

00381
44



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ECOLOGIA CONDUCTUAL DEL COYOTE EN EL SURESTE
DE DURANGO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

BIOL JORGE IGNACIO } SERVIN MARTINEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR MANUEL SANCHEZ-CORDERO DAVILA



MEXICO, D.F.

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Canis latrans

Macamien Hixley
1988

Contribución de México al Programa MAB-UNESCO
de Reservas de la Biosfera.

Este trabajo de investigación ha sido realizado en el Centro Regional Durango del Instituto de Ecología, A.C., como parte de la Línea de Investigación sobre Ecología de Carnívoros que se desarrolla en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango. con el Proyecto 902-05. Además se han recibido financiamientos complementarios de CONACYT Proyecto N° P220CCOR892158 y CONABIO Proyecto N° P064.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, ya que me bendijo con unos padres amorosos, honestos y trabajadores. A mi madre Consuelo, quién con su especial manera de darme amor me ha hecho disciplinado, honesto y fuerte, además de ser literalmente siempre un Consuelo para mí. A mi padre Nicolás, quién paciente y amoroso me fortaleció el carácter, me enseñó a ejercer mi libertad, a bien trabajar y a compartir con mis semejantes aquello que tuviera, por lo que es ahora un placer compartir con el lector este cúmulo de conocimientos adquiridos por varios años de formación académica y de trabajo de campo. A mis hermanos José Luis, María del Carmen, Gloria Luz y Diana Alicia, que junto con sus respectivas familias, y con sus innumerables gestos de amor, solidaridad y alegría, me hacen feliz y enriquecen nuestra gran familia... Creo que por lo distraído que andaba cuando adulto, Dios me bendijo con algunos seres de luz (mujeres), para que caminar mi sendero en este mundo físico.... A Martha quién es un ángel, quién me ha hecho reconocer y recorrer mi camino, a ella no encuentro palabras para agradecerle el amor que me ha brindado ya que se ha integrado en todas las facetas de mi ser, para guiarme hacia mi pleno desarrollo, su apoyo, fortaleza y confianza han sido el motor que ha movido esta empresa de intensos de años en la investigación y superación académica... otro ángel es Macamen, quién a su propia manera, me ha orientado a través de su amor y en la compañía del duro trabajo de campo, con sus jornadas agotadoras siempre me iluminó y me tranquilizó, a ella también no tengo palabras para agradecerle lo feliz que me ha hecho. A mis hijas Martha Rocío y Ana Paulina, ya que son una fuente inagotable de amor y estímulos para superarme día con día, ser honesto y poner mi mejor y feliz esfuerzo para construir un mundo mejor.

A todos mis profesores que durante el transcurso de mi educación, me impartieron con paciencia su conocimiento y compartieron con entusiasmo su gran sabiduría. Particularmente a los docentes de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., entre los que han colaborado en la parte final de mi formación, la Dra. Luz María López de la Rosa (†), Dr. Avediz Aznaburian, Dr. Víctor Sánchez-Cordero, Dr. Bernardo Villa-Ramirez, Dr. Héctor Arita, Dra. Cristina Kramer, Dra. M^a Luisa Fanjul, Dr. Ricardo López-Wilchis, Dra. Tila María, Dr. Héctor Gadsden, Dra. Sonia Gallina T., Dr. Alberto Gonzalez-Romero, Dr. Vinivio Sosa, Dr. Alejandro Velazquez M. y a el Dr. Gerardo Guerra Mayaudon.

Con muy especial cariño a mi institución, el Instituto de Ecología, A.C., la cual me brindó la oportunidad de formar parte de su personal, donde he aprendido a ser profesionalista e investigador, quién como institución siempre ha financiado mis investigaciones. Con un especial agradecimiento a la Dra. Sonia Gallina T. y Dr. Alberto Gonzalez-Romero, quienes me dieron la oportunidad de colaborar en "La Michilía", con lobos y coyotes. El M. en C. Pedro Reyes-Castillo por su especial e importante apoyo. El Dr. Gonzálo Halffter, Dr. Gustavo Aguirre, Dra. M^a Eugenia Maury, Biól. Angeles Morales G., Dr. Jorge Necedal, Dr. Héctor Gadsden, Biól. Mary Diaz Batres, Biól. Ma. Luisa Castillo, Biól. Arturo Bonet, Dr. Carlos Fragoso, Dr. Javier

Villalobos, Dr. Vinicio Sosa, Dr. Miguel Equihua, Biól. Antonio Carrillo Soberón, a su actual Director General el Dr. Sergio Guevara S., todos ellos académicos que me han apoyado en mi formación con sus comentarios críticos sobre mi trabajo con depredadores y por su amistad, les estoy muy agradecido.

Con una beca del I.C.I. (Instituto de Cooperación Iberoamericana) viajé a España y el Dr. Miguel Delibes de Castro de La Estación Biológica de Doñana, me recibió fraternalmente para dar inicio a mi formal educación en el estudio de los Carnívoros, a él mi agradecimiento por darme la valiosa oportunidad de ser su alumno. Otro de sus alumnos, el Dr. Juan F. Beltrán, quién me enseñó los secretos de la radiotelemetría en un día; a Rafa Lafitte quién tuvo la amabilidad de compartir sus conocimientos tradicionales de trampero europeo de carnívoros. En España tuve la fortuna de conocer al Dr. Jaime R. Rau de Chile, quién me enseñó lo riguroso que debe ser el trabajo de investigación y me permitió colaborar con él y aprender de su trabajo doctoral, él junto con su esposa Angélica y su pequeño hijo Mateo me hicieron parte de su familia, a ellos mi amistad y sincera gratitud. A todo el personal científico y técnico del Palacio de Doñana y de su sede en el Pabellón del Perú en Sevilla. A la Universidad de Sevilla, España, donde me introduje en el manejo de las computadoras, la ecología de poblaciones, a los modelos de simulación, en particular de las relaciones depredador-presa y a la ecología de la conservación, lo cual ha dejado huella en mi vida académica.

Fué con una beca de la Organización de Estudios Tropicales que viaje a Costa Rica, donde en pocos meses aprendí a transformar mis datos de campo, en fríos números, algunos de los causantes de esta transformación fueron Dr. Mike MaCoy y M. Sc. Christopher Vaughan, quienes aún me torturan con sus revisiones minuciosas de los datos y su tratamiento estadístico, también parte de ese conocimiento esta en esta tesis.

En la Estación Biológica de "La Piedra Herrada" de la Reserva de la Biosfera "La Michillía", donde fui investigador residente por dos años con mi familia. Ahí aprendí a conocer y a vivir del bosque, aprendí la ecología tradicional como un conocimiento "empírico". Entre muchas otras actividades, aprendí a observar animales, a seguirlos, a diferenciar la sutil fluctuación en la abundancia de los recursos alimentarios, recorde el oficio de trampero capturando muchos carnívoros silvestres, siendo mis Maestros: Don Federico Alvarado, Don Enrique Contreras, Don Manuel Carrillo, Don Rubén Medina, Don José Medina, Don José Angel Moreno con sus hijos Gabriel y Gelo (†).

Al Ejido de San Juan de Michis, cuyos habitantes son ganaderos y siempre han estado dispuestos a colaborar con los proyectos que el Instituto de Ecología A.C. desarrolla en "La Michillía", especialmente por su respeto a los coyotes marcados, mi agradecimiento. A los propietarios de los ranchos "La Peña" Sr. Eduardo Leon de la Peña Lares (†), "El Temazcal" (Sr. Carlos Herrera) y "La Mesa del Burro" (Don Pedro Deras y Don Primo Villa), cuyos vaqueros amablemente informaron de las

actividades y daños que los coyotes pudieran causar al ganado a su cargo.

Un especial agradecimiento para quienes participaron en alguna o varias fases de este proyecto, la Biól. Macamen Huxley, quién desde que se incorporó al proyecto siempre ha estado atenta para ayudarme, desde el trampeo, anestesiar a los animales capturados, en los seguimientos intensivos de 24 horas, colaborar en reparar las averías de los vehículos y las mal pasadas en el trabajo de campo y gabinete, a ella mi admiración. A mi estimado amigo el M. en C. Juan García-Chavez, quién se incorporó al trabajo de campo y nos contagió con su gran entusiasmo e hizo gratas, muchas horas de duro trabajo con su especial personalidad y peculiar expresividad. El Biól. José Elias Chacón, también me ha honrado con su amistad y participación, colaborando significativamente en el trabajo de campo y teórico de la ecología trófica del coyote y en otros proyectos, además de ser un crítico muy certero en los pequeños detalles, a él mi sincero agradecimiento de una fraternal amistad. Al Dr. Ricardo Rodríguez-Mazzini quién viajó desde Montevideo, Uruguay, para incorporarse al proyecto y durante 18 meses, aprendimos juntos sobre la ecología trófica y movimientos de los coyotes, zorras y lince, nos enseñó a comer asado estilo pampero con "un poco de queso", regreso a Uruguay convertido en todo un "hombre rudo de campo", a él, a su esposa Gaby e hijos, mi cariño, gratitud y amistad. El Biól. Nicolás Alonso Pérez (Niko), llegó de Puebla a participar con mucho entusiasmo en la estimación de los roedores y conejos en el bosque y se aficionó por las zorras grises, siempre trabajó con energía, dedicación y con su especial personalidad, dejó hondas huellas de su bicicleta en todo el bosque de "La Michilla", que a la fecha aún siguen las zorras grises, para él mi fraternal aprecio. El Biól. Alejandro Bejarano Díaz vino de la UAM Xochimilco con su familia, aves de presa y perro, para colaborar con entusiasmo en el proyecto y seguir a otros carnívoros como la zorra gris, a él, junto con su esposa e hija, mi profundo y fraternal agradecimiento. Elias, Niko y Alejandro fueron el terror de los roedores, carnívoros y algunos investigadores de la región durante dos años.

Al Dr. José Ramírez Pulido y la Dra. Alondra Castro, del Laboratorio de Mastozoología de la U.A.M. Iztapalapa quienes permitieron el acceso a su colección para usarla como material de referencia en los hábitos alimentarios de los coyotes. A la Dra. Roa Riol y Dra. Carmen Carbonell de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la U.N.A.M., quienes han brindado su apoyo en difundir mis trabajos de Fauna Silvestre. Al CONACYT ya que con el proyecto P220CCOR892158 adquirí equipo de radiotelemetría y solventó los gastos de campo y sueldos de los participantes durante un año. La CONABIO me apoyó con el Proyecto P064 con el que adquirí equipo de computo y material consumible para escribir y analizar mis datos, además de financiar más salidas de campo a mi zona de estudio, y pagar los sueldos del personal que participó en el trabajo de campo.

A mi Comité Tutorial, investigadores de reconocido prestigio, quienes han sido los catalizadores de este trabajo. El Dr. Víctor Sánchez-Cordero, quién luego de entusiastas discusiones, me ha mostrado el sendero de la investigación ecológica de

gabinete, además es un placer tener de tutor a una persona con una gran calidad humana como él. Al Dr. Bernardo Villa-Ramirez, quién a lo largo de mis estudios de posgrado se interesó especialmente en mis actividades de trampero, ya que él, como pocos mastozólogos aprecia y sabe lo difícil que es capturar a un carnívoro en buenas condiciones, sin daño para el animal como para el capturador, a él mi agradecimiento por su sabia orientación. El Dr. Héctor Arita con sus severas y atinadas revisiones, ha fortalecido mucho más el trabajo realizado, ya que su gran calidad académica me ha impulsado a buscar la excelencia académica.

Amablemente el Dr. John Landré y el Dr. Brian Miller han revisado parte de los capítulos de esta tesis, haciendo valiosos comentarios para mejorarla y sobretodo dándome sugerencias para implementar las técnicas adecuadas de análisis. La Dra. Cristina Cramer Hemkes y F. Gerardo Guerra Mayaudon, también han sido seres extraordinarios que aparecieron en el momento preciso para catalizar la obtención de este grado, a ellos mi profundo afecto y agradecimiento.

A toda mi familia, tios, tias, primos y sobrinos, a mis entrañables amigos, Lic. Andrés Aguirre Martínez, Dr. Miguel Angel Azpeitia Torres, Ing. Marco Antonio Galindo Moreno, Dr. Miguel Cuevas Plata y a sus respectivas familias. A todos mis compañeros del Centro Regional Durango, por sus atinados comentarios a mi trabajo. A los compañeros del Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología de la UNAM, Dr. Roberto Martínez-Gallardo, Dr. Miguel A. Briones, Dr. Ignacio Iñiguez, Dr. Enrique Martínez-Meyer, Biól. José Gracia, M. en C. Patricia Illoldi, Biól. Miguel Linaje, M. en C. Antonio Santos, Dra. Yolanda Hortelano, y a los que faltan, por su grata compañía y fraternal trato.

A todas aquellas personas que debido a mi mala memoria no he mencionado, sirvan esta últimas líneas de gratitud.

INDICE

RESUMEN GENERAL	16
INTRODUCCION	22
Antecedentes	22
Generalidades del coyote	24
El marco teórico de la teoría del "forrajeo óptimo"	27
OBJETIVOS	32
1.- ECOLOGIA ALIMENTARIA	32
2.- EL ALIMENTO Y EL TAMAÑO DEL AMBITO HOGAREÑO	33
3.- EL ALIMENTO Y LOS PATRONES DE ACTIVIDAD	33
Hipótesis de trabajo	33
METODOS	36
AREA DE ESTUDIO	36
Ubicación geográfica	36
Geomorfología	36
Clima	38
Vegetación	38
Fauna	41

Actividades Humanas y Conservación	42
PERIODOS BIOLOGICOS	44
CAPITULO I	45
ECOLOGIA ALIMENTARIA	45
1. RESUMEN	45
2. INTRODUCCION	47
3. OBJETIVOS	49
4. METODOS	50
4.1 Composición y diversidad de los hábitos alimenarios	50
4.2 Disponibilidad de frutos	52
4.3 Disponibilidad de roedores	54
4.4 Disponibilidad de lagomorfos	57
4.5 Disponibilidad total de alimento	58
4.6 Frugivoría	58
4.7 Calidad nutricional de los alimentos	59
5. RESULTADOS Y DISCUSION	60
5.1 Composición y Diversidad de los hábitos alimentarios	60
5.2 Oferta y consumo mamíferos	67
5.3 Oferta y consumo de frutos	75

5.4 La Frugivoría y dispersión de semillas por el coyote	76
5.5 La Calidad Nutricional y Energética de los Alimentos	81
5.6 La estrategia alimentaria del coyote	86
6. CONCLUSIONES	90
CAPITULO II	96
LA DIPONIBILIDAD DEL ALIMENTO Y EL AMBITO HOGAREÑO	96
1. RESUMEN	96
2. INTRODUCCION	97
3. OBJETIVOS	99
4. MATERIALES Y METODOS	100
4.1 Captura, contención química y radiomarcaje	100
4.2 La radiotelemetría	101
4.3 Los períodos biológicos	102
4.4 Estimación del Ambito Hogareño (AH)	102
4.5 Análisis Estadístico	103
5. RESULTADOS Y DISCUSION	105
5.1 Los coyotes capturados y radiomarcados	105
5.2 El tamaño del ámbito hogareño (AH) del coyote	107
5.2.1 Machos	111

5.2.2 Hembras	113
5.3 Disponibilidad y consumo de los alimentos y su influencia en el tamaño del ámbito hogareño	120
5.3.1. Machos	129
5.3.2. Hembras	132
6. CONCLUSIONES	138
CAPITULO III	140
LA DISPONIBILIDAD DEL ALIMENTO Y LOS PATRONES DE ACTIVIDAD	140
1. RESUMEN	140
2. INTRODUCCION	142
2.1 Los ritmos biológicos	142
3. OBJETIVOS	145
4. MATERIALES Y METODOS	146
4.1 Disponibilidad, consumo de alimentos y la radiotelemetría	146
4.2 Patrones de actividad.	146
4.3 Análisis Estadístico.	148
5. RESULTADOS Y DISCUSION	151
5.1 Disponibilidad y consumo del alimento, su influencia en las	

distancias recorridas en ciclos de 24 h por los coyotes.	151
5.1.1. Machos	154
5.1.2 Hembras	158
5.2 Disponibilidad y consumo del alimento, su influencia en los	
Patrones de Actividad estacional del coyote	167
5.2.1 Reproducción	167
5.2.2 Gestación	170
5.2.3 Cría de Cachorros	175
5.2.4 Independencia de Crías	179
5.2.5 Patrón de Actividad Anual del Coyote	183
6. CONCLUSION	190
CONCLUSIONES GENERALES	193
LITERATURA CITADA	197

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango., donde se desarrollo el presente estudio.	37
Figura 2.- Diagrama ombrotermico que caracteriza la precipitación pluvial y la temperatura en la zona de estudio. Datos obtenidos en la estación climatológica del sitio durante 15 años.	39
Figura I.1. Hábitos alimentarios del coyote en los períodos biológicos durante el estudio (1991-1992) en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango.	62
Figura I.2. Oferta (barras) y consumo (líneas) de mamíferos en el Bosque de Encino-Pino durante 1991 y 1992 en la zona de estudio.	70
Figura I.3. Oferta (barras) y consumo (líneas) de: a) roedores y b) liebres en el Pastizal durante 1991 y 1992 en la zona de estudio.	72
Figura I.4. Oferta (barras) y consumo (líneas) de pequeños mamíferos que fueron las presas del coyote, se incluye el Bosque de Encino-Pino y el Pastizal durante 1991 y 1992 en el área de estudio.	74
Figura I.5. Oferta (barras) y consumo (líneas) de frutos de tázcate (<i>Juniperus deppeana</i>) en el Pastizal del área de estudio durante 1991 y 1992.	78
Figura I.6. Frecuencias observadas, de las distancias recorridas por hora, de coyotes del tázcate (<i>Juniperus deppeana</i>) en el Pastizal del área de estudio entre 1991 y 1992.	80

Figura II.1.- Patrón de variación significativa ($t=12.34$; $g.l.=7$; $p<0.005$) del tamaño promedio de ámbito hogareño y una desviación estandard, de todos los individuos con radiotransmisores, durante ocho períodos biológicos entre 1991 y 1992. 109

Figura II.2.- Patrón de variación significativa ($t=14.86$; $g.l.=7$; $p<0.001$), del tamaño promedio de AH y una desviación estandard, en los coyotes machos portadores de radiotransmisores, a lo largo de ocho períodos biológicos entre 1991 y 1992. 112

Figura II.3.- Patrón de variación del tamaño promedio de AH y una desviación estandard ($t=8.679$; $g.l.=7$; $p<0.005$), en las hembras portadoras de radiotransmisores, a lo largo de ocho períodos biológicos entre 1991 y 1992 115

Figura II.4.- Distribución espacial de los coyotes hembras durante el período biológico de la Gestación, donde se observa la acentuada exclusividad de las áreas ocupadas. 117

Figura II.5.- Relación entre el tamaño promedio del AH de los coyotes marcados con radiotransmisores y el consumo de alimentos a lo largo del estudio. . . 121

Figura II.6.- Calorías aportadas por las clases de alimentos consumidos por los coyotes en los diferentes períodos biológicos, en el área de estudio. . . . 128

Figura II.7.- Relación entre el tamaño promedio del AH de machos y el consumo de: (a) pequeños mamíferos ($r_s=-0.742$; $p=0.034$), y (b) frutos de *J.*

deppeana ($r_s=0.745$; $p=0.033$), a lo largo del estudio. 131

Figura II.8.- Relación entre el tamaño promedio del AH de las hembras y el Consumo de: (a) Mamíferos ($r_s=-0.7268$; $p=0.041$), y (b) Frutos de *J. deppeana* ($r_s=0.7297$; $p=0.039$), a lo largo del estudio. 133

Figura III.1 Distancias recorridas (km) y su desviación estandard por cada mes y a lo largo del año por las hembras (a) y los machos (b) en ciclos de 24 horas. 156

Figura III.2.- Distancias recorridas por los coyotes hembras (a) y machos (b) en ciclos de 24 horas durante los periodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango. 160

Figura III.3.- Relación entre las distancias recorridas (km) y el alimento total consumido (kcal/kg) para coyotes; a) machos ($r_s=0.07$; $p=0.929$) y b) hembras ($r_s=-0.663$; $p=0.336$), durante los cuatro períodos biológicos estudiados en la RB "La Michilía", Dgo. 162

Figura III.4.- Para las distancias recorridas (km) y el consumo de pequeños mamíferos (kcal/kg) por los coyotes se encontraron las siguientes relaciones; a) machos ($r_s=0.056$; $p=0.943$) y b) hembras ($r_s=-0.646$; $p=0.353$), en "La Michilía", Dgo. 163

Figura III.5.- Relación entre, las distancias recorridas (km) y el consumo de frutos de tázcate (kcal/kg) para coyotes; a) machos ($r_s=0.285$; $p=0.714$) y b) hembras ($r_s=0.601$; $p=0.398$), durante los cuatro períodos biológicos

estudiados en la RB "La Michilía", Dgo.	164
Figura III.6.- Relación del patrón de actividad sincrónico ($r_s=0.647$; $p=0.001$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de reproducción.	169
Figura III.7.- Relación del patrón de actividad asincrónico ($r_s=0.14$; $p=0.513$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de la gestación.	174
Figura III.8.- Relación del patrón de actividad sincrónico ($r_s=0.718$; $p=0.0008$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de cría de cachorros.	177
Figura III.9.- Relación del patrón de actividad sincrónico ($r_s=0.673$; $p=0.0005$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de la Independencia de Crías.	180
Figura III.10.- Patrón sincrónico de actividad anual ($r=0.728$; $p=0.0005$)	189

INDICE DE CUADROS

Cuadro I.1.- Porcentaje de consumo total promedio de las categorías de alimentos, durante 1991 y 1992 por el coyote.	61
Cuadro I.2.- Composición de la dieta del coyote y el índice de Diversidad de Shanon-Weaver (H'), obtenido durante los periodos biológicos que abarcaron los años 1991 y 1992.	66
Cuadro I.3.- Biomasa disponible de pequeños mamíferos (g/ha) en el Bosque de Encino-Pino, en el Pastizal y Total, y la disponibilidad de frutos de <i>Juniperus deppeana</i> (g/ha) en el Pastizal y su consumo (P.A.), durante los periodos biológicos de 1991 y 1992, en la RB "La Michilía", Durango. . . .	71
Cuadro I.3A.- Requerimientos diarios, anuales, de las presas más consumidas en Nortemérica por coyotes, los ensayos fueron hechos con individuos en cautiverio (Modificado Litvaitis y Mautz 1980).	84
Cuadro I.4.- Valores nutricionales (% y Kcal/kg) obtenidos de los análisis bromatológicos, efectuados a los principales grupos de alimentos consumidos por el coyote en "La Michilía", Durango, México.	88
Cuadro I.4A.- Consumo estacional de presas y su valor energético, para los coyotes de La Michilía. La primera opción es consumir pequeños mamíferos, luego insectos y los frutos funcionan como alimento suplementario.	89

Cuadro I.5. Resultados de las correlaciones de Sperman efectuadas entre la oferta de cada alimento y su consumo, a lo largo de los períodos biológicos de este estudio. 89

Cuadro II.1.- Medidas morfométricas de los coyotes (*Canis latrans*) capturados en "La Michilía" y el canal electrónico de su radiocollar, instrumento que aportó datos de radiotelemetría. 106

Cuadro II.2.- Estimaciones individuales del Ambito Hogareño (km²) en los períodos biológicos entre 1991 y 1992, así como su valor promedio y desviación estandard (DE) de hembras, machos y de todos los coyotes en "La Michilía", Durango. 118

Cuadro II.3.- Comparación del tamaño de AH de coyotes (machos y hembras) estimados por radiotelemetría y con el Método del Menor Polígono Convexo (MPC) en diferentes regiones de Norteamérica, incluyendo a este estudio en "La Michilía", Durango, México. 119

Cuadro II.4.- Valores estimados para los pequeños mamíferos (roedores, ardillas y lagomorfos) y frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*), como alimentos disponibles en forma de: (1) Biomasa (kg/ha), (2) valor energético (Kcal/kg) y (3) en porcentaje de consumo. Estos valores se correlacionaron con los tamaños promedio de AH (km²) encontrados en los coyotes a lo largo de los períodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango. 127

Cuadro II.5.- Biomasa disponible de pequeños mamíferos (g/ha) en el bosque de

encino-pino, en el pastizal y total, así como la disponibilidad de frutos de *Juniperus deppeana* (g/ha) en el pastizal y su consumo (P.A.), durante los períodos biológicos de 1991 y 1992, en "La Michilía", Durango. 137

Cuadro III.1.- Para los dos años se obtuvieron las distancias promedio recorridas (km) por mes y su desviación estandard en ciclos de seguimientos de 24 h, para los coyotes de "La Michilía" Durango, México. 153

Cuadro III.2.- Distancias promedio recorridas (km) y desviación estandard y las velocidades promedio de desplazamiento (m/h), obtenida para coyotes machos y hembras, durante ciclos de 24 h, a lo largo los cuatro períodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango. 165

Cuadro III.3.- Los valores de los alimentos estimados en biomasa (kg/ha), así como su consumo en porcentaje de aparición y valor energético (Kcal/kg), para los pequeños mamíferos (roedores, ardillas y lagomorfos) y frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*). Estos valores se correlacionaron con las distancias promedio recorridas en km, en los cuatro períodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango. 166

..... 166

Cuadro III.4.- Correlaciones de Spearman entre machos y hembras para comparar sus patrones de actividad. Cuando, $r < 0.5$ y $p > 0.05$ se consideraron patrones de actividad no sincrónicos o asincrónicos (**); cuando $r > 0.5$ y $p < 0.05$, los patrones de actividad fueron sincrónicos (*) 182

Cuadro III.5. Recorridos (km) durante el día y la noche de coyotes hembras y machos, así como actividad principal (diurna/nocturna) durante los periodos biológicos del año. 186

RESUMEN GENERAL

Se estudiaron aspectos relevantes de la ecología del comportamiento del coyote (*Canis latrans*) en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango. Se tomaron datos de campo durante dos años consecutivos, utilizando diferentes técnicas, entre las que destacan: a) colecta de excretas y estimación de la disponibilidad en el medio de las dos categorías alimentarias principales que consume el coyote en diferentes hábitats (pequeños mamíferos y frutos), b) la captura con trampas de cebo de 47 coyotes, marcando con radiotransmisores a 32 de ellos que, fueron considerados adultos y el seguimiento intensivo de 15 coyotes dueños de un territorio, para determinar sus movimientos. El presente trabajo de tesis está organizado en tres capítulos:

El primer capítulo trata de la "ECOLOGIA ALIMENTARIA", donde se analizaron los hábitos alimentarios a través de la información acumulada por varios años en la zona de estudio (Servín y Huxley 1991, 1993; Chacón, 1992). Asimismo en este trabajo se añaden datos y se estudiaron las relaciones tróficas del coyote. Se aportaron datos de la calidad de los alimentos (nutrición y energía), y con base en esta información se discuten los resultados obtenidos. Se encontró que los pequeños mamíferos (roedores y lagomorfos), insectos y los frutos de tazcate (*Juniperus deppeana*) funcionan como alimentos complementarios en la dieta del coyote. El coyote aporta un servicio ecológico a las semillas de tazcates al removerlas de sus árboles padre y potencializar su dispersión. En cuanto a la calidad nutricional y energética del alimento se encontró que:

los pequeños mamíferos fueron el mejor alimento, debido a su aporte proteínico (65%) y energético (5236 kcal/kg), mientras que los frutos fueron considerados de baja calidad, debido a su pobre valor en proteína (4%), aunque con un aceptable valor energético (3137 kcal/kg), finalmente los insectos fueron utilizados como un alimento alternativo con valores proteínicos de 67% y energético de 3342 kcal/kg. Cuando el mejor alimento escasea, el coyote eligió otro alimento abundante en el medio (alternativo) para su consumo, aunque de menor calidad, como lo predice la teoría del forrajeo óptimo. De tal manera que los niveles de elección de alimentos en la zona fue; 1° los pequeños, 2° los insectos (Ortopteros) y como 3a opción fueron los frutos de tázcate. Los coyotes respondieron rápidamente a los cambios en la disponibilidad de estos alimentos en el medio. Así las decisiones correctas en la elección de alimentos a lo largo del año, repercuten en su sobrevivencia y éxito reproductivo. Los coyotes de La Michilía, al tener una elección basada en los aportes nutricionales y energéticos de sus alimentos, y el gasto y ganancia que de ellos obtiene, no solo sobreviven sino que tienden a incrementar su éxito reproductivo y adecuación. Calidad que ha sido básica en su persistencia y expansión en los diferentes ambientes que habita el coyote a lo largo de su amplia distribución geográfica.

"LA DISPONIBILIDAD DEL ALIMENTO Y EL ÁMBITO HOGAREÑO" es el segundo capítulo, donde por medio de la técnica de radiotelemetría se obtuvieron datos sobre los tamaños de los ámbitos hogareños (AH) y su variación estacional. El tamaño de AH se relacionaron y analizaron con los datos obtenidos de la oferta y consumo del alimento

en el tiempo. Se discuten la relación de estos resultados, con base en el marco conceptual, de la influencia que tiene la energía obtenida por medio del alimento sobre la elección del tamaño del AH.

El AH en este estudio es semejante al de otros estudios en áreas de bosque en Norteamérica, pero difiere en las zonas áridas. Los patrones de alimentación del coyote varían en función de la disponibilidad temporal de alimentos y en un gradiente geográfico Norte-Sur, siendo más carnívoros en el Norte y hacia el Sur la alimentación se diversifica, disminuyendo las cualidades carnívoras y apareciendo las de omnivoría. La Michilía se encuentra en la parte media de la distribución geográfica del coyote y la alimentación encontrada se apega a este patrón, así que comparte cualidades similares de carnivoría y frugivoría. Por lo que la elección del alimento estará más influenciada por la disponibilidad temporal del alimento y el período biológico del coyote. Se encontró que las hembras reproductivas fueron un factor importante en la distribución espacial de los grupos familiares en el área, ya que no sobrepusieron sus AH en el período de la gestación, con otras hembras reproductivas vecinas. En la Michilía se han podido explicar cuantitativamente la relación entre la variación del tamaño del AH, en función a la disponibilidad de recursos alimentarios. Así se comprende lo importantes que son las respuestas rápidas y flexibles de este depredador en los distintos ambientes que habita en Norteamérica.

En el tercer capítulo "LA DISPONIBILIDAD DEL ALIMENTO Y LOS PATRONES DE ACTIVIDAD", por medio de radiotelemetría se cuantificaron las distancias (km) que

recorrieron los coyotes por hora, en periodos de 24 h (día y noche), así como información de los recorridos promedios mensuales, estacionales y anuales. Se correlacionaron los datos de, la fluctuación del alimento disponible y su consumo en el tiempo, con las distancias recorridas en los distintos períodos biológicos. Los resultados obtenidos en este estudio confirmaron algunos de los comportamientos ya conocidos para los coyotes. Sin embargo, se encontraron diferencias en la magnitud de las distancias recorridas y en los patrones de actividad, que no se han registrado en estudios previos.

En este capítulo se analizó la influencia que tiene el alimento sobre las patrones de actividades del coyote desde un punto de vista energético. Se observó que los recorridos fueron influenciados por la disponibilidad de alimentos. Así la energía obtenida de los alimentos se repartió en una serie de necesidades básicas (desplazarse, reproducirse, alimentarse, metabolismo basal, mantener un territorio etc.). La energía varió en su fuente de origen, calidad y cantidad a lo largo del año. El destino de esta energía estuvo influenciado por el período biológico, sexo y edad de cada coyote. De tal manera que durante el periodo de la reproducción y gestación, las hembras requirieron y consumieron mayores cantidades de proteínas, a cambio de recorridos cortos y restringidos, para optimizar este balance entre energía incorporada y gastada. En cambio, durante el periodo de cría de cachorros e independencia de crías esta relación energética cambió, en parte debido a la disponibilidad de alimento en el medio, y a que hubo una tendencia a consumir alimentos con menor proteína y con aportes energéticos mayores, como fueron los frutos, mientras que, en la locomoción se observaron amplios y veloces

recorridos. En el análisis de los recorridos y movimientos de hembras y machos por separado, se acentuaron los diferentes papeles que ejecutan durante el año y que se complementan en las actividades de alimentación, reproducción, cuidado de cachorros y sobrevivencia. En general se encontró una tendencia en las hembras de desplazarse menos cuando necesitan invertir energía en su reproducción y en su gestación. Se desplazaron mayores distancias cuando las crías se han desarrollado y son mas independientes. Los machos muestran otra tendencia, la variación de sus recorridos no es tan drástica, aunque incrementan sus desplazamientos al final del periodo de gestación y en el nacimiento de las crías de su compañera. Mientras que en cría de cachorros e independencia de crías sus desplazamientos tienden a ser menores, incluso al de las hembras. Se observan cambios conductuales a lo largo del año como respuesta a la variación en la disponibilidad de los recursos alimentarios (roedores y frutos) en el ambiente. En las gráficas obtenidas en este capítulo se aprecia la influencia de los alimentos en los patrones de actividad del coyote, y como el coyote optimiza esta relación de alimentos y recorridos. Las parejas reproductivas se reproducen todos los años, sin embargo la sobrevivencia de la camada dependerá de la calidad y cantidad de recursos alimentarios de ese año. Estas características los coyotes no las pueden predecir, como equivocadamente argumenta la teoría del forrajeo óptimo, que los animales son capaces de predecir el ambiente, sin embargo los coyotes invierten su energía en reproducirse, gestar y criar una camada, pero dependerá de la disponibilidad de las presas en el medio y de la habilidad o capacidad depredadora de cada pareja,

para que logren criar uno o varios de los cachorro de ese año. Cada año los coyotes han demostrado mantener un alto éxito reproductivo, no solo en la Michilía, sino en la mayoría de las áreas de su amplio rango de distribución geográfica, debido a la optimización en el gasto energético que hace de los recursos alimentarios con respecto a sus comportamientos, ¿asi funcionan las especies comunes? entonces las especies de mamíferos carnívoros y en peligro de extinción, ¿no toman decisiones óptimas? Se señala un campo amplio de investigacion, que es la ecofisiología de la fauna silvestre.

La ecología trófica, el tamaño del ámbito hogareño, y los ritmos de actividad, son aspectos esenciales que determinan como, porque y cuanto se desplazan los coyotes en una zona boscosa de la Sierra Madre Occidental, en Durango.

Esta investigación explora una visión útil de la ecología conductual en las relaciones depredador-presa, ya que tradicionalmente han sido descritas y explicadas desde un punto de vista numérico por la ecología poblacional. Donde las respuestas numéricas no analizan profundamente el comportamiento de dispersión, persistencia y crecimiento de las poblaciones de este depredador. Por lo que los estudios a un nivel de organización mas sencillo, como lo son los grupos sociales reproductivos y residentes, está aportando las causas de sus movimientos, alimentación y reproducción, para mejor entender la dinámica poblacional en el tiempo y espacio.

La información acumulada en este trabajo aporta argumentos de la ecología conductual para crear planes de manejo y control de las poblaciones del coyote en el Noroeste de México, que tradicionalmente han desarrollado actividades ganaderas..

INTRODUCCION

Antecedentes

Las relaciones de los depredadores y sus presas han logrado atraer la atención en la investigación en los últimas décadas (Ewer 1973, Linhart y Knowlton 1975, Litvaitis y Shaw 1980, Messier y Barrete 1982, Ozoga y harger 1960, Windberg y Mitchel 1990); desde Darwin (1859) se interesó en dicha relación. La relación depredador-presa ha sido estudiada básicamente por dos áreas de la biología: la etología y la ecología de poblaciones (Lorenz 1970, Taylor 1984). Los etólogos enfocaron su atención en los individuos, y desarrollaron sus observaciones sobre un conjunto pequeño de ellos, de los cuales obtenían sus resultados, hacían sus inferencias y emitían sus conclusiones, debido a la incapacidad logística de estudiar al mismo tiempo a un número mayor de depredadores y presas en su ambiente (Tinbergen 1951, Hinde 1966, Eibl-Eibesfeldt 1970, Lorenz 1971, Kruuk 1972). Esto fue tomado como una cualidad negativa, ya que sus resultados eran poco impactantes, debido al bajo número de muestra en el que basaron sus hallazgos. Mientras que, los ecólogos se han interesado en estudiar las fluctuaciones poblacionales y sus interacciones, algunos modelos entre depredadores y presas que en la actualidad se consideran clásicos en la ecología de poblaciones, son los del lince (*Lynx canadensis*) o la zorra (*Vulpes vulpes*) y las liebres (*Lepus americanus*) (Krebs 1978, 1989, Maynard-Smith 1976, Taylor 1984). Muchos años se mantuvo la discusión acerca de la validez en las respuestas de pocos individuos,

argumentando que la información relevante era la que provenía de la población como unidad y no de estudiar un pequeño número de ellos, lo cual desde cierta visión estadística no aportaba información significativa (Hutchinson 1981, Pianka 1981), aunque desde el punto de vista biológico se acumulaba conocimiento, este no encajaba en la formalidad de la ecología poblacional naciente con base en modelos matemáticos.

Desde hace tres décadas, se consolida la ecología conductual, y rápidamente se integró con un papel importante en el ámbito de la investigación científica, ya que unió el conocimiento de dos áreas muy importantes de la biología: la etología y la ecología (Caro 1998, Sutherland 1998). Una de las muchas inquietudes en este campo es, el entender como los animales se mueven, entre otras cosas para encontrar su alimento. MacNab (1963) fue uno de los primeros investigadores en interesarse en la relación que existe entre las necesidades metabólicas, la talla, el tamaño de su ámbito hogareño y su dieta. Paralelo a él, se inició la investigación de los movimientos animales y el comportamiento efectuado para encontrar su alimento y hacer un uso eficiente de la energía que éste les aporta con respecto a la que gastan en buscarla. A dicho planteamiento se le conoce actualmente como la teoría del "Forrajeo Optimo" (Pyke et al. 1977, Krebs 1978). Desde entonces se ha estado trabajando en el laboratorio y en observaciones de campo para comprender las reglas que gobiernan las decisiones de los animales que buscan activamente su alimento (Wilson 1981, Macdonald 1983, Schmidt-Nielsen 1984, Mace et al. 1984, Pyke 1984, Maynard Smith 1976, Clutton-Brock 1985, Gittleman 1989).

Los animales se mueven de un lugar a otro por una serie de razones, a gran escala migran debido a las condiciones climáticas y a pequeña escala, los movimientos están determinados por la búsqueda de alimento, protección contra depredadores, encontrar pareja reproductiva etc. Es en este campo de movimientos a pequeña escala para encontrar su alimento, donde se sitúa el presente proyecto de investigación acerca de la ecología conductual de una población silvestre de coyotes (*Canis latrans*) en la Sierra Madre Occidental, en el Estado de Durango, México.

Esta tesis aporta información para responder preguntas básicas acerca de la ecología conductual del coyote, ¿de qué se alimentan? ¿cuáles son sus estrategias de alimentación? ¿cuándo se mueven?, ¿cuánto se mueven? ¿hacia donde se mueven? y ¿como utilizan su hábitat? (Pyke et al. 1977, Krebs 1978, O'Donoghue et al. 1998).

El presente estudio utilizó al coyote (*Canis latrans*) como modelo, para responder algunas preguntas y acumular información biológica. Se usa, porque es un carnívoro abundante y de amplia distribución en nuestro país (Hall 1981). En los últimos años se han tratado de manejar sus poblaciones, para reducir los daños que al hombre y a sus actividades ganaderas causa. En México el conocimiento de su biología es un requisito, para que se puedan establecer estrategias eficaces de manejo y conservación de este depredador, sobre todo en el Norte del México.

Generalidades del coyote

Los coyotes (*Canis latrans*) pertenecen a la familia Canidae donde se incluye a los chacales, zorros, lobos y perros domésticos. Su distribución geográfica incluye desde

el Norte de Alaska, Canadá, los E.U.A., México, hasta Costa Rica y Norte de Panamá (Hall 1981, Vaughan 1983). En México, se distribuye en todo el país (Bekoff y Wells 1986, Hall 1981, Sosa-Escalante et al. 1997). El coyote es un depredador abundante y su amplia distribución se debe a su potencial altamente reproductivo, gran habilidad para dispersarse y hábitos alimentarios oportunistas. También la expansión del coyote ha sido facilitada por la eliminación de grandes competidores, como el lobo gris *Canis lupus* (Messier y Barrette 1982), la transformación de bosques en potreros, pastizales y matorrales mas favorables para él.

Los coyotes son de mediano tamaño, su peso varía de 7 a 20 kg. y una longitud de cuerpo entre 1 y 1.35 m, las hembras son más pequeñas. El color y textura de la piel varía geográficamente, hacia el norte el pelo es más largo y grueso, rojizo con gris y negro, mientras que al sur son más rojizos. Pueden tener parches negros en las patas delanteras, dorso, base y punta de la cola. El vientre y la garganta son más pálidos que el resto del cuerpo, generalmente mudan de pelo una vez al año. Tiene una glándula en la base de la cola y poseen ocho glándulas mamarias (Young y Jackson 1951).

Sus rostros son alargados y angostos alojando una amplia cámara basal. Tienen 42 piezas dentales cuya fórmula dentaria es 3/3, 1/1, 4/4, 2/3. Los caninos son generalmente muy largos y macizos y, los carnasiales son especialmente fuertes, con bordes cortantes y los dientes postcarnasiales tienen superficies machacantes, lo que indica el consumo de una dieta muy variada; sus mandíbulas son fuertes. El coyote es considerado un depredador con alimentación oportunista, cualidad que en gran medida

es responsable de la prosperidad de esta especie (Bekoff 1986, Ozoga y Harger 1966).

El coyote tiene una dieta muy amplia, pequeños roedores, lagomorfos, ungulados, aves, reptiles, insectos y frutos son su alimento (Andelt 1985, Ortega 1987, Servín y Huxley 1991, Vaughan y Rodríguez 1986), aunque varios estudios demuestran que el coyote incluye como alimento al ganado doméstico (en forma de carroña), aves de corral, animales enfermos o viejos (Boggess et al. 1978, Daner y Smith 1980) Messier et al. 1986, Ozoga y Harger 1966).

Los coyotes por lo general son monógamos y la hembra presenta un período estral al año, entre enero y marzo (Bekoff y Wells 1986). El número de hembras que se reproducen en una población varía del 30% al 90%, dependiendo de las condiciones locales. El tiempo de gestación es, de aproximadamente 63 días. La proporción de sexos en una población es 1:1 y la camada promedio de 5 cachorros. Estos nacen ciegos y pesando menos de 100 g (Servín, datos no publicados) en promedio en las madrigueras escarbadas en laderas, troncos huecos, despeñaderos o salientes, algunas veces las comparten con otras hembras y en ocasiones las utilizan año con año. Los cachorros necesitan ser alimentados, estimulados para orinar y defecar, ser mantenidos calientes y cambiados de madriguera cuando ésta ha sido infestada por ectoparásitos y además, son protegidos de otros depredadores. Los cachorros son amamantados por la madre hasta la quinta o séptima semana, en la tercera semana ya comen alimentos semisólidos regurgitados por el padre, quien contribuye de esta manera al desarrollo de los cachorros. Las crías emergen de la madriguera a la tercera semana y son

independientes aproximadamente a los cuatro meses de edad, la pareja reproductiva invierte tiempo y energía en el cuidado de sus cachorros, así como en el mantenimiento de su territorio (Bekoff 1986).

En los últimos 150 años, la relación hombre-coyote ha cambiado considerablemente, ya que se le hace responsable por grandes pérdidas económicas, sobre ganado y aves de corral. Desde 1825 a 1860 se estableció en E.U.A. el pago de primas por coyotes muertos (Ozoga y Harger 1966). Este mecanismo de control dejó de funcionar, actualmente se utilizan otro tipo de métodos como son: el tiro, caza desde aeroplanos, trampeo, pistolas de cianuro, acondicionamiento aversivo, estriquina, 1080, agentes antifertilizantes, mallas electrificadas etc. (Sturner y Schumake 1978, Wade 1978).

El marco teórico de la teoría del "forrajeo óptimo"

Para los animales silvestres la obtención de sus alimentos les implica la realización de una serie de actividades o conductas cuyo objetivo final es la obtención de este alimento que les aporta la energía requerida para vivir. Al conjunto de estos comportamientos se les conoce como "forrajeo" (del inglés foraging), y se define como todo comportamiento animal asociado con la búsqueda activa, persecución, manejo y consumo de alimento (Krebs y Davies 1991, Schoener 1971).

El comportamiento de "forrajeo" está compuesto por tácticas y estrategias en cada especie. Las tácticas se refieren a los métodos mediante los cuales se consigue el alimento (cacería en grupo o individual, acecho de la presa, etc.); mientras que las

estrategias incluyen un conjunto de reglas que los depredadores obedecen para tomar decisiones tales como ¿dónde, cuándo y cómo buscar alimento? ¿cuál alimento elegir para consumir? (Stephens y Krebs 1986).

Schoener (1971) identifica dos tipos de estrategias de "forrajeo", de acuerdo con la forma en que usan la energía obtenida en relación con el tiempo gastado en obtenerla:

- a) Los minimizadores de tiempo, invierten la menor cantidad posible de su tiempo en actividades de "forrajeo", solo con el fin de cubrir requerimientos energéticos fijos.
- b) Los maximizadores de energía, obtienen la mayor cantidad posible de energía en un intervalo fijo de tiempo, como los colibríes al visitar las flores con nectar.

Al realizar estos comportamientos, un animal busca siempre obtener cierta ganancia. En el caso del comportamiento de "forrajeo", generalmente se acepta que dicho valor es, la ganancia energética neta (Pyke et al. 1977). Así que, obtener una buena cantidad de energía es un hecho favorable para un animal, ya que con más energía, tendrá mayores posibilidades de cubrir sus requerimientos metabólicos y de gastar la energía sobrante en realizar otras actividades no alimentarias; como la búsqueda de pareja, reproducirse, gestar, cuidar a sus crías, defender su territorio, etc., es decir, incrementar su valor de adecuación (Stephen y Krebs 1986).

Esta idea básica de la obtención de energía por medio del comportamiento alimentario, ha generado una gran cantidad de planteamientos. Estos en conjunto reciben el nombre "Teoría del Forrajeo Óptimo" y se basa en los siguientes supuestos y argumentos (Krebs y Davies 1991, Pyke et al. 1977, Schoener 1971, Stephen y Krebs

1986) :

- El comportamiento y, consecuentemente las estrategias de "forrajeo", son caracteres tanto heredables como aprendidos.
- Existe un conjunto limitado de conductas de "forrajeo" dentro de una población.
- La selección natural favorecerá a los individuos que, posean comportamientos de búsqueda y consumo de alimento que resulten en la producción de más descendencia viable. Dirigiendo a la población hacia un comportamiento que produzca una adecuación máxima, dentro de un conjunto de comportamientos posibles.

La teoría supone que, un animal ejecuta comportamientos de búsqueda, captura y consumo de su alimento, como si tuviera la capacidad de tomar ciertas decisiones, mediante las cuales obtiene recompensas o ganancia (valores de intercambio) y que ciertos factores limitantes, influyen en el comportamiento del animal en el momento de tomar una decisión. Los modelos de "forrajeo" se componen de supuestos de diferentes tipos que son:

- a) *Supuestos de decisión*: Establecen lo que debe hacer un animal para obtener una recompensa; por ejemplo, consumir un alimento o ignorarlo y buscar otro con mejor calidad.
- b) *Supuestos de valor en el intercambio*: Definen lo que un animal que busca activamente su alimento, espera obtener ganancia una vez tomada y ejecutada una decisión; por ejemplo, la energía neta obtenida de una presa.

c) *Supuestos de limitantes*: Definen cuales son los factores que limitan la decisión de un animal y los valores de intercambio obtenidos; por ejemplo, el tiempo que tomará atrapar a una presa, la energía esperada que se obtendrá, el riesgo que representa el tipo de presa para el depredador.

La teoría incluye diferentes modelos que pueden dividirse en cuatro áreas (Pyke et al 1977):

- 1) Composición de los alimentos consumidos.
- 2) Explotación de hábitats o parches en un medio heterogéneo.
- 3) Distribución del tiempo en los diferentes hábitats.
- 4) Patrones de movimiento y velocidad entre hábitats.

El objeto central de este trabajo cae en estas cuatro áreas; es decir, la elección y composición de los alimentos influye en las decisiones de recorridos y uso del espacio, para lo cual se han postulado los siguientes predicciones:

- a) Un tipo de alimento dado, una vez encontrado siempre es consumido o siempre es ignorado, dependiendo de la experiencia, aprendizaje y su calidad, la cual depende de la cantidad de energía obtenida por unidad de tiempo invertido en obtenerla.
- b) Los diferentes tipos de alimento se añaden o se eliminan de la dieta de acuerdo con su calidad y abundancia.
- c) El consumo de un alimento de baja calidad (bajo aporte energético) depende de su abundancia en el medio y de las características de la presa óptima de mayor calidad (Stephen y Krebs 1986).

En resumen, estos modelos predicen que cada tipo de alimento puede caracterizarse por la cantidad promedio de energía (E) que proporciona y por el tiempo (t) promedio gastado en su persecución, captura y consumo. Por lo tanto, los alimentos con valores altos en la relación E/t (energía-tiempo), serán considerados como alimentos de mayor calidad, con respecto a aquellos que posean valores bajos en esta misma relación. Si un depredador escoge sus alimentos con el propósito de maximizar la ganancia energética, preferirá aquellos cuya proporción de energía obtenida sobre tiempo (E/t) sea mayor y sólo ocasionalmente tomará los de menor calidad. El tiempo de búsqueda para cada presa es diferente, de tal manera que puede predecirse si un alimento poco adecuado en términos energéticos será o no consumido: en la medida que un alimento "A" de alto valor energético se vuelva escaso, su tiempo de búsqueda aumentará y, por lo tanto, la ganancia energética para el depredador disminuirá hasta igualar el valor energético de un alimento "B" de calidad inferior, inmediato en la escala de valores energéticos. Solo entonces el depredador consumirá en forma indistinta los alimentos "A" y "B" cada vez que los encuentre. Si la abundancia del alimento "A" sigue disminuyendo, puede ser eliminado de la dieta y entonces se añadirán otros alimentos "C" y "D" de menor rango que "B". Cuando "A" vuelve a presentarse abundante en el medio, tiene lugar un proceso inverso al anterior y entonces "C" y "D" son eliminados de la dieta (Pyke et al. 1977, Stephen y Krebs 1986).

OBJETIVOS

Los objetivos que se plantea este trabajo, son la continuidad de una serie de investigaciones que se han realizando en la Reserva de la Biosfera La Michilía, desde mediados de los 80's, acumulando información de este abundante depredador (Delibes et al 1989, Servín et al. 1990, Servín et al. 1991, Servín y Huxley 1991, 1992, 1993, 1995). Por lo que la intención de este trabajo es complementar esta información e incorporarla en el marco teórico de la ecología conductual, así como incursionar en nuevas líneas de investigación en la fauna silvestre. De esta forma se derivan los siguientes objetivos generales y particulares, así como sus predicciones.

Objetivo General.

Conocer las estrategias conductuales del coyote (*Canis latrans*) al elegir su alimento y determinar el impacto que tiene la abundancia y disponibilidad de los alimentos en el medio, y de cómo su búsqueda, captura y consumo influyen los movimientos diarios que realiza dentro de su ámbito hogareño y en las distancias recorridas en los distintos períodos biológicos (reproducción, gestación, cría de cachorros e independencia de crías), en una zona de bosques templados en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, en la Sierra Madre Occidental de México.

Objetivos Particulares.

1.- ECOLOGIA ALIMENTARIA.

Determinar las estrategias conductuales de alimentación del coyote.

a) Conocer la respuesta de consumo de alimentos del coyote a la variación en la abundancia de pequeños mamíferos en dos hábitats: pastizal y bosque de encino-pino.

b) Conocer su papel de frugívoro sobre los frutos del tázcate (*Juniperus deppeana*) y como posible agente dispersor de sus semillas en la zona de estudio.

2.- EL ALIMENTO Y EL TAMAÑO DEL ÁMBITO HOGAREÑO

a) Conocer si existe correlación entre la disponibilidad del alimento (pequeños mamíferos y frutos) y el tamaño del ámbito hogareño del coyote en la zona.

3.- EL ALIMENTO Y LOS PATRONES DE ACTIVIDAD

b) Conocer las estrategias conductuales de búsqueda de alimento ("forrajeo"), según su disponibilidad en el medio y su influencia sobre los patrones de actividad.

Hipótesis de trabajo

1.- ECOLOGIA ALIMENTARIA

Ho No obstante de que existe una marcada variación estacional en la abundancia de los principales alimentos del coyote (pequeños mamíferos y frutos), el consumo realizado por los coyotes sobre estos alimentos a lo largo del año no varía.

Ha Con base en la variación estacional en la abundancia de los principales alimentos del coyote (roedores y frutos), el consumo realizado sobre estos alimentos a lo largo de año varía con respecto a su abundancia.

Predicciones:

1.- En la temporada que aumenta el número de pequeños mamíferos (roedores), el coyote responderá haciendo un mayor consumo de éstos. Mientras que, en el período

en que exista una mayor cantidad de frutos disponibles en el suelo, los coyotes lo aprovecharán aumentando su consumo.

2.- Los coyotes buscarán en sus períodos de Reproducción y Gestación, alimentos con una mayor calidad nutricional (roedores, liebres) debido a los altos costos energéticos y nutricionales que requieren estos procesos fisiológicos (reproducción y gestación). Mientras que, en los períodos de Cría e Independencia de los Cachorros podrán ingerir alimentos de menor calidad nutricional como son los frutos del tázcate, debido a que los requerimientos energéticos y nutricionales no son tan exigentes.

2.- EL ALIMENTO Y EL AMBITO HOGAREÑO

Ho El tamaño del ámbito hogareño (AH) es una variable independiente de la disponibilidad y consumo de los recursos alimentarios, de tal manera que las variaciones en el tamaño del AH son debidas al azar, ya que no están relacionadas con los recursos alimentarios.

Ha El tamaño del ámbito hogareño varía en función de la disponibilidad y dispersión de los recursos alimentarios, es decir, existe una relación de causa y efecto.

Predicciones:

1.- Cuando exista una mayor disponibilidad (cantidad y calidad) de ciertos recursos alimentarios (pequeños mamíferos y lagomorfos), los coyotes se desplazarán en un menor espacio para cubrir sus necesidades alimentarias, es decir, que su ámbito hogareño será reducido.

2.- En el período en el cual éstos recursos alimentarios son escasos y dispersos,

los coyotes tienen que recorrer una mayor extensión del terreno para cubrir sus necesidades alimentarias.

3.- EL ALIMENTO Y LOS PATRONES DE ACTIVIDAD

Ho Los patrones de actividad (distancias recorridas en un intervalo de tiempo) permanecen sin variación a lo largo de año y, son independientes de la disponibilidad de los recursos alimentarios disponibles y su consumo.

Ha Los patrones de actividad (distancias recorridas en un intervalo de tiempo) están influenciados por la disponibilidad de los recursos alimentarios y su consumo, por los que las distancias recorridas presentan variación a lo largo de año.

Predicciones:

1.- Cuando se presente una mayor cantidad de recursos alimentarios (pequeños mamíferos y frutos), los coyotes tendrán que recorrer menores distancias, para cubrir sus necesidades alimentarias, es decir que las distancias recorridas por hora, por día y por mes serán reducidas, con respecto al período en el cual los recursos alimentarios son escasos y dispersos, y por lo tanto en estos períodos tienen que recorrer mayores distancias.

2.- Con base en los comportamientos de búsqueda de alimento ("forrajeo") se espera que el coyote varíe su estrategia conductual en función del período biológico en que se encuentre. Esto para satisfacer sus necesidades metabólicas individuales y como grupo, así se espera que las magnitudes de desplazamientos para hembras y machos, durante los períodos biológicos sean diferentes.

METODOS

AREA DE ESTUDIO

Ubicación geográfica.

La Reserva de la Biosfera "La Michilía" (RBM), se ubica en el sureste del Estado de Durango, entre los paralelos 23°30' y 23°35' de latitud Norte y entre los meridianos 104°15 y 104°21' de longitud Oeste. El área se encuentra en el Municipio de Suchil. Al Norte colindando con el Municipio del Mezquital y al Sur con "La Sierra de Urica" que además sirve de límite con el Estado de Zacatecas (Figura 1).

Geomorfología

La zona de la RBM, en un ramal de la Sierra Madre Occidental, está delimitada por dos cordones montañosos; al Norte la "Sierra de Michis" cuya altura máxima es de 2850 msnm y al Sur la "Sierra de Urica" tiene una altura máxima de 2985 msnm. El área comprendida entre estos cordones montañosos presenta superficies suaves, como mesas y pequeños cerros, separados por valles y cañadas de diferente profundidad, esta es la zona de amortiguación de la reserva, que tiene una extensión de 21,000 ha, forma una región de altiplano cercada por ambas sierras. En "La Sierra de Michis" se presenta un relieve con depresiones profundas y elevaciones con pendientes pronunciadas y, es en esta zona donde se encuentra el área conocida como "Cerro Blanco", que constituye la Zona Núcleo de la RBM con 9,581 ha, la altura de la zona varían entre los 1800 a los 2950 msnm.

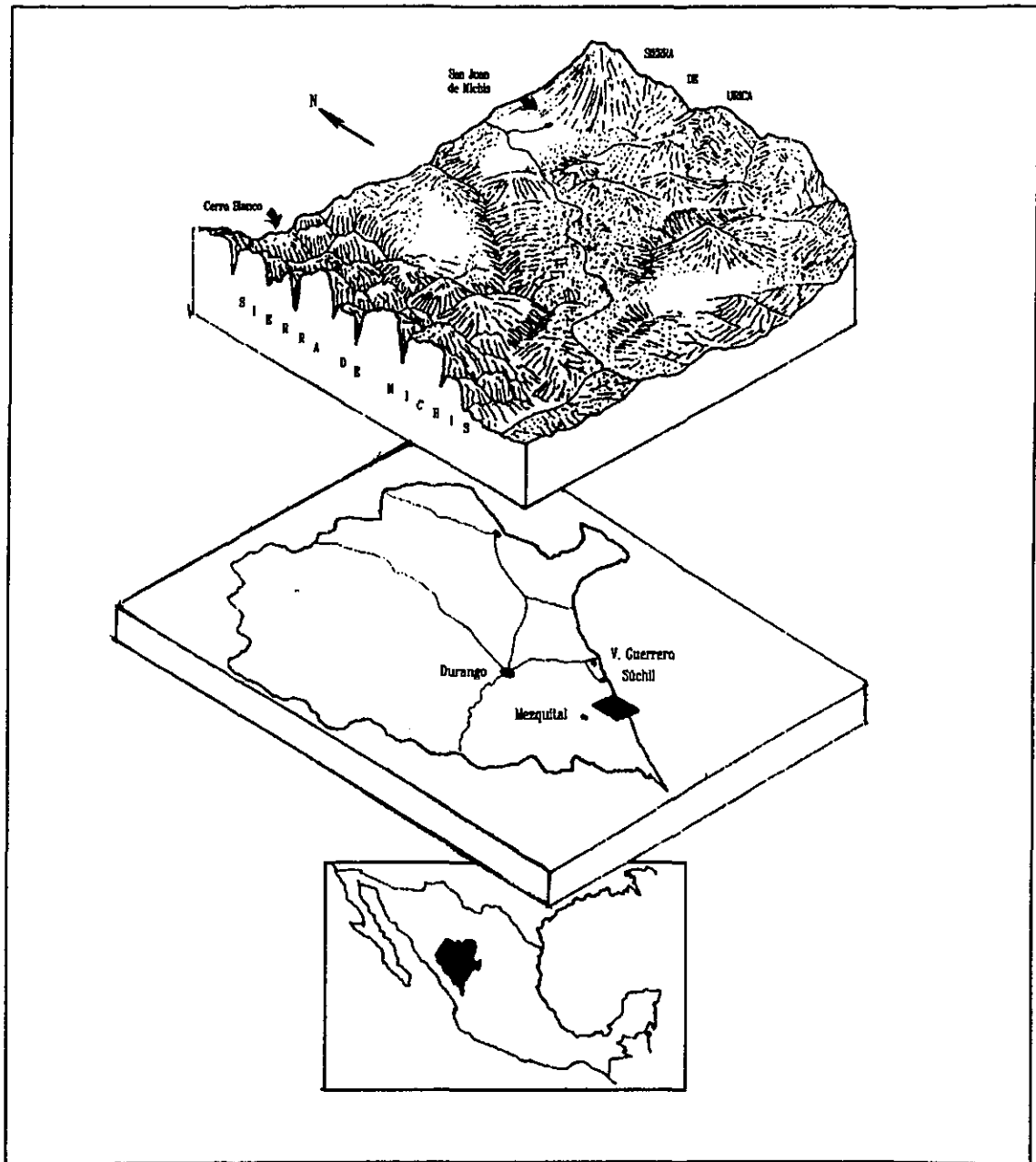


Figura 1.- Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera "La Michilfa", Durango., donde se desarrollo el presente estudio.

El área total protegida tiene una extensión de 30,581 hectáreas. Dentro de la RBM se encuentran dos cuencas hidrográficas: la parte Norte incluye los arroyos "Toribia", "El Taray", "Pericos" y "Nana Juana" que fluyen hacia el Noreste y forman el arroyo "Graceros" afluente del río "Mezquital"; mientras que los arroyos de la parte central y Sur de la RBM son; "El Temazcal", "Mogotes", "Sorruedo", se unen en el río "Alemán", afluente del "Río Verde", que desemboca en el Océano Pacífico al igual que el Río "Mezquital".

Clima

El clima del área corresponde al templado sub-húmedo (García 1988), ya que la precipitación promedio anual oscila entre los 700 y 800 mm, siendo de Junio a Septiembre cuando se concentra la mayor cantidad de lluvia; mientras que, de Octubre a Enero disminuyen gradualmente y el período seco va de Febrero a Mayo, aunque se presentan nevadas ocasionales en Enero y Febrero; la temperatura promedio anual oscila entre 11°C y 12°C, siendo Junio el mes más cálido y Enero el más frío, se presenta un intervalo promedio de 2°C a 14°C (datos climatológicos de 15 años del área, tomados de la Estación Biológica "La Piedra Herrada") (Figura 2).

Vegetación

El listado florístico de la Michilía, reúne a 770 especies de plantas vasculares y las comunidades vegetales descritas por González-Elizondo et al. (1993) en la zona son:

- **Bosque de Pinos.** Comunidades con un estrato arbóreo dominadas por especies del género *Pinus*, sin mezclarse con los encinos. Estos bosques ocupan áreas muy

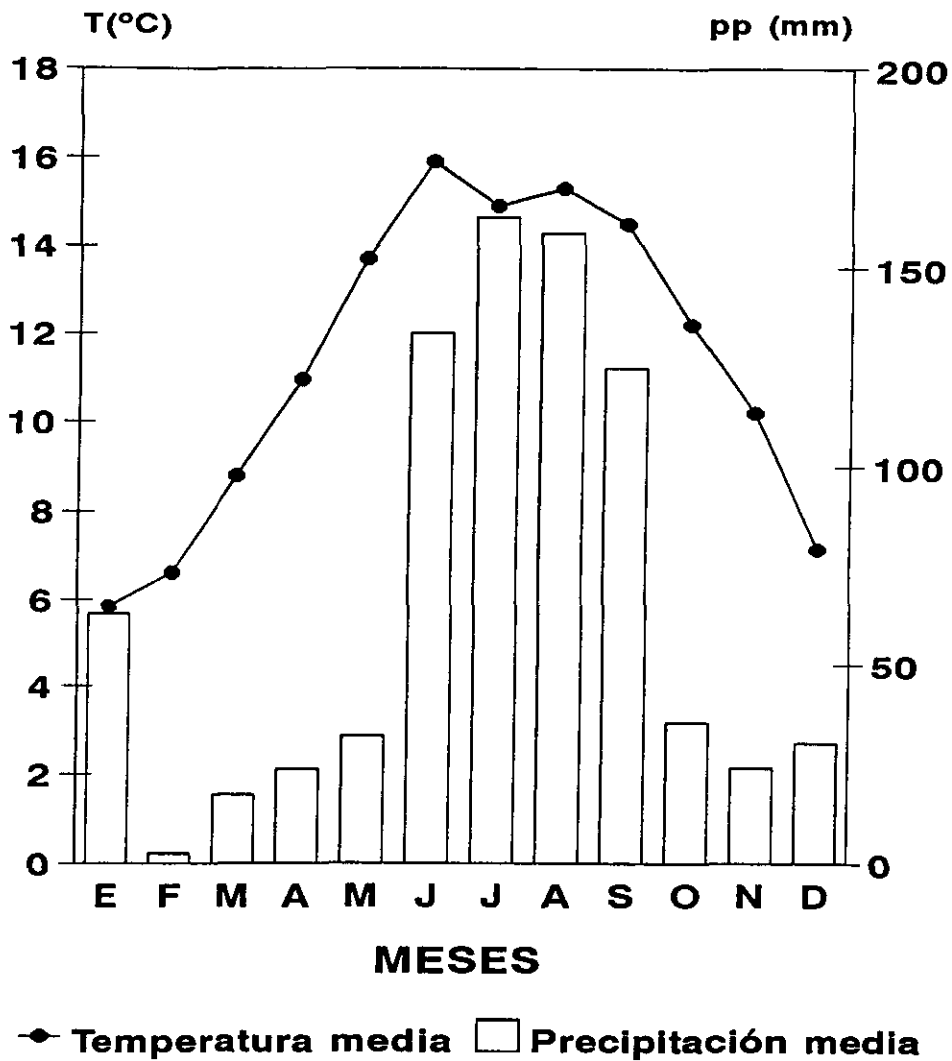


Figura 2.- Diagrama ombrotermico que caracteriza la precipitación pluvial y la temperatura en la zona de estudio. Datos obtenidos en la estación climatológica del sitio durante 15 años.

restringidas de la Reserva. Su estructura y composición florística varían dependiendo de las especies dominantes, destacando la asociación entre *Pinus cooperi*, *P. leiophylla*, *P. teocote*, otra asociación es *P. teocote*, *P. durangensis*, los bosques de *P. cembroides*, los bosques de *P. Chihuahuana* entre otros.

- **Bosque de pino-encino.** Son comunidades vegetales abundantes en la RBM, que se desarrollan en las partes altas de la Sierra de Urica y la Sierra de Michis, generalmente por encima de los 2,700 msnm. Entre las comunidades de pino-encino, llaman la atención las de *Pinus lumholtzii*, *Quercus urbanii*, cubriendo grandes áreas con afloramientos de roca madre, muy intemperizadas sobre cañadas y laderas con pendientes pronunciadas.

- **Bosques de Encino (*Quercus spp*).** Es una comunidad vegetal que se distribuye en amplias zonas del sur de la RBM en el área de amortiguación, particularmente en la base de "La Sierra de Urica", entre los 2,200 y los 2,400 msnm, con frecuencia presentan un buen estrato herbáceo de gramíneas. Una de las especies dominantes de estos bosques de encinos son *Q. rugosa*.

- **Matorral Xerófilo de Manzanita (*Arctostaphylos pungens*).** Las comunidades de "Manzanillares", están presentes en áreas con suelos desnudos, alta insolación y en las partes altas que están sometidas a la acción desecante de los fuertes vientos. Cuando esta comunidad no es muy densa, se encuentran asociadas con el tázcate o cedro *Juniperus deppeana* y el encino enano (*Quercus microphylla*). Este matorral se favorece con los incendios.

- **Pastizal.** Estas comunidades vegetales se establecen en las mesas, lomerios con suaves pendientes y en las partes bajas con suelo profundo. Es dominado por el género *Bouteloua*, entre las que destaca *B. gracilis*, *B. hirsuta*, *B. radicata* y *B. filiformis*. En algunas de estas comunidades destacan elementos arbustivos como el tázcate (*Juniperus deppeana*) y también la manzanita (*Arctostaphylos pungens*)

- **Vegetación acuática y subacuática.** Se encuentra en los cuerpos de agua, ciénagas y áreas inundables, las cuales son áreas muy localizadas en la RBM. De estas comunidades, destacan las constituidas por plantas acuáticas sumergidas y flotantes que se desarrollan en lagunas estanques y bordos; de las flotantes son comunes especies como *Nymphoideas fallax*, *Potamogeton nodosus*, *Ranunculus trichophyllus*, etc. y entre las sumergidas destacan *Myriophyllum* sp.

- **Vegetación Riparia.** Se distribuye en las márgenes de los arroyos, sobretodo en las partes cálidas y bajas de "El Toboso" y "La Cieneguita". Donde están presentes el sabino o ahueheute (*Taxodium mucronatum*), el sauce (*Salix bonpladiana*), los álamos (*Populus tremuloides*) y fresnos (*Fraxinus velutina* y *F. udhei*).

Fauna

Una gran mayoría de la fauna que ocurre en la Michilía tiene una afinidad Neártica, le siguen en número las especies de origen Neotropicales, las compartidas y finalmente también ocurren especies endémicas, (Alvarez y Polaco 1984, Servín et al. 1995). Los inventarios faunísticos realizados en la zona, han arrojado que existen por lo menos 366 especies de insectos, de las cuales 198 son coleopteros, 129 son

mariposas y el resto Odonata, Psocoptera y Anisoptera. Con respecto a los vertebrados se han registrado 22 especies de anfibios y reptiles, poco más de 200 especies de aves y 61 especies de mamíferos.

Actualmente, las principales especies de mamíferos carnívoros son, el puma (*Puma concolor*), lince (*Lynx rufus*), coyote (*Canis latrans*), zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*), mapache (*Procyon lotor*), Coatí (*Nasua nasua*), zorrillo manchado (*Spilogale putorius*), zorrillo listado (*Mephitis macroura*), nutria (*Lontra longicaudis*), cacomixtle (*Basariscus astutus*); también se encuentra el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), mamíferos pequeños como el conejo (*Sylvilagus floridanus*) y los roedores representados por ardillas endémicas de la Michilía como *Tamias bulleri* y *Sciurus nayaritensis*, así como ratones de los géneros *Peromyscus* spp, *Sigmodon* spp y *Neotoma* spp, principalmente (Alvarez y Polaco 1984, Gallina et al. 1981, Servín et al. 1995).

En la zona se tiene reportada la presencia del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) y oso negro (*Ursus americanus*), ambos se extinguieron del área entre 1958 y 1975 (Baker y Greer 1962), aunque se tienen algunos avistamientos más recientes de oso negro (Gallina 1998).

Actividades Humanas y Conservación

La zona está dentro de la región donde se desarrolló la cultura de los Chalchihuites (600-1200 D.C.), quienes ocuparon el Occidente de Zacatecas y Durango. Esta misma zona fue ocupada posteriormente por un grupo mesoamericano denominado

como la Cultura "Loma de San Gabriel". En la época de la Colonia, la región fue habitada por varias tribus, entre las que destacan los Acaxées, Xiximies, Pimas, Yaquis, Mayos, Apaches, Tarahumaras y Tepehuanes (INE 1993).

Durante este siglo, en lo que hoy es el Ejido de San Juan de Michis, los ranchos de "La Peña", "Las Margaritas", "El Temazcal", "Morga" y "La Mesa del Burro", fue propiedad del Norteamericano Raymond Bell, entonces se llamó "Hacienda de San Juan de Michis", desde los años 30's hasta finales de los 60's, a su muerte heredó a sus vaqueros, lo que hoy es el Ejido de San Juan de Michis y pocos años antes fueron creados los ranchos ganaderos antes mencionados a diferentes familias del Estado de Durango (Federico Alvarado comun. pers.). A mediados de los años 70's se inician las gestiones para establecer la Reserva de la Biosfera La Michilía, bajo los lineamientos del programa Hombre y la Biosfera (MAB) de la UNESCO y en 1978 se publica en el Diario Oficial de la Federación el decreto que da status legal a esta nueva modalidad de conservación, que fue el inicio de un positivo cambio y crecimiento en la conservación biológica en México y Latinoamérica (Halffter 1978).

Actualmente en el área se localizan Ranchos particulares como "La Mesa del Burro", "Morga", el Ejido de San Juan de Michis y la propiedad comunal de los Indígenas Tepehuanos "Paraiso de los Santos", que reúnen aproximadamente 400 habitantes en toda la Reserva de la Biosfera "La Michilía". Junto con las actividades de conservación e investigación, se llevan a cabo actividades productivas de cría de ganado de vacuno, seguidas de agricultura de temporal y finalmente de explotación forestal.

PERIODOS BIOLOGICOS

Los datos de los tres capítulos fueron divididos en los siguientes cuatro períodos importantes en el ciclo biológico del coyote durante el año (Smith et al. 1981, Servín y Huxley 1993 y 1995):

a) Reproducción o Apareamiento. Es el período en el cual ocurre el apareamiento en las parejas reproductivas, comprende del 16 de diciembre al 28 de febrero .

b) Gestación (Marzo 1 a Mayo 30), es el lapso en el cual las hembras están gestando, dando a luz y cuidando a los cachorros en la madriguera.

c) Cría de Cachorros (Junio 1 a Agosto 31), es el tiempo en el que los pequeños coyotes ya han salido de la madriguera, pero aún dependen de los adultos para alimentarse y para protección.

d) Independencia de las Crías (Septiembre 1 a Diciembre 15), período en el cual las crías se independizan de sus padres para obtener alimento, pero continúan viviendo en el mismo ámbito hogareño de sus padres; Los coyotes nacidos el año anterior se dispersan para establecerse en un territorio propio.

El uso de la estacionalidad tradicional de Primavera, Verano, Otoño e Invierno, no aporta la información biológica que este trabajo pretende relacionar, por lo que se prefirió utilizar la periodicidad biológica, con base en los estudios del coyote y otros depredadores en Norteamérica (MacNab, 1963; MacCracken y Hansen, 1987; Mace et al. 1984; Laundré y Keller, 1984; Robbins, 1993; Smith et.al. 1981), donde se interpretan los rasgos ecológicos de los animales, con base en su interrelación con el medio.

CAPITULO I

ECOLOGIA ALIMENTARIA

1. RESUMEN

Se determinaron los hábitos alimentarios del coyote mediante el análisis de heces fecales colectadas durante dos años (1991-1992). Se utilizó el porcentaje de aparición (PA) para conocer las cantidades consumidas por el coyote de las diferentes categorías de alimento (mamíferos, frutos e insectos) y se comparó con la estimación de sus abundancias en el medio, tomada como una medida de disponibilidad de alimentos.

La disponibilidad de pequeños mamíferos (roedores y lagomorfos) y frutos de tázcate como biomasa (kg/ha), se estimó mensualmente durante dos años en el pastizal con tázcate y en el bosque de encino-pino. En ambos hábitats, el coyote los utilizó frecuentemente. Los datos mensuales fueron agrupados para los cuatro diferentes periodos biológicos en que se dividió el año (reproducción, gestación, cría de cachorros e independencia de crías).

Las principales categorías de alimento consumidos por el coyote fueron, los mamíferos y los frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*), mientras que las categorías secundarias de alimento fueron los insectos.

El índice de diversidad trófica anual (H') osciló entre 0.9 y 1.75. Esta tendencia encontrada fue poco usual, y fue el resultado del uso de presas (pequeños mamíferos) en la Reproducción y la Gestación; mientras que, en la Cría de Cachorros e

Independencia de Crías existió una fuerte tendencia hacia la frugivoría (consumo de frutos).

Los pequeños mamíferos tuvieron una disponibilidad y consumo alto en el período de reproducción y gestación de los coyotes. Los frutos fueron disponibles durante los periodos de cría de cachorros e independencia de crías, y su consumo fue mantenido alto durante todo el año. Se reconoció que los frutos son un alimento alternativo, que pasa a ser prioritario en esta área, donde hay escasez de presas de mamíferos.

Se encontró una correlación significativa entre el consumo y la abundancia de los pequeños mamíferos ($r_s=0.7857$; g.l.=7; $p=0.0376$). Los pequeños mamíferos fueron el alimento más importante en cuanto a calidad, ya que son ricos en proteínas (65.03%) y presentaron el valor energético más alto de los alimentos ingeridos (5236 Kcal/kg).

La abundancia en biomasa de frutos de tázcate no estuvo correlacionada con su consumo ($r_s=-0.022$; g.l.=7; $p=0.9585$). El consumo de los frutos a lo largo del año fue constante, y no como una respuesta a su abundancia estacional, debido a que se acumulan y, por tanto, son disponibles todo el año. Su valor de calidad nutricional es pobre (4.1% de proteína), por lo que su alto consumo e importancia reside en, ser un alimento fácilmente localizable y abundante que aporta un valor energético alto (3342 Kcal/kg).

El consumo de los alimentos secundarios como los insectos, particularmente ortópteros, incrementó su porcentaje de aparición en los meses de lluvias, cuando aumenta la población de insectos. Los insectos fueron un alimento alternativo del coyote,

ya que son ricos en proteínas (67.17%) y le aportaron altas cantidades de energía (3342 Kcal/kg) y fueron consumidos en un período en que hubo escasez de mamíferos en el área (cría de cachorros e independencia de crías). El coyote los buscó activamente en este período, para completar sus necesidades proteínicas y energéticas.

La baja disponibilidad de mamíferos en el tiempo y espacio, reveló la función de los frutos de tázcate, como recurso alternativo que compensó la falta de presas con mayor valor energético y nutritivo (mamíferos). El consumo de frutos de tázcate fue constante, en cambio en los mamíferos e insectos su consumo fue de una manera similar a lo que predice el modelo alimentario oportunista: al aumentar su abundancia aumentó su consumo. Por lo que el coyote se comporta como un depredador oportunista en cuanto a la elección de su alimento con base en su calidad nutricional, respondiendo al incremento de la disponibilidad de mamíferos. Cuando no es posible mantenerse de estas presas, debido a que su abundancia disminuyó en el medio, los coyotes eligieron como alimento alternativo a los insectos y finalmente a los fruto de tázcate.

2. INTRODUCCION

Los hábitos alimentarios del coyote han sido documentados ampliamente desde Canadá (Messier y Barrete 1982, Moore y Millar 1986, Parker 1986), Estados Unidos de Norteamérica (Andelt 1985, Bekoff y Wells 1986, Litvaitis y Shaw 1980, MacCracken y Uresk 1984, Ortega 1987, Ozoga y Harger 1966), y México (Aranda et al. 1995, Delibes et al. 1989, Servín y Huxley 1989, Servín y Huxley 1991, Chacón y Servín 1993), siendo

éstos muy variados, ya que consume ungulados silvestres, ganado doméstico, lagomorfos, roedores, aves, carroña, reptiles, anfibios, insectos, pastos y frutos (Chacón 1994, Ortega 1987, Servín y Huxley 1991, Vaughan y Rodríguez 1986). Recientemente se ha comenzado a estudiar la alimentación del coyote de una forma dinámica con su entorno, es decir a determinar las causas de su conducta y elección de dieta. Además de reconocer a este carnívoro como frugívoro y potencial dispersores de semillas en los ecosistemas donde habita (Chacón 1994, Herrera 1989, García-Chavez 1998 Servín et al. 1993).

Antecedentes de los hábitos alimentarios del coyote.

Se sabe que, para el área de estudio en "La Michilía" existen dos alimentos que componen el 90% de la dieta anual del coyote; uno son los frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*) y el otro son los pequeños mamíferos como roedores y lagomorfos (Chacón 1994, Servín y Huxley 1991).

En este capítulo se aportan los resultados de las investigaciones, al estimar la oferta de estos dos recursos en el medio. Se cuantificaron los frutos caídos a lo largo del año, como una medida de biomasa disponible (kg/ha) y, se estimó el tamaño de la población de los roedores y lagomorfos, tomándola como una medida de su disponibilidad (biomasa, kg/ha). Al conocer el consumo de éstos en el tiempo y, conocer la oferta de estos alimentos del coyote en el tiempo, entonces se tienen elementos para describir, relacionar y comparar cuantitativamente la oferta de alimento y su consumo por los coyotes a lo largo del año.

3. OBJETIVOS

Conocer las estrategias conductuales de alimentación del coyote en la zona de estudio.

- a) Conocer la respuesta de consumo de alimentos del coyote a la variación en la abundancia de pequeños roedores en dos hábitats: el pastizal y el bosque de encino-pino.
- b) Conocer el papel de frugívoro, que ejerce el coyote sobre los frutos del tázcate (*Juniperus deppeana*) y como posible agente dispersor de sus semillas en la zona de estudio.

En este capítulo se plantea probar las siguientes hipótesis:

Ho.- Si existe una marcada variación estacional en la disponibilidad de los principales alimentos del coyote (pequeños mamíferos y frutos); entonces el consumo de estos recursos por los coyotes no se correlaciona con estas variaciones.

Ha.- Si existe una marcada variación estacional en la disponibilidad de los principales alimentos del coyote (pequeños mamíferos y frutos); entonces, influye su consumo por estos depredadores a lo largo de año y por lo tanto varía también.

Las predicciones a estas hipótesis son las siguientes:

En la época del año en que aumenta la densidad de pequeños mamíferos, el coyote responderá haciendo un mayor consumo de éstos, adecuando esta época a sus periodos de reproducción y gestación. En tanto que, en el período de mayor cantidad de frutos disponibles en el suelo, los coyotes lo aprovecharán aumentando su consumo.

4. METODOS

4.1 Composición y diversidad de los hábitos alimenarios

Se conocieron los hábitos alimentarios de los coyotes, por medio de coleccionar excrementos en los caminos y veredas que utilizaron los animales marcados con radiotransmisores. Las excretas fueron identificadas por su forma, y únicamente se coleccionaron aquellas que medían en su diámetro más ancho entre 18 mm y 30 mm, ya que esta es una de las características más conspicuas y exclusivas de las excretas de los coyotes (Servín y Huxley 1991).

Un mes antes de iniciar las colectas de excretas, los caminos y veredas elegidos para obtener las muestras fueron limpiados. Al menos 20 excretas al mes fueron coleccionadas durante dos años consecutivos. Los excrementos fueron secados en estufa a 65°C durante una semana, lavados y disgregados manualmente. Los restos de presas (pelos, cráneos, huesos, plumas, semillas etc.), consumidos por el coyote se identificaron por comparación, con material de referencia depositados en las colecciones científicas. Se agruparon las muestras coleccionadas en los cuatro períodos biológicos para determinar las principales presas que consume estacional y anualmente.

Para determinar la importancia de las presas encontradas en las muestras, se usó:

- a) La Frecuencia de Aparición (FA) de cada categoría "i" en el total de la muestra estacional y anual. Este método ha sido ampliamente utilizado en estudios de hábitos alimentarios de los carnívoros, y sirve para realizar comparaciones (Corbet 1989).
- b) El Porcentaje Aparición (PA), es el número de heces donde apareció la categoría "i"

multiplicada por 100 y dividida entre el número de frecuencias de aparición totales de todas las categorías en toda la muestra (N). Para usar correctamente esta técnica y no sobrestimar o subestimar los restos aparecidos en las excretas, únicamente se tomó en cuenta las categorías de alimentos que, visualmente fueron iguales o mayores al 40% del total de la excreta (Weaver y Hofman 1979, Andelt 1985). La ecuación usada fue la siguiente:

$$PA_i = \frac{(FA_i) (100)}{N}$$

Donde:

PA_i = Porcentaje de aparición de la categoría "i"

FA_i = Número de veces que aparece la categoría "i" en la muestra.

N = Número total de apariciones de todas las categorías encontradas en la muestra.

Las variaciones estacionales en la composición de la dieta fueron determinadas mediante pruebas de ji-cuadrado, bajo la hipótesis nula de no variación de consumos (PA) por cada tipos de alimento (frutos, mamíferos e insectos). Mientras que la hipótesis de trabajo fue que el consumo varía en función de la abundancia de cada recurso.

También se obtuvo el valor de la diversidad trófica estacional por medio del índice de Shannon-Wiener (Krebs 1989):

$$H' = \sum_{i=1}^S [p_i(\log_b p_i)]$$

Donde:

S = Número de categorías alimentarias determinadas en cada período biológico y al año.

p_i = Proporción del número total de categoría de alimento en la dieta.

log_b = Logaritmo en base dos.

4.2 Disponibilidad de frutos

Se estimó la disponibilidad de frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*), siguiendo el mismo protocolo anterior. Con base en un muestreo, de la altura de los árboles, se determinó que el intervalo de alturas del tázcate fue entre los 0.50 m y los 7 m. Se dividió arbitrariamente a la población de tázcate en seis clases de edad, con las siguientes características: Clase 1, árboles de altura menor a 1 m; Clase 2, árboles de altura entre 1 y 1.99 m; Clase 3, árboles de altura entre 2 y 2.99 m; Clase 4, árboles de altura entre 3 y 3.99 m; Clase 5, árboles de altura entre 4 y 4.99 m; Clase 6, árboles de altura mayor de 5 m.

Se estimó la producción de frutos de esa población, y se eligieron 10 individuos que produjeran frutos, de cada una de las 6 clases de edad; es decir, se marcaron 60 árboles, a los que se les colocaron cuatro trampas (50 x 20 cm), para coleccionar los frutos caídos naturalmente al suelo. Durante dos años se cuantificaron cada mes y, se promediaron los frutos caídos (X_t) en esa área. Luego de la estimación mensual las trampas fueron limpiadas para iniciar la nueva estimación mensual. Para cada individuo marcado se le determinó su cobertura por medio de la siguiente ecuación (Muller-Dombois y Elleberg 1974):

$$CC = \left(\frac{D_1 + D_2}{4} \right)^2$$

Donde: D_1 = es el diámetro mayor del árbol
 D_2 = es el diámetro menor del árbol

Ya obtenido el valor de la cobertura, se estima el número de Frutos Caídos (FC) bajo el árbol, con la siguiente ecuación:

$$FC = \frac{[\bar{X}_{(B)}] [CC]}{K}$$

Donde:

- FC = Total de frutos caídos
 $\bar{X}_{(B)}$ = Promedio de frutos caídos por área basal
 CC = Cobertura del árbol
 K = Area de la trampa que es una constante (0.1 m²)

La cantidad de frutos caídos mensualmente (FCM) como una medida de biomasa (kg/ha), para los árboles y clases de edad productivas, se determinó con la siguiente ecuación:

$$FCM_i = \frac{\sum (FC_i)}{n_i}$$

Donde:

- FCM_i = Frutos caídos mensualmente disponibles para el coyote.
 $\sum(FC_i)$ = Sumatoria de los frutos caídos de los tázcatos marcados en la clase "i"
 n_i = Número de tázcatos productivos

Sin embargo, fue necesario convertir el número de frutos caídos mensualmente en biomasa (B), para lo cual se pesó una muestra de 400 frutos de cada clase de edad, para obtener el peso promedio de frutos en cada clase de edad (pFr) y obtener la biomasa de frutos en kg/ha con la siguiente ecuación:

$$B_{(PFR)} = \frac{(FCM_i) (N_i) (pFr)}{1000}$$

Donde:

$B_{(PFR)}$ = Biomasa de Frutos Disponibles

FCM = Total de frutos caídos mensualmente

N_i = Tázcatos Productivos de la clase "i"

pFr = Peso promedio de un fruto de la clase "i"

Este valor de frutos caídos se consideró como la disponibilidad de este recurso alimenticio. En el análisis de excretas se observó que los frutos consumidos son siempre maduros, debido a que los toma del suelo y no de la copa del árbol.

Se utilizó el análisis de la varianza de una vía, para conocer la variación de los promedios mensuales de biomasa de frutos caídos por cada clase de edad; y se determinaron los meses con mayor caída de frutos (disponibilidad) e identificaron las clases de edad más productivas, o que aportan mayor biomasa de frutos al suelo con una ANOVA de dos vías. Con la prueba de "t" de Student, se realizaron comparaciones de los promedios de producción total anual de las diferentes clases de edad (Sokal y Rohlf 1981, Steel y Torrie, 1988).

4.3 Disponibilidad de roedores

Para conocer la disponibilidad de roedores, se estimó el tamaño poblacional de roedores en meses consecutivos durante dos años. Se utilizaron cuatro cuadrantes de trampeo de 100 x 100 m con trampas de aluminio "Sherman" (75 x 90 x 230 mm). Cada cuadrante estuvo formado por 36 estaciones con una sola trampa, colocadas cada 20m.

Las capturas se realizaron mensualmente (a intervalos de 3-4 semanas) durante 4 noches/trampa. Los animales atrapados fueron marcados por ectomización de falanges usando una numeración consecutiva e independiente para cada especie identificada. A cada animal le fueron determinados el sexo, la condición reproductiva y el peso; además se le tomaron las medidas típicas, las cuales son: longitud total (LT), longitud de la cola (LC), longitud de La cabeza a la base de la cola (LCC), longitud de la pata (LP) y longitud de la oreja (LO).

La estimación del tamaño poblacional basado en el Modelode Schnabel se realizó utilizando las siguientes fórmulas (Pollock et al. 1990):

$$N_i = \frac{(n_i) (M_i)}{(m_i)}$$

Donde:

N_i = es el tamaño de la población en el tiempo "i"

n_i = es el número de animales atrapados

m_i = es el número total de animales atrapados con marca

M_i = es el número de animales marcados que se encuentran en el tiempo "i".

A su vez M_i (Número de animales que se encuentra en la población en el tiempo "i") se estima mediante la siguiente ecuación:

$$M_i = m_i + \frac{(R_i) (z_i)}{r_i}$$

Donde:

R_i = Número de animales que se liberan después de ser atrapados en una muestra.

r_i = Número de animales liberados que vuelven a ser capturados

z_i = Número de individuos que se marcan antes del tiempo "i" y que sólo se vuelven a capturar después de "i"

Se obtuvo la densidad (indiv/ha) promedio por cada mes y su intervalo de confianza de los roedores capturados. Los datos fueron transformados a unidades de biomasa (g/ha) utilizando todas las capturas, independientemente de la especie de roedor, ya que se estimó la biomasa de mamíferos disponible por mes para los coyotes del área.

Un supuesto de este apartado es que el coyote al buscar activamente su alimento, consume el roedor que se le presente, independientemente de la especie, y su tasa de encuentro con la presas es proporcional a la abundancia de éstas en ese hábitat. Pero esto no excluye que, que consuma una presa que es escasa, o con una abundancia significativamente menor, si se encuentra con ésta. Algunos autores (Windberg y Mitchell, 1990) que han estimado la abundancia de presas y su consumo por el coyote, se han dedicado sólo a muestrear una especie en particular, lo cual puede traer resultados sesgados. Es por esta razón que se propuso extender el muestreo a las especies de roedores que habiten en el pastizal y en el bosque. Esto supone que todas las especies son potencialmente presas del coyote.

Dos de las áreas de muestreo se ubicaron en el pastizal con tázcate (PBJ). Se eligió esta área como zona de muestreo debido a que los coyotes marcados con radiotransmisores utilizan frecuentemente este tipo de vegetación durante la noche, al buscar activamente su alimento, según los datos obtenidos de los radiocollares con sensor de actividad. Las otras dos áreas de muestreo, se ubicaron en el bosque de encino-pino (BQP) donde los coyotes desarrollan actividades de descanso y refugio

durante el día y no de búsqueda activa de presas, también es información obtenida con radiocollares con sensor de actividad.

4.4 Disponibilidad de lagomorfos

En el pastizal con tázcales se estableció un transecto con 36 parcelas circulares, cuyo radio fue de un metro ($A=3.14 \text{ m}^2$); cada parcela estuvo separada por 20 m. Las parcelas fueron limpiada de excretas de lagomorfos un mes antes de inicar la toma de datos. Luego se visitó el transecto mensualmente durante dos años para cuantificar las excretas de lagomorfos que fueron depositadas y acumulados dentro de cada parcela (Knick 1990). Se estimó la abundancia de la población, con base en una tasa de defecación de 519 excretas/día/lagomorfo (Knick 1990). El número de individuos por hectárea se calculó utilizando la siguiente ecuación (Knick 1990):

$$D_i = \frac{P}{(T) (DR)} \times 3184.7$$

Donde:

D = Densidad/ha

P = Excretas/Parcela

T = Número de días de acumulación de excretas

DR= Tasa de Defecación (519 excretas/día/lagomorfo)

3184.7 = Número de Parcelas de 3.14 m^2 en una Hecatárea

Conociendo la fluctuación del tamaño poblacional de roedores y lagomorfos por mes, este valor se multiplicó por los pesos promedio de cada especie para obtener la biomasa disponible (g/ha) y éstos valores se agruparon para conformar las estimaciones en cada período biológico estudiado.

4.5 Disponibilidad total de alimento

Unicamente se tomaron en cuenta dos categorías de alimentos, los frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*) y los mamíferos pequeños. Debido a que el consumo de mamíferos grandes, como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí (*Tayassu pecari*), así como de aves, reptiles y otros frutos, su consumo en la zona fue menor al 5%, y se consideran que lo ingiere de manera marginal (Chacón 1994, Servín y Huxley 1991).

Se utilizó la prueba de bondad de ajuste de " χ^2 " (Chi-cuadrada) para determinar la existencia de variación entre los períodos biológicos, finalmente se correlacionó la oferta de alimentos en el medio con los consumidos por el coyote, usando el coeficiente de correlación de Spearman " r " (Sokal y Rohlf 1981, Siegel 1970).

4.6 Frugivoría

El coyote consume el fruto de tázcate entero, y al pasar por el tracto digestivo se rompe y las semillas son excretadas, desnudas en lugares distintos y lejanos de donde fue ingerido. Consecuentemente surge la pregunta ¿el coyote está funcionando también como agente dispersor de las semillas del tázcate? ¿las semillas son depredadas y son excretadas muertas?

Se colectaron excretas que tuvieran semillas de cedro o tázcate (*Juniperus deppeana*), las cuales se separaron, para realizar pruebas de germinación en laboratorio y determinar el porcentaje de germinación. Las semillas separadas fueron hidratadas durante tres días, posteriormente se sembraron en cámaras de germinación con

condiciones de temperatura, fotoperíodo y luz natural. Se cuantificó el número de semillas germinadas en el tiempo para conocer el papel de dispersor de semillas de este carnívoro. Se observó la germinación de un grupo testigo, los cuales fueron frutos caídos y colectados de los árboles padre, se abrió el fruto, se extrajeron las semillas, las cuales se escarificaron manualmente, se pusieron a germinar en las mismas condiciones que las semillas obtenidas de los excrementos de coyotes.

Con el histograma de frecuencias de las distancias viajada por hora, se obtuvo una curva, que representa las distancias que las semillas fueron transportadas en intervalos de una hora.

4.7 Calidad nutricional de los alimentos

Se realizaron análisis bromatológicos de los diferentes grupos de alimentos, tales como el análisis químico inmediato, por el método A.O.A.C. y químico proximal, en el Departamento de Nutrición Animal y Bioquímica la Facultad de Veterinaria y Zootecnia de la U.N.A.M. (SARH No. 095693PO). Los alimentos analizados fueron; Roedores (*Peromyscus* spp., *Tamias bulleri*, *Spermophilus variegatus*), Insectos (Acrididae, *Melanopus* spp.), y frutos de Tazcate (*Juniperus deppeana*), que con base en los análisis de excretas fueron los más consumidos y éstos forman los grupos mayores de alimentos que se estudiaron en este trabajo.

Las muestras de cada alimento fueron el individuo completo o conjunto de individuos que tuvieron un peso de, por lo menos 300 gms. Así sólo se llevó un individuo de ardilla *Spermophilus variegatus* (p=850 g), cinco *Tamias bulleri* (p=65 g), veinte

Peromyscus spp. (p=18 g). Mientras que de los Chapulines, fueron algunos cientos de individuos (p=5 g). Finalmente, la muestra de Tázcatos estuvo compuesta por cientos de frutos enteros (g=0.75 g), se seleccionaron frutos maduros recién caídos del árbol padre teniendo. Con los resultados de estos análisis se conoció la calidad de cada alimento con base en su contenido de Proteínas, Materia Seca, Extracto etéreo, Cenizas, Fibra Cruda, E.L.N., T.D.N., así como su aporte energético en kilocaloría por kilogramo de peso (Kcal/kg.).

5. RESULTADOS Y DISCUSION

5.1 Composición y Diversidad de los hábitos alimentarios

Al analizar los promedios totales anuales de la composición de la dieta del coyote, se observó que los frutos de tázcate siempre mantuvieron alto su porcentaje de consumo con respecto de los pequeños mamíferos. Los insectos (Chapulines) fueron el alimento alternativo con porcentajes importantes (10.25%). Las aves, reptiles, pastos y material no identificado fueron consumidos de manera marginal con menos del 5% (Cuadro I.1).

El coyote en la zona de estudio mostro hábitos alimenticios peculiares con respecto a lo publicado en la literatura para este carnívoro. Ya que resultó, a primera vista, mayormente frugívoro y el consumo de pequeños mamíferos fue escaso (Figura I.1). Esta tendencia no ha sido referida frecuentemente en otras áreas de estudio de Norteamérica (Litvaities y Shaw 1980, Andelt 1985, Parker 1986, Vaughan y Rodríguez 1986, Ortega 1987, Delibes et al. 1989). Sin embargo, se ha informado patrones de

frugivoría similares en otras especies pertenecientes a la misma familia. Calist y sus colaboradores (1990) encontraron que la zorra roja *Vulpes vulpes* en Italia, también incluyo frutos de *Juniperus* spp. como la parte más importante de su alimentación; asimismo, los insectos (ortópteros y coleópteros) fueron utilizados en primavera y verano. Herrera (1989) también refirió estrategias de alimentación que tienden fuertemente hacia la frugivoría en las región Mediterranea de España.

Cuadro I.1.- Porcentaje de consumo total promedio de las categorías de alimentos, durante 1991 y 1992 por el coyote.

Tipo de Alimento	Consumo en 1991	Consumo en 1992	Consumo Promedio
Frutos	59.0	52.2	55.95
Pequeños mamíferos	27.1	34.2	30.65
Insectos	12.1	8.2	10.25
Otros	1.8	2.4	3.15
Total	100	97	100

La importante utilización de los insectos por el coyote tampoco es una referencia común. Aunque fue el alimento alternativo más substancial en la Michilía (12.3%), mientras que las aves y reptiles no ajustaron porcentajes significativos y su consumo fue ocasional. Algunas referencias en la literatura anotan el consumo de insectos

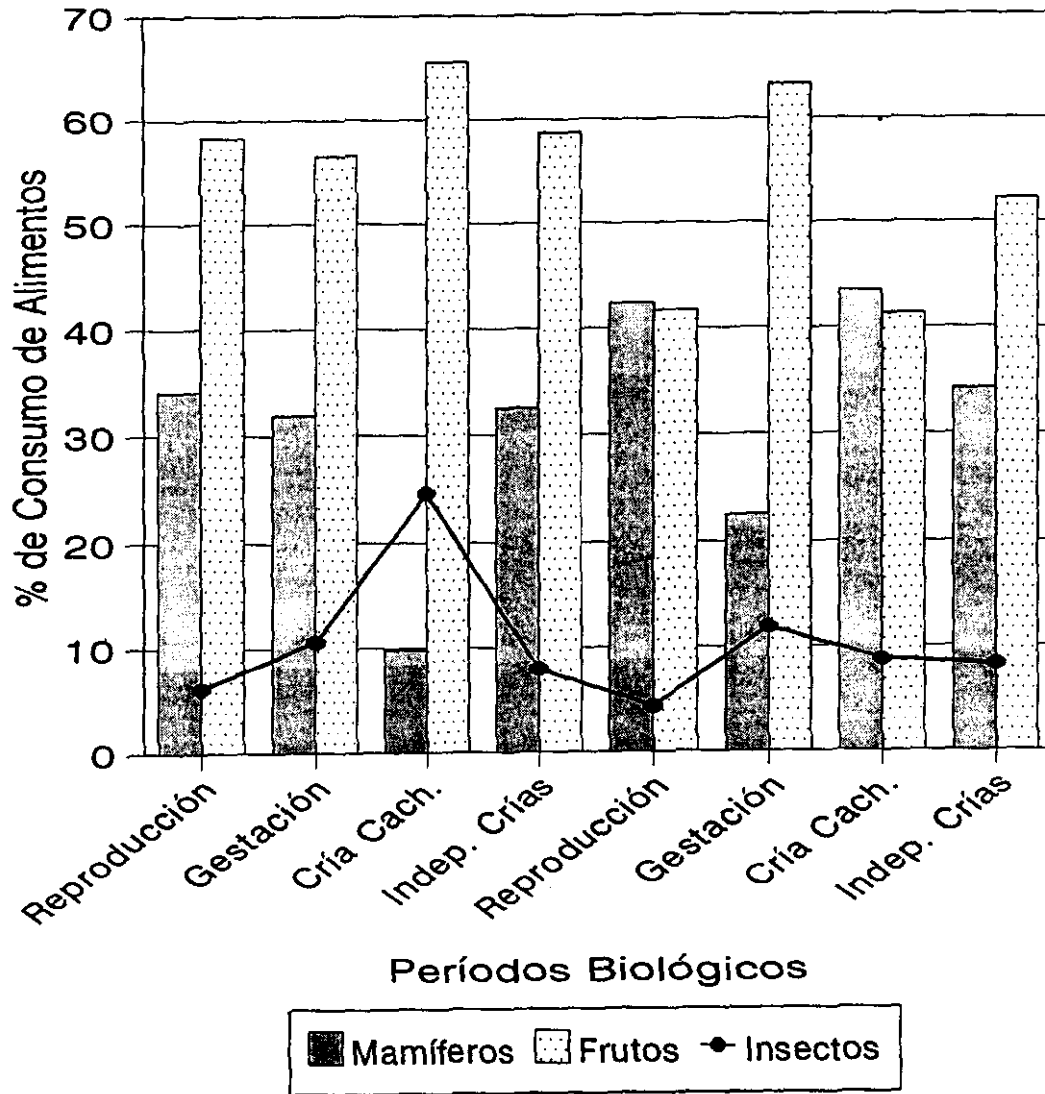


Figura I.1. Hábitos alimentarios del coyote en los períodos biológicos durante el estudio (1991-1992) en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango.

(Ortópteros y Coleópteros) durante períodos cortos, debido a las características de crecimiento poblacional propias de estos insectos. Sin embargo, no se había cuantificado su valor nutricional o indagar la razón por la cual es un alimento elegido por el coyote (Litvaitis y Shaw 1980, Andelt 1985, Parker 1986, Vaughan y Rodríguez 1986, Ortega 1987, Delibes et al 1989, Servín y Huxley 1991).

Al analizar la composición de los alimentos a lo largo de los períodos biológicos que abarcó el estudio se observó lo siguiente; el consumo de mamíferos durante 1991 mostró una variación significativa ($\chi^2=14.29$; g.l.=3; $p<0.01$). Mientras los frutos de tázcate fueron consumidos en proporciones similares a lo largo del año y no hubo variación significativa ($\chi^2=0.55$; g.l.=3; $p>0.1$) (Cuadro I.2 y Figura I.1). Es decir que el consumo de frutos fue constante e independiente de la variación en la disponibilidad en el medio.

Durante el año el consumo de roedores fue bajo (27.1% y 34.2%) (Cuadro I.1). Es de llamar la atención que los frutos mantuvieron valores constantes, en cambio los insectos aparecieron como el alimento alternativo del coyote, con un consumo del 12.3% y 8.2% anual. Los datos indicaron que, en los períodos donde los mamíferos fueron escasos (Cría de Cachorros), los insectos aumentaron su valor de consumo. Así durante la cría de cachorros este consumo alcanzó 24.6%, el valor más alto del año y contrastó con el valor más reducido de consumo de mamíferos del año, que apenas fue de 9.8% (Cuadro I.2).

Los índices de diversidad de la dieta (H') obtenidos en los cuatro períodos biológicos del año 1991 (Cuadro I.2), no presentaron amplias variaciones. En el período

de Gestación, el índice de diversidad trófica fue más elevado ($H'=1.75$), mientras que en la Independencia de Cachorros fue el índice más bajo ($H'=0.91$), en la Reproducción y en la Cría de Cachorros se presentaron valores similares ($H'=1.12$ y $H'=1.05$) respectivamente. Estos valores fluctuaron entre 0.91 y 1.75, sugiriendo la importancia de solo dos categorías de alimento y su alternancia de consumo en el tiempo. Los mamíferos fueron importantes en la Reproducción y Gestación, mientras los frutos fueron en la Cría de Cachorros.

Para el año 1992, las proporciones de alimentos consumidos por el coyote se modificaron ligeramente. En los mamíferos, se presentó nuevamente variación estacional en su consumo ($\chi^2=34.05$; g.l.=3; $p<0.001$); a diferencia del año anterior los frutos fueron consumidos en cantidades variables y se detectó una variación significativa a lo largo de este año ($\chi^2=26.54$; g.l.=3; $p<0.001$). En 1992, el consumo tendió a disminuir con respecto al año anterior (Figura 1.5).

Se observaron características interesantes durante 1992: a) la variación significativa del consumo de los frutos; b) un consumo menor de frutos comparado con el año anterior; c) Aumento en el consumo de mamíferos.

La tercera característica pudiera ser responsable que los insectos sean en este año un alimento alternativo de menor importancia y consumo, ya que se presentan valores más bajos que el año anterior, con un 8.2% de consumo, y no se detectó variación estacional ($\chi^2=3.77$; g.l.=3; $p=0.286$).

El aumento en el consumo de mamíferos (del 27.1% en 1991 al 34.2% en 1992),

resultó en una disminución del 4% en el consumo de insectos en este año y también en un 7.5% sobre los frutos. Esta tendencia concuerda con las predicciones de la Teoría del "Forrajeo Óptimo" y la elección de dieta del coyote, ya que indica la capacidad oportunista del coyote, al consumir jerárquicamente otros alimentos alternativos con base en su abundancia y calidad (Schoener 1970). Estos alimentos alternativos van apareciendo conforme disminuye la disponibilidad de las primeras y mejores opciones. Entonces consume alimentos como los insectos y frutos, para el caso particular de la zona de estudio.

En los datos del 1992 en general se incrementó el consumo total de mamíferos. Iniciando durante la reproducción, incrementándose en la gestación el consumo de mamíferos, aves e insectos (Cuadro I.2 y Figura I.4). En esta temporada, los animales reproductores requieren cubrir altas demandas nutricionales. Durante el período de cría de cachorros, el consumo de mamíferos cayó drásticamente y los frutos elegidos como un alimento alternativo, a pesar de que la oferta de mamíferos no se abatió fuertemente. Pero en el siguiente período (independencia de crías), el coyote incrementó el consumo de mamíferos y disminuyó el de insectos (Figura I.1).

Finalmente, un aspecto importante para la elección de los alimentos, es el estado reproductivo que tuvieran los coyotes, ya que en años con escasez de presas (alimento), el éxito reproductivo disminuye. Sin embargo, en los años que tengan crías, se incrementan sus esfuerzos durante todas las estaciones y eligen alimentos en cantidad

Cuadro 1.2.- Composición de la dieta del coyote y el índice de Diversidad de Shanon-Weaver (H'), obtenido durante los períodos biológicos que abarcaron los años 1991 y 1992.

Tipo de Alimento	Reprod. (n=82) 1991	Gesta. (n=122) 1991	Cría Cach. (n=61) 1991	Indep.Cach. (n=126) 1991	Reprod. (n=93) 1992	Gesta. (n=70) 1992	Cría Cach. (n=58) 1992	Indep.Cach. (n=86) 1992
Mamíferos	34.1	31.9	9.8	32.5	42.4	43.5	22.5	34.2
Frutos de Tazcate	58.3	56.5	65.5	58.7	41.7	41.3	63.3	52.2
Aves	1.2	0.9	0.0	0.8	0.9	6.5	0.9	2.3
Reptiles	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.2
Insectos	6.1	10.6	24.6	7.9	4.3	8.7	11.9	8.2
H'	1.12	1.75	1.05	0.91	1.44	1.61	1.39	0.9

y calidad que aumenten la sobrevivencia de sus crías y por lo tanto su éxito reproductivo. Los índices de diversidad trófica obtenidos para las cuatro periodos biológicos del año 1992, no presentó amplias variaciones, y sigue el mismo patrón que el año anterior, ya que solo difieren los valores obtenidos, pero fueron los recurrentes los valores máximos y mínimos (Cuadro I.2). Ya que en la Gestación se obtuvo el índice de diversidad trófica más elevado ($H'=1.61$), mientras que en la Independencia de Cachorros se presentó el índice más bajo ($H'=0.9$). La Reproducción y la Cría de Cachorros presentaron valores similares ($H'=1.44$ y $H'=1.39$) respectivamente. Estos valores obtenidos fluctuaron entre 0.9 y 1.61, fortalecen la importancia de dos categorías de alimento que el coyote consume.

5.2 Oferta y consumo mamíferos

La disponibilidad de los pequeños mamíferos varió significativamente a lo largo de los dos años de estudio ($\chi^2=3212$; g.l.=7; $p<0.0001$). El consumo de ellos también presentó variación significativa en 1991 ($\chi^2=34.05$; g.l.=3; $p<0.001$) y en 1992 ($\chi^2=14.29$; g.l.=3; $p<0.01$).

En el bosque de encino-pino se obtuvieron promedios altos de biomasa disponible (5,214.1 g/ha), es decir que es un hábitat que albergó una mayor cantidad de especies de roedores y una mayor abundancia de ellos, que lo hizo un hábitat potencialmente rico en recursos alimentarios (presas) para el coyote. Se observaron variaciones estacionales significativas de la biomasa disponible ($\chi^2=1650$; g.l.=7; $p<0.001$), este hábitat fue utilizado preferentemente durante el día. Con la información obtenida de los

radiotransmisores, las actividades de "forrajeo" fueron mínimas y este hábitat fue utilizado como área de descanso y refugio (Cuadro I.3).

El análisis de correlación de Spearman, efectuado entre la oferta de biomasa de mamíferos en el bosque de encino-pino y el consumo de ellos por el coyote, a lo largo del estudio, resultó no significativo ($r_s = -0.238$; $n=8$; $p=0.528$). Es decir, confirmó los resultados sugeridos en los radioseguimientos, que el coyote utilizó el bosque como refugio y descanso principalmente, minimizando su importancia como área de alimentación.

El pastizal aportó una biomasa promedio disponible de 5,574.6 g/ha, por lo que este hábitat resultó ser ligeramente más rico que el bosque de encino-pino. En el pastizal, los roedores tuvieron amplias fluctuaciones poblacionales (ejemplo: *Peromyscus truei* 4.5-53 indiv/ha) en los dos años de estudio ($\chi^2=3829$; g.l.=7; $p<0.0001$). Con la información obtenida de los radiotransmisores, el pastizal fue seleccionado durante la noche por los coyotes como área de alimentación intensiva.

Debido a esta similitud de oferta de presas (en biomasa), surge la siguiente pregunta ¿Porque el coyote decide buscar sus presas sobre el pastizal, en lugar de elegir el bosque de encino-pino? Siendo que en ambos hábitats, la biomasa total disponible de pequeños mamíferos fue similar, en el bosque se estimó de 41.713 kg/ha, mientras que en el pastizal fue ligeramente mayor con 44.597 kg/ha (Cuadro I.3).

Se pueden dar dos explicaciones:

a) El coyote busca activamente sus presas en el pastizal, debido a una serie de

ventajas en su conducta depredadora, pues es un activo perseguidor de sus presas. En áreas abiertas tiene ventajas, al ser un eficiente corredor y perseguidor. Las presas en el pastizal tienen menos ventajas y conductas antidepredadoras, debido a que es un hábitat donde los refugios son escasos. Los refugios que ofrece un hábitat es también usado como defensa contra el depredador. En cambio en el bosque, las áreas abiertas son escasas, y los refugios son muchos, y aquí la ventaja de ser un eficiente corredor y perseguidor se abate para el depredador; mientras que para la presas, se presentan cualidades que incrementan las probabilidades de escape hacia el depredador (agujeros o refugios), y el éxito de la depredación del coyote decae o es bajo. Además, en los pastizales también se localizan los alimentos alternativos que consume, como frutos de tázcate y los ortópteros. Es decir, en el mismo hábitat tiene otros alimentos y puede hacer mejores elecciones y con gastos energéticos bajos.

b) Las estimaciones de biomasa obtenidas en el pastizal no son exactas y se encuentra más biomasa disponible. Por lo tanto el coyote lo elige, independientemente de las ventajas conductuales que tenga para ejercer la depredación, de tal manera que sus constantes visitas le redituarán mayores beneficios alimentarios.

Estos resultados sugieren que las decisiones en términos de tiempo y energía que el coyote efectuó, determinaron el que este realice su actividad de búsqueda activa de alimentos en el pastizal, en vez del bosque de encino-pino, debido a la disponibilidad de presas y beneficios energéticos que de ello obtenga.

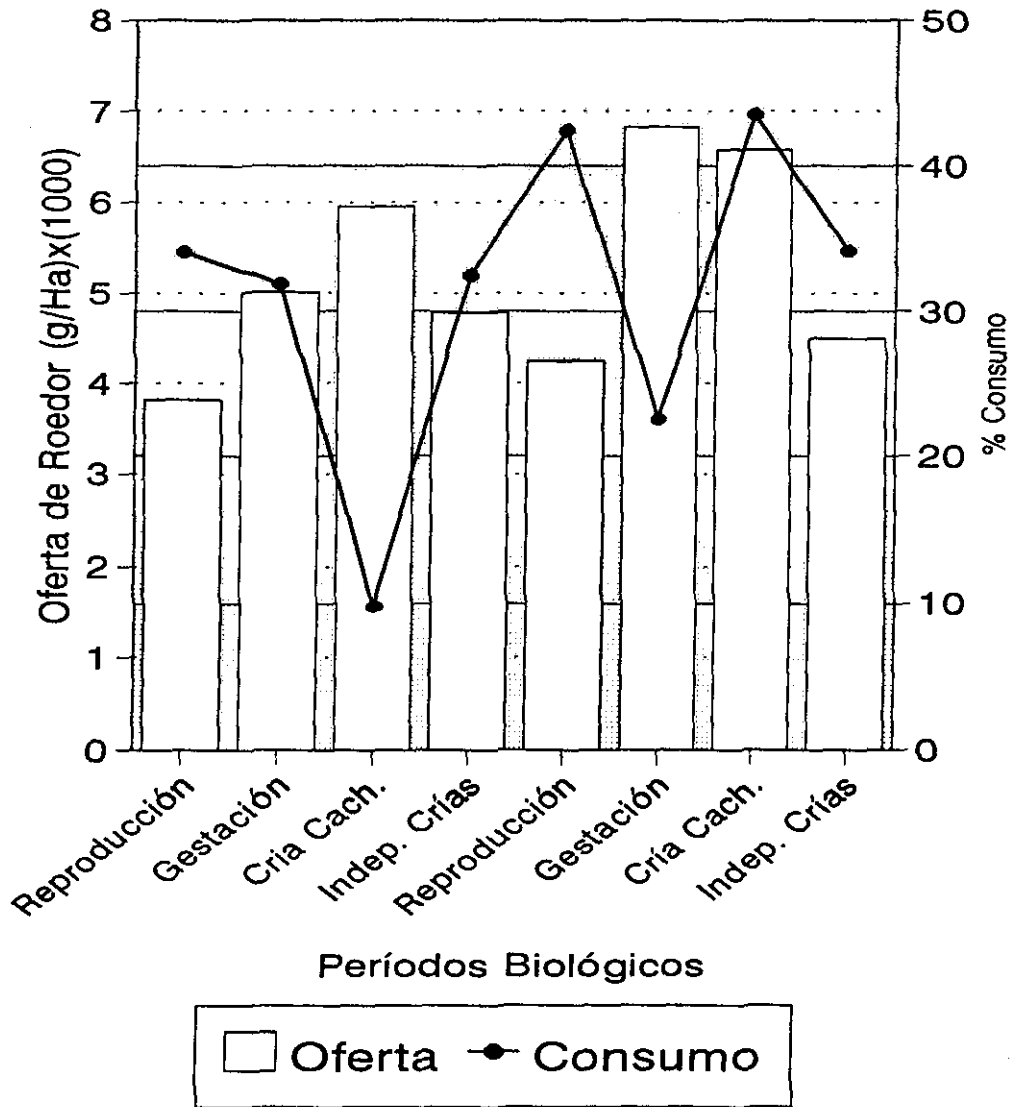


Figura I.2. Oferta (barras) y consumo (líneas) de mamíferos en el Bosque de Encino-Pino durante 1991 y 1992 en la zona de estudio.

Cuadro 1.3.- Biomasa disponible de pequeños mamíferos (g/ha) en el Bosque de Encino-Pino, en el Pastizal y Total, y la disponibilidad de frutos de *Juniperus deppeana* (g/ha) en el Pastizal y su consumo (P.A.), durante los periodos biológicos de 1991 y 1992, en la RB "La Michilía", Durango.

PERIODO BIOLOGICO	Oferta Roedor Bosque ¹ (g/ha)	Oferta Roedor Pastizal (g/ha)	Oferta Lagomorfo Pastizal (g/ha)	Oferta Mamifero Pastizal ² (g/ha)	OFERTA MAMIFERO TOTAL ³ (g/ha)	CONSUMO MAMIFERO TOTAL (%)	OFERTA FRUTOS TOTAL ⁴ (g/ha)	CONSUMO FRUTOS TOTAL (%)
Reproducción	3,818	775	3,916	4,691	8,509	34.1	5,485.6	58.3
Gestación	5,011	768	3,111	3,879	8,890	31.9	3,408.9	56.5
Cría de Cach.	5,956	628	932	1,560	7,516	9.8	5,989.7	65.5
Indep. de Crías	4,789	224	2,741	2,965	7,754	32.5	20,684.2	58.7
Reproducción	4,247	1,719	9,393	11,117	15,364	42.4	5,761.4	41.7
Gestación	6,822	2,460	7,466	9,926	16,748	22.5	3,020.3	63.3
Cría de Cach.	6,574	1,260	2,236	3,496	10,070	43.5	5,684.1	41.3
Indep. de Crías	4,496	385	6,578	6,963	11,459	34.2	19,597.5	52.2
Promedio	5,214.1	1,027.4	4,547.2	5,574.6	10,788.7	31.36	8,700.1	54.68
D.E.	1,108.9	749.6	2,935.2	3,432.7	3,507.8			
TOTAL	41,713	8,219	36,378		44,597	86,310		69,901

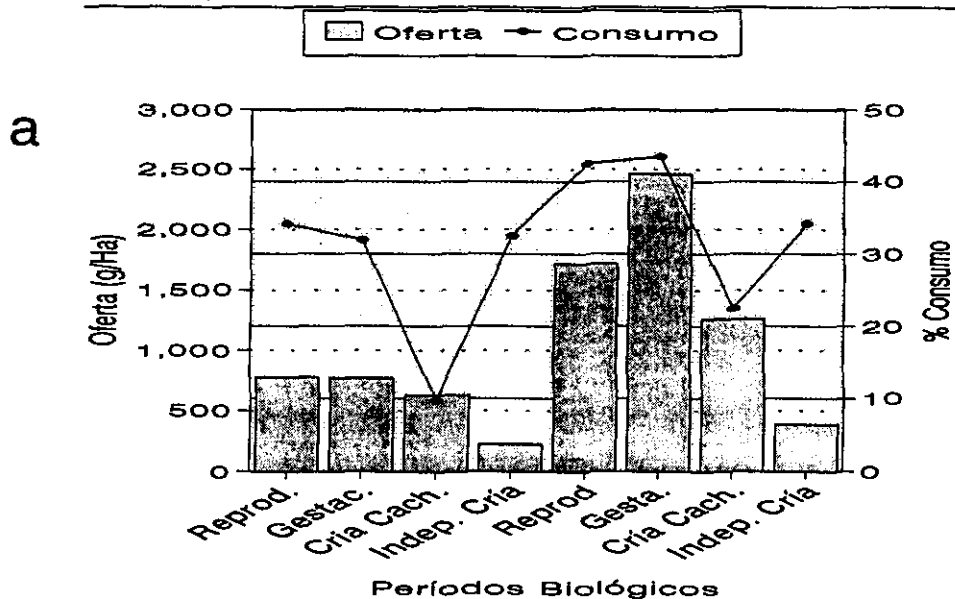
¹ La Oferta de Roedor del Bosque incluye roedores como *Peromyscus* spp., *Tamias bulleri*, *Spermophilus variegatus*.

² La Oferta Mamífero del Pastizal incluye roedores (*Peromyscus* spp., *Sigmodon* spp. y *Lepus californicus*)

³ La OFERTA MAMIFEROS TOTAL es la suma del Bosque y el Pastizal

⁴ La OFERTA FRUTOS TOTAL es exclusivamente Tázcate (*Juniperus deppeana*) del Pastizal

Oferta y Consumo de Roedores en el Pastizal en 1991-92



Oferta y Consumo de Liebres en el Pastizal en 1991-92

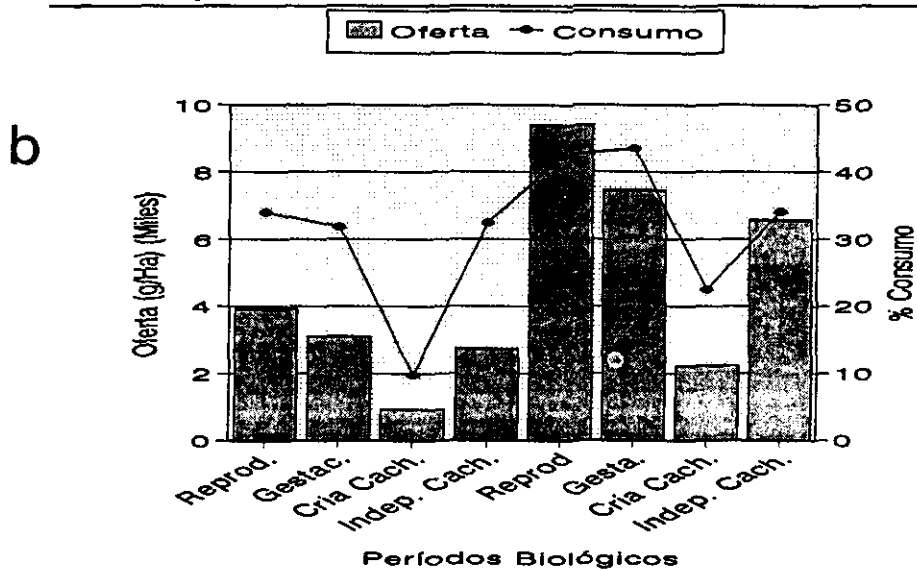


Figura I.3. Oferta (barras) y consumo (líneas) de: a) roedores y b) liebres en el Pastizal durante 1991 y 1992 en la zona de estudio.

MacCracken y Hansen (1987) examinaron los patrones de alimentación del coyote, relacionándolos con la abundancia y distribución de sus presas en una zona desértica de Idaho, con el fin de probar las predicciones de las teorías de "forrajeo". Los autores jerarquizaron las diferentes presas de acuerdo a su calidad energética de la siguiente manera: las liebres (*Lepus californicus*) fueron el mejor alimento, seguidas del conejo (*Silvilagus* sp.) y finalmente los ratones como *Microtus* sp. Observaron que a medida que se incrementó la abundancia de liebres, el resto de los alimentos desapareció de la dieta de acuerdo a su calidad, concluyendo que la selección de los alimentos consumidos en esa región se efectuó según los modelos de selección óptima.

Un estudio similar fue desarrollado por Windberg y Mitchell (1990), en el cual se tomó la abundancia de las presas como único factor en la elección de la dieta, sin tomar en cuenta la calidad del alimento. Observaron que los coyotes disminuyeron la utilización de los lagomorfos, en un período de gran abundancia de roedores (*Sigmodon* spp.), aumentando su consumo como una respuesta a cambios en la abundancia relativa entre ambas especies. Así este roedor fue una presa alternativa, al disminuir la abundancia de una presa de mayor calidad como son las liebres. Los análisis estadísticos de abundancia del roedor estuvieron negativamente correlacionadas con la proporción de lagomorfos en la dieta; es decir, a mayor abundancia de *Sigmodon* spp. menor utilización de lagomorfos. Los autores argumentaron que sus resultados se apegaron a las predicciones de los modelos de selección óptima (Windberg y Mitchell 1990).

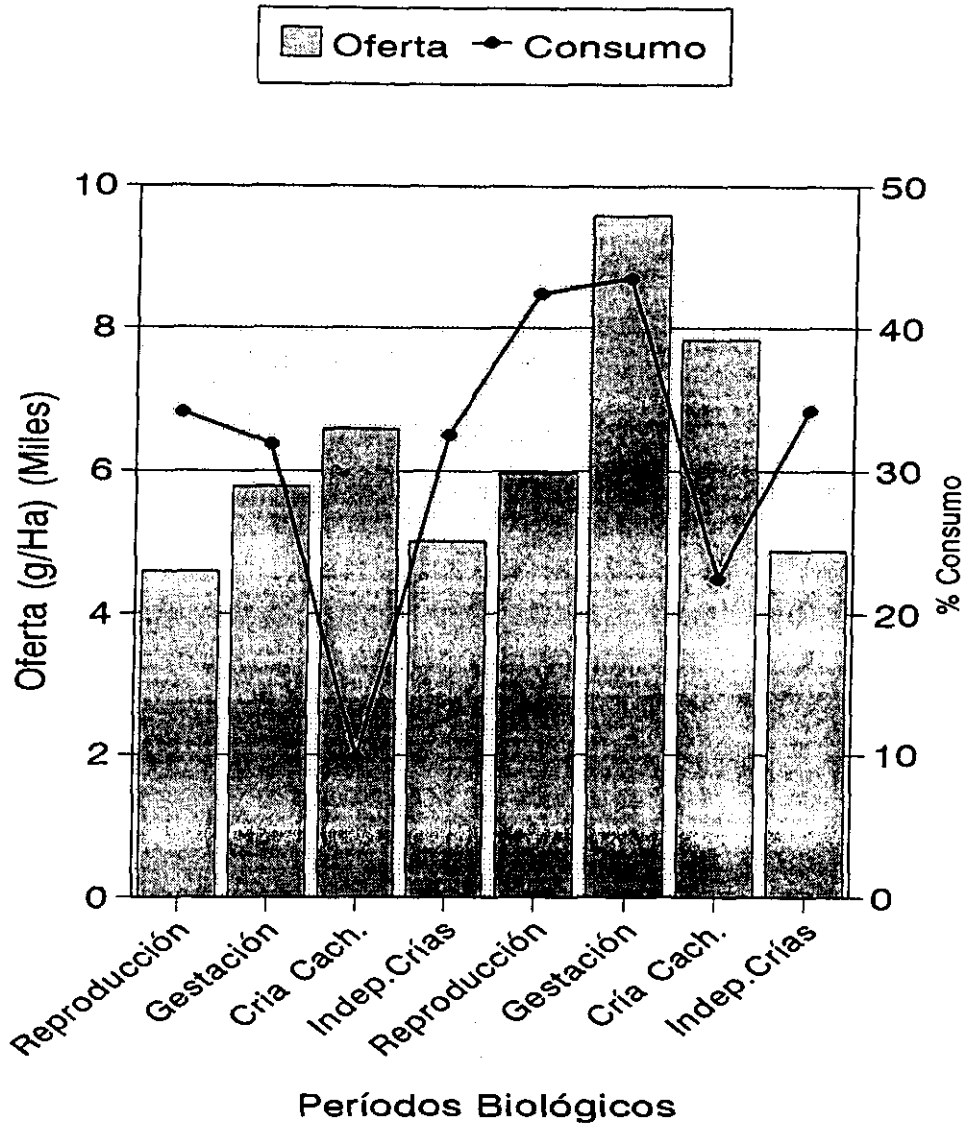


Figura I.4. Oferta (barras) y consumo (líneas) de pequeños mamíferos que fueron las presas del coyote, se incluye el Bosque de Encino-Pino y el Pastizal durante 1991 y 1992 en el área de estudio.

Estos estudios tomaron en cuenta sólo las presas y no relacionan el uso de los frutos, aunque si los consumen, en sus análisis de resultados no lo tomaron en cuenta.

Cabe hacer notar las siguientes diferencias de estos estudios publicados con el presente:

- Se tomaron en cuenta todos los alimentos que tienen una proporción de aparición significativa (mamíferos, frutos e insectos).
- Se cuantificó la densidad de mamíferos en los habitats y ésta se convirtió a biomasa, la que se correlacionó con la proporción de aparición en la dieta de cada uno de estos alimentos.
- Se estudiaron dos hábitats (bosque de encino-pino y pastizal) que utilizó intensamente el coyote, para conocer la disponibilidad de alimento que ofrece con respecto a lo que consume y se obtuvieron correlaciones fuertes entre la oferta y el consumo, en el pastizal pero no así en el bosque de encino-pino (Cuadro I.5).

5.3 Oferta y consumo de frutos

Los frutos maduros fueron disponibles durante todo el año (Cuadro I.3), aunque el análisis de la varianza realizado para conocer su disponibilidad, mostró una variación significativa estacional a lo largo de los dos años de estudio ($F=3.06$; g.l.=7 ; $p=0.0063$).

El análisis de Correlación de Spearman efectuado entre los valores de oferta y consumo de los frutos, no evidenció correlación entre lo disponible y el consumo de los frutos a lo largo de los dos años de estudio ($r_s=0.022$; $n=8$; $p=0.9585$). Con base en estos resultados, se argumenta que el consumo de frutos por los coyotes no obedece a su disponibilidad en el medio, como se había planteado. Por lo tanto se rechaza la

hipotesis de trabajo para la oferta y consumo de frutos, que plantea, existe un consumo variable que es influido por la abundancia y escasez estacional de este recurso en el medio.

Entonces ¿Porqué se observa un alto y constante consumo de frutos de tázcate por el coyote? esta pregunta se argumentó y discute utilizando los contenidos nutricionales y energéticos de los frutos.

5.4 La Frugivoría y dispersión de semillas por el coyote

Poco se ha estudiado el consumo de frutos por mamíferos carnívoros, sólo recientemente se ha tomado interés en conocer la importancia como dispersores de semillas de algunos carnívoros, especialmente de la familia Canidae (Herrera 1989, García-Chavez 1998). Acerca del coyote se tienen referencias de Norteamérica, México y Costa Rica que consume diferentes tipos de frutos (Chacón 1994, Ortega 1987, Parker 1986, Servín y Huxley 1991, Vaughan y Rodríguez 1986). Sin embargo, en la mayoría de los trabajos se ha tratado de minimizar su importancia como frugívoro y esto ha traído como consecuencia el limitar el conocimiento como un potencial dispersor de semillas. En la Michilía, el consumo de frutos de tázcate ha tenido proporciones mayores a la de los mamíferos, por lo que se insinúa que el coyote juega un papel activo como dispersor de éstas semillas en el área, ya que existen pocos bosques de tázcate en la zona (González et al., 1993).

Según las estimaciones de biomasa del pastizal, la cantidad de frutos que produce el tázcate es considerable (69,601 g/ha) y los únicos mamíferos que los cosume en

proporciones significativas, son el coyote, cuyo consumo varía del 37.7 % anual (Servín y Huxley 1991) al 55.9% anual encontrado en este estudio. Mientras que Gallina et al. (1981) encontró que el tázcate representó para el venado cola blanca el 10.86 % de su dieta anual en la zona, consumiendo hojas, ramas tiernas y frutos.

Con el incremento de las poblaciones del coyote ocurrido desde hace varias décadas, este ha estado consumiendo y dispersando la semilla de este árbol en los pastizales de "La Michilía". Por lo que es una evidencias importante para explicar las transformaciones en la estructura de la vegetación de estos pastizales, donde el coyote invierte gran parte de su tiempo en la actividad de búsqueda de alimento. Estos pastizales hace unos 40 años eran puros, en la actualidad se han transformado en bosques abiertos de Tázcates, posiblemente debido al importante y eficiente papel de dispersor de semillas realizado por el coyote, así se ha observado que el valor de importancia del tázcate, en la comunidad vegetal se ha incrementado (Servín y Chacón datos no publicados). Similares modificaciones del paisaje se están presentando y se observan a lo largo de la franja de pastizales que se distribuye en el noreoeste de México, principalmente en Chihuahua, Durango y Zacatecas.

Una de las preguntas obligadas que se plantea es: ¿a que distancia son dispersadas las semillas del tázcate que consumen los coyotes como frutos, para poder modificar el paisaje? Para contestar esta pregunta, se incluyen los datos de los movimientos de los coyotes obtenidos por medio de la radiotelemetría.

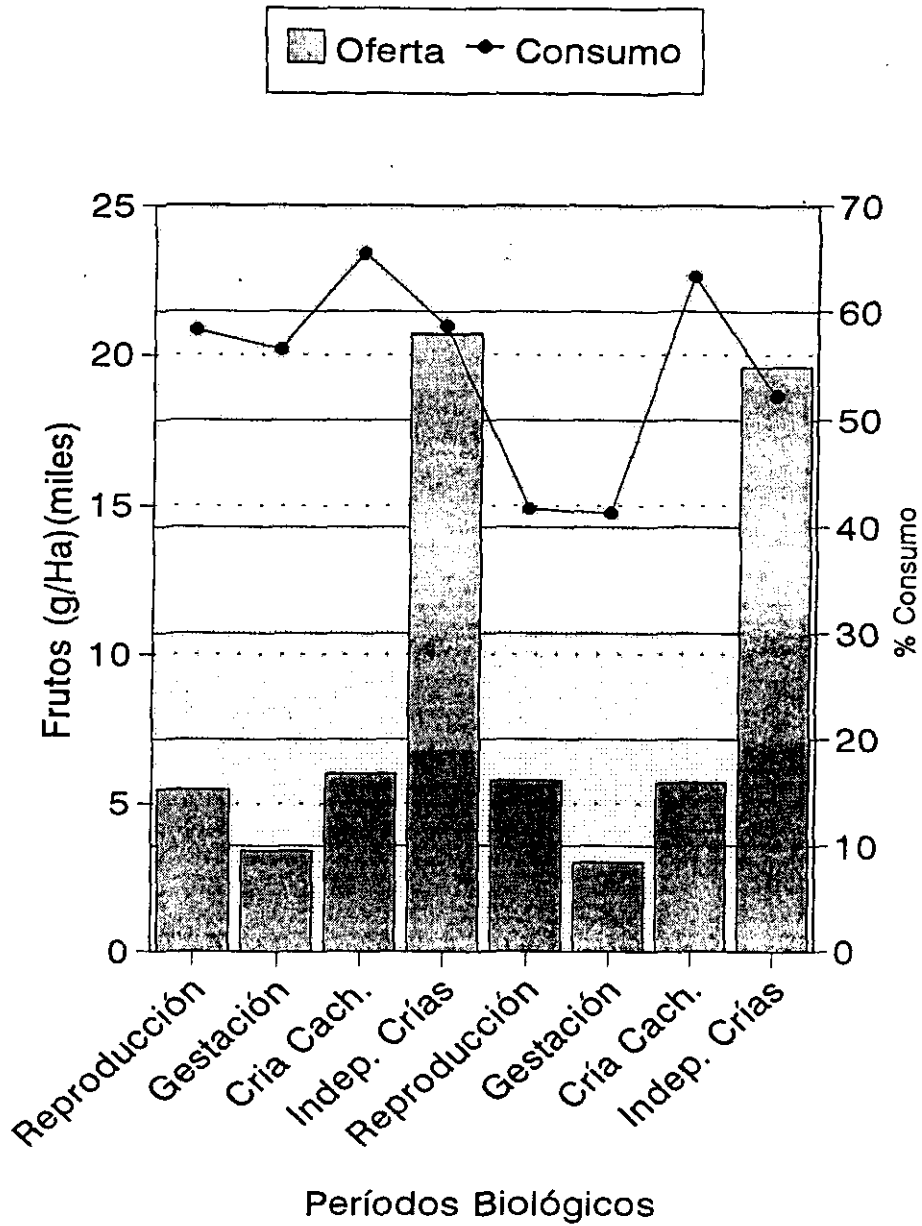


Figura I.5. Oferta (barras) y consumo (líneas) de frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*) en el Pastizal del área de estudio durante 1991 y 1992.

Los coyotes presentaron un patrón de distancias promedio viajadas por 24 h. Estos datos indicaron, que los meses de Enero y Febrero recorrieron las menores distancias con 10.2 y 12 km/24 h, respectivamente. En tanto, los meses con mayores distancias recorridas por períodos de 24 h, fueron los de lluvias (Junio 18 km, Julio 18 km y Octubre 17 km). El promedio anual fue de 14 km/24 h; este valor sugiere las distancias que las semillas de frutos fueron dispersadas, desde el lugar donde fueron ingeridas, hasta el sitio en donde fueron depositadas.

Sin embargo, en un período de 24 h, las semillas seguramente fueron dispersadas una distancia menor. En la Figura I.6, se observan las distancias recorridas por hora, y correspondieron a la distancia que los coyotes dispersaron las semillas en la zona de estudio. Los datos indicaron que más del 60% de los recorridos fueron menores a 1,500 m, por lo que muy probablemente los frutos se quedaron en el mismo pastizal o cerca de este. Aunque, hay que tomar en cuenta ciertas evidencias y datos que en este trabajo no se reunieron, como el tiempo que tardan en pasar los frutos desde que son ingeridos, pasan por el tracto digestivo, se escarifican las semillas y éstas son defecadas en sitios distintos. El conocer este tiempo aportará más exactitud en las distancias de transporte y dispersión de estas semillas. Algunos frutos fueron transportados distancias mucho más largas y depositados en el interior del bosque.

Hay que remarcar que los recorridos efectuados por los coyotes no fueron en línea recta y se movieron en un patrón irregular de direcciones y, por tanto, la dispersión de las semillas siguió un patrón similar a estos recorridos en los diferentes hábitats.

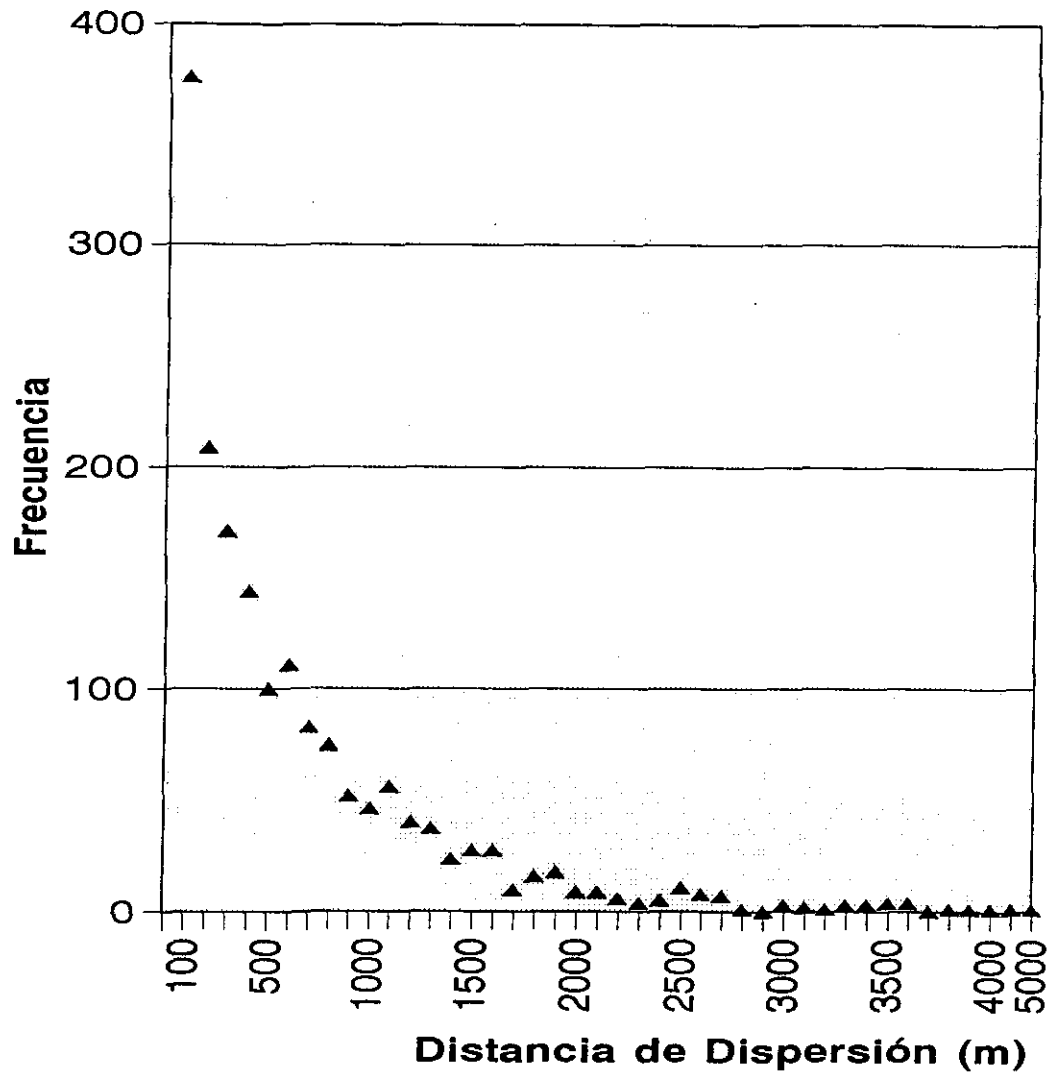


Figura I.6. Frecuencias observadas, de las distancias recorridas por hora, de coyotes del tázcate (*Juniperus deppeana*) en el Pastizal del área de estudio entre 1991 y 1992.

¿Hacia donde son depositadas las semillas que consume y dispersa el coyote?

Se sabe que, el consumo del fruto por parte del coyote es variable y las distancias viajadas para depositar estas semillas también varía estacionalmente. Los sitios hacia donde se dirige el coyote y son defecadas las semillas, no son un producto del azar, debido a la preferencia de uso de ciertos lugares o parches de vegetación. Esto indica que la dispersión: 1.- No se realiza a grandes distancias, lo cual le beneficia a la semilla, pues son altas las probabilidades de quedar en el mismo pastizal, con características de suelo, clima, nutrientes, luminosidad y espacio, similares a los del árbol progenitor y por tanto su germinación y crecimiento es más adecuado que en otro ecosistema. 2.- Pocas semillas son transportadas hacia otros sitios lejanos, como el interior del bosque de encino-pino, donde la semilla se encontraría con una fuerte competencia con otras semillas (pinos y encinos), además con características de suelo, humedad, luminosidad etc. distintas al árbol progenitor y su germinación tendría mayores desventajas y menores posibilidades de crecimiento.

Estas cualidades favorece para que los pastizales, se estén modificando y transformando a bosques abiertos de tázcates, y durante el transcurso de más de tres décadas el paisaje sea diferente, debido a la actividad frugívora de la población residente de coyotes del área de estudio.

5.5 La Calidad Nutricional y Energética de los Alimentos

El mejor alimento consumido por los coyotes en cuanto a calidad nutricional fueron los pequeños mamíferos, ya que aportaron la mayor cantidad de proteínas (33.75%)

(Cuadro I.4). El alimento que le siguió en calidad fueron los Ortópteros (*Melanopus spp.*) con un aporte proteico de 67.17%, y se consideró un alimento alternativo en la elección de dieta del coyote. Finalmente los frutos de tázcate aportaron sólo el 4.1% de proteína, considerándose alimento pobre en cuanto a calidad de proteína, sin embargo tiene un valor alto en fibra (39.22%) y sobretodo es un alimento que rico en carbohidratos (64.82%), es decir que aporta una gran cantidad de energía (3137 kcal/kg) y de fácil acceso en los proceso metabólicos de los animales (Schmidt-Nielsen 1984, Robbins 1993)

Es de llamar la atención que los tres alimentos elegidos por los coyotes en la zona de estudio, aportaron cantidades similares de energía medida en kilocalorías (Cuadro I.4). Esto apoya la idea que el coyote hizo la elección de sus alimentos para satisfacer una demanda energética para su sobrevivencia y que el cambio en las proporciones de consumo de mamíferos, tiene la finalidad de incorporar proteínas, necesarias en su reproducción y gestación; en tanto los ortópteros le aportaron proteínas, pero funcionaron como un alimento alternativo que apareció en la época que no pudieron consumir mayores cantidades de pequeños mamíferos.

Con base en los resultados bromatológicos (Cuadro I.4), los frutos de tázcate aportaron poca proteína (4.10%) y mucha fibra (39.22%), siendo pobre nutricionalmente. Su alto consumo se debió a, que aportaron valores altos de energía (3137 Kcal/kg), cantidad ligeramente menor a la que le aportan los Ortópteros (3342 Kcal/kg), que son el alimento alternativo. Los frutos como un alimento alternativo, sirven completar los requerimientos energéticos del coyote durante todo el año, como lo indica la teoría del

"forrajeo" óptimo.

Debido a la baja disponibilidad de alimentos (pequeños mamíferos) de mejor calidad, los coyote reproductivos se mantuvieron probablemente en estrés fisiológico, y con el consumo de cantidades constantes de frutos de tázcate, alcanzó a cubrir sus requerimientos energéticos mínimos para sobrevivir. También esta ingesta le fue rentable, ya que fue un alimento disponible durante todo el año y permanece en los pastizales, por lo que la inversión energética en movimientos, búsqueda y manejo del alimento, se abate fuertemente y lo compensa con las cantidades de energía que éste le aporta.

Los costos energéticos para sobrevivir en mamíferos silvestres son altos y éstos no permanecen constantes a lo largo del año (Pekins y Mautz 1990, Powers et al. 1989). Con los recientes hallazgos sobre la nutrición de la fauna silvestre, se han comenzado a conocer los complejos que son sus requerimientos fisiológicos y más aún, son los procesos de incorporar la materia y energía en los depredadores a partir de sus presas (Powers et al. 1989).

La energía obtenida por los alimentos, fue transformada entre otras muchas cosas, para el mantenimiento de la temperatura corporal, el metabolismo basal, crecimiento, reproducción, gestación, lactancia, cuidado y alimentación de las crías, mantenimiento del territorio etc. El cálculo de las transformaciones de energía en las múltiples reacciones químicas que se dan en un organismo como el coyote, son complejas de medir, sin embargo son procesos que el coyote ejecuta para vivir. Para ello debe asegurar la cantidad necesaria de alimento que le permite cubrir estos procesos, y los

animales que logran ingerir alimentos de mayor calidad y cantidad, tendrán excedentes energéticos que destinarán a la reproducción, gestación y alimentación de sus crías, es decir incrementar su éxito reproductivo.

Se reconoce que la energía mínima requerida por un coyote de 12.9 kg de peso es de $94.47 \text{ kcal/kg}^{0.75}/\text{día}$, cantidad estimada para coyotes cautivos mantenidos en jaulas metabólica (Litvaitis y Mautz 1980), sin embargo, se ha estimado que los coyotes silvestres deben consumir más de tres veces esta cantidad. Con base en la primera estimación, se reconoce que al año deben consumir diariamente, ciertas cantidades mínimas de presas, para cubrir sus requerimientos metabólicos (Cuadro I.3A).

Cuadro I.3A.- Requerimientos diarios, anuales, de las presas más consumidas en Nortemérica por coyotes, los ensayos fueron hechos con individuos en cautiverio (Modificado Litvaitis y Mautz 1980).

Presa	Consumo Diario (g)	Consumo Anual (kg)	Individuos Cons/año	Peso Prom (kg)	Energía (kcal/kg)
Venado cola blanca <i>Odocoileus virginianus</i>	18.9	167	8	20.87	5900
Liebres <i>Lepus americanus</i>	23.6	166	105	1.58	4970
Ratones de laboratorio <i>Mus musculus</i>	18.6	134	4,800	0.028	6000

Los datos de la calidad de alimento consumidas por el coyote de "La Michilía", indicaron que su mejor alimento fueron los pequeños mamíferos (roedores y liebres), seguido por los alimentos alternativos como los insectos (ortopteros) y finalmente los frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*) (Cuadro I.4) . Estos resultados son similares a los obtenidos por Litvaitz y Mautz (1980) con coyotes en cautiverio (Cuadro I.3A), ya que sus resultados de los análisis bromatológico obtenidos de las presas utilizadas, no encontraron diferencias significativas entre el aporte nutricional y energético de el venado cola blanca y los ratones utilizados para sus experimentos (Litvaitz y Mautz 1980).

Al comparar los datos obtenidos por consumo promedio de los alimentos en los periodos biológicos, estos datos sugieren que los coyotes de la Michilía, mantienen un consumo que fluctua entre los 3390 kcal/kg y 3863 Kcal/kg (Cuadro I.4A), estas cantidades son mas de tres veces mayores a lo determinado por Litvaitz y Mautz (1980), sin embargo ellos predicen que los coyotes en vida libre, requieran por lo menos tres veces esta cantidad (94.47 kcal/kg), con base en sus modelos y experimentos de laboratorio. Esta investigación en La Michilía, no estuvo diseñada para determinar este valor, sin embargo se ha llegado de manera indirecta a conocer este valor. No podemos argumentar los destinos de esta energía obtenida a través de los alimentos disponibles, pero si es posible notar la constancia de las cantidades y su poca fluctuación a lo largo del año. Apoyando la idea de que los coyotes buscan sus alimentos para cubrir esta cantidad, y estos alimentos (presas y frutos) son suplementarios y el resultado de su conducta de forrajeo debe de cubrir estas cantidades, en primera instancia para su

sibrevivencia, y también para lograr reproducirse. Se observa que durante los períodos de reproducción y gestación las cantidades de energía fueron altas (Cuadro 1.4A).

5.6 La estrategia alimentaria del coyote

El estudiar los cambios en la dieta en relación con la abundancia de las presas durante un período de tiempo corto, implicó suponer que el depredador fue capaz de responder rápidamente a los cambios en la densidad de los mismos. Por ejemplo, Andelt (1985), observó un aumento brusco de la aparición de venado en la alimentación del coyote en Texas, y este tiempo coincidió con el período de nacimiento de cervatillos en su zona de estudio.

En La Michilía, al analizar la utilización de los principales alimentos consumidos por el coyote y su relación con su disponibilidad, se encontró que la abundancia de los frutos de tázcate no está correlacionada con la frecuencia de consumo ($r_s=0.022$; $n=8$; $p=0.95$), aunque si se presentó una correlación significativa, entre el consumo y abundancia de los mamíferos ($r_s=0.714$; $n=8$, $p=0.046$).

A pesar de no haberse realizado estimaciones de abundancia para las categorías de alimentos alternativos (ortópteros), es posible que la frecuencia de uso de estos alimentos estuviera correlacionada con su abundancia en el medio, ya que sus porcentajes de aparición se incrementaron en los meses de verano, cuando ocurrieron los incrementos poblacionales de insectos en la zona de estudio.

Es posible discernir entre estrategias de "forrajeo" oportunistas y de optimización, sólo cuando la disponibilidad de un alimento de baja calidad varía (frutos del tázcate),

mientras que la disponibilidad del alimento de mayor calidad (mamíferos) se mantiene constante y alta. Si la proporción en la dieta, de los alimentos de baja categoría no varía su disponibilidad y la proporción de los de mayor categoría se mantiene constante, se trata de una estrategia óptima, lo cual no es el caso del coyote en "La Michilía". En caso de que la proporción de los alimentos de menor categoría estuvieran correlacionados con su densidad, se trataría de una estrategia oportunista (Boutin y Cluff 1989). Las predicciones de ninguno de los dos modelos pueden ser probadas en la Michilía, debido a que las estimaciones de disponibilidad y biomasa de los dos alimentos evaluados tuvieron fluctuaciones marcadas durante el año. Pero el patrón de consumo encontrado en este estudio se acercó más a un modelo oportunista, ya que el consumo de los mamíferos estuvo correlacionado significativamente con su disponibilidad en el medio. En cambio para los frutos no fue así, debido a que tuvo altos porcentajes de consumo durante todo el año.

El consumo constante del tázcate y el consumo variable de pequeños mamíferos, mostró que el coyote mantuvo a los frutos durante todo del año, como un alimento suplementario, debido a su constante disponibilidad en el pastizal, de tal manera que las decisiones más rentables en orden de obtención de energía y nutrición para el coyote fueron: a) Buscar, capturar y consumir, primero pequeños mamíferos, e insectos; b) Buscar y consumir frutos de tázcate, una vez que el tiempo de búsqueda de mamíferos sobrepasó un límite de rentabilidad.

Phelan y Baker (1992), demostraron que los animales que buscan activamente su

Cuadro I.4.- Valores nutricionales (% y Kcal/kg) obtenidos de los análisis bromatológicos, efectuados a los principales grupos de alimentos consumidos por el coyote en "La Michilía", Durango, México.

Tipo de Alimento	Materia Seca(%)	Humedad (%)	Proteína Cruda(%)	Extracto Etereo(%)	Cenizas (%)	Fibra Cruda(%)	E.D. (Kcal/kg)
Mamíferos	31.8	68.2	65.03	13.73	14.00	0.0	5236.6
Liebre	28.0	72.0	73.00	2.90	17.5	0.0	4660.0
Ardilla	33.3	66.7	62.40	18.40	11.6	0.0	5540.0
Ratón	34.1	65.9	59.70	19.90	12.9	0.0	5510.0
Frutos (Tazcate)	64.82	35.18	4.10	5.75	1.62	39.22	3137.43
Insectos	32.65	67.35	67.17	4.47	4.07	13.35	3342.17

Liebre: *Lepus californicus*

Ardillas: *Tamias bulleri* y *Spermophilus variegatus*

Ratones: *Peromyscus* spp. *Sigmodon* sp.

Frutos de Tazcate: *Juniperus deppeana*

Insectos, Ortoptera: *Melanopus* spp.

Cuadro I.4A.- Consumo estacional de presas y su valor energético, para los coyotes de La Michilía. La primera opción es consumir pequeños mamíferos, luego insectos y los frutos funcionan como alimento suplementario.

Periodo	Frutos (kcal/kg)	Insectos (kcal/kg)	Mamíferos (Kcal/kg)	Total (kcal/kg)
Reproducción	182.91	20.38	178.56	381.86
Gestación	177.26	35.27	167.04	379.73
Cría de Cach.	205.50	82.21	51.31	339.03
Indep. Crias	184.67	26.40	170.18	380.75
Reproducción	130.83	14.37	222.03	367.23
Gestación	129.57	29.07	227.79	386.44
Cría de Cach.	198.59	39.77	117.82	356.19
Indep. Crías	163.77	27.40	179.09	370.27

Cuadro I.5. Resultados de las correlaciones de Spearman efectuadas entre la oferta de cada alimento y su consumo, a lo largo de los períodos biológicos de este estudio.

Fuente de Alimento	Coef. Corr. Spearman (r_s)	Tamaño de Muestra (n)	Nivel de p
Mamíf. Bosque	-0.2381	8	0.5287
Roedores Bosque	0.4524	8	0.2313
Liebres Pastizal	0.9524	8	0.0117
Mamíf. Pastizal	0.9048	8	0.0167
Todos Mamíferos	0.7857	8	0.0376
Frutos Pastizal	0.022	8	0.9585

alimento, son capaces de alterar su dieta favoreciendo al alimento más abundante, aunque posea una calidad energética baja. También afirmaron que "los animales no siempre se encuentran en hábitats bien definidos, que encuentren buen alimento y protección, sino que tienen áreas de alimentación separadas de las áreas seguras", fue el caso del coyote en "La Michilía", ya que tiene sitios de descanso y refugio en los bosques, que están alrededor de los pastizales, hacia donde se trasladaron todos los días para buscar su alimento.

6. CONCLUSIONES

Los mamíferos y los frutos son los principales alimentos de este depredador en la zona de estudio. Esto concuerda con el patrón básico de alimentación conocido en otros lugares de Norteamérica y para los sitios estudiados en el Norte de México.

El coyote juega con muchas probabilidades un papel importante en la dispersión de las semillas de tázcate (*Juniperus deppeana*) en el área. Sin embargo, son necesarios algunos experimentos de germinación para comprobar esta hipótesis.

Se observó variación estacional en el consumo de alimentos. Los pequeños mamíferos (lagomorfos y roedores) son consumidos de manera importante durante el período de Reproducción y Gestación, que implica una mayor demanda energética y como una respuesta a su incremento de disponibilidad. Mientras que en el período que corresponde a la cría de cachorros e independencia de crías, los frutos son consumidos mayoritariamente, aunque no responden a la fluctuación en la abundancia de este recurso.

En cuanto a la calidad nutricional de los alimentos, los Mamíferos (Lagomorfos y

Roedores) fueron considerados el mejor alimento, ya que la ganancia energética y nutritiva que aportan al coyote es alta, pues a pesar de invertir un tiempo mayor de búsqueda, manejo e ingestión, la ganancia es mayor, y compensa esta inversión. Los insectos (Chapulines) fueron considerados un alimento alternativo, de calidad intermedia, (alta cantidad de proteína y alto valor energético), pero el valor de este alimento se abatió, debido a que cada individuo pesa menos de 4 g y para obtener una ganancia importante, el coyote debió cazar individualmente algunas decenas de individuos. Por esta razón la ganancia energética que aportó al coyote es moderada, con base en el cociente (E/t), ya que los coyotes invierten un mayor tiempo de captura y manejo de este alimento, comparado con los roedores y mayor al de los frutos, por lo que la ganancia energética es intermedia entre los roedores y los frutos.

Los frutos de *Juniperus deppeana* son considerados un alimento de baja calidad nutricional, por su escasa cantidad de proteína (4%), pero de una calidad energética alta (3137.43 kcal/kg), de tal manera que con este valor, la ganancia energética que aporta al coyote no es tan baja con base en la relación (E/t), ya que en su búsqueda y consumo, invierten poco tiempo y favoreciendo a que la ganancia energética se incremente.

Con base en la elección de alimentos de alta, moderada y de baja calidad, por el coyote en el año. Se sugiere que las estrategias de búsqueda y consumo de alimentos que exhibió este depredador en la Michilía, fueron dos a lo largo del año. En función del período biológico (reproducción, gestación, cría de cachorros e independencia de crías),

aprovecha la abundancia de los recursos alimentarios del medio para elegir aquellos que cubren mejor sus necesidades metabólicas en los diferentes períodos.

En la temporada que aumentó el número de pequeños mamíferos, el coyote respondió con un mayor consumo de éstos, siendo una estrategia ventajosa. Ya que el valor nutricional y energético de estas presas fue alto, por lo tanto se vió beneficiado en su reproducción y gestación, así como el mantenimiento de su territorio en estos períodos. Cuando los mamíferos decayeron en disponibilidad (época de lluvias), el alimento alternativo que le aportó proteínas fueron los insectos (Ortópteros). Mientras que los frutos fueron consumidos en cantidades constantes a lo largo del año, funcionando como un suplemento energético.

En la zona de estudio se observó una característica que la teoría del "forrajeo óptimo" predice. Es, -cuando un alimento es escaso o no puede ser consumido, el animal que "forrajea", elige otro alimento alternativo y abundante para su consumo, aunque su valor nutritivo o de costos y beneficios no sea tan alto como la primera opción-. Es decir el coyote en La Michilía, tuvo una categorización de alimentos; con base en sus valores de intercambio de la energía neta incorporada, con respecto a lo que le proporciona una presa en función de la energía que gasta en conseguirla (costo/beneficio) (Cuadro 1.4). Así, los mamíferos los utilizó como primera opción y categoría, y a falta o escasez de éstos, aparecieron los insectos (Ortópteros) como segunda opción y, finalmente los frutos de tázcate, como alimento suplementario que consumió constantemente.

Se observó un patrón de uso de alimentos alternativos, que vino a complementar los requerimientos nutricionales de los adultos y de las crías. Este tipo de decisiones las debió ejecutar con base en, cómo se presentó el año. Es decir, con respecto a la abundancia de presas, ya que aparentemente todos los años intentan reproducirse las parejas establecidas. Sin embargo, la sobrevivencia de la camada, dependió de la cantidad y calidad de los recursos alimentarios disponibles y consumidos de ese año en particular. Estas características, los coyotes no las pueden predecir. De tal forma que invierten su esfuerzo energético en reproducirse, gestar y criar a una camada, pero el éxito, dependerá de la oferta de presas en el ambiente y de la eficiente capacidad de obtener alimentos de buena calidad y cantidad por cada pareja. De tal manera que sus elecciones en el consumo de alimentos y conductas reproductivas, algunos logran la sobrevivencia de varios cachorros, uno o ninguno. En particular la zona de estudio, es una zona pobre en la producción de biomasa disponible para estos cánidos, por lo que la abundancia poblacional de este depredador es baja, y presentando tendencia estable en el tiempo.

Los datos de estos años consecutivos sugirieron que, los coyotes respondieron rápidamente a la abundancia de recursos en su medio. La relación costo-beneficio y la optimización de recursos, se hizo más eficiente para ellos al alimentarse de los frutos, cuando éstos fueron muy abundantes (cría de cachorros e independencia de crías) y le aportaron la energía necesaria para efectuar sus funciones fisiológicas y conductuales. Evitaron invertir mucho tiempo y energía en buscar, capturar e ingerir presas como los

roedores y lagomorfos, en ese período en que éstos fueron muy escasos, y aún con mayor contenido proteico y energético, no fue rentable invertir tanta energía y tiempo en tratar de consumirlos. En cambio para el período de Reproducción y Gestación, cuando las densidades de presas de roedores y lagomorfos aumentaron en la zona, también la tasa de encuentro entre los coyotes y éstas presas se incrementaron. Es decir, existió una mayor disponibilidad de presas, por lo tanto existió una mayor probabilidad de encuentro y consumo por parte del coyote, haciendo más rentable depredar sobre ésta categoría de alimento que con otro menos energético y proteico. Con base en el argumento de la optimización de los recursos alimentarios, estos datos apoyan que el coyote, tendió a comportarse como lo predicen el modelo oportunista, más que el de optimización.

También este consumo preferencial de las categorías de alimento, correlacionó la calidad alimentaria con su período reproductivo, ya que este comportamiento demandó altos costos energéticos, los cuales fueron cubiertos con la ingestión mayoritaria de proteínas que aportaron los pequeños mamíferos. En la Gestación y lactancia también fueron altas las demandas energéticas para las hembras, mantuvieron en este período su preferencia por consumir pequeños mamíferos. Si están criando cachorros y la disponibilidad de roedores no cubrió sus necesidades metabólicas, entonces lo complementan con más proteína animal, que le aportó una menor calidad de alimentación, como fueron los insectos (Ortópteros).

Las decisiones correctas en la elección de alimentos a lo largo del año, han de

repercutir directamente en el éxito reproductivo del coyote. Por lo que una medida para su control en las zonas ganaderas del Norte de México es manejar sus alimentos disponibles en el medio y un manejo adecuado del ganado en los periodos biológicos clave para el coyote.

Al tener una elección de alimentos como la encontrada en los coyotes de "La Michilía", a simple vista no están mejorando su eficiencia alimentaria sino solamente aumentando la probabilidad de sobrevivencia al disminuir sus gastos energéticos. Sin embargo, esta elección de alimentos vista como aportes energéticos y nutricionales, les es favorable no solo para sobrevivir, sino también para incrementar su éxito reproductivo y adecuación, lo que ha sido básico de su persistencia y expansión en los diferentes ambientes que habita el coyote a lo largo de su distribución geográfica.

CAPITULO II

LA DIPONIBILIDAD DEL ALIMENTO Y EL AMBITO HOGAREÑO

1. RESUMEN

En la Reserva de la Biosfera La Michilía, se capturaron 47 coyotes, de los cuales se marcaron con radiotransmisores a 32 individuos adultos y residentes. Sólo 7 hembras y 8 machos aportaron datos para estimar el tamaño de ámbito hogareño, en los períodos biológicos estudiados.

Se obtuvieron más de 3,500 localizaciones durante dos años (1991 y 1992) y se calculó en $11.79 \pm 3.77 \text{ km}^2$ ($n=15$) el tamaño promedio del ámbito hogareño (AH) general para los coyotes de la zona de estudio. El promedio de AH obtenido para los machos ($12.96 \pm 3.27 \text{ km}^2$), fue significativamente mayor al de las hembras ($10.05 \pm 3.85 \text{ km}^2$).

Se encontró una variación estacional en el tamaño del AH, tanto para machos como para las hembras ($p<0.001$). También se encontró una tendencia de variación del AH durante los períodos biológicos del año; este patrón se repitió en los dos años que duró el estudio. Así las áreas más grandes fueron estimadas en el período de cría de cachorros, y disminuyeron en el de independencia de crías, para reducirse notablemente en la reproducción, y finalizar con las áreas más pequeñas en la gestación.

Se encontró una correlación negativa significativa, entre el tamaño del AH y el consumo de mamíferos como alimento ($r_s = -0.742$; $p = 0.034$) a lo largo de los períodos biológicos estudiados; la correlación fue significativa, para la relación entre tamaño de AH y el consumo de frutos ($r_s = 0.745$; $p = 0.033$) en los dos años de estudio. Es decir, cuando se presenta un alto consumo de mamíferos, el tamaño de AH de los coyotes estudiados tiende a disminuir. Mientras que cuando se incrementó el consumo de frutos, hubo un aumento en el tamaño del ámbito hogareño de los coyotes.

Con base en lo encontrado, se apoya que los mamíferos son elegidos y consumidos como alimento prioritario en los períodos de Reproducción y Gestación, como una estrategia conductual de maximizar su éxito reproductivo. Los coyotes, tienden a hacer una combinación óptima, en la elección de alimentos y el mantener un tamaño adecuado de AH. Si hacen la elección correcta, les redituará en ganancias energéticas, que destinará a incrementar su éxito reproductivo.

2. INTRODUCCION

Al ámbito hogareño -AH-, se le conoce también como área de habitación, área de campeo, área de actividad, dominio vital y es la traducción al español de el término en inglés "home range". Se define como aquella área que un animal ocupa en sus actividades diarias de alimentación, reproducción y cuidado de las crías; pero no incluye largos movimientos esporádicos (Burt 1943). Su tamaño es influido por varios parámetros, entre los que se incluye los hábitos alimentarios, la talla del animal, las

necesidades metabólicas (Gittleman y Harvey 1982), las relaciones intra e interespecíficas y la disponibilidad de los recursos alimentarios en el medio (Gese et al. 1988).

El entendimiento del AH, se ha fortalecido desde la incorporación de la técnica de radiotelemetría en la investigación de la fauna silvestre (Cochran y Lord 1963, Mech 1983),

El ámbito hogareño de los coyotes ha sido estudiado y descrito en Canadá y Estados Unidos (Andelt 1985, Bekoff y Wells 1986, Bowen 1982, Messier y Barrette 1982). En la mayoría de las investigaciones se informan de sus resultados y los comparan con otros estudios de otras localidades. Aunque en años recientes se ha comenzado a diseñar investigaciones adecuadas y enfocadas a explicar los procesos de su variación de tamaño, es decir, se han realizado estimaciones de los factores que influyen en este parámetro, como son el hábitat, la cobertura vegetal, y recientemente se ha relacionado y explicado por medio de el tamaño y abundancia de sus presas (MacCracken y Hensen 1987).

En México existen datos preliminares y recientes sobre el tamaño del AH del coyote (Hernández 1990, Huxley y Servín 1995, Servín y Huxley 1993 y 1995), siendo este proyecto de investigación el primer intento de explicar estos procesos de variación del tamaño del ámbito hogareño del coyote, al estimar la disponibilidad de alimentos en el medio y su consumo en el tiempo, por los coyotes en el Sureste de Durango.

3. OBJETIVOS

a) Estimar el tamaño del ámbito hogareño del coyote *Canis latrans* en la zona; para hembras y machos, a lo largo de dos años, divididos en períodos biológicos (reproducción, gestación, cría de cachorros e independencia de crías).

b) Determinar si el tamaño de AH en machos y hembras, permanece constante o presenta variaciones en los períodos biológicos que duró el estudio.

c) Determinar si existe una correlación, entre la abundancia de los tipos de alimento consumido y el tamaño del AH del coyote en la zona y a lo largo de los períodos biológicos.

En el presente capítulo se prueban las siguientes hipótesis:

Ho.- El tamaño del ámbito hogareño que tiene el coyote, es independiente de la disponibilidad de los recursos alimentarios. Las variaciones observadas en su tamaño son debidas al azar y no a la influencia de la disponibilidad y consumo de alimentos.

Ha.- El tamaño del ámbito hogareño del coyote varía significativamente como una respuesta a la variación de la abundancia de los recursos alimentarios en el medio.

Predicciones: Cuando exista una mayor abundancia de recursos alimentarios (roedores, lagomorfos y frutos) en el medio, los coyotes podrán cubrir sus necesidades alimentarias y tendrán que desplazarse en un menor espacio, es decir que su AH será reducido, mientras que en un período en el cual los recursos alimentarios son escasos y dispersos, tendrán que recorrer un espacio mayor para cubrir las mismas necesidades alimentarias, es decir el tamaño de su AH aumentará.

4. MATERIALES Y METODOS

4.1 Captura, contención química y radiomarcaje de coyotes.

Se capturaron coyotes silvestres hembras y machos, a los que se les puso collares radiotransmisores, dos machos fueron recapturados y se les cambio el radiocollar, aportando información para dos años.

Todos los coyotes fueron atrapados con trampas de quijada de acero o cepos "Victor" del N° 3, las quijadas están recubiertas con hule para evitar dañar las extremidades de los animales capturados. Las trampas fueron colocadas "al paso", es decir sin utilizar cebo alguno, principalmente en veredas angostas donde los coyotes transitan con frecuencia, de tal manera que un coyote trotando tiene una alta probabilidad de meter una de sus cuatro extremidades en la trampa. A los animales así atrapados se les controló con un "domador o lazo" y se les administró una inyección intramuscular con una mezcla de 4.7 mg/kg de peso corporal de Clorhidrato de Ketamina (Imalgen) y 1.6 mg/kg de peso corporal de Clorhidrato de Xilazina (Rompún) (Servín y Huxley 1992). Los animales permanecieron dormidos un promedio de 45 minutos, tiempo en el que se les colocó un radiocollar, este fue forrado con bandas de colores vistosos, para facilitar su identificación visual en el caso de no contar con el equipo de radiotelemetría. Se les tomaron sus medidas convencionales, peso y sexo, se revisó su condición externa de salud y finalmente se les administró antibiótico de amplio espectro y larga duración, así como complejo "B", en una proporción de 5 ml por cada 10 kg de peso corporal, esto último para aumentar su probabilidad de sobrevivencia y mantener

su buen estado de salud (Kreeger y Seal 1986, Servín y Huxley 1992).

4.2 La radiotelemedría.

Una vez inmovilizados, se les colocó un collar radiotransmisor MOD-300 (Telonics) de 205 g de peso, emitiendo una señal intermitente entre las frecuencias de los 150 y los 152 MHz. El peso del collar representó el 2% del peso promedio del animal; ya recuperados de la anestesia se liberaron en el mismo sitio de captura cuatro horas después.

Sólo se equiparon con radiocollares a coyotes que se consideraron adultos, con base en su peso; las hembras con peso superior a 9 kg (excepto la hembra H156) y los machos que pesaron por lo menos 11 kg. Individuos con pesos menores, no se equiparon por considerarse subadultos, que están en busca de un territorio y tienen movimientos erráticos, de tal manera que su localización resulta difícil y no puede ser sistemática (Laundré y Keller 1984, Smith et al. 1981), a pesar de esta selección hubo coyotes considerados como errantes que no aportaron datos, ya que estaban de paso en la zona.

Los coyotes se localizaron utilizando un receptor portátil modelo TR-2 (Telonics), conectado por un cable coaxial a una antena direccional tipo "H" de dos elementos, la cual recibía la señal de los transmisores.

Se utilizó la técnica de triangulación (Mech 1983) para localizar el lugar exacto donde se encontraba el coyote a un determinado tiempo. Se establecieron 75 estaciones fijas, espaciadas 500 metros entre cada una de ellas. Con esta disposición de estaciones

se cubrió una área de 175 km²; ya que en cada estación se puede localizar al coyote en un radio de 5 km alrededor y las estaciones cubren 38 km lineales.

Para este capítulo se obtuvieron localizaciones separadas en el tiempo para no afectar la independencia de datos. Ya que de los seguimientos intensivos de 24 hr. con localizaciones cada hora, se eligió una localización cada cuatro horas por cada animal por día, para obtener la estimación del tamaño del ámbito hogareño. Las localizaciones fueron obtenidas en el campo a partir de tomar por lo menos dos rumbos, se eligió la pareja de lecturas cuyas diferencia fue mayor de 20° y menor de 160°, con éstos se forman triángulos con vértices muy agudos y el polígono de error de esa localización aumenta considerablemente (White y Garrot 1990). El error de localización se estimó con la ayuda de transmisores de referencia y fue de $\pm 3^\circ$. Se utilizó un tiempo menor a 6 minutos para localizar confiablemente a los coyotes por medio de triangulación, ya que generalmente se utilizaron una o dos estaciones de separación (0.5 a 1 km), para obtener una aceptable localización y el traslado se realizó en vehículo (Smith et al. 1981, Laundré y Keller 1984).

4.3 Los períodos biológicos.

Las estimaciones del tamaño del ámbito hogareño para cada coyote se agruparon en los cuatro períodos biológicos (Smith et al. 1981), con base en esta separación se analizaron los resultados.

4.4 Estimación del Ambito Hogareño (AH).

Las localizaciones de cada coyote, se transfirieron a un mapa de vegetación de

la zona a una escala de 1:10,000. Así se obtuvieron mapas individuales por cada período biológico. Las localizaciones formaron una nube de puntos para cada período estudiado y por cada individuo marcado.

Se utilizó el método del mínimo polígono convexo (Mech 1983), eliminando el 5% de las localizaciones, eligiendo las más externas o las que tuvieran una mayor distancia al centro de actividad de Hayne. Este último se obtuvo al dividir el mapa de la zona en rejillas de 250 m², cada cuadro está representado por coordenadas cartesianas (x,y), se obtuvo el promedio aritmético de "x" y de "y" de las localizaciones de un coyote en el área, el resultado es el centro de actividad (Mohr y Stumpf 1966).

Ya obtenida la nube de puntos de la muestra, se trazaron líneas que unieron los puntos más externos, de tal manera que los lados formaron un polígono de lados convexos, nunca cóncavos. Utilizando un Planímetro Digital, con una resolución de 0.0635 mm, se tomaron las medidas de los lados que componen el polígono.

Se uso la siguiente fórmula para determinar el área (km²) del polígono que representa al tamaño del AH de cada coyote (White y Garrott 1990).

$$A = \frac{[X_1 (y_n - y_2) + \sum_{i=1}^{n-1} X_i (y_{i-1} - y_{i+1}) + X_n (y_{n-1} - y_1)]}{2}$$

4.5 Análisis Estadístico

Se utilizó el criterio de Smith et al. (1981) para obtener un tamaño de muestra confiable y representativo del AH. Así se obtuvieron 50 localizaciones como un número

mínimo representativo para determinar confiablemente el ámbito hogareño estacional de cada coyote.

De el conjunto de valores obtenido para cada coyote en cada período biológico, se obtuvo un valor promedio para hembras y machos y por cada año.

Para determinar variación de las áreas de las hembras y de los machos, se compararon como una muestra por cada año y por una muestra en total, por medio del estadístico "t" de Student para una muestra. Para determinar variación entre machos y hembras, se procedió a comparar las áreas promedio del AH de los coyotes machos y hembras entre sí por medio del estadístico "t" de Student para dos muestras. Se usó el mismo procedimiento para comparar las muestras del primer año (1991) con respecto al siguiente año (1992). Los resultados obtenidos de las pruebas estadísticas se compararon con los valores de tablas a una probabilidad de $p < 0.05$ (Sokal y Rohlf 1981).

Se utilizó la correlación de Spearman (Sokal y Rohlf 1981, Siegel 1986): a) Entre las variables tamaño del AH y la ingesta en Kcal/kg proveniente de los mamíferos consumidos (roedores y lagomorfos) durante los ocho períodos biológicos estudiados (dos años), para determinar si el tamaño del AH es influido positiva o negativamente por los aportes energéticos provenientes de los mamíferos.

b) Entre las variables tamaño del AH y la ingesta en Kcal/kg proveniente del consumo de frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*) en los cuatro períodos biológicos estudiados a lo largo de dos años.

c) Entre las variables tamaño del AH y las cantidades de calorías totales ingeridas

(mamíferos, frutos e insectos) en los ocho períodos biológicos estudiados en dos años. Determinando si el tamaño del AH es influido por los aportes energéticos provenientes de los alimentos consumidos.

5. RESULTADOS Y DISCUSION

5.1 Los coyotes capturados y radiomarcados

Se capturaron 47 coyotes y se marcaron con radiocollar a 32 adultos. De éstos sólo 15 (7 hembras y 8 machos) aportaron datos consistentes durante dos años. De los individuos restantes radioequipados (17) se obtuvieron unas cuantas localizaciones, por lo que se consideraron no residentes y para los objetivos del estudio no fueron tomados en cuenta. La información de sexo, edad, peso y medidas morfológicas de los 15 coyotes (7 hembras y 8 machos) equipados con collares radiotransmisores que aportaron datos de radiotelemetría, se muestran en el Cuadro II.1.

A pesar de ser depredadores comunes, la captura de un gran número de ellos no asegura que sean residentes, como fue en este caso, donde de 47 animales capturados, solo 15 radioequipados aportaron información.

Se obtuvo información de coyotes que fueron vistos y muertos hasta 50 kilómetros de distancia del sitio de captura, ya que se devolvió el radiocollar, también hubo repetidos avistamientos de los pobladores locales, informando de coyotes portando radiocollares de colores vistosos, algunos otros habitaban en áreas donde no existen caminos o veredas y su seguimiento sistemático no fue posible.

Cuadro II.1.- Medidas morfométricas de los coyotes (*Canis latrans*) capturados en "La Michillía" y el canal electrónico de su radiocollar, instrumento que aportó datos de radiotelemetría.

IDENT.	CANAL	SEX	EDAD	PESO (kg)	LT	LCC	LCB ALT AZ			LC	AC
							(milímetros)				
Lucky	H024	H	AD	13.0	1111	810	360	530	100	19	10
Chencha	H059	H	AD	11.0	1200	900	290	490	99	21	9
Ubí	H102	H	AD	11.5	1190	780	300	530	97	20	10
Cambuja	H107	H	AD	13.4	1120	810	310	435	102	21	9
Lorenza	H100	H	AD	11.8	1180	880	290	500	99	15	8
Toña	H156	H	AD	7.0	1100	730	282	450	95	17	8
Clara	H097	H	AD	9.3	1140	830	310	510	98	19	9
Cleto1	M155	M	AD	13.0	1164	860	320	550	100	23	9
Cleto2	M088	M	AD	16.0	1280	950	340	520	109	21	10
Mateo	M165	M	AD	14.7	1150	850	300	470	99	19	8
Nacho1	M073	M	AD	13.0	1120	790	330	520	106	21	9
Nacho2	M027	M	AD	13.5	1120	790	330	520	106	21	9
Porfirio	M029	M	AD	14.0	1090	810	280	440	95	17	7
Pancho	M072	M	AD	14.5	1300	930	330	500	105	20	9
Pepe	M099	M	AD	11.2	1185	875	315	490	100	21	11
Martín	M004	M	AD	13.0	1270	930	330	550	98	22	12
Tacho	M061	M	AD	12.5	1215	830	325	530	97	22	10

H=Hembra; M=Macho; JU= Joven <2 años; AD=Adulto >2 años; LT=Longitud Total; LCC=Longitud de la cabeza a la base de la cola; LCB=Longitud de la cola desde su base; ALT=Altura a la cruz; AZ=Ancho Zigomático; LC=Longitud del Canino; AC=Ancho del Canino en su base.

Estas condiciones se han presentado en otros estudios (Andelt et al. 1979, Andelt 1985, Windberg 1988), donde se marcan a todos los individuos que se capturan, muchos de los cuales son crías, jóvenes en dispersión y transeúntes o errantes. Estas condiciones se trataron de evitar, al seleccionar a los coyotes que no alcanzaron los 9 kg para hembras y los 11 kg para machos, a pesar de esto muchos de los animales marcados no dieron los datos esperados.

La captura de hembras, en este caso fue más difícil que los machos, posiblemente se deba a la manera en que se desplazan en grupo, es decir que los machos van al frente y las hembras atrás, por lo cual el primero en caer en una trampa es el macho y la hembra tiene la oportunidad de cambiar de dirección, salirse de la vereda, además de conocer la trampa, luego de esta experiencia se hace muy sigilosa y aprende a evitarlas. Así es que, a pesar de ser depredadores abundantes, capturar coyotes es un reto para muchos tramperos profesionales, debido a que hay que conocer su comportamiento y poner a prueba la creatividad, colocando trampas sin que el coyote las perciba. En este sentido es muy importante no usar atrayentes o cebos, ya que esto funcionaría una vez y posteriormente aprenden que ese olor o cebo es un aviso de peligro. Lo más recomendable es colocar trampas al paso, donde transitan al trote, entre sus áreas de alimentación y sus áreas de descanso.

5.2 El tamaño del ámbito hogareño (AH) del coyote

A lo largo del estudio se incluyeron ocho períodos biológicos, los 15 coyotes proporcionaron una muestra de 69 estimaciones de AH, los tamaños mínimos de

muestras fueron 50 localizaciones por período biológico. Las siete hembras aportaron 28 estimaciones y los ocho machos 41 valores de AH. Dos machos fueron recapturados y se les cambió el radiocollar, y aportaron más datos que el resto de individuos (Cuadro II.1 y II.2).

El tamaño promedio del ámbito hogareño de la muestra aportada por todos los coyotes (hembras y machos) durante dos años fue de $11.79 \pm 3.77 \text{ km}^2$ ($n=69$). A pesar de no tener los mismos valores el tamaño promedio del AH de todos los coyotes durante 1991 ($12.37 \pm 3.64 \text{ km}^2$) y los valores estimados en 1992 ($11.09 \pm 3.83 \text{ km}^2$). No se encontraron diferencias significativas entre los dos años del estudio ($t=1.409$; g.l.=66; $p=0.163$).

En la Figura II.1 se aprecia un patrón fluctuante a lo largo de los períodos biológicos en el tamaño de AH. Los AH mayores se presentaron en el período de la Cría de Cachorros (14.77 y 14.67 km^2) y estas áreas disminuyeron poco para la Independencia de Crías (13.8 y 13.82 km^2); luego hubo una disminución más acentuada en la Reproducción (10.9 y 9.49 km^2), para finalizar el ciclo con la Gestación que tuvo las áreas más pequeñas (8.99 y 8.29 km^2). Se encontró variación significativa en el tamaño de los AH durante los períodos biológicos estudiados ($t=25.98$; g.l.=68; $p<0.001$), teniendo un intervalo entre 4.7 km^2 y 19.74 km^2 (Cuadro II.2).

Este patrón de variación se ha reportado recientemente en otros estudios con coyotes, los cuales han sido desarrollados principalmente en Norteamérica (Andelt 1985, Gese et al. 1988, 1990). Así Gese y sus colaboradores (1988) en el sureste de

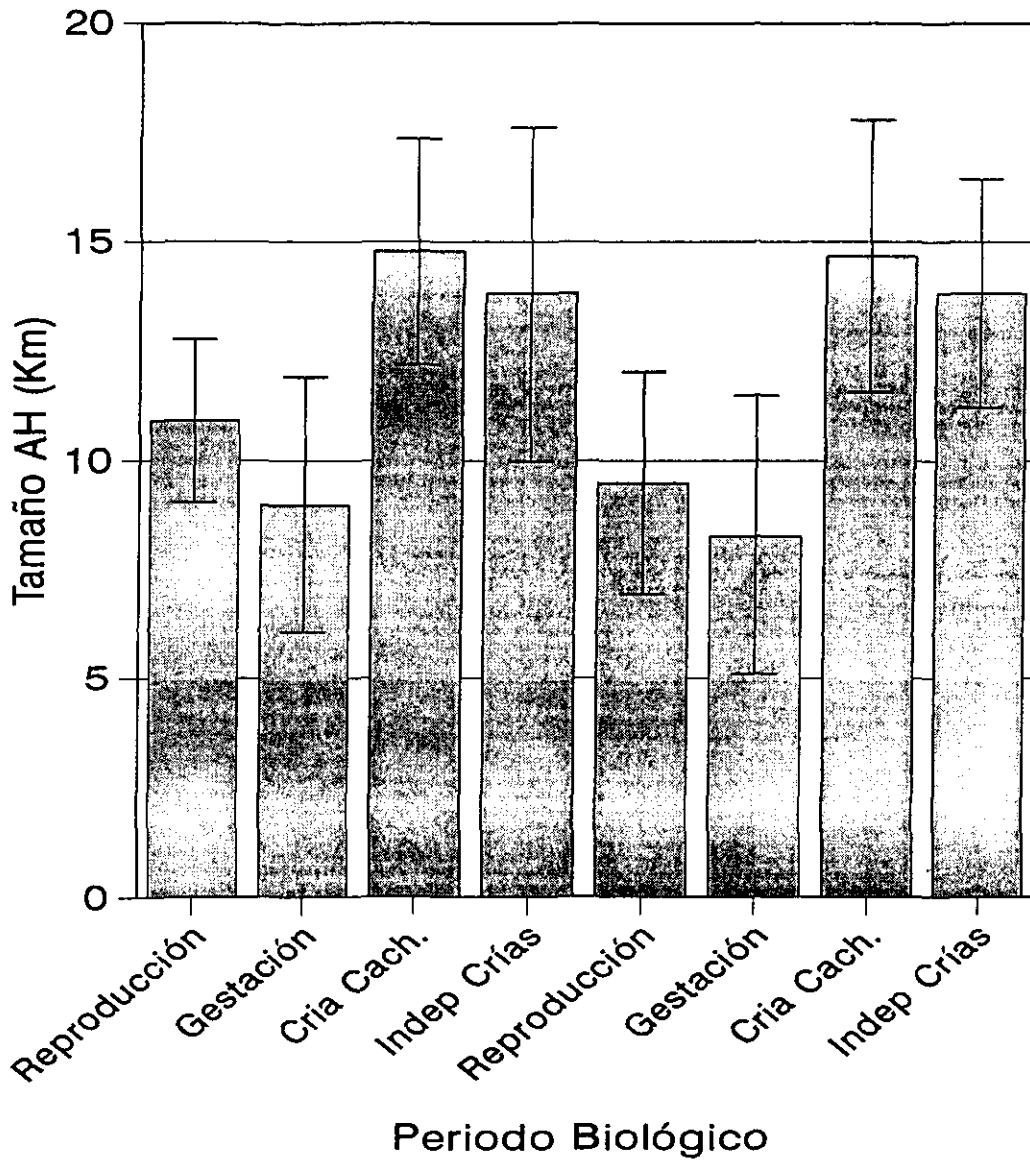


Figura II.1.- Patrón de variación significativa ($t=12.34$; $g.l.=7$; $p<0.005$) del tamaño promedio de ámbito hogareño y una desviación estándar, de todos los individuos con radiotransmisores, durante ocho períodos biológicos entre 1991 y 1992.

Colorado, marcaron y siguieron a 72 coyotes durante 4 años, obteniendo un tamaño promedio de AH de 11.3 km², muy similar a lo obtenido en el presente estudio (11.79 km²) para el mismo parámetro (Cuadro II.3).

Con respecto a los tamaños de AH durante los mismos períodos biológicos, los datos de "La Michilía" (Cuadro II.2) fueron ligeramente mayores a los que obtuvieron en Colorado, y el patrón fue similar, ya que en Reproducción tienen 8.63 km², en Gestación 8.87 km², en Cría de Cachorros 10.51 km² y en Independencia de Crías 9.04 km² (Gese et al. 1988).

En los estudios descriptivos se obtenían datos muy irregulares y actualmente se argumenta que los factores de esa variación son:

a) El uso de la estacionalidad tradicional de Primavera, Verano, Otoño e Invierno, donde los coyotes no adecuan sus movimientos según esta periodicidad, por lo cual se adoptó lo recomendado por Smith y sus colaboradores (1981), dividir el año en períodos biológicos, ya que son los que mejor describen y dan sentido biológico a los movimientos de los coyotes. Debido a que sus decisiones de moverse grandes o cortas distancias, así como sus decisiones de búsqueda de ciertos tipos de alimentos, fueron determinadas por el período fisiológico del individuo, edad y condición social, y así fue posible encontrar y explicar biológicamente estos cambios (Andelt et al. 1987, Brillhart y Kaufman 1995, MacCracken y Hansen 1984, Smith et al. 1981).

b) El otro factor es, lo heterogéneo de los métodos de estudios, sobretodo lo referente al tamaño de muestras y los problemas en los manejos estadísticos de ésta.

Sin embargo, hay que resaltar que en estudios de radiotelemetría existe una contienda entre la validez estadística del estudio y la información biológica (Bekoff y Mech 1984, Reynolds y Laundré 1990, Smith et al. 1981, Swihart y Slade 1985).

En este estudio, en el trabajo de campo se maximizó la toma de datos, obteniéndose radiolocalizaciones en intervalos cortos y secuenciales de tiempo, a pesar de que las premisas estadísticas de independencia de los datos pudieran ser violadas, debido a que muchos estudios restringen sus esfuerzos de muestreo de campo a intervalos largos de radiolocalizaciones que son datos estadísticamente independientes, pero sacrificando información biológica (Reynolds y Laundré 1990, Swihart y Slade 1985).

Así los tamaños de muestra constantes y los intervalos de tiempo en las localizaciones de día como de noche pretendieron mantener confiables los resultados del tamaño del AH y de su calidad biológica incluida.

5.2.1 Machos

Durante los dos años de estudio que incluyeron ocho períodos biológicos, los 8 coyotes machos aportaron una muestra de 41 estimaciones de AH (Cuadro II.2), de donde se determinó que el tamaño promedio del AH fue de $12.96 \pm 3.27 \text{ km}^2$ ($n=41$).

Al realizar la comparación entre el tamaño promedio del año 1991 ($13.07 \pm 3.23 \text{ km}^2$; $n=22$), contra el promedio obtenido del año 1992 ($12.83 \pm 3.40 \text{ km}^2$; $n=19$), no se encontraron diferencias significativas ($t=0.226$; g.l.=39; $p=0.821$), teniendo un rango de 7.9 km^2 hasta 19.36 km^2 (Cuadro II.2). A pesar que los datos de los años 1991 y 1992 fueron similares, no se mezclaron debido a que una parte importante de este capítulo es

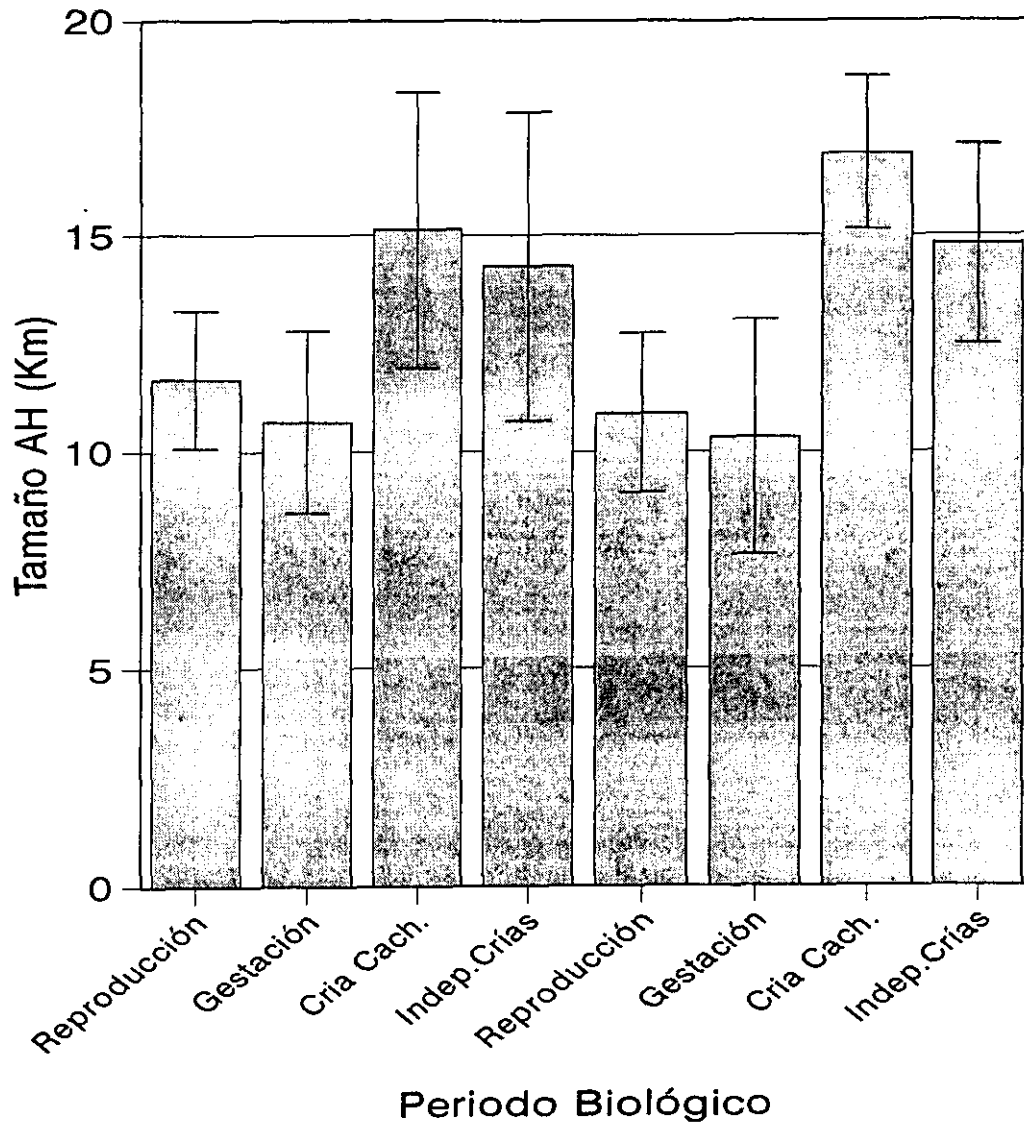


Figura II.2.- Patrón de variación significativa ($t=14.86$; $g.l.=7$; $p<0.001$), del tamaño promedio de AH y una desviación estandard, en los coyotes machos portadores de radiotransmisores, a lo largo de ocho períodos biológicos entre 1991 y 1992.

conocer si existe una correlación entre la disponibilidad del alimento a lo largo de dos años y la variación temporal del tamaño de AH en el mismo tiempo (Figura II.2).

En la Figura II. 2 se aprecian el tamaño de AH de los machos en el tiempo. Las áreas mayores se presentaron en el período de la Cría de Cachorros (15.14 y 16.91 km²) y éstas disminuyeron poco para la Independencia de Crías (14.28 y 14.80 km²), y luego hubo un descenso pronunciado en la Reproducción (11.67 y 10.89 km²), para finalizar el ciclo con las áreas más pequeñas en la Gestación (10.69 y 10.33 km²). Se encontró variación en el promedio del tamaño de los AH de los machos a lo largo de los períodos biológicos estudiados ($t=14.86$; $g.l.=7$; $p<0.0001$) (Cuadro II.2). Estudios en Texas (Andelt, 1985), Wyoming (Camenzind 1978) y Alberta (Bowen, 1982), no encontraron variación en los tamaños de AH a lo largo del año. En cambio, encontraron variación estacional en el tamaño del AH en Nebraska (Althoff y Gipson, 1981, Andelt y Gipson, 1979), Washington (Springer, 1982) y en Colorado (Gese et al. 1988). Estos estudios argumentan que la causa de la variación fue, algún factor externo a la población de coyotes, pero no mencionan cual. Solo Gese et al. (1988) argumentó que la causa de la variación, estuvo relacionada con la disponibilidad de hábitat (tipo de vegetación) a la que tuvieron acceso los coyote en sus territorios y por tanto al tipo de presas que ahí obtienen, es decir una medida indirecta de la disponibilidad de presas.

5.2.2 Hembras

A lo largo de los dos años de estudio que incluyeron ocho períodos biológicos, las 7 hembras aportaron una muestra de 28 estimaciones de AH (Cuadro II.2). Se determinó

que el tamaño promedio del AH fue de $10.05 \pm 3.85 \text{ km}^2$ (n=28).

Al comparar estadísticamente las muestras del año 1991 cuyo promedio fue de $11.35 \pm 4.08 \text{ km}^2$ (n=15), contra el promedio del año 1992 que fue de $8.56 \pm 3.05 \text{ km}^2$ (n=13) no se encontraron diferencias significativas (t=2.017; g.l.=26; p=0.0541).

En la Figura II.3 se distingue el mismo patrón de fluctuación en el tiempo, aunque con diferencias más acentuadas que en los machos, debido a que las áreas mayores se presentaron en el período de la Cría de Cachorros (14.22 y 11.67 km^2) y estas áreas decayeron poco para la Independencia de Crías (13.23 y 11.86 km^2), y luego hay un descenso más pronunciado en la Reproducción (9.64 y 7.38 km^2), para finalizar el ciclo con las áreas promedio más pequeñas durante la Gestación (6.17 y 5.75 km^2). Estos promedios de AH variaron a lo largo de los períodos biológicos en dos años (t=8.679; g.l.=7; p<0.005). En los estudios efectuados en Norteamérica la tendencia general es, que el tamaño del AH de las hembras es más reducido que el de los machos (Cuadro II.3), lo que en "La Michilía" también se encontró.

Con base en la disposición espacial de los territorios de las hembras, éstas debieron ser responsables del establecimiento y distribución de los grupos familiares de coyotes, así lo indican los datos obtenidos en "La Michilía", ya que las hembras reproductivas estudiadas no evidenciaron zonas compartidas o que se sobrepusieron de su AH en el período de Gestación. Aunque en los demás períodos biológicos si presentaron sobreposición de zonas, o áreas que comparten entre hembras vecinas. Aunque no coincidieron en las horas de uso, minimizando así la competencia por

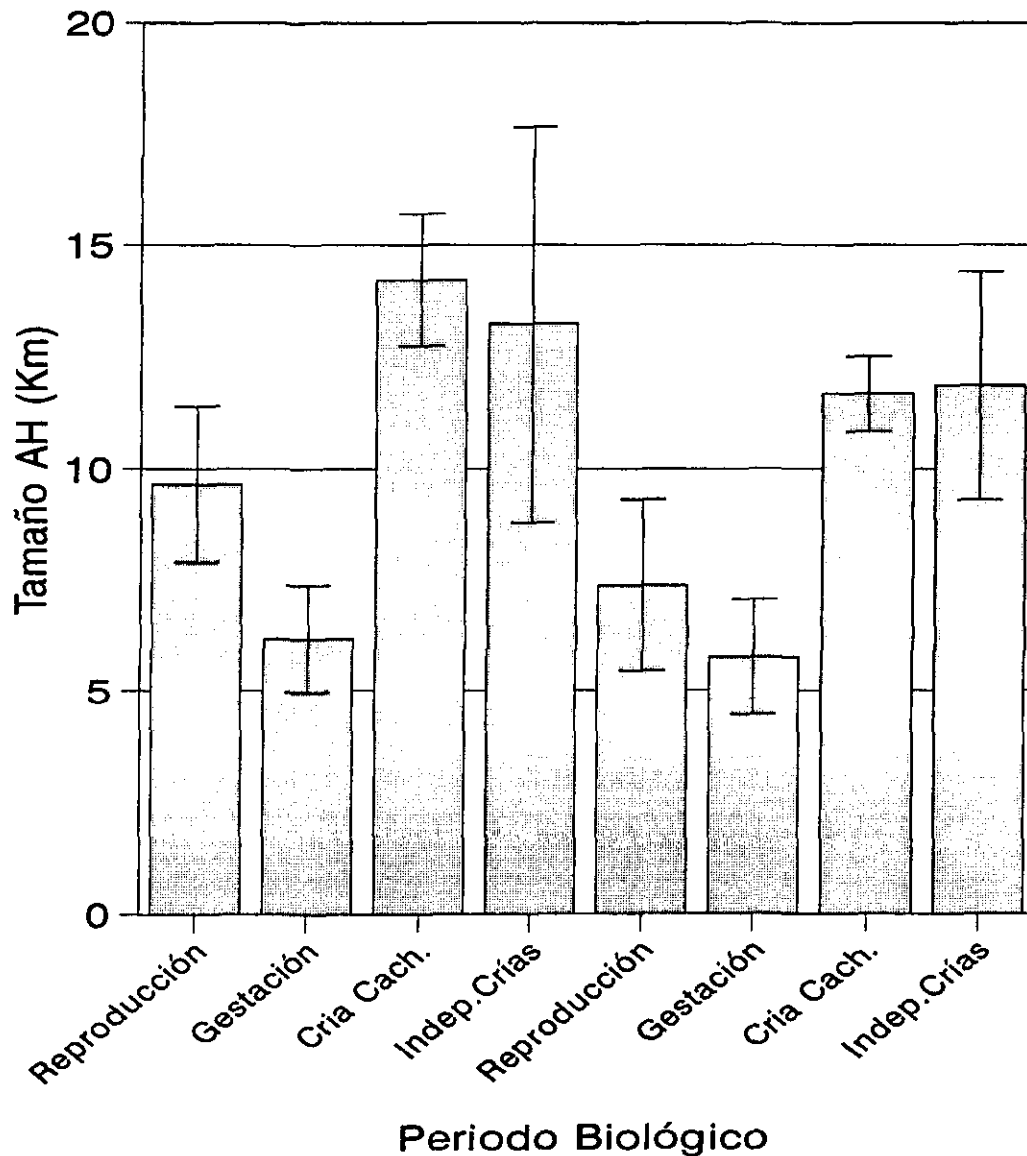


Figura II.3.- Patrón de variación del tamaño promedio de AH y una desviación estándar ($t=8.679$; $g.l.=7$; $p<0.005$), en las hembras portadoras de radiotransmisores, a lo largo de ocho períodos biológicos entre 1991 y 1992.

recursos en esa zona. Resultados similares se encontraron en Texas donde las hembras adultas y reproductivas mantienen áreas pequeñas y exclusivas (Andelt 1985, Windberg y Knowlton 1988). Estas hembras compartieron las mismas áreas con su pareja y con uno o dos coyotes (hembra o macho) asociados del año anterior (jóvenes), que no se habían dispersado, y que en este período de gestación ejecutan un papel muy importante en el éxito reproductivo de la familia, ya que ayudan a proveer alimento a la hembra gestante, como a los cachorros, en sus primeras semanas de nacidos. Por lo que estos datos aportan fuertes evidencias de que ellas son responsables de la distribución espacial de las familias y grupos de coyotes en la zona (Figura II.4). Esta característica también se encontró en los matorrales de Texas, donde se marcaron alrededor de 60 hembras (Windberg y Knowlton 1988).

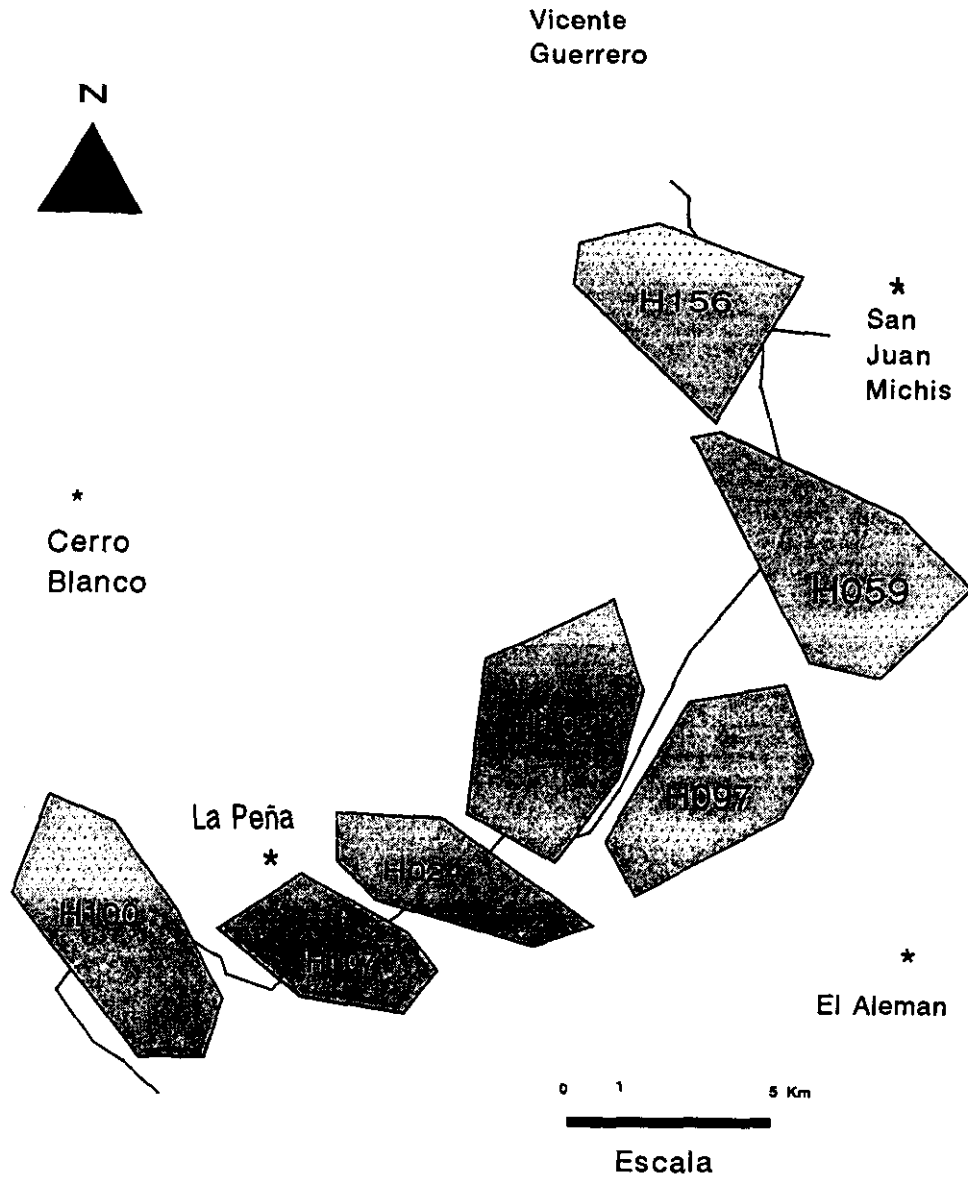


Figura II.4.- Distribución espacial de los coyotes hembras durante el período biológico de la Gestación, donde se observa la acentuada exclusividad de las áreas ocupadas.

CAPITULO II: El alimento y el ámbito hogareño

Cuadro II.2.- Estimaciones individuales del Ambito Hogareño (km²) en los períodos biológicos entre 1991 y 1992, así como su valor promedio y desviación estándar (DE) de hembras, machos y de todos los coyotes en "La Michilía", Durango.

Coyote	PERIODOS BIOLÓGICO							
	Reprod.	Gesta.	Cría Cach.	Indep.Cría	Reprod.	Gesta.	Cría Cach.	Indep.Cría
H107	7.91	5.42	12.75	19.74	---	---	---	---
H059	11.40	5.42	16.27	12.57	---	---	---	---
H102	---	---	---	7.62	9.07	7.38	11.27	13.66
H024	---	---	13.72	11.73	4.67	4.17	---	---
H097	9.63	7.57	14.16	14.51	---	---	---	---
H156	---	---	---	---	7.39	5.59	12.64	10.06
H095	---	---	---	---	8.41	5.87	11.12	---
M029	10.90	10.09	15.69	17.37	---	---	---	---
M165	13.66	14.41	16.96	19.36	11.98	---	---	---
M099	12.54	9.30	14.10	14.21	---	---	---	---
M155	11.74	9.88	17.10	9.46	10.05	8.86	19.35	16.88
M024	9.49	9.77	17.85	12.46	13.40	13.47	15.52	12.63
M072	---	---	9.17	12.85	9.02	7.90	---	---
M004	---	---	---	---	8.89	13.07	17.75	12.97
M061	---	---	---	---	12.02	8.34	15.64	16.73
HEMBRAS								
Promedio	9.64	6.17	14.22	13.23	7.38	5.75	11.67	11.86
DE±	1.74	1.21	1.48	4.42	1.93	1.31	0.83	2.54
MACHOS								
Promedio	11.67	10.69	15.14	14.28	10.89	10.33	16.91	14.80
DE±	1.58	2.10	3.21	3.58	1.84	2.71	1.78	2.32
COYOTES								
Promedio	10.91	8.99	14.77	13.81	9.49	8.29	14.67	13.82
DE±	1.84	2.9	2.58	3.81	2.53	3.18	3.11	2.61

Cuadro II.3.- Comparación del tamaño de AH de coyotes (machos y hembras) estimados por radiotelemetría y con el Método del Menor Polígono Convexo (MPC) en diferentes regiones de Norteamérica, incluyendo a este estudio en "La Michilía", Durango, México.

Región	Tamaño Promedio del Ambito Hogareño (km ²)				Método	Fuente
	Machos		Hembras			
	N	x	N	x		
Alberta, Canada	8	14.2	11	11.3	MPC	Bowen, 1982
Norte Minnesota	10	67.1	17	16.1	MPC	Berg y Chesness 1978
Wyoming	6	5.8	6	5.8	MPC	Camenzind 1978
Wyoming	4	11.6	4	11.6	MPC	Bekoff y Wells 1981
Utah	1	14.5	4	18.3	MPC	Hibbler, 1977
Oeste Arkansas	5	32.8	3	13.1	MPC	Gipson, 1972
Nebraska	5	28.2	4	24.2	MPC	Andelt y Gipson, 1979
Montana	5	12.0	--	--	MPC	Pyrah, 1984.
Texas	19	4.7	15	4.3	MPC	Andelt, 1985
Mapimí, Mex.	1	4.0	1	7.0	MPC	Hernández, 1990.
Michilía, Mex.	8	12.9	7	10.05	MPC	Servín (Este estudio)

5.3 Disponibilidad y consumo de los alimentos y su influencia en el tamaño del ámbito hogareño

Con base en los datos anotados en el Cuadro II.4, se han realizado las correlaciones estadísticas. Para hacerlo, se transformaron los valores de biomasa de g/ha a kg/ha y de la misma forma los valores calóricos de cal/kg a Kcal/kg.

Al analizar la Figura II.5, que representó el cambio del tamaño de AH y el consumo de alimentos (Kcal/kg), a lo largo de los períodos biológicos estudiados, se observó una correlación entre ambas variables. En los períodos de Reproducción y Gestación en que el AH fue reducido, los consumos totales de alimento por el coyote (evaluado en kilocalorías), fueron los más altos en el año con 381.87 kcal/kg en Reproducción y con 379.74 Kcal/kg en Gestación. Durante el siguiente período de Cría de Cachorros, el promedio de AH se incrementó significativamente, mientras que el consumos de calorías se redujo a 339.04 Kcal/kg, este mismo patrón de variación se presentó en el siguiente año.

De tal manera que al efectuar el análisis, se encontró una correlación negativa entre el consumo de calorías Totales y el tamaño del AH a lo largo de los períodos biológicos ($r_s = -0.65$; $n=8$; $p=0.07$).

También se encontró una correlación significativa entre el tamaño del AH de los coyotes y el consumo de calorías aportadas por los mamíferos ($r_s = -0.742$; $n=8$; $p=0.034$). En este caso la tendencia de los coyotes fue, cuando tuvieron un AH pequeño el consumo de mamíferos fue alto y en los períodos en que el tamaño de AH fue amplio

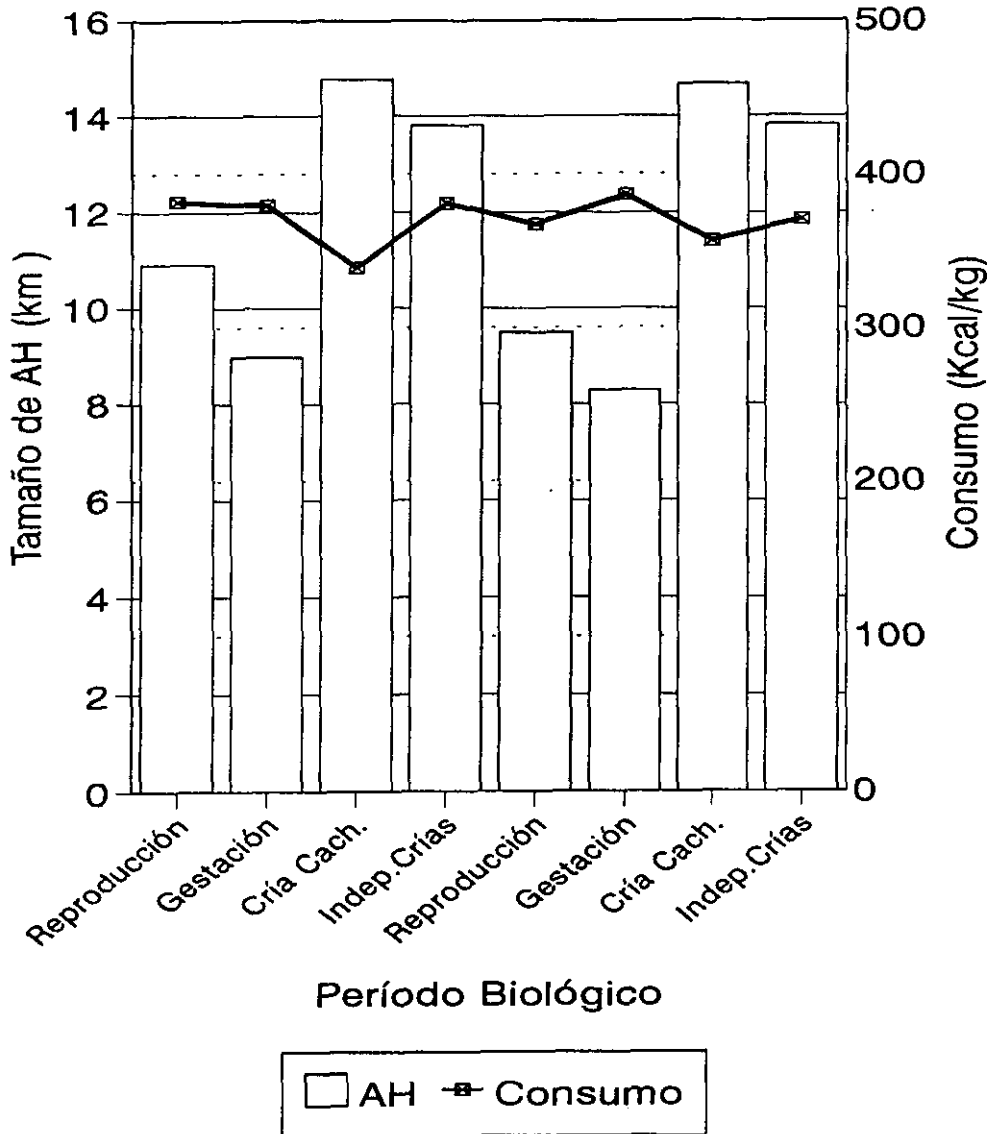


Figura II.5.- Relación entre el tamaño promedio del AH de los coyotes marcados con radiotransmisores y el consumo de alimentos a lo largo del estudio. el consumo de mamíferos fue bajo.

Finalmente, se observó correlación significativa, entre el tamaño del AH del coyotes y su consumo de calorías aportadas por los frutos de *Juniperus deppeana* ($r_s=0.749$; $n=8$; $p=0.039$). Se presentó una tendencia general en los coyotes que, cuando tuvieron un AH grande, el consumo de frutos fue alto y en los períodos en que el tamaño de AH fue reducido el consumo de frutos disminuyó (Fig. II.7 y Fig. II.8).

Esta relación en los datos, condujo a postular que los coyotes "tomaron decisiones" ventajosas al elegir su alimento y mantienen su tamaño de AH, con base en su estado fisiológico. También fortalecen la hipótesis del incremento en la eficiencia energética de los coyotes, cuando eligieron alimentos de alta calidad nutricional (mamíferos) en períodos donde su éxito reproductivo se debió incrementar (Reproducción y Gestación), y redujeron su gasto energético por desplazamientos, manteniendo un AH reducido. En otros períodos, estas decisiones fueron menos rigurosas, cuando consumieron frutos, estos aportaron la cantidad de calorías que les sirvió sólo para sobrevivir (Cría de Cachorros e Independencia de Crias), haciendo de este un período no crítico (Cuadro II.4).

En el período biológico de la Reproducción, los coyotes mantuvieron un reducido AH y consumieron importantes cantidades de pequeños mamíferos, que les fueron rentables en valor nutricional y energético (178.57 y 222.03 Kcal/kg) y fueron los más altos del año. En este período buscaron tener ganancias energéticas de su relación de ingestión/gasto (Kcal/kg), de tal manera que esta ganancia energética la invirtieron en la reproducción, como el crecimiento de testículos, producción de esperma en machos

y crecimiento de ovarios y producción de óvulos en hembras (Bronson 1989, MacNab 1989, Robins 1993), además de conductas como cortejo, montas y copulas, marcaje oloroso y cuidado de su territorio (Bekoff 1981, Gittleman 1989, Mace et al. 1984) (Cuadro II.4).

En la Gestación, se obtuvo el promedio más reducido del AH del año y también se combinó con importantes consumos de mamíferos (167.05 y 227.79 Kcal/kg), lo que se tradujo en una calidad nutricional alta y energética (Cuadro II.4). En este período los datos de "La Michilfa" sugieren que los coyotes incrementaron al máximo sus ganancias energéticas, con el mismo propósito que en el período biológico anterior y estas ganancias fueron invertidas en el mantenimiento de sus funciones y fisiología reproductiva, como crecimiento fetal de la prole y la producción de leche, procesos que en los mamíferos demandan los costos energéticos más altos (Bronson 1989, Gittleman 1989, Mace et al. 1984, MacNab 1963, Robbins 1993, Schmidt-Nielsen 1984). En este periodo, una importante inversión energética fue requerida por las actividades fisiológicas, por lo que disminuyó aún más la actividad territorial, acentuándose las ganancias energéticas, con la estrategia de buena calidad alimentaria y manteniendo el tamaño del AH reducido (Figura II.5).

En la Cría de Cachorros, las necesidades y destinos energéticos cambiaron drásticamente. En este período se produjeron cambios rápidos, ya que los cachorros en sus primeras semanas de nacidos mantuvieron al grupo alrededor de la madriguera, aportando alimento. Conforme van creciendo y pudieron desplazarse cada vez mayores

distancias para buscar alimento, por lo que el tamaño promedio del AH se incrementó notablemente. Se observó un fuerte cambio en poco tiempo en la elección de alimentos, ya que los pequeños mamíferos aparecen menos en su dieta y van consumiendo más frutos, que pasaron a ser su fuente principal de energía (Figura II.5; Cuadro II.4).

Con el crecimiento de los cachorros, disminuyeron las altas demandas energéticas para los padres; también durante este período que se presentaron las disponibilidades de alimento más bajas del año en la zona de estudio, es decir los recursos alimentarios fueron escasos. La biomasa disponible de pequeños mamíferos fue la más baja encontrada en la zona durante el año, de tal manera que este alimento de alta calidad fue difícil de conseguir. En cambio en ese período se inició un lento incremento en la disponibilidad de frutos (5.99 y 5.68 kg/ha), que fue aprovechado por el coyote incrementando su consumo (205.5 y 198.6 kcal/kg), redituándole el mayor aporte energético de esa temporada, por encima de los mamíferos, que su disponibilidad fue la más baja del año (7.52 kg/ha y 10.07 kg/ha), y su consumo les aportó también menores cantidades de energía (51.32 y 117.18 Kcal/kg) (Cuadro II.4). Los insectos (Ortópteros) incrementaron sus poblaciones como una respuesta rápida a las lluvias, fueron consumidos en este período como un alimento alternativo por el coyote, así incrementaron su ingesta de proteínas de origen animal, ya que fue una presa con una calidad nutricional y energética intermedia (3342.17 Kcal/kg) entre lo valores de los mamíferos (5236.6 Kcal/kg) y los frutos (3137.43 Kcal/kg) (Cuadro I.5).

En este período se observó, que los padres viajan en compañía de sus crías,

sugiriendo que los adultos enseñaron a elegir sus alimentos a sus cachorros y también a recorrer más allá de sus límites el AH familiar, por lo que éste se incrementó notablemente (Figura II.5).

Durante este tiempo los coyotes eligieron su alimento para sobrevivir, ya que las condiciones climáticas fueron más benignas, la temperatura ambiente templada y el consumo metabólico para mantener su temperatura corporal debió ser menos demandante. Así, buscaron alimentarse como un trabajo individual, debido a que sus demandas energéticas fueron menos severas. Estas mismas observaciones han sido hechas por Bekoff y Wells (1981) en Wyoming, donde los coyotes en este período pasaron una gran parte de su tiempo cazando pequeños mamíferos y consumiendo frutos en forma solitaria.

Durante la Independencia de Crías las necesidades y destinos energéticos fueron similares al período anterior. Ya que las crías crecieron y la dependencia sobre el aporte de alimentos se redujo notablemente. Los coyotes nacido hace unos meses, fueron capaces de proveerse su alimentación, principalmente de frutos en esta época. Los adultos reproductivos y territoriales, viajaron con estas crías y sus movimientos fueron amplios, reflejándose en el gran tamaño del AH, al igual que el período anterior (Figura II.5 y Cuadro II.2).

Durante este tiempo los coyotes eligieron su alimento para sobrevivir, ya que las condiciones climáticas fueron más benignas, la temperatura ambiente templada y el consumo metabólico para mantener su temperatura corporal debió ser menos

demandante. Así, buscaron alimentarse como un trabajo individual, debido a que sus demandas energéticas fueron menos severas. Estas mismas observaciones han sido hechas por Bekoff y Wells (1981) en Wyoming, donde los coyotes en este período pasaron una gran parte de su tiempo de cazando pequeños mamíferos y consumiendo frutos en forma solitaria.

Durante la Independencia de Crías las necesidades y destinos energéticos fueron similares al período anterior. Ya que las crías crecieron y la dependencia sobre el aporte de alimentos se redujo notablemente. Los coyotes nacido hace unos meses, fueron capaces de proveerse su alimentación, principalmente de frutos en esta época. Los adultos reproductivos y territoriales, viajaron con estas crías y sus movimientos fueron amplios, reflejándose en el gran tamaño del AH, al igual que el período anterior (Figura II.5 y Cuadro II.2).

Los coyotes mantuvieron un amplio AH, y continuaron consumiendo importantes cantidades de frutos, que les aportaron cierto valor nutricional y energético (178.57 y 222.03 Kcal/kg). En esta época, el balance energético (ingestión/gasto en Kcal/kg) no debió ser alto, y los adultos reproductivos, iniciaron su preparación para el siguiente período reproductivo.

La influencia de los pequeños mamíferos y frutos, como alimento que les aporta nutrición y energía, toma dos vertientes; una para los machos y otra para las hembras. Ya que los requerimientos metabólicos de ambos son diferentes. Quizá estas vertientes

Cuadro II.4.- Valores estimados para los pequeños mamíferos (roedores, ardillas y lagomorfos) y frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*), como alimentos disponibles en forma de: (1) Biomasa (kg/ha), (2) valor energético (Kcal/kg) y (3) en porcentaje de consumo. Estos valores se correlacionaron con los tamaños promedio de AH (km²) encontrados en los coyotes a lo largo de los periodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango.

Periodos Biológicos

	Reprod.	Gesta.	Cría Cach.	Indep.Crías	Reprod.	Gesta.	Cría Cach.	Indep.Crías
O M 1	8.51	8.89	7.52	7.75	15.36	16.75	10.07	11.46
F M 2	44456.8	46556.9	39382.2	40586.7	80440.3	87719.7	52736.6	59701.8
E								
R F 1	5.49	3.41	5.99	20.65	5.76 3.02	5.68	19.60	
T F 2	17222.1	10697.2	18790.6	64779.1	18069.1	9473.7	17818.2	61485.2
C M 3	34.1	31.9	9.8	32.5	42.4	22.5	43.5	34.2
O M 2	178.57	167.05	51.32	170.19	222.03	227.79	117.82	179.10
N								
S F 3	58.3	56.5	65.5	58.7	41.7	63.3	41.3	52.2
U F 2	182.91	177.26	205.50	184.17	130.83	129.57	198.60	163.77
M								
O T 2	361.48	344.31	256.82	354.36	352.86	357.36	316.42	342.87
T AH ♀♀	9.64	6.17	14.22	13.23	7.38	5.75	11.67	11.86
A								
M AH ♂♂	11.67	10.69	15.14	14.28	10.89	10.33	16.91	14.80
A								
Ñ AH Coyote	10.91	8.99	14.77	13.81	9.49	8.29	14.67	13.82
O (♀ y ♂)								

M=Mamíferos; A=Ardillas; F=Frutos de Tazcate; T=Total (Mamíferos más Frutos).

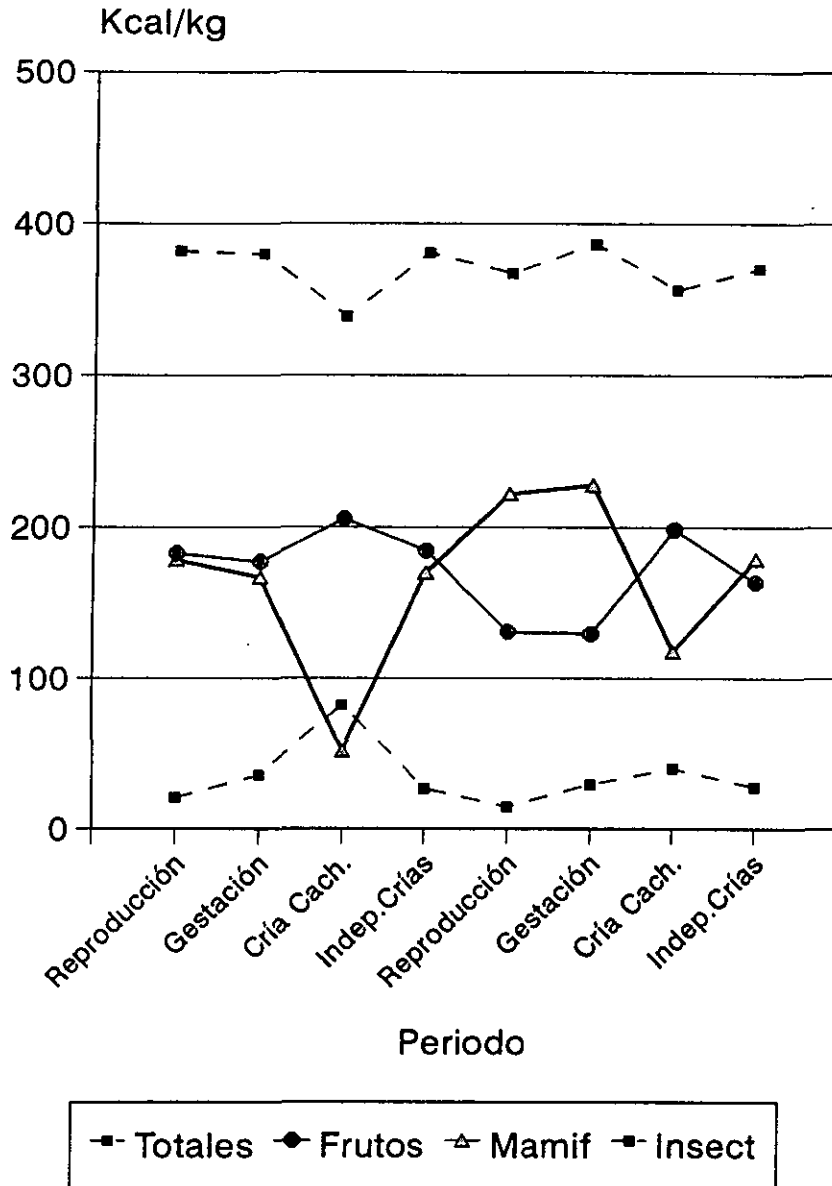


Figura II.6.- Calorías aportadas por las clases de alimentos consumidos por los coyotes en los diferentes periodos biológicos, en el área de estudio.

expliquen mejor las diferencias en los tamaños del AH encontradas en ambos sexos.

5.3.1. Machos

La influencia de la disponibilidad y consumo de los pequeños mamíferos con respecto al tamaño de AH, tuvo una correlación negativa significativa ($r_s = -0.742$; $n=8$; $p=0.034$). Como se aprecia en la Figura II.7a, el tamaño de AH tuvo una relación inversa al consumo de mamíferos durante los dos años de estudio. En los períodos de Reproducción y Gestación el AH fue reducido, mientras que el consumo de mamíferos y su aporte calórico fue alto, con una relación ingesta/gasto favorable. Acumularon energía y la invirtieron en funciones reproductivas principalmente y, cuando la hembra se encontraba en su gestación muy avanzada, los machos se encargaron de proveer alimento a la hembra y posteriormente a los cachorros. Otra actividad importante, fue el mantenimiento del territorio. Durante estos dos períodos fue importante para su éxito reproductivo, el trabajo de pareja y como grupo.

En los seguimientos por radiotelemetría se apreció, como funcionó este trabajo cooperativo de pareja y grupos reproductivos, ya que la hembra restringió sus desplazamientos alrededor de su madriguera; mientras, el macho reproductivo realizaba recorridos largos y rápidos hacia las áreas abiertas de pastizal, cazaba y regresaba a la madriguera entregar la presa. Donde hubo un colaborador como tercer miembro en el grupo reproductivo, éste se dirigía hacia otras áreas con el mismo objetivo, cazaba y llevaba alimento a la hembra y cachorros de su grupo reproductivo. Este trabajo cooperativo se realizó durante unas tres semanas y conforme los cachorros crecían, fue

disminuyendo el ritmo de actividad y de viajes. Los cachorros crecieron rápidamente y comenzaron a desplazarse junto con su madre más lejos de su madriguera para aprender a proveerse de alimento.

Para los siguientes períodos de Cría de Cachorros e Independencia de Crías, los coyotes tuvieron un AH grande y los consumos de mamíferos y sus aportes nutricionales disminuyeron, en particular en el período de Cría de Cachorros, se observaron las diferencias más drásticas en los dos años (Figura II.7b). Este decremento del consumo de pequeños mamíferos, se debió a dos factores; a) es un período en que disminuyen naturalmente las poblaciones de presas (roedores y lagomorfos) en la zona de estudio y, b) los compromisos en la crianza de los cachorros disminuyeron también. Se notó un incremento de consumo de mamíferos en el siguiente período, la Independencia de Crías, debido a que las poblaciones de presas reinician su crecimiento y aumentó su disponibilidad, esto lo aprovechó el coyote, para consumirlos y así también se preparó nutricional y energéticamente para el siguiente año reproductivo.

Con respecto a la relación tamaño de AH y frutos consumidos, se encontró una correlación positiva significativa ($r_s=0.745$; $n=8$; $p=0.033$). En la Figura II.7b, es notoria la variación del AH, mientras que el consumo de frutos fue más constante, incluso con respecto a la figura que muestra la relación con los mamíferos. En los frutos las variaciones en su consumo, siguieron las variaciones del tamaño de AH, de tal manera que durante los períodos de Reproducción y Gestación, con áreas pequeñas, los consumos fueron los menores del año. Como se mencionó, debido a que es una época

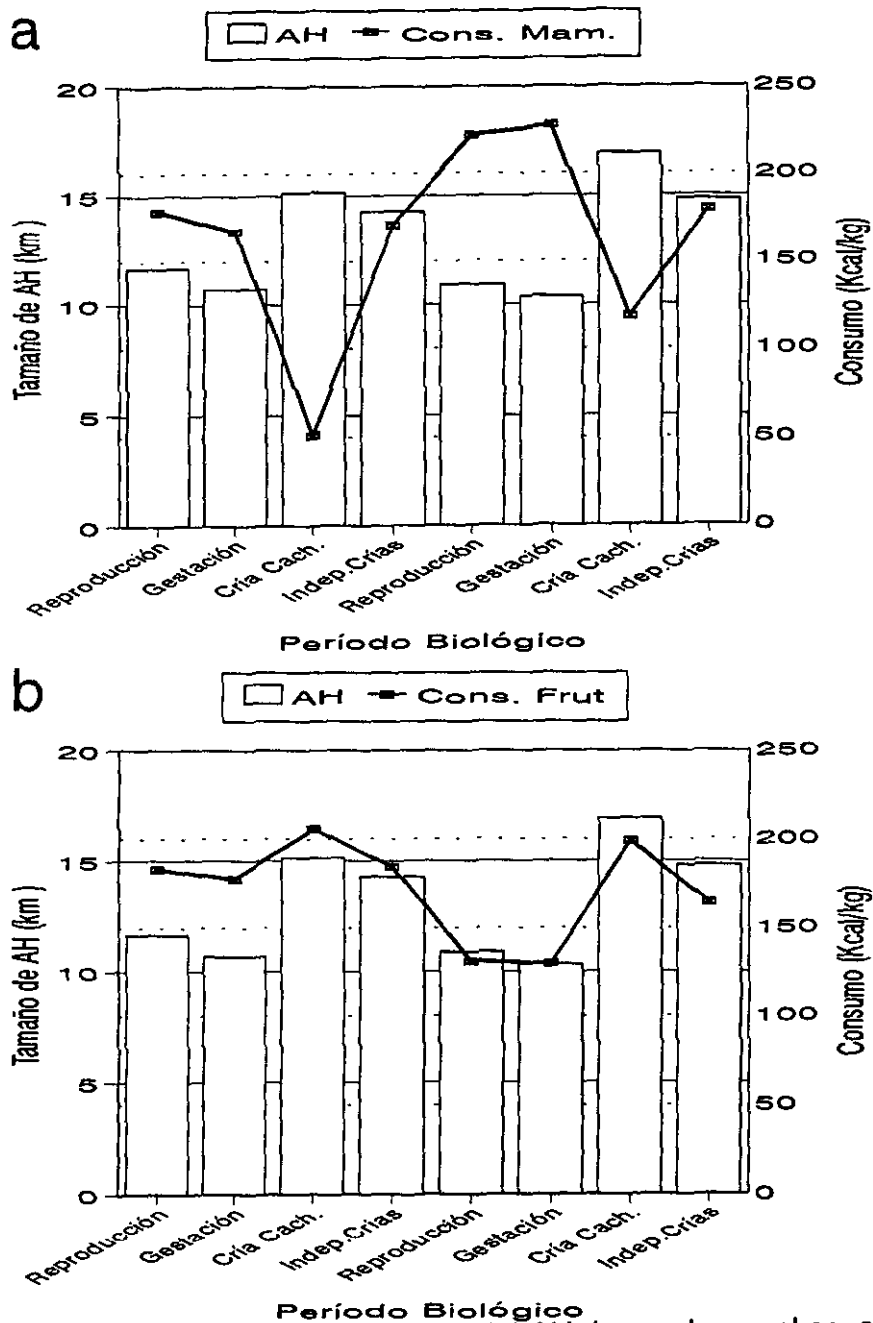


Figura II.7.- Relación entre el tamaño promedio del AH de machos y el consumo de: (a) pequeños mamíferos ($r_s = -0.742$; $p = 0.034$), y (b) frutos de *J. deppeana* ($r_s = 0.745$; $p = 0.033$), a lo largo del estudio.

crítica en la reproducción, eligieron alimentos nutritivos y energéticos, y los frutos no llenan estas cualidades. Cabe hacer mención que, las muestras de excretas con frutos de estos períodos, posiblemente provengan de coyotes no reproductivos, jóvenes, seniles y los errantes o transeuntes. Mientras los coyotes reproductivos son los que dejan las muestras con restos de mamíferos.

En cambio en la época de Cría de Cachorros y en la Independencia de Crías las áreas y los consumos de frutos se incrementaron. En estas épocas disminuyó la disponibilidad de mamíferos, la disponibilidad de frutos se incrementó, tornándose abundantes, por lo que los coyotes aprovecharon esta cualidad. En estos períodos biológicos, los coyotes tuvieron demandas metabólicas menos severas que en los dos períodos anteriores, las hembras se desplazaron más lejos de su madriguera y se proveeyeron a si mismas y a sus cachorros de alimento. Los machos disminuyeron sus recorridos y también disminuyó la presión por la elección de buena calidad de alimento, dedicándose a buscar y consumir el alimento más abundante de esta temporada del año, que fueron los frutos.

5.3.2. Hembras

En las hembras, la influencia de la disponibilidad y consumo de mamíferos con el tamaño de AH tuvo un correlación negativa significativa ($r_s = -0.726$; $n=8$; $p=0.041$).

Como se aprecia en la Figura II.8a, el tamaño de AH tuvo una relación inversa con el consumo de mamíferos durante los períodos biológicos de dos años. En los períodos de Reproducción y Gestación, el AH fue reducido y el consumo de pequeños mamíferos

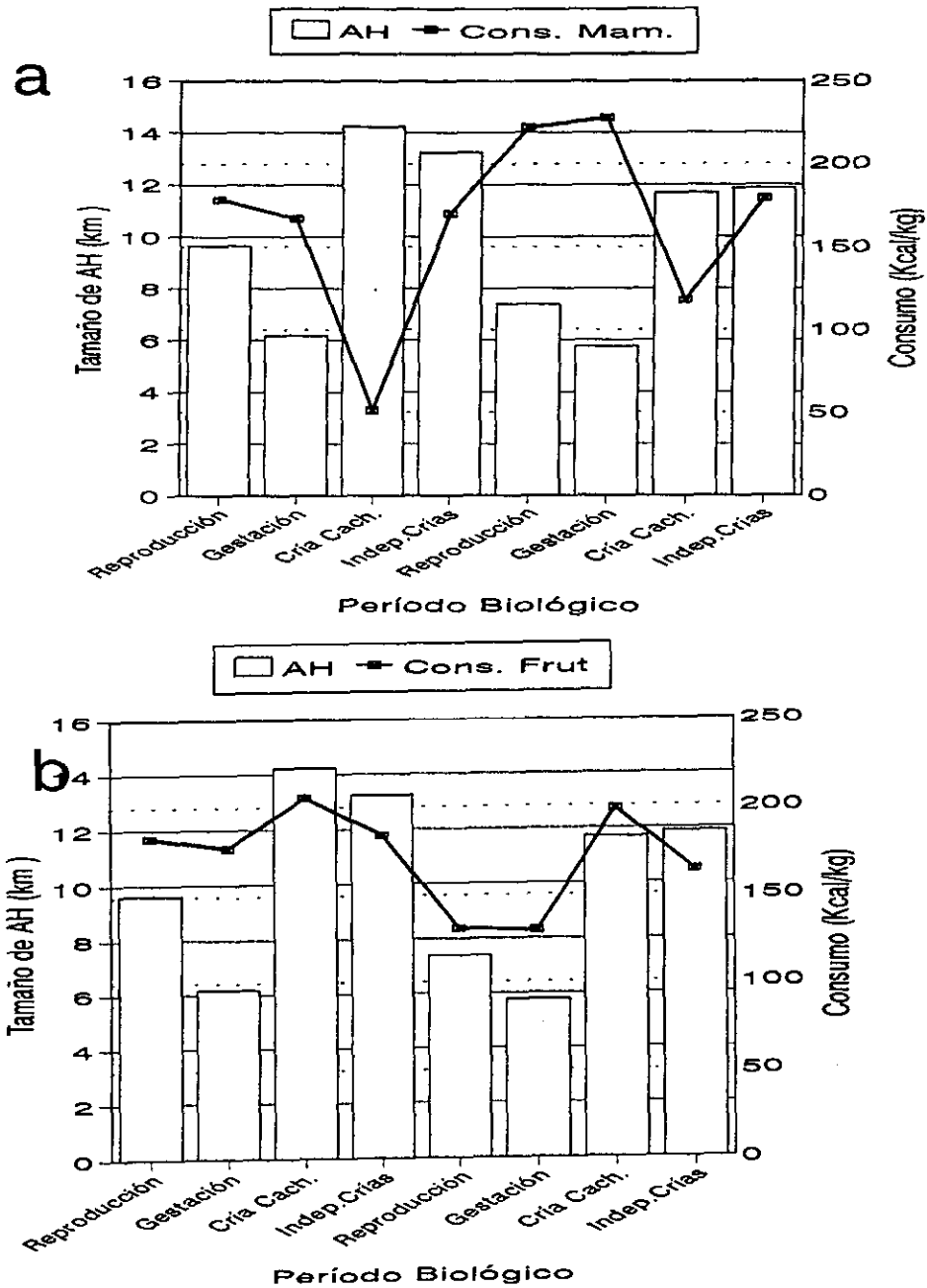


Figura II.8.- Relación entre el tamaño promedio del AH de las hembras y el Consumo de: (a) Mamíferos ($r_s = -0.7268$; $p = 0.041$), y (b) Frutos de *J. deppeana* ($r_s = 0.7297$; $p = 0.039$), a lo largo del estudio.

se incrementó así como su aporte calórico fue el más alto del año. A diferencia de los machos, la relación ingesta/gasto debió ser de ganancia energética. Esta fue destinada a funciones reproductivas, tales como maduración de ovarios y producción de óvulos en la reproducción y, en la gestación se destinaron estas ganancias energéticas al crecimiento fetal y la producción de leche. Como éstas son funciones fisiológicas que demandan altos costos energéticos, una estrategia que han desarrollado las hembras de coyotes es restringir sus movimientos y por tanto un AH reducido. El macho del grupo reproductivo aportó alimentos a la hembra gestante y luego que nacen las crías, también son incluidas en el aprovisionamiento de alimentos. Por observaciones parciales, se conoce que, la hembra en la primera semana después del parto, pasó la casi totalidad de su tiempo en la madriguera y en un reducido perímetro alrededor de esta, y su principal actividad fue amamantar a sus cachorros a intervalos de 4 a 5 h durante las 24 h y darles protección y cobijo (Servín 1997). Mientras que los cachorros crecen, la hembra progenitora pudo despegarse de la madriguera y alimentarse en sus alrededores, así paulatinamente sus movimientos se fueron incrementando. Estas observaciones se fortalecieron y complementaron con los datos de radiotelemetría (Capítulo III), ya que en este período los patrones de actividad circadiana, mostraron frecuentes viajes a sitios de alimentación y el regreso a la madriguera, por parte de los machos, en cambio hubo una reducida actividad locomotora por parte de las hembras. No fueron realizadas observaciones para asegurar este comportamiento en los animales marcados, debido a que si son molestados, se mudan de madriguera y se prefirió no hacer observaciones

sistemáticas, e intentar obtener datos paralelos en este período.

Las hembras eligieron consumir a los pequeños mamíferos como su fuente rica de nutrientes y calorías en los períodos de Reproducción y Gestación, como una estrategia conductual para maximizar su éxito reproductivo. Luego se presenta una disminución en la disponibilidad de presas (pequeños mamíferos), que junto con la disminución de compromisos de crianza para los cachorros, los frutos pasan a ser su principal fuente de energía y el tamaño del AH también se modificó, incrementándose.

En las hembras, la influencia de la disponibilidad y consumo de frutos con respecto al tamaño de AH, tuvo una correlación significativa ($r_s=0.729$; $n=8$; $p=0.0399$). Como se aprecia en la Fig. II.8b, el tamaño del AH tuvo una estrecha relación con el consumo de frutos durante los dos años de estudio. Se observó que, en el primer año el consumo de frutos fue constante y durante el segundo año se presentó una variación más acentuada. Durante los primeros períodos de Reproducción y Gestación, el AH fue reducido, y el consumo de frutos y su aporte calórico fue abundante, pero menor al que se presentó en la Cría de Cachorros e Independencia de Crías. Esta situación fue diferente para el año siguiente, donde el AH fue de los más reducidos y el consumo de frutos también disminuyó.

Las variaciones en el tamaño del AH, fueron seguidas por variaciones similares en el consumo de frutos a lo largo de los dos años, de tal manera que el resultado fue una correlación positiva significativa entre ambas variables. Los coyotes respondieron rápidamente a los cambios que se presentaron en años consecutivos, con respecto a la

disponibilidad de recursos alimentarios. En los datos, se observó una diferencia sutil entre la disponibilidad de recursos de un año a otro en la disponibilidad y en su consumo (Fig. II.7 y II.8). También son evidentes las respuestas en los tamaños de AH en estos dos años; los datos sugirieron que el éxito reproductivo en estos años, debió de haber variado sutilmente.

Cuadro II.5.- Biomasa disponible de pequeños mamíferos (g/ha) en el bosque de encino-pino, en el pastizal y total, así como la disponibilidad de frutos de *Juniperus deppeana* (g/ha) en el pastizal y su consumo (P.A.), durante los períodos biológicos de 1991 y 1992, en "La Michilía", Durango.

Período Biológico	Disponib. Roedor Bosque ¹ (g/ha)	Disponib. Roedor Pastizal (g/ha)	Disponib. Lagomorfo Pastizal (g/ha)	Disponib. Mamífero Pastizal ² (g/ha)	Disponib. MAMIFERO TOTAL ³ (g/ha)	Consumo MAMIFERO TOTAL (%)	Disponib. FRUTOS TOTAL ⁴ (g/ha)	Consumo FRUTOS TOTAL (%)
Reproducción	3,818	775	3,916	4,691	8,509	34.1	5,485.6	58.3
Gestación	5,011	768	3,111	3,879	8,890	31.9	3,408.9	56.5
Cría Cach.	5,956	628	932	1,560	7,516	9.8	5,989.7	65.5
Indep. Crías	4,789	224	2,741	2,965	7,754	32.5	20,684.2	58.7
Reproducción	4,247	1,719	9,398	11,117	15,364	42.4	5,761.4	41.7
Gestación	6,822	2,460	7,466	9,926	16,748	22.5	3,020.3	63.3
Cría Cach.	6,574	1,260	2,236	3,496	10,070	43.5	5,684.1	41.3
Indep. Crías	4,496	385	6,578	6,963	11,459	34.2	19,597.5	52.2
Promedio DE	5,214.1	1,027.4	4,547.2	5,574.6	10,788.7	31.36	8,700.1	54.68
TOTAL	1,108.9	749.6	2,935.2	3,432.7	3,507.8		69,901	
TOTAL	41,713	8,219	36,378	44,597	86,310			

¹ La Oferta de Roedor del Bosque incluye roedores como *Peromyscus* spp., *Tamias bulleri*, *Spermophilus variegatus*.

² La Oferta Mamífero del Pastizal incluye roedores (*Peromyscus* spp., *Sigmodon* spp.) y liebres (*Lepus californicus*).

³ La OFERTA MAMIFEROS TOTAL es la suma del Bosque y el Pastizal.

⁴ La OFERTA FRUTOS TOTAL es exclusivamente Tázcate (*Juniperus deppeana*) del Pastizal

6. CONCLUSIONES

El tamaño del AH encontrado en este estudio es semejante al de otros estudios en áreas boscosas de Norteamérica y difiere de lo encontrado en las zonas áridas. Los patrones de alimentación variaron en función del hábitat y de la disponibilidad de alimentos. En la literatura, se logra apreciar un gradiente Norte-Sur de la distribución de estos depredadores, siendo carnívoros más estrictos y con menor diversidad su alimentación en el norte y hacia el sur, su alimentación se diversifica, disminuyendo sus cualidades de carnívoro estricto y adquiriendo cualidades de omnivoría.

En "La Michilía", Durango, se encuentra en la parte media de la distribución regional de América y su alimentación fortalece este patrón, ya que comparte cualidades similares de, carnivoría y omnivoría, la elección de dieta está en función de la disponibilidad del alimento y de su período biológico.

Las hembras reproductivas son un factor importante para la distribución espacial de los AH de los grupos familiares en el área, ya que se observó que éstas no sobreponen su ámbito hogareño con otra hembra reproductiva vecina.

En "La Michilía" se ha explicado cuantitativamente la relación entre la variación de la alimentación y la del tamaño del AH. Al describir las decisiones que los coyotes tomaron para incrementar no sólo su sobrevivencia, sino también su éxito reproductivo. De tal manera que dieron respuestas rápidas y plásticas, explicando la gran capacidad de este depredador a los distintos ambientes cambiantes en Norteamérica.

Los coyotes durante el año, tendieron a efectuar una combinación, elegir

determinados alimentos y mantener un tamaño óptimo de AH. Si hacen la elección correcta, les redituará en ganancias energéticas, que destinará a incrementar su éxito reproductivo. La información acumulada en este capítulo, será un punto de partida objetivo y de gran utilidad para los planes de manejo y control de la población de coyotes en los bosques templados del noroeste de México, que tradicionalmente han desarrollado actividades ganaderas.

Esta investigación introdujo la visión en el campo, de la ecología conductual de las relaciones depredador-presa. Estas tradicionalmente han sido descritas y explicadas desde una visión de la ecología poblacional. Donde las respuestas numéricas no explican del todo la dispersión, persistencia y crecimiento de las poblaciones de este depredador. Por lo que ha sido necesario desarrollar estudios con grupos reproductivos y residentes, para contestar preguntas más específicas de las causas de sus movimientos y alimentación poblacional. Esta visión esta creciendo recientemente y se piensa que será un puente importante entre, la teoría conductual y la biología de la conservación y manejo de fauna silvestre (Caro 1998).

CAPITULO III

LA DISPONIBILIDAD DEL ALIMENTO Y LOS PATRONES DE ACTIVIDAD

1. RESUMEN

Se determinaron los recorridos diurnos y nocturnos, el patrón de actividad estacional y anual del coyote (*Canis latrans*) durante dos años (1991-1992) en una área montañosa entre los 2200 y los 2950 m snm en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango en la Sierra Madre Occidental. Se usaron 2350 localizaciones, en 94 períodos de seguimiento intensivo de 24 horas, en cuatro períodos biológicos (Reproducción, Gestación, Cría de Cachorros e Independencia de Crías) en que se dividió el año. Los datos provienen de 15 coyotes adultos silvestres (7 hembras y 8 machos) marcados con collares radiotransmisores. Los patrones de actividad se obtuvieron por medio de conocer las distancias totales recorridas en 24 h, en los períodos biológicos y mostraron que: a) el patrón de actividad anual del coyote obtenido con los promedios mensuales de distancias recorridas por 24 h varió significativamente; b) se detectaron variaciones en el patrón anual de actividad entre sexos. Así los promedios de distancias recorridas al año, en los machos fueron mayores (15.65 km/24h) que en las hembras (12.59 km/24h); c) En las hembras, la variación anual fue significativa, en cambio en los machos no fue

significativa. Al analizar los datos y gráficas de las distancias recorridas por hora durante 24 h, se observó sincronía en dichos patrones de actividad, en tres periodos biológicos. Solo en la gestación, no se observó sincronía en los horarios de los recorridos entre hembras y machos, ya que este período se caracterizó por una intensa actividad cíclica de las hembras a lo largo de 24 h. Al analizar los recorridos durante los periodos biológicos, se encontró una marcada tendencia hacia la actividad nocturna en tres de los cuatro periodos biológicos y en el período de Gestación se encontró que los coyotes tienen significativos desplazamientos diurnos. Con base en este hallazgo, se recomienda obtener datos con muestras iguales para el día que para la noche y compararlos.

La disponibilidad (oferta) de alimentos (kcal/kg) totales, frutos y mamíferos influyó en las distancias recorridas por 24 h, en los machos, mientras que en hembras no hubo evidencias significativas de su influencia en sus recorridos. El consumo en kcal/kg de los alimentos totales, mamíferos y frutos, influyó en las distancias recorridas en 24 h para las hembras y no así para los machos, al contrario de la disponibilidad de alimento.

Se encontró la tendencia en las hembras, de desplazarse menores distancias cuando se necesita invertir energía en la gestación y lactancia. Sus recorridos fueron mayores, conforme las crías crecieron y fueron independizándose. Disminuyeron sus recorridos antes y durante la reproducción. En los machos, sus recorridos fueron cortos en la independencia de las crías y se incrementaron a partir de la reproducción, aumentaron fuertemente en el momento del parto de su compañera y cuando los cachorros fueron muy pequeños (gestación y cría de cachorros), para volver a disminuir

sus recorridos en la independencia de crías.

Las parejas reproductivas de coyotes invirtieron todos los años su energía en reproducirse, gestar y criar una camada, pero dependió de la disponibilidad (oferta) de las presas en el medio y de la habilidad o capacidad depredadora de cada pareja (consumo), para lograr criar a uno o varios cachorros en ese año. También pueden fracasar y no criar a ninguno de sus cachorros. De tal manera que los ritmos diarios, los patrones de actividad estacional y anual, hacen que las actividades conductuales del coyote estén adaptadas a su medio, y esta rutina diaria está diseñada para maximizar su valor de sobrevivencia y adecuación.

2. INTRODUCCION

2.1 Los ritmos biológicos

Se reconoce que los animales se mueven de un lugar a otro como respuesta a determinadas condiciones; a gran escala, migran debido a los cambios en las condiciones climáticas y, a pequeña escala los movimientos pueden estar determinados por la búsqueda de alimento, protección contra depredadores, buscar una pareja reproductiva, cuidado de la progenie etc. Se ha estado trabajando en el laboratorio y en el campo, para comprender las reglas que gobiernan las decisiones de los movimientos de los animales que buscan activamente su alimento (Pyke et al. 1977, Krebs 1978, Schmidt-Nielsen 1984, Mace et al. 1984, Pyke 1984, Chepko y Zuleyma 1987, Mangel y Clark 1988, Gittleman 1989). Es, en este campo de movimientos a pequeña escala

donde se sitúa el presente capítulo con los patrones de actividad del coyote (*Canis latrans*) en la RB "La Michilía", Durango.

Los etólogos que han estudiado las actividades de los animales, han encontrado ritmos, aunque muchos de ellos se observan rara vez, como aquellos que involucran a la locomoción animal, ya que requieren muchas horas de observación antes de que sean perceptibles estos ritmos. En general se han identificado tres tipos de ritmos en los animales: los diarios o circadianos, los anuales o circanuales y los mensuales o lunares (McFarland 1987).

Los ritmos circadianos o diarios son aquellos en donde el animal organiza sus actividades durante el día y la noche. Generalmente en función de las características ambientales, como temperatura, luz, noche, día, y la disponibilidad del alimento. Así se conoce que la relación depredador-presa, provoca condiciones distintas entre la noche y el día, de tal manera que los animales involucrados son afectados en su actividad y comportamiento por estos factores. Es evidente que los ritmos diarios están sincronizados, con las condiciones externas locales y los cambios diarios del medio. Así, en un clima cálido es ventajoso para ciertas especies de animales tener actividad nocturna y evitan estar activos en las horas de intenso calor, repercutiendo en un ahorro de energía, como la zorrilla del desierto *Vulpes macrotis* (Servín y Chacón 1997). En climas fríos es ventajoso para especies homeotermas ser activo durante la noche, cuando la temperatura es más baja, ya que su período de mayor producción de calor la hacen coincidir con la temperatura más fría, así el período de actividad es utilizado como

un factor de termoregulación, el caso del coyote en la Michilfa y en regiones árticas, así como la zorra ártica *Alopex lagopus* (Frafjord 1993, Pekins y Mautz 1990, Schmidt-Nielsen 1984).

Otra cualidad que ha sido involucrado con los movimientos de los animales, es la búsqueda de sus recursos alimentarios. Los ritmos de descanso y actividad en los mamíferos carnívoros se observan en, animales con buena visión diurna tienen desventajas en la noche y no cazan eficientemente, mientras que los que tienen buena visión nocturna son eficientes cazadores, como los félidos y cánidos.

Los ritmos circanuales son aquellos en los que la periodicidad es de aproximadamente un año. En muchas partes del mundo (regiones templadas) la estacionalidad climática hace que los animales tengan que ajustarse y organizar la mayoría de sus comportamientos sobre esta base anual. De esta manera se conoce que los periodos con climas poco favorables pueden ser evitados, migrando o hibernando, en cambio durante periodos más favorables los animales aprovechan para alimentarse y reproducirse, por lo que las actividades conductuales más importantes siguen un patrón anual en animales que viven en zonas templadas y con estacionalidad marcada.

En México, no existe información acerca de los patrones de actividad del coyote (*Canis latrans*) en su hábitat natural, por lo que este capítulo aporta los primeros conocimientos e información básica de ellos, y además con su relación con la disponibilidad de recursos alimentarios.

3. OBJETIVOS

3.1 Determinar, si la variación en las estrategias conductuales de alimentación del coyote influyen los patrones de actividad.

Para lograr este objetivo, se abarcaron los siguientes puntos:

- a) Conocer y comparar las distancias recorridas durante 24 h, por las hembras y los machos, en los diferentes períodos biológicos estudiados.
- b) Conocer y comparar los patrones de actividad (circadiana) de hembras y machos en los cuatro períodos biológicos de los coyotes en el área.
- d) Determinar si existe una relación de causa y efecto entre los movimientos de los coyotes y la abundancia espacial y temporal de los recursos alimentarios en la zona.

La disponibilidad de los alimentos y los patrones de actividad.

Ho Los patrones de actividad (distancias recorridas en un intervalo de tiempo) son independientes de la disponibilidad del alimento y éstos permanecen sin variación a lo largo de año.

Ha Los patrones de actividad (distancias recorridas en un intervalo de tiempo) son influidos por la disponibilidad del alimento, por lo que presentan variación a lo largo de año, como una respuesta a la variación de la oferta de los alimentos.

Predicciones: Cuando se presente una mayor cantidad de recursos alimentarios (pequeños mamíferos y frutos), los coyotes tendrán que recorrer menores distancias para cubrir sus necesidades alimentarias, es decir, que las distancias recorridas por hora, por día y por período biológico serán reducidas, con respecto a los períodos en el cual los

recursos alimentarios son escasos y dispersos, por lo que tienen que recorrer mayores distancias para cubrir sus necesidades alimenticias.

Con base en la disponibilidad de alimentos, se espera que el coyote varíe sus distancias recorridas en períodos de 24 h, y en los períodos biológicos, esto para optimizar su relación de ingesta y su destino de la energía que le aportan sus alimentos en el período de Reproducción, Gestación, Cría de los Cachorros e Independencia de Crías.

4. MATERIALES Y METODOS

4.1 Disponibilidad, consumo de alimentos y la radiotelemetría.

Para este capítulo se utilizaron los datos de disponibilidad y consumo de alimentos presentados en el Capítulo I (Cuadro I.2 y Figura I.1). A partir de estos datos se obtuvo un promedio de los años 1991 y 1992, para analizarlo en este capítulo.

Mientras que los 15 coyotes radiomarcados, sus técnicas de captura, contención química y radiomarcaje se describen en la sección 4.1 del Capítulo II (Cuadro II.1).

Estos individuos radioequipados aportaron datos radiotelemétricos que variaron principalmente en la intensidad de su colecta, de tal manera que se localizaban cada hora, en sesiones de 24 h de muestreo, para obtener sus patrones de actividad, con base en las distancias recorridas en estos períodos.

4.2 Patrones de actividad.

Para conocer los recorridos durante el día, la noche y obtener los patrones de

actividad diarios, de los períodos biológicos y anual de los coyotes en La Michilía, se obtuvieron 2350 localizaciones, que correspondieron a 94 muestras o períodos de seguimiento intensivos de 24 h, localizando a los coyotes a intervalos de una hora durante un día completo, es decir se obtuvieron 25 localizaciones en cada período.

Los seguimientos se iniciaron al medio día (12:00 hora solar), tiempo en que los animales están menos activos o sus desplazamientos son menores y por tanto es más fácil su localización e iniciar su seguimiento, se obtuvo una localización cada hora y se finalizaba al día siguiente a las 12:00 hora solar.

Los puntos de localización de cada seguimiento se transfirieron a un mapa de escala 1:10,000. Se midió con un planímetro digital con resolución de 0.0635 mm (Scale Master Classic), la distancia entre cada una de las 25 puntos de las localizaciones consecutivas, que correspondió a los recorridos por cada hora de un coyote en un ciclo de 24 h.

Se consideró, a la distancia recorrida por intervalo de hora como una medida de actividad en éstos carnívoros, ya que los coyotes, como muchos cánidos son depredadores perseguidores de sus presas, de tal forma que muestran mayor actividad cuando se mueven intensamente para capturar sus presas que los alimentan. Los félidos tienen otra estrategia de depredación, que es mas pasiva y es de, sentarse y esperar a que pase una presa para atacarla y consumirla (Kruuk 1972, Schaller 1972, Gittleman y Harvey 1982).

Los datos de cada individuo rastreado fueron agrupados en cuatro períodos

biológicos durante el año, tanto para hembras como para machos. Se usaron los kilómetros como una medida homogénea, en la comparación de las distancias recorridas por los coyotes. En los períodos de 24 h se consideró, como fase nocturna de las 18:00 a las 06:59 h y como fase diurna de las 07:00 a 17:59 h.

4.3 Análisis Estadístico.

En estudios similares, se ha utilizado el criterio de ajustar las muestras de 24 h, por medio de obtener datos por bloques de dos (12 h), tres (8 h) y cuatro (6 h) submuestras (Andelt y Gipson 1979, Andelt 1986, Bekoff y Mech 1984, Laundré y Keller 1984, Smith et al. 1981). En este trabajo no se uso este criterio, ya que las muestras siempre fueron obtenidas en un solo seguimiento de 24 h, debido a que la calidad de la información conductual que aporta este criterio fue muy útil para relacionarlo con la alimentación y la estacionalidad biológica. Así, las 25 localizaciones de cada muestra, representaron confiablemente los patrones de actividad en los períodos biológicos del coyote en "La Michilía". Del conjunto de datos obtenidos para cada coyote, en cada período biológico, se obtuvo un valor promedio para hembras, machos y por cada año.

Para determinar el patrón de actividad anual, se agruparon las distancias recorridas totales de los seguimientos de 24 h por cada mes y se usó el Análisis de Varianza de dos factores para examinar los datos de desplazamientos totales por mes, entre sexos (primer factor) y entre períodos biológicos (segundo factor) (Sokal y Rohlf 1981, Steel y Torrie 1988).

Las distancias promedio recorridas en 24 h se compararon, para cada uno de los

cuatro períodos biológicos, al año y por sexo, con el estadístico "t" de Student para muestras pareadas, para así determinar la variación entre machos y hembras. Se asumieron los supuestos de normalidad para estos datos (Sokal y Rohlf 1981).

Las comparaciones entre la sincronía de los patrones de actividad de los machos y las hembras, fueron realizadas por medio de la correlación de Spearman. Los patrones de actividad entre los sexos se consideraron similares y sincrónicos; si el coeficiente de correlación obtenido fue mayor que 0.5 y significativo ($p > 0.05$), mientras que, se consideraron diferentes los patrones de actividad y no sincrónicos, si el valor del coeficiente de correlación fue menor de 0.5 y no significativo ($p < 0.05$), a valores de tablas del 95 % de confiabilidad (Steel y Torrie 1988, Sokal y Rholf 1981, Weisberg 1980, Curts 1984).

Se utilizó la correlación de Spearman también (Sokal y Rohlf 1981, Siegel 1986) para conocer si existe una relación:

a) Entre las variables: distancias recorridas y la ingesta en Kcal/kg proveniente de los mamíferos consumidos (roedores y lagomorfos) durante los cuatro períodos biológicos estudiados (dos años). Para determinar si las distancias recorridas en 24 h fueron influidas por los aportes energéticos provenientes de la disponibilidad y consumo de los mamíferos.

b) Entre las variables: distancias recorridas en 24 h y la ingesta en Kcal/kg proveniente de frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*) consumidos durante los cuatro períodos biológicos estudiados (dos años). Determinando si las distancias recorridas en

24 h fueron influidas por los aportes energéticos provenientes de la disponibilidad y consumo de los frutos.

c) Entre las variables: distancias recorridas en 24 h y las cantidades de calorías totales ingeridas (pequeños mamíferos, frutos e insectos) durante los cuatro períodos biológicos estudiados en dos años. Determinando si las distancias recorridas en 24 h fueron influidas por los aportes energéticos provenientes de la disponibilidad y consumo de todos los alimentos.

Para el presente capítulo, en lo referente al tamaño de muestras y la independencia de los datos de ésta, hay que puntualizar que en estudios de radiotelemetría existe una fuerte discusión entre la validez estadística del estudio y la información biológica, debido a la secuencia en la toma de datos, lo que conduce a la pseudoreplicación si no se manejan los datos adecuadamente (Bekoff y Mech 1984, Hulbert 1984, Reynolds y Laundré 1990, Smith et al. 1981, Swihart y Slade 1985).

Sin embargo, para la obtención de los patrones de actividad circadiana, es necesario obtener localizaciones consecutivas a lo largo del día, y para evitar la pseudorreplicación de los datos de la muestra, con el argumento que los datos no son independientes uno del siguiente, se obtuvo el promedio de los individuos para obtener muestras que no estén pseudoreplicadas.

Bajo criterios puramente estadísticos, el comportamiento animal es un evento no independiente que conduce a pseudorreplicación, ya que un evento de conducta actual es el resultado de un evento anterior, a pesar de que exista un intervalo de tiempo muy

largo entre ambos eventos y medidas. Por lo que se decidió en este capítulo, obtener radiolocalizaciones en intervalos cortos y secuenciales de tiempo, a pesar de que las premisas estadísticas de independencia de los datos pudieran ser violadas. Debido a esto, algunos estudios que usan la radiotelemetría, restringen sus esfuerzos de muestreo de campo a intervalos largos de radiolocalizaciones que son datos estadísticamente independientes, pero sacrificando información biológica significativa (Reynolds y Laundré 1990, Swihart y Slade 1985).

En este capítulo la obtención de muestras pretendió, no incurrir en violar supuestos estadísticos y si obtener información biológica de calidad. Esto es el marco conceptual central del capítulo, y no un ejercicio puramente estadístico. Así, los tamaños de muestra constantes y los intervalos de tiempo en las localizaciones de día como de noche, pretendieron mantener confiables los resultados de los ciclos de actividad circadianos y de su calidad biológica incluida.

5. RESULTADOS Y DISCUSION

5.1 Disponibilidad y consumo del alimento, su influencia en las distancias recorridas en ciclos de 24 h por los coyotes.

Se encontró una importante actividad en los 15 coyotes (7 hembras y 8 machos) de la RB "La Michilía", a los que se les efectuaron seguimientos intensivos en ciclos de 24 horas en su medio. De las 94 muestras de 24 h analizados para este capítulo, se determinó que la distancia total promedio recorrida por éstos coyotes es de 14.75 ± 5.19

km/24 h. Durante el mes de Enero, los recorridos totales fueron los menores del año, promediando 11.08 km/24 h, esto corresponde al período de la Reproducción. Mientras que Mayo fue el mes con mayores recorridos totales promedios con 18.9 km/24 h, correspondiente a la Cría de Cachorros (Cuadro III.1). Los recorridos totales promedio por mes, mostraron variación significativa a lo largo del año ($F=3.378$; $p=0.0142$).

Los recorridos mostraron variación a lo largo de los períodos biológicos ($t=13.91$; $g.l.=3$; $p=0.008$) (Cuadro III.2). En Reproducción se obtuvieron los promedios más bajos del año con 13.05 ± 6.01 km/24 h. Durante este período se obtuvieron las variaciones más amplias, sugerido por el valor de la desviación estandard, debido a que los movimientos de los machos son de magnitud diferente a las hembras.

Durante la Gestación los recorridos promedios se incrementaron a los más altos del año, con 17.32 ± 5.70 km/24 h, también se observó que la variación, representada por la desviación estandard disminuyó, los movimientos de los machos son aún de magnitud diferente a las hembras.

En la Cría de Cachorros los recorridos promedios disminuyeron ligeramente a 16.63 ± 4.31 km/24 h, y la variación también disminuyó. Los movimientos de los machos y hembras son en magnitud similares, producto de las actividades conductuales de trabajo cooperativo por la pareja en este período biológico.

Finalmente, durante Independencia de Crías, los promedios de las distancias recorridas disminuyeron a 13.46 ± 5.19 km/24 h, y la variación también disminuyó, siendo la menor del año, evidenciando que las magnitudes de movimientos de la población de

coyotes reproductivos son similares en el año. Al analizar los recorridos totales en 24 h por sexo, se determinó que las hembras recorren en promedio distancias menores (12.59 km/24h; n=39) a los machos (15.65 km/24h; n=55), a lo largo del año ($F=7.243$; $p=0.0087$) (Cuadro III.1).

Cuadro III.1.- Para los dos años se obtuvieron las distancias promedio recorridas (km) por mes y su desviación estandar en ciclos de seguimientos de 24 h, para los coyotes de "La Michilía" Durango, México.

Mes	P.Biol.	Machos ¹	Hembras ²	Coyotes ³
Enero	Rep	12.73 ± 2.69	8.61 ± 2.89	11.08 ± 2.00
Febrero	Rep	16.01 ± 2.33	6.59 ± 2.36	11.97 ± 1.69
Marzo	Rep	19.70 ± 2.33	6.49 ± 2.66	15.29 ± 1.83
Abril	Gest	17.74 ± 2.69	14.03 ± 2.89	16.33 ± 2.00
Mayo	Gest	19.27 ± 2.94	14.95 ± 3.90	18.90 ± 1.58
Junio	Gest	18.38 ± 2.33	17.67 ± 1.79	18.02 ± 1.83
Julio	Cría	19.93 ± 3.30	13.84 ± 4.09	17.90 ± 2.59
Agosto	Cría	14.97 ± 2.18	14.98 ± 2.89	15.10 ± 1.58
Septiembre	Cría	13.86 ± 3.06	13.74 ± 0.85	12.75 ± 1.58
Octubre	Indep	14.66 ± 1.65	17.67 ± 1.92	15.64 ± 1.29
Noviembre	Indep	12.24 ± 1.55	12.81 ± 1.67	12.41 ± 1.24
Diciembre	Indep	11.63 ± 1.36	12.57 ± 2.89	12.10 ± 2.24
Promedio Anual		15.65 ± 4.95	12.59 ± 3.52	14.75 ± 5.19

1. $F=1.66$; $p=0.114$ No se encontró variación

2. $F=6.43$; $p=0.013$

3. $F=3.37$; $p=0.014$

5.1.1. Machos

De los 64 muestras para ciclos de 24 h de los machos, se obtuvo 15.65 ± 4.95 km/24 h como distancia promedio anual (Cuadro III.1). En Diciembre, se observaron los recorridos más cortos del año, promediando 11.63 km/24 h, esto correspondió al período de Reproducción. En Julio se mostraron los recorridos más largos con 19.93 km/24 h, período que correspondió a la Cría de Cachorros. Los recorridos totales promedio por mes, no mostraron variación significativa a lo largo del año ($F=1.66$; $p=0.114$) (Cuadro III.1 y Figura III.1b). Las distancias recorridas en los ciclos de 24 h, por los machos durante los períodos biológicos mostraron variación significativa ($t=14.66$; $g.l.=3$; $p=0.006$) (Figura III.2b).

Al analizar la relación entre las variables de disponibilidad y consumo de alimentos con respecto a las distancias recorridas, en los machos se obtuvieron los siguientes resultados:

a) No se encontró correlación entre, la distancia recorrida y el consumo calórico por pequeños mamíferos ($r_s=0.0569$; $p=0.9431$) (Figura III.4a). Se encontró correlación, pero no significativa entre la distancia recorrida y la disponibilidad de pequeños mamíferos ($r_s=0.626$; $p=0.374$). Es decir, en los períodos en que los pequeños mamíferos aumentaron su disponibilidad en el medio, los coyotes recorrieron distancias mayores, presumiblemente como un efecto de ser proveedores del alimento a su pareja y cachorros. Mientras que, cuando la disponibilidad de pequeños mamíferos disminuyó, los machos disminuyeron sus recorridos, ya que dejaron de ser proveedores de su grupo

y se alimentaron de manera individual.

b) No se encontró correlación entre, el consumo calórico de los frutos de tázcate y la distancia recorrida por los coyotes ($r_s = -0.2856$; $p = 0.7144$) (Figura III.5a). Aunque sí se encontró una correlación negativa, pero no significativa entre la disponibilidad de frutos y las distancias recorridas ($r_s = -0.9283$; $p = 0.0717$). Es decir a razón que los frutos disponibles aumentaron en el medio los machos tendieron a desplazarse menores distancias y cuando la disponibilidad de frutos disminuyó, los coyotes incrementaron sus distancias recorridas.

c) No se encontró correlación entre, la energía (kcal/kg) obtenida por todos los alimentos consumidos, con respecto a las distancias recorridas ($r_s = -0.0707$; $p = 0.9293$) (Figura III.a). Entre, la disponibilidad del alimento total y las distancias recorridas por los coyotes machos, se encontró correlación negativa y no significativa ($r_s = -0.7776$; $p = 0.224$). Es decir, en los períodos en que la oferta de alimentos se incrementó, disminuyeron las distancias recorridas y cuando la disponibilidad de alimentos disminuyó se observó que, los machos incrementaron sus distancias recorridas.

Aquí se tiene un interesante efecto, ya que las correlaciones son significativas con respecto a la disponibilidad de alimento y no para el consumo. Esto plantea la siguiente explicación; la estimación de la disponibilidad fue correcta, pero la estimación del consumo de alimentos estuvo limitada. Es decir, la estimación de los alimentos consumidos estuvo minimizada, ya que obtiene una muestra representativa y no la totalidad de la muestra, y probablemente los consumos de alimentos fueron mayores.

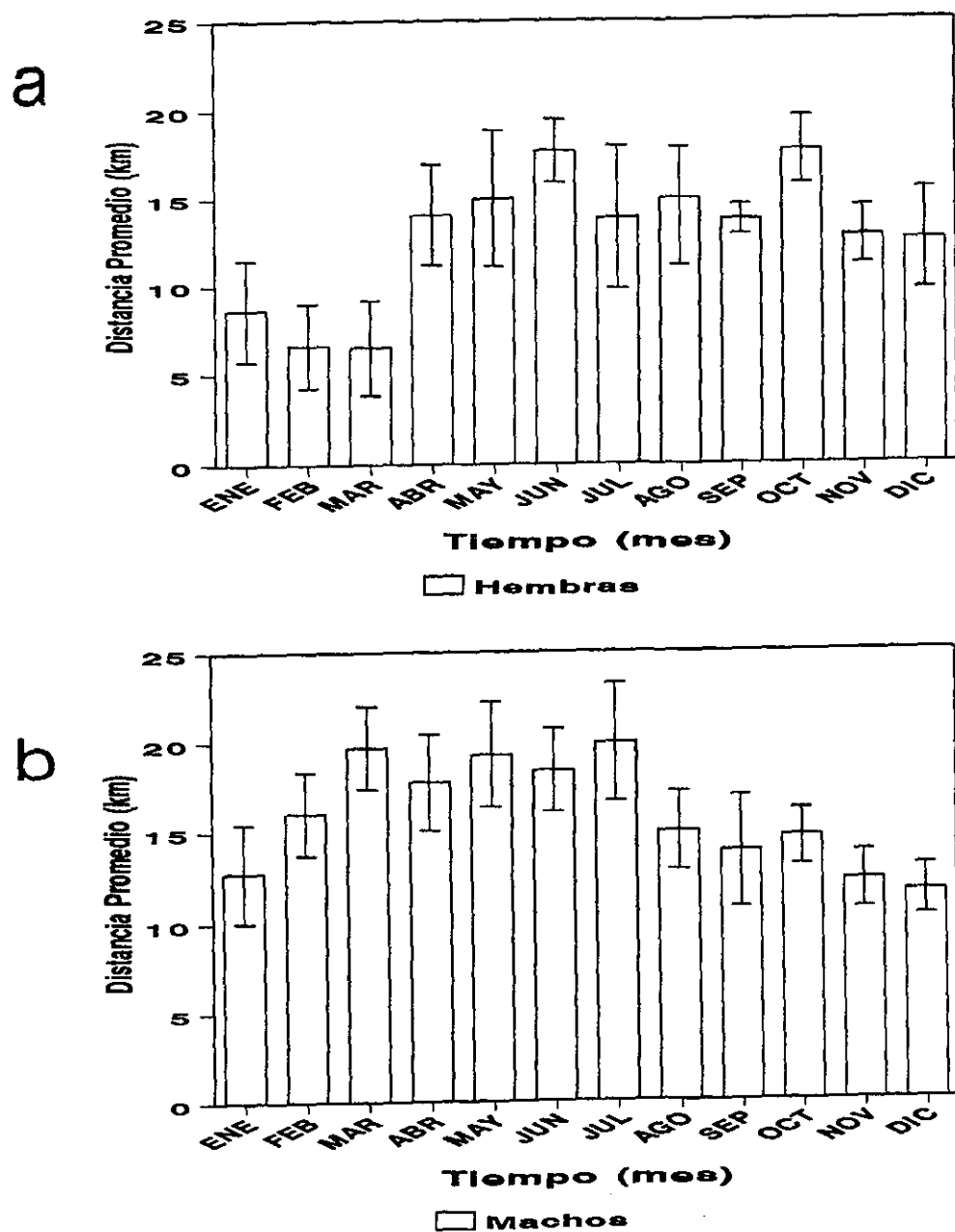


Figura III.1 Distancias recorridas (km) y su desviación estandar por cada mes y a lo largo del año por las hembras (a) y los machos (b) en ciclos de 24 horas.

Con base a estos resultados se puede argumentar que, los machos tuvieron y respondieron a compromisos como proveedores de alimento, no solo para sí mismos, sino que también para la hembra y cachorros. Esto implica que, no se muestra una correlación energética, con respecto de lo que come con lo que gasta. Debido a esta característica en los análisis estadísticos efectuados, no se obtuvo la correlación entre estas variables.

Así, un macho particularmente en los períodos de Reproducción y Gestación, no sólo buscó cubrir sus necesidades alimenticias, sino también cubrió las necesidades de su pareja y sus crías. Por lo tanto, si consume las presas necesarias para él, continuo buscando, capturando y consumiendo alimento para su pareja y crías. Esto influyó fuertemente en incrementar las distancias que recorrió para cubrir ese compromiso alimenticio con su grupo. Así, lo muestran estos resultados en la Michilía, donde las distancias que recorrieron los machos, fueron muy superiores a las que recorrieron las hembras en esos dos períodos críticos del año. De tal manera que las correlaciones estadísticas, se minimizaron o no se exhibieron.

Con base en estos resultados, se observó que los coyotes machos, tendieron a recorrer extensas áreas, para asegurar su éxito reproductivo, ya que buscan aprovechar una época donde los recursos alimentarios son de mejor calidad y cantidad (Reproducción y Gestación). En cambio, cuando la disponibilidad de alimentos no fue buena en cantidad y calidad, no efectuaron conductas reproductivas y su compromiso como proveedor de alimentos hacia su grupo disminuyó paulatinamente conforme sus

crías crecieron, esto se reflejó en que disminuyeron también sus recorridos (Cría de Cachorros e Independencia de Crías).

5.1.2 Hembras

Se acumuló una muestra de 30 ciclos de 24 h para las hembras, se obtuvo que la distancia promedio anual es de 12.59 ± 3.52 km/24 h (Cuadro III.1). En el mes de Marzo se observaron los recorridos más cortos del año (6.49 km/24 h), esto correspondió al período de la Gestación. Mientras que en Junio y Octubre se mostraron recorridos más largos (17.67 km/24 h), período correspondiente a la Cría de Cachorros (Junio) y a la Independencia de Crías (Octubre). Los recorridos totales promedio por mes, mostraron variación significativa a lo largo del año ($F=6.438$; $p=0.0132$) (Cuadro III.1 y Figura III.1a). Las hembras mostraron variación significativa en las distancias promedio recorridas en 24 h, durante los períodos biológicos ($t=6.06$; $g.l.=3$; $p=0.008$) (Figura III.2a).

Al analizar la relación entre las variables de disponibilidad y consumo de alimentos con respecto a las distancias recorridas, en las hembras se obtuvieron los siguientes resultados:

a) Con respecto al consumo de pequeños mamíferos y las distancias recorridas, se encontró una correlación negativa, pero no significativa ($r_s=-0.6467$; $p=0.353$), que mostró la siguiente estrategia; para altas cantidades de energía provenientes del consumo de mamíferos, hubo una tendencia hacia la disminución en los recorridos de las hembras (Figura III.4b). En cambio no hubo correlación entre la oferta de pequeños mamíferos y las distancias recorridas en los períodos biológicos ($r_s=-0.458$; $p=0.541$), de

tal manera que estos resultados indicaron que las hembras no respondieron a la oferta de éstos, en cambio si respondieron a su consumo.

b) La estrategia cambió entre, el consumo de frutos y las distancias recorridas por las hembras, donde se encontró un valor positivo de la correlación y no significativo ($r_s=0.601$; $p=0.398$) (Figura III.b), es decir, cuando consumieron frutos tendieron a recorrer mayores distancias. En cambio, para la relación entre oferta de frutos y las distancias recorridas no hubo correlación ($r_s=0.029$; $p=0.97$). Las hembras no respondieron a la oferta y si, al consumo. Estos datos ratifican que el valor energético de los frutos es bajo y sólo les proporciona la energía necesaria para cubrir sus requerimientos metabólicos y tener sus recorridos, pero no les aporta una ganancia que la destinen a actividades conductuales que incrementen su éxito reproductivo, por lo que lo usan mayoritariamente en los períodos de escasez de alimentos de mejor calidad y que no son períodos biológicos importantes para ellos, como es en la Reproducción y Gestación.

c) Los resultados entre el consumo total de alimentos (kcal/kg) y las distancias recorridas por las hembras, evidenciaron una correlación negativa, pero no significativa ($r_s=-0.663$; $p=0.336$) (Figura III.3b). Es decir, la relación entre ambas variables, tiene por objetivo obtener una ganancia energética máxima, al seguir la estrategia de, a mayor energía ingerida habrá una tendencia de desplazarse poco, para tener una ganancia neta de energía y destinarla además de la sobrevivencia, a la reproducción. Para la oferta total de alimentos y las distancias recorridas, las hembras no mostraron correlación

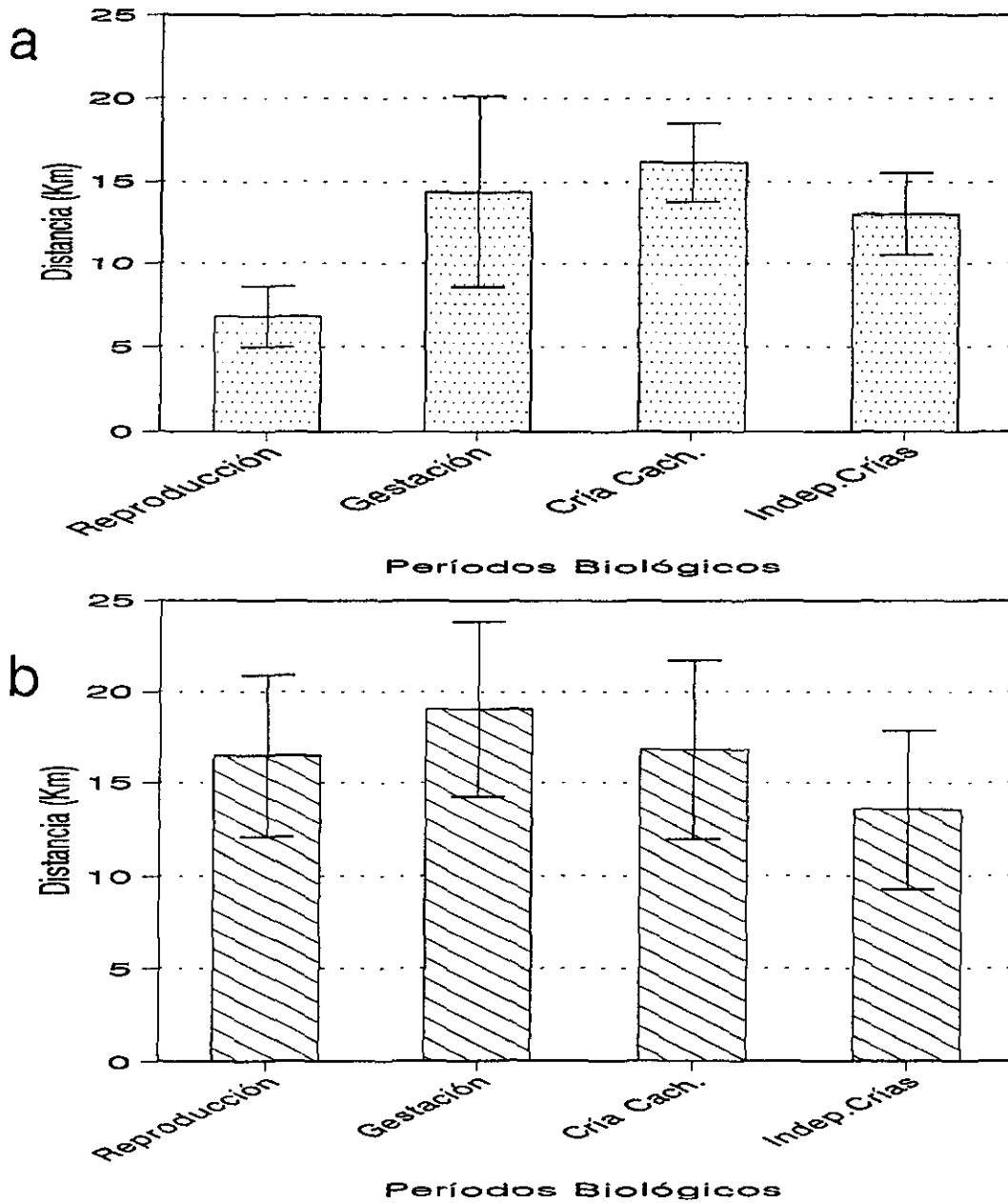


Figura III.2.- Distancias recorridas por los coyotes hembras (a) y machos (b) en ciclos de 24 horas durante los períodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango.

En hembras, las distancias recorridas en los ciclos de 24 h, estuvieron influenciadas por el consumo y no por la disponibilidad de los alimentos (mamíferos y frutos). Así se apoya la idea de que una de las tareas más importantes e inmediata de cualquier coyote, es buscar el combustible que le de la energía necesaria para cubrir sus necesidades metabólicas básicas, mantener su homeostasis y destinar ciertas cantidades de calorías para diversos tipos de actividades conductuales. Esta energía la obtienen de los alimentos que ingiere en un medio cambiante, por lo que las estrategias de búsqueda, captura y consumo de alimentos, junto con sus recorridos, varían en el tiempo, para optimizar su energía y asegurar su sobrevivencia y su éxito reproductivo.

Las cantidades de energía obtenidas de los alimentos consumidos por los coyotes, tiende a ser constante (Figura II.6). Solamente durante el período de la Cría de Cachorros se observó un decremento en el consumo de estas cantidades a 286.62 Kcal/kg. Mientras que los otros tres períodos biológicos las cantidades consumidas fluctuaron poco y alrededor de 350 kcal/kg (Cuadro III.3). Esto sugiere que el coyote buscó y consumió sus alimentos a lo largo del año, para cubrir un umbral de ingesta de energía, la cual no es constante en las diferentes épocas, ya que su requerimiento fisiológico dependerá de los factores ambientales, como época de frío, calor (factores exógenos), factores fisiológicos, como estado reproductivo, lactando (factores endógenos), y factores sociales, como tener y defender o buscar un territorio (factores sociales). Las decisiones que tomaron los coyotes en cuanto a su alimentación y recorridos dependieron de conjuntar estos tres factores y lograr optimizarlos.

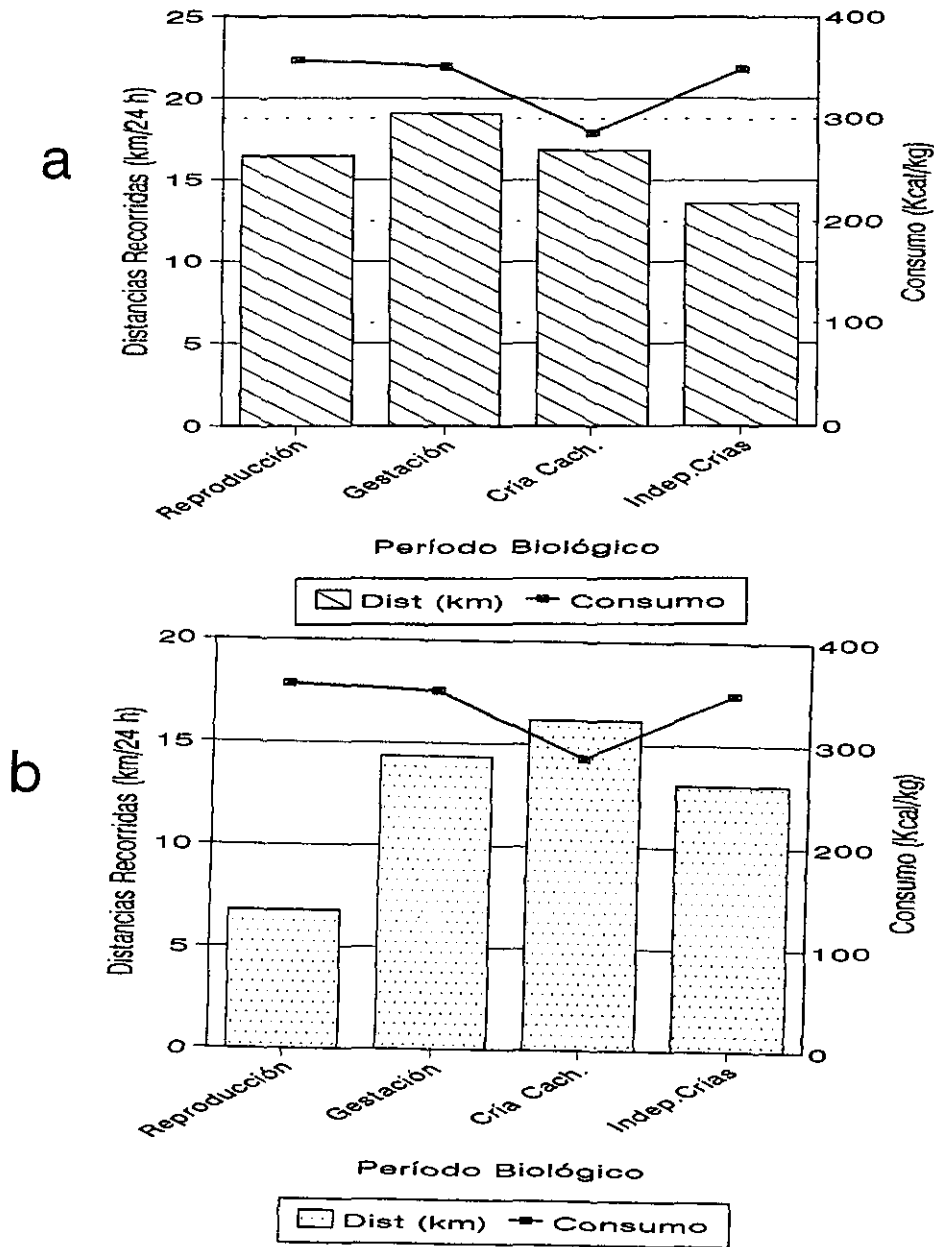


Figura III.3.- Relación entre las distancias recorridas (km) y el alimento total consumido (kcal/kg) para coyotes; a) machos ($r_s=0.07$; $p=0.929$) y b) hembras ($r_s=-0.663$; $p=0.336$), durante los cuatro períodos biológicos estudiados en la RB "La Michilía", Dgo.

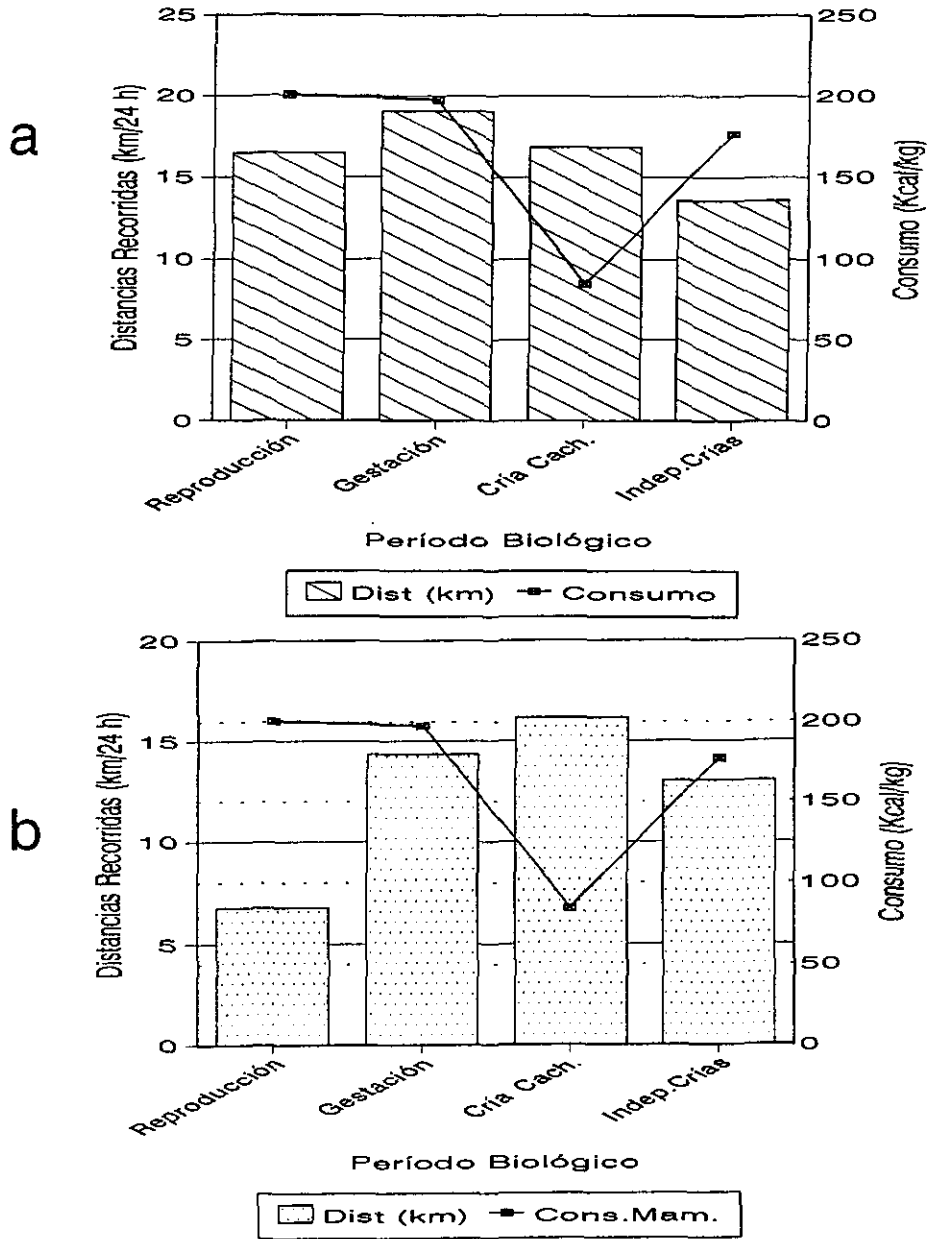


Figura III.4.- Para las distancias recorridas (km) y el consumo de pequeños mamíferos (kcal/kg) por los coyotes se encontraron las siguientes relaciones; a) machos ($r_s=0.056$; $p=0.943$) y b) hembras ($r_s=-0.646$; $p=0.353$), en "La Michilía", Dgo.

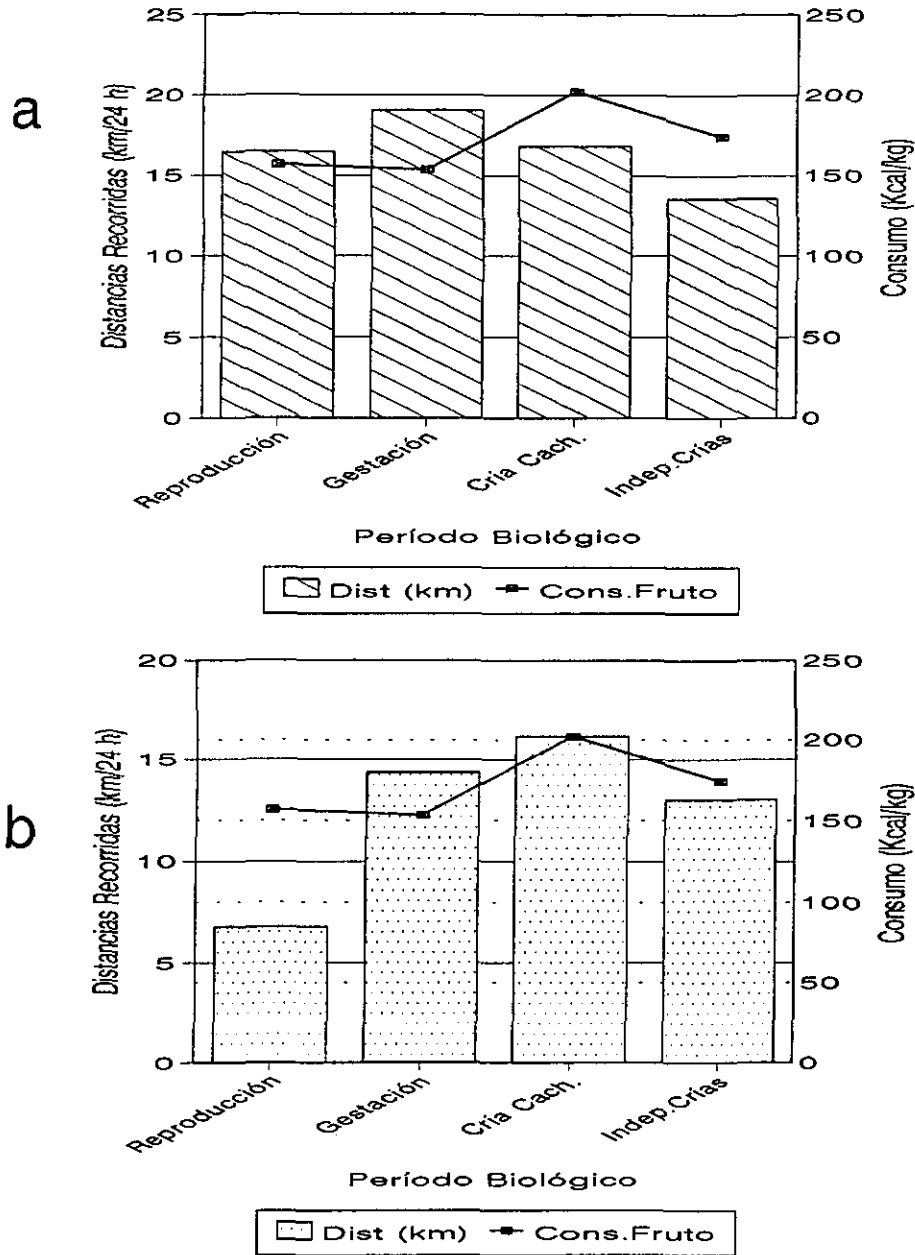


Figura III.5.- Relación entre, las distancias recorridas (km) y el consumo de frutos de tázcate (kcal/kg) para coyotes; a) machos ($r_s=0.285$; $p=0.714$) y b) hembras ($r_s=0.601$; $p=0.398$), durante los cuatro períodos biológicos estudiados en la RB "La Michilía", Dgo.

Cuadro III.2.- Distancias promedio recorridas (km) y desviación estandar y las velocidades promedio de desplazamiento (m/h), obtenida para coyotes machos y hembras, durante ciclos de 24 h, a lo largo los cuatro periodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango.

	PERIODOS BIOLÓGICOS				
	Reproducción	Gestación	Cría de Cachorros	Indep. de Crías	Promedio Anual
HEMBRAS					
Distancia	6.80 ± 1.81	14.36 ± 5.79	16.17 ± 2.37	13.02 ± 2.51	12.59 ± 3.52
Velocidad	283 m/h	555 m/h	695 m/h	550 m/h	521 m/h
MACHOS					
Distancia	16.46 ± 4.43	19.04 ± 4.81	16.82 ± 4.90	13.56 ± 4.29	15.65 ± 4.95
Velocidad	685 m/h	793 m/h	700 m/h	565 m/h	686 m/h
COYOTE					
Distancia	13.05 ± 6.01	17.32 ± 5.70	16.63 ± 4.31	13.46 ± 3.93	14.75 ± 5.19
Velocidad	550 m/h	713 m/h	648 m/h	551 m/h	614 m/h

Cuadro III.3.- Los valores de los alimentos estimados en biomasa (kg/ha), así como su consumo en porcentaje de aparición y valor energético (Kcal/kg), para los pequeños mamíferos (roedores, ardillas y lagomorfos) y frutos de tázcate (*Juniperus deppeana*). Estos valores se correlacionaron con las distancias promedio recorridas en km, en los cuatro períodos biológicos estudiados en "La Michilía", Durango.

PERIODOS BIOLOGICOS						
		Reprod.	Gesta.	Cría de Cachorros	Indep. de Crías	
O	Pequeños					
F	Mamíferos	1	11.93	12.82	8.79	9.60
E	Mamíferos	2	62448.5	67138.3	46059.4	50144.5
R						
T	Frutos	1	5.62	3.21	5.83	20.12
A	Frutos	2	17645.6	10085.4	18304.4	63132.1
	Pequeños					
C	Mamíferos	3	38.2	27.2	26.6	33.3
O	Mamíferos	2	200.43	197.42	84.57	176.64
N						
S	Frutos	3	50.0	59.9	53.4	55.4
U	Frutos	2	156.87	153.41	202.05	173.97
M						
O	Total	2	357.17	350.95	286.62	348.61
A	Dist.Rec	♀♀	6.80	14.36	16.17	13.02
C						
T	Dist.Rec	♂♂	16.46	19.04	16.82	13.56
I						
V	Dist.Rec.					
I	Coyote		13.05	17.32	16.63	13.46
D						

1 Biomasa (kg/ha); 2 Valor Calórico (kcal/kg); 3 Consumo en %.

5.2 Disponibilidad y consumo del alimento, su influencia en los Patrones de Actividad estacional del coyote

5.2.1 Reproducción.- Los machos mostraron recorridos promedios de 16.46 ± 4.43 km/24 h. Estos valores indicaron una actividad locomotora significativamente mayor que lo observado por las hembras en este mismo período, que fue de 6.80 ± 1.81 km/24 h ($t=4.9$; g.l.=46; $p<0.001$), que son las distancias promedios más cortas del año de las hembras (Figura III.2). Estos datos indicaron que las hembras reproductivas redujeron sus movimientos en comparación con los machos para este período (Figura III.6). Durante este período, los pequeños mamíferos aportaron la mayor calidad de alimentos consumidos con 200.42 Kcal/kg, mientras que los frutos les aportaron 156.87 Kcal/kg (Cuadro III.3).

Al comparar el consumo de pequeños mamíferos y las distancias recorridas por las hembras (Figura III.4b) resultó una correlación negativa aunque no significativa ($r_s=-0.646$; $p=0.353$). Esta estrategia, de consumir pequeños mamíferos y desplazarse distancias cortas, desde el punto de vista de la optimización de la energía, las hembras se comportaron como maximizadoras de energía, ya que su comportamiento de búsqueda y consumo es sobre alimentos de alta calidad, con lo cual aumentaron sus ganancias energéticas y disminuyeron sus gastos energéticos por los recorridos, de tal manera que la ganancia neta de energía fue máxima, invirtiéndola en su fisiología y conductas reproductivas como en otros mamíferos (Robbins 1993, Clutton-Brock et al. 1988).

La velocidad de los desplazamientos, también fue diferente, ya que los machos mostraron un promedio de 685 m/h, mientras las hembras 283 m/h, esto también fue una medida de actividad. Debido a que los machos además de cortejar a la hembra, tuvieron que marcar olorosamente su territorio y vigilarlo de la incursión de otros coyotes machos transeúntes de la población, que estaban en busca de pareja reproductiva. En tanto, las hembras permanecieron alrededor del sitio que fue su madriguera, generalmente en cañadas donde se encuentran cuevas y hoquedades que les han servido como madrigueras y han sido utilizadas constantemente para esta actividad.

Al realizar el análisis de la sincronía de la actividad entre machos y hembras para este período de reproducción, se encontró correlación significativa ($r_s=0.647$; $p<0.001$) (Cuadro III.4). Esto significa que en este período, los movimientos de los coyotes hembras y machos fueron sincrónicos (Figura III.6), ya que los machos se alejaron más de las áreas de su madriguera, para efectuar ciertas actividades conductuales como; marcaje oloroso del territorio, expulsar a otros machos del área, búsqueda activa de alimento. Mientras que la hembra restringió sus movimientos a los sitios cercanos de su madriguera.

Otro aspecto que hay que resaltar en el significado de la sincronía en este período, es el trabajo de cooperación entre machos y hembras. Ya que mantienen fuertes lazos sociales que mantiene a la pareja reproductiva en constante contacto físico, visual o químico, a través del marcaje oloroso por medio de la orina de ambos. Con estas actividades mantienen conjuntamente vigilado su territorio, de otros machos o

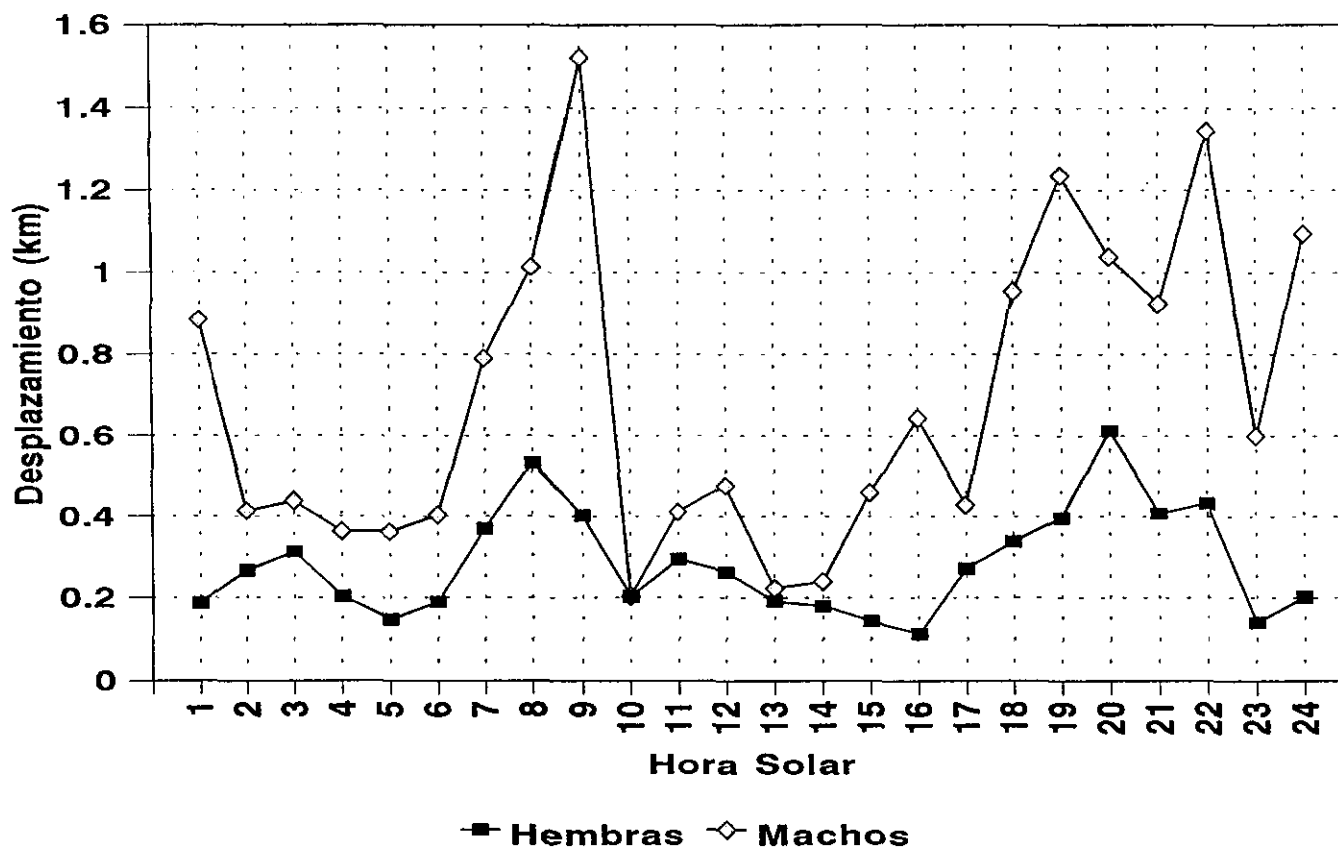


Figura III.6.- Relación del patrón de actividad sincrónico ($r_s=0.647$; $p=0.001$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de reproducción.

hembras transeúntes. Las actividades de "forrajeo" también las realizaron en colaboración, ya que el macho se alejó más que la hembra y entre ambos explotan las presas en sitios distintos y al mismo tiempo. Lo cual se tradujo en un uso eficiente de sus recursos en el tiempo y espacio, que tuvieron como finalidad asegurar su reproducción.

5.2.2 Gestación.- Durante este período los recorridos promedios de los machos fueron los más altos del año, con 19.04 ± 4.81 km/24 h. Las hembras también incrementaron drásticamente sus recorridos promedio a 14.36 ± 5.79 km/24 h. Durante este período las hembras recorrieron significativamente menores distancias que los machos ($t=2.29$; g.l.=46; $p=0.026$). En el período anterior (Reproducción) y en este, se acentuó la actividad de los machos en su función como proveedores de alimentos hacia la hembra y crías recién nacidas.

Para este período, los pequeños mamíferos aportaron nuevamente una mayor calidad de alimentos en cuanto aporte energético con 197.42 kcal/kg, en cambio los frutos de tázcate aportaron 153.41 kcal/kg (Cuadro III.3). Esto indica que los coyotes tienen que buscar alimentos de mejor calidad, tanto en este período como en el anterior, ya que es importante para su éxito reproductivo.

La variación observada en los recorridos de las hembras durante este período se acentuó inmediatamente después del parto. Esta información es fácil de identificar por medio de la variación en la intensidad en la señal de los radios. Así se pudo conocer de manera confiable, cuando la hembra se encontraba dentro de su madriguera y cuando

salía o permaneció fuera. Dentro de la madriguera, la intensidad del sonido fue débil, en cambio cuando salían de la madriguera, la señal se tornaba en un sonido muy fuerte. Se pudo reconocer, que pocos días antes del parto sus recorridos fueron muy limitados y pasaba gran parte del día y noche dentro de la madriguera. Pocos días después esta cualidad cambió para la misma hembra, incrementando su actividad y realizando viajes rápidos a distancias cortas alrededor de la madriguera, así se observó en el patrón de actividad circadiano (Figura III.7). La explicación a esta modificación, fue que pasó en pocos días de ser receptora de alimentos por el macho, al papel de proveerse a sí misma de alimento, reflejándose en recorridos cortos y rápidos.

En este período, los datos del ámbito hogareño (AH), mostraron exclusividad de áreas (Figura II.4), por lo que los movimientos rápidos a diferentes sitios de sus áreas se presume fueron de defensa del AH.

La velocidad de los recorridos en los machos ratificó este papel de proveedor activo, ya que mostraron el promedio de velocidad más alto en todo el año con 793 m/h. Mientras, las hembras promedian 555 m/h, casi el doble del mostrado en el período anterior (Reproducción), pero menor a la que exhibieron los machos. Esto datos aportan evidencia de la fuerte actividad e inversión energética por parte de la pareja reproductiva.

Con respecto a la sincronía de la actividad entre machos y hembras, en este período de gestación los datos no muestran correlación significativa ($r_s=0.14$; $p=0.513$) (Cuadro III.4). Se consideró que en este período exhibieron actividad asincrónica entre machos y hembras (Figura III.6), fue el único período del año, en que no se presentó

sincronía. Pero los datos sugieren otro tipo de organización mas compleja, ya que los viajes de búsqueda, captura y consumo de alimento, lo realizaron a diferentes tiempos, debido a que evitaron dejar sola la madriguera con las crías, sobre todo en las primeras semanas de nacidos. Se observó a los machos viajar distancias más largas de la madriguera y con mayor frecuencia que las hembras. Sobresalió que, cuando el macho salía, la hembra permanecía en la madriguera, y ésta realizaba sus viajes sólo cuando el macho o algún colaborador había retornado.

Se detectó a los machos realizar 7 viajes (ciclos) en 24 h, y los efectuaron a los sitios de pastizales donde buscan, encuentran, capturan presas y las llevaban a la madriguera, para regurgitar semidigeridas a las crías y a la madre. Las hembras tuvieron sólo 6 viajes (ciclos) en 24 h, hacia áreas de alimentación cercanas a la madriguera, ya que destinaron mayor tiempo con los cachorros.

Andelt (1985), observó que las hembras durante la gestación no realizaron viajes durante el día, en cambio por la noche realizaron en promedio 0.3 viajes por hembra (marco 6 hembras). Estos valores son mucho menores a lo encontrado en este estudio con los coyotes de "La Michilía", ya que estos datos muestran en promedio 3 viajes por noche y 3 viajes durante el día a la madriguera por las hembras (Figura III.7).

Los machos de "La Michilía", en la Gestación realizaron en promedio 4 viajes en la noche partiendo de la madriguera y 3 viajes durante el día (Figura III.7). Mostraron mayor actividad que los coyotes estudiados en Texas, que promediaron 1 viaje por día y 1.3 viajes por la noche a la madriguera (Andelt 1985).

En este período en particular, abarcó la etapa final de la Gestación y los primeros días del nacimiento de los cachorros. Se observó que los machos tienen una participación más intensa al proporcionar alimento a la madre, realizando frecuentes viajes para ello. Conforme fueron creciendo los cachorros, la madre fue alejándose de la madriguera para buscar, capturar y consumir su alimento, al mismo tiempo que fue cambiando la alimentación de los cachorros de lactantes a suministrarles alimento regurjitado o semidigerido que primero cazó.

Con los datos del aporte energético de los alimentación consumidos en este período y sus patrones de movimientos, se fortalece el argumento de la hipótesis que; durante este tiempo, la búsqueda y consumo de alimentos (presas) por los coyotes padres, fue selectivo y dirigido hacia pequeños mamíferos, proporcionando a las crías una alimentación rica en contenido proteínico, y también debido a que la madre tuvo que recuperar su inversión energética de gestación y lactancia, además de propiciar el rápido desarrollo de sus crías (Servín y Huxley 1991). Del número de coyotes que integró el grupo reproductivo, dependió el número de viajes realizados, y el éxito reproductivo del grupo. Realizaron menos viajes por coyote, los que criaron en pareja y con colaboradores, en comparación con las parejas reproductivas solas, quienes tuvieron que realizar mayor cantidad de viajes para proveerse de alimento.

En los Carnívoros, otros miembros o familiares del grupo participan activamente en el aporte de alimento a los cachorros recién nacidos, a estos individuos se le denomina "ayudantes o colaboradores". Se ha reconocido la tendencia hacia un mayor

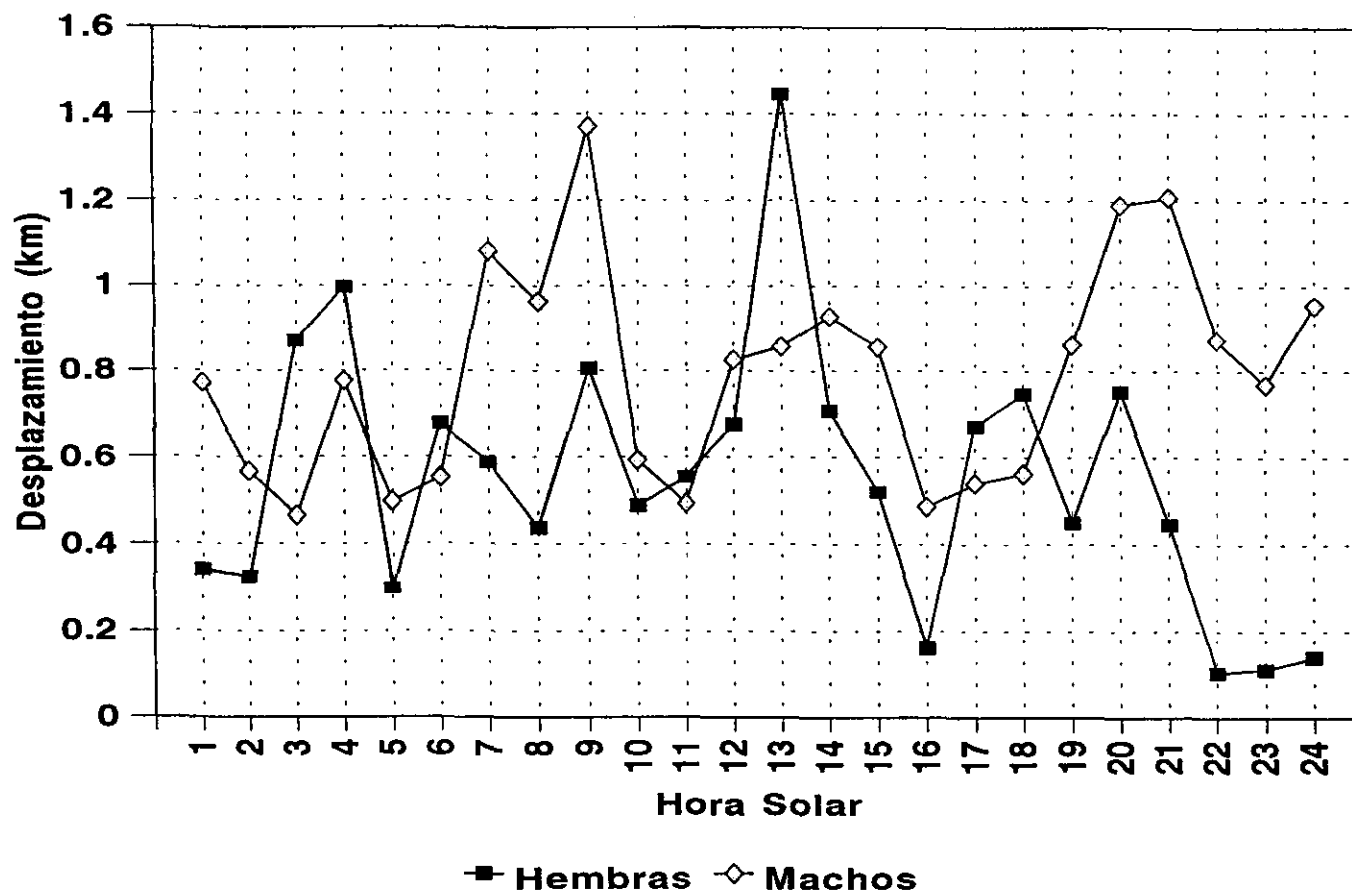


Figura III.7.- Relación del patrón de actividad asincrónico ($r_s=0.14$; $p=0.513$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de la gestación.

éxito reproductivo, cuando existe un mayor número de participantes en la alimentación y cuidado de los cachorros (MacDonald 1979, 1983, Mohelman 1989, Packer et al. 1988). En los grupos reproductivos que se siguieron en "La Michilía", hubo algunos que tenían un "ayudante", este coyote hembra o macho, efectuaba recorridos hacia áreas diferentes a los padres, de tal manera que como grupo estuvieron explotando más eficientemente el espacio y las presas a un mismo tiempo. Esto no lo pudieron realizar con la misma eficiencia las parejas reproductivas que no contaron con "ayudantes", pues estuvieron limitados por sus desplazamientos hacia las áreas previamente seleccionadas para alimentación.

El trabajo de cooperación y de organización del tiempo entre los coyotes hembras y machos, tuvo como finalidad asegurar el nacimiento y sobrevivencia de su progenie en este período. Considero, es el más crítico del año y en la vida de las parejas reproductivas de los coyotes. Esto sería el significado biológico de la asincronía encontrada en este período (Cuadro III.4).

5.2.3 Cría de Cachorros.- En la cría de cachorros los recorridos promedios de los machos disminuyeron ligeramente a 16.82 ± 4.90 km/24 h. En cambio las hembras continuaron aumentando su promedio a 16.17 ± 2.37 km/24 h, y fueron los más altos del año. Estos valores entre machos y hembras no mostraron diferencias significativas ($t=0.41$; g.l.=46; $p=0.67$). La disminución en machos se atribuyó a que, la hembra incrementó su conducta como proveedora de alimentos para si misma y para sus crías, aunque el macho siguió cooperando, debido a que la demanda energética de los

cachorros en regurgitación del alimento semidigerido fue alta también en este período. Esto se reflejó en que ambos tuvieron que viajar distancias largas y similares para cubrir estas necesidades metabólicas. Este período en "La Michilía", se caracterizó por ser un período pobre en alimentos disponibles (Cuadro II.5), por lo que el trabajo para cubrir estas necesidades metabólicas en los adultos y crías es altamente demandante y hacen crítico este período.

En las correlaciones obtenidas entre el consumo de frutos y las distancias recorridas, se encontró una correlación positiva para las hembras ($r_s=0.601$; $p=0.398$) (Figura III.5), y es en este período donde los frutos son importantes para la sobrevivencia de los coyotes, ya que son una fuente importante de obtención de calorías.

En este período a diferencia de los anteriores, los frutos de tázcate aportaron la mayor cantidad de calorías consumidas por los coyotes con 202.05 Kcal/kg, y los pequeños mamíferos aportaron sólo 84.57 kcal/kg. Sin embargo, la proteína complementaria fue obtenida por el notable incremento de consumo de insectos (Ortópteros) (Figura II.6). Los Ortópteros que consumieron, tienen una importante cantidad de proteína (67.17%) y su valor calórico es alto también (3342.17 kcal/kg) (Cuadro I.4) y el coyote lo aprovechó y consumió como alimento alternativo en este período.

En cuanto a la velocidad de los desplazamientos en los machos, se observó una ligera disminución con respecto al período anterior (700 m/h). Esto confirmó, que disminuyeron sus compromisos de crianza. Las hembras incrementaron su velocidad de

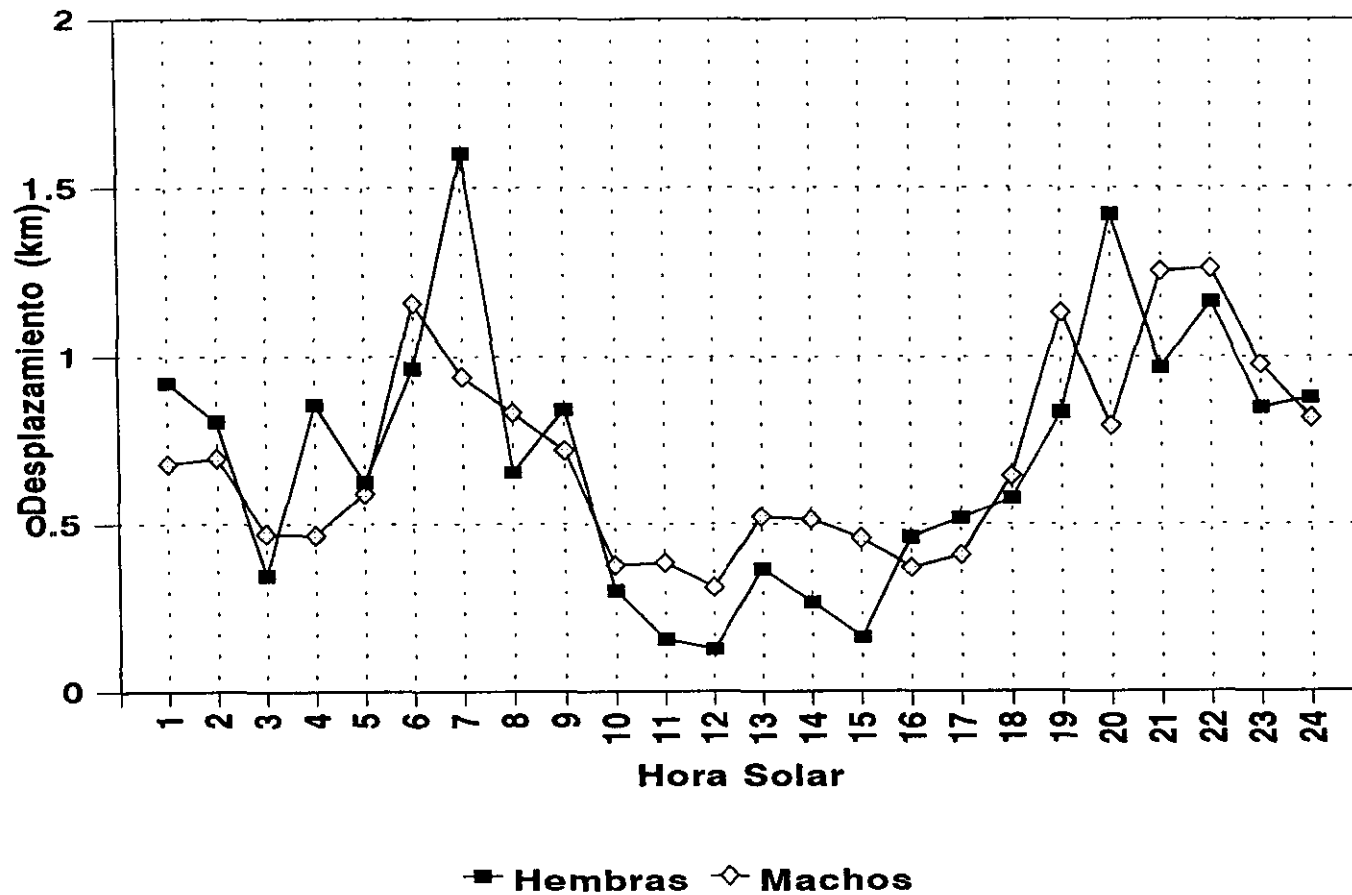


Figura III.8.- Relación del patrón de actividad sincrónico ($r_s=0.718$; $p=0.0008$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de cría de cachorros.

desplazamiento, al valor más alto del año con 695 m/h. Esto apoya el argumento de la toma de la responsabilidad de la crianza y alimentación de sus cachorros. En este período se observaron a madres con sus crías, en áreas abiertas (pastizales) buscando, capturando y consumiendo insectos (Ortopteros), frutos y pequeños roedores, es decir la madre enseñó las técnicas básicas de la búsqueda del alimento, así como también los familiarizó y mostró sus áreas de desplazamiento (AH). Esta información también fortalece la explicación, del por que en este período las hembras agrandaron el tamaño del AH, siendo el mayor del año (Cuadro II.2 y Fig. II.5).

Al realizarse en análisis de la sincronía, entre la actividad locomotora de machos y hembras, para este período encontró la más alta correlación del año ($r_s=0.718$; $p=0.0008$) (Cuadro III.4). Esto significa que, en este período los movimientos de los coyotes hembras y machos fueron sincrónicos (Figura III.8). Tanto hembras como machos dejaron su madriguera como centro de actividad, y sus movimientos son amplios, las hembras recorren su ámbito hogareño con sus crías y el macho se les une por periodos cortos de tiempo.

Andelt (1985), observó en este período a las hembras viajar con sus cachorros y conforme se desarrollaban las crías, las distancias de viaje se incrementaron. El obtuvo estos datos, debido a que radiomarcó a los crías de las hembras reproductivas. En "La Michilía" no se radiomarcaron a crías, pero los movimientos de los adultos y sobretodo de las hembras son un indicador de los movimientos de las crías, así en este período la pareja reproductiva continuó cooperando para aumentar las probabilidades de

sobrevivencia de sus crías.

5.2.4 Independencia de Crías.- Durante este período los machos promediaron las distancias recorridas más cortas del año con 13.56 ± 4.29 km/24 h. Las hembras, disminuyeron sus promedios de distancias recorridas a 13.02 ± 2.51 km/24 h. Estos valores son similares estadísticamente ($t=0.169$; g.l.=46; $p=0.866$) (Figura III.2). En esta época, las crías ya fueron capaces de alimentarse por si mismas y disminuyó la dependencia con los padres, de tal manera que las actividades de locomoción de machos y hembras fueron más relajadas y se reflejó en una disminución de distancias recorridas en los ciclos de 24 h. Este período en "La Michilía", se caracterizó por un incremento en los alimentos disponibles como frutos y pequeños mamíferos (Cuadro III.3).

El valor calórico del consumo de pequeños mamíferos y frutos de tázcate fue similar durante este período, los mamíferos aportan 176.64 kcal/kg y los frutos 173.97 kcal/kg (Cuadro III.3). Ambas categorías de alimento fueron importantes y ayudaron a la recuperación y fortalecimiento fisiológico de los coyote, quienes además ya se preparan para el siguiente evento reproductivo.

Se se encontró una correlación positiva entre el consumo de los frutos y las distancias recorridas para las hembras ($r_s=0.601$; $p=0.398$) (Figura III.5). Los frutos fueron importantes para la sobrevivencia de los coyotes, ya que son una fuente importante de obtención de calorías, durante este período.

Los coyotes adultos iniciaron un período de recuperación, incrementando el

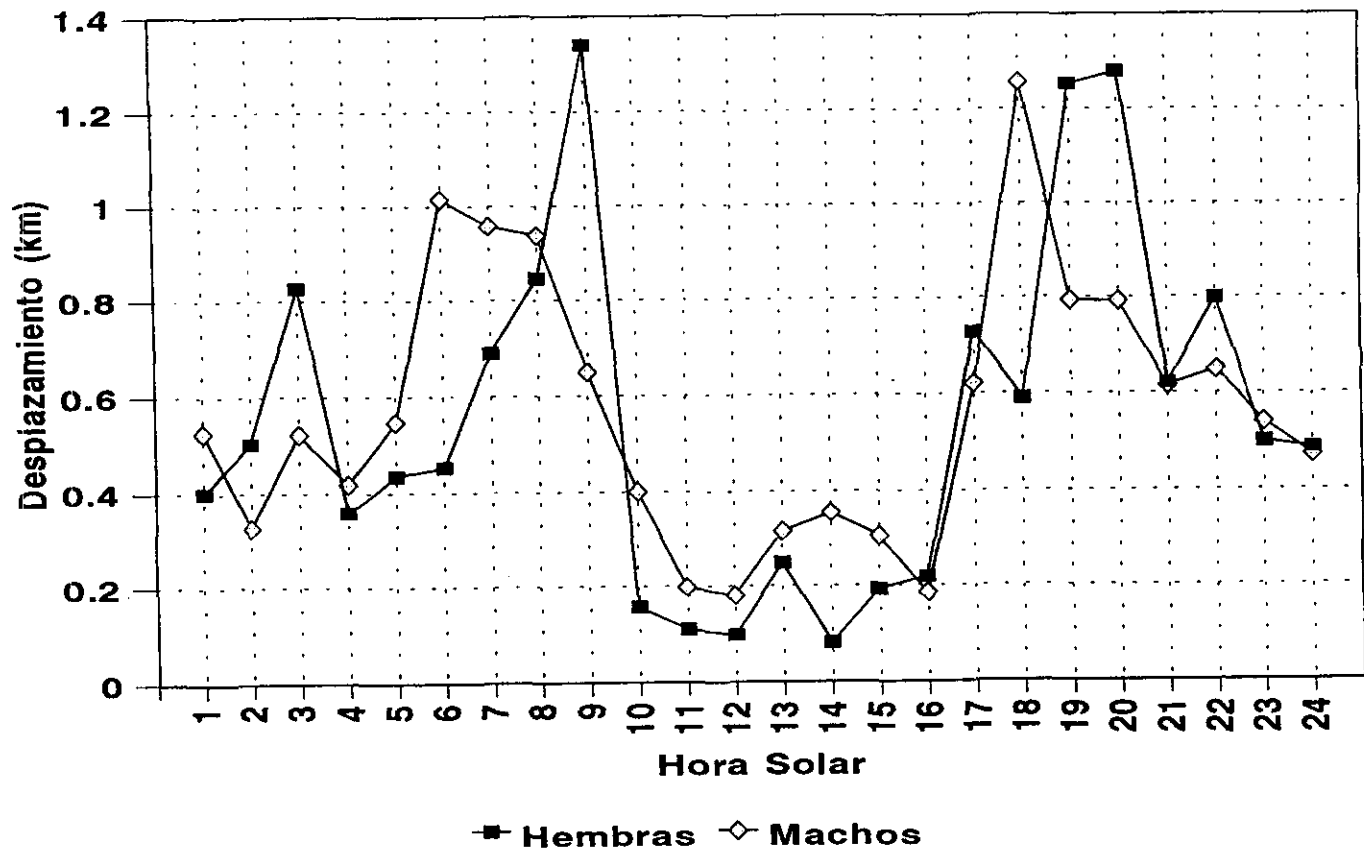


Figura III.9.- Relación del patrón de actividad sincrónico ($r_s=0.673$; $p=0.0005$), mostrado por los coyotes hembras y machos en el período de la Independencia de Crías.

consumo de pequeños mamíferos, quienes inician un rápido período de crecimiento poblacional y por tanto de disponibilidad. También en esta época, los árboles de tázcatos tiran sus frutos maduros al suelo, observándose los valores más altos de disponibilidad (Cuadro 1.3) y también de consumo de este recurso (Figura 1.5). Así, los adultos comenzaron a acumular grasa para hacer frente al siguiente evento reproductivo.

En cuanto a la velocidad de los desplazamientos en los machos, esta fue de 565 m/h, que correspondió el valor más bajo del año, lo cual sugirió que disminuyeron sus compromisos de crianza. También las hembras disminuyeron su velocidad de desplazamientos a 550 m/h, y sus compromisos de crianza y alimentación para sus cachorros también decayeron. Así los coyotes juveniles, que han participado activamente como "colaboradores o ayudantes" en la cría de sus hermanos, aprovechan la abundancia de recursos alimentarios y escasa vigilancia territorial por los grupos reproductivos, para dejar el ámbito hogareño de sus padres e intentar adueñarse de uno y de fundar su propio grupo reproductivo.

Esta información se complementó con las actividades de trampeo, ya que se iniciaban en esta época, capturando coyotes con pesos de entre 6 y 9 kg, que se consideraron jóvenes. Algunos de ellos se radioequiparon y su localización en la zona de estudio no fue posible o fue esporádica, debido a que su señal se escuchó muy lejana, algunos datos de distancia obtenidos indicaban por lo menos 22 km, entre el receptor y el emisor, por tanto consideramos a estos coyotes como transeúntes.

En el análisis de la sincronía de la actividad entre machos y hembras para este

período de independencia de crías, se encontró correlación significativa ($r_s=0.673$; $p=0.0005$) (Cuadro III.4); es decir, nuevamente fueron sincrónicos los movimientos de los coyotes hembras y machos (Figura III.9). La actividad en esta época se desarrolló alrededor de las áreas de alimentación, que fueron los pastizales. En la zona de estudio, algunas de éstas áreas han sido transformadas en tierras agrícolas y en esta época del año, se levantan las cosechas de maíz, y por la forma tradicional de concentrar este grano, ahí se concentraron roedores alrededor de estos montones de maíz, en especial los del género *Sigmodon*. Los coyotes respondieron, desarrollando una intensa actividad de búsqueda, captura y alimentación de roedores en estas bien localizadas áreas. Se

Cuadro III.4.- Correlaciones de Spearman entre machos y hembras para comparar sus patrones de actividad. Cuando, $r < 0.5$ y $p > 0.05$ se consideraron patrones de actividad no sincrónicos o asincrónicos (**); cuando $r > 0.5$ y $p < 0.05$, los patrones de actividad fueron sincrónicos (*).

PERIODO	r	n	p	Sincronía
Reproducción	0.647	23	0.00062	*SI
Gestación	0.140	23	0.513	**NO
Cría de Cach.	0.718	23	0.00008	*SI
Indep. de Crías	0.673	23	0.00005	*SI
Anual	0.728	23	0.00005	*SI

* Patrón de Actividad Sincrónico; ** Patrón de Actividad Asincrónico

registró por las noches una constante actividad de coyotes de diferentes grupos y con ámbitos hogareños también distintos, que confluyeron en estas áreas de pastizal. Una ventaja más de estas áreas, es que ahí también se distribuyen los tázcatos (*Juniperus deppeana*) y entonces también tuvieron la opción de alimentarse de jugosos frutos recién caídos, fue notoria, la no defensa de estos recursos, ya que cuando los recursos son abundantes disminuye o no hay competencia (Krebs 1978, Pianka 1982).

5.2.5 Patrón de Actividad Anual del Coyote.- El patrón de actividad promedio de los cuatro períodos entre las hembras y machos en "La Michilía", mostró una fuerte sincronía con base en el coeficiente de regresión significativo ($r_s=0.728$; $p=0.0005$) (Cuadro III.4). Este es el patrón de actividad más conocido del coyote; en el que se observan dos picos de actividad, que son los recorridos promedios más altos en 24 h y que coinciden con la salida y puesta del sol. Así mismo dos valles o caídas de actividad, uno en el día y otro en la noche, donde los valores promedios de los recorridos durante día fueron menores a los de la noche. Con base en esta gráfica se ha argumentado que, los coyotes no tienen actividad diurna y poca es la nocturna, por lo tanto su actividad es crepuscular, (Andelt y Gipson 1979, Andelt 1985, Bekoff y Wells 1981, Smith et al. 1966).

En este sentido, los datos obtenidos en "La Michilía" enriquecieron esta información, ya que además de ratificar la gran actividad crepuscular, también se evidenció una importante actividad nocturna y en menor grado la actividad diurna. Es decir los coyotes de "La Michilía", presentaron desplazamientos a lo largo del día y la noche, y al comparar estadísticamente estos recorridos se pudo detectar la actividad

primordial en cada período biológico.

Debido a la forma de la gráfica (Figura III.10), se ha concluido erróneamente que la única actividad importante es la crepuscular. La información que aportó esta clase de gráficas, fueron las distancias recorridas en períodos de una hora, sí bien es cierto que en las horas del crepúsculo (salida y entrada del sol), las distancias viajadas por hora son las mayores durante el ciclo de 24 h, esto no significa que son las únicas. Durante las horas del amanecer, los coyotes se desplazaron de los sitios donde se se alimentaron, hacia sus lugares de refugio y descanso; y por el atardecer, se desplazaron rápidamente de éstos sitios de descanso y refugio hacia los lugares elegidos para capturar sus presas y alimentarse.

Los coyotes se movieron durante el día y la noche, como se muestra en el Cuadro III.5 y la intensidad de sus recorridos varió en función de sus necesidades metabólicas, período reproductivo y disponibilidad de recursos alimentarios en el medio, como se ha mostrado en este estudio en "La Michilía".

Existen otros métodos para conocer la actividad de los animales y es utilizando collares con un mecanismo sensible a la posición del animal, aunque sólo aportan un tipo de información de presencia/ausencia o actividad y no actividad en los animales que los portan. Estos radiocollares han sido utilizados en ungulados y carnívoros. Sin embargo en éstos últimos la información no es confiable, debido a que la mayoría de los carnívoros son depredadores activos y se ha visto que es mejor obtener la información de su actividad con base en las distancias viajadas por unidad de tiempo. En el Cuadro

III.5 se dan los datos obtenidos de la actividad de los coyotes en los diferentes períodos biológicos, con base en las distancias recorridas durante la noche y el día. Se anotó la actividad obtenida para cada período, por sexo y para todos los coyotes estudiados en "La Michilía".

Se exhibió que casi en todos los períodos hubo actividad Nocturna. Sin embargo, llaman la atención dos períodos biológicos:

a) *En la reproducción, cuando las hembras no mostraron una actividad preponderante y tuvieron recorridos similares durante el día y la noche.*

b) *En la gestación, cuando la actividad de los machos resultó ser diurna, debido a la intensa actividad locomotora por ser proveedores de alimentos para la hembra y crías. Las hembras tampoco mostraron diferencias entre los recorridos de día y de la noche, debido a la intensa actividad de proveer alimentos a sus cachorros recién nacidos.*

En general los coyotes de "La Michilía" se desplazaron mayores distancias en la noche casi todo el año, al igual que en muchos estudios de actividad en coyotes realizados en los Estados Unidos de Norteamérica (Andelt y Gipson 1979, Andelt 1985, Camenzid 1982, Bekoff y Wells 1981). Sin embargo, los resultados con los coyotes de "La Michilía" difieren de éstos estudios, en cuanto a las distancias diurnas recorridas; así, la actividad durante el día en Nebraska fue mínima (Andelt y Gipson 1979), Minnesota (Chesness y Bremicker 1974) y Michigan (Ozoga y Harger 1966). En cambio Gipson y Sealander (1972) encontraron actividad diurna, aunque la actividad nocturna fue mayor.

Cuadro III.5. Recorridos (km) durante el día y la noche de coyotes hembras y machos, así como actividad principal (diurna/nocturna) durante los períodos biológicos del año.

	PERIODO				BIOLOGICO			
	Reproducción		Gestación		Cría de Cach.		Indep. Cach.	
	Día	Noche	Día	Noche	Día	Noche	Día	Noche
MACHOS	6.57	9.89	10.67	8.04	7.53	9.39	5.34	8.24
	NOCTURNA		DIURNA		NOCTURNA		NOCTURNA	
HEMBRAS	3.50	3.87	8.32	5.36	6.56	10.30	4.61	8.60
	**	**	NOCTURNA		NOCTURNA		NOCTURNA	
COYOTE	5.17	8.04	9.66	6.89	7.14	9.57	5.06	8.35
	NOCTURNA		DIURNA		NOCTURNA		NOCTURNA	

** Períodos donde no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los desplazamientos diurnos y nocturnos.

En todo caso es muy difícil realizar comparaciones, de actividad diurna y nocturna en diferentes estudios debido a los métodos de obtención de seguimientos que tradicionalmente se hacen en Norteamérica, los cuales son muy heterogéneos. Comúnmente los muestreos de actividad se obtienen partiendo los períodos de 24 h en segmentos de 6, 8 y 12 horas de seguimiento continuo y posteriormente se ajusta un seguimiento de 24 h (Andelt y Gipson 1979, Andelt 1985, Bekoff y Wells 1981, Ozoga y Harger 1966, Smith et al. 1981). En el presente estudio sólo se utilizaron períodos de seguimiento de 24 h continuas, lo que puede ser una razón que explique las diferencias encontradas en las distancias recorridas diurnas y nocturnas, esto ya ha sido señalado

en otros estudios y se ha recomendado realizar seguimientos continuos de 24 h y no parciales o en segmentos (Laundré y Keller 1984, Smith et al. 1981).

En este estudio únicamente se marcaron coyotes adultos, ya que se supuso y así se encontró, que sean dueños de un territorio o formarán parte de un grupo reproductivo, ya que animales jóvenes o viejos frecuentemente son errantes.

Se ha reconocido la existencia de un gradiente climático y estacional que va del ecuador a los polos, y si las condiciones climáticas (temperatura y fotoperiodo), tienen influencia en los desplazamientos y patrones de actividad de los animales, es de esperarse que estas actividades también varíen en magnitud. Lo que es necesario conocer, para encontrar un patrón de variación a nivel latitudinal, son estudios en este gradiente, con métodos de muestreo similares, para comparar y determinar, si existe o no esta tendencia de cambio gradual.

El ecosistema y la fluctuación de los recursos alimentarios que utiliza el coyote, influyeron estos recorridos y movimientos, por lo tanto al comparar las distancias recorridas por los coyotes en zonas áridas con aquellos obtenidas en zonas boscosas, también existirán variaciones, debidos a la correlación existente entre ambas variables (disponibilidad y consumo de alimentos y las distancias que hay que recorrer diariamente para conseguir estos recursos).

Finalmente, la actividad humana del lugar también influye para que los coyotes se desplacen en cierto horario. En otros carnívoros como el zorro rojo (*Vulpes vulpes*), se ha encontrado que presentó actividad diurna en áreas protegidas como el Parque

Nacional de Doñana (Servín et al. 1991), en cambio en áreas utilizadas intensamente por el hombre cerca de centros urbanos y ciudades, los zorros fueron exclusivamente nocturnos (Blanco 1985, Boitani 1984). Apparently con el coyote existe la misma tendencia, ya que Andelt y Gipson (1979) estudiaron coyotes en Nebraska en una área de cultivos agrícolas donde la actividad humana es intensa y encontraron que los coyotes no se movían durante el día, mientras que en "La Michilía", donde la actividad humana es muy baja y el coyote tiene la oportunidad de exhibir actividad durante el día.

También es de llamar la atención el cambio drástico de actividad durante el período de gestación, en el cual los coyotes hembras y machos fueron diurnos. Esto se puede atribuir a la inversión parental de los coyotes reproductivos y que tuvieron que mantener una intensa actividad en este período, para realizar conductas como preparar la madriguera, mantener alejado a otros depredadores y congéneres de su territorio reproductivo y durante las primeras semanas de haber nacido los cachorros.

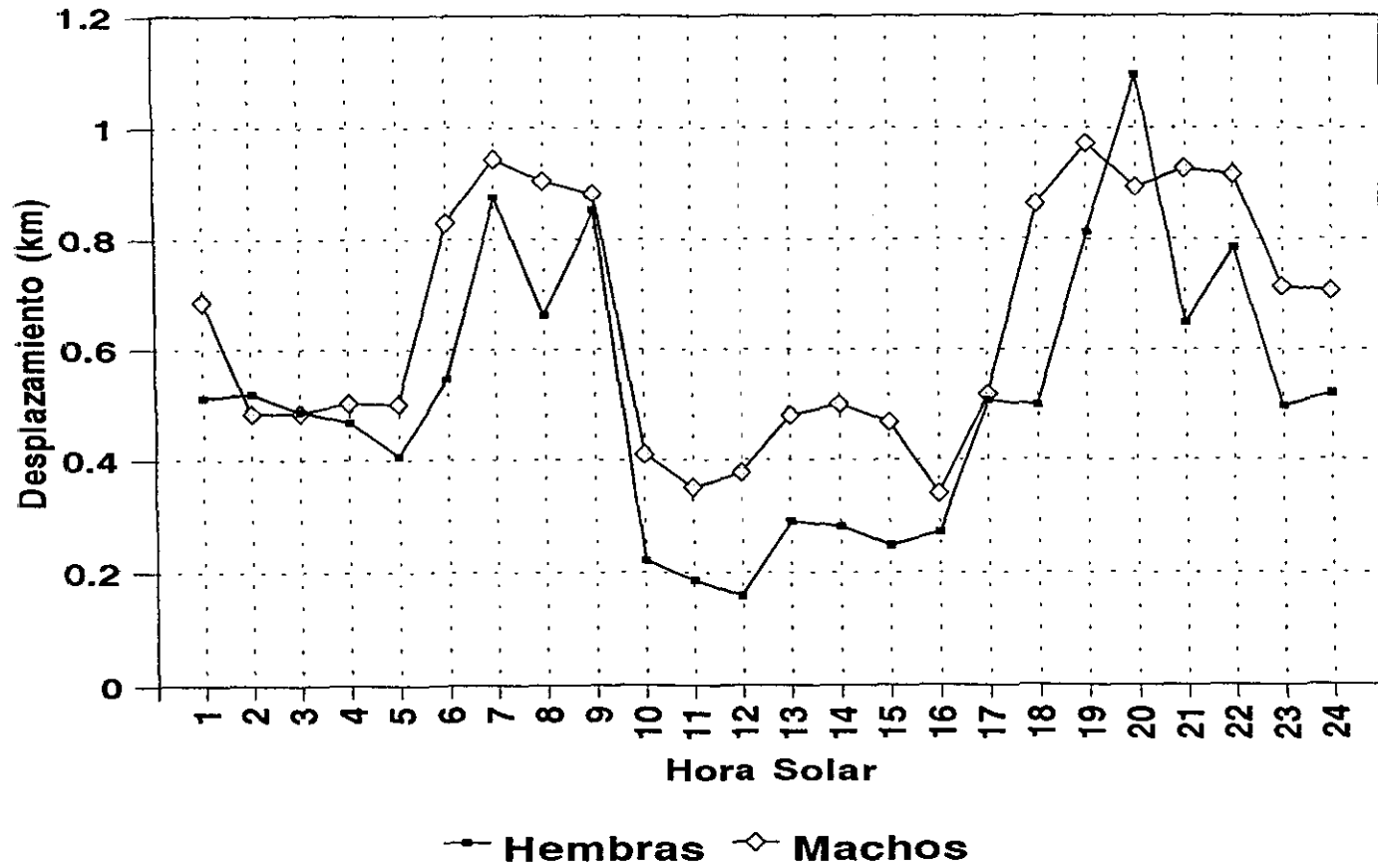


Figura III.10.- Patrón sincrónico de actividad anual ($r=0.728$; $p=0.0005$), que resultó al promediar las distancias recorridas por hora en los períodos biológicos para hembras y machos.

6. CONCLUSION

La energía que obtiene el coyote a partir de su alimento, varió en su fuente de origen, calidad y cantidad a lo largo del año. Los recorridos diarios de los coyotes fueron un indicador del uso eficiente de esta energía. El destino de esta energía estuvo influido, como se han mostrado en este estudio, por el período biológico, sexo, edad y condición social de cada coyote. De tal forma que los movimientos variaron en los distintos períodos biológicos, tanto para hembras y como para machos.

El análisis de los recorridos y movimientos de hembras y machos por separado, acentuó los diferentes papeles que ejecutan en el año y se complementan en actividades de alimentación, reproductivas y de sobrevivencia.

Las distancias recorridas por los coyotes en "La Michilía" estuvieron influenciadas por el período biológico, por la disponibilidad y el consumo de los alimentos que conforman su dieta. Los machos utilizaron gran cantidad de tiempo y energía para desplazarse, buscar y cazar presas, siendo proveedores eficientes de alimento a su grupo reproductivo y progenie; mientras que las hembras usaron otra estrategia, que repercutió en restringir sus recorridos diarios, para invertir su energía en las actividades reproductivas, de gestación y cría de sus cachorros.

Los patrones de actividad circadiana del coyote en "La Michilía" fueron influidos por la disponibilidad y el consumo de los alimentos. De igual manera hubo diferencias entre machos y hembras. Las hembras y los machos exhibieron patrones de actividad cuyo objetivo fue cubrir sus necesidades metabólicas, así como la de su pareja

reproductiva y su progenie. Ambos hacen un uso eficiente de su entorno.

La sincronía y asincronía, encontrada en los desplazamientos de los coyotes en "La Michilia" fueron un factor importante, para explicar la organización social y el trabajo conjunto de una pareja o grupo reproductivo. Evidenciando la eficiencia de estos organismos para usar coordinadamente su medio.

La velocidad de los desplazamientos, también apoyó el entendimiento del complejo trabajo cooperativo y la inversión en el cuidado parental que tienen los coyotes hacia sus cachorros. La locomoción en estos depredadores, les hace consumir grandes cantidades de su energía, debido a que a más veloces desplazamientos, el coyote consumió una mayor cantidad de energía. Las velocidades más altas se presentaron en un período crítico de sobrevivencia de sus cachorros. Esta actividad indicó fuertes compromisos sociobiológicos que tienen entre ellos.

Los coyotes adultos y reproductivos de este estudio, mostraron características congocitivas poco estudiadas y entendidas por la ecología conductual y la ecología animal de poblaciones. Ya que los coyotes saben hacia donde desplazarse, en que tiempo hacerlo y cuanta distancia moverse, para buscar su alimento y refugio. El estudio de esta perspectiva conductual, seguramente aportará diferentes y enriquecedores puntos de vista al estudio de la ecología animal. También otro campo amplio de investigación es la ecofisiología en la fauna silvestre, para entender mejor los complejo procesos de decisión de las hembras, en comparación a las decisiones de los machos.

La abundancia de los recursos en el tiempo, no las pueden predecir los coyotes,

como equivocadamente argumenta la teoría del "forrajeo óptimo". Sin embargo los coyotes invierten su energía en reproducirse, gestar y criar una camada, pero dependerá de la disponibilidad de las presas en el medio y de la habilidad o capacidad depredadora de cada pareja, para que logren el éxito reproductivo esa temporada. También pueden fracasar y no criar a ninguno de sus cachorros, debido a equivocadas decisiones de movimientos, recorridos o inversión energética y por tanto disminuye su adecuación.

Cada año los coyotes han demostrado, mantener un alto éxito reproductivo, no sólo en "La Michilía", sino también en la mayoría de las áreas en su amplio rango de distribución geográfica, debido a sus acertadas decisiones de gasto energético, ¿así funcionan todas las especies comunes?, entonces se plantea la siguiente pregunta ¿las especies de mamíferos carnívoros en peligro de extinción no toman decisiones óptimas?

CONCLUSIONES GENERALES

El coyote (*Canis latrans*) actualmente está habitando casi en toda Norteamérica, aunque no siempre fue así, desde hace varios miles de años, ha pasado circunstancias adversas como, los periodos glaciales, ha sobrevivido a la competencia por diferentes recursos con otras especies del gremio, ha sobrevivido a hambrunas y actualmente está sobreviviendo a la intensa competencia que el hombre le ha impuesto, al transformar su medio. A pesar que no es, ni el más grande, ni el más feroz de los mamíferos carnívoros, es sagaz, y sobretodo ha sido un gran sobreviviente.

Este trabajo de tesis exploró una visión conjunta de varios aspectos que, desde mi particular punto de vista son clave en este éxito y sobrevivencia del coyote. Por lo que se trató de acumular datos que se complementan, para describir y conocer estos procesos ecológicos de este depredador. Como se ha visto a lo largo de los capítulos, la alimentación, la relación del depredador con sus presas y los alimentos disponibles, ha sido una clave importante para conocer las estrategias que realiza este depredador no sólo en La Michilía, sino en cualquier sitio donde vive en Norteamérica.

A partir del estudio de su ecología alimentaria, la territorialidad y los patrones de actividad, se ha efectuado una profunda incursión para buscar otro punto de vista y distintas respuestas que, los estudios poblacionales no han explorado. Ya que un grupo social de coyotes, es una mezcla de cooperación para acceder a los alimentos disponibles y, de competencia para repartir este alimento, pero sobretodo para acceder

a las parejas reproductivas.

Los coyotes en La Michilía, son capaces de capturar presas desde pequeños chapulines (5 g) hasta venados cola blanca (40 kg), pasando por una gran variedad de tallas intermedias. A su vez las estaciones del año presentan panoramas que los coyotes manejan exitosamente, como las temperaturas bajas, sequías, incendios, competencia con otros depredadores en una constante batalla por el alimento.

Es capaz de proveerse su alimento de forma solitaria, en parejas y en grupos organizados, con base en las condiciones que le presenta el medio y la presa. Esta capacidad de organizarse para cazar sólo o en grupo, es el producto de una compleja evolución morfológica y conductual, que ha producido una gran flexibilidad para alimentarse, en este proceso han sido básicos la comunicación y el aprendizaje para lograr la permanencia de la especie.

Este trabajo aporta respuestas a viejas interrogantes planteadas, así por ejemplo, existe una fuerte discusión sobre la defensa o no del espacio físico donde se vive, el borde conceptual para distinguir entre un territorio y un ámbito hogareño. Algunos grupos de investigación argumentan que los coyotes no son territoriales y por ello mantienen ámbitos hogareños, mientras que el grupo antagónico postula lo contrario. En La Michilía, se reconoció que las hembras son territoriales, pero sólo en un cierto período del año, en cambio los machos no son territoriales y se apegan al concepto del ámbito hogareño. Pero lo importante de estos datos no es que se incline la discusión para beneficiar a uno de los dos grupos de investigación. Lo importante es que ambos tienen razón y que una

de las características exitosas del coyote es que no mantienen estrategias conductuales rígidas, sino por el contrario son muy flexibles o plásticas. Es decir, que responden de la manera adecuada a las condiciones que el medio impone y que ellos requieren en ese preciso momento, así su comportamiento es muy diverso y adaptable.

Pero no sólo en el uso del espacio, se observan esas cualidades, también resaltan con el alimento y con los movimientos que realizan dentro de sus ciclos circadianos, los cuales los fisiólogos los han encajonado como ciclos poco tolerantes al cambio, ya que son respuestas de origen genético a los efectos externos. Los coyotes de La Michilía han aportado datos muy sencillos, pero muy interesantes, que reflejan una vez más esa gran capacidad de responder adecuadamente y de distintas formas que las condiciones externas les impone.

Se evidenció en estos patrones de actividad, una gran coordinación entre los individuos que pertenecen a un grupo social y desde los cambios en los períodos circadianos, los estacionales y los anuales, el coyote los adecua, organiza y los modifica en el transcurso del año. Estos mecanismos funcionan coordinada y eficientemente a largo plazo, de esta manera nos muestran los procesos conductuales de su sobrevivencia como individuo, como pareja, como grupo social y como especie.

Un aspecto por demás interesante es la elección de los alimentos y complementar una dieta que le aporte la energía y nutrientes necesarios. Este enfoque es sorprendente, porque de la gran variedad de alimentos que existen disponibles en el bosque templado, el coyote es selectivo dentro del oportunismo que le impone ese

medio. Incluye sólo tres grupos o categorías de alimentos (pequeños mamíferos, insectos y frutos de tázcate), estos le suministran la energía, proteína y elementos necesarios para vivir a lo largo del año, donde la estacionalidad marcada afecta significativamente la disponibilidad y abundancia de estos recursos alimentarios. Esta respuesta del coyote es muy interesante y merece más atención este campo de la investigación, los intercambios energéticos que aportan los alimentos y los variados destinos energéticos que determina el coyote.

El trabajo generó muchos datos básicos y descriptivos sobre la ecología conductual de este depredador, éstos considero serán elementos básicos para desarrollar planes de manejo y conservación de este controvertido depredador, esto será una de las etapas siguientes a desarrollar en este proyecto de investigación. En el presente escrito sólo se manejan datos y resultados de dos años, sin embargo he dedicado muchos más años en observarlos, seguirlos, describir sus actividades, interpretarlos, entenderlos como naturalista y como ecólogo, por lo que ahora tengo muchas más preguntas, que respuestas, pero sin duda los datos acumulados han conformado un cuerpo sólido de ideas, conceptos y datos que me han conducido a entender un poco más la ecología conductual del coyote en La Michilía.

Existe una leyenda indígena en Norteamérica, dice que el coyote será el último animal sobre la Tierra, después que el búfalo se haya ido, después que el hombre haya desaparecido, sólo quedará la oscuridad... y en la oscuridad se escuchará el aullido del coyote... ¿entonces, porque no aprender más de él?

LITERATURA CITADA

- Ackerman, B. B., F. A. Leban, M. D. Samuel y E. O. Garton. 1990. User's manual for progame Home Range. 2a. Ed. Technical report 15, Forestry, Wildlife and Range Experiment Station, University of Idaho, Moscow, Idaho, U.S.A. 80 pp.
- Alvarez, T., y D. J. Polaco. 1984. Estudio de los mamíferos capturados en La Michilia, Sureste de Durango, México. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex. 28:99-148.
- Andelt, W. F. y P. S. Gipson. 1979. Home range, activity and daily movements of coyotes. J. Wildl. Manage., 43:944-951.
- Andelt, W.F. 1985. Behavioral ecology of coyotes in South Texas. Wildl. Monogr., 94:1-45.
- Andelt, W.F., J.G. Kie, F.F.Knowlton y K.Cardwell. 1987. Variation in coyote diets associated with season and successional changes in vegetation. J. Wildl. Manage., 51(2):273-277.
- Althoff, D.P. y P.S. Gipson. 1981. Coyote Family spatial relationships with reference to poultry losses. J. Wildl. Manage., 45(3):641-649.
- Aranda, M., N. López-Rivera y L. López-de Buen. 1995. Hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en la Sierra del Ajusco, México. Acta Zool. Mex. (n.s.). 65:89-99
- Baker, R. H. y J. K. Greer. 1962. Mammals of the Mexican State of Durango. Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. Ser., 2:29-159.
- Bekoff, M. 1977. The coyote *Canis latrans* Say. Mammal. Spec., 79:1-9.
- Bekoff, M., y L. D. Mech. 1984. Simulation analyses of space use: Home range

- estimates, variability and sample size. *Behav. Res. Meth. Instrum. Comp.* 16:32-37.
- Bekoff, M., T. J. Daniels y J. L. Gittleman. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15:191-232.
- Bekoff, M. y Byers. 1985. The development of behavior from evolutionary and ecological perspectives in mammals and birds. *In: Evolutionary biology.* Max K. Hecht (ed.), pp. 215-285. Plenum Press, New York.
- Bekoff, M. y M.C. Wells. 1986. Social behavior and ecology of coyotes. D.S. Lerman, ed. *Study of Behav.* 16:251-338. Academic Press, New York, N.Y.
- Blanco, J. C. 1986. On the diet, size and use home range and activity patterns of a red fox in Central Spain. *Acta Theriol.*, 31(40):547-549.
- Boitani, L., P. Barraso y I. Grimod. 1984. Ranging behaviour of the red fox in the Gran Paradiso National Park (Italy). *Boll. Zool.*, 51:275-284.
- Boggess, E. K., Andrews, R. D. y R. A. Bishop. 1978. Domestic animal losses to coyotes and dogs in Iowa. *J. Wildl. Manage.*, 42:362-372.
- Boutin, S. y H. D. Cluf. 1989. Coyote prey choice: Optimal or opportunistic foraging? A comment. *J. Wildl. Manage.*, 53(3):663-666.
- Bowen, W. D. y McTaggart. 1980. Scent marking in coyotes. *Can. J. Zool.*, 58:473-480.
- Bowen, W.D. 1981. Variation in coyote social organization: The influence of prey size. *Can. J. Zool.*, 59:639-652.
- Bowen, W. D. 1982. Home range and spatial organization of coyotes in Jasper National Park, Alberta. *J. Wildl. Manage.*, 46(1):201-216.

- Bowyer, R. T., S. A. McKenna y M. E. Shea. 1983. Seasonal changes and coyote food habits as determined by fecal analysis. *Am. Midl. Nat.*, 109(2):266-273.
- Brillhart, D. E. y D. W. Kauffman. 1994. Spatial and seasonal variation in prey use by coyotes in North-Central Kansas. *Southwestern Nat.*, 40(2):160-166.
- Bronson, F. H. 1989. *Mammalian reproductive biology*. University of Chicago Press. Pp.325.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concept as applied to mammals. *J. Mammal.*, 24:346-352.
- Caro, T. Ed. 1998. *Behavioural ecology and conservation biology*. Oxford University Press.
- Cederlund, G. A. y H. Okaranta. 1988. Home range and habitat use of adult female moose. *J. Wildl. Manage.*, 52:336-343.
- Chacón, J. E. 1994. La alimentación del coyote en relación con la disponibilidad de alimento en la Reserva de la Biosfera "La Michilia", Durango. Tesis no Publicada. Esc. Biología UJED. Pp. 70.
- Chepko-Sade, B. D. y Zuleyma Tang-Halpin. 1987. *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chesness, R. A. y T. P. Bremicker. 1974. Home range, territoriality and sociability of coyotes in northcentral Minnesota. *Coyote Res. Workshop*. Denver, Colorado, 17 pp.

- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive success in male and female red deer. *In*: Reproductive success. T. H. Clutton-Brock (ed.). 325-343. University of Chicago Press, Chicago.
- Curts, J. 1984. Introducción al análisis de residuos en biología. *Biótica.*, 9:271-278.
- Corbett, L. K. 1989. Assessing the diet of Dingoes from feces: A comparison of three methods. *J. Wildl. Manage.*, 53:343-346.
- Danner, D. A. y N. S. Smith. 1980. Coyote home range, movement, and relative abundance near a cattle feedyard. *J. Wildl. Manage.*, 44:484-487.
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies por medio de la selección natural o la preservación de la razas favorecidas en la lucha por la vida. Ed. CONACyT.
- Delibes, M., L. Hernández. y F. Hiraldo. 1989. Comparative food habits of three carnivores in Western Sierra Madre, Mexico. *Z. Säugetierkunde.*, 54:107-110.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1970. *Ethology, the biology of behavior.* Holt, Rinehart and Winston, Inc.
- Eisemberg, J. 1981. *The mammalian radiations.* University of Chicago Press, Chicago.
- Ewer, R. F. 1973. *The carnivores.* Cornell University Press, New York.
- Fleming, T.H. 1981. Fecundity, fruiting pattern and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecol.* 51:42-46.
- Frafjord, K. 1993. Energy intake of captive adult-sized arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard, in relation to body weight, climate and activity. *Z. Säugetierk.*, 58:266-274.
- Gallina, S., E. Maury y V. Serrano. 1981. Food habits of white-tailed deer. *In*: Deer

- biology, habitat requirements, and management in western Northamerica (eds.) P. F. Pfolliot y S. Gallina. 133-148. Publ. Instituto de Ecología, México, 238 pp.
- Gallina, S. 1998. Wildlife habitat relationships in forested ecosystem in Mexico. In: Wildlife habitat relationships in forested ecosystem (ed.). D. R. Patton. 330-356. Timber Press Portland, Oregon.
- García, E. 1978. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Koppen (Para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana). 2a Ed. Instituto de Geografía, Publ. U.N.A.M. México.
- García-Chavez, J. 1998. Remoción de semillas de *Myrtillocactus geometrizans* (C. Martius) console (Garambullo) y *Zizipus amole* (Sesse & Mociño) M. C. Jhonston (Cholulo) encontradas en excrementos de mamíferos carnívoros en un semidesierto intertropical. Tesis de Maestría en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. No publicada. Instituto de Ecología, A.C.
- Gese, E. M., Rongstad, D. J. y W. R. Mytton. 1988. Relationship between coyote size and diet in Southeastern Colorado. *J. Wildl. Manage.*, 52(4):647-653.
- Gese, E. M., Rongstad, D. J. y W. R. Mytton. 1988. Home range and habitat use of coyotes in Southeastern Colorado. *J. Wildl. Manage.*, 52(4):640-646.
- Gittleman, J. y P. H. Harvey. 1982. Carnivore home range size. Metabolic needs and ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10:57-63.
- Gittleman, J. 1989. Carnivore, behavior, ecology and evolution. Cornell University Press., 620 pp.

- González, S., M. González-Elizondo y A. Cortés-Ortiz. 1993. Vegetación de la Reserva de la Biosfera la Michilía, Durango. *Acta Bot. Mex.*, 22:1-104.
- Halffter, G. 1984. Las reservas de la Biosfera: conservación de la naturaleza para el hombre. *Acta Zool. Mex.(ns)*. 5:4-48.
- Hernández G. L. 1990. Alimentación del coyote (*Canis latrans*) y sus consecuencias comportamentales dentro de su área de distribución extra-tropical. Trabajo Predoctoral No publicado. Esc. Nal. Ciencias Biológicas, I.P.N., pp 92.
- Hall, R. D. 1981. The mammals of North America. John Wiley & Sons.
- Herrera, C. M. y P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting. *Ecol. Monogr.*, 51:203-218.
- Herrera, C. M. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, associated fruit characteristics, in disturbed Mediterranean habitats. *Oikos.*, 55:250-262.
- Hinde, R. A. 1966. Animal behaviour, a synthesis of ethology and comparative psychology. McGraw Hill, Japan.
- Hulbert, 1984. Pseudoreplication in ecological studies. *Ecological Monographs*. 54:187-211.
- Hutchinson, G. E. 1981. Introducción a la ecología de poblaciones. Ed Blume. Barcelona.
- Huxley, C. y Servín, J. 1995. Estimación del ámbito hogareño del coyote (*Canis latrans*) en la Reserva de la Biosfera La Michilía, Durango, México. *Vida Silvestre Neotropical.*, 4(2):21-29.
- Jameson, E. W. 1981. Patterns of vertebrate biology. Ed. Spring-Verlag. New York.

- Janzen, D. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In: Coevolution (D. G. Futuyma & M. Slatkin). Sinauer Assoc. Inc.
- Jaksic, F. M., R. P. Schlatter, J. L. Yañez. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *J. Mamm.*, 61(2):254-260.
- Knick, S. T. 1990. Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in southwestern Idaho. *Wildl. Monogr.* 108:1-44.
- Kowalski, K. 1981. Mamíferos: manual de teriología. Ed. Blume, España. 445-463.
- Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules of predators. In: Behavioural Ecology: an evolutionary approach (ed.) J. R. Krebs and N. Davies. Blackwells, Oxford.
- Krebs, C. J. 1978. Ecology; the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York.
- Krebs, C. J. 1989. Ecological methodology. Ed. Harper and Row Publisher, New York, 654 pp.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies. 1991. Behavioural ecology; an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publication. 3d edition. 482 pp.
- Kreeger, T. J. y U. S. Seal. 1986. Immobilization of coyotes with Xylazine Hydrochloride-Ketamine Hydrochloride and antagonism by Yohimbine Hydrochloride. *J. Wildl. Dis.*, 22(4):604-606.
- Kruuk, H. 1972. The spotted hyena. Chicago., University of Chicago Press.
- Lafón, A. 1984. El coyote (*Canis latrans*) en el Noroeste del Estado de Chihuahua. Memorias de la Reunión Regional de Ecología del Norte, SEDUE., 141-147.

- Laundré, J. W. y B. L. Keller. 1981. Home range use by coyotes in Idaho. *Anim. Behav.*, 29, 449-461.
- Laundré, J. W. y B. L. Keller. 1984. Home range size of coyotes: A critical review. *J. Wildl. Manage.*, 48(1):127-139.
- Linhart, S. B. y F. F. Knowlton. 1975. Determining the relative abundance of coyotes by scent station line. *Wild. Soc. Bull.*, 3:119-124.
- Litvaitis, J. A. y W. W. Mautz. 1980. Food and energy use by captive coyotes. *J. Wildl. Manage.*, 44(1):56-61.
- Litvaitis, J. A. y J. H. Shaw. 1980. Coyote movements, habitat use and foods habits in Southwestern Oklahoma. *J. Wildl. Manage.*, 44(1):62-68.
- Lorenz, K. 1970. *Sobre la agresión; el pretendido mal*. Ed Siglo XXI.
- Ludlow, M. E. y M. E. Sunquist. 1987. Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *Nat. Geogrph. Research.*, 3:447-461.
- MacCracken, J. H. y D. W. Uresk. 1984. Coyote foods in the Black Hills, Dakota. *J. Wildl. Manage.*, 48:1420-1423.
- MacCracken, J. G. y R. M. Hansen. 1987. Coyote feeding strategies in southeastern Idaho: optimal foraging by an opportunistic predator? *J. Wildl. Manage.*, 51:278-285.
- MacDonald, D. W. 1979. Helpers in fox society. *Nature.*, 282:69-71.
- MacDonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature.*, 301:379-384.
- Mace, G. M., P. H. Harvey y T. H. Clutton-Brock. 1984. Vertebrate home-range size and

- energetics requirements. In: The ecology of animal movement. (eds.). I.R. Swingland and P. Greenwood, pp. 31-35. Oxford Press.
- MacNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Amer. Nat.*, 93:133-140.
- MacNab, B. 1989. Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the Order Carnivora. In: Carnivore, behavior, ecology and evolution. (ed.). J.L Gittleman, pp. 335-354. Cornell University Press.
- Mangel, M., y C. W. Clark. 1988. Dynamic modeling in behavioral ecology. Princeton University Press, New Jersey.
- Maynard Smith, J. 1976. Evolution and the theory of games. *Am. Sci.*, 64:41-50.
- McFarland, D. 1987. The Oxford companion to animal behaviour. Oxford University Press, Oxford.
- Mech, L. D. 1983. Handbook of animal Radio-Tracking. University of Minnesota Press. Minneapolis.
- Mech, L. D. 1987. Age, season, distance, and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack. In: B. Chepko-Sade y Z. Tang Halpin (Eds.). Mammalian dispersal patterns, 55-74. University of Chicago Press.
- Messier, F. y C. Barrete. 1982. The social system of the coyote (*Canis latrans*) in a forested habitat. *Can. J. Zool.*, 60:1743-1753.
- Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkey. Columbia University Press, New York.

- Mohelman, P. 1989. Intraspecific variations in Canid social systems. Pp. 143-163. In: Carnivores: Ecology and behaviour. J. Gittleman (ed.). Cornell University Press, New York.
- Mohr, C. O. y W. A. Stumpf. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *J. Wildl. Manage.*, 30(2):293-303.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot y R. W. Mannan. 1992. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. The University of Wisconsin Press.
- O'Donoghue, M. S. Boutin, C. J. Krebs, G. Zuleta, D. L. Murray y E. J. Hofer. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*. 79(4):1193-1208.
- Ortega, J. C. 1987. Coyote foods habits in Southeastern Arizona. *Southwestern Natur.*, 32:152-155.
- Ozoga, J. J. y E. M. Harger. 1966. Winter activities and feeding habits of Northern Michigan coyotes. *J. Wildl. Manage.*, 30:809-818.
- Packer, C. , L. Herbst, A. E. Pusey, J. D. Bygott, J. P. Hanby, S. J. Cairns, y M. D. Mulder. 1988. Reproductive success of lion. In: Reproductive success. (ed.). T.H Clutton-Brock, pp. 363-383. University of Chicago Press. Chicago.
- Parker, G. R. 1986. The seasonal diet of coyotes *Canis latrans* in Northern New Brunswick. *Can. Field Nat.*, 100:74-77.
- Pekins, P. J. y W. W. Mautz. 1990. Energy requeriments of eastern coyotes. *Can. J. Zool.*, 68:656-659.

- Phelan, J. P. y R. H. Baker. 1992. Optimal foraging in *Peromyscus polionotus*: The influence of item-size and predation risk. *Behaviour.*, 121(1-2):95-109.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Ed. Omega. Barcelona, España.
- Pollock, K. H., J. D. Nichols, N. C. Brownie, J. E. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl. Monographs.*, 107:5-99.
- Powers, J. G., W. W. Mautz, y P. J. Pekins. 1989. Nutrient and energy assimilation of prey by bobcats. *J. Wildl. Manage.*, 53:1004-1008.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam y E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging; a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52:137-154.
- Pyke, G. H. 1984. Animal movements: an optimal foraging approach. In: *The ecology of animal movement*. (eds.) I. R. Swingland and P. J. Greenwood, pp. 7-31. Oxford Press.
- Robbins, C. T. 1993. *Wildlife feeding ecology and nutrition*. Second ed. Academic Press. California.
- Rodríguez, T. R. (Ed). 1980. *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. Cuarta Edición. Publ. Wildlife Society. 703 pp.
- Schaller, G. B., Hu-Jinchu, Pan-Wenshi y Zhu-Jing. 1985. *The giant panda of Wolong*. University of Chicago Press, Chicago.
- Schaller, G. B. 1972. *The Serengeti lion*. University of Chicago Press. Chicago.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling, why is animal size so important?* Cambridge University Press.

- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of ecology and systematics. vol. 2:369-404.
- Servín, J., R. J. Rau, y M. Delibes. 1987. Use of radio tracking to improve the estimation by track counts of the relative abundance of red fox. Acta Theriol. 32:489-492.
- Servín, J., C. Huxley y M. Vences. 1990. El uso combinado de Hidrocloruro de Ketamina (KHCL) e Hidrocloruro de Xilacina (XHCL) para inmovilizar coyotes silvestres. Acta Zool. Mex.(n.s.) 30:27-37.
- Servín, J., C. Huxley y El Chacón. 1991. Frugivoría y dispersión de semillas por el coyote. Resúmenes del I Congreso Nacional de Etología.
- Servín, J., y C. Huxley. 1991. La dieta del coyote en un bosque de encino-pino de la Sierra Madre Occidental. Acta Zool. Mex.(n.s.) 44:1-30.
- Servín, J., R. J. Rau, y M. Delibes. 1991. Activity pattern of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Doñana, SW Spain. Acta Theriol., 36:369-373.
- Servín, J. y C. Huxley. 1992. Inmovilización de carnívoros silvestres con la mezcla de Ketamina y Xilacina. Vet. Mex., 23(2):135-139.
- Servín, J. y C. Huxley. 1993. La biología del coyote (*Canis latrans*) en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango., pp. 197-204. In: Medellín, R. A. y G. Ceballos (eds.). Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publ. Espec. Vol. 1, A.M.M.A.C., México, D.F.
- Servín, J. y C. Huxley. 1995. Coyote home range size in Durango, Mexico. Z. Säugetierkunde., 60(2):119-120.

- Servín, J. y C. Huxley. 1995. Estudio de los movimientos diarios de coyotes silvestres en el Estado de Durango. Memorias Simp. Fauna Silvestre. Fac. Med. Vet. Zoot. UNAM. 13:31-40.
- Servín, J., C. Huxley, E. Chacón, N. Alonso y R. González-Trápaga. 1995. Los mamíferos del Estado de Durango, México. Informe Técnico. Instituto de Ecología A.C.-CONABIO. 6860 Registros georeferenciados de Mamíferos.
- Servín, J. 1997. El período de apareamiento, nacimiento y crecimiento del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*). Acta Zool. Mex. (n.s.), 71:45-56.
- Servín, J. y E. Chacón. 1997. Ecología y comportamiento de dos carnívoros del Bolsón de Mapimí, Durango. Informe Técnico Instituto de Ecología-CONABIO. 71 pp.
- Siegel, S. 1970. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas.
- Smith, G. J, J. R. Cary, y O. J. Rongstad. 1981. Sampling strategies for radiotracking coyotes. Wildl. Soc. Bull., 9(2):88-93.
- Sokal, R. R. y J. J. Rohlf. 1981. Biometry. Freeman and Co. San Francisco, Ca. 859 pp.
- Sosa-Escalante, J., S. Hernández, A. Segovia y V. Sánchez-Cordero. 1997. First record of the coyote, *Canis latrans* (Carnivora: Canidae), in the Yucatan Peninsula, México. Southwest. Nat., 42(2):494-495.
- Springer, J. T. 1982. Movement patterns of coyotes in south central Washington. J. Wildl. Manage. 46:191-200.
- Stephens, D. W., y J. R. Krebs. 1986. Foraging theory. Monographs in behavior and

- ecology. Princeton Univ. Press.
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie. 1986. Bioestadística: principios y procedimientos. Ed. McGraw-Hill.
- Sterner, R. T. y S. A. Schumake. 1978. Coyote damage-control research; a review and analysis In: M. Bekof, (ed.). Coyotes: biology, behaviour and management. Pp 347-368. Academic Press. New York.
- Sutherland, W. J. 1998. The importance of behaviour in conservation biology. *Anim. Behav.* 56:801-810.
- Taylor, R. J. 1984. Predation. Ed. Chapman & Hall, London.
- Tinbergen, N. 1951. The study of the instinct. Clarendon Press, Oxford.
- Vaughan, C. 1983. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. *Brenesia.*, 21:27-32.
- Vaughan, C. y M. Rodríguez. 1986. Comparacion de los habitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades en Costa Rica. *Vida Silv. Neotrop.*, 1(1):6-11.
- Voigt, D. R. y R. R. Tinline. 1980. Strategies for analyzing radio tracking data. In C. J. Amlaner Jr. & D. W. MacDonald, (eds.). A handbook on biotelemetry and radiotracking. Pergamon Press. Oxford U. K. and New York.
- Wade, D. A. 1978. Coyote damage; a survey of its nature and scope, control measure and their application. In: M. Bekof, (ed.). Coyotes: biology, behaviour and management. Pp 347-368. Academic Press. New York.
- Weisberg, S. 1980. Case analysis I: residual and influence. *Applied linear regression*. J.

Wiley & Sons. New York.

White, G. C. y R. A. Garrott. 1990. Analysis of Wildlife radio-tracking data. Academic Press, Inc., New York.

Wilson, E. O. 1981. Sociobiología: la nueva síntesis. Ed Omega, Barcelona, España.

Windberg, L. A. y F. F. Knowlton. 1988. Management implication of coyote spacing patterns in southern Texas. *J. Wildl. Manage.*, 52(4):632-640.

Windberg, L. A. y C. D. Mitchell. 1990. Winter diets of coyotes in relation to prey abundance in southern Texas. *J. Mamm.* 71(3):439-447..

Young, S. P. y H. T. Jackson. 1951. The clever coyote. University of Nebraska Press. Washington.