

Segregación espacial entre zorros y erizos: ¿depredación o competencia?

Marcelo H. Cassini* y Benedikt Föger

AFRC Research Unit on Ecology and Evolution, Departamento de Zoología,
Universidad de Oxford, Reino Unido.

ABSTRACT. *Spatial segregation between hedgehogs and foxes: predation or competition?* The density of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) was negative related ($r=0,93$) to the density of foxes (*Vulpes vulpes*), in an open meadow. Previous studies suggested that this correlation could be due to direct predation or to hedgehog response to predation hazard of foxes. In order to test this hypothesis, we studied the behaviour of both species by direct observations and by field experiments. We did not find support for any of these hypotheses. Instead, the results suggest that the different distributions of both species are the result of the effect of foraging interference: the hedgehogs appeared to be located in those areas that foxes did not use for foraging because hedgehogs were worst competitors than foxes

PALABRAS CLAVES: *Erinaceus europaeus*, *Vulpes vulpes*, competencia inter-específica, comportamiento anti-predatorio, comportamiento alimentario, distribución espacial.

Introducción

Los erizos son mamíferos insectívoros nocturnos que hibernan. Durante el verano, pasan la mayor parte de la noche buscando alimento (Doncaster, 1993). Los erizos poseen una amplia dieta, pero en campos de pastoreo y zonas abiertas de pastos cortos se alimentan casi exclusivamente de lombrices (*Lumbricus* spp.). En 1991, Micol y colaboradores (1994) realizaron un relevamiento de los factores ambientales que se correlacionaban con las variaciones en la abundancia de erizos en más de 50 campos de pastoreo de los alrededores

de la ciudad de Oxford, Inglaterra. Aplicando un análisis de componentes principales estos autores encontraron que el primer factor que explicaba la variabilidad en abundancia estaba ligado a dos variables del ambiente. La primera era la densidad de lombrices, que se correlacionaba positivamente. Como las lombrices son la principal presa de los erizos en este tipo de ambiente (Wroot, 1984), esta correlación estaría indicando que los erizos se concentran en aquellos sitios con mayor abundancia de alimento. La segunda variable fue la densidad de zorros colorados, la cual se correlacionó negativamente con la presencia de erizos.

* Dirección actual: Grupo de Estudios en Eco-etología de Mamíferos, Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján, Rutas 5 y 7, 6700 Luján, Argentina.

Existen dos hipótesis principales sobre las interacciones ecológicas entre zorros y erizos que pueden explicar esta correlación negativa. La primera postula que la predación de los zorros sobre los erizos determina la relación inversa en la distribución entre ambas especies. Los zorros han sido considerados uno de sus principales predadores de los erizos. Por ejemplo, Reeve (1994) quién publicó la más reciente revisión de la literatura sobre erizos, comienza la enumeración y descripción de los predadores de erizos, con *V. vulpes*. Este autor describe probables técnicas de captura y menciona que en sus propios estudios encontró erizos muertos con evidencias de mordeduras en áreas donde los únicos posibles predadores eran zorros o perros. Basándose en estas apreciaciones, la correlación negativa encontrada entre la abundancia de ambas especies por Micol y colaboradores (1994), podría interpretarse como un resultado de esta actividad depredatoria. El mecanismo responsable sería un incremento en la tasa de mortalidad en las áreas donde los zorros son abundantes o una preferencia activa de los erizos por zonas con baja o nula densidad de zorros.

Algunos autores no consideran que el zorro sea un predador importante del erizo, basándose fundamentalmente en la baja representación de esta especie en la dieta, cuando se analizan las heces de los zorros (Doncaster, 1993). Asumiendo entonces que la predación no sea relevante, se plantea una segunda hipótesis sobre el mecanismo ecológico que explicaría las correlación negativa entre abundancia de zorros y erizos: la competencia por el alimento. Los zorros son también consumidores de lombrices en ambientes abiertos. Si la actividad alimentaria de los zorros produjera una disminución en la disponibilidad de lombrices para los erizos, entonces estos últimos evitarían las áreas donde la densidad de zorros es alta porque allí la disponibilidad de alimento es menor. Así, la correlación negativa observada sería consecuencia de efectos de competencia inter-específica por el alimento.

El objetivo de este trabajo fue el de investigar los patrones de uso del ambiente a pequeña escala por parte de zorros y erizos conviviendo simpátricamente y poner a prueba las dos hipótesis sobre las interacciones inter-específicas: predación o competencia.

Materiales y Métodos

El estudio fue realizado en el verano de los años 1992 y 1993, en áreas semi-urbanizadas de la ciudad de Oxford, Reino Unido, donde pueden encontrarse altas densidades tanto de erizos como de zorros. La metodología utilizada puede sintetizarse en los siguientes elementos: 1) La selección como áreas de estudio de sitios con ambientes similares a los que habían sido relevados por Micol y colaboradores en 1991, es decir, áreas abiertas de vegetación baja, y su división en sub-áreas o sectores. 2) La marcación individual con reconocimiento de sexo, peso, y estado general y la utilización de técnicas de identificación y seguimiento a distancia. 3) El monitoreo regular de la distribución nocturna de los erizos, sus presas (lombrices) y sus potenciales predadores (zorros). 4) El seguimiento de individuos por intervalos de 10 minutos en los que se cuantificaba la ocurrencia de las distintas conductas. Área de estudio:

Para este estudio se trabajó en los campos de deportes del University College de la ciudad de Oxford, Reino Unido. Era una superficie cuadrada de casi cuatro hectáreas. El pasto era cortado regularmente, lo que permitía una buena visibilidad de los animales. El área fue dividida en cuatro sectores de aproximadamente una hectárea cada uno. En cada sector, se realizó una estimación de la oferta alimentaria, es decir, de la densidad de lombrices. La abundancia de lombrices fue estimada caminando "transectas" de 0,3 x 10 m y contando las lombrices en superficie, iluminando con una linterna de luz roja. Se realizaron un total de 80 transectas por sector (16 transectas por noche tomadas al azar entre el 15 y 21 de julio de 1993). El número medio de lombrices por metro cuadrado fue de 3,74 (SE = 0,13).

Marcación

Los erizos fueron capturados a mano durante caminatas regulares realizadas a lo largo de toda la noche. Los animales capturados se marcaban insertándoles y pegándoles en las espinas nueve tubitos plásticos de 2 x 20 mm: cinco tubitos eran transparentes y tenían una luz beta (que irradia luz en la oscuridad, 2 x 10 mm, Saunders-Roe Developmens Limited) en la punta; los otros cuatro tubitos de colores y llevaban dos trocitos de cinta reflectora de colores. Un tubito transparente se colocaba siempre en una espina de la cabeza y los otros cuatro se distribuían en el lomo del animal siguiendo un patrón individual (los cuatro tubitos de colores seguían el mismo patrón). En 1993, se utilizó una técnica similar. Seis tubitos de plástico coloreado de 30 mm de largo, con dos trocitos de cinta reflectora de colores fueron fijados en las espinas de cada animal en patrones individuales. Estas marcas permitieron ubicar a los erizos en la noche a distancias de hasta 200 m e identificarlos individualmente a distancias de hasta 100 m. Para ello, utilizamos un telescopio de 60 aumentos y un amplificador de imágenes Modlux 130 con un lente Nikon de 300 mm.

En 1992, 24 erizos adultos (15 machos y 9 hembras) se marcaron entre el 1 y el 13 de mayo y entre el 16 y 18 de julio. En 1993, la abundancia de erizos fue significativamente menor que en el año anterior, por lo que se marcaron 12 erizos adultos (seis machos y seis hembras), entre el 10 y el 29 de julio. Los zorros no se marcaron.

Registro de la distribución y del comportamiento:

Los registros se tomaron en sesiones nocturnas de 22:30 a 04:15 horas, del 17 al 23 de julio de 1992 y entre el 25 de julio y el 4 de agosto de 1993.

Se utilizó el método de muestreo denominado de "barrido instantáneo" (Martin & Bateson, 1984): a intervalos regulares de 15 min se observaba todo el área y se registraba en un mapa la posi-

ción de todos los erizos (identificados individualmente) y zorros presentes. Se registraron un total de 168 "barridos" en 1992 y 216, en 1993.

En 1993, se realizaron observaciones del comportamiento de erizos y zorros, con el método de muestreo denominado de "animal focal" (Martin & Bateson, 1984). Estos muestreos se realizaron entre barridos y duraban 10 minutos. Cuatro erizos pudieron ser observados y seguidos el tiempo suficiente como para tomar entre 8 y 14 muestras de cada uno. En estas muestras se registraban las siguientes conductas: 1) Intentos de captura. Cuando un erizo intentaba retirar una lombriz de la tierra, realizaba un movimiento de cabeza estereotipado y conspicuo, necesario para comenzar la resistencia de la lombriz (Morris, 1963). 2) Capturas. Cuando el intento de capturar una lombriz era exitoso, el erizo permanecía unos segundos consumiendo la presa antes de reiniciar la búsqueda. 3) Detenciones y corridas. Mientras permanecían en el área de estudio, los erizos se encontraban activos casi todo el tiempo, desplazándose lentamente con movimientos más o menos erráticos. Ocasionalmente, se detenían por unos segundos o realizaban corridas de unos pocos metros. La función de estas conductas no está clara, pudiendo estar asociada a la búsqueda de alimento o a la detección y evitación de predadores.

En relación al comportamiento de los zorros, también tenían un comportamiento característico de captura de lombrices, como es descrito en detalle por MacDonald (1987). Se tomaron un total de 20 registros de 10 min de la actividad alimentaria de los zorros.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Patrones de distribución

La densidad de erizos y zorros en cada uno de los cuatro sectores en que se dividió el área de estudio se estimó como el promedio del número

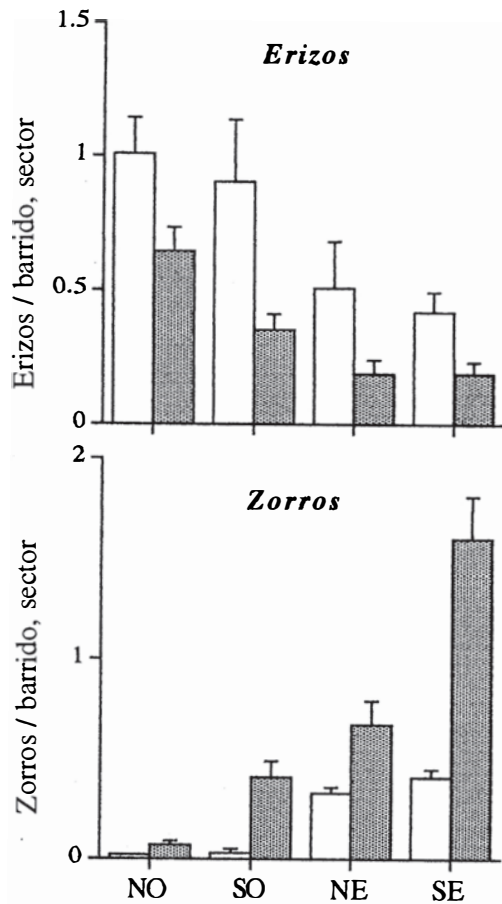


Figura 1. Distribución de los erizos y los zorros en 1992 (columnas vacías) y 1993 (columnas llenas).

ro de animales mapeados en el sector por "barri-do". La Figura 1 presenta la distribución de los erizos y zorros en los dos años de muestreo. Si bien la densidad absoluta de ambas especies fue distinta en ambos años, los patrones de distribución se mantuvieron, sien do los erizos más abundantes en los sectores occidentales y los zorros en los orientales. El gradiente observado en la distribución de los zorros es probable que haya estado asociado a la evitación de la actividad humana. El lado occi-

dental del área de estudio era lindante a una calle con tránsito frecuente, mientras que el lado oriental lindaba con un campo de cría de animales domésticos. Por otro lado, en el extremo nor-occidental del área de estudio había una casa donde vivía el cuidador del lugar. Si bien los zorros en Inglaterra pueden ser comunes en áreas urbanas, en general tienden a evitar la proximidad de áreas muy perturbadas (MacDonald, 1987).

La Figura 2 muestra como la densidad de erizos estuvo inversamente relacionada a la densidad de zorros (Correlación de Pearson, $r=0.93$, $p=0.0002$). La función que mejor ajusta es una logarítmica del tipo $y = -0,46 \log(x) + 0,17$. Conductas predatorias y anti-predatorias:

No se observaron ataques de zorros a erizos ni ninguna evidencia de actividad predatoria, pese a que la probabilidad de encontrar ambas especies simultáneamente era elevada. Tampoco se observó ninguna evidencia de conductas anti-pre-

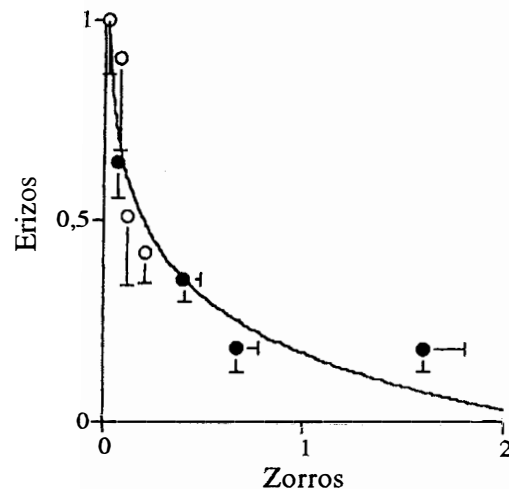


Figura 2. La abundancia de erizos en el área de estudio se correlacionó negativamente con la de zorros. Los círculos vacíos corresponden a las medias de los cuatro sectores en que se dividió el área de estudio en 1992, mientras que los círculos llenos corresponden a los mismos cuatro sectores en 1993.

datorias por parte de los erizos. Las conductas de detenerse y correr - potenciales conductas anti-predatorias - no mostraron diferencias significativas en presencia o ausencia de zorros (Figura 3, cuatro últimas columnas).

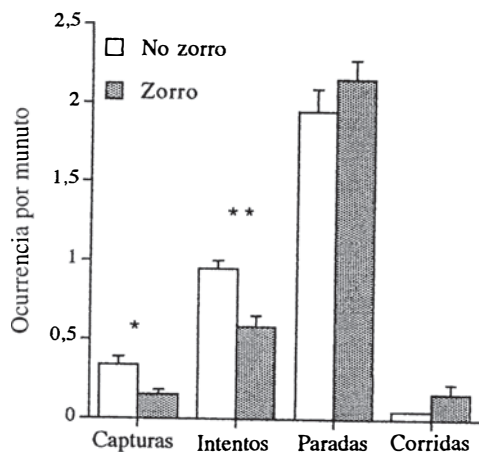


Figura 3: Tasa media de ocurrencia de las distintas conductas en presencia y ausencia de zorros. * <math><0,05</math>; ** <math><0,01</math> (prueba t de Student).

Experimento de manipulación del "riesgo de predación"

Entre el 29 de agosto y el 9 de setiembre de 1992, se realizó un experimento para poner a prueba la hipótesis de si la presencia de zorros era el factor determinante de la distribución de los erizos en el área de estudio. Durante esos días se registró la distribución de los erizos siguiendo la metodología descrita en la sección de Métodos, pero la noche del 8 de setiembre, se colocó en el centro del sector nor-oriental varias fecas de zorros que fueron obtenidas de animales en cautiverio. Esta es una técnica que ha sido previamente utilizada como una forma de simulación de la pre-

sencia de predadores (MacDonald, 1987). Lo que se esperaba era que el estímulo olfativo alejara a los erizos del sector nor-oriental. Aplicando un Análisis de la Varianza de dos factores, siendo el factor "sector" de medidas independientes y el factor "noche" de medidas repetidas, no se obtuvieron diferencias significativas para la interacción "noche x factor" ($F_{3;100}=1,70; p=0,17$). Este análisis indica que no existieron cambios significativos en el patrón de distribución que mostraron los erizos entre la noche anterior y la noche en que se colocó estímulo olfatorio, en otras palabras, que no hubo una respuesta espacial por parte de los erizos cuando se amplificó la señal de la presencia de zorros en un sector del área de estudio.

Todos los resultados presentados hasta aquí indican que los zorros no representaron un factor de riesgo significativo para los erizos como potenciales predadores. Entonces, ¿cómo explicar el hecho de que los erizos estén allí donde los zorros están en bajas densidades? Los resultados que se presentan a continuación parecen ofrecer una explicación alternativa.

Actividad alimentaria

La Figura 4 muestra las estimaciones de la oferta de alimento (Figura 4A) y de la tasa de obtención de lombrices por parte de zorros y erizos (Figura 4B). Si comparamos los resultados de esta figura con los presentados en la Figura 1 sobre la distribución poblacional de ambas especies, encontramos que los erizos fueron observados con más frecuencia en aquellos lugares donde hay mayor abundancia de presas. Esto es esperable si consideramos que con la tasa de obtención de lombrices en los sectores orientales (Figura 4B, quinta columna), un erizo sólo puede obtener menos de seis presas por hora. De permanecer toda la noche alimentándose en esos sectores, no podrían obtener sus requerimientos energéticos diarios, estimados en algo más de 200 lombrices por día para un animal de 500 g (Wroot, 1984).

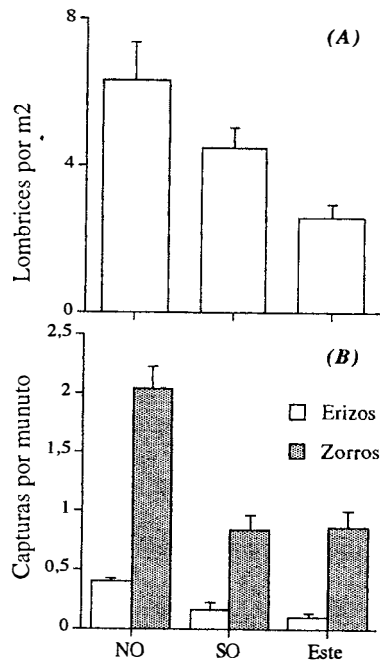


Figura 4. (A) Abundancia de lombrices. (B) Tasa de ingesta de lombrices. Debido al bajo número de observaciones de erizos en los dos sectores orientales, los resultados de éstos se agruparon en una única categoría: "Este".

Los zorros, en cambio, tuvieron una eficiencia de captura de lombrices mucho mayor que la de los erizos, que les permitió capturar una media de 160 lombrices por hora en los sectores más pobres del área de estudio. De esta manera, podrían permanecer en los sectores más alejados de la actividad humana, donde la abundancia de lombrices es menor, pero la perturbación también es menor.

La hipótesis de la interferencia alimentaria

La Figura 3 muestra cómo (1) la frecuencia de intentos de captura y (2) la tasa de ingesta de lombrices de los erizos fueron significativamente menores cuando se observó al menos un zorro en el sector donde se seguía al erizo. Este resultado está

sugiriendo un efecto de interferencia por parte de los zorros en la actividad alimentaria de los erizos.

La disminución en la disponibilidad de lombrices sería el resultado de la respuesta anti-predatoria de los anélidos a la presencia de los zorros. Las lombrices tienen una eficiente respuesta anti-predatoria que consiste en una rápida retracción dentro de la tierra al percibir un cambio de intensidad de luz o una vibración (Edwards & Lofty, 1972). Esta conducta de las lombrices explica por qué, pese a los elevados valores encontrados de lombrices en superficie, los erizos tienen tasas de captura relativamente muy bajas. La interferencia de un zorro sobre un erizo que se está alimentando se debería a que el zorro, que es un animal muy activo que se desplaza rápidamente, está provocando la respuesta anti-predatoria de las lombrices y por lo tanto está produciendo una disminución temporal de la disponibilidad de lombrices en superficie, haciendo aún más difícil la captura de lombrices por parte del erizo. En otras palabras, la disminución de la disponibilidad de lombrices no se debería al consumo por los zorros, ya que la abundancia absoluta de lombrices era enorme (en los sectores ricos, el número de lombrices estimadas en una hectárea sin perturbación fue de 60.000, Cassini, datos no publicados), sino a que el desplazamiento de los zorros produce un efecto momentáneo pero significativo en la densidad de lombrices en superficie.

Estimación de la interferencia alimentaria

A través de una técnica sencilla, se estimó cuantitativamente este efecto. Se caminaron transectas de 0,3 x 10 m de largo como en los muestreos de lombrices, pero luego de intervalos variables de tiempo (entre 0 y 40 min), se volvían a recorrer las mismas transectas. En el primer recorrido, se obtenía una estimación del número de lombrices en la transecta justo antes de ser perturbadas por el observador al desplazarse. En el segundo recorrido, se estimaba la disponibilidad de lombrices luego de transcurrido un

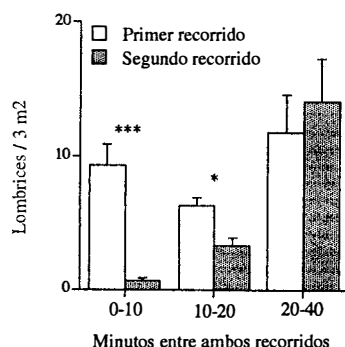


Figura 5. Experimento de perturbación de las lombrices en superficie. La densidad de lombrices en superficie fue significativamente menor hasta 20 minutos después de la perturbación. *** < 0.0001, * < 0.05.

cierto período de tiempo desde la perturbación provocada en el primer recorrido. Para analizar los datos estadísticamente, se agruparon en tres categorías de según si el segundo recorrido de la transecta hubiese ocurrido menos de 10 min después del primero, entre los 10 min y los 20 min y después de los 20 min (Figura 5). Se realizó un ANOVA tomando como un factor el antes y el después de la perturbación (medidas repetidas) y como segundo factor las tres categorías temporales (medidas independientes). La interacción entre ambos factores fue altamente significativa ($F_{3;51}=12,54$; $p<0,0001$), por lo que se realizaron comparaciones múltiples, las que arrojaron diferencias estadísticamente significativas entre el antes y el después en las dos categorías de menos de 20 min (0 a 9 min: $F_{1;51}=51,97$; $p<0,0001$, 10 a 19 min: $F_{1;51}=7,26$, $p<0,02$) pero no en la de más de ese lapso de tiempo ($F_{1;51}=2,11$; $p>0,20$)

Asumiendo que los respuestas de las lombrices al disturbio provocado por el desplazamiento de un zorro y de un humano es similar, se puede realizar una estimación del grado de impacto que tendrían los desplazamientos de un zorro sobre la disponibilidad de lombrices en superficie. Si un zorro se desplaza en forma sistemática a 5 metros por segundo (MacDonald, 1987) y perturba las lom-

brices en un ancho de 0,4 metros, en 20 minutos estaría desplazándose un total de 2.400 m². Es decir que un solo zorro presente en el área de estudio podría estar reduciendo a cero la disponibilidad de presas en casi un cuarto de hectárea.

Conclusiones

En este estudio a escala de micro-ambientes, se replicó el resultado obtenido a una escala ecológica mayor por Micol y colaboradores (1994): la distribución de los erizos se correlacionó negativamente con la de zorros. Se puso a prueba la hipótesis de que esta correlación era generada por la predación efectiva o potencial de los zorros sobre los erizos. Esta hipótesis se desechó porque no se encontraron evidencias conductuales de actividad predatoria por parte de los zorros ni de respuesta anti-predatoria de los erizos a la presencia de los zorros.

Las evidencias provistas por este estudio apoyan otra hipótesis que plantea que la relación inversa de la distribución entre ambas especies es consecuencia de una respuesta de los erizos a la interferencia alimentaria producida por los zorros. Es decir, que el efecto de la presencia de los zorros en una área es indirecta ya que los erizos evitarían ese área por la disminución en la disponibilidad de presas que generada por sus competidores.

La importancia de la distribución del alimento en la determinación de los patrones de uso del ambiente por parte de los erizos fue establecida en estudios previos de este programa de investigaciones. Cassini & Föger (1995) encontraron que la abundancia de erizos y el consumo de lombrices fue directamente proporcional a la densidad de presas entre micro-ambientes. Cassini & Krebs (1994), describieron los resultados de un experimento en el que se manipulaba la oferta alimentaria, y que permitió determinar que los erizos responden espacial y conductualmente a cambios en la distribución del alimento, de forma de preferir áreas con mayor ofer-

ta. Es decir, todos los resultados de este programa de investigación indican que el alimento es el principal factor ambiental que regula los patrones de uso de micro-ambientes por parte de los erizos.

Se considera que este trabajo es un buen ejemplo de la manera en que la Etología puede ofrecer respuestas acerca de los mecanismos subyacentes a los fenómenos ecológicos, en este caso sobre la regulación de la distribución poblacional y sobre las interacciones inter-específicas.

Resumen

En este trabajo se encontró que la densidad de erizos (*Erinaceus europaeus*) se correlacionó negativamente ($r=0,93$) con la densidad de zorros (*Vulpes vulpes*), en un ambiente abierto de vegetación baja. Los antecedentes bibliográficos sugerían que esta correlación podría estar causada por la predación directa o por una respuesta de los erizos al riesgo de predación por parte de los zorros. Para poner a prueba esta hipótesis, se estudió el comportamiento de ambas especies a través de observaciones directas de animales individuales y de sus respuestas a manipulaciones experimentales de campo. No se obtuvo ninguna evidencia que apoyara esta hipótesis. En cambio, los resultados sugieren que las diferencias de distribución entre ambas especies son el resultado de un fenómeno de interferencia alimentaria: los erizos - por ser peores competidores que los zorros en la utilización de las lombrices como recurso alimentario - se ubicarían en aquellas áreas que los zorros no utilizan para alimentarse.

Agradecimientos

Al Prof. Dr. John R. Krebs por su apoyo y dirección en este proyecto de investigación. A la lic. Mónica L. Galante por la lectura crítica del manuscrito. Los fondos utilizados provienen de la

Unidad AFRC de Ecología y Comportamiento, del Departamento de Zoología de la Universidad de Oxford, Inglaterra.

Bibliografía

- Cassini, M. H. & Föger, B. 1996. The effect of food distribution on habitat use of foraging hedgehogs and the ideal non-territorial despotic distribution. *Acta Oecologica*, 16:657-669.
- Cassini, M. H. & Krebs, J. R. 1994. Behavioural responses to food addition by hedgehogs. *Ecography*, 17:289-296.
- Edwards, C. A. & Lofty, J. R. 1972. *Biology of earthworms*. - Chapman and Hall, London.
- Macdonald, D. 1987. *Running with the fox*. Unwin Heyman, Londres.
- Martin, P. & Bateson, P. 1985. *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Micol, T., Doncaster, C. P. & Mackinlay, L. A., 1994. Correlates of local variation in the abundance of hedgehogs *Erinaceus europaeus*. *Journal of Animal Ecology*, 63:851-860.
- Reeve, N. 1994. *Hedgehogs*. Poyser Natural History, Londres.
- Wroot, A.J., 1984. *Feeding ecology of the European hedgehog, Erinaceus europaeus L.* PhD. Thesis, University of London.