DOCUMENTOS DE TRABAJO

51

Señalización y respuesta a intrusos en el zorro rojo (*Vulpes vulpes*)

Raquel Monclús Burgoa
Fco. Javier de Miguel Águeda

UAM EDICIONES

DOCUMENTOS DE TRABAJO

51

Señalización y respuesta a intrusos en el zorro rojo (*Vulpes vulpes*)

Raquel Monclús Burgoa
Francisco Javier de Miguel Águeda

UAM EDICIONES

EDICIONES DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

Ediciones Universidad Autónoma de Madrid
Servicio de Publicaciones de la UAM
Ciudad Uiversitaria de Cantoblanco
Ctra. de Colmenar, km. 15
Edificio Rectorado, 2ª Entreplanta

28049 Madrid

Teléfono 91 397 42 33

Fax 91 397 51 69

servicio.publicaciones@uam.es

www.uam.es/servicios/otros/spublicaciones

I.S.B.N.: 84-7477-873-5
Depósito Legal: Na-2277/2003
Diseño de la colección: Francisco Requena de la Riva.
Impresión: Ulzama Digital. Iturrama, 9. 31007 Pamplona

Índice

Agradecimientos

A la Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid por proporcionarnos los permisos para trabajar en el Monte de Valdelatas.

Nuestro agradecimiento al Zoo-Aquarium de la Casa de Campo, a Faunia y al Centro de Recuperación de Fauna de Cañada Real por interesarse en el proyecto y acceder a la recogida puntual de los excrementos de los diferentes zorros.

Y a todas aquellas personas que indirectamente han hecho posible la realización de este trabajo.

Señalización y respuesta a intrusos en el zorro rojo *(Vulpes vulpes)*

La transmisión de información es sumamente importante para todas las especies animales. De ella va a depender en gran medida el éxito biológico de cada individuo, ya sea para escapar de depredadores, encontrar pareja, defender un recurso, seguir a una presa, etc. (Dawley 1984, Gabor y Jaeger 1995).

Las señales utilizadas en la comunicación pueden ser acústicas, visuales, táctiles, eléctricas o químicas. Estas últimas juegan un papel esencial en la comunicación de muchos mamíferos (Kleiman 1966, Ralls 1971, Johnson 1973).

La comunicación olfativa presenta muchas ventajas frente a otros tipos de comunicación:

• Se puede usar cuando las señales auditivas o visuales son difíciles de detectar, por ejemplo, durante la noche, bajo el suelo o en vegetación densa.

• Las marcas depositadas en el medio proporcionan un testimonio espacial e histórico de los movimientos y del comportamiento del individuo emisor. Debido a la emisión diferencial de las sustancias volátiles y a la acción bacteriana, las señales cambian con el tiempo. El receptor puede tener constancia del tiempo que hace que se depositó una marca y además, es capaz de detectar por dónde ha pasado el emisor, ya que puede distinguir si un conjunto de marcas pertenece a un mismo individuo (Halpin 1986).

• El emisor no tiene por qué estar presente en el momento de la recepción del mensaje, ya que la señal olorosa puede permanecer activa durante largos períodos de tiempo.

Por otro lado, también hay desventajas (Bradbury y Wehremcamp 1998):

• No se indica la localización instantánea del emisor.

• Las señales no son graduables, por lo que no indican cambios sutiles y rápidos de motivación.

• Pueden atraer a depredadores o competidores, pero de igual manera también se pueden detectar.

Las señales son muy costosas de sintetizar y su mantenimiento exige un gran esfuerzo al emisor. Los machos territoriales se tienen que asegurar de que su olor sea el predominante en el territorio, primero marcando todo el territorio a una tasa mayor que el resto de los individuos y segundo, contramarcando activamente si encuentran marcas de otro individuo dentro de su territorio (Hurst 1993). El residente intentará excluir a cualquier animal que deposite señales de dominancia dentro de su territorio, ya que una mezcla de olores demostraría su incapacidad para defender eficientemente los recursos (territorio, hembras, presas, etc.).

La señalización química normalmente conlleva, aunque no siempre, el emplazamiento de volúmenes pequeños de sustancias olorosas en lugares específicos. Las sustancias olorosas suelen depositarse ya sea por micción, defecación o por el frotamiento de ciertas partes del cuerpo. Se suelen cumplir las siguientes condiciones, que son las que marcan la diferencia entre este proceso y la excreción (Kleiman *op.cit.*):

1. Está orientada a objetos o sustratos específicos.

2. Está promovida por disrupciones en el paisaje, que pueden ser familiares, nuevas y/o con olor previo.

3. Se repite frecuentemente sobre el mismo objeto o sustrato.

Las señales químicas son mezclas complejas de compuestos derivados de la dieta, moléculas sintetizadas por el propio animal y productos del metabolismo bacteriano simbionte. Las respuestas a estas señales no están estereotipadas, sino que dependen del contexto, de la experiencia anterior y del estatus, por lo que no son equivalentes a las feromonas, ya que cada una de estas últimas desencadena una única respuesta (Johnson *op. cit.*, Gorman y Trowbridge 1989).

Hay muchas glándulas productoras de olor. En el caso del zorro hay tres tipos de glándulas de secreción externa: las localizadas entre las almohadillas plantares, las glándulas anales y la glándula violeta (encima de la cola en la parte proximal). De las glándulas anales es de las que más información se dispone sobre su anatomía y función. Son dobles y están situadas a ambos lados del ano. Su secreción puede liberarse tanto de forma voluntaria como involuntaria (Rodríguez de la Fuente 1975).

Las marcas olorosas desempeñan múltiples funciones:

1. Los animales utilizan sus propios olores para reducir la ansiedad que les producen las situaciones y los lugares extraños (Mykytowycz y Gambale 1969, Eisenberg y Kleiman 1972, Bekoff 1979). Constituyen un sistema de incrementar la confianza en uno mismo.

2. *Función sexual.* En especies monógamas sirven para establecer y mantener los vínculos entre los miembros de la pareja y en las polígamas los olores funcionan como atrayentes sexuales o estimulantes (efecto Coolidge) (Halpin 1986). Es esencial en la comunicación inter e intrasexual en muchas especies, por ejemplo en elefantes (Rasmussen y Schulte 1998), ratones (Hurst *et al.* 1997, Rich y Hurst 1998), pandas gigantes (Swaisgood *et al.* 2000). Por otra parte, en ratones (*Mus domesticus*) se ha visto que el olor de un macho extraño bloquea la gestación (efecto Bruce) (Eisenberg y Kleiman *op. cit*). Dawley (1984) trabajando con salamandras apulmonadas (*Plethodon glutinosus, P. jordani*) llegó a la conclusión de que el reconocimiento de olores es un mecanismo importante para el aislamiento reproductor de esas especies.

3. Constituyen un indicador del estado de salud de un individuo (Penn y Potts 1998, Ehman y Scott 2001). Las señales químicas pueden ser indicadores del estado de salud de un individuo y de su carga parasitaria porque suponen un rasgo directo y más lábil que los caracteres morfológicos. Cualquier cambio en el estado de salud de un individuo será detectable por el resto de sus congéneres a través de su olor.

4. Funcionan como indicadores de la *identidad individual*, quizás incluyendo información sobre el estado sexual, la edad, la dominancia, etc (Dawley *op cit.*, Rich y Hurst 1998; Swaisgood *et al.* 2000). Está admitido que muchos animales producen olores que son individualmente reconocibles y que por lo tanto contienen información sobre la identidad del emisor (Halpin 1986). Se han realizado algunos trabajos en los que se ha demostrado que los zorros (*Vulpes vulpes*), las mangostas de la India (*Helogale undulata*), las mangostas enanas africanas (*Herpestes auropunctatus*), los perros (*Canis familiaris*) y las ratas topo desnudas africanas (*Heterocephalus glaber*), entre otros, son capaces de distinguir a individuos de la misma especie a partir del olor de sus glándulas anales. Albone y Fox (1971) detectaron la presencia de al menos doce sustancias volátiles en los sacos anales de los zorros. Estas sustancias también se han encontrado en otros carnívoros, como en las mangostas africanas (Gorman 1976). Estos ácidos eran el producto del metabolismo bacteriano de la grasa y de diferentes secreciones apocrinas. Gorman (1976) propuso que las proporciones relativas de estos ácidos eran la base para la discriminación entre las secreciones de los sacos anales de los diferentes individuos y esto, por lo tanto, se debía a diferencias en las comunidades bacterianas. A su vez, en los animales que viven en colonias, estas diferencias permiten el reconocimiento de los individuos del grupo y de los grupos vecinos (O'Rian y Jarvis 1997).

5. También pueden servir como *señales de alarma* para los individuos de la misma especie.

6. Son un indicador del *tamaño poblacional.* Expresan el número de hembras en estro, el número de rivales, etc.

7. *Función territorial.* Las señales no suelen funcionar como una barrera frente a las incursiones de otros animales. Se ha observado en

muchas especies que se realizan más intrusiones de lo esperado en territorios ajenos por lo que Gosling (1982) propuso la hipótesis del "emparejamiento de olores" (scent-matching hypothesis) como modelo explicativo. Un individuo al adentrarse en un territorio puede identificar al individuo dominante residente ya que es capaz de realizar una asociación de olores entre el residente y el olor que más veces se ha encontrado en dicho territorio. Se evitan escaladas de violencia, por lo que tanto el intruso como el residente obtienen ventajas de esta asociación de olores.

Debido a la gran cantidad de información que contienen las marcas olorosas y a lo costosas que resultan su producción y renovación, los animales tienen que maximizar la probabilidad de que otros individuos las detecten (Alberts 1992, Roberts 1997). Parece haber una relación entre los emplazamientos y determinadas características estructurales del medio y como ocurre con la disposición espacial de las marcas de otros mamíferos, por ejemplo en hienas (*Hyaena brunnea*) (Gorman y Mills 1984), mustélidos (Hutchings y White 2000) y lobos (*Canis lupus*) (Vilà *et al.* 1994), suelen estar asociadas a algún hito del entorno que realza aún más la marca (Taylor y Williams 1956, Alberts, *op. cit.*).

Objetivos

El primer objetivo de este trabajo es determinar la imagen de búsqueda del zorro a la hora de emplazar sus excrementos.

El segundo objetivo es determinar la respuesta a los intrusos. Este objetivo se subdivide en los siguientes:

Analizar la modificación del comportamiento demarcador de los residentes de un territorio al detectar la presencia de intrusos.

Cuantificar la respuesta de los residentes en función de la localización de los excrementos del intruso.

Comprobar si existen diferencias cuando el intruso pertenece a una especie con la que no se ha tenido contacto previo, como son los fénec (*Fennecus zerda*) y los zorros de Rüppell (*Vulpes rüppelli*).

Hipótesis de partida

1. Los zorros colocarán sus marcas en aquellos lugares en los que se maximice la probabilidad de ser detectadas por otros individuos. Las disrupciones del paisaje jugarán un papel importante ya que constituyen referencias espaciales imprescindibles a la hora de elaborar la imagen de búsqueda.

2.1. La detección de las marcas producirá una variación en el comportamiento de señalización del residente. Este intentará que su olor siga siendo el predominante para mantener su condición de dominante frente a los intrusos, las posibles parejas o los individuos del grupo. Los zorros intentarán eliminar esos olores por medio de defecar encima, enmascarando el olor, y enterrar los excrementos extraños, evitando así que se liberen las sustancias volátiles.

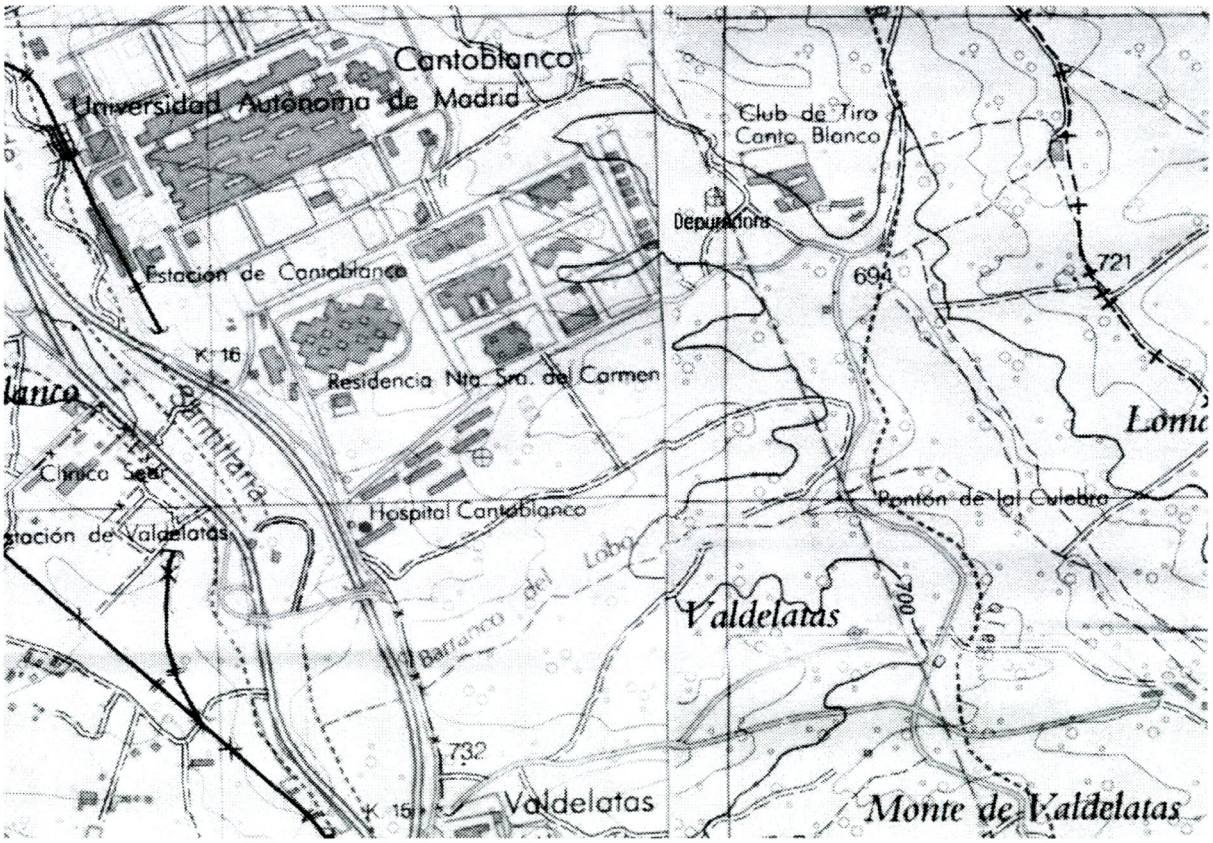
2.2. Los zorros responderán más activamente a aquellos excrementos cuyo emplazamiento sea similar al que ellos utilizan para la señalización con sus heces. Se repetirá pues el patrón de marcaje, ya que esos emplazamientos serán los más fáciles de detectar.

2.3. Aunque se responderá a todos los excrementos, ya que la base del olor es muy similar en todos los carnívoros y además todos pueden constituir una amenaza potencial si se está defendiendo los recursos de un territorio, se producirá un reconocimiento de la especie, importante a la hora de detectar parejas potenciales, por lo que la hipótesis de partida en este apartado es que responderán más activamente a los intrusos de zorro rojo. En este trabajo no entraremos en la discusión de si responderán más al zorro de Rüppell (especie más próxima) o al fénec, por motivos experimentales que se comentarán más adelante (ver el apartado de Metodología).

Área de Estudio

El Monte de Valdelatas tiene una superficie arbolada de 259 hectáreas. Se encuentra a 650 metros sobre el nivel del mar, en el municipio de Alcobendas, adyacente a la Universidad Autónoma de Madrid. El trazado de la carretera 607 ha convertido a Valdelatas en una isla del Monte del Pardo, pero sigue conservando muchas características comunes y algunas propias, debido a los usos que de él se hacen.

Mapa 1. Área de Estudio.



Clima

El clima es típicamente mediterráneo, con carácter templado, según la clasificación de Papadakis de 1966, con un periodo estival seco muy marcado. La temperatura media anual es de 12.7° C, registrándose las mínimas anuales en los meses de Diciembre y Enero y las máximas en el mes de Agosto. Las precipitaciones medias son de 725 mm, concentrándose en el Otoño.

Se encuentra influido por la Sierra de Guadarrama, siendo frecuentes las heladas que condicionan a la vegetación. (Izco, 1984).

Características geológicas

Se sitúa sobre la rampa de la Sierra, formada por materiales de relleno de la fosa tectónica del Tajo. El depósito se produjo en el Mioceno-Plioceno, bajo condiciones semiáridas y con un régimen hidrológico irregular con gran carácter erosivo.

Son arenas arcósicas, de carácter ácido, con un porcentaje variable de limos y arcillas. Entre las arenas pueden aflorar niveles arcillosos de tres a cuatro metros de potencia, que provocan una impermeabilidad local del sustrato.

Geomorfológicamente, está constituido por lomas y vaguadas de relieve suave, sin grandes discontinuidades.

La red hidrográfica está perfilada por arroyos, a los que vierten sus aguas las depuradoras que rodean la zona, como por ejemplo la depuradora de Alcobendas que vierte al arroyo de Valdelatas. Uno de los cursos de agua se formó por un escape del Canal de Isabel II.

Vegetación

Se puede hacer una división en tres categorías según el porte aéreo (Génova, 1984):

Formaciones forestales

Constituyen el paisaje dominante. En función de la especie forestal se pueden distinguir:

a) Encinar de *Quercus ilex ballota*. Consta de ejemplares de edad muy similar, que han rebrotado de cepa y conforman un bosque, en algunos puntos, bastante cerrado. Es el tipo de bosque mayoritario. Las especies acompañantes son el torvisco (*Daphne gnidium*), el espárrago (*Asparagus acutifolius*), y en menor abundancia la olivilla (*Phyllirea angustifolia*). También se encuentran algunas especies trepadoras, tales como *Bryonia cretica* ssp.*dioica* y algunas herbáceas nemorales como *Orchis mascula*, *Ranunculus palidosus*, *Mapydaris paracifolia*.

b) Plantaciones de *Pinus pinaster* y *Pinus pinea*, con un cortejo florístico muy pobre.

c) Formaciones riparias en torno a los arroyos, sin presentar la típica zonación de bosque de galería. Están presentes *Salix atrocinerea* y *Salix salvifolia*, con híbridos de ambos. La orla espinosa está compuesta por *Crataegus monogina*, *Rubus ulmifolius* y *Rosa* sp.

Matorrales

Son los típicos matorrales de este clima y de este sustrato. Son matorrales ruderales nitrófilos, como la jara pringosa (*Cistus ladanifer*), *Hallimium umbellatum*, *Thymus zyggis*, *Artemisia campestris*, *Lavandula stoechas* ssp. *pedunculata*.

Comunidades herbáceas

Comunidades de áreas encharcadas: *Veronica beccabunga*, *Ranunculus hederaceus*.

Herbazales ruderales con *Leontodon taraxacoides*, *Calendula arvensis*, *Marrubium vulgare*, *Malva neglecta*, *Silene colorata*, *Senecio vulgaris*, *Linaria spartea*.

Fauna

Hay muy pocos trabajos realizados sobre la fauna que habita en Valdelatas. Se han citado 26 especies de Lepidópteros (Martín-Cano y Ferrin 1998) y 52 especies de aves (Monticola 1994). Al no existir trabajos previos para otros taxones se ha realizado en el presente trabajo una aproximación a la comunidad de mamíferos que utilizan este espacio. Para ello se han recurrido tanto a las observaciones directas, como a los excrementos, huellas y al contenido de los excrementos de zorros y de otros carnívoros.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	EVIDENCIA
Insectivora	*Erinaceidae*	*Erinaceus europaeus*	Erizo	Excrementos
	Talpidae	*Talpa occidentalis*	Topo	Toperas
Carnivora	*Canidae*	*Vulpes vulpes*	Zorro rojo	Observación directa, excrementos, madrigueras
		Canis familiaris	Perro	Observación directa, excrementos
	Mustelidae	*Martes foina*	Garduña	Excrementos
		Mustela putorius	Turón	Excrementos
	Felidae	*Felis catus*	Gato común	Observación directa, excrementos
Artiodactyla	*Suidae*	*Sus scrofa*	Jabalí	Pelos, excrementos
	Cervidae	*Capreolus capreolus*	Corzo	1 metatarso
Rodentia	*Sciuridae*	*Sciurus vulgaris*	Ardilla roja	Observación directa, restos de piñas comidas por ardillas.
	Muridae Sbfam. *Murinae*	*Rattus rattus*	Rata negra	Excrementos, huesos en excrementos de carnívoros
		Rattus norvegicus	Rata parda	Excrementos, huesos en excrementos de carnívoros
		Apodemus sylvaticus	Ratón de campo	Observación directa, huesos en excrementos de carnívoros
		Mus domesticus	Ratón doméstico	Huesos en excrementos de carnívoros

		Mus spretus	Ratón moruno	Huesos en excrementos de carnívoros
	Muridae Sbfam. *Microtinae*	*Arvicola sapidus*	Rata de agua	Huesos en excrementos de carnívoros
		Microtus duodecimcostatus	Topillo mediterráneo	Huesos en excrementos de carnívoros
		Microtus lusitanicus	Topillo lusitánico	Huesos en excrementos de carnívoros
Lagomorpha	*Leporidae*	*Oryctolagus cuniculus*	Conejo	Observación directa, madrigueras, letrinas, huesos en excrementos de carnívoros
		Lepus granatensis	Liebre	Observación directa, huesos en excrementos de carnívoros

Tabla 1. Especies de mamíferos detectadas por el momento en el Monte de Valdelatas.

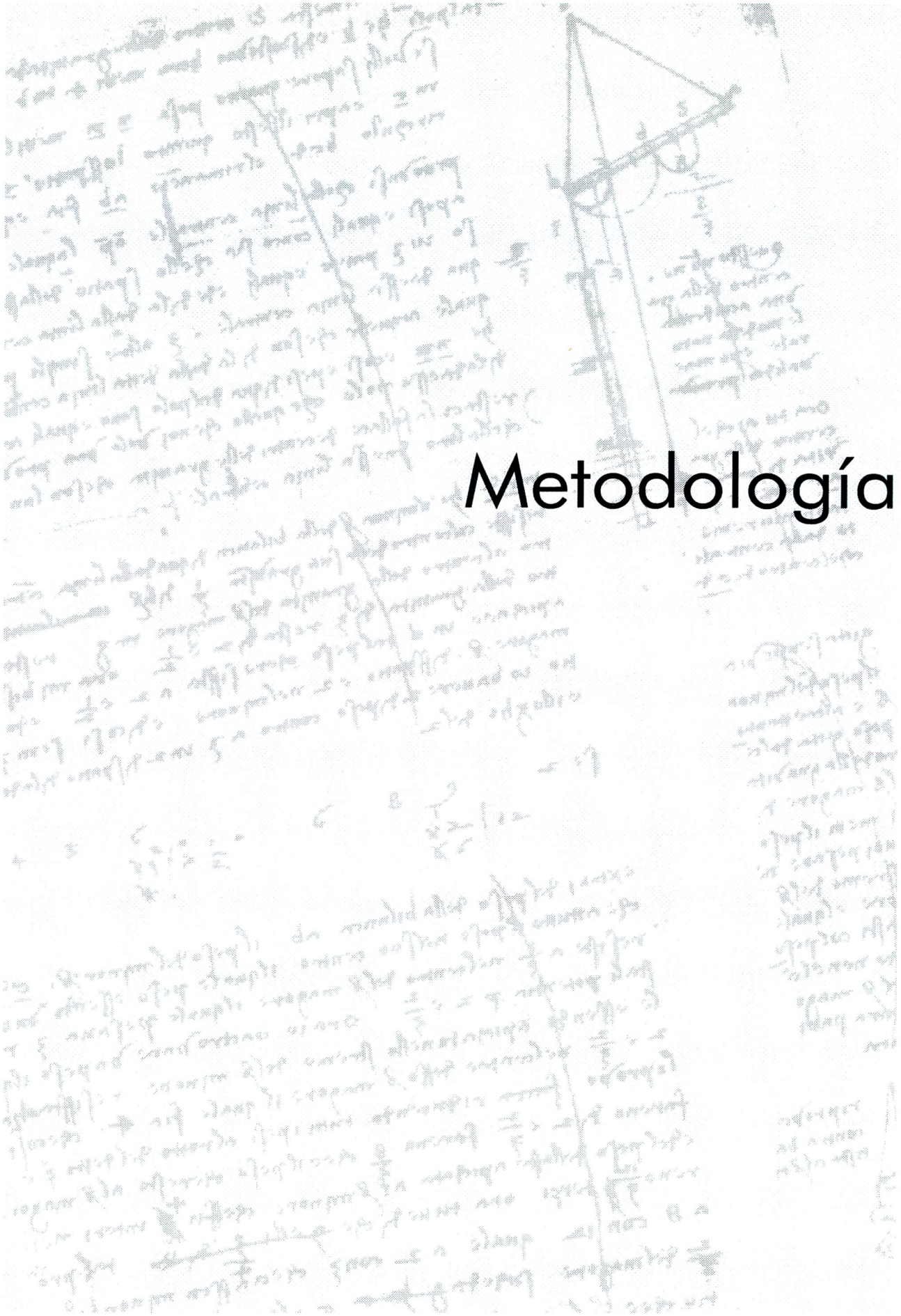
Usos del suelo

La fuerte antropización a la que está sometido el monte, ha supuesto que no se le considere, a efectos legales, como parte del Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares. Está bajo la figura de conservación de "monte protegido", que pretende garantizar la preservación del suelo y la masa forestal.

Son muchos los organismos públicos y privados que utilizan la zona: la escuela de la Policía, el hospital de Cantoblanco, el Hospital Psiquiátrico, la Universidad, el colegio San Fernando, el Vivero de Valdelatas, el Canal de Isabel II…

Está abierto al público como lugar de recreo y se nota en la gran cantidad de basura que algunos visitantes dejan a su paso.

A pesar de todo esto y como se ha mencionado en los apartados anteriores, el monte tiene una fauna y una flora mucho más diversa de lo que cabría esperar, gracias a lo cerrado del encinar y a la diversidad de microhábitats que presenta.



Metodología

1. Emplazamiento de los excrementos

Se procedió a la localización de las heces, ya que en las regiones donde las nevadas son escasas es muy difícil detectar las marcas de orina (Peters y Mech 1975, Macdonald 1980, Kruuk *et al.* 1984, Robinson y Delibes 1988, Calder y Gorman 1991, Brashares y Arcese 1999).

Se realizaron recorridos lineales, ya que el zorro en sus desplazamientos sigue este tipo de sendas. Según Ables (1975), el territorio de los zorros consiste en una serie de caminos que conectan áreas de uso intensivo. Con un podómetro se medía la distancia recorrida y la distancia entre excrementos. De cada excremento encontrado se anotaba lo siguiente:

• Tipo de sustrato. Se han considerado cuatro clases de sustratos.

- Plantas leñosas o herbáceas de porte elevado.
- Hierba.
- Suelo.
- Otros. Aquí se han incluido palos, pinocha, escarbaduras de conejo, piedras.

• Tipo de senda. Se dividen en:

- Caminos. A su vez se han dividido en caminos principales y trochas.
- Claros. Se incluyen en esta categoría las intersecciones de caminos.

• Disposición. Se consideran tres zonas: el margen, el lateral y el centro. En el caso de un camino, la parte central supone el 40% del camino. El lateral comprende el 20% a cada lado del área considerada como central y el 10% que resta a cada lado, se considera marginal. En el caso de los claros sólo se han considerado las categorías central y lateral, ya que la diferencia entre marginal y lateral es difusa.

• Distancia a la marca más próxima.

• Relación con elementos llamativos del entorno (plantas, excrementos/otros restos animales, elementos de origen antrópico y otros (piedras, palos)).

2. Respuesta a los excrementos de intrusos

Se escogieron dos zonas similares. Cada una de ellas constaba de un camino de unos diez metros de ancho y de una zona de encinar en la que se sucedían una serie de trochas y claros (Ver Mapa 2). En cada uno de los caminos se señalaron 12 puntos de muestreo separados por un número constante de pasos, dados por el mismo observador. En uno de los caminos los puntos de muestreo estaban separados por 100 pasos y en el otro camino, al ser más corto, por 50 pasos. Aunque la distancia entre los puntos en los dos caminos era distinta, se consideró que no afectaba al experimento por ser en ambos casos suficientemente grande como para que cualquier punto fuera independiente del resto. Se consideró cada punto como un caso independiente que presentaba una combinación de 3 variables, que se describen a continuación:

• Disposición en el vial: central, lateral o marginal, siguiendo el esquema del apartado anterior (Punto 1).

• Asociación o no con elementos conspicuos: se consideró que un elemento era conspicuo si constituía una discontinuidad espacial notable. Estos podían ser naturales (este término no excluye a los objetos de origen antrópico, simplemente se refiere a los elementos que estaban de antemano en Valdelatas y que se aprovecharon para este trabajo) o en su ausencia "fabricados" por el experimentador para este fin. Entre los naturales se utilizaron el talud del camino, las torres de electricidad, las cajas de cemento del Canal de Isabel II, etc. Los manufacturados fueron montones de piedras y terrones de tierra, simulaciones de rascadas y palos.

• Estímulo: se simuló la presencia de intrusos por medio de la colocación de excrementos frescos de zorro rojo (*Vulpes vulpes*), fénec (*Fennecus zerda*) y zorro de Rüppell (*Vulpes rüppelli*). Por motivos de disponibilidad de excrementos, se consideraron en el mismo grupo los correspondientes al zorro de Rüppell y al fénec y se contrastó la respuesta a éstos con la que provocaron los excrementos del zorro rojo. En cada camino se colocó un único tipo de estímulo (zorro rojo o Rüppell/fénec) que se alternó a lo largo del experimento. De esta forma, al estar presente en todo el recorrido el mismo estímulo, se garantizaba que la respuesta o ausencia de respuesta fuera debida precisamente a ese estímulo y no a cualquier otro factor, como que un punto constituyera una zona de paso y por lo tanto aumentara la probabilidad de ser marcado, o que existiera una preferencia por un tipo de elemento conspicuo, etc. La ausencia de estímulo se consideró como la condición control.

La figura 1 muestra todas las combinaciones posibles de estas tres características que conformaron las 12 unidades de muestreo.

		DISPOSICIÓN				
		Central (C)	Lateral (L)	Marginal (M)		
ESTÍMULO	Estímulo (E)	*C E Cn*	*L E Cn*	*M E Cn*	Conspicuo (Cn)	CONSPICUO
		C E NCn	*L E NCn*	*M E NCn*	No conspicuo (NCn)	
	No Estímulo (NE) *Control*	*C NE Cn*	*L NE Cn*	*M NE Cn*	Conspicuo (Cn)	
		C NE NCn	*L NE NCn*	*M NE NCn*	No conspicuo (NCn)	

Figura 1. Puntos de muestreo en los caminos de 10 metros de ancho

En el encinar, se seleccionaron seis claros y seis trochas consecutivos. La mitad de cada uno de ellos era un control (sin estímulo) y en la otra mitad se colocaron excrementos de zorro rojo o de Rüppell/fénec. Al igual que en el caso de los caminos, los experimentos con los diferentes olores se hicieron por separado, considerando un único tipo de estímulo en cada conjunto de caminos y claros. La metodología no se corresponde exactamente con la utilizada en el caso de los caminos porque no son dos hábitats comparables. Dentro del encinar, la existencia de un claro ya es por sí mismo un elemento conspicuo ya que constituye una ruptura del continuo. Como se comentará más adelante, los claros son centros de intercambio de información, con una gran importancia para los zorros. En el caso de los claros control (sin olor de intruso) se consideró toda la superficie como punto de muestreo. Los caminos dentro de un encinar son de tamaño reducido y los límites entre central, lateral y marginal son confusos, por lo que la variable *Disposición* no se consideró.

Con objeto de asegurar que los residentes no habían tenido ningún contacto previo con los intrusos, los excrementos que se emplearon pertenecían a zorros rojos, fénec y zorro de Rüppell, mantenidos en cautividad en el Centro de Protección de la Fauna de Cañada Real, de Faunia y del Zoo-Aquarium de la Casa de Campo de Madrid, respectivamente. La recogida de excrementos frescos se realizaba tras la limpieza de la instalación, para eliminar todos los excrementos de edad media y vieja. Al día siguiente todas las heces que había tenían una edad máxima de 24 horas. Se recogían todos los excrementos de la instalación y se congelaban. Cuando el número de excrementos era suficiente para cubrir todos los puntos de muestreo, se llevaban al campo y se colocaban. A la semana y a las dos semanas de la colocación se contabilizaban las respuestas. En el caso de los caminos (tanto los situados dentro como fuera del encinar) se consideró que una respuesta estaba asociada a un punto si ésta estaba dentro de un círculo de 2 metros de radio cuyo centro era el punto considerado. En los claros con estímulo se siguió el mismo criterio, pero en los que no se habían colocado heces de intruso, se incluyeron como respuesta todos los excrementos localizados y se anotaron las características del emplazamiento.

Cada excremento-respuesta localizado en un punto de muestreo se eliminaba con el fin de evitar confusiones en las siguientes visitas a ese punto. Se observó que las respuestas se repetían frecuentemente en los mismos puntos, por lo que, en aquellos puntos en los que se había depositado olor de intruso, no se podía saber si el hecho de eliminar las marcas provocaba un incremento en la tasa de marcaje para suplir la marca perdida, o por el contrario, si se debía a que la respuesta se mantenía a lo largo del tiempo. Posteriormente se procedió a marcar los excrementos encontrados con laca de uñas para su reconocimiento. Este método tampoco resultó ser del todo satisfactorio, ya que se introducía un nuevo olor que podía desencadenar una respuesta.

3. Respuestas consideradas

1) Marcar el excremento del intruso o en sus inmediaciones.
2) Rascadas.
3) Desaparición del excremento.
4) Marcas de orina (sólo se consideraron en una ocasión en la que había nevado).

4. Animales donantes de olor

Vulpes vulpes. Dos hembras, que son madre e hija.
Fennecus zerda. Dos hembras y un macho.
Vulpes rüppelli. Un macho.

5. Análisis estadístico

Para el análisis de los resultados se han utilizado el paquete estadístico SPSS 10.0 para Windows y STATISTICA 6.0.

Para comprobar estadísticamente si existen diferencias entre los datos observados y los esperados por el mero azar se ha empleado la prueba estadística del chi cuadrado (χ^2).

Para determinar qué variables son las que influyen a la hora de provocar una respuesta, se ha realizado un Modelo Generalizado Lineal (GLZ). Es una generalización de los Modelos Generales Lineales (GLM). En éstos, los valores esperados son una combinación lineal de las variables explicativas. En los GLZ se calcula un predictor lineal que está relacionado con los valores esperados por medio de una función de vínculo. Se ha escogido este modelo por la falta de linealidad entre la variable dependiente y las independientes y porque la variable dependiente y sus residuos no se ajustan a una distribución Normal (Nicholls 1989, Hortal *et al.*, 2001). Los errores de la variable dependiente siguen una distribución Binomial y se han relacionado con las variables predictoras por medio de una función de vínculo *logit*:

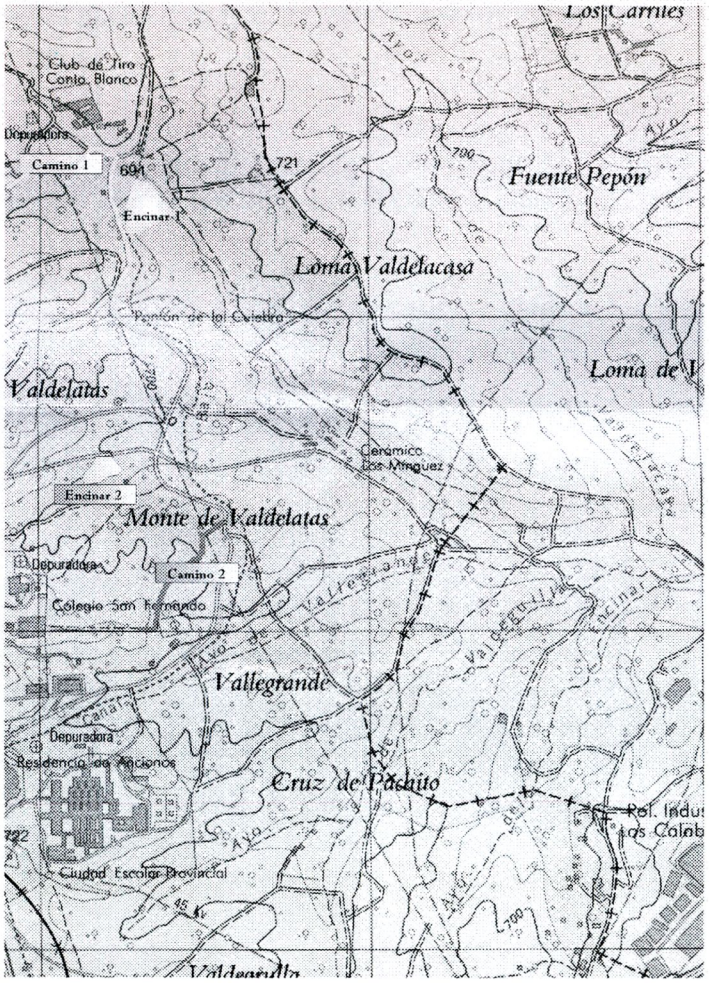
$$f(z)=\log(z/(1-z))$$

siendo z el predictor lineal, por lo que para calcular la respuesta predicha habrá que calcular la función inversa.

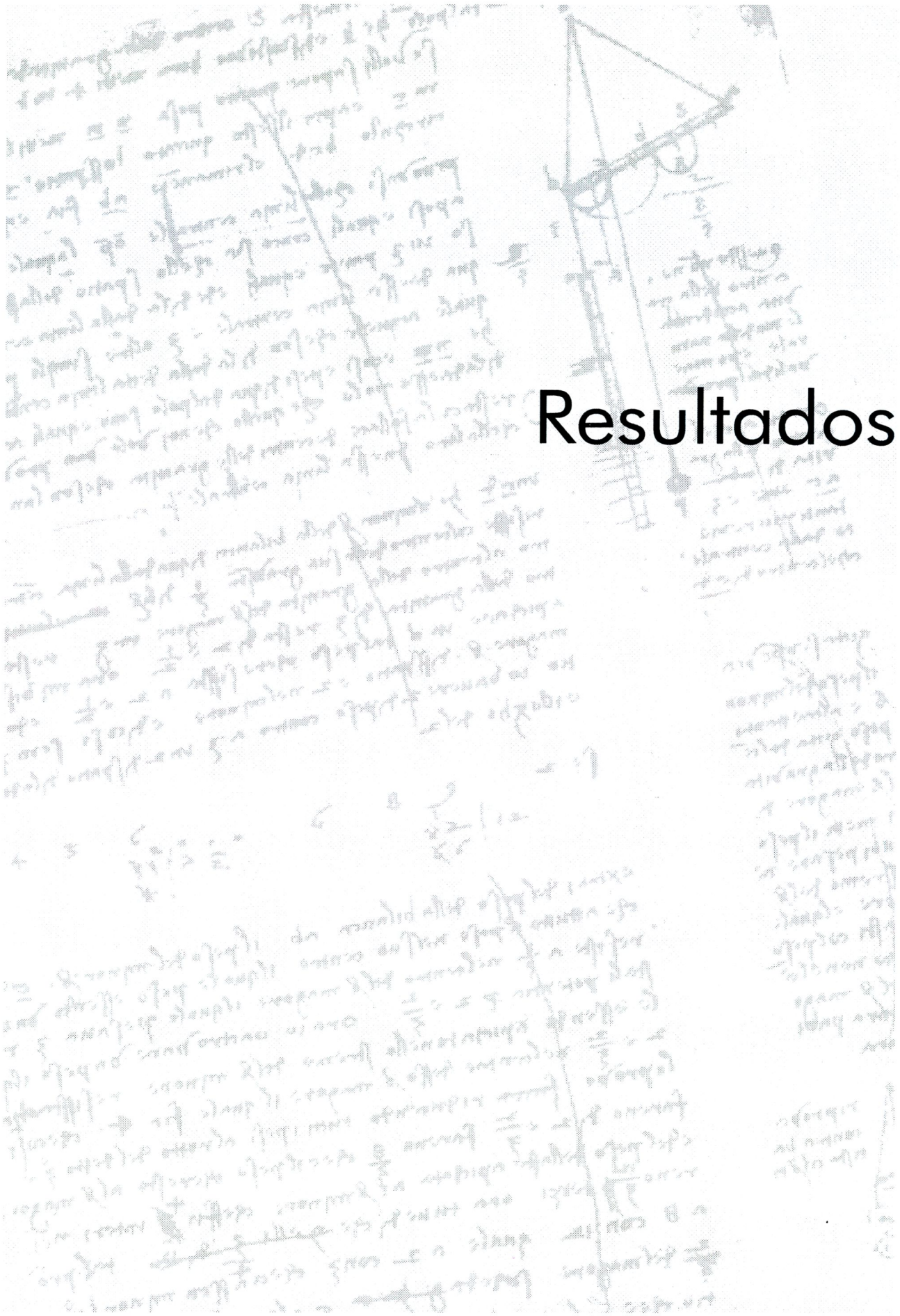
Para validar el modelo resultante se ha utilizado el procedimiento de jack-knife. Consiste en repetir el modelo tantas veces como casos hay (168), cada vez eliminando un caso. Se comprobó el poder predictivo del modelo calculando el porcentaje de error de cada observación, mediante la siguiente fórmula:

$$E_i = (|O_i - P_i|/O_i) * 100$$

donde E_i es el error para la observación *i*; O_i es la respuesta observada (0 ó 1) y P_i es el valor predicho cuando se excluye el caso *i*.



Mapa 2. Unidades seleccionadas.



Resultados

1. Emplazamiento de los excrementos

Se han contabilizado 179 excrementos de zorro. La mayoría estaban depositados directamente sobre el suelo (χ^2 = 251.95; g.l. = 3; p<0.01; n = 172).

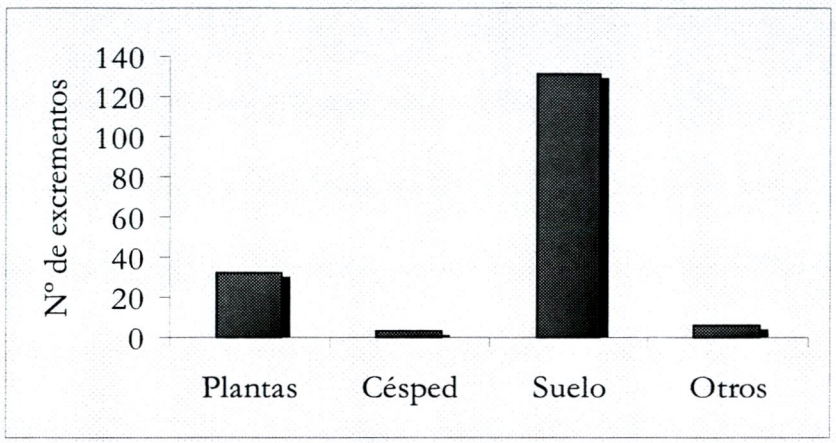


Figura 1. Selección de sustratos en la señalización con excrementos.

El tipo de senda más utilizada para la señalización fue el claro, una variedad de cruce de caminos. Se prospectaron más kilómetros en caminos que dentro del encinar. En 2,952 kilómetros de caminos se recolectaron 56 excrementos, mientras que en sólo 174 metros de claros se recogieron 120 excrementos. Por consiguiente, las diferencias son altamente significativas (χ^2 = 251.95; g.l. = 3; p<0.01; n = 172).

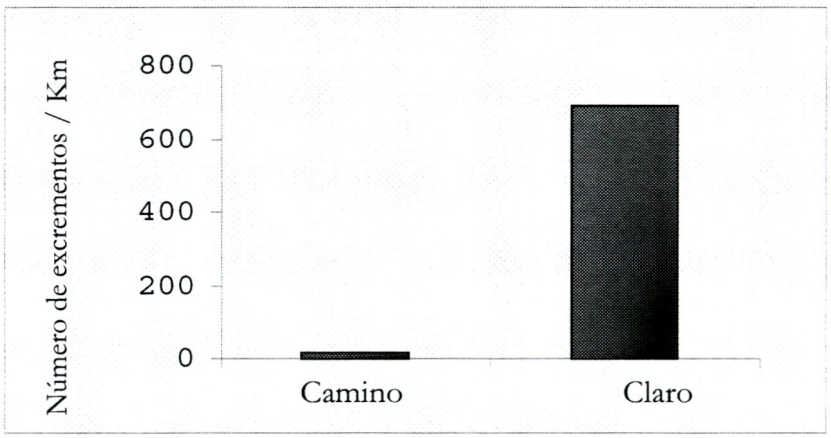


Figura 2. Número de excrementos por kilómetro prospectado en caminos y claros.

Dentro de los caminos se hicieron distinciones entre los caminos típicamente de uso humano y los caminos existentes dentro del encinar. No se registró una preferencia por ninguno de los dos (χ^2 = 0.081; g.l.= 1; p > 0.05; n = 176).

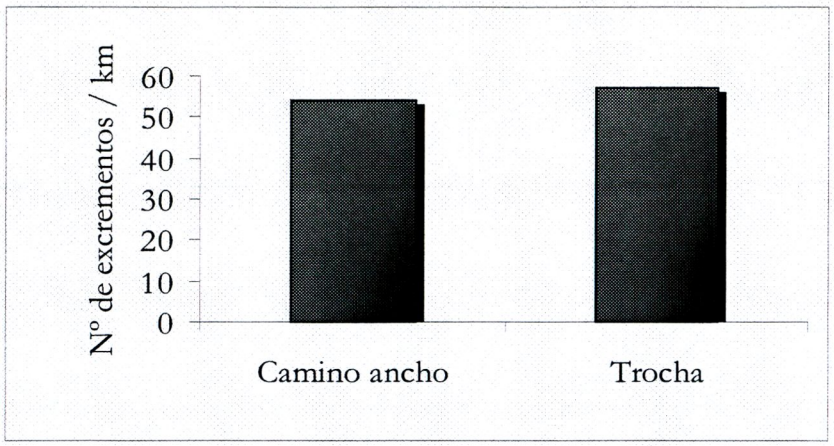


Figura 3. Número de excrementos encontrados por kilómetro prospectado en los distintos tipos de caminos.

En cuanto a la disposición de las marcas en cualquier tipo de senda, se observó una frecuencia mayor de aparición de las heces en los laterales (Ver figura 4).

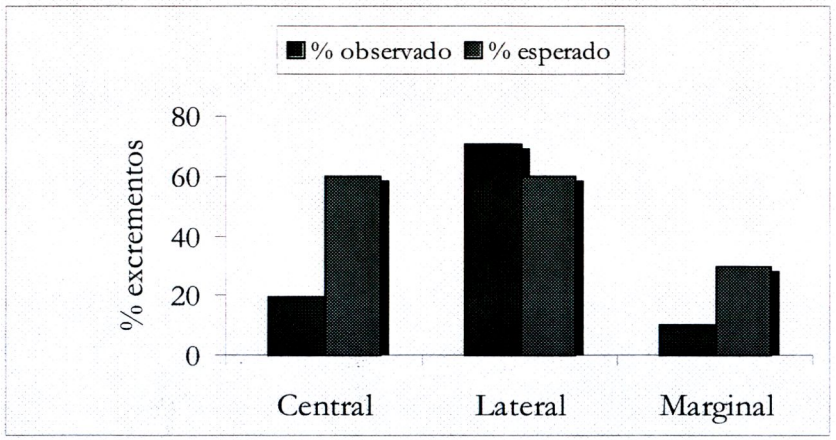
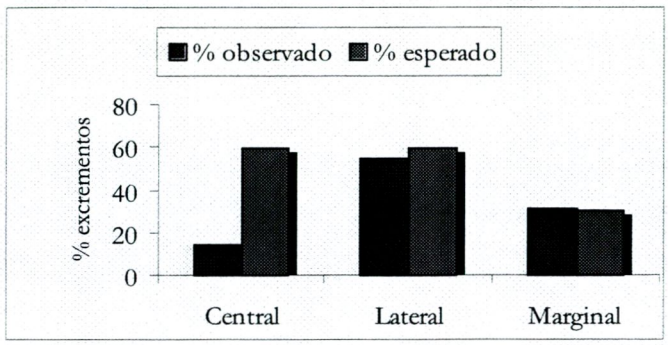


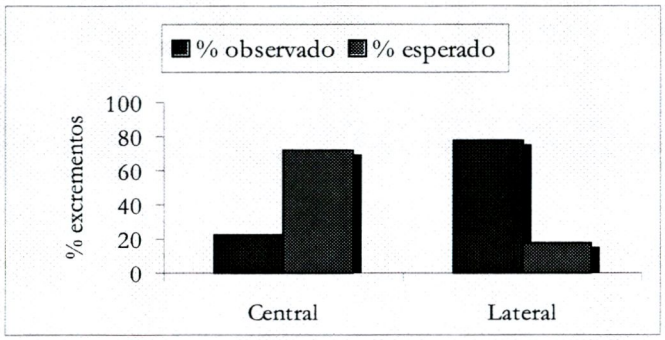
Figura 4. Distribución de los excrementos de zorro según su disposición en el vial. (χ^2 = 57,64; g.l. = 2; $p < 0,01$; n= 149).

Lo mismo sucedió al analizar la disposición de las marcas en función del tipo de senda. En los claros, de los 89 excrementos que se encontraron, sólo 20 estaban localizados en disposición central y los restantes 69 estaban en el lateral. Tal y como se comentó en Material y Métodos, en los claros no se distinguió entre lateral y marginal. En muchas ocasiones, se encontraron los excrementos por todo el perímetro del claro, rodeándolo interiormente. Cuando la disposición era central solían estar asociados a algún objeto, ya fuera una escarbadura de conejo, piedras, etc.

Un esquema similar de disposición de los excrementos se encontró en los caminos. Se localizaron 7 excrementos en el centro, 28 en disposición lateral y 16 marginales. Las señales sólo se encontraron en el centro en las trochas, nunca en las pistas. En la mayor parte de los casos, estaban en la entrada de un claro, quizás señalando que ese camino era frecuentemente utilizado.



a



b

Figura 5. Disposición de los excrementos de zorro en a) caminos y b) claros. En ambos casos la disposición lateral es significativamente más frecuente (X^2=14,93; g.l.=2; p<0.01; n=51 en caminos y X^2=184.09; g.l.=1; p<0.01; n=89 en claros).

En el 31% de los casos, los excrementos estaban asociados a elementos conspicuos. La mayoría de éstos (49%) se encontraron asociados a escarbaduras o a letrinas de conejo. De los restantes, casi el 11% estaban asociados a elementos de origen antrópico, el 15% se encontraron sobre plantas y el 25% restante se catalogó como asociados a "otros" elementos del entorno (palos, piedras, etc.). La asociación con marcas indirectas de una presa importante en la dieta del zorro, como es el conejo, fue estadísticamente significativa. (χ^2 =22,94; g.l.= 3; p<0.01; n = 65).

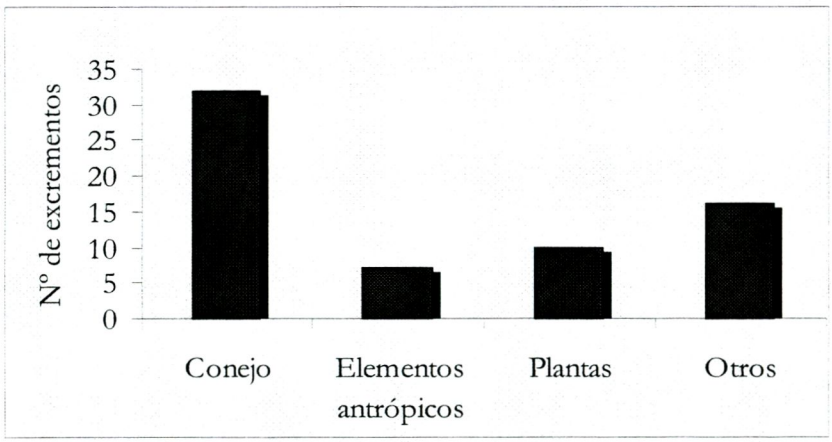


Figura 6. Asociación de excrementos de zorro con elementos conspicuos del entorno.

2. Respuesta a intrusos

Se muestrearon 168 puntos, 84 en caminos y 84 en el encinar, de los que la mitad, 42, fueron caminos y la mitad restante, claros.

• Análisis de la modificación del comportamiento demarcador de los residentes de un territorio al detectar la presencia de intrusos.

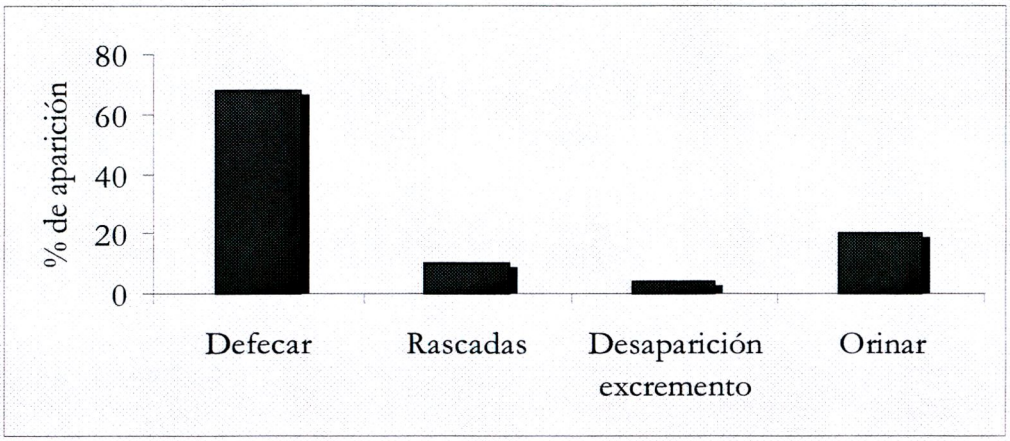


Figura 7. Porcentaje de los distintos tipos de respuesta exhibidos por los zorros residentes.

Se observaron respuestas en 34 puntos de muestreo. Diez de éstas fueron múltiples, sumándose en total 50 respuestas. El 66% consistieron en defecar sobre o cerca del excremento del intruso. En un 10 % de los casos se observaron escarbaduras o rascadas. Sólo en 2 ocasiones (4% de los casos) el excremento había desaparecido y estaba acompañado por rascadas en el suelo que parecían indicar que el zorro residente había sido el responsable de la desaparición. Las 10 respuestas restantes se detectaron como marcas de orina gracias a una nevada de finales de Diciembre de 2001. El uso diferencial de los distintos tipos de respuestas fue significativo estadísticamente (χ^2 =47,44; g.l.= 3; $p<0.01$; n =51).

• Cuantificación de la respuesta en función de la localización de los excrementos del intruso.

La mayoría de los excrementos de los zorros residentes se localizaron en los puntos de muestreo localizados en uno de los dos encinares (χ^2 = 46,12; g.l.= 3; $p<0.01$; n =34). Es de destacar que en el otro encinar no se registró ninguna respuesta a pesar de que se encontraron rastros de zorro antes, durante y después del experimento, por lo que se sabía que era una zona utilizada por los individuos residentes.

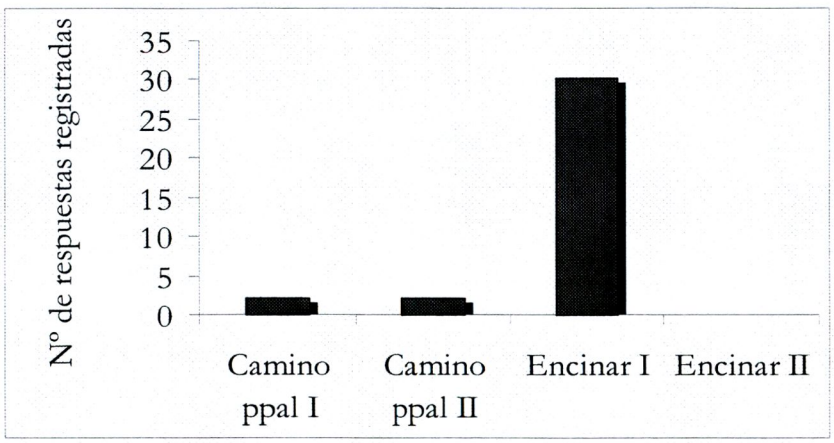


Figura 8. Número de respuestas en cada parcela de muestreo.

Al dividir los caminos según su origen (humano o animal) y teniendo en cuenta que en los caminos de diez metros de ancho se muestreó el doble que en los situados dentro del encinar, hay una preferencia por estos últimos (χ^2 = 6,0; g.l.= 1; p<0.05; n =12). El bajo tamaño muestral hace que estos resultados no sean muy fiables.

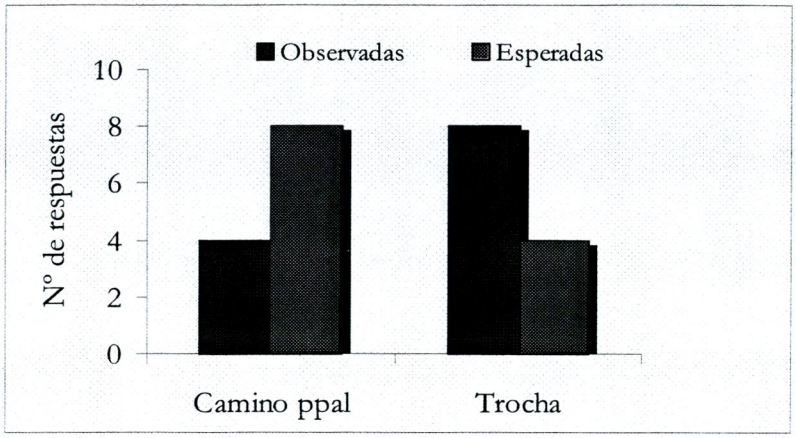


Figura 9. Número de respuestas en función del tipo de camino y de los puntos muestreados.

Como se comentó anteriormente (ver Material y Métodos), la variable *Disposición* no se tuvo en cuenta en el caso de los claros, que es donde se produjeron casi todas las respuestas. En el caso de los caminos, la mayoría de las respuestas se registraron cuando el punto de muestreo estaba localizado en disposición marginal, pero debido al pequeño tamaño de la muestra, este suceso no fue estadísticamente significativo.

La mayoría de las respuestas se localizaron en puntos que se habían considerado como conspicuos. Todas las localizadas en los caminos, estaban asociadas a un elemento llamativo y de las respuestas en la zona de encinar, el 83% se realizaron en un punto conspicuo (χ^2 = 24,765; g.l.= 2; p<0.01; n =34).

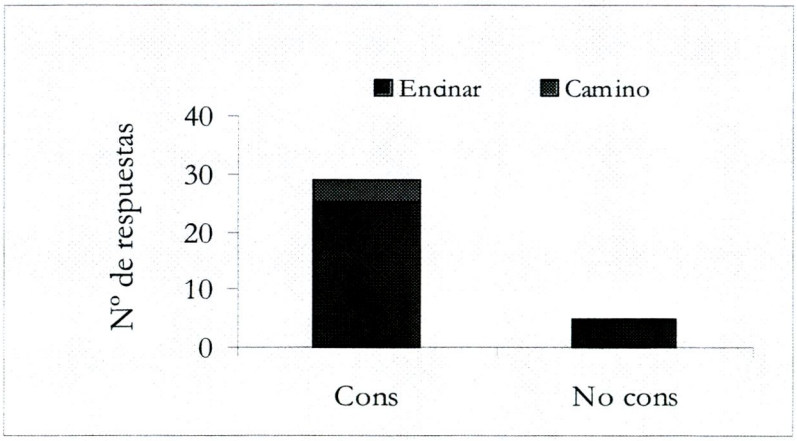


Figura 10. Número de respuestas en función del tipo de vial y de la asociación o no con elementos conspicuos.

- ¿Existen diferencias cuando el intruso pertenece a una especie con la que no se ha tenido contacto previo, como son los fénec (*Fennecus zerda*) y los zorros de Rüppell (*Vulpes rüppelli*)?

Aunque se localizaron más respuestas asociadas a los excrementos que se introdujeron de zorro de Rüppell y de fénec, también se utilizaron en más ocasiones (48 excrementos de Rüppell y fénec frente a 36 de zorro rojo), por lo que estadísticamente las diferencias no resultaron significativas (χ^2 = 0,778; g.l.= 1; p>0.05; n =21).

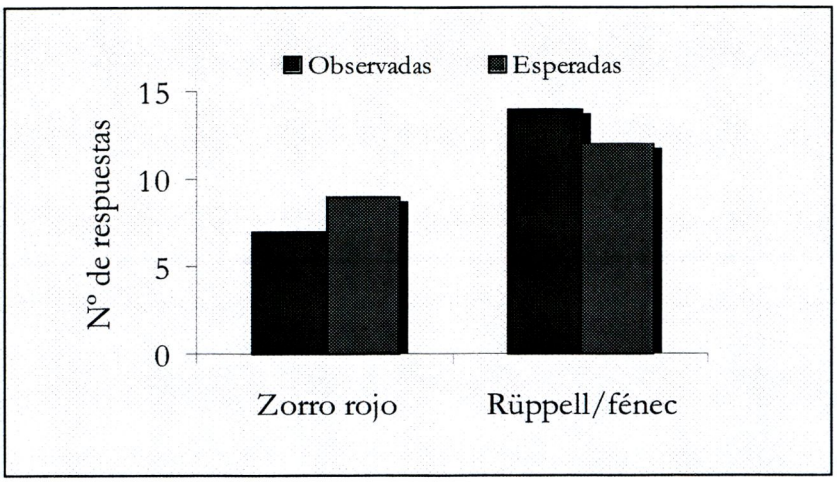


Figura 11. Número de respuestas asociadas a cada una de las especies de intrusos.

Un aspecto interesante de las respuestas a intrusos ficticios es el tema de la habituación. Para determinar si se produjo una habituación al olor del intruso, se ha representado la frecuencia de respuestas que se registraron en función del mes en el que se colocaron los excrementos de los intrusos. Además, se han representado las dos semanas en las que se contabilizaron los excrementos para determinar si la habituación a cada marca se produce en un corto plazo de tiempo. Se observa que la primera semana de cada mes la respuesta fue más fuerte y que a lo largo de los meses que duró el experimento, los zorros residentes disminuyeron la tasa de respuesta a los excrementos de individuos extraños, por lo que los resultados sugieren que se produjo habituación a los excrementos de intruso. De Diciembre a Abril, los excrementos que se colocaron eran los de zorro de Rüppell y fénec. En el mes de Abril, se colocaron los excrementos de zorro rojo. Se observó un incremento en la respuesta en Abril y este aumento fue estadísticamente significativo (χ^2 = 4,795; g.l.= 1; $p<0.05$; n =17).

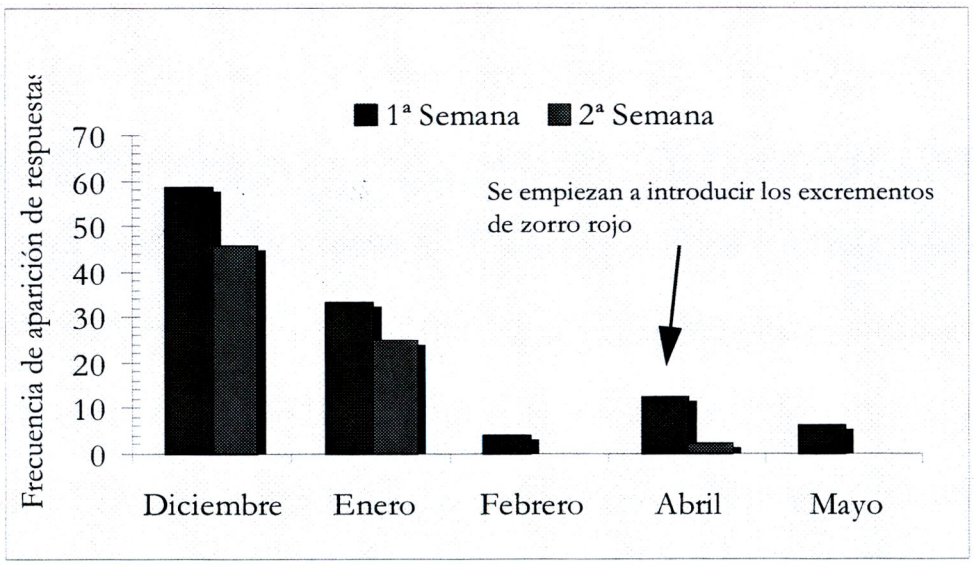


Figura 12. Frecuencia de aparición de las respuestas en función del mes de colocación del olor de intruso y del tiempo de permanencia de una misma marca.

Por último se ha realizado un análisis multivariante para determinar qué variables de las empleadas definen mejor la existencia o no de respuesta. Puesto que la variable dependiente y sus errores siguen una distribución binomial, se realizó un Modelo Generalizado Lineal, con la variable *Respuesta* como dependiente y como independientes se introdujeron las variables *Tipo de Estímulo* (ausencia o presencia de excremento de intruso), *Senda* (camino 1, camino 2, claro 1 claro 2), *Disposición de los excrementos de intruso dentro del vial* (central, lateral y marginal) y *Conspicuidad* (Conspicuo o no conspicuo), todas ellas categóricas.

Al comparar los errores estándar del modelo con las estimas correspondientes, se observó que había mucha diferencia entre los valores, por lo que se simplificó la variable que más variabilidad presentaba.

	Nivel del efecto	**Estimate**	**Error Estándar**	**p**
Interc		11,2927	1218,088	0,99
Senda	Camino ppal	-0,3866	1218,088	0,99
Senda	Claro pelota	-14,0375	1218,088	0,99
Senda	Vivero	9,4628	3829,751	0,99
Estímulo	Ausencia	2,8404	0,389	0,00
Conspicuidad	Ausencia	1,8823	0,421	0,00
Senda*Estímulo	1	6,4563		
Senda*Estímulo	2	-5,2387		
Senda*Estímulo	3	-3,0537	3003,290	0,99
Senda*Conspicuidad	1	-1,8685	0,691	0,01
Senda*Conspicuidad	2	1,0063		
Senda*Conspicuidad	3	-1,9396	2976,404	0,99
Estímulo*Conspicuidad	1	-0,3333		
Senda*Estímulo*Conspicuidad	1	0,3471		
Senda*Estímulo*Conspicuidad	2	3,2809		
Senda*Estímulo*Conspicuidad	3	0,8526		
Scale		1,0000	0,000	

Tabla 2. Valor de las estimas y error estándar del modelo.

Los errores estándar de los diferentes tipos de senda son muy grandes si se comparan con el valor de la Estima. Esto sugiere que el modelo se puede mejorar, probablemente mediante la simplificación de la variable. La variable original *Senda* tenía cuatro categorías: camino 1, camino 2, encinar 1 y encinar 2. Se ha reducido a la mitad de categorías: encinar y camino. Con esta modificación los errores estándar son mucho más pequeños y su relación con la Estima es significativa (Tabla 3).

	Nivel del efecto	Estimate	Error Estándar	p
Interc		8,28382	0,315163	0,000000
Senda	Camino ppal	2,89448	0,264043	0,000000
Estímulo	Ausencia	6,90321	0,270778	0,000000
Conspicuidad	Ausencia	-2,32876	0,264043	0,000000
Senda*Estímulo	1	2,12138		
Senda*Conspicuidad	1	2,10427	0,264043	0,000000
Estímulo*Conspicuidad	1	-2,18711		
Senda*Estímulo*Conspicuidad	1	2,41159		
Scale		0,84723	0,000000	

Tabla 3. Valor de las estimas y error estándar del modelo una vez que se ha reducido el número de categorías de la variable *Senda*.

Se calculó la devianza del modelo y la devianza retenida por cada variable. La devianza indica el desvío entre el modelo y los datos reales. Se busca el modelo que minimice la devianza.

Modelo	Devianza	Grados de libertad	Cambio en la devianza	P	% Devianza retenida	
Nulo	148,130	167				
Todo	91,040	158	57,09	< 0,01	38,54	
Senda Estímulo Conspicuidad	130,78 142,65 147,98	166 166 166	17,35 5,48 0,15	< 0,01 0,02 0,7		Devianzas retenidas por cada variable
Signf senda Signf estímulo Signf. consp	137,33 130,7661 122,0656	165 161 162	46,2900 39,7261 31,0256	< 0,01 < 0,01 < 0,01		Significación de cada efecto

Tabla 4. Devianzas y cambio en la devianza de las variables que se introducen en el modelo.

Las variables que retienen más devianza son las que más contribuyen al ajuste del modelo.

Por último se seleccionaron las variables mediante el procedimiento Backward Removal. Consiste en introducir todas las variables en el modelo y sus interacciones. Mediante iteraciones se van eliminando aquellas con menor contribución a la predicción.

	Efecto	Grados de libertad	Estadístico de Wald	P de Wald	Estado de la variable
Paso 1	Senda	1	96,4488	0,000000	In
	Estímulo	1	364,7949	0,000000	In
	Conspicuidad	1	53,2716	0,000000	In
	1*2	1			Removed
	1*3	1	57,8412	0,000000	In
	2*3	1			In
	1*2*3	1			In
Paso 2	Senda	1	6,8022	0,009104	In
	Estímulo	1	555,6713	0,000000	In
	Conspicuidad	1	183,9352	0,000000	In
	1*2*3	1	157,3315	0,000000	In
	1*3	1			Removed
	2*3	1			In
Paso 3	Senda	1	10,6329	0,001111	In
	Estímulo	1	186,1837	0,000000	In
	Conspicuidad	1	177,4859	0,000000	In
	1*2*3	1	0,8137	0,367026	In
	2*3	1			Removed
Paso 4	Senda	1	12,3127	0,000450	In
	Estímulo	1	5,4858	0,019171	In
	Conspicuidad	1	1,5257	0,216766	In
	1*2*3	1	0,6964	0,403994	Removed
Paso 5	Senda	1	11,5029	0,000695	In
	Estímulo	1	7,6106	0,005803	In
	Conspicuidad	1	2,4006	0,121286	Removed
Paso 6	Senda	1	11,2098	0,000814	In
	Estímulo	1	5,4783	0,019254	In

Tabla 5. Variables retenidas por el modelo por medio del procedimiento "Backward Removal"

Al examinar los residuos del modelo en búsqueda de posibles datos aberrantes, se observa que los casos con valores absolutos mayores que la desviación estándar no son verdaderos casos aberrantes sino casos singulares, por lo que se mantuvieron para la construcción del modelo.

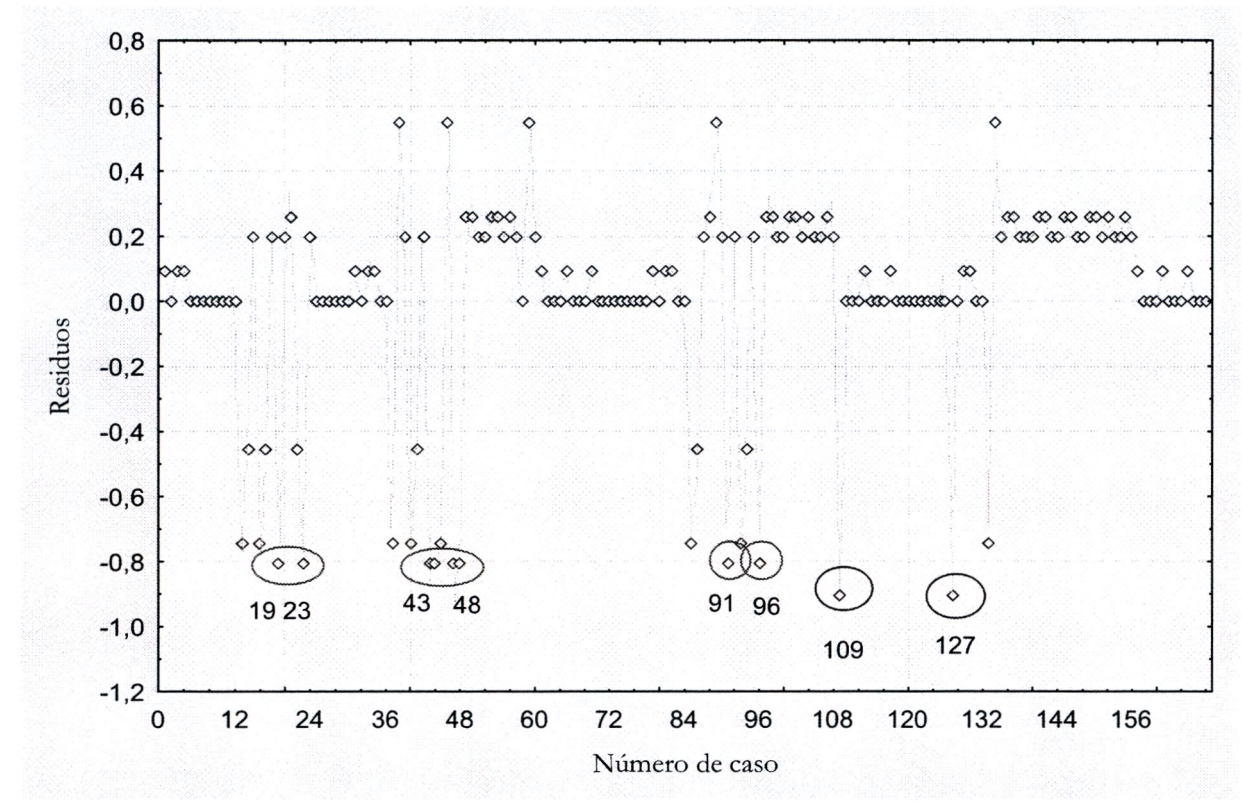


Figura 13. Residuos del modelo frente al número de casos. Los casos rodeados por un círculo rojo fueron respuestas en ausencia de estímulo y los que están rodeados por un círculo azul son respuestas encontradas en caminos.

El modelo resultante fue:

$$U = 8{,}28 + \text{SENDA} + \text{ESTÍMULO}$$

Tras realizar el jackknife, se observa que la predicción para la categoría "Ausencia de respuesta" tiene un error medio del 34,7% y la predicción para "Presencia de respuesta" del 48%. Esto sugiere que el modelo se ajusta bien a los datos para detectar las condiciones en las que no se va a producir respuesta, pero en cambio tiene una probabilidad alta de error en la predicción de presencias, por lo que existen además otras variables que no se han tenido en cuenta, que determinan que se produzca una respuesta.

Discusión

La comunicación química en un animal solitario y de hábitos predominantemente nocturnos, como es el zorro rojo, es probablemente la forma más empleada, de todas las posibles, para transmitir información. Las marcas tienen que ser fácilmente detectables por otros individuos de la misma especie, por lo que se supone que el emplazamiento de éstas no debe ser al azar (Gorman y Trowbridge 1989). Los resultados obtenidos en la primera parte de este trabajo así lo sugieren. Los zorros marcan preferentemente dentro del encinar, en el lateral de los claros, y utilizan elementos conspicuos del entorno para realzar aún más las marcas.

En un lugar tan humanizado y transitado como Valdelatas, el encinar, denso por los usos que de él se han hecho, constituye un lugar mucho más seguro para desplazarse. Allí se encuentran sus presas y sus madrigueras (obs. pers.). Los claros equivaldrían a los cruces de camino. El acceso a cada claro es múltiple, por lo que se incrementa la probabilidad de que las marcas colocadas en los claros sean detectadas (Peters y Mech 1975, Robinson y Delibes 1988, Vilà *et al.* 1994, Barja *et al.* 2000). Por otra parte, en los lugares en los que el encinar es muy cerrado, el propio claro constituye una interrupción del paisaje, una referencia visual, y las referencias espaciales son sumamente importantes para canalizar y dirigir la actividad eliminatoria, tan imprescindible y arriesgada para los individuos como decisiva para la defensa del territorio. Los claros son centros de intercambio de información de varias especies. Los principales usuarios son el zorro y el conejo, depredador y presa, pero parece que la disponibilidad del recurso es más importante, por escaso, que el hecho de que tanto uno como otro obtenga información de la especie antagonista.

Independientemente del tipo de senda, la disposición de las marcas dentro de los viales siguió un patrón que se ha repetido constantemente. Según se constató durante el experimento de los intrusos virtuales, las marcas en posición central en un camino muy transitado por peatones y vehículos tenían una duración media inferior a una semana. Vilà y colaboradores (1994) trabajando en una zona mucho menos humanizada, encontraron la mayoría de los excrementos de lobo en el centro del vial. Podría suponerse que la diferente presión humana en ambas zonas fuera la responsable de estas diferencias. Sin embargo en Montes do Invernadeiro, una zona igualmente poco humanizada, se obtuvieron unos resultados similares a los nuestros de Valdelatas (Barja, 2001), por lo que habría que pensar en otros factores responsables. Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, habría dos posibles explicaciones (no necesariamente excluyentes) para el comportamiento de los zorros en Valdelatas:

Los zorros marcaron más estas zonas de lo que los resultados sugieren, pero las marcas se destruyeron, por lo que el observador no las percibió.

Los zorros no utilizaron estas zonas. Las heces, que son un recurso caro y no siempre disponible, tienen que perdurar el tiempo suficiente para que otros individuos puedan inspeccionarlas (Roberts 1997) por lo que el centro del vial no es una zona adecuada para su colocación. Los zorros tendrían que remarcar ese punto con demasiada frecuencia.

El lateral (s.l.) es una zona del vial más segura a la hora de los desplazamientos, ya que constituye el ecotono con el bosque colindante y éste a su vez es un refugio ante posibles depredadores o competidores. Suponemos pues, que un individuo se desplazará principalmente por el borde y evitará en la medida de lo posible defecar en el centro del vial, en el que resulta un blanco bien visible. Además, el borde del camino solía estar más elevado, formando un talud, por lo que la marca olorosa se resaltaba por medio de una señal visual (Alberts 1992, Roberts 1997). En los claros, las marcas en el lateral, rodeando la orla de vegetación, podían confundirse con las señales situadas en el centro de las trochas, que solían estar a la entrada de un claro. Parecía que se estaban señalando las salidas de ese claro que conectaban con otros claros de uso frecuente.

Cuando las marcas estaban en el centro del claro solían estar asociadas con elementos llamativos, como escarbaduras y letrinas de conejo, que suelen encontrarse en esa disposición (Monclús y Miguel, en prensa).

Aunque en nuestro caso las marcas solían estar situadas directamente sobre el suelo, en muchos trabajos se observa una clara selección por los sustratos elevados (Kleiman 1974, Peters y Mech 1975, White *et al.* 2002). Aparte de servir para incrementar la superficie activa de la señal, se cree que es una forma de evitar que la nieve entierre las marcas o que la escorrentía superficial las elimine en aquellos lugares donde la nieve y la lluvia constituyen fenómenos atmosféricos mucho más frecuentes que en nuestra zona de estudio.

La asociación de las marcas con elementos conspicuos del entorno se ha documentado en ésta y otras especies (Mykytowycz y Gambale 1969, Macdonald 1980, Gorman y Mills 1984). Los excrementos constituyen señales mixtas en las que hay un componente químico y uno visual (el excremento en sí). Por medio de la asociación con un elemento llamativo se está añadiendo otro componente visual a la marca, hecho que respaldaría la hipótesis de que las pistas visuales serían importantes para la primera localización y aproximación a la señal (Alberts 1992). En Valdelatas, el conejo constituye la presa principal del zorro, en cuanto a biomasa consumida (datos sin publicar). Por otra parte, las letrinas y las escarbaduras de conejo son elementos muy conspicuos, resaltados por el propio comportamiento de marcaje del conejo (Monclús y Miguel, *op. cit.*). Hay que destacar que el zorro suele aprovechar las marcas del conejo sobre todo en aquellos lugares donde la densidad de presa es muy elevada. Este hecho sugiere que se está señalando un parche con gran productividad. Se está llevando a cabo actualmente un trabajo para comprobar esta hipótesis.

El hecho de marcar siguiendo un patrón bastante fijo sugiere la formación previa de una imagen de búsqueda, lo que facilita la localización de las marcas por medio de claves visuales (Roberts *op. cit.*). Los resultados obtenidos en el experimento de respuesta a los olores de intrusos confirman esta idea. Al igual que en la selección del emplazamiento a la hora de marcar, los zorros residentes respondieron preferentemente en aquellos puntos situados dentro del encinar, en claros, y que estaban asociados con elementos conspicuos del entorno.

Se registraron cuatro tipos de respuestas indirectas a los excrementos introducidos simulando la presencia de extraños. La respuesta de orinar encima de un excremento sólo se pudo observar en un episodio, gracias a una oportuna nevada, por lo que no se puede saber si es un hecho más extendido. La mayoría de respuestas consistieron en defecar encima o cerca del excremento del pretendido intruso. En los claros, se registraron como "respuesta" excrementos del residente en lugares donde no se había colocado olor de intruso. Consideramos que estos excrementos son el resultado del patrullaje y reposición activa de las marcas propias dentro del territorio, para afianzar el propio olor ante el peligro de la intrusión (Hurst 1993, Schulte 1998). Marcar encima y destruir una marca son contraataques que se han descrito en coyotes, *Canis latrans*, (Bowen y Cowan 1980, Wells y Bekoff 1981), lobos, *Canis lupus*, (Peters y Mech *op cit.*), hienas, *Crocuta crocuta*, (Mills y Gorman 1987) ratones, *Mus musculus*, (Hurst *et al.* 1997), lobos de tierra (Sliwa y Richardson 1998). Por el contrario, en diversos trabajos realizados con castores, tanto con el europeo como con el norteamericano (*Castor fiber* y *C. canadensis*), se ha observado que, entre todos los comportamientos exhibidos al encontrar un olor extraño, el contramarcarlo fue de los más infrecuentes, mientras que la eliminación del olor, ya sea masticando la fuente o enterrándolo fue uno de los comportamientos más frecuentes (Müller-Schwarze et al. 1983, Schulte 1998, Sun y Müller-Schwarze 1998). Pero ¿qué pasa cuando se marca encima de una señal de otro individuo?. Johnston y colaboradores (1994) en un experimento realizado con hámsters (*Mesocricetus auratus*) han demostrado que cuando un individuo marcaba encima de una señal preexistente, los olores ni

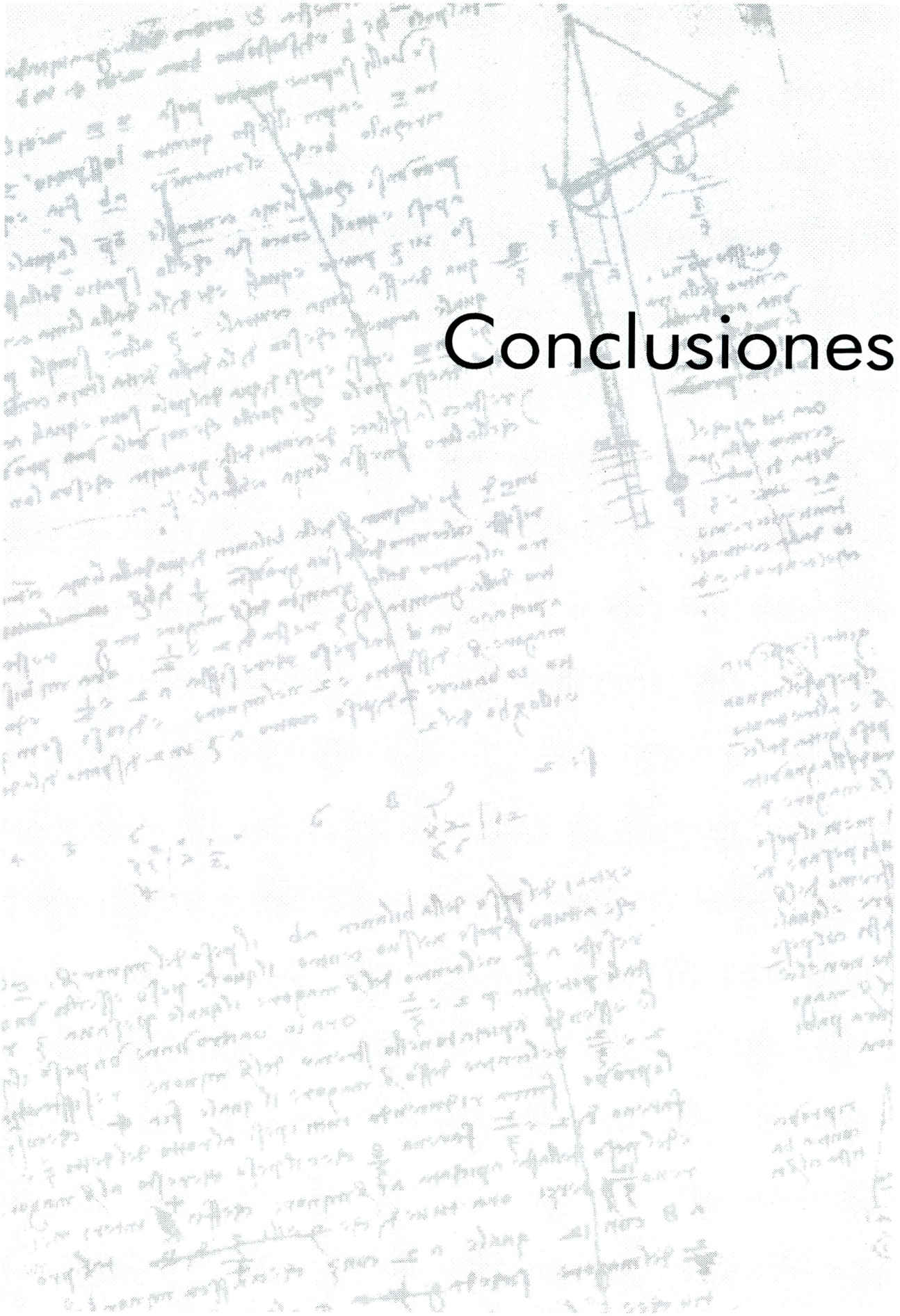
se mezclaban ni permanecían independientes, sino que se producía un enmascaramiento del primer olor. Los individuos que posteriormente olían la mezcla de señales sólo percibían la última marca depositada, incluso cuando no se producía un solapamiento de las señales (Johnston *et al.* 1995).

Los zorros residentes respondieron activamente en sólo una de las cuatro zonas seleccionadas. En las cuatro se habían detectado indicios de zorro. Ya se ha comentado anteriormente la preferencia por el encinar a la hora de marcar, por lo que no es de extrañar que el recurso más marcado, ya sea un territorio, individuos del sexo opuesto, alimento, etc., sea también el más defendido. La cuestión es qué diferencia un encinar de otro para que en uno se hayan producido casi el 90% de las respuestas y en el otro no se haya registrado ninguna. En el encinar denominado 1, se localizó una madriguera activa. Además era una zona con una densidad de población de presas bastante mayor (datos sin publicar) y el encinar era más cerrado. Gabor y Jaeger (1995) demostraron que las salamandras de la especie *Plethodon cinereus* defendían los recursos alimenticios. La respuesta a intrusos era más agresiva cuanto mayor era la calidad de las presas en ese parche. En castores también se ha detectado un comportamiento similar (Schulte 1998). Richardson y Sliwa (1998) trabajando con lobos de tierra (*Proteles cristatus*) observaron que cuando colocaban marcas de extraño en los alrededores de una madriguera, casi nunca se desencadenaban respuestas por parte del residente. Por el contrario, el residente procedía a cambiar la madriguera de cría de lugar.

Los zorros se habituaron a las marcas de intrusos, por lo que la tasa de respuesta descendió a lo largo del tiempo. Estos resultados apoyan la hipótesis del emparejamiento de olores (Gosling 1982). Para que éste se produzca, los zorros, al igual que sucede en ratones (Hurst *et al.* 1997) y en castores (Sun y Müller-Schwarze 1998), necesitan pruebas directas de la habilidad competitiva del intruso antes de usar el olor como una señal fiable de peligro. Como en nuestro caso jamás se produjo el encuentro, los zorros se terminaron por habituar al olor y dejaron de responder. En la primera parte del experimento (Diciembre de 2001 - Febrero de 2002) los excrementos que se utilizaron como olor de intruso fueron los de fénec y zorro de Rüppell. En Abril se comenzaron a colocar los de zorro rojo en el encinar 1 y se produjo un aumento en la respuesta (Figura 12) con respecto al mes anterior, lo que sugiere que detectaron que se había introducido un olor distinto. La respuesta a zorro rojo no fue muy fuerte. Aquí pueden estar influyendo varios factores. El principio del experimento, cuando la tasa de respuesta fue mayor, coincidió con la época de celo de los zorros residentes. En este momento se produce un incremento en la tasa de señalización con fines intersexuales (encontrar pareja) e intrasexuales (evitar competidores) (Johnson 1973, Gorman y Trowbridge 1989, Rasmussen y Schulte 1998). Cuando se introdujeron los excrementos de zorro rojo era la época reproductiva. Quizás los zorros optaron por mantener segura a la descendencia, como pasaba en el trabajo de Sliwa y Richardson (1998), pero se tendrían que haber encontrado más respuestas en el resto de las zonas. Otro factor que podía estar influyendo era que sólo se dispuso de excrementos de hembra de zorro rojo. Se sabe que en lobos de tierra y en ratones el estímulo que desencadena la respuesta más fuerte es la de un individuo del mismo sexo (Hurst *et al.* 1997, Sliwa y Richardson *op.cit.*). Los machos marcan más que las hembras (Johnson *op. cit.*), por lo que las señales de hembra intruso podrían provocar una respuesta menor (Sliwa, com. pers.). De cualquier modo, sería aconsejable continuar con el experimento durante un ciclo completo (un año) para ver si al llegar a la época de celo la tasa de respuesta aumenta. Sería interesante conocer el sexo de los individuos residentes y contrastar la hipótesis de la tasa de marcaje según el sexo del donante de olor.

Los zorros residentes no respondieron más a los excrementos de individuos de la misma especie. Aparte de por lo expuesto anteriormente, se sabe que el reconocimiento de

depredadores es innato, más que cognitivo. (Dickman y Doncaster 1984, Calder y Gorman 1991). No sería de extrañar que algo similar ocurriese con el comportamiento competititivo. La base del olor es similar y a falta de un encuentro directo con el donante de olor en el que se pudiera contrastar las cualidades competitivas de cada uno, cualquier carnívoro puede ser una amenaza, principalmente cuando lo que parece que se está defendiendo es un recurso alimenticio.



Conclusiones

1. El emplazamiento de las señales químicas por parte de los zorros no es al azar.

2. Los claros en el encinar son utilizados como centros de intercambio de información.

3. La utilización de elementos conspicuos para la colocación de los excrementos apoya la hipótesis de que las pistas visuales serían importantes para la primera localización y aproximación a las marcas olorosas (Alberts 1992).

4. Los zorros rojos responden activamente a los olores de intrusos dentro de su área vital.

5. Los zorros siguen el mismo patrón de marcaje cuando responden a intrusos que cuando señalizan su territorio.

6. La detección de un intruso determina un incremento en la frecuencia de marcaje aún en puntos sin estímulos.

7. La presencia de un recurso alimenticio parece ser determinante en la tasa de respuesta.

8. Los zorros se habituaron a las marcas de los intrusos, por lo que la tasa de respuesta descendió a lo largo del experimento. Estos resultados apoyan la hipótesis del emparejamiento de olores (Gosling, 1982).

9. En la época de celo se incrementa la tasa de respuesta, pero hace falta confirmación.

10. La especie del intruso no influyó ni en las respuestas exhibidas ni en la frecuencia de respuesta, probablemente porque lo que en este caso parece que se está defendiendo es un recurso alimenticio y por lo tanto, cualquier carnívoro constituye una amenaza.

Bibliografía

- ABLES, E. D. (1975). Ecology of the Red fox in North America. En: Fox, M.W. (1975). *The Wild Canids.* Behavioral Sciences Series. Florida. USA.
- ALBERTS, A. C. (1992). Constraints on the design of chemical communication systems in terrestrial vertebrates. *American. Naturalist.* 139: S62-S89.
- ALBONE, E. S. y M. W. FOX (1971). Anal gland secretion of the red fox. *Nature.* 233: 569-570.
- BARJA, I., F. J. MIGUEL y F. BÁRCENA (2000). La importancia de los cruces de camino en la señalización territorial del lobo. VIII Congreso Nacional y V Iberoamericano de Etología. Granada.
- BARJA, I. (2001). *La señalizacion en el lobo ibérico (*Canis lupus signatus*). Comparación con dos especies de hienas (*Crocuta crocuta *y* Hyaena hyaena*).* Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid.
- BEKOFF, M. (1979). Scent marking by free ranging domestic dogs. Olfactory and visual components. *Biology of Behavior.* 4: 123-139.
- BOWEN, W. D. e I. M. COWAN (1980). Scent marking in coyotes. *Canadian Journal of Zoology.* 58 (4): 473-480.
- BRADBURY, J. W. y S. L. WEHREMCAMP (1998). *Principles of animal communication.* Ed. Sinhauer
- BRASHARES, J. S. y P. ARCESE (1999). Scent marking in a territorial African antelope: II. The economic of marking with faeces. *Animal Behaviour.* 57: 11-17.
- CALDER, C. J. y M. L. GORMAN (1991). The effects of red fox (*Vulpes vulpes*) faecal odours on the feeding behaviour of Orkney voles (*Microtus arvalis*). *Journal of Zoology. London.* 224: 599-606.
- DAWLEY, E. M. (1984). Recognition of individual, sex and species odours by salamanders of the *Plethodon glutinosus- P. jordani* complex. *Animal Behaviour.* 32: 353-361.
- DICKMAN, C. R. y DONCASTER, C. P. (1984). Responses of small mammals to red fox odour. *Journal of Zoology. London.* 204: 521-531.
- EHMAN, K. D. y M. E. SCOTT (2001). Urinary odour preferences of MHC congenic females mice, *Mus domesticus*: implications for kin recognition and detection of parasitized males. *Animal Behaviour.* 62: 781-789.
- EISENBERG, J. F. y D. G. KLEIMAN (1972). Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 3: 1-32.
- GABOR, C. R. y R. G. JAEGER (1995). Resource quality affects the agonistic behaviour of territorial salamanders. *Animal Behaviour.* 49: 71-79.
- GÉNOVA, M. M. (1984). Flora vascular del campus de la Universidad Autónoma de Madrid y el Monte de Valdelatas. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Madrid.
- GORMAN, M. L. (1976). A mechanism for individual recognition by odour in *Herpestes auropunctatus* (Carnivora: Viverridae). *Animal Behaviour.* 24: 141-145.
- GORMAN, M. L. y B. J. TROWBRIDGE (1989). The role of odor in the social lives of carnivores. En: GITTLEMAN, J. L., ed. *Carnivore behavior, Ecology and Evolution.* Volume 1.. Comstock, Cornell.
- GORMAN, M. L. y M. G. L. MILLS (1984). Scent marking strategies in hyaenas (Mammalia). *Journal of Zoology, London.* 202: 535-547.
- GOSLING, L. M. (1982). A reassessment of the function of scent marking in territories. *Zeitschrift für Tierpsychologie.* 60: 89-118.
- HALPIN, Z. T. (1986). Individual odours among mammals: origins and functions. *Advances in the Study of Behaviour.* 16: 39-70.
- HORTAL, J., J. M. LOBO y F. MARTÍN-PIERA (2001). Forecasting insect species richness scores in poorly surveyed territories: the case of the Portuguese dung beetles (Col. Scarabaeinae). *Biodiversity and Conservation.* 10: 1343-1367.
- HURST, J. L. (1993). The priming effects of urine substrate marks on interactions between male house mice, *Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz. *Animal Behaviour.* 45: 55-81.
- HURST, J. L., S. J. GRAY, P. DAVEY, D. YOUNG, J. CORBISHLEY y C. DAWSON (1997). Social interaction alters attraction to

competitor's odour in the mouse *Mus spretus* Lataste. *Animal Behaviour.* 54: 941-953.

- HUTCHINGS M. R. y P. C. L. WHITE (2000). Mustelid scent-marking in managed ecosystems. *Mammal Review.* 30 (3-4): 157-169.
- IZCO, J. (1984). *Madrid verde.* Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Comunidad de Madrid.
- JOHNSON, R. P. (1973). Scent marking in mammals *Animal Behaviour.* 21: 521-535.
- JOHNSTON, R. E., G. CHIANG y C. TUNG (1994). The information in scent over-marks of golden hamsters. *Animal Behaviour.* 48: 323-330.
- JOHNSTON, R. E., R. MUNVER y C. TUNG (1995). Scent counter marks: selective memory for the top scent by golden hamsters. *Animal Behaviour.* 49. 1435-1442.
- KLEIMAN, D. (1966). Scent marking in the Canidae. *Symposium of the Zoological Society London.*18:167-177.
- KRUUK, H., M. GORMAN y A. LEITCH (1984). Scent-marking with the subcaudal gland by the European badger, *Meles meles* L. *Animal Behaviour.* 32: 899-907.
- MACDONALD, D. W. (1980). Patterns of scent marking with urine and faeces amongst carnivore communities. *Symposium of the Zoological Society London.* 45: 107-139.
- MARTÍN-CANO, J. y J.M. FERRIN (1998). Changes in butterfly diversity in three reforested areas in Spain. *Journal of Lepidopterists' Society,* 52 (2): 151-165.
- MILLS, M. G. L. y M. L. GORMAN (1987). The scent-marking behaviour of the spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the southern Kalahari. *Journal of Zoology, London.* 212: 483-497.
- MONCLÚS, R. y MIGUEL, F. J. Distribución espacial de los cagarruteros de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el Monte de Valdelatas (Madrid). *Galemys.* (en prensa).
- MONTICOLA (1994). *Aves de la Universidad Autónoma de Madrid.*
- MÜLLER-SCHWARZE, S. HECKMAN y B. STAGGE (1983). Behavior of free-ranging beaver (*Castor canadensis*) at scent marks. *Acta Zoologica Fennica.* 174: 111-113.
- MYKYTOWYCZ, R. y S. GAMBALE (1969). The Distribution of Dung-Hills and the Behaviour of free-living Wild Rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), on them. *Forma et functio* 1: 333-349.
- NICHOLLS, A. O. (1989). How to make biological surveys go further with Generalised Linear Models. *Biological Conservation.* 50: 51-75.
- O'RIAN, M. J. y J. U. M. JARVIS (1997). Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. *Animal Behaviour.* 53: 487-498.
- PENN, D. y W. K. POTTS (1998). Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *TREE.* 13(10): 391-396.
- PETERS, R. P. y L. D. MECH (1975). Scent-marking in wolves. *American Scientist.* 63: 628-637.
- RALLS, K. (1971). Mammalian scent marking. *Science.* 171: 443-449.
- RASMUSSEN, L. E. L. y B. A. SCHULTE (1998). Chemical signals in the reproduction of Asian (*Elephas maximus*) and African (*Loxodonta africana*) elephants. *Animal Reproduction Science.* 53: 19-34.
- RICH, T. J. y J. L. HURST (1998). Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. *Animal Behaviour.* 56: 727-735.
- ROBERTS, S. C. (1997). Selection of marking sites by klipspringers (*Oreotragus oreotragus*). *Journal of Zoology, London.* 243: 555-564.
- ROBINSON, I. H y M. DELIBES (1988). The distribution of faeces by the Spanish lynx (*Felis pardina*). *Journal of Zoology, London.* 216: 577-582.
- RODRÍGUEZ DE LA FUENTE, F. (1975). *Fauna Ibérica I. Bosque y matorral mediterráneos.* Ed. Salvat. Barcelona.
- ROSELL, F., G. JOHNSEN y H. PARKER (2000). Eurasian beavers (*Castor fiber*) behavioral response to simulated territorial intruders. *Canadian Journal of Zoology.* 78: 931-935.
- SCHULTE, B. A. (1998). Scent marking and responses to male castor fluid by beavers. *Journal of Mammalogy.* 79(1): 191-203.
- SLIWA, A. y P. R. K. RICHARDSON (1998). Responses of aardwolves, *Proteles cristatus*, Sparrman 1783, to translocated scent marks. *Animal Behaviour.* 56: 137-146.

- SUN, L. y D. MÜLLER-SCHWARZE (1998). Beaver response to recurrent alien scents: scent fence or scent match?. *Animal Behaviour*. 55:1529-1536.
- SWAISGOOD, R. R., D. G. LINDBURG, X. ZHOU y M. A. OWEN (2000). The effects of sex, reproductive condition and context on discriminationn of conspecific odours by giant pandas. *Animal Behaviour*. 60: 227-237.
- TAYLOR, R. H. y R. M. WILLIAMS (1956). The use of pellet counts for estimating the density of populations of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *N. Z. Journal of Science and Technology*. Vol 38, sec. B, 3: 236-256.
- VILÀ, C., V. URIOS y J. CASTROVIEJO (1994). Use of faeces for scent marking in Iberian wolves (*Canis lupus*). *Canadian Journal of Zoology*. 72: 374-377.
- WELLS, M. C. y M. BEKOFF (1981). An observational study of scent-marking in coyotes, *Canis latrans*. *Animal Behaviour*. 29: 332-350.
- WHITE, A. M., R. R. SWAISGOOD y H. ZHANG (2002). The highs and lows of chemical communication in giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*): effect of scent deposition height on signal discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- (http://link.springer.de/link/service/j...0473/paper/s00265-002-0473-3ch110.html)

ISBN 84-7477-873-5

9 788474 778731