

# Depredación selectiva de roedores por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) en la pluviselva valdiviana, Chile

Selective predation of rodents by gray foxes (*Pseudalopex griseus*)  
in the Valdivian rainforest, Chile

DAVID R. MARTINEZ<sup>1</sup>, JAIME R. RAU<sup>2</sup>,  
ROBERTO E. MURUA<sup>3</sup> y MARIA S. TILLERIA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Instituto Profesional de Osorno, Casilla 933, Osorno, Chile

<sup>2</sup>Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe, Universidad Nacional, Apartado 1350-3000, Heredia, Costa Rica

<sup>3</sup>Instituto de Ecología y Evolución, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

## RESUMEN

La dieta estacional y anual del zorro chilla o gris (*Pseudalopex griseus*) se cuantificó y relacionó con los ciclos estacionales de roedores cricétidos previamente documentados para el Bosque Experimental "San Martín", Valdivia, Chile. La dieta de las chillas se determinó mediante el análisis de fecas recolectadas entre 1985 a 1990. La disponibilidad de micromamíferos durante 1988-89 fue evaluada mediante dos grillas de 144 trampas cada una. La densidad relativa de chillas se determinó en forma simultánea con una línea de estaciones de atracción olfativa y por contabilización de fecas. El grueso de la dieta de los zorros estuvo constituido por los roedores congénéricos *Akodon olivaceus* y *A. longipilis*. El consumo intra e interanual sobre la primera especie permaneció constante, aunque reflejó ligeramente su aumento otoñal y su declinación primaveral. Por ambos métodos, la densidad relativa de zorros fue máxima en primavera, sugiriendo una mayor presión de depredación sobre *A. olivaceus* durante aquella estación. En comparación con el competidor subordinado *A. longipilis*, los zorros consumieron el doble de *A. olivaceus*, fenómeno que podría conducir a una mediación competitiva por parte del predador. A pesar que *Oryzomys longicaudatus* exhibió una abundancia en terreno y tamaño corporal similares al de *A. olivaceus*, casi no fue predado, lo que puede atribuirse a su asociación con variables vegetacionales que le ofrecerían protección desde un plano horizontal, minimizando así el efecto de predadores terrestres.

**Palabras claves:** Canidae, *Pseudalopex griseus*, depredación selectiva, ciclos estacionales de roedores, pluviselva valdiviana.

## ABSTRACT

Quantitative data on seasonal and annual diet of gray foxes (*Pseudalopex griseus*) are reported and their relationships with previously documented seasonal rodent cycles in "San Martín" Experimental Forest are discussed. Foxes' diet was assessed through analysis of scats collected between 1985-1990. Small mammal availability was evaluated (1988-1989) using two square grids each with 144 Sherman live traps. Relative density of foxes was assessed with a scent station line and by fecal counts during small mammal trapping bouts. The bulk of foxes' annual diet consisted of two congeneric rodents: *Akodon olivaceus* and *A. longipilis*. Consumption rates of the first species remained unchanged between and within years, somewhat following its autumnal population peak and subsequent spring decline. By both methods foxes' relative density was higher in spring, suggesting a higher predation pressure during that season on *A. olivaceus* and perhaps further pushing its seasonal population decline. Foxes consumed twice the proportion of *A. olivaceus* in comparison to its subordinate competitor *A. longipilis*, which could lead to a predator-mediated coexistence. Although *Oryzomys longicaudatus*' body size and field abundance were similar to those of *A. olivaceus*, the former species was virtually not preyed by foxes, probably because this rodent is associated with vegetational variables that offer protection from a horizontal viewing, thus facilitating its avoidance of terrestrial predators.

**Key words:** Canidae, *Pseudalopex griseus*, selective predation, seasonal cricetid rodent cycles, Valdivian rainforest.

## INTRODUCCION

La dieta del zorro chilla o gris *Pseudalopex griseus* (Gray 1837) ha sido extensamente estudiada en Chile (Medel & Jaksic 1988). En un ambiente desértico (26°S) Simonetti *et al.* (1984) analizaron 121 fecas, encontrando que,

de 119 presas vertebradas, casi un 75% correspondía a roedores. En ambientes de matorral mediterráneo (Chile Central, 33°S), Yáñez & Jaksic (1978) y Jaksic *et al.* (1980) analizaron 253 fecas, hallando que, de 280 presas vertebradas, los roedores constituían más de un 94%. En la misma región, Fuentes & Jaksic

(1979) analizaron 54 fecas cuyo contenido de roedores osciló entre un 80-100%. En un ambiente boscoso del sur de Chile (37°S), Medel *et al.* (1990) analizaron 18 fecas, encontrando que, de 76 presas vertebradas, un 48% correspondía a roedores. Finalmente, en la estepa patagónica de Chile (53°S), Jaksic *et al.* (1983) estudiaron el contenido de 104 estómagos de chillas, donde la frecuencia de aparición de roedores sólo alcanza al 27%.

La importancia de la depredación en la regulación poblacional de los roedores del sur de Chile ha sido sugerida como una variable necesaria de considerar en un modelo multifactorial (Murúa & González 1982, 1986, González *et al.* 1988). Sin embargo, hasta ahora no se ha realizado ningún estudio al respecto. En este trabajo documentamos cuantitativamente la dieta del zorro chilla en el Bosque Experimental "San Martín", y la marcada selectividad dietaria sobre fracción del espectro de presas disponibles.

#### MATERIALES Y METODOS

##### *Sitio de estudio*

El Bosque Experimental "San Martín" se ubica a 78 km NW de Valdivia por carretera (39°38' S, 73°07' W; 20 msnm). Posee una superficie aproximada de 80 ha, cubierta en un 90% de bosque costero secundario dominado por olivillos (*Aextoxicum punctatum*) y avellanos (*Gevuina avellana*) cuya cobertura en conjunto alcanza al 60% (Cárdenas 1976), en conjunto con otras especies arbóreas como tepa (*Laurelia philippiana*) y ejemplares emergentes de coihue (*Nothofagus dombeyi*). Como consecuencia de raleos ejecutados hace aproximadamente 85 años, el bosque posee una estructura heterogénea en cuanto a edad y estratificación. Las áreas taladas (10% en conjunto) han sido reemplazadas por mosaicos de matorral-pradera. Descripciones más detalladas de esta pluviselva pueden verse en Murúa & González (1982, 1985).

##### *Dieta de zorros chilla*

A partir del verano de 1985 y hasta el verano de 1990 se recolectaron 98 fecas completas de *Pseudalopex griseus* en la red de senderos

permanentes del bosque, que en conjunto totaliza 2 km. En el laboratorio las muestras fueron secadas durante 24 hr a 65° C. En aquellas muestras que contenían restos de presas (principalmente micromamíferos), éstos se identificaron con la ayuda de claves (Reise 1973; Pearson s/f<sup>1</sup>). Cuando no existieron restos de elementos óseos, se utilizaron secciones transversales de pelos obtenidas según las técnicas de Coman & Brunner (1971), las que se compararon con una colección de referencia (Aravena *et al.* 1989<sup>2</sup>). En el caso de plumas de aves, se utilizó como carácter diagnóstico a nivel de Orden, la forma y tamaño de los nódulos de las bárbulas (Day 1966), que también se compararon con una colección de referencia (Reyes 1992<sup>3</sup>). Puesto que pelos y plumas no pueden atribuirse inequívocamente a un solo individuo, para el análisis de la dieta sólo se utilizó la frecuencia de ocurrencia de las diferentes categorías tróficas. Siguiendo a Maher & Brady (1986), la ocurrencia de cada ítem (%) se calculó como la frecuencia de cada ítem presa dividida por la sumatoria de todas las frecuencias individuales. Este método considera la importancia de todas las categorías identificadas (Maher & Brady 1986). Tratándose de frecuencias, para medir amplitud de nicho trófico se utilizó el índice elaborado por Herrera (1976). El tamaño teórico mínimo de muestreo, para un intervalo de confianza de un 10% ( $p \leq 0,05$ ), se calculó empleando la fórmula propuesta por Hanson & Graybill (1956), en la cual se utiliza la frecuencia de ocurrencia de la presa más cercana al 50%, en función del total de muestras fecales con restos identificables. Para determinar el grado de similitud de las dietas entre años y estaciones, se empleó el índice de similitud proporcional utilizado por Schoener (1968).

<sup>1</sup> PEARSON OP (sin fecha) Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park and Lanin National Park, southern Argentina, 50 pp.

<sup>2</sup> ARAVENA L, C ASENJO & A KIESSLING (1989) Claves para la identificación de pelos de mamíferos chilenos mediante secciones transversales. Seminario de Título Pedagogía en Biología y Ciencias Naturales, Instituto Profesional de Osorno, Osorno (Chile), 125 pp.

<sup>3</sup> REYES CS (1992) Clave para la identificación de los órdenes de aves chilenas: microestructura de los nodos de las bárbulas. Seminario de Título Pedagogía en Biología y Ciencias Naturales, Instituto Profesional de Osorno, Osorno (Chile), 81 pp.

### *Abundancia relativa de micromamíferos y selectividad dietaria*

Para comparar el consumo absoluto efectivo y esperado de micromamíferos se utilizó la información generada de enero de 1988 a diciembre de 1989 por dos grillas permanentes de trapeo en vivo, ubicadas en hábitat de matorral-pradera y bosque respectivamente (más detalles en Murúa & González 1986). La actividad temporal de roedores y marsupiales presentes en el sur de Chile y Argentina se obtuvo de Pearson (1983). Para otros roedores se utilizó la información proporcionada para Chile Central por Jaksic & Yáñez (1979). La actividad espacial de los mismos se obtuvo de Pearson (1983). La distribución de frecuencias representadas por la abundancia anual de las distintas especies de micromamíferos presentes en los trapeos, se usó para generar los valores esperados de incidencia en la dieta anual del zorro chilla, y el grado de ajuste entre estas dos distribuciones se docimó empleando la prueba de Chi-cuadrado. Valores no significativos de ese estadístico indican que los zorros chilla capturan sus presas en la proporción que están disponibles (*i.e.*, no muestran selectividad); valores significativos indican que los zorros "prefieren" o "evitan" ciertas especies; *i.e.*, muestran selectividad dietaria (Jaksic 1979).

Como la prueba de Chi-cuadrado no establece estadísticamente preferencia o evitación de presas específicas, para cada especie de presa se construyó un intervalo de confianza alrededor de la proporción ( $p_i$ ) en que era consumida por los zorros, mediante la inequidad de Bonferroni (Neu *et al.* 1974, Byers *et al.* 1984):

$$\bar{p}_i - Z_{\alpha/2k} \sqrt{\bar{p}_i (1-\bar{p}_i)/n} \leq p_i \leq \bar{p}_i + Z_{\alpha/2k} \sqrt{\bar{p}_i (1-\bar{p}_i)/n}$$

donde  $Z_{\alpha/2k}$  es el valor superior de una tabla de distribución normal ("t") correspondiente al área de una cola para una probabilidad de  $\alpha/2k$ , siendo  $k$  el número de especies presa y  $n$  el número total de presas. Así, cuando la proporción esperada de utilización  $p_{i0}$  de la especie presa examinada cae fuera del intervalo construido para  $p_i$ , se concluye que la utilización esperada y observada difieren significativamente. Se construyeron intervalos sólo para aquellas especies presa cuyo uso espera-

do fue superior a cinco individuos (evidenciados por trapeo).

### *Densidad relativa de zorros chilla*

Para determinar variaciones estacionales en la densidad relativa, se utilizó el índice de visitas a estaciones de atracción olfativa (véanse Linhart & Knowlton 1975, Roughton & Sweeny 1982, Conner *et al.* 1983). Desde octubre de 1988 a marzo de 1989 se empleó un transecto de 1,8 km de longitud constituido por siete estaciones de atracción convencionales (*i.e.*, tierra cernida) espaciadas 300 m entre sí. Desde abril a octubre de 1989 se usaron en el mismo transecto 10 estaciones transportables e impermeables, aumentándose su longitud a 2,7 km. Todas las estaciones fueron cebadas con un atrayente comercial ("Bobcat urine", Cronk's Outdoor Supplies, Wiscasset, Maine, USA). Un segundo estimador de densidad relativa se basó en el número de fecas recolectadas/km/mes. Los valores resultantes versus el número de ejemplares/ha/mes de *Akodon* spp. (promedios mensuales para 1988-1989) fueron comparados gráficamente.

## RESULTADOS

### *Dieta*

En la Tabla 1 se indica la dieta estacional y anual de *P. griseus*, basada en un total de 98 fecas que presentaron restos identificables. Para la frecuencia más cercana al 50% (*i.e.*, 35 incidencias de *Akodon longipilis* en 98 fecas), el tamaño teórico mínimo de muestreo correspondió a 92 fecas.

Al comparar los años donde se obtuvieron más muestras (*i.e.*, 1986, 1988, 1989) la similitud entre las dietas fue alta, con un valor medio de  $72,3 \pm 0,01\%$  (datos con transformación angular), que varió entre 71-74%. Al cotejar entre estaciones, la similitud de las dietas también fue relativamente alta, con un valor medio de  $64,1 \pm 0,06\%$ , que varió entre 57-71%. La diversidad trófica fue mínima en otoño y máxima en primavera y verano, como resultado de un consumo exclusivo de roedores en otoño, y de la incorporación de otras categorías tróficas en primavera y verano. La Tabla 1 indica que en la dieta anual de *P. griseus* dominaron los roedores (> 85%). De

TABLA 1

Dieta estacional y anual (1985-1990) del zorro chilla (*Pseudalopex griseus*) en el Bosque Experimental "San Martín", Valdivia, Chile. Las cifras corresponden a la frecuencia de ocurrencia de presas expresada como porcentaje del número total de presencias (véase el texto). En paréntesis se señala el número mínimo de presas micromamíferos. A la derecha de cada especie presa se indica su actividad espacial (T = cursorípedo, A = arborícola, C = cavícola) y su actividad temporal (N = nocturno, D = diurno)

Seasonal and annual diet (1985-1990) of gray foxes (*Pseudalopex griseus*) in "San Martín" Experimental Forest, Valdivia, Chile. Figures are frequencies expressed as percentages of the total number of occurrences (see text). In parentheses is the minimum number of small mammal prey. To the right of each prey species are denoted its spatial activity (T = cursorial, A = arboreal, C = fossorial) and its temporal activity (N = nocturnal, D = diurnal).

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Anual
<b>ROEDORES</b>	<b>63,1 (16)</b>	<b>100,0 (18)</b>	<b>98,7 (88)</b>	<b>71,4 (41)</b>	<b>86,2 (163)</b>
<i>Akodon olivaceus</i> (T; N)	47,3 (13)	56,3 (10)	46,7 (46)	40,8 (25)	45,9 (94)
<i>Akodon longipilis</i> (T; D-N)	-	12,5 (3)	34,7 (29)	14,3 (8)	22,0 (40)
<i>Auliscomys micropus</i> (T; N)	10,5 (2)	18,8 (3)	8,0 (6)	4,1 (2)	8,2 (13)
<i>Irenomys tarsalis</i> (A; N)	-	6,2 (1)	4,0 (3)	4,1 (2)	3,8 (6)
<i>Phyllotis darwini</i> (T; N)	5,3 (1)	-	2,7 (2)	4,1 (2)	3,1 (5)
<i>Geoxus valdivianus</i> (C; D-N)	-	-	1,3 (1)	2,0 (1)	1,3 (2)
<i>Oryzomys longicaudatus</i> (T-A; N)	-	6,2 (1)	1,3 (1)	-	1,3 (2)
<i>Rattus rattus</i> (T-A; N)	-	-	-	2,0 (1)	0,6 (1)
<b>MARSUPIALES</b>	<b>5,3 (1)</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>6,1 (3)</b>	<b>2,5 (4)</b>
<i>Dromiciops australis</i> (A; N)	5,3 (1)	-	-	6,1 (3)	2,5 (4)
<b>LAGOMORFOS</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>2,0</b>	<b>0,6</b>
<i>Lepus europaeus</i>	-	-	-	2,0	0,6
<b>AVES</b>	<b>26,3</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>18,4</b>	<b>8,8</b>
<i>Enicognathus ferrugineus</i>	21,0	-	-	8,2	5,0
Passeriformes	5,3	-	-	10,2	3,8
<b>PECES</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>1,3</b>	<b>2,0</b>	<b>1,3</b>
<i>Cyprinus carpio</i>	-	-	1,3	2,0	1,3
<b>INSECTOS</b>	<b>5,3</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>0,6</b>
Orthoptera	5,3	-	-	-	0,6
<b>TOTAL PRESENCIA</b>	<b>19</b>	<b>16</b>	<b>75</b>	<b>49</b>	<b>159</b>
<b>TOTAL FECAS</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>45</b>	<b>26</b>	<b>98</b>
<b>PRESENCIAS/FECA</b>	<b>1,5</b>	<b>1,1</b>	<b>1,7</b>	<b>1,9</b>	<b>1,6</b>
<b>DIVERSIDAD TROFICA</b>	<b>16,5</b>	<b>9,9</b>	<b>24,2</b>	<b>35,6</b>	<b>49,9</b>

éstos, las especies más representadas fueron *Akodon olivaceus* y *A. longipilis*. Las especies menos representadas entre los micromamíferos fueron el múrido *Rattus rattus* y los cricétidos *Geoxus valdivianus*, *Oryzomys longicaudatus*, *Phyllotis darwini* e *Irenomys tarsalis*.

Según Tamayo & Frassinetti (1980), *P. darwini* se encontraría ausente de la X Región, donde se localiza el bosque "San Martín". Los típicos molares de esta especie han sido también encontrados en fecas de zorros recolectadas en los Parques Nacionales "Puyehue" y "Vicente Pérez Rosales", y en egagrópilas de rapaces recolectadas en la periferia de Osorno.

Información sobre este cambio distribucional será publicada en forma aparte.

De acuerdo con su actividad espacial, los roedores exclusivamente cursorípedos presentaron un porcentaje de frecuencia acumulado en la dieta de ca. 80%. Respecto a su actividad temporal, el porcentaje para las especies estrictamente nocturnas fue > 65%.

#### Abundancia relativa de micromamíferos y selectividad dietaria

Para un esfuerzo total de 27.648 trampas-noches, se capturaron 837 individuos de cinco

especies de roedores (no se incluyen las recapturas). Anualmente, las especies y sus frecuencias relativas de captura respecto del total fueron las siguientes: *Akodon olivaceus* (46,1%), *Oryzomys longicaudatus* (40,5%), *Akodon longipilis* (12,0%), *Auliscomys micropus* e *Irenomys tarsalis* (cada uno 0,7%). Las dos primeras especies representaron casi un 90% del total de roedores capturados. Mientras que las trampas Sherman capturaron sólo cinco especies, los zorros incluyeron a ocho en su dieta.

En la Tabla 2 se comparan las frecuencias anuales de micromamíferos presentes en las fecas versus las esperadas. Entre ambas distribuciones existen diferencias altamente significativas, que sugieren que los zorros no consumen a sus presas en igual proporción a la esperada (*i.e.*, los zorros no se comportan como una trampa Sherman). Los resultados sugieren que *O. longicaudatus* sería "evitado" por los zorros, mientras que *A. olivaceus* y el conjunto de especies agrupadas (que representa un 61% del alto valor de Chi-cuadrado) sería "preferido".

De acuerdo a los intervalos de Bonferroni (Tabla 3), sólo el roedor arborícola *Irenomys tarsalis* fue consumido acorde a su disponibilidad en terreno ( $p > 0,05$ ), mientras que el roedor bípedo-escansorial *O. longicaudatus* fue significativamente "evitado" (*i.e.*, consumido en menor proporción que la predicha por su abundancia en terreno;  $p < 0,05$ ). En cambio, los roedores cursorípedos *Akodon olivaceus*, *A. longipilis* y *Auliscomys micropus* fueron, en forma individual, significativamente

TABLA 2

Consumo anual absoluto efectivo (OBS) y esperado (ESP) de micromamíferos por el zorro chilla en el Bosque Experimental "San Martín", Valdivia, Chile

Absolute annual frequencies of observed and expected consumption of small mammals by the gray fox in "San Martín" Experimental Forest, Valdivia, Chile.

Especies	Observado	Esperado
<i>Akodon olivaceus</i>	94	77,0
<i>Auliscomys micropus</i>	13	1,2*
<i>Phyllotis darwini</i>	5	0,0*
<i>Akodon longipilis</i>	40	20,0*
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	2	67,6
<i>Irenomys tarsalis</i>	6	1,2*
<i>Geoxus valdivianus</i>	2	0,0*
<i>Rattus rattus</i>	1	0,0*
<i>Dromiciops australis</i>	4	0,0*
Especies agrupadas	71	22,4
TOTAL FECAS		98
$\chi^2$ (g.l.)		172,75 (2)
P		< 0,001.

\* Agrupadas porque valores esperados < 5,0.

"preferidos" (*i.e.*, consumidos en mayor proporción que la predicha;  $p < 0,05$ ). No fue posible construir intervalos de Bonferroni para las restantes presas detectadas en la dieta porque no fueron capturadas por las trampas.

Las diferencias entre los resultados que emergen de los intervalos de confianza de Bonferroni versus los generados por la prueba de Chi-cuadrado se deben a la menor sensibilidad de esta última por restricciones propias de la prueba (*i.e.*, agrupamiento de categorías

TABLA 3

Intervalos de confianza simultáneos utilizando la aproximación de Bonferroni, de la utilización de diferentes tipos de presas ( $p_i$ ), por zorros en San Martín. Con asterisco se indican diferencias a un nivel de significancia de 0,05. (+) consumo más de lo esperado por azar; (-) consumo menor a lo esperado por azar.

Simultaneous confidence intervals using the Bonferroni approach for utilization of prey types,  $p_i$ , by foxes at San Martín. Asterisk indicates a difference at the 0.05 level of significance. (+) more than expected by chance; (-) less than expected by chance.

Especie presa	Proporción esperada de consumo ( $p_o$ )	Proporción observada de consumo ( $p_i$ )	Intervalos de Bonferroni para $p_i$
<i>Akodon olivaceus</i>	0,461	0,606	$0,505 \leq p_1 \leq 0,707^*$ (+)
<i>Akodon longipilis</i>	0,120	0,259	$0,169 \leq p_2 \leq 0,349^*$ (+)
<i>Auliscomys micropus</i>	0,007	0,039	$0,026 \leq p_3 \leq 0,140^*$ (+)
<i>Oryzomys longicaudatus</i>	0,405	0,013	$0,000 \leq p_4 \leq 0,036^*$ (-)
<i>Irenomys tarsalis</i>	0,007	0,083	$0,000 \leq p_5 \leq 0,097$

presa cuya frecuencia individual esperada es  $< 5,0$ ).

#### Densidad relativa de zorros chilla

En seis noches de muestreos, efectuados para determinar la densidad relativa de chillas, se registraron cuatro visitas para un esfuerzo de 45 estaciones de atracción olfativas-noches en primavera-verano, con un índice de visitas igual a 8,9%. En cambio, durante tres noches de muestreo en otoño-invierno no se obtuvo ninguna visita, para un esfuerzo de 24 estaciones-noches. Tendencias estacionales similares se obtuvieron al contabilizar y graficar el número de fecas/km/mes (véase Fig. 1). Estas tendencias, al superponerse con la gráfica del número de individuos/ha/mes de *Akodon* spp., sugieren un aumento de la presión de depredación de chillas sobre estos roedores durante su declinación numérica primaveral, implicando que la presión de depredación en esta estación sería concomitantemente alta. Así, el efecto de estos depredadores sobre sus presas correspondería a un evento discreto y ocurriría al nivel espacial de una escala de parches (e.g., Wiens 1983).

#### DISCUSION

La importancia de *A. olivaceus* en la dieta fue constante durante todo el año, con un ligero aumento otoñal ( $> 55\%$ ) y una disminución primaveral ( $> 40\%$ ). Es decir, en plena concordancia con las fluctuaciones estacionales de la especie (Murúa & González 1985). A pesar que *A. longipilis* es un roedor que presenta bajas densidades y sus poblaciones fluctúan poco (González & Murúa 1985), su representación en la dieta del zorro chilla fue significativa en invierno (ca. 35%), pero nula en verano, que es cuando este roedor aumenta en el bosque (González & Murúa 1985). Aunque Murúa *et al.* (1987) demostraron experimentalmente la ausencia de competencia interespecífica entre los presuntos competidores *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, estos autores también encontraron un incremento significativo ( $p < 0,05$ ) de las poblaciones de *A. longipilis*, como respuesta a remociones de *A. olivaceus*. El hecho que el consumo anual de *A. olivaceus* represente el doble del consu-

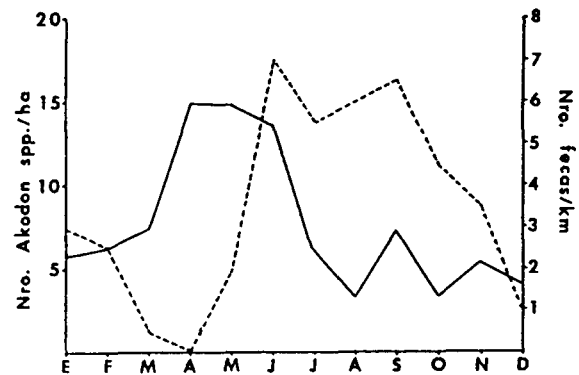


Fig. 1: Densidad relativa de chillas versus densidad relativa de *Akodon* spp. en el Bosque Experimental "San Martín", Valdivia, Chile. Con línea continua se muestra el número de individuos/ha de *Akodon* spp. (ordenada izquierda); con línea discontinua el número de fecas de chilla/km (ordenada derecha).

Relative density of gray foxes versus the relative density of *Akodon* spp., in "San Martín" Experimental Forest, Valdivia, Chile. Solid line denotes number/ha of *Akodon* spp. (left ordinate); dashed line is the number of gray fox feces collected/km (right ordinate).

mo de *A. longipilis*, podría interpretarse como mediación de competencia interespecífica por un predador (*sensu* Paine 1969). Esto hace necesario comprobar experimentalmente la existencia de competencia interespecífica entre ambos congéneres, puesto que las remociones efectuadas por Murúa *et al.* (1987) son consideradas preliminares por los propios autores. De emerger resultados positivos, la mediación de competencia por zorros (*i.e.*, mayor depredación sobre el competidor dominante y una concomitante menor depredación sobre el competidor subordinado) sería el primer ejemplo documentado para ecosistemas terrestres.

Es notoria la escasa incidencia de *Oryzomys longicaudatus* (sólo 1,3% anual,  $n = 2$ ), considerando que ésta es una especie codominante numéricamente en el área de estudio (Murúa & González 1986). Dada la similitud de las masas corporales (Pearson 1983), este atributo no explicaría la significativa "evitación" de *O. longicaudatus* y la marcada "preferencia" por *A. olivaceus*. Más bien, sugiere diferentes éxitos de escape para ambas especies de roedores frente a sus depredadores terrestres y aéreos, posiblemente como consecuencia de

su especificidad en la selección de microhábitat. Según Murúa & González (1982), *A. olivaceus* se asocia a variables vegetacionales que le proveen cobertura desde arriba, mientras que *O. longicaudatus* selecciona variables estructurales que le ofrecen protección desde un plano horizontal. Si esto se cumple, la dieta de rapaces de áreas boscosas (e.g., *Strix rufipes*) debería incluir menos *A. olivaceus* y más *O. longicaudatus*, mientras que la de predadores terrestres (e.g., zorros chilla; presente estudio) debería incluir menos *O. longicaudatus* y más *A. olivaceus*. Antecedentes reunidos por el primer autor (D.R. Martínez, datos no publicados) sugieren que este sería el caso. Lo anterior concuerda con estudios realizados en otra áreas, donde la representación de *O. longicaudatus* en la dieta de zorros ha sido repetidamente baja (e.g., Jaksic *et al.* 1980, Jaksic *et al.* 1983, Iriarte *et al.* 1989), siendo mayor para rapaces simpátridas (e.g., Jaksic *et al.* 1981, Jaksic 1986). Estas últimas (e.g., *Tyto alba* y *Bubo virginianus*) consumen en promedio un 70% más de *O. longicaudatus* que *A. olivaceus*, según puede derivarse de Jaksic *et al.* (1981).

Así, en un área donde el tamaño de los micromamíferos y el uso del hábitat no están acoplados (i.e., pluviselva valdiviana), la simple abundancia relativa de las diferentes especies presa no parece ser la característica que guía a la depredación por zorros. Más bien, correspondería a una respuesta oportunista por parte del predador frente a especies presa que adoptan estrategias antidepredadoras estándar que les otorgan vulnerabilidad diferencial (i.e., un comportamiento y uso del hábitat que protege eficientemente ante depredadores aéreos, no es eficiente cuando los predadores son terrestres, y viceversa). Por ello, los zorros chillas consumen en mayor proporción a micromamíferos cursorípedos como *A. olivaceus* y *A. longipilis* que, por ejemplo, exhiben el comportamiento de "congelamiento" al detectar riesgos de depredación aérea (Simonetti 1989). En menor grado consumen a presas como *O. longicaudatus* que no exhiben la conducta antes señalada y escapan saltando (Simonetti 1989), modalidad bípeda de locomoción que las haría más vulnerables frente a depredadores "sit-and-wait" (i.e., rapaces como *Strix rufipes*). Por último, el que la dieta de los zorros chillas consistiese

fundamentalmente de roedores, dominando *A. olivaceus* y *A. longipilis* y que fuese similar entre años diferentes, sugiere que estos predadores podrían estar relacionados con los ciclos intranuales de roedores, característicos del sur de Chile. A pesar del aumento otoñal y el declinamiento primaveral de la primera especie, su consumo fue prácticamente constante durante todo el año. Más aún, *A. olivaceus* fue consumido en proporción mayor a la esperada, implicando su posible selección por parte de los zorros. Por otra parte, el desfase entre la abundancia estacional de estos cánidos y la de su presa principal permite suponer que el impacto de depredación sobre *A. olivaceus* sería alto, especialmente durante su disminución primaveral. La hipótesis de mortalidad compensatoria (véase Errington 1956) no es aplicable en este caso, ya que a pesar del marcado incremento otoñal de *A. olivaceus*, su caída primaveral es demasiado acentuada. Una aproximación experimental permitiría determinar si los zorros son uno de los factores que acentúan esta caída de los números en *A. olivaceus*. La evidencia disponible así lo sugiere, puesto que González *et al.* (1988), utilizando un protocolo experimental, encontraron que en encierros semipermeables (i.e., que impiden el accionar de predadores terrestres pero no el de aéreos) la mortalidad de *A. olivaceus* fue significativamente más baja en comparación con la grilla control (libre acceso de predadores terrestres). Aunque González *et al.* (1988) explicaron las elevadas densidades obtenidas en los encierros experimentales, como producto de la imposibilidad de ocurrencia de los fenómenos dispersivos propios de esta especie, ésta no invalida como explicación alternativa (o adicional) que las elevadas densidades alcanzadas son producto de la eficaz (aunque no programada) exclusión de predadores terrestres como zorros chillas por el sistema experimental.

#### AGRADECIMIENTOS

DRM y REM agradecen a los Sres. F. Mondaca y P. Muñoz por colectar parte de las fecas en San Martín. También a Fabián M. Jaksic (P. Universidad Católica de Chile) por sus valiosos comentarios a una versión preliminar. Estudio financiado por los proyectos D.I. I.P.O.

304-24 y FONDECYT 89-0034 concedidos a JRR, proyecto D.I. U.A.CH. S-89-7 concedido a REM y parcialmente por proyectos FONDECYT 92-327 y D.I. I.P.O. 304-75 concedidos a DRM.

## LITERATURA CITADA

- BYERS CR, RK STEINHORST & PR KRAUSMAN (1984) Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48: 1050-1053.
- CARDENAS R (1976) Flora y vegetación del Fundo "San Martín", Valdivia, Chile. Tesis de Licenciatura en Ciencias. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- COMAN B & H BRUNNER (1971) Food habits analysis using a fiber cross-sectioning technique. *Journal of Wildlife Management* 35: 576-579.
- CONNER MC, RF LABISKY & DR PROGULSKE (1983) Scent-station indices as measures of population abundance for bobcats, raccoons, gray foxes, and opossums. *Wildlife Society Bulletin* 11: 146-152.
- DAY MG (1966) Identification of hairs and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *Journal of Zoology* 148: 201-217.
- ERRINGTON PL (1956) Factors limiting higher vertebrate populations. *Science* 124: 304-307.
- FUENTES ER & FM JAKSIC (1979) Latitudinal size variation of Chilean foxes: tests of alternative hypotheses. *Ecology* 60: 43-47.
- GONZALEZ LA & R MURUA (1985) Características del período reproductivo de tres especies de roedores cricétidos del bosque higrófilo templado. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 16: 87-89.
- GONZALEZ LA, R MURUA, PL MESERVE & C JOFRE (1988) Consecuencias demográficas de la manipulación experimental en la composición de edades de *Akodon olivaceus* (Rodentia: Cricetidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 59: 57-67.
- HANSON WR & F GRAYBILL (1956) Sample size in food-habits analyses. *Journal of Wildlife Management* 20: 64-68.
- HERRERA CM (1976) A trophic diversity index for presence-absence data. *Oecologia* 25: 187-191.
- IRIARTE JA, JE JIMENEZ, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1989) Small mammal availability and consumption by the fox, *Dusicyon culpaeus*, in central Chilean scrublands. *Journal of Mammalogy* 70: 641-645.
- JAKSIC FM (1979) Técnicas estadísticas simples para evaluar selectividad dietaria en Strigiformes. *Medio Ambiente (Chile)* 4: 114-118.
- JAKSIC FM (1986) Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 209-221.
- JAKSIC FM & JL YAÑEZ (1979) The diet of the Barn Owl in central Chile and its relation to the availability of prey. *Auk* 96: 619-621.
- JAKSIC FM, RP SCHLATTER & JL YAÑEZ (1980) Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* 61: 254-260.
- JAKSIC FM, HW GREENE & JL YAÑEZ (1981) The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia (Berlin)* 49: 21-28.
- JAKSIC FM, JL YAÑEZ & JR RAU (1983) Trophic relations of the southernmost populations of *Dusicyon* in Chile. *Journal of Mammalogy* 64: 693-697.
- LINHART SB & FF KNOWLTON (1975) Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. *Wildlife Society Bulletin* 3: 119-124.
- MAEHR DS & JR BRADY (1986) Food habits of bobcats in Florida. *Journal of Mammalogy* 67: 133-138.
- MEDEL RG & FM JAKSIC (1988) Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 67-79.
- MEDEL RG, JE JIMENEZ, FM JAKSIC, JL YAÑEZ & JJ ARMESTO (1990) Discovery of a continental population of the rare Darwin's fox, *Dusicyon fulvipes* (Martin 1837) in Chile. *Biological Conservation* 51: 71-77.
- MURUA R & LA GONZALEZ (1982) Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia (Berlin)* 52: 12-15.
- MURUA R & LA GONZALEZ (1985) A cycling population of *Akodon olivaceus* (Rodentia: Cricetidae) in a Chilean temperate rain forest. *Acta Zoologica Fennica* 173: 77-79.
- MURUA R & LA GONZALEZ (1986) Regulation of numbers in two neotropical rodent species in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 193-200.
- MURUA R, PL MESERVE, LA GONZALEZ & C JOFRE (1987) The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species. *Journal of Mammalogy* 68: 729-738.
- NEU CW, CR BYERS & JM PEEK (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38: 541-545.
- PAINE RT (1969) A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.
- PEARSON OP (1983) Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, southern Argentina. *Journal of Mammalogy* 64: 476-492.
- REISE D (1973) Clave para la determinación de los cráneos de marsupiales y roedores chilenos. *Gayana: Zoología (Chile)* 27: 1-20.
- ROUGHTON RD & MW SWEENEY (1982) Refinements in scent-station methodology for assessing trends in carnivore populations. *Journal of Wildlife Management* 46: 217-229.
- SCHOENER TW (1968) The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704-726.
- SIMONETTI JA (1989) Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- SIMONETTI JA, A POIANI & KJ RAEDEKE (1984) Food habits of *Dusicyon griseus* in northern Chile. *Journal of Mammalogy* 65: 515-517.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 37: 323-399.
- WIENS JA (1983) Avian community ecology: an iconoclastic view. In AH BRUSH & GA CLARK, Jr. (eds), *Perspectives in Ornithology*, pp. 355-403. Cambridge University Press, Cambridge.
- YAÑEZ JL & FM JAKSIC (1978) Rol ecológico de los zorros (*Dusicyon*) en Chile central. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 11: 105-112.