



## CAPITULO 5

# HABITOS ALIMENTICIOS Y CONFIGURACION DE LA DIETA DEL OSO PARDO EN LA CORDILLERA CANTABRICA (\*)

(\*) Trabajo presentado en el Coloquio Internacional sobre el Oso Pardo, 14-15 de noviembre de 1987, Seix (Arilge), Francia (publicado en las Actas del Coloquio).

FLORENTINO BRAÑA / JAVIER NAVES / GUILLERMO PALOMERO

### 1. INTRODUCCION

El análisis de la dieta y de las estrategias de obtención del alimento es uno de los focos de interés más evidente en los estudios actuales sobre biología y ecología de vertebrados, y en particular de mamíferos carnívoros (ver, p. e., GITTLEMAN, 1989). En las poblaciones de carnívoros el alimento puede condicionar desde la organización social y el uso del hábitat hasta las tasas de reproducción y, en términos más generales, la propia dinámica poblacional. Ello es especialmente cierto en especies como el oso pardo (*Ursus arctos* L.), omnívoro de gran tamaño que cubre sus elevadas necesidades energéticas mediante la ingesta masiva de alimentos distribuidos en pequeñas unidades (plantas herbáceas, pequeños frutos, insectos, etc.); muchos de estos elementos están sometidos típicamente a fluctuaciones estacionales e interanuales de abundancia, de modo que la adquisición del alimento ocupa una gran parte del tiempo de actividad y determina básicamente las pautas de uso del espacio, interviniendo de forma muy importante en la demografía de las poblaciones (HAMER y HERRERO, 1983; ROGERS, 1987).

Existe ya una información muy copiosa, aunque desigual, sobre la alimentación de todas las poblaciones de oso pardo del sudoeste europeo (OSTI, 1975, 1979; ZUNINO, 1976; ZUNINO y HERRERO, 1979; BERDUCOU *et al.*, 1982; PARDE, 1984; FALIU *et al.*, 1980b; CAUSSIMONT y FILLAT, 1986). Estos estudios han revelado pautas de alimentación bastante semejantes en líneas generales, pero han puesto también de manifiesto diferencias cuyo alcance no siempre ha podido ser interpretado. En lo que respecta al oso pardo cantábrico, las aportaciones previas de BRAÑA *et al.* (1979) y GARZON y PALACIOS (1979), complementadas con el análisis de los daños producidos por esta especie sobre ganado y cultivos (CAMPO *et al.*, 1986), proporcionan un inventario relativamente completo de los alimentos básicos y permiten esbozar ya un esquema sobre la estacionalidad de consumo de los tipos principales de alimento, pero son claramente insuficientes para valorar el significado de los diferentes elementos en la dieta del oso pardo y su relación con otras características ecológicas de las poblaciones cantábricas de esta especie.

El propósito de este trabajo es describir y caracterizar globalmente la dieta del oso pardo cantábrico, recogiendo la variabilidad estacional en la utilización de los tipos primordiales de alimento. Se pretende, por otra parte, realizar un primer ensayo de valoración de los elementos básicos de la dieta en cuanto a su aportación a la «economía» energética de esta población de modo que esta información sirva como base para plantear estudios locales más detallados que permitan relacionar la dieta y las estrategias de obtención del alimento con las pautas de uso del espacio y otros aspectos de su biología y comportamiento.

### 2. MATERIAL Y METODOS

El estudio de la alimentación del oso pardo en la Cordillera Cantábrica se ha basado en el análisis de 261 excrementos colectados en las zonas más representativas de los dos núcleos ocupados por la especie en esta región (ver CAMPO *et al.*, 1986). De ellos, 223 corresponden al área ocupada por la denominada población occidental (Reserva Nacional de Caza de Somiedo, 120; R. N. C. de Degaña y Monasterio de Hermo, 72; otras localidades, 31) y los 38 restantes a la población oriental (R. N. C. de Riaño, 20; R. N. C. de Fuentes Carrionas, 15; R. N. C. de Saja, 3).

Las muestras han sido colectadas a lo largo de varios años, fundamentalmente en los períodos 1977-1980 y 1982-1983, y su distribución por meses es irregular, reflejando en parte las variaciones en la intensidad y concentración de la actividad del oso pardo. En todos los análisis hemos utilizado agrupamientos temporales que coinciden básicamente con las cuatro estaciones convencionales, división que consideramos adecuada a la climatología y fenología de la vegetación en la montaña cantábrica. Los meses que comprenden estos períodos y el número de excrementos colectados en cada uno de ellos son los siguientes: primavera (abril, mayo y junio, 45 excrementos), verano julio, agosto y septiembre, 72 muestras), otoño (octubre, noviembre y diciembre, 119 excrementos) e

invierno (enero, febrero y marzo, 25 excrementos).

Se han recogido únicamente excrementos recientes, depositados en los días o semanas previas a su localización, que han sido fijados *in situ* en formol al 10%, o congelados y fijados con posterioridad. El procedimiento de análisis ha consistido en el lavado y disgregación en agua de los excrementos, seguido del tamizado y separación de los restos de alimentos para su determinación y cuantificación. La determinación de los frutos y restos animales se ha realizado utilizando colecciones de comparación y muestras recogidas en el campo junto con los excrementos, salvo los pelos de mamíferos, que han sido identificados o confirmada su atribución mediante las claves de DZIURDZIK (1973) y FALIU *et al.* (1980a). Los fragmentos de plantas herbáceas han sido identificados *de visu* cuando su tamaño y estado de conservación lo han permitido, o determinados mediante secciones transversales de los limbos foliares, siguiendo las técnicas descritas por GARCIA (1987).

Los volúmenes correspondientes a cada tipo de alimento se han medido por desplazamiento de la columna de agua en una probeta graduada cuando ha sido posible la separación perfecta de las unidades más voluminosas, realizándose en los demás casos la atribución de los porcentajes en volumen según una apreciación visual. A efectos de cálculo se ha asignado una participación del 1% en volumen a los alimentos cuya presencia se reduce a vestigios, y se ha considerado en todos los casos a los excrementos como unidades de igual valor, lo que evita numerosos problemas en el tratamiento de los datos cuando la recogida de las deyecciones no ha sido completa o éstas se encuentran disgregadas, desecadas o lavadas por la lluvia.

Para valorar la importancia relativa de cada uno de los tipos básicos de alimento en la dieta del oso, considerando simultáneamente frecuencias de consumo y volumen, se ha utilizado el siguiente índice:

$$IA = \frac{\%F_i \cdot \%V_i}{\max.(\%F_i \cdot \%V_i)} \times 100$$

siendo:

% Fi=Porcentaje de muestras en que está representado el tipo de alimento i.

% Vi=Porcentaje en volumen que corresponde al tipo de alimento i. Los valores que puede tomar este índice varían entre 0 y 100, asignándose el valor máximo al tipo de alimento cuyo producto (% Fi - % Vi) sea más elevado y valorándose los restantes tipos por referencia a éste.

Como medida de la diversidad trófica se ha utilizado el índice de Shannon (PIELOU, 1975), aplicado a los porcentajes en volumen de los tipos básicos de alimento.

### 3. RESULTADOS

#### 3. 1. Espectro trófico y frecuencias de consumo de los principales tipos de alimento.

El oso pardo ha sido caracterizado en numerosos estudios como una especie omnívora con marcada tendencia vegetariana (ver, p. ej., BERDUCOU *et al.*, 1982; SERVHEEN, 1987). Los análisis realizados en las poblaciones de la Cordillera Cantábrica confirman plenamente el carácter básicamente vegetariano de la dieta; los vegetales están presentes, en el promedio interestacional, en el 92,37% de los excrementos, con la mínima presencia en primavera (84,44%) y la máxima en otoño (100%), mientras que los restos animales aparecen sistemáticamente con una frecuencia mucho menor (43,99% como promedio de las cuatro estaciones, con frecuencias extremas del 24,16% en otoño y del 62,50% en verano) y están sujetos a una mayor variabilidad estacional (coeficiente de variación: 39,08%).

En la tabla 1 figuran las frecuencias estacionales de aparición (básicamente equiparables a frecuencias de consumo) de los principales recursos alimenticios utilizados por el oso pardo en la Cordillera Cantábrica, agrupados en 5 grandes unidades o tipos básicos de alimentos. En el apéndice 1 se presenta un inventario más detallado de los taxones identificados de cada uno de estos grupos, reflejando un espectro trófico muy amplio, especialmente en lo que se refiere a los vegetales.

Considerando los grandes tipos de alimento, las plantas herbáceas constituyen el elemento con índices de presencia más elevados, presentando el nivel máximo en primavera (82,22%) y el mínimo en otoño (28,57%). Dentro de este grupo las gramíneas son consumidas con mayor frecuencia y regularidad en todas las épocas ( $\bar{x}=45,88$ ; coef.

var.=27,93%), mientras que las umbelíferas y las demás herbáceas tienen una participación importante en la alimentación de primavera, pero reducen sensiblemente su presencia en el resto del año.

Los frutos carnosos son alimentos con alta frecuencia de consumo en verano y otoño, como corresponde a la fenología de fructificación de las especies implicadas. Considerados en conjunto, aparecen en el 66,67% de las muestras de verano y en el 42,84% de las de otoño. En verano se presentan como especies ampliamente dominantes *Rhamnus alpina* (31,94%) y *Vaccinium myrtillus* (37,50%), y en otoño, con un espectro taxonómico algo más amplio que en parte puede estar determinado por el tamaño de la muestra, los taxones detectados con mayor frecuencia son *V. myrtillus* y *Rubus* sp., seguidos por los frutos de *Rosa* sp. y *Arbutus unedo*. No parece existir consumo apreciable en invierno y primavera de los restos de la cosecha de este tipo de frutos, como ha sido repetidamente descrito en el grizzly americano (HAMER y HERRERO, 1983; SERVHEEN, 1987), posiblemente debido a la disponibilidad, como alimento alternativo, de los frutos de fagáceas.

Los frutos de fagáceas y las avellanas, agrupados aquí bajo el epígrafe de frutos secos, constituyen el tipo de alimento con frecuencias de consumo más altas en otoño (74,79%) e invierno (64%). Las bellotas de *Quercus* (*Q. petraea* y *Q. pyrenaica* casi exclusivamente) son la base de la alimentación durante el otoño, puesto que están presentes en más de la mitad de los excrementos analizados (55,46%) y los hayucos predominan en las muestras de invierno (48%), sobre todo en la primera mitad de este período. Los restos de cosecha de fagáceas y avellanas forman también parte de la alimentación del oso al final del invierno y en primavera, después del período de invernación.

Hemos agrupado en una categoría heterogénea a los restantes vegetales identificados en excrementos de oso pardo. Tomados en conjunto tienen una presencia moderada y relativamente constante a lo largo del año (9,72 a 13,45%), pero individualmente no superan en ningún caso el 8%. Se incluyen, como elementos más destacados en este grupo, los frutos de *Genista* y *Cytissus*, los cereales cultivados (maíz y cebada) y el conjunto de las criptógamas (hongos y líquenes).

**TABLA 1**

Variación estacional en la utilización de los recursos alimenticios en las poblaciones cantábricas de oso pardo, expresada mediante las frecuencias de consumo (F, número de excrementos que contienen cada alimento) y el porcentaje de presencias sobre el número total de muestras analizadas en cada estación (%F).

*Seasonal variation in food resource use in the Cantabrian bear populations, expressed in consumption frequencies (F, number of scats containing each food item) and the percentage of occurrences over the total number of samples analyzed in each season (%F).*

	PRIMAVERA		VERANO		OTOÑO		INVIERNO	
ALIMENTO VEGETAL	F	%F	F	%F	F	%F	F	%F
<i>ALIMENTO VEGETAL</i>								
<i>Herbáceas</i>								
Graminoides	26	57,78	36	50,00	33	27,73	12	48,00
Umbelíferas	23	51,11	12	16,67	6	5,04	1	4,00
Otras herbáceas	16	35,56	12	16,67	6	5,04	5	20,00
<i>Frutos carnosos</i>								
Rhamnáceas								
<i>Rhamnus alpinus</i>	-	-	23	31,94	-	-	-	-
Rosáceas								
<i>Rosa</i> sp.	-	-	-	-	1	0,84	1	4,00
<i>Sorbus</i> sp.	-	-	-	-	7	5,88	-	-

<i>Rubus sp.</i>	-	-	3	4,17	12	10,08	-	-
<i>Prunus sp.</i>	-	-	4	5,56	4	3,36	-	-
<i>Malus sp.</i>	-	-	3	4,17	5	4,20	1	4,00
<i>Pyrus sp.</i>	-	-	-	-	2	1,68	-	-
Ericáceas								
<i>Arctostaphyllum uva-ursi</i>	-	-	1	1,39	-	-	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	27	37,50	16	13,45	-	-
<i>Arbutus unedo</i>	-	-	-	-	7	5,88	-	-
Frutos secos								
Fagáceas								
<i>Castanea sativa</i>	-	-	-	-	17	14,29	1	4,00
<i>Quercus sp.</i>	4	8,89	4	5,56	66	55,46	3	12,00
<i>Fagus sylvatica</i>	2	4,44	1	1,39	10	8,40	12	48,00
Coryláceas								
<i>Corylus avellana</i>	1	2,22	4	5,56	11	9,24	-	-
Otros vegetales								
Frutos de leguminosas	-	-	1	1,39	2	1,68	2	8,00
Tubérculos y raíces	1	2,22	-	-	-	-	-	-
Criptógamas	3	6,67	4	5,56	9	7,56	1	4,00
Cereales	-	-	3	4,17	6	5,04	-	-
Otros (brotes, yemas, etc.)	1	2,22	-	-	3	2,52	1	4,00
ALIMENTO ANIMAL								
Mamíferos domésticos	9	20,00	8	11,11	5	4,20	5	20,00
Artiodáctilos salvajes	-	-	6	8,33	11	9,24	-	-
Micromamíferos	1	2,22	3	4,17	5	4,20	3	12,00
Aves	2	4,44	4	5,56	-	-	1	4,00
Oligoquetos	-	-	-	-	1	0,84	-	-
Insectos	15	33,33	35	48,61	15	12,61	2	8,00
Nº DE EXCREMENTOS	45		72		119		25	

En la fracción animal de la dieta las frecuencias de consumo más altas corresponden a los insectos, con porcentajes de presencia en excrementos muy elevados en verano (48,61%) y primavera (33,33%); entre ellos predominan los himenópteros (fornícidos y *Apis mellifera*) y los coleópteros (larvas e imagos), pero se han detectado también ocasionalmente ortópteros y orugas de lepidópteros. Los mamíferos domésticos se encuentran con frecuencias moderadas en todas las épocas, con mayor representación en invierno y primavera (20% en ambos periodos), lo cual podría estar relacionado con la baja disponibilidad de otros recursos alimenticios en dichos periodos, pero también podría tratarse de una sobrerrepresentación accidental debida al reducido número de muestras analizadas en ambas estaciones. Los artiodáctilos salvajes, fundamentalmente *Capreolus capreolus*, aparecen como presas complementarias de los herbívoros domésticos en cuanto a la estacionalidad de su presencia en la dieta del oso, ya

que han aparecido exclusivamente en las muestras de verano (8,33%) y otoño (9,24%). Micromamíferos y aves forman parte de la dieta del oso en todos los períodos, pero presentan, en términos generales, bajas frecuencias de consumo.

El ganado doméstico parece ser consumido en su mayor parte como carroña y no depredado activamente por el oso, ya que de 11 casos de consumo de ganado vacuno en que hemos podido comprobar el origen de los restos, 10 corresponden a cadáveres que incluso han sido desenterrados por el oso en algunos casos. Parece probable que tengan este mismo origen algunos de los restos de artiodáctilos silvestres atribuidos como presas al oso, pero el material estudiado no permite asegurarlo en ninguno de los casos.

### 3.2. Proporciones volumétricas de los tipos básicos de alimento.

Las frecuencias de aparición en excrementos informan sobre la estacionalidad y regularidad de consumo de cada tipo de alimento, y en este sentido proporcionan una noción muy valiosa del grado de utilización, permitiendo diferenciar los recursos básicos de aquellos que son complementarios u ocasionales y, en consecuencia, tal vez reemplazables. Una cuantificación más precisa de la participación de cada tipo de alimento en la dieta del oso pardo se obtiene al considerar su aportación en volumen, que supone una mejor aproximación a su valor energético.

Es evidente que los volúmenes de los diferentes tipos de alimento determinados en excrementos no indican necesariamente que hayan sido ingeridos en iguales proporciones, ya que cada unidad tiene una digestibilidad específica, que es mayor en las materias animales que en los vegetales, e incluso variable estacionalmente en estos últimos, dependiendo, por ejemplo, del contenido en fibra (HAMER y HERRERO, 1983; SERVHEEN, 1987). Incluso asumiendo estas limitaciones, el análisis de las proporciones volumétricas en excrementos supone una buena aproximación cuando se intenta obtener una visión global de la dieta del oso en condiciones naturales, y es un procedimiento ampliamente utilizado con esta finalidad (ver, p.e., HAMER y HERRERO, 1983).

**Figura 1.** Variación estacional de la aportación en volumen de los tipos básicos de alimento en la dieta del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Los símbolos corresponden a las siguientes unidades: HB=Vegetación herbácea. FC=Frutos carnosos. FS=Frutos secos. OV=Otros vegetales. MA=Materia animal.

*Seasonal variation in the contribution by volume of the basic food types in brown bear diet in the Cantabrian Mountains. The symbols correspond to the following units: HB=Herbaceous Vegetation. FC=Fruits and Berries. FS=Nuts. OV=Other Vegetable Matter. MA=Animal Matter.*

Hemos limitado este análisis a los grandes tipos de alimento, debido a que en ocasiones, sobre todo en las muestras que contienen mayoritariamente restos de vegetación herbácea, no es posible identificar y separar exhaustivamente los fragmentos correspondientes a las diferentes especies presentes.

En la figura 1 se ha representado la participación en volumen de los 5 tipos básicos de alimento en los períodos anteriormente considerados. La materia animal supone en todos los períodos menos del 15% en volumen, con niveles máximos en primavera y verano (14,18% y 12,72%, respectivamente) y mínimos en otoño (2,14%) e invierno (1,48%). Los restos correspondientes a vertebrados, fundamentalmente mamíferos, son siempre más abundantes que los de los insectos, representando entre el 60% (primavera) y el 95% (invierno) del volumen total de la materia animal.

En el caso de los vegetales, las alternativas en cuanto a la proporcionalidad de las diferentes categorías de alimento son mucho más acusadas, manteniéndose sólo en niveles permanentemente bajos (inferiores siempre al 4,5%) el conjunto heterogéneo de alimentos agrupados en la categoría «otros vegetales», cuya aportación individual es totalmente marginal. Las tres restantes categorías son la fracción dominante de la dieta en algún período del año y se reemplazan a lo largo de las estaciones. Así, las plantas herbáceas son ampliamente dominantes en la alimentación de primavera, representando en este período el 78,36% del volumen total, reduciendo su participación en verano y más aún en otoño (5%), para volver a constituir una parte importante de la alimentación invernal (35,24%), sobre todo al final de este período. Las bayas y otros frutos carnosos constituyen el tipo básico de alimento en verano (52,28%) y forman también parte destacada de la alimentación otoñal (25,15%), pero desaparecen prácticamente por completo de la dieta en invierno y primavera. Los frutos de fagáceas y *Corylus*, por último, presentan los volúmenes máximos en otoño (63,31%) e invierno (57,88%), con participación mayoritaria en el primer período de las bellotas de *Quercus* sp. y en el segundo de los hayucos de *Fagus sylvatica*.

En esencia, la consideración de los volúmenes en excrementos modifica el esquema trazado a partir de las frecuencias de consumo en el sentido de reducir la aportación de la materia animal en la dieta y la participación de las herbáceas en todas las estaciones excepto en primavera, resaltando la importancia estacional de los dos tipos de frutos.

### 3.3. Valoración global de los tipos básicos de alimento.

Corno hemos señalado anteriormente, los porcentajes de presencia o frecuencias de consumo de cada tipo de alimento y sus respectivas aportaciones en volumen proporcionan visiones parciales y complementarias sobre su importancia en la dieta del oso, de modo que sólo es posible obtener una valoración global de la contribución de cada elemento si consideramos conjuntamente ambos factores. Así, aunque su aportación total en volumen pueda ser semejante, cabe atribuir diferente significado a los alimentos consumidos con regularidad, que forman parte de la dieta en períodos amplios, y a aquellos que son consumidos ocasionalmente de forma masiva, los cuales constituirán en muchos casos un recurso complementario y reemplazable.

Para intentar valorar la importancia global de cada uno de los tipos básicos de alimento en la dieta del oso pardo, considerando simultáneamente frecuencia de consumo y aportación en volumen, hemos utilizado el índice descrito anteriormente (IA; ver *Material y Métodos*), que asigna el valor 100 al alimento que presenta el valor máximo del producto (%F x %V) y valora con referencia a éste las restantes categorías de alimento. El resultado de aplicar este índice para los 5 tipos básicos de alimento en los cuatro períodos estacionales se expone en la tabla 2.

**TABLA 2**

Aportación relativa (IA) de los 5 tipos primarios de alimento en la dieta del oso pardo cantábrico en las diferentes estaciones. Se ha subrayado en cada período el tipo de alimento básico y se añade el valor del producto (%F x %V) que corresponde a ese alimento (valor máximo en cada período).

*Relative contribution (IA) of the five primary food types in the diet of the Cantabrian brown bear in different seasons. For each period the basic food type has been underlined and the product value (%F x %V) that corresponds to that food is added (maximum value in each period).*

<b>TIPOS DE ALIMENTO</b>	<b>PRIMAVERA</b>	<b>VERANO</b>	<b>OTOÑO</b>	<b>INVIERNO</b>
Herbáceas	100,0	41,0	3,0	49,5
Frutos carnosos	-	100,0	22,8	1,0
Frutos secos	1,1	1,0	100,0	100,0
Otros vegetales	0,4	0,9	1,2	0,2
Materia animal	11,7	22,8	1,1	1,4
<b>Valor máximo (% F x %V)</b>	<b>6.443</b>	<b>3.486</b>	<b>4.735</b>	<b>3.708</b>

Los alimentos de rango más alto son vegetales en todas las estaciones: plantas herbáceas en primavera, frutos carnosos en verano y frutos secos en otoño e invierno. Excepto en primavera, hay un segundo tipo de alimento con una contribución destacada en la dieta, y éste corresponde en todos los casos a una categoría que constituye el alimento básico en el período inmediatamente anterior o posterior, de modo que cada tipo de alimento interviene como elemento importante de la dieta en dos estaciones consecutivas, produciéndose un reemplazamiento secuencias de las diferentes categorías a lo largo del año. Así ocurre con las plantas herbáceas en invierno, primavera y verano, los frutos carnosos en verano y otoño, y los frutos secos en otoño e invierno.

La contribución relativa de la materia animal en la dieta es moderadamente elevada en verano y primavera, y muy reducida en otoño e invierno.

### 3.4. Diversidad trófica.

En la figura 2 se ha representado la variación de los valores de diversidad acumulada obtenidos tomando al azar de uno en uno sucesivos excrementos en cada uno de los períodos estudiados. Los cálculos de diversidad se han realizado sobre los porcentajes en volumen de 6 categorías de alimentos, que son las incluidas en la figura 1 con el

desdoblamiento de las presas animales en dos fracciones correspondientes a vertebrados e insectos. El resultado muestra básicamente la tendencia a la estabilización de las curvas de diversidad acumulada de primavera, verano y otoño a partir de tamaños de muestra en torno a los 35-40 excrementos, por lo que podemos considerar que las muestras estudiadas en estos períodos proporcionan una representación válida de la dieta del oso. En invierno, con un número menor de excrementos (N=25) parece darse igualmente una tendencia estabilizadora en las últimas muestras acumuladas.

**Figura 2.** Variación de la diversidad trófica acumulada ( $H'$ ; índice de Shannon) en muestras sucesivas tomadas al azar, en los cuatro períodos considerados.

*Variation in accumulated trophic diversity ( $H'$ ; Shannon Index) in successive random samples in the four periods under consideration.*

Los valores más bajos de diversidad ( $H'=1,15$ ) corresponden a la alimentación primaveral, como cabría esperar del fuerte predominio de la vegetación herbácea en la dieta, y la mayor diversidad a las muestras de verano ( $H'=1,31$ ). Se trata, en todo caso, de niveles moderados, aun refiriéndose a tipos de alimentos y no a especies consumidas, con valores de equitabilidad ( $H'/H'$  máx.) comprendidos entre 0,45 y 0,70, con el mismo sentido de variación estacional que los correspondientes de diversidad, ya que se refieren al mismo número de unidades. Al considerar la diversidad global de la dieta para el conjunto del año, calculada a partir de los porcentajes medios en volumen de cada tipo de alimento en las cuatro estaciones, se obtienen valores de diversidad y equitabilidad más elevados (2,02 y 0,78, respectivamente) y más acordes con el carácter omnívoro que revela, globalmente, el análisis de la dieta. Existe, por tanto, una diversidad trófica elevada en el conjunto de la dieta como consecuencia del reemplazamiento de los tipos básicos de alimento a lo largo del año, ya que cada período concreto se caracteriza por la dominancia de uno o dos grupos: los dos elementos con mayor aportación acumulan en los diferentes períodos entre el 80% y el 93% del volumen total de excrementos.

En la figura 3 se representa la distribución de frecuencias del número de tipos de alimento identificados en los excrementos colectados en las cuatro estaciones, que puede tener valor indicador de la variabilidad del comportamiento alimenticio del oso pardo. En general, el caso más frecuente es que aparezca una sola categoría por excremento, situación que se cumple aproximadamente en el 50% de las muestras de primavera, otoño e invierno, entre las cuales no existen diferencias significativas en cuanto al número medio de tipos de alimento por excremento (t de Student;  $p>0,05$ ). En verano, por el contrario, las muestras con uno y dos tipos de alimento son equidominantes, con frecuencias del 33,33%, y el número medio de categorías por excremento es significativamente mayor que en invierno ( $p<0,05$ ), y más aún que en primavera y otoño ( $p<0,01$  en ambos casos).

**Figura 3.** Distribuciones de frecuencias del número de tipos diferentes de alimento presentes por excremento en las cuatro estaciones. Sobre cada histograma se indica el número total de muestras examinadas (n), y la media ( $\bar{x}$ ) y desviación típica (sd) del número de tipos de alimento.

*Frequency distributions of the number of different food types present in excrement in the four seasons. Above each histogram the total number of samples examined (n) is given, and the average ( $\bar{x}$ ) and standard deviation (sd) of the number of food types.*

El número de categorías de alimento presentes en los excrementos (valores medios y sus desviaciones típicas por estaciones) puede considerarse como indicativo de la diversidad del comportamiento alimenticio de la población, referido específicamente al modo de utilización de los recursos tróficos, pero no tiene una vinculación obligada con la diversidad taxonómica a cualquier nivel. Sin embargo, en este caso existe una correlación positiva estadísticamente significativa entre la diversidad trófica en los períodos estacionales y el número de categorías de alimento por muestra, tanto en los valores medios ( $r=0,97$ ;  $p<0,05$ ) como en las desviaciones típicas ( $r=0,99$ ;  $p<0,01$ ) (figura 4). Ello parece reflejar la tendencia a utilizar simultáneamente una gama más amplia de recursos alimenticios en los períodos en que no existe disponibilidad alta de un tipo óptimo dominante.

**Figura 4.** Relación entre los valores estacionales de diversidad trófica calculados a partir de los porcentajes en volumen de los tipos básicos de alimento, y la variabilidad en el número de unidades por excremento, expresada en función de la media ( $\bar{x}$ ) y desviación típica (sd) del número de tipos de alimento por muestra, en los mismos períodos.

*Relationship between trophic diversity seasonal values calculated from volume percentages of the basic food items,*

and the variability in the number of items per scat expressed according to average ( $\bar{x}$ ) and standard deviation ( $sd$ ) of the number of food items per sample in the same periods.

### 3.5. Omnivorismo y posición del oso pardo en la taxocenosis de carnívoros de la Cordillera Cantábrica.

Diversos indicadores anatómicos y morfométricos (longitud del intestino, carácter bunodonto de los molariformes, desarrollo y posición de las muelas carniceras y de las piezas molares posteriores, etc.) prefiguran la condición omnívora del oso pardo, y en general de todos los úrsidos actuales, que constituyen a este respecto una de las familias más homogéneas entre los fisípedos (CRUSAFONT y TRUYOLS, 1957; BEKOFF *et al.*, 1984; SERVHEEN, 1987).

La posición de las especies de carnívoros de la Cordillera Cantábrica en un gradiente hipocarnívoro-hipercarnívoro, es decir, ordenadas según su condición de predadores más o menos especializados, puede definirse a través del consumo de dos grupos de alimentos que son en cierto modo alternativos: mamíferos, por una parte, y vegetales y artrópodos, por otra.

**Figura 5.** Relación entre las frecuencias de consumo de mamíferos y el promedio de vegetales y artrópodos en 11 especies de carnívoros de la región cantábrica. Las iniciales designan a las siguientes especies: Me=Armiño. Mn=Comadreja. Mp =Turón. Mrn=I'Ción. Mt=Marta. Mf=Garduña. Gg =Gineta. Fs=Gato montés. Cl=Lobo. Vv=: Zorro. Ua=Oso pardo.

*Relationship between the frequencies of consumption of mammals and the average of vegetable matter and arthropods in 11 species of Cantabrian region carnivores. The initials represent the following species. Me=Stoat. Mn=Weasel. Mp=Polecat. Mm Badger. Mt=Pine Marten. Gg=Genet. Fs=Wildcat. Cl=Wolf. Vv Fox. Ua=Brown Bear.*

La captura de mamíferos, presas dotadas de sistemas fisiológicos muy eficientes, comportamiento muy elaborado y alto grado de integración sensorial-motora, requiere una adecuación específica por parte del predador y denota, en último término, una marcada especialización. Por el contrario, vegetales y artrópodos son alimentos de presencia más ubicua cuya captación por parte de un carnívoro no requiere aptitudes tan específicas, y podemos considerar, por tanto, que el nivel de su consumo marca la tendencia al omnivorismo en los fisípedos.

En la figura 5 se han representado, para los carnívoros de la Cordillera Cantábrica, las frecuencias de consumo de mamíferos frente al promedio de las frecuencias de consumo de vegetales y artrópodos. Es necesario señalar que, por tratarse de frecuencias de aparición en estómagos o excrementos, únicamente serían complementarios, sumando 100 en conjunto, en el caso de que cada muestra contuviese un solo tipo de alimento. Por consiguiente, no existe una complementariedad obligada entre ambos grupos de alimentos, salvo en la medida en que la ingestión previa de cualquiera de ellos complete los requerimientos tróficos del predador y reduzca la probabilidad de consumo de los restantes.

Se han excluido de este análisis el meloncillo (*Herpestes ichneumon*) y el lince (*Lynx* sp.), especies cuya presencia en la Cordillera Cantábrica parece probada, pero de las que no existen datos sobre alimentación en este área, y la nutria (*Lutra lutra*), cuya especialización en el medio acuático implica un comportamiento trófico diferenciado. Los datos sobre alimentación del oso pardo son los expuestos en este trabajo (porcentajes medios de frecuencias de consumo en todas las estaciones), y los de las restantes especies proceden de BRAÑA y CAMPO (1980; 1982 a, b, y datos inéditos), BRAÑA *et al.* (1982) y AYMERICH *et al.* (1983).

Existe una correlación negativa estadísticamente significativa ( $r 0,77$ ;  $p < 0,005$ ) entre las frecuencias de consumo de mamíferos y la media de las frecuencias de consumo de vegetales y artrópodos en las 11 especies consideradas (figura 5). Esta relación confirma el carácter complementario previamente atribuido a estos alimentos y su valor como indicadores del nivel de especialización predatora. La ordenación resultante permite caracterizar como hipercarnívoros especializados al lobo, el armiño y el gato montés, situándose en posición intermedia, aunque también con tendencia hipercarnívora, la comadreja y la gineta. En esta última especie tal vez está infravalorado el consumo de frutos e insectos, y sobrevalorada en consecuencia su condición hipercarnívora, debido a que los datos disponibles se refieren a la alimentación invernal. Lo mismo ocurre probablemente en el caso del turón, pero en esta especie se añade la especialización en el consumo de anfibios, de la que deriva una reducción general en la ingesta de otros tipos de alimentos. En posición estrictamente intermedia (mesocarnívoros) se encuentran tres especies de talla media (zorro, marta y garduña), predadores de amplio espectro cuya dieta está sometida a fuertes variaciones estacionales y locales en función de la disponibilidad de diferentes alimentos (BRAÑA y CAMPO, 1980, 1982b). El oso pardo ocupa el extremo hipocarnívoro del espectro, junto con el tejón, especie con la que comparte otras

muchas características morfológicas y ecofisiológicas. Estos mismos géneros (*Ursus* y *Meles*) ocupan igualmente el extremo hipocarnívoro en el campo morfológico generado al representar medidas angulares funcionalmente significativas de las muelas carníceras ( $pM^4$  y  $M_1$ ; CRUSAFONT y TRUYOLS, 1957).

En el caso del oso pardo, parece claro que incluso la importancia de la predación sobre mamíferos está sobrevalorada en relación con otras especies de la taxocenosis de carnívoros, puesto que, como se ha señalado anteriormente, una gran parte de los herbívoros domésticos incluidos en su dieta han sido consumidos como carroña, y no cazados activamente. Esta consideración tendería a acentuar aún más el carácter hipocarnívoro de la especie.

#### 4. DISCUSION

Los rasgos generales de la alimentación del oso pardo son muy constantes en todas las poblaciones estudiadas, en la medida en que están predeterminados en gran parte por condicionamientos morfológico-anatómicos y fisiológicos. Así, el carácter básicamente vegetariano de la dieta, la ingesta estacional masiva de vegetación herbácea y frutos, la necrofagia más o menos ocasional y el consumo de himenópteros sociales son características comunes a todas las poblaciones europeas y norteamericanas (ZUNINO y HERRERO, 1972; OSTI, 1979; BERDUCOU *et al.*, 1982; PEARSON, 1975; HAMER y HERRERO, 1983). Sobre esta base, la composición específica de la dieta de cada población y las pautas estacionales de utilización de los diferentes tipos de alimento varían en función de la disponibilidad de los recursos.

La alimentación del oso pardo cantábrico se caracteriza por el uso secuencias de diferentes recursos que se reemplazan en el transcurso del ciclo anual, entre los cuales los elementos fundamentales son las plantas herbáceas, los frutos carnosos y los frutos secos, ya que estos alimentos constituyen en conjunto entre el 84 y el 98% en volumen de la dieta en los diferentes períodos considerados.

En primavera, el alimento básico de los osos son las plantas herbáceas verdes, que se encuentran en fases iniciales del desarrollo, y en segundo lugar la materia animal, constituida principalmente en esta época por insectos y herbívoros domésticos, que en su mayor parte son consumidos como carroña. En este sentido, las poblaciones cantábricas de oso pardo siguen una pauta que parece ser bastante general en la especie (ZUNINO y HERRERO, 1972; BERDUCOU *et al.*, 1932; SERVHEEN, 1987). El consumo de herbáceas decrece gradualmente hasta el otoño, con una reducción mucho menor en la ingesta de gramínoideas que en la de umbelíferas y otras herbáceas, y vuelve a incrementarse en la dieta invernal, si bien el reducido tamaño de la muestra analizada en este período no permite dar un valor absoluto a esta tendencia.

Además de la escasa disponibilidad en primavera de otros tipos de alimento, el alto consumo de herbáceas en este período y su progresiva reducción hasta el nivel mínimo de otoño puede explicarse en función de las variaciones en la composición bioquímica que se producen en el proceso de maduración de las plantas verdes, y que afectan tanto a su valor energético como a la digestibilidad. En términos generales, a medida que las plantas herbáceas o las partes verdes de otros vegetales avanzan desde estadios fenológicos primarios hacia la maduración y senescencia, disminuye su contenido en proteínas y la energía digestible, y aumenta correlativamente la fracción correspondiente a fibra ácido-detergente, que incluye esencialmente carbohidratos estructurales como la celulosa y la lignina, prácticamente indigeribles para los herbívoros no rumiantes (ver, p. ej., GARCIA CRIADO y GOMEZ GUTIERREZ, 1974; ULYATT, 1981; HAMER y HERRERO, 1983; OSORO, 1987).

Por otra parte, el volumen de ingesta está limitado por la capacidad del tubo digestivo y el tiempo de tránsito del alimento, que aumenta a medida que el contenido en fibra es más alto (MILTON, 1979), por lo que la vegetación verde más madura no sólo aporta menores cantidades de proteínas y otros nutrientes fácilmente accesibles, sino que probablemente no puede ser consumida en grandes cantidades para compensar su baja digestibilidad.

En consecuencia, las herbáceas constituyen un alimento de alto rendimiento proteínico y energético en primavera, pero fuera de este período parece utilizarse únicamente como un recurso alternativo de baja calidad frente a los frutos que constituyen la fracción dominante de la dieta. El consumo de vegetación herbácea en fases iniciales del desarrollo o la selección de hojas jóvenes en árboles y arbustos son pautas usuales en la utilización de las plantas verdes como alimento por parte de muchos herbívoros monogástricos no especializados, entre las que se incluyen las especies del género *Ursus* (MILTON, 1979; MCKEY *et al.*, 1981; HAMER y HERRERO, 1983; SERVHEEN, 1987).

Los frutos son un elemento primordial de la dieta en todas las poblaciones conocidas de oso pardo y constituyen

igualmente en la Cordillera Cantábrica la base de la alimentación en todas las estaciones excepto en primavera. En esta región, de acuerdo con los períodos de fructificación y la disponibilidad del recurso, predominan las bayas y otros frutos carnosos en la dieta de verano y los frutos de cupulíferas en la alimentación de otoño e invierno. En algunas poblaciones, tanto norteamericanas como europeas, los osos consumen en primavera los frutos carnosos que se conservan de la cosecha del verano-otoño anterior (KISTCHINSKI, 1972; ZUNINO y HERRERO, 1972; ZUNINO, 1976; HAMER y HERRERO, 1983). En la Cordillera Cantábrica no hemos detectado consumo primaveral de este tipo de frutos, pero sí de bellotas y hayucos, aunque en cantidades moderadas, al contrario de lo que parece ocurrir en los Pirineos, en donde el consumo de hayucos es más importante en primavera que en otoño-invierno (BERDUCOU *et al.*, 1982; CAUSSIMONT y FILLAT, 1986). Esta diferencia puede ser debida básicamente a la localización de las muestras de los Pirineos en altitudes superiores (80% de los excrementos entre 1.200 y 1.800 m. de altitud; BERDUCOU *et al.*, *op. cit.*), lo que puede suponer un ligero retraso en la fructificación y una mejor conservación invernal de los frutos cubiertos por la nieve.

En todo caso, la tendencia a consumir frutos sobrantes en primavera parece ser una característica común a todas las poblaciones de oso pardo, que requieren probablemente en esta época alimentos de alto contenido energético y buena digestibilidad como complemento de una alimentación basada en vegetación herbácea.

El consumo masivo de frutos es imprescindible para la acumulación de reservas, utilizadas incluso en las primeras fases de actividad posterior a la hibernación (KISTCHINSKI, 1972; ELGMORK *et al.*, 1977), y los niveles de producción de determinadas especies pueden ser un factor clave que module el éxito reproductor y la supervivencia de los juveniles (SERVHEEN, 1987; ROGERS, 1987). En este sentido, la dependencia de ciertos recursos básicos, fundamentalmente frutos de verano-otoño, introduce un elemento de inestabilidad en poblaciones que ocupan hábitats poco diversificados y determina fuertes reducciones de las tasas de reclutamiento asociadas a los fallos periódicos de las cosechas. En la Cordillera Cantábrica, el rápido gradiente altitudinal y la diversidad del paisaje vegetal parecen amortiguar estos efectos, al propiciar la obtención de alimentos alternativos en distancias perfectamente asequibles a los desplazamientos individuales. Así, por ejemplo, los bosques de cupulíferas productoras de frutos que constituyen una fracción básica de la dieta de otoño-invierno (*Castanea sativa*, *Quercus petraea* y *Fagus sylvatica*) se escalonan frecuentemente en intervalos altitudinales de unos pocos centenares de metros, e incluso las dos últimas especies se alternan en laderas de diferente orientación, presentando probablemente niveles de cosecha no sincronizados (ver, p. ej., BEJER y RUDEMO, 1985).

A pesar del régimen eminentemente vegetariano, los osos conservan las características básicas del sistema digestivo de los carnívoros, aunque con algunas modificaciones en la dentición y con un tubo digestivo proporcionalmente alargado, y obtienen mayor rendimiento de la ingesta de materia animal (SERVHEEN, 1987). Sin embargo, la morfología general, la existencia de grandes depósitos de grasa, el tipo de apoyo plantar y otras limitaciones, como una pobre visión a distancia (ROGERS, 1987; SERVHEEN, 1987), parecen incompatibles con una buena eficiencia de captura sobre presas de tamaño adecuado.

En consecuencia, el consumo de presas animales se limita básicamente a la explotación de colonias de himenópteros sociales y de algunos ungulados que, al menos en lo que respecta a los herbívoros domésticos, no son cazados activamente por el oso en su mayor parte, sino consumidos como carroña. La lista de presas animales que intervienen de forma ocasional en la dieta del oso pardo es, por supuesto, mucho más amplia, tanto en la Cordillera Cantábrica (micromamíferos, aves, oligoquetos, diversos órdenes de insectos) como en otras áreas (ver, p. ej., FALIU *et al.*, 1980b), pero la irregularidad del consumo de estas presas y su escasa importancia cuantitativa parecen corresponder básicamente a una predación oportunista sobre un amplio espectro de presas ocasionales.

Los osos mantienen una dieta basada en alimentos aparentemente subóptimos, al menos en cuanto a la falta de adecuación morfológica y fisiológica específicas, ya que su dentición y el conjunto de su sistema digestivo no son totalmente eficientes para procesar alimentos vegetales y, por otra parte, su morfología y tamaño son poco adecuados para la predación activa sobre presas animales de talla apropiada, fundamentalmente ungulados. Los frutos que constituyen el alimento básico de los osos (arándanos, bellotas, frutos de rosáceas, etc.) y son probablemente el tipo de alimento a cuyo consumo están mejor adaptados (ROGERS, 1987), están disponibles únicamente durante una parte del año y se encuentran generalmente en manchas que presentan temporalmente niveles altos del recurso, pero distribuido en pequeñas unidades (los frutos individuales) que han de consumir en grandes cantidades para cubrir sus requerimientos energéticos. Las estimaciones de PEARSON (1975) sobre ingesta de frutos de *Sepherdia canadensis* por el *grizzly*, en períodos en que éstos son el único alimento consumido, arrojan cifras del orden de 20.000 unidades (de 0,2 gramos de peso en promedio) en cada excremento, con una producción diaria de 10 ó más excrementos por individuo en dichos períodos. ZUNINO (1976) ha estimado en más de 5.000 unidades el consumo de frutos de *Rosa* sp. en un ejemplar seguido durante una jornada completa de campo.

Esto implica una inversión considerable de tiempo y energía no sólo en la búsqueda de alimento sino también en la manipulación e ingestión, pero en todo caso el balance es favorable, puesto que es precisamente en los períodos de dieta monófaga basada en frutos cuando se producen las mayores ganancias de peso (PEARSON, 1975; SERVHEEN, 1987). Algunas peculiaridades de la biología de la especie contribuyen indudablemente a optimizar la dieta desde el punto de vista energético. En primer lugar, uno de los costos asociados habitualmente en herbívoros al forrajeo prolongado, el riesgo de predación, no existe prácticamente para el oso pardo en la Cordillera Cantábrica ni en otras áreas en que vive la especie. Por otra parte, las tasas metabólicas relativamente bajas de los úrsidos facilitan la consecución de un balance energético positivo: el metabolismo basal en los mamíferos varía inversamente con la masa corporal, y dentro de los carnívoros las tasas metabólicas de las especies con alimentación frugívora-omnívora son más bajas que en las especies de talla semejante que son predadoras activas de vertebrados (MCNAB, 1986). Así, las bajas tasas metabólicas de los carnívoros de gran tamaño y dietas mixtas o básicamente fitófagos suponen una reducción de su capacidad predadora añadida a las limitaciones ya señaladas, pero implican al mismo tiempo una reducción del gasto energético invertido en la adquisición del alimento mediante un forrajeo prolongado.

Otro factor que puede jugar un papel importante en la optimización de la dieta es la memoria individual, que permite la reutilización en la misma época, en años sucesivos, de fuentes importantes de alimento, de modo que se evita la exploración y utilización al azar de unos recursos que se ofrecen dispersos y en parches con diferente abundancia. La intervención de la experiencia previa en las pautas estacionales de desplazamientos y alimentación ha sido señalada en poblaciones norteamericanas de *Ursus arctos* (HAMER y HERRERO, 1983) y *U. americanus* (ROGERS, 1987), y ha sido comprobada igualmente en la Cordillera Cantábrica en algunos ejemplares que ha sido posible reconocer individualmente. Esto sugiere que al menos algunos ejemplares realizan un uso cíclico del espacio paralelamente a la utilización secuencial de los alimentos básicos.

Es necesario considerar, además, aspectos cualitativos de la dieta que tal vez justifiquen la inversión de tiempo y energía en la búsqueda de alimentos cuyo consumo no puede explicarse en términos exclusivamente energéticos en el contexto de la teoría de forrajeo óptimo (KREBS, 1978; PYKE, 1984). Así, por ejemplo, la búsqueda aparentemente sistemática de pequeñas presas (insectos y micromamíferos) mediante movimiento de piedras o troncos que ha sido observado en numerosas ocasiones en la Cordillera Cantábrica, a menudo en áreas con buena disponibilidad de alimentos energéticamente más rentables (frutos), podría responder a la necesidad de adquirir nutrientes complementarios, no incluidos en los alimentos primarios, de cara a construir una dieta equilibrada (RAPPORT, 1980; PEARSON, 1975; HAMER y HERRERO, 1983).

## RESUMEN

Se ha estudiado la alimentación del oso pardo (*Ursus arctos*) en la Cordillera Cantábrica, en base al análisis de 261 excrementos colectados en las zonas más representativas de los dos núcleos ocupados por la especie en esta región.

La dieta del oso pardo se caracteriza por el predominio de los alimentos vegetales, que suponen más del 85% en volumen en todas las estaciones y están representados en el promedio interestacional en el 92,4% de las muestras analizadas. Los alimentos básicos, que se reemplazan secuencialmente a lo largo del año, son las plantas herbáceas en primavera, las bayas y otros frutos carnosos en verano, y los frutos de cupulíferas (bellotas y hayucos) en otoño e invierno. Las presas animales más consumidas son los himenópteros sociales y los grandes herbívoros, ya sean salvajes o domésticos. El ganado doméstico es consumido como carroña en la mayor parte de los casos, y no depredado activamente por el oso.

La dieta del oso pardo cantábrico presenta, globalmente, valores elevados de diversidad y uniformidad ( $H'=2,02$ ;  $E=0,78$ ), pero esto es una consecuencia del reemplazamiento estacional de los alimentos básicos, ya que en cada período estacional la dieta es poco diversa y se caracteriza por el fuerte predominio de uno o dos elementos.

En la taxocenosis de carnívoros de la Cordillera Cantábrica las frecuencias de consumo de mamíferos, que marcan el grado de especialización predadora, y las de vegetales y artrópodos están inversamente correlacionadas. La ordenación de las especies según el nivel de consumo de estos tipos de alimento sitúa al oso pardo en el extremo hipocarnívoro del gradiente, posición que es concordante con las características morfo-anatómicas y fisiológicas de esta especie.

## SUMMARY.- FEEDING HABITS AND DIET OF THE BROWN BEAR IN THE CANTABRIAN MOUNTAINS

*Food and feeding habits of the brown bear (Ursus arctos) in the Cantabrian Mountains (Northern Spain) were studied by means of the analysis of droppings (n=261) collected in the most representative areas of the two nuclei occupied by the species in this region.*

*Faecal analysis showed a high dominance of plant food, which entails more than 85% by volume in every season, and are represented, as between-season average, in 92% of the faecal samples examined. The feeding of the Cantabrian bears fall into four seasonal periods, with sequential replacement of the major food categories: in spring the bears eat mainly herbaceous vegetation, in summer add berries and other pulpy fruits to their diet, and in autumn and winter they eat primarily acorns and beechnuts. The most consumed animal prey are social hymenoptera and large herbivorous, wild or domestic, being ones taken as carrion in most of the cases, and not actively predated.*

*Overall trophic diversity is high enough (Shannon index,  $H'=2.02$ ; evenness,  $E=0.78$ ), but this is a consequence of the seasonal substitution of the major food types, since in each particular season the brown bear's diet is characterized by high dominance of one or two food types and showed, consequently, low trophic diversity.*

*In the guild of carnivorous mammals of the Cantabrian Mountains, frequencies of consumption of mammal prey, which are considered here as an index of the degree of predatory specialization, are inversely correlated with those of vegetals and arthropoda. Species array according to consumption levels of these food types sets the brown bear in the «hypocarnivorous» end of the gradient, a concordant position with the morpho-anatomical and physiological characteristics of this species.*

## BIBLIOGRAFIA

AYMERICH, M.; MARQUEZ, M. D., y NEIRA, M. (1983): «Sobre la alimentación invernal del Turón (*Mustela putorius* L., 1758) en la Cordillera Cantábrica», *Bol. C. Nat. IDEA*, 31: 211-217.

BEJER, B., y RUDEMO, M. (1985): «Fluctuations of tits (*Paridae*) in Denmark and their relation to winter food and climate», *Ornis Scandinavica*, 16: 29-37.

BEKOFF, M.; DANIELS, T. J., y GITTLEMAN, J.L. (1984): «Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores», *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 131-232.

BERDUCOU, C.; FALIU, L., y BARRAT, J.(1982): «Le régime alimentaire de l'ours brun des Pyrénées», *Bull. O.N.C.*, 54: 34-45.

BRAÑA, F., y CAMPO, J.C. (1980): «Estudio de la dieta del zorro en la mitad occidental de la Cordillera Cantábrica», *Bol. C. Nat. IDEA*, 26: 135-146.

BRAÑA, F., y CAMPO, J.C. (1982a): «Nota sobre la alimentación de la gineta, *Genetta genetta* L., en Asturias», *Bol. C. Nat. IDEA*, 29: 125-129.

BRAÑA, F., y CAMPO, J. C. (1982b): «Sobre la alimentación de la marta, *Martes martes* L., en Asturias», *Bol. C. Nat. IDEA*, 29: 131-137.

BRAÑA, F.; CAMPO, J. C., y LASTRA, C. (1979): «Sobre el oso pardo en la Cordillera Cantábrica: Situación actual y datos de alimentación», pp. 91 - 101, en *La grande faune pyrénéenne et des montagnes d'Europe*, Ed. F.I.E.P., Pan.

BRAÑA, F.; CAMPO, J. C., y PALOMERO, G. (1982): «Le loup au versant nord de la Cordillère Cantabrique», *Acta Biologica Montana*, 1: 33-52.

CAMPO, J. C.; MARQUINEZ, J.; NAVES, J., y PALOMERO, G. (1986): «L'ours des Monts Cantabriques», *Acta Biologica Montana*, 6: 93-103.

CAUSSIMONT, G., y FILLAT, F. (1986): «El oso pardo (*Ursus arctos*) en el Pirineo navarro y aragonés: Primeros resultados de una investigación de campo: 1983-1986», *Pirineos*, 128: 129-140.

CRUSAFONT, M., y TRUYOLS, J.(1957): «Estudios masterométricos en la evolución de los

fisípedos», *Bol. I.G.M.E.*, 68: 86-224.

DZIURDZIK, B. (1973): «Key to the identification of hairs of mammals from Poland», *Acta Zool. Cracoviensia*, 18(4): 73-92.

ELGMORK, K.; BREKKE, O.; SELBOE, R., y UNANDER, S. (1977): «Post-hibernation activity and habitat selection in a small remnant brown bear population (*Ursus arctos L.*) in southern Norway», *Viltrevy Swedish Wildlife*, 10(5): 113-144.

FALIU, L.; LIGNEREUX, Y., y BARRAT, J.(1980a): «Identification des poils de mammifères pyrénéens», *Doñana, acta vertebrata*, 7: 125-212.

FALIU, L.; LIGNEREUX, Y., y BARRAT, J.(1980b): «Le régime carnívora de l'Ours des Pyrénées. Etude préliminaire», *Ciconia*, 4(1): 21-32.

GARCIA, R. (1987): *Anatomía foliar de gramíneas pratenses de Asturias y su aplicación a la determinación*, tesis de licenciatura, Universidad de Oviedo. 126 pp.

GARCIA CRIADO, B., y GOMEZ GUTIERREZ, J. M. (1974): «Evolución de la producción, digestibilidad y proteína bruta durante el crecimiento primario en ocho especies forrajeras», *Pastos*, 4 (2): 266-276.

GARZON, P., y PALACIOS, F. (1979): «Datos preliminares sobre la alimentación del oso pardo (*Ursus arctos pyrenaicus*, Fischer, 1899) en la Cordillera Cantábrica», *Bol. Est. C. Ecología*, 8: 61-68.

GITTLEMAN, J. L. (ed.) (1989): *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, Chapman & Hall, London, 620 pp.

HAMER, D., y HERRERO, S. (1983): *Ecological studies of the grizzly bear. Banff National Park*, University of Calgary, 280 pp.

KISTCHINSKI, A. (1972): «Life history of the brown bear (*Ursus arctos L.*) in Northeast Siberia», en *Bears, their biology and management*, UICN Publ. n.s., 23, pp. 67-73.

KREBS, J. R. (1978): «Optimal foraging: Decision Tules for predators», pp. 23-63, en *Behavioral Ecology, an evolutionary approach*, Krebs & Davies (ed.), Blackwell Se. Publ., Oxford, 494 pp.

McKEY, D.B.; GARTLAN, J. S.; WATERMAN, P. G., CHOO, G. M. (1 98 1): «Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry», *Biol. J. Linnean Soc.*, 16: 115-146.

McNAB, B. K. (1986): «The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals», *Ecological Monographs*, 56: 1-19.

MILTON, K. (1979): «Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypothesis of food selection by generalist herbivores», *Am. Nat.*, 114: 362-378.

OSORO, K. (1987): «Valor nutritivo y utilización de los pastos de montaña», Consejería de Agricultura y Pesca, Principado de Asturias, *Información Técnica*, 3/87, 23 pp.

OSTI, F. (1975): «Contributo alla conoscenza delle abitudini alimentari dell'orso bruno delle Alpi (*Ursus arctos L.*)», *Studi Trentini di Scienze Naturali*, 52: 231-255.

OSTI, F. (1979): «Ulteriore contributo allo studio delle abitudini alimentari dell'Orso bruno delle Alpi (*Ursus arctos L.*)», *Natura Alpina*, 17: 39-48.

PARDE, J. M. (1984): *Ecologie de l'ours brun (Ursus arctos L.) dans le Pyrénées centrales et orientales. Application a la conservation de ses biolopes*, Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse, 229 pp.

PEARSON, A. M. (1975): *The northern interior grizzly bear, Ursus arctos L*, Canadian Wildlife Service, Report Series n.º 34, 84 pp.

PIELOU, E. C. (1975): *Ecological diversity*, Wiley Interscience, New York, 165 pp.

PYKE, G. H. (1984): «Optimal foraging theory. A critical review», *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.

RAPPORT, D. J. (1980): «Optimal foraging for complementary resources», *Am. Nat.*, 116: 324-346.

ROGERS, L. L. (1987): «Effects of food supply and kinship on social behavior, movements and population growth of black bears in northeastern Minnesota», *Wildlife Monographs*, 97: 1-72.

SERVHEEN, C. (1987): *Grizzly bear compendium*, U. S. Interagency Grizzly Bear Committee, 540 pp.

ULYATT, M. J. (1981): «The feeding value of temperate pastures», pp. 125-141, en F. Morley (ed.), *Grazing animals*, Elsevier Sc. Publ., Amsterdam, 411 pp.

ZUNINO, F. (1976): «Orso bruno marsicano. Risultati di una ricerca sull'ecologia della specie», pp. 603-710, en *Contributi Scientifici alla conoscenza del Parco Nazionale d'Abruzzo*, W. W. F., Roma.

ZUNINO, F., y HERRERO, S. (1972): «The status of the Brown Bear (*Ursus arctos*) in Abruzzo National Park, Italy, 1971», *Biological Conservation*, 4: 253-272.

## APÉNDICE 1

Inventario de los taxones determinado en excrementos de *Ursus arctos* en la Cordillera Cantábrica. No se incluyen los consignados en la tabla 1 cuando no se ha alcanzado un nivel de determinación más preciso. Los símbolos que siguen a algunos de los taxones enumerados representan:

++=Presentes en más de 10 excrementos.

+ =Presentes en 5-10 excrementos o en más de dos períodos estacionales.

*Inventory of the taxa derived from Ursus arctos faeces in the Cantabrian Mountains. Those mentioned in table 1 are not included when a more precise classification has not been reached. The symbols following some of the taxa represent:*

++ *Present in more than 10 scats.*

+ *Present in 5-10 scats or in more than two seasonal periods.*

### T. VEGETALES

GRAMINOIDES	OTRAS HERBACEAS	
		<i>Polystichum sp.</i>
<i>Luzula sp.</i> ++	<i>Euphorbia hyberna</i>	<i>Cardus sp.</i>
<i>Dactylis glomerata</i> ++	<i>Teucrium scordonia</i>	<i>Scrophularia sp.</i>
<i>Avenula sulcata</i> +	<i>T. chamaedrys</i>	<i>Stachys officinalis</i>
<i>A. pubescens</i>	<i>Potentilla montana</i>	Cariofiláceas indet.
<i>A. Vasconica</i>	<i>Trifolium sp.</i> +	Asteráceas indet.
<i>Festuca rubra</i> ++	<i>Centaurea sp.</i>	<b>OTROS VEGETALES</b>
<i>Festuca ovina</i>	<i>Plantago sp.</i>	<i>Rubus ulmifolius</i> ++
<i>Agrostis sp.</i> ++	<i>Echium sp.</i>	<i>R. idaeus</i>
<i>A. tenuis</i>	<i>Typha sp.</i>	<i>Sorbus aria</i>

<i>Holcus mollis</i>	<i>Galium sp.</i>	<i>S. aucuparia</i> +
<i>Deschampsiaflexuosa</i> ++	<i>Sedum anglicum</i>	<i>Prunus avium</i>
<i>Bromus racemosus</i>	<i>Thymus sp.</i>	<i>P. domestica</i>
<i>Juncus sp.</i> +	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Malus domestica</i>
<i>Cynosurus cristatus</i>	<i>Sanguisorba mi'nor</i>	<i>Quercus petraea</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Actaea spicata</i>	<i>Q. pirenaica</i>
<i>Poa pratensis</i> y <i>Poa sp.</i> +	<i>Centranthus sp.</i>	<i>Salix sp.</i> (armentos)
<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Vicia sepium</i>	<i>Ulmus sp.</i> (núculas)
<i>Carex sp.</i>	<i>Lithodora diffusa</i> +	<i>Ulex sp.</i> (brotes)
<b>UMBELIFERAS</b>	<i>Stellaria uliginosa</i>	<i>Genista hispánica</i>
<i>Heracleum spondylium</i> ++	<i>Chrysosplenium oppositif.</i>	<i>G. florida</i> (legumbres)
<i>Meum athamanticum</i> +	<i>Anchusa officinalis</i>	<i>Cytisus multiflorus</i> (legum.)
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> ++	<i>Helianthemum canum</i>	<i>Hordeum vulgare</i>
<i>Pimpinella sp.</i>	<i>H.nummullarium</i>	<i>Zea mays</i> +
		Hongos +
		Líquenes +
		Briofitos +

#### T. ANIMALES

Formícidos ++	<i>Gallus domesticus</i>	<i>Bos taurus</i>
<i>Apis mellifera</i> +	Passeriforme indet.	<i>Ovis aries</i>
Otros Himenópteros	<i>Erinaceus europaeus</i>	<i>Capra hircus</i>
Larvas de Coleópteros +	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Equus caballus</i>
Carábidos indet.	<i>Pitymys lusitanicus</i>	(*) La cuantía del consumo de ganado doméstico y las proporciones correspondientes a cada especie se detallan en CAMPO <i>et al.</i> (1986).
Otros Coleópteros	<i>Arvicola terrestris</i>	
Orugas de Lepidópteros	<i>Capreolus capreolus</i> ++	
Ortópteros ( <i>Ensifera</i> )	<i>Rupicapra pirenaica</i>	