



EL ZORRO EN DOÑANA. MORFOMETRIA EXTERNA.

DESCRIPCION DE LA POBLACION Y CONSIDERACIONES ECOLOGICAS EN BASE AL TAMAÑO INTRODUCCION

El zorro, (*Vulpes vulpes*), posee la mayor distribución geográfica entre todos los cánidos incluyendo al lobo (*Canis lupus*). Por tanto, resulta interesante analizar su variación morfométrica a la luz de una serie de posibles hipótesis. Consideremos por ejemplo las llamadas *reglas ecogeográficas* (Mayr, 1942, 1952). Se trata de una serie de generalizaciones que describen paralelismos entre variaciones morfológicas y caracteres geográficos. Han sido empleadas durante mucho tiempo para explicar las tendencias geográficas en el tamaño y la forma del cuerpo de los vertebrados, tratándolos como ejemplos o desviaciones de ellas (Kolb, 1978). Entre estas reglas, la de Bergman y la de Allen son las más aplicadas a los vertebrados homeotermos. La regla de Bergman establece que razas de vertebrados homeotermos en climas fríos tienden a ser mayores que aquellas razas de la misma especie en climas cálidos (Mayr, 1952). Relacionada también con adaptaciones a la conservación de calor, la regla de Allen predice que partes sobresalientes del cuerpo tales como cola, orejas, picos y extremidades en general son relativamente más cortas en las zonas más frías de la distribución de la especie y más grandes en las más cálidas (Mayr, 1942: 90). Aunque las razones fisiológicas inicialmente aceptadas para explicar esto se basan en que animales más grandes y con partes sobresalientes menores tienen una menor superficie en relación con su volumen y por tanto una mayor capacidad para conservar el calor, los fisiólogos han llamado la atención sobre mecanismos de conservación de calor desarrollados por los vertebrados homeotermos que harían irrelevante la relación superficie/volumen, la cual simplemente produciría formas globulares en ambientes extremadamente fríos (Scholander, 1955).

Sin embargo, no debemos olvidar que las reglas ecogeográficas son puramente hallazgos empíricos que pueden ser probados o no, sin importar la teoría fisiológica a la cual referir esas tendencias en tamaño.

Estas reglas no son la única herramienta de que disponemos para explicar relaciones de tamaño observables en la naturaleza. El *desplazamiento de caracteres* (situación en la cual cuando dos especies animales coinciden geográficamente, las diferencias entre ellas se acentúan en la zona de simpatria y se debilitan o pierden fuera de esta (Brown y Wilson, 1956)), ha sido ampliamente aceptado como factor modelador de la forma y tamaño. McNab (1971) considera este fenómeno como responsable principal de la selección de tamaños diferenciales entre especies de carnívoros en simpatria, enmascarándose posibles efectos de la latitud o temperatura (Dayan et al., 1989). Las diferencias en el tamaño corporal, en carnívoros simpátricos, puede reflejar diferencias en el tamaño de sus presas (McNab, 1971) en cuyo caso nos encontraríamos ante otro ejemplo de segregación de caracteres.

Otra fuente de variación en el tamaño de un animal en la naturaleza es aquella vinculada a fenómenos densodependientes. La *densidad ecológica* de una población es el número de animales relativos a la cantidad y calidad de recursos disponibles para cada uno de ellos (Bailey 1984). La densidad ecológica de una población cambiará tanto si cambia el número de animales totales como si lo hacen los recursos disponibles. De esta forma, a igualdad de densidad absoluta, es válido esperar individuos más saludables en aquel ambiente con más y mejores recursos. Esto puede verse reflejado por ejemplo en el peso y tamaño de los individuos. Tanto el peso como la razón de este con alguna medida lineal de tamaño suelen emplearse como "índices" indicadores de la densidad ecológica.

En Doñana es posible encontrar dos ambientes que, aunque distanciados solo entre 5 y 6 km., presentan un elevado contraste en cuanto a su estructura, diversidad y contenido de posibles presas para un carnívoro. Estos lugares son: la vera (ambiente más rico y diverso) y el pinar de repoblación (ambiente menos rico y diverso). Teniendo en cuenta lo expuesto, esperamos encontrar individuos con mayores índices ecológicos en el primero de los dos ambientes.

Las diferencias sexuales de tamaño y morfología son un fenómeno ampliamente distribuido en el reino animal (Hedrick and Temeles, 1989). Entre los mamíferos las diferencias sexuales en tamaño son la más frecuentes (Ralls 1977). El grado de dimorfismo sexual en tamaño en un mamífero es el resultado de la diferencia entre la suma de todas las presiones selectivas que afectan el tamaño de la hembra y la suma de todas aquellas que afectan el tamaño del macho (Ralls 1976). Aunque las teorías para explicar el origen del dimorfismo sexual han sido desarrolladas originalmente por ornitólogos (Orians 1969), se han hecho extensivas a los mamíferos (Ralls 1976, 1977) incluyendo también a los carnívoros (Moors 1980). La evolución hacia estas diferencias se ha explicado a través de tres hipótesis alternativas. La primera, formulada originalmente por Darwin, propone que el dimorfismo sexual

surge cuando este carácter confiere una ventaja en la competencia por la pareja (*selección sexual*). La selección sexual puede dividirse en dos procesos: **Selección intrasexual**, en la cual los miembros de un sexo compiten por aparearse con miembros del sexo opuesto y, **selección intersexual** o **epigámica**, en la cual los miembros de un sexo eligen aparearse con ciertos miembros del sexo opuesto más que con otros. En la práctica estos dos aspectos no pueden separarse siempre aunque el primero se considera más importante en el caso de los mamíferos (Brown 1975:160). Una segunda alternativa es la que sugiere que el dimorfismo evoluciona a partir de la competencia entre ambos sexos por el alimento. Esta explicación, empleada con más o menos éxito en varios grupos de vertebrados, principalmente aves (Selander 1966, Storer 1966), establece que el dimorfismo es una estrategia para evitar la competencia intraespecífica permitiendo que los sexos exploten diferentes recursos tróficos. Por último, el dimorfismo sexual puede originarse también a partir de diferencias en los roles reproductivos de cada sexo. Estas tres posibilidades no son excluyentes, pudiendo actuar de manera simultánea (Hedrick y Temeles, 1989). Sin pretender identificar en que medida actúa sobre una población particular cada uno de estos tres mecanismos, la detección de dimorfismo sexual en una especie sugiere que algo de todo esto ha intervenido.

Los objetivos del presente estudio son:

1. Describir la morfometría externa de la población de zorros del Parque Nacional de Doñana.
2. Comparar la población del Parque con otras poblaciones distantes en el marco de las teorías que explican la variación geográfica del tamaño de los vertebrados.
3. Evaluar la existencia de dimorfismo sexual, describirlo y asociar su existencia a alguna de las teorías vigentes sobre su origen.
4. Evaluar la existencia de variaciones, en tamaño de animales que habitan zonas con diferentes densidades ecológicas.

AREA DE ESTUDIO

El presente estudio ha sido realizado en el Parque Nacional de Doñana (Sur Oeste de España). La captura de animales, aunque de forma desigual, se llevó a cabo en los tres complejos ambientales del Parque: la marisma, las arenas estabilizadas y las dunas vivas. Doñana pertenece al Bioma Mediterráneo.

MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares empleados en el presente estudio fueron obtenidos durante los años 1984 a 1992. Del total de zorros capturados solo emplearemos aquí los individuos **juveniles** (tienen aparentemente las dimensiones de un adulto aunque aún no han alcanzado el primer año de vida) y **adultos** (tienen más de un año) tabla 1. La inclusión de un individuo en una u otra clase de edad se hizo a través de una observación macroscópica del desgaste de los dientes.

La captura de los ejemplares se hizo con alguno de los métodos descritos a continuación. En orden decreciente de importancia (medida solo a través del esfuerzo empleado), trampas cebo ubicadas en zonas de paso frecuente de zorros o junto a trozos de carne u otros atrayentes.

Tabla Nro.1. Ejemplares empleados en el presente estudio, agrupados según clases de edades, sexo y mes de la captura.

MES	M	H	TOT	M	H	TOT	TOTAL
ENERO	2		2	4	6	10	12
FEBRERO	4	7	11	17	23	40	51
MARZO	1	1	2	10	6	16	18
ABRIL	1	3	4	1	4	5	9

MAYO				1	7	8	8
JUNIO				1	1		1
JULIO				4	1	5	5
AGOSTO				1	1	2	2
SEPTIEMBRE	2	1	3				3
OCTUBRE	3	2	5	5	4	9	14
NOVIEMBRE	2	5	7	9	6	15	22
DICIEMBRE	1	2	3	12	1	13	16
TOTAL	16	21	37	65	59	124	161

M: machos; **H:** hembras.

Las medidas fueron hechas con la ayuda de una cinta métrica (+/-5 mm), un calibre +/- 0,2mm) o una pesola (+/-50 g) según la medición efectuada.

Peso. Se suspendía al ejemplar, en una red de peso conocido, con una pesola en la que se leía su peso.

Cabeza cuerpo. Dorsalmente desde el extremo del hocico hasta el condensa de la cola.

Cola base. Desde el comienzo de la cola dorsalmente hasta su extremo, sin incluir los pelos terminales.

Pie posterior. Desde la extremidad del talón hasta la extremidad de la pulpa del dígito más largo, sin incluir la uña.

Cruz. Es una medida de la altura del animal, empleada sobre todo en descripciones de ejemplares cinegéticos. Es la longitud desde el omóplato hasta la pulpa de la planta de la extremidad anterior, con esta extendida.

Oreja. Desde le borde inferior del meato auditorio externo hasta la cúspide de la oreja, sin incluir pelos.

Longitud del canino superior izquierdo. Longitud total de la porción emergente de la encía. Esta medida se tomo en aquellos caninos que aunque desgastados, no estuviesen fragmentados.

Diámetro del canino superior izquierdo. Diámetro mayor del canino.

Las medidas corporales se tomaron siempre que fue posible en el lado izquierdo del animal. En ciertas ocasiones, en animales con algún miembro amputado probablemente a causa del trampeo ilegal (furtivo), no fue posible realizar la medición en el lado izquierdo, y se hizo en el derecho.

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LAS MEDIDAS

El peso y algunas medidas lineales son consideradas buenos estimadores del tamaño y la forma, unas mejores que otras según se trate de aves o mamíferos. El peso podría ser una buena medida de tamaño en mamíferos, aunque está sujeto a muchas posibles fuentes de variación que pueden hacerlo menos fiable que las medidas lineales (Ralls 1976). El peso de las hembras, por ejemplo, puede verse sensiblemente incrementado según avanza la gestación de los cachorros (5124 +/-854 n=60 hembras adultas no gestantes, 6414+/-146 n=7 hembras adultas gestantes, X+/- DS. Pesos de muestra de este estudio). En descripciones y comparaciones morfométricas los pesos de estas hembras no se emplearon. El peso también varía con la cantidad de comida que un animal acaba de comer. Especialmente sensibles a esto son los carnívoros. Los pesos dependen también de la condición general del animal, lo que puede variar de manera estacional y diferente para cada sexo.

Por otro lado, las medidas lineales en mamíferos están sujetas a menor variación estacional o de condición que el peso. Otra posible fuente de variación que, aunque muy difícil de sortear, debe tenerse en cuenta es aquella relacionada con el estatus social de los individuos. En el caso de los zorros, por ejemplo, los machos adultos reproductores habrán alcanzado esa condición a través de un proceso de selección, compitiendo por las hembras con otros machos adultos (*selección sexual*). El tamaño es importante en este tipo de selección por lo que es esperable

que los machos más grandes sean los reproductores. Como además solo una fracción pequeña de los zorros adultos se reproducen (en una población estabilizada en una densidad elevada), estos podrían estar subestimados en un muestreo aleatorio de la población. Algo similar podría ocurrir en las hembras. Para estas últimas tenemos información que ejemplifica lo antes expuesto, tabla 2.

Tabla 2. Media, desviación estándar, tamaño de la muestra y probabilidad de pertenecer a la misma población para cada una de las medidas de las hembras separadas en dos grupos según estén gestando o no.

MEDIDA	HEMBRAS GESTANTES			HEMBRAS NO GESTANTES			P
	X	DS	n	X	DS	N	
PESO	6414	146	7	4907	720	51	**
CABEZA-CPO	680	27	7	656	28	51	*
COLA BASE	378	28	7	375	28	52	-
CRUZ	376	7	7	369	17	53	-
PIE POS.	150	4	7	145	6	54	*
OREJA	95.8	11	7	94	5	47	-
LCSI	15.87	2.09	6	15.67	1.8	34	-
DCSI	7.66	1.95	5	6.82	1.03	36	-

* $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, -: $p > 0.05$

Las medidas lineales más ampliamente utilizadas en mamíferos son la longitud de la cabeza más el cuerpo, la longitud de la cola (cola base), el pie posterior y la oreja. En nuestras descripciones hemos empleado además la cruz (sobre todo utilizada para describir tallas de piezas cinegéticas) y la longitud y el diámetro de una pieza dentaria: el canino superior izquierdo (siempre que fuese posible). El tamaño de los dientes ha sido empleado con éxito en la determinación del sexo a partir de cráneos en colecciones de museos. Aunque en un cráneo la medida de un diente es diferente a cuando esta se hace con el animal vivo (la longitud de un diente incluye también la porción no emergente de éste y el diámetro mayor puede también no emerger de la encía), hemos intentado con esto buscar una alternativa para el caso de animales vivos.

Para todas las comparaciones se empleó la prueba para diferencias entre dos medias de la t de Student (Zar 1984: 126-130). La diferencia entre medias se consideró significativa cuando $p < 0.05$ y altamente significativa cuando $p < 0,01$.

El dimorfismo sexual se evaluó por separado dentro de cada clase de edad. En cada caso el dimorfismo se estimó a través de dos vías diferentes: comparando las medias de las medidas entre machos y hembras y calculando el cociente entre el valor promedio de cualquier medida de los machos y el valor promedio de la misma medida de las hembras. Cuando no existe una alometría muy marcada y las proporciones corporales entre los sexos son similares, el valor de estos cocientes es un buen estimador del dimorfismo sexual en tamaño.

Un procedimiento similar se siguió, en cada sexo, para detectar la presencia de diferencia de talla entre ambas clases de edad. En todos los casos cuando calculamos el cociente entre pesos lo hicimos utilizando las raíces cúbicas de los valores originales. De esta forma, el resultado obtenido es comparable con aquellos provenientes de las medidas lineales.

La comparación morfométrica de los zorros de Doñana con los de otras poblaciones de la misma especie se hizo empleando las medidas tradicionalmente utilizadas para estos fines. A pesar de los inconvenientes mencionados, el peso es una de las medidas más empleadas en la descripción de poblaciones. Las medidas lineales que usamos fueron la longitud cabeza cuerpo (CC), la longitud del pie posterior (PP) y la longitud de la oreja. Las comparaciones se hicieron gráficamente. El cuadro 1 muestra las poblaciones empleadas y la fuente bibliográfica.

Cuadro 1. Fuentes bibliográficas de la morfometría de poblaciones de zorros.

LUGAR	FUENTE
DOÑANA	Presente estudio
MONTES DE TOLEDO	Alejandro Rodríguez (sin publicar)
ZARAGOZA	Christian Gortázar (sin publicar)
INGLATERRA	Hattingh 1956, Kolb y Hewson 1974
ESCOCIA	Tetley 1941, Hattingh 1956, Kolb y Hewson, 1974
NORUEGA	Lund 1959

RESULTADOS

Un total de 161 zorros fueron capturados y medidos durante el presente estudio (tabla 1). No fue posible en algunos ejemplares realizar todas las mediciones descritas, de allí los tamaños de muestra diferentes (tabla 3). Los valores medios, su desviación estandar y el tamaño de la muestra están agrupados según la clase de edad y, el sexo en la tabla 3.

Tabla 3. Valores medios, desviación estándar y tamaño de la muestra para da una de las 8 medidas tomadas en cada una de las cuatro clases en que se paró la muestra: machos jóvenes, machos adultos, hembras jóvenes y hembras adultas. La p de última columna es la probabilidad de que la media de los machos sea igual a la de las hembras.

MEDIDAS	JUVENILES						p
	MACHOS			HEMBRAS			
	X	DS	n	X	DS	n	
PESO (g)	5051	1199	18	4706	642	22	--
CABEZA CPO. (mm)	659	45	18	648	29	23	--
COLA BASE (mm)	382	36	18	377	25	22	--
CRUZ (mm)	385	36	18	366	14	20	*
PIE POST. (mm)	151	9	18	145	8	23	**
OREJA (mm)	97	5	18	96	5	22	--
LCSI (mm)	15.4	4.07	11	15.9	2	15	--
DCSI (mm)	6.3	1.26	12	6.5	1-5	15	--

MEDIDAS	ADULTOS						p
	MACHOS			HEMBRAS			
	X	DS	n	X	DS	n	
PESO (g)	6330	968	64	5124	854	60	**
CABEZA CPO. (mm)	708	36	65	659	29	57	**
COLA BASE (mm)	392	32	65	375	28	59	**
CRUZ (mm)	401	22	59	370	16	60	**
PIE POST. (mm)	157	7	65	145	6	61	**
OREJA (mm)	100	7	58	94	6	54	**
LCSI (mm)	17.4	2.3	39	15.7	2	40	**

DCSI (mm)	7.5	0.8	43	6.9	1.2	41	**
-----------	-----	-----	----	-----	-----	----	----

P, *: <0.05, **: 0.01, --: >0.05

Los machos son más grandes y pesados que las hembras en ambas clases de edad. Entre los jóvenes los machos pesan un 7% más que las hembras mientras que el mismo valor en los adultos alcanza un 20%. La misma relación para la longitud cabeza más cuerpo (CC), medida lineal que mejor describe el tamaño de los mamíferos (McNab 1971), fue de un 2% y un 7% para joven es y adultos respectivamente.

De la comparación entre las dos clases de edad en cada sexo por separado, encontramos diferencias significativas en 5 de las 8 medidas entre machos jóvenes y adultos y en ninguna entre las hembras, tabla 4. Esto significa que tanto hembras jóvenes como adultas podrían agruparse en una sola clase de edad mientras que los machos no. Sin embargo, y a diferencia de otros autores (Kolb 1978), en las comparaciones siguientes hemos preferido mantener la separación en clases de edad para ambos sexos. Creemos que, además de reducir la varianza de la muestra, las comparaciones se ven enriquecidas sensiblemente.

Tabla 4. Diferencia de talla entre jóvenes y adultos dentro de cada sexo. La p es la probabilidad de que las medidas de los machos pertenezcan a la misma población que las de las hebras. t es el valor de la prueba de Student, a/j es el cociente entre la media de cada medida de los adultos y la misma de los jóvenes, n_a-n_j son los tamaños muestrales para adultos y jóvenes respectivamente.

MEDIDAS	HEMBRAS				MACHOS			
	p	t	a/j	n_a-n_j	p	t	a/j	n_j-n_a
PESO	0.000	4.19	1.08	64-18	0.236	1.19	1.03	60-22
CC	0.000	4.81	1.07	65-18	0.103	1.65	1.02	57-23
CB	0.442	0.77	1.03	65-18	0.822	0.23	0.99	59-22
CRUZ	0.158	1.42	1.04	59-18	0.334	0.97	1.01	60-20
PP	0.005	2.85	1.04	65-18	0.536	0.62	1.00	61-23
OREJA	0.181	1.35	1.03	58-18	0.406	-0.84	0.98	54-22
LCSI	0.041	2.10	1.13	39-11	0.666	-0.43	0.98	40-15
DCSI	0.000	3.94	1.19	43-12	0.317	1.01	1.06	41-15

En ninguna de las medidas elegidas puede identificarse una tendencia, clara en algún sentido según aumenta la latitud, Figura 1. Los zorros de Doñana, sin embargo; son más grandes que los de Montes de Toledo en todas las medidas (aunque las diferencias son importantes, el reducido tamaño de la muestra de los Montes de Toledo sugiere que consideremos como preliminar este resultado) mayores que los Ingleses (salvo en el peso) y tienen además las orejas más grandes que todos aquellos para los cuales tenemos información.

El dimorfismo sexual, presente en ambas clases de edad, es solo significativo entre los adultos, tablas 3 y 5. El nivel de dimorfismo (relación macho/hembra), promedio de las 8 medidas, para los jóvenes fue de 1.01 mientras que para los adultos fue de 1.08. De acuerdo con el criterio de Ralls (1976) se trata, en el caso de los adultos, de un dimorfismo pequeño.

Tabla 5. Dimorfismo sexual. Nivel de dimorfismo sexual para cada una de medidas en jóvenes y adultos. M/H es el cociente entre la media del macho y la de la hembra para cada medida. nM-nH indica los tamaños muestrales, p indica la probabilidad de que dos medias pertenezcan a la misma población.

MEDIDAS	M/H	nM/nH	p	M/H	nM/nH	p
PESO	1.02	18-22	--	1.07	64-60	**
CC	1.02	18-23	--	1.07	65-57	**

CB	1.01	18-22	--	1.05	65-59	**
CRUZ	1.05	18-20	*	1.08	59-60	**
PP	1.04	18-23	**	1.08	65-61	**
REJA	1.04	18-22	--	1.06	58-54	**
LCSI	0.97	11-15	--	1.11	39-40	**
DCSI	0.96	12-15	--	1.09	43-41	**

P,*:< 0.05,**:0.01,--:>0.05

M=machos, H=hembras.

Las medidas de los zorros adultos capturados tanto en la vera como en el pinar de repoblación se muestran en la tabla 6. En esta tabla se han incluido aquellas medidas consideradas buenas indicadores del estado de desarrollo de los individuos.

También se muestran los valores de los índices de densidades ecológicas. En todos los casos: pesos, medidas lineales e índices, los valores son mayores para los individuos de la vera (la zona más diversa). Sin embargo, las diferencias son significativas solo entre los machos para el peso, la longitud de la cabeza más el cuerpo y la longitud de la cola, tabla 7.

Tabla 6. Media, desviación estándar y valor de tres índices de densidad ecológica para ejemplares adultos, machos y hembras provenientes de dos ambientes diferentes dentro del Parque Nacional de Doñana.

MEDIDAS	MACHOS				HEMBRAS			
	VERA		PINAR		VERA		PINAR	
	X	DS	X	DS	X	DS	X	DS
PESO	7141	904	5650	657	5067	647	4693	924
CC	720	31	687	41	661	15	644	26
CB	407	21	385	29	386	36	369	34
PP	160	4	157	9	147	10	144	7
CRUZ	409	16	402	31	371	23	362	17

PESO/CC	9.92	8.22	7.67	7.29
PESO/PP	44.63	35.99	34.47	32.59
PESO/CRUZ	17.46	14.05	13.66	12.96

Tabla 7. Diferencias de peso y tamaño entre los zorros de la Vera y los de Pinar de Repoblación. p es la probabilidad de que ambas medias pertenezcan a la misma población, t es el valor del estadístico de Student, np-nv son los tamaños de muestra para el pinar y la vera respectivamente.

MEDIDAS	MACHOS			HEMBRAS		
	p	t	np-nv	p	t	np-nv
PESO	0.00	-4.86	12-17	0.38	-0.89	14-6
CC	0.03	-2.36	13-15	0.13	-1.58	14-7
CB	0.02	-2.38	13-17	0.32	-1.03	13-7
CRUZ	0.30	-1.06	13-16	0.32	-1.02	14-7
PP	0.14	-1.52	13-17	0.39	-0.88	14-7

OIZQ	0.12	-1.60	12-17	0.03	-2.32	14-7
LCSI	0.06	-2.06	8-11	0.80	0.25	12-6
DCSI	0.28	-1.11	12-12	0.52	0.65	11-6

DISCUSION

De acuerdo con la regla de Bergman, los zorros deberían incrementar sus medidas según aumenta la latitud. Una ligera tendencia puede observarse en los pesos de las hembras en las 5 primeras localidades, mientras que para el resto de sus medidas y para los machos el patrón que se observa es bastante irregular.

Por otro lado, el mayor tamaño de las orejas de los zorros de Doñana está de acuerdo con las predicciones hechas por la regla de Allen, que predice extremidades sobresalientes mayores en ambientes más cálidos. Sin embargo, nuestra intención no es la de ubicar al zorro de Doñana en un gradiente de tamaño explicable a través de las reglas ecogeográficas sino compararla con otras poblaciones distantes e interpretar las similitudes y diferencias haciendo uso de sugerencias y resultados obtenidos en diferentes estudios.

Kolb (1978) encontró que las tendencias corporales de los zorros escoceses no parecían depender del clima en general, ni de las especies presa (McNab 1971), ni de la productividad global de las diferentes localidades (Rosenweig 1968), ni del efecto de la calidad de la comida sobre el crecimiento, sugiriendo en cambio, como mecanismo causal del aumento de tamaño observado hacia mayores latitudes, el incremento de las horas del día sin luz, que son a su vez dedicadas a la búsqueda de alimento. Esta no parece una buena posibilidad a tener en cuenta en Doñana. En otro trabajo, Davis (1977) intenta descubrir cuál de dos posibles factores, temperatura o desplazamiento de caracteres, afectan el tamaño de los zorros en las muestras actuales y fósiles de Israel. Este autor encuentra que el empequeñecimiento de tamaño del zorro durante el Pleistoceno se correlaciona con un aumento de la temperatura media en la región durante el mismo período, y propone el incremento de la temperatura como causa del empequeñecimiento del zorro. Este resultado está de acuerdo con lo predicho por la regla de Bergman pero en contra del mayor tamaño de los zorros de Doñana. El tamaño de las presas ha sido mencionado como posible factor modelador 'del tamaño para los carnívoros (McNab 1971). El conejo (*Oryctolagus cuniculus*), una de las mayores presas activamente capturados por el zorro descrita en su dieta, constituye en Doñana una fuente importante de alimento para el y el resto de la comunidad de carnívoros. Este hecho podría explicar el mayor tamaño de los zorros de Doñana frente a los de Inglaterra y Noruega, donde la dieta está constituida fundamentalmente por micromamíferos. Por otro lado, los zorros de Escocia, más grandes que los de Doñana, tienen como ítem trófico importante al conejo y a la liebre (*Lepus europaeus*) (Kolb 1978). A favor de la hipótesis de McNab están también los resultados obtenidos en el norte de España por Gortázar (sin publicar), quien encuentra diferencias significativas entre los tamaños de los zorros capturados en ambientes con conejo y aquellos capturados en ambientes donde no hay conejos, (tabla 8).

Tabla 8. Valores medios, desviación estándar y tamaño muestras de dos grupos de zorros provenientes de dos ambientes diferentes. El soto, ambiente rico en conejo conformado por áreas de regadíos y vegetación de ribera del Ebro y sus principales afluentes, y el monte, ambiente con escasa o nula presencia de conejo formada por extensiones de cultivos de cereal y parches con vegetación evolucionada a partir de la degradación de bosques de *Pinus halepensis* y *Juniperus spp.* entre otros (Gortazar, comunicación personal).

MEDIDAS	SOTO					MONTE						
	MACHOS		HEMBRAS			MACHOS		HEMBRAS				
	X	DS		n	X	DS	n	X	DS	n		
PESO	6830	1060		36	5390	1100	56	5020	930	62		
CC	708	428	29	660	418	26	683	719	38	642	350	64

PAGINA 24 GRAFICA 1

En Doñana, una diferencia de tamaño significativa existe sólo entre los zorros machos de la vera y los del pinar de repoblación. En este último ambiente la abundancia de conejos es sensiblemente menor que en el primero.

Por último, si observamos las dos medidas para las que tenemos más información (peso y longitud cabeza-cuerpo) encontramos que las desviaciones estándar son mayores en el caso de los machos que en las hembras (peso: DS machos=804, DS hembras=414; CC: DS machos=20, DS hembras=17), lo que evidencia una mayor constancia en el peso y tamaño de las hembras. Esta constancia podría guardar relación con una hipótesis puesta a prueba en mustélidos según la cual las hembras tendrían un tamaño corporal óptimo desde un punto de vista energético dentro de la actividad reproductora (Moors 1980, Sandell 1989). Esta hipótesis predice que las hembras, más pequeñas que los machos, alcanzan ese tamaño corporal reducido con el objeto de ahorrar energía dedicada al automantenimiento y orientarla a aumentar su éxito reproductivo. En este marco, un tamaño bioenergéticamente óptimo sería relativamente independiente de las condiciones ambientales del lugar. Por otro lado, la mayor variabilidad observada entre los machos sugiere una presión de selección más dependiente de condiciones locales que la experimentada por las hembras.

La ausencia de dimorfismo sexual en la clase juvenil puede deberse a una reducción general en el tamaño corporal de ambos sexos. Algo comparable ocurre en aquellas poblaciones sometidas a fuertes extracciones, donde la estructura de edades está sensiblemente desbalanceada hacia las clases más jóvenes (y por tanto de menor talla) como consecuencia de un rejuvenecimiento global de la población (Ralls 19676). Sin embargo, los efectos de las actividades humanas sobre el grado de dimorfismo sexual en una población particular son complejos y no siempre fáciles de predecir. Por otro lado, aunque no se trata de un dimorfismo extremo ($M/H > 1,6$), en el caso de los zorros adultos podemos considerar que existe dimorfismo sexual. El valor promedio del cociente M/H para Doñana es similar al observado en zorros pertenecientes a otras poblaciones, Escocia 1.05, Inglaterra 1.07, Noruega 1.05, Zaragoza 1.07. Sandell (1989) menciona dos vías alternativas para revelar los factores que contribuyen al desarrollo de dimorfismo sexual en vertebrados. Por un lado el uso de modelos bioenergéticos contrastados con información de campo (Sandell 1989), por el otro, el uso de un detallado y comprensivo análisis de información de campo sobre aspectos de la ecología e historia de vida de la población de interés (Price 1984). Ninguna de estas dos posibilidades se contemplan dentro de los objetivos del presente trabajo, sino simplemente asociar el caso del zorro a alguna de las teorías actualmente en discusión.

1 - **Competencia por el alimento.** La especialización de machos y hembras en dietas diferentes ha sido empleado para explicar el significado ecológico de algunos caracteres sexualmente dimórficos en aves (Selander 1972). Sin embargo no ha sido igualmente útil cuando se intentó probar lo mismo con aquellos carnívoros que presentaban un marcado dimorfismo sexual y además se conocía, aunque de manera incompleta, la dieta de ambos sexos por separado (Moors 1980). En el caso del zorro en Doñana, aunque conocemos la dieta para la especie no la conocemos para los dos sexos por separado.

2. **Diferencia en los roles reproductivos.** Bajo esta hipótesis las hembras son más pequeñas porque al tener que afrontar el gasto energético de la cría su menor tamaño se ve favorecido por necesitar menos energía para su mantenimiento diario y poder así desviar más energía hacia la reproducción. Esto ha sido empleado para explicar el dimorfismo sexual en mustélidos donde el sistema poligínico (varias hembras se aparean con un único macho) hace que la hembra críe sola a toda la prole (Erlinge 1979, Simms 1979, Moors 1980).

3. **Selección sexual.** Bajo esta hipótesis son dos los mecanismos que pueden dar origen al dimorfismo sexual. La **selección intrasexual** conduciría a la evolución, en los machos, de caracteres involucrados en poder ganar combates a otros machos, mientras que la **selección intersexual** originaría evolutivamente caracteres importantes en la atracción de hembras (Partridge y Holliday 1984: 225). Aunque en la práctica resulta sumamente difícil, si no imposible, determinar cual o cuales de todas las posibles formas de selección han sido las responsables de la aparición de un determinado carácter, podemos, con los conocimientos existentes, especular alguna interpretación para el pequeño dimorfismo sexual de la población de zorros del Parque Nacional de Doñana.

El origen del dimorfismo sexual basado en la segregación trófica, bien descrito en aves, no ha sido aceptado para mamíferos, aún en aquellos donde el dimorfismo es extremo (Erlinge 1979, Moors 1980). Esto, la falta de conocimientos sobre las diferencias sexuales en la dieta del zorro, y la imposibilidad de justificar un espectro trófico poco solapado basado en el pequeño dimorfismo sexual existente en los zorros hacen de esta hipótesis una mala candidata a la cual atribuir el dimorfismo observado. Sin embargo, como en el caso de los mustélidos de Erlinge (1979) y de Moors (1980), el dimorfismo sexual atribuido a un origen diferente del alimenticio podría verse incrementado por una segregación trófica y/o promoverla como consecuencia secundaria.

La hipótesis basada en una diferencia en los roles reproductivos de cada sexo ha sido empleada para explicar el alto grado de dimorfismo presente en los mustélidos (Moors 1980). Sin embargo el zorro no posee una estructura social similar a la de estos mustélidos (donde el dimorfismo sexual es extremo) poligínico, varias hembras se aparean con

un único macho y este no colabora en el cuidado de las crías.

Por el contrario, el sistema monogámico obligado (Kleiman 1977) y la existente, aunque débil, competencia por las hembras entre los cánidos (Bekoff et al. 1981) extrapolable al zorro bajo la forma de defensa de un territorio con una o más hembras puede asociarse al pequeño dimorfismo observado. Por otro lado, no existen evidencias a favor de la existencia de una selección por parte de las hembras.

Lo expuesto nos hace sugerir a la selección intrasexual como mecanismo causal que mejor se ajusta al dimorfismo sexual observado en el zorro: los machos más grandes tienen una importante ventaja sobre los más pequeños en los conflictos intrasexuales (Clutton-Brock 1983). Esto no implica que no hayan o estén operando algunos de los otros mecanismos mencionados, incrementando así el efecto de la selección intrasexual.

LITERATURA CITADA

Bailey, J.A. 1984. Principles of Wildlife Management. John Wiley & Sons, Inc. New York. 373 pp.

Brown, J.L. 1975. The evolution of behavior. Norton. New York.

Brown, W.L., and E.O. Wilson. 1956. Character displacement. Syst. Zool., 5:49-64.

Clutton-Brock, T.H. 1983. Selection in relation to sex. In: Evolution from Molecules to Men (ed. D.S. Bendall), pp. 457-481. Cambridge University Press. Cambridge.

Dayan, T., E. Tchernov, Y. Yom-Tov, and D. Simberloff. 1989.

Ecological character displacement in Saharo-Arabian vultures: Outfoxing Bergmann's rule. Oikos, 55:263-272.

Erlinge, S. 1979. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. Oikos, 33:233-245.

Hattingh, I. 1956. Measurements of foxes from Scotland and England. Proc. Zool. Soc. Lond., 127:191-199.

Hedrick, A.V., y E.J. Temeles. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. TREE, 4: 136-138.

Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. Quart. Rev. Biol., 52:39-69.

Kolb, H.H. 1978. Variation in the size of foxes in Scotland. Biol. J. Linn. Soc., 10:291-304.

Kolb, H.H. y R. Hewson. 1974. The body size of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Scotland. J. Zool., Lond., 172:253-255.

Lund, M.K. 1959. The red fox in Norway. I. Survey of 551 red foxes collected, their size and sex-ratio. Meddr. St. Viltunders., 5:1-57.

Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of Species. Columbia University Press. New York. 320 pp.

Mayr, E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. Evolution, 10:105-108.

McNab, B.K. 1971. On the ecological significance of Bergman's rule. Ecology, 52:845-854.

Moors, P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. Oikos, 34: 147-158.

Orians, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am. Nat., 103:589-603.

Partridge, L. y T. Holliday. 1984. Mating patterns and mate choice. In: Behavioural Ecology. An

Evolutionary Approach (eds. J.R. Krebs y N.B. Davies) . Second Edition. Blackwell. London. 493 PP.

Price, T.D. 1984. The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches. *Am. Nat.*, 123:500-518.

Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *Quart. Rev. Biol.*, 51:245-276.

Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *Am. Nat.*, 111:917-938.

Sandell, M. 1989. Ecological energetics, optimal body size and sexual size dimorphism: a model applied to the stoat, *Mustela erminea* L. *Func. Ecol.*, 3:315-324.

Scholander, P.F. 1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution*, 9:15-26.

Selander, R.K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor*, 68:113-151.

Selander, R.K. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: *Sexual selection and the Descent of Man* (ed. B. Campbell), pp.180-230. Heinemann. London.

Simms, D.A. 1979. North American weasels: resource utilization and distribution. *Can. J. Zool.*, 57:504-520

Storer, R.W. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters. *Auk*, 83:423-436.

Tetley, H. 1941. On the Scottish Fox. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 111: 25-35.

Trivers, -R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the Descent of Man* (ed. B. Campbell), pp. 136-139. Aldine. Chicago.

Voigt, D.R. y D.W. Macdonald. 1984. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zool. Fennica*, 171: 261-265.

Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice-Hall, Inc. 718 pp.

Figura 1. Variación geográfica del peso y tres medidas externas en los zorros. Las gráficas muestran la media (valor a la derecha), la desviación estándar (altura de la barra desde el valor medio) y tamaño de la muestra (valor superior) para el peso y tres medidas externas de zorros adultos machos y hembras. La fuente bibliográfica se detalla en el cuadro 1.

PAGINA 35 GRAFICA 1

PAGINA 35 GRAFICA 2

PAGINA 36 GRAFICA 1

PAGINA 36 GRAFICA 2

PAGINA 37 GRAFICA 1

PAGINA 37 GRAFICA 2

PAGINA 38 GRAFICA 1

PAGINA 38 GRAFICA 2