

## ESTUDIO COMPARADO DE LA DIETA DE LOS ZORROS MEDITERRANEOS (CARNIVORA, CANIDAE)

JAIME R. RAU\*, MIGUEL DELIBES\*\* y JUAN F. BELTRAN\*\*

### ABSTRACT

Food habits of four species of foxes (*Vulpes vulpes*, *Canis culpaeus*, *Canis griseus* and *Urocyon cinereoargenteus*) in mediterranean areas of Spain, France, Italy, Australia, Chile and United States of America were compared. The Iberian and Australian foxes appear as insectivores, while the Italian foxes eat fruit and insects and the French ones eat lagomorphs, insects and fruit. Both Chilean species mainly capture rodents and the North American *Urocyon* consumes fruit and insects. Results can be interpreted in three ways: a) rejecting the hypothesis of convergence among mediterranean ecosystems, b) considering that the well known foxes' opportunism maximizes small differences in prey availability, and/or c) considering that assemblages do not yield a good description of the convergence between communities.

El clima mediterráneo, caracterizado por inviernos templados y lluviosos y veranos secos y calurosos, determina la formación de biomas de matorral esclerófilo entre los 32° y 40° de latitud en ambos hemisferios (Aschmann 1973). En ausencia de un origen histórico común, se ha postulado que los ecosistemas de las áreas disjuntas de Chile Central, California, Australia, Sudáfrica y la Cuenca Mediterránea habrían desarrollado convergencia en su estructura y funcionamiento (Johnson 1973).

En efecto, cuando se han realizado comparaciones de carácter intracontinental (Chile central *versus* California), basadas en ensambles de especies pertenecientes a un mismo taxón (Jaksic 1981), se han encontrado correspondencias apoyando la idea de convergencia (Sage 1973, Cody 1974). Sin embargo, cuando las comparaciones se han hecho a nivel intercontinental (Chile central *versus* California *versus* España) se ha visto que las concordancias a nivel de gremios de especies pertenecientes a diferentes taxones (Jaksic 1981) han sido menos claras.

En el presente trabajo se realiza una comparación estandarizada de la dieta de zorros de cuatro especies que viven en ambientes mediterráneos de Europa, América del Norte, América del Sur y Australia. Nuestra hipótesis general es que dado el considerable oportunismo trófico habitualmente atribuido a los zorros (Fox 1975), sus dietas deberían ser similares, en el caso de

que las áreas mediterráneas comparadas les ofrezcan las mismas "oportunidades ambientales", esto es, una disponibilidad de presas semejante.

### MATERIAL Y METODOS

La información utilizada para este trabajo aparece en la Tabla 1. Como puede observarse, gran parte de los datos empleados han sido previamente publicados, proceden de análisis de heces y contenidos estomacales, y han sido colectados en distintos períodos del año. Las comparaciones incluyen diferentes especies en simpatria (los dos zorros de Chile Central) y la misma especie viviendo en distintos continentes (*Vulpes vulpes* en Europa y Australia) además de una especie alopatrida con todas las restantes (*Urocyon cinereoargenteus* en Estados Unidos).

Siguiendo a Amores (1975) hemos diferenciado seis categorías tróficas: Lagomorfos, Roedores, Aves, Insectos, Herpetozoos y Frutos. Para cada categoría se obtuvo la media aritmética de las frecuencias de aparición previa transformación angular (Zar 1984). Para cada fila de esta matriz se computó un índice de diversidad  $D$  de Herrera (1976) y un índice de dominancia  $d$  de Berger y Parker (1970).

El grado de acuerdo entre las columnas (categorías tróficas) y las filas (especies y/o localidades) se evaluó con el coeficiente de concordancia de

\* Departamento de Ciencias Exactas y Naturales. Instituto Profesional de Osorno, Casilla 933, Osorno, Chile.

\*\* Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C., Apartado 1056, 41080 Sevilla, España.

TABLA 1  
 INFORMACION UTILIZADA PARA EL ANALISIS DE LAS DIETAS DE LOS ZORROS MEDITERRANEOS

AREA	MATERIAL	PERIODO	AUTOR
Camarga (Francia)	99 heces 8 estómagos	Semestral (1976)	Reynolds (1979)
Menindee (Australia)	95 estómagos	Anual (1970 - 1973)	Ryan y Croft (1974)
Chile central ( <i>C. culpaeus</i> )	318 heces	Estacional (1976)	Jaksic et al. (1980)*
Chile central ( <i>C. griseus</i> )	278 heces	Estacional (1976)	Jaksic et al. (1980)*
S. O. España	487 heces	Anual (1982)	Datos inéditos de los autores Ciampalini y Lovari (1985)
Grosetto (Italia)	208 heces	Anual (1982 - 1983)	
Utah (U. S. A.)	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  $N^0$  total de individuos - presa/ $N^0$  de muestras con presas.

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

Kendall con corrección de empates  $w$  (Siegel 1985).

Hemos relacionado la dieta de cada par de poblaciones de zorros mediante dos índices de similitud trófica: el índice de similitud proporcional  $PS$ , definido primeramente por Renkonen (1938) y al que hemos estandarizado siguiendo a Whittaker (1975), y el coeficiente de correlación de Spearman  $r_s$  con corrección de empates, directamente relacionado con  $w$  (Siegel 1985). Teniendo en cuenta esta relación,  $PS$  y  $r_s$  se han comparado mediante un análisis de regresión lineal.

Como último paso, las dos matrices de similitud trófica se sometieron a un análisis de agrupamientos ("cluster analysis") basado en el método de la fusión promediada ("average linkage") mediante el programa BMD P1M (Dixon 1975), lo que nos ha permitido obtener los respectivos dendrogramas.

## RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados del análisis de las dietas aparecen presentados en la Tabla 2, donde se indica para

cada especie y/o localidad la frecuencia de ocurrencia de cada categoría de alimento. Se muestran también los rangos de ordenamiento y los índices de dominancia y diversidad trófica.

De acuerdo con la similitud existente entre las sumas de rangos para cada columna ( $\sum R_i$ ), no se encontró concordancia entre las especies y/o localidades *versus* las categorías de alimento elegidas ( $W_c = 0.301$ ;  $P > 0.05$ ). Tampoco se encontró concordancia alguna cuando se compararon las cuatro diferentes especies de zorros entre sí, habiéndose promediado los datos correspondientes a las cuatro poblaciones de *V. vulpes* ( $W_c = 0.460$ ;  $P > 0.05$ ). La única concordancia que se encontró fue cuando se compararon entre sí las cuatro poblaciones de *V. vulpes* ( $W_c = 0.525$ ;  $P < 0.05$ ). Esto último sugiere que las principales diferencias entre las dietas estarían más bien motivadas por las propias especies de zorros que por las localidades consideradas.

En lo que se refiere a la dominancia de una determinada categoría trófica, se encontró que *V. vulpes* es insectívoro en España y en Australia, frugívoro e insectívoro en Italia, y consumidor de lagomorfos, insectos y frutos en Francia.

TABLA 2

COMPARACION DE LA DIETA DE LOS ZORROS MEDITERRANEOS (SE INDICA LA FRECUENCIA DE OCURRENCIA DE CADA TIPO DE PRESAS Y BAJO ESTA SU RESPECTIVO RANGO DE ORDENACION,  $R_i$ ;  $d$ , ES UN INDICE DE DOMINANCIA Y  $D$  ES UN INDICE DE DIVERSIDAD TROFICA; BAJO  $d$  SE INDICA EN CADA LOCALIDAD EL TIPO DE ALIMENTO DOMINANTE)

	L	R	A	I	H	F	$d$	D
España ( <i>V. vulpes</i> )	35.3 (2)	2.4 (6)	5.3 (4)	86.5 (1)	2.5 (5)	20.6 (3)	0.6 (I)	15.7
Italia ( <i>V. vulpes</i> )	0.0 (5.5)	39.0 (3)	13.6 (4)	83.1 (2)	0.0 (5.5)	84.4 (1)	0.4 (F,I)	6.5
Australia ( <i>V. vulpes</i> )	50.1 (2)	0.0 (5.5)	23.2 (3)	63.7 (1)	11.9 (4)	0.0 (5.5)	0.4 (I)	6.3
Francia ( <i>V. vulpes</i> )	75.3 (1)	36.2 (4)	25.6 (5)	70.4 (2)	2.5 (6)	64.3 (3)	0.3 (L,I)	13.2
Chile ( <i>C. culpaeus</i> )	16.2 (2)	63.0 (1)	4.5 (4)	0.0 (6)	2.9 (5)	12.1 (3)	0.6 (R)	11.0
Chile ( <i>C. griseus</i> )	2.3 (3)	60.4 (1)	2.0 (4)	0.0 (5.5)	0.0 (5.5)	34.4 (2)	0.6 (R)	9.2
U.S.A. ( <i>U. cinereo- argenteus</i> )	22.5 (3.5)	22.5 (3.5)	5.0 (6)	57.0 (2)	8.0 (5)	67.0 (1)	0.4 (F)	13.1
$\Sigma R_i =$	(19)	(24)	(30)	(19.5)	(36)	(18.5)		

L = Lagomorfos; R = Roedores; A = Aves; I = Insectos; H = Herpetozoos; F = Frutos

*Urocyon cinereoargenteus* es principalmente frugívoro e insectívoro, mientras que *Canis culpaeus* y *C. griseus* son consumidores de roedores. En relación con esto último, Fuentes y Jaksic (1979) han señalado que la alta similitud en la dieta de estas dos especies podría explicarse por su completa alopatía en Chile Central.

En la Fig. 1 se presentan los dendrogramas obtenidos. Como puede observarse, se segregan los siguientes grupos (considerando sólo a  $PS$ ): a) zorros predominantemente frugívoros (*V. vulpes* en Italia y Francia y *U. cinereoargenteus* en U.S.A.), b) zorros predominantemente insectívoros (*V. vulpes* en España y Australia), y c) zorros consumidores de roedores (ambos *Canis* en Chile). Se observa también que el dendrograma basado en  $r_s$  es muy parecido al anterior (la única excepción es que los zorros de Francia se incluyen aquí entre los insectívoros). La similitud entre ambos dendrogramas era de esperar, ya que los dos índices de similitud empleados se encuentran fuertemente correlacionados, por lo que estimamos que la ecuación de regresión derivada presenta un buen valor predictivo (Fig. 2). En cualquier caso, el análisis de los dendrogramas muestra que en este caso la proximidad

geográfica (ambos *Canis* en Chile) es más responsable de la similitud entre las dietas que el carácter mediterráneo que comparten las siete muestras.

El índice de diversidad trófica varió ampliamente entre 6.3 (*V. vulpes* en Australia) y 15.7 (*V. vulpes* en España), confirmándose así las diferencias anteriores y contradiciendo el carácter general de nuestra hipótesis de trabajo.

Puesto que todos los índices coinciden en la escasa similitud entre las dietas de los zorros mediterráneos, a excepción de las cuatro poblaciones de *V. vulpes*, por un lado, y las dos poblaciones chilenas por otro, la conclusión más inmediata sería el rechazo de la hipótesis de convergencia. Sin embargo deben considerarse asimismo dos hipótesis alternativas, complementarias entre sí:

1. Puede ocurrir que el propio carácter oportunista de las diferentes especies de zorros maximice las diferencias locales o coyunturales en la oferta de presas.

2. También es probable que las comparaciones a nivel de un solo ensamble (en este caso zorros) no sean descriptores fiables de las similitudes en estructura y funcionamiento de diferentes ecosis-

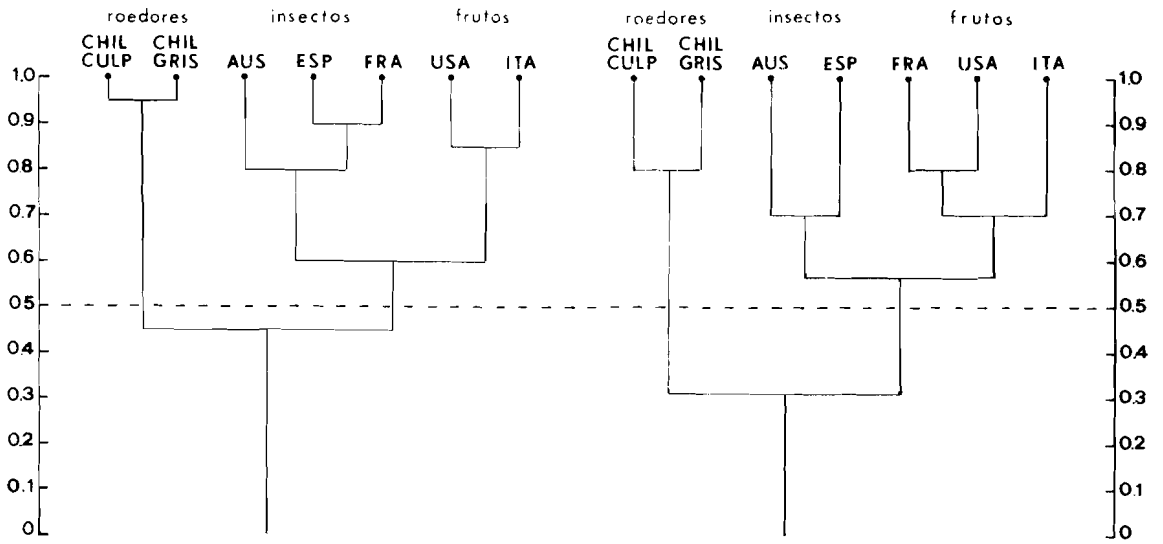


Fig. 1. Dendrogramas resultantes de las matrices estandarizadas de similitud trófica basadas en el coeficiente de correlación de rangos de Spearman con corrección de empates,  $r_s$  (izquierda) y el índice de similitud proporcional de Renkonen,  $PS$  (derecha). Se indican asimismo las categorías tróficas que dominan las dietas de los miembros de cada gremio y con línea punteada el límite arbitrario mínimo para adscribir pertenencia a un gremio. Obsérvese la similitud entre ambos dendrogramas, aun a pesar del cambio de *V. vulpes* de Francia que pasa de frugívoro ( $PS$ ) a insectívoro ( $r_s$ ). CHIL = Chile; AUS = Australia; ESP = España; FRA = Francia; USA = Estados Unidos de América; ITA = Italia; CULP = *Canis culpacus*; GRIS = *Canis griseus*.

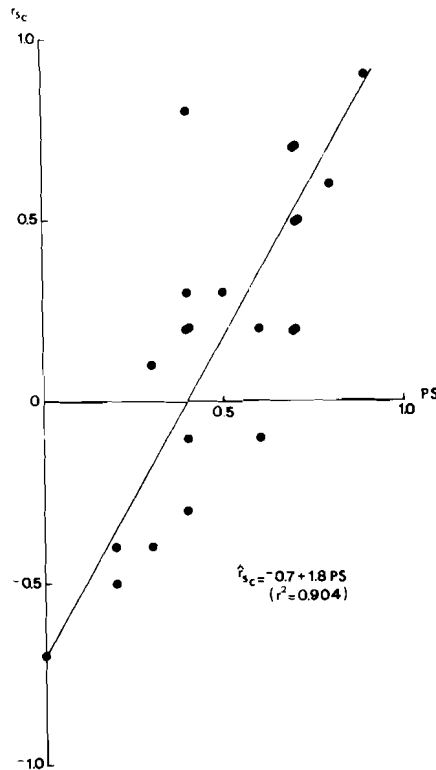


Fig. 2. Regresión entre el coeficiente de correlación de rangos de Spearman con corrección de empates ( $r_s$ ) y el índice de similitud proporcional de Renkonen ( $PS$ ). En la misma figura se muestra la ecuación de regresión obtenida y el coeficiente de determinación ( $r^2$ ).

temas, como recientemente ha indicado Jaksic (*ms*, enviado para publicación) al referirse a la conveniencia de utilizar ensambles múltiples que no corresponderían a un solo taxón. Este mismo caso han encontrado Jaksic y Delibes (*ms*, enviado para publicación) al estudiar "comunidades de predadores" en España y Chile Central.

De cualquier manera, este estudio queda abierto a la inclusión en la comparación de otros zorrillos mediterráneos y eventualmente de otros predadores, así como a un análisis comparativo de la disponibilidad de presas en los distintos ecosistemas mediterráneos.

## AGRADECIMIENTOS

A los Sres.: F.M. Jaksic (Santiago); J. du P. Bothma (Pretoria); J.A.J. Nel (Stellenbosch); D. King (Perth); B.J. Coman y H. Brunner (Victoria); M. Artois (Francia); S. Lovari (Parma); F. Petrucci-Fonseca (Lisboa); A. Brosset (Brunoy); A.I. Roest, J. Malcolm y W.E. Howard (California); K.B. Aubry (Washington); B.J. Verts (Oregon); M. Pandolfi (Urbino) y T.K. Fuller (Minnesota), por la información proporcionada.

A C.M. Herrera por una discusión sobre su índice D, a F.M. Jaksic por la facilitación de sus manuscritos y a Angélica Catalán por su constante apoyo.

J.R. Rau contó con una beca otorgada por el ICI y J.F. Beltrán una del CSIC. E. Collado, nos asistió con el manejo del computador. Agradecemos a M. Carmen Quintero y Nachy Bustamente por haber "escrito" el manuscrito en su microordenador y a la Dra. Sacramento Moreno por haber expuesto nuestro trabajo. Proyecto 944 financiado por CAICYT-CSIC.

## REFERENCIAS

- AMORES, F. 1975. Diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the western Sierra Morena (South Spain). Doñana, Acta Vert., 2: 221-239.
- ASCHMANN, H. 1973. Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems. Pp. 11-19, in: Castri, F., di y H.A. Mooney (eds.). Mediterranean type ecosystems. Origin and structure. Springer-Verlag, N.Y., 405 pp.
- BERGER, W.H. y F.L. PARKER. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments. Science 168: 1345-1347.
- 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. Z. Säugetierkunde 50: 226-234.
- CODY, M. L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton, 318 pp.
- DIXON, W.J. 1975. Biomedical computer programs. Univ. California Press, Berkeley, 792 pp.
- HERRERA, C.M. 1976. A trophic diversity index for presence-absence food data. Oecologia (Berl.), 25: 187-191.
- FOX, M. W. (ed.) 1975. The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution. Van Nostrand Reinhold Col. N.Y., 508 pp.
- FUENTES, E.R. y F.M. JAKSIC. 1979. Latitudinal size variation of Chilean foxes: test of alternative hypotheses. Ecology 60: 43-47.
- JAKSIC, F.M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. Oikos 37: 397-400.
- JAKSIC, F.M. *ms*. A selective review of the trophic structure of Nearctic, Neotropical and Palearctic owl assemblages: the potential roles of diet opportunism, interspecific interference, and resource depression. Ornith. Scand.: enviado.
- JAKSIC, F.M. y M. DELIBES. *ms*. Prey use by two multi-ordinal assemblages differing in species richness: a comparative study of diet relationships and guild structure in predatory vertebrates. Oecologia (Berl.): enviado.
- JAKSIC, F.M., R.P. SCHLATTER y J.L. YAÑEZ. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *D. griseus*. J. Mamm., 61: 254-260.
- JOHNSON, A.W. 1973. Historical view of the concept of ecosystem convergence. Pp. 3-7, in: Castri, F., di y H.A. MOONEY (eds). Mediterranean type ecosystems. Origin and Structure. Springer-Verlag, N.Y., 405 pp.
- RENKONEN, O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen 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.
- RYAN, G.E. y J.D. CROFT. 1974. Observations on the food of the fox, *Vulpes vulpes* (L.), in Kincheha National Park, Menindee, N.S.W. Aust. Wildl. Res., 1: 89-94.
- SAGE, R.D. 1973. Ecological convergence of the lizard faunas of the chaparral communities in Chile and California. Pp. 339-348, in: Castri, F., di y H.A. Mooney (eds.) Mediterranean type ecosystems. Origin and Structure. Springer-Verlag, N.Y., 405 pp.
- SIEGEL, S. 1985. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 2da. ed. en español. Ed. Trillas, México, D.F., 344 pp.

- TRAPP, G.R. y D.L. HALLBERG. 1975. Ecology of the gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*): a review. Pp. 164-178, in: Fox, M.W. (ed.). The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution. Van Nostrand Reinhold Co., N.Y., 508 pp.
- WHITTAKER, R.H. 1975. Communities and ecosystems. 2nd ed. MacMillan Publ. Co., N.Y., 385 pp.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.Y., 718 pp.