

CARACTERIZACION DEL SISTEMA DE VERTEBRADOS NECROFAGOS EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE LA MICHILIA, DGO. (MEXICO)

Lucina Hernández*
Ricardo Rodríguez*¹
Fernando Hiraldo**
Miguel Delibes***

*Instituto de Ecología
Apdo. Postal 263, Suc B,
35070 Gómez Palacio, Dgo., México

**Museo Nacional de Ciencias Naturales
Gutiérrez Abascal 6,
28006 Madrid, España

***Estación Biológica de Doñana
Apdo. Postal 1056
41080 Sevilla, España

RESUMEN

Desde agosto de 1981 a mayo de 1982 se estudiaron patrones de consumo de carroña por vertebrados necrófagos en la Reserva de la Biosfera de La Michilía, en la Sierra Madre Occidental. Desde una caseta se realizaron observaciones de 11 cadáveres de cerdos domésticos (peso medio = 34.9 ± 4.3 kg) y uno de coyote, dispuestos en diferentes biotopos y a distintas horas del día. Auras (*Cathartes aura*), cuervos (*Coryvus corax*) y coyotes (*Canis latrans*) fueron las principales especies que utilizaron el recurso carroña, habiendo empleado en promedio 5.4 ± 0.4 días para consumirlas. Los factores ambientales, con excepción de la temperatura media de las máximas, influyen poco en la duración de los cadáveres, que sin embargo está relacionada con el número de necrófagos que participan en el consumo. Los coyotes visitan las carroñas habitualmente durante la noche y fueron responsables de la ingestión del 23% de la biomasa disponible. Auras y cuervos son exclusivamente diurnos sobreponiendo ampliamente su horario de utilización de carroña ($S = 0.74$), no obstante la mayor actividad de los cuervos se registra más temprano que la de los auras. Los coyotes son capaces de consumir cualquier parte

1 Dirección actual: Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. Apdo. Postal 128, 23000 La Paz, B.C.S., México.

del cadáver, aunque comen sobre todo músculos, vísceras y carne adherida a la piel. Entre auras y cuervos existe una alta sobreposición en el consumo de las distintas partes del cadáver ($\hat{S}=0.95$), aunque las auras comen más partes blandas y carne adherida a la piel, y los cuervos más masas musculares importantes y trozos esparcidos alrededor del cadáver. A diferencia de lo que ocurre en África, Europa y Sudamérica, y otras zonas estudiadas, los carroñeros del área de estudio no han desarrollado estrategias específicas para el consumo total y rápido de cadáveres medianos y grandes, posiblemente porque la escasez relativa y la dispersión de los mamíferos silvestres de ese tamaño convierten en impredecible al recurso carroña, y favorecen el consumirlo de modo oportunista.

ABSTRACT

From August 1981 to May 1982 we studied the feeding patterns of scavenger vertebrates in La Michilía Biosphere Reserve, at the Sierra Madre Occidental. From a hideout we observed 11 domestic pig carcasses (mean weight = 34.9 ± 4.3 kg) and one of coyote. The carcasses were placed in different biotopes at different hours of the day. Auras (*Cathartes aura*), common ravens (*Corvus corax*) and coyotes (*Canis latrans*) were the main species that used the carcasses, spending an average of 5.4 ± 0.4 days to consume them. Environmental factors, with the exception of maximum mean temperature, did not affect the duration of the carcasses. Maximum mean temperature, length of time of the carcass in the field and the number of scavengers consuming carrion were all positively correlated. Coyotes usually visited the carcasses at night and ate approximately 23% of the available biomass. Auras and common ravens were exclusively diurnal presenting a high temporal overlap ($\hat{S}=0.74$), although common ravens arrived at the feeding place earlier than auras. Coyotes may consume any part of the carcass although they mainly ate big pieces of flesh, viscerae, skin with flesh, and flesh attached to bones. A high overlap exists between auras and common ravens in the consumption of different parts of the carcass ($\hat{S}=0.95$), although auras ate more soft parts, and skin with flesh and flesh attached to bones. Common ravens showed a preference for big pieces of flesh and smaller pieces detached from the carcass. In contrast with the situation in Africa, Europe, South America, and other areas studied, the scavengers of our study area have not developed specific strategies for the quick and total consumption of medium and big carcasses, possibly because the relative scarcity and the dispersion of the populations of larger wild mammals make carrion an unpredictable resource and favor its consumption in an opportunistic way.

INTRODUCCION

Los vertebrados carroñeros aceleran el proceso de descomposición de la materia animal muerta y pueden evitar de esta

manera la dispersión de enfermedades (Schlatter *et al.* 1978). La mayoría de los estudios realizados sobre el sistema de interacción carroñeros-carroña se han hecho en Africa, Europa y Sudamérica (Petrides 1959, Atwell 1963, Houston 1974a, 1974b, 1975, 1979, Mundy y Ledger 1976, Hiraldo 1977, Anderson y Horwitz 1979, Hiraldo *et al.* 1979, Hewson 1981, Franco 1984). En estas zonas las aves son el grupo de vertebrados más importante en el consumo de carroñas. Entre ellas se da una utilización diferencial de este recurso relacionada con las características morfológicas de cada especie, lo que hace posible un aprovechamiento completo de los cadáveres (Kruuk 1967, König 1974, 1976, 1983, Alvarez *et al.* 1976). En Norteamérica sólo el trabajo de Stewart (1978) aborda parcialmente este tema. El citado autor sugiere que la coexistencia de *Coragyps atratus* y *Cathartes aura* es posible debido a la diferencia de tamaño de las carroñas que consume cada especie, y opina que factores comportamentales facilitan su coexistencia cuando coinciden en un mismo cadáver. Este trabajo es una contribución al conocimiento de la estructura y funcionamiento del sistema de carroñas y vertebrados necrófagos en una región de Norteamérica.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera de La Michilía (RBM), localizada en la vertiente este de la Sierra Madre Occidental al SE del Estado de Durango, México. Esta zona se sitúa entre los 23° 30' y 23° 25' latitud norte y 104° 22' y 104° 15' de longitud oeste. El área es una zona montañosa que alcanza una altura de 2850 msnm. Entre el sistema de montañas se encuentra una planicie que en promedio tiene 2250 m. El clima es templado semiseco con lluvias de verano (alrededor de 600 mm anuales) y una temperatura media anual de aproximadamente 19° C. El bosque de encino-pino (*Quercus* sp., *Pinus* sp.), manchones locales de *Juniperus* sp., *Arctostaphylos* sp. y pastizales son las unidades fisonómico-florísticas dominantes (Martínez y Saldívar 1978). Gallina (1981) presenta información general sobre fisiografía, geología, climatología, suelo, vegetación y fauna de la Reserva.

METODOLOGIA

Desde agosto de 1981 mayo de 1982 se hicieron observaciones de vertebrados necrófagos en once cadáveres dispuestos al efecto en diferentes biotopos de la Reserva (básicamente en bosques de encino-pino y en pastizales). Diez de los cadáveres correspondían a cerdos domésticos (*Sus scrofa* var. *domestica*) y el último a un coyote (*Canis latrans*). Los primeros pesaron entre 27 y 60 kg ($\bar{x} \pm D.E. = 34.9 \pm 4.3$) y el coyote 12 kg (Cuadro 1). Todos los cadáveres fueron colocados en el campo inmediatamente después de la muerte del animal, con excepción de la carroña número 5 y el coyote cuyas observaciones se iniciaron respectivamente, uno y dos días después de haber muerto el animal. Las observaciones se realizaron desde una caseta desmontable de madera de 1.5 m de lado, pintada de verde y con dos pequeñas ventanas de 100 cm². Esta caseta se disimulaba entre la vegetación a una distancia del cadáver de aproximadamente 20 m. En cada ocasión, las observaciones comenzaban antes del amanecer (aproximadamente a las 06:00 h) y terminaban tras anochecer (19:00 h). Las visitas nocturnas de mamíferos carroñeros al cadáver, en particular coyotes, se pudieron constatar mediante la identificación de huellas. El cadáver se pesaba diariamente al iniciar y terminar las observaciones para evaluar la cantidad de alimento consumido en cada período. Las observaciones se daban por concluidas cuando se acababa el alimento disponible. Excepcionalmente se suspendieron cuando quedaba menos de una cuarta parte del peso inicial de las carroñas haciendo entonces visitas diarias a los restos para pesarlos y determinar su estado.

Cada cinco minutos se anotó el número de individuos de cada especie que se hallaba en el cadáver. En el caso de las aves, la suma de todos los números se consideró como una estimación de la importancia relativa de cada especie en el consumo de la carroña. Asimismo, la distribución de frecuencias a lo largo del día proporciona información sobre el uso diferencial del tiempo entre unas especies y otras. De cada individuo se anotó también la parte del cadáver de la que se alimentaba, diferenciando seis tipos de comida: a) partes blandas (ojos, lengua, labios, ano, etc.), b) carne adherida a piel, c) grandes trozos de músculos, d) vísceras, e) huesos y f) trozos pequeños de carne esparcidos alrededor del cadáver. La frecuencia de individuos consumiendo las diversas partes permite conocer el uso diferencial del cadáver por cada espe-

Cuadro 1

Diferencias en la frecuencia de observaciones de cada especie en el cadáver

No. Cadáver	Peso (Kg)	Duración Cadáver (días)	Auras				G
			Coyotes	Auras	Cuervos	Cuervos	
1	29	4	1	512	60	8.53	408.91***
2	37	6	3	499	722	0.69	40.96***
3	27	4	2	236	72	3.28	92.01***
4	47	5	4	1133	967	1.17	13.14***
5	60	6	—	644	45	14.31	622.59***
6	21	4	—	463	26	17.81	474.72***
7	30	7	2	610	115	5.30	370.87***
8	54	8	6	783	1719	0.46	350.82***
9	12	4	—	271	145	1.87	38.77***
10	36	6	2	279	307	0.91	1.34ns
11	31	6	—	324	258	1.26	7.50**
Total			20	5754	4436	1.30	2416.63***

+ Número de observaciones

P < 0.001***; P < 0.01**

ns No significativo

cie. La sobreposición en el uso del tiempo y de estas seis categorías de alimento ha sido estimada mediante el índice de Pianka (1978).

Para determinar la asociación entre la primera especie que localiza el cadáver y la primera que empieza a comer, se utilizó el método de regresión lineal por rotación de ejes (Sokal y Rohlf 1981). La diferencia entre las frecuencias de auras (*Cathartes aura*) y cuervos (*Corvus corax*) en la carroña, tanto en conjunto como en diversos períodos del día y en diferentes partes del cadáver, fueron estimadas mediante el estadístico G propuesto por Ezcurra y Montaña (1984). Para evaluar la influencia de distintos factores con el tiempo que tardaban en desaparecer los cadáveres se usó un análisis de componentes principales, ACP (Green 1979), considerando variables ambientales mensuales (temperatura media, temperatura media de las máximas, temperatura media de las mínimas, precipitación y número de días con lluvia) y variables que llama-

mos bióticas, asociadas a cada carroña (peso de la carroña al iniciar y concluir el período de observaciones, número de observaciones de cada especie consumidora, número de días de permanencia del cadáver, cantidad de carroña consumida por el coyote y número de días en que se observó a cada especie en la carroña).

RESULTADOS

El sistema de carroñeros

Auras, cuervos y coyotes fueron prácticamente los únicos vertebrados que participaron en el consumo de carroñas. En una sola ocasión un águila real (*Aquila chrysaetos*) se acercó a uno de los cadáveres, del que no llegó a comer. Un paseriforme, *Sialia mexicana*, visitaba con frecuencia las carroñas cuando no había otros vertebrados sobre ellas, pero se limitaba a consumir allí imagos y larvas de insectos. Otras especies potencialmente consumidoras de carroñas, como el lobo (*Canis lupus*) y el oso negro (*Ursus americanus*), han desaparecido recientemente de la zona (Gallina 1981). En consecuencia, podemos considerar al sistema de carroñeros de la RBM reducido a auras, cuervos y coyotes.

Considerando el conjunto de los cadáveres, el aura fue la especie detectada con más frecuencia, seguida por el cuervo. La presencia de coyotes solamente se detectó en 7 de las 11 carroñas (Cuadro 1). En ocho cadáveres las observaciones de auras fueron significativamente más frecuentes que las de cuervos, en dos ocurrió lo contrario y en una no se registraron diferencias significativas (Cuadro 1).

Aunque el coyote haya hecho acto de presencia tan sólo en el 64% de las carroñas, y siempre en pequeño número y por poco tiempo, su papel como consumidor en el sistema de carroñeros es importante, habiéndose estimado que en promedio los coyotes devoraron el 23% del alimento total disponible en aquellos cadáveres en los que estuvieron presentes, en tanto que auras y cuervos consumieron conjuntamente el 62%.

Independientemente de la hora en que se haya dispuesto el cadáver (unas veces se hizo al amanecer y otras al anochecer), las aves fueron generalmente las primeras en localizarlo, tardando para ello de 8 a 20 horas. Las primeras visitas de coyotes se detectaron

entre 24 y 80 horas después de haber comenzado las observaciones. No existe una relación estrecha entre la especie que descubre el cadáver y la que empieza a comer de éste ($R = 0.02$). En general las aves comieron primero, pues sólo en una ocasión lo hizo el coyote.

En el área de estudio los vertebrados necrófagos tardaron aproximadamente cinco días ($\bar{x} \pm D.E. = 5.4 \pm 0.4$) en consumir las carroñas (Cuadro 1). Un análisis de componentes principales (ACP) mostró dos ejes de variación importantes (Figura 1 a): el eje 1, que explica el 49% de la variación en los datos, resume fundamentalmente los cambios de variables biológicas relacionadas con el tiempo de duración del cadáver (peso, duración del cadáver, número de días de consumo, frecuencia de auras, frecuencia de cuervos, frecuencia de coyotes, frecuencia total, número de días con auras, número de días con cuervos, y peso final del cadáver). En el otro extremo del eje 1 se encuentra la temperatura media de las máximas, única variable abiótica correlacionada (inversamente) con las variables anteriores. El eje 2, que explica el 23% de la variación en los datos, resume el comportamiento de las restantes variables abióticas (temperatura media, temperatura media de las mínimas, precipitación total, y número de días lluviosos), las cuales se encuentran significativamente correlacionadas entre sí. En resumen, las variables bióticas se encuentran todas asociadas a la duración del cadáver, inversamente relacionadas a la temperatura máxima, y parecen ser independientes de las restantes variables del ambiente. La ordenación de los cadáveres (Figura 1 b) que se corresponde con la de las variables, muestra que sólo uno de ellos (el cadáver no. 8) difiere de los demás a lo largo del eje 1. En efecto, este cadáver duró más que los demás, fue expuesto durante una semana fría, tenía un alto peso inicial y recibió más visitas de carroñeros. Los restantes cadáveres no mostraron diferencias en los aspectos bióticos y se separaron sólo a lo largo del eje 2. Por lo tanto, podemos concluir que la variación biológica entre cadáveres fue en general baja (con la excepción ya mencionada del cadáver 8) si se compara con la variación general del ambiente.

Uso diferencial del cadáver

El coyote consumió las carroñas habitualmente durante la noche. Tan sólo en el 17% ($n = 20$) de las ocasiones en las que



Figura 1a

ACP. Factores ambientales y biológicos que explican la variabilidad entre los cadáveres. Los números indican los factores ambientales y biológicos: 1) Peso inicial del cadáver (kg); 2) duración del cadáver; 3) número de días de consumo; 4) frecuencia de auras; 5) frecuencia de cuervos; 6) frecuencia de coyotes; 7) frecuencia total de carroñeros; 8) número de días con auras; 9) número de días con cuervos; 10) temperatura media (°C); 11) temperatura media de las máximas (°C); 12) temperatura media de mínimas (°C); 13) precipitación total (mm); 14) número de días lluviosos; 15) cantidad de carroña consumida por el coyote (kg); 16) peso final del cadáver (kg).

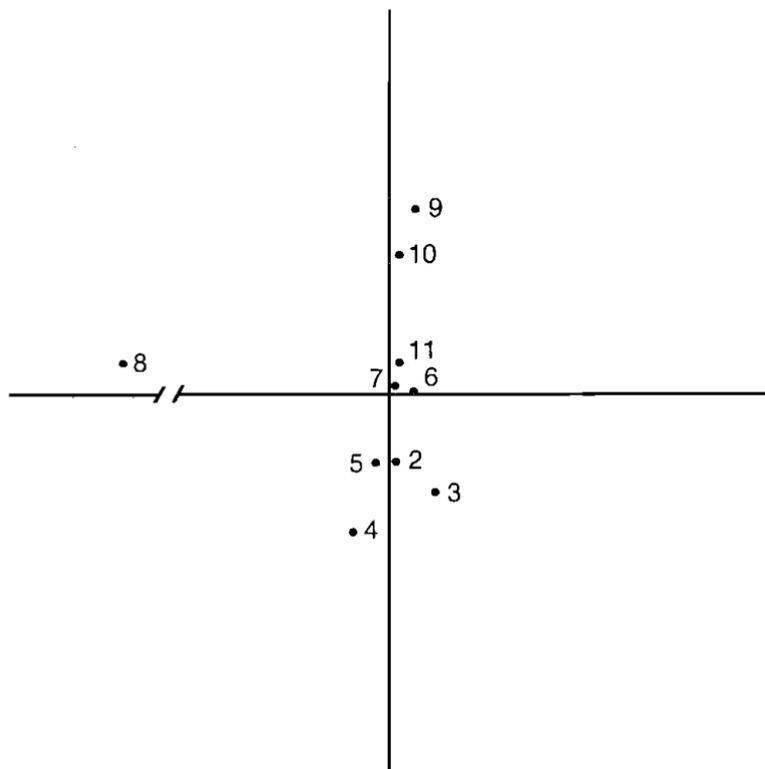


Figura 1b

ACP. Ubicación de los cadáveres en los ejes 1 y 2 según los valores de sus factores ambientales y biológicos. Los números indican el número de carroña y corresponden a los presentados en el Cuadro 1.

fue detectado lo hizo durante el día (y ello aún considerando que debido a limitaciones del método las visitas nocturnas, que no podían ser cuantificadas, se supusieron en cada ocasión iguales a una por noche). Estos resultados concuerdan con la información que se tiene acerca de los períodos de mayor actividad de esta especie. Es sabido que la mayor actividad de los coyotes se realiza al anochecer y al amanecer (Bekoff 1977), períodos que en este estudio quedaron incluidos durante la noche. El aura y el cuervo, en cambio, se presentaron conjuntamente en el cadáver durante el día, aunque el cuervo mostró una clara tendencia a presentarse más temprano que el aura (Figura 2). El momento de mayor actividad de los cuervos en el cadáver ocurre alrededor de las 10:00 h y el de las auras alrededor de las 13:00 h. La sobreposición temporal media en el uso de los cadáveres por las dos especies fue de $\bar{S} = 0.74 \pm 0.05$.

El coyote es la única especie en el sistema de carroñeros de la RBM capaz de consumir todas las partes del cadáver, si bien muestra preferencia por los músculos, vísceras y carne adherida a piel. En ningún momento fue observado comiendo de las partes blandas ni pequeñas porciones de carne esparcidas alrededor de la carroña. Ni auras ni cuervos consumieron huesos. También fueron observados con mayor frecuencia comiendo de grandes masas musculares, vísceras y carne adherida a la piel (Cuadro 2). Comparando la frecuencia de auras y cuervos en cada parte del cadáver, los auras son detectados significativamente más a menudo devorando carne adherida a piel y partes blandas, en tanto los cuervos lo son devorando masas musculares y trozos esparcidos. Los cuervos se detectan con más frecuencia comiendo vísceras, pero la diferencia no llega a ser significativa (Cuadro 2). La sobreposición media observada en el uso de las distintas partes del cadáver fue de $\bar{S} = 0.95 \pm 0.06$.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

En las zonas medias y altas de la Sierra Madre Occidental, como en el caso de la RBM, los cadáveres de mediano tamaño son utilizados casi exclusivamente por tres especies (*Cathartes aura*, *Corvus corax* y *Canis latrans*) que parecen bien capacitadas para la localización y aprovechamiento de este tipo de alimentos. Así lo sugiere el hecho de que la duración de los cadáveres dependa mayoritariamente de su

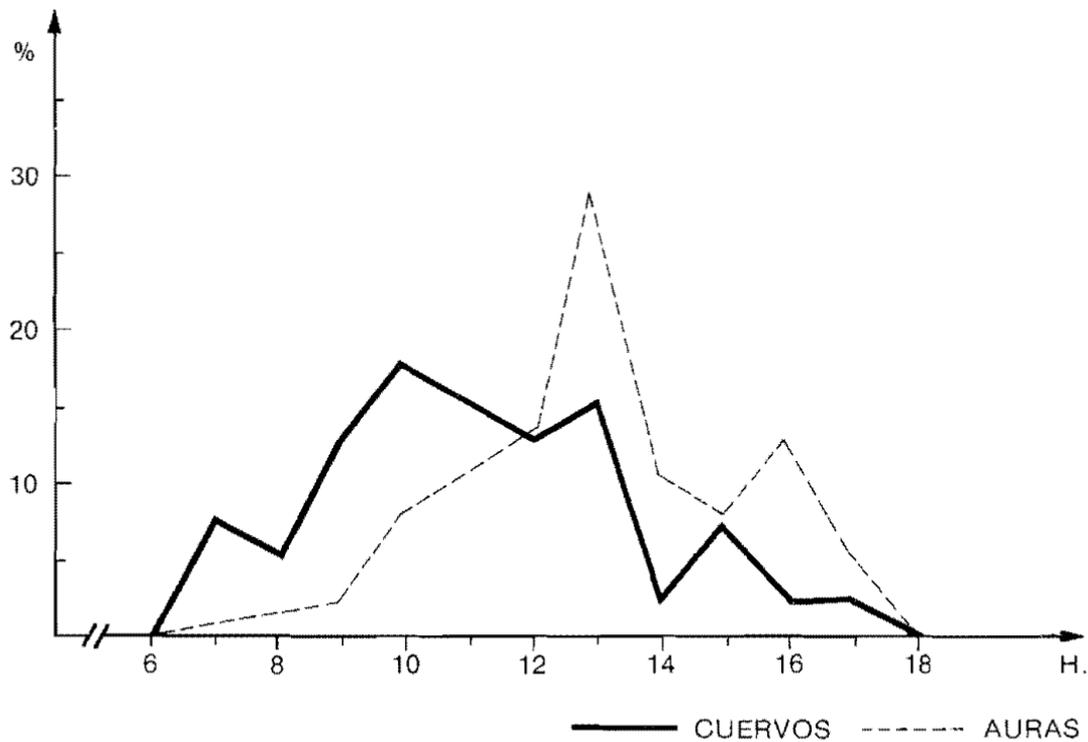


Figura 2
Porcentaje de observaciones de auras y cuervos sobre la carroña en cada periodo de una hora

Cuadro 2

Diferencias en la frecuencia de observación entre auras y cuervos en cada parte del cadáver

Parte del Cadáver	% Auras	% Cuervos	G
Partes blandas	4.2	3.2	4.42*
Piel	46.3	38.4	25.45***
Músculos	38.3	45.5	21.98***
Vísceras	6.3	5.8	3.07ns
Trozos esparcidos	4.4	7.1	21.95***
Huesos	0	0	0 —
Total	4186	3011	

$P < 0.001^{***}$; $P < 0.01^{**}$; $P < 0.05^{*}$

ns No significativo

peso y sea relativamente independiente de las condiciones ambientales (temperatura media, pluviosidad, etc.; ver Figura 1 a).

Ninguna de las tres especies involucradas en el consumo de carroñas parecen haber desarrollado estrategias específicas para el consumo rápido y total de este tipo de recurso, hecho que sí ocurre, en cambio, en Africa Oriental, Europa y otros lugares (Kruuk 1967, Houston 1975, 1979, Konig 1976, Alvarez *et al.* 1976). Probablemente ello se debe a que la abundancia de grandes herbívoros y sus hábitos gregarios en las zonas anteriormente citadas hacen de la carroña, que habitualmente es un recurso impredecible temporal y espacialmente, un recurso relativamente estable (Houston 1979), condición necesaria para que resulte rentable, y por tanto posible, especializarse en su utilización (Pianka 1978). Por el contrario, en la Sierra Madre Occidental los únicos mamíferos silvestres susceptibles de dar lugar a carroñas de mediano tamaño son el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí (*Dicotyles tajacu*). La poca abundancia de estas dos especies hace impredecible la aparición del recurso carroña, lo que provoca que su utilización se haga de un modo oportunista. Ezcurra y Gallina (1981) han estimado que la población de venado en la RBM está decreciendo y para 1979 había

aproximadamente 182 ± 26 individuos. En cuanto a las poblaciones del pecarí de collar no se tiene información precisa sobre su abundancia y distribución en esta zona aunque es poco frecuente verlos.

Los siguientes hechos sugieren la utilización oportunista de las carroñas:

1. No se detecta algún patrón definido en la secuencia en que las distintas especies llegan al cadáver, que tenga relación con el uso que posteriormente se hace de éste, a diferencia de lo que ocurre en aquéllas áreas donde se observan diferencias definidas en el aprovechamiento de este recurso entre grupos bien específicos de aves necrófagas. Estas diferencias se dan particularmente en la secuencia de llegada al cadáver y en el consumo de las diferentes partes de la carroña entre grupos bien definidos de aves necrófagas (Kruuk 1967, König 1983). En la Sierra Madre Occidental el inicio del consumo de las carroñas corresponde indistintamente a cuervos y auras, llegando por lo regular en último lugar el coyote, probablemente atraído, como ocurre con otras especies de carnívoros en otras zonas (Attwell 1963, Kruuk 1967, Houston 1974b, 1979), por la actividad de las aves.

2. Existe una elevada sobreposición en el uso del tiempo y en el consumo de las diferentes partes del cadáver entre auras y cuervos. Las únicas diferencias detectables entre las diversas especies parecen ser consecuencia de la forma de su pico, y pueden ser explicadas por variaciones en sus estrategias alimenticias no relacionadas con el consumo de carroña. En este sentido, *Cathartes aura* es la única especie de las participantes en el proceso que muestra adaptaciones claras al aprovechamiento de carroñas, en particular el desarrollo del olfato (Bang 1964) y la presencia de zonas desnudas en la cabeza y cuello. No obstante, estas adaptaciones parecen sobre todo ligadas a sus relaciones filogenéticas y al consumo de pequeños cadáveres. Hay que señalar que éstos constituyen su alimento habitual cuando convive con el zopilote (*Coragyps atratus*), especie que sí presenta adaptaciones físicas y comportamentales para el aprovechamiento de cadáveres de mediano y gran tamaño (Stewart 1978, Franco 1984). En el área de estudio *Coragyps atratus* no existe o es observado ocasionalmente (Thiollay *in* Halffer 1978), en tanto que es común en el pie de la sierra, a menos de 30 km de distancia.

3. Finalmente, el dilatado tiempo necesario para que una carroña sea consumida es otra indicación de la escasa especiali-

zación del sistema de carroñeros en la RBM. Así, mientras que en esta zona son necesarios cinco días para consumir un cadáver de 30 kg, en Africa Oriental, con un sistema de carroñeros altamente especializados, bastan 30 minutos para acabar con un cadáver de 100 kg (Kruuk 1967, Houston 1979).

AGRADECIMIENTOS

El trabajo se realizó dentro del convenio de intercambio científico para el estudio de Reservas Naturales entre el CONACyT (México) y el CSIC (España), coordinado por el Dr. G. Halffter (México) y el Dr. J. Castroviejo (España). Agradecemos a L. Carbyn, E. Ezcurra, H. Kruuk y J. Nosedal la revisión y los valiosos comentarios que hicieron al manuscrito. Don Federico nos proporcionó invaluable ayuda en el campo.

LITERATURA CITADA

- Alvarez, F., L. Arias de Reyna y F. Hiraldo.** 1976. Interactions among avian scavengers in Southern Spain. *Ornis Scand.* 7: 215-226.
- Anderson, D.J. y R.J. Horwitz.** 1979. Competitive interactions among vultures and their avian competitors. *Ibis* 121: 505-509.
- Attwell, R.J.G.** 1963. Some observations on feeding habits, behaviour and inter-relationships of Northern Rhodesian vultures. *Ostrich* 34: 235-247.
- Bang, B.G.** 1964. The nasal organs of the Black and Turkey Vultures; a comparative study of the cathartid species *Coragyps atratus atratus* and *Cathartes aura septentrionalis* (with notes on *Cathartes aura falklandia*, *Pseudogyps bengalensis* and *Neophron percnopterus*). *J. Morph.* 115: 153-184.
- Bekoff, M.** 1977. *Canis latrans*. *Mammal. Species* 79: 1-9.

- Ezcurra, E. y S. Gallina.** 1981. Biology and population dynamics of white-tailed deer in Northwestern Mexico. *In*: P.F. Ffolliott and S. Gallina (Eds.). *Deer biology, habitat requirements and management in Western North America*. Publ. Inst. Ecología 9: 77-108.
- Ezcurra, E. y C. Montaña.** 1984. On the measurement of association between plant species and environmental variables. *Oecologia Generalis* 5: 21-33.
- Franco, A.** 1984. Ecología trófica en una comunidad de rapaces neotropicales. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, España.
- Gallina, S.** 1981. Forest ecosystems of Northwestern Mexico. *In*: P.F. Ffolliott and S. Gallina (Eds.). *Deer biology, habitat requirements and management in Western North America*. Publ. Inst. Ecología 9: 25-56.
- Green, R.H.** 1979. *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. John Wiley & Sons, New York.
- Halffter, G.** 1978. Las Reservas de la Biosfera del Estado de Durango: una nueva política de conservación y estudio de los recursos bióticos. *In*: G. Halffter (Ed.). *Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango*. Publ. Inst. Ecología 4: 12-25.
- Hewson, R.** 1981. Scavenging of mammal carcasses by birds in West Scotland. *J. Zool. Lond.* 194: 525-537.
- Hiraldo, F.** 1977. Relaciones entre morfología, ecología y distribución de los buitres del Viejo Mundo. Reunión Iberoamer. Zool. Vert.: 753-757.
- Hiraldo, F., M. Delibes y J. Calderón.** 1979. El quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* (L.). Sistemática, taxonomía, biología, distribución y protección. Ministerio de Agricultura. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Houston, D.C.** 1974a. The role of Griffon Vultures *Gyps africanus* and *Gyps ruppellii* as scavengers. *J. Zool. Lond.* 172: 35-46.
- Houston, D.C.** 1974b. Food searching in Griffon Vultures. *E. Afr. Wildl. J.* 172: 35-46.
- Houston, D.C.** 1975. Ecological isolation of African scavenging birds. *Ardea* 63: 55-64.
- Houston, D.C.** 1979. The adaptations of scavengers. *In*: A.R.E. Sinclair and M. Norton Griffiths (Eds.). *Serengeti dynamics of an ecosystem*. University of Chicago Press. Chicago: 263-286.

- König, V.C.** 1974. Zum Verhalten spanischer geier an kadavern. *J. Orn.* 155: 289-320.
- König, V.C.** 1976. Inter-und intraspezifische nahrungskonkurrenz bei Altwelgeiern (Aegyptiinae). *J. Orn.* 117: 297-316.
- König, V.C.** 1983. Interspecific and intraespecific competition for food among old world vultures. In: S.R. Wilbur and J.A. Jackson (Eds.). *Vulture biology and management*, University Press., Berkeley: 153-171.
- Kruuk, H.** 1967. Competition for food between vultures in East Africa. *Ardea* 55: 171-193.
- Martínez, E. y C. Saldívar.** 1978. Unidades de vegetación en la Reserva de la Biosfera de "La Michilía", Durango. In: G. Halffter (Ed.). *Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango*. Publ. Inst. Ecología 4: 131-181.
- Mundy, P.J. y J.A. Ledger.** 1976. Griffon Vultures, carnivores and bones. *South Afr. J. Sci.* 72: 102-106.
- Petrides, G.A.** 1959. Competition for food between five species of East African Vultures. *Auk* 76:104-106.
- Pianka, E.R.** 1978. *Evolutionary Ecology*. 2nd. ed. Harper and Row, New York.
- Schlatter, R., G. Reinhardt y L. Burchard.** 1978. Estudio del Jote (*Coragyps atratus foetens*, Lichtenstein) en Valdivia: etología carroñera y rol en diseminación de agentes patógenos. *Arch. Med. Vet.* 10: 111-127.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf.** 1981. *Biometry*. 2nd. ed. W.H. Freeman, San Francisco.
- Stewart, P.A.** 1978. Behavioral interactions and niche separation in Black and Turkey Vultures. *Living Bird* 1978:79-84.