



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES

IZTACALA

**CARACTERIZACION DE UNA COMUNIDAD
DE VERTEBRADOS NECROFAGOS EN
LA MICHILIA, DGO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER
EL TITULO DE
BIOLOGO
PRESENTA

LUCINA HERNANDEZ GARCIA



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Este trabajo se realizó en el Instituto de Ecología, A. C., dentro del proyecto "La Michilía", que forma parte del programa El Hombre y la Biosfera (MAB) de la UNESCO. Los gastos fueron cubiertos por el mismo Instituto.

Esta investigación fué dirigida por el Dr. Miguel Delibes, de la Estación Biológica de Doñana, España, y con la asesoría del M. en C. Exequiel Ezcurra del Instituto de Ecología en México.

A mis Padres y Hermanos.

Agradezco:

A las autoridades del Instituto de Ecología por las facilidades y el apoyo económico que me proporcionaron.

Al Dr. Fernando Hiraldo, por sugerir el tema de este estudio y transmitirme su experiencia de campo.

Al Dr. Miguel Delibes quien, además de dirigir este trabajo y proporcionarme su amistad, me ha motivado en los estudios Mastozoológicos.

Muy especialmente al M. en C. Exequiel Ezcurra, quien amablemente me asesoró en el análisis estadístico y me estimuló de esta forma en el estudio de Estadística. Además sus valiosos comentarios me ayudaron a conjuntar el análisis estadístico con el ecológico.

Al Biól. Gonzalo Flores, por ayudarme a describir la vegetación de las zonas donde se realizó este estudio, y por sus valiosos comentarios.

A los Biol. Enrique Kato y Jonatan Franco, y a los M. en C. Ricardo López y Alberto González, por sus comentarios y sugerencias durante la revisión del manuscrito.

A los Biol. Vinicio Sosa y Miguel Equihua, por sus sugerencias y constante apoyo.

I N D I C E

Resumen.	1
1. Introducción.	4
2. Objetivos.	9
3. Area de Estudio.	10
3.1. Situación Geográfica.	10
3.2. Geomorfología.	14
3.3. Clima.	15
3.4. Vegetación.	17
3.5. Fauna.	20
4. Metodología.	22
5. Resultados.	28
5.1. Animales que se observaron durante la desintegración de cadáveres.	28
5.2. Localización de la carroña.	34
5.3. Tiempo empleado por cada especie en el cadáver.	42
5.4. Duración del cadáver.	48
5.5. Uso diferencial de las partes del cadáver.	56
5.6. Uso diferencial del tiempo.	71
6. Conclusiones.	80
7. Bibliografía	84
8. Apéndices.	91

Apéndice A. Prueba de G.	91
Apéndice B. Índice de sobreposición de especies.	96
Apéndice C. Índice de Amplitud de nicho.	98
Apéndice D. Velocidad de consumo de cada cadáver.	100

RESUMEN

La comunidad de vertebrados necrófagos en la Reserva de la Biosfera de "La Michilía" (que es un ecosistema representativo del bosque templado seco de México) está representado por auras, (*Cathartes aura*); cuervos, (*Corvus corax*) y coyotes (*Canis latrans*).

La localización de la carroña la efectúan principalmente los cuervos y las auras, independientemente de la hora en que ésta haya sido dispuesta, de la época y el hábitat en que se encuentre. El coyote depende de las aves carroñeras para localizar un cadáver, por lo cual se presenta con menor frecuencia en el cadáver. Dados los mecanismos evolutivos, el coyote es la especie que depende de menor forma de este recurso para alimentarse. Las auras y cuervos en cambio, se presentaron en todos los cadáveres observados, y en general durante el mismo horario; con la ligera diferencia de que los cuervos llegan más temprano que las auras a consumir carroña. Por el período de actividad de coyotes

y aves necrófagas, existe una clara diferencia en el consumo de cadáveres. El coyote suele consumir este recurso durante la noche y las auras y cuervos en el día. Sin embargo, esto no se debe considerar como estrategia del reparto de este recurso, sino antes bien, una característica de cada especie independiente del consumo de carroñas.

Los músculos, la piel con carne adherida a ella y las vísceras son las porciones más costeables energéticamente. Aunque cuervos y auras consumen las mismas porciones del cadáver, los músculos son consumidos preferentemente por *Corvus corax* y la piel con carne adherida a ella por *Cathartes aura*. El coyote se alimenta indistintamente de cualquier porción del cadáver, excepto pequeños trozos esparcidos.

Las condiciones ambientales no afectan el proceso de desintegración del cadáver ni la velocidad de consumo. Las tres especies en conjunto emplean aproximadamente 5 días en consumir un cadáver de 30 kilos.

No se puede considerar que en este ecosistema, la carroña sea motivo de competencia entre estas tres especies. Para que esto sucediera, debería de ser más o menos abundante el recurso, y un tanto predecible. En el área de "La Michilífa" no existe una gran diversidad ni grandes poblaciones de animales de mediano y gran tamaño de cuyos cadáveres se pudieran alimentar frecuentemente los carroñeros. Por ello, ninguna de las especies es exclusivamente carroñera. Sólo consumen este alimento si se les presenta la oportunidad. No obstante, un indicio que podría ayudar a explicar la coexistencia de auras y cuervos.

en el cadáver, es una posible jerarquización entre estos individuos, explicada por sistemas de comunicación inter e intraespecíficos.

INTRODUCCION

Desde la aparición de la vida en la Tierra tuvieron que existir organismos descomponedores, pues su presencia en cualquier ecosistema es esencial para el reciclaje de la materia. Actualmente no se puede concebir un equilibrio de los ecosistemas sin su presencia.

Aunque estrictamente hablando sólo se puede considerar como descomponedores a aquellos organismos que transforman la materia orgánica en sus compuestos más sencillos, lo que implica sólo a bacterias, hongos y protozoarios, que son los únicos que realizan esta función; se podría considerar también como descomponedores a todos los vertebrados e invertebrados que consumen tejidos de animales muertos para transformarlos en compuestos más sencillos. Sin embargo, se ha optado por llamar a estos organismos como necrófagos o ca-

rroñeros. En este trabajo sólo nos concentramos en el estudio de vertebrados necrófagos, ya que son ellos los que aceleran de gran manera el proceso de descomposición de animales de mediano y gran tamaño. Por ello es de esperar que la ausencia de estos organismos en los ecosistemas provocaría la creación de focos de infección que serían económicamente perjudiciales sobre todo en zonas rurales, donde es frecuente encontrar ganado. Al contrario de lo que se piensa, los buitres más que diseminadores de enfermedades como lo señala Bullock (1956), evitan la dispersión de éstas (Schlatter, et al., - (1978).

No obstante que cualquier vertebrado - carnívoro será capaz de consumir carroña si se le presenta la oportunidad, existen entre las aves especies más o menos especializadas para consumir este tipo de alimento. La carroña es un recurso limitado, efímero y de distribución no uniforme, por lo que sólo algunos organismos dependen exclusivamente de las carroñas para alimentarse. Tal es el caso de los buitres *Pseudogyps africanus* y *Gyps rueppellii*, quienes al igual que otras aves necrófagas perdieron evolutivamente la capacidad de matar a cambio de menor gasto energético para recorrer grandes distancias (Houston, 1979. Kruuk, 1967). No se puede decir que existan mamíferos que se alimenten sólo de carroña. Incluso las hienas (*Crocuta spp.*), que se pensó por mucho tiempo que se alimentaban exclusivamente de ca-

arroña, son animales que, al igual que otros mamíferos, utilizan este recurso sólo si se les presenta la oportunidad (Lawick-Goodall y Lawick-Goodall, 1970). Es más probable en general que un mamífero carnívoro sobreviva matando sus propias presas que comiendo exclusivamente carroña (Houston, 1979).

No sólo es importante conocer a las especies necrófagas de un ecosistema para caracterizar esta comunidad. Sobre todo es indispensable conocer el modo en que cada una de ellas utiliza la carroña. Aunque potencialmente cualquier carnívoro podría consumir este tipo de alimento, sólo algunos están adaptados para explotarlo eficientemente.

Un primer problema que se presenta en la utilización de este recurso es su localización. Para ello, los buitres están capacitados para planear (Pennycuick, 1971) lo que les permite recorrer grandes distancias con poco gasto de energía. Se sabe también que algunos de ellos (como por ejemplo *Cathartes aura*) poseen un sentido del olfato bien desarrollado (Bang, 1964; Pennycuick, 1971), lo que les facilita encontrar la carroña a grandes distancias.

Dado que la carroña es un recurso efímero que se altera rápidamente, es indispensable que tanto su localización como su consumo se lleve a cabo lo más rápido posible. Puesto que varias especies suelen utilizar este recur

so, es posible que exista un uso diferencial de ella que mini mice la competencia (Pianka, 1978). Para ello cabe la posibi lidad de que los organismos consuman este tipo de alimento a diferentes horas del día, o que estén especializadas en el con sumo de diferentes partes y/o zonas del cadáver tal y como su cede en Africa Oriental (Houston, 1975, 1979; König, 1976; - Kruuk, 1967) o que exista una jerarquización de especies y/o individuos que permita el uso simultáneo de este recurso (Co- dy, 1974; Houston, 1975). El gra do de sobreposición en el uso del recurso y el posible nivel de competencia variarán de a- cuerdo con las especies implicadas en el proceso, ya que la competencia depende de la presencia o ausencia de otras espe- cies (Colwell y Futuyama, 1975). Ello sugiere no sólo varia- ciones en el hábitat, sino también diferencias de microhábitat de las especies que coexisten en una misma región.

Aunque desde el viaje de Darwin, en el "Beagle", se tienen registros de las especies de buitres de América y del papel que juegan en el ecosistema; hasta ahora sólo se cuenta con información vaga y dispersa sobre los vertebrados necrófagos en América. Este trabajo es el primero que investiga el reparto de la carroña por especies de vertebrados necrófagos en este continente. A la fecha, sólo existen antecedentes en estudios de insectos necrófagos (Anderson, 1982; Mac Kinnerney, 1978). Este estudio servirá para compararlo con estudios semejantes realizados en otros ecosistemas y continentes (Alvarez, *et al.*, 1976; Houston, 1975, 1979; -

Hewson, 1981; König, 1976; Kruuk, 1967) donde las especies de vertebrados necrófagos son diferentes, pues los buitres de América y los de Europa, Asia y Africa pertenecen a distintos subórdenes. De hecho, Friedmann (1950), citado por Stager (1964), sugiere que las semejanzas generales entre los buitres de uno y los otros continentes se deben a una convergencia adaptativa al cumplir la misma función de carroñeros en los distintos ecosistemas que habitan.

2

OBJETIVOS

- Determinar las principales especies de vertebrados necrófagos que participan en la explotación de cadáveres de mediano tamaño en la Reserva de la Biosfera de "La Michilfa", que es un ecosistema representativo del bosque templado seco de encino-pino de la Sierra Madre Occidental.

- Determinar si existen diferencias en la utilización de este recurso tanto en bosque como en pastizal, en las dos estaciones principales del lugar (húmeda y seca).

- Determinar si existe una utilización diferencial de la carroña en cuanto a su localización, horario y partes del cadáver consumidas.

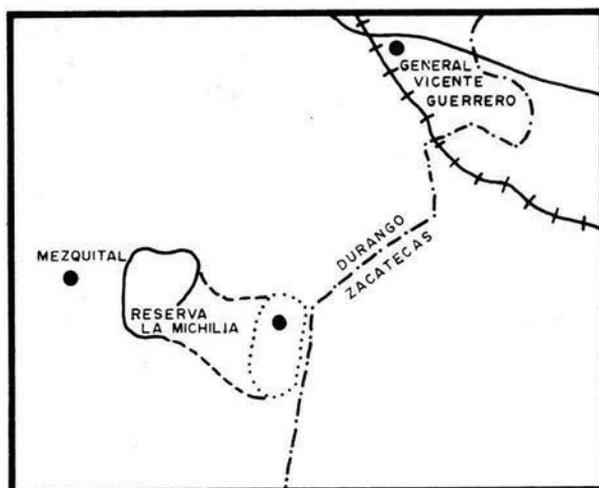
AREA DE ESTUDIO

3.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA.

Este trabajo se realizó en la Reserva - de la Biosfera "La Michilía" que se encuentra localizada en - la vertiente de la Sierra Madre Occidental al SE del estado - de Durango, entre los $23^{\circ} 30'$ y $23^{\circ} 25'$ de latitud Norte y $104^{\circ} 21'$ y $104^{\circ} 15'$ de longitud Oeste; esto es, a 145 km al SE de la ciudad de Durango (Figura 3.1).

"La Michilía" es una de las 209 reservas de la Biosfera repartidas en 55 países. De ellas, tres se encuentran en México (actualmente existen dos zonas más en México, cuya legalización como Reservas de la Biosfera está en trámites). El área de "La Michilía" se decretó Reserva de la Biosfera en 1978, sin embargo se empezaron a hacer investigaciones allí a partir de 1975, en coordinación con el Progra

FIGURA 3.1 SITUACION GEOGRAFICA DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA "LA MICHILIA".



ma El Hombre y la Biosfera (MAB) de la UNESCO, de donde se derivó el proyecto de hacer una red de Reservas de la Biosfera.

Conforme al programa del MAB, las Reservas de la Biosfera forman una red mundial de áreas protegidas cuyos objetivos son servir como sitios de educación e investigación ecológica de tal forma que se conozca y comprenda el funcionamiento del ecosistema para poder hacer un aprovechamiento racional de él. Pero sobre todo son áreas de protección de especies o de comunidades interesantes desde el punto de vista científico; que permitan la conservación de especies raras o en peligro de extinción, como es el caso de lobo (*Canis lupus*), el oso negro (*Ursus americanus*) y el águila dorada (*Aquila chrysaetos*); (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos e Instituto Mexicano de Comercio Exterior, 1982).

El área de la Reserva comprende 42 000 ha, de las que 7 000 ha, constituyen el área de Reserva Integral o Zona Núcleo, dedicada a la conservación del germoplasma y a los estudios científicos, realizados por el Instituto de Ecología. Las 35 000 ha, restantes forman el área de amortiguación que comprende ejidos o partes de ejidos y pequeñas propiedades o partes de ellas. Es en esta zona donde se desarrollan programas experimentales para la explotación racional de recursos bióticos, se elaboran programas educativos, y además se efectúan también estudios científicos. Es precisamen-

te en la zona de amortiguación donde se realizó este estudio. En la figura 3.3 se señala la localización de cada una de las áreas en donde se hicieron las observaciones de este trabajo.

3.2. GEOMORFOLOGÍA.

En la Reserva de la Biosfera de "La Michilfa" se encuentran dos sistemas montañosos: el de Urica al SE y el de Michis al NW. En este último se encuentra el Cerro Blanco que constituye la zona núcleo de la Reserva, y alcanza una altura de 2 850 msnm. Entre estos dos sistemas montañosos se encuentra una depresión irregular que forma la planicie alta de la Reserva (como establecen Martínez y Saldívar, 1978), esta planicie tiene una altura promedio de 2 250 msnm, y forma parte de la zona de amortiguación de la Reserva.

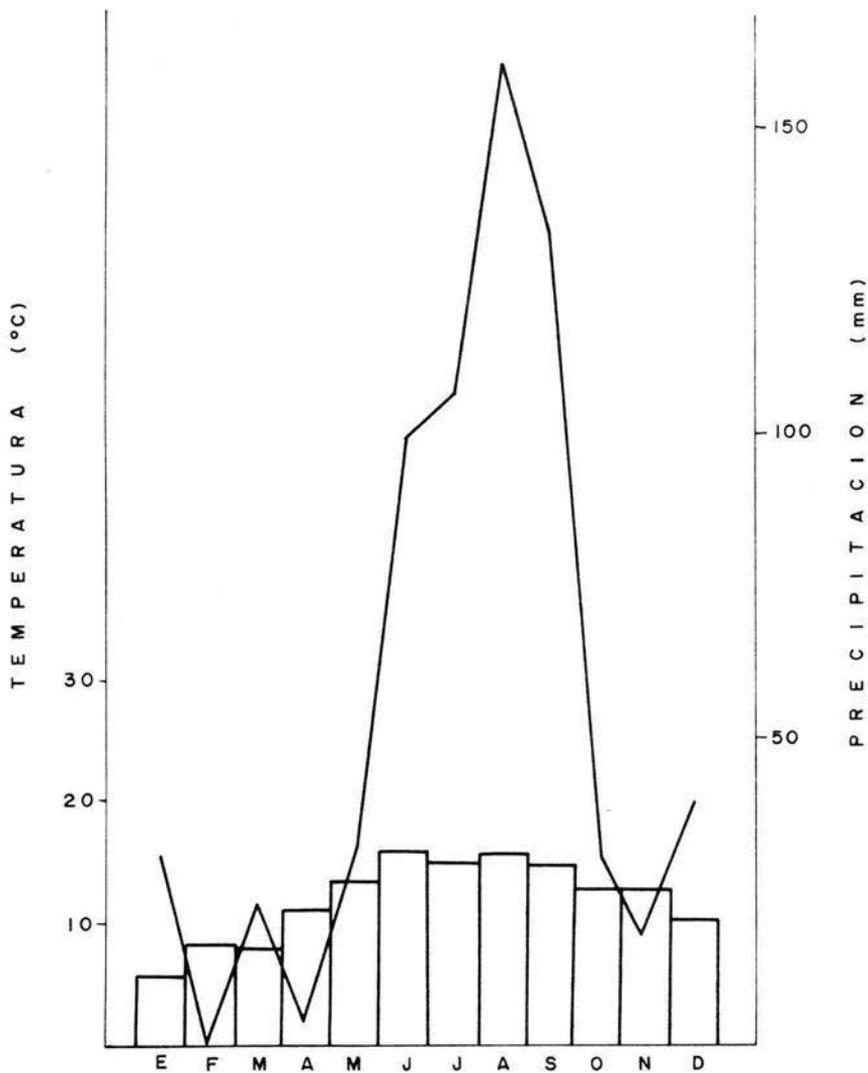
El área de "La Michilfa" se formó durante el período Terciario (Oligoceno - Mioceno), y está constituida principalmente por rocas ígneas extrusivas de este período: riolita, andesita y basalto, mientras que las altas planicies están formadas por rocas sedimentarias (López Ramos, - 1967).

3.3. CLIMA.

El área de "La Michilía" presenta dos estaciones climáticas bien definidas: la estación seca, de febrero a mayo y la húmeda de junio a enero. Agosto es el mes más lluvioso, mientras que en diciembre y enero se presentan ligeras lluvias y es cuando nieva ocasionalmente (Gallina, - Maury y Serrano, 1978).

En agosto de 1980 se instaló una estación meteorológica en la Reserva y de acuerdo con los datos promedio (80-83), la temperatura media anual en la zona es de 12.1°C y la pluviosidad anual es de 713 mm (Figura 3.2). Es así que el clima de "La Michilía" va de templado semiseco a templado subhúmedo (García 1964).

FIGURA 3.2 CLIMOGRAMA DE LA ESTACION METEREOLÓGICA DE MICHILIA (DURANGO). ALTITUD: 2480 m. s. n. m.
 PROMEDIO: 1980 - 1983 12.1 °C, 713 mm.



3.4. VEGETACIÓN.

La Reserva de "La Michilía" se encuentra en la zona de transición entre el Altiplano y la Sierra Madre Occidental. Por ello, presenta una alta diversidad de hábitats y una gran variedad de especies vegetales. De las 9 unidades fisonómico-florísticas consideradas en la Reserva (Gallina, S., 1981), dos son las más importantes de acuerdo al área que ocupan: el pastizal, representado principalmente por *Muhlenbergia spp.*, *Bouteloua sp.* y *Aristida spp.*; y el bosque de encino - pino, constituido principalmente por *Quercus sideroxylla*, *Q. Chihuahuensis*, *Pinus engelmanni*, *P. chihuahuana* y *P. arizonica*. De estas dos unidades se escogieron 4 zonas para realizar este estudio (Figura 3.3):

Región I (El Olvido).- Pastizal sabanoide.

Esta región queda representada por un estrado arbóreo poco denso, caracterizado por *Q. crassifolia* y *Juniperus duranguensis*. Y un estrato herbáceo, donde predomina el pastizal con las siguientes especies: *Commelina coelestis*, *Cacalia pachyphylla*, *Eriogeron sp.*, *Cyperus seslerioides* y *Muhlenbergia spp.* *Q. microphylla* es la especie que caracteriza al estrato arbustivo de esta zona.

Región II (La Noria).- Pastizal.

Evidentemente en esta zona no encontramos estrato arbóreo y el estrato arbustivo es poco denso, donde las especies características son: *Arctostaphylos* spp. y *Q. microphylla*. El estrato herbáceo que es el que caracteriza a esta región está constituido principalmente por *Muhlenbergia* spp.

Región III Bosque de encino - pino.

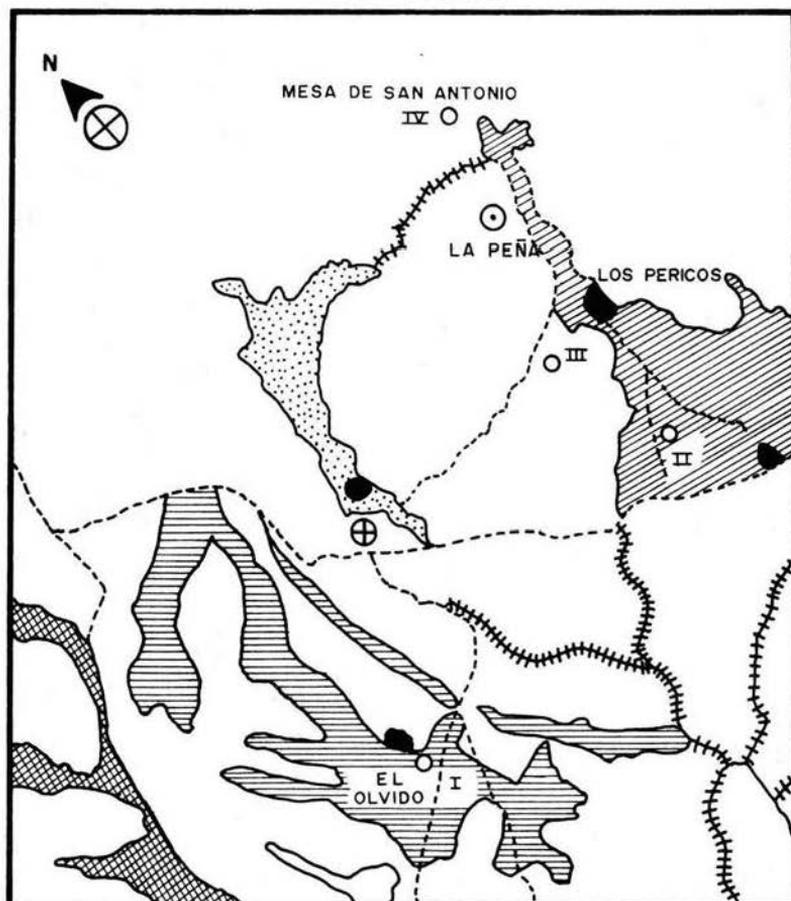
Esta región se distingue por la abundancia de *Quercus* spp. y *P. engelmanni*. El estrato arbustivo está poco representado, allí se encuentra principalmente *Arctostaphylos* spp. y *Baccharis* spp. Los pastos dominantes son: *Muhlenbergia rigida*, *Piptochaetium fimbriatum* y *Aristida schiedeana*.

Región IV (Mesa de San Antonio).- Bosque de encino - pino.

Al igual que en la zona anterior, predomina *Quercus* spp. y más aisladamente *P. engelmanni*. También encontramos en el estrato arbóreo a *Arbutus* spp., pero con menor frecuencia que las especies anteriores. Los estratos arbustivo y herbáceo están caracterizados de igual forma que en la región III.

FIGURA 3.3 AREA DE ESTUDIO.

LOS NUMEROS ROMANOS REPRESENTAN LAS ZONAS DONDE SE DISPUSIERON LOS CADAVERES.



PASTIZAL

PASTIZAL CON MANZANILLAR

PASTIZAL SABANOIDE

BOSQUE DE ENCINO - PINO

BOSQUE DENSO EN CAÑADAS

CAÑADAS

CAMINOS

CASA RESERVA DE LA BIOSFERA

RANCHO DE LA PEÑA

3.5. FAUNA.

Al igual que se encuentra una gran diversidad vegetal; la Reserva de la Biosfera de "La Michilía" presenta una gran riqueza animal. Esta diversidad animal - comprende varias especies en peligro de extinción que actualmente han encontrado refugio en áreas protegidas. Así, en la Reserva aún podemos encontrar a dos especies en peligro de extinción: el águila dorada (*Aquila chrysaetos*) y al lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*). También, aunque no en peligro de extinción, pero sí de importancia cinegética, se puede observar grupos de venados cola blanca (*Odocoyleus virginianus*) y de guajolotes silvestres (*Meleagris gallopavo*).

Además de las citadas anteriormente, entre las especies de depredadoras -tanto aves como mamíferos- que son de interés por su posible participación en el consumo de cadáveres, se encuentran:

A V E S

<i>Cathartes aura</i>	(aura)
<i>Coragyps atratus</i>	(zopilote)
<i>Accipiter striatus</i>	(gavilán pajarero)
<i>Accipiter cooperi</i>	(gavilán palomero)
<i>Buteo lineatus</i>	(aguililla rayada)

<i>Buteo albonotatus</i>	(aguililla cola cinchada)
<i>Buteo swansoni</i>	(aguililla chapulinera)
<i>Buteo jamaicensis</i>	(aguililla cola roja)
<i>Buteogallus anthracinus</i>	(aguililla cangrejera)
<i>Circus cyaneus</i>	(gavilán ratonero)
<i>Falco sparverius</i>	(cernícalo)
<i>Falco peregrinus</i>	(halcón peregrino)

M A M I F E R O S

<i>Canis latrans</i>	(coyote)
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	(zorra)
<i>Felis concolor</i>	(puma)
<i>Felis yaguaroundi</i>	(onza)
<i>Lynx rufus</i>	(gato montés)
<i>Conepatus mesoleucus</i>	(zorrillo espalda blanca)
<i>Mephitis macroura</i>	(zorrillo listado)
<i>Spilogale putorius</i>	(zorrillo manchado)
<i>Tayassu tajacu</i>	(jabalina)
<i>Sus scrofa</i>	(jabalí europeo)

La lista de animales se obtuvo de los trabajos y observaciones realizadas por investigadores del Instituto de Ecología en la Reserva de "La Michilía".

4

M E T O D O L O G I A

Este estudio se realizó en la zona de amortiguación de la Reserva de la Biosfera de "La Michilía", donde se hicieron observaciones de 16 cadáveres de agosto de 1981 a mayo de 1982, abarcando así las dos estaciones predominantes de la región (la húmeda y la seca) para analizar si existía alguna diferencia en la utilización de este recurso dependiendo de la época del año. Los cadáveres se dispusieron en las dos comunidades vegetales que predominan el área: pastizal y bosque de encino-pino, para analizar si el tipo de hábitat en que eran colocados influía en el proceso de desintegración. Se escogieron cuatro sitios aleatoriamente (dos de pastizal y dos de bosque) para realizar las observaciones (Figura 3.3); alternando los sitios en la disposición de los cadáveres.

Se trató que los cadáveres fueran de -

cerdos domésticos por ser organismos de bajo costo y fácilmente adquiribles en la zona. Así se procuró la homogeneización de las observaciones. Hubo un caso en el que no fué posible adquirir un cerdo, en su lugar se utilizó un coyote que es un animal silvestre de mediano tamaño. El peso de los cadáveres osciló entre los 12 y 60 kg. Los animales se sacrificaron de un balazo, excepto en dos ocasiones, en las que por la dificultad para conseguir cerdos vivos, se utilizaron un cerdo que había muerto de alguna enfermedad una noche antes de iniciar las observaciones (carroña 5) y un coyote matado por unos rancheiros dos días antes de empezar las observaciones (carroña 9).

Se alternó la hora de muerte de los animales, algunos se mataron y dispusieron en el campo empezando a oscurecer y otros al amanecer, para así examinar si existía alguna diferencia en el proceso de utilización de las carroñas dependiendo de la hora en que quedaba dispuesto el cadáver. En el cuadro 4.1 se señala el tipo de cadáveres de que se dispusieron, así como su peso; se indica también el hábitat y época del año en que fueron realizadas las observaciones.

Se procuró que el terreno en que se situaba el cadáver fuera arenoso para que en caso de que llegara algún mamífero en el período en que no se observaba el cadáver, quedara así plasmada su huella para poder identificarlo.

Las observaciones fueron hechas de las 6:00 A.M. a las 19:00 hrs., aproximadamente. Se utilizó un telescopio 25X 20X y binoculares 8X 30X, una grabadora y dos cronómetros.

Las observaciones de todos los cadáveres excepto el 12, 13 y 14 se hicieron desde una caseta desarmable de madera de 1.5 m por lado, que tenía únicamente dos ventanas de .01 X .01 m². Se camufló pintándola de verde, y se colocó a 20 m, aproximadamente del cadáver, evitando así perturbar el proceso (Hiraldo y Delibes, com. pers.).

Los cadáveres se pesaban cada día al empezar y al terminar las observaciones para estimar de esta forma la cantidad consumida diariamente por los vertebrados carroñeros.

Desde el amanecer, que era cuando se entraba a la caseta, hasta el anochecer, cuando se salía de ella, se anotaba cada cinco minutos el número de individuos de cada especie que estaban en el cadáver y las partes que cada uno comía, considerando seis partes principales de la carroña:

a).- Partes blandas. Estas son: ojos, lengua, labios, ano, ingles, tetillas.

- b).- Piel, que incluye carne adherida a ella.
- c).- Músculos y carne adherida a huesos.
- d).- Vísceras.
- e).- Trozos pequeños de carne esparcidos alrededor del cadáver.
- f).- Huesos.

A la vez; otro observador anotaba las pautas de conducta de cada especie y las interacciones inter e intraespecíficas. Estas observaciones son motivo de la tesis de licenciatura del P. de Biól. Ricardo Rodríguez Estrella (en preparación).

Además se hicieron observaciones del estado del cadáver al empezar el día, cada media hora y al dejarlo por la tarde. Durante este lapso no se salía de la caseta para evitar alteraciones en el estudio.

Las carroñas se daban por terminadas cuando no quedaba nada de ellas o cuando quedaba menos de una cuarta parte de su peso, que incluía piel, huesos y algunas veces una pequeña porción de carne adherida a piel y/o huesos. Desde ese momento se consideraba poco redituable el tiempo invertido en las observaciones ya que los individuos llegaban esporádicamente y en número muy pequeño. Sin embargo, en estos casos se hacían visitas eventuales al cadáver para pesar-

lo y hacer observaciones de su estado.

Las observaciones de los cadáveres 12, 13 y 14 se hicieron sin caseta y a una distancia de aproximadamente 200 m del cadáver. Se consideró que a esa distancia y permaneciendo ocultos parcialmente entre los árboles, no se alteraba el proceso. Estas observaciones se hicieron para determinar cómo se lleva a cabo el proceso de localización de las carroñas por los diferentes vertebrados necrófagos. También con estos cadáveres se empezaban las observaciones al amanecer y se concluían al anochecer o hasta que los vertebrados necrófagos lo localizaban. Se anotó exactamente la hora en que esto ocurría. A la vez se hicieron observaciones etológicas en la localización de la carroña.

La carroña 15 sirvió para hacer observaciones etológicas únicamente. La número 16 se utilizó para fotografiar aspectos etológicos de los organismos y se tomó la hora en que fué localizado el cadáver, así como la hora en que empezaba a comer cada especie.

Cuadro 4.1. Disposición espacio-temporal de cada cadáver.

N° cadáver	Tipo cadáver	Peso (Kg)	Localidad	Hábitat	Epoca	Fecha muerte	Inicio observ.	Fin observ.	Caract. de observ.
1	cerdo	29	I	pastizal	húmeda	3-ago-81	3-ago-81	6-ago-81	EC-ET**
2	cerdo	37	II	pastizal	húmeda	9-ago-81	10-ago-81	15-ago-81	EC-ET**
3	cerdo	27	I	pastizal	húmeda	16-ago-81	16-ago-81	19-ago-81	EC-ET**
4	cerdo	47	II	pastizal	húmeda	20-ago-81	20-ago-81	24-ago-81	EC-ET**
5	cerdo	60	I	pastizal	húmeda	7-oct-81	8-oct-81	13-oct-81	EC-ET**
6	cerdo	21	III	bosque	húmeda	17-oct-81	18-oct-81	21-oct-81	EC-ET**
7	cerdo	30	IV	bosque	seca	23-oct-81	23-oct-81	29-oct-81	EC-ET**
8	cerdo	54	I	pastizal	seca	24-feb-82	25-feb-82	4-mar-82	EC-ET**
9	coyote	12	II	pastizal	seca	5-mar-82	7-mar-82	10-mar-82	EC-ET**
10	cerdo	36	III	bosque	seca	13-mar-82	13-mar-82	18-mar-82	EC-ET**
11	cerdo	31	IV	bosque	seca	9-may-82	10-may-82	15-may-82	EC-ET**
12	cerdo	28	II	pastizal	húmeda	14-oct-81	14-oct-81	17-oct-81	Localización*
13	cerdo	31	I	pastizal	húmeda	29-oct-81	30-oct-81	31-oct-81	Localización*
14	cerdo	16	I	pastizal	seca	21-mar-82	21-mar-82	24-mar-82	Localización*
15	cerdo	26	IV	bosque	seca	16-may-82	17-may-82	22-may-82	Sólo ET**
16	cerdo	26	III	bosque	seca	22-may-82	23-may-82	25-may-82	Fotografía**

El número de cada localidad corresponde al área señalada en la figura 3.3.

EC-ET = Observaciones ecológicas y etológicas.

** = Observaciones desde caseta.

* = Observaciones sin caseta.

Localización = Unicamente se hicieron observaciones del proceso de localización de la carroña.

5

RESULTADOS

Con el fin de hacer más comprensible - este trabajo, se dividieron los resultados en incisos. Después de cada uno se presenta su discusión.

5.1. ANIMALES QUE SE OBSERVARON DURANTE LA DESINTEGRACIÓN DE CADÁVERES.

Resultados.

No obstante que este estudio se centró en las especies de vertebrados que participan en el proceso de desintegración, a continuación (Cuadro 5.1) se incluyen algunos de los insectos que se observaron. En el mismo cuadro se menciona en cuántos de los 11 cadáveres (en los que se observó completamente el proceso de desintegración. Cadáveres del 1 al 11) participaron las especies de vertebrados observados.

Por otra parte, en el cadáver 13 (utilizado para estudios de localización) se vieron rastros de algún mamífero pequeño que consumió únicamente piel. Desafortunadamente no fue posible identificar a ese animal ya que en ese sitio el terreno era duro.

Discusión.

De estas 5 especies de vertebrados, *Sialia mexicana* no participa activamente en el proceso de desintegración, pues sólo ocasionalmente llega al cadáver para consumir insectos que se alimentan de la carroña. Por ello sólo se considera un visitador ocasional de la carroña.

Aquila chrysaetos sólo se observó una vez en la carroña (en febrero de 1982) y aunque intentó comer el cadáver, fue perseguida por cuervos, por lo que no llegó a consumir este recurso.

Como se observa (Cuadro 5.1) los vertebrados que más participan en la desintegración de carroñas son *Cathartes aura*, *Corvus corax* y *Canis latrans*. Indudablemente éstos no son los únicos carroñeros de la zona. Podrían ser carroñeros ocasionales la zorra (*Urocyon cinereoargenteus*), el lince (*Lynx rufus*), el águila cola roja (*Buteo jamaicensis*) entre

otros. Incluso se ha registrado en la zona a *Coragyps atratus* (Thiollay, 1978) quien, por ser una especie principalmente carroñera y más agresiva que las auras, modificaría sustancialmente los resultados que se presentan en este trabajo, ya que la presencia o ausencia de otras especies variará la competencia por un mismo recurso (Colwell y Futuyma, 1975). En el área de la Reserva donde se realizó este estudio nunca se observó esta especie, a pesar de que a 47 km al NE si se llegó a observar. La ausencia de esta especie en esta zona puede atribuirse a que el zopilote (*Coragyps atratus*) suele encontrarse asociado a basureros en zonas urbanas, facilitando de esta forma la adquisición de alimento (Schlatter, et al., 1978). Pese a que la distribución geográfica de auras y zopilotes se sobrepone, era de esperarse encontrar a ambas especies utilizando el recurso cadáver conjuntamente. Pero probablemente exista una segregación ecológica a nivel de hábitat, evitando de esta forma la competencia por este recurso.

Por otra parte, hasta hace muy poco existieron en la zona el lobo (*Canis lupus*) y el oso (*Ursus americanus*). Sus últimos registros fueron en 1979 para ambas especies (información obtenida por un lugareño) y muy probablemente el lobo exista aun cerca de allí en estado silvestre. Esto nos sugiere que en un pasado reciente con la existencia de estos organismos en la zona, el proceso de desintegración de cadáveres se veía acelerado de gran manera. Además, si se considera que aun no existían numerosas áreas urbanas en los alre

dedores, muy probablemente sí coexistían auras y zopilotes. Por lo anterior se puede suponer que la situación que ahora se estudia difiere en gran medida de lo que sucedía hace unos cuantos años en la región.

Consecuentemente, las especies de vertebrados necrófagos más importantes en la zona son el aura, el cuervo y el coyote. Debido a ello, la siguiente pregunta va encaminada a saber cómo estas especies se reparten este recurso que es limitado, o en otras palabras, cómo minimizan la competencia, permitiendo así su coexistencia, pues como señalan Mac Arthur y Levins (1972) entre otros, hay un límite de similitud entre especies que utilizan recursos comunes y limitados. Al contrario de lo que se cree (Pianka, 1978; por ejemplo), el uso diferencial de un recurso común, más que la existencia de competencia, nos indica su ausencia. Existen mecanismos para evitar la competencia, que evolutivamente tiende a ser minimizada (Alley, 1981). El primer mecanismo tiende sobre todo a evitar la competencia interferencial, ya que ésta implicaría conflictos inter e intraespecíficos, que llevarían a un gasto de energía que podría ser evitado mediante territorialidad que es lo que probablemente sucede con *Cathartes aura* y *Coragyps atratus*. El segundo mecanismo es la existencia de una competencia explotativa, que lleva al reparto de recursos. Por ello, se puede decir que la competencia promueve el uso de diferentes recursos y genera la diversidad -

ecológica (Pianka, 1981). Es en este punto cuando el concepto de competencia se liga con la teoría de nicho, pues ésta provee modelos para explicar el fenómeno de reparto de recursos entre especies (Schoener, 1974). Aunque indiscutiblemente con este trabajo no se pretendió (ni sería posible) realizar un estudio de este tipo, si me valí de esta herramienta para tratar de responder a la pregunta anteriormente planteada y que es el enfoque principal que se le dió a este estudio. Para ello, como Pianka (1978) señala, es conveniente estudiar el reparto de recursos inicialmente a través de las tres dimensiones más importantes (espacio, tiempo y alimento), que fueron las que aquí se estudiaron.

Cuadro 5.1 Animales observados durante el proceso de desintegración de cadáveres.

INVERTEBRADOS

Clase: Insecta

Orden: Coleoptera

Onthophagus spp.

Geotrupes cavicollis

Nicrophorus sp.

Orden: Diptera

Calliphora sp.

VERTEBRADOS

N° de cadáveres en los
que se observó

Clase: Mammalia

Orden: Carnívora

Canis latrans 7

Clase: Aves

Orden: Falconiformes

Cathartes aura 11

Aquila chrysaetos 1

Orden: Passeriformes

Corvus corax 11

Sialia mexicana 3

5.2. LOCALIZACIÓN DE LA CARROÑA

Resultados.

Entendemos por localización de la carroña al momento en que cualquier vertebrado, potencialmente necrófago, se hace evidente en los alrededores de este tipo de alimento. En algunas ocasiones la presencia de estos organismos sólo se percibió mediante sonidos y/o sombras. La única prueba que se tuvo de la localización de la carroña por el coyote, fue su presencia en el cadáver cuando comía. Es muy posible, sin embargo, que el coyote hubiera localizado la carroña algún tiempo antes de presentarse a comer.

A partir de los datos del cuadro 5.2 se observa que son las aves necrófagas las que generalmente localizan la carroña. Sólo en una ocasión, el coyote fue el primero en localizarla. En el mismo cuadro se observa que el tiempo que tardan los carroñeros en localizar un cadáver es de 8:00 a 20:00 horas aproximadamente. Hubo dos ocasiones extremas; - cuando los cuervos localizaron la carroña 40 minutos después de haber dispuesto el cadáver en el campo (carroña 3) y cuando el coyote la localizó después de tres días (carroña 10).

Con el estadístico G, mediante tablas de contingencia (Sokal y Rohlf 1981), se analizó si la primera

especie que localiza el cadáver es la misma que la que empieza a comer. Se obtuvo un valor de $G = 6.38$. Este resultado es significativo con un 95% de confianza, pues se comparó con el valor de χ^2 con 4 g.l y $\alpha = .05$. Esto se hace porque el estadístico G tiene una distribución de χ^2 . En el fondo, las pruebas de G y de χ^2 son muy semejantes. Consultar el apéndice A donde se da una breve explicación de esta prueba.

Para determinar si existe alguna asociación entre la hora en que la primera especie localizaba el cadáver y la hora en que la primera especie empezaba a comer - (cuadro 5.2) se utilizó el método de regresión lineal por rotación de ejes (Sokal y Rohlf, 1981). Este método se considera el más adecuado cuando ambas variables (x , y) han sido medidas con error experimental, y cuando no existe una variable que se pueda definir claramente como independiente. Se encontró que no existe ninguna correlación, ya que se obtuvo un valor de $R = .02$. De igual forma, se aplicó este método para cada especie para encontrar si existe alguna correlación entre la hora que localiza y la hora que empieza a comer cada una. El coeficiente de correlación para auras fué de $R = .58$, para cuervos de $R = .68$ y para coyotes de $R = 1$. Estos valores indican que para cada especie existe una asociación entre la hora de localización y la hora en que empieza a comer cada una de ellas.

En el cuadro 5.3 se observa que el coyo-

te es la especie que tarda más en localizar la carroña. Para ello requiere de 24:00 a 80:43 horas. Las auras tardan de 2:40 a 79.05 horas. Y los cuervos de 0:40 a 72:45 horas.

Discusión.

Potencialmente la competencia por la carraña se inicia desde el momento en que ésta queda dispuesta en el ecosistema, por lo que es importante estudiar el proceso de localización. Cada especie, aprovechando al máximo sus características anatómicas y fisiológicas, tiende a utilizar este recurso lo más pronto posible, puesto que se trata de un producto efímero. De esta manera se encontró que *Cathartes aura* y *Corvus corax* indistintamente son las primeras especies que localizan la carroña, independientemente de la hora en que haya sido dispuesta en el campo (cuadro 5.2). Además son las primeras que empiezan a comer de ella. El coyote en cambio, está anatómicamente en desventaja para ser el primero en localizar la carroña. Para que ésto suceda, necesita estar muy cerca de ella para encontrarla. Ya sea mediante la vista y/o el olfato, que son los sentidos más agudos que él posee (Bekoff y Wells, 1980). Por otra parte, es relativamente corta la distancia que recorre un coyote diariamente. Aproximadamente 6 km diarios (Litvaitis y Mautz, 1980) y puede correr a 48 km/hr (Bekoff, 1977). En cambio, los cuervos y auras, debido a su

tipo de locomoción, pueden recorrer grandes distancias, lo que les facilita la rápida localización de la carroña. Se sabe - que *Cathartes aura* puede volar hasta 9 horas diarias a 50 km/hr (Cleveland, 1961) con poco gasto de energía. Esta especie vuela planeando al igual que la mayoría de los buitres de Africa (Bang, 1964; Pennycuick, 1971; Stager, 1964), lo que le permite cubrir grandes distancias en poco tiempo. Además, pese a todas las controversias que se han suscitado en cuanto a la forma en que los auras localizan la carroña, se sabe que su sentido del olfato se encuentra muy desarrollado (Bang, 1964; Stager, 1964; Welltmore, 1965), facilitando de esta manera la localización de cadáveres. Una observación de octubre de 1981 en "La Michilía", nos permitió corroborar que el principal medio de que se valen las auras para localizar las carroñas, es el olfato. Pues detectaron fácilmente el cadáver de un coyote que había sido cubierto con paja.

En cuanto a los cuervos, es muy probable que sea la vista el principal medio para descubrir las carroñas. Una vez que ha sido localizada la carroña, cuervos y auras se valen de la observación del tipo de vuelo de otros buitres y/o cuervos para acercarse a ella. Se produce entonces una reacción en cadena, es decir, que otros animales carroñeros llegan a localizar la carroña observando el comportamiento de los primeros (Attwell, 1963; Bang, 1964; Houston, 1974a, 1974b, 1979; König, 1976, Schlatter, *et al.*, 1973). Tal vez sea ésta la principal forma en que los mamíferos necrófagos lo

gren localizar este tipo de alimento (Attwell, 1963; Houston, 1974b, 1979; Kruuk, 1967). O sea que dependen de las aves en este sentido, para poder utilizar este recurso. Por ello, el coyote es la especie que tarda más en localizar la carroña, y por ende, en empezar a comer de ella. Ambos factores en esta especie se encontraron altamente relacionados ($R = 1$), debido al tipo de observaciones realizadas.

La correlación entre la hora de localización y la hora en que empezaron a comer los cuervos y las auras fué más alta para la primera especie. Aunque algunos autores han señalado que es el grado de hambre el que marca el inicio del consumo de la carroña (König, 1976; Schlatter, *et al.*, 1973), por lo que se debería haber encontrado una correlación baja. En este estudio, aunque no fue excesivamente alta la correlación, sí se puede pensar que el valor de $R = .58$ queda explicado porque es lógico que sí los animales buscan alimento, es porque tienen hambre y por lo tanto una vez que encuentran su alimento empiezan a comer. Si se sigue este razonamiento, tendríamos que haber encontrado una alta correlación. Esto no sucedió, puesto que hay que considerar también que estos organismos son desconfiados o probablemente necesiten que el cadáver esté putrefacto para poder consumirlo fácilmente, o que previamente haya sido abierto por otro organismo.

Posiblemente el grado de hambre sea el

que marque la posible secuencia o alternancia con que se presentan los individuos de esta especie para comer. En el caso de los cuervos, es probable que no influya el grado de hambre para presentarse a comer alternativamente. Ellos, una vez que ha sido localizada la carroña, se acercan a comer y a llevarse trozos de alimento para esconderlos. Este último aspecto nunca se observó entre *Cathartes aura*.

Cuadro 5.2 Tiempo requerido en localizar la carroña y empezar a comer

N° de cadáver	Hora de disposición	la. especie que localiza	Tiempo requerido en localizar	la. especie que come	Hora de consumo	Tipo de observación
1	6:02	aura	27:28	aura	51:03	con caseta
2	18:30	cuervo	13:20	cuervo	69:40	con caseta
3	6:00	cuervo	0:40	aura	6:50	con caseta
4	6:15	cuervo	4:40	cuervo	8:00	con caseta
5*	6:00	aura	2:40	aura	3:30	con caseta
6	18:45	aura	15:05	cuervo	17:45	con caseta
7	7:00	cuervo	8:05	cuervo	28:09	con caseta
8	18:45	aura	14:15	cuervo	16:30	con caseta
9**	18:00	cuervo	17:33	aura	43:00	con caseta
10	6:50	coyote	72:00	coyote	72:00	con caseta
11	18:30	cuervo	13:20	cuervo	17:35	con caseta
12	7:00	aura	3:21	coyote	22:51	sín caseta
13	18:00	aura	9:30	No se observa	-	sín caseta
14	21:15	cuervo	11:35	cuervo	15:50	sín caseta
15	18:00	cuervo	38:05	aura	64:07	con caseta

* Tenía un día de muerto.

** Tenía tres días de muerto.

Cuadro 5.3 Tiempo que requiere cada especie en localizar la carroña y empezar a comer.

N° cadáver	aura		cuervo		coyote	
	localiza	come	localiza	come	localiza	come
1	27:28	51:03	30:03	57:31	80:43	80:43
2	37:20	58:10	1:50	57:55	96:00	96:00
3	6:50	28:30	0:40	28:30	48:00	48:00
4	7:05	8:10	4:40	8:00	72:00	72:00
5	2:40	3:30	3:20	8:00	-	-
6	3:55	8:00	4:55	6:35	-	-
7	8:05	99:00	5:59	50:00	11:00	71:00
8	3:00	5:45	5:00	5:15	24:00	24:00
9	31:00	31:00	5:33	32:55	-	-
10	79:05	79:05	72:45	73:00	72:00	72:00
11	49:35	51:55	1:30	10:08	-	-
12	3:21	?	5:00	?	47:00	47:00
13	3:30	?	26:15	?	-	-
14	5:00	?	2:50	5:05	x	x
15	28:54	57:48	26:50	56:57	x	x

? = No se sabe puesto que las observaciones se hicieron a 200 m del cadáver.

- = Estuvo ausente en el cadáver.

x = No se hicieron observaciones.

5.3. TIEMPO EMPLEADO POR CADA ESPECIE EN EL CADÁVER.

Resultados.

Para discutir cuál especie participa más y cuál menos en el proceso de desintegración de los cadáveres, es necesario saber la cantidad de alimento que consume cada una de ellas. Sin embargo, tratar este aspecto en el campo resulta difícil. Aunque se realizaron observaciones al respecto durante el trabajo de campo, faltaron observaciones de estas especies en cautiverio, en condiciones controladas, para poder compararlas y ajustarlas a la realidad. Hasta el momento no se cuentan con tales observaciones. Es por ello que una primera aproximación de la importancia que tiene cada especie necrófaga en la desintegración de este tipo de recurso, es el tiempo empleado por cada una de ellas en el cadáver, considerando ésto como el número de observaciones para cada especie en la carroña. Como ya se mencionó, las observaciones para cada especie en la carroña. Como ya se mencionó, las observaciones fueron tomadas cada 5 minutos, por lo que considero que la frecuencia de observaciones de cada una de las especies en el cadáver es equiparable al tiempo empleado por esa especie en el consumo de carroña.

En el cuadro 5.4 se presenta la frecuencia relativa de observaciones para auras y cuervos, posteriormente se observa la razón de la frecuencia relativa de obser

vaciones de auras con respecto a cuervos. Esto nos indica - cuál de las dos especies es más frecuente que se encuentre más tiempo en el cadáver. Para no hacer subjetivamente esta apreciación se utilizó una prueba de G con la siguiente fórmula (Ezcurra y Montaña, en prensa):

$$G = 2 \sum_{i=1}^s n_i \ln \frac{n_i s}{n}$$

n_i = frecuencia de observaciones de la especie i

s = número de especies

n = frecuencia total de observaciones

Los valores de esta prueba aplicada a cada cadáver se observan en el cuadro 5.4 y con una confianza del 95%, podemos afirmar que el tiempo empleado por *Cathartes aura* en el cadáver es mayor que el usado por *Corvus corax*. Nuevamente entiéndase por tiempo empleado a la frecuencia de observaciones. Esa evidencia suele mantenerse en todos los cadáveres (excepto el 10). Con el valor de G total se reafirma esta evidencia.

Cabe señalar que la mayoría de las comparaciones a lo largo de este trabajo son entre auras y cuervos. Por las diferencias en tamaño y hábitos alimenticios entre el coyote y las aves necrófagas, el número de observaciones para *Canis latrans* es siempre menor, por lo que se considera

que las observaciones entre ésta y las otras especies participantes no son comparables. Por ello se analizará por separado en cada sección, la manera en que el coyote utiliza la carroña.

Discusión.

De las tres especies que participan en la desintegración de cadáveres, *Canis latrans* es la que se encuentra con menor frecuencia en el cadáver, además de que no en todos los cadáveres se presentó esta especie. Sin embargo no se puede relacionar la época del año o el hábitat con su ausencia, puesto que los cadáveres a los que no llegó se dispusieron en épocas y hábitats diferentes. Como sólo se tiene un cadáver por cada época-hábitat en los que no se presentó, tampoco se puede afirmar que sea alguno de estos factores los que determinen su ausencia.

En términos generales se podría decir que con excepción del bosque-húmedo, donde sólo se observó un cadáver, el coyote llega a consumir carroña independientemente de la época y/o hábitat, en que ésta se encuentre.

A diferencia del coyote, *Cathartes aura* y *Corvus corax* se presentaron en todas las carroñas. La fre

cuencia de observaciones para el coyote es más baja que la de cuervos y auras debido a las grandes diferencias anatómicas y de conducta alimenticia entre estas especies. El coyote puede consumir grandes cantidades de este alimento en relativamente poco tiempo. En tanto, las aves requieren más tiempo para consumir la misma cantidad, y más aun si tienen que hacer disponible su alimento, como en el caso de la carroña, en donde tienen que invertir tiempo y energía para poder abrirlo y así poder aprovecharlo. El coyote en cambio, puede aprovecharlo aun sin estar abierto, ya que él tiene la capacidad de morder y desgarrar grandes cantidades de carne, dejando el cadáver disponible a las aves necrófagas. Esto hace del coyote una herramienta que facilita a las aves carroñeras el consumo de un cadáver no putrefacto.

De las dos aves necrófagas, *Cathartes aura* es la que se presenta con mayor frecuencia en el cadáver. Esto nos lleva a pesar que se trata de una especie más carroñera que los cuervos. Un indicador de la posible especialización o no en el aprovechamiento de este recurso es a través de las características morfológicas del pico de estos organismos (Cody, 1974; Hespenheide, 1975). De esta manera, al observar el pico de *Cathartes aura* y compararlo con el de *Corvus corax* nos sugiere que la primera especie está mejor adaptada en este aspecto para consumir carne, pues presenta un pico ganchudo fuerte y filoso, propio para un consumo eficaz de este tipo de alimento. En cambio los cuervos, aunque

presentan un pico fuerte, su forma refleja más bien que se trata de un ave de hábitos omnívoros, por lo cual no es el óptimo para arrancar y desgarrar carne, que es lo que se necesita para aprovechar de manera más eficiente la carroña.

Por lo anteriormente dicho, se deduce que es más difícil para los cuervos abrir un cadáver que para las auras, de tal manera que son éstos los que en la mayoría de las veces empezaron a abrir la carroña.

Cuadro 5.4 Frecuencia de observaciones de cada especie en cada cadáver.

N° cadáver	Peso (Kg)	Observ. auras	Observ. cuervos	Observ. coyotes	f.r. auras	f.r. cuervos	$\frac{\text{f.r. auras}}{\text{f.r. cuervos}}$	G
1	29	512	60	1	.8951	.1049	8.53	408.91
2	37	499	722	3	.4087	.5913	.69	40.96
3	27	236	72	2	.7662	.2338	3.28	92.01
4	47	1133	967	4	.5395	.4605	1.17	13.14
5	60	644	45	-	.9347	.0653	14.31	622.59
6	21	463	26	-	.9468	.0532	17.81	474.72
7	30	610	115	2	.8414	.1586	5.30	370.87
8	54	783	1719	6	.3129	.6871	.46	350.82
9	12	271	145	-	.6514	.3485	1.87	38.77
10	36	279	307	2	.5567	.5239	.91	1.34
11	31	324	258	-	.5567	.4433	1.26	7.50
Total		5754	4436	20	.5647	.4353	1.30	2416.63

f.r. = Frecuencia relativa.

$$\chi^2 (\alpha = .05, 1 \text{ g.l.}) = 3.8415$$

$$\chi^2 (\alpha = .05, 10 \text{ g.l.}) = 18.3070$$

5.4. DURACIÓN DEL CADÁVER.

Resultados.

Mediante el análisis de componentes principales se trató de discernir si existía algún factor que - afectara de manera determinante en la duración de las carroñas y la relación que existe entre los factores considerados. Para este análisis consideré 15 factores que a mi juicio tendrían mayor relevancia en la duración del cadáver (factor 2). Estos 16 factores se muestran en el cuadro 5.5.

Primeramente se obtuvo una matriz que explica la variabilidad entre las carroñas. De los eigenvalores obtenidos de esta matriz se encontró que los dos primeros explicaron el 48.8% y 23.3% de la variabilidad entre los cadáveres. El resultado de relacionar estos dos eigenvectores se muestra en la figura 5.1. Para determinar cuáles de los 16 factores explican esa variabilidad (48.8% y 23.3%) se obtuvieron los eigenvectores de los factores. En la figura 5.2 se muestra el resultado de relacionar estos dos últimos eigenvectores.

Discusión.

El tiempo necesario para consumir una -

carroña (duración del cadáver) depende del tamaño del cadáver y, a su vez, éste determina el número de necrófagos que se encuentran en la carroña. Así pues, mientras más grande es el cadáver, lo que implica más alimento, habrá más necrófagos, tanto en conjunto como por especie. Esto significa también que los animales necrófagos estarán más días en la carroña. Por ello, todos estos factores biológicos se encuentran estrechamente relacionados entre sí (Figura 5.2).

En la figura 5.2, se observa sin embargo, que los kilos consumidos por el coyote (factor 15), que es un factor biológico, parece no estar asociado con los demás factores biológicos, ni con los medioambientales (éstos se presentan abajo a la derecha de la figura 5.1). Para determinar el papel que juega el coyote en la duración del cadáver, es más importante considerar este factor (15) y no el número de veces que se observó esta especie en la carroña, pues este factor (6) subvalora la participación real del coyote en el consumo de carroñas. Al comparar las figuras del apéndice D, se aprecia que en efecto la velocidad de descomposición del cadáver no se ve afectada de manera determinante por la participación del coyote. Esto se confirma con los cadáveres 5, 6, 9 y 11 (Apéndice D), en los que a pesar de que el coyote no se presentó, la duración y la velocidad con que fueron consumidos son muy semejantes a las carroñas donde sí se presentó. Sólo en las carroñas 3 y 4 (Apéndice D)

se observó que su presencia aceleró el proceso en gran manera. Es precisamente durante las observaciones de estas carroñas cuando llegaron varios coyotes a comer de ellas y no sólo uno como en los otros casos. Sin embargo, *Canis latrans* es una especie solitaria (Bekoff y Wells, 1980), por lo que podemos afirmar que lo que se observó en la mayoría de las carroñas en cuanto a su velocidad de consumo es un aspecto normal de lo que suele suceder.

Era de esperar que con la participación del coyote, la velocidad de desintegración de la carroña se viera acelerada. El come grandes trozos de carne en relativamente poco tiempo, y por lo tanto deja disponibles a las aves grandes zonas del cadáver. Esta aceleración no se hizo evidente puesto que es muy raro que dos o más aves carroñeras se encuentren comiendo en la misma zona. En caso de que esto suceda, el número de interacciones intra e interespecíficas aumenta y el tiempo que dedican realmente al consumo de carroña disminuye. Por tanto, la participación del coyote en la carroña no afecta determinadamente su duración.

Si se toma en cuenta tanto la diversidad de los necrófagos como su capacidad para consumir este recurso, se observa que, al contrario de Africa Oriental en donde son consumidas carroñas de hasta 100 kg en sólo 30 minutos (Houston, 1974), en "La Michilía" tardan en promedio 5 días

para consumir una carroña de 30 kg aproximadamente. Incluso se observó que el cadáver 5, que fué el que pesó más, fué consumido casi en su totalidad por larvas de mosca. El tiempo que duró esta carroña fue aproximadamente el mismo que las otras, en las que además de insectos intervinieron de mayor forma vertebrados necrófagos. No obstante, por ser una observación contra diez, no se puede afirmar que tanto insectos como vertebrados tardan el mismo tiempo en consumir un cadáver. Además, hay que considerar que este cerdo (5) había muerto dos días antes de disponerlo en el ecosistema, según información de la persona que conseguía los cerdos, por lo que estaba ya putrefacto y muy probablemente con larvas desde el momento en que fue colocado en el campo, sin que nos hayamos percatado de ello. Podemos deducir entonces, que existen algunas variables más que se prestan a confusión para interpretar de manera confiable la duración de esta carroña.

Un aspecto de suma importancia que se observó mediante el análisis de componentes principales, es que los factores ambientales se encuentran correlacionados entre si, pero son independientes a los biológicos (Figura 5.2), es decir, que no influye la época del año en el proceso de desintegración de cadáveres.

Se puede deducir que en las figuras 5.1 y 5.2, el eje "x" pertenece a los factores biológicos y el -

"y" a los factores ambientales. Por lo tanto, al analizar la figura 5.1 observamos que los factores principales que diferencian una carroña de otra son los ambientales. Por esta razón, los cadáveres que se dispusieron en la época húmeda se localizan en esa figura en el eje negativo de "y" o en el eje positivo de "y" pero cerca del origen, mientras que los de época seca se encuentran todos en el eje positivo de "y". Con esto, sin embargo, no se muestra una clara tendencia por algún factor ambiental en particular. Por otra parte, es de notar que, a excepción de la carroña 8, no existen factores biológicos importantes que diferencien el proceso de desintegración entre cada cadáver, ni incluso entre las carroñas de una estación y otra, habiendo deducido ésto por concentrarse la mayoría de las carroñas en un pequeño intervalo del eje "x".

Por lo que respecta al cadáver 8, se observa (cuadro 5.5) que es una carroña que tuvo un comportamiento muy particular, ya que fué la que duró más, los necrófagos por tanto comieron durante más días, hubo más observaciones de coyotes, de cuervos y de carroñeros en general. Por todo ésto, en la figura 5.1 se presenta esta carroña con una gran diferencia respecto de las otras. Además durante las observaciones de este cadáver se presentó notablemente la temperatura máxima media más baja. Es por esta razón que en la figura 5.2 este factor (11) no se encuentra relacionado estrechamente con los factores ambientales.

Cuadro 5.5 Factores que podrían influir en la duración de las carroñas.

Factores	Número de carroña.										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1.- Peso (kg)	29	37	27	47	60	21	30	54	12	36	31
2.- Duración (días)	4	6	4	5	6	4	7	8	4	6	6
3.- N° días que comen	2	4	4	5	6	4	4	8	3	3	5
4.- Observ. auras	512	499	236	1133	644	463	610	783	271	279	324
5.- Observ. cuervos	60	772	72	967	45	26	115	1719	145	307	258
6.- Observ. coyotes	1	3	2	2	0	0	1	6	0	2	0
7.- Total observ. necrófagos	573	1224	310	2101	689	489	727	2508	416	588	582
8.- N° días con auras	2	3	3	5	6	4	3	8	3	3	4
9.- N° días con cuervos	2	4	2	5	5	4	4	8	3	3	5
10.- Temp. media (°C)	15.6	16.5	16.6	15.5	13.8	14.0	12.1	8.0	8.2	10.1	14.2
11.- Temp. máx. media (°C)	23.0	22.7	22.8	21.0	21.1	22.1	21.9	19.1	21.1	23.7	22.9
12.- Temp. mín. media (°C)	8.1	10.2	10.4	10.0	6.5	5.9	2.2	- 3.1	- 4.7	- 3.7	5.6
13.- Precipitación total (mm)	1.7	25.3	40.0	25.0	58.4	16.6	5.5	0	0	0	0
14.- N° días con lluvia	3	4	4	3	5	2	3	0	0	0	0
15.- Kg consumidos por coyote	4 [^]	5.6	15.7	12	0	0	0	12.5	0	1.5	0
16.- kg al dejar el cadáver	0	0.7	0.5	4.3	20.0	8.5	8.0	23.5	5.0	15.0	11.0

[^] = kg estimados.

FIGURA 5.1 EIGENVECTOR QUE EXPLICA EL 23.3%(EJE 1) Y EIGENVECTOR QUE EXPLICA EL 48.8 %(EJE 2)
DE LA VARIABILIDAD ENTRE LOS CADAVERES.

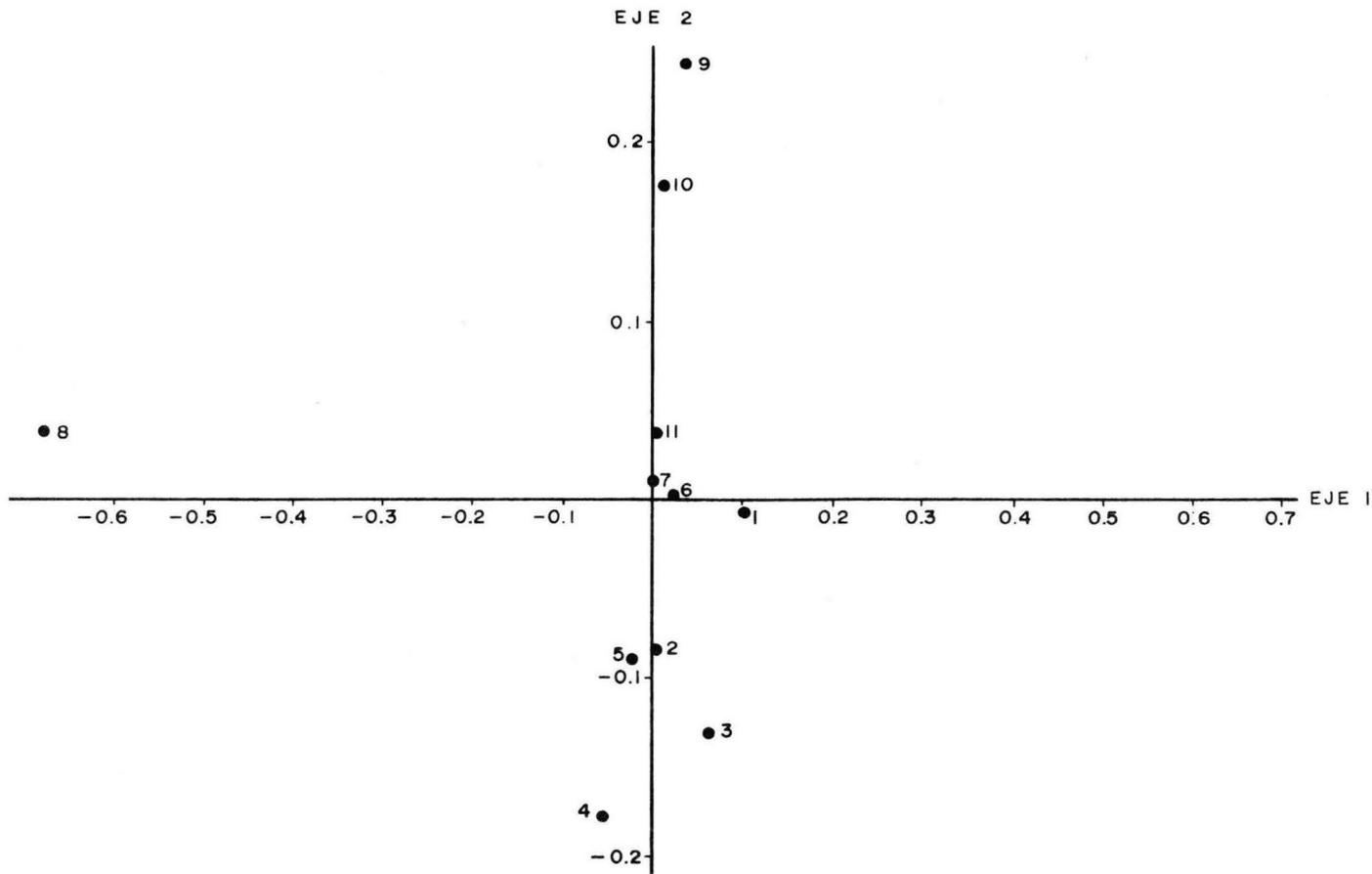
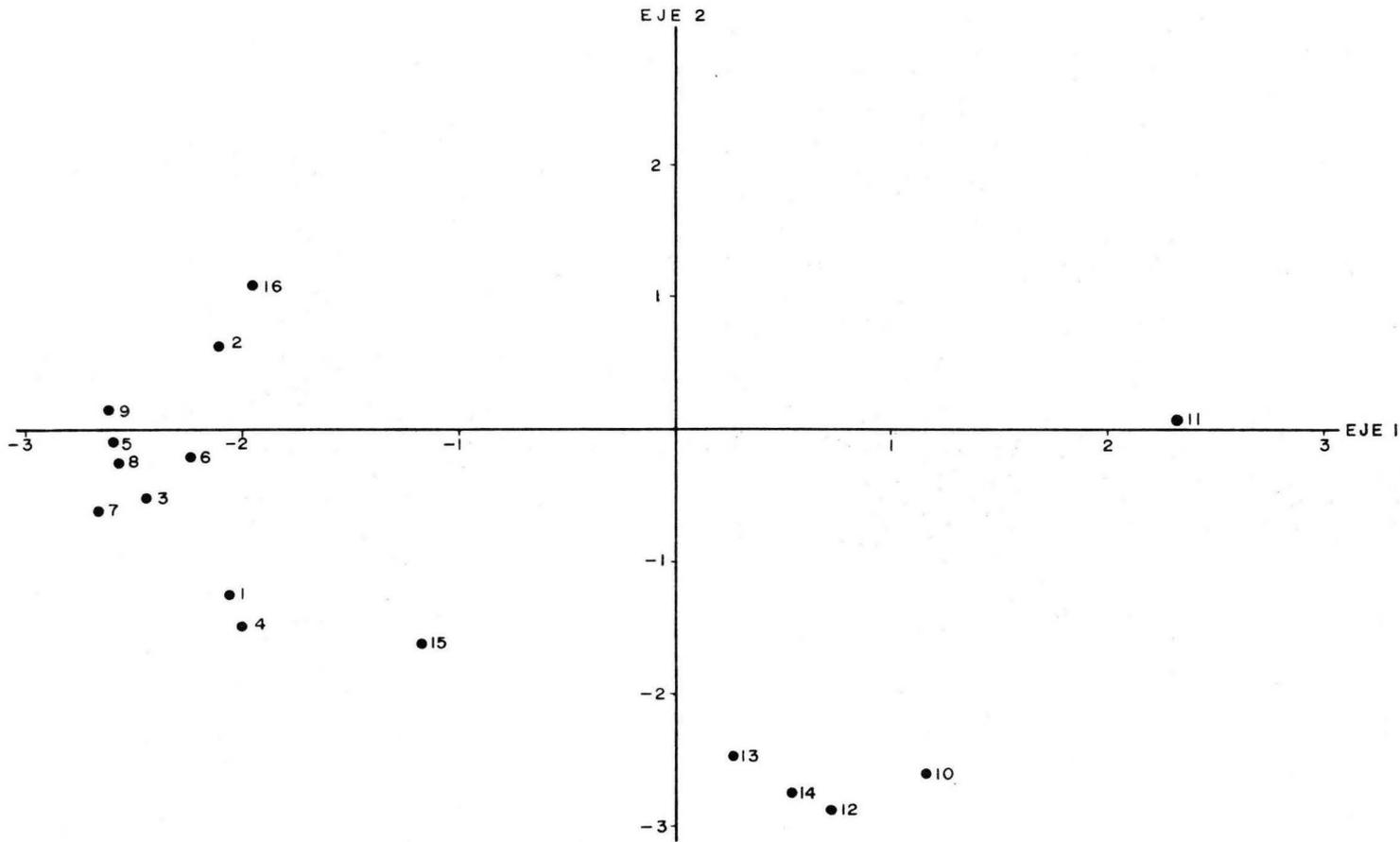


FIGURA 5.2 EIGENVECTORES DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y BIOLÓGICOS QUE EXPLICAN EL 23.3%(EJE 1) Y EL 48.8%(EJE 2) DE LA VARIABILIDAD DE LOS CADAVERES.



5.5. USO DIFERENCIAL DE LAS PARTES DEL CADÁVER.

Resultados.

De las 6 partes del cadáver consideradas, se observa (Cuadro 5.6) que los cuervos y auras consumen todas las partes del cadáver excepto hueso. En cambio, el coyote, lo único que no consume son partes blandas ni trozos esparcidos.

Como auras y cuervos consumen las mismas porciones del cadáver, se trató de probar si existe alguna preferencia de cada especie por alguna porción en particular o si ambas consumen las mismas porciones indistintamente. Para ello se obtuvo el número total de observaciones (considerando todos los cadáveres) por especie para cada porción, a partir de estos resultados se aplicó una prueba de G de la siguiente manera: (Ezcurra y Montaña, en prensa)

$$G_i = 2 \left(\sum_{i=1}^s n_{ai} \ln \frac{n_{ai} n}{n_a n_{.i}} + n_{bi} \ln \frac{n_{bi} n}{n_b n_{.i}} \right)$$

- G_i = es la prueba de G para la parte del cadáver i
 n_{ai} = es el número de observaciones de la especie a en la parte del cadáver i
 n_{bi} = es el número de observaciones de la especie b en la parte del cadáver i
 n = número total de observaciones de las 2 especies en todas las partes del cadáver.
 $n_{.i}$ = número de observaciones de las dos especies en la parte del cadáver i
 G_i se distribuye como una χ^2 con 1 grado de libertad.

Los resultados de esta prueba se muestran en el cuadro 5.7. Únicamente el valor de G obtenido para las vísceras no fue significativo. Esto indica que cuervos y auras consumen la misma proporción de vísceras. Por el contrario, las demás porciones consideradas son consumidas en mayor proporción por una u otra especie. Nuevamente cabe señalar que la distribución de este estadístico es semejante a la de χ^2 por lo que los valores obtenidos se compararon con los valores de χ^2 ($\alpha = .05$, 1 g.l.). En el mismo cuadro se observa la frecuencia relativa por especie para cada parte del cadáver. Para hacer más evidente la preferencia de cada especie por cada parte del cadáver se obtuvo la proporción de la frecuencia relativa de auras entre la de cuervos. Estos resultados se muestran en la figura 5.4. Se obtuvo la proporción de cada parte del cadáver (f. rel. c/parte) para te-

ner una idea de su abundancia en cerdos (Cuadro 5.7 y figura 5.3). Para ello se pesó cada una de las partes consideradas de un cerdo de 50 kg. Este cerdo fué sacrificado en "La Michilía" para el consumo de una familia. No se pudo hacer lo mismo para el coyote, puesto que es una especie silvestre. En las Reservas de la Biosfera está prohibido matar cualquier especie silvestre.

Para cuantificar la diversidad de partes consumidas por especie así como la sobreposición de auras y cuervos en el consumo de este recurso (considerando momentáneamente sólo las partes del cadáver) se obtuvo un índice de amplitud de nicho y sobreposición de especies, para cada cadáver y tomando en cuenta los 11 cadáveres juntos (Cuadro 5.8). Los índices usados se derivan del estadístico G de acuerdo a Ezcurra y Montaña (en prensa). Las fórmulas usadas son:

Para amplitud de nicho.

$$G = 2 \sum_{i=1}^s n_i \ln \frac{n_i s}{n}$$

G se distribuye como χ^2 con (s-1) grados de libertad.

G en este caso, alcanza un valor de máximo con:

$$G_{\text{máx}} = 2n \ln s$$

n_i = frecuencia de la especie a en la parte del cadáver i
 s = partes del cadáver consideradas (estados del recurso)
 n = total de observaciones de la especie a en todas las partes del cadáver.

Finalmente el índice de amplitud de nicho se calcula como:

$$B = 1 - \frac{G}{G_{\text{máx}}}$$

Para sobreposición de especies.

$$G = 2 \left(\sum_{i=1}^s n_{ai} \ln \frac{n_{ai} n}{n_a n_{.i}} + n_{bi} \ln \frac{n_{bi} n}{n_b n_{.i}} \right)$$

G se distribuye como χ^2 con (s-1) grados de libertad

$$G_{\text{máx}} = 2n \ln 2$$

para una completa separación del nicho.

El índice de sobreposición se obtiene como:

$$O_{ab} = 1 - \frac{G}{G_{\text{máx}}}$$

Tanto el índice de sobreposición (O_{ab}) - como el de amplitud de nicho (B) tienen un rango de 0 a 1;

1 cuando hay una completa sobreposición y una máxima amplitud de nicho y 0 cuando existe una completa separación de nicho y una amplitud de nicho pequeña.

La ventaja de estos índices con respecto a otros es que la decisión para considerar una alta o baja sobreposición y amplitud de nicho se basa en pruebas estadísticas. No es por tanto una apreciación subjetiva. En el apéndice B se muestra un ejemplo del procedimiento seguido para calcular el índice de sobreposición de especies, un razonamiento semejante se aplica para calcular el índice de amplitud de nicho (Apéndice C). En todos los cadáveres fué significativo el valor de G obtenido, o sea que sí hay preferencias por cada especie en algún tipo de porción y además existe una alta sobreposición en el consumo de este recurso (cadáver) por auras y cuervos.

Discusión.

Aunque se distinguieron 6 partes del cadáver, esto no necesariamente implica que los animales que consumen este recurso también lo distinguan (Abrams, 1980; Hurlbert, 1978). Es precisamente ésto lo que sucedió con el coyote. Debido a su talla y forma de alimentarse (le dá grandes mordidas al cadáver) sólo se concreta en el consumo

de carne. Esto algunas veces implica comer también piel, - vísceras y huesos. El consumo de esta última porción no se observó directamente, pues se lo llevaba para probablemente roerlo en algún otro sitio.

En primera instancia se observó que tanto auras como cuervos consumen todas las partes del cadáver a excepción de hueso. Este no podría ser consumido por - ellos tan fácilmente, ya que su pico es débil en comparación con la dureza del hueso. Tampoco presentan alguna estrategia para aprovecharlo, como en el caso del quebrantahuesos en Europa (*Gypaetus barbatus*) (Hiraldo, et al., 1979). Por ello, para incluir en su dieta calcio, se ha sugerido que - éste es tomado de huesos de animales pequeños o bien, que dependen en cierta manera de los mamíferos carnívoros, quienes por tener más capacidad y fuerza para romper huesos, podrían dejar trozos esparcidos de éstos que serían aprovechados por las aves carroñeras. (Mundy y Ledger, 1976). Ellas necesitan grandes cantidades de este alimento, sobre todo durante el crecimiento (Kemp y Kemp, 1975; Mundy y Ledger, 1976).

De tal forma, la utilización de la carroña por cuervos y auras se concreta al consumo de partes blandas, piel, músculos, vísceras y trozos esparcidos alrededor de cadáver. Esto implica que la gran masa del cadáver se - encuentre en competencia, pues las partes en las que difiere

el consumo de la carroña por estas tres especies son energéticamente de bajo interés. Constituyen el 3% en peso fresco para los huesos, que son consumidos posiblemente por el coyote y el 2% en peso fresco de partes blandas que son consumidas por auras y cuervos.

Al comparar la frecuencia para cada parte del cadáver entre auras y cuervos se encuentra que existen diferencias en el consumo de cada porción (Figura 5.4).

Cathartes aura prefiere consumir partes blandas y piel con carne adherida a ella. La preferencia por esta última parte se puede explicar al observar su pico, que es ganchudo, fuerte y filoso comparado con el de *Corvus corax*, lo que le facilita abrir el cadáver. Y en efecto las auras son las que generalmente abren el cadáver. Por tanto, será esta especie la que consuma la mayor parte de piel y carne adherida a ella. Para que ella pueda abrir la carroña, necesita ir limpiando poco a poco la piel como si estuviera haciendo una disección. Una vez que ha sido abierto el cadáver, generalmente por la región abdominal y/o ano, las vísceras quedan dispuestas, - permitiendo que las auras consuman esta porción. Pero por otra parte, una vez rota la piel, o sea una vez abierto el cadáver, es más fácil que los cuervos empiecen a comer músculo. Lo anterior se debe a que aunque es su pico fuerte, - también es alargado, lo que le dificulta desgarrar y por tanto abrir la carroña. Los cuervos se concentran pues en el -

consumo de músculo. En un momento dado los cuervos pueden - llegar también a consumir vísceras antes que las auras. Estas razones conducen a concluir que las vísceras son consumidas indistintamente por las dos especies. De esta forma, al igual que los milanos (*Milvus migrans*) en el SE de España - (Alvarez, *et al.*; 1976) necesita de cierta actividad previa para consumir músculos y vísceras. Estas partes resultan ser junto con la piel y carne adherida a ella, las más remunerativas energéticamente, representan el 45%, 19% y 30% (en peso) de un cadáver respectivamente.

En lo que respecta a partes blandas y trozos esparcidos, utilizados preferentemente por auras y cuervos respectivamente, se puede decir lo siguiente: Aunque sí hay preferencia por partes blandas, la diferencia en su utilización es mínima ($G = 4.42$). Esto se debe a que por su consistencia y disposición (ojos, lengua, labios, ano etc.), resultan ser fácilmente adquiribles, lo que hace pensar que tanto cuervos como auras podrán consumirlas sin esforzarse mucho para conseguirlas.

Por ser los cuervos más pequeños que las auras y debido a su comportamiento alimenticio (pica más que desgarrar), es más probable que esta especie consuma trozos esparcidos alrededor del cadáver. Y en efecto, son los cuervos los que consumen la mayor proporción de trozos esparcidos,

estos resultados corroboran las observaciones hechas por -
Hewson (1981).

Resumiendo, se podría considerar que las partes principales que estarían en competencia son: piel y músculos, los cuales son aprovechados por *Cathartes aura* y *Corvus corax* respectivamente. Junto con estas porciones y las vísceras, son las partes más costeables energéticamente (Figura 5.3.). Es de esperar que durante su consumo exista una mayor cantidad de interacciones inter e intraespecíficas. Por lo anterior, resulta evidente una alta sobreposición, - entre auras y cuervos, en el aprovechamiento de este recurso.

Tanto para cada cadáver como en conjunto, se obtuvo un índice de sobreposición de .99 (Cuadro 5.8). Esto no indica que exista competencia (Colwell y Futuyma, - 1971; Slobodchikoff y Schultz, 1980) sino antes bien, una estabilidad de este sistema (cadáver-necrófagos) que permite que estas especies coexistan en el cadáver.

Es importante señalar que el índice de amplitud que aquí se usó, al igual que los usualmente utilizados como por ejemplo el de Levins (1968), considera que todos los estados del recurso son igualmente abundantes. Sin embargo, ésto no se presenta en la mayoría de las comunida-

des naturales (Feinsinger, *et al.*, 1981), y menos aún en los estados del recurso considerados en esta parte del estudio. Feinsinger, *et al* (1981) propone un índice para amplitud de nicho, en el que además de la abundancia del alimento, se necesita saber el número de individuos necesarios para consumir cada uno de los estados del recurso. Por tanto no se puede utilizar tal índice en este estudio, pues por la forma en que fueron tomados los datos no se puede estimar el número de individuos necesarios para consumir cada parte del cadáver. Lo anterior se debe a que además de que la cantidad de alimento que un animal puede obtener comiendo carroña depende de sus métodos para penetrar a ella (Houston, 1979), hay que considerar la diferente facilidad con que se consigue - cada parte del cadáver y las interacciones inter e intraespecíficas que influyen en el período de alimentación (Hewson, 1981). Como cualquier estimación hecha a partir de los resultados obtenidos tendría un alto grado de error, he preferido utilizar el índice de amplitud de nicho a partir de la prueba de G (Ezcurra y Montaña, en prensa) por las ventajas antes mencionadas. De esta manera se encontró un índice de amplitud que oscila alrededor de .60 para ambas especies, - en el caso de cada cadáver, y tomando los 11 cadáveres en - conjunto se obtuvo un índice de .66 para las dos especies. Lo anterior nos indica que no están tan especializadas en conseguir alguna parte del cadáver en particular, como sucede en Africa Oriental (Houston, 1974b, 1975; Kruuk, 1967).

Estas dos especies pueden utilizar en un momento dado todas las partes del cadáver, pese a las limitaciones morfológicas que se presentan en el caso de los cuervos. Las preferencias que se observaron para cada especie podrían ser por tanto un reflejo de su comportamiento alimenticio dadas sus características anatómicas y el resultado de las interacciones inter e intraespecíficas que se presentan durante el día, lo que -afecta de cierta forma la facilidad con que se consigue cada parte del cadáver. Se ha mostrado por ejemplo, que los individuos más hambrientos, en el caso de los buitres, son los que desplazan a los otros del cadáver (Anderson y Horwitz, 1979).

Cuadro 5.6 Partes del cadáver consumidas por cada especie

Especie	Partes del Cadáver					
	Partes blandas	Piel	Músculos	Vísceras	Trozos esparcidos	Huesos
coyote	-	+	+	+	-	+
auras	+	+	+	+	+	-
cuervos	+	+	+	+	+	-

+ = consumió.

- = no consumió.

Cuadro 5.7 Preferencia de auras y cuervos por alguna (s) parte (s) del cadáver.

Parte cadáver	Observ. auras	Observ. cuervos	f.r. auras	f.r. cuervos	$\frac{\text{f.r. auras}}{\text{f.r. cuervos}}$	G	f.r. c/parte
P.bl.	177	98	0.04	0.03	1.33	4.42	0.02
Piel	1936	1156	0.46	0.38	1.21	25.45	0.30
Músculos	1602	1370	0.38	0.45	0.84	21.98	0.45
Vísceras	286	174	0.07	0.06	1.17	3.07	0.19
T. esparcidos	185	213	0.04	0.07	0.57	21.95	variable
Huesos	0	0	0	0	0	-	0.03

χ^2 (con 1 grado de libertad y $\alpha = .05$) = 3.81

f.r. = frecuencia relativa.

FIGURA 5.3 PROPORCION DE CADA PARTE DEL CADAVER .
DE UN CERDO DE 50 Kg.

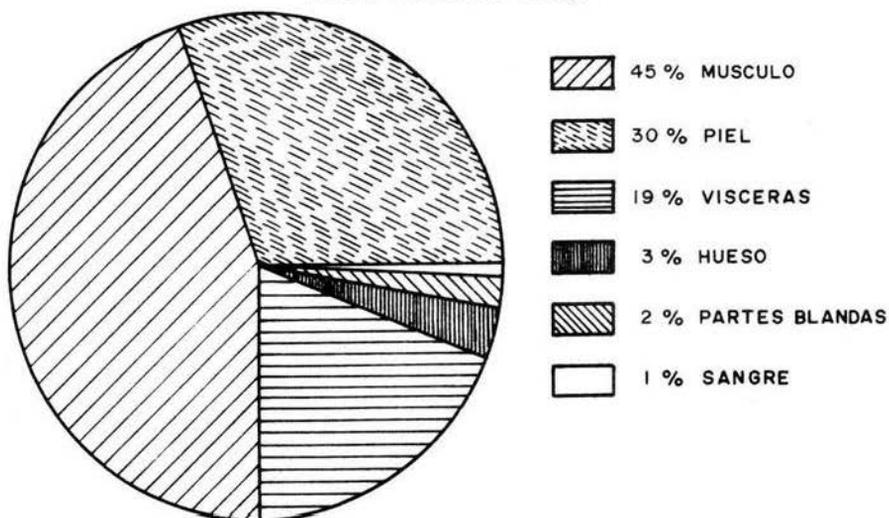
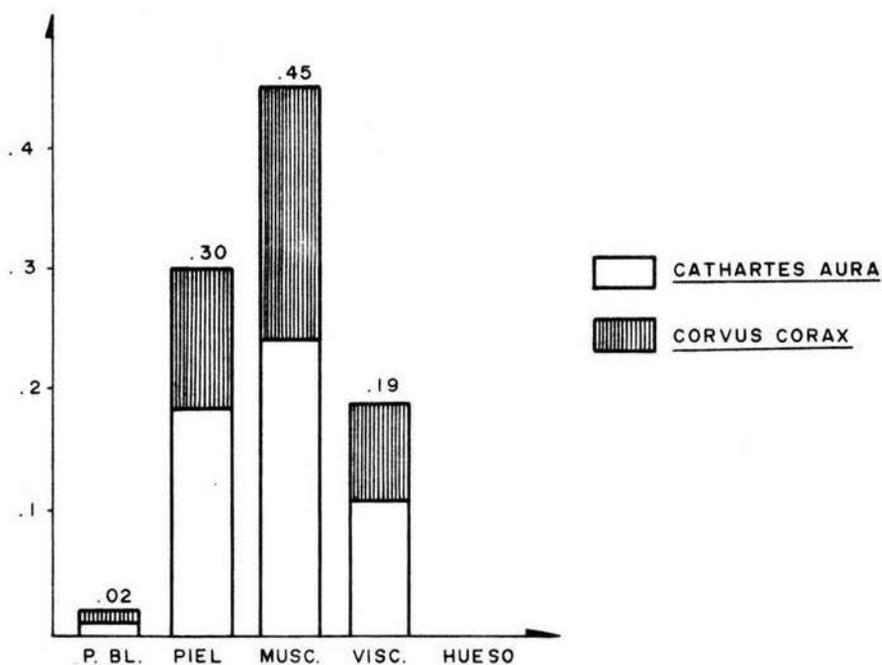


FIGURA 5.4 PROPORCION CONSUMIDA POR AURAS Y CUERVOS,
DE CADA PARTE DEL CADAVER.



Cuadro 5.8 Medidas de amplitud de nicho y sobreposición de auras y cuervos en el consumo de las diferentes partes del cadáver.

Nº cadáver	Sobreposición	Amplitud (auras)	Amplitud (cuervos)
1	.9795	.5173	.5494
2	.9856	.7586	.7378
3	.9822	.6880	.4724
4	.9860	.5512	.4962
5	.9890	.3709	.4149
6	.9793	.5792	.7513
7	.9517	.5274	.5069
8	.9910	.6060	.4869
9	.9868	.4345	.5270
10	.9894	.5632	.5960
11	.9960	.4411	.5118
T o t a l	.9961	.6581	.6638

5.6 USO DIFERENCIAL DEL TIEMPO.

Resultados.

El uso diferencial de la carroña a través del tiempo nos podría ayudar a explicar la coexistencia de los diferentes necrófagos en un ecosistema. Este aspecto se puede tratar desde dos puntos de vista: A lo largo del año (estacionalidad) y a través de cada día, ya sea que algunas especies aprovechen la carroña los primeros días pero en diferente horario. El primer punto se ha estado estudiando en cada uno de los incisivos anteriores y en particular en el capítulo 5.4. No se encontraron diferencias en su consumo debidas a la época del año. El segundo aspecto es el que nos ocupará a continuación.

Como primer punto podemos decir que mientras cuervos y auras consumen la carroña siempre durante el día, el coyote suele hacerlo durante la noche. Sólo en 3 de las 20 ocasiones en que el coyote llegó a la carroña (15%) se alimentó de ella durante el día (Figura 5.5).

Puesto que auras y cuervos comen del cadáver durante el día, se dividieron las observaciones diarias por cada hora. Esto se hizo para ver si existía alguna hora

en particular en que cada una de estas especies consumiera preferentemente este recurso. Se manejaron estos resultados por separado para cada cadáver, puesto que la duración de la carroña depende de su tamaño (Capítulo 5.4), por lo que no es conveniente en este caso manejar los resultados de todos los cadáveres conjuntamente.

Las observaciones de cada hora por especie para cada cadáver se trabajaron de la siguiente manera: Primero se utilizó un análisis factorial (Orlóci, 1978 : 89.) para ver si existían diferencias en el horario de utilización de cada especie. Este análisis, semejante a un análisis de varianza, se utiliza para series de frecuencias, como es el caso del tipo de observaciones que se obtuvieron en este trabajo. Es así que se encontró que *Cathartes aura* y *Corvus corax* consumen en horarios diferentes este tipo de recurso. Para conocer cuál es el horario de alimentación de cada especie en la carroña, se obtuvo la hora promedio en que cada especie se alimentaba de la carroña. Posteriormente se obtuvo la frecuencia de las horas promedio por especie, para dar una idea global del horario diferencial en el uso de la carroña. Estos resultados se muestran en la figura 5.6.

Al igual que en el capítulo anterior, se calculó el índice de sobreposición y amplitud en la utilización temporal de este recurso de acuerdo a Ezcurra y Montaña (en prensa). Los resultados de estos índices se muestran

en el cuadro 5.10.

Como último intento para explicar la coexistencia de *Cathartes aura* y *Corvus corax* en el cadáver, se realizó una prueba de G (Sokal y Rohlf, 1981) para analizar la frecuencia con que estas especies se encontraron juntas en el cadáver (Cuadro 5.11). Se consideraron para ello las observaciones de cada cinco minutos.

Discusión.

Analizando los resultados anteriores, lo primero que se observa es que los cuervos y auras consumen este recurso durante el día a diferencia del coyote - quien lo come durante la noche (Figura 5.5). Esto se debe a que el coyote es un animal de hábitos nocturnos. En algunas regiones sin embargo, se ha visto que la hora de su mayor actividad cambia dependiendo de las condiciones climáticas de la zona (Bekoff, 1977), pero parece que en "La Michilfa" esto no sucede, ya que la mayor parte de las veces que llegó al cadáver fué durante la noche, tanto en época húmeda como en época seca. Consecuentemente, existe un reparto evidente de la carroña a través del tiempo entre *Canis latrans* y las aves necrófagas. En caso de que el coyote llegue durante el día, fácilmente desplaza a las aves carroñeras, evi

tando un contacto físico entre ellos.

Se observó que el coyote tiende a utilizar este recurso los últimos días (Cuadro 5.9). Ello nos sugiere nuevamente que depende en cierta forma de las aves necrófagas para utilizar la carroña, es decir para localizarla.

La utilización de la carroña por parte de *Cathartes aura* y *Corvus corax* ocurre en los mismos días. Además se encuentran aparentemente la mayor parte del día - juntos. Existen pequeñas diferencias en su horario de utilización, pues los cuervos tienden a llegar más temprano que las auras al cadáver (Figura 5.6). Esto se debe a que las auras se valen de corrientes térmicas para desplazarse (Bang, 1962; Pennycuick, 1971; Stager, 1964), por lo que su mayor actividad será en las horas en que el ambiente es cálido. Sin embargo, existen ocasiones en que las auras llegan más temprano que los cuervos al cadáver. Esto se atribuye a que una vez que ha sido localizada la carroña, las auras suelen dormir en árboles cercanos a ella; situación que les permite desplazarse fácilmente hacia el cadáver. Pero la dificultad que representa para ellas ascender nuevamente a los árboles, hace riesgosa su presencia las primeras horas del día, de allí que a pesar de que están tan cerca del cadáver, su mayor actividad no es durante esas horas.

Por el contrario, los cuervos sí son capaces de llegar temprano a la carroña. Ellos batan ágilmente las alas para desplazarse, por lo que no dependen de las corrientes térmicas. Se observó también que esta especie - suele retirarse del cadáver más temprano que las auras. Esto se debe a que los cuervos a diferencia de las auras, suelen regresar a sus nidos o dormideros diariamente. Estas diferencias en el horario de alimentación de las carroñas suele mantenerse en todas las épocas y hábitats (Figura 5.7).

Aunque existen ligeras diferencias en el horario de consumo de la carroña por cuervos y auras, se observa (Figura 5.6) que están la mayor parte del día juntos. Por lo tanto los índices de sobreposición y amplitud son altas (Cuadro 5.10).

El análisis del cuadro 5.11 nos muestra que a pesar de que auras y cuervos se encuentran juntas en el cadáver la mayor parte del día, suelen excluirse. Esto lo podríamos considerar una evidencia de las pautas de comportamiento inter e intraespecíficas de estas aves, con las que tienden a excluirse.

FIGURA 5.5 UTILIZACION DIFERENCIAL DE LA CARROÑA A TRAVES DEL TIEMPO.

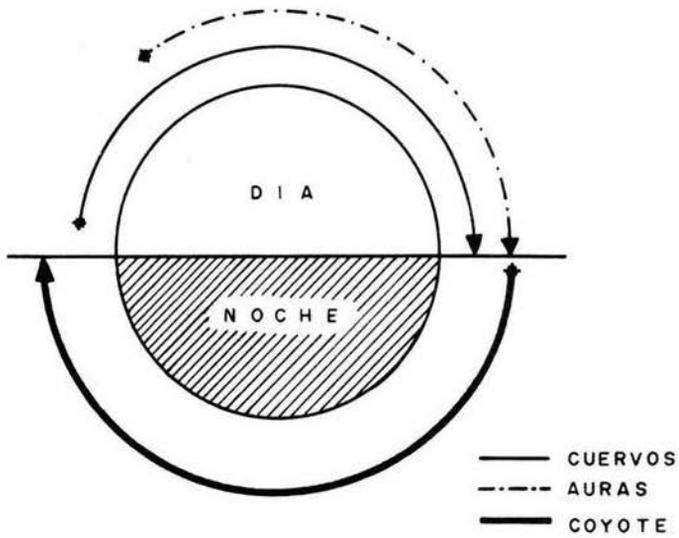
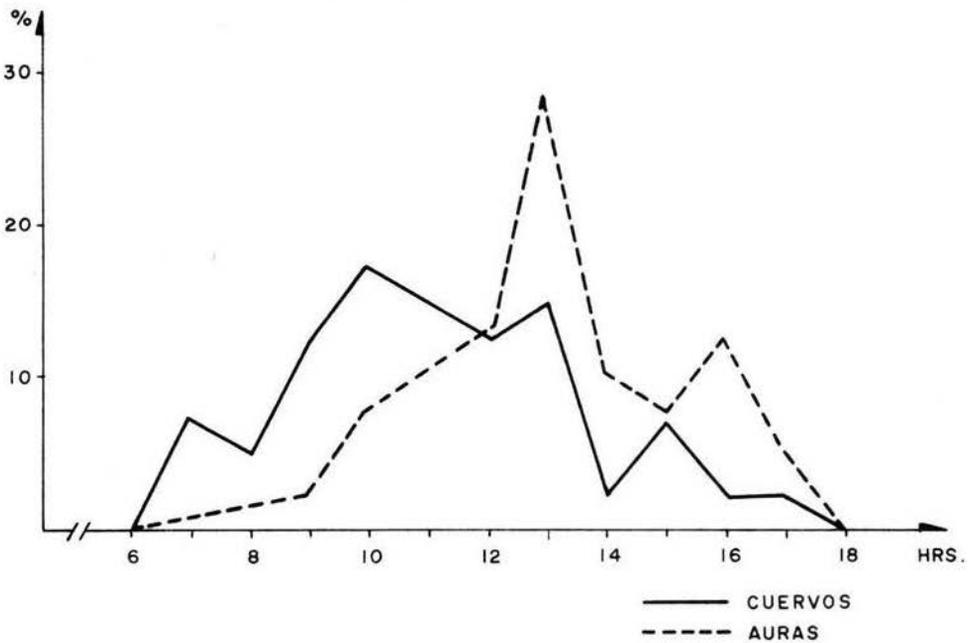


FIGURA 5.6 HORARIO DE UTILIZACION DE LA CARROÑA POR CATHARTES AURA Y CORVUS CORAX.



Cuadro 5.9 Observaciones diarias de *Canis latrans* en cada cadáver.

N° Cadáver	Días							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1				D				
2				N	D-N			
3		N	N					
4			N*	N*	N*	N*		
5								
6								
7							N	N
8	N	D-N		N	N		N	
9								
10			N	N				
11								

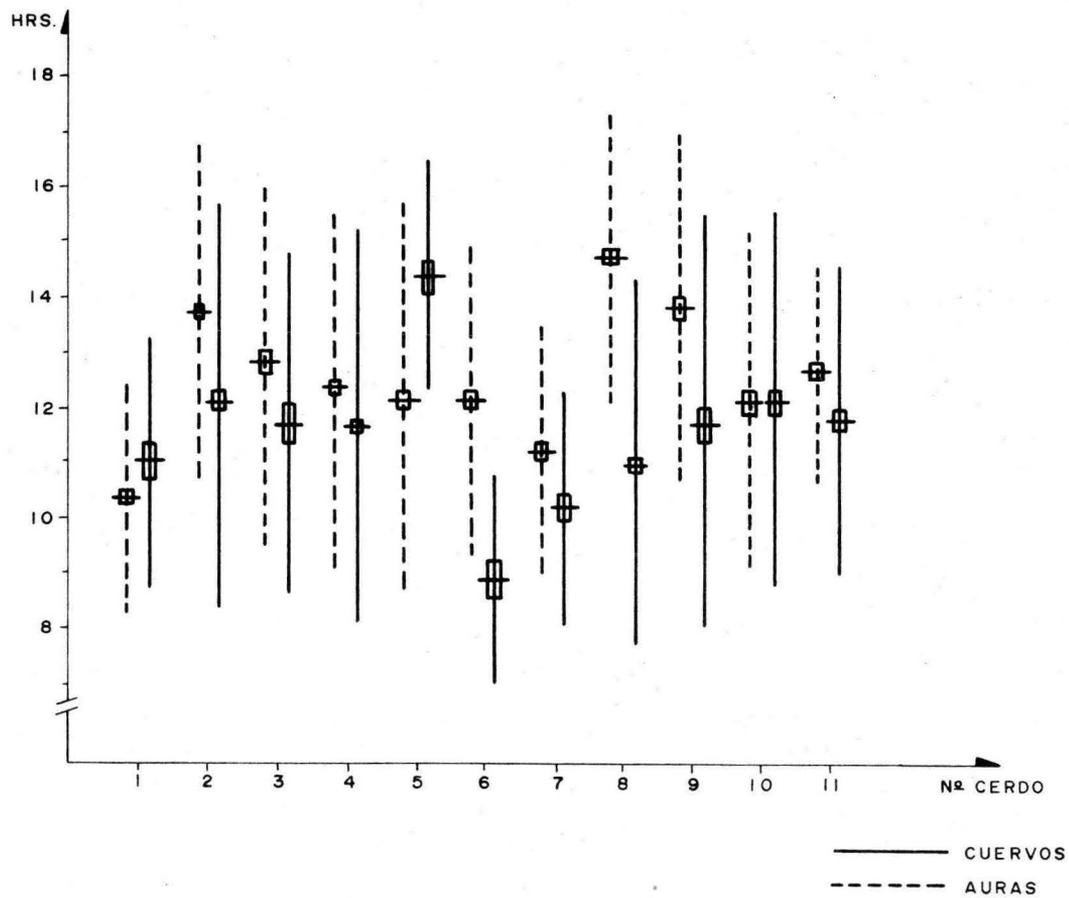
D = se presentó un coyote durante el día.

N = se presentó un coyote durante la noche.

N* = se presentaron varios coyotes durante la noche.

D-N = se presentó un coyote durante el día y en la noche.

FIGURA 5.7 HORARIO DE ALIMENTACION DE AURAS Y CUERVOS EN CADA CADAVER.



Cuadro 5.10 Medidas de amplitud y sobreposición en el horario de utilización de la carroña por auras y cuervos.

N° Cadáver	Sobreposición	Amplitud (auras)	Amplitud (cuervos)
1	.9846	.9423	.8430
2	.9236	.9287	.9423
3	.9604	.8323	.7797
4	.9670	.9620	.9506
5	.9713	.8956	.6371
6	.9515	.9565	.5155
7	.9845	.9446	.9011
8	.8722	.8910	.8742
9	.9053	.9461	.8623
10	.9553	.9300	.9304
11	.9089	.8628	.9287
T o t a l	.9754	.9589	.9387

Cuadro 5.11 Estadístico G para probar la probabilidad con que auras y cuervos comen conjuntamente del cadáver.

N° Cadáver	G	grados de libertad de χ^2 ($\alpha = .05$)
1	12.54	3
2	82.21	4
3	37.41	2
4	207.46	4
5	30.73	5
6	10.83	3
7	34.80	6
8	36.67	7
9	26.77	3
10	49.88	6
11	16.63	4

6

CONCLUSIONES

- En la Reserva de la Biosfera de "La Michilía", que es un ecosistema representativo del bosque templado seco de encino-pino mexicano, se encuentran - tres especies principales de vertebrados necrófagos: *Cathartes aura*, (aura); *Corvus corax*, (cuervo) y *Canis latrans* (coyote). Sin embargo, no son los únicos vertebrados capacitados para consumir este tipo de alimento, ya que cualquier vertebrado que coma carne podrá alimentarse de carroña si se le presenta la oportunidad.

- De las tres especies antes mencionadas, ninguna es exclusivamente necrófaga, aunque *Cathartes aura* podría serlo, pues el proceso más importante que permite consumir carroña, es la localización de ésta, y *Cathartes aura* es la especie que está mejor adaptada pa

ra realizar de manera eficiente esta función.

- El pico y garras de *Corvus corax* no están tan adaptadas como las de los auras para el consumo de carne; en virtud de que aquélla es una especie más bien omnívora.

- El tipo de locomoción de las aves, en comparación con la del coyote, les facilita la localización de cadáveres. Por ello el coyote depende de las aves necrófagas para localizar la carroña.

- *Canis latrans* facilita el aprovechamiento de este recurso a las auras y cuervos. Debido a sus características morfológicas y conducta alimentaria, el coyote en caso de que se presentara frecuentemente a consumir este tipo de alimento, aceleraría de gran manera su desintegración, pues en relativamente poco tiempo puede consumir grandes cantidades de carne.

- El coyote consume principalmente carroña durante la noche, en tanto que los cuervos y las auras se alimentan durante el día.

- Debido a la forma del pico, y muy probablemente a su conducta alimentaria, auras y cuervos con

sumen diferentes partes de la carroña. Las auras consumen la mayor parte de la piel y carne adherida a ella, mientras que los cuervos se alimentan en gran medida de músculos y carne adherida a huesos, y trozos esparcidos alrededor del cadáver.

- El que no haya en esta zona ninguna especie exclusivamente carroñera se debe a que los cadáveres de animales de mediano y gran tamaño, que son las más redituables energéticamente para estas especies, son muy limitadas y esporádicas, por lo que en cierta manera no es conveniente que existan especies especializadas en la utilización de este recurso, pues sería una desventaja para sus poblaciones depender únicamente de él. Sin embargo, sería conveniente hacer estudios de hábitos alimenticios de *Cathartes aura* al menos, para explicar de manera más confiable esta situación.

- Por lo expuesto anteriormente se deduce por qué, a diferencia de los ecosistemas africanos y europeos donde existen más especies de grandes herbívoros y en mayor cantidad, en América no exista gran diversidad de necrófagos en una misma zona, siendo también esta la causa de que para consumir un cadáver de 30 kg - más o menos, requieran 5 días aproximadamente, en tanto que en Africa un cadáver de 100 kg es consumido en tan

sólo 30 minutos.

- Aunque en la zona donde se realizó este estudio existen variaciones climáticas y hay al menos - dos tipos de hábitats diferentes, estos factores no modifican el proceso de desintegración de cadáveres. Aunque en esta zona no se llegó a observar a *Coragyps atratus*, que es otra especie necrófaga cuya distribución es similar a la de *Cathartes aura* (y que teóricamente podrían convivir en la misma área), parece que entre ellas sí hay cierta disgregación en el hábitat que ocupa cada una de ellas, probablemente debido a la territorialidad. Prefiriendo ocupar *Coragyps atratus* las zonas urbanas a diferencia de *Cathartes aura*, quien ocupa ecosistemas no perturbados. Es de suponer que en caso de que estas dos especies se encontraran juntas, el esquema de reparto de carroña aquí presentado se vería modificado.

Por último hay que considerar que entre auras y cuervos podrían existir sistemas de comunicación inter e intraespecíficos que permitirían el establecimiento de jerarquías que explicaría la posibilidad de utilizar este recurso simultáneamente.

B I B L I O G R A F I A

- ABRAMS, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap.
Ecology, 61 : 44 - 49.
- ALLEY, T.R. 1982. Competition theory, evolution and concept
of an ecological niche. Acta Biotheoretica, 31 :
165 - 179.
- ALVAREZ, F., L. Arias de Reyna and F. Hiraldo. 1976. Interac-
tions among avian Scavengers in Southern Spain.
Ornis. Scand., 7 : 215 - 226.
- ANDERSON, R.S. 1982. Resource partitioning in the carrion bee
tle (Coleoptera: Silphidae) fauna of Southern Onta
rio: Ecological and Evolutionary considerations.
Can. J. Zool., 60 : 1314 - 1325.
- ANDERSON, D.J. and R. J. Horwitz. 1979. Competitive interac-
tions among vultures and their avian competitors.
Ibis, 121 : 505 - 509.

- ATTWELL, R.J.G. 1963. Some observations on feeding habits, behaviour and inter-relationships of Northern Rhodesian vultures. Ostrich, 34 : 235 - 247.
- BANG, B.G. 1964. The nasal organs of the black and turkey vultures; a comparative study of the cathartid species *Coragyps atratus atratus* and *Cathartes aura septentrionalis* (with notes on *Cathartes aura falklandia*, *Pseudogyps bengalensis* and *Neophron percnopterus*). J. Morph., 115 : 153 - 184.
- BEKOFF, M. 1977. *Canis latrans*. Mammalian species, 79: 1 - 9.
- BEKOFF, M. y M.C. Wells. 1980. Ecología social de los coyotes. Investigación y Ciencia, 45 : 88 - 98.
- BULLOCK, D.S. 1956. Vultures as disseminators of anthrax. Auk, 73 : 283 - 284.
- CLEVELAND, A.B. 1961. Life Histories of North American Birds of Prey. Dover Publications. Inc. New York. 1:12-27.
- CODY, M.L. 1974. Competition and the Structure of Bird Communities. Monogr. Pop. Biol., Princeton Univ. Press. 318 pp.
- COLWELL, R.K. and D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of the niche breadth and overlap. Ecology, 62:27 - 32.
- EZCURRA, E. and C. Montaña. 1983. On the Measurement of Association Between Plant Species and Environmental Factors. Oecología Generalis. (en prensa).

- FEINSINGER, P., E. Spears and R. W. Poole. 1981. A Simple -
Measure of niche Breadth. Ecology, 62 : 27 - 32.
- FRIEDMANN, H. 1950. The Birds of North and Middle America.
Bull. U.S. Natl. Mus., 50 : 1 - 793.
- GALLINA, S., M.E. Maury y V. Serrano. 1978. Hábitos alimenticios del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Rafinesque) en la Reserva de "La Michilfa", estado de Durango. In G. Halffter (Ed.). Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango. Instituto de Ecología. 4: 47 - 108. México.
- GARCIA, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarse a las condiciones particulares de la República Mexicana). 2a. Ed. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México. 246pp.
- HESPENHEIDE, A.H. 1975. Prey Characteristics and Predator Niche Width. In M.L. Cody and J.M. Diamond (Eds.) Ecology and Evolution of Communities. 158 - 180. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- HEWSON, R. 1981. Scavenging of Mammal CarCasses by birds in West Scotland. J. Zool. Lond., 194 : 525-537.
- HIRALDO, F., M. Delibes y J. Calderón. 1979. El Quebrantahuesos *Gypeatus barbatus* (L.) Sistemática, Taxonomía, Biología, Distribución y Protección. Ministerio de Agricultura. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza. Madrid. 179 pp.

- HOUSTON, D.C. 1974a. The role of griffon vultures *Gyps africanus* and *Gyps ruppellii* as scavengers. J. Zool. Lond., 172 : 35 - 46.
- _____ 1974 b. Food searching in griffon vultures. E. Afr. Wildl. J., 12 : 63 - 77.
- _____ 1975. Ecological isolation of African scavenging Birds. Ardea, 63 : 55 - 64.
- _____ 1979. The adaptations of scavengers. In A.R.E. Sinclair and M. Norton Griffiths (Eds.). Serengeti Dynamics of an Ecosystem: 263 - 286. The University of Chicago Press. U.S.A.
- HURLBERT, S.H. 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. Ecology. 59 : 67 - 77.
- KEMP, A.C. and M.I. Kemp. 1975. Observations on the White-Backed vulture *Gyps africanus* in the Kruger National Park, with Notes on other Avian Scavengers. Koedoe, 18 : 51 - 68.
- KÖNIG, V.C. 1976. Inter-und Intraspezifische Nahrungskonkurrenz bei Alweltgeiern (Aegypilnae). J. Orn., 117:297-316.
- KRUUK, H. 1967. Competition for food between vultures in East Africa. Ardea, 55 : 171 - 193.
- LAWICK-Goodall, H. and J. Lawick-Goodall. 1970. Innocent Killers. Collins St. Jame's Place. Londo. 222 pp.
- LEVINS, R. 1968. Evolution in Changing Environments. Monogr. Pop. Biol., Princeton Univ. Press. 120 pp.

- LITVAITIS, J.A. and W. W. Mautz. 1980. Food and Energy use By Captive Coyotes. J. Wildl. Manage., 44 : 56 - 61.
- LOPEZ Ramos, E. 1967. Carta Geológica del Estado de Durango G-4. Instituto de Geología de la U.N.A.M. Departamento de Cartografía y Dibujo. Escala 1:500 000.
- MAC ARTHUR, R. and R. Levins. 1967. The Limiting Similarity; Convergence, and Divergence of Coexisting Species. Am. Nat., 101 : 377 - 385.
- MAC KINNERNEY, M. 1978. Carrion Communities in the Northern Chihuahuan Desert. Southwestern Naturalist. 23 : 563 - 576.
- MARTINEZ, E. y C. Saldívar. 1978. Unidades de Vegetación en la Reserva de la Biosfera de "La Michilía"; Durango. In G. Halffter (Ed.) Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango. Instituto de Ecología 4:131-181. México.
- MAY, R.M. and R. H. Mac Arthur. 1972. Niche overlap as a Function of Environmental Variability. Proc. Nat. Acad. Sci. USA., 69 : 1109 - 1113.
- MUNDY, P.J. and J.A. Ledger. 1976. Griffon Vultures, Carnivores and Bones. S. Af. J. Sc. 72 : 102 - 106.
- ORLOCI, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation Research Dr. W. Junk. B.V. Publishers. Boston. U.S.A. p.89.
- PENNYCUICK, C.J. 1971. The Soaring Flight of Vultures. Sci. Am., 229 : 102 - 109.

- PIANKA, E.R.. 1978. *Evolutionary Ecology*. 2nd. Ed. Harper and Row. New York. 397 pp.
- PIANKA, E.R. 1981. Competition and Niche Teheory. In R.M. May (Ed.), *Theoretical Ecology, Principles and Applications*. 167 - 196. Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185 : 27 - 37.
- SCHLATTER, R.; G. Reinhardt and L. Burchard. 1978. Estudio del Jote (*Coragyps atratus foelens*, Lichtenstein) Valdivia: Etología carroñera y rol en diseminación de agentes patógenos. *Arch. Med. Vet.*, 10: 111-127.
- SECRETARIA DE AGRICULTURA Y RECURSOS HIDRAULICOS (SARH), Subsecretaría Forestal y de la Fauna, Dirección General de Fauna Silvestre; e Instituto Mexicano de Comercio Exterior (IMCE). 1982. Especies de Fauna en Peligro de Extinción en México. Primera Reunión de Los Apéndices I, II y III de la Convención del Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre. México. 13 pp.
- SLOBODCHIKOFF, C.N. and W.C. Schultz. 1980. Measures of Niche Overlap. *Ecology*, 61 : 1051 - 1055.
- SOKAL, R.R. and F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2nd Ed. W. H. - Freeman and Company. San Francisco. 859 pp.

- STAGER, K.E. 1964. The role of olfaction in food location by turkey vulture (*Cathartes aura*). Contributions in Science, 81 : 1 - 63.
- THIOLLAY, J.M. 1978. Structures Ecologiques Comparées des peuplements aviens de forests mixtes tempérées. Le Gerfaut, 68 : 347 - 372.
- WELTMORE, A. 1965. The role of olfactation in food location by the turkey vulture (*Cathartes aura*). Auk, 16 : 661 - 662.

A P E N D I C E S

APENDICE A.- Prueba de G (Sokal y Rohlf, 1981).

En biología es común que tengamos que trabajar con variables categóricas. Para analizar este tipo de datos es conveniente hacer pruebas de hipótesis acerca de la distribución de las frecuencias en cada categoría. Lo que se quiere probar entonces, es que la frecuencia observada - (f_i) en cada una de las categorías es igual a sus respectivas frecuencias esperadas (\hat{f}_i). Estas pruebas se conocen como de bondad de ajuste. Ejemplos de ellas son las pruebas de G, χ^2 .

Para ilustrar el uso del estadístico G, supongamos que la proporción de hembras y machos en una población "x" es de 3:1. Se toma una muestra de 90 individuos, de los cuales 80 son hembras y 10 son machos.

En nuestro ejemplo, la frecuencia de datos se distribuye binomialmente, puesto que puede haber sólo dos valores (que sean hembras o que sean machos). Por lo tanto, la probabilidad de que la proporción encontrada en nuestra muestra (8:1) sea la de la población, se obtiene con la combinación de 90 individuos, en donde 80 serán hembras y 10 serán machos. Lo anterior se representa como:

$$C(90,80) \left(\frac{80}{90}\right)^{80} \left(\frac{10}{90}\right)^{10} = .132\ 683\ 8$$

Sabemos que la proporción de hembras y machos en esa población es de 3:1, entonces la probabilidad de encontrar en nuestra muestra esa proporción es:

$$C(90,80) \left(\frac{3}{4}\right)^{80} \left(\frac{1}{4}\right)^{10} = .000\ 551\ 754\ 9$$

Ahora lo que queremos encontrar es que la probabilidad observada sea igual a la probabilidad esperada. Esto es:

$$L = \binom{p}{q}^{f_1} \binom{q}{q}^{f_2}$$

$L = 1$ cuando ambas proporciones son iguales ($p = \hat{p}$ y $q = \hat{q}$). Se conoce que la distribución teórica de esta razón es:

$$G = 2 \ln L$$

y se puede aproximar a la distribución de χ^2 con tamaños de muestras grandes. En este ejemplo podríamos comparar el valor observado ($G = 10.965$) con la distribución χ^2 con 1 grado de libertad, puesto que sólo tenemos 2 categorías.

Para evitar todo el procedimiento anterior, se suele usar la fórmula simplificada de la siguiente manera:

$$L = \frac{C(n, f_1) p^{f_1} q^{f_2}}{C(n, \hat{f}_1) \hat{p}^{\hat{f}_1} \hat{q}^{\hat{f}_2}} = \frac{p^{f_1} q^{f_2}}{\hat{p}^{\hat{f}_1} \hat{q}^{\hat{f}_2}}$$

Como $f_1 = np$ y $\hat{f}_1 = n\hat{p}$
 $f_2 = nq$ y $\hat{f}_2 = n\hat{q}$

$$L = \left(\frac{p}{\hat{p}}\right)^{f_1} \left(\frac{q}{\hat{q}}\right)^{f_2}$$

Si obtenemos el $\ln L$

$$\ln L = f_1 \ln \frac{p}{\hat{p}} + f_2 \ln \frac{q}{\hat{q}}$$

Por lo tanto

$$G = 2 \left(f_1 \ln \frac{p}{\hat{p}} + f_2 \ln \frac{q}{\hat{q}} \right)$$

Si las frecuencias observadas (1 y 2) son iguales a las esperadas ($G=0$), podremos decir que hay un ajuste perfecto de la distribución de las frecuencias observadas con la distribución que está bajo hipótesis (3:1).

El mismo razonamiento se sigue para observaciones en las que tenemos más de 2 categorías. En general G es dos veces el logaritmo natural de la razón de probabilidades de la muestra con todos los parámetros estimados de los datos y la probabilidad de la muestra suponiendo que la hipótesis nula es verdadera. La distribución multinomial de esta razón es:

$$L = \prod_{i=1}^a \frac{p_i^{f_i}}{\binom{n}{f_i} p_i^{n p_i}}$$

a es el número de categorías i bajo estudio, f_i la frecuencia observada, \hat{p}_i la proporción observada, p_i la proporción esperada de la clase i . n es el tamaño de la muestra.

$$G = 2 \ln L = 2 \sum_{i=1}^a f_i \ln \frac{p_i}{\hat{p}_i}$$

Dado que $f_i = np_i$ y $\hat{f}_i = n\hat{p}_i$

$$G = 2 \sum_{i=1}^a f_i \ln \frac{f_i}{\hat{f}_i}$$

$$G = 2 \sum_{i=1}^a \left(f_i \ln \frac{f_i}{np_i} \right) = 2 \sum_{i=1}^a f_i \ln \frac{f_i}{\hat{p}_i} - \sum_{i=1}^a f_i \ln n$$

como $f_i = n$

$$G = 2 \left(\sum_{i=1}^a f_i \ln \frac{f_i}{\hat{p}_i} - n \ln n \right)$$

Algunas de las ventajas del estadístico G con respecto a χ^2 son: Operacionalmente es más sencillo - trabajar con la prueba de G que con χ^2 . Una propiedad interesante del estadístico G es su aditividad. Esto es, varias - pruebas de G parciales pueden sumarse, obteniendo así un resultado general. De igual forma la prueba de G puede dividirse en varias G's parciales con sus respectivos grados de libertad, de manera análoga a un anova. Los grados de libertad se calculan con el número de categorías menos uno, esto es - (a - 1).

APENDICE B.- Índice de sobreposición de especies (Ezcurra y Montaña, en prensa).

Consideremos que las especies a y b utilizan conjuntamente s estados del recurso, de tal manera que n_{ai} y n_{bi} son las frecuencias con que las especies a y b respectivamente utilizan el estado del recurso i y n_a y n_b son las frecuencias totales de cada una de las especies usando los s estados del recurso.

Si tomamos como frecuencia esperada al promedio de las distribuciones de ambas especies:

$$e_i = \frac{n_{ai} + n_{bi}}{n_a + n_b} = \frac{n_{.i}}{n}$$

entonces podríamos postular como hipótesis nula que las distribuciones de las dos especies no difieren significativamente de los valores esperados, o sea que la frecuencia relativa de ambas especies es similar.

Entonces el estadístico G para esta prueba es:

$$G = 2 \sum_{i=1}^s n_{ai} \ln \frac{n_{ai} n}{n_a n_{.i}} + n_{bi} \ln \frac{n_{bi} n}{n_b n_{.i}}$$

con (s - 1) grados de libertad.

Tomando en cuenta los resultados del cuadro 5.7, tenemos que: $G = 76.8763$. Comparamos este resultado con χ^2 ($\alpha = .05$, 4 g.l.) = 9.488. Por lo tanto la distribución en el consumo de las diferentes partes del cadáver, entre las dos especies difiere significativamente.

$$G_{\max.} = 2n \ln 2 = 9977.1605$$

El índice de sobreposición es:

$$O_{ab} = 1 - \frac{G}{G_{\max.}} = .9923$$

Con el índice de Pianka

$$O_{ab} = \frac{X_a X_b}{\sqrt{X_a^2 X_b^2}} = .9832$$

Y con el índice de Mac Arthur

$$O_{ab} = \frac{2 X_a X_b}{X_a^2 + X_b^2} = .9301$$

Por lo tanto, el resultado que se obtuvo mediante el estadístico G es similar a los obtenidos con los índices usualmente usados. La diferencia es que el primero (mediante G) nos da estimaciones con un criterio estadístico y por lo tanto menos subjetivo.

APENDICE C.- Índice de amplitud de nicho (Ezcurra y Montaña, en prensa).

El estadístico G es una razón de verosimilitud o de bondad de ajuste. Por tal razón, puede ser usada como medida de amplitud de nicho. Consideremos que una especie utiliza s estados del recurso, de tal forma que n_i es la frecuencia con la que se ha encontrado a esa especie utilizando el estado del recurso i . Suponemos que se asignó el mismo esfuerzo de muestreo en cada estado del recurso. Por tanto, las diferencias en las frecuencias entre los distintos estados del recurso son debidas a errores aleatorios de muestreo o a preferencias ecológicas.

Se postula como hipótesis nula que la especie en estudio está equidistribuida en los diferentes estados del recurso, y las diferencias observadas pueden atribuirse a errores aleatorios de muestreo. El estadístico G se formula como:

$$G = 2 \sum_{i=1}^s n_i \ln \frac{n_i s}{n}$$

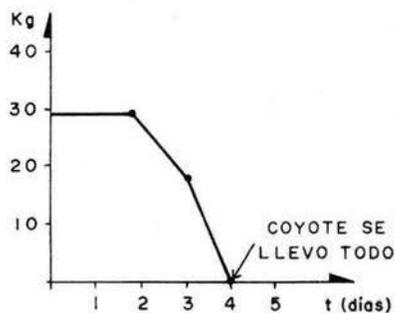
donde $n = \sum n_i$

G se distribuye como χ^2 con $(s - 1)$ grados de libertad. Puede alcanzar un valor máximo $G_{\text{máx}} = 2(n \ln s)$. La medida relativa de amplitud de nicho (B) se expresa entonces como:

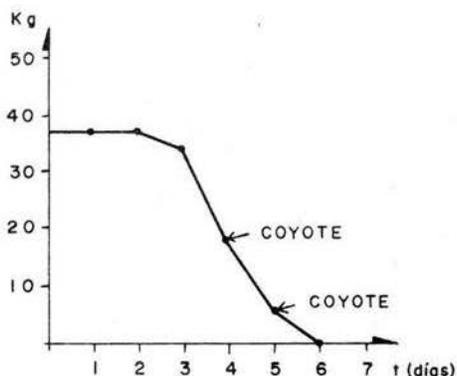
$$B = 1 - \frac{G}{G_{\text{máx}}}$$

APENDICE D.- VELOCIDAD DE CONSUMO DE CADA CADAVER.

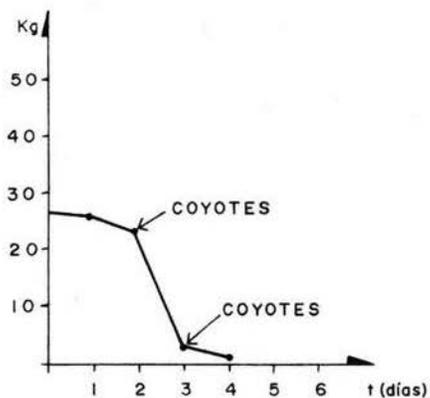
SE MARCO CON FLECHAS EL DIA EN QUE LLEGO EL COYOTE A CONSUMIR CARROÑA.



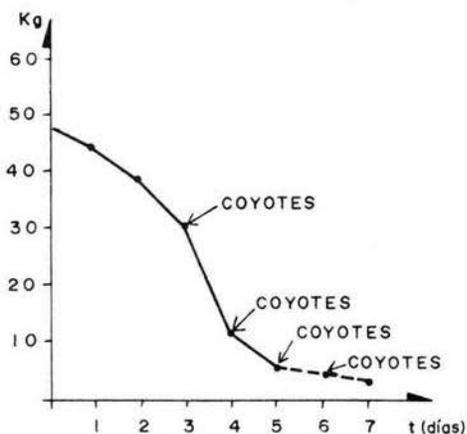
CARROÑA 1



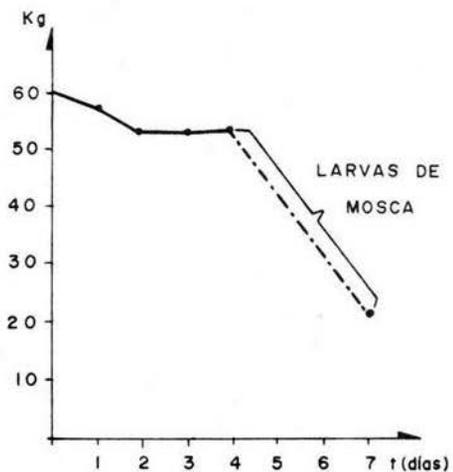
CARROÑA 2



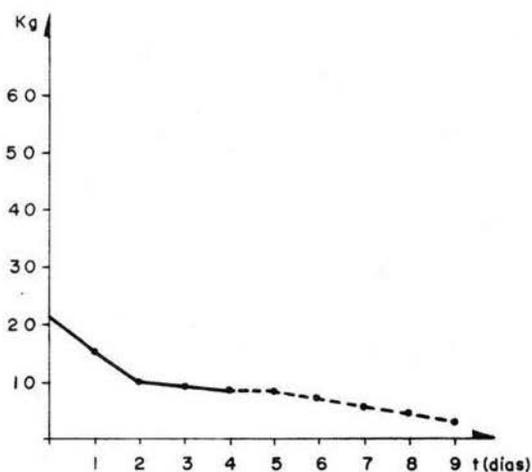
CARROÑA 3



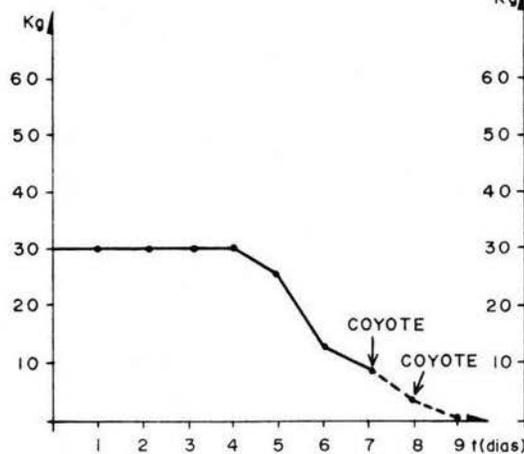
CARROÑA 4



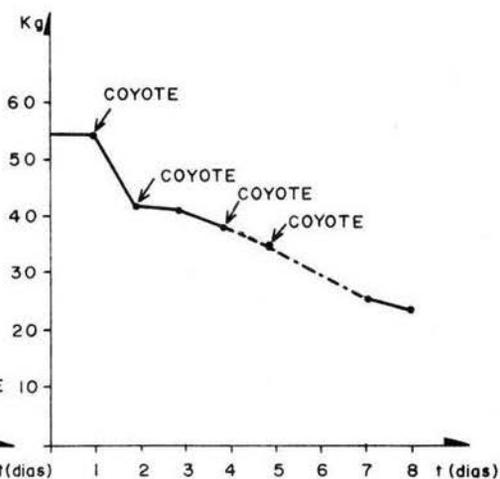
CARRONA 5



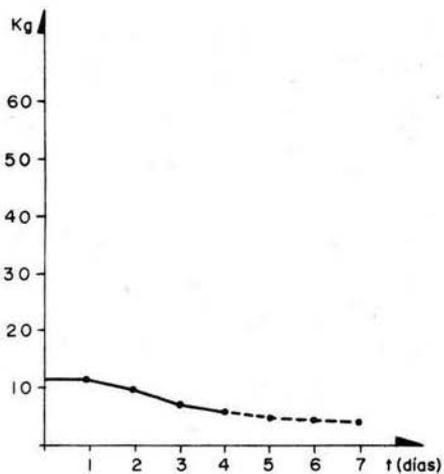
CARRONA 6



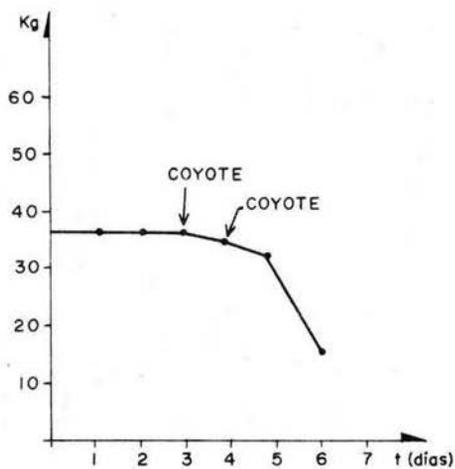
CARRONA 7



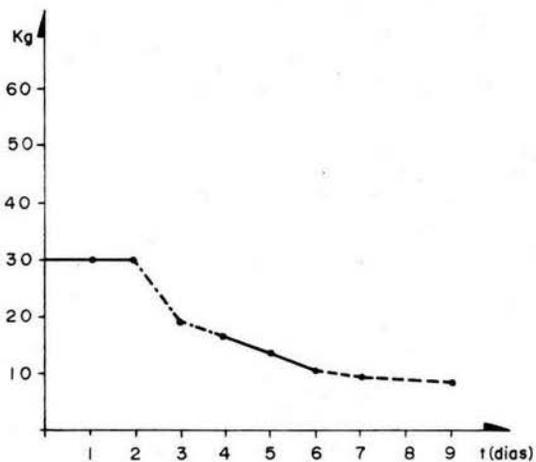
CARRONA 8



CARRONA 9



CARRONA 10



CARRONA 11

- · — · — PESOS ESTIMADOS
- - - PESOS(SIN OBSERVACIONES)
- PESADO (CON OBSERVACIONES)