta del predador (ver detalles en Korschgen, 1971). En lo que al análisis se refiere se han considerado: el peso seco (estimado indirectamente) de los restos no digeridos/muestra de excrementos (ver Lockie, 1959), la frecuencia de aparición de los restos no digeridos respecto a: a) el total de muestras de excrementos analizados, b) la suma del total de frecuencias (Maehr y Brody, 1986), c) el número de restos identificados en el total de muestras analizadas, y d) indirectamente, el peso medio de los restos no digeridos presentes en las heces. Los pro y contra de cada uno de estos métodos han sido ya discutidos en varias partes (e.g. Englund, 1965; Witt, 1980; Delibes, 1980).

El análisis final de la información obtenida se sintetizó a través del empleo del índice de Pinkas et al. (1971) el cual simplemente pondera cada uno de los métodos de análisis recién reseñados.

Lo anterior sólo tiene validez para el conocimiento de los hábitos alimenticios de los zorros adultos y subadultos en dispersión (i.e. animales de vida libre). Puesto que las crías nacen en madrigueras (e.g. Sargeant et al., 1981), el conocimiento de sus hábitos alimenticios se obtuvo del análisis de heces recolectadas en dos zorreras, localizadas en la zona de las dunas móviles (1984) y en el

ecotono matorral-marisma (1985). La diferencia principal con el caso anterior es que aquí el análisis de excrementos está referido a porciones individuales de excrementos y no a deyecciones completas.

## 2.2.- Segregación espacial entre conejos y liebres

Ya que en la RBD se encuentran estas dos especies de lagomorfos y que con el análisis microscópico de los restos de pelos presentes en los excrementos analizados la eficiencia de diferenciación interespecífica es baja (e.g. Erlinge, et al., 1984), en el otoño de 1984 se estudió la distribución espacial entre ambas especies en los siguientes biotopos: matorral, pastizales perimarismenos, franja de helechales, franja de juncales y marisma. La distribución espacial de conejos y liebres se midió a través de la contabilización de sus heces en 10 parcelas/biotopo, de 1 m<sup>2</sup> cada una. Las heces de ambas especies se diferenciaron por su tamaño, coloración y características específicas de deposición (ver más detalles en Rau et al., 1987). Considerando la proporción de conejos a liebres para cada biotopo, los restos de lagomorfos encontrados en las deyecciones de zorros se han asignado como pertenecientes a una determinada especie. La presunción básica de este método es que los zorros tienden a defecar cerca de los sitios donde se han alimentado (cf. Pearson, 1966).

## 2.3.- Comparación entre los hábitos alimenticios de los zorros en diferentes áreas mediterráneas

Dado que la dieta del zorro es bastante conocida en Europa (ver una revisión en Jensen y Sequeira, 1978), y



que la RBD es un área de carácter mediterráneo (ver las características de este clima en Aschman, 1973), el enfoque principal de nuestro trabajo se ha orientado hacia este tipo de localidades. La información publicada (Tabla 4) se redujo a 6 categorías generales de alimentos (cf. Amores, 1975), cuya correlación múltiple con las localidades se evaluó a través del índice de concordancia de Kendall (Siegel, 1956). La dominancia de cada categoría trófica se determinó con el índice de Berger y Parker (1970), la amplitud de nicho trófico con el índice de diversidad propuesto por Herrera (1976), y el grado de similitud en las dietas de los pares comparados con el índice de correlación de rangos de Spearman (ver Siegel, 1956) y el índice propuesto por Renkonen (1938). Las matrices de similitud trófica obtenidas se sometieron a un análisis de agrupamientos, utilizándose el programa BMD P1M (ver Dixon, 1975). Más detalles sobre los métodos empleados pueden verse en Rau et al. (ms.).

### 3.- Uso del espacio y del tiempo

#### 3.1.- Areas de campeo, desplazamientos diarios y actividad

Este apartado se basa en la aplicación de técnicas radiotelemétricas. El primer paso consistió en la captura de los animales, empleándose lazos de cuello (e.g. Nellis, 1968) y cepos acolchados, cebados o no con despojos de pollo y/o orina de gato montés americano o zorro (ver Rowe-Rowe y Green, 1981). La metodología de captura de los animales ha sido muy similar a la empleada por Leger et al. (1985). Una vez capturados los animales se determinó su sexo y edad, considerando en este último caso el carácter permanente o deciduo de su dentadura (ver Linhart, 1968;

TABLA 4. Información utilizada para el análisis de las dietas de los zorros mediterráneos.

<u>AREA</u>	<u>MATERIAL</u>	<u>PERIODO</u>	<u>AUTOR</u>
Camarga (Francia)	99 heces 8 estómagos	Semestral (1976)	Reynolds (1979)
Menindee (Australia)	95 estómagos	Anual (1970-1973)	Ryan y Croft (1974)
Chile central ( <u>D. culpaeus</u> )	318 heces	Estacional (1976)	Jaksic <u>et al.</u> , (1980) *
Chile central ( <u>D. griseus</u> )	278 heces	Estacional (1976)	Jaksic <u>et al.</u> , (1980) *
S.O. España	487 heces	Anual (1982)	Este estudio
Grosetto	208 heces	Anual (1982-1983)	Ciampalini y Lovari (1985)
Utah (USA) ( <u>U. cinereoargenteus</u> )	240 heces	Anual (1967-1968)	Trapp y Hallberg (1975) **

\* Datos originales a excepción de los frutos, transformados a frecuencia de ocurrencia por la división del número de individuos-presa por el cociente N° total de individuos-presa/N° de muestras con presas.

\*\* De acuerdo con la información entregada por los autores en su revisión se asume que la categoría trófica "mamíferos" comprendió lagomorfos y roedores en la misma proporción.

Stubbe, 1980). También se consideró el desarrollo de los testículos y la apariencia general (e.g. tamaño y coloración del pelaje). Posteriormente, los animales se inyectaron con una mezcla de clorhidrato de ketamina (Harris, 1979) y clorhidrato de tiazina en iguales proporciones (3,75 mg/Kg peso corporal), con el objeto de anestésiar a los animales a fin de colocarles un collar conteniendo un emisor de radio de alta frecuencia (151 Mhz.). Más detalles sobre el procedimiento general de radio-instrumentalización de mamíferos carnívoros en la RBD puede consultarse en Delibes y Beltrán (1986).

Una vez provistos del emisor, los animales se liberaban en el mismo sitio de captura, para luego determinarse su localización por triangulación con la ayuda de un receptor de altas frecuencias y una brújula. Información adicional sobre el uso, interpretación y aplicación de las técnicas radiotelemétricas puede verse en Mech (1983), Morris (1979) y Zimmerman *et al.* (1976).

El diseño metodológico empleado consistió en realizar, con la ayuda de un vehículo todoterreno, un mínimo de dos localizaciones diarias por animal, seguimientos intensivos de un día completo con intervalos de una hora/animal, y localizaciones diarias no sistemáticas/animal. Después de haber graficado las localizaciones en el mapa de Allier *et al.* (1974) (escala 1: 10.000), se emplearon todas para estimar el tamaño de las áreas de campeo para cada animal/ mes. Para ello se utilizó el método del menor polígono convexo (Hayne, 1949), que consiste en la unión de las localizaciones más externas sin que dichas uniones, en caso de prolongarse, se intercepten entre sí. Se forma así una figura poligonal, obteniéndose luego su área mediante 5-10 lecturas planimétricas. Las ventajas y desventajas de utilizar los diferentes métodos propuestos para determinar el tamaño del área de campeo en carnívoros han sido discuti-

das en Macdonald et al. (1980). Una desventaja de este método es que depende del tamaño de la muestra (e.g. Schoener, 1981). Esta desventaja puede considerarse mínima ya que el número de radio-localizaciones obtenidas con un seguimiento sistemático de los animales (i.e. día a día), produce una cantidad considerable de información que muchas veces obliga a la utilización de ordenadores (e.g. Artois y Andral, 1980). Sin embargo una desventaja importante del método es que maximiza el tamaño del área de campeo de los animales ya que también considera sitios que son utilizados infrecuentemente por ellos (Samuel y Garton, 1985). Con todo, se ha empleado para poder comparar nuestros resultados con los de otros investigadores, ya que este es el método más ampliamente utilizado para determinar el tamaño de las áreas de campeo de los mamíferos carnívoros (ver ejemplos en Amlaner y Macdonald, 1980).

Una vez determinadas las áreas de campeo de los animales en forma mensual, se procedió a relacionar su tamaño con el peso de éstos, su densidad, y sus requerimientos tróficos en función de la abundancia de presas disponibles. Se hicieron también varios análisis de varianza comparando la superficie de las áreas de campeo, respecto de los animales y de los meses muestreados.

Combinando los seguimientos intensivos de 24 horas de los animales se pudo determinar también su actividad temporal, relacionando las distancias recorridas/intervalo de tiempo respecto del desplazamiento total durante ciclos completos de 24 horas (ver Ambert et al., 1985).

### 3.2.- Selección de biotopos

Ya que se conocía el número de muestras de excrementos de zorros recolectadas en itinerarios permanentes de

colecta (ver 1.1.). correspondientes a los siguientes biotopos: matorral, pinar, ecotono matorral-marisma, y dunas móviles, se relacionaron los porcentajes de las muestras presentes en cada biotopo recorrido vs. el porcentaje correspondiente a cada biotopo en la longitud del transecto. Este es un índice en que valores iguales a 0 significan no utilización del biotopo, valores diferentes de 0 pero menores que 1 indican "rechazo" de un biotopo determinado, valores iguales a 1 señalan que el biotopo se utiliza conforme a su disponibilidad, y valores mayores que 1 demuestran selección positiva de los biotopos considerados (ver las ventajas de este índice en Petrides, 1975). Las tasas de "selección" se han analizado comparándolas contra constantes mediante la prueba "t" de Student (ver Zar, 1984, y más detalles del análisis estadístico de este índice en Rau et al., 1981).

### 3.3.- Marcaje territorial

Se han utilizado 3 aproximaciones. La primera de ellas consistió en anotar, durante las recolecciones de heces en los transectos, la posición de las muestras de excrementos, i.e. si se encontraban o no sobre matas. El objeto fué determinar si las deyecciones de los animales, junto a la mera función de evacuación, cumplirían también una función de marcaje territorial, según ha sugerido Macdonald (1980). De cumplirse esto, no debería esperarse ninguna correlación entre el total de muestras colectadas/km/mes y el porcentaje de heces presentes en matas/mes. Basándose en esta suposición, ambas variables se correlacionaron en forma no paramétrica (ver Siegel, 1956).

El segundo método empleado consistió en registrar la frecuencia de las muestras de excrementos de zorros en ca-

da segmento de un transecto de ca. 580 m de longitud, dividido en 29 segmentos iguales marcados con 30 estacas espaciadas 20 m entre sí. Las frecuencias (medias, ya que este transecto se recorrió tanto de ida como de vuelta) se compararon con una distribución de Poisson (ver Zar, 1984) con el propósito de probar la hipótesis nula de existencia de aleatoriedad en la frecuencia de defecación/segmento/transecto. En caso de rechazarse esta hipótesis se asume la existencia de contagio en las deposiciones/segmento, evaluándolo con la aplicación de la fórmula 7 (ver más adelante).

La última aproximación consistió en el análisis estacional de los porcentajes de heces situados sobre matas respecto del total de muestras de excrementos recolectados/transecto/mes. Antes de obtener las medias estacionales los porcentajes fueron previamente transformados en ángulos (ver Zar, 1984). En el caso de que las heces tuviesen una función de marcaje territorial los picos máximos de las frecuencias estacionales deberían estar asociados con los períodos de apareamiento, crianza y dispersión de los animales sub-adultos.

#### 4.- Estimación de la densidad de conejos

##### 4.1.- Contabilización de heces

Como se hizo en el punto 1.1., en este caso también se utilizó el método de Taylor y Williams (1956). En el caso específico de los conejos, se empleó el diseño metodológico empleado por Schamberger (1974) para un área también de carácter mediterráneo. Este diseño consistió en considerar como tamaño de la muestra 7 parcelas de 12,5 X 2 m (i.e. Rogers, 1974; Kufner, 1986) dispuestas aleato-

riamente. Los muestreos se realizaron desde octubre 1983 a noviembre 1984, efectuándose dos contabilizaciones/mes (la primera de ellas para eliminar los excrementos antiguos), realizando siempre los recuentos dos observadores (uno en cada mitad de la parcela) con mutua confrontación de las contabilizaciones (ver Etten y Bennet, 1965). El tiempo transcurrido entre las contabilizaciones nunca excedió los 10 días.

En este caso sí se consideró el efecto que los factores climáticos y los coleópteros coprófagos pudiesen haber tenido sobre la tasa de desaparición. Esta se midió estacionalmente, empleándose 6 cuadrantes de ca. 30 x 30 cm, disponiendo en cada uno de ellos 100 heces de conejos y registrando su desaparición a intervalos de 10 días por estación del año. Siguiendo a Taylor y Williams (1956), a la fórmula (1) se le introdujo el siguiente multiplicando:

$$Q = \ln ( E_1/E_2 ) / t \quad (5)$$

en donde Q es la tasa de desaparición instantánea, E<sub>1</sub> y E<sub>2</sub> son, respectivamente, el número de excrementos inicialmente colocados en el cuadrante y el número de excrementos permaneciendo en la segunda ocasión y t es el tiempo transcurrido entre ambas ocasiones.

Tomando en consideración los resultados obtenidos por Schamberger (1974), se asumió para el conejo una tasa de defecación media de 450 heces/animal/día. Evidentemente, se espera que este factor varíe estacionalmente de acuerdo con las especies de que se estén alimentando los animales. (i.e. digestibilidades estacionales diferenciales, cf. Lockley, 1962) por este motivo en este trabajo se pondrá más énfasis en la densidad media anual que en sus variaciones estacionales.

Las densidades absolutas se obtuvieron para cada par-

cela/mes, empleando la fórmula original de Taylor y Willians (1956).

Las tasas de desaparición estacional de excrementos de conejos se correlacionaron también con los factores climáticos ya mencionados en los apartados anteriores, y con la abundancia relativa de coleópteros.

El tamaño teórico idóneo de la muestra (i.e. el número de parcelas/muestreo), se determinó con la fórmula propuesta por Overton (1971). El grado de homogeneidad entre las parcelas se evaluó a través de un ANOVA de 1 vía y la prueba de Newman-Keuls (Zar, 1984).

#### 4.2.- Contabilización de huras

En este caso se delimitó en la zona de pastizales situados entre el matorral y la marisma un área de 1 hectárea subdividida a su vez en 25 cuadrantes de 400 m<sup>2</sup> (20x20 m) cada uno. Todas las conejeras/cuadrante se marcaron y dibujaron en un mapa, y se contabilizaron mensualmente desde noviembre 1983 a noviembre 1984. En forma estacional se determinó la orientación cardinal de las entradas (ver Pearson et al., 1968), y el grado de actividad de cada una de ellas, utilizándose como indicadores de su uso la presencia de arena removida, excrementos y huellas de conejos (cf. Rogers, 1981).

La abundancia relativa puede expresarse de la siguiente manera:

$$I = (10000 G.J.) / (A.N) \quad (6)$$

En donde I es el índice de abundancia relativa (número de entradas utilizadas/ha), G es el número total de entradas a las conejeras/cuadrante, J es la tasa de utilización es-



tacional de las entradas,  $A$  es el área de cada cuadrante en  $m^2$  y  $N$  el número total de cuadrantes revisados/mes.

La frecuencia de la distribución espacial de las entradas a las conejeras se comparó con la distribución de Poisson (ver Zar, 1984), determinándose el grado de agregación o "contagio" con el siguiente índice (E. del Solar, com. pers.):

$$I = \sqrt{(s^2 - x)/\bar{x}} \cdot 100 \quad (7)$$

Donde  $I$  es el índice de contagio (en %) y  $s^2$  y  $x$  son, respectivamente, la varianza y la media aritmética de la distribución de frecuencias absolutas de entradas a las gazaperas.

Durante las estimaciones mensuales se tuvo especial cuidado en registrar los eventos de predación por parte de los zorros (ver Myers y Parker, 1965) sobre las gazaperas, especialmente durante la estación de crianza de los conejos (ver Delibes y Calderón, 1979).

##### 5.- Uso del hábitat por los conejos

Con objeto de determinar la respuesta del conejo como presa frente a la depredación por zorros, se evaluó la utilización de los espacios abiertos entre los matorrales por los conejos, considerando para ello la distribución de los excrementos de éstos (ver Bartholomew, 1970; Jaksić et al., 1979). En forma estacional se trabajó en 4 áreas de matorral (incluyendo tanto "monte blanco" como "monte negro"; ver Allier et al., 1974), estableciéndose en cada sitio de muestreo un transecto formado por la distancia entre 10 pares de matorrales contiguos. En el espacio comprendido entre cada par de matas se cuantificó la distri-

bución de las heces recientes de conejos contabilizando su número en 10 cuadrantes de 20 cms de ancho cada uno. Puesto que las distancias entre los pies de matorral no son todas iguales, la distribución de los excrementos de conejos se expresó como porcentaje de la distribución entre aquellos. De esta forma, 0% significa el matorral precedente, 50% la mitad de la distancia entre los dos pies, y 100% el pie contiguo (F.M. Jaksić, com. pers.). En el caso de que los animales restringiesen su actividad espacial a la cercanía de los arbustos la distribución de frecuencias de las heces vs distancia entre arbustos debería aparecer sesgada en uno o ambos extremos. Para evaluar el sesgo de las distribuciones encontradas se empleó el estadístico gamma 1 (cf. Zar, 1984).

#### 6.- Germinación de semillas de sabinas obtenidas de excrementos de zorros

Conocida la marcada frugivoría estacional de los zorros presentes en ambientes de tipo mediterráneo (e.g. Ciampalini y Lovari, 1985), durante el verano de 1985 se hicieron pruebas de germinación en el laboratorio, "sembrándose" 40 placas Petri conteniendo cada una de ellas 10 semillas, empleando el siguiente diseño: semillas obtenidas de la remoción de frutos recolectados directamente en árboles de sabinas, sin escarificarlas (J. Herrera, com. pers.) y escarificadas, respectivamente (i.e. el control); y semillas obtenidas de la remoción de frutos parcialmente digeridos presentes en las heces de zorros sin escarificar y escarificadas, respectivamente (i.e. las réplicas experimentales). En total se sembraron 400 semillas (200 control vs. 200 experimentales). La temperatura media de la habitación se registró diariamente, así como el tiempo y

la frecuencia de germinación.

La tasa de germinación se corrigió tomando en cuenta la tasa de inviabilidad "natural" para germinar de las semillas de los frutos presentes en los árboles. Para esto, en una sub-muestra de semillas se determinó la proporción de semillas con el endosperma destruido, muy probablemente por insectos (ver Herrera, 1982).

#### 7.- Impacto de la predación

Existen varias formas de aproximarse hacia la evaluación del impacto de los predadores sobre sus presas. Una forma es hacerlo a través de la relación existente entre la proporción de presas vs. el tamaño de la población de predadores (e.g. Pearson, 1971; Gibb, et al., 1978). Este método es una medida de la presión de predación (cf. Pearson, 1971). Su desventaja es que sólo considera la respuesta numérica de las presas (ver Solomon, 1949). Dada la dificultad en estimar simultáneamente el tamaño de las poblaciones de presas y las de sus predadores, la mayoría de los investigadores han optado por métodos indirectos y enfocados hacia la respuesta funcional de las presas (ver Solomon, 1949). En acuerdo con la estimación del consumo de las presas, pueden distinguirse: a) métodos gravimétricos, b) métodos basados en los factores de digestibilidad (ver Lockie, 1959), y c) métodos basados en los requerimientos energéticos del predador. La mayor parte de los estudios se han basado en la aplicación de los factores de digestibilidad. Así, Liberg (1982) ha estimado el consumo de presas relacionando el peso seco de los restos de presas excretados en las heces, el factor de digestibilidad de las presas y la tasa de defecación del predador. Este procedimiento no puede aplicarse a cánidos, ya que asume

que la tasa de defecación es independiente del tipo de presas consumidas (Liberg, 1982; ver también Liberg, 1984). Como se señaló en el apartado 1.1.1., en los cánidos no existe independencia entre el tipo de presa consumida y la tasa de defecación (cf. Andelt y Andelt, 1984). Sin solucionar este inconveniente, pero refiriendo el consumo a un predador discreto, Yoneda (1983) ha utilizado en vez de la tasa de defecación la proporción de muestras de excrementos recolectadas por el investigador, respecto de la cantidad de heces excretadas por los animales. Otros autores han relacionado el peso seco de los restos de presas excretados en las heces con la frecuencia de aparición de cada presa y el respectivo factor de corrección para la digestibilidad de la presa de interés (e.g. Johnson y Hansen, 1979; Johnson, 1980). Conociendo el tamaño de la población de predadores estos autores han sido capaces de obtener una medida del impacto de la predación.

En el caso de los métodos basados en los requerimientos energéticos del predador se ha relacionado el peso medio del predador y su tasa metabólica basal o su tasa metabólica promedio diaria (e.g. Pelikan y Vackar, 1978). Los requerimientos energéticos del predador se han obtenido indirectamente de ecuaciones empíricas relacionando metabolismo vs. peso (ver Kleiber, 1961). Liberg (1982) ha comparado este último método con el más complejo desarrollado por él mismo encontrando una buena concordancia entre ambas aproximaciones.

Entre los métodos gravimétricos, los investigadores han estimado el número de presas consumidas relacionando la biomasa por presa consumida, el peso seco de los restos de presas excretados en las heces, el peso medio de la presa (e.g. Delibes 1980a), y el número de días de permanencia del predador en el área de interés (Goszczyński, 1977). Conociendo el tamaño de la población de presas es-

tos autores pudieron medir el impacto de la predación.

En el presente estudio se ha preferido desarrollar una fórmula que combine tanto la presión de predación como la tasa de consumo del predador. Así, en ella se han combinado las aproximaciones seguidas por Pearson (1971) y Goszczynski (1977), de la siguiente manera:

$$P = \frac{D_i \cdot T / (W/K)^2 \cdot B}{D_j} \quad (8)$$

Donde  $P$  es el impacto de la predación (%),  $D_i$  y  $D_j$  son las densidades geométricas medias anuales del predador y su presa respectivamente,  $T$  es el período de tiempo de interés,  $W$  es el peso medio (media geométrica) de la presa para el período de tiempo considerado,  $K$  es la biomasa de presa muerta (*i.e.* consumida y desechada)/predador/día, estimada en forma gravimétrica y  $B$  (%) es la proporción de biomasa de presas formando parte del espectro alimenticio del predador.

Se estima que la fórmula propuesta puede considerarse realista ya que: a) considera predadores y presas discretas, b) pondera factores minimizadores del impacto de la predación (el número de "comidas", *sensu* Englund, 1965, que la presa puede significar para el predador y el período de tiempo en que el predador utilizaría a su presa en términos de biomasa y/o energía), y c) pondera factores maximizadores del impacto de la predación (al considerar tanto la biomasa consumida como aquella desechada).

En cualquier caso, a modo de comparación, el impacto de la predación se estimará utilizando también algunas de las otras aproximaciones ya mencionadas.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### 1.- Autoecología del zorro

Los resultados se presentarán y discutirán siguiendo el mismo orden que en el capítulo anterior. Analizaremos por tanto en primer lugar los datos obtenidos para estimar densidad absoluta en zorros.

#### 1.1.- Estimación de la densidad

##### 1.1.1.- Contabilización de excrementos en parcelas

Excluyendo el mes de octubre 1983, en que los 5 transectos empleados se limpiaron de excrementos antiguos, desde noviembre 1983 a noviembre 1984 se contabilizaron un total de 610 muestras, correspondiéndole un total de 523 a los 11 meses del año 1984. Excluyendo los meses de octubre y noviembre de 1984, en que sólo pudieron muestrearse 4 transectos, las contabilizaciones extremas correspondieron a los meses de mayo (23 muestras) y septiembre (77 muestras). En la Tabla 5 se muestran las longitudes, anchuras y superficies de cada uno de los transectos utilizados. Se observa que la mayor variabilidad se da en la longitud de los transectos (78.3%), mientras que la menor variabilidad se da en la anchura (30.6%), teniendo la superficie, como es lógico, una variabilidad intermedia (49.6%).

Como las unidades de muestreo diferían entre sí, en la Tabla 6 se expresa como función del área el número de muestras contabilizadas por mes y transecto. Se observa que la mayor cantidad correspondió a la Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez), que también presentó el menor coeficiente de variación. Se aprecia también una al-

TABLA 5. Dimensiones de los transectos empleados para la contabilización de excrementos de zorros durante el período noviembre 1983 - noviembre 1985.

<u>TRANSECTO</u>	<u>LONGITUD (km)</u>	<u>ANCHO (km)</u>	<u>AREA (km<sup>2</sup>)</u>
Raya de Santa Olalla	0.856	0.027	0.023
Raya del Reposo	0.846	0.020	0.017
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	0.796	0.018	0.014
Raya de las Perdices	2.800	0.014	0.039
Carretera (Rancho de M <sup>a</sup> Manuela-Raya de los Americanos)	4.050	0.011	0.044
Raya de los Americanos	1.100	0.012	0.013
Raya Norte (Raya de los Americanos-Encinillas Altas)	1.410	0.069	0.097
Raya de San Agustín- Porquera del Fraile	0.800	0.199	0.159
Dunas móviles (Cota 32- Puesto del Vigía)	1.200	-	-
$\frac{\bar{X} + SE}{CV (\%)}$	$1.540 + 0.378$ 73.6	$0.046 + 0.023$ 140.3	$0.051 + 0.018$ 101.4

TABLA 6. Número de muestras de excrementos de zorros recolectados mensualmente en 5 transectos, expresados en función del área de las parcelas de muestreo (heces/ha), para el período noviembre 1983-noviembre 1984.

TRANSECTO	NOV83	DIC.	ENE84	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.
Raya de Santa Olalla	1.00	0.00	0.50	1.50	0.50	0.50	0.00	2.00	0.50	0.10	1.50	0.00	0.50
Raya del Raposo	12.50	7.00	5.50	7.50	2.50	0.10	2.50	1.50	1.50	1.50	3.50	1.50	3.50
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	-	12.00	13.00	18.00	26.00	35.00	10.00	29.00	22.00	8.00	14.00	10.00	13.00
Raya de las Perdices	0.00	0.00	5.75	3.50	2.25	0.00	0.75	0.00	0.75	1.25	0.75	0.50	2.00
Carretera (Rancho Ma Manuela Nave de Pedro Pérez)	7.5	1.25	1.50	2.00	2.25	0.10	2.00	7.00	6.50	9.00	12.50	-	-
media	5.2	4.0	5.2	6.5	6.7	7.1	2.6	8.1	6.2	4.0	6.4	3.0	4.7
SE	2.9	2.4	2.2	3.1	4.8	7.0	1.9	5.3	4.1	1.9	2.8	2.3	2.8
CV (/100)	1.1	1.3	1.2	1.0	1.6	2.2	1.6	1.5	1.5	1.0	1.0	1.6	1.2



ta variación en el número medio de muestras contabilizadas por transecto/mes. Todos los coeficientes de variación resultaron mayores que 100%. Esto sugiere que existe un tránsito de animales entre los diferentes biotopos en que se localizaron las parcelas. En lo que respecta a la variación mensual del número de muestras correspondientes al conjunto, el valor medio más alto se obtuvo en junio 1984 ( $8.1 \pm 5.3$ ), y el más bajo en octubre 1984 ( $3.0 \pm 2.3$ ).

El número de muestras de excrementos de zorros puede, a su vez, transformarse en número de fragmentos fecales individuales, si se tiene en cuenta que el número medio de fragmentos/muestra ( $\bar{n} = 244$ ) fue igual a  $1.6 \pm 0.06$  ( $CV = 54.3\%$ ). El 62.3% de las muestras consistió en un fragmento; el 22.9% en dos, y el 14.8% restante en tres o más. Cifras similares han sido obtenidas por Macdonald (1980a).

En la Tabla 7 se muestran las densidades absolutas aritméticas medias mensuales, obtenidas con la aplicación de la fórmula (1), haciéndose  $A = 0.03 \text{ km}^2$ ;  $t = 30$  días;  $M = 6.2$  defecaciones diarias/animal y  $N = 5$  parcelas (a excepción de los meses de noviembre 1983 y octubre y noviembre de 1984 en donde  $N = 4$ ). Los valores originales en que está basado  $M$  se muestran en el apéndice 1.

Después de aplicar las fórmulas recogidas en Whittaker (1975), se obtiene para la RBD una densidad geométrica media anual de  $1,7$  animales/ $\text{km}^2$ . El coeficiente de fluctuación de la media geométrica resultó en un  $CF = 1,4$ , o, lo que es lo mismo, una fluctuación de 40% arriba y abajo de la media. En comparación con los  $CF$  entregados para diferentes especies animales por el mismo Whittaker (op. cit.), el obtenido para la densidad absoluta de zorros en la RBD sugiere una población poco fluctuante y bastante estabilizada. Que las densidades que definen el tamaño de las poblaciones en mamíferos carnívoros fluctúan poco en función del tiempo ha sido previamente señalado,



TABLA 7. Densidad absoluta de zorros en el área de estudio según el método de contabilización de muestras de excrementos en parcelas permanentes.

---

<u>MES</u>	<u>animales/km<sup>2</sup></u>
Nov. 83	2.5
Dic.	1.1
Ene. 84	1.9
Feb.	2.1
Mar.	1.8
Abr.	1.5
May.	0.8
Jun.	2.4
Jul.	2.0
Ago.	1.9
Sep.	2.8
Oct.	1.0
Nov.	1.9

---

en el caso de los zorros, por Schantz y Liberg (1982). A este respecto resulta interesante mencionar que, al aplicar las fórmulas de Whittaker (1975) a los datos obtenidos por estos autores se llega exactamente al mismo CF que para el caso de los zorros estudiados en la RBD.

Por otra parte, aplicando el CF calculado a la densidad absoluta de 1,7 animales/km<sup>2</sup>, se obtienen los rangos de 1,2 (1,7/1,4) y 2,4 (1,7 x 1,4) zorros/km<sup>2</sup>. De esta manera, al aplicar estos resultados a la totalidad de la RBD se obtiene una población media de 116 animales, variando entre 82 y 163 individuos.

A modo de comparación, en la Tabla 8 se muestra una revisión resumida sobre otras estimaciones de densidad absoluta en zorros, obtenidas por diversas metodologías en otras áreas naturales de Europa, donde no se practica el control de las poblaciones de zorros. Puede verse que las densidades absolutas medias fluctúan entre 0,6-2,2 animales/km<sup>2</sup>. Los rangos más altos presentan una menor variación que los rangos más bajos (CV = 50,6% y CV = 81,6%, respectivamente). Los valores obtenidos en este estudio difieren ligeramente de la media calculada para el rango más alto (ca. 8% más alto) y medianamente del promedio para el rango más bajo (50% más alto).

#### Ventajas e inconvenientes del método de la contabilización de excrementos

Como se ha indicado anteriormente (ver Rau et al., 1985b) en comparación con otros métodos que suponen el mismo esfuerzo en la obtención de los datos, una vez que se conoce la tasa de defecación media/animal, la principal bondad del método es que permite el muestreo de transectos transformados a parcelas, cubriendo una proporción repre-

TABLA 8. Estimaciones resumidas de densidad absoluta en zorros obtenidas por diferentes investigadores en algunas áreas naturales de Europa (animales/km<sup>2</sup>).

## DENSIDAD ABSOLUTA

(rangos)	LUGAR	REFERENCIA
0.1 - 1.7	Suecia	Englund, 1980; Schantz y Liberg, 1982.
0.4 - 2.1	Checoslovaquia	Pelikan y Vackar, 1978.
0.2 - 1.8	Polonia	Goszczyński <i>et al.</i> , 1976; Pielowski, 1976; Goszczyński, 1977.
0.3 - 1.6	Alemania	Stubbe, 1967; Stubbe, 1973; Stubbe, 1980; Bögel y Moegle, 1980; Braunschweig, 1980; Stubbe, 1981; Stubbe, 1982.
1.0 - 4.5	Inglaterra	Insley, 1982; Lloyd, 1980.
1.1 - 1.8	Suiza	Wandeler, 1968.
1.3 - 3.2	Holanda	Mulder y Wallage-Drees, 1979.
0.1 - 1.0	Francia	Reynolds, 1979; Maurel, 1979; Artois y Andral (1980); Artois, 1981.
1.2 - 2.4	España	Este estudio.
$\bar{X} \pm SE^*$	0.6 ( $\pm$ 0.2) - 2.2 ( $\pm$ 0.4)	
$CV^*$ (%)	81.6 - 50.6	

\* Excluyendo las estimaciones obtenidas en este estudio.

sentativa del área de estudio lo suficientemente amplia como para incluir varios biotopos, entregando una medida de la densidad absoluta de la población estudiada. Una ventaja adicional es que el método es complementario con la obtención de otro tipo de información derivada de las propias heces. Como ha informado en su revisión Putman (1984), el estudio de las heces en mamíferos puede proporcionar variada y suficiente información como para adelantarse satisfactoriamente en varios aspectos de la ecología de una especie.

Las debilidades más importantes del método guardan relación, principalmente, con la distribución espacial de los excrementos y la variación estacional en las tasas de deposición y de degradación de éstos. En este estudio, al no considerarse la variación estacional de ambas tasas, la cifra final obtenida de 1,7 zorros/km<sup>2</sup> tiene la validez propia de cualquier medida de tendencia central. Como se indicó en la Tabla 6 los zorros no defecarían con la misma frecuencia en todos los transectos muestreados, sugiriendo de esta manera la selección en el uso de ciertos biotopos. Este inconveniente puede subsanarse en el futuro con un muestreo de tipo estratificado, teniendo cuidado de mantener el mismo número de réplicas/biotopo. Debido a la variabilidad en la longitud y anchura de los transectos utilizados (y por tanto del área de las parcelas) el tamaño teórico de la muestra no pudo determinarse con la fórmula especialmente elaborada a ese efecto por Voos y Mosby (1971). Esta situación podría subsanarse subdividiendo la longitud de un transecto determinado en varios segmentos menores de igual longitud. Aunque los anchos de los segmentos variaran, ello no influirá mayormente en los cálculos, ya que los excrementos de los zorros se depositan en su mayoría en los bordes de los caminos o sendas (e.g. Maurel, 1983; Brosset, 1975). De esta manera, por las pau-

tas de defecación de la especie y por lo conspicuo de sus excrementos, éstos podrían enumerarse casi en su totalidad. Aunque éste último es uno de los pre-requisitos implícitos en el método de contabilización de excrementos (ver Bailey y Putman, 1981), si todas las contabilizaciones se realizan de la misma manera (i.e. el mismo observador, transectos permanentes y limpios de heces antiguas, contabilización sólo de heces recientes y no degradadas, etc.), la proporción avistada del número total de excrementos depositados podría mantenerse relativamente estable.

En este trabajo, se ha supuesto que las tasas de deposición y de degradación covarían linealmente con el tiempo. Al correlacionar el número de zorros/km<sup>2</sup> vs. la precipitación media mensual y la temperatura máxima (n = 13), se obtuvieron coeficientes de correlación de Spearman, corregidos para los empates, no significativos (r = -0.266 ; r = 0.265, respectivamente).

Sin embargo, el signo negativo de la correlación entre densidad absoluta de zorros vs. precipitación, puede considerarse como una sugerencia de que este factor climático incidiría sobre la desaparición de heces (especialmente aquellas de fácil desintegración conteniendo restos no digeridos de frutos carnosos o insectos) durante la época de lluvias otoñales. Esto se vería compensado por el hecho de que durante esta estación del año los zorros consumen una alta proporción de frutos (ver más adelante), suponiendo ello también una alta tasa de evacuación de heces (ver Litvaitis y Mautz, 1975; Andelt y Andelt, 1984).

Cuando la densidad absoluta se correlacionó con la abundancia relativa de coleópteros (n = 13) no se encontró ninguna asociación estadística entre las dos variables consideradas (r = 0.008). Sin embargo, se estima que en el caso de las heces de zorros la tasa de desaparición debida

a la actividad de los coleópteros coprófagos puede llegar a ser de importancia, especialmente cuando se ha adoptado un plazo de 30 días entre contabilizaciones sucesivas.

Otro factor a considerar es la distribución espacial de los excrementos. Si ésta es agregada o contagiosa surgirán problemas estadísticos a la hora de obtener los límites de confiabilidad (L.C.), cuyo cálculo presupone una distribución aleatoria de los datos (e.g. Eberhardt, 1978). En lo que se refiere a la población de zorros estudiada en la RBD pudo determinarse que la distribución de sus excrementos en los segmentos, todos de igual longitud, de un transecto estacado exhibió agregación. En efecto, la tasa media/varianza resultó igual a 1.645 ( $n = 18$ ) y, mediante la aplicación de la fórmula (7), pudo evaluarse el grado de contagio en más de un 80%. El principal inconveniente práctico de este resultado es que para la obtención de los L.C. los datos reunidos deberían ajustarse a distribuciones estadísticas menos manejables (e.g. Bowden et al., 1969; Stormer et al., 1977). Como ya se hizo anteriormente, se optó por obtener los márgenes de confiabilidad a partir del CF.

En lo que refiere a la variación estacional o intra-anual de la densidad absoluta de zorros, en la Tabla 7 puede apreciarse que en el año 1984 ésta sube a partir del mes de julio para alcanzar un valor máximo en septiembre y luego descender en octubre. Esta variación coincide exactamente con la encontrada por Lindström (1980), autor que también realizó contabilizaciones de excrementos de zorros. Empleando el mismo método, Kolb y Hewson (1980) encontraron los valores más altos en otoño-invierno. Esta discrepancia puede deberse a que los últimos autores estudiaron la variación interanual de la abundancia de zorros. No obstante, se estima que tanto los datos de Lindström (op. cit.) como los obtenidos en el presente estudio re-

flejarían más que los cambios interanuales las variaciones resultantes del cambio estacional en la tasa de deposición. Lo más probable es que durante el verano la tasa de deposición sea más alta que la tasa de desaparición y que en el otoño ocurra lo contrario. De hecho, parece bien establecido que en los zorros europeos los picos intranuales de sus densidades se dan en primavera y en otoño, como consecuencia del nacimiento de las crías y el reclutamiento de individuos sub-adultos en dispersión, respectivamente (Wachendörfer y Frost, 1980; Pielowski, 1976; véase también Kolb y Hewson, 1980).

Como corolario, de no determinarse estacionalmente las tasas de deposición y de degradación, de no realizarse un muestreo estratificado, y de no trabajar los datos en términos de distribuciones estadísticas más complejas, la aplicación del método de la contabilización de excrementos de zorros en parcelas permanentes de muestreo deberá basarse principalmente en el análisis del promedio anual obtenido. En nuestro caso, éste se estima como bastante fiable, puesto que se trabajó con una tasa de deposición media ponderada para diferentes categorías de alimentos y por haberse muestreado varios sectores diferentes de la RBD. Con seguridad, el método reflejará más adecuadamente las variaciones interanuales en la densidad de zorros que sus variaciones intranuales.

#### 1.1.2.- Contabilización de rastros en parcelas

En la Tabla 9 se muestran los resultados correspondientes a 13 contabilizaciones de rastros de zorros cruzando un transecto permanente en la zona de las dunas móviles, desde noviembre 1984 a noviembre 1985. Puede verse que tanto los rastros de entrada como los de salida, atra-



TABLA 9. Abundancia relativa (A) y densidad absoluta (D) de los zorros presentes en las dunas, determinadas a través de la contabilización de rastros detectados a lo largo de un tramo de la valla de 1.2 km.

<u>MES</u>	<u>E</u>	<u>S</u>	<u>I</u>	<u>TOTAL</u>	<u>A<sup>1</sup></u>	<u>A<sup>2</sup></u>	<u>D</u>
Nov. 84	3	3	0	6	5.0	1.7	1.3
Dic.	1	0	0	1	0.8	0.3	0.2
Ene.85	3	1	1	5	4.2	1.4	1.1
Feb.	4	4	1	9	7.5	2.6	1.9
Mar.	5	4	0	9	7.5	2.6	1.9
Abr.	7	7	1	15	12.5	4.3	3.2
May.	4	5	0	9	7.5	2.6	1.9
Jun.	2	4	0	6	5.0	1.7	1.3
Jul.	2	3	1	6	5.0	1.7	1.3
Ago.	4	5	0	9	7.5	2.6	1.9
Sep.	3	3	0	6	5.0	1.7	1.3
Oct.	2	2	2	6	5.0	1.7	1.3
Nov.	3	4	0	7	5.8	2.0	1.5
TOTAL	43	45	6	94			
MEDIA	3.3	3.5					
E.E.	0.4	0.5					

E = Entradas

S = Salidas

I = Indeterminado

A<sup>1</sup> = Total de rastros/km

A<sup>2</sup> = Total de rastros con corrección radiotelemétrica/km

D = Animales/km<sup>2</sup>

vesando el transecto en uno u otro sentido respecto a los límites de la RBD, se corresponden muy claramente ( $\underline{t} = 0.312$ ;  $\underline{p} > 0.50$ ), sugiriendo que se trata de animales bien establecidos y residentes en el área. En un 6.4% de los casos ( $n = 94$ ) no fué posible determinar con seguridad la dirección de los rastros, sin embargo, esto no afectará las estimaciones de densidad absoluta derivadas de la fórmula (4), puesto que está basada en el número total de rastros detectados.

Para obtener la densidad absoluta aritmética media mensual, la fórmula (5) puede modificarse un poco, haciendo:

$$D = 1/N \left[ \left( \sum_{i=4}^{\underline{t}} R/C \right) / A \right] \quad (11)$$

En donde,  $\underline{A}$  es el área de la zona estudiada,  $\underline{N}$  es el número total de contabilizaciones realizadas, y  $\underline{R}$  y  $\underline{C}$  son como en (4).

La superficie del área de estudio pudo determinarse por el conocimiento de la longitud del transecto, la clara delimitación que presenta la zona de las dunas móviles respecto de otras zonas de la RBD, las contabilizaciones de los rastros y los desplazamientos y áreas de campeo de 4 zorros machos adultos radioinstrumentalizados, estudiados durante el otoño 1984-invierno 1985. La densidad geométrica media para el año 1985 resultó en 1.6 zorros/km<sup>2</sup> y un  $\underline{CF} = 1.4$ . Como puede notarse, esta cifra es muy similar a la obtenida por el método de la contabilización de excrementos en parcelas permanentes. El valor máximo de la densidad se obtuvo en abril (Tabla 9, columna  $\underline{D}$ ). También Pulliainen (1981), trabajando con zorros y empleando el mismo método, obtuvo el valor más alto en primavera (y el más bajo en otoño-invierno). Sin embargo, como bien han señalado Mooty y Karns (1984), las contabilizaciones de

huellas y rastros son muy sensitivas respecto de la actividad de los animales. Por esta razón, y por utilizarse el mismo factor (C) para estimar las densidades absolutas/mes, se estima que este método no sería válido para reflejar adecuadamente las variaciones estacionales sufridas por la población de zorros estudiada. Nótese que Pulliainen (1981) obtuvo los valores más bajos en otoño-invierno, cuando se esperaría una densidad más alta, dada por el reclutamiento y la dispersión de los individuos juveniles. Como en el caso del método anterior, la validez de éste se halla en el promedio. En comparación con el anterior, este método tiene la desventaja de que sólo puede aplicarse en determinados substratos (e.g. dunas, nieve, lugares arcillosos, etc.).

#### 1.1.3.- Extrapolación del área de campeo media

Puesto que la densidad absoluta de una población de organismos es simplemente el cociente entre el número de individuos discretos respecto de un área determinada (e.g. Overton, 1971), si se conoce el área de campeo media ocupada por un número conocido de animales, a través de una simple extrapolación puede llegar a determinarse la densidad absoluta para la población que interesa. En el caso de los mamíferos carnívoros, difíciles de enumerar (e.g. Mech, 1974), este procedimiento se ha venido empleando cada vez más (e.g. Maurel, 1980; Macdonald, 1980b; Lloyd et al., 1976; Rowe-Rowe, 1982).

Así, desde noviembre 1984 a marzo 1985 se estudiaron simultáneamente el uso del espacio en 4 zorros machos adultos, debidamente radio-instrumentalizados, y el número de animales cruzando un transecto permanente (i.e. rastros corregidos para el movimiento diario) en una zona de alta

homogeneidad física como son las dunas móviles. Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 10. Ambos métodos proporcionaron resultados similares. De hecho, las tendencias fueron las mismas (prueba de Mann-Whitney,  $U = 18$ ;  $P > 0.20$ ). Sin embargo, y como era esperable, las densidades mensuales no se encontraron correlacionadas entre sí ( $r = 0.237$ ). Esto último se debe a que, en el caso de la densidad obtenida a través del recuento de rastros corregidos radiotelemétricamente siempre se utilizó el mismo factor ( $C$ ), y también, principalmente, a que no debe esperarse "a priori" ninguna asociación entre la densidad absoluta obtenida de la extrapolación del área de campeo de los animales vs. el número de animales radio-instrumentalizados presentes en un área durante un determinado período de tiempo. Considerando el bajo tamaño de la muestra ( $n = 5$ ) el signo de la correlación encontrada entre ambas variables ( $r = - 0,270$ ) apoya claramente el planteamiento anterior. En otras palabras, variaciones mensuales en el tamaño del área de campeo no deben indicar necesariamente variaciones en la densidad absoluta de los animales.

Expresando las densidades medias para el período de tiempo considerado, en términos del antilogaritmo de la media geométrica de los datos, se obtienen las siguientes cifras: 1,0 zorros/km<sup>2</sup>, y 0,8 zorros/km<sup>2</sup>, en el caso de la densidad obtenida a partir del área de campeo. Los CF para estos cinco meses son 2,6 y 1,6 respectivamente. Que en el segundo caso el CF sea menor que en el primero constituye otra evidencia acerca de la incapacidad del método de la extrapolación del área de campeo, obtenida radiotelemétricamente para detectar variaciones mensuales en la densidad de los animales estudiados.

Aunque para el período de tiempo considerado las densidades medias obtenidas por ambos métodos fueron bastante concordantes, los valores resultaron más bajos que los ob-

TABLA 10. Comparación entre la densidad absoluta de zorros (animales/km<sup>2</sup>) obtenida a través de la contabilización de rastros, corregidas radioteleméticamente, en las dunas móviles vs. la densidad obtenida a partir de las áreas de campeo de los zorros machos de las dunas móviles.

<u>PERIODO</u>	<u>CONTABILIZACION DE RASTROS</u>	<u>AREA DE CAMPEO (N)</u>
Nov. 84	1.3	0.8 (1)
Dic.	0.2	1.0 (3)
Ene. 85	1.1	0.4 (3)
Feb.	1.9	0.8 (3)
Mar.	1.9	1.5 (2)
<u>X + SE</u>	1.3 ± 0.3	0.9 ± 0.2
<u>L.C.</u> (95%)	0.5 - 2.1	0.3 - 1.5

tenidos con los dos métodos anteriormente tratados. También los CF fueron más altos. Esto no se debe a que se hayan comparado muestras de tamaños diferentes (i.e. 5 vs. 11), puesto que para los mismos meses se obtuvo, en el caso de la contabilización de excrementos, una media geométrica de 1,8 zorros/km<sup>2</sup> y, en el caso la extrapolación del área de campeo obtenida radiotelemétricamente, una media geométrica de 1,0 zorros/km<sup>2</sup>. Ya que las medias geométricas de las densidades obtenidas a través de la contabilización de excrementos y del número de rastros/área corregidos radiotelemétricamente fueron altamente coincidentes (i.e. 1,7 vs. 1,6 animales/km<sup>2</sup>), y ya que las densidades obtenidas por esta última metodología a través de la extrapolación del área de campeo obtenida con el empleo de técnicas radiotelemétricas también lo fueron, entonces puede suponerse que este último método tendió a subestimar la densidad absoluta de la población de zorros presentes en la RBD. Tal vez ello se deba a que al área de campeo media no se le ha restado el área común compartida por dos o más animales diferentes (i.e. las áreas de solapamiento). Como es lógico, si se disminuye el área y se mantiene constante el número de animales, la densidad aumentará. Se estima que este método requiere de más investigación antes de poderlo formalizar como una metodología adecuada para obtener estimaciones de densidad absoluta en mamíferos carnívoros. Sus principales desventajas son que es sólo una media puntual de la densidad absoluta, no pueden derivarse L.C. a partir de él y, aparentemente, infraestima la densidad absoluta de una población. Si por el contrario se admite, de acuerdo con Maurel (1980), un tamaño de grupo igual a 4 (un macho, una hembra dominante y dos hembras subordinadas), podría estimarse con este método, para la RBD, una población de 218 animales. Un valor que parece bastante maximizado.

#### 1.1.4.- Indice de visitas a estaciones de atracción

A continuación se presentan los resultados correspondientes a aquellos métodos que no permiten determinar directamente el tamaño de la población, pero si detectar cambios en las tendencias anuales de la población.

Debido a razones de tipo logístico (i.e. falta del atractivo durante algunos meses debido a demoras en su importación, imposibilidad de registrar visitas durante otoño-invierno en el transecto de las dunas móviles, como consecuencia de su exposición a los vientos reinantes en esas épocas, perturbación continua por vehículos en el transecto de la Raya de las Perdices), en este apartado sólo se considerarán como resultados fiables aquellos obtenidos para los transectos situados en las zonas de matorral y pinar de repoblación.

En total se realizaron 14 muestreos con periodicidad mensual, en el caso del transecto situado en la zona de matorral, y 13 en el caso del otro transecto, durante el período noviembre 1983 a noviembre 1984. Los resultados obtenidos en forma independiente para ambos transectos y los mismos meses ( $n = 11$ ), se muestran en las Figuras 5 y 6. Puede observarse que los picos máximos se obtienen, en el matorral, para los meses de abril y en noviembre, mientras que en el pinar el pico máximo se obtiene en julio. Llama la atención la completa ausencia de visitas durante los meses de mayo y junio en los dos transectos empleados. Estos meses corresponden a la estación reproductiva de los zorros en Europa (ver Lloyd et al., 1976; véase también Artois et al., 1982; Maurel y Boissin, 1981). Al realizar una correlación no paramétrica entre los índices de visitas mensuales para cada transecto ésta resultó ser no significativa ( $r = - 0.012$ ;  $P > 0.50$ ). Este coeficiente de correlación más que reflejar cambios en la abundancia di-

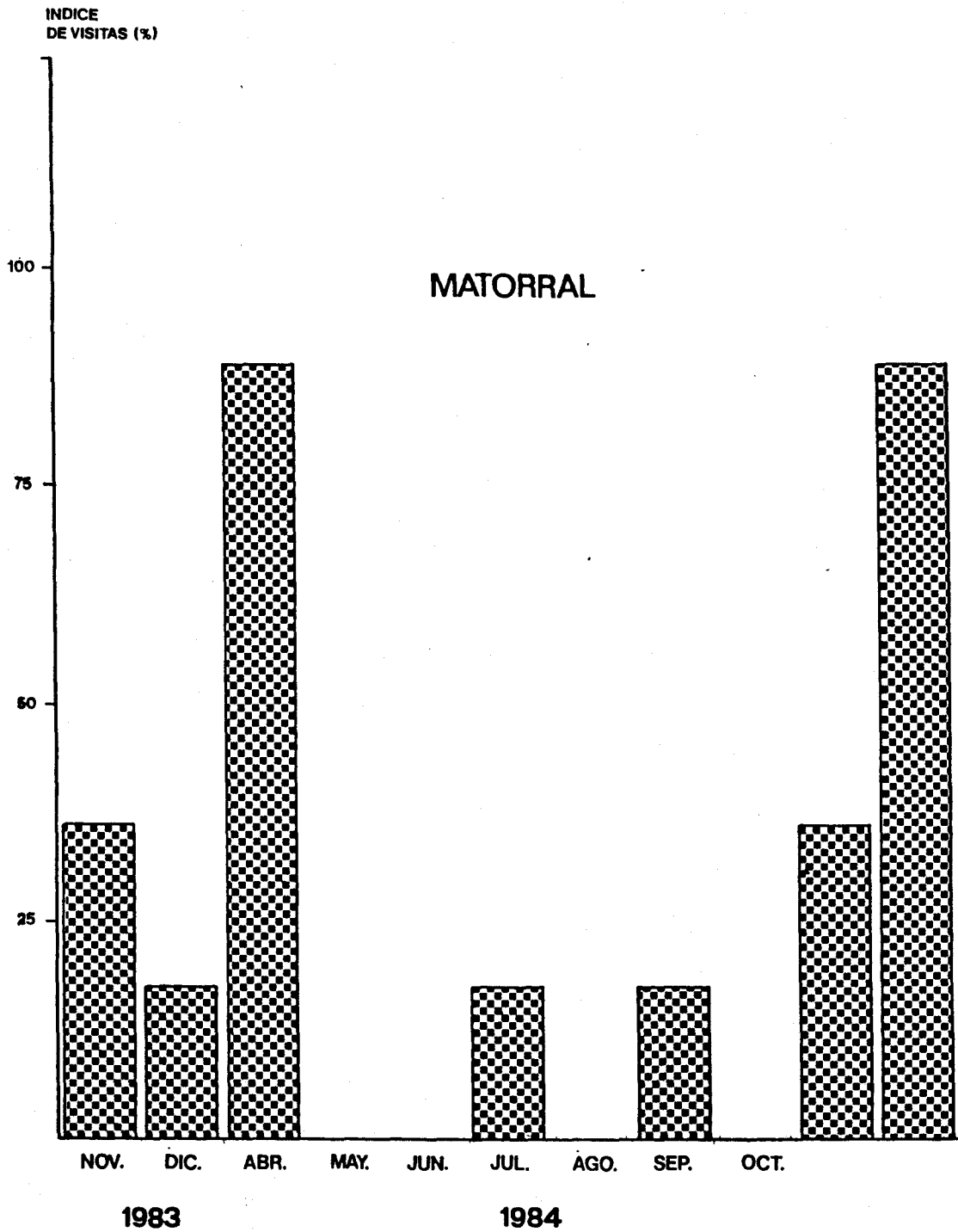


Figura 5. Índice mensual de visitas a estaciones de atracción para el transecto de matorral durante el período noviembre 1983-noviembre 1984. Nótese, también, la ausencia de visitas a mediados y finales de primavera.



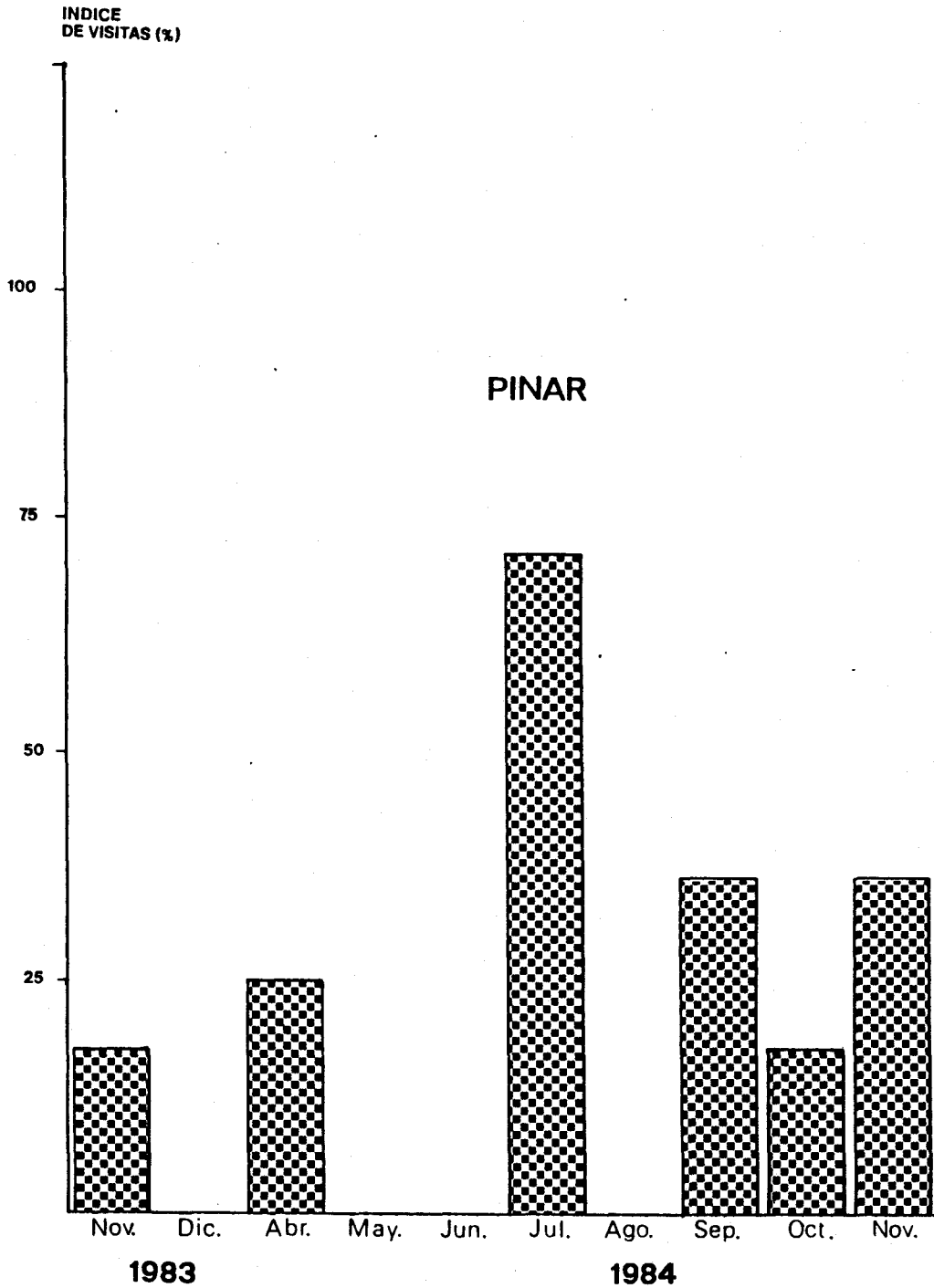


Figura 6. Índice mensual de visitas a estaciones de atracción para el transecto de pinar durante el período noviembre 1983-noviembre 1984. Nótese la ausencia de visitas a mediados y finales de primavera.

ferencial de zorros entre distintos biotopos estaría más bien indicando desplazamientos de los animales entre esos biotopos, ya que la tendencia central en el índice medio de visitas no difirió entre ambos transectos ( $\underline{U} = 90,5$ ;  $\underline{P} > 0,20$ ). Por esta razón, en lo que sigue sólo se considerará en los análisis el índice medio de visitas. Los resultados se presentan en la Tabla 11 donde puede observarse que 8 de 14 muestreos mensuales (57,1%) supusieron índices superiores a 200 (o, lo que es lo mismo, 20%), límite sobre el cual la frecuencia y la densidad dejan de relacionarse linealmente, tornándose esta relación curvilínea (cf. Caughley, 1977). Ello significa que una duplicación en el índice de visitas no implicará necesariamente que el tamaño real de la población haya también aumentado dos veces. Siguiendo a Roughton y Sweeny (1982), las expectativas teóricas entre el índice de visitas y la densidad de población se han ilustrado en la Figura 7. En ella se aprecia que la relación entre la proporción de visitas y la densidad absoluta es curvilínea. La concavidad o convexidad de esta curvatura dependerá de una serie de factores. Por razones de simplificación, en la figura sólo se han considerado la cobertura vegetal de los biotopos y los movimientos de los animales. Puede notarse que si bien la densidad absoluta aumenta de  $\underline{X}$  a  $2\underline{X}$  ante las dos situaciones presentadas (alta movilidad y densa cobertura, y viceversa), la proporción de visitas se cuadruplica, por ejemplo. Puede deducirse, también, que los resultados obtenidos para biotopos diferentes (i.e. vegetación densa implicando alta movilidad de forrajeo en los animales vs. vegetación abierta suponiendo una disminución de los desplazamientos), no podrán compararse con seguridad.

Debe considerarse, además, la existencia de una densidad umbral crítica sobre la cual se producen las visitas. Este factor puede explicar el hecho de que, aplicando

TABLA 11. Índice medio (I) de visitas de zorros a estaciones de atracción olfativas en dos transectos para el período noviembre 1983-noviembre 1985.

---

<u>PERIODO</u>	<u>MATORRAL</u>	<u>PINAR</u>	<u>I</u>
Nov. 83	286	143	214
Dic.	143	0	71
Ene. 84	714	-	714
Abr.	0	200	100
May.	0	0	0
Jun.	143	0	71
Jul.	0	571	285
Ago.	143	0	71
Sep.	0	286	143
Oct.	286	143	500
Nov.	714	286	500
Dic.	0	0	0
May. 85	333	0	-
Nov.	200	286	166
<u>X + SE</u>	212+65	147+49	

---

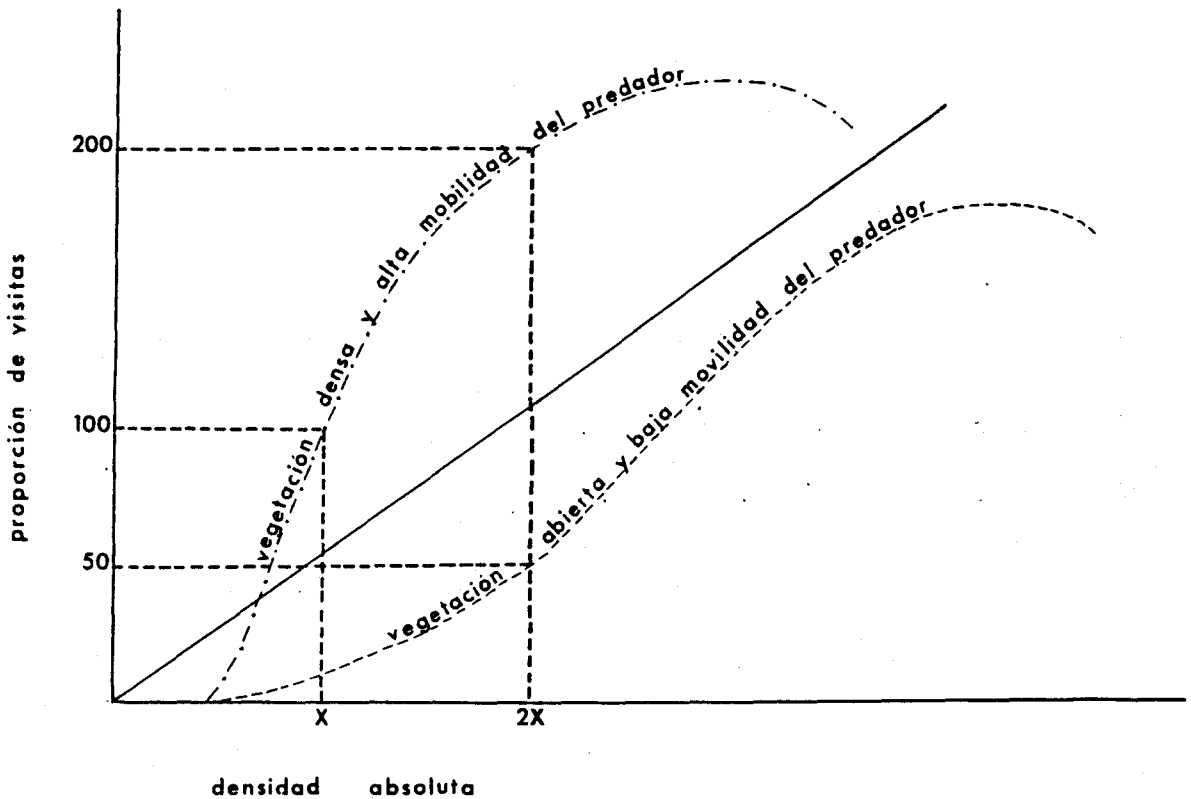


Figura 7. Relación hipotética entre el índice de visita a estaciones de atracción y la densidad absoluta de animales. Puede observarse que la relación entre ambas variables no es lineal. Nótese también que los resultados no podrán extrapolarse de un área a otra. En este caso se ha admitido que una vegetación de alta cobertura incidirá en el aumento del desplazamiento del predador, como consecuencia de un mayor tiempo de búsqueda de la presa (modificado de Roughton y Sweeny, 1982).

esta misma metodología, en Francia no se hayan obtenido resultados satisfactorios (Artois, 1981); C. Arthur, com. pers.). Si se vuelve a observar la Tabla 8 puede apreciarse que, de entre los rangos altos de densidades de zorros registrados para diferentes sitios silvestres en Europa, Francia fué el país que presentó los valores más bajos. En comparación con los resultados obtenidos para la RBD esa cifra es ca. un 60% más bajo.

Volviendo a la Tabla 11 puede verse que el índice medio total de visitas fue igual a 199 (ó 19,9%). Trabajando con zorros grises (Urocyon cinereoargenteus) Conner et al. (1983) obtuvieron una cifra más de dos veces mayor (48%), empleando el mismo atractivo y tres transectos. Si en la misma tabla sólo se consideran los muestreos mensuales correspondientes al año 1984 ( $n = 10$ ), y las estaciones del año que pudieron muestrearse en su totalidad, el índice medio de visitas más bajo se obtiene en primavera, mientras que el índice medio de visitas más alto se obtiene en otoño. Estos resultados son muy similares a los encontrados por Conner et al. (op. cit), autores que interpretaron el descenso primaveral como un resultado de la actividad reproductiva de los animales, con la consecuente reducción de sus movimientos medios diarios durante ese período de tiempo. A la inversa, atribuyeron el ascenso otoñal al reclutamiento y dispersión de los individuos juveniles, y a un aumento de sus movimientos diarios medios. Se estima que en nuestro caso puede argumentarse lo mismo. Debe considerarse también que el índice de visitas fué incapaz de detectar cambios inmediatos en la abundancia de la población como consecuencia del nacimiento de las crías. Por esta razón, de emplearse este método como una forma rutinaria para detectar cambios en la abundancia relativa de la población de zorros en la RBD, las estaciones de atracción olfativas deberían activarse durante la época postre-

productiva, i.e. en otoño, la estación del año que también resultó con el índice medio de visitas estacionales más alto.

Durante la disposición de las estaciones de atracción, para el período noviembre 1983 a octubre 1984, pudo constatarse ( $n = 22$  observaciones) que un 18,2% de los animales orinaron al visitar las estaciones, 4,5% defecó, un 36,4% removió la cápsula conteniendo el atractivo, un 9,1% escarbó en el substrato del círculo constituyendo la estación y en un 31,8% de los casos se realizaron visitas múltiples a una misma estación (considerando juntas tanto a las visitas monoespecíficas como aquellas multiespecíficas). Esta información es importante si se desea capturar a los animales con cezos (e.g. para su control o estudio), puesto que al remover la cápsula y escarbar el substrato se capturaría un porcentaje superior al 45% si se estableciesen estaciones de atracción conteniendo cezos disimulados.

Siguiendo a Lindzey et al. (1977), durante el mismo período se midió la distancia de las huellas más externas dejadas por los animales respecto del centro de la estación (i.e. donde se depositó la cápsula conteniendo el atractivo), encontrándose que un 71,4% del total de huellas ( $n = 33$  registros) se situaron a menos de 50 cm del centro de la estación. Debido a esto, a partir de noviembre 1984 se utilizaron estaciones de atracción de 50 cm de radio. Este diseño metodológico, aparte del ahorro de tiempo de la activación de las estaciones, tiene la ventaja de minimizar las visitas múltiples e impedir que un animal visite las estaciones sin ser atraído por las emanaciones olorosas surgiendo de la cápsula (puesto que en un círculo mayor el animal puede aumentar la probabilidad de pasar por los bordes de éste sólo porque la estación se encontraba en su ruta de desplazamiento).

Debido a la naturaleza de las esencias que habitualmente se utilizan como atractivos (Bothma, 1971), debía esperarse que la proporción de visitas aumentase durante los meses de mayor humedad relativa y que disminuyese en concomitancia con el incremento de las temperaturas máximas (e.g. evaporando los atractivos líquidos). Dada la cercanía del transecto de matorral a la estación climatológica de la RBD, se efectuaron correlaciones entre el índice de visitas vs. la precipitación mensual (asumiendo que este parámetro climático se encuentra relacionado con la humedad relativa) y la temperatura máxima mensual. Para  $n = 14$  observaciones se encontró una correlación positiva y significativa entre el índice de visitas y la precipitación ( $r = 0,569$ ;  $P < 0,05$ . Nótese, sin embargo, que en el área de estudio la estación climática donde más llueve es el otoño (ver Tabla 1), estación que también registró una mayor proporción de visitas, de tal manera que este resultado debe interpretarse con cautela. En el caso de la correlación entre la temperatura máxima y el índice de visitas ésta no resultó significativa, aunque el signo fue negativo ( $r = - 0,351$ ). Como quiera que existen correlaciones parciales de por medio, una medida práctica sería utilizar siempre los mismos transectos y activarlos en las mismas fechas. En el caso del transecto localizado en el pinar de repoblación los coeficientes de correlación fueron 0.045 y 0.224 para la precipitación y la temperatura máxima, respectivamente (ns.). Para el índice medio de visitas los coeficientes obtenidos fueron 0,311 y 0,166 para la precipitación y la temperatura máxima, respectivamente (ns.;  $n = 13$ ). Es probable que estos resultados se deban a diferencias microclimáticas entre los sitios donde se localizaron los transectos. Más investigación es necesaria sobre este aspecto.

Para resumir, puede decirse que se estima que el in-

dice de visitas a estaciones de atracción olfativa debe emplearse sólo como un indicador de tendencias anuales en el tamaño de la población de zorros. A nivel de comparaciones interanuales debería calibrarse, además, con otros métodos sujetos a una menor variabilidad, puesto que una de las principales desventajas estadísticas de este índice es su baja sensibilidad para detectar diferencias significativas cuando se realizan comparaciones pareadas (*i.e.* dos años consecutivos, etc.). En teoría, para que esto ocurra el valor medio anual del índice debería ser 400 o más (véanse Roughton, 1980; Roughton y Sweeny, 1982; Hodges, 1975). De hecho, en este estudio no pudieron detectarse diferencias estadísticamente significativas entre valores estacionales del índice (1984) ni entre los valores obtenidos para el período 1983-1985 ( $H_C = 6,517$ ;  $P > 0,40$  y  $H_C = 0,936$ ;  $P > 0,50$ , respectivamente). Tampoco pudieron detectarse diferencias estacionales empleando la proporción binaria de visitas,  $Q$  ( $X^2 = 1.00$ ;  $P > 0.50$ ), (ver Siegel, 1956). Si bien esta última prueba estadística implica una pérdida de información, al basarse en variables dicotómicas (*i.e.* 1 = visitas/transecto *vs.* 0 = ausencia de visitas/transecto) se estima que esta sería la prueba estadística *ad hoc* para detectar diferencias en los grados de abundancia relativa obtenidos con el índice, por cuanto sólo los transectos pueden considerarse unidades independientes de muestreo, no siendo así para el caso de las estaciones debido a la probabilidad de visitas múltiples (*cf.* Roughton y Sweeny, 1982, véase también Hodges, 1975). La información original obtenida para el número total de visitas/estación operable correspondientes a los 4 transectos inicialmente establecidos, para el período noviembre 1983-octubre 1984, se presenta en el Apéndice 2. Más adelante se volverán a tratar las cualidades y defi-



ciencias del índice de visitas como revelador de cambios anuales en el tamaño de la población de zorros estudiada.

#### 1.1.5.- Contabilización de excrementos en transectos

La misma información analizada anteriormente se utilizó, también, para obtener una media indicativa de los cambios en la abundancia relativa de la especie estudiada. Además de los transectos empleados durante el año 1984, se agregó un nuevo transecto establecido en el sector de las dunas móviles. En éste se contabilizaron, para el período noviembre 1983 a noviembre 1984, 158 muestras más de excrementos de zorros (ver Apéndice 1). Sumadas las longitudes de los transectos, que se recorrieron tanto de ida como de vuelta, se muestreó un total de 21 km. Naturalmente, el número total de muestras contabilizadas hubo de dividirse por 2. Los resultados obtenidos, expresados como número de excrementos de zorros/km, se presentan en la Tabla 12. Considerando solamente el año 1984 puede observarse que los valores más altos se obtuvieron en junio (primavera) y en noviembre (otoño). De esta manera, en contraposición con los resultados de Lindström (1980), este método de abundancia relativa fué capaz de detectar los dos picos anuales admitidos para los zorros europeos (cf. Wachendörfer y Frost, 1980): el primaveral y el otoñal. En nuestro caso la bondad del método significa que tanto la tasa de deposición como la tasa de degradación covariaron linealmente con la densidad absoluta de la población de zorros estudiada.

Durante el año 1985 se mantuvieron dos de los transectos utilizados durante el año 1984 (si bien el transecto de la Raya del Pinar de Repoblación se incrementó a 1,2 km), y se agregaron al estudio 3 nuevos transectos más.

TABLA 12. Muestras de excrementos de zorros (heces/km) recolectados en 6 transectos durante el período de noviembre 1983-noviembre 1984.

TRANSECTO	NOV.83	DIC.	ENE.84	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.
Raya de Santa Olalla	1.1	0.0	0.6	1.6	0.6	0.6	0.0	2.2	0.6	1.1	1.6	0.0	0.6
Raya del Raposo	15.6	8.7	6.8	9.3	3.1	1.2	1.2	3.1	1.8	1.8	4.3	1.8	4.4
Raya de las Perdices	0.0	0.0	4.1	2.5	1.6	0.0	0.5	0.0	0.5	0.9	0.5	0.4	1.4
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	-	7.5	8.1	11.2	16.2	21.8	6.2	18.1	13.7	5.0	8.7	6.2	8.1
Carretera (Rancho M <sup>a</sup> Manuela Nave de Pedro Pérez)	3.6	0.6	0.7	1.0	1.1	0.5	1.0	3.5	3.2	4.5	6.2	-	-
Dunas móviles (Cota 32- Puesto del Vigía)	3.7	1.6	7.5	3.7	4.1	0.8	1.6	5.4	3.3	8.3	5.4	9.1	10.8
abundancia relativa (heces/km)													
media	4.8	3.1	4.6	4.9	4.4	4.1	1.7	5.4	3.8	3.6	4.4	3.5	5.1
E.E.	2.8	1.6	1.4	1.7	2.4	3.5	0.9	2.6	2.0	1.2	1.2	1.8	1.9

Las dimensiones y áreas de todos los transectos empleados, incluido el de las dunas móviles, se presentan en la Tabla 5. Para los 4 períodos de muestreo durante el año 1985 se contabilizaron 319 muestras de excrementos de zorros. También los resultados se dividieron por 2, ya que los transectos se recorrieron tanto de ida como de vuelta, y luego, nuevamente, por dos, ya que los recuentos en 1985 se realizaron bi-mensualmente (el primer muestreo se utilizó para limpiar de excrementos anteriores los transectos y un muestreo repetido por estación se desechó, a fin de tener 4 muestreos estacionales). En algunas ocasiones algunos transectos se recorrieron en un vehículo todoterreno, habiéndose tenido que corregir los resultados mediante el empleo de factores relacionando el número de muestras de excrementos observadas a pie vs el número de muestras de excrementos observadas desde el vehículo. Para el total de experiencias realizadas ( $n = 5$  contabilizaciones) se obtuvo un factor medio de corrección igual a un 18% ( $CV = 30.6\%$ ). Este factor significa que desde el vehículo sólo se detectó el 82% de las muestras que se habrían detectado recorriendo los transectos a pie. Los resultados finales obtenidos se dan a conocer en la Tabla 13. Puede verse que, para los mismos meses de muestreo del año 1984, en el año 1985 se obtuvieron prácticamente los mismos resultados que en el año anterior. Si se aplica la fórmula 1 a estos datos (ver Apéndice 3), haciéndose  $t = 60$  días, la densidad absoluta obtenida para el año 1985 más que duplica la densidad absoluta calculada para el año 1984. Sin embargo, la cantidad media de muestras de excrementos recolectadas/mes/transecto fué prácticamente la misma para los mismos períodos de muestreo en ambos años (46.9 y 46.7 para 1984 y 1985, respectivamente). Esto último sugiere que las densidades absolutas calculadas para ambos años estarían dadas preferentemente por diferencias a nivel de las áreas

TABLA 13. Abundancia relativa de zorros (heces/km) durante el período marzo-noviembre 1985.

<u>TRANSECTO</u>	<u>INVIERNO</u>	<u>PRIMAVERA</u>	<u>VERANO</u>	<u>OTOÑO</u>
Raya de los Americanos	17.7	9.6	15.9	4.6
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	2.9	3.1	5.0	9.6
Raya Pinar de San Agustín- Porquera del Fraile	-	-	6.6	1.6
Raya del Raposo	1.6	-	4.7	1.2
Raya Norte (Raya de los Americanos-Encinillas Altas)	0.0	0.9	0.6	1.2
<u>X + SE</u>	5.6 + 4.1	4.5 + 2.6	6.6 + 2.5	3.6 + 1.6

medias representadas por los distintos transectos utilizados en los dos años ( $\underline{A} = 0,03 \text{ km}^2$  y  $\underline{A} = 0,01 \text{ km}^2$  para 1984 y 1985, respectivamente). En nuestro caso, debido al largo período de tiempo entre los recuentos y a que para la tasa de degradación no se corrigieron los resultados, la densidad absoluta no se calculará para 1985. Futuras comparaciones utilizando el método de contabilización de excrementos de zorros en parcelas permanentes deberían considerar siempre los mismos transectos/parcela.

No se encontró ninguna correlación estadísticamente significativa entre el índice de abundancia dado por el número de muestras de heces de zorros/km, y los factores climáticos y la abundancia relativa de coleópteros ( $\underline{r} = 0,110$ ;  $\underline{r} = -0,184$ ;  $\underline{r} = -0,172$ ;  $\underline{n} = 13$ ; para la precipitación, la temperatura máxima y la abundancia de coleópteros, respectivamente).

En relación con lo anterior resulta de interés destacar que las estimaciones de abundancia relativa de zorros y densidad absoluta de estos animales, obtenidas a partir del número de sus excrementos, se hallaron correlacionadas ( $\underline{r} = 0,825$  ;  $\underline{P} < 0,001$ ;  $\underline{n} = 13$ ). Transformados los datos logarítmicamente y después de haber vuelto a las unidades originales en el caso del intercepto (ver Zar, 1984), se obtuvo la siguiente ecuación relacionando a ambas variables:

$$\underline{Y} = 0,419 \underline{X}^{1,025} \quad (12)$$

Donde,  $\underline{Y}$  es la densidad absoluta (zorros/km<sup>2</sup>) y  $\underline{X}$  es el indicador de abundancia relativa (muestras de excrementos de zorros/km). El valor predictivo de esta ecuación ( $\underline{r}^2 = 68\%$ ) puede considerarse fiable por lo que las ventajas de poder trabajar, a futuro, con esta ecuación serían las siguientes:

a) Pueden establecerse transectos permanentes, previamente limpiados de excrementos anteriores, en áreas que no sean necesariamente caminos o cortafuegos (e.g. sendas entre los matorrales, etc.), permitiendo cubrir un área de estudio mucho mayor y establecer un diseño metodológico de muestreo completamente aleatorizado.

b) Puede determinarse el tamaño teórico de la muestra a utilizar (e.g. empleando en pruebas preliminares segmentos de transectos de una misma longitud).

c) Conociendo la dieta de la especie para diferentes períodos de tiempo, y estableciendo las respectivas ecuaciones de regresión entre la frecuencia de aparición de la categoría de principal alimento en la dieta y el número de muestras de excrementos/km (cf. Andelt y Andelt, 1984), pueden obtenerse factores de corrección apropiados para la tasa de deposición e introducirlos en la ecuación de arriba.

d) Basta recorrer los transectos en un sólo sentido, con la consiguiente economía de tiempo, si se establece previamente sobre un mapa del área de estudio el itinerario de muestreo a seguir.

e) Obteniendo los respectivos factores de corrección para visibilidad de las muestras de excrementos/biotopo, los recuentos pueden realizarse desde un vehículo (nuestro factor de corrección se obtuvo para 4 transectos de pinar y 1 de matorral con sabinar).

f) Si se desea obtener límites simétricos de confiabilidad estadística, la distribución de frecuencias de las muestras de excrementos contabilizadas por segmentos de transecto, igualmente espaciados, puede ajustarse a la distribución binominal negativa (ver White y Eberhardt, 1980).

En este sentido, se discrepa de la opinión de Herrenschildt (1984), autora que concluyó en su tesis doctoral que este mismo índice, al depender del desplazamiento de los animales, debería sólo considerarse como un indicador de presencia-ausencia. Hay que destacar que el énfasis principal de esta autora fué estudiar la utilización del espacio en zorros y, como es sabido (ver Rowland et al., 1984), las distribuciones de heces suelen no estar directamente relacionadas con el modelo de utilización de un determinado biotopo, debido a la distribución en "manchones" de los sitios de alimentación. Al menos, ésto tiene validez en el caso de los mamíferos herbívoros (ver Rowland et al., op. cit.).

#### 1.1.6.- Contabilización de rastros en transectos

Parte de esta metodología ya se ha tratado en un punto anterior, utilizándose una unidad de superficie en vez de una unidad de longitud, como en este caso. Sin embargo, es conveniente detenerse a considerar otros aspectos de este método no tratados en aquel apartado.

El fundamento de la contabilización de huellas o rastros de animales consiste en relacionar estos signos con alguna unidad de esfuerzo. Por ejemplo, Pulliainen (1981) ha estudiado las variaciones en la abundancia relativa de una población de zorros durante 13 estaciones invernales consecutivas, esquiando a lo largo de una ruta de ca. 6 km de longitud. Como el mismo autor ha reconocido, el número de rastros de animales cruzando la línea variará en conformidad con las variaciones en el área de campeo y/o el movimiento diario de los zorros. Si se vuelve a observar la Tabla 9 puede apreciarse una clara correspondencia entre los rastros de entrada y salida atravesando el tran-

secto vallado de las dunas móviles. Basándose en esta información, para obtener un índice de abundancia relativa bastaría con dividir el número total de rastros por dos y luego expresar esta cifra en función de la longitud del transecto. No obstante, la correspondencia media entre los rastros de entrada y salida sugiere solamente que los animales serían residentes en el área ya que, como se muestra en la Tabla 14, el movimiento medio diario de un zorro individual a través del transecto fué igual a 2,9 cruces/día. Considerando esta nueva información, al dividir para cada período de tiempo el número total de rastros por este factor puede lograrse una estimación más fiable, ya que así se obtiene el número discreto de animales por unidad de esfuerzo (ver fórmula 4). Como es lógico, en la Tabla 9  $A^1$  se habría maximizado 2,9 veces, en comparación con  $A^2$ . A pesar de todo, puede observarse en la misma tabla que el índice así definido sólo detectó el pico primaveral admitido para la variación intranual en la abundancia de zorros (Wachendörfer y Frost, 1980; Pielowski, 1976). Esta situación no es sorprendente, puesto que  $A^2$  se ha corregido siempre para un factor que se ha admitido constante. Si se observa de nuevo la Tabla 14 puede notarse que el movimiento de los animales varió entre 0 y 6 cruces/animal/día, reflejándose esta variación en un  $CV = 67,3\%$ . Futuras investigaciones sobre esta metodología deberían dirigirse hacia la obtención de una ecuación de regresión relacionando  $A^1$  y  $M$ . Las experiencias de campo deberían cubrir diferentes períodos de tiempo abarcando las cuatro estaciones del año. Más detalles sobre este método pueden consultarse en Servín *et al.* (1987).

Otra posible fuente de error, a considerar con este método, estriba en la fecha de realización de los recuentos mensuales, ya que parte del año éstos se efectuaron al día siguiente de limpiar la faja de recuento de huellas



TABLA 14. Movimiento diario de cuatro zorros machos adultos a través de la valla de las dunas, detectado mediante seguimiento radiotelemétrico de 24 horas.

---

<u>ANIMAL</u>	<u>FECHA</u>	<u>ENTRADAS</u>	<u>SALIDAS</u>	<u>TOTAL</u>
A	17-18 Dic. 84	1	1	2
A	16-17 Ene. 85	3	3	6
B	16-17 Ene. 85	1	1	2
A	25-26 Ene. 85	2	2	4
C	28-29 Ene. 85	1	1	2
D	28-29 Ene. 85	0	0	0
A	18-19 Feb. 85	2	2	4
<u>X + E.E.</u>		<u>1.4 + 0.4</u>	<u>1.4 + 0.4</u>	<u>2.9 + 0.7</u>
				Rango = 0-6
				C.V. = 67.3%

---

antiguas con el aparato especialmente diseñado para ello (ver Figura 2), mientras que cuando se esperó que las lluvias de otoño-invierno hiciesen esta labor, los recuentos tuvieron un desfase de 2 ó 3 días después de éstas. La razón para proceder de esta manera se debió a que se sabe que la actividad de los mamíferos suele desfasarse respecto de ciertos factores climáticos, (e.g. Mooty y Karns, 1984; Progulske y Duerre, 1964). De hecho, aunque los coeficientes de correlación no fueron significativos, para  $n = 6$ , existió una correlación negativa entre el desplazamiento medio/hora de los animales vs la precipitación ( $r_s = -0,257$ ) y, más marcada, vs la temperatura máxima ( $r_s = -0,600$ ). La última situación ya ha sido puesta en evidencia por Alvarez et al. (1984), en el caso de los lince (Lynx pardina).

#### 1.1.7.- Observaciones directas no sistemáticas

Puesto que las observaciones de zorros en el área de estudio no se sistematizaron (i.e. no se mantuvo constante la unidad de esfuerzo) puede esperarse que este método estará sujeto a una gran variación. Sin embargo, procediendo de la misma manera, Lindström (1982) encontró una buena correlación entre el número de zorros observados y su frecuencia de captura mensual. El método reflejó, también, las variaciones intranuales esperadas en el tamaño de la población, debidas al reclutamiento dado por el nacimiento de las crías en la primavera y a un mayor movimiento debido a la dispersión otoñal de los subadultos y al celo otoño-invernal de los animales sexualmente maduros (Lindström, op. cit.).

En este estudio se encontró que las observaciones mensuales de animales en la RBD se hallaron correlaciona-

das con el número de observadores mensuales registrándolas ( $\bar{r} = 0,811$ ;  $P < 0,001$ ). Debido a esto, debió procederse a corregir para el número de observadores que dieron cuenta de ellas. Los resultados obtenidos se dan a conocer en la Tabla 15. Aunque, en principio, pareciese que durante el año 1985 se observaron más animales, esto no fue así, ya que en ese año 27 observadores fueron los responsables de 50 avistamientos (1,8 observaciones/observador), mientras que en el año anterior 15 observadores observaron 26 zorros (1,7 observaciones/observador). Así, para el mismo número de meses comparados ( $\underline{n} = 8$ ), se obtuvieron cocientes muy similares.

Si sólo se consideran las observaciones corregidas para el año 1985 ( $\underline{n} = 11$ ) en la misma tabla puede verse que los valores más altos se obtuvieron para los meses de noviembre y febrero. Es decir, el método no detectó el aumento primaveral-estival, corrientemente admitido para la especie estudiada (Wachendörfer y Frost, 1980; Pielowski, 1976). Para ese año, la media aritmética fué igual a 1,9 zorros/observador/mes por lo que, si se asume que las observaciones son independientes, el tamaño de la población observada podría estimarse en 23 animales ( $1,9 \times 12$ ), para toda la RBD. Aunque, debido a la relativa sedentaridad en los desplazamientos de los animales (véase más adelante), podría aceptarse la independencia de las observaciones, debido a la densa cobertura de la formación de matorral predominante en el área de estudio (ver valores en Kufner, 1986) sería muy poco probable que la cifra anterior sea un estimador confiable del tamaño de la población de zorros presentes en la RBD, debido a su baja detectabilidad. De hecho, desde noviembre 1984 a febrero 1987, R. Laffitte (com. pers.) ha capturado 15 animales diferentes (i.e. 7 animales distintos/año), no siendo esta especie el objetivo principal de su programa de trampeo.

TABLA 15: Observaciones mensuales de zorros en el área de estudio.

MES	(A)	(B)	
	Nº DE ZORROS	Nº DE OBSERVADORES	(A/B)
Nov. 83	1	1	1
Dic.	1	1	1
Feb. 84	1	1	1
May.	1	1	1
Jun.	1	1	1
Jul.	5	3	1.7
Ago.	6	1	6
Sep.	5	3	1.7
Oct.	5	3	1.7
Nov.	2	2	1
Dic.	3	3	1
Ene. 85	11	5	2.2
Feb.	5	2	2.2
Mar.	3	2	1.5
Abr.	4	2	2
May.	1	1	1
Jun.	7	5	1.4
Jul.	7	3	2.3
Ago.	11	5	2.2
Sep.	4	3	1.3
Oct.	6	5	1.2
Nov.	9	3	3

X  $\pm$  SE

4.5  $\pm$  0.7

2.5  $\pm$  0.3

1.8  $\pm$  0.2

Además, en el caso de esta especie la probabilidad de captura/individuo/unidad de tiempo puede esperarse que sea bastante menor a la unidad. En síntesis, los 23 animales corresponderían sólo a los animales ¡observados!.

Trabajando en áreas llanas y despejadas, Schantz y Liberg (1982) en Suecia, y Artois (1981) en Francia han obtenido resultados confiables al contabilizar a los animales sobre parcelas permanentes, recorriendo itinerarios fijos de muestreo cubriendo las parcelas. Tomando en cuenta el patrón de actividad temporal crepuscular-nocturno atribuido a la especie (e.g. Maurel, 1980), los investigadores mencionados aumentaron la probabilidad de observación realizando sus contabilizaciones de noche y ayudándose para ello con un foco de luz potente.

Para una totalidad de 45 observaciones de zorros en el área de estudio, comprendiendo el período noviembre 1984 a diciembre 1985 y compiladas por R. Laffitte (com. pers.), sólo 5 de éstas correspondieron a animales "marcados" con sus propios collares radio-emisores y, además, con marcas hechas con cinta reflectante en orden a aumentar la probabilidad de visión nocturna. Esto es equivalente a un porcentaje de re-observación mensual igual a un 0,9%. Por esta razón, en el caso de combinarse el método de las observaciones corregidas con los métodos tradicionales de captura, marcado y recaptura, o re-observación, tampoco se obtendrían estimadores fiables del tamaño de la población ya que su validez depende, precisamente, del número de recapturas, o re-observaciones (e.g. Caughley, 1977).

A la luz de los antecedentes mencionados, se estima que el método de las observaciones, en el caso de sistematizarse éstas, sólo podría aplicarse en el área de estudio en la zona de marisma, cuando ésta no se encuentre inundada. De cualquier manera, este método presentaría utilidad

si se le emplea para detectar cambios en las tendencias anuales del tamaño de la población. Más aún, como se verá a continuación, este método, combinado con información obtenida radiotelemétricamente sobre el uso de caminos y cortafuegos por los animales, puede llegar a tener una gran utilidad práctica a la hora de estimar el tamaño de la población de zorros presentes en la RBD.

1.1.7.1. Observaciones corregidas de zorros combinadas con el grado de utilización de caminos por parte de los animales, obtenido radiotelemétricamente

Se estima que el método que a continuación se desarrollará puede ser particularmente útil en el caso de los Parque Nacionales y otras categorías de espacios naturales protegidos, donde es una práctica habitual registrar y localizar sobre un mapa del área las observaciones de animales obtenidas como resultado del patrullaje rutinario de los guardas, turistas e investigadores.

Puesto que el número de animales observados y el número de observadores se encontraron correlacionados, una vez corregidas las observaciones debió procederse a desarrollar una ecuación relacionando el número de animales vistos vs. el cociente animales vistos/observador (datos originales con transformación logarítmica). Se encontró que ambas variables se hallaban correlacionadas ( $r = 0,725$ ;  $P < 0,001$ ), con un coeficiente de determinación de un 53% y la siguiente ecuación de regresión:

$$\hat{Y} = 1,9 \underline{X}^{1,3} \quad (13)$$

En donde  $\hat{Y}$  es el número de animales observados/mes, y  $\underline{X}$  es el cociente número de animales/observador/mes.

Para el cociente medio de 2,5 zorros/observador/mes ( $n = 22$ ), calculado de los datos de la Tabla 15, puede obtenerse con la ecuación un total de 75 animales/año. Sin embargo, como se señaló anteriormente, para un año puede estimarse una proporción de re-observación/animal discreto igual a 0,1 ( $0,9\% \times 12$ ). De esta forma, el número anual de observaciones independientes de animales se reducirá a 68 individuos discretos ( $75 - 75 \times 0,1$ ).

Como ya se ha enfatizado, la cantidad anterior, aunque se trata de una cifra asumida discreta, sólo es indicativa del número de animales observados. Puesto que la gran mayoría de las observaciones fueron debidas a investigadores conduciendo un vehículo por caminos o cortafuegos, al dirigirse o retornar de sus sitios de trabajo en el campo, puede deducirse que la probabilidad de observar a un animal en/o atravesando un camino, será función de la utilización que de éstos hagan los animales/unidad de tiempo. Es ante esta situación donde la información obtenida radiotelemétricamente adquiere especial importancia a la hora de estimar la probabilidad diaria de cruces de caminos en zorros. Durante el otoño de 1984 y el invierno de 1985 se realizaron seguimientos intensivos de 24 h de duración a 4 zorros machos adultos presentes en el sector de dunas móviles y pinar de repoblación y, teniendo en cuenta el área de campeo diaria de los animales (obtenida de la unión de las localizaciones más extremas), pudo estimarse el número total de cruces diarios que los animales realizaron sobre los caminos incluidos dentro de sus áreas diarias de campeo. Puesto que en no todos los casos el tamaño de la muestra fue siempre igual a 24 h, el número total de cruces de caminos por los animales se expresó primero por hora y luego se extrapoló para obtener el número total diario de cruces de caminos/animal. Tomando en cuenta las veces que los animales atravesaron o no los caminos en un

día, pudo estimarse una probabilidad igual a 0,433 (véase Tabla 16), cifra que no difirió estadísticamente de  $\underline{P} = 0,5$  (" $\underline{t}$ " = 4,303;  $\underline{P} > 0,05$ ), valor que se utilizará en los cálculos que siguen a continuación.

Ya que la probabilidad anterior sólo está basada en animales macho y adultos, teniendo sólo validez para el sector de dunas y pinar y para la estación de otoño-invierno, y no tomando en cuenta la detectabilidad de los animales por parte de un observador, puede considerársela una probabilidad "teórica" debiendo, por tanto, comprobarse en forma "empírica". Afortunadamente, se dispone de información bastante confiable para realizar lo anterior, ya que M.B. Kufner (com. pers.) durante sus contabilizaciones estacionales de conejos, de 3 días de duración cada una y realizando 4 recuentos diarios, empleando un itinerario de 15,5 km de longitud y conduciendo un vehículo todo terreno a menos de 20 km/h (ver los biotopos considerados en el mapa presentado por esta investigadora en su tesis de doctorado, Kufner, 1986), debió cubrir un total de 744 km/año, suponiendo 37 h de observación en el campo. Como ella sólo observó 1 zorro (M.B. Kufner, com. pers.) puede calcularse una probabilidad empírica de avistar a un animal/hora igual a 0,027, valor muy similar al obtenido teóricamente: 0,021 (0,5/24). De esta manera, la probabilidad media final puede admitirse como siendo igual a 0,6 cruces diarios de caminos/zorro en el área de estudio. Dividiendo la cifra de 68 zorros discretos, estimados con la Fórmula 13, por esa probabilidad se obtienen, finalmente, 113 animales, o una densidad absoluta de 1,7 zorros/km<sup>2</sup>. Esta estimación coincide casi exactamente con las obtenidas por los métodos de la contabilización en parcelas permanentes y del número de rastros presentes en una parcela delimitada, corregidos radiotelemétricamente.

Para concluir, pueden destacarse los siguientes pun-



TABLA 16. Utilización diaria de caminos por los zorros estudiados radioteleméticamente en el área de estudio.

<u>ANIMAL</u>	<u>Nº DE CRUCES DE CAMINOS/DIA</u>	<u>Nº DE NO CRUCES DE CAMINOS/DIA</u>	<u>N</u>
"Luis Alfonso"	2	21	23
	5	19	24
	6	6	12
<u>Media</u>	4.3	15.3	19.6
"Violo"	11	12	23
	7	15	22
<u>Media</u>	9	13.5	22.5
"Pepe"	9	4	13

tos, referentes al método de las observaciones no sistemáticas de zorros y su modificación "radiotelemétrica":

- a) Que el método sería de utilidad para detectar cambios en las tendencias anuales del tamaño de la población.
- b) Que las observaciones de animales deben corregirse para el número de observadores registrándolas/unidad de tiempo.
- c) Que una vez estimado el número de animales corregido con la Fórmula 13, éste debería corregirse también por el factor de re-observación, haciendo las observaciones independientes unas de otras, y para la probabilidad del cruce de caminos de los animales/unidad de tiempo.
- d) Que en el futuro, para sistematizar aún más el método, debería también registrarse junto con las observaciones, el período de tiempo que los observadores emplearon en recorrer los caminos y/o cortafuegos del área de estudio.

#### 1.1.8.- Crecimiento de la población

Como bien puede evidenciarse de la información proporcionada en los apartados anteriores, ninguno de los métodos de densidad absoluta o abundancia relativa, para los cuales se ha dispuesto de datos en los mismos períodos de tiempo durante 2 o más años consecutivos, fué capaz de detectar un aumento en el tamaño de la población de zorros durante el período de tiempo que abarcó este estudio (1983-1985). Como ya se indicó respecto del índice de visitas a estaciones de atracción olfativas, a través de un ANOVA no paramétrico de una vía no se encontraron diferencias entre los muestreos otoñales correspondientes a los años 1983, 1984 y 1985. Al seguir el método propuesto por Roughton y Sweeny (1982) tampoco se encontraron diferencias al comparar los años en parejas (prueba "t" pareada " $t$ " = 2,000;  $P > 0,20$ , para 1983 vs 1984; " $t$ " = 1,000;  $P >$

0,20, para 1984 vs 1985; "t" = 4,017; P > 0,10, para 1983 vs 1985).

La misma conclusión se obtiene al comparar los índices de abundancia relativa basados en el número de muestras de heces de zorros/km, para los mismos períodos de muestreo durante los años 1984 y 1985. Así, el valor de este índice fué  $5,1 \pm 0,6$  ( $n = 4$ ), en 1984, y  $5,5 \pm 1,9$  ( $n = 4$ , en 1985), cifras que no difirieron estadísticamente entre sí (prueba "t" para muestras independientes, "t" = 0,2000; P > 0,20).

Como se señaló en el apartado anterior, el índice de observaciones corregidas fue prácticamente el mismo durante los años 1984 ( $1,9 \pm 0,6$  zorros/observador) y 1985 ( $1,9 \pm 0,3$  zorros/observador).

Sintetizando, puede decirse que durante el trienio 1983-1985 la población de zorros presentes en la RBD no ha aumentado, sino que se ha mantenido relativamente estabilizada. Resultados muy similares han sido obtenidos en Suecia por Schantz y Liberg (1982) (véase también Schantz, 1984, y Erlinge et al., 1984b).

Utilizando tres métodos diferentes, la densidad de zorros se estimó en 1.7 animales/km<sup>2</sup> (observaciones no sistemáticas corregidas radiotelemétricamente), 1,66 animales/km<sup>2</sup> (rastros sobre un área delimitada corregidos radiotelemétricamente), y 1,7 animales/km<sup>2</sup> (recuento de excrementos en parcelas permanentes). De esta forma la densidad absoluta media de zorros en la RBD puede estimarse en 1,6 animales/km<sup>2</sup>, es decir, una población media de 109 animales. Sabiendo que el área de campeo media ponderada para los zorros es en la RBD 1,3 km<sup>2</sup> (véase más adelante), a través del empleo de la Fórmula 2 pudo obtenerse una densidad absoluta de 0.8 animales/km<sup>2</sup>, significando esta estimación una población igual a 55 zorros para toda la RBD. Como ya se ha señalado anteriormente, se estima que este

método sería un subestimador del verdadero tamaño de la población de animales presentes en el área de estudio, o maximizador si se toma en cuenta el tamaño de grupo medio de los zorros/área de campeo (ver Maurel, 1980).

#### 1.1.9.- Comparación entre los distintos métodos

Para la comparación entre métodos que estiman el tamaño de una población pueden utilizarse alguna de las siguientes aproximaciones:

a) Utilizar como control poblaciones cerradas cuyo tamaño es conocido (e.g. Balley y Putman, 1981).

b) Considerar como control un método que se asume, "a priori", el más adecuado (e.g. Conner y Labiski, 1985).

c) Ajustar la distribución empírica de los datos obtenidos a una determinada distribución estadística (véase, a modo de ejemplo, Caughley, 1977).

d) Utilizar más de dos métodos simultáneamente y compararlos a través de análisis de correlación y regresión (e.g. Gibb et al., 1969).

e) Comprobar experimentalmente cada una de las presunciones propias en las cuales está fundamentado cada método.

En el caso de mamíferos carnívoros como los zorros, la primera aproximación es casi imposible de llevar a la práctica. En nuestro caso, la segunda aproximación tampoco pudo seguirse porque antes de iniciar los estudios en la RBD no se disponía de ninguna información preliminar sobre este aspecto. La tercera aproximación sólo tiene validez estadística y suele aplicarse principalmente a métodos de captura, marcado y recaptura, alternativas difíciles de utilizar con carnívoros (ver Mech, 1974; Pelton y Marcum, 1977; Rau et al., 1985b).

Con la excepción de la primera aproximación, la última es una de las más valiosas, sin embargo también es la que supone la recopilación de mayor información en el campo y el diseño de experiencias ad hoc, consumidoras de tiempo y dinero. Debido a esto, en el presente trabajo se seguirá la cuarta aproximación.

Según nuestra propia experiencia, en el caso de estudios intranuales todas las pruebas estadísticas usualmente empleadas para este propósito impondrían restricciones que datos de esta índole no cumplirían (J.R. Rau, datos no publicados). Por ejemplo, el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson ( $\underline{r}$ ) asume que los datos provienen de distribuciones continuas y normales; el coeficiente análogo de correlación no paramétrica de Spearman ( $\underline{r}_s$ ) es afectado por los empates y no considera, al basarse en ordenamientos, el gradiente de diferencias de magnitud absoluta entre dos períodos de muestreo consecutivos; los análisis de regresión y covarianza (asumiendo que los datos puedan linearizarse con las transformaciones adecuadas o emplearse modelos para regresiones no lineales) sólo pueden aplicarse al caso de comparaciones interanuales. Aunque el coeficiente de correlación de Ives y Gibbons,  $\underline{r}_n$  (ver Zar, 1984), parecería adecuado para tratar datos discontinuos y polimodales, su deficiencia es no considerar en absoluto la magnitud de los datos, ya que sólo trabaja para variables de carácter dicotómico.

Considerando las restricciones anteriores, se ha optado por utilizar el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, corregido para los empates ( $\underline{r}_s$ ), y el coeficiente de concordancia de Kendall,  $\underline{W}$  (ver Siegel, 1956). Esta última prueba no paramétrica, análoga a una correlación múltiple, es particularmente ventajosa ya que, aún cuando las correlaciones pareadas entre distintos métodos obtenidas con  $\underline{r}_s$  no alcancen un nivel de significación es-

tadística determinado, es capaz de detectar las variaciones intranuales en la abundancia o densidad de animales. Una ventaja adicional de  $\underline{W}$  es que se halla relacionado con  $\underline{r}_s$  (Siegel, 1956; véase también Rau *et al.*, *ms.*). Por último, la matriz de correlación puede someterse a un análisis de agrupamientos evidenciándose el grado de similitud entre los diferentes métodos empleados a través de dendrogramas (ver Dixon, 1975), ya que  $\underline{r}_s$  puede emplearse como un índice de similitud (*cf* Rau *et al.*, *op. cit.*; J.R. Rau, datos no publicados). La matriz de correlación se presenta en la Tabla 17, donde se comparan 5 métodos diferentes para estimar densidad absoluta y/o abundancia relativa en zorros. Se nota que, a pesar de que algunos coeficientes de correlación son aceptables, debido al tamaño de la muestra empleada sólo estuvieron significativamente correlacionados el método de la contabilización de excrementos en parcelas permanentes *vs.* el índice de abundancia relativa análogo (Nº excrementos/km) y el índice de visitas a estaciones de atracción olfativa *vs.* las observaciones corregidas para el número de observadores. También puede verse que, a excepción del método de las observaciones no sistemáticas corregidas, todos los métodos restantes se correlacionaron negativamente con el método de la contabilización de rastros corregidos radiotelemétricamente.

En la Tabla 18 se presentan los rangos de ordenamiento, sus sumas de desviaciones, y el "mejor orden estimado" (ver Siegel, 1956) para las comparaciones entre métodos efectuadas con la prueba de concordancia de Kendall. El valor obtenido para este coeficiente resultó ser estadísticamente significativo ( $\underline{W}_c = 0,402$ ;  $\underline{P} < 0,05$ ), pudiéndose concluir que todos los métodos concordaron en detectar las variaciones intranuales en la abundancia y/o densidad absoluta de la población de zorros estudiada. En la misma tabla se puede observar que, de acuerdo con el mejor orde-

TABLA 17. Matriz de correlación entre los diferentes métodos empleados para estimar abundancia relativa y densidad absoluta en zorros. Entre paréntesis el tamaño de la muestra empleado y con un asterisco el coeficiente de correlación significativo. A = Índice medio de visitas a estaciones de atracción olfativas; B = Contabilización de rastros atravesando un transecto permanente; C = Contabilización de muestras de heces de zorros/km; D = Observaciones de zorros corregidas para el número de observadores; E = Densidad absoluta de zorros obtenida de la contabilización de muestras de excrementos en parcelas permanentes.

---

	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>	<u>D</u>	<u>E</u>
A	1.000	-0.241 (9)	0.469 (11)	0.601 (9) *	0.306 (11)
B		1.000	-0.021 (13)	0.302 (11)	-0.212 (13)
C			1.000	0.463 (13)	0.708 (13) *
D				1.000	0.241 (13)
E					1.000

---

TABLA 18: Comparación mediante el índice de concordancia de Kendall de los métodos empleados para estimar abundancia relativa y densidad absoluta de los zorros presentes en el área de estudio. Se muestran los rangos de ordenamiento y el "mejor orden estimado (ME)". Métodos como en la Tabla 17.

METODO	NOV. 83	DIC.	ENE. 84	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.
A	7.5	3	11	5	1	3	9	3	6	7.5	10
B	5	1	2	11	9.5	5	5	9.5	5	5	8
C	9	2	8	6	1	11	5	4	7	3	10
D	2	2	8.5	7	2	6	10	8.5	5	4	11
E	10	3	6	4	1	9	8	6	11	2	6
Rangos	33.5	11	35.5	33	14.5	34	37	31	34	21.5	45
<u>ME</u>	6	1	9	5	2	7.5	10	4	7.5	3	11



namiento estimado, para el año 1984 los valores más altos de abundancia y/o densidad se obtuvieron en mayo y octubre. Es decir, en la primavera y en el otoño, como han concluido otros investigadores que se han preocupado de este tema (Wachendörfer y Frost, 1980; Pielowski, 1976).

De acuerdo con su grado de correlación negativa frente a los demás métodos, sabiendo de la variabilidad del método de la contabilización de rastros (cf. Mooty y Karns, 1984), y asumiendo el mismo esfuerzo en la obtención de datos para con cada uno de los métodos empleados, puede estimarse que los tres mejores métodos fueron el índice de visitas a estaciones de atracción olfativa, el método de la contabilización de excrementos en parcelas permanentes, y el índice de abundancia relativo análogo, en ese mismo orden (cf. Tabla 17).

A modo de corolario para el capítulo completo referente a los métodos de estimación de abundancia, densidad, tamaño y crecimiento de la población de zorros, puede decirse que, en general, los métodos empleados fueron de utilidad para estimar la densidad absoluta de zorros en la RBD (media aritmética = 1,6 animales/km<sup>2</sup>) y/o las variaciones intranuales en ésta (máximos en primavera y en otoño). El tamaño medio de la población de zorros en la RBD pudo estimarse así en 109 animales, manteniéndose estable durante el período de estudio (octubre 1983 a noviembre 1985). Más importante, se estima que se han abierto nuevas vías para estimar estos parámetros poblacionales aprovechando la potencialidad que en este sentido proporcionan las técnicas radiotelemétricas. Las investigaciones en este campo pueden llegar a ser bastante amplias (e.g. Conner et al., 1983; Greenwood et al., 1985; Servin et al., 1987).

## 1.2.- Hábitos alimenticios

### 1.2.1.- Una consideración preliminar: segregación de biotopo en lagomorfos

Puesto que en la RBD se hallan representadas dos especies de lagomorfos: el conejo silvestre europeo (Oryctolagus cuniculus) y la liebre ibérica (Lepus cf. granatensis, véase Palacios, 1979; y Schneider y Leipoldt, 1983, para una aproximación taxonómica diferente), se estimó de interés estudiar la distribución de estas dos especies, con el objeto de poder aplicar después estos resultados al análisis de excrementos de zorros, de acuerdo con el biotopo en que éstos fueron recolectados. La información obtenida se da a conocer en la Tabla 19. En ella puede verse que ambas especies presentaron una distribución en alopatría contigua (ver concepto en Grant, 1972), coexistiendo solamente en los biotopos transicionales entre el matorral y la marisma (ver Allier et al., 1974), es decir, las zonas de praderas, helechales y juncales, y segregándose claramente en las zonas de matorral, donde domina el conejo, y marisma, donde domina la liebre.

Esta interacción, caracterizada por una coexistencia casi permanente, resultado de la competencia por el espacio, sería un claro ejemplo de una coexistencia de "tipo 1" (sensu Grant, op. cit.).

Al desplazarse los zorros ca. 7 km/día (véase más adelante), es muy probable que puedan recorrer varios biotopos durante ese período de tiempo. Sin embargo, en este estudio se ha demostrado que, espacialmente hablando, los zorros fueron bastante sedentarios, utilizando su área de campeo en forma intensiva y no extensiva. De hecho, sólo uno de los 10 animales radio-instrumentalizados realizó "excursiones" (sensu Niewold, 1973), sin abandonar el área

TABLA 19: Diferencias en la utilización de biotopos (heces/m<sup>2</sup>) entre conejos y liebres. Nótese que la abundancia relativa de ambas especies diverge en los extremos del gradiente de biotopos muestreado.

<u>BIOTOPO</u>	<u>CONEJO</u>	<u>LIEBRE</u>	<u>"t"</u>	<u>P</u>
Marisma	10.8 $\pm$ 2.4	40.8 $\pm$ 8.3	3.470	0.002
Marisma ecotonal	5.4 $\pm$ 1.6	15.7 $\pm$ 6.6	1.520	0.200
Juncal	81.1 $\pm$ 11.7	89.7 $\pm$ 17.4	0.410	0.500
Helechal	13.8 $\pm$ 4.0	17.3 $\pm$ 7.5	0.410	0.500
Matorral ecotonal	19.1 $\pm$ 3.5	11.5 $\pm$ 3.4	1.540	0.200
Matorral	38.3 $\pm$ 8.7	1.4 $\pm$ 4.4	3.780	0.002

de estudio. Por otra parte, como luego se verá, los zorros de la RBD exhibieron una fuerte selección de biotopo. Como puede observarse en la Figura 3 (datos en Tabla 13), del total de transectos donde se recolectaron excrementos de zorros, sólo el correspondiente a la Raya de las Perdices, es probable que haya contenido más presas correspondientes a liebres, cometiéndose errores en la asignación de los restos de pelos presentes en las heces a una u otra especie. Como se ha señalado con anterioridad, no es tarea fácil el poder diferenciar microscópicamente los pelos de los conejos de los de liebres (ver Day, 1966). Afortunadamente, como puede verse en la Tabla 13, en estos transectos fue donde menos excrementos de zorros se pudieron recolectar, probablemente debido a que en esa zona estos animales fueron menos abundantes (ver Rau et al. 1985a) en comparación con otros biotopos de la RBD. En definitiva, la asignación de una u otra categoría específica de lagomorfo sólo presentaría dificultades en el análisis de aquellos excrementos de zorros recolectados en la zona de "La Vera". Esta situación atañería particularmente al análisis de la muestra de excrementos de crías de zorros, recolectada en el año 1985 en esa zona. Lo mismo sería válido, también, para el caso del estudio de la dieta en linces, cuyos excrementos suelen depositarse principalmente en ese área (ver Rogers, 1978; Delibes, 1980a; Rau et al. 1985a).

En la zona citada la proporción por biomasa liebre/conejo fue igual a 2,6 (cf. Rau et al., op. cit.). Como se recordará, Floyd et al. (1978) han demostrado que la presencia de restos no digeridos presentes en los excrementos se encuentra directamente relacionada con el peso corporal de las especies-presa. Así, al ser las liebres de un mayor peso corporal que los conejos (i.e. 2,0 vs 0,9 kg, respectivamente, datos para la estación de otoño, ver Rau et

al., op. cit.), podría esperarse que las primeras dejaran proporcionalmente menos restos en los excrementos que los conejos. Aunque es posible diferenciar por la morfología de los molares liebre de conejos (véase Palacios, 1978), este criterio resulta, sin embargo, poco aplicable en el análisis de excrementos, ya que en éstos las piezas dentarias generalmente se encuentran fragmentadas. De todas formas, debe considerarse que las liebres serían más difíciles de cazar, si se comparan con la oferta de conejos mixomatosos. En síntesis, es quizás probable que los estudios anteriormente mencionados hayan subestimado, en la dieta de lince y zorros, la presencia de liebre. Por ejemplo, cuando se recolectaron los excrementos correspondientes a los cachorros de la hembra radio-instrumentalizada que crió en la zorrera del Caño de la Raya, se encontró el pellejo de una liebre.

Más detalles sobre la segregación de biotopo entre conejos y liebres, pueden consultarse en Rau et al. (1987).

#### 1.2.2.- Dieta del zorro en Doñana

Incluyendo tanto muestras como deyecciones individuales de zorros, durante el período comprendido entre los años 1982 y 1985 se han analizado, considerando en conjunto a adultos y crías, un total de 910 muestras de excrementos de zorros recolectadas en la RBD.

En lo que se refiere a la dieta de las crías en mayo de 1984 se recolectaron 77 deyecciones, obtenidas junto a una zorrera localizada en la zona de dunas móviles. Posteriormente, en junio de 1985 se recolectaron 52 deyecciones más, recolectadas en otra zorrera localizada en la zona de "La Vera", y que fue utilizada para criar por una hembra

preñada radio-instrumentalizada. Los resultados referentes al análisis de las dos muestras se presentan en la Tabla 20.

A juzgar por una amplitud de nicho trófico semejante, calculado con el índice de Herrera (1976), y por un grado de similitud trófica igual a un 66,9%, obtenido de una ligera modificación del índice de Schoener (1968), puede considerarse que las dietas fueron en general equivalentes en ambos sitios. Tomando en cuenta sólo la frecuencia de aparición de las presas para las dos zorreras estudiadas, el componente principal de la dieta fueron los lagomorfos. Dada la marcada segregación espacial existente entre las dos especies de lagomorfos presentes en el área de estudio, (a la que ya hemos referido), con cierta seguridad puede asumirse para la zorrera de las dunas móviles que la totalidad de lagomorfos apareciendo en las deyecciones analizadas correspondieron a conejos. Como se encuentra bastante bien establecido en la literatura, los zorros, al comportarse como generalistas tróficos, consumirían a sus presas en función de su abundancia y disponibilidad por lo que, en el caso de la zorrera de "La Vera" habrían consumido liebres y conejos en concordancia con las proporciones de estos dos lagomorfos determinadas para este sector por Rau *et al.* (1987). Si se considera, además, el efecto que tendría la relación superficie: volumen (ver Floyd *et al.*, 1978; véase también Weaver y Hoffman, 1979) sobre la presencia de restos no digeridos en los excrementos, es probable que las liebres hayan tenido una mayor representación en las heces analizadas de zorros. Si se observa la Tabla 20 pueden, empero, destacarse algunas diferencias en cuanto a las presas secundarias presentes en las heces de crías de zorros recolectadas en las dos zorreras estudiadas. Así, en la zorrera de las dunas móviles predominaron los insectos (en su mayoría coleópteros pertenecientes a

TABLA 20. Dieta de los zorros crías del área de estudio (frecuencia de aparición, %). D es el índice de diversidad trófica de Herrera (1976).

<u>PRESAS</u>	<u>DUNAS MOVILES</u> <u>(MAYO 1984)</u>	<u>ECOTONO MATORRAL-</u> <u>MARISMA (JUNIO 1985)</u>	<u>BURGOS (DELIBES Y</u> <u>MAÑEZ, 1984) AGOSTO 1978</u>
Lagomorfos	72.7	63.5	96.1
Roedores	7.8	3.8	10.6
Mamíferos ind.	1.3	3.8	0.0
Reptiles	29.9	13.5	0.0
Aves	3.9	7.7	9.2
Insectos	64.9	9.6	15.2
Crustáceos	0.0	7.7	0.0
Frutos	1.3	5.8	0.0
<u>D</u>	8.956	8.886	3.318
<u>n</u> deyecciones	77	52	414

los géneros Rhizotrogus y Scarites), mientras que en la zorrera de "La Vera" se hallaron representados los cangrejos americanos (Procambarus clarki), una especie de crustáceo introducido que parece estar expandiéndose rápidamente en las zonas anegadas del área de estudio. Para concluir, al igual que encontraron Delibes y Mañez (1984), analizando la dieta de crías de zorros en otro área mediterránea de España, puede admitirse que la dieta principal de los cachorros serían las presas de un alto valor proteico y energético, tales como los lagomorfos (ver Aldama, 1986).

En la Figura 8 se comparan las dietas de zorros adultos (sin seguridad de que hayan sido los que alimentaron a los cachorros) y crías, para una muestra recolectada en la zona de dunas móviles y pinar, durante un mismo período de tiempo (mayo 1984). Se observa que las dietas para ambas macro-clases de edad en zorros fueron diferentes, siendo mayor la representación de conejos en la dieta de las crías y, a la vez, mayor el consumo de insectos y frutos en la dieta de los adultos. Diferencias en la dieta de zorros adultos y crías han sido señaladas por varios autores (e.g. Witt, 1976, 1980; Sequeira, 1980). Al parecer se deberían a razones de tipo metodológico ya que, por ejemplo, Frank (1979) ha demostrado que el factor de digestibilidad para conejos es en las crías de zorros 3 veces más alto que el calculado para sus congéneres adultos. Esto significa que para una misma frecuencia de aparición de esta presa en los excrementos las crías habrían consumido en términos de biomasa, más conejos que sus presuntos padres. Sin embargo, ello no está en contradicción con un cierto grado de "altruismo" (ver Moehlman, 1979) por parte de los padres que, sin lugar a dudas, deben cazar para sus crías, pero se alimentarían más bien de los restos de las presas más rentables dejados por sus cachorros (ver un ejemplo en



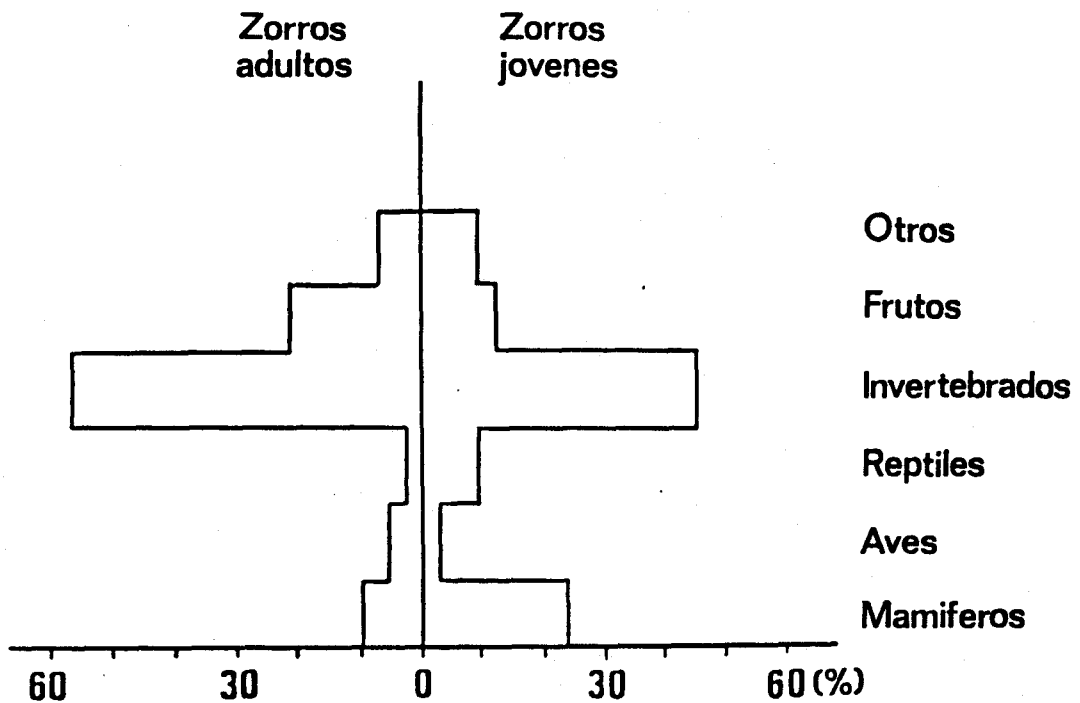


Figura 8. Comparación de las dietas primaverales de zorros adultos y crías en la zona de pinar de repoblación y dunas móviles. En abscisa se muestra la frecuencia de aparición de las presas (%). Nótese el mayor consumo de mamíferos y el menor consumo de invertebrados en las crías respecto de los animales adultos. (modificado de Rau *et al.*, 1985a).

Frank, 1979). De esta manera, los adultos deberían complementar su dieta con otras presas secundarias, tales como frutos e insectos. Una conducta de crianza altruista, refuerza el cuidado parental de las crías, aumentando su probabilidad de supervivencia al hacerse independientes.

En cualquier caso, el efecto medio anual de la predación de zorros sobre conejos debería verse reflejado también en la dieta de los animales de vida libre, ya que según se ha dicho son los padres los que deben alimentar a sus cachorros. Desafortunadamente, como bien ha demostrado Mulder (1985), el efecto de un predador sobre su presa principal rara vez puede estimarse con seguridad a partir del conocimiento de su dieta. Una forma de aproximación a este problema, es el empleo de los llamados "factores de digestibilidad" (FD) (e.g. Lockie, 1959 ; Frank, 1979; Goszczynski, 1974; Yoneda, 1982). No obstante, como cada FD es independiente, en el caso de especies eurífagas como los zorros debería contarse con bastantes estimaciones de los FD. Sin embargo, cuando se trabaja en condiciones de campo es a menudo poco práctico dedicarse a obtener los pesos secos excretados por muestra de excrementos para cada categoría de alimento consumido. Por esta razón, en este estudio se ha decidido adaptar al caso de los zorros el método desarrollado para lobos por Floyd et al., 1978). Este método requiere conocer la frecuencia de aparición individual de cada categoría de alimento por muestra de excremento analizada y el cociente entre la biomasa consumida para cada tipo de alimento y el número de heces producidas recolectables con esa categoría de presa. El fundamento teórico de este método es que de acuerdo con la relación superficie a volumen de las presas, aquéllas de mayor tamaño corporal (i.e. peso) deberían dejar relativamente menos restos identificables en los excrementos (e.g. pelos), resultando la frecuencia de aparición final en una

infravaloración de las presas grandes y en una supervaloración de las presas pequeñas. Si se relaciona el peso medio vivo de cada categoría de presa vs. el cociente ya mencionado, resulta posible obtener una ecuación de regresión a partir de la cual puede "corregirse" la aparición de cada presa y determinarse las biomásas excretadas para cada tipo de presa, así como el número discreto de individuos-presa consumidos/animal/periodo de tiempo.

Un supuesto básico del método sugerido por Floyd et al. (1978) es que el cociente peso consumido/heces producidas se refiere a la aparición en las heces de un único tipo de presa. Esta situación tiene validez en el caso de los mamíferos carnívoros grandes, que también consumen presas grandes, pero no en el caso de los zorros, donde no es infrecuente encontrarse con dos o más categorías de presas formando los excrementos. Por esta razón, en una submuestra de 345 heces de zorros se estimó para 6 categorías tróficas comunes en la dieta de los zorros de áreas mediterráneas ibéricas (cf. Amores, 1975), la proporción de cada categoría que acontecía de forma individual en las heces analizadas. Las proporciones referentes a la "unicidad" de cada categoría de alimento en las muestras de excrementos se presentan en la Tabla 21. Ya que en nuestro análisis global de la dieta media anual de los zorros de la RBD se han combinado tanto muestras como deyecciones individuales, con objeto de obtener categorías individuales de presas/muestra debió procederse a multiplicar las frecuencias de aparición para cada presa por su correspondiente "razón de unicidad". Esta aproximación supone la reducción relativa del tamaño de muestra a emplear. En nuestro caso 781 muestras resultaron equivalentes a 446 muestras conteniendo únicamente un determinado tipo de alimento. Sin embargo, al calcular el tamaño teórico de la muestra para aquella categoría con una mayor frecuencia de

TABLA 21. Análisis de la dieta media anual de los zorros del área de estudio.

El tamaño de la muestra se indica entre paréntesis.  $D$  es el índice de diversidad trófica de Herrera (1976).  $N$  = Número de apariciones;  $F = N_i/781$  = frecuencia de aparición;  $F_n = N_i/N$  (Maehr y Brody, 1986) = frecuencia respecto de las apariciones;  $P_u$  = razón de "unicidad" de cada presa en una muestra de excrementos;  $A = ((P_u \times F_i) \times 781)/100$  = número de muestras conteniendo sólo una categoría de presa;  $B$  = Peso de las presas (kg);  $C = 0.0813932 + 0.000566098 B$  (kg);  $D = (A \times C)/$  ( $A \times C$ ) = biomasa relativa consumida (Ackerman, 1984);  $E = (D/B)$  ( $D/B$ ) = número relativo de individuos consumidos (Ackerman, 1984);  $Co = 12 ((A \times C)/B)$  116 = consumo medio anual de presas por la población de zorros presentes en el área de estudio, estudiada con el método de contabilización de excrementos en parcelas permanentes;  $I_1 = ((D + E)F)/(D + E)F$  = índice de importancia de Pinkas et al. (1971);  $I_2 = (D + E + F)/(D + E + F)$  = índice de importancia de George y Hadley<sup>2</sup> (1979)

<u>PRESAS</u>	<u>N(781)</u>	<u>F(%)</u>	<u>Fn(%)</u>	<u>Pu(345)</u>	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>	<u>D(%)</u>	<u>E(%)</u>	<u>Co</u>	<u>I<sub>1</sub>(%)</u>	<u>I<sub>2</sub>(%)</u>
Roedores	33	4.2	2.6	0.176	6	0.02800*	0.08139	1.3	0.05000	24278	0.05	1.6
Lagomorfos	245	31.4	19.9	0.368	90	0.87570	0.08189	20.2	0.3000	11716	5.70	14.4
Aves	58	7.4	4.6	0.179	10	0.32100	0.08157	2.2	0.00800	3538	0.20	2.7
Frutos	266	34.1	21.3	0.363	97	0.00054 <sup>(7)</sup>	0.08139	21.6	46.60000	20351117	20.80	28.6
Reptiles	21	2.7	1.7	0.000	0	---	---	---	---	---	---	---
Invertebrados	603	77.2	48.3	0.931	236	0.00115 <sup>(7)</sup>	0.08139	52.6	53.30000	23250080	73.20	51.3
Ungulados	23	2.9	1.8	0.286	7	50.30000	0.10986	2.1	0.00005	22	0.05	1.4

N=1249

F=159.9

Fn=99.9

A=446

$D$  (log) = 8.123

Nº de apariciones de presas/muestra = 1.6 (1249/781).

(\*) Pesos inferiores al valor del intercepto del factor de corrección (C), no corregidos.

aparición total (ver Hanson y Graybill, 1957; véase también Bothma *et al.*, 1976), se obtuvo que sólo serían necesarias 399 muestras ( $P < 0,05$ ). Así, las 446 muestras finales contempladas resultan, pues, estadísticamente representativas para describir en forma cuantitativa la dieta anual de los zorros de la RBD.

A través de los experimentos realizados con los dos zorros cautivos del Zoo de Barcelona resultó posible relacionar los pesos y el cociente peso consumido/heces producidas/animal/día para las siguientes categorías de alimentos: roedores, conejos, aves, ungulados y frutos. Los datos originales se presentan en el Apéndice 4. Para éstos, pudo derivarse la siguiente ecuación de regresión ( $r^2 = 76\%$ ):

$$\hat{Y} = 0,0814 + 0,0006 X \quad (18)$$

Donde  $\hat{Y}$  es el factor de corrección estimando la biomasa consumida (kg), respecto de la producción de muestras de heces recolectables en el campo, y  $X$  es el peso medio estimado (kg) para cada presa. El factor de corrección obtenido, aplicado a la frecuencia de aparición de cada presa, permitirá conocer la biomasa consumida de cada categoría de alimento y el número discreto de individuos presa consumidos por cada animal/período de tiempo.

Debe notarse que una correlación positiva y significativa entre el peso estimado de las presas *vs.* el cociente biomasa consumida/heces producidas/presa puede interpretarse como una disminución de la tasa de defecación en conformidad con el aumento del peso corporal de la presa consumida. Ello se debe a que las presas de mayor tamaño producirán proporcionalmente menor volumen de material identificable en las heces recolectables en el campo. Existen fuertes evidencias que hacen suponer que la simple

relación superficie:volumen sería la determinante de los resultados encontrados por Lockie (1959), y seguidores. De hecho, como se muestra en la Tabla 22, al reanalizar sus FD, éstos resultaron independientes de la digestibilidad para cada presa (ver fórmulas bioenergéticas en Grodzinski y Wunder, 1975). Obsérvese en la misma tabla que presas con el mismo porcentaje de digestibilidad tuvieron diferentes FD, pero también diferentes pesos corporales. Pese a que la digestibilidad de presas se ha calculado considerando sólo su peso y no su energía, ésta, aún habiéndose maximizado ligeramente, guardó correspondencia por los resultados obtenidos con aquellos autores que se han preocupado de la bioenergética del zorro (e.g. Votsberger y Barret, 1973; Litvaitis y Mautz, 1975). Se estima que la maximización guarda relación con el hecho de que Lockie (op. cit.), al obtener sus FD, relacionó el peso húmedo de la biomasa consumida vs. el peso seco de los restos excretados de cada presa presentes en los excrementos.

Si bien la metodología tradicional desarrollada por Lockie (op. cit.), más engorrosa de trabajar, sería correcta en la práctica, su fundamentación teórica parece haber sido equivocada.

El cociente peso consumido/heces producidas se pudo relacionar con los FD a través de la siguiente fórmula:

$$\underline{FD}_n = (\underline{Bc}/\underline{Fr})/\underline{W} \quad (19)$$

En donde FD<sub>n</sub> es un factor de digestibilidad, Bc es la biomasa consumida para cada categoría de presa, Fr es el número recolectable de heces producidas/animal/día, y W es el peso húmedo de una muestra de excrementos de zorros. En nuestro caso este último valor fue igual a 6,0 ± 0,4 grs. (CV= 83,4%; n=135).

TABLA 22. Datos originales de Lockie (1959) re-analizados para mostrar que sus factores de digestibilidad no se relacionan con la digestibilidad de las presas.

CATEGORIA TROFICA	(A)	(B)	FACTOR DE	
	BIOMASA CONSUMIDA (grs)	BIOMASA EXCRETADA (grs)	DIGEST. (A) / (B)	DIGEST. (%)  (A-B)/A  100
Topillos y ratas	1729	75.2	23	95.6
Conejo	4541	106.1	43	97.7
Ratón	775	17.7	44	97.7
Ave grande	3028	49.8	61	98.4
Ave pequeña	126	2.8	45	97.8
			<u>CV</u> (%) 31.2	<u>CV</u> (%) 2.2

Los  $\underline{FD}_n$  calculados se dan a conocer en la Tabla 23. Resulta evidente que, en relación con los  $\underline{FD}$  entregados en la literatura (e.g. Lockie, 1959; Goszczyński, 1974; Yoneda, 1982), éstos son más bajos. Esta diferencia debe atribuirse únicamente a que en este estudio se han considerado los pesos húmedos excretados, ya que los factores obtenidos con la fórmula se encontraron correlacionados ( $\underline{r}^2 = 67\%$ ) con los factores recogidos en la literatura y basados en el peso seco a través de la siguiente ecuación:

$$\underline{Y} = 1,5 + 0,3\underline{X} \quad (20)$$

Donde  $\underline{Y} = \underline{FD}_n$ , y  $\underline{X} = \underline{FD}$ .

De mayor interés, los  $\underline{FD}_n$  se encontraron relacionados con el peso medio estimado para las categorías de alimentos contempladas, a través de la ecuación ( $\underline{r}^2 = 76\%$ ):

$$\underline{Y} = -81,3 + 6,7\underline{X} \quad (21)$$

En donde  $\underline{Y}$  es el peso medio vivo estimado para cada presa (kg), y  $\underline{X} = \underline{FD}_n$ . Finalmente, como era esperable, se encontró que al asignar pesos a las categorías utilizadas por Lockie (1959), Goszczyński (1974) y Yoneda (1982), éstos se encontraron significativamente correlacionados ( $\underline{r}_s = 0,891$ ;  $\underline{P} < 0,05$ ;  $\underline{n} = 10$ ) con los propios  $\underline{FD}$  obtenidos por esos autores, en el caso de los zorros.

Esto sugiere nuevamente que la infravaloración o supervaloración de las categorías de presas contenidas en los excrementos al emplear análisis basados en la frecuencia de aparición de éstas, dependería más de la relación superficie:volumen que de la digestibilidad de las diferentes categorías de alimentos considerados. La ventaja práctica al utilizar el método propuesto por Floyd *et al.*



TABLA 23. Factores de digestibilidad (F.D.) obtenidos con la aplicación de la fórmula desarrollada para ese propósito. Nótese la proporcionalidad entre ambos valores de F.D.

---

<u>PRESA</u>	<u>F.D.</u>	<u>F.D.*</u>
Roedores		
( <u>Mus musculus</u> )	8.1 ± 0.9 ( <u>n</u> = 6)	23
Aves		
(Pollo)	10.4 ± 1.7 ( <u>n</u> = 6)	61
Aves		
( <u>Coturnix spp.</u> )	15.5 ± 2.6 ( <u>n</u> = 4)	45
Lagomorfos		
( <u>Oryctolagus cuniculus</u> , doméstico)	25.5 ± 4.8 ( <u>n</u> = 11)	43
Frutas		
(Manzana)	8.7 ± 2.5 ( <u>n</u> = 4)	14
Ungulados		
(Carne de caballo)	41.8 ± 4.4 ( <u>n</u> = 31)	118

---

\* Factores de digestibilidad señalados en la literatura (Véase el texto).

(op. cit.) es evidente, puesto que en las experiencias con animales cautivos es mucho más fácil y rápido determinar el número de heces recolectables producidas diariamente/animal (i.e. la tasa de defecación) para cada una de las presas potenciales, en vez de obtener los pesos secos excretados por muestra de heces para cada tipo de presa.

Conocidos de la literatura los pesos medios de las presas consideradas en este estudio (Amores, 1975; Hiraldo et al., 1975; Corral et al., 1979; Jordano, 1982; Herrera, 1981; M. Delibes y J. Calderón, com. pers.), fué posible incorporar estos valores en la ecuación 18 y obtener los respectivos factores de corrección. Al multiplicar éstos por la frecuencia de aparición para cada categoría individual, resultó posible obtener la biomasa relativa total para cada tipo de presa consumida, y a partir de las fórmulas entregadas en Ackerman et al. (1984), las biomásas y números relativos consumidos por los zorros en el caso de cada presa.

Para estimar la proporción de entre los individuos-presa existentes que son consumidos anualmente por la población de zorros de la RBD debió procederse a desarrollar la siguiente fórmula:

$$P = \frac{T \times ((f \times y) / W) \times N_1 \times 100}{N_2} \quad (22)$$

Donde P es el impacto de predación (%), f es la frecuencia de aparición, corregida para considerar sólo la presencia de una categoría de alimento discreto/muestra de excrementos, y es el factor de corrección obtenido con la fórmula 18, W es el peso medio de cada presa (kg), T es el período de tiempo considerado (meses) y N es el tamaño de la población de predadores (1) y presas (2), respectivamente.

En el caso de los lagomorfos, tomando en cuenta la frecuencia de aparición de liebres y conejos dentro de esta categoría pudo estimarse el impacto de predación indistintamente sobre ambas presas.

Los resultados de este análisis se entregan en la Tabla 21. En ella se incluyen, además, para fines comparativos, la frecuencia de aparición en acuerdo con Maehir y Brody (1986), y dos índices de importancia (Pinkas *et al.*, 1971; George y Hadley, 1979). En la tabla puede apreciarse que en la mayoría de los casos las presas principales en la dieta de los zorros de la RBD fueron insectos, frutos y conejos, en ese orden. Sin embargo, el impacto de predación sobre conejos, bruta en este caso, alcanzó un 22% (de acuerdo con la textura de los pelos y el patrón de coloración basal de éstos, H. Brunner y B.J. Coman, com. pers., pudo establecerse groseramente la proporción conejo: liebre para una submuestra de 237 excrementos de zorros). Este porcentaje no se explica sólo porque el conejo sea una especie-presa común en la dieta del zorro (31,4%), sino también porque la densidad absoluta de conejos sería baja respecto de la densidad absoluta de zorros y de otros predadores del mismo gremio en el área de estudio.

Anteriormente se ha señalado que la aplicación del método de Floyd *et al.* (1978) supone una pérdida de información, al tener que trabajar con aquellas muestras conteniendo solamente una de las presas consideradas. Sin embargo, si el tamaño de la muestra no es adecuado este inconveniente puede subsanarse considerando las fracciones individuales de cada categoría de alimento/muestra de excrementos analizada. La sumatoria de esas fracciones, multiplicada por el tamaño de muestra empleado, proporcionará una estimación del número discreto de muestra conteniendo cada categoría. En nuestro caso la categoría "Reptiles" no pudo ser tomada en cuenta en el análisis porque nunca

se presentó sola en los excrementos. Debe notarse también que al obtener los factores de corrección se dió por hecho de que en ningún caso los pesos medios estimados de las presas son nulos. Tomando en consideración la aproximación de Ackerman et al. (1984), los pesos de aquellas presas menores que el punto de intercepción de la ecuación de regresión desarrollada no se corrigieron. Sin embargo, a diferencia de estos autores (Ackerman et al., op. cit.), y ya que nos interesaban valores discretos y no relativos, se estimó más acertado atribuir a esas categorías el mismo valor del intercepto, basándonos en que a medida que el peso estimado de la presa tiende a hacerse nulo, el cociente peso consumido/heces producidas tiende a igualar el intercepto de la ecuación de regresión. Es evidente que la principal fuente de error de este método estribaría en la estimación de los pesos medios de las presas. Estos deberían ponderar los pesos dominantes de las especies-presa/categorías de alimento consideradas y las clases de edad de las presas representadas en las muestras (ver una discusión en Floyd et al., 1978).

Para estudiar la variación estacional en la dieta de los zorros de la RBD, sólo se considerará la frecuencia de aparición de presas para una muestra de 436 excrementos colectados mensualmente en un transecto de pinar durante el período enero a diciembre 1982. Los resultados se muestran en la Tabla 24. En lo que se refiere al consumo de conejos, puede apreciarse que éste fué máximo en invierno y primavera, para luego descender en otoño y verano. Exactamente lo contrario aconteció respecto del consumo de frutos. El consumo de invertebrados (principalmente insectos coleópteros) se halló directamente relacionado con su abundancia estacional, tal como sucede con el caso del conejo. Como era esperable, los reptiles se consumieron principalmente durante las estaciones de verano y otoño.

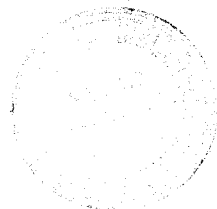
TABLA 24. Variación estacional en la aparición (%) de siete categorías tróficas en la dieta del zorro del área de estudio ( $n = 436$  muestras), durante el período enero-diciembre 1982.

<u>CATEGORIA</u>	<u>INVIERNO</u>	<u>PRIMAVERA</u>	<u>VERANO</u>	<u>OTOÑO</u>	<u>TOTAL</u>
Ungulados	0.7	0.2	1.6	2.3	4.8
Lagomorfos	12.8	11.3	8.7	3.4	36.2
Roedores	0.2	0.9	0.7	1.8	3.7
Aves	2.7	1.1	0.7	2.3	6.9
Reptiles	0.0	0.7	1.4	1.6	3.7
Invertebrados	28.2	25.9	13.3	17.4	84.9
Frutos	0.9	1.6	10.8	11.0	24.3

Finalmente, el consumo de aves fue mayor en las estaciones de invierno y otoño, en plena coincidencia con la llegada masiva de aves migratorias al área de estudio.

En síntesis, puede concluirse que el consumo estacional de presas en zorros se encontró relacionado con la abundancia estacional de éstas. Resulta interesante hacer notar que cuando el consumo de conejos disminuyó, se vió compensado por el incremento en el consumo de frutos de maduración otoñal (principalmente sabinas, Juniperus phoenicea) y estival (principalmente camarina, Corema album). El consumo de presas conforme a su abundancia estacional y el eventual reemplazo por presas alternativas de la presa principal (i.e. la más rentable energéticamente) es un hecho que ya ha sido constatado con antelación por aquellos investigadores que se han preocupado de estudiar la dieta de los zorros en ambientes mediterráneos (e.g. Amores, 1975; Reynolds, 1979; Brunner et al., 1975; Triggs et al., 1984).

Para finalizar este apartado puede destacarse que la dieta de los zorros de la RBD corresponde a la de una especie típicamente omnívora, considerando que se alimenta de más de un nivel trófico (ver Pimm, 1980), siendo las presas más importantes por número, frecuencia y biomasa, los insectos (principalmente coleópteros, y sus larvas, pertenecientes a las familias Scarabaeidae y Carabidae), seguidos por frutos y lagomorfos (básicamente conejos), en ese orden. Sin embargo, las últimas presas tienden a monopolizar la dieta de los zorros durante la estación reproductiva, especialmente en el caso de las crías. Esta última situación, sumada a una alta densidad absoluta de zorros respecto de la densidad absoluta de conejos (i.e. 477 conejos/zorro/km<sup>2</sup>/año), se traduce finalmente en un impacto de predación bruta elevada (sobre un 20%), considerando que en el área de estudio los pastizales pueden conside-



rarse recursos limitados tanto espacial como temporalmente para el conejo (ver Rau et al., 1987), y que varias especies de mamíferos carnívoros terrestres y aves rapaces dependen de esta misma presa para su subsistencia (ver Kufner, 1986). Si una especie "clave" (ver origen del concepto en Paine, 1969) puede definirse operacionalmente como aquella en que sus poblaciones presentan una elevada relación tasa reproductiva neta/impacto de predación neta (ver Holt, 1977) el conejo debería estar actuando como una especie clave ya que, ante una elevada presión de predación en los ambientes mediterráneos (Delibes e Hiraldo, 1981) no se ha extinguido sino que ha mantenido relativamente estable el tamaño de su población. Se estima que, como consecuencia de la complejidad biótica del área de estudio, en el caso de los predadores generalistas, buenos competidores difusos (ver Kufner, 1986; Erlinge et al. 1984a; ver también Giller, 1984), las presas alternativas desempeñarían un papel de primera importancia para el mantenimiento de las interacciones estabilizantes (Pimm, 1984) entre el conejo y sus demás predadores. Antes de intervenir sobre algunas de las especies conformando este sistema, deberían evaluarse en la forma más objetiva los impactos de predación neta de los demás predadores actuando sobre el conejo, así como estudiarse la tasa de "recambio" (ver Petrides, 1949) de esta especie. Mientras tanto, como recientemente ha concluido Jaksić (ms.) deberían conservarse todas las interacciones existentes entre las especies autóctonas conformando la biocenosis y su biotopo. Esto significa comprender que una especie clave de la importancia del conejo no solamente tiene patógenos y predadores, sino también competidores regulándole. Esta aproximación ha sido planteada ya con antelación por Rogers (1974) y Soriquer (1983). Los encargados de la gestión ambiental y manejo del Parque Nacional de Doñana, deberían

poner especial atención en esos estudios.

Volviendo a la aplicación del método de Floyd et al. (1978) se estima que por su economía de tiempo en el análisis de muestras grandes de excrementos, puesto que sólo considera criterios de presencia-ausencia, presentaría una gran utilidad para el estudio sincrónico y sintópico de la dieta de los ensambles de mamíferos carnívoros, ya que:

a) se encuentra relacionado con los FD, desarrollados a partir de Lockie (1959).

b) para establecer la ecuación de regresión a partir de la cual se obtendrán los respectivos factores de corrección, se requiere de pruebas de alimentación menos complejas y más económicas de tiempo.

c) la información finalmente obtenida permitiría una evaluación bastante objetiva del impacto de predación de los predadores sobre sus presas, suponiendo que las densidades absolutas de ambos hayan podido determinarse correctamente.

### 1.2.3.- ¿Existe convergencia en las dietas de los zorros mediterráneos?

Ya que el área de estudio corresponde a una zona de tipo mediterráneo (ver Aschmann, 1973; Castri y Mooney, 1973), puede suponerse que estos ambientes proveerían las mismas "oportunidades ambientales" para estos cánidos de alto eclecticismo trófico. Se consideró por ello de interés realizar una comparación entre las dietas de las diferentes poblaciones y/o especies de zorros presentes en estas áreas. Detalles específicos de la metodología se han tratado ya en Rau et al. (ms). Los sitios comparados, las poblaciones y/o especies y el tamaño de muestra empleado se presenta en la Tabla 25. Los resultados se han conden-



TABLA 25. Información suplementaria sobre estudios no anuales realizados sobre la dieta de los zorros mediterráneos (excepto donde se indica en observaciones, la dieta se refiere a la frecuencia de aparición y la especie a Vulpes vulpes).

AREA	MATERIAL	PERIODO	REFERENCIA	DIETA %					OBSERVACIONES
				M	A	H	I	V	
España (zona mediterránea)	534 estómagos	no señalado por el autor	Castroviejo <u>et al.</u> (1975)	49.3	5.1	1.2	28.2	55.2	--
Galicia	429 tractos gastrointes- tinales	1973-1979 (con sesgo en otoño-invierno)	Calviño <u>et</u> <u>al.</u> (1984)	59.7	16.6	0.7	49.9	54.1	--
Portugal	157 excrementos	1971-1972 (otoño-invierno)	Magalhaes (1974)	33.7	31.1	0.0	3.1	48.4	dieta analizada volumétricamente
Zona supraso- noriana del S.O. de USA	número de estóma- gos no señalado por el autor	no señalado por el autor	Chapman y Feldhamer (1982)	57.0	0.0	0.0	53.0	40.0	<u>Urocyon cinereo-</u> <u>argenteus</u>
Estado de California (50 localidades)	195 estómagos	no señalado por el autor	Grinnell <u>et</u> <u>al.</u> (1937)	57.4	11.3	1.0	3.1	18.5	<u>Urocyon cinereo-</u> <u>argenteus</u>
California	87 excrementos	otoño	Fitch (1947)	81.5	11.5	0.0	0.0	0.0	<u>Urocyon cinereo-</u> <u>argenteus</u>
Grosseto, Italia	257 estómagos	1978-1979 (invierno)	Pozio y Gradoni (1981)	23.6	30.0	0.2	5.8	12.2	--
Potberg, Ciu- dad del Cabo, Sudáfrica	58 excrementos	1985 (febrero- julio)	J.A. Nel (com. pers.)	0.0	1.0	0.0	23.4	7.0	<u>Otocyon megalotis</u>
Wyperfeld, Australia	1805 excrementos	1979 (febrero- julio)	Wolley <u>et</u> <u>al.</u> (1985)	69.2	9.8	3.3	53.0	50.9	--
Doñana, Huelva	781 excrementos	1982-1985 (anual)	Este estudio	35.6	7.4	2.7	77.2	34.1	--
Media * (datos con transformación angular) =				44.9	7.6	0.3	19.1	27.6	
CV (%) =				45.0	62.6	113.8	69.4	54.1	

M = Mamíferos; A = Aves; H = Herpetozoos; I = Invertebrados; V = Materia vegetal

\* Excluidos los datos de este estudio.

sado en la Figura 9, en donde se muestra el dendograma resultante del análisis de agrupamientos realizado sobre la matriz de similitud trófica, obtenida de emplear el índice de similitud proporcional sugerido por Renkonen (1938) y el coeficiente de correlación de rangos de Spearman. En la figura se observa que, tal vez de acuerdo con una oferta diferencial de presas en cada sitio, la dieta de los zorros mediterráneos varió notablemente de un lugar a otro.

Dado que nuestro trabajo se desarrolló en España, conviene analizar también aquí si la dieta de los zorros varió conforme las localidades consideradas en las investigaciones. Estos resultados se dan a conocer en la Tabla 26. En ella puede verse que la dieta de los animales adultos varió, también, de un sitio a otro, muy probablemente de acuerdo con la abundancia y disponibilidad de presas ofrecidas por esas áreas. Aunque sólo dos estudios (Delibes y Mañez, 1987 y esta tesis) se han preocupado de estudiar la dieta de las crías de zorro, es destacable que en ambos la presa predominante de estos animales fueran los lagomorfos. Es pues aparente, como han concluido previamente muchos autores (ver una revisión en Jensen y Sequeira, 1978; véase también Sequeira, 1980), que los zorros deberían considerarse especies con un marcado oportunismo trófico. Evidentemente, este factor favorece la estrategia de vida de esta especie, otorgándole una gran habilidad para la competencia explotativa.

### 1.3.- Uso del espacio

#### 1.3.1.- Area de campeo

El grueso de este apartado se encuentra centrado en la información obtenida del seguimiento intensivo de 4 zo-

TABLA 26. Comparación de los estudios que han cuantificado la dieta de los zorros en España.

LUGAR	MATERIAL	PERIODO	REFERENCIA	DIETA (FRECUENCIA DE APARICION %)						
				V	M	A	L	R	C	I
Pontevedra, Cáceres, Norte, y Suroeste de España	609 estómagos	no señalado por el autor	Castroviejo <u>et al.</u> (1975)	55.1	35.4	5.1	12.7	1.2	25.0	27.5
Alto Aragón	58 estómagos	Ene-Feb; May-Dic 1965-1969	Vericad (1970)	51.7	37.9	22.4	12.1	1.7	5.2	17.2
Galicia	429 tractos gastrointestinales	1973-1979 (sesgo en otoño-invierno)	Calviño <u>et</u> (1974)	54.1	23.1	16.6	5.6	0.2	38.9	49.9
Sierra Morena	121 tractos gastrointestinales	Dic. 1972-Sep. 1974	Amores (1975) <sup>(1)</sup>	30.1	57.9	31.7	85.1	3.2	5.6	61.9
Asturias	68 estómagos y excrementos	Oct.-Sep. 1977-1979	Braña y Campo (1980)	40.0	65.0	23.5	1.5	5.9	19.1	43.0
Montseny, Barcelona	133 estómagos y excrementos	1983-1986	J. Ruíz (Com. pers.)	24.1	49.6	21.8	19.6	0.7	23.3	17.3
Valencia	130 tractos gastrointestinales	Oct. 1984-May.	Urios y Plou (1986)	52.5	14.6	24.6	11.5	2.3	20.0	20.0
Doñana	781 excrementos	1982-1985	Este estudio	34.1	4.2	7.4	31.4	2.7	2.9	77.2
Media (datos con transformación angular) (2) =				43.7	39.8	20.0	17.9	1.9	18.2	32.9
CV (%) =				18.2	28.5	25.2	78.1	49.1	35.9	31.3

(1) Datos con transformación angular. En algunos casos se ha utilizado indistintamente la frecuencia de aparición por muestras y por presas.

(2) Excluidos los datos de este estudio.

V = Vegetales; M = Micromamíferos; A = Aves; L = Lagomorfos; R = Reptiles; C = Carroña; I = Invertebrados

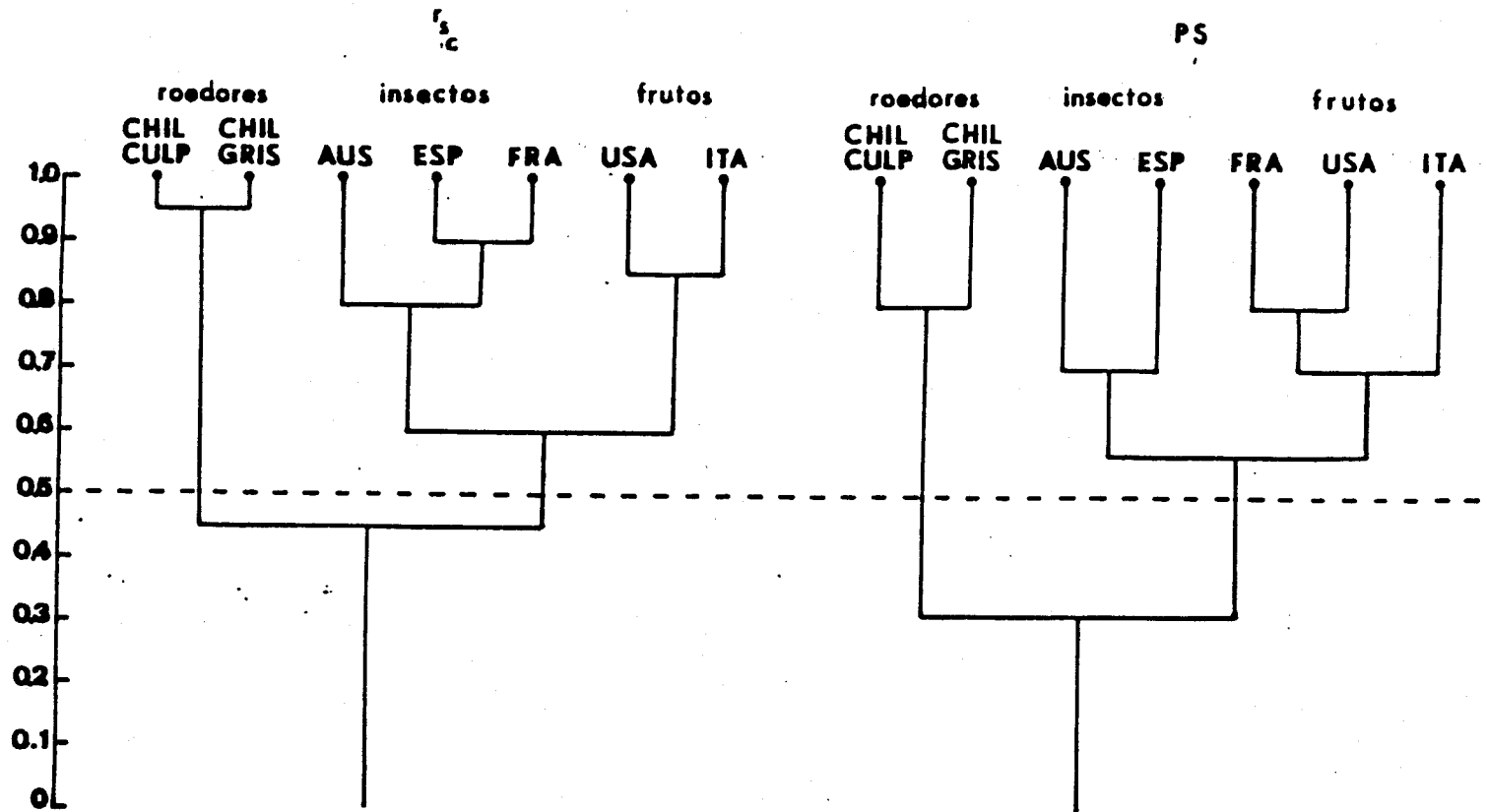


Figura 9. Agrupamiento de zorros de distintas poblaciones mediterráneas según su similitud trófica.

rros machos adultos radio-instrumentalizados estudiados en la zona de las dunas móviles, desde noviembre 1984 a marzo 1985, y de 2 hembras adultas radio-instrumentalizadas (una de ellas preñada y que posteriormente crió) estudiadas en la zona de "La Vera" (i.e. el área ecotonal entre el matorral y la marisma), desde enero a junio 1985. El esfuerzo medio de seguimiento para cada uno de estos 6 animales varió entre 1-2 localizaciones diarias/animal/mes, consideradas en su conjunto tanto localizaciones aisladas como aquellas derivadas de los períodos intensivos de seguimiento de 24 hrs. A esta información hay que agregar la correspondiente a 4 nuevos animales machos (2 adultos y 2 juveniles), también radio-instrumentalizados y rastreados con menos intensidad en la zona de matorral y marisma desde octubre 1985 a abril 1986. A esto hay que agregar, también, la continuación del seguimiento no intensivo de las dos hembras mencionadas, desde julio 1985 a abril 1986. En total 10 animales estudiados desde noviembre 1984 a abril 1986. En la segunda fase de esta investigación el esfuerzo medio de seguimiento disminuyó a ca 1 localización diaria/animal/mes, no realizándose seguimientos intensivos de 24 hrs.

En el caso de la hembra adulta no preñada se estimaron necesarias ca 40 localizaciones animal/mes, para definir su área de campeo (datos para el período de seguimiento enero-junio 1985) según el método sugerido por Odum y Kuensler (1955).

Como puede observarse en la Tabla 27, donde se expresan las áreas de campeo de los animales para un total de 36 meses, sólo el 50% del tamaño "teórico" de la muestra se alcanzó durante la segunda parte de esta investigación. Sin embargo, por su valor práctico se decidió tratar la totalidad de la información reunida en los análisis efectuados.

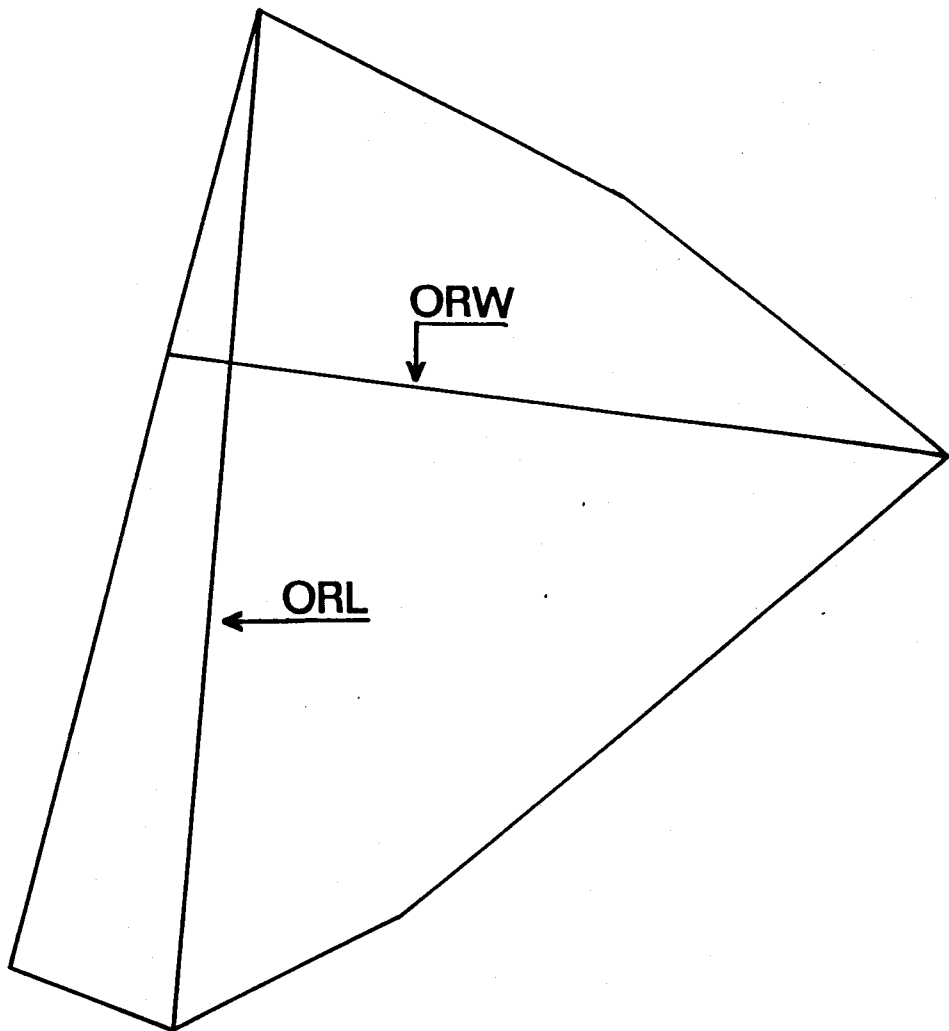
TABLA 27. Dimensiones de las áreas de campeo de los zorros estudiados radioteleméticamente en el área de estudio.

ANIMAL	LOCALIZACIONES		(A)	(B)	(A) / (B)	PERIMETRO	
	PERIODO	(Nº)	LONG.EJE MAYOR (km)	LONG.EJE MENOR (km)		LADOS	Km.
"Marisma"	Feb. 85	36	0.7	0.6	1.1	5	2.0
	Mar.	56	1.6	0.7	2.2	5	3.7
	Abr.	59	1.7	0.7	2.4	6	4.2
	Jul.	28	2.7	1.2	2.3	6	6.3
	Ago.	11	1.5	1.0	1.5	5	3.9
	Sep.	12	1.6	1.2	1.3	5	4.4
	Oct.	13	2.4	1.2	2.0	6	5.7
	Nov.	20	2.2	1.5	1.4	5	4.1
	Dic.	22	2.1	1.7	1.2	7	5.7
	Ene. 86	25	2.7	1.5	1.8	6	6.5
	Feb.	21	1.9	0.9	2.1	6	4.6
	Mar.	39	2.3	0.2	9.5	6	5.8
	Abr.	23	2.5	1.9	1.3	4	8.5
	"Xochitl"	Feb. 85	42	2.3	1.0	2.3	7
Mar.		30	3.0	1.1	2.7	7	6.9
Abr.		54	2.8	0.8	3.3	5	6.0
May.		78	2.8	0.9	2.9	6	6.3
Jun.		15	2.1	0.4	5.5	4	5.1
"Luis Alfonso"	Dic. 84	--	2.4	1.1	2.3	6	5.7
	Ene. 85	--	2.8	2.2	1.3	9	8.2
	Mar.	--	2.0	0.9	2.2	7	4.7
"Pancho"	Nov. 84	--	1.8	1.0	1.7	7	4.5
	Dic.	--	1.0	0.4	2.4	5	2.3
"Violo"	Dic. 84	--	1.3	1.0	1.3	6	3.8
	Mar. 85	--	1.4	0.2	6.4	4	3.0
"Berraco"	Nov. 85	21	2.5	0.9	2.7	9	7.1
	Dic.	28	2.4	0.8	2.9	6	5.8
"Pepe"	Ene. 85	--	1.5	0.6	2.6	8	3.5
"Agustín"	Dic. 85	19	1.7	1.0	1.6	6	4.4
	Ene. 86	25	3.4	2.3	1.5	7	9.1
	Mar.	19	1.4	1.0	1.5	5	4.0
"Pico"	Feb. 86	10	2.2	0.8	2.8	6	4.7
	Mar.	31	7.0	3.1	2.3	6	16.7
	Abr.	29	5.1	4.6	1.1	8	14.8
"Adolfo"	Oct. 85	18	1.9	0.8	2.4	6	4.4
	Nov.	22	3.1	0.6	4.9	6	6.2
$\bar{x} \pm SE$		28.8±3.1	2.3±0.2	1.2±0.1	2.5±0.3		5.8±0.5
CV		56.3	48.8	69.5	50.5	6*	67.1

\* Valor mediano.

Una vez obtenidas las áreas de campeo de los animales/mes, mediante el método del menor polígono convexo (ver Hayne, 1949), sobre los polígonos así obtenidos, en acuerdo con Jensen (1975), se midieron los ejes mayores y menores de las áreas de campeo (véase un ejemplo de las mediciones en la Figura 10). Según que el cociente entre ambos ejes fuese igual o mayor que la unidad, pudo estimarse el tamaño de las distintas áreas de campeo asimilándola a una forma circular, elíptica o poligonal. También se contabilizaron el número total de lados de las áreas de campeo y se midió la longitud de su perímetro. Estos resultados se presentan en la misma Tabla 27. En ella puede apreciarse que en la gran mayoría de las 36 áreas de campeo obtenidas (69,4%), el cociente eje mayor:eje menor fue bastante mayor que uno, sugiriendo que la forma de las áreas de campeo resultó bien poligonal o elíptica. Sólo el 30,6% restante pudo asignarse a áreas circulares. Esto es, las áreas de campeo de los zorros de la RBD resultaron en general más alargadas que redondeadas, obteniéndose una tasa media entre los ejes igual a  $2,5 + 0,3$  ( $CV = 67,1\%$ ). En cuanto a la longitud media del eje mayor del área de campeo, ésta correspondió a  $2,3 + 0,2$  km ( $CV = 69.5\%$ ). Las áreas medias aritméticas de campeo resultaron en 140 ha, según el método del menor polígono convexo y 149 ha, cuando para calcular el área de campeo se empleó la fórmula estándar de una elipse (utilizándose una probabilidad de inclusión de las localizaciones igual a un 50%) (Tabla 28). El número mediano de lados por área de campeo poligonal fue igual a 6. Esto es, la mayoría de las áreas de campeo poligonales fueron de una forma hexagonal. En cuanto a la longitud del perímetro de las áreas de campeo, éste resultó igual a  $5,7 + 0,5$  km.

Debe hacerse constar que en los análisis anteriores se han utilizado en conjunto los datos correspondientes



VIOLO  
Zorro macho V. vulpes  
DICIEMBRE 1984  
Cota 32 R.B.D.

Figura 10. Diagrama mostrando las medidas correspondientes a la longitud del eje mayor y menor en un área de campeo poligonal en zorros según Jensen (1975). ORL es la distancia entre las dos localizaciones más distantes (eje mayor) y ORW es la distancia perpendicular máxima (eje menor) intersectando a ORL.



TABLA 28. Estimaciones del área de campeo de los zorros estudiados radiotelemétricamente en el área de estudio en acuerdo con su forma poligonal o elíptica (has).

<u>ANIMAL</u>	<u>PERIODO</u>	<u>POLIGONO</u>	<u>ELIPSE 50%</u>
"Marisma"	Feb. 85	27.0	16.5
	Mar.	76.0	44.0
	Abr.	100.3	46.7
	Jul.	110.8	127.2
	Ago.	48.9	58.9
	Sep.	66.3	75.4
	Oct.	86.5	113.1
	Nov.	91.1	129.6
	Dic.	114.7	66.7
	Ene. 86	150.1	159.0
	Feb.	65.6	67.1
	Mar.	16.3	18.0
	Abr.	123.9	186.6
	"Xochitl"	Feb. 85	155.8
Mar.		241.0	129.6
Abr.		134.6	87.9
May.		186.0	98.9
Jun.		105.6	33.0
"Pancho"	Nov. 84	128.2	70.7
	Dic.	26.8	15.7
"Violo"	Dic. 84	85.9	51.0
	Mar. 85	15.7	11.0
"Luis Alfonso"	Dic. 84	196.9	103.6
	Ene. 85	483.9	241.9
	Mar.	115.6	70.7
"Pepe"	Ene. 85	73.1	35.3
"Adolfo"	Oct. 85	49.8	59.7
	Nov.	67.9	360.5
"Berraco"	Nov. 85	77.5	445.3
	Dic.	84.7	75.4
"Agustín"	Dic. 85	66.1	66.7
	Ene. 86	263.8	307.1
	Mar.	47.3	55.0
"Pico"	Feb. 86	50.7	69.1
	Mar.	580.4	852.1
	Abr.	729.4	921.2
<u>X + SE</u>		140.1 ± 25.7	148.9 ± 34.2
<u>CV (/100)</u>		1.1	1.4

tanto a machos como hembras, ya que sus áreas medias de campeo no resultaron estadísticamente diferentes:  $166,0 + 40,9$  ha ( $\underline{n} = 22$ ), en el caso de los machos,  $102,9 + 11,8$  ( $\underline{n} = 21$ ), en el caso de las hembras (" $\underline{t}$ " = 1,482;  $\underline{P} > 0,20$ ). Esto ocurrió cuando se consideraron las áreas de campeo de todos los animales estudiados (incluyendo información sobre 7 áreas de campeo más, no incluidas en la Tabla 28). El área media de campeo de los machos, excluyendo a los machos de las dunas móviles ( $201,8 \pm 78,9$  ha;  $\underline{n} = 10$ ), no difirió del área media de campeo de las dos hembras del ecotono (" $\underline{t}$ " = 1,240;  $\underline{P} > 0,20$ ). El área media de campeo de los machos de las dunas móviles, tampoco difirió del área de campeo media de los machos del matorral-marisma (" $\underline{t}$ " = 0,749;  $\underline{P} > 0,20$ ), pudiendo concluirse que, aún cuando se hayan comparado biotopos diferentes, las áreas medias de campeo de machos y hembras fueron estadísticamente equivalentes. Aún a pesar de la reducción en el tamaño del área de campeo de la hembra preñada ( $87,2 \pm 9,7$ ;  $\underline{n} = 15$ ) durante la estación de crianza, ésta resultó en promedio estadísticamente equivalente al área media de campeo de la hembra adulta no preñada ( $141,1 \pm 29,4$ ;  $\underline{n} = 6$ ) (" $\underline{t}$ " = 1,741;  $\underline{P} > 0,10$ ).

Una vez caracterizadas las áreas de campeo de los animales para el período de tiempo considerado, en términos de su longitud, amplitud, forma y superficie, el paso siguiente consistió en realizar un análisis de regresión lineal, comparando cada pareja de variables consideradas. Así, se encontró que el área de campeo poligonal se halló correlacionada con el número de lados de los polígonos ( $\underline{r} = 0,460$ ;  $\underline{P} < 0,005$ ), aunque el bajo coeficiente de determinación ( $\underline{r}^2 = 21\%$ ), impidió que esta relación se pudiese utilizar para obtener una ecuación de regresión con valor predictivo. Sin embargo, el área de campeo poligonal se halló bien correlacionada ( $\underline{r} = 0,828$ ;  $\underline{P} < 0,0001$ ) y regre-

sionada ( $\underline{r}^2 = \text{ca } 69\%$ ), con la longitud del eje mayor o diámetro máximo del área de campeo poligonal. La ecuación describiendo dicha relación fue la siguiente:

$$\underline{Y} = - 121,6 + 113,8 \underline{X} \quad (16)$$

En donde,  $\underline{Y}$  es el tamaño estimado del área de campeo (ha), y  $\underline{X}$  es el diámetro máximo del área de campeo (km), obtenido con el método del menor polígono convexo. Obviamente, la ventaja de esta ecuación radicaría en la economía de tiempo en la obtención de las superficies de los polígonos, no siendo necesario contar con un planímetro (cuya utilización también supone un gasto considerable de tiempo). Por otra parte, esta relación no hace más que confirmar que las áreas de campeo de los zorros de la RBD fueron más alargadas que anchas. Para la misma especie, Ables (1969) y Storm (1965), encontraron la misma situación y Hallberg y Trapp (1981), trabajando con zorros grises (U. cinereoargenteus) en un área mediterránea de California, USA, también. Un mejor ajuste se encontró, todavía, entre el tamaño del área de campeo poligonal y el diámetro mínimo del área de campeo ( $\underline{r} = 0,897$ ;  $\underline{P} < 0,001$ ;  $\underline{r}^2 = 80\%$ ). La ecuación que se obtuvo fue la siguiente:

$$\underline{Y} = - 39,1 + 162,9 \underline{X} \quad (17)$$

Donde  $\underline{Y}$  es la superficie del área de campeo (ha) y  $\underline{X}$  es la longitud (km) del diámetro mínimo del área de campeo poligonal. Esta relación sugiere que, al ser las áreas de campeo más extendidas, el factor que más influye en la determinación del tamaño total del área de campeo, sería su anchura. Esto último se ve reforzado, además, por el hecho de que el cociente eje mayor:eje menor, no se encontró correlacionado con las áreas de campeo poligonales ( $\underline{r} =$

-0,248;  $\underline{P} > 0,10$ ). Tampoco se encontraron correlacionados el perímetro y el número de lados de las áreas de campeo poligonales ( $\underline{r} = 0,264$ ;  $\underline{P} > 0,10$ ).

Resulta interesante constatar que, tanto en el caso de las áreas obtenidas con el empleo de la fórmula estándar de una elipse como en el caso de las áreas obtenidas con el método del menor polígono convexo las superficies de las áreas de campeo no se encontraron correlacionadas con el número de localizaciones definiéndolas ( $\underline{r} = 0,045$ ;  $\underline{P} > 0,50$ , para la elipse, y  $\underline{r} = 0,103$ ;  $\underline{P} > 0,50$ , para los polígonos). Esto último sugiere que el número de localizaciones obtenidas/mes/animal fue, en general, adecuado para obtener por esos dos métodos el tamaño de las áreas de campeo. Si bien varios autores (e.g. Schoener, 1981), analizando principalmente información obtenida en forma no radio-telemétrica, han señalado la dependencia de esos métodos con relación al tamaño de la muestra empleada.

Varios autores (e.g. McNab, 1963; Harestad y Bunnell, 1979; Goszcyński, 1986) han establecido una relación empírica entre el área de campeo de varias especies de animales diferentes, y su tamaño corporal (i.e. el peso). Sin embargo, aún tratando logarítmicamente ambas variables, se encontró que éstas no se encontraron correlacionadas ( $\underline{r} = 0,324$ ;  $\underline{P} > 0,50$ ). No obstante, la pendiente de la ecuación obtenida ( $\underline{b} = 1,34$ ) fue muy similar a la encontrada por Harestad y Bunnell (1979), y algo menor a la encontrada por Goszcyński (1986). La baja correlación entre ambas variables puede tener su explicación en el reducido tamaño de muestra que se empleó ( $\underline{n} = 10$ ), pero con toda seguridad se debería también a que, al tratarse de animales en su mayoría adultos, los pesos de éstos fueron prácticamente similares. En efecto, como puede derivarse de la Tabla 29, el peso medio geométrico de los zorros radio-instrumentalizados fue igual a 5,537 kg, con un bajo  $\underline{CV} = 2,0\%$ .

TABLA 29. Pesos (gr) de los animales radio-instrumentalizados en la primera ocasión en que fueron capturados.

---

<u>ANIMAL</u>	<u>PESO</u>
"Pancho"	6.000
"Violo"	4.500
"Luis Alfonso"	5.900
"Pepe"	6.500
"Xochitl"	5.100
"Marisma"	6.000
"Lagunero"	4.200
"Berraco"	5.270
"Adolfo"	3.900
"Vulpes"	5.600
"Agustín"	6.500
"Pico"	6.400

---

Como era esperable, se encontró una correlación no significativa, de signo negativo, entre la densidad absoluta (obtenida a través de la contabilización de excrementos en parcelas permanentes), y el área de campeo media mensual de los zorros de la RBD ( $r_s = -0,055$ ;  $n = 13$ ). La misma situación se obtuvo al correlacionar la abundancia relativa (obtenida de la observación de animales corregida para el número de observadores), y el área media de campeo mensual ( $r_s = -0,100$ ;  $n = 11$ ). Como ya se señaló anteriormente, se encontró que la densidad, se subestimó bastante cuando se obtuvo en base al conocimiento del tamaño del área de campeo de los individuos. La ausencia de una relación entre el tamaño del área de campeo media de los zorros y su densidad, estaría corroborando la deficiencia de ese método.

Si bien en la Tabla 28 se ha señalado un área de campeo media para los animales igual a 140 ha, debido a las diferentes unidades de esfuerzo empleadas para su obtención (tanto en número de animales radio-instrumentalizados como en número de seguimientos/mes), en la Tabla 30 se muestra que el área final media de campeo ponderada de los zorros de la RBD resultó igual a 135 ha. Se estima que ésta es la manera más adecuada para expresar el área de campeo media de los animales, cuando se han empleado unidades de esfuerzo muy diferentes. En la misma tabla puede verse que, para el año 1985, el área media de campeo estacional fluctuó entre 134 ha (invierno), y 75 ha (verano). Trabajando con zorros grises (*U. cinereoargenteus*), en áreas mediterráneas de California, tanto Fuller (1978) como Hallberg y Trapp (1981) han obtenido tamaños medios del área de campeo muy similares al encontrado para *Vulpes vulpes* en este estudio. Como se ha señalado, las áreas de campeo estacionales se expandieron en invierno y primavera, contrayéndose un 59% en verano y otoño. En estas dos

TABLA 30. Area media de campeo de los zorros estudiados radio-telemétricamente en el área de estudio y su variación mensual durante el período noviembre 1984-abril 1986.

---

<u>PERIODO</u>	<u>AREA DE CAMPEO (has)</u>	<u>N</u>	<u>CV(%)</u>
Nov. 84	128.2	1	--
Dic.	103.2 $\pm$ 49.9	3	83.7
Ene. 85	175.9 $\pm$ 104.2	4	118.5
Feb.	114.8 $\pm$ 45.7	5	89.0
Mar.	121.1 $\pm$ 47.6	4	85.0
Abr.	117.4 $\pm$ 17.5	2	20.7
May.	142.9 $\pm$ 43.1	2	42.6
Jun.	117.9 $\pm$ 12.3	2	14.7
Jul.	110.8	1	--
Ago.	48.9	1	--
Sep.	66.3	1	--
Oct.	68.1 $\pm$ 18.3	2	38.1
Nov.	78.8 $\pm$ 6.7	3	14.8
Dic.	88.5 $\pm$ 14.2	3	27.7
Ene. 86	206.9 $\pm$ 56.9	2	38.9
Feb.	58.1 $\pm$ 7.4	2	18.1
Mar.	214.7 $\pm$ 183.1	3	147.7
Abr.	426.6 $\pm$ 302.8	2	100.4

Media ponderada 135.2

---

últimas estaciones los zorros fueron "cosechadores" (sensu McNab, 1963), al alimentarse fundamentalmente de frutos e insectos, recursos menos dispersos y más predecibles de encontrar. Mientras que, como también se ha señalado antes, durante las estaciones de invierno-primavera los zorros que han criado durante el año (ver Schantz, 1984) debieron alimentar a sus crías principalmente con conejos, presa que durante esas estaciones fué también abundante y además de un mayor valor energético (865,3 kcal asimilables/conejo en la RBD, véase Aldama, 1986). El pago por sacar adelante una camada que en las próximas estaciones, debido al incremento en el tamaño de la población, deberá alimentarse de frutos e insectos, se traduciría en tener que ampliar el área de campeo con el consiguiente coste metabólico que ello implica (ver Taylor et al., 1970). De todas formas la estrategia de vida de los cánidos, dentro de los carnívoros, les ha llevado a desarrollar bajos costes, no superando el 40% (cf. Goszczyński, 1986). Siguiendo con este enfoque, resulta interesante constatar que, cuando disminuyó el área media de campeo de los zorros, fue cuando también se alcanzó la mayor densidad de animales en el área de estudio. Es decir, a nivel de esta escala de resolución se cumpliría la relación señalando una disminución en el área media de campeo de los animales conforme al aumento de su densidad. De esta manera, altas densidades y reducidas áreas medias de campeo estacional estarían explicando el incremento en el consumo de presas numéricamente importantes, como los frutos e insectos. Así, durante invierno-primavera los zorros maximizarían el consumo de las presas energéticamente rentables, mientras que en verano-otoño maximizarían las presas numéricamente abundantes (ver Schoener, 1971). Resulta evidente que esta estrategia mixta, oportunista, tenderá a incrementar la supervivencia de la especie y su habilidad para competir ex-



plotativamente con otras especies, no necesariamente carnívoros, utilizando los mismos recursos que ésta (véase Jaksic y Delibes, 1987).

Ya que en los mamíferos carnívoros los patrones de comportamiento territorial suelen ser más marcados en los machos que en las hembras (e.g. Peters y Mech, 1975), asumiéndose que la ausencia de solapamiento entre las áreas de campeo puede considerarse como indicativa de territorialidad (ver Davies, 1978), este aspecto de la ecología espacial del zorro en la RBD se estudió sólo en el caso de los 4 machos adultos de las dunas móviles, durante el otoño de 1984 y el invierno de 1985, período de tiempo que coincide con la dispersión de los juveniles y el celo de la especie (e.g. Maurel y Boissin, 1981; Pielowski, 1976). En esta época se esperaría en el caso de los machos un incremento en su comportamiento territorial (véase Maurel, 1980). La matriz de solapamientos se presenta en la Tabla 31. En ella puede apreciarse que el porcentaje medio de solapamiento entre las áreas de campeo de los animales varió entre 0-22%, con una media igual a 6,2% (datos con transformación angular).

Puesto que al obtenerse los solapamientos a partir de las áreas de campeo de los animales, se estarían cometiendo errores inherentes al método, ya que al ser las localizaciones no independiente y discontinuas se estarían maximizando las localizaciones extremas (cf Samuel y Garton, 1986; Swihart y Slade, 1985), puede concluirse que, al igual que lo encontrado en otros estudios realizados sobre esta especie (e.g. Maurel, 1980), los zorros machos adultos de la zona de las dunas móviles presentarían una conducta espacial territorial.

TABLA 31. Matriz de solapamientos (%) de las áreas de campeo de los zorros machos de las dunas móviles durante el otoño 1984-invierno 1985.

---

	<u>"Violo"</u>	<u>"Luis Alfonso"</u>	<u>"Pepe"</u>
<u>"Pancho"</u>	0.0	12.2	0.6
<u>"Violo"</u>	-	6.6	21.6
<u>"Luis Alfonso"</u>	-	-	10.6

---

### 1.3.2.- Desplazamientos diarios

Desde noviembre 1984 a junio 1985 se realizaron 7 seguimientos intensivos de 24 hrs a los 4 zorros machos de la zona de las dunas móviles (e.g. figura 11), y 14 seguimientos de 24 hrs a los zorros hembras del ecotono matorral-marisma. En total, 21 seguimientos de 24 hrs a 6 animales diferentes. Puesto que, en algunos casos, el tamaño de la muestra empleado fue inferior a  $n = 24$ , el desplazamiento medio de los animales fue expresado primero por hora y luego extrapolado en función del día. Los resultados así obtenidos se presentan en la Tabla 32. Para los análisis posteriores se decidió combinar la información obtenida para el número total de animales considerados, ya que el desplazamiento individual medio/hora de los machos de las dunas ( $0,406 + 0,063$  km;  $n = 4$ ), y el de las hembras del ecotono ( $0,243 + 0,028$  km;  $n = 2$ ), no difirieron estadísticamente (" $t$ " = 2,363;  $P > 0,10$ ). De esta manera, considerando tanto a los machos como a las hembras, el desplazamiento medio diario ponderado para los zorros de la RBD, se calculó en 6,7 km/día/animal. Dado que el perímetro medio del área de campeo de los animales fue igual a 5,8 km (véase punto 1.3.1), cabe estimar, de acuerdo con el desplazamiento medio diario de los animales, que éstos pudieron recorrer los límites de su área de campeo completa más de una vez por día. Este resultado adquiere especial validez en el caso de los machos, ya que al ser éstos territoriales (véase punto 1.3.1), podrían "patrullar" sus áreas de campeo casi dos veces al día. Por otra parte, el hecho de que el índice de "penetración" de su área de campeo (ver fórmula en Goszczyński, 1986), sea bastante mayor que 1 (i.e. 5.0) es otra evidencia demostrando la utilización intensiva del área de campeo por parte de los zorros estudiados. Este hecho ha sido particularmente corroborado

TABLA 32. Desplazamientos medios por hora (m) de los zorros estudiados radiotelemétricamente en el área de estudio.

<u>ANIMAL</u>	<u>PERIODO</u>	<u>DESPLAZAMIENTO (hr)</u>	<u>N</u>
"Marisma"	14-15 Abr. 85	198 $\pm$ 35.1	24
	20-21 Abr.	208 $\pm$ 41.6	24
	7-8 May.	184 $\pm$ 29.8	24
	17-18 May.	276 $\pm$ 43.7	24
	31 May.-1º Jun.	353 $\pm$ 121.5	24
	9-10 Jun.	300 $\pm$ 84.9	24
	16-17 Jun.	275 $\pm$ 74.9	24
	21-22 Jun.	333 $\pm$ 82.1	24
"Xochitl"	14-15 Abr.	146 $\pm$ 34.9	24
	19-20 Abr.	209 $\pm$ 35.3	24
	7-8 May.	254 $\pm$ 66.5	24
	17-18 May.	251 $\pm$ 74.9	24
	30 May.-1º Jun.	97 $\pm$ 21.6	24
	9-10 Jun.	331 $\pm$ 138.5	16
	"Pepe"	28-29 Nov. 84	232 $\pm$ 64.8
25-26 Ene. 85		443 $\pm$ 81.5	13
"Luis Alfonso"	17-18 Dic. 84	459 $\pm$ 64.0	23
	16-17 Ene. 85	615 $\pm$ 95.5	24
	25-26 Ene. 85	520 $\pm$ 121.5	12
"Violo"	17-18 Dic. 84	419 $\pm$ 56.3	23
	16-17 Ene. 85	417 $\pm$ 62.0	22

por Maurel (1983) en Francia. Goszczynski (op. cit), estudiando a diferentes familias del Orden Carnivora, demostró recientemente que los cánidos son los carnívoros terrestres que más penetraron sus áreas de campeo. Por otro lado, como ha sido demostrado por Taylor et al. (1970), en los mamíferos el coste de locomoción es independiente de la velocidad, encontrándose más relacionado con la masa corporal de los individuos. Considerando este planteamiento, puede calcularse para zorros un coste relativo de locomoción (alimentándose de conejos) igual a un 5,0% (ver ecuaciones en Taylor, op. cit., y Goszczynski, 1986). Este porcentaje es 2 veces más bajo que lo que debería esperarse a partir de la ecuación desarrollada por Goszczynski (op. cit.).

El hecho de tener áreas de campeo más de 6 veces reducidas respecto de lo que correspondería a su tamaño corporal (ver Harestad y Bunnell, 1979; Goszczynski, 1986), penetrándolas intensivamente con un bajo coste energético, puede considerarse una estrategia (ver concepto en King, 1983) ventajosa, en lo que se refiere a los zorros estudiados en esta investigación. Como era esperable, no se encontró ninguna correlación significativa entre el desplazamiento medio/h y el peso corporal de los animales ( $r = 0,073$ ;  $P > 0,50$ ). Esta situación también puede atribuirse a la baja variación existente en el peso de los animales considerados, ya que en el conjunto de los cánidos ambas variables se encuentran correlacionadas (cf. Goszczynski, 1986). Tampoco se encontró una correlación significativa entre el desplazamiento medio/h de los animales y el perímetro de su área de campeo ( $r = 0,058$ ;  $P > 0,50$ ). Este resultado sugiere que, al ser las áreas de campeo de un tamaño reducido, el desplazamiento de los animales sería independiente del tamaño de éstas, ya que, como se vió anteriormente, el tamaño del área de campeo de

los animales y su perímetro se encontraron correlacionados. Como ha sido previamente señalado por Fabrigoule y Maurel (1982) y Maurel (1983), el área de campeo en el caso de los zorros puede definirse como una superficie compuesta por desplazamientos interconectados (ver ejemplo en la Figura 11).

Para verificar la existencia de puntos fijos de encame, se midió sobre los "mapas" de los seguimientos de 24 hr ( $n = 18$ ) la distancia entre el inicio y el final de cada jornada de seguimiento intensivo. Los resultados se han considerado en su conjunto incluyendo tanto a machos como hembras, obteniéndose una distancia media igual a  $315,9 \pm 96,1$  m ( $CV = 125,4$ ). Así, aunque los zorros no presentarían puntos fijos ni repetidos de encame (Maurel, 1983; Storm, 1965), admitiéndose una alta variación en las distancias (ver datos originales en la tabla 33), puede estimarse que, en general, los animales presentan una tendencia a retornar hacia la misma área a partir de que iniciaron sus desplazamientos diarios.

Aún considerando el bajo tamaño de la muestra empleada ( $n = 12$ ) y la cercanía del coeficiente de correlación al nivel de significación  $P = 0,05$ , no se pudo demostrar la existencia de una relación significativa entre el desplazamiento medio/hr de los animales y la superficie de su área de campeo. Este hecho vuelve a sugerir, nuevamente, una utilización intensiva del área de campeo. Es decir, que los animales se moverían intensamente dentro de sus áreas de campeo, investigando activamente (*i.e.* forrajeo) los recursos en ellas disponibles (ver Fuller, 1978). Este modelo de desplazamiento parece ser una característica típica en el caso de los cánidos (ver Stephenson, 1984). Desde el punto de vista metodológico hubiese sido interesante haber encontrado una ecuación de regresión con un  $r^2$  elevado determinando ambas variables, ya que un diseño me-

TABLA 33. Distancias (m) entre el inicio y el final de los seguimientos intensivos de 24 hr. a los zorros del área de estudio.

<u>ANIMAL</u>	<u>PERIODOS DE SEGUIMIENTOS</u>	<u>DISTANCIA</u>
"Marisma"	14-15 Abr. 85	20
	20-21 Abr.	510
	7-8 May.	30
	17-18 May.	910
	31 May.-1º Jun.	40
	9-10 Jun.	10
	16-17 Jun.	70
	21-22 Jun.	330
"Xochitl"	14-15 Abr.	480
	19-20 Abr.	180
	7-8 May.	1510
	17-18 May.	300
	31 May.-1º Jun.	110
	9-10 Jun.	40
"Violo"	17-18 Dic.	190
	16-17 Ene.	80
"Luis Alfonso"	17-18 Dic.	560
	16-17 Ene.	310
<u>X + SE</u>		315.6 ± 90.6
<u>CV</u> (/100)		1.2

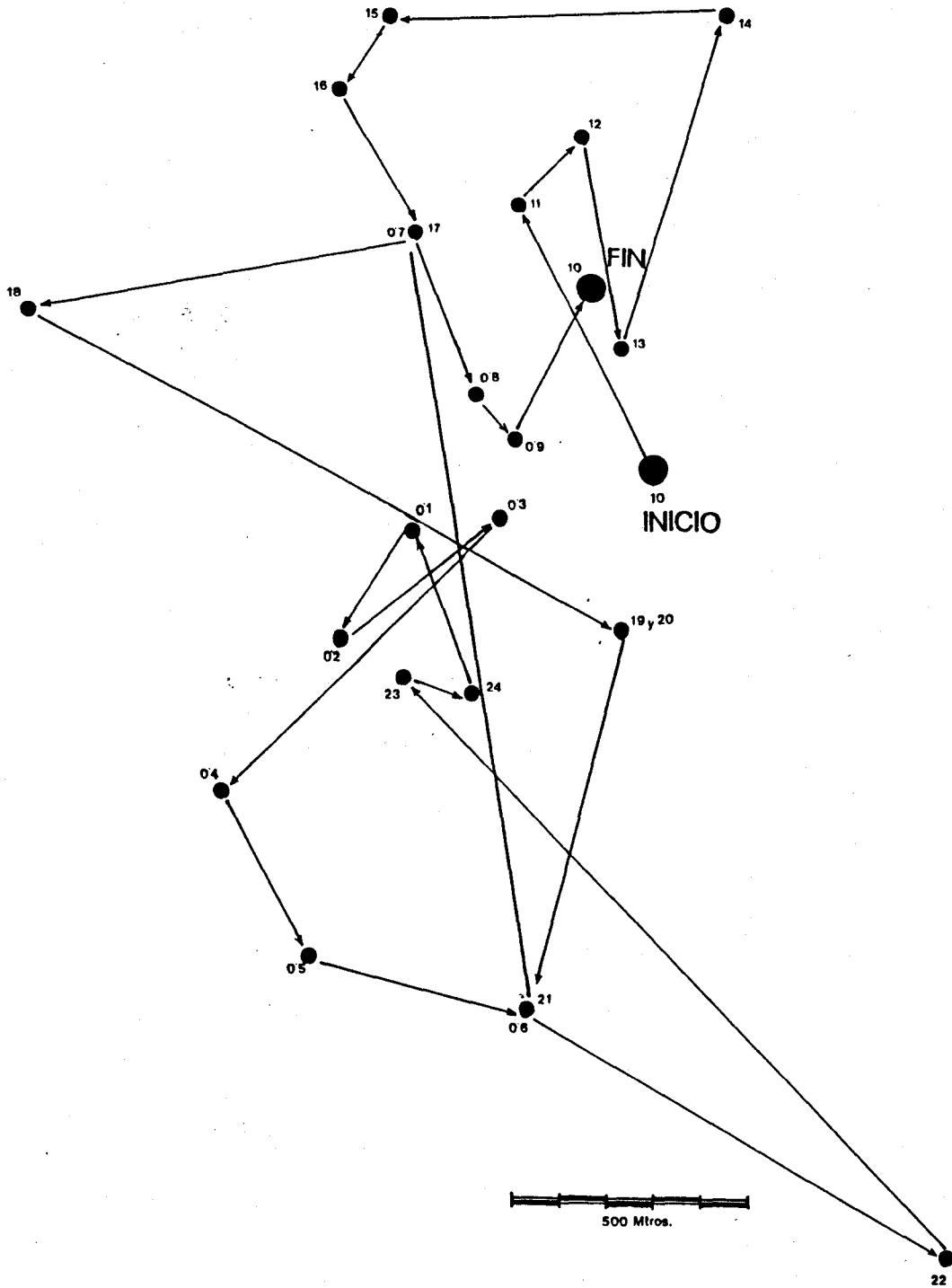


Figura 11. Ejemplo de los desplazamientos diarios de los zorros obtenidos de su seguimiento intensivo durante 24 horas, a intervalos de 1 h. Nótese el modelo zigzagueante de los desplazamientos de los animales. (Datos correspondientes a "Luis Alfonso", 16-17 enero 1985).



metodológico basado en seguimientos intensivos de 24 hr permitiría el logro de una mayor información/unidad de esfuerzo. Asimismo, también, la ausencia de correlación entre ambas variables sugiere que el área de campeo en zorros no se define en 24 h, aún considerando que los animales al desplazarse diariamente una extensión mayor que la longitud de su perímetro la puedan recorrer completa más de una vez/día. Si bien para la obtención de las áreas de campeo se consideraron tanto las localizaciones aisladas como las resultantes de los seguimientos intensivos de 24 h, se estima que esta aparente contradicción se debería más bien a un uso intensivo y sectorizado, por parte de los zorros, de sus áreas de campeo. En cualquier caso, a futuro, un diseño metodológico óptimo proporcionando información sobre las áreas de campeo de los animales, sus desplazamientos diarios y su actividad temporal, debería basarse en seguimientos intensivos de 48 hr/período de tiempo (e.g. meses).

Como ya se mencionó, no se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre el desplazamiento medio/h de los animales y los factores climáticos, tales como la temperatura ( $r_s = 0,600$ ) y la precipitación mensual ( $r_s = - 0,257$ ). Tomando en cuenta el bajo tamaño de la muestra empleada ( $n = 6$ ), es probable que la temperatura máxima llegue a incidir sobre el desplazamiento de los animales, especialmente durante la época estival. Al menos en el caso de los lince (L. pardina), empleando otra aproximación, Alvarez et al. (1984) han demostrado que ocurre así.

Parece conveniente detenerse ahora en el estudio de la evolución comportamental del tamaño del área de campeo del zorro hembra preñada del ecotono matorral-marisma. Este animal se siguió radiotelemétricamente desde febrero 1985 a abril 1986 ( $n = 15$  meses), habiendo criado en dos

ocasiones durante ese período de tiempo en el área de estudio. Como puede observarse en la Tabla 34, el indicador más claro de actividad reproductiva en la hembra parece haber sido la disminución del tamaño del área de campo, con la consecuente reducción de sus desplazamientos diarios. En el caso del zorro, este hecho ya ha sido constatado por varios autores (e.g. Nicholson y Hill, 1981). De acuerdo con esa información, puede admitirse que la época de crianza en los zorros de la RBD, acontecería entre febrero (1985) y marzo (1986). Esto es, a finales de invierno, en plena coincidencia con el período de máxima abundancia de conejos, según se mostrará posteriormente. De hecho, en la figura 8, puede verse que la presa predominante en la dieta de las crías (considerando la biomasa) fue el conejo. Se concuerda con Lloyd y Englund (1973) en el sentido de que, independientemente de la latitud, la especie mantendría un período relativamente fijo de crianza. Si bien durante los dos años que este animal crió lo hizo en dos zorreras diferentes, éstas se localizaron en la misma zona (i.e. alrededor del Caño de la Raya). Que los zorros suelen cambiar sus madrigueras de crianza ante perturbaciones es algo que también se observó en el sector de las dunas móviles, donde se pudo constatar que una zorrera que fue utilizada en una primera ocasión para criar, no lo fue un segundo año. Varios autores (e.g. Nicholson y Hill, 1981) han comentado previamente sobre estas observaciones. Durante el año 1986 se pudo constatar que de 33 localizaciones/mes, 28 (i.e. ca. 85%) correspondieron al sitio donde se encontró localizada la zorrera, en abril este porcentaje disminuyó a ca. 31% (R. Laffitte, com. pers.). Nuevamente, el hecho de cambiar los sitios de crianza y de mantener un alto cuidado sobre sus crías puede considerarse una estrategia ventajosa para la sobrevivencia de la especie.

TABLA 34. Evolución mensual del área de campeo (has) de la hembra preñada: "Marisma".

---

<u>PERIODO</u>	<u>TAMAÑO DEL AREA DE CAMPEO</u>
Feb. 85 *	27.0
Mar.	76.0
Abr.	100.3
May.	99.9
Jun.	130.2
Jul.	110.8
Ago.	48.9
Sep.	66.3
Oct.	86.5
Nov.	91.1
Dic.	114.7
Ene. 86	150.1
Feb.	65.6
Mar. *	16.3
Abr.	123.9

---

\* Probables meses de preñez y parto.

En el caso del año 1986 (R. Laffitte, com. pers.) pudieron constatarse las interacciones ocurridas entre esta hembra preñada y dos zorros machos adultos, también radioinstrumentalizados. Los resultados obtenidos se presentaron en las Figuras 12 a 15. Tomando en cuenta cada localización individual y la fecha en que éstas se registraron, pudo evidenciarse que en el mes de enero las dos localizaciones del macho "Agustín" dentro del área de campeo de la hembra que crió, "Marisma", ocurrieron cuando esta hembra no se encontró en los sitios frecuentados por el macho. Durante este período de tiempo la especie se encuentra en celo (cf. Maurel y Boissin, 1981), por lo que puede suponerse que ambos animales debieron aparearse. En febrero se incluyó dentro del área de campeo de la hembra parte del área de campeo de otro macho adulto, "Pico" (capturado y radioinstrumentalizado en febrero). Sin embargo, las localizaciones de ambos animales no fueron coincidentes en el tiempo. En el caso del otro macho, una localización periférica sugirió que en horas muy cercanas éste se encontró en el mismo sitio que la hembra, con quien debió aparearse. En marzo, que es el mes en que la hembra crió, ninguna localización de "Pico" coincidió con la zorrera de "Marisma", mientras que 3 localizaciones de "Agustín" ocurrieron muy cerca de la zorrera, localizándose un día a ambos animales en un mismo lugar, muy cerca de ésta. De esta manera, pudo corroborarse que durante ese año los dos animales coincidieron en la zorrera. Aunque cercanas, ninguna de las localizaciones de los dos machos coincidieron en el tiempo. En abril, cuando aún las crías debieron haber hecho vida subterránea y ser alimentadas por sus padres (ver Sargeant et al. 1981), "Agustín" permaneció en la zorrera, mientras que el otro macho prosiguió la considerable excursión (sensu Niewold, 1973), que iniciara el mes anterior. Los datos sugieren que "Agustín"

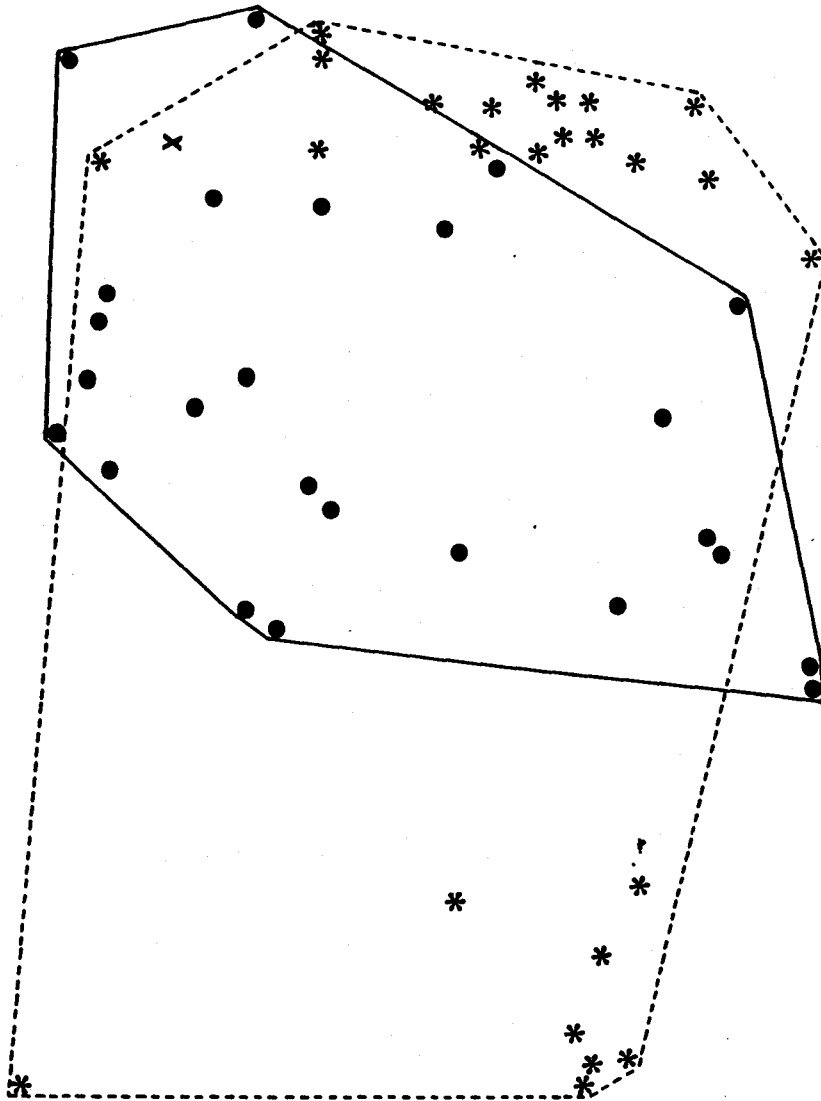


Figura 12. Interacciones entre la hembra adulta reproductora ("Marisma", círculo) y un macho adulto ("Agustín", asterisco) en enero de 1986.  
X = Emplazamiento de la zorrera.

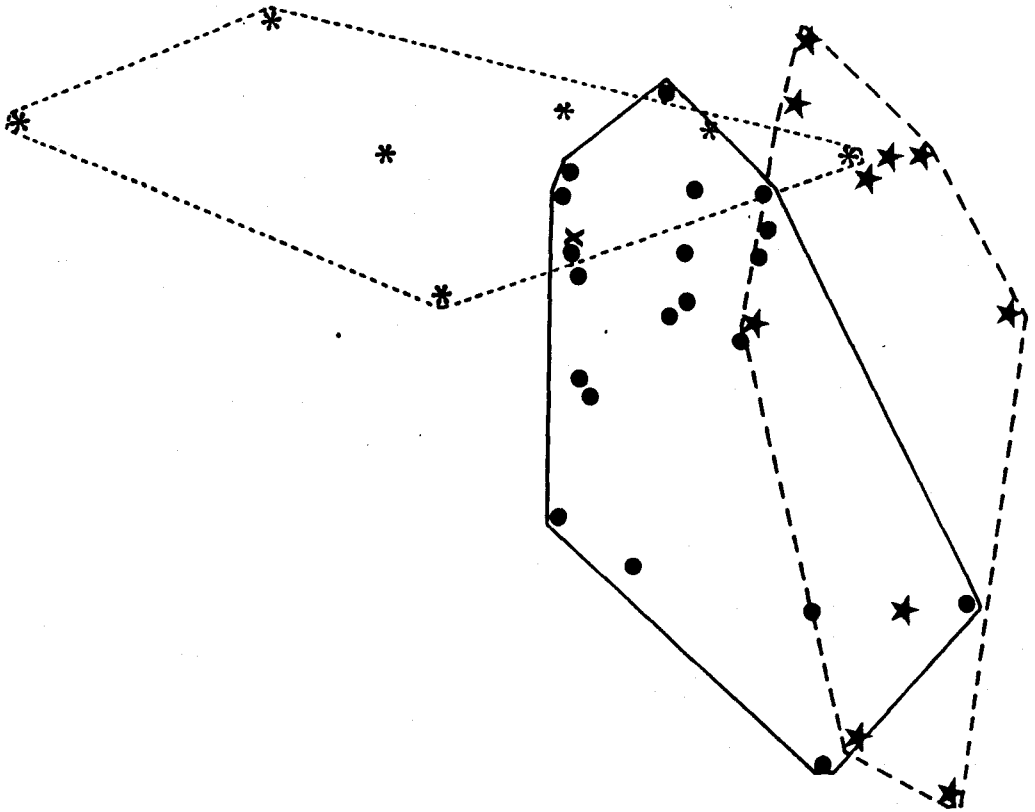


Figura 13. Como en la figura 12 pero en febrero de 1986. Se ha incorporado un nuevo macho adulto ("Pico", estrella).

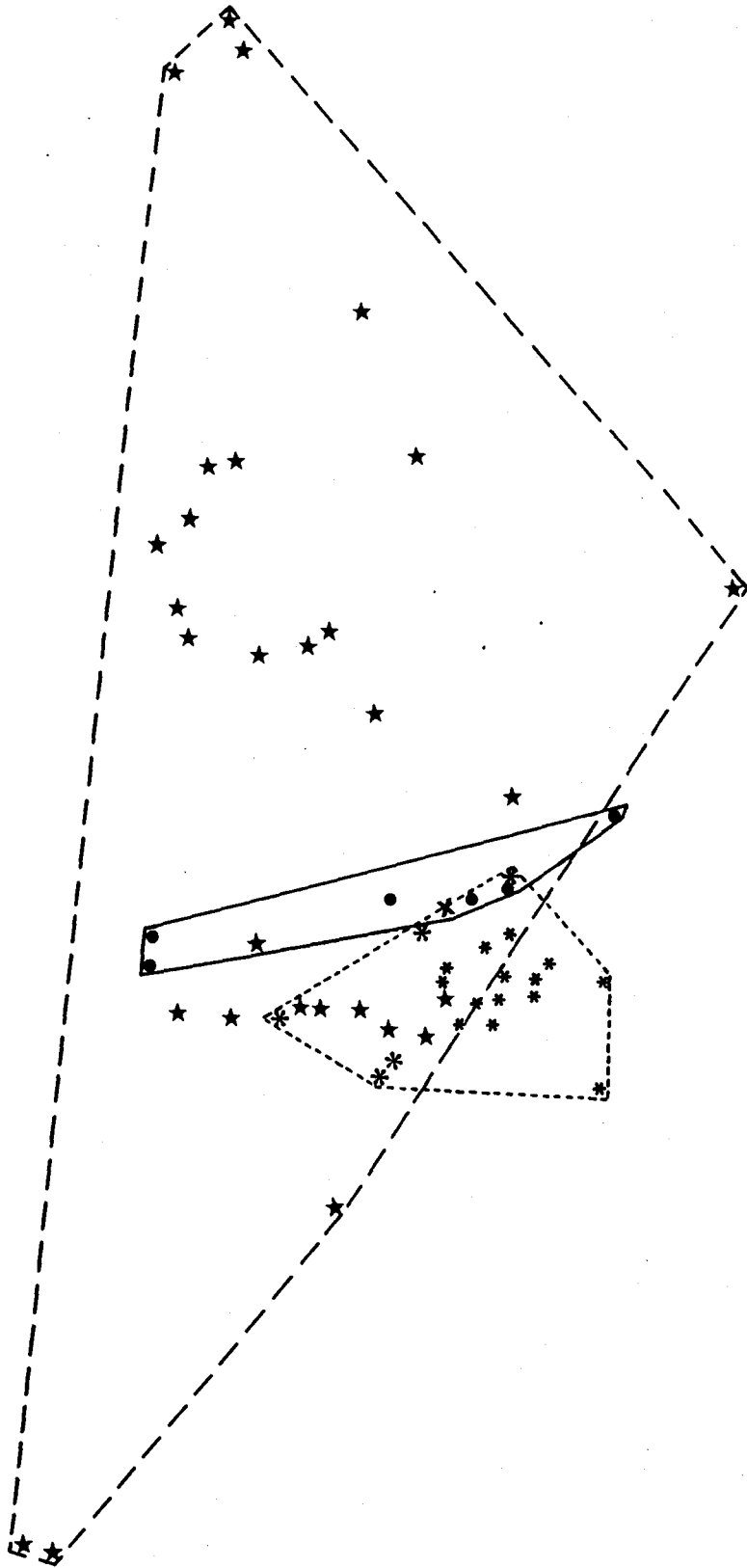


Figura 14. Como en la figura 13 en marzo de 1986.

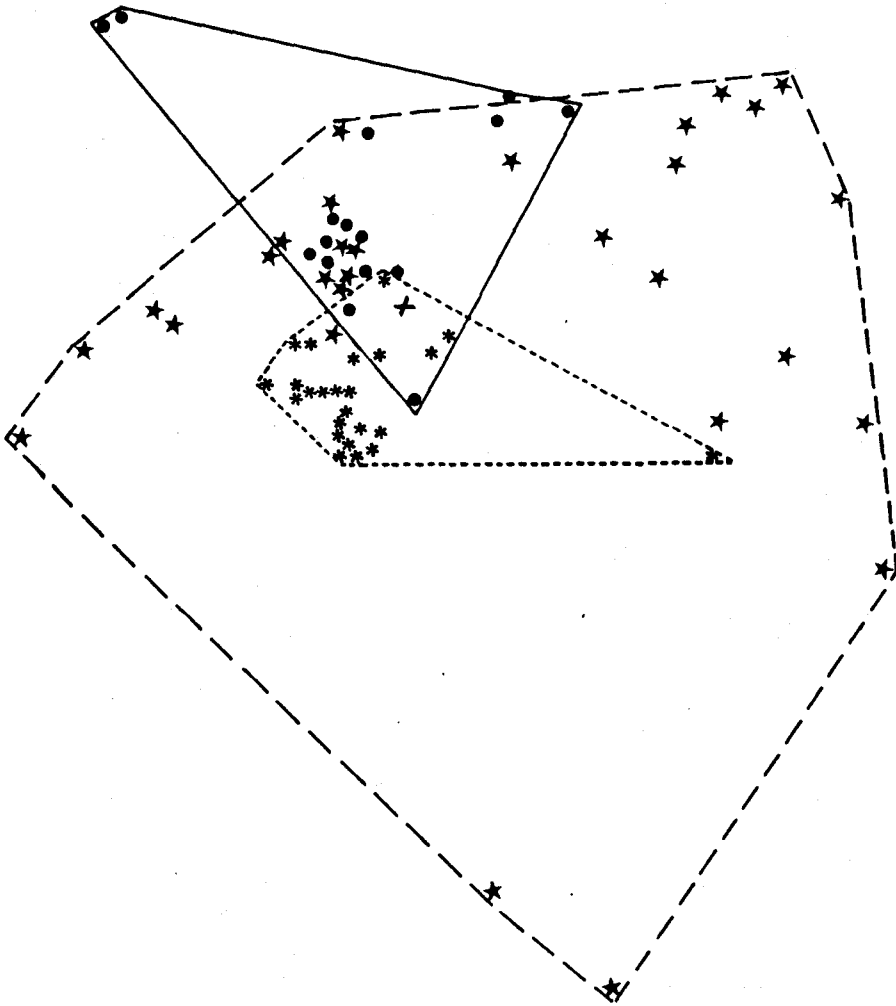


Figura 15. Como en la figura 13 en abril de 1986. En las figuras 12 a 15 no se han conservado las escalas.



habría expulsado a "Pico" de su territorio. Lo curioso es que durante ese mismo mes una localización de "Marisma" y de "Pico" coincidieron exactamente en el mismo lugar y hora.

Ya que se ha reconocido últimamente en zorros que durante la época de crianza, en particular, se establecen grupos familiares organizados socialmente, consistiendo generalmente en un macho, una hembra adulta y una o dos hembras ayudando en las labores de crianza de los cachorros (ver Macdonald, 1979; Schantz, 1984), considerando, además, el peso corporal de "Pico" (ver Tabla 29), es poco probable que este animal haya sido un "ayudante" (sensu Macdonald, 1979). La única explicación que podría darse a esta situación es que ese animal haya sido un macho "excursionista" (sensu Niewold, 1973), tratando de establecerse en un grupo familiar, lo cual habría sido impedido por el macho dominante. Como quiera que hayan sido las interacciones entre los tres animales, el ejemplo recién descrito ilustra la importancia que tendría la organización social y el comportamiento territorial en zorros durante la época de crianza. Las ventajas de poseer un territorio durante la época de crianza pueden consultarse en Wynne-Edwards (1967). Así, es evidente que el comportamiento reproductivo parental de los zorros sería otro de los factores favoreciendo la estrategia de vida de esta especie. De acuerdo con Schantz (1984 véase también Macdonald, 1980c), sólo las hembras dominantes, más aptas, criarían cada año en esta especie. De esta manera, en plena concordancia con Erlinge et al. (1984a; véase también Erlinge et al., 1982) puede estimarse que uno de los agentes reguladores más importantes del tamaño de la población sería la propia organización social de la especie. Ello concuerda con:

- a) la estabilidad anual en el tamaño de la población de zorros de la RBD,
- b) el comportamiento territorial de los machos,
- c) su oportunismo trófico, y
- d) su comportamiento parental durante la estación de crianza.

### 1.3.3.- Preferencias de biotopo

Amores (1975) observó que los zorros no parecen demostrar ningún grado de preferencia o selección por un biotopo determinado. Puesto que este autor no determinó la disponibilidad relativa de los diferentes biotopos que él consideró en sus observaciones, su comentario sólo tiene validez en lo que se refiere al uso, y no a la preferencia, de biotopo por los animales. En efecto, Petrides (1975; véase también un razonamiento similar en Jacobs, 1974), estableció con antelación la diferencia existente entre utilización y selección, o preferencia, de recursos por los animales (véase una aplicación en Rau et al., 1981). Debido a esto, a partir de los datos originales presentados en los Apéndice 1 y 3, se ha relacionado la abundancia relativa de heces recolectadas por longitud de biotopo disponible y la longitud relativa disponible de cada biotopo muestreado. Procediendo de esta manera, índices de selección iguales a 0 significarán preferencia nula, índices iguales a 1 significarán utilización de biotopo en conformidad con su disponibilidad, índices menores que 1 significarán ausencia de selección positiva, o rechazo de un biotopo, e índices mayores que 1 significarán biotopos seleccionados positivamente, o preferenciales. Los resultados correspondientes a los índices obtenidos para el año 1984 se presentan en la Tabla 35. En ella se

TABLA 35. Variación estacional en la selección de biotopos por el zorro durante el año 1984.

	<u>INVIERNO</u>	<u>PRIMAVERA</u>	<u>VERANO</u>	<u>OTOÑO</u>
Matorral	0.5 ± 0.08	0.6 ± 0.2	1.0 ± 0.1	0.4 ± 0.1
Pinar	3.8 ± 0.9	6.5 ± 1.8	2.6 ± 0.9	2.0 ± 0.1
Marisma (ecotono)	0.9 ± 0.2	0.1	0.2 ± 0.05	0.2 ± 0.1
Dunas móviles	1.6 ± 0.3	1.0 ± 0.3	2.2 ± 0.6	2.8 ± 0.3

observa que el biotopo correspondiente al Pinar de Repoblación fue, a lo largo del año, el que más seleccionaron los zorros en la RBD, obteniéndose el valor más alto durante la primavera. Ello probablemente se halle en conexión con los sitios de crianza. En efecto, una de las muestras de excrementos de crías de zorros se recolectó en una zorrera encontrada en este tipo de ambiente. En ese mismo año se pudieron localizar tres zorreras más, recientemente abandonadas, situadas en la interfase Pinar de Repoblación-dunas móviles. Además, el valor máximo de excrementos se obtuvo durante el otoño, probablemente coincidiendo con la dispersión de los animales sub-adultos y el aumento de la dieta frugívora durante esa estación. Los índices medios anuales de selección para ambos biotopos no difirieron estadísticamente entre sí ( $t=1,671$ ;  $P > 0,20$ ). Biotopo no seleccionado fue el matorral, utilizado en proporción a su abundancia únicamente durante la época estival. En plena concordancia con la información previamente adelantada por Rau *et al.* (1985a; véase también Rogers, 1978), el ecotono matorral-marisma fue un biotopo no seleccionado por los zorros. Si bien en esta área la abundancia de conejos es máxima respecto de otras zonas de la RBD (véase Rogers, 1974; véase también Rogers y Myers, 1980; Kufner, 1986), esta situación quizás se deba a una posible competencia por interferencia con linceos, en la que estos últimos, debido a su mayor tamaño corporal, tendrían mayor habilidad competitiva.

Como puede verse en la Tabla 36, aunque sólo pudo contarse con datos para dos biotopos y tres estaciones del año 1985, durante ese período de tiempo volvió a predominar la preferencia de los zorros por el pinar, en comparación con el matorral. Así, para finalizar este apartado, puede concluirse que el biotopo preferencial del zorro en el área de estudio sería el Pinar de Repoblación y, en se-

TABLA 36. Selección de dos biotopos por zorros durante el año 1985.

---

	<u>MARZO 85</u>	<u>SEPTIEMBRE 85</u>	<u>NOVIEMBRE 85</u>	<u>X <sup>+</sup> SE</u>
Matorral	0.3	1.0	0.4	0.6 <u>+</u> 0.2
Pinar	1.2	1.0	1.3	1.2 <u>+</u> 0.1

---

gundo lugar, la zona de dunas móviles. Estos resultados comprueban las tempranas observaciones realizadas por Valverde (1967). Estos dos últimos biotopos son las zonas con menor abundancia de conejos en la RBD (ver Rogers, 1974; Rogers y Myers, 1979; véase también Rogers, 1978), pero también las zonas con una mayor abundancia y disponibilidad de presas alternativas, tales como los frutos de maduración otoñal y estival, fuentes de lípidos y carbohidratos, respectivamente (cf. Herrera, ms). Otra vez, la gran capacidad adaptativa de esta especie le ha llevado a sacar provecho de lugares con reducida diversidad y productividad biológicas. Paradójicamente, por su valor comercial, las plantaciones artificiales de pinos son los ambientes que más se están desarrollando últimamente en España, favoreciendo probablemente así el incremento de las especies generalistas (e.g. zorros), en desmedro de las especies especialistas (e.g. lince).

#### 1.3.4.- Marcado territorial con heces

Varios autores han mencionado que, junto a otros repertorios conductuales (e.g. vocalizaciones, despliegue de posturas, marcado con orina, etc.), los cánidos utilizarían también las heces como una forma de marcado territorial (Peters y Mech, 1975; Nel y Bester, 1983; véase una revisión en Müller-Schwarze, 1983). Aunque se ha demostrado que los zorros utilizan el marcado con orina en los sitios donde se han alimentado previamente, tal vez con el objeto de comunicar a sus conespecíficos la ausencia de alimento en esos lugares (ver Henry, 1977; véase también Henry, 1980), el hecho de que las heces de estos animales cumplan una función de marcado territorial (aún a pesar de que la secreción de las glándulas anales de zorros con-

tiene al menos 12 compuestos volátiles, entre ellos trimetilamina y varios ácidos grasos; Müller-Schwarze, 1983) ha sido motivo de controversia entre los autores que se han preocupado del tema. Así, Kleiman (1966) les ha negado tal papel, mientras que Macdonald (1980) sí les ha atribuido importancia considerándoles como "hitos" que ayudarían en la delimitación de sus áreas territoriales centrales (véase también Maurel, 1983).

Según han señalado Peters y Mech (op. cit.), a las heces de mamíferos carnívoros podría atribuírseles una función de marcado territorial, si:

a) se depositan frecuentemente sobre lugares conspicuos, tales como objetos prominentes (e.g. arbustos, rocas, etc.) u oquedades, etc.

b) se depositan más frecuentemente sobre determinados sectores incluídos dentro del área de campeo de los animales.

c) se depositan sobre objetos conspicuos más frecuentemente en las épocas que tienen relación con el celo, crianza o dispersión de los animales.

En lo que sigue se intentará revalidar o refutar, en el caso de los zorros, cada una de estas observaciones.

Respecto a la primera, en la Tabla 37 (ver datos originales en el Apéndice 5) puede verse que el porcentaje medio anual (datos con transformación angular) de muestras de excrementos sobre arbustos, respecto del número total de muestras recolectadas/km./año, fue igual a un 6,7 %. Si bien esta cifra no es muy elevada, se dispone de datos demostrando que en áreas abiertas, sin hitos, como la marisma de "Leo Biaggi", de una muestra total de 13 excrementos de zorros recolectados en el otoño de 1983, 12 (i.e. 92,3 %) fueron depositadas sobre objetos conspicuos, tales como carcasas de animales, montículos de tierra, ladrillos, matas de almajos, etc. (J.R. Rau, datos no publicados). Esta

TABLA 37. Porcentaje mensual de muestras de excrementos de zorros asociadas a matas, respecto del número total de muestras recolectada/mes/km.

---

PERIODO	HECES DE ZORROS ASOCIADAS
	A MATAS (%)
Nov. 83	7.2
Dic.	8.4
Ene. 84	12.0
Feb.	8.4
Mar.	7.2
Abr.	6.0
May.	3.6
Jun.	9.6
Jul.	10.8
Ago.	10.8
Sep.	13.2
Oct.	2.4
Nov.	0.0

---



forma de comportamiento en la evacuación de los excrementos sugiere que la heces podrían haberse utilizado como hitos demarcando las rutas de desplazamiento de los animales dentro de sus áreas de campeo.

Por otra parte, en la misma Tabla 37 puede verse que la mayor frecuencia de marcado sobre arbustos correspondió a finales del verano-comienzos del otoño, coincidiendo así con la etapa de independencia de las crías (véase Piellowski, 1976; Amores, 1975). La independencia de los porcentajes mensuales de marcado respecto del número total de muestras recolectadas, queda demostrada por el hecho de una absoluta ausencia de correlación ( $r_c = 0,072$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 13$ ) entre el número mensual/km de muestras recolectadas vs. el número mensual de muestras sobre arbustos/km., utilizándose la información obtenida para los 6 transectos empleados en la recolección de excrementos durante el período noviembre 1983-noviembre 1984. En la Tabla 38 puede observarse que los transectos correspondientes a la Raya del Raposo y el Pinar de Repoblación fueron los que presentaron la mayor proporción de muestras de excrementos asociadas a los arbustos. Los menores porcentajes se obtuvieron para los transectos de la Raya de las Perdices y el situado en la zona de dunas móviles. Si la abundancia media de heces recolectadas/km/transecto (ver Apéndice 1), se correlaciona con la abundancia media de heces sobre matas/km/transecto, se obtiene un coeficiente de correlación igual a  $r_s = 0,429$  ( $P > 0,05$ ;  $n = 6$ ), sugiriendo la independencia entre las heces asociadas a matas/transecto, respecto del número de heces km/transecto.

El marcado con heces prácticamente nulo de los zorros en la Raya de las Perdices, puede atribuirse a la baja abundancia de estos animales durante el período de estudio en este sector y a una mayor abundancia de lincees en el mismo (ver Rau et al., 1985a). En lo que se refiere a la

TABLA 38. Número mensual de muestras de excrementos de zorros asociados a arbustos recolectados por transecto durante el período noviembre 1983-noviembre 1984.

TRANSECTO	NOV83	DIC.	ENE84	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.	TOT
Raya de Santa Olalla	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0	5
Raya del Raposo	1	7	8	3	1	1	2	4	3	0	3	1	0	34
Raya del Pinar de Repoblación	-	0	2	2	5	4	0	0	3	4	4	1	0	25
Raya de las Perdices	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Dunas móviles	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2
Carretera	13	0	0	0	0	1	2	18	9	13	21	-	-	77
<b>TOTAL</b>	<b>15</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>23</b>	<b>16</b>	<b>19</b>	<b>28</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>145</b>

zona de dunas móviles, la baja frecuencia de marcado con heces estaría sugiriendo que los zorros las estarían utilizando más bien como lugares de tránsito hacia los pinares adyacentes, su biotopo mayormente preferido.

En la Tabla 39 se muestra que, en el caso de un transecto marcado con estacas igualmente espaciadas situado en la zona del Pinar de Repoblación (Raya de los Americanos), el patrón de defecación de los zorros no fue uniforme ni aleatorio, sino que tendió a concentrarse en determinados sectores (índice de contagio = 80,2 %).

A la luz de los resultados expuestos, puede concluirse, concordando con los datos obtenidos por Macdonald (1980), que las heces de zorros también cumplirían una función de marcado territorial. De acuerdo con Macdonald (op. cit.) y Maurel (1983), puede admitirse que la principal función del marcado con heces en zorros sería la delimitación de las rutas de tránsito más frecuentadas por los animales dentro de la red de desplazamientos que constituyen su área de campeo (ver Maurel, op. cit.; Fabrigoule y Maurel, 1982) o territorio, en este caso.

#### 1.4.- Actividad circadiana

Ya que Haroldson y Fritzell (1984) demostraron en zorros grises (U. cinereoargenteus) que el porcentaje de actividad se hallaba relacionado con la actividad locomotora de los individuos, obtenida de la proporción entre el número total de localizaciones/día en las que, según el sensor de movimiento de los radio-collares de los animales, éstos se encontraron activos, y el total de localizaciones efectuadas. En consecuencia, se han utilizado como indicador de actividad circadiana los desplazamientos/hora de los animales durante un día completo. La interpretación

TABLA 39. Variación de la distancia entre excrementos hallados consecutivamente en un transecto situado en el Pinar de Repoblación.

---

<u>DISTANCIA (m)</u>	<u>NUMERO DE CASOS</u>
0- 3	2
4- 6	1
7- 9	5
10-12	9
13-15	4
16-18	1

---

estadística de este método puede consultarse, en el caso de V. vulpes, en Aubert et al. 1985. Los resultados obtenidos para los 4 machos de las dunas móviles y las dos hembras del ecotono matorral-marisma, se presentan en la Tabla 40. En ella puede apreciarse que los porcentajes máximos de actividad locomotora acontecieron en los períodos (hora solar) correspondientes tanto al amanecer como al anochecer. En la misma tabla puede verse, también, que los desplazamientos/hora de los animales presentan una alta variabilidad. Sin embargo, como puede observarse en las Figuras 16 y 17, tanto los machos como las hembras presentaron, en general, el mismo modelo de actividad locomotora. Varios autores (e.g. Aubert et al., 1985; Maurel, 1980) han demostrado previamente que, en cuanto a su actividad circadiana, los zorros pueden considerarse animales crepusculares-nocturnos.

Si tan sólo se toman en cuenta los desplazamientos máximos de los animales en función del tiempo, puede calcularse para los zorros de la RBD una velocidad media igual a  $1,2 + 0,1$  km/h (CV = 46,9; n = 21). A pesar de la reducción del CV, en la Tabla 41 puede verse que los zorros machos de las dunas (n = 7), tuvieron 3 desplazamientos máximos en horas solares correspondientes al día (ca. 43%). Sin embargo, en cuanto a sus desplazamientos máximos/hr se refiere, las hembras del ecotono matorral-marisma fueron exclusivamente nocturnas. Esta diferencia tal vez pueda deberse al mayor grado de aislamiento relativo de la zona de las dunas móviles en comparación con la de "La Vera".

Para finalizar este apartado, puede decirse que la actividad locomotora de los zorros en la RBD pareció guardar una estrecha conexión con la actividad circadiana del conejo en el área de estudio (véase Kufner, 1986; véase también Rau, et al., 1987).

TABLA 40. Variación a lo largo del día de la actividad locomotora (m) de los zorros estudiados radioteleméticamente en el área de estudio.

	<u>HORA SOLAR</u>	<u>DESPLAZAMIENTO</u>	<u>CV (%)</u>	<u>N</u>	<u>ACTIVIDAD LOCOMOTORA (%)</u>	
	01	500 $\pm$ 100	1.0	21	7.0	
	02	400 $\pm$ 100	1.0	19	5.5	
	03	400 $\pm$ 100	1.0	16	5.5	
Amanecer	04	300 $\pm$ 50	0.7	17	4.2	31.9 Amanecer
	05	300 $\pm$ 70	0.8	18	4.2	
	06	400 $\pm$ 100	1.1	18	5.5	
	07	300 $\pm$ 100	1.6	18	4.2	
	08	200 $\pm$ 70	1.2	18	2.8	
	09	200 $\pm$ 60	1.6	18	2.8	
Mañana	10	200 $\pm$ 50	1.3	19	2.8	16.8 Mañana
	11	100 $\pm$ 400	1.4	20	1.4	
	12	200 $\pm$ 40	1.3	21	2.8	
	13	100 $\pm$ 50	1.5	20	1.4	
	14	200 $\pm$ 40	1.2	19	2.8	
	15	200 $\pm$ 50	1.4	20	2.8	
Tarde	16	200 $\pm$ 40	0.9	21	2.8	18.1 Tarde
	17	200 $\pm$ 50	1.0	21	2.8	
	18	400 $\pm$ 100	0.9	20	5.5	
	19	300 $\pm$ 70	1.0	20	4.2	
	20	500 $\pm$ 80	0.8	20	7.0	
Anochecer	21	400 $\pm$ 70	0.7	18	5.5	33.2 Anochecer
	22	400 $\pm$ 100	1.0	20	5.5	
	23	400 $\pm$ 100	1.0	21	5.5	
	24	400 $\pm$ 100	1.4	19	5.5	

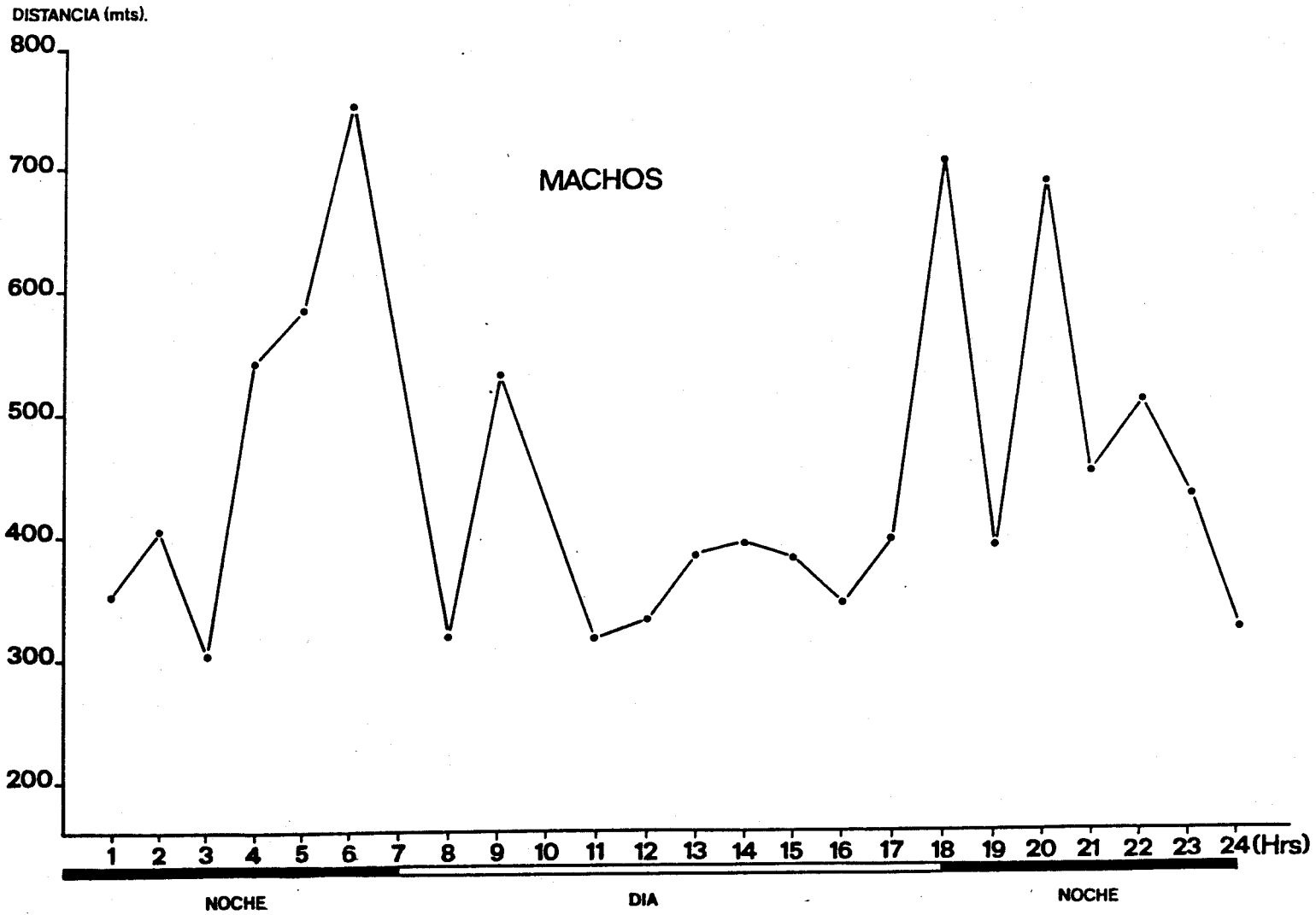


Figura 16. Actividad locomotora de los zorros machos de las dunas móviles.

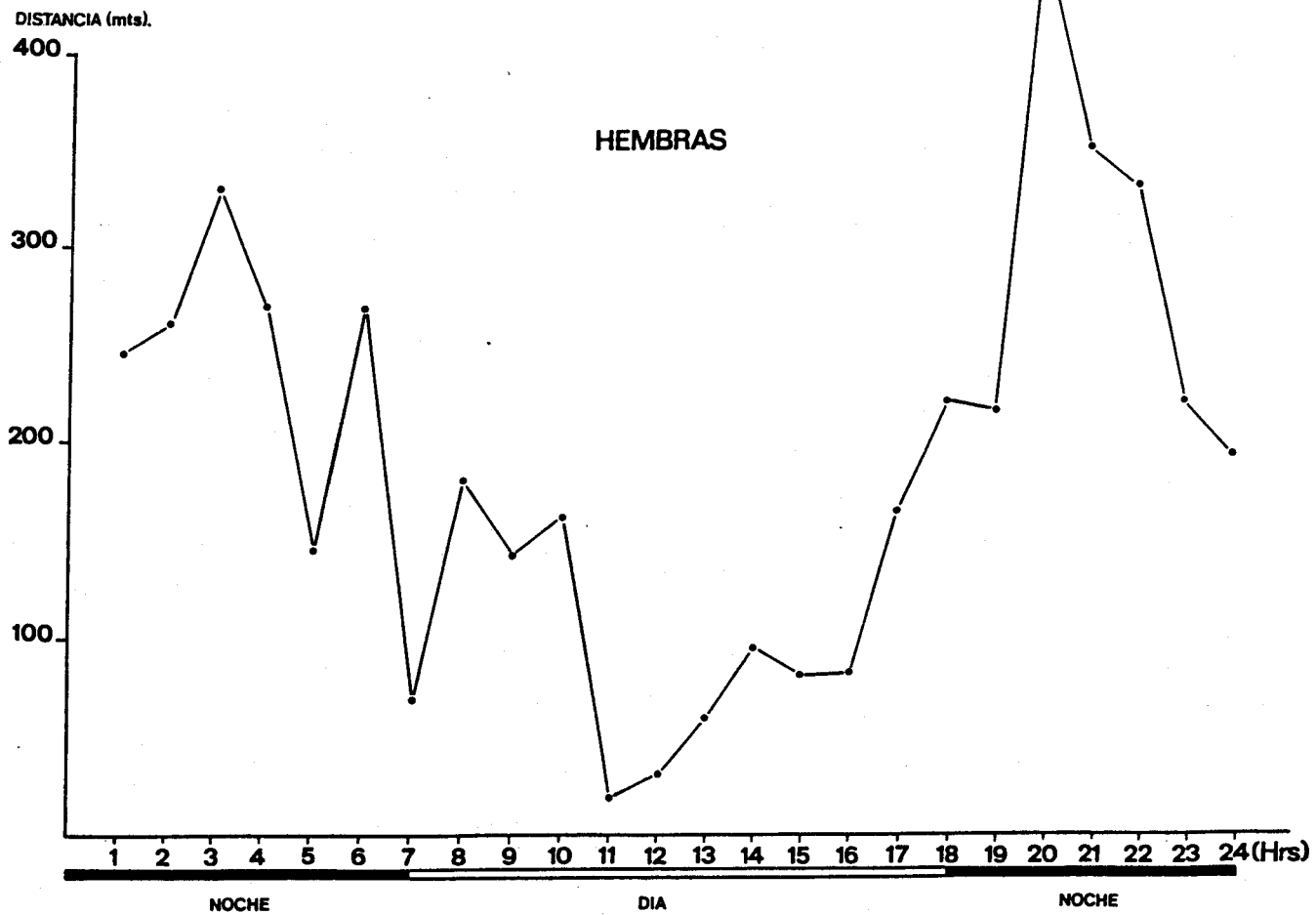


Figura 17. Actividad locomotora de los zorros hembras del ecotono matorral-marisma.



TABLA 41. Desplazamientos máximos (m) por hora de los zorros estudiados radiotelemétricamente en el área de estudio y hora del día en que ocurrieron (seguimientos intensivos en 24 h).

1.- MACHOS EN LAS DUNAS MOVILES

<u>DESPLAZAMIENTO</u>	<u>HORA SOLAR</u>
790	20
1200	07
1700	06
970	02
900	13
1320	20
870	09

X + SE 1107.1 ± 121.9

CV (%) 29.1

2.- HEMBRAS EN EL ECOTONO MATORRAL-MARISMA

<u>DESPLAZAMIENTO</u>	<u>HORA SOLAR</u>
650	22
720	03
870	21
760	20
560	22
1140	20
880	07
1620	02
2740	24
380	07
1670	02
1740	01
1630	03
1590	01

X + SE 1210.7 ± 172.6

CV (%) 53.3

## 2.- Relaciones con las presas

### 2.1.- Estimación de la densidad de conejos

#### 2.1.1.- Contabilización de heces

Como ya se adelantó en el capítulo sobre material y métodos, para estimar la densidad absoluta de la población de conejos presentes en la RBD se empleó el método de Taylor y Williams (1956), que se basa en la contabilización de excrementos presentes en parcelas permanentes de muestreo, previamente limpiadas de heces anteriores, relacionando la tasa de deposición y la tasa de degradación de los excrementos en función del tiempo con el número discreto de animales/unidad de área a través del conocimiento de su tasa de defecación media diaria (ver también Eberhard y Etten, 1956). El método se ha utilizado "in extenso" en cérvidos (ver revisión en Neff, 1968). En el caso de los lagomorfos su utilidad ha sido cuestionada (e.g. Cochran y Stains, 1961; Flux, 1967). Sin embargo, cuando se le ha contrastado ha podido ponerse en evidencia su validez empírica (ver Angerbjörn, 1983; Bailey y Putman, 1981). Las críticas principales se han centrado sobre la variación estacional de las tasas medias diarios de defecación y de degradación, y los cambios en la distribución espacial de los excrementos. Tal situación ha llevado a Angerbjörn (op. cit.) y Bailey y Putman (op. cit.) a concluir que las principales restricciones impuestas al método son más bien de carácter estadístico y de diseño metodológico que de carácter teórico basado en la propia fundamentación del método.

A diferencia de la aplicación de este mismo método en zorros, en el caso de los conejos se ha podido disponer de información sobre la variación estacional en la tasa de degradación de los excrementos. Empero, la tasa de defecación media diaria se ha mantenido constante. En total, se dispone de información para 7 parcelas de 25 m<sup>2</sup> cada una, controladas mensualmente desde octubre 1983 a noviembre 1984. Aunque la mayoría de las parcelas (6) se dispusieron en una zona de matorral de monte blanco homogéneo (una parcela se estableció en una zona de brezal) y bastante próximas entre sí, el ANOVA de una vía (Modelo 1, datos sometidos a transformación de la raíz cuadrada, ver Zar, 1984) detectó diferencias estadísticamente significativas en la abundancia media de heces de conejos/parcela ( $F_{6,86} = 2,200$ ;  $P < 0,01$ ). Al aplicar a continuación la prueba de Student-Newman-Keuls (ver Zar, *op. cit.*), se encontró que la parcela localizada en una zona de matorral de monte blanco pastoreado por ganado vacuno y caballar, fué la que difirió de las restantes, al presentar una muy baja abundancia de heces de conejos. Así, en forma similar a lo encontrado por varios autores que se han preocupado de los conejos presentes en ambientes mediterráneos (e.g. Rogers, 1974; Rogers, 1981; Rogers y Myers, 1979; Jaksić y Fuentes, 1980), puede estimarse que las diferencias entre parcelas podrían explicarse por la distribución en "manchones" de los conejos respecto de sus biotopos. Esta distribución podría deberse a la selección por parte de los conejos de área yuxtapuestas ofreciendo a estos animales sitios favorables para su alimentación y la construcción de madrigueras (*cf.* Rogers, 1974) o a una probable evitación de las zonas utilizadas por ganado doméstico (ver Sorriquer, 1983b).

Con objeto de estandarizar aún más nuestros datos, junto con la exclusión de la parcela "pastoreada" también

se excluirá de los análisis siguientes la parcela localizada en el área de brezal. Rau *et al.*, (1987; ver también Kufner, 1986; Rogers, *op. cit.*) han demostrado que el biotopo más utilizado por conejos en la RBD es el matorral de monte blanco y la zona de praderas perimarismeñas, o rodeando zonas de lagunas. Por lo demás, el matorral de monte blanco es la vegetación predominante de la RBD (*cf.* Allier *et al.*, 1974). Como era altamente esperable, en cuanto a la abundancia media de heces éstas 5 parcelas no difirieron entre sí, ( $F_{4,62} = 0,900$ ;  $P > 0,50$ ). Considerándose, no obstante, la información original obtenida para las 7 parcelas (ver Tabla 42), mediante la aplicación de la fórmula propuesta por Voos y Mosby (1971) pudo estimarse que los tamaños teóricos mensuales del número de parcelas a utilizar variaron entre 2 y 18, con una media aritmética de  $\bar{n} = 8,3 \pm 1,3$  parcelas/mes ( $CV = 60,4\%$ ). Los mayores tamaños se requirieron para los meses de abril ( $\bar{n} = 18$ ), agosto ( $\bar{n} = 17$ ) y noviembre ( $\bar{n} = 15$ ). Para los 14 muestreos mensuales efectuados, entonces, en 7 casos (50%) el tamaño de la muestra fué menor que  $\bar{n} = 7$  para un grado de precisión de un 10%. El empleo de la fórmula de Voos y Mosby (*op. cit.*) tiene por supuesto básico que las heces se distribuyen aleatoriamente en el espacio. Se sabe que los conejos suelen tener dos maneras de depositar sus heces: en forma agregada, en plena coincidencia con pautas de comportamiento de marcaje territorial (Myers y Parker, 1965), y aleatoria, coincidiendo con las pautas de pastoreo (*cf.* Rogers y Myers, 1979). Como en nuestro caso el diseño de muestreo contempló la evitación de las acumulaciones de heces consignadas por Myers y Parker (*op. cit.*), la distribución de heces de conejos en las 5 parcelas finalmente consideradas resultó también aleatoria, obteniéndose una razón varianza/media de  $0,179 \pm 0,047$  ( $\bar{n} = 14$ ), valor que es significativamente menor que la unidad (" $t$ " =

TABLA 42. Número de heces de conejos/m<sup>2</sup>/día, sin corrección para la tasa de degradación estacional, en 7 parcelas durante el período octubre 1983-noviembre 1984.

PERIODO	PARCELAS						
	A	B	C	D	E	F	G
Oct. 83	0.26	0.77	1.97	1.10	1.90	0.58	0.37
Nov.	0.52	0.57	-	0.49	0.53	0.07	0.31
Dic.	0.36	0.21	0.20	0.17	0.38	0.08	0.64
Ene. 84	0.50	0.49	0.37	0.53	0.51	0.02	0.53
Feb.	0.71	1.32	0.56	0.79	0.72	0.05	0.41
Mar.	0.45	1.26	0.11	0.48	0.69	0.03	0.60
Abr.	0.19	0.27	0.01	0.19	0.31	0.04	0.43
May.	0.73	1.36	0.53	0.31	1.70	0.18	0.59
Jun.	0.31	0.62	1.68	0.36	0.39	0.10	0.11
Jul.	0.10	0.12	0.10	0.13	0.21	0.01	2.51
Ago.	0.30	0.26	0.03	0.03	0.15	0.02	-
Sep.	0.51	0.32	0.53	0.06	0.17	0.03	-
Oct.	0.48	0.27	0.19	0.10	0.32	0.25	0.23
Nov.	-	0.45	0.02	0.03	-	0.05	0.44
<u>X + SE</u>	0.42+0.05	0.59+0.11	0.48+0.17	0.34+0.08	0.61+0.15	0.11+0.04	0.60+0.18
<u>CV (%)</u>	44.5	72.7	131.2	92.4	91.4	137.9	103.7

F = Matorral pastoreado      G = Brezal

17,468;  $P < 0,0005$ ). No se consideró ajustar la distribución de Poisson a estos datos ya que éstos no cumplían todas las restricciones impuestas por la prueba (cf. Zar, 1984). No obstante, la baja razón varianza/media otorga suficiente confianza como para asumir una distribución aleatoria de las heces.

De esta manera, en nuestro caso se estima que el método puede emplearse con bastante seguridad como para estimar la densidad absoluta y el tamaño de la población de conejos de la RBD. No obstante, al mantenerse constante la tasa media de defecación por conejo/día, el método no sería tan fiable como para detectar diferencias en las variaciones intranuales en la densidad de población. Sin embargo, si se observa la Tabla 43 puede verse que el pico primaveral y la baja estival (ver Soriguer y Rogers, 1981; Rogers, 1981) pueden también detectarse con este método. Cuando nuestros datos, logrados con el método tradicional de Taylor y Williams (1956), se correlacionaron para un mismo período de tiempo con los resultados obtenidos del censo de conejos conduciendo un vehículo sobre un transecto de matorral de 5 km (J.F. Beltrán, com. pers.; véase también Rau *et al.*, 1987), no se encontró ninguna correlación entre ambos métodos ( $r_s = -0,150$ ;  $n = 11$ ). Sin embargo, al realizarse una correlación cruzada con un desfase temporal de 2 meses (ver Soriguer, 1981a), el coeficiente de correlación no sólo se incrementó haciéndose positivo, sino que también se hizo estadísticamente significativo ( $r_s = 0,565$ ;  $P_{(1)} = 0,05$ ). Entre los factores afectando al desfase temporal encontrado estarían las condiciones climáticas, afectando el consumo de la biomasa vegetal, y con ello la digestibilidad de la especie (ver Yu *et al.*, 1975), además de las tasas de deposición y de degradación. En efecto Soriguer (1981a) ha demostrado, para un área mediterránea, un desfase temporal mínimo de 30

TABLA 43. Densidad absoluta de conejos (animales/ha), según el método de Taylor y Williams (datos corregidos para la tasa de degradación estacional).

---

<u>PERIODO</u>	<u>DENSIDAD</u>
Oct. 83	31.3
Nov.	13.8
Dic.	6.8
Ene. 84	11.5
Feb.	19.6
Mar.	14.4
Abr.	4.2
May.	20.7
Jun.	14.9
Jul.	2.9
Ago.	3.3
Sep.	7.1
Oct.	7.0
Nov.	4.4

---

días entre las condiciones climáticas y la duración de las estaciones del año. En Australia este desfase es aún mayor: 45 días (M. Fleming, com. pers.; véase también Frey y Fleming, 1984). Sin embargo, aún considerando lo anterior se estima que las razones más importantes incidiendo en este desfase temporal serían:

a) Que los conejos presentes en ambientes mediterráneos se reproducen tanto en otoño como en primavera (e.g. Parer, 1977; Poole, 1960; Delibes y Calderón, 1979), determinando así picos de abundancia en las curvas de densidad en invierno y en primavera (ya que el período reproductivo "primaveral" se inicia generalmente a mediados de invierno, cf. Delibes y Calderón, op. cit.).

b) Durante la estación reproductiva las crías de conejos suelen permanecer en las cuevas, o en sus inmediaciones, entre 2 y 5 semanas, finalizándose alrededor de las 4 semanas de vida la lactancia de los gazapos (cf. Lockley, 1962; Sorensen et al., 1972; Broekhuizen y Mulder, 1983; Lloyd y Cowan, 1968).

c) Los conejos de la RBD presentan restricción espacial en la utilización de sus biotopos permaneciendo asociados a la cobertura protectora de la vegetación (véase Jaksić et al., 1979; Jaksić y Soriguer, 1981). Se ha sugerido que esta forma de comportamiento espacial debería ser más marcada en las crías e individuos juveniles que en los conejos adultos, al ser estos últimos más capaces de aventurarse en los espacios abiertos entre los matorrales (cf. Simonetti y Fuentes, 1982).

Para resumir, puede concluirse que con el método de Taylor y Williams (1956) se detectó la densidad absoluta al tiempo que ésta varió en el matorral, que es el lugar donde los conejos viven, mientras que al contabilizar desde un vehículo los individuos atravesando un camino, sólo se habrían detectado los cambios de abundancia acontecidos



a una fracción de esta población (i.e., los animales adultos capaces de aventurarse fuera de la protección de los matorrales). De hecho, este último es uno de los supuestos admitidos para las contabilizaciones de animales observados cuando éstos se cruzan en los caminos (ver Overton, 1971). Otros inconvenientes de este método, como su dependencia de las condiciones climáticas imperantes durante los recuentos (ver Saltzmann-Wandeler y Wandeler, 1973), o los cambios en la actividad circadiana estacional de los animales (ver Lord, 1961), pueden haber intervenido en el desfase encontrado. Paradójicamente, todos los autores anteriores y contemporáneos que se han preocupado de la dinámica numérica de la población de conejos en la Iberia mediterránea, han utilizado este método y aceptado las fluctuaciones estacionales atribuidas para la especie como bruscos aumentos primaverales y marcados descensos estivales (e.g. J.F. Beltrán, com. pers.; Kufner, 1986; Rogers, 1974; Soriguer, 1981a; Soriguer y Rogers, 1981; Rogers y Myers, 1980).

Así, en plena concordancia con Angerbjörn (1983), se estima que el método de Taylor y Williams (1956) no sólo fué capaz de detectar variaciones intranuales en la densidad de población, sino que también las detectó cuando éstas ocurrieron.

Al relacionar la cantidad de heces contabilizadas en las 5 parcelas con la precipitación, la temperatura máxima y la abundancia de coleópteros, no se encontró ningún coeficiente de correlación que fuera significativo ( $r_s = 0,312; -0,310; 0,310$ , respectivamente). El signo negativo de la correlación con la temperatura máxima puede estar relacionado con la disminución de la biomasa fresca disponible durante los meses estivales y otoñales (ver Soriguer, 1981a; Herrera, 1980). Como se halla bien establecido, la digestibilidad en herbívoros se encuentra positi-

vamente relacionada con la cantidad de fibra en la dieta, pero negativamente relacionada con la producción de heces (Grodziński y Wunder, 1975). Lo anterior parece seguir una pauta estacional en los ambientes mediterráneos estando en concordancia con el crecimiento vegetativo de la biomasa aérea de los pastizales durante los meses invernales y primaverales. En estas últimas estaciones los conejos defecarían más, ya que consumo y evacuación se hallan también positiva y linealmente correlacionados (Grodziński y Wunder, op. cit.). Esta alta tasa de evacuación se vería también compensada, en parte, por las tasas de degradación existentes durante esas estaciones del año. Los resultados correspondientes a las tasas de degradación estacional se presentan en la Tabla 44, pudiéndose apreciar que los valores diarios medios más altos se obtuvieron para otoño e invierno, y los más bajos en verano y primavera. Al realizarse una correlación entre las abundancias medias de heces de conejos estacionales/parcela sin corregir vs las mismas abundancias corregidas para las tasas de degradación estacional, aún a pesar del bajo tamaño de la muestra ( $n = 5$ ), se encontró una correlación perfecta ( $r_s = 1,000$ ). Esto significa que, en nuestro caso, la tasa de desaparición de heces no influyó en absoluto en los resultados obtenidos, por lo que puede concluirse que tanto la abundancia relativa como la densidad absoluta de conejos estuvieron directamente relacionadas con las variaciones estacionales en las tasas de deposición. En total concordancia con Rogers (1981), puede evidenciarse que, debido a una mayor cantidad de proteínas digeribles en los pastos en áreas mediterráneas, los conejos tenderían a defecar más en invierno y primavera que en verano y otoño. La excelente correlación comentada se debe únicamente a que, siguiendo las recomendaciones dadas por Schamberger (1974), ninguno de los recuentos mensuales realizados man-

TABLA 44 Tasas diarias medias estacionales de degradación en heces de conejos.

---

<u>ESTACION</u>	<u>TASA DE DEGRADACION</u>	
	<u>MEDIA DIARIA (%)</u>	<u>Nº DE DETERMINACIONES</u>
Otoño 83	17.3	1
Invierno 84	7.8 $\pm$ 2.7	16
Primavera 84	0.4 $\pm$ 0.4	2
Verano 84	0.08 $\pm$ 0.04	14
Anual	4.4 $\pm$ 1.5	33

---



tuvo una diferencia de tiempo que superase los 10 días entre la limpieza de heces antiguas y la contabilización de excrementos recientes. Evidentemente, encontrándose las tasas de degradación estacionales referidas a la desaparición media diaria de heces, a mayor diferencia de tiempo entre la primera (i.e. la "limpieza" de heces antiguas) y la segunda contabilización se incrementarán también, en forma geométrica, las densidades absolutas corregidas. Por esta razón, ya que Kufner (1986) empleó el mismo método pero manteniendo una diferencia mínima de 45 días entre ambas contabilizaciones, nuestros resultados no podrán compararse con los obtenidos por la autora citada.

Como era esperable, se encontraron altos coeficientes de correlación, aunque no significativos, entre las tasas de degradación estacional (datos sólo para el año 1984) y la temperatura máxima ( $r_s = - 0,800$ ; ns.;  $n = 4$ ). Exactamente el mismo signo, y valor, se encontró para la correlación entre las tasas de degradación estacional y la abundancia de coleópteros, sugiriendo una correlación parcial entre las variables consideradas. Los resultados de esas correlaciones están indicando que, en el caso de los conejos de ambientes mediterráneos, los coleópteros tendrían poca importancia en la degradación de sus excrementos. Esto último podría deberse a que los coleópteros del género Typhoeus, especialistas en la degradación de heces de lagomorfos (ver Sequeira, 1980; Harde y Severa, 1984), tal vez serían poco abundantes en el matorral de la RBD o, alternativamente, que ante la alta densidad de grandes herbívoros en el área de estudio (e.g., Braza et al., 1984), los coleópteros dispongan de una oferta más rentable de heces (cf. Hanski, 1981,1986).

Como era esperable, las tasas de degradación estacional se relacionaron directamente con la precipitación total/estación del año. Así, después de transformar angular-

mente las tasas de degradación estacional (ver Zar, 1984), se obtuvo la siguiente ecuación de regresión relacionando a ambas variables ( $\underline{r} = 0,945$ ;  $\underline{P} < 0,05$ ;  $\underline{n} = 4$ )

$$\text{arcsen}\underline{Y} = 1,60 + 0,08 X \quad (14)$$

En donde  $\underline{Y}$  es la tasa de degradación diaria/estación del año, expresada porcentualmente en los datos originales (ver Tabla 44), y  $\underline{X}$  es la cantidad total de lluvia caída/estación del año.

El valor predictivo de la ecuación es bastante elevado ( $\underline{r}^2 = 89\%$ ), por lo que se estima que en el futuro podría utilizársela con una alta confiabilidad. Es interesante hacer notar que trabajando en un ambiente no mediterráneo Wallmo *et al.* (1962) llegaron a la conclusión de que, en el caso de cérvidos, fue imposible derivar una ecuación relacionando las tasas de degradación con los factores climáticos, dada la multitud de factores que afectaban a dicha relación.

Confiando haber demostrado la validez del método empleado para la obtención de nuestros resultados (*i.e.* homogeneidad de las parcelas, escasa o nula influencia de la tasa de degradación, ausencia de desfases temporales, tamaño adecuado de la muestra empleada, distribución aleatoria de los excrementos y co-variación de la tasa de deposición con la abundancia relativa de heces/parcela, con independencia de la tasa de defecación media diaria/animal), en la Tabla 43 el número de heces/m<sup>2</sup> se transformó en número de conejos discretos/ha, agregando a cada valor mensual el respectivo porcentaje de la tasa de degradación estacional correspondiente, multiplicándolo por 10.000 (para obtener hectáreas) y dividiéndolo por la tasa de defecación media diaria/animal, calculada en 450 heces/conejo/día (Schamberger, 1974), para un área mediterránea en

Chile Central.

Puede verse que los valores más altos para el año 1984 se obtuvieron en mayo y febrero (primavera e invierno, respectivamente) y los más bajos en julio y agosto (verano). Ya que los datos obtenidos pueden tratarse en una escala aritmética, se calculó una densidad absoluta media para la RBD igual a  $10,0 \pm 2,0$  conejos/ha ( $CV = 65,6\%$ ), con límites de confiabilidad estadística (95%) variando entre 5,5-14,5 conejos/ha. Como la propia autora lo ha señalado (Kufner, 1986) sus estimaciones de densidad absoluta, obtenidas del recuento de animales en fajas de muestreo de ancho fijo estratificadas, empleando criterios de maximización de las observaciones secuenciales (cf. Kufner, op. cit), coincide con las estimaciones logradas en este estudio. Es interesante mencionar que el coeficiente de fluctuación para esta población de conejos fué igual a 2,0, sugiriendo oscilaciones del orden del 100% (ver Whittaker, 1975) arriba y abajo de la media geométrica. Estas variaciones numéricas marcadas en el tamaño de la población de conejos en áreas mediterráneas han sido ya previamente reconocidas por varios autores que se han preocupado de estudiar este lagomorfo (c.f. Soriguer y Rogers, 1981; Rogers, 1981).

Sabiéndose que el matorral comprende cerca de 4.000 has en la RBD (cf. Delibes, 1980a) puede estimarse, a partir de la densidad absoluta media, una cantidad de 40.000 conejos habitando este tipo de biotopo. Para la RBD completa, el tamaño poblacional bruto puede extrapolarse en 68.000 conejos. Es interesante notar que anteriormente Delibes (op. cit), a partir sólo de una estimación cualitativa, maximizó esta cifra 1,1 veces.

### 2.1.2.- Contabilización de huras

Con objeto de obtener una estimación de la abundancia relativa de conejos en la RBD, mensualmente desde noviembre 1983 a septiembre 1984 se contabilizó el número total de huras de conejos presentes en un reticulado de una superficie de 1 ha, subdividido en 25 parcelas de 400 m<sup>2</sup> cada una. Ya que en abril y en septiembre sólo pudieron muestrearse 17 y 23 parcelas, respectivamente, se ha debido emplear la fórmula 6 para obtener un índice de abundancia relativa expresando el número total de huras activas/ha/mes. Este procedimiento sigue los planteamientos de Rogers (1981), quien demostró que este índice, al considerar también la actividad reproductiva de la especie, es más fiable para evidenciar las variaciones intranuales en la abundancia relativa de conejos que la simple contabilización del número total de huras (o sus entradas)/área. Así, el 30 de noviembre de 1983 (otoño), el 29 de febrero de 1984 (invierno), el 25 de junio de 1984 (primavera), y el 31 de agosto de 1984 (verano), se realizaron muestreos tendentes a determinar el grado de utilización de las entradas de huras de conejos para cada estación. Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 45. En la Tabla 46 puede apreciarse que el porcentaje de utilización estacional decreció desde el otoño de 1983 hasta el verano de 1984. Puesto que, como ya se ha señalado, el porcentaje de utilización de las cuevas de conejos se encuentra relacionado también con su actividad reproductiva (Rogers, 1981; Parer y Wood, 1986), los datos así obtenidos estarían sugiriendo que la actividad reproductiva otoñal de los conejos de la RBD fue, durante el período 1983-1984, más importante que la reproducción primaveral (aunque el muestreo de primavera fué relativamente tardío).

TABLA 45. Abundancia relativa de conejos (contabilización de entradas de cuevas/ha).

<u>PERIODO</u>	<u>Nº ENTRADAS</u>	<u>Nº CUADRANTES</u>	<u>Nº DE ENTRADAS CORREGIDAS</u>
			<u>PARA LA ACTIVIDAD ESTACIONAL/HA</u>
Nov. 83	117	25	69
Dic.	160	25	94
Ene. 84	166	25	76
Feb.	118	25	54
Mar.	159	25	73
Abr.	166	25	63
May.	109	17	61
Jun.	136	25	52
Jul.	148	25	45
Ago.	142	25	43
Sep.	110	23	36
Oct.	117	25	69



TABLA 46. Comparación estacional entre la densidad absoluta de conejos (método de Taylor y Williams, 1956) vs la abundancia relativa de conejos (contabilización de entradas de cuevas).

<u>ESTACION</u>	<u>Nº MEDIO DE</u>	<u>DEGRADACION</u>	<u>HECES/M<sup>2</sup>/DIA</u>	<u>CONEJOS/HA</u>	<u>USO DE LAS CUEVAS/HA</u>		
	<u>HECES/M<sup>2</sup>/DIA</u>	<u>(% DIARIO)</u>	<u>CORREGIDAS</u>	<u>CORREGIDO</u>	<u>CUEVAS/HA</u>	<u>CUEVAS (%)</u>	<u>CORR.</u>
Otoño 83	0.67	17.3	0.79	17.6	138	59.0	81
Invierno 84	0.63	7.8	0.68	15.1	148	45.8	68
Primavera 84	0.60	0.4	0.60	13.3	154	38.2	59
Verano 84	0.20	0.1	0.20	4.4	137	30.3	41
Otoño 84	0.23	17.3	0.27	6.0	117	59.0	69

Generalmente no suele ocurrir así puesto que, en el caso de los ambientes mediterráneos, la reproducción primaveral es la que parece más importante para hacer subir la abundancia de la población de conejos (ver Wood, 1980; Gibb, et al., 1978). Por otra parte, nuestros datos sugieren también que en la RBD, para el período de tiempo considerado, la actividad reproductiva invernal fué más alta que la actividad reproductiva primaveral. Se estima que estas consideraciones tienen su explicación en las siguientes causas:

a) Cuando esta investigación se inició (finales de otoño) aún era la continuación de un largo período de sequía, que en el área de estudio abarcó los años 1980-1983, inclusive (ver Tabla 1). Todos los antecedentes de que disponemos sobre la actividad reproductiva en conejos de ambientes mediterráneos han señalado que la reproducción depende en gran parte de la precipitación "efectiva" (cf. Wood, 1980; véase también Delibes y Calderón, 1979). De esta manera, después del período de sequía de cuatro años la actividad reproductiva pudo haberse iniciado inmediatamente después de las primeras lluvias otoñales. A este respecto, Wood (op. cit.) ha demostrado que después de una sequía prolongada el comienzo de la gestación en conejos tras las lluvias suele reducirse a un período de tiempo inferior a una semana. Así pues, después de esta sequía tan prolongada la actividad reproductiva otoñal tuvo que haber sido también importante en la RBD.

b) Todos los muestreos tendentes a determinar la utilización estacional de las entradas de cuevas de conejos se realizaron a finales de cada estación. Considerándose un desfase estacional climático de 45 días en los ambientes mediterráneos (M. Fleming, com. pers.; véase también Soriguer, 1981a), y que la actividad reproductiva de los conejos en la RBD se extiende de febrero a finales de ju-

nio, con el pico máximo ocurriendo entre marzo y mayo (cf. Delibes y Calderón, 1979), puede explicarse perfectamente que el porcentaje de utilización de las entradas de cuevas de conejos haya sido mayor en invierno que en primavera.

c) Finalmente, es conveniente destacar que todos los estudios que se han realizado sobre el conejo en este aspecto lo han sido durante años secos (ver una revisión en Rau y Delibes, ms), incluido el trabajo ya mencionado de Delibes y Calderón (op. cit.).

Como puede desprenderse de la Tabla 45, se contabilizó en 1 ha un total medio anual de  $142,4 \pm 5,8$  (CV = 14,1%; n = 12) entradas de huras de conejos. Ya que la utilización media anual de las entradas, obtenida después de la correspondiente transformación angular de los porcentajes (ver Zar, 1984), fue igual a un  $43,2 \pm 0,4\%$  (CV = 17,4%), pudo obtenerse que el número medio anual de entradas de cuevas de conejos activas/ha fue igual a 61.5. Puesto que en nuestro caso, al realizarse las contabilizaciones en forma "terrestre", no nos fue posible determinar las madrigueras discretas, no será válido comparar nuestros resultados con los obtenidos por Rogers (1974), autor que también trabajó en nuestra área de estudio pero que fue capaz de estimar en forma "aérea" el número de entradas/hura individual de conejos. No obstante, pueden compararse perfectamente con los obtenidos por Parer y Wood (1986), autores que obtuvieron en Australia un porcentaje medio anual de utilización de entradas igual a 47%, es decir, apenas un 4% más alto que el valor obtenido para la RBD. También se corresponde en forma muy similar a la encontrada en Australia por Wood (1980), la relativa constancia en el número mensual de entradas de huras de conejos/ha (reflejada en el bajo CV).

Cuando se correlacionó el número de entradas, corregidas para su actividad estacional, vs la precipitación

mensual y la temperatura máxima, se obtuvieron coeficientes de correlación estadísticamente significativos ( $P < 0,05$ ), pero de signos inversos para cada caso. Esto es,  $r_s = 0,842$ , para la precipitación, y  $r_s = -0,757$ , en el caso de la temperatura máxima ( $n = 12$ , en ambos casos). Estos resultados estarían apoyando fuertemente la existencia de una relación entre la utilización de cuevas y la actividad reproductiva producto de las lluvias estacionales (ver Tabla 1).

Después de realizar una transformación de los valores de precipitación mensual a sus correspondientes cosenos, sin realizar ninguna corrección para el desfase de tiempo entre las estaciones (ver Frey y Fleming, 1984; M. Fleming, com. pers.), se pudo obtener la siguiente ecuación de regresión, relacionando la precipitación mensual y el número de entradas activas de cuevas de conejos ( $r^2 = 48\%$ ):

$$Y = 86,2 - 32,8 \text{ COS } X \quad (15)$$

Donde  $Y$  es el número de entradas activas de cuevas de conejos/ha/mes y  $X$  es la precipitación mensual.

Aunque el número de entradas activas de cuevas de conejos/ha y el número de conejos/ha, obtenido con el método de Taylor y Williams (1956), se encontraron correlacionados ( $r = 0,504$ ;  $g.l. = 10$ ), el valor correspondiente al coeficiente de determinación ( $r^2 = 25\%$ ), no resultó satisfactorio como para poder predecir la densidad absoluta a partir del número de entradas activas de cuevas de conejo/unidad de área. Es probable que la relación entre ambas variables después de alcanzar un punto de inflexión se haga curvilínea. No obstante, estacionalmente ambas variables describieron la misma tendencia (cf. Tabla 46).

Como era esperable, a diferencia de lo que aconteció para la distribución espacial del número de heces de cone-

jos/parcela/año, la distribución espacial del número de entradas activas de cuevas de conejos resultó altamente contagiosa (cf. Figuras 18 a 21). Como se da a conocer en la Tabla 47, todas las distribuciones estacionales resultaron diferentes de una distribución de Poisson, sin truncar, obteniéndose con la Fórmula 7 un índice de contagio (datos transformados angularmente), igual a  $75,30 \pm 0,05\%$  ( $CV = 4,5\%$ ).

Aún a pesar de la distribución contagiosa de las entradas activas de cuevas de conejos, se estima que este índice de abundancia relativa (fácilmente transformable en un estimador instantáneo de densidad absoluta) presentó una gran utilidad práctica, por cuanto:

a) Estacional y mensualmente (aunque en este último caso con un  $r^2$  no muy elevado) se halló correlacionado con el método de Taylor y Williams (1956).

b) Empleándose la ecuación 15 podrían determinarse, a futuro, grados de abundancia relativa en la población de conejos de la RBD, sólo a partir del conocimiento de los datos correspondientes a la precipitación mensual.

c) Su mayor eficiencia se tendrá para los períodos no reproductivos ya que, debido al comportamiento de las crías y los conejos juveniles, durante las estaciones de crianza la proporción de entradas de cuevas activas podría incrementarse por el movimiento de los animales entre éstas (ver Parer y Wood, 1986). Según estos mismo autores es muy probable que, tratándose de poblaciones muy densas, la relación entre el número de entradas activas de cuevas de conejos y el número de animales utilizándolas, sea no lineal durante la estación reproductiva (Parer y Wood, op. cit.).

Durante los cuatro muestreos estacionales, siguiendo a Pearson, et al. (1968), se registró también la orientación cardinal de las entradas, utilizando puntos fijos

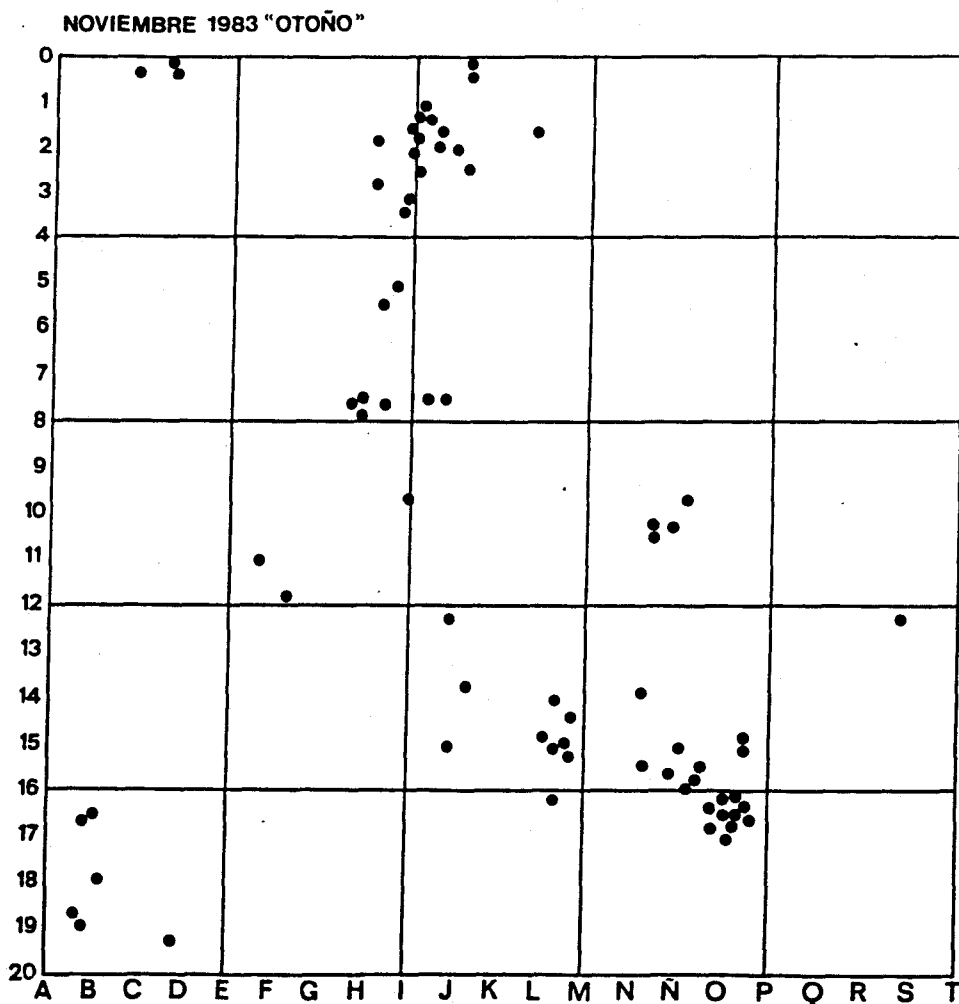


Figura 18. Distribución estacional del número de entradas activas de cuevas de conejos presentes en una parcela de 1 ha en otoño de 1983. Nótese la distribución contagiosa de las entradas.

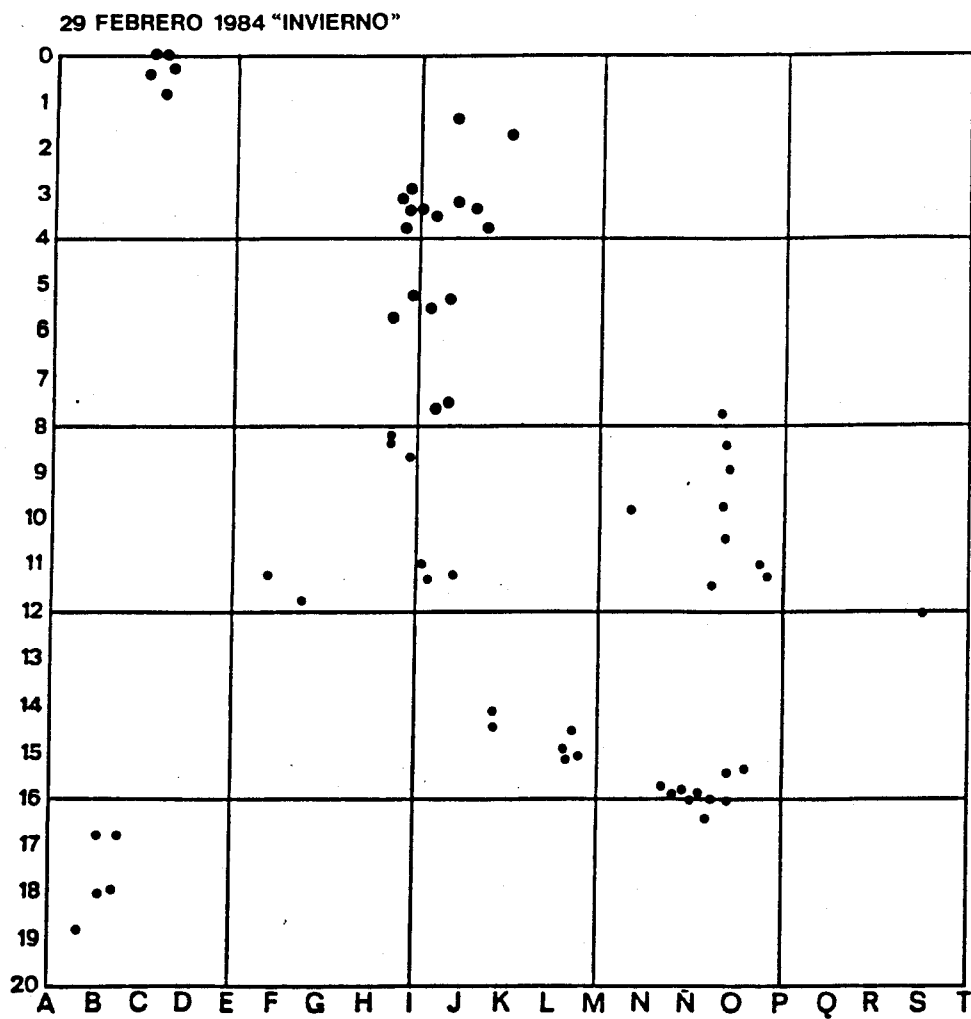


Figura 19. Como la figura 18 en invierno de 1984.

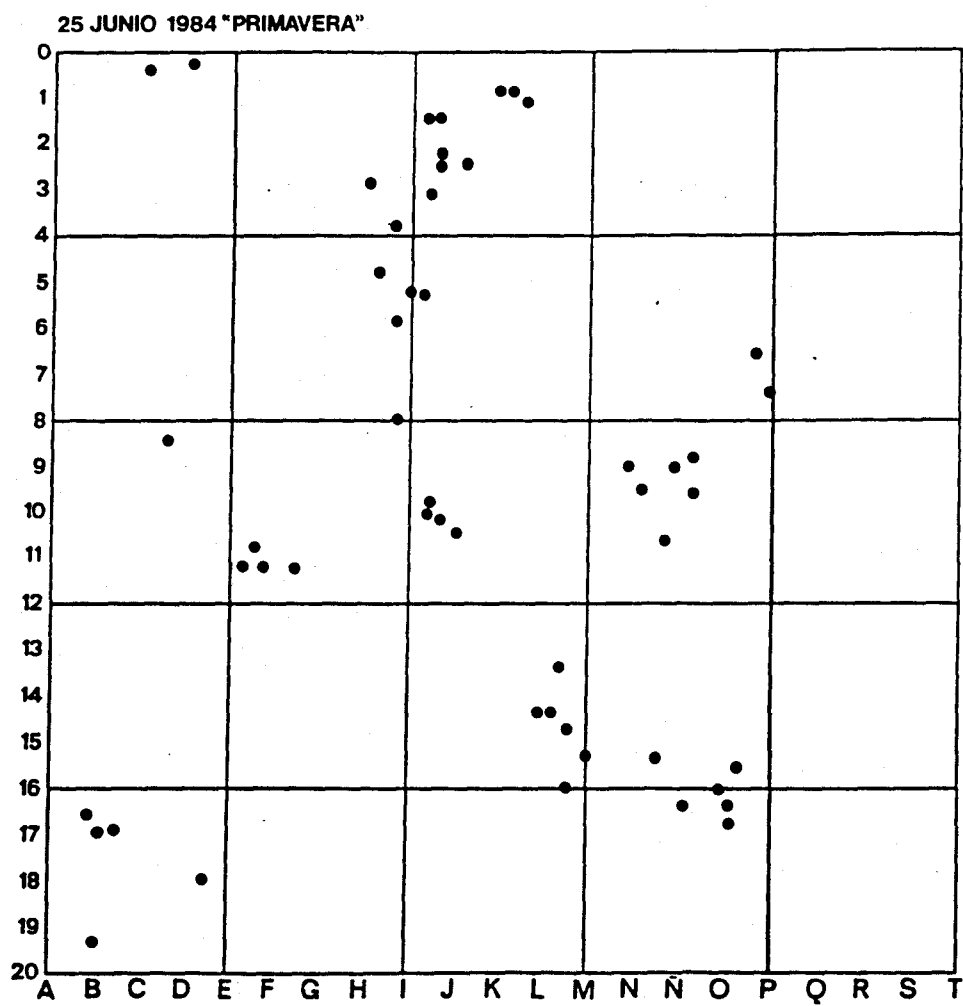


Figura 20. Como la figura 18 en primavera de 1984.



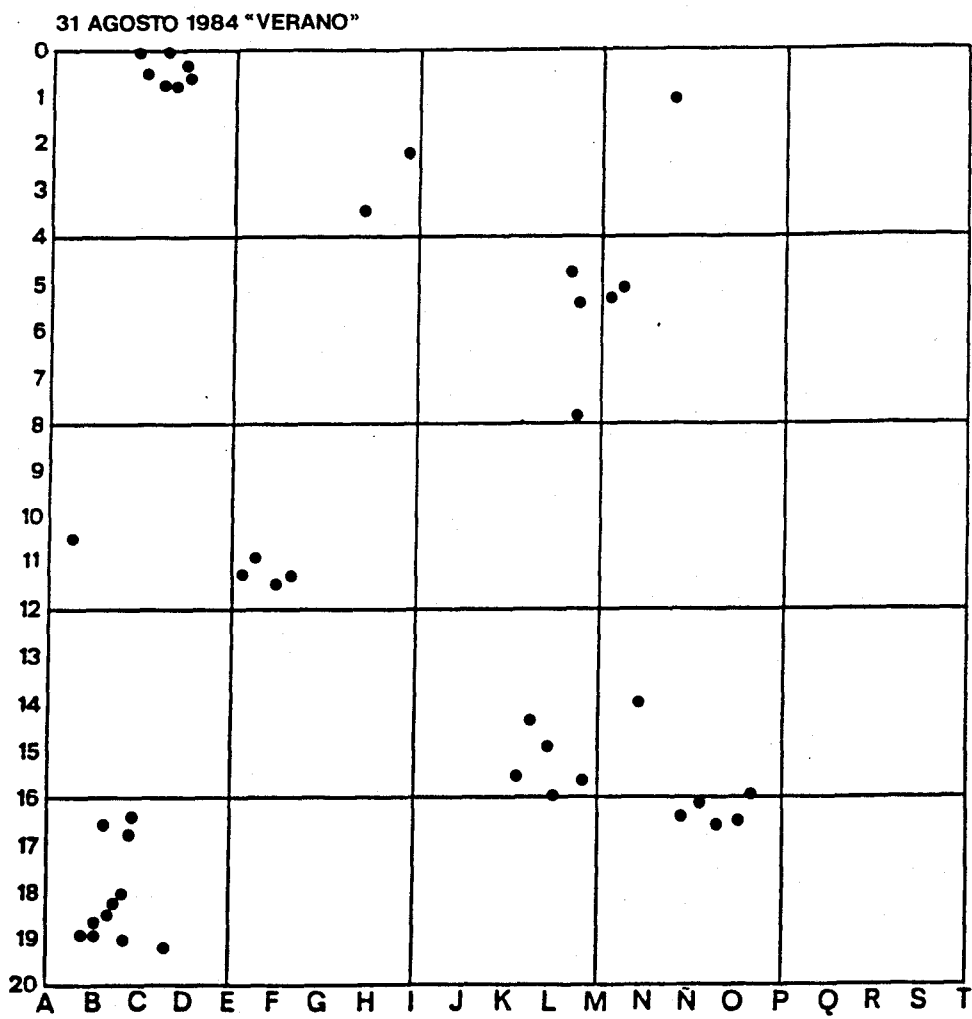


Figura 21. Como la figura 18 en verano de 1984.

TABLA 47. Distribución espacial del número total de entradas de cuevas activas de conejos presentes en una parcela de 1 ha. Las frecuencias absolutas se han comparado con la distribución de Poisson.

	<u>INVIERNO</u>	<u>PRIMAVERA</u>	<u>VERANO</u>	<u>OTOÑO</u>
Razón varianza: media	2.429	1.916	2.505	2.529
$\chi^2$	85.843	26.315	13.119	72.115
<u>P</u>	0.001	0.001	0.001	0.001
Indice de contagio (%)	77.0	69.0	77.5	77.7

bien conocidos (e.g. la marisma, el matorral, el Martinazo y el Palacio) como referencia. Los resultados obtenidos se presentan en las Figura 22. Las frecuencias absolutas para cada estación, los ángulos medios obtenidos con la "prueba angular" (ver Zar, 1984), y los valores correspondientes al estadístico  $V$  (ver Zar. op. cit.), se dan a conocer en la Tabla 48. Puede apreciarse que los ángulos medios de orientación cardinal de las entradas de cuevas de conejos, correspondieron a las direcciones Oeste (primavera e invierno), Sur (verano) y Noroeste (otoño). Al analizar las 4 muestras en su conjunto, a través del empleo de la prueba de Watson-Williams (ver Zar, op. cit.), pudo detectarse que los ángulos medios estacionales difirieron entre sí ( $F_{3,486} = 18,158$ ;  $P < 0,0005$ ). A través de la prueba  $V$  se determinó que la muestra estadísticamente diferente de las restantes correspondió a la muestra estival ( $V = 20,190$ ;  $P < 0,01$ ). Esto último significa que durante el verano la dirección angular media ( $\bar{a} = 181,0 \pm 115,5^{\circ}$ ) difirió de lo esperado por azar, orientándose en promedio las entradas de cuevas hacia el Sur. Es interesante notar, como han señalado Delibes (1980a,b) y Kufner (1986), que es en esta época del año cuando la presión de predación se acentúa sobre la población de conejos presentes en la RBD. Resulta interesante notar también que, al menos en la ciudad de Sevilla distante ca 100 km de nuestra área de estudio, la dirección predominante de los vientos estivales es la Suroeste (cf. Linés, 1970). Así, podría pensarse que la apertura de entradas de cuevas de conejos en la misma dirección de los vientos reinantes permitiría a los conejos detectar antes a sus predadores terrestres. Si bien el porcentaje de utilización de las entradas de cuevas de conejos disminuyó durante esa estación del año, esto no impediría que las cuevas de conejos presenten una gran importancia como sitio de refugio para los conejos (Bell,

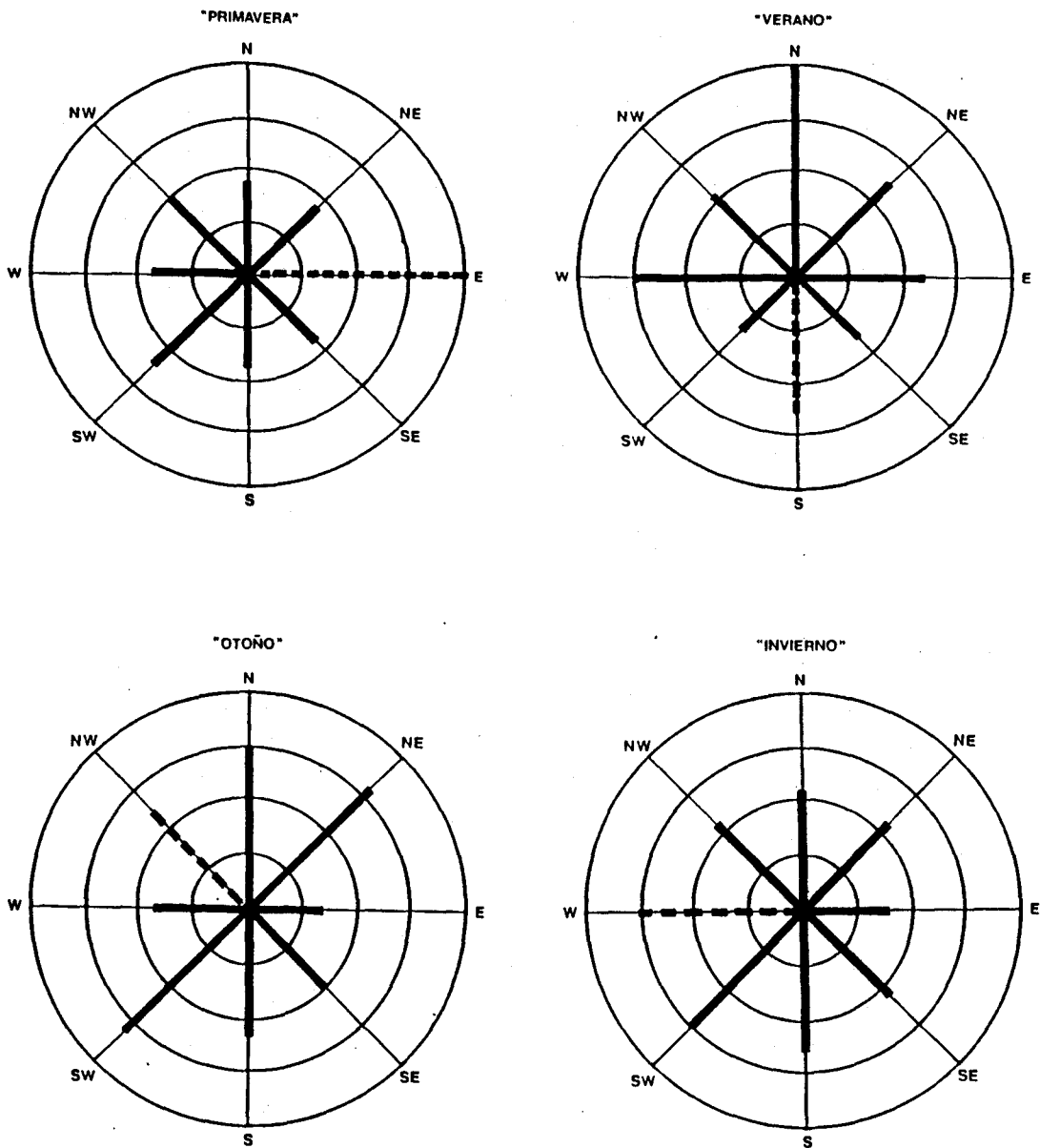


Figura 22. Histogramas circulares mostrando las frecuencias relativas (% variando entre 25-100% para cada círculo concéntrico) de la orientación cardinal en las entradas de cuevas de conejos. Con trazos se indica la dirección angular media. Sólo en verano el ángulo medio (dirección sur) fue estadísticamente significativo.

TABLA 48. Orientación cardinal estacional del número total de entradas de cuevas activas de conejos presentes en una parcela de 1 ha.  $\bar{O}$  es el ángulo medio de orientación cardinal obtenido a través de la aplicación de la "prueba angular", indicándose en paréntesis la respectiva orientación correspondiente al ángulo.  $\bar{V}$  es un estadístico detectando diferencias cuando las orientaciones medias se fijan a priori.

<u>ORIENTACION</u>	<u>INVIERNO</u>		<u>PRIMAVERA</u>		<u>VERANO</u>		<u>OTOÑO</u>	
	<u>N<sup>(1)</sup></u>	<u>N (%)</u>	<u>N<sup>(1)</sup></u>	<u>N (%)</u>	<u>N<sup>(1)</sup></u>	<u>N (%)</u>	<u>N<sup>(1)</sup></u>	<u>N (%)</u>
N	12	11.0	15	14.3	19	20.1	18	14.8
NE	18	16.5	10	9.5	20	13.0	20	16.4
E	9	8.3	22	20.9	31	12.4	9	7.4
SE	12	11.0	9	8.6	23	8.5	12	9.8
S	14	12.8	9	8.6	17	13.0	15	12.3
SW	16	14.7	19	18.1	20	7.1	21	17.2
W	16	14.7	10	9.5	13	14.9	11	9.0
NW	12	11.0	11	10.5	11	11.0	16	13.1
<u>TOTAL</u>	109		105		154		122	
<u>O</u>	264	140.2 (SW-W)	256	145 (SW-W)	181	115.2 (S)	313	135.5 (NW)
<u>V</u>	5.420	(P 0.10)	4.200	(P 0.25)	20.190	(P 0.01)	7.437	(P 0.10)

(1) N = Número de entradas.

1983), especialmente a la hora de evitar a sus numerosos predadores en la España mediterránea (véase una revisión en Delibes e Hiraldo, 1981). Alternativamente, la orientación de las entradas puede deberse también a la dirección de los rayos solares, en el caso que en esa época insolen en dirección contraria a la de las entradas (véase Pearson *et al.*, 1968) o, simplemente, a errores de muestreo en el campo.

Junto con dibujar en un mapa las entradas de cuevas y registrar su actividad y dirección cardinal, se detectó también el efecto que pudiesen tener los predadores sobre ellas, basándose en la presencia de sus signos (ver Lawrence y Brown, 1974; Bang y Dahlström, 1975). Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 49. Como puede observarse, el efecto de los predadores fué bastante bajo. En lo que se refiere a zorros, varios autores han demostrado ya su accionar predador sobre los nidos y gazapos de conejos (*e.g.* Myers y Parker, 1965; Wood, 1980; Mulder y Wallage-Drees, 1979). Myers y Parker (*op. cit.*) han demostrado que el efecto de la depredación de zorros sobre nidos y gazapos se halla directamente relacionado con el grado de dureza del substrato donde aquellos se construyan. En nuestro caso, la parcela controlada se situó en la zona de praderas perimarismeñas, de suelos menos arenosos y bien drenados. La parcela presentó, también, zonas de buena cobertura vegetal dada por su cercanía al matorral de monte blanco. Se trataría, pues, de una colonia de conejos relativamente estabilizada, hallándose sus habitantes relativamente bien salvaguardados de los ataques de sus predadores. Debe señalarse, además, que según nuestros datos en esta zona el efecto más dañino sobre las cuevas de conejos puede atribuirse al pisoteo y hozamiento de jabalíes al alimentarse en este lugar, durante sus movimientos diarios matorral-marisma-matorral (ver Braza *et al.*,

TABLA 49. Factores afectando las entradas de cuevas activas de conejos en 1 ha durante el año 1984 (% afectado del total de entradas utilizadas).

	<u>OTOÑO 83</u>	<u>INVIERNO 84</u>	<u>PRIMAVERA 84</u>	<u>VERANO 84</u>
Atacadas por carnívoros *	0.0	4.9	0.0	8.0
Destruidas por pisoteo **	0.0	11.5	56.4	56.0
Inundadas	0.0	3.3	0.0	0.0

\* Lince (Lynx pardina) y zorros (Vulpes vulpes)

\*\* Jabalíes (Sus scrofa) y vacas.

1984), originando el consiguiente derrumbe de las cuevas. Otro factor negativo a considerar es el efecto de las lluvias estacionales, inundando aquellas cuevas que se encuentran en las zonas más bajas y planas, cerca de la marisma. Se conoce que en este caso las hembras de conejos no suelen trasladar a sus crías hacia cuevas menos anegadas y más protegidas (ver Sorensen et al., 1972).

Siguiendo con el tema de la predación por zorros, es probable que su accionar predador no se centre principalmente sobre las huras de conejos sino sobre las "gazaperas" (o "stops", ver Mulder y Wallage-Drees, 1979; Lloyd y Cowan, 1968), al menos esto es lo que han encontrado Mulder y Wallage-Drees (op. cit.) para una zona de dunas en Holanda.

Como quiera que sea, a modo de corolario de este apartado puede decirse que, cuando fué posible determinar con seguridad el efecto de carnívoros sobre cuevas de conejos, por ser conocido su número y estar marcadas individualmente, la predación por parte de estos animales no superó el 8 % para el total de entradas de cuevas activas controladas. Esta baja incidencia en la predación por zorros guardaría relación con la relativa dureza del substrato bajo el cual se encuentran constituidas. Por el contrario, se encontró que el pisoteo y hozamiento por jabalíes al alimentarse (y/o vacas, abundantes en esa zona) pudo haber tenido un efecto mucho más desastroso, al provocar su derrumbamiento y facilitar de esta manera el anegamiento de las cuevas durante las lluvias estacionales otoño-invernales. Sin embargo, los datos de la Tabla 49 se encuentran maximizados, al estar referidos solamente a las entradas de cuevas activas.



### 2.1.3.- Crecimiento de la población de conejos

Con nuestra información no nos fué posible decir si el tamaño de la población de conejos se mantuvo estable, aumentó o disminuyó, ya que nuestras estimaciones de densidad absoluta y abundancia relativa sólo comprendieron un año de muestreo. Sin embargo, J.F. Beltrán (com. pers.) ha venido contabilizando los conejos observados en un transecto de matorral de 5 km de longitud, desde el año 1983. Si sólo se analiza lo que pasó durante los años 1983 y 1984, para el mismo número de meses comparados ( $n = 8$ ), sus datos demuestran que durante ese período de tiempo el tamaño de la población de conejos presentes en la RBD permaneció constante (prueba  $U$  de Mann-Whitney,  $U = 15,00$ ;  $P > 0,05$ ). Para un ambiente similar en Australia, Wood (1980) encontró la misma situación, concluyendo que la predación por zorros dependiente de la densidad de conejos tuvo un papel estabilizador en el tamaño de la población que él controló. Para el caso de la RBD, Kufner (1986) ha sugerido que los predadores del conejo, a través de sus interacciones competitivas de tipo "difuso" (ver concepto en Giller, 1984), serían los determinantes de la variación estacional en su abundancia, idea en contraposición con los resultados de Wood (op. cit).

### 2.2.- Uso del hábitat por conejos: la cobertura como defensa ante la predación

Jaksić et al. (1979) estudiaron la distribución espacial de los conejos introducidos en un área mediterránea de Chile Central, observando que en esa área, donde el conejo tiene pocos predadores, los animales tendieron a utilizar principalmente los espacios abiertos entre los ar-

bustos. Esto les llevó a pensar que en su área de origen (probablemente España, cf. Zeuner, 1963), los conejos deberían encontrarse asociados a la cobertura protectora de la vegetación arbustiva, como consecuencia de la alta presión de predación admitida para la especie en esta área (ver Delibes e Hiraldo, 1981). Aunque empleando metodologías ligeramente diferentes, Jaksić y Soriguer (1981) fueron capaces de demostrar que, efectivamente, en España los conejos se encontraron asociados a los arbustos. Debido a la naturaleza puntual de esas experiencias, en el presente trabajo se decidió insistir sobre esa explicación realizándose un muestreo estacional, durante el año 1984, repitiendo exactamente la misma metodología utilizada por Jaksić et al. (1979; F.M. Jaksić, com. pers.) para 4 biotopos diferentes. Los resultados obtenidos se presentan en la Figura 23. Como bien puede apreciarse, en general la distribución espacial de los conejos en la RBD se encontró asociada a la cercanía de los arbustos. No obstante, a través del empleo de la prueba gamma 1 (ver Zar, 1984) se encontró que, si bien esta forma de comportamiento espacial ocurrió en invierno (gamma 1 = 2,677;  $\underline{p} < 0,01$ ), verano (gamma 1 = 2,680;  $\underline{p} < 0,01$ ) y, especialmente, otoño (gamma 1 = 7,753;  $\underline{p} < 0,01$ ), no se mantuvo en primavera (gamma 1 = 0,310; ns.). Puesto que en este estudio se emplearon transectos permanentes y sólo se consideraron heces frescas, la diferencia encontrada para la estimación primaveral no puede atribuirse a errores de muestreo, debiéndola considerar, al menos, como una evidencia de que esta forma de comportamiento espacial no sería constante a través del año. Admitiéndolo que en los conejos de ambientes mediterráneos la reproducción primaveral es más importante que la reproducción otoñal (Wood, 1980; Gibb et al., 1969), es probable que la mayor exposición de los conejos entre los arbustos durante esta estación quizás esté rela-

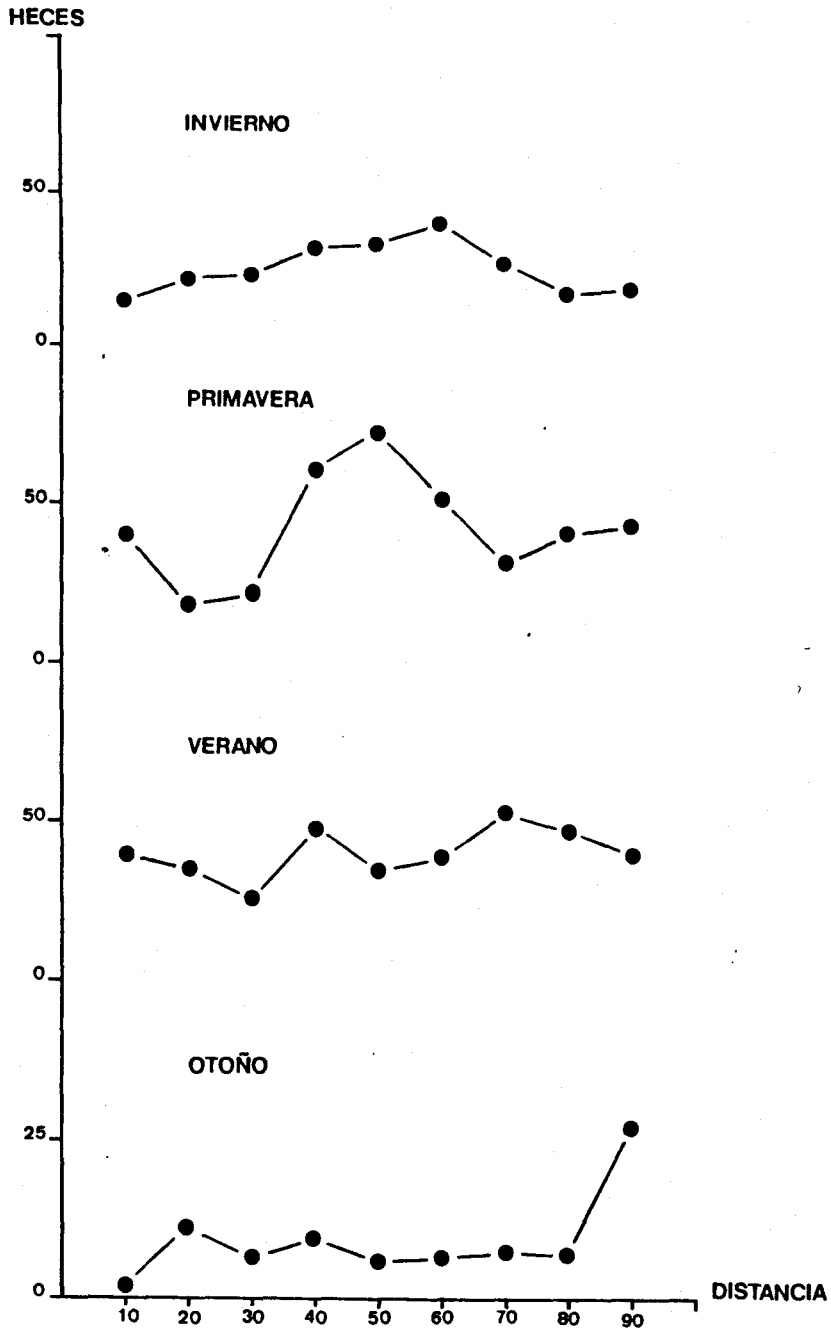


Figura 23. Utilización estacional del biotopo de matorral por los conejos en la Reserva Biológica de Doñana. En la abscisa se representa la distancia relativa entre arbustos contiguos (50% representa equidistancia entre dos arbustos), y en la ordenada la frecuencia absoluta de heces en transectos de 20 cm de ancho. A excepción de la primavera, las heces frescas de conejos se encontraron asociadas a la cercanía de los arbustos.

cionado con la búsqueda de pareja y/o un mayor tiempo de pastoreo como consecuencia del gasto invertido en las actividades reproductivas. Por otra parte, se sabe que durante esta estación la presión de predación no disminuye, sino que se acentúa, para alcanzar su máximo durante la estación estival (ver Kufner, 1986).

Como quiera que sea, y en lo que a nuestros intereses concierne, el cambio estacional en el comportamiento espacial en la utilización del biotopo por el conejo en la RBD puede explicar también que, al contabilizarse desde un vehículo los conejos atravesando un transecto de matorral, se admita con el empleo de este método un pico más alto en la curva de abundancia del conejo durante la estación primavera. Empleando un procedimiento diferente al utilizado en este estudio, y también al de los autores citados (Jaksić *et al.*, 1979; Jaksić y Soriguer, 1981), Kufner (1986) concluyó que durante el período mayo-julio de 1985 los conejos de la RBD se encontraron asociados a los arbustos cercanos del matorral, cuando éstos fueron avistados cruzando un camino. Se estima que, desde el punto de vista metodológico, su método no fué adecuado para evaluar utilización de biotopo de conejos, por cuanto su información concierne más bien a la distancia de observación en ángulo recto de los conejos, respecto de un transecto (véase Eberhard, 1978).

### 2.3.- El zorro como dispersante de semillas

Como puede desprenderse de la revisión realizada por Janzen (1983), en general el papel preponderante en la dispersión de semillas de frutos se ha atribuido a las aves, quirópteros, primates y ungulados.

En el caso de los mamíferos carnívoros como zorros, dos trabajos han demostrado, a través del estudio de la dieta de la especie y la realización de pruebas de germinación, su importancia en la dispersión de semillas de frutos de zarzamora, Rubus sp. (Brunner et al., 1976), y de una especie de olivo silvestre, Eleagnus umbellata (Fowler et al., 1982).

Después de la ingestión por un animal de frutos y sus semillas, de una especie determinada, o solamente de las últimas, y su correspondiente excreción, tras un período que variará con la "velocidad de transporte" de éstas por el tracto gastrointestinal del animal, podrían esperarse alguno de los siguientes acontecimientos:

a) Que la propia acción mecánica del masticado, durante la ingestión, destruya el endospermo, causando su inviabilidad germinativa. Esta situación la hemos comprobado en el caso de las semillas de pino piñonero (Pinus pinea), puesto que, si bien los zorros suelen consumirlas (e.g. Amores, 1975; este estudio), aunque no con la frecuencia con que lo hacen en un lugar mediterráneo de Italia (ver Ciampalini y Lovari, 1985; S. Lovari, com. pers.), éstas siempre aparecieron fragmentadas e incompletas en los excrementos de los animales consumidores.

b) Que si bien las semillas atraviesan el tracto gastrointestinal intactas, disminuya su tasa de germinación por la acción de los jugos gástricos sobre la testa de la semilla y, consiguientemente, sobre el endospermo. Evidentemente esto dependerá del grado de suberificación y la morfología (e.g. lisa, fenestrada, etc) de la propia testa seminal, siendo, por tanto, una característica específica de especie (ver ejemplos en Fowler et al., 1982; Reis y Guillament, 1983).

c) Que ocurra lo inverso a lo planteado en b. Es decir, que la acción de los jugos gástricos sea la de un

agente escarificador, especialmente en el caso de testas resistentes (ver Reis y Guillament, op. cit.; este estudio).

d) Que aún no siendo dañadas las semillas, y aún favorecida su viabilidad germinativa, no logren llegar a germinar in situ debido a una serie de factores (e.g. carencia de un microclima adecuado, asincronía entre el tiempo de evacuación y el tiempo óptimo de germinación de las semillas, ulterior consumo de éstas en los excrementos por organismos descomponedores, que el agente dispersor por endozoocoría sea inefectivo, i.e. que movilice las semillas a sitios no adecuados para su germinación, e.g. muy lejos de la población parental, etc.).

e) Que habiéndose producido plántulas, éstas no alcancen la etapa de árbol, también debido a una serie variada de factores (e.g. falta de nutrientes, como oligoelementos, cuando el crecimiento y metabolismo de la plántula es máximo, competencia por recursos entre plántulas, exceso de nutrientes, o toxicidad, y, especialmente, su consumo por ungulados, etc.).

Verificar alguno de los planteamientos anteriores requiere, por lo menos, obtener información sobre el consumo de frutos y semillas de la especie que interesa, sobre los desplazamientos del agente dispersante y su tasa de evacuación media diaria, realizar pruebas de germinación de semillas en el laboratorio, empleando un diseño experimental que considere tanto muestras de control y las respectivas réplicas experimentales, y comprobación del experimento en el campo (e.g. registrando la frecuencia de plántulas desarrollándose sobre excrementos/unidad de esfuerzo). En nuestro caso, se investigará sobre los puntos a, b y c de entre los enunciados.

Antes de pasar a comentar los resultados obtenidos, parece conveniente mencionar algunos antecedentes sugi-

riendo la importancia que podrían tener los zorros como dispersantes de las semillas de frutos carnosos. Estos serían los siguientes:

a) Durante las estaciones de otoño y verano, los zorros consumen frecuentemente, y en un alto volumen, frutos de arbustos y árboles. Por ejemplo, en Italia Central su alimento predominante, tanto por número, frecuencia y biomasa durante todo el año son los frutos de enebro, Juniperus oxycedrus (ver Ciampalini y Lovari, 1985).

b) Debido a la aparentemente baja digestibilidad de los frutos en el caso de los mamíferos carnívoros (cf. Litvaitis y Mautz, 1975), un alto consumo se traduciría en un gran volumen de material defecado, permaneciendo en las heces en muchos casos los frutos completos (ver Figura 24).

c) En el caso de los zorros de la RBD, su población durante el estudio fué relativamente densa, teniendo los animales desplazamientos diarios importantes pero localizados e intensivos dentro de sus áreas de campeo (ver Figura 11), favoraciendo así que las semillas, una vez germinadas, puedan desarrollarse dentro del área de distribución óptima de la población parental que produce los frutos.

d) Comparado con el de otras especies, como las aves, el metabolismo de los zorros no es tan elevado, determinando que si bien las semillas germinan cerca de la zona de colonización parental, también crecen relativamente distantes de la planta de origen, minimizándose así las interacciones entre plántulas y los individuos responsables de la producción de frutos.

En este estudio los animales consumieron, aparte de las semillas de pino piñonero, polidrupas de zarzamora (Rubus ulmifolius), morácea para la cual Brunner et al., (1976) ya demostró que fué efectivamente dispersada por



Figura 24. Detalle de semillas germinadas de sabina (Juniperus phoenicea) el 10 de febrero de 1986, después de haber olvidado distraídamente en el laboratorio una bolsa conteniendo muestras de excrementos de zorros recolectados en la zona del Pinar de Repoblación el 29 de noviembre de 1985. Tras 73 días la altura de las plántulas era de 47 mm (n = 10).



zorros en Australia, el ya mencionado enebro, sabina (Juniperus phoenicea (cf. su status taxonómico en Lebreton, 1983) y bayas de camarina (Corema album). Sin embargo, en lo que respecta a pruebas de germinación sólo se analizarán los resultados correspondientes a la germinación y dispersión de semillas de frutos de sabina. Se asumirá que estos resultados también tendrían validez en el caso de frutos de enebro. Respecto de la camarina, en los excrementos recolectados de zorros, en el sector de las dunas móviles, se apreció que su gruesa testa no fué dañada por el proceso digestivo. Además, en muchos excrementos suelen observarse las bayas completas. Se estima, por tanto, que los zorros serían también responsables de la germinación y dispersión de esta especie autóctona, de gran importancia en la fijación de las dunas móviles.

Puesto que existe un cierto porcentaje de inviabilidad causado a las semillas contenidas en los frutos principalmente por insectos, para una sub-muestra de 251 semillas obtenidas de frutos completos, se determinó un porcentaje de viabilidad igual a un 90,8%. El 9,2% restante correspondió a semillas bien sin endospermo o bien "vanas" (i.e. endospermo destruído y seco). Con mucha probabilidad el daño puede atribuirse a larvas de lepidópteros y cóccidos, de acuerdo con lo constatado por Herrera (1982) para otras dos especies pertenecientes al género Juniperus. En orden a verificar el "volumen de arrastre" o de movilización de las semillas presentes en los excrementos de zorros, en una sub-muestra de 28 heces recolectada en diciembre de 1983, se determinaron las clases de frecuencia absoluta del número de semillas presentes/muestra de excrementos de zorros. Los resultados se presentan en la Tabla 50, donde puede apreciarse que la distribución se encontró positivamente sesgada, debido a rangos que variaron entre 67 y 625 semillas/muestra (CV = 66.6%). Por esta ra-

TABLA 50. Frecuencia de apariciones de semillas de sabina en una muestra de 28 excrementos de zorro.

---

<u>NUMERO DE SEMILLAS</u>	<u>NUMERO DE EXCREMENTOS</u>
0- 70	1
71-140	12
141-210	8
211-280	3
281-350	2
351-420	1
421-490	0
491-560	0
561-630	1

---

zón, siguiendo a Zar (1984), en los cálculos siguientes se utilizará un valor mediano de 150 semillas/muestra. Como ya se ha señalado, el número medio de fragmentos fecales o deyecciones/muestra de excrementos de zorros fué igual a  $1,6 \pm 0,06$  ( $CV = 54,3\%$ ;  $n = 244$ ), por lo que también la mediana anterior puede expresarse como ca. 94 semillas/deyección. Siguiendo con estas relaciones, conviene señalar que, para una muestra de 44 frutos completos, se obtuvo un valor medio de  $5,7 \pm 0,11$  semillas/fruto ( $CV = 13,4\%$ ) Trabajando con la misma especie, pero en otra localidad, Herrera (ms) obtuvo un valor medio igual a 7,5 semillas fruto. La variación poblacional en el tamaño medio del número de semillas/fruto es un hecho bien conocido en plantas (ver Wulff, 1973; Jordano, 1984). Así, puede determinarse que el número mediano de frutos de sabina excretados por muestra de excrementos o deyecciones individuales de zorros fué igual a 26 y 16 frutos, respectivamente.

Puesto que la tasa de defecación media diaria/zorro fue igual a 6,2 (véase Tabla 3), considerando que el período de fructificación es en sabinas de 120 días, i.e. de octubre-enero (ver Herrera, 1981), que la densidad de animales en la RBD se estimó en 1,7 animales /km<sup>2</sup> (método de contabilización de excrementos en parcelas permanentes), y que el área comprendiendo sabinas, pinar de repoblación y dunas móviles comprende 24 km<sup>2</sup> (véase Delibes, 1980a; Kufner, 1986), los 41 (1,7 X 24) animales presentes en esta zona habrían defecado durante esos 4 meses, 30.504 muestras de excrementos (41 X 6,2 X 120). Ya que para una sub-muestra de excrementos de zorros recolectados en ese tipo de biotopos y durante ese período de tiempo (1984-1985;  $n = 139$ ), la frecuencia de aparición de frutos y/o semillas de sabina fue un 65%, puede estimarse que 19.980 (30.504 X 0,655) de las muestras de excrementos defecadas por los zorros presentaron frutos y/o semillas de sabinas.

Considerando el valor mediano/muestra de excrementos, esas heces supondrían la movilización por zorros de una cantidad igual a 2.997.000 semillas de sabina. Esa cifra, multiplicada por el porcentaje de germinación de las semillas, corregido para su viabilidad (véase a continuación, y la Tabla 51) implicaría una cantidad de 494.505 semillas germinadas después de haber pasado por el tracto digestivo de zorros.

Minimizando este valor actuará la tasa de desaparición diaria (e.g. por coleópteros coprófagos, factores climáticos) sobre los excrementos de zorros. Lamentablemente, esa cifra no fue obtenida en este estudio. En cualquier caso, sobre este valor, aún corregido para la desintegración de excrementos de zorros en el campo, actuarán los factores mencionados en los puntos d y e, determinando, en definitiva, la supervivencia de plántulas que llegarán a convertirse en nuevos árboles.

Los resultados correspondientes a las pruebas de germinación de semillas de sabinas in vitro, se presentan en la Tabla 51. En ella puede verse que sólo germinaron las semillas escarificadas (J. Herrera, com. pers.). En el caso del control, este porcentaje fue igual a un 2,7% (corregido para la viabilidad de las semillas) incrementándose a un 16,5%, también corregido para la viabilidad de las semillas, en el caso de las semillas obtenidas de los excrementos de zorros. Es decir, para un mismo tratamiento experimental (i.e. escarificación), el porcentaje de aumento atribuible a la doble acción escarificadora de los jugos gástricos de los animales, fue de ca. 84% ( $\bar{X}_c = 7,387$ ;  $P < 0,01$  para las frecuencias absolutas).

La apariencia de las semillas germinadas puede observarse en la Figura 24. Es muy similar a la de las semillas que germinan directamente sobre los excrementos de zorros recolectados en el campo, situación que ha sido personal-

TABLA 51. Prueba de germinación (%) de semillas de sabina (Juni-  
perus phoenicea) obtenidas de las heces de zorros (n =  
100 semillas en cada caso).

---

	<u>SEMILLAS OBTENIDAS DE LAS PLANTAS</u>	<u>SEMILLAS OBTENIDAS DE LOS EXCREMENTOS</u>
Con escarificación	3.0	15.0
Sin escarificación	0.0	0.0

---

mente observada varias veces. El papel de los zorros sobre la germinación y dispersión de las semillas de sabinas adquiere notable importancia si se considera que ésta es una especie endémica en el área de estudio, de carácter relictual y muy localizado, datando desde la última glaciación Weische como una de las especies dominantes del antiguo bosque mediterráneo que, probablemente, caracterizó al área de estudio (ver García Novo, 1981). Paradójicamente, sobre la regeneración del bosque actual de sabinas en la RBD incidirían el desarrollo de las poblaciones introducidas de pino piñonero, creciendo incluso subespontáneamente en la RBD (cf. Allier et al., 1974), y el consumo por conejos (véase Soriguer, 1983c).

Conocida la tasa de defecación media/diaria zorro y el desplazamiento total ponderado diario, para el caso de los animales radio-instrumentados estudiados en la zona de las duna móviles, 9,2 km/animal/día (véase apartado correspondiente), puede calcularse que estos animales alejarían las semillas de sabinas de la población parental a una razón de ca. 1,5 km/muestra de excrementos evacuada/animal/día. Esto último significa asumir que los animales se desplazan linealmente durante el día. Sin embargo, como se mostró en la Figura 11, esto no es así, ya que el modelo de desplazamiento diario de los animales, aunque de apariencia errática, se halla formado por movimientos bastante localizados dentro de su área de campeo diaria. De esta manera, se estima que con este modelo de desplazamiento tenderían a aumentar las probabilidades haciendo que las semillas germinen cerca del área de distribución de la población parental. Esto adquiere mayor importancia dada la localizada distribución que los sabinares presentan en el área de estudio (cf. Galiano y Cabezado, 1976). Debido a esto, se estima que las condiciones edáfico-climáticas serían en este sector las más óptimas para el cre-

cimiento de las plantas. Por otra parte, en este sector se encuentran los biotopos de pinar de repoblación y dunas móviles (véase Allier et al., 1974), seleccionados por los zorros en la RBD.

En síntesis, dado por un lado el alto consumo estacional de frutos de sabinas por zorros, el tamaño de su población y su papel favoreciendo la germinación de las semillas, y dados por otro su selección de biotopo y sus desplazamientos diarios intensivos, movilizándolo las semillas hacia lugares óptimos para su germinación, puede concluirse que los zorros de la RBD serían dispersantes efectivos, en el caso de las semillas de sabinas. Aunque esta interacción es de tipo mutualista, es poco probable pensar en que sea co-evolutiva dado el eclecticismo trófico de los zorros. Sin embargo, a futuro podría trabajarse sobre una hipótesis preliminar estableciendo una relación de causalidad entre el incremento de la población de zorros y la extensión de los sabinares en la RBD.

#### 2.4. Impacto de predación

De acuerdo con el enfoque que se ha dado a esta investigación, en este apartado es donde prácticamente deberían converger todos los aspectos, teóricos y aplicados, en ella tratados.

Antes de entrar en detalle parece conveniente aclarar algunos conceptos que, aunque muy relacionados, suelen representar eventos biológicos diferentes. Así, el consumo de presas será uno de los factores determinantes del impacto de predación, pero esto podrá evidenciarse únicamente si se conoce la densidad absoluta de los predadores y sus presas. Resulta evidente, entonces, que a partir de estudios basados en la dieta del predador, por mucho que a

través del empleo de factores de corrección ad hoc (e.g. Lockie, 1959; Goszczyński, 1974; Frank, 1979; Yoneda, 1982; Liberg, 1982) pueda determinarse el consumo anual de especies-presa discretas, poco podría deducirse sobre el impacto de predación. De hecho, un alto consumo anual de una presa determinada puede significar un bajo impacto de predación si: a) la densidad absoluta de la presa es relativamente mayor que la densidad del predador (i.e. que la presión de predación sea poco importante, véase más adelante), y b) si la tasa de renovación de las presas es alta en función del tiempo de vida de su predador. En este último caso, las investigaciones deberían orientarse hacia la determinación del impacto de predación sobre la producción de crías/período de tiempo y área (e.g. Goszczyński, 1977). Al revés, cuando sólo se ha estudiado el espectro trófico de un predador, una baja frecuencia de aparición de la presa en la dieta de este no significará que la tasa de mortalidad actuando sobre la población de presas sea también reducida. Esto es particularmente válido cuando la dieta del predador se estudia en forma indirecta (e.g. a través del análisis de contenidos estomacales, gastrointestinales o excrementos). Por ejemplo, a través del análisis de excrementos no puede evaluarse el impacto de predación de zorros sobre aves juveniles, ya que estos animales al consumirlas las digieren en su totalidad (ver Liberg, 1982 y su discusión sobre los datos de Schantz, 1980). De hecho, a través del marcado de aves con radioemisores, Mulder (1985) fue capaz de demostrar que los zorros tuvieron un alto impacto de predación sobre éstas. A través de la aplicación de la misma técnica de estudio, Richardson y Wood (1982) pudieron constatar una alta presión de predación por parte de los zorros actuando sobre crías de conejos.





Como ya se mencionó, otro concepto muy relacionado con impacto de predación es la presión de predación (véase Pearson, 1971), que debe entenderse únicamente como la covariación sincrónica, o desfasada temporalmente en el caso de los ciclos (véase Maynard-Smith, 1979), de las abundancias relativas o densidades absolutas de un predador potencial y su presa (s), para un período de tiempo determinado. Este parámetro sólo permite suponer que en algunas épocas podría esperarse un mayor impacto de predación por parte de los predadores sobre sus presas. No obstante, es de utilidad teórica, ya que al graficarse en un plano bivariado las abundancias del predador respecto de la de su presa, puede llegar a sugerirse la existencia de defases temporales y/o relaciones densidad-dependientes (e.g. Gibb *et al.*, 1978). Sin embargo, esta aproximación sólo tendrá validéz práctica en el caso de las especies estenófagas (ver un ejemplo en Delibes, 1980a,b), ya que en el caso de las especies eurífagas puede suceder que en un determinado período de tiempo la presión sea alta, aunque el predador esté dependiendo substancialmente sobre presas alternativas más vulnerables en ese momento. Como han señalado Ryan y Croft (1974), un alto consumo y presión de predación sobre una presa determinada puede significar dos cosas: a) que la presa sea numéricamente abundante y vulnerable (véase a continuación), y b) que exista una falta o escasez de presas alternativas. Erlinge *et al.* (1984a) han demostrado el importante papel que las presas alternativas podrían desempeñar al estabilizar la co-acción entre los predadores y los cambios en la abundancia de su presa principal.

Como ya ha llamado la atención Kufner (1986), entre otros, abundancia y disponibilidad de presas no son dos eventos biológicos directamente correlacionados. De hecho, la llamada "imagen de búsqueda" (sensu Murdoch, 1969), se

encontrará determinada más por la vulnerabilidad de las presas que por su propia abundancia. El ajuste entre abundancia y disponibilidad de presas dependerá, entre otros factores, de: a) el grado de abundancia y distribución del predador, b) las técnicas de caza y la eficiencia cazadora del predador, c) la distribución en "manchones" de las presas, y d) que éstas últimas dispongan de mecanismos de escape y/o refugios eficientes. En este estudio se entenderá por oferta de presas una correlación perfecta entre la densidad de presas y su disponibilidad. Finalmente, impacto de predación se entenderá como la tasa de consumo de una población de predadores discretos, respecto de la oferta de sus presas.

Los factores anteriores (consumo, densidad de predadores y presas, tiempo), se han tratado de ponderar en la fórmula 8. Esta ecuación, al considerar el impacto de predación sobre las presas vivas, cazadas por el predador (i.e. predación sensu stricto), tendería a minimizar el impacto del predador sobre sus presas, ya que se está incluyendo en el cómputo a la biomasa de presas desechada por el predador. Sin embargo, esta situación se vería compensada por el hecho de que también considera el "rendimiento" de la presa para el predador y, al basarse en la frecuencia de aparición de las presas dentro del espectro trófico del predador, estaría considerando en función del tiempo cuan común es la presa en la dieta del predador (sensu Ackerman et al., 1984). Esta aproximación intenta responder cuántas veces/unidad de tiempo un predador caza en forma eficiente (i.e. mata) a sus presas, parámetro crucial sobre el cual basar las medidas de impacto de predación, pero prácticamente imposible de determinar en el campo. Con fines comparativos, otras ecuaciones intentando determinar cuantitativamente el impacto de predación pueden verse en Goszczyński, (1977); Pielowski, (1976);

Johnson, (1979); Johnson, (1980), Schantz, (1980); Liberg, (1984).

Como puede observarse en la Tabla 21, a través del empleo del método de Floyd *et al.* (1978; véase una aplicación en Ackerman, *op. cit.*), modificado para el caso de predadores que excretan más de un solo tipo de presa por muestra de heces evacuadas, se encontró, para la presa que nos interesa, el conejo, un alto acuerdo entre ambas aproximaciones para evaluar el impacto de predación. Así, con el empleo de la ecuación 8 (ver datos biomasa consumida en Tabla 52) se estimó un impacto de predación bruta media anual igual a un 18%, mientras que con el empleo del método de Floyd *et al.* (*op. cit.*) se calculó un 22%. Dado que con este último método no es necesario determinar con animales cautivos el consumo para cada tipo de especie-presa, en lo que sigue sólo se trabajará con este método.

En lo que se refiere al impacto de predación neta sobre conejos, es decir, considerando sólo aquellos individuos que se habrían consumidos vivos por los zorros, empleando una sub-muestra de 127 excrementos de estos animales conteniendo restos de lagomorfos, pudo determinarse que un 48% de éstos presentaron uñas de conejos. Según Rzebick-Kowalska (1972), este criterio puede considerarse un indicador del consumo de carroña de conejos por zorros, ya que según esta autora (véase una corroboración en Witt, 1976; véase también Witt, 1980), cuando los zorros se alimentan de conejos vivos no suelen consumir las extremidades de éstos. Como esta aproximación puede parecer cuestionable, se decidió proceder a compararla cuando se realizaron las experiencias de consumo y determinación de la tasa media diaria de defecación en los dos zorros cautivos estudiados en el Zoo. de Barcelona (véase capítulo sobre material y métodos). Los resultados se ilustran en la Figura 25. Aunque para un tamaño de muestra reducido ( $n =$

TABLA 52: Consumo de conejos por dos zorros en cautividad (medias con transformación angular).

BIOMASA OFRECIDA (g)	(A)		(B)	
	BIOMASA CONSUMIDA (g)	A (%)	BIOMASA DESECHADA (g)	B (%)
575	418.2	72.7	156.8	27.3
405	384.2	94.9	20.9	5.1
605	605	100.0	0.0	0.0
850	818.5	96.3	31.5	3.7
509.1	495.6	97.3	13.5	2.6
1085	877.9	80.9	207.2	19.1
555	555	100.0	0.0	0.0
1460	894.4	61.3	565.7	38.7
1400	984.9	70.3	415.2	29.6
X ± SE	670.4 ± 75.2	90.4 ± 0.7	156.8 ± 68.8	9.6 ± 0.7
CV (%)	33.7	20.2	131.6	80.5

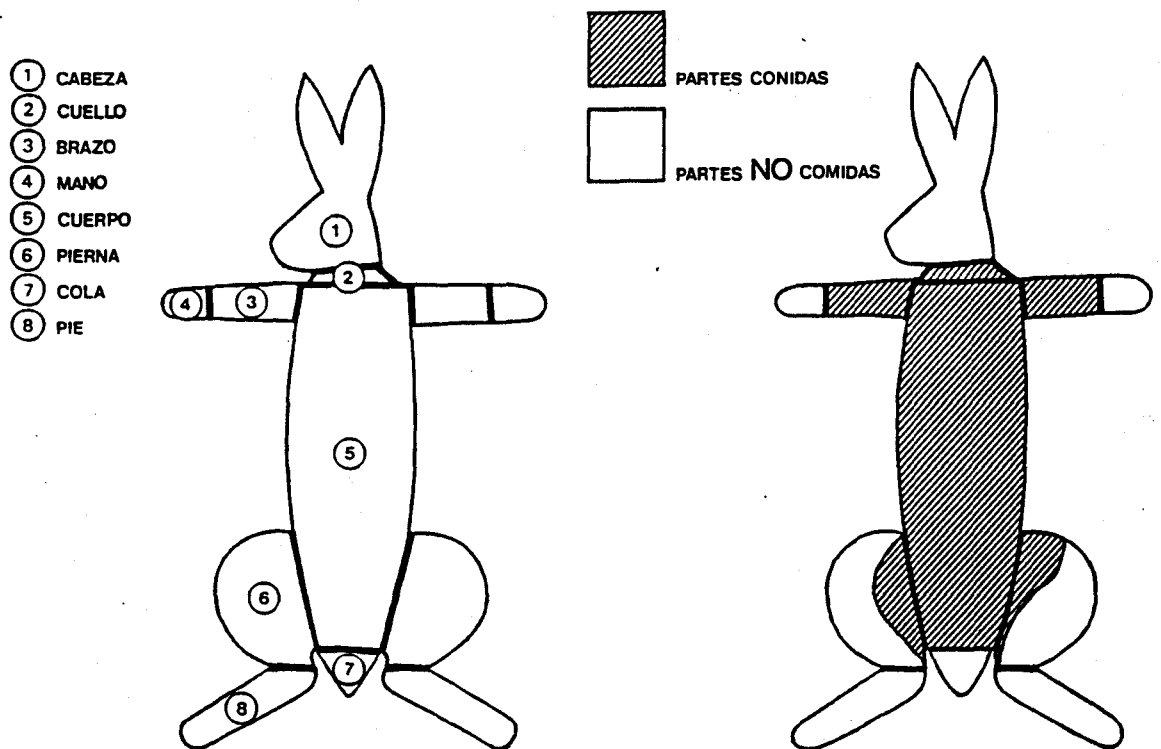


Figura 25. Diagrama mostrando el comportamiento de consumo de zorros cautivos ante conejos vivos. En rayado se señalan las partes consumidas. Nótese la ausencia de consumo de las extremidades, cabeza y orejas, y la cola (J. Ruíz, com. pers.).

7), puede apreciarse que en el caso de los conejos vivos, los dos animales en cautividad nunca consumieron los miembros de las presas ofrecidas. Debido a esto, se aceptarán los criterios señalados por Rzebick-Kowalska (1972) y Witt (1976). A su vez, para estimar el grupo de los conejos juveniles consumidos por zorros, se ha considerado como un criterio la presencia de dientes (véase Delibes y Mañez, 1984) en las muestras de excrementos analizadas,  $n = 127$ . Contándose con una muestra anual de 204 conejos recolectados en la RBD (M. Delibes y J. Calderón, com. pers.), y utilizando la relación edad/peso determinada en conejos por Soriguer (1981) pudo calcularse la proporción de conejos juveniles/año (datos con transformación angular) para el área de estudio en un 42%. Conociéndose la razón de sexos en los conejos de ambientes mediterráneos, la tasa de reproducción efectiva durante el primer año de crianza de las hembras sexualmente maduras (ver Soriguer, 1981), la producción de crías/hembra adulta/año en la RBD (ver Delibes y Calderón, 1979), y nuestros propios datos sobre la densidad absoluta de conejos en la RBD (véase más adelante), fue posible descomponer el impacto de predación neta sobre la macro-estructura de edades de la población de conejos estudiada. Estos resultados se presentan en la Tabla 53. Puede verse que el impacto de la predación bruta, 21,9%, se traduce en un impacto de predación neta igual a un 10,5%, porcentaje que a su vez se canaliza en un 4,8% para los conejos juveniles, y en un 5,7% para los conejos adultos. En este último caso, se estaría determinando el impacto de predación neta sobre los conejos con valor reproductivo. Si se admite que todos los conejos juveniles consumidos por zorros habían correspondido mayoritariamente a crías, el impacto de predación neta sobre la producción anual de crías sería ca. 3%. Sin embargo, debe dejarse constancia que, aún admitiéndose bajos porcentajes de

TABLA 53. Descomposición del impacto de predación de zorros sobre lagomorfos (conejos) en el área de estudio.

<u>IMPACTO DE PREDACION</u>	<u>PORCENTAJE MEDIO ANUAL</u>
Bruto <sup>(1)</sup>	21.9
Neto	10.5
Neto sobre conejos adultos	5.7
Neto sobre conejos juveniles	4.8

(1) Empleando la fórmula desarrollada para este propósito se obtiene un 17.8%

predación neta por parte de la población de zorros sobre la oferta de conejos en el área de estudio, estos valores sólo podrán sopesarse objetivamente en unión de las cifras que a futuro se obtengan para cada uno de los numerosos predadores aéreos y terrestres que dependen para su subsistencia de la oferta de conejos, en el caso de los ambientes mediterráneos (Kufner, 1986; Delibes e Hiraldo, 1981). El mismo planteamiento tiene validez, también, respecto de la estrategia de vida de los zorros ya que, si bien en algunos apartados anteriores se han destacado ciertos aspectos de ésta, su análisis sólo adquirirá importancia a través de la comparación (véase un ejemplo en Rau et al., 1981). De todas maneras, el impacto de predación neta resultó 3 veces mayor que el impacto estimado en base al consumo de conejos discretos/año, atribuible a lince (L. pardina), predadores especializados en la captura de conejos con valor reproductivo (cf. Delibes, 1980b).

Ya que Kufner (1986) fue capaz de estimar las densidades absolutas, desde julio 1984 a julio 1985, tanto de conejos (en plena concordancia con nuestras estimaciones), como liebres y roedores; asumiéndose que estas presas deberían capturarse vivas por los zorros, en la Tabla 54 se entregan los porcentajes del impacto de predación neta sobre estas especies-presas. Se excluyen de este análisis la categoría correspondiente a aves, ya que las perdices (Alectoris rufa), de las que se conoce su densidad absoluta en el área de estudio, presentaron una muy baja frecuencia de aparición en las muestras de excrementos analizadas. Con antelación, Calderón (1977) había concluido que estas gallináceas serían poco importante en la dieta de zorros, preferentemente en base al análisis de contenidos estomacales. Se excluye del análisis, también, a los insectos, por cuanto sólo pudo conocerse su abundancia rela-



TABLA 54. Estimación del impacto de predación bruto por la población de zorros presentes en el área de estudio sobre especies-presas de mamíferos.

<u>PRESAS</u>	<u>TAMAÑO DE LA POBLACION DE PRESAS (1)</u>	<u>CONSUMO ANUAL DE PRESAS POR LA POBLACION DE ZORROS</u>	<u>IMPACTO DE PREDACION BRUTO (%)</u>
Lagomorfos (total)	51820	11716	22.6
Conejos	51680 <sup>(2)</sup>	---	21.9 (4)
Liebres	140	---	0.7 (4)
Roedores (total)	179082	24278	13.6

- (1) En el caso de liebres y roedores se ha utilizado la información proporcionada por Kufner (1986)
- (2) Estimación obtenida en este estudio (Kufner, 1986, estimó 51305 conejos empleando contabilizaciones directas)
- (3) En acuerdo con el empleo del método de Floyd et al. (1978)
- (4) Valores estimados sabiéndose que de 237 muestras de excrementos de zorros conteniendo lagomorfos 230 se asignaron a conejos, considerándose la segregación espacial entre ambas especies (Rau et al., 1987) y el color de los pelos a nivel basal: blanco en liebres y negro en conejos (H. Brunner y B. J. Coman, com. pers.)

tiva, los ungulados (principalmente jabalíes, Sus scrofa), por considerarse que, producto de la peste roja que suele afectar a esa especie (Venero, 1982), sólo serían consumidos bajo la forma de carroña, y frutos, ya que si bien se conoce la producción de frutos de sabinas (P. Jordano, com. pers.), se desconoce para el área de estudio el número discreto de arbustos responsables de dicha producción.

Antes de comentar los resultados presentados en la Tabla 54, puede ser de interés dar a conocer los resultados obtenidos de repetir el clásico experimento de Tinbergen (1964; véase también Byers, 1974), consistente en la "simulación" de nidos de perdices. Empleamos para ello un transecto de 1100 m de longitud constituido por 40 nidos de codorniz (Coturnix spp.) con 12 huevos cada uno, espaciados 25 mt entre sí (J.R. Rau y A.C. Andreu; datos no publicados). A través del método del índice de visitas a estaciones de atracción olfativas (ver Linhart y Knowlton, 1975), ligeramente modificado en este caso, pudo demostrarse que si bien los zorros presentaron un porcentaje de "visitas" igual a 15%, en ninguna ocasión depredaron sobre los huevos de "perdices". Como se sabe que los zorros suelen emplear más el olfato que la visión ante este tipo de alimentos (cf. Tinbergen, op. cit.; véase también Österholm, 1964), y que los huevos estuvieron largo tiempo en cámaras frigoríficas, proporcionando sólo una pista de tipo visual, se estima que este experimento no ha resultado de utilidad para evaluar la predación de zorros sobre nidos de perdices, puesto que se conoce que, bajo determinadas circunstancias, Vulpes vulpes puede causar bajas importantes sobre los huevos de aves que nidifican en el suelo (e.g. Kruuk, 1964; Sargeant, et al., 1984; J. Agüillar-Amat, com. pers.). Comprueba parcialmente este razonamiento el hecho que un 15% de los nidos, todos expuestos, fueran depredados por córvidos, aves que deben avis-

tar sus alimentos para obtenerlos. También, A.C. Andreu (com. pers.), al intentar comprobar la depredación por mamíferos carnívoros sobre nidos simulados de tortugas (Tes-tudo graeca), enterrando en la arena 27 nidos simulados, cada uno con huevos "frescos" de gallinas (15 de los nidos marcados con orina de tortuga) sólo pudo constatar un 6,7% de predación, no pudiendo identificarse al predador. Si bien esta investigadora consideró en su diseño metodológico el marcado de los huevos con orina de las propias tortugas, al enterrarlos, los zorros carecieron tanto de estímulo visual como, probablemente, de un estímulo olfativo. Debe llamarse la atención sobre el hecho de que estos experimentos se realizaron en abril de 1986, es decir, cuando la densidad de zorros no fue alta, (véanse apartados anteriores). También debe hacerse constar que A.C. Andreu (com. pers.) realizó principalmente sus experimentos en la zona de "La Vera", área donde los zorros son poco abundantes en comparación con el pinar de repoblación y las dunas móviles como se ha demostrado anteriormente (ver Rau et al., 1985a). Estos dos experimentos ilustran, de todas formas, que los zorros tomarán ventaja en su depredación sobre nidos de aves cuando la estrategia nidificante de la especie no sea efectiva (veáanse más argumentos en Tinbergen, 1964; véase también Krunk, 1964).

Regresando nuevamente a la Tabla 54, puede observarse en ella que el impacto de predación "neta" de zorros sobre liebres (Lepus cf. granatensis) y roedores, in toto, fue igual a un 0,7 y un 13,6, respectivamente. En el caso de roedores, se estima que la mayor parte del impacto de predación habría recaído sobre Apodemus sylvaticus, la especie mejor representada en los excrementos analizados y también la más abundante en el área de estudio (ver Kufner, 1986). Nuevamente, el poder evaluar si los porcentajes de predación obtenidos en este estudio para esas pre-

sas tienen un efecto estabilizante o desestabilizante sobre el tamaño de sus poblaciones requiere la estimación del impacto de predación del resto de los predadores aéreos y terrestres actuando sobre ellas en el área de estudio y, muy especialmente, investigaciones a largo plazo determinando las fluctuaciones numéricas en el tamaño de sus poblaciones, así como detallados estudios sobre su dinámica poblacional, sin dejar de considerar el efecto que, en el caso de algunas especies, tendrían los factores reguladores densidad-independientes (véanse algunas sugerencias en Rau y Delibes, ms.).

En la Tabla 55 se muestra la presión de predación de zorros sobre conejos, pudiendo desprenderse de ella que cuando la oferta de conejos disminuyó predominó en los zorros una respuesta funcional (ver Solomon, 1949; Brand et al., 1976). En este caso aumentó el consumo estacional de presas alternativas. Dado que el tamaño de la población de conejos disminuye por predación y mixomatosis (ver Sorriquer, 1981), el consumo de presas alternativas incidirá indirectamente sobre la estabilización de la relación predador-presa densidad-dependiente involucrando a zorros y conejos. Así, puede decirse que la fructificación estacional de sabinas impediría que una alta densidad de población de zorros frenase la recuperación invierno-primaveral de los conejos. Kufner (1986) ha sugerido que los marcados picos estacionales en la curva de abundancia de la población de conejos estarían determinados por los incrementos y decrementos sincrónicos en la presión de predación por parte de los numerosos predadores que el conejo tiene en el área de estudio. Sin embargo, se estima que su conclusión sólo sería aplicable al caso de los predadores especialistas, como lince y águilas imperiales (Aquila heliaca), ya que se acaba de demostrar que los predadores generalistas, en este caso zorros, durante la baja de la po-

TABLA 55. Variación a lo largo de un año de estudio de la presión de predación de zorros sobre conejos.

---

<u>MESES</u>	<u>PRESION DE PREDACION</u>
Nov. 83	1.8
Dic.	1.6
Ene. 84	1.7
Feb.	1.1
Mar.	1.3
Abr.	3.6
May.	0.4
Jun.	1.6
Jul.	6.9
Ago.	5.8
Sep.	3.9
Oct.	1.4
Nov.	4.3

---

blación de conejos intensificaron su impacto predador sobre las presas alternativas y no sobre el conejo.

Para concluir, y ya finalizando este estudio, resulta que los zorros han empleado, nuevamente, una estrategia ventajosa para su especie cuando el tamaño de su población no ha sido elevado, aprovechando el aumento de la población de conejos para alimentar a sus cachorros (predominando una respuesta numérica), mientras que cuando ha aumentado su población y disminuído la población de conejos, han centrado su accionar predador sobre presas alternativas de fácil captura y localización, predominado una respuesta funcional. Es decir, se han comportado como predadores "prudentes" (sensu Slobodkin, 1968).

## CONCLUSIONES

- Se ha estimado la abundancia absoluta y relativa del zorro en la Reserva Biológica de Doñana mediante siete métodos diferentes. La mayor parte de ellos ha coincidido reflejando las tendencias intranuales de la población. La densidad media se ha estimado en 1,6 individuos por km<sup>2</sup>, lo que supone para el total de la Reserva un promedio de 109 animales.

- La aplicación a los métodos tradicionales de censo de carnívoros de técnicas radio-telemétricas ha permitido abrir nuevas vías de solución para el problema. En este sentido, el método derivado del número de observaciones directas (corregido para el número de observadores y la visibilidad de los zorros) se considera particularmente útil para los Parques Nacionales.

- Durante el trienio 1983-85 la población de zorros de la Reserva Biológica se ha mantenido relativamente estabilizada.

- La dieta del zorro en Doñana corresponde a la de una especie típicamente omnívora, con lagomorfos, insectos y frutos como presas principales. Las variaciones estacionales en el consumo de diferentes alimentos están ligadas a los cambios en la disponibilidad de éstos.

- Existe muy poca convergencia en las dietas de los zorros mediterráneos de distintos lugares del mundo, tal vez debido al elevado oportunismo trófico de estos animales.

- Las áreas de campeo de los zorros de Doñana miden en promedio 1,3 Km<sup>2</sup>. El solapamiento es muy bajo, al menos en el caso de los machos de la zona de las dunas. Las hembras tienen áreas de campeo algo menores, aunque las dife-

rencias no son significativas. En la época de la reproducción el tamaño del área de campeo de las hembras gestantes se reduce a menos del 25% del usual.

- Los zorros de Doñana se desplazan en promedio 6,7 Km diarios, principalmente en los crepúsculos y por la noche. No utilizan zorreras permanentes, salvo en la época de cría.

- El pinar de repoblación y las dunas son biotopos seleccionados positivamente por los zorros, en tanto que el matorral y la vera, o borde de la marisma, lo son negativamente.

- Los zorros utilizan sus heces en funciones de marcaje territorial, por lo que no son depositadas aleatoriamente.

- Se ha estimado la abundancia absoluta de conejos con el índice de Taylor y Williams, método que parece detectar las variaciones estacionales con más precisión que el conteo directo desde un vehículo, sistema utilizado habitualmente en la zona. La densidad media de conejos en la Reserva se ha estimado en  $10 \pm 2$  individuos por hectárea.

- El número de bocas activas en la conejeras se ha encontrado relacionado con la precipitación mensual y con el número de conejos por hectárea. La predación sobre gazaperas no ha resultado grande a lo largo del estudio, siendo en cambio muy destructivo el pisoteo y hozamiento por jabalíes.

- Los zorros movilizan anualmente en la Reserva alrededor de tres millones de semillas de sabinas, de las que se estima que germinan cerca de medio millón. Ello otorga a este carnívoro un papel muy destacado como dispersante de las semillas de la planta.

- La presión de predación de los zorros sobre los conejos es importante, especialmente en la época de la crianza de los cachorros. No obstante, predomina en el zo-



rro una respuesta funcional a las variaciones en la densidad de conejos, de manera que cuando ésta disminuye recurrir a presas alternativas.

## BIBLIOGRAFIA

- Ables, E.D. (1969). Home-range studies of Red foxes (Vulpes vulpes). J. Mamm., 50: 108-120.
- Ackerman, B., F.G. Lindzey y T.P. Hemker (1984). Cougar food habits in southern Utah. J. Wildl. Manage., 48: 147-155.
- Aguilar-Amat, J. (1979). Estudio de la comunidad de patos del Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Univ. de Sevilla.
- Aguilar-Amat, J., C. Montes del Olmo, C. Ramírez y A. Torres (1982). Mapa ecológico del Parque Nacional de Doñana. ICONA, 23 p.
- Aldama, J.J. (1986). Ecología energética del Lince ibérico en Doñana. Tesina, Universidad Complutense de Madrid.
- Allen, S.H. (1982). Bait consumption and diethylstilbesterol influence on North Dakota Red fox reproductive performance. Wildl. Soc. Bull., 10: 370-374.
- Allier, C., F. González y L. Ramírez (1974). Mapa ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. CSIC, Div. de Cien., Est. Biol. Doñana.
- Alvarez, F., F. Braza, T. de Azcárate, E. Aguilera y R. Martín (1984). Circadian activity rhythms in a vertebrate community of Doñana. XV Congr. Int. de Fauna Cinegética y Silv., Trujillo, 1981. 379-387.
- Amlaner, C.J., Jr. y D.W. Macdonald (eds), (1980). A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking. Pergamon Press, Oxford.
- Amores, F. (1975). Diet of the Red fox (Vulpes vulpes) in the western Sierra Morena (South Spain). Doñana, Acta Vertebr., 2: 221-239.

- Andelt, W.F. y S.H. Andelt (1984). Diet bias in scat deposition-rate surveys of coyote density. *Wildl. Soc. Bull.*, 12: 74-77.
- Angerbjörn, A. (1983). Reliability of pellet counts as density estimates of mountain hares. *Finnish Game Res.*, 41: 13-20.
- Armstrong, R.A. y R. McGehee (1980). Competitive exclusion. *Am. Nat.*, 115: 391-402.
- Artois, M. (1981). Méthodes de dénombrement des populations de rénards roux. *Bull. Mens. ONC*, 47: 23-32.
- Artois, M. y L. Andral (1980). Short report on materials and methods used in a study of the effect of rabies on the dynamics of Fox populations in France, with some preliminary results, pp. 256-262, in: Zimen, E. (ed.). *The Red fox*. *Biogeographica* 18: 1-285.
- Artois, M., M.F.A. Aubert e Y. Gerard (1982). Reproduction du Rénard roux (Vulpes vulpes) en France. Rythme saisonnier et fecondité des femelles. *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, 3: 205-216.
- Aschmann, H. (1973). Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems, pp. 11-19, in: F. di Castri y H.A. Mooney (eds.). Mediterranean type ecosystems. Origin and Structure. Springer-Verlag, N.Y.
- Aubert, M.F.A., M. Artois y P. Stahl (1985). Méthode d'interprétation statistique du rythme d'activité de carnivores suivis par radiopistage. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40: 178-183.
- Bailey, R.E. y R.J. Putman (1981). Estimation of fallow deer (Dama dama) populations from faecal accumulation. *J. Appl. Ecol.*, 18: 697-702.
- Bang, P. y P. Dahlström (1975). Huellas y Señales de los Animales de Europa Ed. Omega, S.A., Barcelona.

- Bartholomew, B. (1970). Bare zone between California Shrub and Grassland communities: the role of animals. *Science*, 170: 1210-1212.
- Beau, J.R. y R.D. Roughton (Coord.) (1980). Indices of predator abundance in the western United States. U.S. Dept. Int., U.S. Fish Wildl. Serv., Prog. Rep., Idaho.
- Bell, D.J. (1983). Mate choice in the European rabbit, pp. 211-223, in: G. Bateson (ed.). Mate Choice. Cambridge Univ. Press, Great Britain.
- Berger, W.H. y F.L. Parker (1970). Diversity of planctonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* 168: 1345-1347.
- Bögel, K. y H. Moegle (1980). Characteristics of the spread of wildlife rabies epidemic in Europe, pp. 251-258, in: E. Zimen (ed.). *The Red fox*. *Biogeographica* 18: 1-258.
- Bothma, J. du P. (1971). Control and ecology of the Black-backed Jackal Canis mesolemas in the Transvaal. *Zool. Afr.*, 6: 187-193.
- Bothma, J. du P., A.G.W. Steyn y S.H.C. du Toit (1976). Determination of sample size in feeding habit studies using the Black-backed Jackal in the western Transvaal. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 6: 129-132.
- Bourlière, F. (1964). Informe del Comité. El manejo de los Parques Nacionales. Actas de la primera Conferencia Mundial sobre Parques Nacionales, Seattle, 1962.
- Bowden, D.C., A.E. Anderson y D.E. Medin (1969). Frequency distributions of mule deer fecal group counts. *J. Wildl. Manage.*, 33: 895-905.
- Brand, C.J., L.B. Keith y C.A. Fischer (1976). Lynx responses to changing Snowshoe hare densities in Central Alberta. *J. Wildl. Manage.*, 40: 416-428.

- Braunschweig, A. (1980). Ein Model für die Fuchs Population Dynamik in der Bundesrepublik Deutschland, pp. 97-106, in: E. Zimen (ed.). The Red fox. Biogeographica, 18: 1-285.
- Braza, F., F. Alvarez, R. Geldof y H. Byloo (1984). Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono en Doñana. Doñana, Acta Vertebrata, 11: 257-287.
- Braña, F. y J.C. Campo, del (1980). Estudio de la dieta del zorro (Vulpes vulpes L.) en la mitad occidental de la Cordillera Cantábrica. Bol. C. Nat., I.D.E.A., 26: 135-146.
- Broekhuizen, S. y J.L. Mulder (1983). Differences and similarities in nursing behaviour of hares and rabbits. Acta Zool. Fenn., 147: 61-63.
- Brosset, A. (1975). Régime alimentaire d'une population suburbaine de rénards au cours d'un cycle annuel. Rev. Ecol. (Terre Vie), 29: 20-30.
- Brunner, H., J.W. Lloyd y B.J. Coman (1975). Fox-Scat analysis in a forest park in South-eastern Australia. Aust. Wildl. Res. 2: 147-154.
- Brunner, H., R.V. Harris y R.L. Amor (1976). A note on the dispersal of seeds of blackberry (Rubus procerus P.J. Muell) by foxes and emus. Weed Res., 16: 171-173.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson y J.L. Laake (1980). Estimations of density from line transect sampling of biological populations. Wildl. Monog., 72: 1-202.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson (1984). The need for distance data in transect counts. J. Wildl. Manage., 48: 1248-1254.
- Byers, S.M. (1974). Predator-prey relation on an Iowa Waterfowl nesting area. Trans. N. Am. Wildl. Nat. Res. Conf., 39: 223-229.

- Calderón, J. (1977). El papel de la Perdiz roja (Alectoris rufa) en la dieta de los predadores ibéricos. Doñana, Acta Vertebr., 4: 61-126.
- Calviño, F., J.L.S. Canals, S. Bas, A. Castro, de, J.J. Guitián (1984). Régimen alimenticio del zorro (Vulpes vulpes L.) en Galicia, noroeste de la Península Ibérica. Bol. Est. Cent. Ecol., 13: 83-89.
- Castroviejo, J., F. Palacios, J. Garzón y L. Cuesta (1975). Sobre la alimentación de los Cánidos ibéricos. XII Congr. de Uniao Int. dos Biol. da Caça: 39-46.
- Castri, F., di y H.A. Mooney (ed.) (1973). Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure. Springer-Verlag, New York.
- Caughley, G. (1977). Analysis of Vertebrate Populations. Wiley and Sons, London.
- Centre National d'Etudes sur la Rage (1986). Bibliographie, Biometrie, Biologie, Ecologie, Ethologie, Systematique, Repartition, Pathologie et Caryotype des Renards. 100 P.
- Chapman, J.A. y G.A. Feldhamer (eds.) (1982). Wild Mammals of North America. Biology, Management, and Economics. John Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Ciampalini, B. y S. Lovari (1985). Food habits and trophic niche overlap of the Badger (Meles meles L.) and the Red fox (Vulpes vulpes L.) in a mediterranean coastal area. Zeits. f. Säugetierk., 50: 226-234.
- Cochran, G.A. y H.J. Stains (1961). Deposition and decomposition of fecal pellets by cottontails. J. Wildl. Manage., 25: 432-435.
- Conner, M.C. y R.F. Labisky (1985). Evaluation of radioisotope tagging for estimating abundance of raccoon populations. J. Wildl. Manage., 49: 326-332.
- Conner, M.C., R.F. Labisky y D.R. Progulsk, Jr. (1983). Scent station indices as measures of population abundance for

- bobcats, raccoons, gray foxes and opossums. Wildl. Soc. Bull., 11: 146-152.
- Corral, J.F., J.A. Cortés y J. Ma Gil (1979). Contribución al estudio de la alimentación de Asio otus en el Sur de España. Doñana, Acta Vertebrata, 6: 179-190.
- Davies, N.B. (1978). Ecological questions about territorial behaviour, pp. 317-334, in: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach. Blackwell Sc. Pub., Oxford.
- Day, M.G. (1966). Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of Stoats and Weasels. J. Zool. Lond., 148: 201-217.
- Delibes, M. (1980a). El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. Doñana, Acta Vertebr., N<sup>o</sup> Esp., 7: 9-128.
- Delibes, M. (1980b). Feeding ecology of the Spanish lynx in the Coto Doñana. Acta Theriol., 25: 309-324.
- Delibes, M. (1981). Distribution and ecology of the Iberian carnivores: a short review. Trans. XV Int. Congr. Game Biol., Trujillo.
- Delibes, M. (1982). Notas sobre la distribución pasada y actual del Meloncillo Herpestes ichneumon (L.) en la Península Ibérica. Doñana, Acta Vertebr., 9: 341-352.
- Delibes, M. y F. Hiraldo (1981). The rabbit as prey in the iberian mediterranean ecosystem, pp. 614-622, in: K. Myers y C.D. MacInnes (eds.). Proc. World lagomorph Conf.
- Delibes, M. y J. Calderón (1979). Datos sobre la reproducción del Conejo Oryctolagus cuniculus (L.), en Doñana, S.O. de España, durante un año seco. Doñana, Acta Vertebr., 6: 91-99.
- Delibes, M. y J.F. Beltrán (1986). Radio-tracking of six species of carnivores in the Doñana National Park, SW Spain. Mesogee, 46: 113-120.

- Delibes, M. y M. Máñez (1984). Alimentación de una camada de zorros Vulpes vulpes (L.) en Castilla la Vieja, España. Rev. Mus. Arg. C. Nat. "Bernardino Rivadavia", 37: 361-367.
- Dixon, W.J. (1975). Biomedical Computer Programs. Univ. Calif. Press, Berkeley.
- Eberhardt, L.E. (1978). Transect methods for population studies. J. Wildl. Manage., 20: 70-74.
- Eberhardt, L. y R.C. Etten, van (1956). Evaluation of the pellet group count as a deer census method. J. Wildl. Manage., 20: 70-74.
- Englund, J. (1965). Studies on food ecology of the Red fox (Vulpes vulpes) in Sweden. Viltrevy 3: 377-485.
- Englund, J. (1980). Population dynamics of the Red fox (Vulpes vulpes L., 1758) in Sweden, pp. 107-122, in: E. Zimen (ed.). The Red fox Biogeographica 18: 1-285.
- Erlinge, S., G. Göransson, G. Högstedt, O. Liberg, J. Loman, I. Nilson, T. Nilson, T. von Schantz y M. Sylvén (1982). Factors limiting numbers of vertebrate predators in a predator prey community. Trans. Int. Congr. Game Biol., 14: 261-268.
- Erlinge, S., B. Frylestam, G. Göransson, G. Högstedt, O. Liberg, J. Loman, I. Nilson, T. von Schantz y M. Sylvén (1984b). Predation on Brown hare and Ring-necked pheasant populations in southern Sweden. Holarctic Ecol., 7: 300-304.
- Erlinge, S., G. Göransson, G. Högstedt, G. Jansson, O. Liberg, J. Loman, I.N. Nilson, T. von Schantz y M. Sylvén (1984a). Can Vertebrate predators regulate their prey? Am. Nat., 123: 125-133.
- Etten, R.C., van, y C.L. Bennett, Jr. (1965). Some sources of error in using pellet-group counts for censusing deer. J. Wildl. Manage., 29: 723-729.



- Fabrigoule, C. y D. Maurel (1982). Radio-trancking studies of Foxes, movements related to their home range. A cognitive map hypothesis. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 34B: 195-208.
- Feinsinger, P., L.A. Swarm y J.A. Wolfe (1985) Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparison of diverse and depauperate guilds. *Ecol. Monogr.*, 55: 1-28.
- Fitch, H.S. (1947). Ecology of a Cottontail rabbit (Sylvilagus auduboni) population in central California. *Calif. Fish and Game* 33: 159-184.
- Floyd, T.J., L.D. Mech y P.A. Jordan (1978). Relating wolf scat content to prey consumed. *J. Wildl. Manage.*, 42: 528-532.
- Flux, J.E.C. (1967) Hare numbers and diet in an alpine basin in New Zealand. *Proc. N. Z. Ecol. Soc.*, 14: 27-33.
- Fowler, L.J., D.K. Fowler y J.E. Thomas (1982). Dispersal of autumn olive seeds by Foxes on coal surface mines in East Tennessee. *J. Tenn. Acad. Sci.*, 57: 83-85.
- Frank, L.G. (1979). Selective predation and seasonal variation in the diet of the Fox (Vulpes vulpes) in N.E. Scotland. *J. Zool. Lond.*, 189: 526-532.
- Frey, H. y M.R. Fleming (1984). Torpor and thermoregulatory behaviour in free-ranging feathertail gliders (Aerobates pygmaeus) (Marsupialia, Burramyidae) in Victoria, pp. 393-401, in: A.P. Smith e I.D. Hume (eds.). Possums and Gliders. Austr. Mamm. Soc., Sydney.
- Fullagar, P.J. (1977). Observations on myxomatosis in a Rabbit population with immune adults. *Aust. Wildl. Res.*, 4: 263-280.
- Fuller, T.K. (1978). Variable home-range sizes of female Gray foxes. *J. Mamm.*, 59: 446-449.
- Galiano, E.F. y B. Cabezudo (1976). Plantas de la Reserva Biológica de Doñana (Huelva). *Lagascalia* 6: 117-176.

- García Novo, F. (1981). Ecosistemas del Coto de Doñana. *Mundo Cient.*, 4: 440-451.
- García Novo, F., L. Ramírez, J. Merino, R. Rodeñas, F. Sancho, A. Torres, F. González, F. Díaz, C. Allier, V. Bresset y A. Lacoste (1977). Doñana. Prospección e inventario de ecosistemas. *ICONA, Monog.*, 18: 1-244.
- George, E.L. y W.F. Hadley (1979). Food and habitat partitioning between Rock bass (Ambloplites rupestris) and Small mouth bass (Micropterus dolomieu) young of the year. *Trans. Am. Fish Soc.*, 108: 253-261.
- Gibb, J.A., G.D. Ward y C.P. Ward (1969). An experiment in the control of a sparse population of Wild rabbits (Oryctolagus cuniculus (L.)) in New Zealand. *N.Z. J. Sci.*, 12: 509-534.
- Gibb, J.A., G.D. Ward y C.P. Ward (1978). Natural control of a population of rabbits, Oryctolagus cuniculus (L.), for ten years in the Kouraran enclosure. *N.Z. DSIR Bull.*, 223: 5-89.
- Giller, P.S. (1984). Community structure and the niche. Chapman and Hall, N.Y.
- Goszczyński, J. (1974). Studies on the food of Foxes. *Acta Theriol.*, 19: 1-18.
- Goszczyński, J. (1977). Connections between predatory birds and mammals and their prey. *Acta Theriol.*, 22: 399-430.
- Goszczyński, J. (1986). Locomotor activity of terrestrial predators and its consequences. *Acta Theriol.*, 31: 79-95.
- Goszczyński, J., L. Ryszkowski y J. Truszkowski (1976). The role of the European hare in the diet of predators in cultivated field systems, pp. 127-133, in: Z. Pielowski y Z. Pucek (eds.). Ecology and Management of European hare populations. Polish Hunt. Ass., Warsaw, 286 p.
- Grant, P.R. (1972). Interspecific competition among rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 79-106.

- Greenwood, R.J., A.B. Sargeant y D.H. Johnson (1985). Evaluation of mark-recapture for estimating striped skunk abundance. *J. Wildl. Manage.*, 49: 332-340.
- Grinnell, J., J.S. Dixon y J.M. Linsdale (1937) Fur-bearing Mammals of California. Their Natural History, Systematic Status, and Relations to Man. Univ. Calif. Press, Berkeley. Vol. 2.
- Grodzinski, W. y B.A. Wunder (1975) Ecological energetics of small mammals, pp. 173-204, in: F.B. Golley, K. Petruszewicz y L. Ryszkowski (eds.). Small Mammals, their Productivity and Population Dynamics. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hallberg, D.L. y G.R. Trapp (1981). Gray fox (Urocyon cinereoargenteus) temporal and spatial activity in a riparian-agricultural habitat in California's central valley, pp. 920-928, in: R.E. Warner y K. Hendrix (eds.). Calif. Riparian Syst. Conf., Univ. Calif. Press, Berkeley.
- Hanski, I. (1981). Coexistence of competition in patchy environments with and without predators. *Oikos* 37: 306-312.
- Hanski, I. (1986). Individual behaviour, population dynamics and community structure of Aphodius (Scarabaeidae) in Europe. *Act. Oecol./Oecol. Gen.*, 7: 171-187.
- Hanson, W.R. y F. Graybill (1956). Sample size in food-habits analyses. *J. Wildl. Manage.*, 20: 64-68.
- Harde, K.W. y F. Severa (1984). Guía de Campo de los Coleópteros de Europa. Ed. Omega, S.A., Barcelona.
- Harestad, A.S. y F.L. Bunnell (1979). Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- Haroldson, K.J. y E.K. Fritzell (1984). Home ranges, activity, and habitat use by gray foxes in an Oak-Hickory forest. *J. Wildl. Manage.*, 48: 222-227.

- Harris, S. (1978). Age determination in the Red fox (Vulpes vulpes). An evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban Foxes. *J. Zool. Lond.*, 184: 91-117.
- Harris, S. (1980). Home ranges and patterns of distribution of foxes (Vulpes vulpes) in an urban area as revealed by radio tracking, pp. 685-690, in: C.J. Amlaner, Jr. y D.W. Macdonald (eds.). A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking. Pergamon Press, Oxford.
- Hayne, D.W. (1949). Calculation of size of home range. *J. Mamm.*, 30: 1-19.
- Herrenschmidt, V. (1984). Aspects de la dynamique spatio-temporelle des relations predateurs-proies in milieu forestier. These IIIème cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- Henry, J.D. (1977). The use of urine marking in the scavenging behavior of the Red fox (Vulpes vulpes). *Behavior* 61: 82-106.
- Henry, J.D. (1980). The urine marking behavior and movement patterns of Red foxes (Vulpes vulpes) during a breeding and post-breeding period, pp. 11-27, in: D. Müller-Schwarze y R.M. Silverstein (eds.). *Chemical Signals*. Plenum Press, New York.
- Herrera, C.M. (1976). A trophic diversity index for presence-absence food data. *Oecol. (Berl.)*, 25: 187-191.
- Herrera, C.M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. Doñana, *Acta Vertebr.*, Nº Esp., 7: 9-340.
- Herrera, C.M. (1981). Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of Smilax aspera. *Oikos* 36: 51-58.
- Herrera, C.M. (1982). Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *Am. Nat.*, 120: 218-241.

- Herrera, C.M. (ms). Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. Ecol. monogr.
- Hiraldo, F., F. Fernández y F. Amores (1975). Diet of the Montagu's Harrier (Circus pygargus) in southwestern Spain. Doñana, Acta Vertebr., 2: 25-55.
- Hodges, J.I. (1975). The statistical properties of the scent-station method for indexing coyote abundance. Completion Rep., U.S. Fish and Wildl. Serv., contract 14-16-0008-1123, Oregon State Univ., Corvallis. 81 p.
- Holt, R.D. (1977). Predation, apparent competition and the structure of prey communities. Theor. Pop. Biol., 11: 197-229.
- Insley, H. (1982). An estimate of the population density of the Red fox (Vulpes vulpes) in the New Forest, Hampshire. J. Zool. Lond., 35: 549-553.
- Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection. Oecol. (Berl.), 14: 413-417.
- Jaksić, F.M. (1981). Abuse and misuse of the term "Guild" in ecological studies. Oikos 37: 397-400.
- Jaksić, F.M. (ms.) A selective review of the trophic structure of Nearctic, Neotropical and Palearctic Owl assemblages: the potential roles of diet oportunism, interspecific interference, and resource depresion. Ornis Scand.
- Jaksić, F.M. y Delibes (1987). A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations, and consequences. Oecol. (Berl.), 71: 461-472.
- Jaksić, F.M. y E.R. Fuentes (1980). Why are native herbs in the chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?. J. Ecol., 68: 665-669.

- Jaksić, F.M. y R.C. Soriguer (1981). Predation upon the European rabbit (Oryctolagus cuniculus) in mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *J. Anim. Ecol.*, 50: 269-281.
- Jaksić, F.M., E.R. Fuentes y J.L. Yáñez (1979). Spatial distribution of the Old World rabbit (Oryctolagus cuniculus) in Central Chile. *J. Mamm.*, 60: 207-209.
- Jaksić, F.M., R.P. Schlatter y J.L. Yáñez (1980). Feeding ecology of Central Chilean Foxes, Dusicyon culpaeus and D. griseus. *J. Mamm.*, 61: 254-260.
- Janzen, D.H. (1983). Dispersal of seeds by vertebrate guts, pp. 232-540, in: D.J. Futuyma y M. Slatkin (eds.). Coevolution. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Jensen, B. (1970). Effect of a Fox control programme on the bag of some other game species. *Trans. Int. Congr. Game Biol.*, 9: 480.
- Jensen, B. y D.M. Sequeira (1978). The diet of the Red fox (Vulpes vulpes L.) in Denmark. *Danish Rev. Game Biol.*, 10: 1-16.
- Jensen, T.S. (1975). Population estimation and population dynamics of two Danish forest rodent species. *Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren.*, 138: 65-86.
- Johnson, M.K. (1980). Estimating Coyote diet: a validation. *Am. Midl. Nat.*, 106: 399-400.
- Johnson, M.K. y R.M. Hansen (1979). Estimating Coyote food intake from undigested residues in scats. *Am. Midl. Nat.*, 102: 363-367.
- Jordano, P. (1982). Migrant birds are the main seed dispersers of Blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- Jordano, P. (1984). Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries Rubus ulmifolius. *Oikos* 43: 149-153.
- King, C.M. (1983). The life-history strategies of Mustela nivalis and M. erminea. *Acta Zool. Fenn.*, 174: 183-184.

- Kleiman, D.G. (1966). Scent marking in the Canidae. Symp. Zool. Soc. Lond., 18: 167-177.
- Kleiber, M. (1961). The Fire of Life. Wiley, N.Y.
- Kolb, H.H. y R. Hewson (1980). A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. J. Appl. Ecol., 17: 7-19.
- Korschgen, L.J. (1971). Procedures for food-habits analyses, pp. 233-250, in: R.H. Giles, Jr. (eds.). Wildlife Management Techniques. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Kruuk, H. (1964). Predators and anti-predator behaviour of the Blackheaded Gull (Larus ridibundus L.). Behav., Suppl. 11: 1-130.
- Kufner, M.B. (1986). Tamaño, actividad, densidad relativa y preferencia de habitat de los pequeños y medianos mamíferos de Doñana, como factores condicionantes de su tasa de predación. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Lawrence, M.J. y R.W. Brown (1974). Mammals of Britain, their Tracks, Trails and Signs. Blandford Press, London.
- Lebreton, Ph. (1983). Nouvelles données sur la distribution au Portugal et en Espagne des sous-espèces du genévrier de phénicie (Juniperus phoenicea L.). Agronom. Lusit., 42: 55-62.
- Leger, F., M. Artois y P. Stahl (1985). La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. Acta Oecol. / Oecol. Appl., 6: 287-302.
- Liberg, O. (1982). Correction factors for important prey categories in the diet of domestic cats. Acta Theriol., 27: 115-122.
- Liberg, O. (1984). Food habits and prey impact by feral and house-based domestic Cats in a rural area in southern Sweden. J. Mamm., 65: 424-432.

- Lindström, E. (1980). The Red fox in a small game community of the south taiga region in Sweden, pp. 177-184, in: E. Zimen (ed.). The Red fox. Biogeographica 18: 1-285.
- Lindström, E. (1982). Age structure and sex ratio of a Red fox population according to different methods of sampling, in: E. Lindström. Population ecology of the Red fox (Vulpes vulpes) in relation to food supply. Ph. D. Thesis, Univ. of Stockholm, Sweden.
- Lindzey, F.G., S.K. Thompson y J.I. Hodges (1977). Scent stations and its use for estimation of Black bear abundance. J. Wildl. Manage., 41: 151-153.
- Linés, A. (1970). The climate of the Iberian Peninsula, pp. 195-239, in: C.C. Wallén (ed.). Climates of Northern and Western Europe. World Survey of Climatology, Vol. 5. Elsevier Pub. Co., Amsterdam.
- Linhart, S.B. (1968). Dentition and pelage in the juvenile Red fox (Vulpes vulpes). J. Mamm., 49: 526-528.
- Linhart, S.B. y F.F. Knowlton (1975). Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. Wildl. Soc. Bull., 3: 119-124.
- Litvaitis, J.A. y W.W. Mautz (1975). Energy utilization of three diets fed to a captive red fox. J. Wildl. Manage., 40: 365-368.
- Lloyd, H. (1980). Habitat requirements of the Red fox, pp. 7-26, in: E. Zimen (ed.). The Red fox. Biogeographica 18: 1-285.
- Lloyd, H.G. y D. Mc. Cowan (1968). Some observations on the breeding burrows of the wild rabbit Oryctolagus cuniculus on the island of Stokholm. J. Zool. Lond., 17: 540-549.
- Lloyd, H.G. y J. Englund (1973). The reproductive cycle of the Red fox in Europe. J. Reprod. Fert., Suppl., 19: 119-130.



- Lloyd, H.G., B. Jensen, J.L. van Haaften, J.J. Niewold, A. Wandeler, K. Bogel y A.A. Arata (1976). Annual turnover of Fox populations in Europe. *Zbl. Vet. Med., B.*, 23: 580-589.
- Lockie, J.D. (1959). The estimation of the food of Foxes. *J. Wildl. Manage.*, 23: 224-227.
- Lockley, R.M. (1961). Social structure and stress in the Rabbit warren. *J. Anim. Ecol.*, 30: 385-423.
- Lockley, R.M. (1962). Production of faecal pellets in the wild rabbit. *Nature* 194: 988-989.
- Lord, R.D., Jr. (1961). Seasonal changes in roadside activity of cottontails. *J. Wildl. Manage.*, 25: 206-209.
- Macdonald, D.W. (1979). "Helpers" in Fox society. *Nature* 282: 69-71.
- Macdonald, D.W. (1980a). Resource dispersion and the social organization of the Red fox (*Vulpes vulpes*), pp. 918-949, *in*: J.A. Chapman y D. Pursley (eds.). *Worldwide Fur. Conf. Proc.*, Vol. II, Maryland.
- Macdonald, D.W. (1980b). Patterns of scent marking with urine and faeces amongst carnivore communities. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 45: 107-139.
- Macdonald, D.W. (1980c). Social factors affecting reproduction amongst red foxes, pp. 123-176, *in*: E. Zimen (ed.). *The Red fox. Biogeographica* 18: 1-285.
- Macdonald, D.W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.
- Macdonald, D.W., F.G. Ball y N.G. Hough (1980). The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data, pp. 405-424, *in*: C.J. Amlaner, Jr. y D.W. Macdonald (eds.). *A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking*. Pergamon Press, Oxford.
- MacNab, B.K. (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.*, 97: 133-144.

- Maehr, D.S. y J.R. Brody (1986). Food habits of Bobcats in Florida. *J. Mamm.*, 67: 133-138.
- Magalhaes, C.M.P., de (1974). Hábitos alimentares da Raposa (Vulpes vulpes silacea) e da Geneta (Genetta genetta) na Tapada de Mafra. Est. e Div. Técn., Secc. Zool. Flores. e Cineget., 18 p.
- Martín-Franquelo, R. (1981). Ecología trófica del Tejón (Meles meles) en la Reserva Biológica de Doñana. Tesina de licenciatura, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Maurel, D. (1980). Home range and activity rhythm of adult male foxes during the breeding season, pp. 697-702, in: C.J. Amlaner, Jr. y D.W. Macdonald (eds.). A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking. Pergamon Press, Oxford.
- Maurel, D. (1983) Movements and space utilization in the Fox (Vulpes vulpes) as studied by radio-tracking in the forest of Chizé. XV Cong. Int. de Fauna Cinegética y Silv., Trujillo.
- Maurel, D. y J. Boissin (1981). Plasma thyroxine and testosterone levels in the Red fox (Vulpes vulpes L.) during the annual cycle. *Gen. Comp. Endocr.*, 43: 402-404.
- Maynard-Smith, J. (1979). Models in Ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Mech, L.D. (1974). Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. XI Cong. Int. Union of Game Biol., Stockholm.
- Mech, L.D. (1983). Handbook of Animal Radio-Tracking. Univ. of Minn. Press, Minneapolis.
- Moegle, H., F. Knorpp, K. Bögel, A. Arata, K. Dietz y P. Dichtelur (1974). Zur Epidemiologie der Wildtiertollwut Untersuchungen in südlichen Teil der Bundesrepublik Deutschland. *Zbl. Vet. Med. B.*, 21: 647-659.
- Moehlman, P.D. (1979). Jackal helpers and pup survival. *Nature* 277: 382-383.

- Morris, P. (1979). An elementary guide to practical aspects of radio tracking mammals, pp. 161-168, in: C.J. Amlaner, Jr. y D.W. Macdonald (eds.). A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking. Pergamon Press, Oxford.
- Mooty, J.J. y P.D. Karns (1984). The relationship between Whitetailed deer track counts and pellet-group surveys. *J. Wildl. Manage.*, 48: 275-279.
- Mudarra, J.L., J. Merino, L. Clemente y M.E. Figuerca (1977). Descripción de los principales tipos de suelos en la Reserva Biológica de Doñana. I. *Rev. Iberoam. Zool. Vert.*, La Rábida (Huelva).
- Mulder, J.L. (1985). Fox predation on two avian prey species. Comunicación presentada durante una Conf. organizada por el "Conseil International de la Chasse et de la Conservation du Gibier", Lisboa.
- Mulder, J.L. y J.M. Wallage-Drees (1979). Red Fox predation on young rabbits in breeding burrows. *Nether. J. Zool.*, 29: 144-149.
- Müller-Schwarze, D. (1983). Scent glands in mammals and their functions, pp. 150-197, in: J.F. Eisenberg y D.G. Kleiman (eds.). Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior. Spec. Publ., No. 7, Am. Soc. Mamm.
- Murdoch, W.W. (1969). Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.*, 39: 335-354.
- Myers, K. y B.S. Parker (1965). A study of the wild rabbit in climatically different regions in eastern Australia. I. Patterns of distribution. *CSIRO Wildl. Res.*, 10: 33-72.
- Neff, D.J. (1968). The pellet-group count technique for big game trends, census, and distribution: a review. *J. Wildl. Manage.*; 32: 597-614.
- Nel, J.A.J. y M.H. Bester (1983). Communication in the southern Bat-eared fox Otocyon m. megalotis (Desmarest, 1822). *Zeits. f. Säugetierk.*, 48: 277-290.

- Nellis, C.J. (1968). Some methods for capturing coyotes alive. *J. Wildl. Manage.*, 32: 402-405.
- Nichelson, W.S. y E.P. Hill (1981). An ecological study of the gray fox in eastcentral Alabama. Final Rep., Alabama Fish and Wildl. Serv., 47 p.
- Niewold, F.F.J. (1973). Irregular movements of the Red fox (*Vulpes vulpes*), determined by radio tracking. XI Int. Congr. of Game Biol., Stockholm.
- Noy-Meir, I. (1981). Theoretical dynamics of competitors under predation. *Oecol. (Berl.)*, 50: 277-284.
- Odum, E.P. y E.J. Kuenzler (1955). Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* 72: 128-137.
- Oosterveld, P. (1983). Eight years of monitoring of Rabbits and vegetation development on abandoned arable fields grazed by Ponies. *Acta Zool. Fennica* 174: 71-74.
- Osterholm, H. (1964). The significance of distance receptors in the feeding behaviour of the Fox, *Vulpes vulpes* L. *Acta Zool. Fenn.*, 106: 1-31.
- Overton, W.S. (1971). Estimating the numbers of animals in Wildlife populations, pp. 403-456, in: R.H. Giles, Jr. (ed.). Wildlife Management Techniques. 3rd ed. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Paine, R.T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *Am. Nat.*, 103: 91-93.
- Palacios, F. (1978). Sistemática, distribución geográfica y ecología de las liebres españolas. Situación actual de sus poblaciones. Tesis de doctorado, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Palacios, F. (1979). Análisis cromosómico, carga de DNA y electroforesis de las Liebres españolas. Doñana, *Acta Vertebr.*, 2: 203-215.
- Palomares, F. (1986). Ecología de la Gineta y del Meloncillo en el Parque Nacional de Doñana. Tesina de licenciatura, Universidad de Granada, Granada.

- Pandolfi, M. (1983). Observations on the feeding habits of the Fox (Vulpes vulpes L.) in Marche region-Italy. XV Congr. Int. de Fauna Cinegética y Silv., Trujillo.
- Parer, I. (1977). The population ecology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.), in a Mediterranean-type climate in New South Wales. Aust. Wildl. Res., 4: 171-205.
- Parer, I. y D. Wood (1986). Further observations on the use of warren entrances as an index of the number of rabbits, Oryctolagus cuniculus. Aust. Wildl. Res., 13: 331-332.
- Pearson, O., N. Binsztein, L. Boiry, C. Busch, M. di Pace, G. Gallopin, P. Peuchaszadeh y M. Piantanida (1968). Estructura social, distribución espacial y composición por edades de una población de Tuco-tucos (Ctenomys talarum). Inv. Zool. Chilenas 13: 47-80.
- Pearson, O.P. (1964). Carnivore-mouse predation: an example of its density and bioenergetics. J. Mamm., 45: 177-188.
- Pearson, O.P. (1966). The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. J. Anim. Ecol., 35: 217-233.
- Pearson, O.P. (1971). Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (Microtus californicus). J. Mamm., 52: 41-49.
- Pelikan, J. y J. Vackar (1978). Densities and fluctuation in numbers of Red fox, Badger and Pine marten in the "Bucin" forest. Folia Zool., 27: 289-303.
- Pelton, M. y L.C. Marcum (1977). The potential use of radioisotopes for determining density of Black bears and other carnivores, pp. 221-236, in: R.L. Phillips y C. Jonkel (eds.). Proc. Predator Symp., Montana For. and Conserv. Exp. Sta., Univ. of Montana, Missoula.
- Peters, R.P. y L.D. Mech (1975). Scent-marking in wolves. Am. Sci., 63: 628-636.

- Petrides, G.A. (1949). Viewpoints on the analysis of open season sex and age ratios. *Trans. N. Amer. Wildl. Conf.*, 14: 391-410.
- Petrides, G.A. (1975). Principal foods versus preferred foods and their relations to stocking rate and range condition. *Biol. Conserv.*, 7: 161-169.
- Phillips, R.L. (1970). Age ratios of Iowa Foxes. *J. Wildl. Manage.*, 34: 52-56.
- Pianka, E.R. (1974). Evolutionary Ecology. Harper and Row, N.Y.
- Pielowski, Z. (1976). The role of foxes in the reduction of the European hare population, pp. 135-148, in: Z. Pielowski y Z. Pucek (eds.). Ecology and Management of European Hare Populations. Polish Hunting Ass., Warszawa.
- Pimm, S.L. (1980a). Properties of food webs. *Ecology* 61: 219-225.
- Pimm, S.L. (1980b). Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* 35: 139-149.
- Pimm, S.L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant e I.L.K. Iverson (1971). Food habits of Albacore, Bluefin tuna and Bonito in Californian waters. *Calif. Fish Game* 152: 1-105.
- Poole, W.E. (1960). Breeding of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.), in relation to the environment. *CSIRO Wildl. Res.*, 5: 21-43.
- Powell, R.A. y W.J. Zielinski (1983). Competition and coexistence in mustelid communities. *Acta Zool. Fenn.*, 174: 223-227.
- Pozio, E. y L. Gradoni (1981). Spettro trofico della Volpe (Vulpes vulpes L.) e della Foina (Martes foina Erxleben) in provincia di Grosseto. *Natura (Milán)* 72: 185-196.

- Progulske, D. y D.C. Duerre (1964). Factors influencing spotlighting counts of deer. *J. Wildl. Manage.*, 28: 27-34.
- Pullianen, E. (1981). A transect survey of small land carnivores and Red fox populations on a subarctic fell in Finnish Lapland over 13 winters. *Ann. Zool. Fenn.*, 18: 270-278.
- Putman, R.J. (1984). Facts from faeces. *Mamm. Rev.*, 14: 79-97.
- Rau, J.R. y M. Delibes (ms.). Estado actual de los conocimientos sobre la biología de poblaciones del Conejo europeo, *Oryctolagus cuniculus* (L.), en dos áreas mediterráneas del S.O. de España. *Simp. Int. del "Con. Int. de la Chasse et de la Conserv. du Gibier"*, Barcelona.
- Rau, J.R., J.F. Beltrán y M. Delibes (1985a). Can the increase of Fox density explain the decrease in Lynx numbers et Doñana?. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40: 145-150.
- Rau, J.R., M. Delibes, J. Ruíz y I. Servín (1985b). Estimating the abundance of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in SW Spain. *XIII Cong. Int. Union of Game Biol.*, Brussels.
- Rau, J.R., M. Delibes y J.F. Beltrán (ms.). Estudio comparado de la dieta de los zorros mediterráneos. *X Cong. Lati-noam. Zool.*, Viña del Mar.
- Rau, J.R., M.B. Kufner, J.F. Beltrán y M. Delibes (1987). Habitat segregation and temporal overlap between Rabbits and Hares in Coto Doñana, SW Spain. *Saugetier. Mitt.* (en prensa).
- Rau, J.R., R. Murúa y M. Rosenmann (1981). Bioenergetics and food preferences in sympatric southern chilean rodents. *Oecol. (Berl.)*, 50: 205-209.
- Reis, N.R., dos y J.L. Guillament (1983). Les Chauves-souris frugivores de la région de Manaus et leur rôle dans la dissémination des espèces végétales. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 38: 147-169.

- Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finischen Bruchmoore. An. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 6: 1-231.
- Reynolds, P. (1979). Preliminary observations on the food of the Fox (Vulpes vulpes L.) in the Camargue, with special reference to Rabbit (Oryctolagus cuniculus L.) predation. Mammalia, 43: 295-307.
- Richardson, B.J. y D.H. Wood (1982). Experimental ecological studies on a subalpine population. I. Mortality factors acting on emergent kittens. Aust. Wildl. Res., 9: 443-450.
- Robinette, W.L., C.M. Loveless y D.A. Jones (1974). Field test of strip censuses methods. J. Wildl. Manage., 38: 81-89.
- Rogers, P.M. (1981). Ecology of the european wild rabbit Oryctolagus cuniculus (L.) in mediterranean habitats. II. Distribution in the landscape of the Camargue, S. France. J. Appl. Ecol., 18: 355-371.
- Rogers, P.M. (1974). Land classification and patterns of animal distributions in the management of national parks. Coto Doñana, Spain. M. Sc. Thesis, Univ. of Guelph. Microfiche, Nat. Libr. of Canada, Ottawa.
- Rogers, P.M. (1978). Predator-prey relationship between Rabbit and Lynx in Southern Spain. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 32: 83-87.
- Rogers, P.M. y K. Myers (1979). Ecology of the European wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) in Mediterranean habitats. I. Distribution in the Coto Doñana, S. Spain. J. Appl. Ecol., 16: 681-690.
- Rogers, P.M. y K. Myers (1980). Animal distributions, landscape classification and wildlife management, Coto Doñana, Spain. J. appl. Ecol., 17: 545-565.
- Rougton, R.D. (1980). Developements in scent-station technology, pp. 14-17, in: Proc. of the Midwest Furb. Workshop, Kansas Sta. Univ., Kansas.



- Rougton, R.D. y M.W. Sweeny (1982). Refinements in scent-station methodology for assessing trends in carnivore populations. *J. Wildl. Manage.*, 46: 217-229.
- Rowe-Rowe, D.T. (1982). Home range and movements of Black-backed Jackals in an African montane region. *S. Afr. Tydskr. Natuurnov.*, 12: 79-84.
- Rowe-Rowe, D.T. y B. Green (1981). Steel-jawed traps for live capture of Black-backed Jackals. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 11: 64-65.
- Rowland, M.M., G.C. White y E.M. Karlen (1984). Use of pellet group plots to measure trends in deer and elk populations. *Wildl. Soc. Bull.*, 12: 147-155.
- Ryaa, G.E. y J.D. Croff (1974). Observations of the food of the Fox, *Vulpes vulpes* (L.), in Kinchega National Park, Memindee, N.S.W. Aust. *Wildl. Res.*, 1: 89-94.
- Ryszkowski, L., C.K. Wagner, J. Goszczynski y J. Truskowski (1971). Operation of predators in a forest and cultivated field. *Ann. Zool. Fenn.*, 8: 160-168.
- Rzcbick-Kowalska, B. (1972). Badania nad pokarmem ssaaków grapięznych w Polsce. *Acta Zool. Cracov.*, 17: 415-506.
- Salzmann-Wandeler, I. y H.C. Wandeler (1973). Erste Erfahrungen bei Fieldhasmzählungen mit Scheinwerfern. *Jahr. Nat. Mus. Stadt Bern*, 5: 1-16.
- Samuel, M.D. y E.O. Garton (1986). Incorporating activity time in harmonic home range analysis. *J. Wildl. Manage.*: en prensa.
- Samuel, M.D. y E.O. Garton (1985). Home range: a weighted normal estimate and test of underlying assumptions. *J. Wildl. Manage.*, 49: 513-519.
- Samuel, M.D., D.J. Pierce, E.O. Garton, L.J. Nelson y K.R. Dixon (1985). User's manual for program home range. Forest, wildl and range exp. Sta. Tech. Rep. Ner. 15, Univ. of Idaho. 70 p.

- Sargeant, A.B., S.H. Allen y D.H. Johnson (1981). Determination of age and whelping dates of live Red fox pups. *J. Wildl. Manage.*, 45: 760-765.
- Sargeant, A.B., S.H. Allen y R.T. Eberhardt (1984). Red fox predation on breeding Ducks in mid continent North America. *Wildl. Monogr.*, 89: 1-41.
- Schamberger, M. (1974). Métodos para censar lagomorfos. Informe no publicado presentado a la Corporación Nacional Forestal, Chile. 7 p.
- Schantz, T., von (1980). Prey consumption of a Red fox population in southern Sweden, pp. 53-64, *in*: E. Zimen (ed.). *The Red fox. Biogeographica* 18: 1-285.
- Schantz, T., von (1984). "Non-breeders" in the Red fox *Vulpes vulpes*: a case of resource surplus. *Oikos* 42: 59-65.
- Schantz, T., von y O. Liberg (1982). Censusing numbers of medium sized nocturnal mammals in open landscape. *XIV Cong. Int. Union of Game Biol.*, Dublin.
- Schneider, E. y M. Leipoldt (1983). DNA relationship within the genus *Lepus* in SW Europe. *Acta Zool. Fenn.*, 174: 31-33.
- Schoener, T.W. (1968). The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704-726.
- Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-403.
- Schoener, T.W. (1981). An empirically based estimate of home range. *Theor. Pop. Biol.*, 20: 281-325.
- Seely, M.K. y G.N. Louw (1980). First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. *J. Arid. Environ.*, 3: 25-54.
- Sequeira, D.M. (1980). Comparison of the diet of the Red fox (*Vulpes vulpes* L., 1758) in Gelderland (Holland), Denmark and Finnish Lapland, pp. 35-52, *in*: E. Zimen (ed.). *The Red fox. Biogeographica* 18: 1-285.

- Servín, J.I., J.R. Rau y M. Delibes (1987). Use of radio tracking to improve the estimation by track counts of the relative abundance of red fox (Vulpes vulpes). Acta Theriol. (en prensa).
- Siegel, S. (1956). Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences. McGraw-Hill Book Co. Inc., N.Y.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka y K. Strohmeir (1985). Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. Ann. Rev. Ecol. Syst., 16: 269-311.
- Siljeström, P. (1985). Geomorfología y edafogénesis de las arenas del Parque Nacional de Doñana. Tesis de doctorado, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Simonetti, J.A. y E.R. Fuentes (1982). Microhabitat use by European Rabbit (Oryctolagus cuniculus in Central Chile: Are adult and juvenile pattern The same?. Oecol. (Berl.) 54: 55-57.
- Slobodkin, L.B. (1968). How to be a predator. Am. Zool., 8: 43-51.
- Smith, M.H., R.H. Gardner, J.B. Gentry, D.W. Kaufman y M.H. O'Fanel (1975). Density estimations of small mammal populations, pp. 25-105, in: F.B. Golley, K. Petrusewicz y L. Ryszkowski (eds.). Small Mammals: their Productivity and Population Dynamics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol., 18: 1-32.
- Sorensen, M.F., J.P. Rogers y T.S. Baskett (1972). Parental behavior in swamp rabbits. J. Mamm., 53: 840-849.
- Soriguer, R.C. (1981a). Biología y dinámica de una población de conejos (Oryctolagus cuniculus, L.) en Andalucía occidental. Doñana, Acta Vertebr., Nº Esp., 8: 7-379.

- Soriguer, R.C. (1981b). Estructuras de sexos y edades en una población de conejos (Oryctolagus cuniculus L.) de Andalucía Occidental. Doñana, Acta Vertebr., 8: 225-236.
- Soriguer, R.C. (1983a). Consideraciones sobre el efecto de los conejos y los grandes herbívoros en los pastizales de la Vera de Doñana. Doñana, Acta Vertebr., 10: 155-168.
- Soriguer, R.C. (1983b). El conejo: papel ecológico y estrategia de vida en los ecosistemas mediterráneos. XV Congr. Int. de Fauna Cinegética y Silv., Trujillo.
- Soriguer, R.C. (1983c). El conejo y las comunidades de plantas y vertebrados terrestres de Doñana: un caso singular de estudio. Seminario sobre Reservas de la Biosfera. Univ. Hispanoam. Sta. María de la Rábida, Huelva.
- Soriguer, R.C. y P.M. Rogers (1981). The European Wild rabbit in mediterranean Spain, pp. 600-613, in: K. Myers y D. Mac Innes (eds.). Proc. World Lagomorph Conf., Guelph.
- Southwood, T.R.E. (1984). Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. 2nd. ed. Chapman and Hall, London.
- Spittler, H. (1972). Über die Auswirkung der durch die Tollwut hervorgerufenen Reduzierung der Fuchspopulation auf den Nielderwildbesatz in Nordrhein-Westfalen. Zeits. f. Jagdwiss., 18: 76-95.
- Stains, H.J. (1975). Distribution and taxonomy of the Canidae, pp. 3-26, in: M.W. Fox (ed.). The Wild Canids: their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution. Van Nostrand Reinhold Co., N.Y.
- Steck, F. y A. Wandeler (1980). The epidemiology of Fox rabies in Europe. Epidemiol. Rev., 2: 71-96.
- Stephenson, R.O. (1984). Development of lynx population estimation techniques. Progr. Rep., Alaska Dept. of Fish and Game, 19 p.

- Stormer, F.A., T.W. Hoekstra, C.M. White y C.M. Kirkpatrick (1977). Frequency distribution of deer pellet groups in Southern Indiana. *J. Wildl. Manage.*, 41: 779-782.
- Storm, G.L. (1965). Movements and activities of Foxes as determined by radio tracking. *J. Wildl. Manage.*, 29: 1-13.
- Stubbe, M. (1967). Zur population Biologie des Rotfuchses Vulpes vulpes (L.). *Hercynia*, 4: 1-10.
- Stubbe, M. (1973). Zur population Biologie des Rotfuchses Vulpes vulpes (L.). II. Beitr. zur Jagd-und Wildforsch., 8: 385-395.
- Stubbe, M. (1980). Population ecology of the Red fox (Vulpes vulpes L., 1758) in the G.D.R., pp. 71-96, in: E. Zimen (ed.). The Red fox. *Biogeographica* 18: 1-285.
- Stubbe, M. (1981). Populations Ökologie on Bewirtschaftung des Fuchses am Beispiel eines DDR-Besirkes. *Säugetiers. Inform.*, 5: 50-60.
- Stubbe, M. (1982). Die europäische Rotfuchs Population Vulpes vulpes (L., 1758) in den Jahren 1976. bis 1978. Beitr. zur Jagd-und Wildforsch., 12: 14-20.
- Swihart, R.K. y N.A. Slade (1985). Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66: 1176-1184.
- Taylor, C.R. (1984). Predation. Chapman and Hall, N.Y.
- Taylor, C.R., K. Schmidt-Nielsen y J.L. Raab (1970). Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *Am. J. Physiol.*, 219: 1104-1107.
- Taylor, R.H. y R.M. Williams (1956). The use of pellet counts for estimating the density of populations of the Wildl rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.). *N. Z. J. Sci. Tech.*, 388: 236-256.
- Tinbergen, N. (1964). Von den vorratskammern des Rotfuchses (Vulpes vulpes L.). *Zeits. f. Tierpsychol.*, 22: 119-149.

- Trapp, G.R. y D.L. Hallberg (1975). Ecology of the gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*): a review, pp. 164-178, in: M. W. Fox (ed.). *The Wild Canids: their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., N.Y.
- Triggs, B., H. Brunner y J.M. Cullen (1984). The food of fox, dog and cat in Croajingalong National Park, South-Eastern Victoria. *Aust. Wildl. Res.*, 11: 491-499.
- Urios, V. y J. Plou (1986). Estudio de la densidad y alimentación del Zorro común (*Vulpes vulpes*) en la provincia de Valencia. Primera parte. Informe inédito presentado a la Conselleria de Agricultura, Pesca y Alimentación, Valencia.
- Valverde, J.A. (1958). An ecological sketch of the Coto Doñana. *British Birds*, 51: 1-23.
- Valverde, J.A. (1960). Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir. *Arch. Inst. Aclimat. Almería*, 9: 1-168.
- Valverde, J.A. (1967). Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres. *Monog. EBD*, 1, CSIC, Madrid.
- Venero, J.L. (1982). Dieta de los grandes fitófagos del Parque Nacional de Doñana. Tesis de doctorado, Univ. de Sevilla, Sevilla.
- Vericad, J.R. (1970). Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo. *Publ. Cent. Pir. Biol. Exp.*, 4: 1-229.
- Vogtsberger, L.M. y G.W. Barret (1973). Bioenergetics of captive Red foxes. *J. Wildl. Manage.*, 37: 495-500.
- Voos, A., de y H.S. Mosby (1971). Habitat analysis and evolution, pp. 135-172, in: R.H. Giles, Jr. (ed.). *Wildlife Management Techniques*. 3rd ed. The Wildlife Society, Washington, D.C.

- Wachendörfer, G. y J.W. Frost (1980). Epizootiology and control of rabies in Central Europe, pp. 263-276, in: E. Zimen (ed.). The Red fox. Biogeographica, 18: 1-285.
- Wallmo, O.C., A.W. Jackson, T.L. Hailey y R.L. Carlisle (1962). Influence of rain on the count of deer pellet groups. J. Wildl. Manage., 26: 50-55.
- Wandeler, A. (1968). Einige Daten über bernischen fuchsbestand. Rev. Suisse Zool., 75: 1071-1075.
- Weaver, J.L. y S.W. Hoffman (1979). Differential detectability of rodents in Coyote scats. J. Wildl. Manage., 43: 783-786.
- White, G.C. y L.E. Eberhardt (1980). Statiscal analysis of Deer and Elk pellet-group data. J. Wildl. Manage., 44: 121-131.
- Whittaker, R.H. (1975). Communities and Ecosystems. 2nd ed. Mac. Millan Publ. Co., N.Y.
- Williams, R.T., P.J. Fullagar, C. Davey y C. Kogon (1972). Factors affecting survival time of Rabbits in a winter epizootic of myxomatosis at Canberra, Australia. J. Appl. Ecol., 9: 399-410.
- Williams, R.T., P.J. Fullagar, C. Kogon y C. Davey (1973). Observations on a naturally occurring winter epizootic of myxomatosis at Canberra, Australia, in the presence of Rabbit fleas (Spilopsyllus cuniculi Dale) and virulent myxoma virus. J. Appl. Ecol., 10: 417-427.
- Witt, H. (1976). Untersuchungen zur Nahrungswahl von Füchsen (Vulpes vulpes Linné 1758) in Schleswing Holstein. Zool. Anzeiger., 197: 377-400.
- Witt, H. (1980). The diet of the Red fox. Questions about method, pp. 65-70, in E. Zimen (ed.). The Red fox. Biogeographica 18: 1-285.
- Wolley, P.A., J.A. Craig y G.L. Grossek (1985). Food of introduced mammalian predators in two Victorian National Parks. Proc. R. Soc. Vict., 97: 151-155.

- Wood, D.H. (1980). The demography of a rabbit population in an arid region of New South Wales Australia. *J. Anim. Ecol.*, 49: 55-79.
- Wood, J.E. (1959). Relative estimates of Fox population levels. *J. Wildl. Manage.*, 23: 53-63.
- Wulff, R. (1973). Intrapopulation variation in the germination of seeds in *Hyptis suaveolens*. *Ecology*, 54: 646-649.
- Wynne-Edwards, V.C. (1967). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Oliver and Boyd Ltd., Edinburgh.
- Yoneda, M. (1982). Influence of Red fox predation on a local population of small rodents. II. Food habits of the Red fox. *Appl. Ent. Zool.*, 17: 308-318.
- Yu, Y., J.W. Thomas y R.S. Emery (1975). Estimating nutritive value of treated forages for ruminants. *J. Anim. Sci.*, 41: 1742-1751.
- Zar, J.H. (1984). Biostatistical Analysis. 2nd ed. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.Y.
- Zeuner, F.E. (1963). A History of Domesticated Animals. Hutchinson. London.
- Zimmerman, F., H. Gérard y P. Charles-Dominique (1976). Le radiotracking des vertébrés: conseils et techniques d'utilisation. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 30: 309-346.



APENDICE 1. Número mensual de muestras de excrementos de zorros recolectados por transecto durante el período noviembre 1983-noviembre 1984.

TRANSECTO	NOV83	DIC.	ENE84	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.	TOT
Raya de Santa Olalla	2	0	1	3	1	1	0	4	1	2	3	0	1	19
Raya del Raposo	25	14	11	15	5	2	2	5	3	3	7	3	7	102
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	-	12	13	18	26	35	10	29	22	8	14	10	13	210
Raya de las Perdices	0	0	23	14	9	0	3	0	3	5	3	2	8	70
Dunas móviles (Cota 32- Puesto del Vigía)	9	4	18	9	10	2	4	13	8	20	13	22	26	158
Carretera (Rancho M <sup>a</sup> Manuela Nave de Pedro Pérez)	29	5	6	8	9	4	8	28	26	36	50	-	-	209
<b>TOTAL</b>	<b>65</b>	<b>35</b>	<b>72</b>	<b>67</b>	<b>60</b>	<b>44</b>	<b>27</b>	<b>79</b>	<b>63</b>	<b>74</b>	<b>90</b>	<b>37</b>	<b>55</b>	<b>768</b>

APENDICE 2. Proporción de visitas por estación operable para 4 transectos y 4 especies de mamíferos carnívoros durante el período noviembre 1983-octubre 1984. Con asterisco se indica cuando se ha empleado valeriana en polvo (Valeriana sp.) como atractivo.

PERIODO	MATORRAL				PINAR				DUNAS				MARISMA				TOTAL VISITAS
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	
Nov. 83	2 7	0 0	0 0	0 0	1 7	-	1 7	1 7	0 0	0 0	0 0	0 0	-	-	-	-	5
Dic.	1 7	0 0	0 0	1 7	0 0	0 0	1 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	-	-	-	-	3
Ene. 84	5 7	1 7	0 0	0 0	0 0*	0 0*	1 7*	0 0*	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	7
Feb.	0 0*	2 7*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0	0 0	2 6	0 0	4
Mar.	0 0	0 0	1 7	0 0	0 0*	0 0*	0 0*	0 0*	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1
Abr.	0 0	0 0	0 0	0 0	1 5	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1
May.	0 0	0 0	1 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 4	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	2
Jun.	1 7	0 0	4 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 7	0 0	0 0	6
Jul.	0 0	0 0	0 0	0 0	4 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	4
Ago.	1 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 6	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	2
Sep.	0 0	0 0	0 0	0 0	2 7	0 0	0 0	0 0	2 6	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	4
Oct.	2 7	1 7	2 7	0 0	1 7	0 0	0 0	0 0	3 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	9
Total visitas	12	4	8	1	9	0	3	1	7	0	0	0	0	1	2	0	48

A = Zorro (Vulpes vulpes); B = Lince (Lynx pardina);  
 C = Tejón (Meles meles); D = Meloncillo (Herpestes ichneumon)

APENDICE 3. Número bi-mensual de muestras (corregidas para la visibilidad cuando se contabilizaron desde un vehículo) de excrementos de zorro recolectados en 5 transectos durante el período marzo-noviembre 1985.

<u>TRANSECTO</u>	<u>MAR. 85</u>	<u>MAY.</u>	<u>SEP.</u>	<u>NOV.</u>	<u>TOTAL</u>
Raya de los Americanos	78	42	70	20	210
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	14	15	24	46	99
Raya Pinar de San Agustín- Raya Porquera del Fraile	-	-	21	5	26
Raya del Raposo	5	-	15	4	24
Raya Norte (Raya de los Americanos-Encinillas Altas)	0	5	3	7	15
Total	97	62	133	82	374

APENDICE 4. Información utilizada para el cálculo del factor de corrección necesario para la aplicación del método de Floyd et al. (1978) al análisis de la dieta media anual de los zorros del área de estudio.

	BIOMASA CONSUMIDA, GR.	Nº DE HECES RECOLECTABLES	PESO MEDIO DE UN INDIVIDUO	CUOCIENTE BIOMASA CONSUMIDA: HECES RECOLECTABLES
<u>PRESA</u>	<u>(B)</u>	<u>(D)</u>	<u>(GR)</u>	<u>(Y = B/D)</u>
Roedores	278.0	8	14.6 (19)	34.7
<u>(Mus musculus)</u>	229.0	5	16.5 (15)	45.8
	240.0	4		60.0
	248.0	5		49.6
	203.0	6		33.8
	265.0	4		60.2
<u>X (n)</u>	243.8 (6)	5.3 (6)	15.6 (34)	48.4 (6)
Aves (pollo)	676.7	10	690.0	67.7
	454.8	8	550.0	56.9
	446.8	10		44.7
	542.5	5		108.5
	322.2	8		40.3
	277.9	5		55.6
<u>X (n)</u>	453.5 (6)	7.7 (6)	620.0 (2)	62.3 (6)
Lagomorfos	418.2	6	850.0	69.7
<u>(Oryctolagus</u>	605.0	2	800.0	302.5
<u>cuniculus,</u>	818.5	13	1085.0	63.0
doméstico	784.6	7	1460.0	112.1
	495.6	5	1400.0	99.1
	877.9	6		146.3
	555.0	2		277.5
	894.4	3		298.1
	984.9	6		164.1
	353.2	5		70.6
	384.2	5		76.8
<u>X (n)</u>	652.0 (11)	5.5 (11)	1119.0 (5)	152.7 (11)
Aves	209.3	4	210.0	52.3
<u>(Coturnix spp.)</u>	344.2	4	346.0	86.0
	243.4	2	245.0	121.7
	333.8	3	340.0	111.3
<u>X (n)</u>	282.7 (4)	3.2 (4)	285.3 (4)	92.8 (4)

APENDICE 4. (Continuación).

Frutos	509.0	11	120.0	46.3
(manzana)	439.7	10	105.0	44.0
	471.0	5	90.0	94.2
	24.1	1	109.0	24.1
			85.0	
			113.8 (4)	
			108.0	
			71.0	
			109.0	
			106.0	
			77.0	
			104.8 (4)	
<u>X (n)</u>	361.0 (4)	6.8 (4)	99.9 (18)	52.2
Ungulados	220.0	5	250000	44.0
(carne de	314.0	1		314.0
caballo)	329.0	2		164.5
	292.0	3		97.3
	299.0	3		99.7
	330.0	1		330.0
	825.0	1		825.0
	570.0	2		285.0
	340.0	1		340.0
	480.0	2		240.0
	280.0	2		140.0
	335.0	1		335.0
	540.0	2		270.0
	550.0	2		275.0
	635.0	3		211.7
	543.7	2		271.9
	393.9	1		393.1
	289.6	1		289.6
	220.0	3		73.3
	341.0	1		341.0
	304.0	2		152.0
	380.0	2		190.0
	323.0	4		80.8
	287.0	2		143.5
	280.0	1		280.0
	330.0	1		330.0
	440.0	1		440.0
	500.0	3		166.7
	600.0	2		300.0
	680.0	3		226.7
	662.0	5		132.4
<u>X (n)</u>	416.6 (31)	2.1 (31)	250000(1)	251.0 (31)

APENDICE 5. Número total de muestras de excrementos de zorros (heces/km) asociadas a arbustos recolectados en 6 transectos durante el período noviembre 1983-noviembre 1984.

TRANSECTO	NOV83	DIC.	ENE84	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.
Raya de Santa Olalla	0.6	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	1.1	0.0	0.0	0.0
Raya del Raposo	0.6	4.3	5.0	1.8	0.6	0.6	1.2	2.5	1.8	0.0	1.8	0.6	0.0
Raya del Pinar de Repoblación (Nave de Pedro Pérez)	-	0.0	1.2	1.2	3.1	2.5	0.0	0.0	1.8	2.5	2.5	0.6	0.0
Raya de las Perdices	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Carretera (Rancho Ma Manuela Nave de Pedro Pérez)	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.2	2.2	1.1	1.6	2.6	-	-
Dunas móviles (Cota 32- Puesto del Vigía)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
X	0.6	0.7	1.0	0.7	0.6	0.5	0.3	0.8	0.9	0.9	1.1	0.2	0.0
SE	0.3	0.7	0.8	0.3	0.5	0.4	0.2	0.5	0.3	0.4	0.5	0.1	-

APENDICE 6. Datos correspondientes a los zorros radiorastreados para la realización de este estudio.

<u>NOMBRE</u>	<u>SEXO</u>	<u>EDAD</u>	<u>PESO (kg)</u>	<u>MODO DE</u>		<u>PERIODO DE</u>	
				<u>CAPTURA</u>	<u>CARACTERISTICAS</u>	<u>SEGUIMIENTO</u>	<u>RECAPTURA</u>
"Pancho"	M	A	6.0	L	---	16.11.84-14.01.85	0
"Violo"	M	A	4.5	C	Una pata rota	10.12.84-05.03.85	2
"Luis Alfonso"	M	A	5.9	C	---	14.12.84-14.03.85	0
"Pepe"	M	A	6.5	C	Una pata rota	24.01.85-17.02.85	0
"Xochitl"	H	A	5.1	T	---	24.01.85-14.06.85	0
"Marisma"	H	A	6.0	L	Preñada	08.02.85-Final	0
"Adolfo"	M	J	3.9	T	---	13.10.85-17.11.85	0
"Agustín"	M	A	6.5	C	---	08.12.85-Final	0
"Berraco"	M	J	5.3	C	---	07.10.85-24.01.86	7
"Pico"	M	A	6.4	T	---	02.02.86-Final	0

M = Macho; H = Hembra; A = Adulto; J = Juvenil; L = Lazo de cuello; C = Cepo; T = Trampa-jaula; Final = Continuaba emitiendo al terminar el estudio de campo (junio 1986).