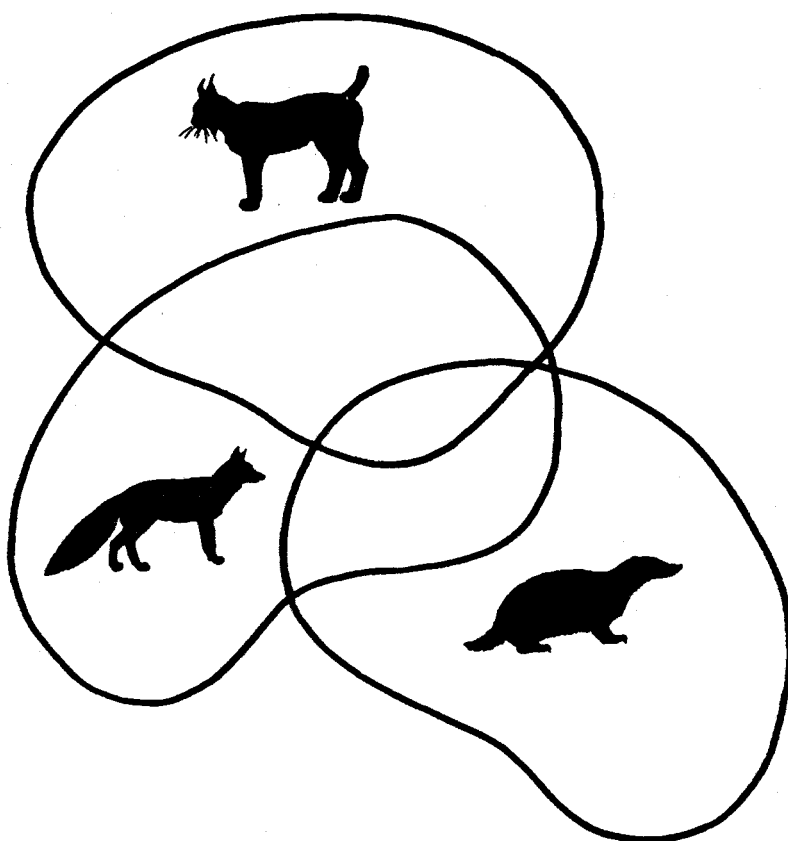


R. 14470

**Relaciones interespecíficas
entre el lince ibérico, *Lynx pardina*,
el zorro, *Vulpes vulpes*, y el tejón, *Meles meles*,
en el Parque Nacional de Doñana**

TD
337



**José María Fedriani Laffitte
Estación Biológica de Doñana (CSIC)**

1997

TD
337

TD
337




Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para que mi Tesis Doctoral "*Relaciones interespecíficas entre el lince ibérico, Lynx pardina, el zorro, Vulpes vulpes, y el tejón, Meles meles, en el Parque Nacional de Doñana*"

Sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Todo tipo de usuarios.
- Otros términos.

Firmado:


J.M. FEDRIANI

Sevilla, a _____ 31 _____ de _____ Julio _____ de 2007 _____

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Relaciones interespecíficas entre el lince ibérico, Lynx pardina, el zorro, Vulpes vulpes, y el tejón, Meles meles, en el Parque Nacional de Doñana

Memoria presentada por Jose M^a Fedriani Laffitte para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas.

Fdo. Jose M^a Fedriani

El Director de la Tesis

Dr. Miguel Delibes de Castro

El Director de la Tesis

Dr. Francisco Palomares Fernández

La Tutora de la Tesis

Dra. Rocio Fernandez Alés

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SECRETARÍA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
C/ Profesor Arce, 37 - 41013 Sevilla
Tel. 954 55 40 00 - Fax 954 55 40 01
E-mail: scbi@cc.uma.es
Sevilla, a los 78 días del mes de 124 de 1997
17 FEB. 1997
Firma del responsable de la Tesis.

A mis padres

INDICE:

1. - Agradecimientos	1
2. - Introducción general	6
3. - Area de estudio	13
4. - Métodos generales	16
4.1. - Captura de los ejemplares	16
4.2. - Inmovilización y marcaje de los ejemplares	21
4.3. - Radioseguimiento	22
4.4. - Censos de conejos	24
5. - Las poblaciones de los predadores objeto de estudio	26
5.1. - Densidad de los predadores en el área de estudio	26
5.2. - Interacciones agresivas entre los predadores	29
6. - Ecología trófica	32
6.1. - Introducción	32
6.2. - Metodología	35
6.2.1. - Recogida y análisis de los excrementos	35
6.2.2. - Descripción de las dietas	37
6.2.3. - Abundancia de conejos	38
6.2.4. - Tamaño de las presas	39
6.2.5. - Amplitud de nicho y solapamiento trófico	42
6.3. - Resultados	43
6.3.1. - Dieta del lince	43
6.3.2. - Dieta del zorro	47

6.3.2.1. - Dieta del zorro en el bosque mediterráneo	47
6.3.2.2. - Dieta del zorro en la dehesa	51
6.3.2.3. - Comparación entre las dietas de los dos hábitats	53
6.3.3. - Dieta del tejón	54
6.3.3.1. - Dieta del tejón en el bosque mediterráneo	54
6.3.3.2. - Dieta del tejón en la dehesa	57
6.3.3.3. - Comparación entre las dietas de los dos hábitats	58
6.3.4. - Comparación entre especies	59
6.3.4.1. - Comparación de las dietas en el bosque mediterráneo	59
6.3.4.2. - Comparación de las dietas en la dehesa	65
6.3.5. - Relación entre la abundancia y el consumo de conejos	67
6.4. - Discusión	70
6.4.1. - Limitaciones y sesgos metodológicas	70
6.4.2. - Dieta de los predadores	72
6.4.3. - Comparación de la dieta de los tres predadores	77
7 - Ecología temporal	81
7.1. - Introducción	81
7.2. - Metodología	82
7.3. - Resultados	85
7.3.1. - Patrón de actividad de los lince	85

7.3.2. - Patrón de actividad de los zorros	89
7.3.3. - Patrón de actividad de los tejones	89
7.3.4. - Comparación entre especies	90
7.3.5. - Patrón de actividad de zorros de 'áreas con y sin lince'	91
7.4. - Discusión	93
8. - Ecología espacial	95
8.1. - Introducción	95
8.2. - Metodología	96
8.2.1. - Areas de campeo y fidelidad espacial	96
8.2.2. - Uso del hábitat	97
8.2.3. - Abundancia de conejos y el uso del hábitat	100
8.3. - Resultados	101
8.3.1 - Areas de campeo y fidelidad espacial	101
8.3.2. - Uso del hábitat	104
8.3.2.1. - Uso del hábitat por los lince	104
8.3.2.2. - Uso del hábitat por los tejones	114
8.3.2.3. - Uso del hábitat por los zorros	119
8.3.2.4. - Solapamiento en el uso del hábitat	120
8.3.3. - La abundancia de conejos y el uso del hábitat	122
8.4 - Discusión	125

9. - Interacciones individuales en el tiempo y el espacio	130
9.1. - Introducción	130
9.2. - Métodos	132
9.3. - Resultados	136
9.3.1. - Interacciones individuales intraespecíficas	136
9.3.1.1. - Interacciones entre lince	136
9.3.1.2. - Interacciones entre tejones	149
9.3.1.3. - Interacciones entre zorros	153
9.3.4. - Interacciones individuales interespecíficas	156
9.3.4.1. - Interacciones entre lince y zorros	156
9.3.4.2. - Interacciones entre lince y tejones	160
9.3.4.3. - Interacciones entre zorros y tejones	161
9.4. - Discusión	163
10. Conclusiones	166
11. Bibliografía	169

1. AGRADECIMIENTOS:

Este estudio ha sido financiado por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (proyectos PB-87/0405 y PB-94/0480), el ICONA, el AMA de Andalucía así como por el proyecto Life "Actuaciones para la conservación del lince ibérico (*Lynx pardina*)" de la Unión Europea y el CSIC. Mi agradecimiento al CSIC por concederme una beca predoctoral que me permitió dedicar mi tiempo en este trabajo.

Agradezco a Miguel Delibes su ayuda durante estos años y el haber aceptado ser mi director en un momento en que él no tenía claro si quería dirigir más tesis doctorales. Gracias a él he formado parte del grupo de trabajo de carnívoros de la Estación Biológica de Doñana, en el que me he 'criado' científicamente, por lo que mi gratitud es doble.

A Paco Palomares le agradezco no sólo su dirección, decisiva durante la toma de los datos, sino también ciertos derroches de paciencia y palabras que tuvo emplear con un becario un poco cabezón.

Diría que agradezco a la Estación Biológica de Doñana (como un todo) por haberme hecho un hueco, a todos los niveles, en su tan demandado espacio. No obstante, muchas personas que trabajan o trabajaron en este centro crearon un ambiente en torno al trabajo que recuerdo con especial cariño y agradecimiento. Entre estas personas se encuentra Carmelita y Rafael, caseros del Palacio de Doñana que se preocuparon de mí en los periodos en que estuve viviendo en el Palacio antes y durante el transcurso de mi tesis. Todas las cocineras del Palacio aunque en especial Rosa, hicieron aún más agradable mis estancias allí. También Luis, el mecánico, tuvo que derrochar gran parte de su paciencia y tiempo conmigo esta vez debido a la edad 'milenaria'

de los Land-Rovers que solía conducir. Chans, Juan Calderón y Carlos Solis siempre se las ingeniaron para darme todo tipo de facilidades en mi trabajo, y gracias a ellos pude salir de algún aprieto logístico.

Mi tío Rafa Laffitte no sólo me enseñó todo lo que sé sobre trampeo de carnívoros y me ayudó siempre que me hizo falta, sino mucho más: desde mis dieciocho años apoyó, año tras año, mi inquietudes y deseos de saber de campo y de Doñana. Con él viví por primera vez el rastreo, la captura, y radio-equipamiento de un lince, experiencia que me impactó y me hizo saber lo emocionante que puede ser trabajar con carnívoros en el campo.

Pepe Ayala ha sido otra de las personas decisivas en la 'fase de campo' de mi tesis. Quiero agradecerle su capacidad de trabajo y su magnífico carácter, que hicieron de él un compañero ideal, incluso en situaciones extremas (e.g. seguimientos de 72 hs).

Otras personas han colaborado en las tareas de campo de forma más o menos intensa. Entre ellas, agradezco a Javier Calzada y Eloy Revilla su ayuda en el radio-seguimiento, especialmente en los seguimientos de 24 hs. Numeros estudiantes colaboraron tanto en las tareas de campo como en el análisis de los excrementos. Entre ellos, Ingerborg, Anne Kennedy, Nestor Zabala, Ana Martí, Selene Garrido, Javier, y otros muchos que espero disculpen mi mala memoria. Agradezco a J. A. Mateo, R. Laffitte, L. García, E. Galante, C. M. Herrera, J. L. Yela, P. Jordano, M^a C. Blazquez, C. Díaz, F. Hiraldo y C. Zapata la ayuda prestada en la identificación de las presas.

Rosendo ('el loro') y su perra me ayudaron en la captura de zorros en sus madrigueras, tarea en la que también colaboró la Guardería del AMA. Agradezco a la guardería del ICONA y de la propiedad su paciencia con nuestras persistentes e impredecibles actividades, así como

por sus numerosas observaciones de carnívoros que resultaron muy útiles. Dentro del ICONA, Juanito Aldama, Rafa Cadenas y Luis Dominguez gestionaron nuestros permisos para trabajar en el Parque además de preocuparse por el buen desarrollo de nuestro estudio.

Durante los dos años en que viví en el Rocio, muchas personas se preocuparon de mi bienestar. Mis tias Nena y Begoña, y Lina se ocuparon de mejorar mi alimentación y 'mi ajuar'. También agradezco a Charina invitarme los domingos a comer unos excelentes arroces con pollo.

Sin duda también durante el análisis de los datos y la redacción de esta tesis hubo otro montón de personas sin las cuales no sé como me las hubiera arreglado:

Enrique Collado me ayudó a hacer mis primeros 'pinitos' con los ordenadores y la estadística. Por otra parte, siempre tubo soluciones rápidas y sencillas a los múltiples problemas que le planteé y sin él y sus programas en FOXPRO, hubiera estado perdido.

Mi agradecimiento a Carlos M. Herrera, que elaboró para mí un programa en lenguaje SAS, gracias al cual pude aplicar parte importante de los análisis de relaciones espaciales. También le agradezco su ayuda en la corrección de algún manuscrito y en la identificación de frutos. Javier Bustamante me ayudó amablemente con los análisis de la actividad circadiana y en algunas consultas menores. Pedro Jordano también me asesoró estadísticamente en algunas ocasiones e identificó algunos frutos para mí.

Mi agradecimiento a Sofia Conradi por su ayuda en las tareas de oficina (fotocopias, cartas, etc) y en especial por mecanografiar en ENDNOTE todas mis separatas, lo que en los últimos momentos de este trabajo ha supuesto un auténtico alivio. Además le agradezco que soportara de buena gana el 'regimen monacal' que impuse en nuestra habitación estos últimos meses. Olga Guerrero también me ayudó fichando mis separatas y Conchita Valle hizo para mí

miles de fotocopias. Lina consiguió mantener impecable mi habitación en el periodo de análisis de los excrementos, lo que sinceramente parecía imposible.

Varios compañeros de la Estación me han ayudado con el manejo de programas, aplicación de pruebas estadísticas, discusión de algunos problemas etc. Entre ellos Alejandro Travaíni que corrigió una primera versión de la ecología trófica y tuvimos interesantes conversaciones sobre ensambles de predadores y de otros gremios, Xim Cerdá corrigió gran parte de mi tesis así como algún manuscrito y, entre corrección y corrección, me invitó a un montón de cervezas. Mi agradecimiento a Pablo Ferreras por hacer varios gráficos de mi tesis y ofrecerse para ayudarme en cualquier cosa. Joaquín Lopez-Rojas dibujó la portada de mi tesis y Pepe Dorado la escaneó amablemente. Pablo Jurado, Beatriz Gonzalez, Claudia Keller, Claudine de la Court, Toni Guillén, siempre me ayudaron con cualquier problema que les planteé.

Además de la ayuda en mi trabajo, muchos compañeros de la Estación me ayudaron simplemente con su amistad. Con Pablo Jurado, Beatriz Gonzalez, Claudia Keller, Claudine de la Court, Xim Cerdá, Charlotte, Ricardo Estrella, Guione, Manolo Vazquez compartí muchas cervezas y buenos ratos, sin los cuales estos años hubieran sido otra cosa. A Pablo Jurado le agradezco, especialmente, su amistad y apoyo en algún momento en que trabajar en mi tesis me resultó más difícil.

También los cafés de la mañana fueron ratos agradables, que uno agradece. Bea, Cristina San Jose, Curro y Cristina Ramos siempre estuvieron pendientes de mí a la hora del desayuno.

Sin duda alguna, las personas por las que siento más agradecimiento son mis padres. A ellos les dedico este trabajo por su apoyo y cariño desde siempre.

A mi tía Nena le agradezco que me abriera las puertas de su casa de par en par. En ella en encontrado estos dos últimos años cuidados, cariño y amistad, gracias a los cuales me he sentido en casa. A mis primos Rocio, Maria, Jose y Luis les agradezco su naturalidad y alegría con la aceptaron vivir con un primo con tan poco tiempo libre. Mi tía Helen me ayudó cariñosamente con los tramites en Tercer Ciclo, sin esta ayuda todo hubier sido más difícil.

Por último, pero con especial cariño, agradezco a Nuria Selva su ayuda incondicional durante varios años en todas las tareas de campo (trampeo, radio-seguimiento, análisis de excrementos, etc.). Su ayuda y apoyo moral fue fundamental cuando uno trabaja sólo en el campo.

2. - INTRODUCCION GENERAL

Un problema central en ecología de poblaciones es determinar cómo los individuos que forman éstas interactúan con el medio, y de qué manera esas interacciones condicionan, por un lado, los patrones poblacionales de abundancia y distribución, y por otro la estructura de las comunidades y ecosistemas de los que dichas poblaciones forman parte. En otras palabras, la ecología de poblaciones se ocupa de la regulación de las poblaciones y de la estructuración de las comunidades (Kingsland 1985).

En este sentido, el medio no debe entenderse exclusivamente como el medio físico, sino integrado también por otros organismos con los que toda especie o población interactúa. Entre esos organismos se cuentan habitualmente muchos de los recursos que la población precisa, así como los competidores que optan a esos mismos recursos e incluso otras especies que facilitan su consecución (simbiontes, mutualistas, etc).

Dado que los recursos, por definición, son limitados (finitos) y el crecimiento de las poblaciones potencialmente no, se plantea un conflicto entre la tendencia poblacional al crecimiento y las posibilidades que el medio ofrece (Rabinovich, 1980). Intuitivamente es fácil predecir que especies o poblaciones que utilizan los mismos recursos (compiten) interfieren en el crecimiento mutuo.

Pianka (1976) afirma que existe competencia entre dos o más organismos, u otras unidades orgánicas tales como las poblaciones, cuando interfieren entre sí o se inhiben unas a otras, con el resultado de que la presencia de una reduce la "fitness" o idoneidad de otra u

otras. De acuerdo con el mismo autor, esa competencia puede ser muy directa (agresiones, territorialidad interespecífica), en cuyo caso se denomina competencia por interferencia, o más bien indirecta, como resultado de la explotación compartida de un recurso limitado, llamándose entonces competencia por explotación.

La importancia de la competencia interespecífica en la abundancia y distribución de las poblaciones puede rastrearse ya en Darwin, quien en "El Origen de las Especies" la utilizaba para explicar por qué la distribución de algunas especies era más limitada de lo que permitirían las condiciones del medio físico (Kingsland, 1985). Más tarde Gause elaboraría el "principio de exclusión competitiva", según el cual dos especies no pueden coexistir indefinidamente si utilizan idénticos recursos, en el que se apoyaría Hutchinson (1957) para elaborar su teoría del nicho, o repartición de los recursos disponibles por parte de las diferentes especies en un espacio multidimensional (pero generalmente centrado en el alimento, el espacio y el tiempo).

Apoyados en la teoría del nicho, numerosos investigadores apoyaron en la década de los sesenta y los setenta el papel de la competencia por explotación como elemento clave en la ecología de poblaciones (e.g. Rosenzweig, 1966, 1968; Schoener, 1969), recalándose la importancia de la competencia como fuerza moldeadora del nicho ecológico (e.g. Schoener, 1982; Wiens, 1983; Sih y otros, 1985).

En el caso de los predadores, en los últimos años ha habido un interés renovado por los estudios sobre los patrones que hacen posible su coexistencia (e.g. Hersteinsson y Macdonald, 1992; Martí y otros, 1993; Jaksic y otros, 1996; Gese y otros, 1996).

Estos trabajos suelen ser enfocados desde dos perspectivas, asociadas respectivamente a la competencia por explotación y la competencia por interferencia.

La primera busca evidencias para evaluar si el proceso de competencia interespecífica ha promovido el patrón de uso de los recursos observado en un grupo de predadores simpátridos (e.g. Korpimäki, 1987; Martí y otros, 1993; Van Vuren, 1995; Jaksic y otros, 1996). Puede servir como ejemplo el estudio realizado en Isla de Santa Cruz (California) por Crooks y Van Vuren (1995). Los autores comparan la amplitud de los recursos utilizados por zorros (Urocyon littoralis) y mofetas (Spilogale gracilis) en la isla, con la amplitud de los recursos utilizados por sus respectivos congéneres peninsulares, prediciendo una expansión de los recursos y un aumento de las densidades poblacionales en las formas insulares. Los zorros habían incrementado notablemente la amplitud de recursos que explotaban desde su llegada a la isla, llegando a tener una densidad poblacional entre tres y cuatro veces mayor que la de sus congéneres peninsulares (U. cineroargentatus). Por el contrario, las mofetas no habían ampliado la gama de recursos que explotaban con respecto a sus congéneres peninsulares (S. putorius) y se presentaban en densidades muy bajas. Los autores sugieren que la competencia entre los dos predadores había aumentado el estrés causado por ciertas alteraciones del hábitat de origen humano, en perjuicio de las mofetas.

El segundo enfoque de los trabajos sobre coexistencia de predadores se centra en el efecto numérico y/o comportamental de la competencia por interferencia (Hersteinsson y Macdonald, 1992; Ralls y White, 1995; Creel y Creel, 1996), siendo la predación intragremial un caso extremo (Polis y Holt, 1992). Se observa como predadores de mayor tamaño limitan numéricamente mediante predación a las poblaciones de otros predadores de menor tamaño, llegando incluso a desplazarlos espacialmente (e.g. Hersteinsson y Macdonald, 1992). Así por ejemplo, la predación por cánidos de mayor tamaño (principalmente coyotes, Canis latrans)

supuso el 78% de las muertes de Vulpes macrotis en California (USA), resultando ser en ciertas áreas un factor importante en la limitación de esta especie amenazada (Ralls y White, 1995).

Un estudio reciente realizado en Doñana, indica que el lince ibérico (Lynx pardina, 10-12 kg) preda sobre carnívoros de menor tamaño como el meloncillo (Herpestes ichneumon 3 kg) y la gineta (Genetta genetta, 2 kg). En dicho estudio se observa como meloncillos y ginetas evitan áreas intensamente utilizadas por los lince, lo que se explica por la presencia de este superpredador (Palomares y otros, 1996) y supone una menor densidad de estos pequeños carnívoros en dichas áreas. El tejón (Meles meles, 7-8 kg) se presenta como una especie "inmune" al lince, que coexiste con éste en las misma áreas y no se conocen agresiones entre ellos. Por el contrario, dicho estudio no resuelve la relación entre zorros (Vulpes vulpes, 5-7 kg) y lince, ya que a pesar de conocerse agresiones entre ellos, como veremos más adelante, coexisten en las mismas áreas.

Las hipótesis que se barajan para facilitar la coexistencia entre lince y zorros son:

1. Zorros y lince se segregan temporalmente, minimizando la probabilidad de encuentro entre ellos (ver Jaksíc, 1982). De cumplirse esto, cabría esperar una mayor similitud entre los patrones de actividad de los 'zorros de áreas sin lince' y los patrones de actividad de los lince con respecto a la similitud entre los patrones de actividad de los 'zorros de áreas con lince' y los patrones de actividad de los lince.

2. Los zorros utilizarían hábitats distintos a los usados por los lince, evitando así el encuentro con éstos (e.g. Hersteinsson y Macdonald, 1992). Esto podría bastar con que ocurriera en el periodo de actividad de los predadores, que es cuando hay una mayor probabilidad de que se encuentren (e.g. White y otros, 1994).

3. Los zorros, a pesar de utilizar los mismos hábitats que los linces, han desarrollado comportamientos espaciales gracias a los cuales evitan a éstos. Entre estos comportamientos se puede prever un bajo uso de las áreas compartidas con los linces y/o que mantengan una distancia con respecto a los linces suficiente como para evitar la agresión de éstos (e.g. White y otros, 1994).

En el caso de que se cumpliera la segunda hipótesis, existiría la posibilidad de que los zorros utilizaran hábitats distintos a los usados por los linces debido a su preferencia por otras presas distintas a las del lince o que, aunque se alimentaran de las mismas presas, estas fueran tan o más abundantes en los hábitats no usados por los linces. Para evaluar estas posibilidades, fue necesario el estudio de la dieta de las dos especies en áreas usadas y no usadas por los linces, así como estimar la abundancia de la presa básica compartida por las dos especies, que es el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*). Por otra parte, la presencia del lince podría desplazar los hábitos tróficos del zorro en áreas frecuentadas por el lince, por lo que cabría esperar una mayor similitud entre la dieta de los 'zorros de áreas sin linces' y los linces, que entre los 'zorros de áreas con linces' y los linces (e.g. Korpimäki, 1989).

Por el contrario, dada la ausencia de agresiones entre linces y tejones nuestras previsiones fueron:

1. Los tejones no modificarán sus patrones de actividad en relación con la presencia de linces.
2. Los tejones utilizarán los hábitats de forma independiente al uso que hagan los linces de estos.
3. Los tejones no evitarán las áreas compartidas con los linces y mantendrán distancias

aleatorias con respecto a éstos.

4. No se prevén tampoco diferencias en la dieta de los tejones debidas a la presencia de los lince.

En cuanto a la relaciones entre zorros y tejones, no existieron evidencias previas de agresiones entre las dos especies. Por otra parte, en otros países se describen tanto casos de tolerancia como de agresiones entre ellas (Neal, 1986; Neal y Cheeseman, 1996), por lo que no tuvimos unas expectativas claras acerca de la relación entre estas dos especies en Doñana. A raíz de estas incógnitas se plantea el presente estudio, que además de un interés puramente científico pudiera tener trascendencia dentro del campo de la biología de la conservación, al tratar con especies como el lince ibérico, que es el felino más amenazado del mundo (IUCN, 1996), y como el zorro, que puede causar daños (cinegéticos, fundamentalmente) y es objeto de un costoso y probablemente poco eficaz control. Un ejemplo de las aplicaciones que el presente estudio pudiera tener a la biología de la conservación se detalla en Palomares y otros (1995): la reducción en el número de meloncillos y ginetas supuso una menor tasa de predación sobre los conejos (que es la presa en común con el lince) resultando ser el conejo más abundante en áreas habitadas por los lince (Palomares y otros, 1995), lo que pudiera mejorar la actitud de ciertos colectivos hacia el lince.

Idealmente para abordar el problema citado debería plantearse un diseño experimental que incluyera la comparación del uso de los recursos (alimento, hábitat, tiempo) por zorros y tejones entre áreas de simpatria y alopatría con el lince, así como ensayos con extracción y reposición de lince (ver la propuesta de Korpimäki, 1987). Esto fue rápidamente descartado debido a la imposibilidad de experimentar con una especie tan sensible. Nuestro diseño se basó

en localizar un área de simpatria donde las tres especies fueran relativamente abundantes y comparar el uso de los recursos (alimento, hábitat, tiempo) por zorros y tejones en hábitats intensamente usados por los lince y hábitats evitados por esta especie. Para ello también fue necesario conocer el uso de los recursos por parte de los lince. Con este diseño abordamos tanto cuestiones relacionadas con el uso de los recursos por los tres predadores, como las relacionadas con los efectos que un potencial predador como el lince pueda tener en las poblaciones de zorros y tejones estudiadas. Un último apartado obvia el nivel de análisis poblacional y se centra en las interacciones individuales, en una línea más próxima a la ecología del comportamiento.

Los objetivos generales de este estudio van encaminados a contrastar las hipótesis anteriormente descritas y son:

1. Cuantificación de la dieta de lince, zorros y tejones en el área usada por las tres especies. Cuantificación de la dieta de zorro y tejones en un área no usada por los lince. Calculo de similitud entre la dieta del lince y las dietas de zorros y tejones en las dos áreas mencionadas. Relación entre la dieta y la abundancia de la presa básica de las tres especies en cada hábitat del área de estudio.
2. Estimación de los patrones de actividad de las tres especies. Comparación de los patrones de actividad de 'zorros de áreas con y sin lince'.
3. Cuantificación del uso del hábitat durante los periodos de máxima y mínima actividad de las tres especies.
4. Estudio de las relaciones espaciales entre los individuos de las tres especies durante sus periodos de máxima y mínima actividad.

3. AREA DE ESTUDIO:

Este trabajo ha sido realizado en el sector norte del Parque Nacional de Doñana y del Parque Natural de Doñana (39° 9 'N 6° 26' W). Este área situada muy próxima a la aldea del Rocio (Huelva) recibe el nombre de Coto del Rey. Información general sobre el área de Doñana pueden ser encontradas en Valverde (1958), Garcia-Novo y otros (1980) y Castroviejo (1993), por lo no nos detendremos mucho en este apartado.

El clima en la zona es mediterráneo subhúmedo. Los veranos son secos y calurosos y los inviernos suaves y húmedos. Las temperaturas máximas se alcanzan en en los meses de Julio y Agosto con aproximadamente 25°C de media. Las temperaturas medias más bajas se dan en Enero con 9°C. Las precipitaciones medias oscilan normalmente entre 500-600 mm, concentrándose entre los meses de Noviembre y Abril. Edafológicamente se trata de una zona de arenas eólicas con vetas limosas rubificadas a mayor profundidad.

En cuanto a la vegetación, hay que destacar la presencia de dos grandes y homogéneos 'parches' (de 4 y 3 km²) de bosque mediterráneo con lentiscos (Pistacea lentiscus) como arbusto dominante, localizados en las fincas de "La Dehesa" y "El Raposo" (Fig. 3.1). Otras especies arbustivas abundantes en estas fincas son el jaguarzo (Halimium halimifolium) y las aulagas (Ulex sp.). La especie arbórea más abundante es el alcornoque (Quercus suber), aunque también existen fresnos, Fraxinus spp., y piruétanos, Pirus bourgaeana. En torno al bosque mediterráneo se localizan praderas con especies como Asphodelus ramosus y Armeria gaditana. Al oeste del bosque mediterráneo en la finca "Matasgordas" (Fig. 3.1), se sitúa una dehesa de alcornoques y acebuches, Olea europaea var. sylvestris (3 km²), donde se pueden encontrar pequeñas manchas

de juncos, Juncus spp., aulagas, Ulex sp., y tarajes, Tamarix spp. Esta finca estuvo dedicada a la explotación de ganado vacuno durante gran parte del tiempo que duró este estudio. Al sur de las tres fincas mencionadas, se extiende la marisma (Fig. 3.1) cuya vegetación predominante es Scirpus spp., Juncus spp. y Ranunculus baudotii mientras que al norte existen extensas repoblaciones de Pinos (Pinus pinea) y eucaliptos (Eucaliptus spp.). Algunas zonas de los pinares están ocupadas por lentiscos entremezclados con los pinos (Fig. 3.1). Existen también algunas fresnedas, dos de las cuales (las más extensas) van asociadas a dos arroyos (Arroyo del Ajolí y Arroyo de la Cañada Mayor; Fig 3.1). Entre las praderas y los pinares existen algunos 'parches' de matorral halófito cuya especie dominante es Halimium halimifolium.

Podemos diferenciar dos niveles de interferencias humanas en nuestra área de estudio: en el interior del Parque Nacional las molestias humanas son normalmente escasas, aunque en ocasiones hemos detectado la presencia de cazadores furtivos que han llegado a matar algunos de los ejemplares objeto de este estudio. Por el contrario, el resto del área de estudio (que queda incluida dentro del Parque Natural) está sujeta a una fuerte y variable presión humana. Entre las actividades que podemos diferenciar se encuentran las peregrinaciones religiosas, excursionismo y la caza de ungulados y conejos.

Cabe añadir que en las fincas de Matasgordas, La Dehesa y El Raposo detectamos la presencia de muladares, cuya frecuencia e intensidad de utilización por los ganaderos fue muy variable.

AREA DE ESTUDIO

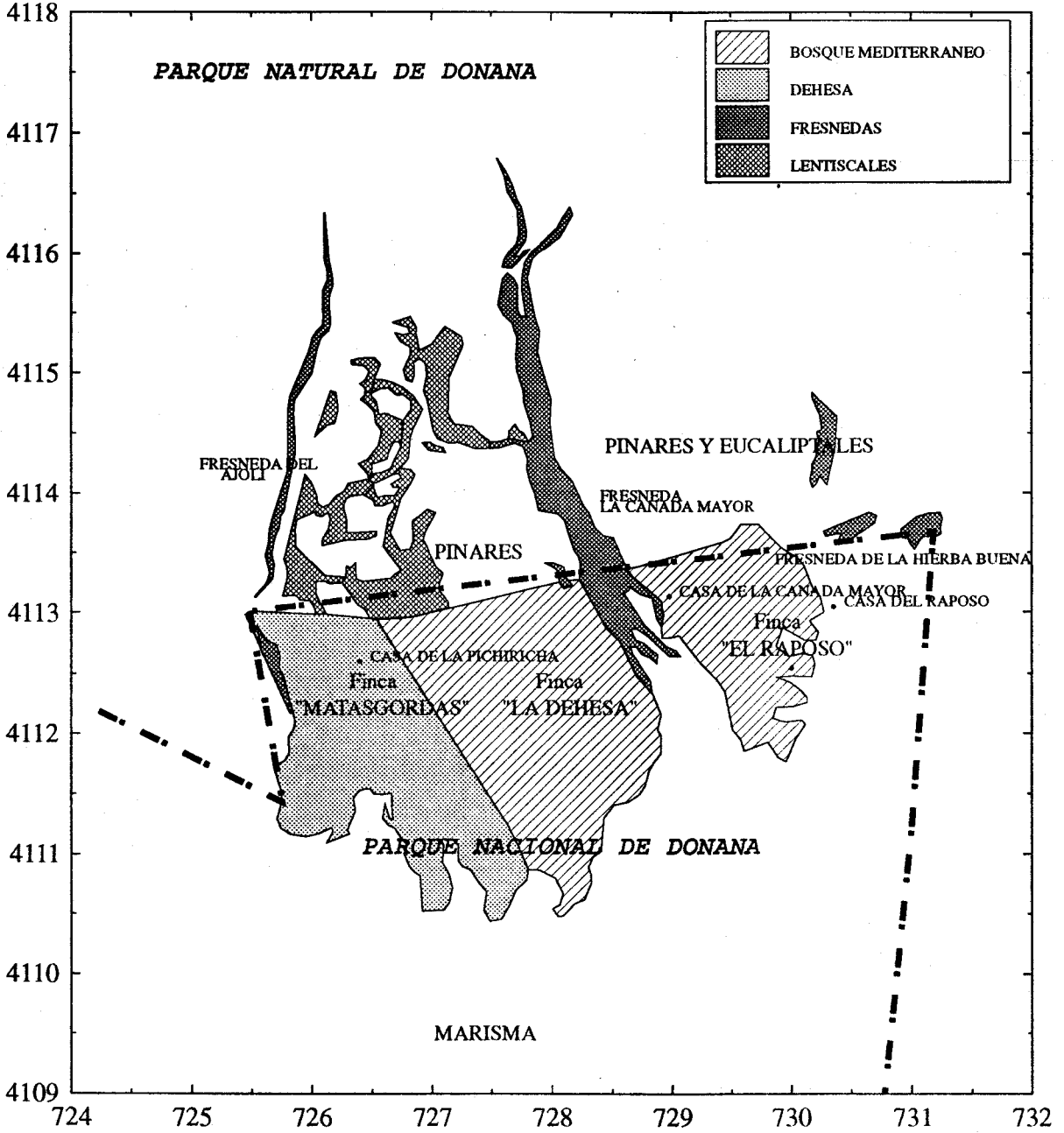


Fig. 3.1: Area de estudio y sus principales hábitats. La línea discontinua indica los límites del Parque Nacional de Doñana. La escala del gráfico se expresa en kilómetros.

4. METODOS GENERALES

La toma de los datos de campo para este estudio se inició en noviembre de 1992, finalizándose en mayo de 1995. Para el estudio de la dieta de los predadores nos basamos en la recolección y análisis de excrementos, cuya metodología se detalla en el apartado 6 (ecología trófica). El estudio del uso del tiempo y el espacio por los predadores ha sido abordado a través del radorastreo. Esta técnica implicó la captura, inmovilización y radioequipamiento de ejemplares de las tres especies y permitió estimar la localización de estos así como otro tipo de informaciones (actividad, mortalidad, etc). Seguidamente describiremos paso a paso la metodología relacionada con el radorastreo, así como la empleada en la estimación de la abundancia de conejos.

4.1. Captura de los ejemplares

La captura de los ejemplares se realizó mediante el empleo de tres tipos de trampas:

1. Cepas al paso: utilizamos cepos tipo Victor N° 2 (Woodstream Co, Pensilvania, USA). Estos cepos están acolchados de forma que no lastiman a los animales. Consistió en enterrar bajo la arena estos cepos en los caminos habitualmente usados por alguna de las tres especies.

2. Hoyo sucio: consistió en enterrar un carne de gallina o pescado y colocar por una parte un cepo (del mismo tipo que en el caso anterior) mientras que el resto de la periferia del cebo fue bloqueado con matorrales, troncos, etc. Este método de captura estuvo dirigido a los zorros

y tejones.

3. Jaulas trampa: se emplaron jaulas de doble entrada con cebo vivo (generalmente palomas). El mecanismo de la jaula estaba diseñado para que ésta se cerrara al entrar un predador.

Tres zorros fueron capturados excavando sus zorreras. Así mismo, cuatro camadas de lince fueron encontradas y se equipó a los cachorros con microchips subcutáneos. En la Tabla 4.1 se presenta los ejemplares capturados de cada especie, así como otra información relacionada con su captura y algunas características biométricas.

COD.	SP	S	E	FECHA CAP.	TRAMPA	NAC.	PESO(gr)	Cc	Pp	CRUZ
L41	LP	H	A	12/01/1993	CEPO AL PASO	03-89	11000	750	170	420
L53	LP	H	A	05/12/1992	CEPO AL PASO	03-88	10000	734	174	420
L62	LP	H	A	23/11/1993	CEPO AL PASO		9750	760	177	420
L73	LP	H	A	06/12/1994	CEPO AL PASO		9050	724	159	417
L56	LP	H	C	06/04/1993	EN TRUECA	03-93	473	235	51	-
L65	LP	H	C	30/03/1994	EN TRUECA	03-94	410	225	52	-
L66	LP	H	C	30/03/1994	EN TRUECA	03-94	410	230	50	-
L67	LP	H	C	30/03/1994	EN TRUECA	03-94	420	232	53	-
L69	LP	H	C	12/04/1994	EN TRUECA	03-94	790	263	68	-
L70	LP	H	C	12/04/1994	EN TRUECA	03-94	900	290	69	-
L64	LP	H	J	02/02/1994	CEPO AL PASO	03-93	4600	620	146	331
L71	LP	H	J	01/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94	5400	572	164	356
L54	LP	M	A	01/03/1993	CEPO AL PASO	03-87	13000	825	185	470
L57	LP	M	C	06/04/1993	EN TRUECA	03-93	595	255	55	-
L58	LP	M	C	06/04/1993	EN TRUECA	03-93	527	255	51	-
L59	LP	M	C	09/04/1993	EN TRUECA	03-93	600	295	60	-
L60	LP	M	C	09/04/1993	EN TRUECA	03-93	550	240	63	-
L68	LP	M	C	12/04/1994	EN TRUECA	03-94	700	265	65	-
L55	LP	M	S	11/03/1993	CEPO AL PASO	03-92	7800	705	176	403
L55	LP	M	S	04/03/1994	CEPO AL PASO	03-93	1100	776	181	441
L57	LP	M	S	06/07/1994	HOYO SUCIO	03-93	8500	-	175	435
L61	LP	M	J	15/11/1993	CEPO AL PASO	03-93	5850	665	154	363
L72	LP	M	J	04/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94	7000	644	170	366
L74	LP	M	J	08/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94	6350	626	172	367
L72	LP	M	J	10/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94				
L72	LP	M	J	11/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94				
L72	LP	M	J	13/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94				
L72	LP	M	J	15/12/1994	JAULA TRAMPA	03-94				

T42	MM	H	A	14/02/1993	CEPO AL PASO		6400	700	100	310
T43	MM	H	A	17/02/1993	CEPO AL PASO		9200	745	102	297
T49	MM	H	A	04/10/1993	CEPO AL PASO		5150	592	93	258
T45	MM	H	J	21/05/1993	CEPO AL PASO	02-93	3100	519	88	232
T46	MM	H	J	19/06/1993	CEPO AL PASO	01-93	4300	555	99	280
T48	MM	H	S	11/08/1993	CEPO AL PASO		5800	650	103	300
T58	MM	H	S	01/07/1994	HOYO SUCIO		5250	619	89	277
T61	MM	H	S	07/11/1994	HOYO SUCIO		6700	760	93	255
T61	MM	H	S	15/11/1994	HOYO SUCIO					
T44	MM	M	A	24/02/1993	CEPO AL PASO		6100	635	100	312
T62	MM	M	A	18/12/1994	HOYO SUCIO		9000	686	104	312
T59	MM	M	J	11/07/1994	HOYO SUCIO	01-94	3950	583	99	267
T60	MM	M	J	26/07/1994	HOYO SUCIO	01-94	4400	562	92	248
T47	MM	M	J	22/07/1993	CEPO AL PASO	01-93	5000	597	104	283
T60	MM	M	J	29/07/1994	JAULA TRAMPA	01-94				
T60	MM	M	J	08/11/1994	HOYO SUCIO	01-94				
T60	MM	M	J	09/11/1994	HOYO SUCIO	01-94				
T60	MM	M	J	10/11/1994	HOYO SUCIO	01-94				
T60	MM	M	S	18/11/1994	JAULA TRAMPA	01-94	6100			
Z247	VV	H	A	28/08/1993	HOYO SUCIO		6300	660	147	382
Z249	VV	H	A	09/09/1993	CEPO AL PASO		6150	672	149	370
Z277	VV	H	A	09/03/1994	EXCAVADA EN ZORRERA		6550	652	147	395
Z284	VV	H	A	26/11/1994	HOYO SUCIO	02-91	6500	643	148	361
Z236	VV	H	J	06/05/1993	EXCAVADA EN ZORRERA	02-93	2500	495	105	280
Z238	VV	H	J	17/05/1993	CEPO AL PASO	02-93	2800	536	142	309
Z242	VV	H	J	24/07/1993	HOYO SUCIO	02-93	2950	544	129	313
Z242	VV	H	J	20/09/1993	HOYO SUCIO	02-93	3900	548	132	340
Z243	VV	H	J	22/08/1993	HOYO SUCIO	02-93	3750	621	133	336
Z279	VV	H	J	06/07/1994	HOYO SUCIO	02-94	3280	590	147	128
Z280	VV	H	J	10/07/1994	HOYO SUCIO	02-94	3500	600	180	341
Z282	VV	H	J	13/07/1994	HOYO SUCIO	02-94	3750	595	149	350
Z283	VV	H	J	29/07/1994	HOYO SUCIO	02-94	3900	465	149	400
Z235	VV	M	A	19/02/1993	CEPO AL PASO	02-88	7400	740	141	417
Z239	VV	M	A	22/05/1993	EXCAVADO EN ZORRERA		6300	676	117	382
Z244	VV	M	J	24/08/1993	HOYO SUCIO	02-93	4900	625	145	369

Z245 VV	M	A	15/12/1992	CEPO AL PASO		7600	701	135	399
Z246 VV	M	J	09/07/1993	CEPO AL PASO	02-93	2600	527	130	305
Z246 VV	M	J	27/08/1993	HOYO SUCIO	02-93	3500	572	134	338
Z250 VV	M	A	03/12/1993	CEPO AL PASO	02-88	5900	666	154	401
Z278 VV	M	A	29/06/1994	HOYO SUCIO		6100	680	134	377
Z237 VV	M	J	16/05/1993	CEPO AL PASO	02-93	2800	504	138	279
Z248 VV	M	J	08/09/1993	HOYO SUCIO	02-93	3750	544	129	342
Z281 VV	M	J	10/07/1994	HOYO SUCIO	02-94	4550	640	158	371
Z285 VV	M	S	01/12/1994	HOYO SUCIO	03-94	6100	670	147	381
Z286 VV	M	S	03/12/1994	HOYO SUCIO	03-94	4900	638	153	395
Z998 VV	M	A	14/01/1993	CEPO AL PASO		8300	682	152	405
Z299 VV	H	A	23/06/1993	CEPO AL PASO	02-92	4750	625	144	360

Tabla 4.1: Ejemplares capturados a lo largo de éste estudio. Se indica el tipo de trampa o modo de captura usado encada caso así como la fecha de la primera captura, especie (Sp), sexo (S), categoría de edad de los ejemplares (E), fecha denacimiento cuando fue posible estimarla (Nac.) y algunos datos biométricos de los ejemplares. Cc = longitud (mm) desde la cabeza al inicio de la cola. Pp = Longitud del pie posterior. Cruz = altura en la cruz.

4.2. Inmovilización y marcaje de los ejemplares

Una vez capturados, los ejemplares eran trasladados a una habitación aislada. Se les inmovilizó utilizando Clorhidrato de Ketamina y Clorhidrato de tiazina. Las dosis adecuadas y otros detalles sobre la inmovilización pueden ser consultados en Travaini y otros (1993, 1994) para los zorros y los tejones y en Ferreras y otros (1993) para los lince. Los ejemplares fueron sexados, pesados y medidos. También se anotó su estado reproductivo, desgaste de la dentadura, cicatrices, presencia de parásitos etc. Así mismo, cuando fue posible a cada zorro o tejón se le extrajo un premolar, gracias a lo cual pudimos conocer la edad mediante el conteo de los anillos de cemento en la raíz de los dientes (e.g. Zapata y otros, 1996).

Los animales fueron equipados con radio-collares de 150 grs de peso de marca Wildlife Materials Inc. o Wagener. Los radio-emisores emitían en bandas de 150-152 Mhz, y su alcance fue de hasta 5 km. Los radio-emisores constaban de un sensor de actividad y en ocasiones de sensor de mortalidad, que permitían estimar si el animal estaba activo, quieto o muerto. A cada ejemplar se le equipó con un microchip subcutáneo marca Grupanor, SA (e.g. Freeland y Fry, 1995), que permitiera su identificación en caso de recaptura y pérdida del radio-collar. Aproximadamente 24 hs después de la captura, los ejemplares fueron liberados en el mismo lugar.

4.3. Radio-seguimiento

Para localizar a los ejemplares radio-equipados se utilizó un receptor marca Yaesu y una antena direccional. El método habitual de localización fue la triangulación, aunque en ocasiones también utilizamos la técnica denominada 'homing' (e.g. Kruuk, 1986) cuando los individuos se encontraban en el interior de una madriguera. En la Fig. 4.1 se representa el tiempo de radio-rastreo de cada uno de los individuos de cada especie.

El seguimiento radio-telemétrico incluyó dos tipos de muestreo:

1. Muestreo de localizaciones independientes: una vez al día durante cinco veces a la semana, se localizaba a cada ejemplar. Normalmente, tres localizaciones semanales fueron realizadas de día y dos por la noche.

2. Seguidos intensivos de 24 hs. Una vez cada hora se localizó a un mismo individuo durante un ciclo circadiano completo. Estos seguimientos se realizaron con periodicidad semanal, aunque durante las campañas de trampeo se relajó dicho esfuerzo.

El error de triangulación fue mínimo, gracias a que el terreno es completamente llano y a que los animales fueron localizados a escasa distancia (menos de un kilómetro). Siguiendo lince en Doñana y empleando la misma metodología que en este estudio, Beltrán (1988) estimó dicho error en 5° para el 88% de las localizaciones. El error de triangulación pudiera originar sesgos en la estimación del uso del hábitat (White y Garrott, 1990), aunque dicho sesgo puede considerarse despreciable cuando los parches de hábitat son relativamente grandes con respecto al error de triangulación (Samuel y Kenow, 1992), lo que ocurrió en nuestro estudio (ver Fig. 1 en área de estudio).

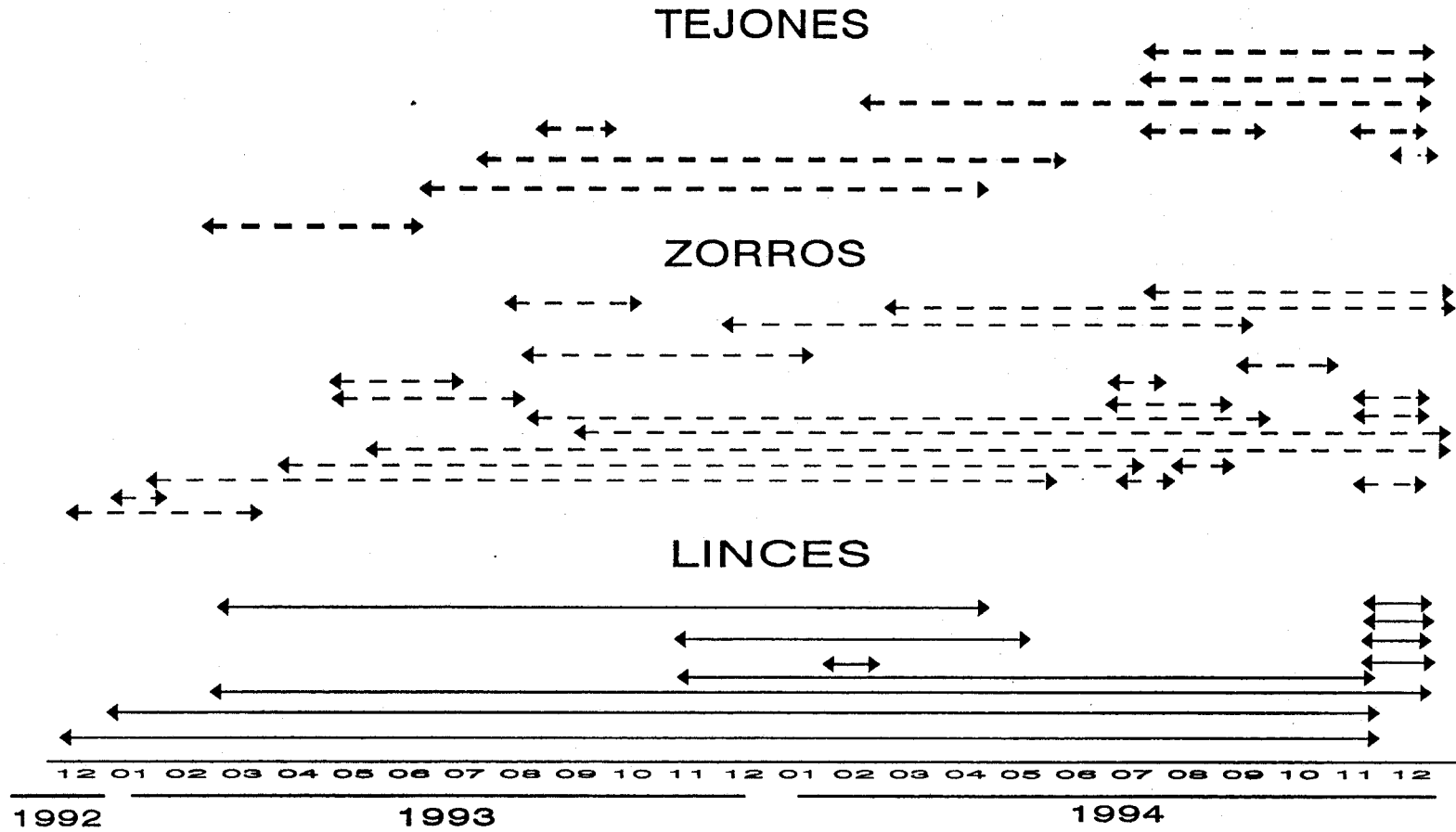


Fig. 4.1: Representación del tiempo de radioseguimiento de cada individuo desde diciembre de 1992 a diciembre de 1994. Cada flecha con dos puntas representa un individuo distinto.

4.4. *Censos de conejos*

Con objeto de estimar la abundancia relativa de conejos en cada hábitat realizamos censos mediante observación directa, desde un vehículo todoterreno que circulaba a velocidad constante de 20 Km/h por un recorrido fijo. Dicho recorrido atravesaba los hábitat principales del área de estudio y en total su longitud fue de 17.61 km. El recorrido fué dividido en 27 tramos. El obsevador, que fué siempre la misma persona, contabilizó los ejemplares que se encontraban dentro de un radio de diez metros con respecto al transecto del censo. Dicho radio de 10 m fué establecido con objeto de controlar en la medida de lo posible diferencias en la probabilidad de detectar a los lagomorfos debido a las distintas visibilidades de cada hábitat. Los censos fueron realizados con periodicidad bimensual o trimensual, iniciándose en mayo de 1994 y finalizando un año después, aportando información sobre el ciclo anual completo. Cada censo duró, aproximadamente, 80 minutos y se inició una hora antes de la puesta del sol, coincidiendo con la máxima actividad de la especie (Villafuerte, 1994). Para paliar posibles deficiencias en el conteo debidas a molestias humanas, condiciones atmosféricas, etc, cada censo fué repetido durante tres tardes consecutivas. Posteriormente, se seleccionó aquel de los tres conteos en el que se observaron más conejos. Los índices de abundancia estacionales para cada hábitat resultan de dividir el número total de conejos censados en dicho hábitat, por los kilómetros recorridos:

$$A = N / D$$

donde A es el índice de abundancia, N el número de conejos observados y D es la distancia en kilómetros.

Las estaciones del año fueron definidas de acuerdo a Delibes (1980): otoño-invierno (noviembre-febrero), primavera (marzo-junio) y verano (julio-octubre). El número de censos realizados en cada estación fué: 3 censos en primavera, 2 censos en verano y 2 censos en otoño-invierno.

5. LAS POBLACIONES DE LOS PREDADORES OBJETO DE ESTUDIO

5.1. Densidad de los predadores en el área de estudio

Dado que el diseño de éste estudio se planteó en un área de simpatria de las tres especies (ver Introducción general) y que la naturaleza de las relaciones entre predadores puede depender de sus respectivas densidades (e.g. Creel y Creel, 1996), nos pareció un requisito previo cuantificar las densidades de los tres predadores. Para ello, el primer paso fue la definición del área con respecto a la cual deberíamos posteriormente calcular las densidades. Dicha área fue definida como el menor polígono convexo que incluyó todas las localizaciones de las tres especies (MPCT; Fig. 5.1). Este polígono englobó un área de 51.49 km².

En el caso de los lince, el número de ejemplares adultos fue estimado con mucha fiabilidad gracias a los conocimientos previos sobre la organización espacial de la especie en Doñana (e.g. Ferreras y otros, en prensa) y a que tuvimos radio-equipados un buen número de ejemplares. Junto a las tres hembras adultas y el macho adulto que fueron radio-equipados, pudimos comprobar (mediante avistamientos) la existencia de otros dos machos adultos (uno de los cuales fue capturado poco después de finalizar éste estudio). En cuanto a los individuos subadultos, dado que el momento de su dispersión es muy variable (Ferreras, 1994) asumimos que como mínimo hubo un individuo y como máximo dos individuos por hembra adulta (asumiendo que las tres criarán cada estación de cría), que permanecían en el MPCT. Con estas asunciones el número total de lince estimado en el MPCT fue entre 9 y 12 individuos que correspondió con unas densidades de entre 0.17 y 0.23 ind./km².

En el caso de los tejones, estudios previos (Rodríguez y otros, 1996) y nuestra información telemétrica indicó que cada grupo social estaba formado por dos individuos

adultos y uno o dos subadultos. En el MPCT se detectaron cuatro tejoneras principales (Kruuk, 1989), correspondientes a grupos sociales distintos. En dos de ellos hubo individuos radio-equipados y hubo un tercero (en el que no capturamos ningún ejemplar) estuvo localizado entre los otros dos (Revilla, com. pers). La cuarta tejonera principal (de la que no radio-equipamos ningún individuo) estuvo situada junto al límite oeste del MPCT, por lo que considerarla podría sobreestimar la densidad real, de ahí que hayamos realizado los cálculos primero sin considerarla y después considerándola. El número de tejones presentes en el MPCT fue entre 9 y 12 individuos que correspondió con unas densidades de entre 0.17 y 0.23 ind./km², considerando sólo tres tejoneras. Al incluir la cuarta el número de individuos fue de entre 12 y 16, que supuso unas densidades de entre 0.23 y 0.31 ind./km².

En el caso de los zorros, debido a que es una especie mucho más abundante que las anteriores y a que los conocimientos sobre su organización social en Doñana son muy escasos, procedimos de forma distinta. Estimamos la densidad en un área en la que tuvimos un alto número de ejemplares radio-equipados simultáneamente, extrapolando los resultados al resto del área (MPCT). El área seleccionada fue el mínimo polígono convexo de las localizaciones de un grupo social de zorros (Z235, Z239, Z247, Z249 y Z999) todos ellos adultos. Dado que esta estima es una medida grosera de la densidad poblacional, hicimos los cálculos considerando primero el MPC del 100% de las localizaciones y luego considerando el MPC del 90% de las

localizaciones excluyendo el 10% por el método de la media armónica (Dixon y Chapman, 1980), para obtener así un rango de densidad fiable. Considerando el MPC del 100%, obtuvimos una densidad de 0.51 ind./km² lo que supondría un total de 26 individuos en el MPCT. Considerando el MPC del 90%, obtuvimos una densidad de 0.82 ind./km² lo que supondría un total de 42 individuos en el MPCT.

TOTAL DE LOCALIZACIONES

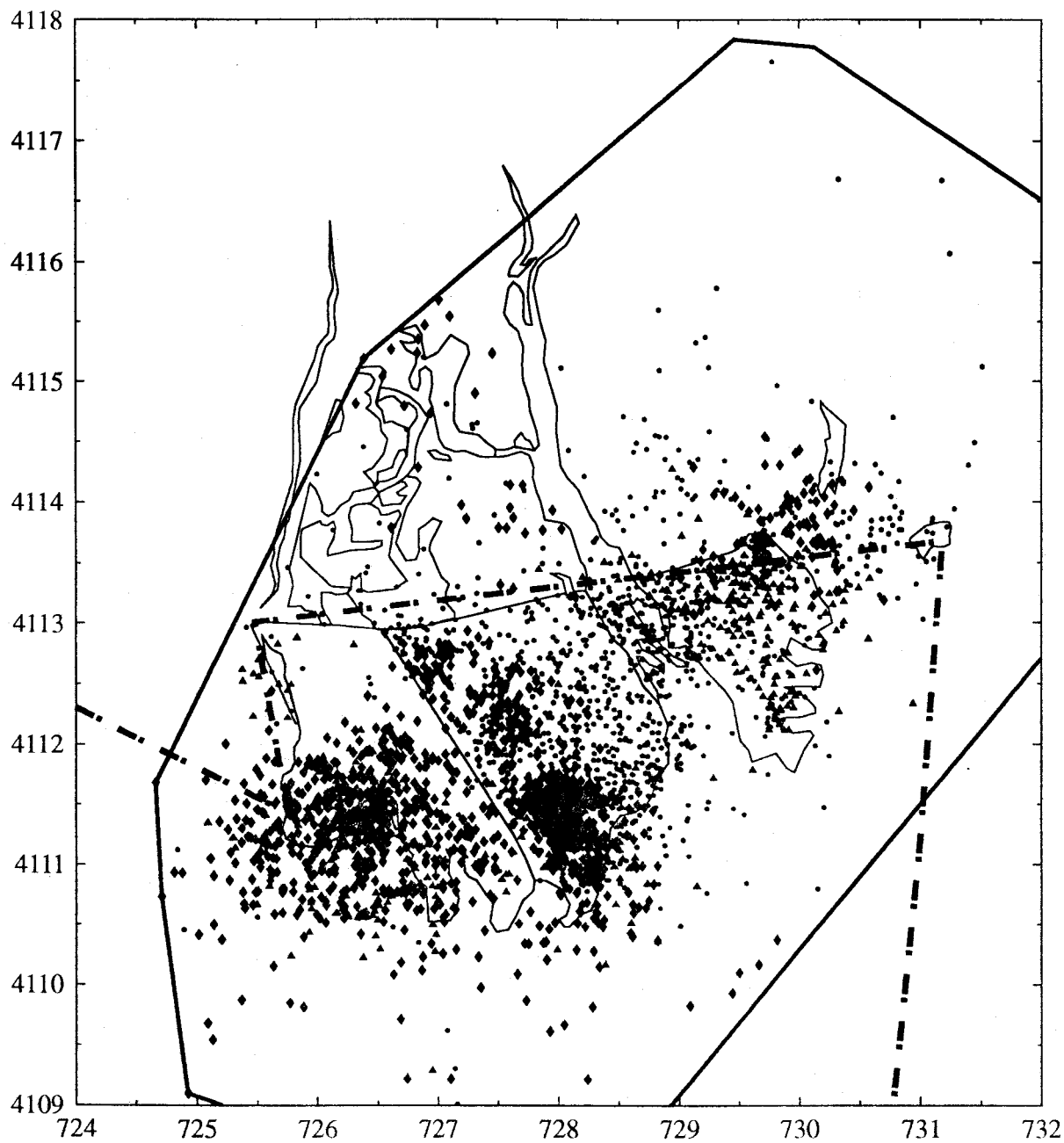


Fig. 5.1: Vista parcial del mínimo polígono convexo que incluye todas las localizaciones de las tres especies. Los puntos corresponden a localizaciones de lince, los rombos a localizaciones de zorros y los triángulos a localizaciones de tejones.

5.2. - *Interacciones agresivas*

La mayor parte de las hipótesis y predicciones que contrastaremos en este estudio se basan en la capacidad predatoria del lince sobre otros carnívoros de menor tamaño (ver introducción general). Por ello, parece lógico que describamos los casos detectados de agresiones interespecíficas entre los predadores estudiados, tanto en Doñana como en otras áreas donde se conozcan agresiones de este tipo.

Valverde (1957) cita dos zorros matados por lince en Doñana. En abril 1992, un lince macho radioequipado fue observado mordiendo en el cuello a un zorro en Doñana (Palomares y otros, 1996). El 22 de enero de 1994, observamos en la finca "La Dehesa" (dentro del bosque mediterráneo) un lince adulto radio-equipado persiguiendo a un zorro. Al notar nuestra presencia el lince abandonó la persecución.

El 15 de septiembre de 1994, el zorro macho adulto Z250 fue encontrado muerto en la finca "El Raposo" en avanzado estado de descomposición. No pudimos evaluar fiablemente la causa de su muerte, sin embargo la cinta de su radio-collar estaba fuertemente desgarrada probablemente por mordiscos de un lince o un perro.

El 12 de mayo de 1995, encontramos muerta a la hembra de tres años de edad Z289 en la finca "El Raposo"; había sido capturada y radio-equipada en el mes de marzo anterior en la finca "La Dehesa", presentando signos claros de estar alimentado a su camada. El animal que se encontraba muerto en la marisma a unos 60 m del bosque mediterráneo. Presentaba un mordisco en la parte superior de la cabeza (una de las incisiones de los colmillos había perforado el cráneo) y dos mordiscos en el cuello alrededor de la garganta. En el interior de la boca de la zorra encontramos numerosos pelos, los cuales pertenecían a un lince según reveló el patrón medular y cuticular de los pelos.

El 15 de julio de 1995, una hembra de aproximadamente 6 meses de edad fue encontrada muerta en la finca "El Raposo" en la marisma a 50 m del monte mediterráneo. La zorra (que a juzgar por su aspecto llevaba pocas horas muerta) presentó uno o dos mordiscos en la garganta y dos vértebras de la base del cuello rotas. Los pelos recogidos en el interior de su boca fueron examinados y resultaron ser de lince.

El 8 de marzo de 1996, fue observado en la finca "El Raposo" un lince adulto tendido encima de un zorro recién matado. El zorro (un macho adulto) presentaba heridas en la cabeza y el cuello, las últimas le habían roto la tráquea. Pocos días después (el 21 de marzo), una hembra adulta de 5.4 kg fue encontrada muerta con heridas en el cuello producidas por mordiscos que le habían roto la tráquea. Los pelos encontrados en su boca también fueron de lince. Al día siguiente, la guardería de la zona encontró un zorro adulto recién matado (sin determinar el sexo) en la finca "El Raposo" en una veta de la marisma a unos 600 ms del bosque mediterráneo. El animal presentaba un mordisco en el cuello y la guardería observó marcas en la arena que evidenciaban que el animal había sido arrastrado una vez muerto. Cuando llegamos a recoger al animal había sido comido por buitres, Gyps fulvus, por lo que no pudimos confirmar cual fue la especie predadora.

El 30 de enero de 1997, un zorro adulto radio-equipado (había sido observado vivo el día anterior) fue encontrado recién matado en la finca "El Raposo". El zorro que pesaba en el momento de su muerte 7.3 kg y tenía 7-8 años, presentó también un mordisco en el cuello que le había cortado la yugular y roto la tráquea.

El único caso de agresiones entre zorros y tejones se dió en julio de 1995, cuando fue encontrado muerto un tejón radio-equipado de aproximadamente siete meses de edad y de 5.5 kg. El tejón presentó un mordisco en la base del cráneo y otro en la garganta que le había partido la tráquea. En el interior de su boca encontramos pelos de zorro.

Al menos seis zorros ha sido matados por lince y en otras dos ocasiones los lince mostraron un comportamiento agresivo hacia los zorros, lo que confirma la capacidad del lince como predador de carnívoros de menor tamaño y en concreto sobre el zorro. En tres áreas distintas de Finlandia, se detectaron restos de zorros rojos en los contenidos estomacales de once lince europeos (Lynx lynx) sobre una muestra de 585 individuos (Pulliainen y otros, 1995). En Canadá, se ha comprobado también que los lince (en este caso el lince canadiense, Lynx canadensis) preda sobre zorros rojos (Stephenson y otros, 1991), citándose trece casos de zorros matados por lince. A diferencia de lo que ocurre en Doñana, los zorros predados por los lince europeos y canadienses fueron consumidos al menos parcialmente, lo que podría estar relacionado con la disponibilidad de presas. No obstante, conviene aclarar que no todos los encuentros entre lince y zorros deben ser agresivos. De hecho, el 15 de diciembre de 1995 fue observado en la finca "La Dehesa" el lince adulto L54 comiendo de un gamo, Dama dama, que había matado ese mismo día. Mientras el lince comía, dos zorros adultos (la hembra radio-equipada Z284 y un macho sin radio-equipar) llegaron a aproximarse hasta a diez metros del lince sin que éste hiciera aparentemente caso alguno a los zorros (Calzada, com. pers.). Por el contrario, previamente a esto otra zorra adulta radio-equipada huyó de la carroña cuando observó la llegada del lince (L54). Gese y otros (1996), observaron que entre el 13 y el 44% de los encuentros entre coyotes y zorros rojos fueron agresivos, en función de la presencia o no de carroña en las inmediaciones, lo que apoya la idea de que no todos los encuentros entre lince y zorros sean agresivos.

6. ECOLOGIA TROFICA

6.1. INTRODUCCION:

La teoría de la competencia establece que para que ésta exista ha de haber un solapamiento en el uso de un recurso y además, que este recurso sea limitado (Basset, 1995). La teoría ecológica considera la coexistencia entre especies competitivas como dependiente del reparto de los recursos entre ellas (Pianka, 1988). Un factor que ha sido identificado como clave en la organización de las comunidades ecológicas es el tamaño corporal de las especies que coexisten (Lawton, 1990). Esta idea fué introducida por Hutchinson (1959) y ha sido estudiada especialmente en el caso de los ensambles de predadores (Gittelman, 1985; Schmitz y Lavigne, 1987; Martí y otros, 1993; Karanth y Sunquist, 1995). Se ha demostrado la existencia de una correlación entre el tamaño corporal del predador y el tamaño de las presas que explota (Macdonald, 1983; Gittelman, 1985; Martí y otros, 1993). También se ha predicho que los predadores pequeños están limitados a explotar presas de pequeña talla mientras que los grandes pueden explotar un rango mayor de tallas, por lo que su amplitud de nicho trófico será mayor (Wilson, 1975; Gittleman, 1985). Sin embargo, también existen evidencias de que diferencias en el tamaño corporal no siempre reducen el solapamiento entre predadores simpátridos y que no siempre se adecua al tamaño de presa (Simberloff y Boeklen, 1981; Basset, 1992).

Por otra parte, las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos pueden influir en el grado de similaridad de las dietas de los predadores, siendo esperables menores similaridades en los periodos (estacionales, anuales, etc) de menor abundancia de presas (Wiens, 1977). De 30 estudios examinados por Schoener (1982), 27 demostraron menor

solapamiento en la dieta durante los periodos de escasez de recursos, aunque otros estudios más recientes (Jaksic y otros, 1993) han obtenido resultados contrarios.

El estudio del reparto de los recursos tróficos y la competencia por estos entre predadores ha sido tratado con muy distintos enfoques. Muchos trabajos abordan el estudio de la competencia trófica entre predadores describiendo la dieta de dos o más especies y calculando el solapamiento trófico, infiriendo así la posibilidad de competencia entre esas especies (e.g. Macdonald y Nel, 1986; Jedrzejewski y otros, 1989; Dibello y otros, 1990; Serafini y Lovari, 1993; Kruuk y otros, 1994). Otros, además, relacionan el consumo de las presas con su disponibilidad, lo que les permite obtener información sobre su selección y discutir la influencia de la competencia en esta selección (e.g. Emmons, 1987; Theberge y Wedeles, 1989; Jaksic y otros, 1993; Johson y Franklin, 1994; Karanth y Sunquist, 1995). Un último grupo de trabajos, compara la amplitud de nicho trófico 'real' (el nicho trófico observado) de los carnívoros en simpatría con la amplitud de nicho trófico 'potencial' (el que tendrían en situación de alopatría). Estos trabajos se aprovechan de situaciones especiales (extinción o descenso numérico de una especie, llegada de una especie invasora, etc) para estudiar si hay o no efecto de la competencia en los hábitos tróficos de los predadores (Storch y otros, 1990; Clode y Macdonald, 1995).

Dado los pesos medios del lince (10-12 kg), del tejón (7-8 kg) y del zorro (5-7 kg) y de acuerdo con Gittleman (1985), puede esperarse una segregación en cuanto al tamaño de presa, siendo el lince el que consume presas mayores y el zorro las menores. En relación con esto, Jaksic y Delibes (1987) al estudiar el ensamble de predadores de Doñana, sitúan al lince en el gremio de los consumidores de mamíferos y aves, mientras que el zorro y el tejón son incluidos en el gremio de los predadores de insectos. No obstante, y es advertido por los propios autores, el uso de las frecuencias de aparición de las presas (y no de porcentajes de

biomasa o de volumen) magnifica la importancia en la dieta de las presas pequeñas (insectos) y subestima la de las presas mayores (vertebrados), facilitandose el que predadores generalistas sean incluidos en el gremio de los consumidores de insectos. Rau y otros (1985), utilizando el mismo método para cuantificar las dietas, llegan a conclusiones similares (lince y zorro solapan poco sus dietas). Sin embargo, los recientes trabajos sobre la dieta del zorro (Fedriani, en prensa) y del tejón (Martín y otros, 1995; Fedriani y otros, en prensa) en Doñana, han demostrado un importante papel de los lagomorfos en sus dietas. Estas presas aportan gran parte de la biomasa consumida anualmente por dichos predadores, mientras que los insectos, aunque son frecuentes tienen generalmente escasa importancia a nivel de biomasa. Por ello, sería predecible un alto solapamiento entre el lince (especialista en el consumo de conejos; Delibes, 1980), el zorro y el tejón. También cabría esperar que la presencia del lince tuviera algún efecto en la selección de presas del zorro, ya que representa un potencial peligro de predación para el zorro. Por ello, las dietas del zorro en simpatria y alopatría con el lince podrían diferir, aunque otros factores (disponibilidad de presas, cobertura vegetal, etc) también pueden influir si las dietas del zorro comparadas pertenecen a hábitats distintos. No se espera que el lince influya en la selección de presas del tejón, por lo que las dietas de éste en simpatria y alopatría no diferirán por la presencia de lince.

El objetivo general de este estudio ha sido evaluar la existencia de indicios de competencia trófica entre las tres especies en simpatria, y describir los mecanismos relacionados con su ecología trófica que puedan estar facilitando su coexistencia. Este objetivo general comprende los siguientes objetivos concretos:

1. - Descripción comparativa de las dietas estacional y anual de las tres especies. Comparación de la dieta del zorro y tejón en dos hábitats muy distintos y, discusión de los factores que puedan estar influyendo en los hábitos tróficos de las dos especies en base a las

diferencias detectadas para cada uno entre las dietas de los dos hábitats.

2. - Cálculo de las variaciones estacionales de la amplitud de nicho y solapamiento trófico de las tres especies.

3. - Estudio de una posible segregación trófica en función del tamaño de presas. Discusión sobre la relación entre el tamaño corporal (peso) de los predadores y el tamaño de presa.

4. - Estima de la abundancia relativa estacional de la presa básica de las tres especies (lagomorfos) en dos hábitats y de la relación entre sus fluctuaciones estacionales, la amplitud de nicho y el solapamiento trófico entre los tres predadores.

6.2. - METODOLOGIA:

6.2.1. *Recogida y análisis de los excrementos*

La recolección de los excrementos se realizó mediante visitas semanales a los lugares frecuentados por cada especie para defecar. La muestra obtenida fué suplementada por excrementos recogidos durante la realización de otras actividades de campo (trampeo, radio-rastreo, etc). En total, obtuvimos 240 excrementos de lince, 320 de zorro y 279 de tejón recogidos desde noviembre de 1992 a diciembre de 1994. Los excrementos fueron etiquetados (anotándose la especie a la que pertenecían, su localización exacta, fecha, etc) y, posteriormente se asignaron a uno de los tres periodos estacionales distinguidos (Delibes, 1980): primavera (de marzo a junio), verano (de julio a octubre) y otoño-invierno (de noviembre a febrero) y a uno de los dos hábitats (bosque mediterráneo y dehesa; ver Area de Estudio). Para éste apartado las fresnedas situadas dentro del Parque Nacional, fueron

consideradas como bosque mediterráneo dado que fueron intensamente utilizadas por los lince (ver apartado 8.3.2.1). En la Tabla 7.1 se indica el tamaño de muestra para cada especie, estación del año y hábitat.

ESTACION	OTO-INV.		PRIMAVERA		VERANO	
	bo_me	dehesa	bo_me	dehesa	bo_me	dehesa
LINCE	118 (28)	-	59	-	63	-
ZORRO	64 (27)	34	52	49	42	81
TEJON	110 (35)	-	47	-	52	70

Tabla 7.1: Número de excrementos recogidos por especie, estación y hábitat. Entre paréntesis se indica el número de excremento recogidos en oto-inv. de 1992. Bo_me = bosque mediterráneo.

Cada excremento recogido fué secado en una estufa a 70 °C durante tres días y pesado. Luego, fué desleído en agua y pasado por un tamiz para separar sus componentes (pelo, plumas, escamas, huesos, etc.) que fueron identificados hasta el nivel de especie cuando fué posible, ayudándonos de diferentes claves de identificación (e.g. Day, 1966; Debrot y otros, 1982; Dueñas y Peris, 1985) y mediante comparación con ejemplares de referencia de la colección de la Estación Biológica de Doñana (CSIC). Para más detalles sobre el método empleado en el análisis de los excrementos ver las revisiones de Putman (1984) y de Reynolds y Aebischer (1991).

6.2.2. Descripción de las dietas

Se agruparon las presas identificadas en cada muestra en un máximo de seis categorías de presas (lagomorfos, otros vertebrados, carroña, invertebrados, frutos y otros) y se estimó el porcentaje que cada categoría representaba con respecto al total del peso seco del excremento. El peso de los conejos presa se estimó mediante comparación de sus restos con los de individuos de peso conocido procedentes de la colección de la Estación Biológica de Doñana (CSIC). Los conejos cuyo peso pudo ser estimado se agruparon en tres categorías siguiendo el mismo criterio que Villafuerte (1994): pequeños o gazapos (hasta 200g.), medianos o juveniles (>200 hasta 800g.) y grandes o adultos (>800g.). Los restos de cérvidos y meloncillos encontrados se incluyeron en la categoría 'otros vertebrados' sólo en la dieta del lince, mientras que en las del zorro y tejón se incluyeron como carroña, dado que es muy raro que estas especies llegen a cazar cérvidos y no existen indicios de que interfieran con el meloncillo (Fedriani, 1993). En la categoría 'otros' se incluyeron restos no identificados, basura, excrementos de artiodáctilos, etc.

Los resultados se presentan de tres formas: a) frecuencias de aparición: número de excrementos en los que aparece una categoría de presa dividido por el número total de excrementos considerados y multiplicado por cien. b) porcentajes de aparición: número de veces que aparece una categoría de presa dividido por la suma de las apariciones de todas las categorías de presas y multiplicado por cien. c) porcentaje de biomasa fresca consumida: biomasa consumida de una categoría de presa determinada dividido por la suma de la biomasa de todas las categorías y multiplicado por cien.

Hemos estimado la biomasa fresca consumida a partir de la biomasa seca de los excrementos, utilizando factores de conversión: para el zorro los propuestos por Reynolds y Aebischer (1991), para el lince los estimados por Aldama (1993) y para el tejón los

propuestos por Lockie (1961) para la marta (Martes martes). Dichos factores han sido obtenidos mediante test tróficos realizados con animales cautivos. Su valor es la relación entre la biomasa fresca consumida de una presa y el peso seco excretado de dicha presa.

Siempre que fué posible, utilizamos el test X^2 para comparar diferencias entre los valores observados y esperados (ver hipótesis en introducción) de las frecuencias de aparición de las presas en las dietas estacionales y anuales de cada especie y hábitat, así como para detectar las variaciones interanuales (Reynolds y Aebischer, 1991). En el caso de que el porcentaje de celdas de las tablas de contingencia con valores esperados menores de 5 fuera igual o mayor al 20%, dicho test no fué utilizado, tal y como recomienda Siegel (1956). En tales casos utilizamos el test exacto de Fisher (Wells y King, 1980). Con objeto de disminuir la probabilidad de cometer Error de Tipo I al realizar comparaciones múltiples, definimos $P < 0.01$ como valor nominal de la significación (Chandler, 1995). Para el cálculo de las dietas anuales y totales y con objeto de que no hubiera una mayor representación de la dieta de otoño-invierno, utilizamos sólo los excrementos recogidos en 1993 y 1994, excluyendo los recogidos en otoño de 1992.

6.2.3. *Abundancia de conejos*

Para estimar la abundancia relativa estacional de conejos en el bosque mediterráneo y en la dehesa utilizamos los conteos de conejos realizados en estos dos hábitat cuya metodología se ha detallado en el apartado 4.4. Para evaluar diferencias en la abundancia de conejos entre estaciones y entre hábitats, se realizó un análisis de la varianza mediante el procedimiento G.L.M (S.A.S Institute, Inc. 1990) para datos no "balanceados" dado que no

realizamos el mismo número de censos en las tres estaciones diferenciadas. Los índices de abundancia de conejos fueron relacionados con las frecuencias de aparición de esta presa en la dieta de cada predador para cada hábitat.

6.2.4. *Tamaño de las presas*

Hemos estudiado el consumo de las presas en función de su tamaño mediante dos métodos:

1. El primero consistió en el cálculo de los porcentajes de aparición y de biomasa anuales y estacionales de cinco categorías de presas, definidas en función del peso de estas. Dichas categorías fueron: < 6g; 6-30g; 31-180g; 181-1080g; > 1080g. Aquí incluimos todas las presas (vertebrados e invertebrados) que fueron cazadas vivas (al menos hipotéticamente) y excluimos la carroña y los frutos siguiendo el método empleado por Rosenzweig (1966). En la Tabla 7.2. aparecen las categorías de pesos de las presas, los taxones que fueron incluidos en cada categoría y (entre paréntesis) los pesos medios de los individuos adultos de cada taxón. Cuando fué posible, utilizamos el test chi-cuadrado para comparar las diferencias entre los valores observados y esperados de los porcentajes de aparición de las categoría de peso de las presas consumidas por cada predador y, en caso contrario utilizamos el test exacto de Fisher.

2. En segundo lugar se calculó la media geométrica del peso de los vertebrados presas (MGPP, e.g. Jaksic y otros, 1993). Dicho valor también fué calculado anual y estacionalmente y, su fórmula es:

$$MGPP = \text{antiln} (\sum p_i \ln PP_i),$$

donde p_i es la frecuencia relativa de aparición de la categoría de presa i en la dieta de un predador dado y PP_i es la media del peso de la presa i .

En el caso de los conejos, debido a la alta variabilidad de su peso en función de la edad y a su importancia en la dieta de los tres predadores, su peso se estimó individualmente mediante comparación de los restos aparecidos en los excrementos con los de individuos de peso conocido. Para la estima del peso medio del resto de las presas se asumió que se trataba de individuos adultos y, se utilizó el peso medio de individuos adultos colectados en Doñana, o bien utilizando los datos proporcionados por los Archivos del Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales (Estación Biológica de Doñana, CSIC) o cedidos por distintos investigadores de este centro.

Evaluamos la significación en las diferencias entre las medias del peso de las presas con los tests de Kruskal-Wallis (para tres muestras) y de Mann-Whitney (para dos muestras).

CLASE	PESO	PRESAS
1	≤5 g	<u>Oligoqueta</u> (0.8), <u>Imagos Coleoptera</u> (1.0), <u>larvas de Coleoptera</u> (1.1), <u>Gryllotalpa gryllotalpa</u> (1.0), <u>Locusta migratoria</u> (3.0), <u>Acrididae indeterminados</u> (1.0), <u>larvas de Lepidoptera</u> (1.1), <u>Aracnae</u> (0.1), <u>Buthus</u> (2.5), <u>Podarcis</u> (2.6)
2	>5-30 g	<u>Procambarus</u> (15.0), <u>Pelobates</u> (24.0), <u>Bufo calamita</u> (11.3), <u>Chalcides</u> (7.5), <u>Psammodromus</u> (7.6), <u>Lacértidos indeterminados</u> (5.9), <u>Blanus</u> (5.2), <u>Phylloscopus</u> (7.5), <u>Saxicola</u> (14.6), <u>Cettia</u> (12.5), <u>Silvidae</u> (7.5), <u>Apodemus</u> (25), <u>Mus</u> (15.0)
3	>30-180 g	<u>Lacerta lepida</u> (68.3), <u>Natrix</u> (137.5), <u>Tringa</u> (123.3), <u>Turdus merula</u> (82.6), <u>Athene</u> (149.3), <u>Merops</u> (54.0), <u>Galerida</u> (38.8), <u>Cyanopica</u> (66.8), <u>Paseriformes indeterminados</u> (32.0), <u>Eliomys</u> (85.3), <u>Oryctolagus</u> (≤180)
4	>180-1080 g	<u>Bufo bufo</u> (192.8), <u>Malpolon</u> (203.0), <u>Elaphe</u> (564.6), <u>Culúbridos indeterminados</u> (300.0), <u>Alectoris</u> (460.0), <u>Columba palombus</u> (428.0), <u>Anas</u> (515.0), <u>Erinaceus</u> (778.0), <u>Rattus</u> (219.2), <u>Oryctolagus</u> (>180 ≤1080)
5	>1.08 kg	<u>Anser anser</u> (3.4), <u>Oryctolagus</u> (≥1.1), <u>Lepus</u> (2.0), <u>Herpestes</u> (3.0), <u>Cérvidos</u> (62.5)

Tabla 7.2: Clasificación de las presas por tamaños. El peso medio de los adultos de cada taxón aparece entre paréntesis. En las clases 1-4 el peso es expresado en gramos mientras que en la clase 5 es expresado en kilogramos. En el caso de los conejos (Oryctolagus), se expresa el rango que se incluye en cada categoría de conejo.

6.2.5. Amplitud de nicho y solapamientos tróficos

Se estimó la amplitud de nicho trófico para cada especie calculando el índice de Levins (1968), modificado por Colwell y Futuyma (1971) y el solapamiento fué medido aplicando la fórmula de Pianka (1973). Ambos índices fueron calculados utilizando los porcentajes de biomasa consumida de cada presa, agrupando los vertebrados y frutos a nivel de especie/género y los invertebrados a nivel de orden.

Siendo la formula del Indice de Levins:

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

donde p_i es el porcentaje de aparición o de biomasa consumida de la categoría de presa i (para valores de i de 1 a n), y siendo la fórmula del índice estandar de Levins (Colwell y Futuyma, 1971):

$$B_{sta} = B - 1 / B_{max} - 1$$

donde B_{max} es el número máximo de categorías de presas diferenciadas; ($0 \leq B_{sta} \leq 1$).

Siendo la fórmula del índice de solapamiento de Pianka:

$$O_{jk} = \sum p_{ij} p_{ik} / (\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)^{1/2}$$

donde p_{ij} (o p_{ik}) es la proporción de la presa i registrada en la dieta de la especie j (o k). Este índice también toma valores entre uno (máximo solapamiento) y cero (mínimo solapamiento).

6.3. - RESULTADOS

No se encontraron diferencias significativas entre las dietas interanuales de las tres especies, en ninguno de los dos hábitats, por lo que se ha procedido a unir las muestras de los distintos años y analizarlas conjuntamente.

6.3.1. Dieta del lince

En la dieta del lince no se observaron variaciones estacionales significativas (Test exacto de Fisher, $P > 0.05$). Su dieta estuvo basada casi exclusivamente en conejos, Oryctolagus cuniculus). En el 90% de los casos los conejos predados fueron de tamaño medio ($> 200-800$ grs) y sólo el 1% fueron de 200 grs o menores (Figura 7.1). Los conejos han rozado el 100%, tanto en frecuencia de aparición como en porcentaje de biomasa en las tres estaciones del año (Tabla 7.3), por lo que las amplitudes del nicho trófico total y estacionales son muy bajas, oscilando entre 3×10^{-4} en otoño-invierno y 2×10^{-5} en verano (Tabla 7.4). La aparición de otros vertebrados como micromamíferos (Mus spp., Rattus spp., Apodemus sylvaticus y Eliomys quercinus), cérvidos (Cervus elaphus, y Dama dama), carnívoros (Herpestes ichneumon) y algunas aves (Galerida spp. y Athene noctua) ha sido siempre de escasa importancia. En conjunto, no sobrepasaron nunca el 2.55% de la biomasa consumida, lo que ocurrió en otoño-invierno, cuando aparecieron en el 7.6% de los excrementos (Tabla 7.3). En tres casos aparecieron invertebrados (en concreto coleópteros del género Scarabeus).

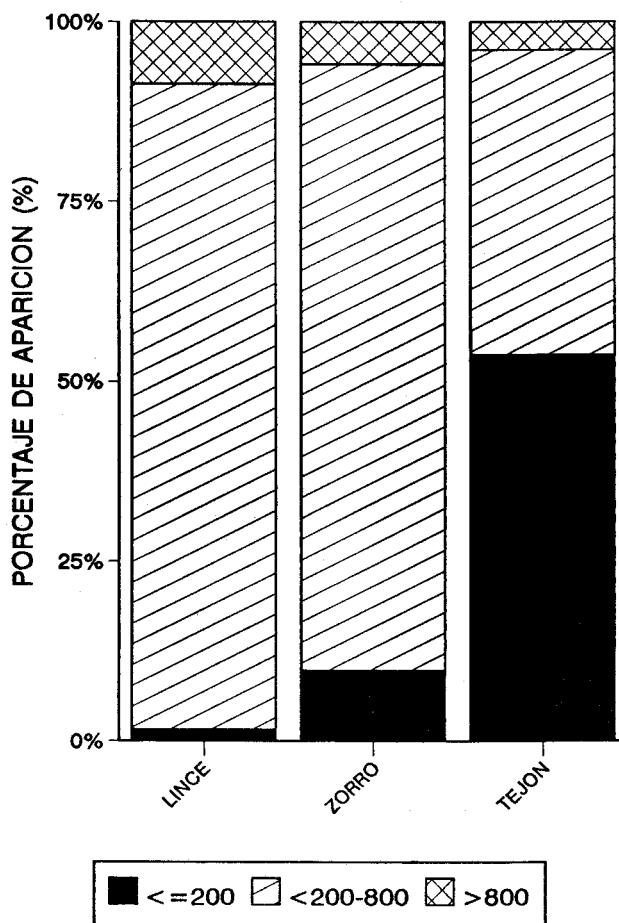


Fig. 7.1: Porcentajes de aparición de las tres categorías de conejos consumidos por los tres predadores.

La presas del lince se incluyeron en el 90% de los casos en la categoría de 181 a 1080 grs (Figura 7.2.). Sólo el 4% fueron presas de pesos superiores a los de este rango, mientras que 6% pesaron menos de 180 grs (Figura 7.2.). Considerando la biomasa, la importancia de la categoría de presa de 181-1080 grs es aún mayor (Figura 7.2.). El valor anual de la MGPP fué de 527 grs, oscilando estacionalmente entre 508 y 585 grs (Tabla 7.5.).

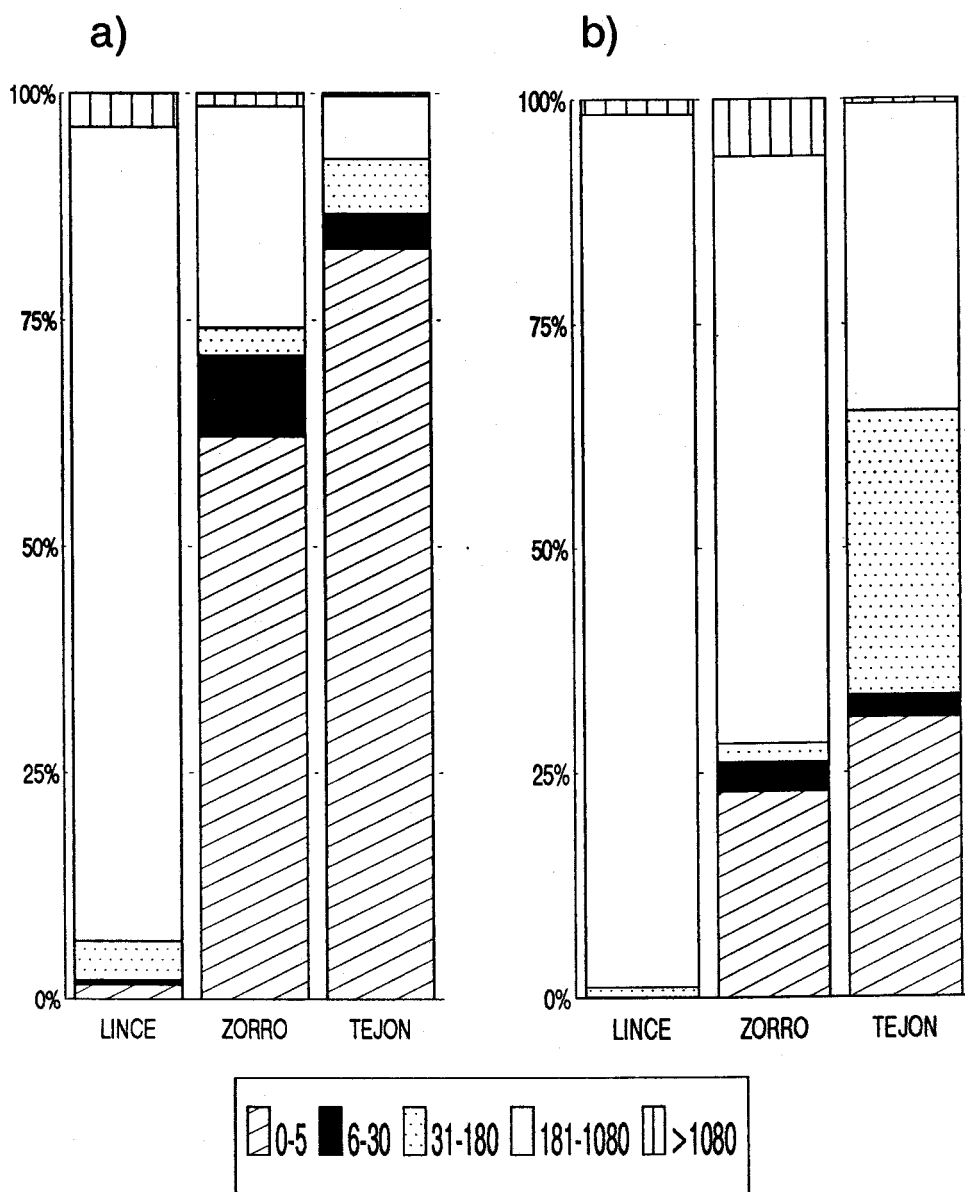


Fig. 7.2: Porcentaje de aparición (a) y porcentajes de biomasa (b) de las cinco categorías de tamaños de presas consumidas por los tres predadores.

	OTOÑO-INV.		PRIMAVERA		VERANO		ANUAL*	
	F. _{APA.}	% _{BIOM.}	F. _{APA.}	% _{BIOM.}	F. _{APA.}	% _{BIOM.}	F. _{APA.}	% _{BIOM.}
LAGOM.	99.15	97.44	100	99.65	100	99.94	99.53	98.72
O. VERT.	7.63	2.55	5.08	0.33	1.59	0.06	6.13	1.27
INVERT.	0.85	0.00	3.39	0.02	0	0	1.41	0.01
OTROS	2.54	-	0	-	0	-	1.41	-
Nº EXCR.	118		59		63		212	

Tabla 7.3: Frecuencias de aparición (F._{APA.}) y porcentajes de biomasa fresca consumida (%_{BIOM.}) de las distintas categorías de presas en la dieta estacional y anual del lince en el bosque mediterráneo. LAGOM. = lagomorfos; O. VERT. = otros vertebrados; INVERT. = invertebrados; OTROS = restos no identificados, heces de artiodáctilos y basura. * = frecuencias de aparición, porcentajes de biomasa y número de excrementos analizados calculados excluyendo la dieta de otoño-invierno de 1992.

	ZORRO		TEJON		LINCE
	B_M	DH	B_M	DH	B_M
OTO-IN.	0.093	0.044	0.115	-	0.003 (10 ⁻¹)
PRIMAV.	0.039	0.053	0.006	-	0.001 (10 ⁻¹)
VERANO	0.021	0.040	0.011	0.039	0.002 (10 ⁻²)
TOTAL	0.054	0.039	0.030	0.039(*)	0.002 (10 ⁻¹)
TOTAL _{MO+DH}	0.046		0.035		

Tabla 7.4: Valores estacionales y totales de la amplitud de nicho trófico (B_{sta}, Colwell y Futuyama, 1971) para la dieta de cada hábitat y para la conjunta, basados en los porcentajes de aparición. B_M = boque mediterráneo; DH = dehesa. (*) = valor correspondiente sólo a la estación estival.

	OTO-INV.		PRIMAVERA		VERANO		ANUAL	
	bo_me	dehesa	bo_me	dehesa	bo_me	dehesa	bo_me	dehesa
LINCE	508	-	508	-	585	-	527	-
ZORRO	351	260	171	325	426	279	278	287
TEJON	36	-	137	-	252	170	105	170 ⁽¹⁾

Tabla 7.5: Valores estacionales y anuales de la media geométrica del peso (grs) de los vertebrados presas (MGPP) en cada hábitat. ⁽¹⁾ = incluye sólo la dieta estival. Bo_me = bosque mediterráneo.

6.3.2. Dieta del zorro

6.3.2.1. Dieta en el bosque mediterráneo

La dieta anual del zorro en el bosque mediterráneo fué variada, aunque basada principalmente en lagomorfos, casi exclusivamente conejos, Oryctolagus cuniculus, y alguna liebre, Lepus granatensis (ver Figura 7.3.). El 84% de los conejos consumidos fueron medianos y el 10% pequeños (ver Figura 7.1.). Los lagomorfos supusieron anualmente el 53% de la biomasa consumida (Figura 7.3.).

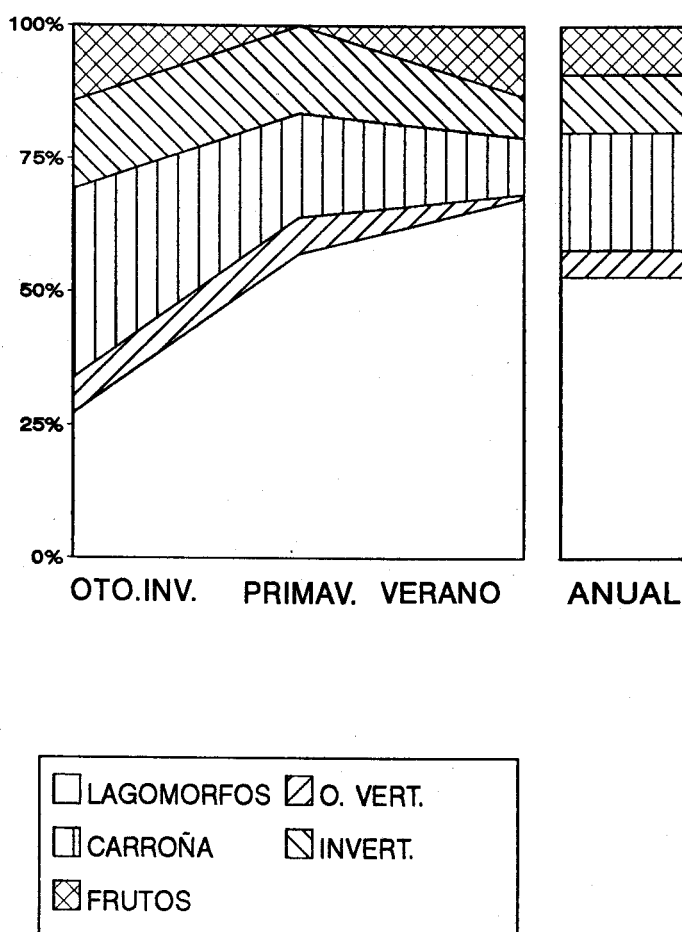


Fig. 7.3: Porcentajes de biomasa consumida de cada categoría de presas estacional y anualmente por los zorros en el bosque mediterráneo.

La carroña (cérvidos y ganado vacuno fundamentalmente, aunque también en algún caso aparecieron restos de jabalí, *Sus scrofa*, y ganado caprino) fué la segunda categoría en importancia, constituyendo el 22% de la biomasa anual consumida. Los invertebrados (coleópteros de los taxones *Geotrupes ibericus*, *Bubas bison*, *Onitis belial*, *Phillognatus exabatus*, *Melolontha* spp., *Ceratophyus hoffmannseggi* y *Agonum* spp. y ortópteros de la especie *Gryllotalpa gryllotalpa* fundamentalmente, además de alguna larva de lepidóptero y algún arácnido) constituyen sólo el 11% de la biomasa consumida, a pesar de aparecer en el

84% de los excrementos. Los frutos más consumidos fueron de Pirus bourgaeana y, en segundo lugar los dátiles de palmito, Chamaerops humilis. En dos casos aparecieron pipas de girasol, Helianthus annuus, y en uno frutos de acebuches, Olea europaea var. silvestris. En conjunto, los frutos aparecen en uno de cada cuatro excrementos y suponen el 9% de la biomasa consumida anualmente. Los vertebrados no lagomorfos constituyen sólo el 5% de la biomasa consumida, apareciendo en el 20% de los excrementos. Micromamíferos (Mus spp., Apodemus spp. y Rattus), aves (Galerida spp., otros paseriformes sin identificar y un caso de Anser anser) y reptiles (Blanus cinereus y Chalcides spp.) aparecieron con frecuencias similares en la dieta del bosque mediterráneo. En el 7% de los excrementos encontramos restos incluidos en la categoría 'otros', como algún resto de vertebrados sin identificar y plásticos.

El tamaño de presa que más biomasa proporcionó fue el de 181-1080 grs (el 73%), seguido de las presas más pequeñas (19%, Figura 7.2.). Las otras tres categorías de tamaño sólo aportaron en conjunto poco más del 8% de la biomasa (Figura 7.2.). En porcentajes de aparición son las presas de 5 grs o menores las más frecuentes (60%) seguidas de las de 180-1080 grs (28%) y tras ellas las de 6-30 grs (8%, Figura 7.2.). Las otras dos categorías de presas estuvieron poco representadas. El valor anual de la MGPP fue de 278 grs. Dicho valor varió estacionalmente entre 171 grs (primavera) y 426 grs (verano, Tabla 7.5.).

La dieta del zorro en el bosque mediterráneo varió estacionalmente ($\chi^2 = 48.3$, D.F. = 10, $P < 0.001$). Estas diferencias se dieron entre otoño-invierno y primavera ($P < 0.001$), otoño-invierno y verano ($P < 0.001$). Los lagomorfos fueron más consumidos en verano (apareciendo en el 76% de los casos) y primavera (en el 58% de los casos), que en otoño-invierno (27% de aparición), siendo estas diferencias altamente significativas (siempre $P < 0.001$). No hubo diferencias en el consumo de lagomorfos entre primavera y verano. Si

atendemos a los porcentajes de biomasa consumida (Figura 7.3.), la estacionalidad en el consumo de lagomorfos también es patente, pasando del 27% en otoño-invierno al 57% en primavera y al 68% en verano. El consumo de vertebrados no lagomorfos varió sólo entre otoño-invierno y primavera ($P < 0.001$). El máximo consumo se da en primavera (34% de frecuencia), mientras que en las otras dos estaciones se ve reducido a algo menos de la mitad. No hubo diferencias estacionales significativas en la aparición de carroña, aunque en términos de biomasa la carroña pasó del 36% en otoño-invierno al 20% en primavera y al 11% en verano. La frecuencia de aparición de invertebrados fué alta durante todo el año (entre el 83% y 92%), sin que se detectaran variaciones estacionales en su consumo. El porcentaje de biomasa que representó esta categoría osciló entre el 16% en otoño-invierno y primavera, y el 8% de verano. Hubo estacionalidad en el consumo frutos, dándose las mayores diferencias ($P < 0.001$), entre otoño-invierno, cuando el consumo es máximo (47% de aparición), y primavera cuando el consumo es mínimo (2% de aparición). Hubo diferencias significativas en la aparición de frutos entre las dietas de verano y de las otras dos estaciones ($P < 0.01$).

La amplitud de nicho trófico calculada a partir de los porcentajes de biomasa fué máxima en otoño-invierno ($B_{sta} = 0.093$) y mínima en verano ($B_{sta} = 0.021$), mientras que en primavera su valor fué de 0.039. La amplitud del nicho trófico total en este hábitat fué de 0.054 (7.4.).

6.3.2.2. Dieta en la dehesa

Los lagomorfos son también en la dehesa la presa principal del zorro (Figura 7.4.), constituyendo el 54% de la biomasa fresca consumida anualmente. El 80% de los conejos predados fueron medianos y un 10% de cada una de las otras dos categorías. Los invertebrados (coleópteros de los géneros Scarabeus, Bubas spp., Onitis spp. y Ceratophyus spp. y ortópteros de la especie Gryllotalpa gryllotalpa fundamentalmente, además de alguna larva de lepidóptero, algún ejemplar de Procambarus clarki y algunos arácnidos) son la segunda categoría de presa, tanto en frecuencia de aparición (93%) como en términos de biomasa (18%, Figura 7.4.). La carroña (vacuno y cérvidos fundamentalmente y en menor medida, jabalí y ovino) representa el 14% de la biomasa consumida. Los micromamíferos identificados resultaron ser de las mismas especies que los encontrados en la dieta del bosque mediterráneo, mientras que en el caso de las aves se encontraron además de las especies identificadas en la dieta del bosque mediterráneo restos de aves del género Anas. En cuanto a los reptiles, además de las especies encontradas en la dieta del bosque mediterráneo aparecieron restos de Psammodromus algirus, así como de algunos colúbridos (Malpolon monspessulanus y Elaphe scalaris). En conjunto, los vertebrados no lagomorfos suponen el 12% de la biomasa consumida anualmente en la dehesa. Los frutos son un alimento de escasa importancia, representando sólo el 1% de la biomasa consumida a lo largo del año. En el 7% de los excrementos encontramos restos incluidos en la categoría 'otros'.

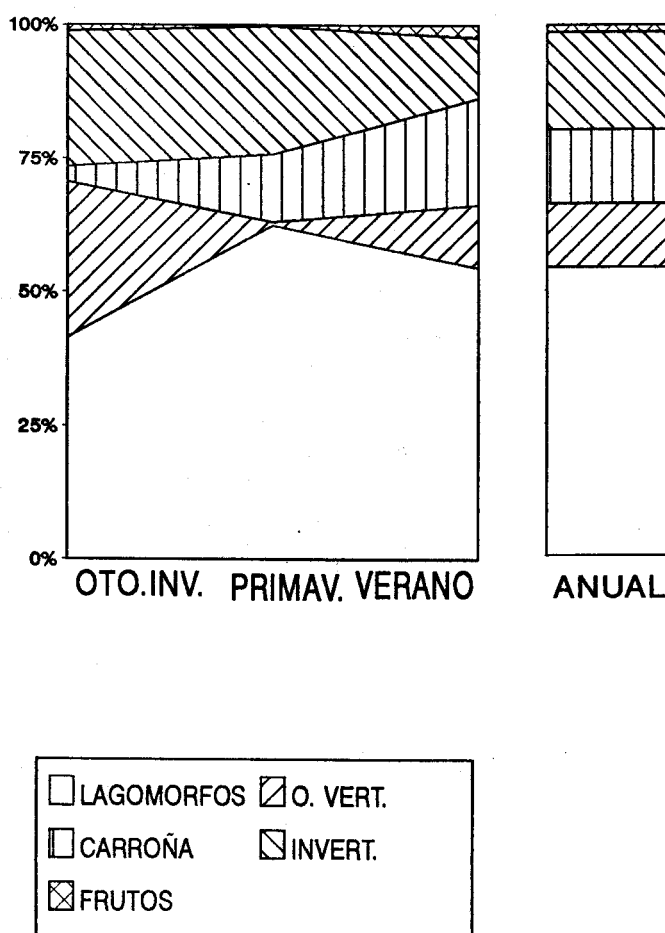


Fig. 7.4: Porcentajes de biomasa consumida de cada categoría de presas estacional y anualmente por los zorros en la dehesa.

También en este hábitat fueron las presas de 181-1080 grs las que más biomasa aportaron (el 59%), apareciendo en el 22% de los excrementos. Las presas de 5 grs o menores aportaron el 27% de la biomasa, aunque su porcentaje de aparición fué mucho mayor (el 63%). Las otras tres categorías aportaron en conjunto poco más del 8% de la biomasa y aparecieron en el 15% de las muestras. El valor anual de la MGPP fué de 287 grs.

Su valor fué máximo en primavera (325 grs) y mínimo en otoño-invierno (260 grs), siendo en verano de 279 grs.

Tanto al analizar las diferencias entre las dietas de las tres estaciones conjuntamente como al hacerlo de dos en dos no encontramos diferencias significativas, por lo que no cabe presumir la existencia de variaciones estacionales en la dieta del zorro en la dehesa. Esto último concordó con la escasa variación estacional de la amplitud de nicho trófico de los zorros en este hábitat (ver Tabla 7.4.), cuyo valor total fué de 0.039.

6.3.2.3. Comparación de las dietas en los dos hábitats

Las dietas anuales de los dos hábitats fueron distintas ($\chi^2 = 20.0$, D.F. = 5, $P < 0.001$). Los invertebrados aparecieron más frecuentemente en la dieta de la dehesa ($P < 0.01$), mientras que los frutos lo hicieron más en la del bosque mediterráneo ($P < 0.001$). No hubo diferencias en la frecuencia de aparición del resto de las presas en la dieta anual. Al analizar las diferencias por estaciones, sólo las dietas de otoño-invierno difirieron ($P < 0.001$). Estas diferencias se dieron por una parte en el mayor consumo de 'otros vertebrados' en la dehesa ($P < 0.001$) y por otra, en la mayor aparición de frutos en el bosque mediterráneo ($P < 0.001$). El consumo de lagomorfos no difirió entre hábitats, ni en frecuencia de aparición ni en los porcentajes de categorías de tamaño de conejo predado. No hubo diferencias significativas entre hábitats anual ni estacionalmente en la aparición de las distintas categorías de tamaño de presas.

La amplitud trófica en el bosque mediterráneo fué en otoño-invierno mucho mayor que en la dehesa, pero sólo algo mayor anualmente. En primavera y verano fué la dieta de la dehesa la que mostró un espectro trófico más amplio (ver Tabla 7.4).

6.3.3. Dieta del tejón

6.3.3.1. Dieta del tejón en el bosque mediterráneo

También la dieta del tejón en el bosque mediterráneo se basó en los lagomorfos (principalmente conejos), los cuales representan dos tercios de la biomasa que consume esta especie a lo largo del año (ver Figura 7.5.), apareciendo en el 45% de los excrementos. Más de la mitad de los conejos predados (el 54%) fueron gazapos (≤ 200 grs) y, el 42% conejos medianos y los restantes fueron conejos grandes (Figura 7.1.). Los frutos (Pirus bourgaeana, Chamaerops humilis, Olea europaea var. silvestris, Quercus suber y Rubus spp.) e invertebrados (coleópteros de los géneros Phyllognathus, Scarabeus, Thyphoeus, Geotrupes, Bubas, y Melolontha y ortópteros de la especie Gryllotalpa gryllotalpa fundamentalmente, algunos ejemplares de Buthus occitanus y otros arácnidos) por éste orden, son las siguientes presas en porcentajes de biomasa, con el 15% y el 13%, respectivamente (Figura 7.5), siendo sus frecuencias de aparición 39% y 91%, respectivamente. Los micromamíferos identificados fueron Mus spp., Rattus spp. y Apodemus sylvaticus. La aparición de aves fué muy baja, identificándose restos de Anas spp. y de Anser anser. Los reptiles aparecidos fueron Natrix maura, Elaphe scalaris, Malpolon monspessulanus (individuos adultos y huevos), Lacerta lepida, Psammodromus algerus, y Blanus cinereus. Encontramos también restos de anfibios anuros de la especie Bufo calamita y un caso de Bufo bufo. En conjunto, la categoría de 'otros vertebrados' aparece en el 29% de los casos, aunque sólo representa el 5% de la biomasa consumida. La carroña (exclusivamente cérvidos), es un alimento de escasa importancia en la dieta del tejón, con el 1% de frecuencia de aparición.

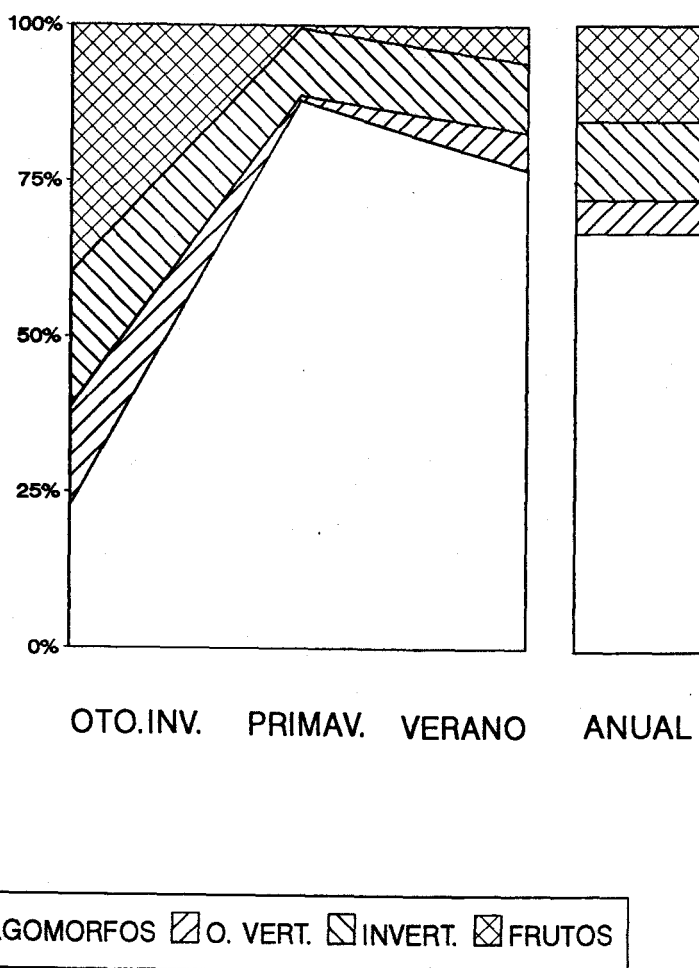


Fig. 7.5: Porcentajes de biomasa consumida de cada categoría de presas estacional y anualmente por los tejones en el bosque mediterráneo.

Anualmente, las categorías de tamaños de presas que aportaron más biomasa fueron las de 31-180 grs y la de 181-1080 grs, suponiendo cada una el 39% de biomasa (Fig. 7.2), siendo sus porcentajes de aparición del 12 y 13%, respectivamente. La categoría de presas no mayores de 5 grs supuso el 18% de la biomasa y aparecieron en el 67% de los muestras. Las otras dos categorías representaron conjuntamente poco más del 4% de la biomasa. El valor de la MGPP fué el mínimo registrado para cualquiera de las dietas de las tres especies

estudiadas (105 grs).

Hubo diferencias estacionales en la dieta ($\chi^2 = 99.4$, D.F. = 10, $P < 0.001$). La dieta de otoño-invierno difirió de la de primavera ($P < 0.001$) y de la de verano ($P < 0.001$). No hubo diferencias entre las dietas de primavera y verano. La primavera fué la estación del año en la que se dió un mayor consumo de lagomorfos (en el 74% de los casos) seguida del verano (63%), aunque las diferencias para dicha categoría entre estas dos estaciones no fueron significativas. El consumo de lagomorfos en otoño-invierno (12% de aparición), fué significativamente menor con respecto a las otras dos estaciones ($P < 0.001$, en ambos casos). El consumo de 'otros vertebrados' fué menor en primavera, tanto con respecto al otoño-invierno ($P < 0.01$), no difiriendo con respecto a las otras dos estaciones. El porcentaje de biomasa correspondiente a 'otros vertebrados' osciló entre el 1% de primavera y el 16% de otoño-invierno (ver Figura 7.5.). Los frutos fueron más consumidos en otoño-invierno (73% de aparición y 40% de biomasa), tanto con respecto a la primavera ($P < 0.001$), en la que sólo aparecieron en el 4% de las muestras, como con respecto al verano ($P < 0.001$), cuando lo hicieron en el 25% de los casos, suponiendo el 6% de la biomasa consumida estivalmente. No hubo estacionalidad en el consumo de carroña, invertebrados y 'otros'. El valor más alto de la MGPP se dió en verano (252 grs) y el más bajo en otoño-invierno (36 grs; Tabla 7.5.).

El valor de la amplitud de nicho trófico tuvo fuertes oscilaciones estacionales. Fué mínimo en primavera, casi duplicándose en verano y multiplicándose por algo más de diez, con respecto al último valor, en otoño-invierno (ver Tabla 7.4). Su valor anual fué de 0.030.

6.3.3.3. - *Dieta del tejón en la dehesa*

Sólo en verano encontramos una muestra suficientemente representativa de la dieta en este hábitat, por lo que limitaremos su descripción a dicho periodo.

Todos los excrementos (n=70) contuvieron restos de imagos de coleópteros (géneros Bubas, Onitis, Ceratophyus, Scarabeus y Oryctes, principalmente) y algo más de la mitad, contenían también restos de sus larvas. Los gasterópodos fueron frecuentes (29%), mientras que los ortópteros (Gryllotalpa gryllotalpa, principalmente) y arácnidos (Buthus occitanus y algunos aracnae) fueron de escasa importancia. En conjunto, los invertebrados suponen el 55% de la biomasa consumida en verano en este hábitat. Los lagomorfos son la segunda presa en cuanto a biomasa consumida (el 27%). El tamaño de conejo más predado fué el mediano (el 71%), mientras que los gazapos y conejos grandes fueron predados con iguales porcentajes (el 14%). Los micromamíferos, anfibios y reptiles fueron poco frecuentes (en conjunto, 11% de aparición), identificándose ejemplares de Erinaceus europaeus, Eliomys quercinus, Pelobates cultripes y Malpolon monspessulanus. Las aves aparecieron en el 10% de las muestras y fueron de los taxones Silvia spp., Galerida spp. y Merops apiaster. En conjunto, los vertebrados no lagomorfos representaron el 15% de la biomasa consumida en verano en la dehesa. Los frutos (Chamaerops humilis y Rubus spp.), aunque aparecieron en uno de cada diez excrementos sólo supusieron el 3% de la biomasa. Sólo encontramos en un caso restos de carroña, correspondiente a Herpestes ichneumon. En el 6% de las muestras aparecieron restos no identificados o de basura que fueron incluidos en la categoría 'otros'.

Las presas incluidas en la categoría 0-5 grs fueron las más importantes tanto en porcentaje de biomasa (53%) como en porcentaje de aparición (75%; Fig. 7.2). Las de 181-1080 grs supusieron el 33% de la biomasa consumida y aparecieron en una de cada diez

muestras. Las presas de 30-180 grs representaron el 13% de biomasa, apareciendo en el 9% de los casos. La biomasa representada por las otras dos categorías fué nula o casi nula. El valor de la MGPP fué de 252 grs (Tabla 7.5.).

El valor del coecifiente estandarizado de Levins (B_{sta}) en la dieta estival del tejón en este hábitat fué de 0.039.

6.3.3.3. Comparación de las dietas en los dos hábitats

Dado que las muestras recogidas en la dehesa pertenecen exclusivamente a la época estival, la comparación se realizó, lógicamente, con respecto a la muestra del bosque mediterráneo recogida en verano.

Las dietas estivales de los dos hábitats fueron distintas ($\chi^2 = 17.2$, G.L= 4, $P < 0.01$), con más lagomorfos en el bosque mediterráneo que en la dehesa ($P < 0.001$). No hubo diferencias significativas en el consumo de las distintas categorías de conejos, aunque el porcentaje de aparición de conejos pequeños en la dehesa fue del 14%, mientras que en el bosque mediterráneo no aparece ningún conejo pequeño. No hubo diferencias significativas en la aparición de invertebrados, sin embargo los porcentajes de biomasa fueron muy distintos proporcionado el 55% y 11% para la dehesa y el bosque mediterráneo, respectivamente. Los frutos fueron más consumidos en el bosque mediterráneo que en la dehesa ($P < 0.01$), suponiendo el 6% y 3% de biomasa, respectivamente. No hubo diferencias en el consumo de vertebrados no lagomorfos, a pesar de que en la dehesa la aparición de reptiles no colúbridos y anfibios fué notablemente menor que en el bosque mediterráneo.

El consumo de las distintas categorías de tamaño de presas difirió entre hábitats (Test

exacto de Fisher, $P < 0.01$). Estas diferencias se debieron a que el consumo de presas de 181-1080 grs fue menor en la dehesa que en el bosque mediterráneo ($\chi^2 = 9.46$, G.L= 1, $P < 0.01$).

6.3.4. Comparación entre especies

Hemos comparado las dietas de las tres especies anual y estacionalmente en el bosque mediterráneo (Tabla 7.6.) y las dietas estivales de zorros y tejones en la dehesa (Tabla 7.7.). Los valores del índice de solapamiento de Pianka (1973) para cada par de especies, estación y hábitat aparecen en la Tabla 7.8. para las categorías de presas taxonómicas y en la Tabla 7.9. para las categorías de tamaño de presas.

6.3.4.1. Comparación de las dietas en el bosque mediterráneo

Zorros y tejones fueron parcialmente frugívoros, mientras que el lince fué estrictamente carnívoro. En las dietas anual y de otoño-invierno del tejón aparecen significativamente más frutos que en las correspondientes del zorro ($P < 0.01$ y $P < 0.001$, respectivamente; Tabla 7.6.). Por el contrario, estas dos especies no difieren en el consumo de frutos en primavera y verano. El zorro fué significativamente la especie más carroñera anual y estacionalmente, mientras que el tejón sólo consumió carroña de forma excepcional. No encontramos ningún resto de carroña en la dieta del lince, si bien hay que recordar que los restos de cérvido y meloncillo aparecidos en su dieta fueron incluidos en la categoría 'otros vertebrados'. El consumo de invertebrados fué siempre mayor en las dietas del zorro

y el tejón que en la del lince (sólo aparecieron invertebrados en tres excrementos de lince). No hubo diferencias significativas anuales ni estacionales para esta categoría entre las dietas del zorro y tejón. Zorros y tejones consumieron más vertebrados no lagomorfos (micromamíferos, aves, reptiles y anfibios) anual y estacionalmente que el lince (Tabla 7.6.). Las únicas excepciones se dieron en otoño-invierno, cuando no hubo diferencias en el consumo de 'otros vertebrados' entre el zorro y el lince y en primavera, cuando ocurrió otro tanto entre el lince y el tejón. No hubo diferencias en el consumo de estas presas entre las dietas anuales, de primavera y estivales de zorros y tejones. Por el contrario, en otoño-invierno su presencia fué mayor en la dieta del tejón ($P < 0.001$).

Tanto anual como estacionalmente, la aparición de lagomorfos en la dieta del lince fué mayor que en las de los otros dos predadores (siempre $P < 0.001$). No hubo diferencias anuales ni estacionales en el consumo de esta presa entre el zorro y el tejón. Anualmente hubo diferencias en el consumo de las distintas categorías de tamaño de conejos entre el lince y tejón y entre el tejón el zorro. El lince consumió más conejos medianos y grandes (en el 90% y 9%, respectivamente) y, el tejón predó más sobre los conejos pequeños (en el 54%, ver Figura 7.1.). En verano las tres especies consumieron casi exclusivamente conejos medianos. En otoño-invierno, el lince y el zorro no difirieron, predando ambos fundamentalmente sobre conejos medianos. En dicha estación, el tejón consumió más gazapos (el 67%) y menos conejos medianos (el 33%) que el lince y el zorro, y no predó sobre conejos mayores de 800 grs. En primavera, las tres especies difirieron significativamente en los porcentajes de las tres clases de conejos consumidos. Nuevamente, el tejón consumió más gazapos y menos conejos medianos (el 81% y el 19%, respectivamente) que el zorro (que lo hizo en el 22% y el 70%) y que el lince, el cual no se alimentó de gazapos y el 98% de los conejos de su dieta fueron medianos.

	<u>LINCE-ZORRO</u>	<u>LINCE-TEJON</u>	<u>ZORRO-TEJON</u>
OTO-IN.	La ^{***} , Ca ^{***} , In ^{***} , Fru ^{***}	La ^{***} , O.v ^{***} , In ^{***} , Fru ^{***}	O.v ^{***} , Ca ^{***} , Fru ^{***}
	N.S.	C1 ^{***} , C2 ^{**}	C1 ^{**} , C2 [*]
	P1 ^{***} , P4 ^{***}	P1 ^{***} , P2 ^{***} , P4 ^{***}	P2 ^{**} , P3 [*]
PRIMAV.	La ^{***} , O.v ^{***} , Ca ^{***} In ^{***}	La ^{***} , In ^{***}	Ca ^{***}
	C1 ^{**} , C2 ^{**}	C1 ^{***} , C2 ^{***}	C1 ^{***} , C2 ^{***}
	P1 ^{***} , P2 ^{**} , P4 ^{***}	P1 ^{***} , P3 ^{***} , P4 ^{***}	P3 ^{***} , P4 ^{**}
VERANO	La ^{***} , Ca ^{**} , In ^{***} Fru ^{***}	La ^{***} , O.v ^{***} , In ^{***} , Fru ^{***}	Ca ^{**}
	N.S.	N.S.	N.S.
	P1 ^{***} , P4 ^{***}	P1 ^{***} , P2 ^{**} , P4 ^{***}	N.S.
ANUAL	La ^{***} , O.v ^{***} , Ca ^{***} In ^{***} , Fru ^{***}	La ^{***} , O.v ^{***} , Ca ^{***} , In ^{***} Fru ^{***}	Ca ^{***} , Fru ^{**}
	N.S.	C1 ^{***} , C2 ^{***}	C1 ^{***} , C2 ^{***}
	P1 ^{***} , P2 ^{***} , P4 ^{***}	P1 ^{***} , P2 ^{***} , P3 ^{***} , P4 ^{***}	P3 ^{**} , P4 ^{***}

Tabla 7.6: Nivel de significación de cada categoría de presa entre las dietas anuales y estacionales de las tres especies en el bosque mediterráneo. Se ha excluido los resultados referentes a la categoría 'otros'. La= Lagomorfos, O.v= otros vertebrados, Ca= Carroña, In= Invertebrados, Fru= Frutos. C1= conejos no mayores de 200 grs, C2= conejos de 200-800, C3= conejos mayores de 800 grs. P1= presas de 0-5 grs, P2= presas de >5-30 grs, P3= presas de >30-180 grs, P4= presas de >180-1080, P5= presas >1080 grs. ** = P<0.01, *** = P<0.001. N.S. = no significativo.

Utilizando los porcentajes de biomasa consumida, el solapamiento anual entre el lince y el zorro es de 0.908. En otoño-invierno (cuando es mínimo), su valor es de 0.632 y en verano es máximo (0.975). El solapamiento trófico anual entre el lince y el tejón es también muy alto (0.967). Este alto solapamiento se mantiene en primavera (0.995) y verano (0.993), siendo menor en otoño-invierno (0.616). Zorros y tejones también solaparon ampliamente en sus dietas (ver Tabla 7.8.), siendo su valor anual en el bosque mediterráneo igual a 0.945. Incluso en otoño-invierno, el solapamiento entre estas especies en el bosque mediterráneo fue alto (0.729).

	LINCE-ZORRO		LINCE-TEJON		ZORRO-TEJON	
	B_ M	DH	B_ M	DH	B_ M	DH
OTO-IN.	0.632	0.814 ⁽¹⁾	0.616	-	0.729	0.756 ⁽²⁾
PRIMAV.	0.937	0.922 ⁽¹⁾	0.995	-	0.955	0.950 ⁽²⁾
VERANO	0.975	0.946 ⁽¹⁾	0.993	0.464 ⁽¹⁾	0.984	0.603
ANUAL	0.908	0.951 ⁽¹⁾	0.967	0.465 ⁽³⁾	0.945	0.630 ⁽⁴⁾
TOTAL _{MO+DH}	0.927		0.948		0.965	

Tabla 7.8: Valores estacionales y totales del índice de solapamiento de Pianka (1973), calculados a partir de los porcentajes de biomasa consumida para la dieta de cada hábitat para la dieta conjunta. B_M= bosque mediterráneo; DH=dehesa. ⁽¹⁾ = valor calculado a partir de la dieta de lince en el monte. ⁽²⁾ = valor calculado a partir de la dieta del tejón en el monte. ⁽³⁾ = valor calculado a partir de la dieta anual del lince en el monte y de la dieta estival del tejón en la dehesa. ⁽⁴⁾ = valor calculado a partir de la dieta estival del tejón en la dehesa.

Las distribuciones de las categorías de tamaño de las presas en la dieta de cada especie en el bosque mediterráneo y los porcentajes de biomasa que suponen se representan en la Figura 7.2. El consumo de las categorías de tamaño de presas fué significativamente distinto entre las tres especies en todas las estaciones y anualmente a excepción de las dietas estivales de zorros y tejones (Tabla 7.6.). En las Figuras 15 y 16, se aprecia como el lince consume más presas grandes (181-1080 grs) y menos pequeñas (≤ 5 grs) que el zorro y el tejón, siendo estas diferencias significativas anual y estacionalmente (siempre $P < 0.001$). No hubo diferencias entre las tres especies (ni dos a dos) en el consumo de presas mayores de 1.08 kg. La aparición de presas de 31-180 grs no difirió nunca entre las dietas del lince y zorro mientras que, el tejón consumió más de estas presas en primavera y anualmente que los otros dos predadores. El zorro consumió más presas de 181-1080 grs en primavera y anualmente que el tejón ($P < 0.001$). En la dieta de otoño-invierno del tejón aparecen más presas de la categoría 6-30 grs que en la del zorro pero sus dietas anuales no difieren significativamente a este respecto. La frecuencia de aparición de las presas más pequeñas (≤ 5 grs) no varió nunca entre el zorro y el tejón.

Los solapamientos anuales en el bosque mediterráneo en el consumo de las categorías de tamaños de presas son en los tres casos altos. El lince y el zorro tienen solapamientos muy altos, siempre mayores de 0.8, tanto anual como estacionalmente (Tabla 7.9.).

	LINCE-ZORRO		LINCE-TEJON		ZORRO-TEJON	
	B_M	DH	B_M	DH	B_M	DH
OTO-IN.	0.817	0.670 ⁽¹⁾	0.137	-	0.575	0.727 ⁽²⁾
PRIMAV.	0.933	0.866 ⁽¹⁾	0.342	-	0.394	0.378 ⁽²⁾
VERANO	0.991	0.970 ⁽¹⁾	0.978	0.519 ⁽¹⁾	0.997	0.710
ANUAL	0.967	0.905 ⁽¹⁾	0.671	0.521 ⁽³⁾	0.724	0.817 ⁽⁴⁾

Tabla 7.9: Valores estacionales y anuales del índice de solapamiento de Pianka (1973), calculados a partir de los porcentajes de biomasa consumida de cada categoría de peso de las presas en la dieta de cada hábitat. B_M= bosque mediterráneo; DH=dehesa. ⁽¹⁾ = valor calculado a partir de la dieta de lince en el monte. ⁽²⁾ = valor calculado a partir de la dieta del tejón en el monte. ⁽³⁾ = valor calculado a partir de la dieta anual del lince en el monte y de la dieta estival del tejón en la dehesa. ⁽⁴⁾ = valor calculado a partir de la dieta estival del tejón en la dehesa.

La MGPP anual de lince fué muy superior a la MGPP del zorro que a su vez, fué muy superior al del tejón (Tabla 7.5.), siendo estas diferencias significativas ($H = 74.84$, $DF = 2$, $P < 0.001$). Estacionalmente también fué siempre el lince el que consumió un tamaño medio de presas significativamente mayor que los otros predadores en estudio y, el tejón el que predó sobre las de menor tamaño medio. Las diferencias estacionales fueron significativas ($P < 0.01$ o menor), salvo en verano entre el lince y el zorro.

La amplitud de nicho trófico del lince fué muy inferior a la de los otros dos predadores, tanto anual como estacionalmente (Tabla 7.4.). La dieta anual, de primavera y de verano del zorro en el bosque mediterráneo fueron más diversas que las correspondientes del tejón, mientras que los valores de B_{sta} en otoño-invierno fueron muy similares para ambas especies (Tabla 7.4.).

6.3.4.2. Comparación de la dietas en la dehesa

Las dietas de zorros y tejones en la dehesa (sólo de verano) difirieron ($P < 0.001$; Tabla 7.7.). Estivalmente el zorro consumió significativamente más lagomorfos y carroña que el tejón en este hábitat ($P < 0.001$, en ambos casos). No hubo diferencias entre los dos predadores en el consumo de las tres clases de conejos ni del resto de las otras categorías de presas. El índice de solapamiento de Pianka estival fué de 0.603 (Tabla 7.8.). Las dietas estivales del tejón y el zorro en la dehesa tuvieron una amplitud de nicho trófico muy similar (Tabla 7.4.).

En conjunto, las dietas estivales de las dos especies difirieron en los porcentajes de aparición de cada categoría de tamaño de presa (Test exacto de Fisher, $P < 0.01$; Tabla 7.7.). Al comparar por categorías, sólo difirieron en la aparición de presas de 180-1080 grs ($P < 0.001$), que fué en el zorro más del doble que en el tejón, 26% y 10% respectivamente. El valor del índice de solapamiento de Pianka aplicando los porcentajes de biomasa aportados por cada categoría de tamaño de presa fué de 0.710. El peso medio de los vertebrados presa (MGPP) del zorro fué mayor que el del tejón (ver Tabla 7.5.).

	χ^2	D.F.	P
Total	29.78	5	***
Lagomorfos	29.91	1	***
O. vertebrados	0.49	1	N.S.
Carroña	21.08	1	***
Invertebrados*	-	-	N.S.
Frutos	0.07	1	N.S.
Otros	0.89	1	N.S.
 (C1+C2+C3)*	-	-	N.S.
 (P1+P2+P3+P4+P5)*	-	-	**
P1*	-	-	N.S.
P2	0.56	1	N.S.
P3	3.32	1	N.S.
P4	12.45	1	***
P5*	-	-	N.S.

Tabla 7.7: Diferencias y nivel de significación de cada categoría de presa entre las dietas estivales del zorro y el tejón en la dehesa. (C1+C2+C3)= distribución de las tres clases de tamaño de conejo. (P1+P2+P3+P4+P5)= distribución total de las clases de tamaño de presas. P1= presas de 0-5 grs, P2= presas de >5-30 grs, P3= presas de >30-180 grs, P4= presas de >180-1080, P5= presas >1080 grs. * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$.

6.3.5. Relación entre la abundancia y el consumo de conejos

En la Figura 7.6. se representa la abundancia de lagomorfos no gazapos y la frecuencia de aparición en las dietas del zorro y el tejón en los tres periodos estacionales, para cada hábitat. Los índices de abundancia aparecen junto a sus correspondientes desviaciones estardards y al número de muestreos realizados, en la Tabla 7.10. Puede apreciarse como la abundancia media de lagomorfos es en las tres estaciones mayor en el bosque mediterráneo que en la dehesa. También se evidencian variaciones estacionales en la abundancia de estas presas. Los lagomorfos fueron más abundantes (en los dos hábitats) en la primavera, mientras que el otoño-invierno fué la estación en la que fueron más escasos, tanto en el bosque mediterráneo como en la dehesa. El análisis de la varianza indicó que las diferencias observadas entre hábitats fueron significativas ($F = 6.89$, D.F= 1, $P < 0.05$). Las diferencias entre estaciones no fueron significativas aunque la probabilidad estuvo muy próxima a la significación ($P = 0.051$). La interacción entre los factores hábitat y estación no fue significativa ($F = 2.46$, D.F= 2, $P = 0.147$), por lo que la variación estacional de la abundancia de los lagomorfos fue análoga en los dos hábitats.

HABITAT	EST	N	MEDIA	DS
D	O	2	1.59	1.75
D	P	3	2.83	2.76
D	V	2	2.12	0.00
B_M	O	2	2.76	0.09
B_M	P	3	10.30	3.03
B_M	V	2	4.10	3.52
D _T	-	3	2.18	0.62
B_M _T	-	3	5.72	4.00

Tabla 7.10: Abundancia media y desviación estandard (DS) estacional de lagomorfos no gazapos en cada hábitat (D = dehesa; B_M = bosque mediterráneo). O = otoño-invierno; P = primavera; V = verano. B_M_T y D_T corresponden a los valores medios anuales.

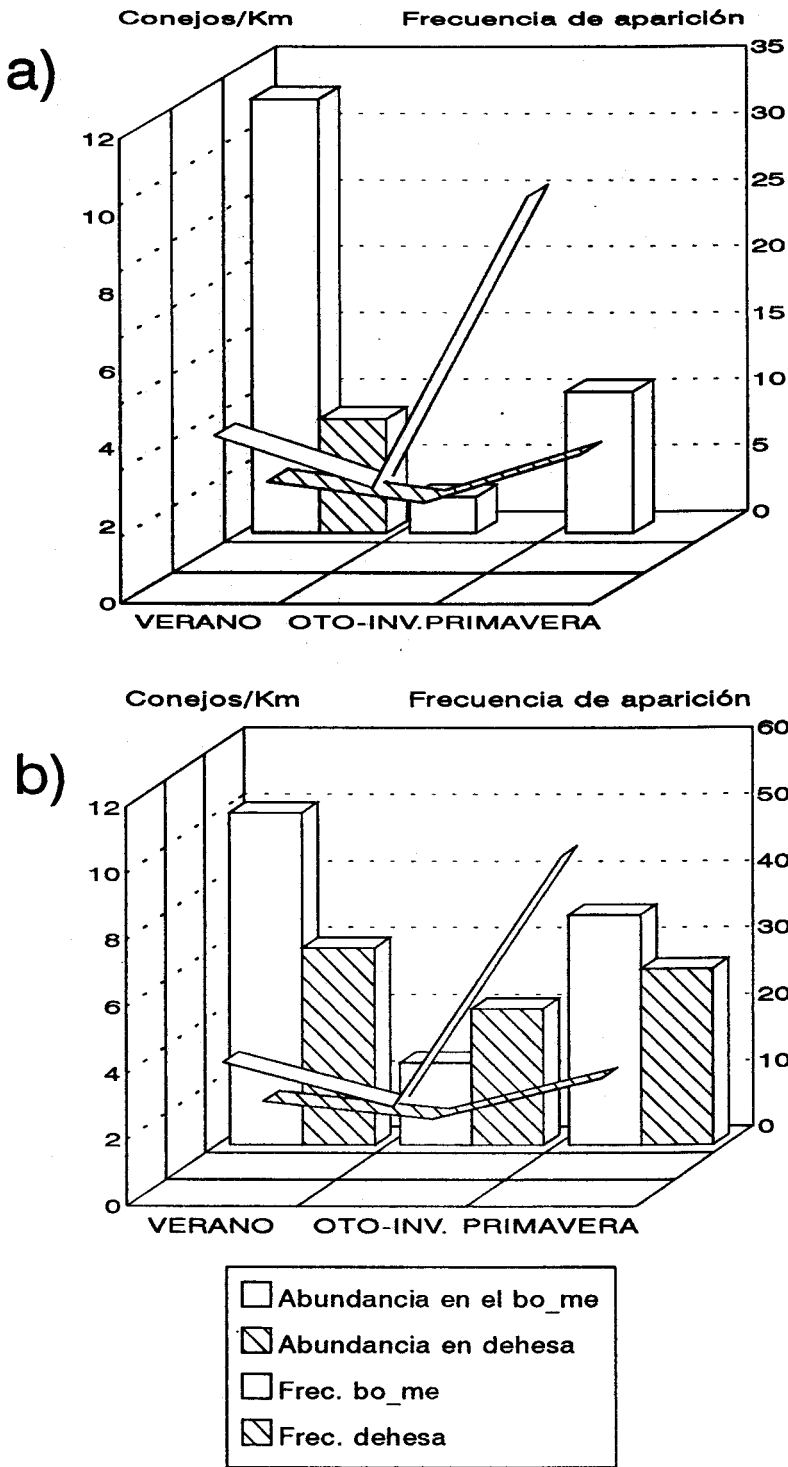


Fig. 7.6: Abundancia relativa de conejos (líneas) y su frecuencia de aparición (barras) en la dieta del tejón (a) y del zorros (b) en el bosque mediterráneo (bo_me) y la dehesa.

El consumo de lagomorfos (no gazapos) en el bosque mediterráneo por parte del lince fué muy alto a lo largo del año (entre el 96 y 100% de frecuencia de aparición). Teniendo en cuenta lo anterior y las fluctuaciones estacionales de estas presas en dicho hábitat puede concluirse que la predación de lagomorfos por parte del lince parece no guardar relación con su abundancia.

Por su parte, el zorro en el bosque mediterráneo varió estacionalmente en el consumo de lagomorfos mayores de 200 grs (Figura 7.6.). El mínimo en la frecuencia de aparición se da en otoño-invierno, coincidiendo con la menor abundancia estacional detectada en dicho hábitat (Tabla 7.10.). Sin embargo, a pesar de que la abundancia de esta presa en primavera es más del doble que en verano, no existieron diferencias significativas entre estas dos estaciones en el consumo de lagomorfos no gazapos. Es más, el consumo es menor en primavera (38% de frecuencia de aparición), cuando la abundancia es de 10.3 conejos / km, que en verano (66% de frecuencia de aparición), cuando dicho índice es de 4.1 conejos / km.

En la dieta del zorro en la dehesa no hubo diferencias significativas en el consumo estacional de lagomorfos no gazapos. Por otra parte, no existieron diferencias significativas entre los dos hábitats en las frecuencias de aparición anuales de lagomorfos, a pesar de que su índice de abundancia anual en el bosque mediterráneo fue 2.6 veces mayor que el índice de la dehesa (ver Tabla 7.10.).

En el bosque mediterráneo, la aparición de lagomorfos en la dieta del tejón y su abundancia en los censos tampoco concordaron en gran medida. Aunque en otoño-invierno fué cuando menos aparecieron en la dieta (sólo en el 2.8% de los casos) y menos censamos en el campo, en primavera fueron menos consumidos que en verano (28 y 46% de frecuencia de aparición, respectivamente), a pesar de que su índice de abundancia fué mayor en primavera. El menor consumo estival de lagomorfos en la dehesa en comparación con el del

bosque mediterráneo se ajusta con las abundancias de conejos estimadas para estos hábitats (ver Tabla 7.10.).

6. 4. DISCUSION

6.4.1. *Limitaciones y sesgos metodológicos*

Aunque el tamaño medio de muestra estacional fue pequeño (65 excrementos) quedando, probablemente, por debajo del recomendado para obtener un alto intervalo de confianza (Reynolds y Aebischer, 1991), pensamos que ha sido suficientemente representativo para reflejar las diferentes tendencias específicas y entre hábitats en el consumo de las categorías de presas establecidas.

Un problema que pudiera presentarse consiste en que los excrementos recogidos pertenezcan a un número muy limitado de individuos, por lo que no sería correcto extrapolar los resultados a las poblaciones en estudio (Hurlbert, 1984). Este sesgo se hace más probable cuando las densidades de los predadores son bajas. En este estudio, no parece probable que haya ocurrido esto dado que las densidades de los predadores son considerables (ver apartado 4), prueba de ello es que durante el periodo de recolección de los excrementos se capturaron en el área de estudio (bosque mediterráneo y dehesa, conjuntamente) 7 lince, 9 tejones y 13 zorros, sin tener en cuenta a los ejemplares menores de un año de edad. Esto último, unido a que los excrementos fueron recogidos de forma homogénea por toda el área, nos da una idea del número mínimo de ejemplares sobre el que se estuvo muestreando.

Otro factor de error a considerar es que la continuidad entre los dos hábitats puede facilitar que excrementos recogidos en uno contuvieran presas cazadas en el otro.

Ciertamente, no podemos descartarlo. No obstante, pensamos que el error cometido ha sido mínimo y, en todo caso, de 'tipo conservador' ya que, puede haber tendido a homogeneizar las muestras de los dos hábitats más que a diferenciarlas. Prueba de ello es el hecho de que en los excrementos recogidos en la dehesa prácticamente no aparezcan peras de piruétano y pocos dátiles de palmito, especies ausentes o escasas en este hábitat.

La mayoría de los estudios sobre dieta de carnívoros utilizan para su descripción las frecuencias de aparición, lo que facilita las comparaciones (Fedriani y Travaini, sometido). Sin embargo, dicho método puede sobreestimar la importancia en la dieta de las presas pequeñas (p.e. invertebrados) y subestimar la de las grandes (p.e. carroña y lagomorfos), con lo que la utilización de porcentajes de volumen y/o de biomasa consumida es cada vez más habitual (e.g. Borkowski, 1995; Roper y Lüps, 1995). Nosotros hemos decidido subsanar este problema empleando las frecuencias de aparición y los porcentajes de biomasa, combinadamente, en la descripción de las dietas.

Para el cálculo de la biomasa fresca consumida utilizamos factores de conversión propuestos por distintos autores (ver Métodos). Para el tejón no existen dichos factores, por lo que utilizamos los de otro mustélido (la marta) siguiendo el mismo método que Martín y otros (1995) y Fedriani y otros (en prensa). Dado que los factores disponibles han sido calculados sólo para las presas más importantes de cada predador, hemos tenido que utilizar para algunas presas secundarias factores calculados para las primeras. Aunque esta aproximación implica cierto error, las presas de las que no se dispuso de factores de conversión propios aparecen poco en las dietas y se escogió de los factores disponibles, el del taxón más similar.

Es evidente que el valor estimado de los pesos de los conejos es una aproximación a su valor real. Sin embargo, el error cometido al asignarlos a una de las tres categorías

establecidas ha sido mínimo, dado que los rangos de peso de estas facilitaban mucho dicha tarea. Por otra parte, es necesario guardar cautela en las comparaciones con otros trabajos sobre el tamaño de los conejos predados, ya que no siempre sus rangos de pesos de las categorías establecidas se correspondían con los nuestros.

6.4.2. Dieta de los predadores

Los resultados obtenidos sobre la dieta del lince confirman los de trabajos previos que califican a la especie como un especialista en la predación de conejos (e.g. Delibes, 1980; Beltrán y Delibes, 1991). La frecuencia con que aparece esta presa en nuestra muestra es todavía mayor que la registrada en dichos trabajos. El escaso consumo de presas alternativas al conejo trae consigo una falta de estacionalidad en la dieta y, valores de la amplitud de nicho trófico muy bajos. Es destacable, en relación con la alta especialización trófica del lince, que a lo largo de los veintiún años en los que se viene estudiando su dieta en Doñana, esta permanezca prácticamente inalterable (siempre basada en el conejo), aún más si tenemos en cuenta la epizootia hemorrágica vírica llegada a Doñana en 1990, que diezmo la población de conejos (Villafuerte y otros, 1994). La especialización del lince en su dieta también se ha constatado en gran parte del resto de su área de distribución (Delibes y otros, 1975; Palma, 1977; Aymerich, 1982; Rodríguez, com. pers.): Por otra parte, hay que señalar que el lince se comporta también como un especialista en el uso del hábitat y que rechaza la dehesa (ver apartado 8.3.2.1). Tan sólo encontramos diez excrementos en dicho hábitat que además fueron hallados en el interior del sotobosque del Arroyo del Ajolí, por lo que tampoco puede entenderse que sean estrictamente de la dehesa. En cualquier caso, la composición de las diez

muestras fué 100% de conejos, lo que sintoniza con lo anteriormente expuesto.

El valor de la MGPP, resultó ser inferior al estimado por Jaksic y Delibes (1987). Esto se debe a que dichos autores no determinan el peso individual de cada conejo predado para el cálculo de la MGPP, sino que utilizan como peso medio de los conejos 900 grs, lo que lógicamente (dada la alta frecuencia de aparición de estas presas) implica una sobreestima de la MGPP.

El caracter generalista y oportunista del zorro es una característica de la especie ampliamente documentada (Lloyd, 1980; Macdonald, 1987; Ferrari y Weber, 1995). Su dieta puede basarse en invertebrados, pequeños mamíferos, aves, frutos, carroña, basura, etc (Ginsberg y Macdonald, 1990). Tanto en los numerosos trabajos sobre su dieta realizados en el centro y norte de Europa (e.g. Goszczyński, 1974; Macdonald, 1987; Weber y Aubry, 1993; Ferrari y Weber, 1995), como en los más escasos realizados en el sur (e.g. Rau y otros, 1985; Blanco, 1986; Calisti y otros, 1990; Serafini y Lovari, 1993), se manifiesta el caracter generalista y oportunista de la especie. En nuestro estudio aunque la dieta del zorro fué variada, se basó anual y estacionalmente en los lagomorfos, lo que ha sido descrito en áreas relativamente cercanas (Amores, 1975; Delibes y Mañez, 1984) y, en otras bien lejanas de Australia y Francia (Catling y otros, 1988; Fragner y otros, 1990). En los trabajos previos realizados en Doñana (Rau y otros, 1985; Delibes y otros, 1991) el papel del conejo en la dieta parece menos importante. En áreas mediterráneas de Italia, donde la abundancia de conejos es muy baja, la importancia de los lagomorfos en la dieta de esta especie es nula o casi nula, siendo los insectos y los frutos los alimentos principales (Calisti y otros, 1990; Fais y otros, 1991; Cavalini y Volpe, 1996).

En el bosque mediterráneo, existe un marcado patrón estacional en el consumo de las distintas categorías de presas. El hecho de que el valor de la amplitud trófica sea mucho

mayor en otoño-invierno parece estar relacionado con el descenso del consumo de lagomorfos y la mayor aparición de frutos. En otros trabajos donde los lagomorfos constituyen la presa principal también se ha descrito esta sustitución por otras presas en las estaciones en que los lagomorfos son más escasos (Artois, 1987; Catling y otros, 1988). En la dehesa la estacionalidad de la dieta es menos pronunciada. Aquí, la sustitución de los lagomorfos en otoño-invierno se da gracias al incremento en el consumo de alimentos alternativos de origen animal, dado que la abundancia de frutos es mucho menor (Fedriani, obs. pers.). Las diferencias en el valor de la MGPP con respecto al estimado por Jaksic y Delibes (1987), son debidas a las mismas causas que en el caso del lince.

Los hábitos tróficos del tejón han sido muy estudiados en el centro y oeste Europa (ver revisiones de Neal, 1986; Neal y Cheeseman, 1991; Lüps y Wandeler, 1993) aunque también existen trabajos realizados en el este (ver revisión de Roper y Mickevicius, 1995) y en la Europa mediterránea (e.g. Ciampalini y Lovari, 1985; Pigozzi, 1991; Martín y otros, 1995). A pesar de la abundante bibliografía existente, no se ha resuelto satisfactoriamente la controversia sobre cual es la estrategia de forrajeo general del tejón. La mayoría de los estudios lo consideran como un forrajeador 'omnívoro', 'oportunista' y 'generalista' (e.g. Erlinge, 1986; Neal y Cheeseman, 1991). Sin embargo, los trabajos de Kruuk y colaboradores lo han caracterizado como un especialista en el consumo de lombrices, Lombricus terrestris, (Kruuk y Parish, 1981; Kruuk, 1986, 1989). Mientras, en algunas áreas mediterráneas se ha observado su especialización en frutos (Kruuk y Kock, 1981) o en conejos (Martín y otros, 1995). Nuestro estudio coincide con el de Martín y otros (1995) en cuanto a que los lagomorfos fueron la presa básica del tejón en el bosque mediterráneo, al menos, en primavera y verano. Por el contrario, en la dehesa su dieta se basa en los invertebrados lo que se asemeja más a las dietas descritas en algunas áreas de Italia

(Ciampalini y Lovari, 1985; Pigozzi, 1991), aunque hay tener en cuenta que nuestra muestra pertenece sólo al verano.

El patrón estacional en la dieta del tejón en el bosque mediterráneo es similar al observado en la del zorro. Durante la primavera y el verano, la importancia de los lagomorfos es muy grande, siendo el resto de las presas poco importantes. La amplitud trófica máxima en otoño-invierno también coincide con el mínimo consumo de lagomorfos. Estos resultados difieren de los obtenidos por Martín y otros (1995), en los que los lagomorfos (en su mayoría gazapos) constituyen la presa principal incluso en otoño e invierno aunque, en dicho estudio el valor máximo de la amplitud de nicho también se dé en otoño. Aunque de algunos trabajos se desprende una escasa estacionalidad del tejón en sus hábitos tróficos, achacándose a la hipotética especialización de la especie (e.g. Kruuk y Parish, 1981; Martín y otros, 1995), existen numerosos ejemplos que apuntan hacia una adaptación de su dieta a las variaciones estacionales en la disponibilidad de las presas (e.g. Kruuk y Parish, 1985; Pigozzi, 1991; Roper y Lüps, 1995). En nuestro estudio aunque la importancia del conejo en la dieta de esta especie es alta en las tres estaciones, se observan variaciones en el consumo de otras presas relacionadas probablemente con su disponibilidad.

Sin embargo, en la dieta del zorro no hubo diferencias entre hábitats en el consumo de conejos, a pesar de la notable diferencia en su abundancia detectada entre los dos hábitats. El primer factor que debe influir en esto es la abundancia del resto de las presas que, de ser mayor en el bosque mediterráneo pueden hacer que los zorros se inclinen por su consumo a expensas de un menor consumo de lagomorfos. Esto debe haber ocurrido con los frutos, mucho más abundantes en el bosque mediterráneo que en la dehesa (Fedriani, obs. pers.), mientras que en el caso de la carroña (vacuno y cérvidos), la existencia de muladares en los dos hábitats, cuya frecuencia e intensidad de uso por el hombre no conocemos, no nos

permite deducir en que hábitat fue más abundante. Los invertebrados y 'otros vertebrados' fueron más consumidos en la dehesa, por lo que se descarta que ocasionaran un menor consumo de lagomorfos en el bosque mediterráneo con respecto a la dehesa.

Otros factores, que a continuación enumeramos, también pueden haber intervenido en la falta de diferencias entre hábitats en el consumo de lagomorfos. Por una parte, la alta cobertura vegetal del bosque mediterráneo ofrece una mayor disponibilidad de refugio a los conejos, pudiendo disminuir con esto la accesibilidad de este recurso para los zorros, por lo que los conejos de la dehesa serían más accesibles (Villafuerte, 1994), compensando en cierta medida su menor abundancia con respecto al bosque mediterráneo. Por otra parte, en general, se acepta que los cánidos se ven más favorecidos en su comportamiento de caza por las áreas con baja cobertura vegetal (e.g. Wells y Bekoff, 1982), lo que podría aumentar el éxito en la captura de conejos en la dehesa. Sin embargo, estudios sobre el uso del hábitat y la dieta de cánidos y félidos simpátridos indican, al menos, que la validez de estos estereotipos es relativa (e.g. Koehler y Hornocker, 1991; Murray y otros, 1995). Otro factor a considerar, no excluyente con los anteriores, es que la selección de presa del zorro en el bosque mediterráneo se vea influenciada por la competencia con el lince, dado que este preda sobre los zorros (apartado 5.2.), tal y como se ha descrito en trabajos realizados con otros carnívoros (e.g. Iriarte y otros, 1990; Storch y otros, 1990; Clode y Macdonald, 1995). Por ello, su presencia en el bosque mediterráneo pudiera desplazar los hábitos tróficos de los zorros hacia costumbres más recolectoras (p.e. de frutos), abandonando en parte las cazadoras y haciendo un menor uso de los lagomorfos. No obstante, hasta la fecha no hemos obtenido evidencias suficientes que mantengan estas especulaciones, para lo cual sería necesario conocer con detalle la abundancia del resto de las presas e idealmente, realizar experimentos con extracción de lince lo cual fue descartado por ser una especie protegida y desarrollarse

éste trabajo en un parque nacional.

6.4.3. Comparación de la dieta de los tres predadores

Dado que la abundancia de las potenciales presas en el bosque mediterráneo fué la misma para las tres especies y que ocurrió otro tanto para el zorro y el tejón en la dehesa, algunas diferencias en el uso de las presas pueden reflejar diferencias interespecíficas de los patrones de consumo. Aunque las dietas de las tres especies coinciden en estar basadas en la misma presa principal (el conejo), difieren en el consumo de los tamaños de los conejos y del resto de las presas, por lo que cabe analizar dichas diferencias.

El menor consumo de gazapos por parte del lince probablemente está relacionado con la estrategia de caza al acecho típica de los félidos (Kruuk, 1967; Kitchener, 1991; Murray y otros, 1995) y también con sus características anatómicas. El tamaño medio de sus presas fué el mayor para los tres predadores y presentó también la más alta especialización en cuanto al tamaño de presa, predando casi exclusivamente en presas de 180-1080 grs. Por otra parte, es la única de las tres especies que con cierta frecuencia preda sobre presas que le superan en tamaño corporal, lo que ha sido descrito en los medianos y grandes félidos (Kitchener, 1991).

Por el contrario, el tejón predó fundamentalmente sobre gazapos, lo que está relacionado con su carácter 'recolector' y poco cazador (Kruuk, 1989) y con su facilidad para excavar (Pigozzi, 1989). Probablemente los conejos no gazapos aparecidos en su dieta fueran consumidos enfermos o muertos, sobre todo en verano cuando la incidencia de la mixomatosis es mayor (Rogers y otros, 1994). El carácter recolector del tejón se manifiesta también por el alto consumo de frutos e invertebrados. Dichos alimentos, junto con los gazapos, cumplen

ciertas características atribuidas a las presas típicas del tejón (Kruuk, 1989): poca capacidad de escape, pequeño tamaño y alta concentración. En el bosque mediterráneo, tal y como ocurre en otras áreas del Parque Nacional (Rogers y Myers, 1979), las madrigueras de los conejos tienden a concentrarse en el ecotono bosque mediterráneo-marisma (Palomares y otros, 1996). En la dehesa, la mayor parte de las conejeras están concentradas en 'zonas altas', hecho que ha sido relacionado con la escasa cobertura vegetal y la distribución uniforme del alimento para los conejos (Villafuerte, 1994). Los alcornoques y los piruétanos, cuyos frutos son lo más consumidos por los tejones, se presentan en el bosque mediterráneo concentrados en 'parches'. En cuanto a los invertebrados, la mayor parte fueron coleópteros coprófagos que tienden a agregarse en los excrementos de artiodáctilos (Lobo, 1992; Galante y otros, 1993). La poca capacidad de escape y el pequeño tamaño de estas presas son características poco discutibles.

En nuestro estudio el zorro se presenta como la especie más generalista y oportunista, a juzgar por la mayor variedad de recursos consumidos y por su mayor amplitud de nicho trófico. También fué el más generalista en el consumo de las distintas categorías de conejos, lo que sin duda está relacionado con su capacidad para excavar conejeras y para perseguir ejemplares juveniles y adultos, lo cual ha sido descrito en la Reserva Biológica (Villafuerte, 1994). Sin duda también ha influido la alta tasa de predación sobre ejemplares enfermos de mixomatosis sobre todo en verano cuando la incidencia de esta enfermedad es mayor (Rogers y otros, 1994).

En el caso del linco, que fué el predador de mayor tamaño corporal y el que predó sobre la presas mayores, se cumplieron las predicciones iniciales y lo establecido con otros predadores (e.g. Rosenzweig, 1966; Gittleman, 1985; Johnson y Franklin, 1994). Zorros y tejones difirieron en el tamaño de presa a pesar de su similar tamaño corporal, lo que no se

ajusta a lo previsto. Por otra parte, algunos estudios han mostrado que entre especies simpátridas, las de mayor tamaño corporal tienen espectros tróficos mayores que las pequeñas, debido a que las primeras capturan presas grandes y pequeñas mientras que las segundas sólo son capaces de preda sobre las pequeñas (Rosenzweig, 1966; Gittleman, 1985; Emmons, 1987). El lince predó sobre la mayor amplitud de tamaño de presas, desde un gramo (*Scarabeus* sp.) a 55-70 kg (*Dama/Cervus*), ajustándose a lo previsto. Entre el zorro y tejón también se cumplieron las expectativas dado que presentaron similar amplitud de tamaño de presas.

Dado el alto consumo de lagomorfos por parte de los tres predadores, eran esperables los altos solapamientos tróficos anuales y estacionales detectados que siempre sobrepasaron el umbral de 0.6 establecido por Zaret y Rand (1971), como valor de solapamiento significativo (e.g. Bosakowski y otros, 1992). El solapamiento en el uso de un recurso puede estar relacionado con la intensidad de la competencia (Schoener, 1983), aunque esta consideración debe ser interpretada con cautela (Holbrook y Schmitt, 1989) ya que, para que se dé competencia por un recurso, éste tiene que ser limitado (Pianka, 1988). No sabemos si en nuestra área de estudio el recurso en común (los lagomorfos) llega a ser limitado para los predadores en algún momento. No obstante, en verano y otoño-invierno su abundancia es mucho menor que en primavera por lo que serían estas fechas de escasez las más factibles para darse competencia por este recurso. Por otra parte, aunque existe cierta segregación en cuanto a las categorías de tamaño de conejos consumidos por cada predador, conviene tener en cuenta que los efectivos de cada una de ellas dependen, a corto plazo, de los de las otras (e.g. Palomares y otros, 1995). Esto último hace posible que los predadores estén limitando el número de conejos y que compitan por este recurso, independientemente del tamaño de conejo que típicamente consume cada especie.

En resumen, gracias a las características metodológicas de este estudio (recogida simultánea de las muestras, área de simpatría) se han podido comparar con detalle las dietas de los tres predadores y deducir, objetivamente, diferencias en sus estrategias de forrajeo. Los resultados del análisis de las dietas coinciden, en general, con los de los trabajos previos realizados en Doñana. Las dietas de las tres especies se basaron en la misma presa principal, difiriendo en el consumo de presas secundarias. Se han detectado diferencias en el uso de las distintas categorías de tamaño de las presas, probablemente relacionadas con el tamaño de los predadores.

7. ECOLOGIA TEMPORAL

7.1. INTRODUCCION

En su revisión sobre el reparto del nicho ecológico, Schoener (1974) afirma que los predadores (con respecto a otros grupos animales) se segregan más frecuentemente en la dimensión temporal del nicho, siendo activos en diferentes momentos del día. Los predadores pueden evitar la competencia por explotación mediante segregación temporal sólo si se da alguna de las siguientes dos premisas (Pianka, 1974): a) que esta segregación suponga una accesibilidad distinta a algún recurso, b) que el recurso usado en común se renueve dentro del periodo de segregación. En nuestra área de estudio el conejo fue la presa básica de lince, zorros y tejones (apartado 6). Obviamente, este recurso no es renovable dentro del ciclo circadiano, y tampoco existen evidencias de que una segregación temporal facilite el acceso a distintos conejos, por lo que no cabe esperar que la segregación temporal disminuya la competencia por explotación entre las tres especies. Por otra parte, son muchos los trabajos que revelan la relación entre los patrones de actividad de los predadores y los de sus presas (e.g. Gerell, 1969; Zielinski y otros, 1983; Lode, 1995), por lo que sería esperable cierta similitud entre los patrones de actividad de los lince y zorros y los de los conejos, que son nocturnos y crepusculares (Villafuerte, 1994). En el caso de los tejones, que suelen comer los conejos pequeños dentro de sus madrigueras, no tendríamos esta expectativa.

Por otra parte, la segregación temporal puede 'relajar' la competencia por interferencia, ya que disminuye la frecuencia de encuentros directos entre predadores (Case y Gilpin, 1974). Jaksíc (1982) propone que las interacciones agonísticas entre Strigiformes y Falconiformes pueden haber jugado un papel importante en la evolución de la segregación

temporal de estos dos Ordenes. En general, especies cercanas de carnívoros simpátridos tienden a solapar sus patrones de actividad (e.g. Johnson y otros, 1996). No obstante, se han detectado cambios en los patrones de actividad de ciertas especies de carnívoros relacionados con la interferencia con un potencial predador (e.g. Powell, 1973; Richardson y otros, 1987; Mills y Biggs, 1993). Dado que los zorros son ocasionalmente predados por los linceos (Valverde, 1957; Palomares y otros, 1996; este trabajo), podría esperarse una segregación temporal debida a un cambio en los patrones de actividad de los zorros que coexisten con los linceos. De confirmarse esto, la similitud de los patrones de actividad de los 'zorros de áreas con linceos' con los patrones de actividad de los linceos sería menor que la similitud de los patrones de actividad de estos últimos con los patrones de actividad de los 'zorros de áreas sin linceos'.

El objetivo de éste capítulo ha sido describir los patrones de actividad de las tres especie (tanto la cantidad de actividad como el modo en que se reparte a lo largo de ciclo circadiano), evaluar su grado de concordancia, estimar variaciones en éstos patrones relacionadas con los ciclos estacionales y, por último, estimar si la presencia del linceo altera el patrón de actividad de los zorros.

7.2. METODOLOGIA:

Los patrones de actividad de las tres especies fueron estimados mediante seguimientos de 24 h. a animales radioequipados. Una vez cada hora del ciclo circadiano estimamos si un animal estaba activo o inactivo gracias a los 'sensores de actividad' integrados en los radiocollares. Para cada hora del día, obtuvimos el porcentaje de actividad dividiendo el

número de veces que cada ejemplar estuvo activo por el número total de veces en que fué muestreado, y multiplicando por cien dicha razón. El porcentaje de actividad medio de todos los seguimientos de cada especie fue utilizado como valor umbral para la definición de un periodo de máxima actividad relativa (PA) y otro periodo de mínima actividad relativa (PQ) para cada especie. El PQ fue el periodo en el que cada especie mostró consistentemente un porcentaje de actividad por debajo de su respectivo valor medio. El PA fue definido como el resto del ciclo circadiano. El total de periodos de seguimientos de 24 hs realizados por especie fue: 58 seguimientos a 10 lince; 37 seguimientos a 11 zorros; 43 seguimientos a 8 tejones.

Con objeto de obtener una medida 'grosera' del grado de similitud entre los ritmos de actividad totales de las tres especies calculamos el índice de Concordancia de Kendall (para las tres especies) y el índice de Correlación de Spearman (para cada par de especies). Un segundo análisis más 'fino', fue realizado para examinar diferencias en los patrones de actividad estacionales y entre especies dividiendo el ciclo circadiano en cuatro periodos (amanecer, día, atardecer y noche). Arbitrariamente estimamos que la duración de los periodos crepusculares se mantuvo constante (dos horas), mientras que la duración del día y la noche varían con el mes del año (e.g. Aldama, 1993) tal y como se representa en la Fig. 7.1. Para analizar los resultados utilizamos el ajuste de modelos lineales generalizados (GLM) con error binomial, mediante el programa GLIM (Baker, 1987). Los factores considerados fueron la especie, la estación del año y el periodo del día. La significación de cada factor y sus interacciones fue estimada por eliminación a partir del modelo general (Crawley, 1993). Dado que la razón 'deviance'/grados de libertad ('deviance': generalización de la varianza para los casos en los que los errores no son normales) indicaba 'sobredispersión' en los datos, aplicamos la corrección propuesta por Crawley (1993) consistente en corregir la 'deviance'

mediante un factor de escala. Esto es lo mismo que asumir que la varianza del error es igual a la media por el factor de escala estimado. La significación de una interacción o factor fue testada eliminándola del modelo máximo y comparando el cociente entre la 'deviance' media del nuevo modelo y la 'deviance' del modelo máximo con una distribución de la F.

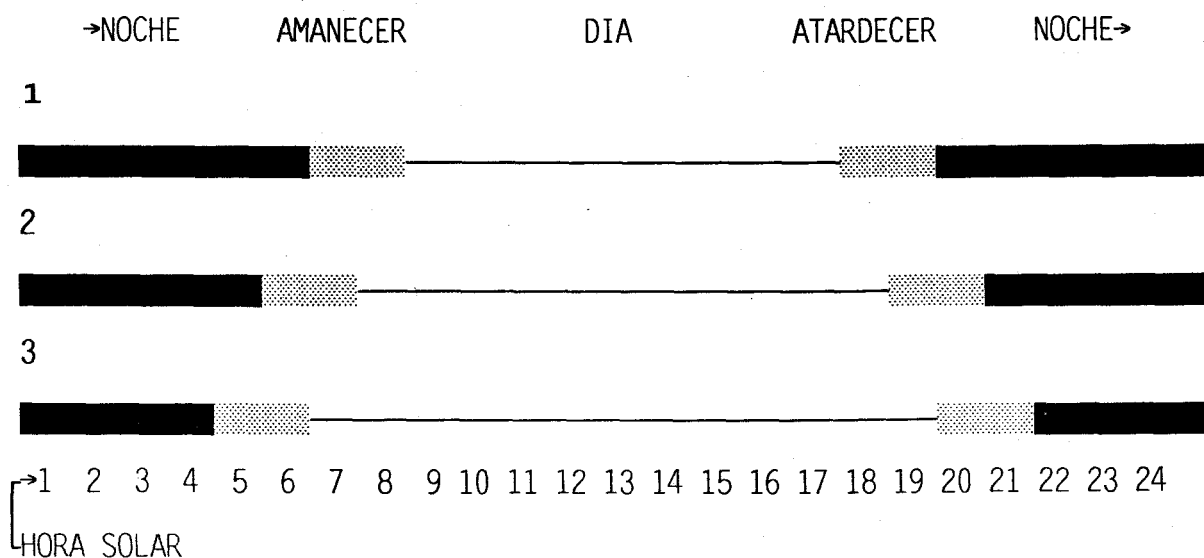


Fig. 7.1: Distribución horaria de los cuatro periodos del ciclo circadiano según los meses del año (figura adaptada de Ferreras, 1994). 1: Noviembre a Febrero. 2: Marzo, Abril, Septiembre y Octubre. 2: Mayo, Junio, Julio y Agosto.

Con objeto de evaluar un posible efecto del lince en la actividad de los zorros, calculamos la similaridad entre los patrones de actividad de zorros de 'áreas con lince' y 'sin lince' con los patrones de los lince, utilizando la correlación de Spearman. Como veremos en el siguiente apartado (uso del hábitat), los lince evitaron el pinar mientras que el bosque mediterráneo es fuertemente seleccionado por esta especie. Por ello, seleccionamos como 'zorros de áreas sin lince' a tres machos subadultos que fueron localizados casi siempre en

el pinar y nunca utilizaron el bosque mediterráneo. Como 'zorros de áreas con lince' seleccionamos a tres hembras y dos machos adultos, que utilizaron habitualmente el bosque mediterráneo y solaparon sus 'áreas de campeo' con la de algún lince. Para ambos grupos de zorros utilizamos sólo los seguimientos de otoño-invierno y primavera debido a que no pudimos realizar seguimientos de los zorros del pinar en verano. En total consideramos 14 seguimientos de los 'zorros del pinar' y 13 seguimientos de los 'zorros del bosque mediterráneo'.

7.3. RESULTADOS:

7.3.1. Patrón de actividad de los lince

Como puede observarse en la Fig. 7.2, los lince estuvieron potencialmente activos durante todo el periodo circadiano. El porcentaje medio de actividad de los lince ($n = 10$), fue de 44.6 ± 10.7 . El periodo de máxima actividad (PA) fue de 16 horas, y el porcentaje de actividad en este periodo osciló entre 65.5 y 39.6 %. El porcentaje medio de actividad en el PA fue de 52.5 ± 11.8 . Su PQ fue corto (sólo ocho horas) y el porcentaje de actividad osciló entre 22.0 y 35.0 %. Durante este periodo su porcentaje medio de actividad fue de 30.5 ± 12.7 .

Los lince mostraron una mayor porcentaje de actividad durante el atardecer con respecto a los otros periodos del día en los tres periodos estacionales (los porcentajes de actividad estimados por el modelo GLM oscilaron entre 67.3 y 59.5 %; Fig. 7.3). Los

porcentajes de actividad estacionales estimados para el amanecer fueron ligeramente superiores a los estimados para la noche (49.2-57.5 % y 44.4-52.8 %). El día fue el periodo en el que los lince mostraron menores porcentajes de actividad (31.3-38.9 %), a lo largo de todo el año. Estacionalmente las diferencias en los porcentajes de actividad para cada periodo fueron pequeñas, si bien en otoño la actividad fue ligeramente mayor y en verano menor (Fig. 7.3).

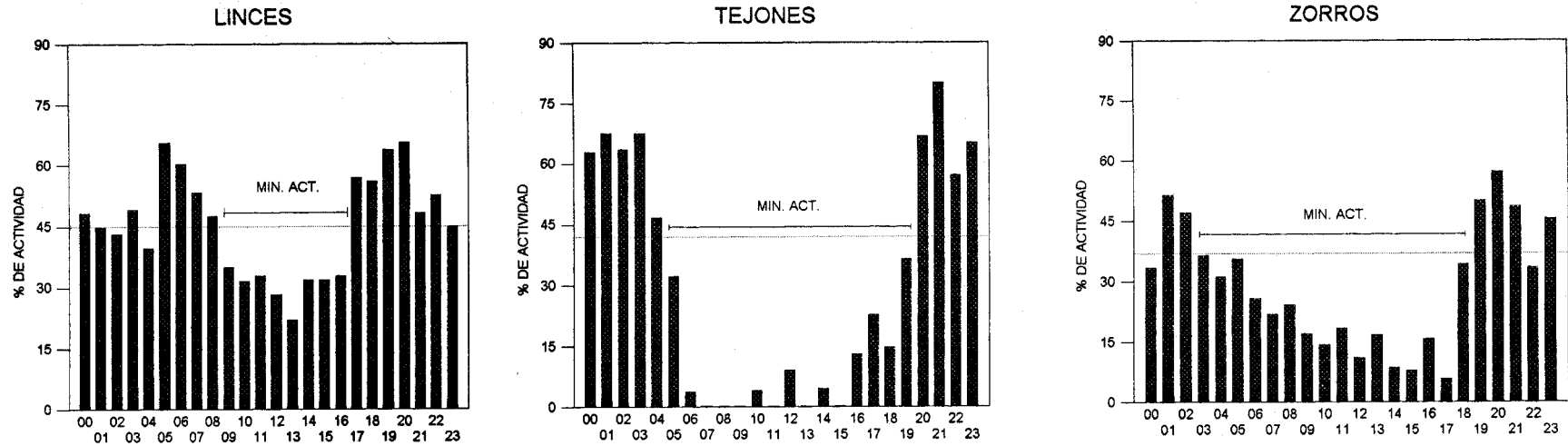


Fig. 7.2: Porcentajes de actividad en cada hora de ciclo circadiano para cada predador. Se indica con una línea discontinua el porcentaje medio de actividad y con una línea continua los respectivos periodos de mínima actividad relativa (PQ) para cada especie.

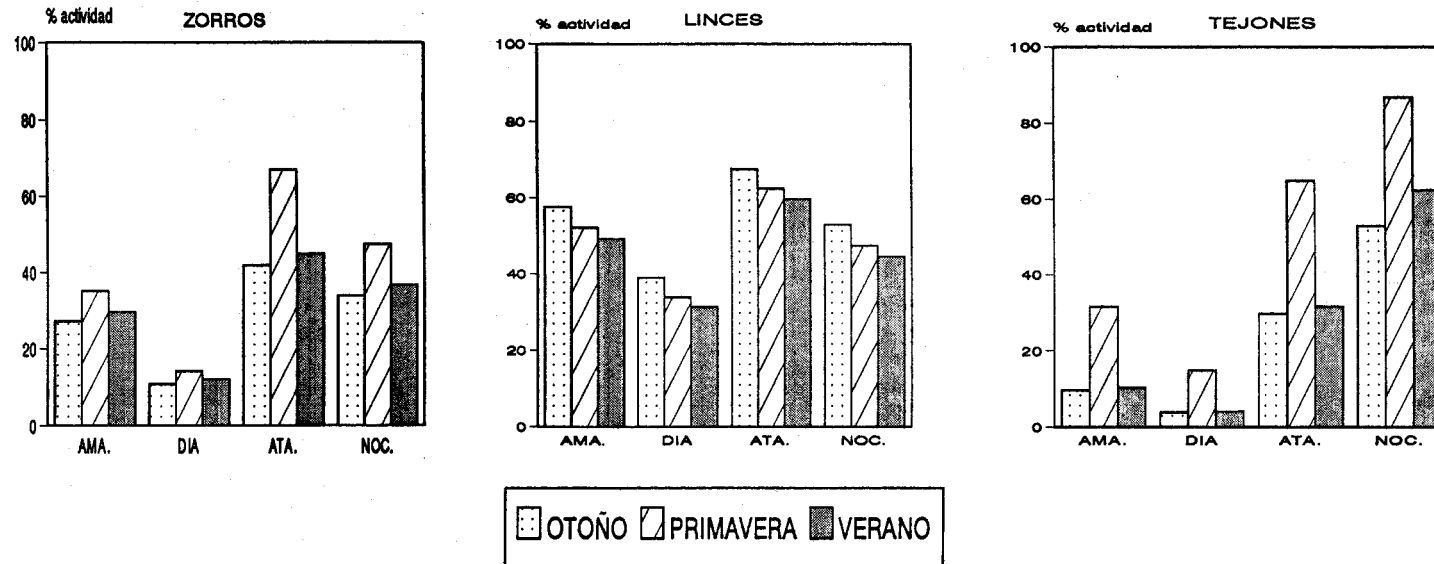


Fig. 7.3: Porcentajes de actividad estacionales en cada periodo del día estimados para cada predador por el modelo lineal con error binomial. AMA = amanecer; ATA = atardecer; NOC = noche.

7.3.2. Patrón de actividad de los zorros

El porcentaje medio de actividad de los zorros ($n = 11$) durante el ciclo circadiano completo fue de 26.6 ± 14.1 . Durante el PA (que duró ocho horas), su porcentaje de actividad osciló entre 57.1 y 33.3 % (Fig. 7.2). El porcentaje medio de actividad en este periodo fue de 41.2 ± 22.0 . El periodo de mínima actividad relativa (PQ) duró 16 hs (Fig. 7.2), oscilando el porcentaje de actividad entre 36.4 y 5.4 %. El porcentaje medio de actividad en este periodo fue de 20.0 ± 11.0 , la mitad que en el PA.

Los zorros mostraron una mayor actividad al atardecer y por la noche, oscilando estacionalmente los porcentajes de actividad estimados para estos periodos entre 67.0-41.8 % y 47.4-33.9 %, respectivamente (Fig. 7.3). Durante el amanecer presentaron porcentajes de actividad ligeramente inferiores (entre 27.3 y 35.2 %) a los estimados para la noche, y durante el día la actividad fue mucho menor en las tres estaciones (entre 10.8 y 15.0 %) con respecto a los otros tres periodos del día. Estacionalmente, los zorros estuvieron más tiempo activos durante la primavera (Fig. 7.3), no existiendo apenas diferencias entre otoño-invierno y verano.

7.3.3. - Patrón de actividad de los tejones

El porcentaje medio de actividad de los tejones ($n = 8$), fue 37.2 ± 20.98 . El PA de esta especie duró nueve horas y el porcentaje de actividad en este periodo osciló entre el 80.0 y 46.7 %. Su porcentaje medio de actividad durante el PA fue de 58.0 ± 22.7 . El PQ duró las 15 horas restantes (Fig. 7.2.) y el porcentaje de actividad osciló entre 0.0 y 36.4 %. Su

porcentaje medio de actividad durante este periodo fue de 13.9 ± 10.2 .

Los tejones fueron fundamentalmente nocturnos (Fig. 7.2.), oscilando los porcentajes de actividad estacionales para la noche entre 86.8 y 52.8 % (Fig. 7.3.). Durante el atardecer mostraron más actividad que al amanecer, oscilando sus porcentajes estacionales de actividad estimados entre 64.9-29.7 % y 31.5-9.6 %, respectivamente. Durante el día los porcentajes estacionales de actividad estimados fueron muy bajos (14.8-3.8 %). Los tejones estuvieron más tiempo activos durante la primavera con respecto a las otras dos estaciones (Fig. 7.3.), aunque los porcentajes para esta estación pueden haber sido sobreestimados debido a deficiencias de muestreo en dicha estación. Durante el otoño-invierno y el verano los tejones permanecieron aproximadamente la misma cantidad de tiempo activos.

7.3.4. Comparación entre especies

Como puede apreciarse en la Fig. 7.2, las tres especies centraron sus respectivos PQ en torno a las 12:00 horas y, los máximos de actividad de las tres especies se dieron en torno a las horas crepusculares. Existió concordancia entre los ritmos de actividad de las tres especies (Concordancia de Kendall, $W = 0.675$, $N = 24$, $P < 0.01$). Entre los lince y zorros existió correlación entre sus ritmos de actividad (Correlación de Spearman, $r_s = 0.578$, $N = 24$, $P < 0.01$) y, también entre los zorros y tejones ($r_s = 0.745$, $N = 24$, $P < 0.001$). Entre lince y tejones no hubo correlación entre sus respectivos patrones de actividad, aunque la probabilidad estuvo muy cercana a la significación ($P = 0.059$).

El análisis GLM indicó que los tres factores principales (especie, estación, y periodo del día) considerados influyeron significativamente en la variable respuesta (porcentaje de

actividad), lo que se detalla en la Tabla 7.1. Hubo diferencias significativas entre las especies en su actividad estacional (ESP*EST: $P < 0.001$). Esto indica, por ejemplo, que los lince fueron más activos durante el otoño-invierno mientras que los zorros y los tejones fueron más activos durante la primavera (Fig. 7.3). También hubo diferencias entre especies en su patrón circadiano (ESP*PERI: $P < 0.0001$). Esto último indicó que el lince cambió poco a lo largo del día su patrón de actividad, el tejón fue más nocturno y el zorro más crepuscular. La falta de significación de la interacción EST*PERI, indica que no hubo cambios estacionales en el patrón circadiano considerando las especies agrupadas.

7.3.5. Patrones de actividad de zorros de 'áreas con y sin lince'

Los patrones de actividad de los 'zorros del pinar' estuvieron correlacionados con patrones de actividad de los lince ($r_s = 0.642$, $n = 24$, $P < 0.001$). Como se aprecia en la Fig. 7.4, sus respectivos máximos y mínimos de actividad coincidieron ampliamente. Por el contrario, los patrones de actividad de los 'zorros del bosque mediterráneo' no estuvieron correlacionados con los de los lince, tanto al considerar conjuntamente zorros machos y hembras ($r_s = 0.332$, $n = 24$, $P = 0.113$), como al considerar sólo los dos zorros machos ($r_s = 0.196$, $n = 24$, $P = 0.359$). En la Fig. 7.4, se aprecia como entre las 2 y las 7 hs, ocurre un descenso brusco en la actividad de los 'zorros del bosque mediterráneo' coincidiendo con los valores máximos en la actividad de los lince. También cabe destacar una relativamente alta actividad de los 'zorros del bosque mediterráneo' entre las 8 y las 14 hs, coincidiendo con los valores mínimos de la actividad de los lince.

Los 'zorros del pinar' estuvieron más tiempo activos a lo largo de ciclo circadiano

($X = 40.0 \pm 12.8$) que los del 'matorral mediterráneo' ($X = 22.1 \pm 11.7$), siendo estas diferencias significativas ($\chi^2 = 23.02$, $DF = 1$, $P < 0.001$). También al comparar las actividad de los 'zorros del pinar' con la de los del bosque mediterráneo considerando sólo los machos hubo diferencias significativas en el tiempo que estuvieron activos ($P < 0.001$).

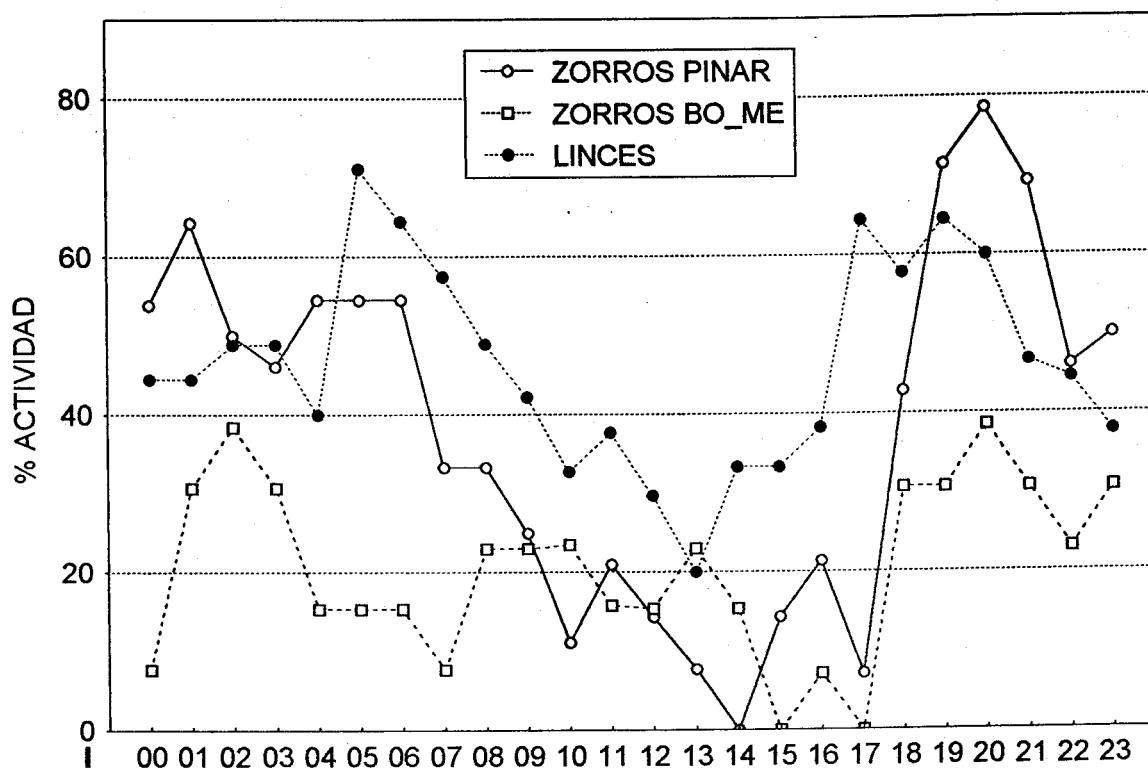


Fig. 7.4: Patrón de actividad circadiana de los linces, los 'zorros del pinar' y los 'zorros del bosque mediterráneo' (ZORROS BO_ME).

7.4. DISCUSION

Los patrones de actividad estimados para las tres especies coinciden considerablemente con los obtenidos en los trabajos realizados en otras áreas de Doñana (Rau, 1987; Beltrán y Delibes, 1994; Rodríguez y otros, 1996). Se confirman nuestras expectativas en cuanto a la similitud entre los patrones de actividad de zorros y lince con los de su presa básica.

Aunque los zorros fueron menos diurnos que los lince, sus patrones de actividad coincidieron ampliamente, por lo que de este estudio no se desprende segregación temporal entre ambas especies (considerando los zorros en conjunto), lo que puede facilitar el encuentro entre ellos (Case y Gilpin, 1974). Un caso similar es el observado entre los zorros (*Urocyon littoralis*) y las mofetas (*Spilogale gracilis*) en una isla de California (Crooks y Van Vuren, 1995). El hecho de que los zorros tuvieran actividad durante el ciclo circadiano completo facilitaba el encuentro entre las dos especies, a pesar de que las mofetas fueron fundamentalmente nocturnas.

La comparación entre los dos grupos de zorros diferenciados (del pinar y del bosque mediterráneo) evidencia diferencias en sus patrones de actividad, siendo los patrones de actividad de 'los zorros del pinar' más similares a los de los lince. Por una parte, el porcentaje diario de actividad fue mayor en los 'zorros del pinar' con respecto a los patrones de actividad de los 'zorros del bosque mediterráneo'. De este resultado podría desprenderse que los zorros de las áreas con lince permanecen inactivos más tiempo con objeto de disminuir el riesgo de predación que suponen los lince. No obstante, otra explicación, que parece más probable que la anterior, puede ser la causa de esto. El conejo supone más del 50% de la biomasa consumida por los zorros anualmente en el bosque mediterráneo (apartado 6.3.2.1) y, aunque su dieta en el pinar todavía no ha sido analizada con detalle, en una

muestra de 160 excrementos recogidos en dicho hábitat se ha comprobado que el conejo es una presa muy frecuente (Fedriani, inédito). Dado que los conejos en el pinar son muy escasos con respecto al bosque mediterráneo (ver apartado 8.3.3), cabe esperar que los 'zorros del pinar' necesiten estar activos más tiempo para conseguir el alimento necesario. Por otra parte, los 'zorros del bosque mediterráneo' presentaron un mínimo de actividad coincidiendo con el máximo de actividad de los lince, mientras que los 'zorros del pinar' coincidieron con los lince en este máximo de actividad. Durante las horas de mínima actividad del lince los 'zorros del bosque mediterráneo' presentaron una actividad relativamente alta, mientras que los 'zorros del pinar' también coincidieron con los lince en este mínimo de actividad (Fig. 7.4). Estas diferencias entre los patrones de actividad de los dos grupos de zorros, parece explicable como un comportamiento de evitación de los lince por parte de los 'zorros del bosque mediterráneo' (lo que ha sido observado en otros carnívoros, e.g. Mills y Biggs, 1993), aunque otras variables (e.g. presencia humana) podrían ser atribuidas como la causa de estas diferencias.

Las diferencias entre el zorro y el tejón en sus patrones de actividad pueden constituir un medio de evitar la competencia por interferencia entre estas dos especies (Jaksíc, 1982), más que un modo de acceder a distintas presas. Aunque en julio de 1995 una cría de tejón fue encontrada muerta debido a la agresión de un zorro (apartado 5.2.) es el primer caso conocido en Doñana, por lo que no existen evidencias suficientes que apoyen esta hipótesis.

8. ECOLOGIA ESPACIAL

8.1. INTRODUCCION:

El uso del hábitat de los predadores puede verse influenciado por varios factores, entre los que destacan la abundancia y disponibilidad del alimento (e.g. Okanen y otros, 1992; Murray y Boutin, 1994), la cobertura vegetal (e.g. Murray y otros, 1995) y la presencia de otros predadores potenciales competidores (e.g. Hersteinsson y Macdonald, 1992). El conejo (Oryctolagus cuniculus) es la presa principal de lince, zorros y tejones en el área de estudio (apartado 6) por lo que, en principio, cabría esperar un mayor uso por parte de los predadores de los hábitats donde el conejo sea abundante (e.g. Geffen y otros, 1992), al menos durante el periodo de máxima actividad de los predadores (Palomares y Delibes, 1992). Por otra parte, dado el carácter generalista en cuanto al uso del hábitat de zorros y tejones (Neal, 1986; Gisberg y Macdonald, 1991), es esperable que dichas especies utilicen tanto áreas de alta y baja cobertura vegetal. Por el contrario, el lince es un especialista en la caza al acecho (Delibes, 1980), por lo que precisa hábitats con alta cobertura vegetal para cazar. Dado que el lince puede preda sobre los zorros (apartado 5.2.), un uso intensivo por el lince de determinados hábitats podría hacer que los zorros utilizaran estos hábitats menos de lo esperable en base a su disponibilidad y abundancia de conejos. Por el contrario, no tendríamos dicha expectativa con el tejón (que no interfiere con el lince) por lo que habría que esperar que utilizara los hábitat en relación a sus abundancias de conejos e independientemente de la presencia o no de lince. Estas predicciones son más esperables durante el periodo de actividad de los predadores, que es cuando más probable resulta que se encuentren.

Este apartado tiene como objetivo general describir el uso del hábitat de lince, zorros y tejones, relacionándolo, para el zorro y tejón, con el uso del hábitat por el lince. Este objetivo general comprende los siguientes objetivos concretos:

1. Cuantificar el uso de cada hábitat por las tres especies y evaluar sus posibles variaciones estacionales. Contrastar la hipótesis nula de que el uso del hábitat por cada especie es proporcional a su disponibilidad. Definir cual es el orden de preferencia de los hábitats para cada especie.

2. Analizar posibles diferencias en los solapamientos en el uso del hábitat por zorros, tejones y lince en función de los periodos de máxima y mínima actividad de éste último.

3. Relacionar, para los tres predadores, el uso de cada hábitat durante el periodo de máxima actividad con la abundancia relativa de conejos.

8.2. METODOLOGIA:

8.2.1. *Áreas de campeo y fidelidad espacial*

Para los análisis del uso del hábitat fue necesario conocer previamente el área utilizada por cada individuo y también era recomendable tener una estima del 'grado de fidelidad' a este área. Como estima del área usada por cada individuo (área de campeo) se calcularon los mínimos polígonos convexos (MPC) que incluyeron el 95 % de las localizaciones utilizando el programa RANGES V (Kenward y Hodder, 1996). Las localizaciones más externas (el 5 %) fueron excluidas por el método de la media armónica (Dixon y Chapman, 1980). Dichos MPC se calcularon a partir de 'localizaciones independientes', entendiendo por tales aquéllas que han sido obtenidas (para un mismo individuo) en un intervalo de tiempo entre ellas no

menor a doce horas (Minta, 1992). Aunque hubo cierta variación debida al sexo, edad y especie, el tamaño de la mayoría de los MPC se estabilizó a partir de 40 localizaciones, por lo que en el cálculo de las áreas de campeo, solapamientos estacionales y análisis de relaciones espaciales se descartaron los individuos para los que no obtuvimos al menos 40 localizaciones.

Se estimó la fidelidad espacial estacional de cada individuo aplicando el índice de Cole (1949), cuya fórmula es:

$$C = (2AB / A + B) \times 100$$

donde A y B fueron el tamaño del área de campeo del mismo individuo en dos periodos estacionales consecutivos y AB sería el tamaño del área compartida por las áreas de campeo de dicho individuo en los dos periodos. Las estaciones fueron periodos cuatrimestrales definidos de forma análoga a como se ha hecho en apartados anteriores. Contamos con datos de siete periodos estacionales desde noviembre de 1992 (cuando se inició el radio-seguimiento) a diciembre de 1994 (cuando finalizó el radio-seguimiento). El cálculo de la fidelidad espacial estacional se realizó utilizando los MPC del 95%, dado que al excluir las localizaciones más exteriores se estima mejor el área usada por un individuo (e.g. Minta, 1993). Evaluamos las diferencias en los tamaños de los MPC del 95% entre especies mediante el test de Kruskal-Wallis (para tres muestras) y de Mann-Whitney (para dos muestras).

8.2.2. *Uso del hábitat*

Para la cuantificación del uso del hábitat se diferenciaron los siguientes siete hábitats: bosque mediterráneo, fresnedas, matorral, dehesa, repoblaciones de pinos y eucaliptos,

marisma y praderas. Detalles sobre la vegetación y su localización pueden ser consultados en el apartado 3. Con objeto de facilitar los análisis, no hemos considerado los cultivos como hábitat disponible, dado que sólo fueron utilizados, de forma anecdótica, por un individuo (un lince).

Como estima del uso del hábitat utilizamos el porcentaje de 'localizaciones independientes' dentro de cada hábitat y no porcentajes de áreas, dado que esta última estima puede magnificar la importancia de hábitats poco usados pero localizados entre otros usados frecuentemente. El análisis se planteó a dos niveles espaciales:

a) dentro del mínimo polígono convexo que comprende todas las localizaciones de las tres especies (MPCT; ver apartado 5.1.). Para este primer análisis se consideró para cada individuo el conjunto de todas sus localizaciones.

b) dentro del área de campeo individual, midiendo esta como el MPC del 100% de las localizaciones de cada individuo. En este segundo análisis consideramos por separado para cada individuo dos submuestras de localizaciones, correspondientes a los periodos de máxima y mínima actividad relativa. Los periodos de actividad para los cuales diferenciamos el uso del hábitat (PA y PQ), fueron definidos a partir del patrón de actividad de los lince en el área de estudio (ver apartado 7.3.1). Procedimos de esta forma porque nuestro objetivo fue realizar una comparación interespecífica del uso del hábitat de las tres especies en los mismos intervalos de tiempo. Por otra parte, el PA del lince se corresponde (aunque de forma grosera) con los correspondientes periodos de máxima actividad de zorros y tejones (ver apartados 7.3.1 - 7.3.3). Elegimos el PA del lince y no el de alguna de las otras dos especies porque es éste el que puede actuar como superdepredador (al menos sobre los zorros), lo que es más probable durante su periodo de máxima actividad relativa.

La diferencias estacionales en el uso del hábitat por cada especie fueron valoradas

mediante el test Chi-cuadrado o el test exacto de Fisher (Wells y King, 1980), aplicando el método estándar de Bonferroni (Rice, 1989). Para examinar diferencias en el uso del hábitat para cada individuo entre los dos periodos de actividad, comparamos el número de localizaciones en cada hábitat en los dos periodos mediante el test exacto de Fisher. Para analizar una posible selección del hábitat, utilizamos el método propuesto por Aebischer y otros (1993), basado en el 'análisis composicional' (Aitchinson, 1986). Una de las ventajas de este método de análisis es que la unidad de muestreo es el individuo (no las localizaciones, e.g. Neu y otros, 1974), con lo que los resultados medios no están sesgados. Por otra parte, este análisis salva el inconveniente de que tanto las proporciones de uso por un lado, como las de disponibilidad por otro no sean independientes unas de otras, por sumar la unidad para el total de hábitats considerados (Aitchinson, 1986). El test estadístico usado fue la lambda de Wilk (λ). El valor de $-N \ln \lambda$ (donde N es el número de individuos), fue comparado con una Chi-cuadrado con D-1 grados de libertad, donde D es el número de hábitats. Valores significativos de λ permiten rechazar la hipótesis nula de un uso del hábitat conforme con su disponibilidad. Cuando el uso del hábitat fue significativamente no aleatorio, los hábitats fueron colocados en orden creciente de preferencia. Para cada hábitat, el cociente media/error estándar proporciona un valor de t de Student que indica si éste es, significativamente, más seleccionado que otro.

Para evaluar si el solapamiento en el uso del hábitat entre las tres especies varió entre el PQ y el PA del lince, calculamos el solapamiento entre cada par de individuos (utilizando el índice de solapamiento de Pianka, ver apartado 6.2.5.) en ambos periodos. Enfrentamos dichos valores (solapamiento en PQ frente a solapamiento en PA) para cada par de individuos y aplicamos el test de Wilcoxon para muestras apareadas (Siegel, 1956). Los individuos a los cuales no se les localizó al menos cinco veces en alguno de los dos periodos fueron

descartados de los análisis. Tras esta selección, el número total de combinaciones de individuos fué: lince-zorros: 98; lince-tejones: 56; zorros-tejones: 112.

8.2.3. *Abundancia de conejos y el uso del hábitat*

El método usado para la estima de la abundancia relativa de estas presas puede ser consultado en el apartado 4.4. Los hábitats para los cuales se estimó la abundancia de conejos son los mismos que en el apartado anterior excepto el matorral, por lo que este hábitat ha sido excluido del análisis. Para simplificar, hemos considerado el bosque mediterráneo y la pradera como un único hábitat. Las praderas utilizadas por los predadores fueron casi siempre las situadas alrededor del bosque mediterráneo donde la densidad de conejos fue alta, ya que en los crepúsculos y la noche los conejos acuden desde el bosque mediterráneo a estas zonas con menor cobertura vegetal (Moreno y otros, 1996), por lo que nos pareció justificable considerar ambos hábitat como una unidad.

Los índices de abundancia relativa se expresan como conejos / kilómetro. Para examinar posibles variaciones entre hábitats en la abundancia de conejos, se realizó un análisis de la varianza mediante el procedimiento ANOVA (S.A.S Institute, Inc. 1990) para datos "balanceados", dado que en total realizamos el mismo número de censos para cada hábitat.

Con objeto de valorar la relación entre el uso de los hábitats por los carnívoros durante el PA del lince y la abundancia de conejos en cada hábitat, calculamos el índice de Correlación de Spearman (Siegel, 1956) para ambas variables, estimando el uso del hábitat por los carnívoros como el número de localizaciones por kilómetro cuadrado.

8.3. RESULTADOS:

8.3.1. *Areas de campeo y fidelidad espacial*

El tamaño medio de los MPC estacionales del 95% de los lince fue de 2.80 ± 0.90 km² (n = 6), oscilando entre 6.1 km² (del macho adulto L54 en verano de 1994; Tabla 8.1.) y 1.2 km² (del subadulto L61 en primavera 1994). No hubo diferencias entre sexos en el tamaño de los MPC del 95% de los lince (H = 1.43, GL = 1, P = 0.231).

El tamaño medio de los MPC del 95% estacionales de los zorros fue de 2.28 ± 1.10 km² (n = 8), oscilando entre 5.60 km² (del macho adulto Z239 en verano de 1993; Tabla 8.1.) y 0.61 km² (de la hembra Z999 en primavera 1994). No hubo diferencias significativas entre sexos en el tamaño de los MPC del 95% de los zorros.

El tamaño medio de los MPC del 95% estacionales de los tejones fue de 1.86 ± 0.72 km² (n = 6), oscilando entre 4.46 km² (del macho T47 en verano de 1993; Tabla 8.1.) y 0.69 km² (del mismo T47 en otoño-invierno y primavera de 1994). Tampoco hubo diferencias significativas entre sexos en el tamaño de los MPC del 95% de los tejones.

Aunque en promedio los MPC estacionales del 95% de los lince fueron los mayores y los de los tejones los menores estas diferencias no fueron significativas (test de Kruskal-Wallis, H = 2.35, GL = 2, P = 0.308). Al comparar dos a dos los MPC del 95% de las tres especies tampoco hubo diferencias significativas (P > 0.05 siempre). Las tres especies mostraron índices de fidelidad altos, en general por encima del 50% (Tabla 8.1.). No obstante, detectamos algunos índices excepcionalmente bajos: el linco subadulto L61 presentó un índice de tan sólo 31% entre otoño-invierno (1993-94) y la primavera de 1994. Esto fue debido a los movimientos fuera del área materna que realizó dicho individuo previos a su

dispersión en mayo de 1994. La lince adulta L62 (madre del anterior) también presentó un índice de Cole bajo (35 %) entre la primavera y el verano de 1994, debido a que fue desplazada de su área de campeo por otra hembra adulta. La fidelidad de un tejón macho subadulto (T47) fue tan sólo del 17 % entre verano de 1993 y otoño-invierno de 1993-94. Esta baja fidelidad fue debida a un alto uso de la dehesa en verano con respecto al otoño-invierno (ver apartado 8.3.2.2).

IND.	SP	SEXO	EDAD	PERIODO	MPC100	MPC95	FIDEL.
L54	L	M	A	2	3.50	2.86	
				5	3.24	2.99	
				6	6.73	6.61	61.6
				media±DS	4.49±1.94	4.15±2.13	
L61	L	M	C-S	4	8.32	1.67	
			S	5	3.97	1.23	31.3
				media±DS	6.14±3.08	1.45±0.31	
L41	L	H	A	2	2.57	2.45	
				3	3.76	2.86	65.6
				4	3.06	2.01	72.6
				5	2.02	1.39	46.8
				6	2.80	2.49	63.6
				media±DS	2.84±0.64	2.24±0.56	62.15±10.94
L53	L	H	A	1	2.74	2.50	
				2	2.88	1.81	71.1
				3	3.84	3.61	65.9
				4	2.84	2.15	74.6
				5	3.31	2.69	77.5
				6	9.39	5.53	62.0
				media±DS	4.17±2.59	3.05±1.36	70.22±6.31
L55	L	M	S	2	3.20	2.99	
L62	L	H	A	4	6.13	3.25	
				5	2.40	2.14	77.8
				6	7.83	3.40	34.6*
				media±DS	5.45±2.78	2.93±0.69	56.20±30.55
Z235	Z	M	A	2	1.26	1.07	
				3	2.43	1.71	74.7
				4	2.10	1.58	75.6
				media±DS	1.93±0.60	1.45±0.34	75.15±0.64
Z247	Z	H	A	4	2.56	2.11	
				5	2.27	1.54	51.6
				media±DS	2.41±0.20	1.82±0.40	
Z282	Z	H	C	6	2.76	1.42	
Z239	Z	M	A	3	5.96	5.60	
				4	3.57	2.07	54.3
				5	3.66	3.08	63.0
				media±DS	4.40±1.35	3.58±1.82	58.65±6.15
Z249	Z	H	A	4	2.80	2.77	
				5	4.17	3.86	79.0
				media±DS	3.48±0.97	3.31±0.77	
Z999	Z	H	S	3	2.21	2.05	
			S	4	1.94	1.88	68.2
			A	5	0.96	0.61	43.2
			A	6	2.60	1.86	46.7
				media±DS	1.93±0.70	1.60±0.66	52.70±13.54
Z250	Z	M	A	4	1.23	1.12	
				5	1.90	1.34	70.0
				media±DS	1.56±0.47	1.23±0.16	
Z277	Z	H	A	5	4.66	3.87	
T44	T	M	A	5	2.72	1.30	
				6	1.94	1.34	82.5
				media±DS	2.33±0.55	1.32±0.03	
T58	T	H	S	6	3.09	2.81	
T47	T	M	C	3	5.45	4.46	
			C-S	4	2.27	0.69	16.6
			S	5	1.16	0.69	67.7
				media±DS	2.96±2.23	1.95±2.18	42.15±36.13
T46	T	H	S	3	2.73	2.48	
T60	T	M	S	6	2.45	1.76	
T49	T	H	A	4	1.90	0.86	

Tabla 8.1: Tamaños (Km²) de los MPC estacionales del 100% y del 95 % de las localizaciones para cada individuo radio-rastreado en cada periodo. Fidelidad espacial (medida por el indice de Cole, 1949) del MPC del 95% con respecto al periodo inmediatamente anterior. L = lince; Z = zorros; T = tejones. M: machos. H: hembras. A: adulto. S: subadulto. C: cachorro (menor a un año de edad). 1: otoño-invierno 1992-93; 2: primavera de 1993; 3: verano de 1993; 4: otoño-invierno de 1993-94; 5: primavera de 1994; 6: verano de 1994; 7: otoño-invierno de 1994.

8.3.2. *Uso del hábitat*

8.3.2.1. *Uso del hábitat por los lince*

Teniendo en cuenta los porcentajes de localizaciones, el hábitat más usado por los lince fue el bosque mediterráneo ($X = 57.4 \%$), seguido de la marisma, la pradera, los pinares y eucaliptales y las fresnedas, que fueron usados con porcentajes muy similares (entre el 8 y 12 % de media). La dehesa y el matorral fueron los hábitats menos usados (con el 0.8 y 3.0 %, respectivamente). Por otra parte, en general, el uso del hábitat en el periodo de mínima actividad (PQ) y en el de máxima actividad (PA) fue muy parecido, dado que sólo en un individuo de los siete considerados hubo diferencias significativas en el uso del hábitat entre estos dos periodos (Test exacto de Fisher, $P < 0.05$, ver Tabla 8.2.). Las diferencias en los porcentajes medios de uso de cada hábitat también fueron muy pequeñas. Por ejemplo, el uso medio por individuo del bosque mediterráneo pasó del 63.1 % durante el PQ al 58.0 % durante el PA, el uso de los pinares y eucaliptales pasó del 10.6 % durante el PQ al 8.9 % en el PA.

Existieron diferencias significativas estacionales en el uso del hábitat por parte de los lince ($\chi^2 = 34,62$; GL = 10; $P < 0.001$). Si bien el uso del hábitat fue distinto en primavera con respecto a las otras dos estaciones ($P < 0.01$, o menor), no hubo diferencias significativas entre otoño-invierno y verano. Las diferencias estacionales se debieron a un mayor uso del bosque mediterráneo en primavera (77,3 %; $n = 468$ loc.) con respecto a otoño-invierno (67.1 %; $n = 392$ loc.) y verano (61.4 %; $n = 355$ loc.; vease Tabla 8.3.).

Dentro del MPCT que incluye todas las localizaciones de las tres especie, los lince usaron el hábitat de forma selectiva ($-N \ln \lambda = 40.98$; $P < 0.001$). Los hábitats más

seleccionados por esta especie fueron el bosque mediterráneo y la pradera (ver Tabla 8.4.). El bosque mediterráneo fue preferido significativamente sobre el resto de los hábitats considerados (Tabla 8.5.). De los once individuos incluidos en este análisis, ocho seleccionaron éste hábitat en primer lugar y otros dos en segundo lugar. Nueve individuos seleccionaron en segundo o tercer lugar las praderas (Tabla 8.4.), este hábitat que fue preferido significativamente (a nivel global) con respecto al matorral, la dehesa y las repoblaciones de pinos y eucaliptos (Tabla 8.5.). La fresneda fue el tercer hábitat en cuanto a orden de preferencia, aunque sólo fue significativa con respecto a la dehesa (Tabla 8.5.). Para siete individuos la fresneda fue uno de los tres hábitat preferidos. Las repoblaciones arbóreas fueron el segundo hábitat menos preferido (Tabla 8.5.) tras la dehesa, que ocupó el último o penúltimo rango de preferencia en ocho de los once individuos.

Con respecto a los mínimos polígonos de cada individuo, mientras en el periodo de mínima actividad (PQ) el uso del hábitat estuvo desfasado con respecto a su disponibilidad ($-N \ln \lambda = 23.32$; $P < 0.001$), en el PA no hubo indicios estadísticos de preferencia de hábitat ($-N \ln \lambda = 10.21$; $P > 0.05$). Durante el PQ, el bosque mediterráneo fue también el hábitat preferido sobre el resto y, de forma significativa, con respecto a la dehesa, pinares y eucaliptales y la pradera (Tabla 8.6.). El siguiente hábitat en preferencia fue la fresneda (Tabla 8.6.). Uno de estos dos hábitats (bosque mediterráneo y fresneda) ocupó siempre ($n = 7$) uno de los dos primeros rangos de preferencia (Tabla 8.7.). La dehesa y la marisma fueron los hábitats menos preferidos en este periodo (Tabla 8.7.).

	Bo_me		Fresnera		Matorral		Dehesa		Pinar-euc.		Marisma		Pradera		Tot.loc		P
	PQ	PA	PQ	PA	PQ	PA	PQ	PA	PQ	PA	PQ	PA	PQ	PA	PQ	PA	
LINCES																	
L64	2	4	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	5	5	ns
L54	65	102	1	3	0	1	0	8	10	23	4	12	1	11	81	160	ns
L61	20	24	3	3	1	1	0	1	5	4	0	5	4	8	33	46	ns
L41	60	64	36	59	0	0	0	0	15	26	2	2	8	22	121	173	*
L53	126	142	0	0	0	0	2	2	2	6	6	25	5	12	141	187	ns
L55	25	31	1	0	0	0	0	0	8	8	1	5	1	4	36	48	ns
L62	33	27	3	4	1	8	0	0	7	13	7	16	10	7	61	75	ns
TEJONES																	
T44	40	81	0	0	0	0	0	1	1	10	1	11	2	12	44	115	ns
T58	2	10	0	0	0	0	5	19	0	0	7	27	1	0	15	56	ns
T59	0	0	0	0	0	0	4	18	0	0	4	11	0	0	8	29	ns
T47	49	93	0	0	0	0	1	14	0	0	1	26	2	6	53	139	***
T46	13	33	0	0	0	0	3	25	0	0	5	23	1	1	22	82	ns
T60	21	44	1	2	0	0	0	0	0	11	1	2	0	0	23	59	ns
T43	27	36	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	5	28	46	ns
T49	24	47	0	0	0	0	0	13	0	0	0	5	1	0	25	65	**
ZORROS																	
Z235	70	28	0	0	0	0	2	72	0	0	1	19	1	2	74	121	***
Z245	33	10	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	33	12	ns
Z247	9	7	0	0	0	0	29	37	0	0	12	38	8	11	58	93	ns
Z285	0	0	0	0	0	0	0	0	5	6	0	0	0	1	5	7	ns
Z242	6	0	0	0	0	0	3	3	0	0	2	2	1	0	11	5	ns
Z282	4	2	0	0	0	0	12	37	0	0	1	8	1	0	18	47	*
Z243	15	4	0	0	0	0	0	1	0	0	6	9	1	0	22	14	*
Z239	37	12	0	0	0	0	18	47	0	0	1	36	1	7	57	102	***
Z249	63	51	0	0	0	0	5	19	0	0	1	26	2	4	71	100	***
Z999	32	22	0	0	0	0	39	120	0	0	1	4	0	4	72	150	***
Z250	18	27	1	2	2	2	0	0	10	22	11	7	8	5	50	65	ns
Z236	0	1	0	0	0	0	3	13	0	0	9	16	0	1	12	31	ns
Z277	22	9	0	0	0	0	1	0	0	0	13	35	1	0	37	44	***

Tabla 8.2: N° de localizaciones en cada hábitat y diferencias individuales entre los dos periodos de actividad definidos.

	χ^2	DF	P
LINCES			
OTO*PRI*VER	34.62	10	***
OTO*PRI	16.82	5	**
Bo_me	11.30	1	**
Fresneda	0.12	1	ns
Dehesa ¹	-	-	ns
Pinar-euc.	2.35	1	ns
Marisma	6.51	1	ns
Matorral ¹	-	-	ns
OTO*VER	6.06	5	ns
PRI*VER	30.44	5	***
Bo_me	24.66	1	***
Fresneda	2.47	1	ns
Dehesa ¹	-	-	ns
Pinar-euc.	10.23	1	ns
Marisma	2.21	1	ns
Matorral ¹	-	-	ns
ZORROS			
OTO*PRI*VER	45.44	10	***
OTO*PRI	23.20	5	**
Bo_me	1.82	1	ns
Fresneda ¹	-	-	ns
Dehesa	3.28	1	ns
Pinar-euc.	3.27	1	ns
Marisma	19.05	1	***
Matorral ¹	-	-	ns
OTO*VER	17.74	5	**
Bo_me	3.59	1	ns
Fresneda	-	-	ns

Dehesa	3.28	1	ns
Pinar	11.46	1	***
Marisma	0.72	1	ns
Matorral	-	-	ns
PRI*VER	24.39	5	**
Bo_me	0.23	1	ns
Fresneda	-	-	ns
Dehesa	17.57	1	***
Pinar-euc.	2.4	1	ns
Marisma	12.70	1	**
Matorral	-	-	ns
TEJONES			
OTO*PRI*VER	133.92	8	***
OTO*PRI ²	-	-	*
OTO*VER ¹	-	-	***
Bo_me	80.58	1	***
Fresneda	0.14	1	ns
Dehesa	35.60	1	***
Pinar-euc. ¹	-	-	ns
Marisma	35.60	1	***
PRI*VER ¹	-	-	***
Bo_me	63.46	1	***
Fresneda ¹	-	-	ns
Dehesa	36.55	1	***
Pinar-euc.	0.26	1	ns
Marisma	14.80	1	***

Tabla 8.3: Diferencias estacionales en el uso del hábitat para cada especie. * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$. ¹ = se aplicó el test exacto de Fisher. ² = aunque hubo diferencias entre las dietas globales ($p = 0.042$), no encontramos diferencias

LINCES

- L64 FRESNERA > BO_ME > PRADERA > MARISMA > MATORRAL = DEHESA = PINAR-EUC.
 L72 BO_ME > FRESNERA > PRADERA > MARISMA > PINAR-EUC. > MATORRAL = DEHESA
 L54 BO_ME > PRADERA > FRESNERA > DEHESA > PINAR-EUC. > MARISMA > MATORRAL
 L61 BO_ME > FRESNERA > PRADERA > MATORRAL > PINAR-EUC. > MARISMA > DEHESA
 L74 BO_ME > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = DEHESA = PRADERA = PINAR-EUC.
 L73 BO_ME > MATORRAL > PRADERA > MARISMA > PINAR-EUC. > FRESNERA = DEHESA
 L41 FRESNERA > BO_ME > PRADERA > PINAR-EUC. > MARISMA > MATORRAL = DEHESA
 L71 MATORRAL > FRESNERA > PRADERA > BO_ME > MARISMA > DEHESA > PINAR-EUC.
 L53 BO_ME > PRADERA > MARISMA > DEHESA > PINAR-EUC. > MATORRAL = FRESNERA
 L55 BO_ME > PRADERA > PINAR-EUC. > FRESNERA > MARISMA > MATORRAL = DEHESA
 L62 BO_ME > MATORRAL > FRESNERA > PRADERA > MARISMA > PINAR-EUC. > DEHESA

BO_ME > PRADERA > FRESNERA > MARISMA > MATORRAL > PINAR-EUC. > DEHESA

TEJONES

- T48 PRADERA > DEHESA > FRESNERA > MATORRAL = BO_ME = PINAR-EUC. = MARISMA
 T44 BO_ME > PRADERA > MARISMA > PINAR-EUC. > MATORRAL = FRESNERA = DEHESA
 T58 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 T59 DEHESA > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = PRADERA = BO_ME = PINAR-EUC.
 T47 BO_ME > DEHESA > PRADERA > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 T46 BO_ME > DEHESA > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 T60 BO_ME > FRESNERA > PINAR-EUC. > MARISMA > MATORRAL = DEHESA = PRADERA
 T43 BO_ME > PRADERA > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = DEHESA = PINAR-EUC.
 T61 BO_ME > FRESNERA > MATORRAL = DEHESA = PRADERA = PINAR-EUC. = MARISMA
 T49 BO_ME > DEHESA > PRADERA > MARISMA > MATORRAL > FRESNERA = PINAR-EUC.

BO_ME > DEHESA > MARISMA > PRADERA > FRESNERA > MATORRAL > PINAR-EUC.

ZORROS

- Z238 MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = DEHESA = PRADERA = BO_ME = PINAR-EUC.
 Z235 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z245 BO_ME > DEHESA > MATORRAL = FRESNERA = PRADERA = MARISMA = PINAR-EUC.
 Z247 DEHESA > PRADERA > BO_ME > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z285 PINAR-EUC. > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = DEHESA = BO_ME = MARISMA
 Z284 BO_ME > DEHESA > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = PRADERA = PINAR-EUC.
 Z244 PRADERA > DEHESA > BO_ME > MATORRAL = FRESNERA = MARISMA = PINAR-EUC.

Z242 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z282 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z243 BO_ME > MARISMA > PRADERA > DEHESA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z239 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z249 BO_ME > DEHESA > MARISMA > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z999 DEHESA > BO_ME > PRADERA > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z286 PINAR-EUC. > FRESNERA > MATORRAL = DEHESA = PRADERA = BO_ME = MARISMA
 Z250 BO_ME > PRADERA = MATORRAL > FRESNERA > PINAR-EUC. > MARISMA > DEHESA
 Z278 PRADERA > DEHESA > MARISMA > MATORRAL = FRESNERA = BO_ME = PINAR-EUC.
 Z281 BO_ME > PRADERA > MATORRAL = FRESNERA = DEHESA = MARISMA = PINAR-EUC.
 Z236 DEHESA > MARISMA > PRADERA > BO_ME > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.
 Z277 BO_ME > MARISMA > PRADERA > DEHESA > MATORRAL = FRESNERA = PINAR-EUC.

 BO_ME > DEHESA > PRADERA > MARISMA > FRESNERA > MATORRAL > PINAR-EUC.

Tabla 8.4: Selección de hábitat dentro de MPC de todas las localizaciones a nivel individual y global de cada especie. Para cada individuo se han ordenado los hábitats en orden creciente de preferencia. Se han subrayado los hábitats disponibles pero no usados.

LINCES
CON RESPECTO AL MPC TOTAL

	Bo_me	Fres.	Matorral	Dehesa	Pin-Euc.	Marisma	Pradera	RANGO
Bo_me	.	+	+++	+++	+++	+++	+++	6
Fres.	-	.	+	+++	+	+	-	4
Matorral	---	---	.	+	+	-	---	2
Dehesa	---	---	-	.	-	---	---	0
Pin-Euc.	---	-	+	+	.	-	---	1
Marisma	---	-	+	+++	+	.	-	3
Pradera	---	+	+++	+++	+++	+	.	5

Tabla 8.5: Matriz de rangos de preferencia de hábitat por los lincos con respecto a su disponibilidad en el MPC de todas las localizaciones. Cada elemento representa el signo del valor medio de la relación de preferencia entre el par de hábitats considerado; un signo + significa que el hábitat de la fila era preferido sobre el de la columna, y un signo - significa lo contrario. Un triple signo representa una desviación significativa de cero a $P < 0.05$.

LINCES
 CON RESPECTO AL MPC DE CADA INDIVIDUO
 PERIODO DE MINIMA ACTIVIDAD

	Bo_me	Fres.	Matorral	Dehesa	Pin-Euc.	Marisma	Pradera	RANGO
Bo_me	.	+	+	+++	+++	+	+++	6
Fres.	-	.	+	+	+	+	+	5
Matorral	-	-	.	+	-	+	-	2
Dehesa	---	-	-	.	-	-	-	0
Pin-Euc.	---	-	+	+	.	+	+	4
Marisma	-	-	-	+	-	.	-	1
Pradera	---	-	+	+	-	+	.	3

Tabla 8.6: Matriz de rangos de preferencia de hábitat por los lincos con respecto a su disponibilidad en el MPC de cada individuo en el periodo de mínima actividad. Cada elemento representa el signo del valor medio de la relación de preferencia entre el par de hábitats considerado; un signo + significa que el hábitat de la fila era preferido sobre el de la columna, y un signo - significa lo contrario. Un triple signo representa una desviación significativa de cero a $P < 0.05$.

LINCES

a) PQ

L64 MARISMA > FRESNERA > BO_ME > PRADERA
 L54 BO_ME > PINAR-EUC. > FRESNERA > PRADERA > MARISMA > MATORRAL = DEHESA
 L61 BO_ME > FRESNERA > PRADERA > MATORRAL > PINAR-EUC. > MARISMA = DEHESA
 L41 FRESNERA > BO_ME > PRADERA > MARISMA > PINAR-EUC.
 L53 BO_ME > PRADERA > PINAR-EUC. > MARISMA > DEHESA > FRESNERA
 L55 BO_ME > PINAR-EUC. > PRADERA > MARISMA > FRESNERA > MATORRAL = DEHESA
 L62 BO_ME > PRADERA > FRESNERA > MARISMA > PINAR-EUC. > MATORRAL > DEHESA

BO_ME > FRESNERA > PINAR-EUC. > PRADERA > MATORRAL > MARISMA > DEHESA

TEJONES

a) PQ

T44 BO_ME > PRADERA > PINAR-EUC. > MARISMA > FRESNERA
 T58 BO_ME > PRADERA > MARISMA > DEHESA
 T59 MARISMA > DEHESA > PRADERA = FRESNERA
 T47 BO_ME > PRADERA > DEHESA > MARISMA
 T46 BO_ME > PRADERA > MARISMA > DEHESA
 T60 BO_ME > FRESNERA > MARISMA > PRADERA = PINAR-EUC.
 T43 BO_ME > MARISMA > PRADERA
 T49 BO_ME > PRADERA > DEHESA = MARISMA

BO_ME > PINAR-EUC. > FRESNERA > MARISMA > DEHESA > PRADERA

b) PA

T48 DEHESA > PRADERA > FRESNERA
 T44 DEHESA > BO_ME > PRADERA > MARISMA > PINAR-EUC. > FRESNERA
 T58 DEHESA > MARISMA > BO_ME > PRADERA
 T59 DEHESA > MARISMA > PRADERA = FRESNERA
 T47 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA
 T46 DEHESA > MARISMA > BO_ME > PRADERA
 T60 PINAR-EUC. > BO_ME > FRESNERA > MARISMA > PRADERA
 T43 BO_ME > PRADERA > MARISMA
 T61 BO_ME > FRESNERA > PINAR-EUC. = MARISMA = PRADERA
 T49 DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA

DEHESA > BO_ME > MARISMA > PRADERA > FRESNERA > PINAR-EUC.

Tabla 8.7: Preferencia de hábitat dentro de MPC de cada individuo en el periodo de mínima (PQ) y máxima actividad (PA) en los casos en que hubo selección. Para cada individuo se han ordenado los hábitats en orden creciente de preferencia. Se han subrayado los hábitats disponibles pero no usados. Se representa también la preferencia media de hábitat de cada especie.

8.3.2.2. *Uso del hábitat por los tejones*

También en el caso de los tejones el bosque mediterráneo fue el hábitat más usado ($X = 56.0\%$). La dehesa ($X = 18.0\%$), la marisma ($X = 13.6\%$) y la pradera ($X = 8.1\%$) fueron los siguientes hábitats en orden decreciente de uso. La fresneda y las repoblaciones (2.5 y 1.5 %, respectivamente) fueron escasamente usados, mientras ninguno de los diez individuos considerados utilizó el monte. Solo en dos de ocho individuos se encontraron diferencias significativas entre el uso del hábitat en PQ y PA (Tabla 8.2.). No obstante, se encontraron algunas diferencias en el uso de ciertos hábitats en ambos periodos. El bosque mediterráneo pasó del 67.4 % durante el PQ al 51.1 % durante el PA y, la dehesa pasó del 12.1 % al 17.9 %.

Existieron diferencias significativas estacionales en el uso del hábitat por parte de los tejones ($\chi^2 = 133,92$; $GL = 8$; $P < 0.001$). Aunque el uso del hábitat difirió significativamente entre otoño-invierno y primavera (Tabla 8.3.), no hubo diferencias para el uso de cada hábitat en particular al aplicar los intervalos de confianza de Bonferroni. Las diferencias detectadas entre el uso del hábitat en verano y las otras dos estaciones ($P \leq 0.001$, en ambos casos; ver Tabla 8.3.) se debieron por una parte, a un menor uso del bosque mediterráneo durante el verano (48.5 %; $n = 293$ loc.), tanto con respecto a otoño-invierno (87.7 %; $n = 203$ loc.) como con respecto a la primavera (0.0 %; $n = 123$ loc.) y por otra, a un mayor uso durante el verano de la dehesa y la marisma (24.6 y 24.6 %, respectivamente) con respecto a otoño-invierno (4.4 y 4.4 %, respectivamente) y respecto a primavera (0.0 y 8.1 %, respectivamente).

Dentro del MPCT, los tejones usaron el hábitat de manera selectiva ($-N \ln \lambda = 37.94$; $P < 0.001$). El bosque mediterráneo fue el hábitat más seleccionado (Tabla 8.4.), preferido

(primer lugar) por siete de los diez individuos considerados. La preferencia de este hábitat fue significativa con respecto al matorral y los pinares y eucaliptales (Tabla 8.8.). El segundo hábitat en orden de preferencia fue la dehesa, siendo en seis individuos uno de los dos hábitat más seleccionados. Las repoblaciones de pinos y eucaliptos fueron el hábitat menos preferido (en ocho individuos ocupó el rango más bajo de preferencia), seguido del matorral (Tabla 8.4.).

Durante el PQ, los tejones usaron el hábitat incluido en sus correspondientes MPC de forma selectiva ($-N \ln \lambda = 16.34$; $P < 0.001$). El bosque mediterráneo fue preferido sobre el resto de hábitat (lo que ocurrió en siete de los ocho individuos considerados, Tabla 8.7.) y, la pradera fue, en conjunto, el hábitat menos preferido (Tabla 8.9.). Durante el PA también hubo selección en el uso del hábitat ($-N \ln \lambda = 14.82$; $P < 0.05$). En este periodo el hábitat preferido fue la dehesa, lo que ocurrió en siete de los diez individuos considerados (Tabla 8.7.). Dicha preferencia fue significativa respecto a todos los hábitat, excepto el bosque mediterráneo (Tabla 8.10.). Tras la dehesa, el bosque mediterráneo fue el siguiente hábitat en orden de preferencia, siendo seleccionado en primer o segundo lugar por seis individuos. Las repoblaciones y las fresnedas fueron los hábitat más rechazados (Tabla 8.7.).

TEJONES
 CON RESPECTO AL AREA TOTAL
 (% localizaciones)

	Bo_me	Fres.	Matorral	Dehesa	Pin-Euc.	Marisma	Pradera	RANGO
Bo_me	.	+	+++	+	+++	+	+	6
Fres.	-	.	+	-	+++	-	-	2
Matorral	---	-	.	---	+	---	---	1
Dehesa	-	+	+++	.	+++	+	+	5
Pin-Euc.	---	---	-	---	.	---	---	0
Marisma	-	+	+++	-	+++	.	+	4
Pradera	-	+	+++	-	+++	-	.	3

Tabla 8.8: Matriz de rangos de preferencia de hábitat por los tejones con respecto a su disponibilidad en el area total. Cada elemento representa el signo del valor medio de la relación de preferencia entre el par de hábitats considerado; un signo + significa que el hábitat de la fila era preferido sobre el de la columna, y un signo - significa lo contrario. Un triple signo representa una desviación significativa de cero a $P < 0.05$.

TEJONES
 CON RESPECTO AL MPC DE CADA INDIVIDUO
 PERIODO DE MINIMA ACTIVIDAD

	Bo_me	Fres.	Dehesa	Pin-Euc.	Marisma	Pradera	RANGO
Bo_me	.	+	+++	+	+++	+++	5
Fres.	-	.	+	-	+	+	3
Dehesa	---	-	.	-	-	+	1
Pin-Euc.	-	+	+	.	+	+	4
Marisma	---	-	+	-	.	+	2
Pradera	---	-	-	-	-	.	0

Tabla 8.9: Matriz de rangos de preferencia de hábitat por los tejones con respecto a su disponibilidad en el MPC de cada individuo en el periodo de mínima actividad. Cada elemento representa el signo del valor medio de la relación de preferencia entre el par de hábitats considerado; un signo + significa que el hábitat de la fila era preferido sobre el de la columna, y un signo - significa lo contrario. Un triple signo representa una desviación significativa de cero a $P < 0.05$.

TEJONES
 CON RESPECTO AL MPC DE CADA INDIVIDUO
 PERIODO DE MAXIMA ACTIVIDAD

	Bo_me	Fres.	Dehesa	Pin-Euc.	Marisma	Pradera	RANGO
Bo_me	.	+	-	+++	+	+	4
Fres.	-	.	---	+	-	-	1
Dehesa	+	+++	.	+++	+++	+++	5
Pin-Euc.	---	-	---	.	---	-	0
Marisma	-	+	---	+++	.	+	3
Pradera	-	+	---	+	-	.	2

Tabla 8.10: Matriz de rangos de preferencia de hábitat por los tejones con respecto a su disponibilidad en el MPC de cada individuo en el periodo de máxima actividad. Cada elemento representa el signo del valor medio de la relación de preferencia entre el par de hábitats considerado; un signo + significa que el hábitat de la fila era preferido sobre el de la columna, y un signo - significa lo contrario. Un triple signo representa una desviación significativa de cero a $P < 0.05$.

8.3.2.3. *Uso del hábitat por los zorros*

El hábitat más usado por los zorros fue el bosque mediterráneo ($X = 32.2 \%$) seguido por la marisma ($X = 22.7 \%$) y la dehesa ($X = 20.9 \%$). Las repoblaciones de pinos y eucaliptos y las praderas fueron usado en porcentajes similares (11.0 y 9.6 %, respectivamente). El uso de las fresnedas y el matorral fue mínimo (0.5 y 0.2 %, respectivamente) y tan solo debido a dos individuos. El uso del hábitat difirió en función del periodo de actividad, siendo dichas diferencias significativas en siete de los trece individuos considerados (Tabla 8.3.).

También para esta especie encontramos diferencias estacionales en el uso del hábitat ($\chi^2 = 45,44$; GL = 10; $P < 0,001$). Las diferencias entre otoño-invierno y primavera ($\chi^2 = 23,20$; GL = 5; $P < 0,01$), se debieron a un mayor uso de la marisma en primavera (28,9 %, $n = 426$) con respecto a otoño-invierno (16.8 %, $n = 483$; ver Tabla 8.3.). Las diferencias entre otoño-invierno y verano ($\chi^2 = 17,74$; GL = 5; $P < 0,01$), fueron debidas a un mayor uso del pinar durante el otoño-invierno (6.4 %, $n = 483$) con respecto a su uso en verano (2.0 %, $n = 488$). Las diferencias entre primavera y verano ($\chi^2 = 24.39$; GL = 5; $P < 0.01$), fueron debidas a que en verano el uso de la dehesa fue mayor (40.2 %, $n = 488$) y el de la marisma menor (18.8 %) que en primavera (27.0 y 28.9 %, respectivamente, $n = 426$; ver Tabla 8.3.).

Los zorros se mostraron selectivos al comparar el uso del hábitat con su disponibilidad en el MPCT ($-N \ln \lambda = 36.12$; $P < 0.001$). El bosque mediterráneo fue el hábitat preferido (en doce de los 19 individuos considerados fue seleccionado en primer o segundo lugar, Tabla 8.4.). Dicho hábitat fue preferido significativamente sobre la fresneda, el matorral y los pinares y eucaliptales (Tabla 8.11.). Tras el bosque mediterráneo, la dehesa fue el siguiente

ZORROS

CON RESPECTO AL AREA TOTAL

(% localizaciones)

	Bo_me	Fres.	Matorral	Dehesa	Pin-Euc.	Marisma	Pradera	RANGO
Bo_me	.	+++	+++	+	+++	+	+	6
Fres.	---	.	+	---	+++	---	---	2
Matorral	---	-	.	---	+++	---	---	1
Dehesa	-	+++	+++	.	+++	+++	+	5
Pin-Euc.	---	---	---	---	.	---	---	0
Marisma	-	+++	+++	-	+++	.	-	3
Pradera	-	+++	+++	-	+++	+	.	4

Tabla 8.11: Matriz de rangos de preferencia de hábitat por los zorros con respecto a su disponibilidad en el area total. Cada elemento representa el signo del valor medio de la relación de preferencia entre el par de hábitats considerado; un signo + significa que el hábitat de la fila era preferido sobre el de la columna, y un signo - significa lo contrario. Un triple signo representa una desviación significativa de cero a $P < 0.05$.

hábitat en orden de preferencia (con el mismo número de individuos seleccionándolo en primer o segundo lugar). Las repoblaciones, hábitat más rechazado, fueron seleccionadas en último lugar por dieciseis de los diecinueve individuos (Tabla 8.4.).

Al considerar el MPC de cada individuo como area disponible, los zorros no se mostraron selectivos en el uso del hábitat durante el PQ ($-N \ln \lambda = 8.62$; $P > 0.05$), ni tampoco durante el PA ($-N \ln \lambda = 6.95$; $P > 0.05$).

8.3.2.4. Solapamiento en el uso del hábitat

Linces y zorros solaparon más en el uso del hábitat durante el PQ ($X = 0.598$, $DS = 0.331$, Fig. 8.1.) que durante el PA ($X = 0.390$, $DS = 0.290$, Fig. 8.1.), siendo estas diferencias significativas (Test de Wilconson, $Z = 5.902$, $N = 98$, $P < 0.001$).

Por el contrario, no hubo diferencias en el solapamiento entre lince y tejones en función de los dos periodos de actividad definidos ($Z = 0.848$, $N = 56$, $P > 0.05$) siendo los valores medios muy similares (0.719 en PQ y 0.717 en PA, Fig. 8.1.).

Zorros y tejones solaparon más en el uso del hábitat durante el PQ ($X = 0.590$, $DS = 0.359$, Fig. 8.1.) que durante el PA ($X = 0.510$, $DS = 0.320$, Fig. 8.1.), siendo esta diferencia significativa ($Z = 2.199$, $N = 112$, $P < 0.05$).

SOLAPAMIENTO EN EL USO DEL HABITAT

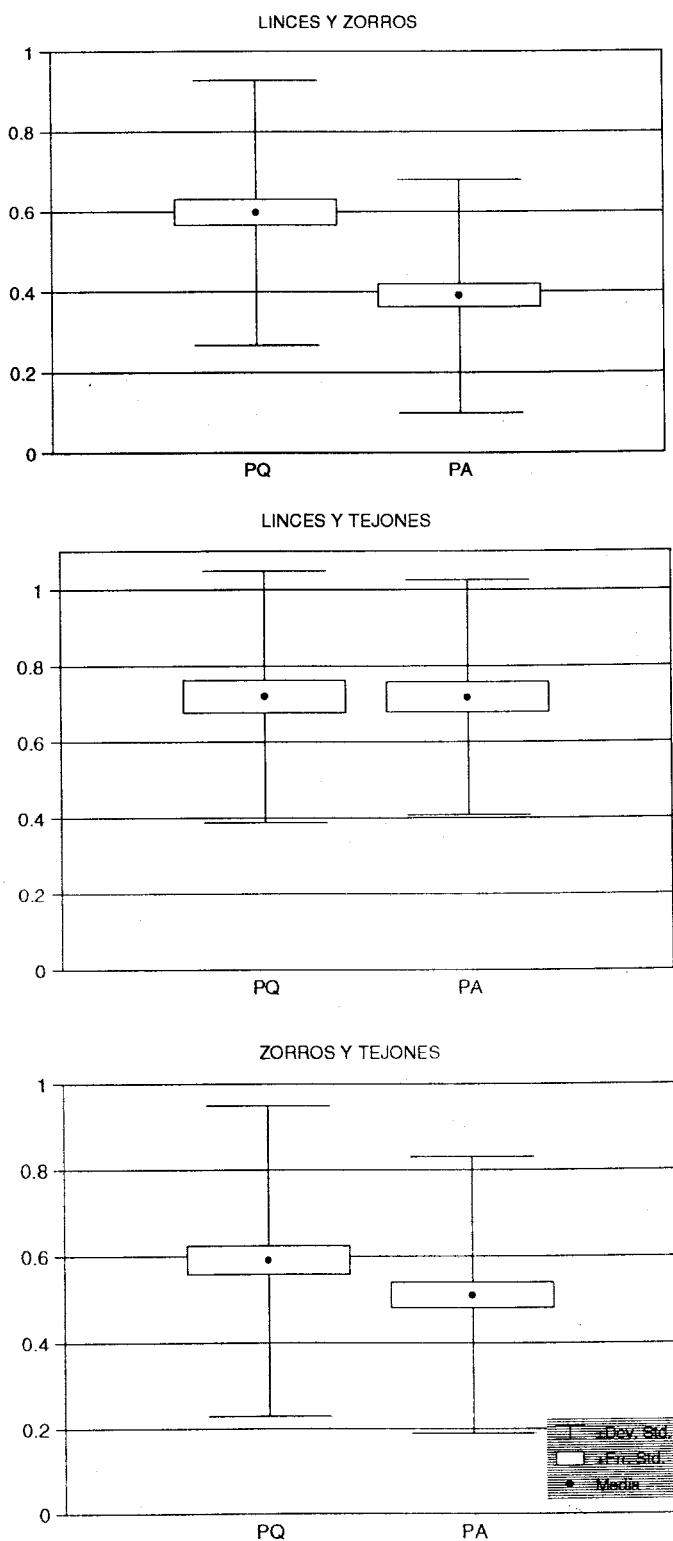


Fig. 8.1: Solapamientos en el uso del hábitat de los tres predadores en los periodos de mínima y máxima actividad relativa del lince (PQ y PA, respectivamente).

8.3.2.5. La abundancia de conejos y el uso del hábitat

Los resultados de los censos de conejos se resumen en la Tabla 8.12. Puede apreciarse como el bosque mediterráneo, la dehesa y la fresneda son, por ese orden, los hábitats con mayor abundancia de conejos. Pinar y marisma son, por ese orden, los hábitats con menores abundancias de conejos. El análisis de la varianza (ANOVA) indicó que la abundancia relativa (nº de conejos observados / Km) varió significativamente en función del hábitat ($F = 4.13$, G.L = 4, $P = 0.013$).

HABITAT	DISTANCIA (Km)	MEDIA (con. /Km)	DS
Dehesa	1.07	3.74	1.48
Marisma	1.76	0.68	0.74
Bo_me	7.66	5.59	4.20
Fresneda	3.71	2.86	2.59
Pinar	3.41	0.58	0.41

Tabla 8.12: Distancia recorrida en cada hábitat durante los censos, abundancia media de conejos y desviación típica (DS). Bo_me = bosque mediterráneo.

En la Fig. 8.2 se representa el número medio de conejos en cada hábitat y el uso de estos hábitats (nº de localizaciones por Km²) por cada especie durante el periodo de máxima actividad. En el caso del lince (Fig. 3), no se aprecia una relación clara entre las dos variables, no existiendo correlación entre ellas (Correlación de Spearman, $r_s = 0.50$, $N = 5$, $P > 0.05$). Se puede apreciar que si bien el bosque mediterráneo (el hábitat con mayor

abundancia de conejos) fue el hábitat más usado por los lincees, la dehesa fue muy poco usado (sólo 4 loc. / Km²) a pesar de ser el segundo hábitat en abundancia de conejos. El alto uso de las fresnedas por los lincees sí parece guardar relación con su abundancia de conejos. Los zorros tampoco mostraron correlación entre el uso del hábitat y la abundancia de conejos ($r_s = 0.60$, $N = 5$, $P > 0.05$). Así por ejemplo, destaca el hecho de que el bosque mediterráneo (el hábitat con más conejos), fuera utilizado por esta especie considerablemente menos que la dehesa, donde la abundancia de conejos es menor (Fig. 8.2). La fresneda, cuya abundancia de conejos es notablemente mayor a la del pinar y la marisma, fue utilizada menos que estos hábitats. En el caso de los tejones existió una correlación positiva entre las dos variables ($r_s = 0.90$, $N = 5$, $P < 0.05$). El bosque mediterráneo y la dehesa son, por ese orden, los hábitats más usados, lo que se relaciona con sus abundancias de conejos. De la misma forma, el pinar (el hábitat con menos conejos) es el hábitat menos usado (1.21 loc / Km²).

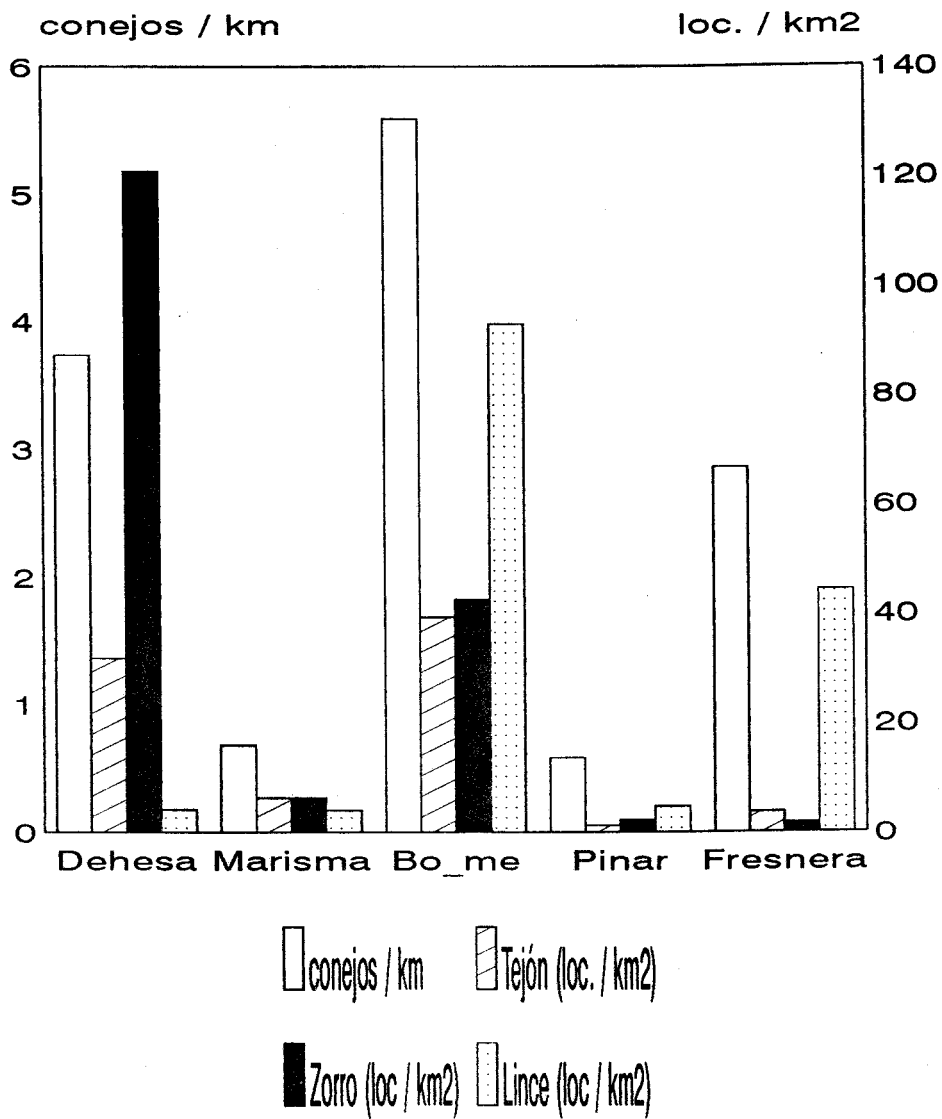


Fig. 8.2: Abundancia de conejos (conejos/km) en cada hábitat y el uso de los predadores (loc/km²).

8.4. - DISCUSION

Al analizar el uso del hábitat en función de su disponibilidad, la definición del hábitat disponible puede originar sesgos (Aebischer y otros, 1993), ya que el uso del hábitat de un animal es el resultado de decisiones a distintos niveles (Wiens, 1973; Johnson, 1980; Poter y Church, 1987). Al analizar el uso del hábitat a dos niveles espaciales hemos podido contrastar los resultados y establecer hasta cierto punto patrones generales que ocurran a ambos niveles.

Los resultados del uso del hábitat indicaron que el bosque mediterráneo fue el hábitat más usado por las tres especies tanto anual como estacionalmente, lo que puede ser explicado en base a que dicho hábitat es rico en presas y tiene una alta cobertura vegetal, que ofrece protección a los predadores. Los siguientes hábitats en importancia de uso difirieron entre especies. En general, puede afirmarse que esta diferencia viene marcada por un mayor uso de la dehesa por parte de zorros y tejones con respecto a los lincees. La menor abundancia de conejos con respecto al bosque mediterráneo y la escasa cobertura vegetal de la dehesa, sugieren que el carácter oportunista de zorros y tejones (Neal, 1986; Ginsberg y Macdonald, 1990) facilita el uso de estos hábitats tan dispares. Otro patrón común en el uso del hábitat entre zorros y tejones fue que mientras en el PQ el bosque mediterráneo fue más utilizado con respecto al PA, la dehesa fue mas utilizada por ambas especies durante el PA con respecto al PQ, lo que sugiere que el primer hábitat fue más usado como lugar de reposo y el segundo como lugar de caza.

Algunas de las diferencias estacionales en el uso del hábitat por cada especie pueden ser explicadas en base a determinados aspectos de su biología y otras son reflejadas en cambios en la ecología trófica. Así, en el caso de los lincees el mayor uso del bosque

mediterráneo en primavera con respecto a las otras dos estaciones debe relacionarse con que dicha estación coincidió con los primeros meses de vida de sus crías (Fedriani, inédito). Durante éste tiempo las madres pasan gran parte del tiempo al cuidado de sus crías, que estuvieron siempre situadas en el bosque mediterráneo. El mayor uso de la marisma en primavera observado por parte de los zorros, también puede estar relacionado con la reproducción de la especie, dado que gran parte de las zorreras de cría se encontraban localizadas en este hábitat. El mayor uso de los pinares y eucaliptales en otoño-invierno con respecto al verano es debido a su uso por dos individuos subadultos, probablemente subordinados. En cuanto a los tejones, las principales diferencias estacionales en el uso del hábitat parecen más relacionadas con estrategias de búsqueda del alimento. Durante el verano el uso de la dehesa y la marisma fue mucho mayor que durante el resto del año. Durante la época estival la abundancia de coleópteros coprófagos en dichos hábitats es muy alta (Fedriani, obs. pers.). Los invertebrados (coleópteros coprófagos, principalmente) representan en los excrementos recogidos en la dehesa el 55% de la biomasa consumida (Capítulo 1), por lo que no es de extrañar dicho comportamiento.

Al considerar el MPCT, las tres especies se mostraron selectivas en el uso del hábitat, siendo el bosque mediterráneo el hábitat preferido por las tres, confirmándose la importancia de este hábitat para dichos predadores. El orden de preferencia de la dehesa por parte de zorros y tejones, también en la selección del hábitat, marcó la diferencia con respecto al lince. Cuando consideramos los MPC de cada individuo como hábitat disponible, los tejones (en ambos periodos) y los lince durante el PQ utilizaron los hábitats de forma no aleatoria. Este resultado está relacionado con el alto uso del bosque mediterráneo por los tejones en ambos periodos y por los lince principalmente en el PQ. Por el contrario, no hubo evidencias de selección del hábitat por los zorros en ambos periodos y los lince durante el

PA dentro de las áreas de campeo individuales.

El solapamiento en el uso del hábitat entre el zorro y el lince fue menor durante el PA con respecto al PQ, cumpliéndose una de nuestras predicciones iniciales. También para lince y tejones se cumplió la predicción inicial, ya que no hubo diferencias entre los solapamientos en el uso del hábitat en ambos periodos. No obstante, conviene recordar que dichos periodos se definieron en base al patrón de actividad de los lince en el área de estudio, por lo que diferencias en el uso del hábitat entre los periodos 'reales' de actividad e inactividad de zorros y tejones pudieran haber sido ocultadas, en especial en el caso del tejón dado que su patrón de actividad fue el más dispar con respecto al del lince (ver Capítulo 2).

De los resultados del uso del hábitat y de su relación con la abundancia de conejos se desprende que, si bien el uso del hábitat por el tejón fue acorde con la abundancia de conejos, en el caso del lince y el zorro parecen existir factores adicionales que influyen en su uso del hábitat. En el caso del lince, el uso de la dehesa fue mínimo a pesar de su alta abundancia relativa de conejos (este hábitat fue el último en cuanto a orden de preferencia por los lince). La escasa protección que ofrece la dehesa, debida a la falta de cobertura vegetal, dificulta la estrategia de caza al acecho del lince (Delibes, 1980), por lo que este resultado era en este sentido esperable. En el caso del zorro, el bosque mediterráneo y la fresneda fueron escasamente utilizados en relación a sus altas abundancias de conejos (Fig. 3). Esto último es difícilmente explicable en base a la vegetación, dado que el carácter oportunista del zorro le hace capaz de utilizar hábitat muy dispares (Ginsberg y Macdonald, 1990), tanto abiertos (e.g. Meia y Weber, 1993) como con alta cobertura vegetal (e.g. Theberge y Wedeles, 1989). El bosque mediterráneo y la fresneda fueron hábitats intensamente utilizados por los lince, por lo que el escaso uso de estos hábitats durante el PA por los zorros es explicado como un mecanismo de evitación de los lince por parte de los zorros. Este comportamiento difiere del

observado, en el mismo área, para las ginetas y meloncillos (Palomares y otros, 1996). Mientras que meloncillos (Palomares y Delibes, 1993) y ginetas (Palomares y Delibes, 1994) rechazaron el bosque mediterráneo (en base a su disponibilidad) tanto durante el periodo de actividad como el de inactividad, esto no ocurrió en el zorro. Es más, dicho hábitat fue el más seleccionado cuando consideramos el MPCT como área disponible. Dos posibles explicaciones, no excluyentes, son barajadas. Por una parte, gran parte del tiempo que los zorros pasaron en el bosque mediterráneo estuvieron inactivos (normalmente, al amparo de un lentisco) por lo que la probabilidad de interactuar con un lince fue baja. En un estudio realizado con Vulpes macrotis en California (USA), se observó como la alta disponibilidad de madrigueras de esta especie dentro de las áreas intensamente utilizadas por los coyotes (Canis latrans) facilitaba el escape de los primeros, potenciales presas de los coyotes (White y otros, 1994). Los zorros grises (Urocyon cinereoargenteus), también consiguen evitar a los coyotes, en este caso gracias a su habilidad para trepar árboles (Cypher, 1993). En nuestro estudio, parece más que probable que la cobertura que ofrecen fundamentalmente los lentiscos, sea usada por los zorros como refugio ante la presencia de un predador como el lince.

En otros carnívoros han sido descritos casos similares. Por ejemplo, el límite sur en la distribución del zorro ártico (Alopex lagopus) es determinado por competencia interespecífica con el zorro rojo y, no por la disponibilidad de recursos tróficos como ocurre para el límite norte de la distribución del zorro rojo (Ginsberg y Macdonald, 1990). El uso de hábitats abiertos por zorros rojos en California fue inferior al esperado en base a la abundancia de la presa básica (liebres), debido a que dichos hábitats eran intensamente utilizados por los coyotes (Theberge y Wedeles, 1989).

En conclusión, aunque las tres especies utilizaron el bosque mediterráneo, nuestros

datos indican un menor uso por parte del zorro de este hábitat (a pesar de ser rico en la presa básica) relacionado con la presencia del lince ibérico. Por el contrario, los tejones usan el hábitat de forma acorde a la abundancia de conejos e independientemente de la presencia o no de lince, lo que es conforme con la falta de interacciones entre lince y tejones.

9. - INTERACCIONES INDIVIDUALES

9.1. - INTRODUCCION

Las interacciones agresivas entre individuos de distinta especie pueden condicionar patrones de ocupación del espacio en un amplio rango de animales (reptiles: e.g. Losos y otros, 1993; aves: e.g. Robinson y Terborgh, 1995; roedores: e.g. Brown y Munger, 1985; mamíferos carnívoros: e.g. Ginsberg y Macdonald, 1990). Entre carnívoros, este fenómeno ha sido ampliamente documentado en cánidos simpátridos (ver revisión de Johnson y otros, 1996), aunque también existen ejemplos entre mustélidos (e.g. Kruuk y otros, 1994), félidos (e.g. Sunquist y Sunquist, 1989), así como entre especies menos relacionadas (e.g. Brainerd y otros, 1995).

Los mecanismos mediante los cuales un predador puede evitar a otro, potencial predador suyo, son muy numerosos (e.g. Fuller y Keith, 1981; Major y Sherburne, 1987; White y otros, 1994) y probablemente exista una gran variación a nivel individual dentro de una misma población. Un reciente trabajo realizado en Doñana (Palomares y otros, 1996), revela como ginetas (Genetta genetta) y meloncillos (Herpestes ichneumon) evitan áreas intensamente utilizadas por los linceos (Lynx pardina), los cuales suponen un riesgo de predación para estos predadores de menor tamaño. En dicho trabajo, los tejones (Meles meles) se presentan como una especie 'inmune' a los linceos, dado que coexisten en las mismas áreas y no se conocen interferencias entre estas especies, por lo no sería esperable que linceos y tejones se evitaran espacialmente o temporalmente. Sin embargo, en dicho trabajo no se resuelve la relación entre zorros (Vulpes vulpes) y linceos, ya que aunque ambas especies pueden interferir (siendo los zorros predados por los linceos), utilizan las mismas

áreas (Palomares y otros, 1996). Una posible explicación, ya tratada, es que los zorros desarrollen algún comportamiento espacial de evitación de los lince, como permanecer inactivos donde y cuando los lince estuvieran activos y/o utilizar durante la actividad áreas no frecuentadas por los lince. Otras posibles estrategias contempladas fueron que los zorros mantuvieran distancias con respecto a los lince suficientemente grandes como para evitar el encuentro con éstos y/o que usaran poco las áreas de solapamiento con los lince, o que las usaran cuando éstos no estuvieran presentes. Las estrategias de 'evitación', se previeron más probables durante el periodo de máxima actividad de las especies, que es cuando a su vez son más probables las interferencias agresivas (e.g. White y otros, 1994). La relación entre zorros y tejones suele ser de tolerancia, aunque también se han descrito agresiones entre estas especies (Neal y Cheeseman, 1996), por lo que no tuvimos unas expectativas claras sobre qué tipo de relaciones espaciales.

El objetivo general de este apartado fue estudiar las interacciones entre individuos de diferentes especies, valorando el efecto que el lince pudiera tener en el comportamiento espacial de zorros y tejones. Este objetivo general incluye los siguientes objetivos concretos:

1. Evaluar si pares de individuos de diferente especie (que coexisten espacialmente) tienden hacia la agregación o repulsión espacial a lo largo del ciclo circadiano y durante sus respectivos periodos de máxima actividad.

2. Examinar para cada par de individuos el uso que hacen del área de solapamiento, contrastando si éste es proporcional a su tamaño y si la presencia de uno de los individuos influye en el uso del área de solapamiento por el otro individuo.

3. Evaluar la validez de los métodos empleados para el estudio de las interacciones individuales apartir de pares de individuos (de la misma especie) cuya relación social sea conocida y pares de individuos de la misma especie no relacionados.

9.2. - METODOS

Para analizar interacciones individuales y dado que el solapamiento espacial entre dos individuos está directamente relacionado con la probabilidad de que interactúen (Minta, 1992, 1993), descartamos los pares de individuos (tanto intra como interespecíficos) cuyos índices de solapamiento espacial no superaron el 10%, al menos durante un periodo estacional. Para el cálculo de solapamiento espacial utilizamos el índice de Cole (1949), cuya fórmula puede ser consultada en el apartado 8.2.1. En este caso, en la fórmula de Cole, A y B corresponden a los tamaños de los MPC del 95 % de dos individuos y AB corresponde al tamaño del área que comparten ambos individuos.

Estimamos las interacciones entre pares de individuos aplicando dos métodos:

Método 1: El efecto de cada individuo radio-equipado sobre otro fue valorado mediante una modificación del 'análisis del vecino más próximo' desarrollado por Clark y Evans (1954). A partir de las localizaciones simultáneas de cada par de individuos se calculó la distancia media (D_{OBS}) entre ellos. Por otra parte, todas las localizaciones (simultáneas más no simultáneas) de un par de individuos, obtenidas durante el periodo en que fueron radio-rastreados simultáneamente, se enfrentaron y se alteró aleatoriamente el orden de las localizaciones de uno de los individuos, calculándose así una distancia media simulada entre ambos individuos (D_{ale_1}). Dicho proceso fue repetido 5000 veces y cada vez, se comparó las D_{ale_1} con la D_{OBS} , anotándose si esta última era mayor o menor a cada D_{ale_1} . Así obtuvimos una probabilidad (P) de que la D_{OBS} fuera menor a las distancias medias simuladas (D_{ale_1}), que indicó la probabilidad de que ambos individuos estuvieran agregados. Obviamente, $1 - P$ indicó la probabilidad de la D_{OBS} fuera mayor a las distancias medias simuladas (D_{ale_1}), es decir que existiera repulsión entre los individuos. En la descripción de los resultados,

asumimos que valores de P mayores o iguales a 0.8 indicaron atracción y menores o iguales a 0.2 repulsión entre dos individuos. Asumimos que otros valores de P, indicaron indiferencia entre un par de individuos.

Método 2: Desarrollado por Minta (1992) para el estudio de relaciones sociales entre tejones americanos (Taxidea taxus) radio-rastreados. Utilizando localizaciones simultáneas de un par de individuos, construimos una tabla de contingencia de 2 x 2 y comparamos las frecuencias observadas de presencia o ausencia en el área de solapamiento entre estos con las frecuencias esperadas basadas en el tamaño del área de solapamiento con respecto al área de campeo de cada individuo. Un test chi-cuadrado total (con tres grados de libertad) fue dividido, de forma análoga a la partición realizada en la suma de cuadrados en un análisis de la varianza, en dos análisis espaciales "efectos principales" y un análisis temporal "interacción": $\chi^2_{TOT} = \chi^2_A + \chi^2_B + \chi^2_{IXN}$. Sin embargo, la significación de la chi-cuadrado total no fue condición necesaria para examinar la significación de cada componente, dado que son independientes entre ellos (Mather, 1964; Sokal y Rohlf, 1981). Los "efectos principales" (χ^2_A y χ^2_B) evalúan las hipótesis de que ambos individuos utilizan el área de solapamiento como sería esperable por su tamaño con respecto al tamaño del área de campeo de cada individuo. La "interacción" (χ^2_{IXN}) evalúa si el uso del área de solapamiento de un individuo es afectado por el uso de dicho área por el otro individuo. Cuando la interacción es significativa, los productos cruzados (SIMPRES11, BONLY12, AONLY21 y SIMABS22) proporcionan la información necesaria para saber si la relación entre el par de individuos es de atracción o repulsión. Es más, también indican en que medida contribuye cada individuo a dicha relación.

Este análisis proporciona tres tipos básicos de relaciones (Minta, 1992): *espaciales*,

temporales y mixtas. Las *relaciones espaciales* indican que el uso del área de solapamiento por un individuo no es acorde al tamaño de esta. Estas relaciones pueden ser de tres tipos:

1. Simples: cuando un sólo individuo muestra este uso del área de solapamiento desacorde con su tamaño. 2. Simétricas: cuando ambos individuos muestran un uso del área de solapamiento mayor al esperado (simétricas de atracción) o menor al esperado (simétricas de repulsión). 3. Asimétricas: cuando un individuo muestra un uso del área de solapamiento mayor al esperado (atracción) y el otro muestra un uso del área de solapamiento menor al esperado (repulsión). Las *relaciones temporales* indican que la presencia o no de un individuo en el área de solapamiento modifica el uso que hace de ésta el otro individuo. Pueden ser de atracción, cuando la presencia de un individuo hace que el otro utilice el área de solapamiento más de lo esperado, o de repulsión, cuando ocurre lo contrario. Las *relaciones mixtas* implican relaciones espaciales y temporales en un mismo par de individuos. Cuando el MPC del 95 % de un individuo quedó completamente englobado dentro del MPC del 95 % del otro, o el número de localizaciones simultáneas fue inferior a diez este análisis no pudo llevarse a cabo.

Ambos análisis se aplicaron dos veces para cada par de individuos, primero utilizando el conjunto total de localizaciones simultáneas (que denominamos PT) y posteriormente utilizando una submuestra de localizaciones simultáneas correspondientes a los periodos de máxima actividad relativa de los dos individuos (PA; ver apartados 7.3.1. - 7.3.3.). En ambos análisis las localizaciones de un par de individuos se consideraron simultáneas cuando fueron obtenidas en un intervalo de tiempo menor o igual a dos horas (e.g. Major, 1983). El número total de localizaciones simultáneas utilizadas fue: Lince-Lince: 875, Zorro-Zorro: 1184, Tejón-Tejón: 153, Lince-Zorro: 1188, Lince-Tejón: 525, Zorro-Tejón: 989. Los análisis se llevaron a cabo asistidos por programación en lenguaje SAS (SAS Institute Inc.,

1990). El nivel de significación para ambos análisis fue definido como $p \leq 0.05$.

Aunque nuestro objetivo principal fue estudiar relaciones espaciales y temporales interespecíficas, analizamos también las relaciones entre pares de la misma especie. La razón de ello fue que entre pares intraespecíficos pudimos estimar con mucha fiabilidad cuál era su relación social (de existir alguna) y así utilizarlos como 'pares control', que evaluarían la eficiencia de los métodos propuestos para el análisis de las interacciones individuales. En base a los conocimientos previos sobre la organización social de los lince (e.g. Ferreras y otros, en prensa) y los tejones (Rodríguez y otros, 1996) en Doñana, tuvimos las siguientes expectativas sobre las interacciones individuales intraespecíficas de estas dos especies:

1. Entre lince relacionados socialmente (e.g. madre-cría) las expectativas fueron: solapamientos amplios, agregación y un alto uso de las áreas de solapamiento en relación a su tamaño.

2. Entre lince no relacionados esperábamos bajos solapamientos, repulsión espacial y un uso de las áreas de solapamiento por debajo de lo esperado, en especial al considerar el periodo de actividad de la especie.

3. Entre tejones del mismo grupo social esperamos solapamientos altos, agregación considerando el ciclo circadiano completo y usos de las áreas de solapamiento mayores a los esperados. Al considerar el periodo de máxima actividad cabía esperar indiferencia o repulsión dado su carácter de 'forrajadores solitarios'.

4. Entre tejones de distinto grupo social las expectativas fueron de bajos solapamientos, repulsión y evitación de las áreas de solapamiento.

Los conocimientos sobre la organización social de los zorros en Doñana son muy escasos, por lo que nuestras predicciones iniciales debieron basarse en lo conocido en otros países (e.g. Macdonald, 1981). En general las sociedades de zorros son flexibles y complejas,

pudiendo coexistir en un mismo área un macho adulto dominante y varias hembras (de distinta 'clase social') además de los cachorros de cada año (Macdonald, 1981; Doncaster y Macdonald, 1991). En base a esto, era esperable que individuos del mismo grupo social mostraran agregación. No obstante, dado que dentro de un mismo grupo social se establecen relaciones de dominancia jerárquica cabría esperar otros tipos de relaciones espaciales entre ellos. El comportamiento entre individuos de distinto grupo social es territorial, por lo que nuestras expectativas fueron: solapamientos bajos, repulsión y un bajo uso de las áreas de solapamiento.

9.3. - RESULTADOS

9.3.1. *Interacciones individuales intraespecíficas*

9.3.1.1. *Interacciones entre lince*

Estudiamos las interacciones individuales entre lince a partir de tres hembras reproductivas residentes (L53, L41 y L62), un macho adulto residente (L54), y dos machos subadultos (L55 y L62). Las relaciones sociales entre estos individuos fueron estimadas 'a priori', por medio de los solapamientos espaciales y los numerosos avistamientos que durante el trabajo de campo pudimos realizar. Los MPC del 95% de las tres hembras adultas se representan en la Fig. 9.1. El solapamiento total entre las hembras L53 y L41 fue del 23%, y del 29% para las hembras L41 y L62 (Tabla 9.2.), mientras que L53 y L62 no solaparon en absoluto (Fig. 9.1). Aunque L41 presentan un cierto solapamiento espacial con las otras

dos hembras, sus respectivos centros de actividad fueron exclusivos.

El macho adulto L54 y la hembra adulta L53 presentaron un solapamiento total del 50% (Fig. 9.2), aunque estacionalmente solaparon hasta el 85%. Ambos individuos fueron observados juntos en numerosas ocasiones. Por su parte, el subadulto L55 solapó con la hembra L53 en un 67% y con el macho L54 en un 69%. También realizamos numeros.

MPC DEL 95% DE L53, L41 Y L62

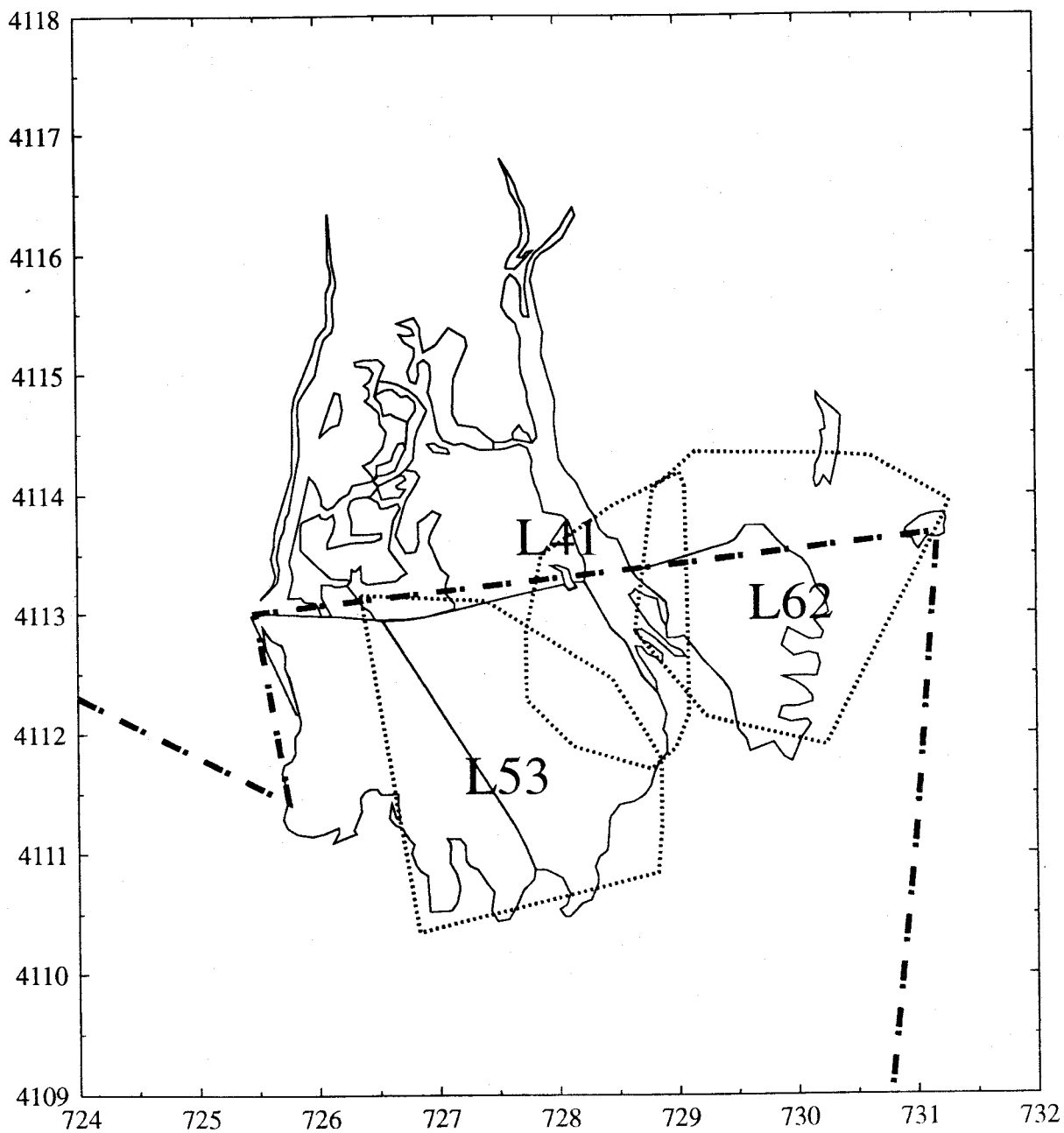


Fig. 9.1: Mínimos polígonos convexo del 95 % de las localizaciones (en trama discontinua) de las tres lince adultas (L53, L41 y L62) durante el periodo en que coexistieron temporalmente (diciembre de 1993 a octubre de 1994).

MPC DEL 95% DE L53 Y L54

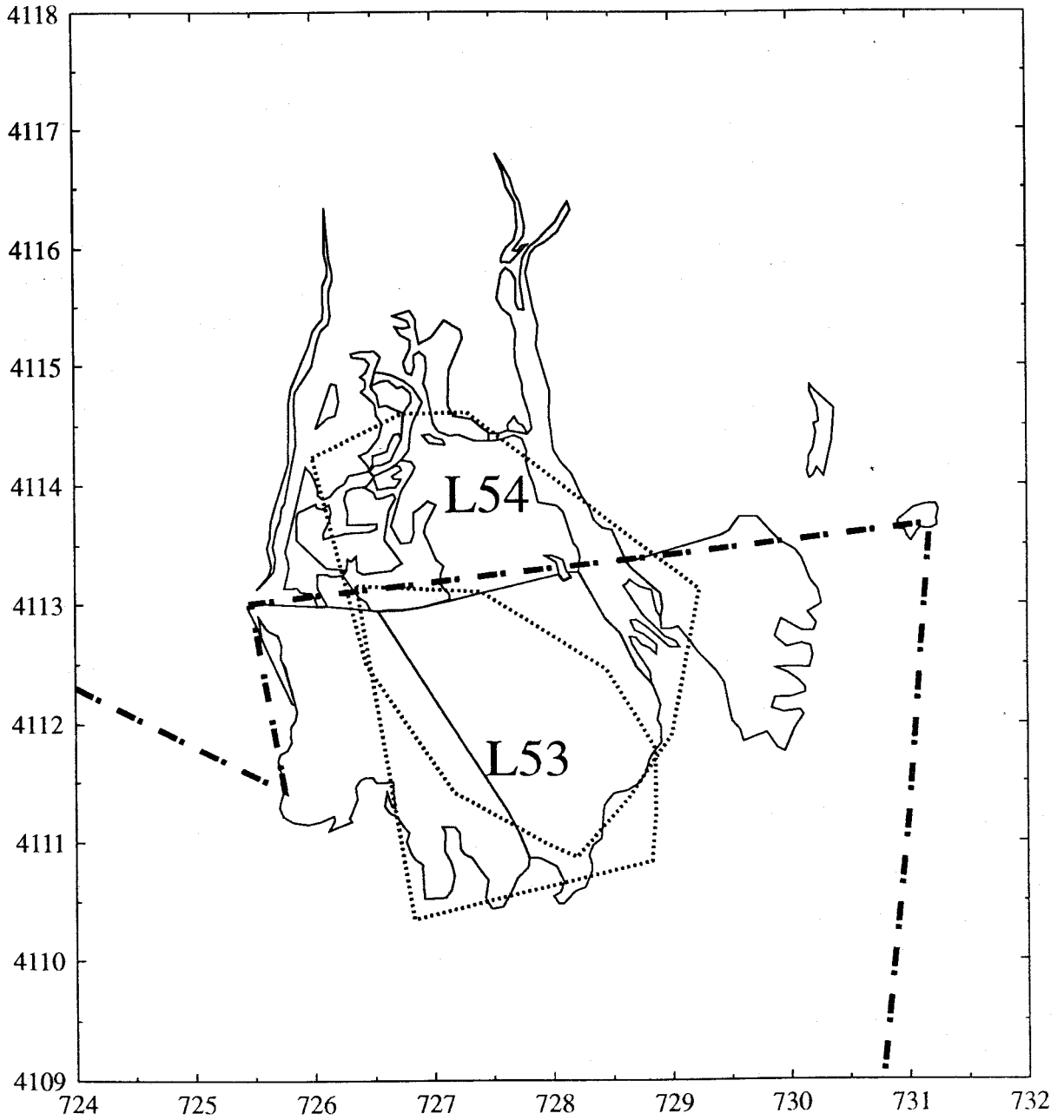


Fig. 9.2: Mínimos polígonos convexo del 95 % de las localizaciones (en trama discontinua) del lince macho L54 y la hembra L53 desde diciembre de 1993 a octubre de 1994.

avistamientos de L55 con L53 e incluso con L54, por lo que asumimos que L55 era hijo de L53 y, que L54 y L55 fueron individuos relacionados socialmente (padre-cría?).

La hembra L41 mostró un área de campeo situado entre los de las hembras L53 y L62 (ver Fig 9.1). En su área de campeo pudimos comprobar, en algunas ocasiones, la presencia de un macho adulto, el cual fue capturado poco después de finalizar este estudio y su área de campeo solapó ampliamente con la de L41 (Calzada, com. pers.). Conviene aclarar que aunque L41 presentó un solapamiento del 40% con el macho L54 considerando los casi dos años que fueron radio-rastreados simultáneamente, esto fue debido a 'algunas excursiones' realizadas por el macho fuera de su área habitual. Prueba de esto último es que el solapamiento estacional entre L54 y L41 fue sólo entre el 17% y 20%, y que nunca los localizamos u observamos juntos.

La hembra L62 (cuya área se situó al este de la de L41, ver Fig 9.1) era la madre de L61, a juzgar por la veces en que fueron localizados juntos o próximos y por el hecho de que el área de campeo de la hembra quedó completamente incluido en el de L61. En dicha área también fue observado un macho adulto, probablemente distinto a los dos ya mencionados.

Distancias de separación

Entre pares de lincees relacionados socialmente se dieron las siguientes interacciones individuales (Tabla 9.1.): como cabía esperar, el par madre-cría L53-L55 mostró agregación significativa tanto durante el ciclo circadiano completo como considerando sólo el periodo de máxima actividad ($P \geq 0.997$, en los dos casos). También el par formado por el macho adulto L54 y el macho subadulto L55 mostró atracción tanto al considerar el ciclo circadiano completo ($P = 0.997$) como cuando consideramos sólo el periodo de máxima actividad de

INDIVIDUOS	TOTAL			MAXIMA ACTIVIDAD		
	Dobs±DS	P	Rel.	Dobs±DS	P	Rel.
L41-L53	1.498±0.687	0.995	A	1.553±0.676	0.170	I
L41-L54	1.610±0.818	0.908	I	1.790±0.851	0	R
L41-L61	1.329±0.908	0.782	I	1.335±1.070	0.724	I
L41-L62	1.596±0.680	0.972	A	1.588±0.684	0.978	A
L41-T60	1.230±0.411	0.433	I	1.036±0.427	1	A
L53-L54	1.307±0.868	0.917	I	1.390±0.918	0.334	I
L53-L55	0.870±0.570	0.997	A	0.841±0.609	0.999	A
L53-T43	0.798±0.360	0.689	I	1.002±0.505	0	R
L53-T46	1.474±0.735	0.565	I	1.685±0.432	0	R
L53-T47	1.019±0.666	0.999	A	0.935±0.500	1	A
L53-T49	1.004±0.559	0.524	I	0.984±0.757	0.784	I
L53-T58	1.959±0.785	0.365	I	2.358±0.787	0	R
L53-Z235	1.175±0.647	0.950	A	1.650±0.582	0	R
L53-Z239	1.958±0.920	0.108	I	2.399±0.804	0	R
L53-Z247	1.859±0.655	0.441	I	2.052±0.578	0	R
L53-Z249	1.376±0.956	0.410	I	1.970±0.858	0	R
L53-Z282	1.649±0.575	0.999	A	1.982±0.653	0	R
L53-Z999	1.661±0.710	0.447	I	1.840±0.654	0	R
L54-L55	0.946±0.526	0.997	A	1.007±0.538	0.979	A
L54-T43	1.044±0.558	0.932	I	0.737±0.422	1	A
L54-T47	1.692±1.088	0.999	I	1.711±0.986	0.999	A
L54-T58	1.929±0.834	0.202	I	1.873±0.994	0.535	I
L54-Z235	1.569±0.886	1	A	1.715±0.779	0.058	I
L54-Z239	2.063±1.227	0.508	I	2.428±0.998	0	R
L54-Z249	1.558±1.174	0.790	I	1.739±0.947	0	R
L54-Z282	1.847±0.638	0.508	I	1.985±0.720	0	R
L54-Z999	1.741±0.852	0.267	I	1.708±0.693	0.753	I
L55-T43	0.601±0.437	0.977	A	0.817±0.705	0.001	R
L61-L62	0.759±0.633	1	A	0.773±0.740	1	A
L61-T44	0.767±0.335	0.989	A	0.954±0.163	0	R
L62-T44	0.840±0.493	1	A	1.032±0.641	0.992	A
L62-T60	1.352±0.546	0.999	A	1.241±0.452	1	A
L62-Z250	0.925±0.532	0.999	A	1.074±0.683	0.087	I
T44-T60	0.766±0.580	0.870	I	1.059±0.561	0	R
T46-T47	0.656±0.692	1	A	0.877±0.642	0.992	A
T47-T49	0.429±0.528	1	A	0.876±0.708	0	R
Z235-T43	0.541±0.447	1	A	0.948±0.822	0	R
Z235-T46	0.918±0.519	0.774	I	0.862±0.505	0.969	A
Z235-T47	0.826±0.600	0.996	A	1.219±0.573	0	R
Z235-T49	0.773±0.649	0.963	A	1.564±0.687	0	R
Z235-Z239	1.275±0.638	1	A	1.220±0.629	1	A
Z235-Z247	1.077±0.519	0.975	A	0.840±0.387	1	A
Z235-Z249	0.905±0.664	1	A	1.126±0.547	0.714	I
Z235-Z999	1.161±0.450	0.999	A	1.034±0.435	1	A
Z239-T46	1.383±0.610	0.910	I	1.231±0.651	1	A
Z239-T47	1.714±0.708	0.910	I	2.120±0.620	0	R

Z239-Z247	0.943±0.650	1	A	0.738±0.467	1	A
Z239-Z249	1.163±0.777	1	A	1.020±0.825	1	A
Z239-Z999	0.982±0.649	0.998	A	0.889±0.539	1	A
Z247-T47	1.587±0.583	0.344	I	1.790±0.628	0	R
Z247-T49	1.559±0.581	0.202	I	1.519±0.542	0.692	I
Z247-Z249	1.291±0.644	0.998	A	1.118±0.644	1	A
Z247-Z999	0.866±0.607	1	A	0.737±0.367	1	A
Z249-T47	1.187±0.945	0.787	I	1.503±0.893	0	R
Z249-T49	1.374±0.973	0.873	I	1.812±0.809	0	R
Z249-Z277	1.378±0.881	0.876	I	2.050±1.052	0	R
Z249-Z999	1.156±0.581	1	A	1.067±0.599	1	A
Z250-T44	0.859±0.444	0.999	A	0.958±0.499	0.173	I
Z282-T58	0.956±0.720	0.872	I	1.254±0.805	0	R
Z282-Z999	1.026±0.477	0.957	I	0.923±0.396	1	A
Z999-T46	1.317±0.506	0.515	I	0.891±0.417	1	A
Z999-T47	1.652±0.502	0.007	A	1.625±0.592	0.095	I
Z999-T58	1.243±0.487	0.995	A	1.090±0.446	1	A

Tabla 9.1: Pares de individuos, distancia media observada (Dobs, Km) y desviación estandard, calculadas a partir de la muestra total de localizaciones simultaneas y de la submuestra correspondiente a los periodos de máxima actividad de las especies. P = probabilidad de que las distancias medias observadas sean mayores a una muestra de 5000 distancias medias obtenidas al azar, y relación espacial estimada (Rel.; A = atracción; R = repulsión; I = indiferencia). Lxx = lince; Txx = tejones; Zxxx = zorros.

los lince (P = 0.979). El macho L54 y la hembra L53 mostraron agregación al considerar el ciclo circadiano completo (P = 0.917), aunque durante el periodo de máxima actividad no hubo evidencias de agregación entre ellos (P = 0.334). Por su parte, la hembra adulta L62 y macho subadulto L61 (madre y cría, respectivamente) mostraron agregación significativa tanto durante el ciclo circadiano completo (P = 1) como al considerar sólo el periodo de máxima actividad.

Considerando el ciclo circadiano completo, en tres de los cuatro pares de lince no relacionados socialmente P fue mayor a 0.8, lo que indica agregación entre ellos. Sin embargo, al considerar sólo el periodo de máxima actividad relativa, en dos pares (formados por individuos adultos L41-L53 y L41-L54) hubo tendencia hacia la repulsión (P = 0.170 y P = 0, respectivamente), en otro caso hubo indiferencia (P = 0.724) y en otro se mantuvo la agregación (L41-L62; en éste caso fuera de nuestras expectativas iniciales).

Uso de las áreas de solapamiento

Entre lince en los que hubo algún lazo social se detectaron las siguientes relaciones individuales significativas (Tablas 9.2. y 9.3.):

Como cabía esperar, el macho adulto L54 y la hembra adulta L53 usaron el área que compartían por encima de lo esperado (P_A y P_B < 0.001). Además la presencia de uno de los individuos en el área de solapamiento influyó en el uso que hizo de ésta el otro (P_IXN < 0.001). El valor de SIMPRE11 indica que ambos individuos estuvieron simultáneamente en el área de solapamiento 2.4 veces más de lo esperado y, el valor de SIMABS22 indica que estuvieron simultáneamente fuera de dicha área diez veces menos de lo esperado, lo que indica atracción entre ellos. El valor de BONLY12 y de AONLY21

	ALPHA	BETA	N	COLE	L_A	PROB_A	L_B	PROB_B	L_IXN	PROB_IXN	SIMPRE11	BONLY12	AONLY21	SIMABS22
1	L41	L53	237.0	23.3	0.07	.623729	0.27	.064686	0.08	.606343	1.39	1.17	0.96	0.93
2	L41	L54	171.0	40.5	1.73	.000000	-0.22	.218609	-0.14	.621076	1.06	0.18	1.32	0.24
3	L41	L61	65.0	21.2	-0.01	.982253	1.03	.000040	-0.47	.074377	1.47	2.57	0.91	0.72
4	L41	L62	91.0	29.5	-0.40	.089306	-1.11	.000900	0.29	.391170	0.37	0.41	0.89	1.37
5	L41	T60	36.0	22.0	-0.59	.248166	-0.70	.131385	-0.18	.798515	0.03	0.70	0.80	1.23
6	L53	L54	182.0	49.5	1.36	.000000	1.55	.000000	0.74	.000154	2.44	0.68	0.53	0.10
7	L53	L55	56.0	67.5	1.07	.017032	0.44	.128056	0.35	.422914	1.38	0.40	0.85	0.40
8	L53	T43	38.0	33.2	-1.00	.074353	-1.19	.035268	1.37	.211300	0.43	1.07	0.03	3.87
9	L53	T46	62.0	24.3	-0.64	.087218	0.59	.020690	-0.23	.510336	0.81	1.67	0.51	0.91
10	L53	T47	104.0	45.1	0.26	.183916	1.91	.000000	0.13	.449869	2.17	1.74	0.36	0.22
11	L53	T49	51.0	39.5	0.23	.429655	1.39	.000088	0.30	.346657	1.82	1.33	0.30	0.39
12	L53	T58	29.0	25.6	-1.12	.093271	-1.44	.007149	0.51	.508860	0.03	0.40	0.57	1.57
13	L53	Z235	164.0	20.7	-0.16	.481798	1.19	.000000	0.16	.377428	2.09	1.95	0.38	0.65
14	L53	Z239	137.0	24.3	-0.89	.000046	0.64	.000428	-0.10	.639034	1.02	1.93	0.40	1.09
15	L53	Z247	118.0	42.4	-0.71	.000887	-1.79	.000000	0.70	.001353	0.28	0.28	0.91	2.13
16	L53	Z249	124.0	60.8	0.02	.893989	0.45	.029717	0.00	.998982	1.15	1.12	0.73	0.71
17	L53	Z282	26.0	14.4	-0.13	.858663	-2.29	.001356	0.00	.998545	0.04	0.16	1.35	1.47
18	L53	Z999	158.0	39.3	-0.73	.000325	-0.67	.000032	0.40	.038607	0.49	0.78	0.66	1.67
19	L54	L55	73.0	68.6	2.94	.000005	1.39	.000017	1.56	.004955	1.84	0.01	0.41	0.16
20	L54	T43	33.0	19.8	-0.21	.727054	1.02	.070051	0.24	.800553	1.07	1.19	0.03	0.47
21	L54	T47	32.0	25.4	-0.76	.199488	-0.36	.337270	0.11	.850374	0.40	0.89	0.60	1.27
22	L54	T58	80.0	28.1	0.48	.058508	2.74	.000000	0.37	.231159	2.22	1.40	0.18	0.08
23	L54	Z235	128.0	36.3	0.45	.108606	0.98	.000000	-0.35	.200725	1.65	1.73	1.44	0.59
24	L54	Z239	104.0	43.4	-0.71	.003388	0.84	.000518	-0.29	.287084	0.73	1.51	0.33	0.64
25	L54	Z249	104.0	48.4	0.29	.141747	1.14	.037569	0.66	.235880	1.32	0.94	0.01	0.50
26	L54	Z282	34.0	30.6	-1.09	.058461	-1.96	.000018	1.14	.045111	0.27	0.23	0.51	2.06
30	L61	T44	32.0	24.3	-2.08	.006917	1.05	.001962	-1.15	.046493	0.03	2.59	0.20	0.85
32	L62	T60	28.0	24.1	-1.12	.106873	0.45	.236404	-0.13	.830467	0.58	1.50	0.28	0.98
33	L62	Z250	91.0	62.2	0.21	.308435	0.23	.744705	-0.87	.224736	1.10	0.93	1.73	0.01
34	T44	T60	43.0	63.8	0.55	.136296	0.94	.009534	0.27	.504929	1.54	0.87	0.59	0.37
35	T46	T47	57.0	80.7	-0.26	.575902	1.01	.008039	-0.63	.359005	1.18	1.77	0.48	0.02

ALPHA	BETA	N	COLE	L_A	PROB_A	L_B	PROB_B	L_IXN	PROB_IXN	SIMPRE11	BONLY12	AONLY21	SIMABS22	
36	T47	T49	53.0	62.9	2.24	.000000	0.68	.142253	0.73	.119057	1.98	0.18	0.88	0.22
37	Z235	T43	39.0	20.7	1.92	.000000	-0.35	.316620	-1.06	.000105	1.47	0.67	4.94	0.47
38	Z235	T46	59.0	65.8	1.07	.058924	-1.03	.000185	-0.53	.306356	0.59	0.24	1.67	0.54
39	Z235	T47	100.0	66.6	0.10	.885186	1.31	.000000	0.64	.383689	1.58	0.90	0.41	0.91
40	Z235	T49	50.0	34.5	1.28	.000002	-0.49	.100207	-0.57	.022200	1.26	0.55	2.78	0.61
41	Z235	Z239	121.0	30.1	-0.08	.646104	-0.19	.417681	0.03	.900758	0.84	0.88	1.00	1.09
42	Z235	Z247	90.0	58.4	0.68	.007328	-0.38	.072419	-0.32	.196280	0.93	0.61	1.51	0.61
43	Z235	Z249	85.0	65.5	0.73	.103395	-1.02	.000011	-0.51	.239351	0.56	0.39	1.61	0.64
44	Z235	Z999	112.0	35.7	-0.31	.113845	0.03	.877868	-0.57	.009565	0.41	1.45	1.01	0.98
45	Z239	T46	54.0	53.8	0.33	.229031	-0.88	.000847	-0.29	.236186	0.82	0.68	2.31	1.41
46	Z239	T47	95.0	43.8	0.26	.205985	-2.20	.000000	-0.13	.521976	0.27	0.14	2.00	1.60
47	Z239	Z247	98.0	71.4	0.16	.456769	1.04	.018226	-0.13	.761941	1.14	1.01	0.51	0.20
48	Z239	Z249	94.0	58.9	0.06	.770493	-0.46	.027992	0.42	.059721	0.94	0.48	1.12	1.49
49	Z239	Z999	111.0	68.9	0.66	.001067	0.52	.454260	-0.32	.653110	1.30	0.69	1.11	0.01
50	Z247	T47	97.0	39.7	-1.22	.000004	-0.71	.001831	0.39	.129100	0.26	0.85	0.51	1.74
51	Z247	T49	54.0	25.7	-1.54	.003120	-0.45	.177938	0.06	.913520	0.02	0.92	0.36	1.34
52	Z247	Z249	116.0	82.7	-0.12	.743661	-0.70	.000160	-0.06	.874087	0.78	0.94	1.59	1.61
53	Z247	Z999	119.0	57.0	0.55	.003117	0.81	.000726	0.16	.488463	1.53	0.90	0.72	0.37
54	Z249	T47	93.0	51.7	0.88	.000023	1.27	.000024	0.59	.021884	2.01	0.79	0.48	0.29
55	Z249	T49	55.0	33.4	0.55	.047817	1.35	.000017	0.14	.601021	2.15	1.37	0.75	0.30
56	Z249	Z277	59.0	18.3	-1.90	.001387	-0.07	.849541	-0.13	.849819	0.02	1.18	0.21	1.22
57	Z249	Z999	139.0	59.3	-0.69	.000160	1.16	.001525	-0.51	.142319	0.70	1.45	0.33	0.36
58	Z250	T44	61.0	43.5	-0.33	.219257	0.78	.002384	-0.63	.016018	0.87	1.90	0.79	0.56
59	Z282	T58	31.0	74.3	1.33	.018214	-0.02	.954159	0.16	.776871	1.28	0.29	1.23	0.50
60	Z282	Z999	40.0	61.4	0.40	.208573	-0.44	.349288	-1.35	.007818	1.03	0.89	3.18	0.03
61	Z999	T46	60.0	52.9	-0.45	.080319	-1.10	.000108	-0.27	.281417	0.18	0.91	1.42	1.60
62	Z999	T47	104.0	49.2	-0.12	.540392	-1.93	.000000	0.22	.327838	0.27	0.17	1.45	1.74
63	Z999	T58	37.0	38.6	-0.37	.263038	-0.17	.646061	-0.32	.388493	0.51	1.30	0.96	1.14

Tabla 9.2: Relaciones individuales entre de individuos (alpha y beta) considerando el PT. Número de localizaciones simultáneas (N), índice de solapamiento espacial (COLE), coeficientes de asociación espacial (L_A, L_B) y de la interacción (L_IXN) junto a sus respectivas probabilidades (PROB_A, PROB_B, PROB_IXN). Se indica también el valor de los productos cruzados (SIMPRE11, BONLY12, AONLY21, SIMABS22).

sugieren que ambos contribuyeron en similar medida a esta atracción. Esta relación mixta de atracción tanto espacial como temporal entre estos dos lince se dió también considerando sólo el periodo de máxima actividad (Tabla 9.3.).

Entre el macho L54 y el subadulto L55 existió una relación mixta de atracción ($P_A < 0.001$; $P_B < 0.001$; $P_{IXN} = 0.005$) al considerar el ciclo circadiano total. Los 'productos cruzados' indican que el uso simultáneo del área de solapamiento fue 1.8 veces mayor a lo esperado, mientras que la ausencia simultanea fue más de cinco veces menor a lo esperado. El mayor valor de AONLY21 con respecto al de BONLY12, indica que el macho adulto (L54) utilizó más en solitario el área de solapamiento que el subadulto (L55). Al considerar sólo el periodo de máxima actividad la relación mixta de atracción (temporal y espacial) se mantuvo (Tabla 9.3.).

Considerando el ciclo circadiano completo la relación entre la hembra adulta L53 y su cría L55, fue de atracción espacial por parte de la hembra ($P_A = 0.017$) y aunque L55 también usó el área de solapamiento más de lo esperado, las diferencias no fueron significativas para este individuo ($P_B = 0.128$). El área de campeo de la hembra adulta L62 quedó completamente englobada dentro de la de su cría L61, por lo que no pudo llevarse a cabo el análisis de uso del área de solapamiento.

Entre lince no relacionados socialmente, se dieron las siguientes relaciones individuales significativas:

	ALPHA	BETA	N	COLE	L_A	PROB_A	L_B	PROB_B	L_IXN	PROB_IXN	SIMPRE11	BONLY12	AONLY21	SIMABS22
1	L41	L53	134.0	23.3	-0.13	.520549	0.30	.119026	0.06	.795379	1.23	1.26	0.81	0.97
2	L41	L54	104.0	40.5	1.63	.000015	-0.67	.010263	-0.44	.271781	0.73	0.15	1.43	0.28
3	L41	L61	33.0	21.2	0.85	.012606	1.01	.004440	-0.26	.424354	2.31	2.08	1.48	0.43
4	L41	L62	47.0	29.5	0.27	.351056	-2.01	.001043	-0.16	.732798	0.24	0.13	1.50	1.15
5	L41	T60	13.0	22.0	-0.16	.828572	0.35	.553569	-1.08	.265286	0.08	1.57	1.15	0.84
6	L53	L54	109.0	49.5	1.04	.000370	1.54	.000000	0.62	.009716	2.37	0.86	0.51	0.17
7	L53	L55	34.0	67.5	0.76	.143994	0.21	.549193	-0.10	.844270	1.20	0.67	1.03	0.33
8	L53	T46	11.0	24.3	-2.62	.110522	-0.36	.623837	0.34	.795194	0.09	0.95	0.09	1.37
9	L53	T47	13.0	45.1	0.41	.463699	2.27	.001068	0.12	.800354	2.34	1.78	0.36	0.08
10	L53	T58	11.0	25.6	-0.72	.448329	-1.36	.108535	0.28	.805519	0.09	0.41	0.79	1.50
11	L53	Z235	45.0	20.7	-0.19	.667465	-1.36	.003873	-0.19	.765201	0.02	0.39	1.19	1.29
12	L53	Z239	52.0	24.3	-0.54	.096194	-1.34	.015700	0.85	.124664	0.60	0.15	0.70	1.40
13	L53	Z247	42.0	42.4	-0.89	.017518	-2.06	.000001	0.49	.180773	0.02	0.34	1.00	2.17
14	L53	Z249	33.0	60.8	-0.30	.393708	-0.63	.066177	-0.22	.515235	0.57	1.03	1.46	1.44
15	L53	Z999	63.0	39.3	-0.64	.041159	-0.99	.000162	0.19	.527531	0.29	0.68	1.00	1.74
16	L54	L55	41.0	68.6	2.34	.001325	1.17	.004228	1.45	.035054	1.77	0.02	0.46	0.29
17	L54	T47	17.0	25.4	-0.03	.960538	-0.58	.265695	0.11	.870422	0.76	0.67	1.14	1.26
18	L54	T58	13.0	28.1	0.38	.551221	3.01	.009654	0.38	.643083	2.12	1.43	0.08	0.08
19	L54	Z235	36.0	11.9	1.29	.000539	-1.35	.005989	-0.62	.151889	1.17	0.28	3.97	1.11
20	L54	Z239	43.0	43.4	-0.47	.186315	0.24	.468767	-0.05	.896396	0.77	1.23	0.60	0.97
21	L54	Z249	34.0	48.4	0.15	.682601	-0.04	.941032	1.09	.159977	1.20	0.89	0.03	1.54
22	L54	Z282	21.0	30.6	-1.54	.069229	-1.95	.000761	1.02	.194704	0.05	0.30	0.46	2.07
26	L62	Z250	26.0	62.2	0.24	.537383	3.29	.406131	0.23	.916770	1.16	0.91	0.04	0.04
27	T44	T60	19.0	63.8	-0.00	.992702	0.15	.757117	-0.66	.222616	0.90	1.40	1.14	0.41
28	T46	T47	17.0	80.7	-0.61	.403325	0.95	.165556	-0.90	.409908	1.12	2.41	0.50	0.06
29	Z235	T46	20.0	65.8	0.95	.306544	-1.09	.022574	-0.17	.838647	0.59	0.05	1.65	0.84
30	Z235	T47	19.0	66.6	-1.65	.013746	0.75	.117309	0.15	.791731	1.28	4.71	0.54	4.80
31	Z235	Z239	53.0	30.1	1.73	.000007	-0.09	.792768	-0.03	.943679	1.43	0.22	1.54	0.28
32	Z235	Z247	36.0	58.4	0.97	.024024	-1.21	.000839	-0.65	.108025	0.56	0.30	2.07	0.68
33	Z235	Z249	30.0	65.5	-0.17	.756097	-0.08	.821477	-0.63	.257726	0.87	1.67	1.10	0.60
34	Z235	Z999	50.0	35.7	0.59	.034562	-0.88	.018507	-0.57	.105360	0.46	0.54	1.77	0.84
35	Z239	T46	18.0	53.8	-0.13	.794181	0.97	.177966	-0.22	.742501	1.06	1.27	0.53	0.39

ALPHA	BETA	N	COLE	L_A	PROB_A	L_B	PROB_B	L_IKN	PROB_IKN	SIMPRE11	BONLY12	AONLY21	SIMABS22	
36	Z239	T47	24.0	43.8	-1.99	.001560	-2.34	.000081	2.18	.001194	0.21	0.14	0.20	2.83
37	Z239	Z247	50.0	71.4	0.38	.213309	4.05	.006969	0.37	.627958	1.31	0.90	0.02	0.02
38	Z239	Z249	43.0	58.9	0.37	.280888	0.51	.105809	0.36	.307982	1.45	0.79	0.74	0.74
39	Z239	Z999	62.0	68.9	0.29	.263608	4.16	.169358	0.29	.842803	1.17	0.87	0.02	0.02
40	Z247	T47	22.0	39.7	-1.82	.004897	-0.02	.966054	0.10	.851272	0.29	1.42	0.20	1.51
41	Z247	Z249	48.0	82.7	-0.95	.015336	-0.16	.617442	0.05	.906240	0.87	2.28	1.02	2.60
42	Z247	Z999	56.0	57.0	0.57	.037992	1.33	.000958	0.27	.440448	1.65	0.96	0.47	0.22
43	Z249	T47	22.0	51.7	-0.23	.604833	0.48	.336608	0.34	.515544	1.12	1.15	0.34	0.97
44	Z249	Z277	16.0	18.3	-0.48	.502462	-0.92	.322420	-0.06	.963684	0.06	0.54	0.79	1.19
45	Z249	Z999	52.0	59.3	0.26	.347481	1.02	.073668	-0.06	.907023	1.24	0.99	0.58	0.24
46	Z250	T44	18.0	43.5	0.02	.960895	-0.17	.722196	-0.53	.284611	0.59	1.15	1.33	0.87
47	Z282	T58	15.0	74.3	1.46	.082721	-0.63	.237776	-0.84	.290722	1.03	0.36	2.18	0.07
48	Z282	Z999	20.0	61.4	-0.59	.211472	3.08	.193313	-0.56	.702025	0.76	1.37	0.05	0.05
49	Z999	T46	20.0	52.9	-0.65	.144184	0.20	.654721	-1.72	.001324	0.18	2.28	1.25	0.46
50	Z999	T47	23.0	49.2	-0.61	.137495	-0.97	.046233	0.20	.639661	0.35	0.75	1.03	1.82
51	Z999	T58	19.0	38.6	0.22	.633535	-0.50	.370948	0.33	.558683	0.99	0.36	1.16	1.11

Tabla 9.3: Relaciones individuales entre de individuos (alpha y beta) considerando el PA de cada individuo. Número de localizaciones simultáneas (N), índice de solapamiento espacial (COLE), coeficientes de asociación espacial (L_A, L_B) y de la interacción (L_IKN) junto a sus respectivas probabilidades (PROB_A, PROB_B, PROB_IKN). Se indica también el valor de los productos cruzados (SIMPRE11, BONLY12, AONLY21, SIMABS22).

Tanto al considerar el ciclo circadiano completo como durante el periodo de máxima actividad, la relación entre las hembras adultas L41 y L62 fue de repulsión espacial por parte de L62 ($P_B \leq 0.001$). Durante el ciclo circadiano completo, la hembra adulta L41 mostró atracción por el área compartida con el macho L54 ($P_A < 0.001$) mientras que éste usó el área como era esperado. Durante el periodo de máxima actividad, L41 continuó mostrando atracción por dicha área ($P_A < 0.001$), mientras que L54 mostró repulsión por dicha área ($P_B = 0.010$).

El subadulto L61 mostró atracción espacial por el área compartida con la hembra L41 en ambas muestras de localizaciones consideradas ($P_B \leq 0.004$), mientras que ésta sólo usó dicha área por encima de lo esperado al considerar el periodo de máxima actividad ($P_A = 0.013$).

9.3.1.2. *Interacciones entre tejones*

Las interacciones individuales entre tejones se estimaron a partir de cinco individuos pertenecientes a dos grupos sociales. En la Fig. 9.3 se representa el MPC que incluye el 95% de las localizaciones de cada grupo social.

El primer grupo social estuvo formado por la hembra adulta T49, la hembra cachorro T46 y el macho subadulto T47. Los tres tejones mostraron amplios solapamientos y utilizaron simultáneamente las mismas tejoneras. T47 solapó un 81% con T46, y un 63% con T49. T46 y T47 también solaparon ampliamente; sin embargo, T46 fue matada por cazadores furtivos poco después de que T47 fuera capturada en octubre de 1993, por lo que este par no es

considerado en los análisis. En este grupo también se detectó la presencia de un macho adulto, capturado poco antes de finalizar este estudio.

Los individuos del segundo grupo social considerados en este análisis fueron el macho adulto T44 y el macho subadulto T60. El solapamiento total entre estos dos individuos fue del 64%, y en ocasiones fueron localizados descansando juntos en las mismas tejoneras.

MPC DEL 95% DE LOS DOS GRUPOS SOCIALES DE TEJONES

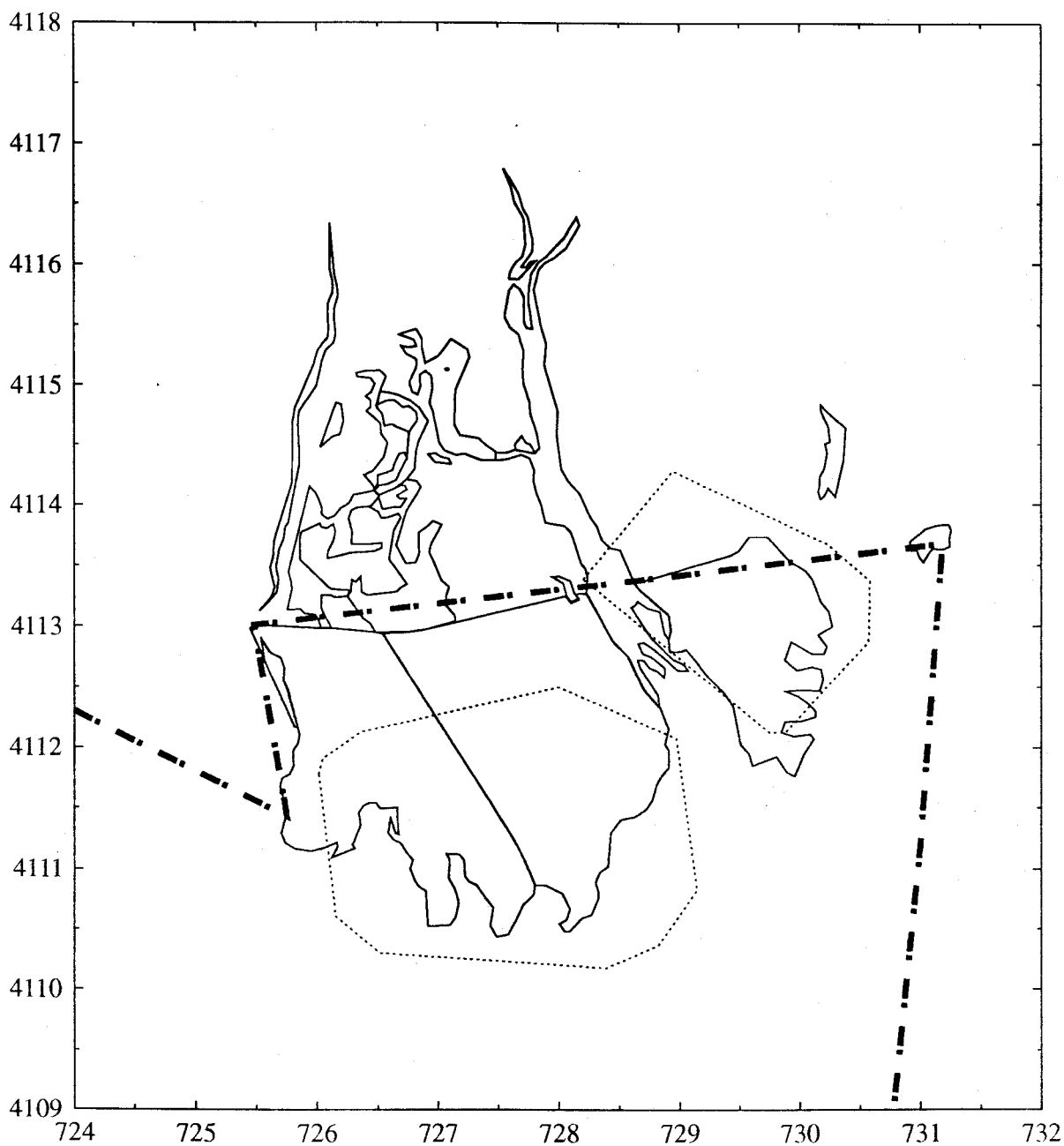


Fig. 9.3: Mínimos polígonos convexos del 95 % de las localizaciones (en trama discontinua) de los dos grupos de tejones utilizados en los análisis de interacciones individuales.

Distancias de separación

Como cabía esperar, los pares de individuos T46-T47 y T47-T49 (pertenecientes al mismo grupo social) mostraron agregación considerando el ciclo circadiano completo ($P > 0.8$; Tabla 9.1.). Teniendo en cuenta sólo el periodo de máxima actividad relativa de la especie, el par formado por la tejón subadulta T46 y el tejón subadulto T47 continuaron mostrando atracción ($P = 0.992$), mientras que el par formado por la hembra anterior (T47) y la hembra adulta T49 mostraron repulsión ($P = 0$).

Según nuestras expectativas, el par formado por el macho adulto T44 y el macho subadulto T60 (de grupo social distinto al anterior) durante el ciclo circadiano completo tendieron hacia la agregación ($P = 0.870$). Al considerar sólo el periodo de máxima actividad relativa de la especie, dicho par mostró repulsión ($P = 1$).

Uso de las áreas de solapamiento

Durante el ciclo circadiano completo uno de los individuos de los pares de tejones T46-T47 y T47-T49 (que pertenecían al mismo grupo social) mostró atracción por el área compartida con el otro, mientras que este último utilizó dicha área como era esperado por su tamaño (Tabla 9.2.). En el par perteneciente al otro grupo social (T44-T60) ocurrió algo similar, ya que T60 mostró atracción espacial por el área compartida con T44, mientras que éste la usó conforme a lo esperable. Al considerar sólo el periodo de máxima actividad relativa de los tejones, no detectamos ninguna relación espacial significativa (Tabla 9.3.).

Dado que los tejones de los dos grupos sociales estudiados no solaparon sus áreas de

campeo (Fig 9.3.), no hemos podido evaluar la validéz de estos métodos entre tejones de distinto grupo social (cuya relación esperada sería de repulsión).

9.3.1.3. Interacciones entre zorros

Entre los zorros pudimos diferenciar tres 'grupos sociales', cuyos MPC del 95% son representados en la Fig. 9.4. El primer grupo social estuvo formado por dos machos adultos (Z235 y Z239), dos hembras adultas (Z249 y Z247) y otras dos hembras, una de ellas subadulta (Z999, que alcanzó la madurez sexual durante el periodo en que fue radio-rastreada) y otra cachorro (Z282). El solapamiento medio entre pares de este grupo espacial de zorros fue del 59.0%. Del segundo 'grupo social' sólo dispusimos de una muestra de localizaciones suficiente del ejemplar Z277, que se trató de una hembra adulta. Z277 sólo solapó con Z249 (aunque coexistió temporalmente con más ejemplares de primer grupo), mostrando un solpamiento total del 18.3%. Un tercer grupo estaría representado por el macho adulto Z250, pero este individuo no solapó en absoluto con ninguno del resto de los zorros (Fig. 9.4.), por lo que no es considerado en este apartado.

Conviene aclarar que aunque en el primer 'grupo social' coexistieron dos machos adultos simultáneamente (Z235 y Z239), lo que no es habitual en sociedades de zorros (Macdonald, 1981), Z239 era un ejemplar sin asentar más joven que Z235, y probablemente subordinado con respecto a Z235. Prueba de ello fue que el MPC del 95% de Z239 (6.3 km²), casi triplicó el MPC del 95% de Z235 (2.2 km²) en el tiempo en que coexistieron.

MPC DEL 95% DE LOS TRES GRUPOS SOCIALES DE ZORROS

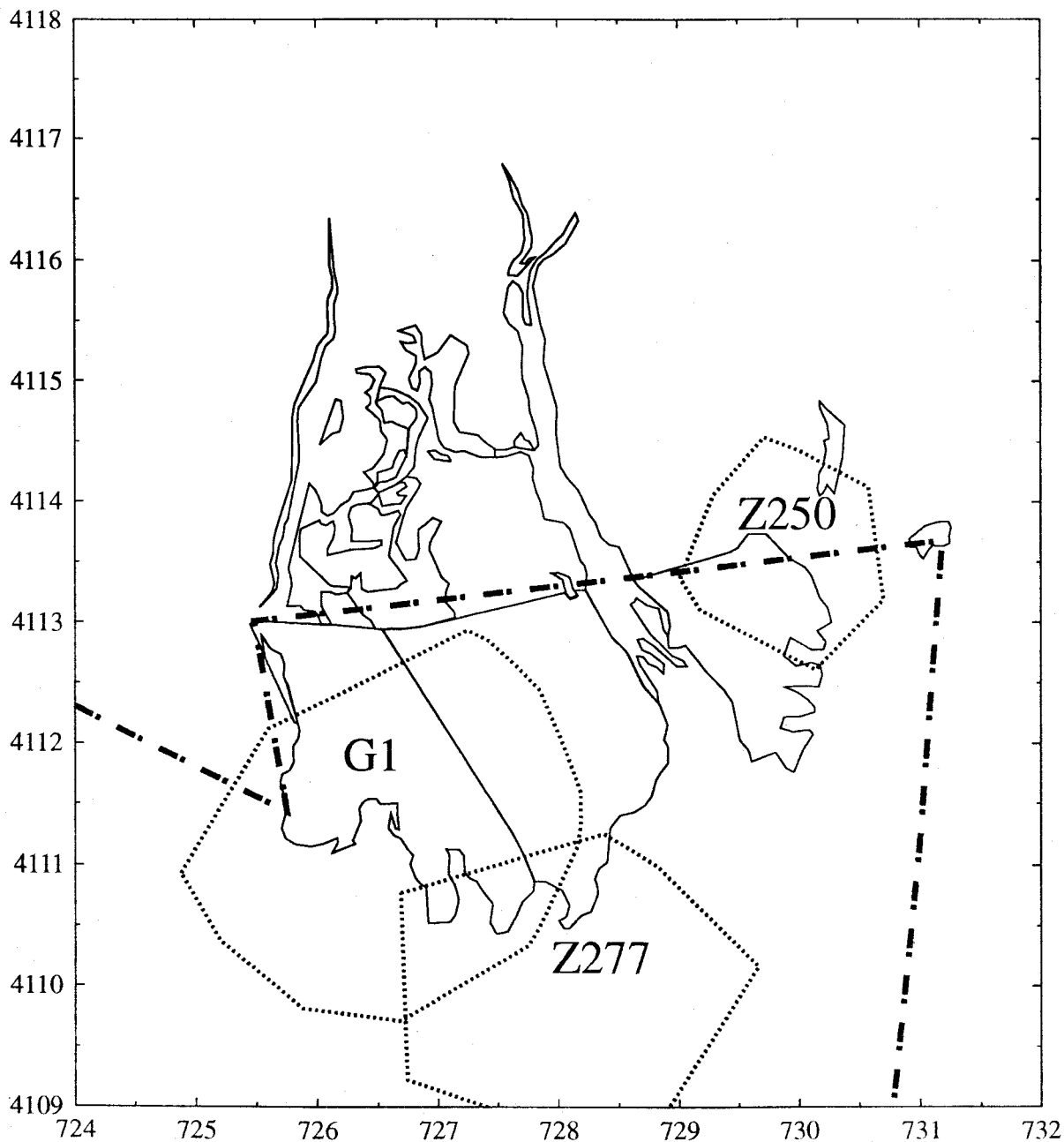


Fig. 9.4: Mínimos polígonos convexos del 95 % de las localizaciones (en trama discontinua) de los tres grupos sociales de zorros. G1 corresponde al grupo social formado por los individuos Z235, Z239, Z247, Z249, Z999 y Z282.

Distancias de separación

Considerando el ciclo completo de actividad, todos los pares del primer 'grupo social' mostraron una tendencia clara hacia la agregación (Tabla 9.1.), siendo $P > 0.9$ en los once pares analizados. Al considerar el periodo de máxima actividad, la tendencia general se mantuvo hacia la agregación (Tabla 9.1.).

Por otra parte, las dos zorras adultas Z249 y Z277 (de distinto 'grupo espacial') mostraron tendencia hacia la agregación ($P = 0.876$) durante el ciclo circadiano completo, mientras que al considerar sólo el periodo de máxima actividad ambas hembras se repelieron ($P = 0$), lo que fue acorde con nuestras expectativas.

Uso de las áreas de solapamiento

Dentro del primer 'grupo social' y considerando el ciclo circadiano completo los dos machos adultos estudiados (Z235 y Z239) utilizaron el área compartida en base a lo esperado; durante la actividad hubo atracción espacial hacia dicha área por parte de Z235, mientras que Z239 continuó utilizando dicha área conforme a lo esperado por su tamaño (Tablas 9.2. y 9.3.). La relación entre los dos zorros machos y las hembras fue, en general, de un mayor uso por los machos del área de solapamiento mientras que las hembras usaron dichas áreas menos de lo esperado. Entre hembras de este grupo hubo una gran variedad de relaciones (Tablas 9.2. y 9.3.), lo que puede estar relacionado con la jerarquía de dominancia entre ellas.

Entre las hembras adultas Z249 y Z277 (que pertenecían a distinto grupo social), hubo

repulsión espacial por Z249 mientras que Z277 utilizó el área compartida como cabía esperar cuando consideramos el ciclo circadiano completo (Tabla 9.2.). Al considerar sólo el periodo de máxima actividad de la especie, ambas hembras usaron el área de solapamiento conforme a lo esperado (Tabla 9.3.).

9.3.4. Interacciones individuales interespecíficas

9.3.4.1. Relación entre lince y zorros

Distancias de separación

Considerando la muestra total de localizaciones simultáneas de cada par de individuos la relación entre zorros y lince tendió hacia la indiferencia espacial (Fig. 9.5), dado que de los doce pares considerados en siete P osciló entre 0.2 y 0.8. No obstante, en cuatro casos hubo tendencia hacia la atracción ($P > 0.8$) y en otro hacia la repulsión ($P < 0.2$; Tabla 9.1.).

Al considerar las localizaciones en que ambos individuos se encontraban en sus respectivos periodos de máxima actividad, la tendencia fue claramente hacia la repulsión (Fig. 9.5). Todos los pares excepto uno ($n = 12$) mostraron repulsión espacial significativa (Tabla 9.1.).

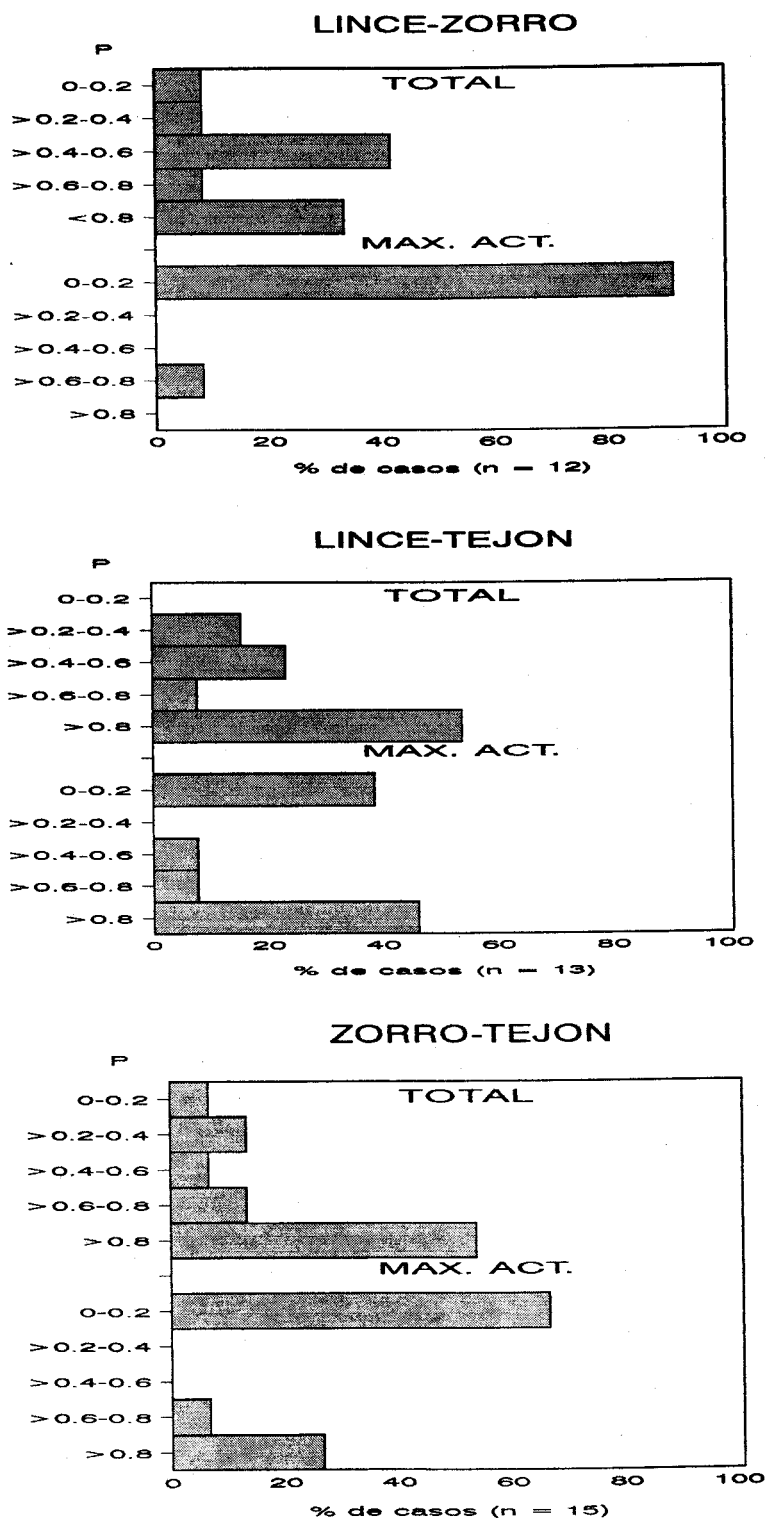


Fig. 9.5: Porcentaje de pares de individuos interespecíficos en cada categoría establecida para valores de P (probabilidad de agregación) considerando el ciclo circadiano completo (total) y considerando sólo los periodos de máxima actividad de cada especie (max. act.). Valores de P mayores a 0.8 indican agregación y valores de P inferiores o iguales a 0.2 indican repulsión entre dos individuos.

Uso de las áreas de solapamiento

Considerando el ciclo completo de actividad detectamos en diez de los doce pares algún tipo de relación significativa (aunque el análisis no pudo realizarse para el par L54-Z999): dos espaciales asimétricas, cinco espaciales simples (cuatro de atracción y una de repulsión) y tres mixtas de repulsión (Tabla 9.2.).

En las cuatro relaciones de atracción simple, fueron siempre los zorros los que usaron más de lo esperado el área de solapamiento (Tabla 9.2.). Por el contrario, la zorra menor de un año de edad Z282 evitó el área compartida con la lince L53 ($L_B = -2.29$, $P_B = 0.001$). Entre la lince adulta L53 y el zorro adulto Z239 la relación espacial fue asimétrica. Z239 utilizó el área de solapamiento por encima de lo esperado ($L_B = 0.64$, $P_B < 0.001$) mientras que la lince mostró repulsión espacial por dicha área ($L_A = -0.89$, $P_A < 0.001$). Otra relación espacial asimétrica se dió entre el mismo zorro (Z239) y el lince adulto L54. En este caso fue también el zorro el que mostró atracción por el área de solapamiento y el lince el que mostró repulsión (Tabla 9.2.).

Las tres relaciones mixtas detectadas fueron de repulsión. La lince adulta L53 y la zorra adulta Z247 evitaron espacialmente el área compartida ($P < 0.001$, para ambos individuos) pero además la interacción fue significativa ($L_{IXN} = 0.70$, $P_{IXN} = 0.001$), por lo que la presencia de un individuo en el área de solapamiento alteró el uso de ésta por el otro. Los valores de los productos cruzados indicaron que la presencia simultánea de los dos individuos en el área de solapamiento fue tres veces menor a lo esperado ($SIMPRE11 = 0.3$) y que la ausencia simultánea fue el doble de lo esperado ($SIMABS22 = 2.1$), lo que indica repulsión temporal entre ellos. El valor del producto cruzado AONLY21 (0.9) indica

que el uso en solitario del área de solapamiento por la lince fue conforme a lo esperado y, el valor de BONLY12 (0.3) indica que la zorra usó dicha área en solitario tres veces menos de lo esperable, por lo que se deduce que fue ésta la que evitó al lince. También entre el lince macho L54 y la zorra menor de un año de edad Z282 se dió una relación mixta de repulsión (ver Tabla 9.2.). El valor de AONLY21 dobló el de BONLY12, por lo que también en este caso fue la zorra la evitó usar el área de solapamiento cuando el lince estuvo presente. La relación entre la lince L53 y la zorra Z999 fue similar a las dos anteriores (repulsión espacial y temporal). Sin embargo, en este último caso los valores de BONLY12 y AONLY21 (0.8 y 0.7, respectivamente) indicaron que el uso en solitario del área de solapamiento fue similar por ambos individuos, por lo que no fue posible extrapolar que individuo evitó al otro.

Al considerar sólo los periodos de máxima actividad relativa, detectamos seis casos de interacciones individuales significativas: tres simples repulsión, dos simétricas de repulsión y una asimétrica (Tabla 9.3.). En los seis casos los zorros evitaron las áreas compartidas con los lince.

Los dos zorros machos estudiados (Z235 y Z239) evitaron el área compartida con la lince L53 ($P_B = 0.004$ y $P_B = 0.016$, respectivamente), mientras que esta usó dicha área conforme a lo esperado. Las zorras Z247 y Z999 también evitaron el área compartida con L53 ($P_B < 0.001$, en ambos casos) y la lince también usó dichas áreas por debajo de lo esperado ($P_A = 0.017$ y $P_A = 0.041$, respectivamente). El zorro macho Z235 evitó el área compartida con el lince adulto L54 ($P_B < 0.006$), el cual usó dicha área por encima de lo esperado ($P_A < 0.001$). La zorra cachorro Z282 evitó el área de solapamiento con L54 ($P_B < 0.001$), mientras que el lince usó dicha área conforme a lo esperable.

9.3.4.2 Relación entre lince y tejones

Distancias de separación

Lince y tejones tendieron a estar agregados considerando el ciclo circadiano completo (Fig. 9.5), siendo $P > 0.8$ en el 54% de los casos ($n = 13$). Durante el periodo de máxima actividad, en seis pares (46%, $n = 13$) se mantuvo dicha tendencia de agregación pero, en el 38% de los pares hubo repulsión (Tabla 9.1.).

Uso de las áreas de solapamiento

Teniendo en cuenta el ciclo circadiano completo, se detectaron siete relaciones significativas entre lince y tejones (Tabla 9.2.): seis espaciales y una mixta.

Los tejones T46, T47 y T49 mostraron atracción por el área compartida con la lince L53, mientras que ésta usó dicha área conforme a lo esperado (Tabla 9.2.). Por el contrario, T58 y T43 mostraron repulsión por el área de solapamiento con la lince L53 y, ésta usó dicha área conforme a lo esperado (Tabla 9.2.). T58 mostró atracción por el área compartida con el lince L54, el cual usó dicha área según lo esperable. La única relación mixta entre lince y tejones se dió entre el lince subadulto L61 y el tejón adulto T44. L61 utilizó menos de lo esperado el área compartida con el tejón, que a su vez mostró atracción por dicha área ($P_A = 0.007$; $P_B = 0.002$). La interacción fue significativa ($P < 0.050$), y el valor de

SIMPRE11 indicó que la ausencia simultánea de ambos individuos en el área compartida fue 33 veces mayor a lo esperado (repulsión temporal). El valor de BONLY12 (2,6) y AONLY21 (0.2), indicó que el uso en solitario del área de solapamiento por el tejón fue mucho mayor que el uso en solitario del lince, sugiriendo que éste evitó al tejón.

Considerando los periodos de máxima actividad relativa de las dos especies, se detectaron dos interacciones individuales simples de atracción (Tabla 9.3.). En ambos casos fueron los tejones (T47 y T58) los que mostraron atracción hacia el área que compartieron con los lince (L53 y L54, respectivamente), quienes utilizaron sus respectivas áreas de solapamiento conforme a lo esperado.

9.3.4.3. *Interacciones entre zorros y tejones*

Distancias de separación

Considerando el total de las localizaciones, zorros y tejones tendieron hacia la agregación (Fig. 9.5), siendo $P < 0.2$ en el 60% de los pares ($n = 15$). No obstante, el 33% de los pares mostró indiferencia.

Al considerar las localizaciones correspondientes a los periodos de máxima actividad, la tendencia de estas dos especie fue hacia la repulsión espacial (Fig. 9.5), siendo $P < 0.2$ en el 67% de los casos (Tabla 9.3.). Tan sólo en cuatro pares existió agregación durante la actividad.

Uso de las áreas de solapamiento

Considerando el ciclo circadiano completo, detectamos entre zorros y tejones diez relaciones puramente espaciales y cuatro mixtas (Tabla 9.2.):

Entre los pares Z235-T46, Z239-T46, Z239-T47, Z999-T46 y Z999-T47 se dieron interacciones individuales simples de repulsión en las que fue siempre el tejón el que usó el área de solapamiento menos de lo esperado. En los pares Z235-T47, Z235-T49, Z282-T58 se dieron interacciones individuales simples de atracción en las que uno de los dos individuos usó el área de solapamiento más de lo esperado (en un caso el tejón y en los otros los zorros). En los pares Z247-T47 y Z249-T49 se dieron relaciones simétricas, en el primer caso de repulsión y en el segundo de atracción. Las cuatro relaciones mixtas detectadas fueron de atracción temporal, y se dieron en los pares Z235-T43, Z235-T49, Z249-T47 y Z250-T44.

Al considerar sólo los periodos de máxima actividad de las dos especies, encontramos cuatro interacciones individuales simples de repulsión, una relación mixta de repulsión y otra relación temporal de repulsión (Tabla 9.3.). En cuanto a las relaciones puramente espaciales, en dos casos los tejones evitaron las áreas de solapamiento con los zorros, mientras que en otros dos el área de solapamiento fue evitada por los zorros. La relación mixta de repulsión tuvo lugar entre Z239-T47 ($P_A < 0.002$; $P_B < 0.001$; $P_{IXN} = 0.001$). En éste caso los productos cruzados no indicaron con claridad el tipo de relación temporal entre estos individuos (Tabla 9.3.).

9.4. - DISCUSION:

Aunque los dos métodos empleados para el estudio de las relaciones espaciales ignoran el efecto que puedan tener factores asociales o la presencia de otros individuos no radioequipados, en combinación con información adicional (e.g. relaciones sociales, agresiones) son métodos útiles para explorar las relaciones espaciales, en especial cuando se observan tendencias que se repiten (Minta, 1992), como ha ocurrido en éste estudio.

Al aplicar los análisis de relaciones espaciales a pares intraespecíficos los resultados cayeron casi siempre dentro de nuestras expectativas. Las repulsiones (al aplicar los dos análisis) entre lince se dieron siempre entre pares no relacionados, como era previsible. Entre tejones de mismo grupo social, no existió ninguna repulsión considerando el ciclo circadiano completo. Durante el periodo de máxima actividad, existió repulsión en dos casos, lo que es acorde con el caracter de 'forrajeador solitario' de esta especie (Kruuk, 1989). Entre zorros, y al aplicar el primer análisis, la única repulsión se dió entre dos hembras de distinto grupo social. Al examinar el uso de las áreas de solapamiento entre zorros del mismo grupo social detectamos varias repulsiones, lo que era de esperar si consideramos la existencia de jerarquía de dominancia dentro de las sociedades de zorros (Macdonald, 1979, 1981). En cuanto a las atracciones durante el ciclo circadiano completo, reflejan la fuerte selección del bosque mediterráneo que tuvo lugar por las tres especies. Durante PA, al aplicar el primer análisis (distancias de separación) en los lince se dió siempre agregación entre individuos relacionados, salvo en dos pares. Un par estuvo formado por las lince adultas L41 y L62. Ambas criaron la misma temporada (primavera 1994) y sus respectivos lugares de cría distaron sólo 900 m, lo que sin duda ha favorecido dicha agregación. A pesar de todo, L62 usó el área que compartió con L41 menos de lo esperado. También, el lince subadulto L61

y la hembra L41 mostraron agregación en ambos periodos. La tolerancia de individuos adultos hacia otros subadultos ha sido previamente descrita entre linceces en Doñana (Ferrerías, 1994), por lo que dicho resultado no debe sorprender.

Los resultados de los análisis de las relaciones individuales para pares intraespecíficos confirman la validez de los métodos de análisis empleados, lo que permite interpretar con fiabilidad los resultados de estos mismos análisis con pares interespecíficos.

El hecho de que los zorros utilizaran las áreas de solapamiento con los linceces más de lo esperado no es sorprendente si tenemos en cuenta que en tres de los cinco casos que ocurrió esto, las áreas de solapamiento fueron significativamente poco usadas por los linceces en relación a su tamaño. En dos ocasiones, y probablemente en una tercera (considerando el PT), pudimos comprobar como la presencia de un lincece en el área de solapamiento con algún zorro hizo que éste último usara dicha área menos de lo esperado por azar. Durante la fase de actividad los zorros mantuvieron distancias con respecto a los linceces mayores a las esperables, lo que puede constituir un mecanismo de evitación de los linceces. Este resultado contrasta con el obtenido por White y otros (1994), los cuales observaron que Vulpes macrotis mantuvo distancias de separación aleatorias con respecto a los coyotes, aún en el periodo de máxima actividad. Las áreas de solapamiento con los linceces son en general evitadas por los zorros durante el periodo de máxima actividad, lo que parece relacionado con la presencia de linceces. Este resultado podría relacionarse con una evitación del bosque mediterráneo (ya que parte importante de las áreas de solapamiento entre zorros y linceces ocupan este hábitat) como lugar de alimentación, pero como dijimos anteriormente (apartado 8.4.) esto es poco probable dada la alta abundancia de conejos en este hábitat. Por otra parte, también hay que tener en cuenta que no siempre el área de solapamiento entre linceces y zorros estuvo ocupado mayormente por el bosque mediterráneo.

La relación de tolerancia entre lince y tejones se confirma con este estudio, existiendo numerosos casos de agregación y un alto uso de las áreas de solapamiento tanto en el ciclo circadiano completo como durante la actividad. La relación entre zorros y tejones fue aparentemente de tolerancia, a pesar de que durante la actividad dicha relación parece ser de repulsión. Neal y Cheeseman (1996) describen cómo zorros y tejones puede convivir en las mismas madrigueras. Sin embargo, los mismos autores describen agresiones entre estas especies que son más frecuentes durante la época de cría. Como hemos dicho en el apartado 5.2., en nuestra área de estudio un tejón cachorro fue matado por un zorro aunque de una observación aislada no es posible presumir la relación entre estas especies.

En conclusión, mantener una distancia mayor a la esperable y hacer un bajo uso de las áreas de solapamiento con los lince durante el periodo de actividad parecen ser dos mecanismos de 'evitación' de los lince por parte de los zorros.

10. - CONCLUSIONES:

1. Desde noviembre de 1992 a mayo de 1995, hemos estudiado los hábitos tróficos, el uso del tiempo y del espacio así como las relaciones espacio-temporales entre individuos por poblaciones de lince ibérico (Lynx pardina), zorro rojo (Vulpes vulpes) y tejón (Meles meles) en un área de simpatria. Gracias a esto hemos podido evaluar el efecto que a nivel poblacional e individual puede tener un potencial predador como el lince, en uso de los recursos de los zorros y tejones.

2. Con este estudio se confirma la capacidad predatoria del lince sobre el zorro y la ausencia de interacciones agresivas entre lince y tejones. La predación de un tejón por parte de un zorro parece un hecho excepcional en Doñana.

3. El conejo (Oryctolagus cuniculus), fue una presa muy importante en la dieta de los tres predadores, aportando siempre más del 50% de la biomasa consumida anualmente. El lince se mostró como un especialista trófico, consumiendo casi exclusivamente conejos, mientras que zorros y tejones fueron omnívoros, con una dieta muy variada.

4. Existieron diferencias en el tamaño de las presas consumidas por cada predador, siendo el lince el que predó sobre presas más grandes y el tejón sobre las menores. Esta segregación puede jugar un papel importante en la coexistencia de estos predadores.

5. Los lince en conjunto mostraron actividad durante cualquier momento del ciclo circadiano completo. Su patrón de actividad y el de los zorros fueron muy similares. Los tejones fueron estrictamente nocturnos, siendo su patrón de actividad el más dispar con respecto al lince.

6. Al comparar el patrón de actividad de los zorros de 'áreas con y sin lince' con el patrón de actividad de los lince, los 'zorros de áreas con lince' difirieron más con respecto

a los lince en su actividad circadiana que los 'zorros de áreas sin lince'. Aunque existen otras variables ambientales que pueden relacionarse con estas diferencias, la presencia o no del lince parece ser el factor que las explica mejor.

7. En general, lince y tejones usaron los mismos hábitats durante el periodo de máxima actividad y el de mínima actividad, mientras que los zorros variaron notablemente el uso del habitat en los dos periodos. Las tres especies utilizaron intensamente el bosque mediterráneo como lugar de descanso. Durante el periodo de máxima actividad los zorros solaparon menos en el uso del hábitat tanto con respecto a los lince como con respecto a los tejones, mientras que entre lince y tejones no hubo diferencias en los solapamientos de ambos periodos.

8. Mientras que los tejones usaron el hábitat de forma acorde con la abundancia de conejos, no existió esta relación en el caso de los lince y los zorros. Para el lince, que es un especialista en la caza al acecho, la escasa cobertura vegetal de algunos hábitats donde los conejos fueron medianamente abundantes explica esta falta de relación. Para el zorro que es un generalista capaz de explotar gran variedad de hábitats, la presencia del lince en los hábitats ricos en conejos explicaría el escaso uso de estos.

9. Considerando el ciclo circadiano completo, zorros y lince mantuvieron distancias aleatorias entre ellos y aunque los zorros usaron intensamente las áreas de solapamiento con los lince, con frecuencia estas áreas fueron poco usadas por los lince. Considerando sólo el periodo de actividad, existió repulsión entre ellos y, los zorros evitaron utilizar las áreas de solapamiento con los lince, lo que es acorde con el potencial peligro de predación que supone el lince para el zorro.

10. La tolerancia entre lince y tejones se confirma a partir de sus relaciones espaciales, existiendo numerosos casos de agregación y alto uso de las áreas de solapamiento.

11. La relación entre zorros y tejones parece de tolerancia espacial, considerando el ciclo circadiano completo. Sin embargo, durante la actividad parece que ambas especies se evitan mutuamente sin que existan evidencias de superioridad por parte de una especie sobre la otra.

12. Por último, de los resultados de este trabajo se desprende que el lince condiciona localmente la abundancia y distribución del zorro, así como su horario de actividad.

11. - BIBLIOGRAFÍA

- Aebischer, N.J., Robertson, P.A. y Kenward, R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. Ecology, 74, 1313-1325.
- Aitchinson, J. 1986. The statistical analysis of compositional data. Ed. Chapman and Hall. London.
- Aldama, J.J. 1993. Ecología reproductiva del lince Ibérico en Doñana. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Amores, F. 1975. Diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the western Sierra Morena (South Spain). Doñana, A. Vert., 2, 221-239.
- Artois, M., George, M.L.J., Demerson, J.M. y Jacquemet, J. 1987. Les féces du Renard (*Vulpes vulpes*) comme indice de consommation ou de préférence alimentaire et d'activité. Cahiers d'Ethologie appliquée, 7, 275-286.
- Aymerich, M. 1982. Etude comparative des régime alimentaires du lynx pardelle *Lynx pardina* Temminck 1824) et du chat sauvage *Felis silvestris* Schreber 1777 au centre de la péninsule Ibérique. Mammalia, 46, 515-521.
- Basset, A. 1995. Body size-related coexistence: an approach through allometric constraints on home-range use. Ecology, 76, 1027-1035.
- Beltrán, J.F. 1988. Ecología y conducta espacio-temporal del lince ibérico, Lynx pardina Temminck, 1824, en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Univ. de Sevilla. Sevilla.
- Beltran, J.F. y Delibes, M. 1991. Ecología trófica del lince ibérico en Doñana durante un periodo seco. Doñana, A. Vert., 18, 113-122.
- Beltrán, J.F. y Delibes, M. 1994. Environmental determinants of circadian activity of free-ranging iberian lynxes. J. Mamm., 75, 382-393.
- Blanco, J.C. 1986. On diet, size and use of home range and activity patterns of a red fox in Central Spain. A. Theriol., 31, 547-556.
- Borkowski, J. 1994. Food composition of the red fox in the Trata National Park. A. Theriol., 39, 209-214.

- Bosakowski, T., Smith, D.G. y Spiser, R. 1992. Niche overlap of two sympatric-nesting hawks *Accipiter* spp. of the New Jersey-New York Highlands. Ecography, 15: 358-372.
- Brainerd, S.M., Helldin, J.O., Lindström, E.R., Rolstad, E. y Rolstad, J. 1995. Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning sites in Scandinavian managed forest. Acta Zool. Fennica, 32, 151-157.
- Brown, J.H. y Munger, J.C. 1985. Experimental manipulations of a desert rodent community: food additional and species removal. Ecology, 66: 1545-1563.
- Calisti, M., Ciampailini, B., Lovari, S. y Lucherini, M. 1990. Food habits and trophic niche variation of the red fox, *Vulpes vulpes* L., 1758, in a Mediterranean coastal area. Rev. Ecol. (Terre Vie), 45, 309-320.
- Castroviejo, J. 1993. Mapa del Parque Nacional de Doñana. CSIC-AMA.
- Catling, P.C. 1988. Similarities and contrasts in the diets of foxes, *Vulpes vulpes*, and cats, *Felis catus*, relative to fluctuating prey population and drought. Aust. Wildl. Res., 15, 307-317.
- Cavallini, P. y Volpi, T. 1996. Variation in the diet of the red fox in a mediterranean area. Rev. Ecol. (Terre Vie), 51, 173-189.
- Chandler, C.R. 1995. Practical considerations in the use of simultaneous inference for multiple tests. Anim. Behav., 49: 524-527.
- Ciampalini, B. y Lovari, S. 1985. Food habits and trophic niche overlap of the badger (*Meles meles* L.) and the red fox (*Vulpes vulpes* L.), in a Mediterranean coastal area. Z. Säugetierkunde, 50, 226-234.
- Clark, P.S. y Evans, F.C. 1953. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35, 445-453.
- Clode, D. y Macdonald, D.W. 1995. Evidence for food competition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish islands. J. Zool., London, 237, 435-444.
- Cole, L.C. 1949. The measurement of interspecific association. Ecology, 30: 411-424.
- Colwell, R.R. y Futuyma, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-572.
- Creel, S. y Creel, N.H. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. Cons. Biol., 10, 526-538.

- Crooks, K.R. y Van Vuren, D. 1995. Resource utilization by two insular endemic mammalian carnivores the island fox and island spotted skunk. Oecologia, 104, 301-307.
- Cypher, B.L. 1993. Food item use by three sympatric canids in southern Illinois. Trans. III. State Acad. Sci. 86: 139-144.
- Day, M.G. 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. J. Zool., London, 148: 201-217.
- Debrot, S., Fivaz, G., Mermod, C. y Weber J.M. 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe. Ed. Institut de Zoologie de l'Université de Neuchatel. Neuchatel.
- Delibes, M. 1980. Feeding ecology of the Spanish Lynx in the Coto Doñana. A. Theriol., 25, 309-324.
- Delibes, M. y Hiraldo, F. 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. Proceedings of the World Lagomorph Conference. Ed. Myers K. y McInnes C.D. pp: 614-622. Ontario.
- Delibes, M., Aymerich, M. y Cuesta, L. 1984a. Feeding habits of the Egyptian Mongoose or ichneumon in Spain. A. Theriol., 29, 205-218.
- Delibes, M. y Mañez, M. 1984. Alimentación de una camada de zorros *Vulpes vulpes* (L.) en Castilla La vieja, España. Zoología, 13, 361-367.
- Delibes, M., Palacios, F., Garzon, J. y Castroviejo, M. 1975. Notes su l'alimentation et la biologie du lynx pardelle *Lynx pardina* (Temminck 1824). Mammalia, 39, 387-393.
- Delibes, M., Ferreras, P., Travañi. A. y Laffitte, R. 1992. Evolución de las poblaciones de carnívoros del Parque Nacional de Doñana. ICONA.
- Dibello, F.J., Arthur, S.M. y Krohn, W.B. 1990. Food habits of sympatric coyotes, *Canis latrans*, red foxes, *Vulpes vulpes* and bobcat, *Lynx rufus* in Maine. Can. Field-Nat., 104, 403-408.
- Dixon, K.R. y Chapman, J.A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. Ecology, 61: 1040-1044.
- Doncaster, C.P. y Macdonald, D.W. 1991. Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. J. Anim. Ecol., 60, 423-439.
- Dueñas, M.E. y Peris, S.J. 1985. Clave para los micromamíferos (Insectivora y Rodentia)

del Centro y Sur de la Península Ibérica. Ed. Univ. de Salamanca.

- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. Behav Ecol Sociobiol, 20, 271-283.
- Erlinge, S. 1986. Specialists and generalists among the mustelids. Lutra, 29: 5-11.
- Fedriani, J.M. 1993b. Uso de tejoneras por zorros, *Vulpes vulpes*, y meloncillos, *Herpestes ichneumon*, en el Parque Nacional de Doñana. Boletín SECEM, 3, 9-10.
- Fedriani, J.M. en prensa. Dieta anual del zorro, *Vulpes vulpes*, en dos hábitats del Parque Nacional de Doñana. Doñana, A. Vert.
- Fedriani, J.M., Ferreras, P. y Delibes, M. en prensa. Dietary response of the eurasian badger to a decline of its main prey in the Doñana National Park. J. Zool.
- Fedriani, J.M. y Travañi, A. sometido. Predator trophic guild assignation: the importance of the method of diet quantification.
- Ferrari, N. y Weber, J.M. 1995. Influence of the abundance of food resources on the feeding habits of the red fox, *Vulpes vulpes* in western Switzerland. J. Zool., London, 236, 117-129.
- Ferreras, P. 1994. Patrones de dispersión del lince ibérico, *Lynx pardina*, en Doñana e implicaciones para su conservación. Tesis Doctoral. Univ. Autónoma de Madrid. Madrid.
- Ferreras, P., Aldama, J.J., Beltrán, J.F. y Delibes, M. 1994. Immobilization of the endangered Iberian lynx with xilazine- an ketamine- hydrochloride. J. Wildl. Dis., 80, 65-68.
- Ferreras, P., Beltran, F., Aldama, J. y Delibes, M. en prensa. Spatial organization and land tenure system of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) in Doñana. J. Zool.
- Freeland, W.J. y Fry, K. 1995. Suitability of passive integrated transponder tags for marking live animals for trade. Wildl. Res., 22, 767-773.
- Fuller, T.K. y Keith, L.B. 1981. Non-overlapping ranges of coyotes and wolves in northeastern Alberta. J. Mamm., 62, 403-405.
- Galante, E. y Mena, J., et al. 1995. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae). Environ. Entomol., 24, 1063-1068.
- García-Novo, F. 1980. Descripción ecológica del Parque Nacional de Doñana. Plan Rector

de Uso y Gestión del Parque Nacional de Doñana. ICONA.

- Geffen, E., Hefner, R., Macdonald, D.W. y Ucko, M. 1992. Habitat selection and home range in the Blanford's fox, *Vulpes cana*: compatibility with the resource dispersion hypothesis. Oecologia, 91, 75-81.
- Gese, E.M., Stotts, T.E. y Grothe, S. 1996c. Interactions between coyotes and red foxes in Yellowstone National Park, Wyoming. J. Mamm., 77, 377-382.
- Ginsberg, J.R. y Macdonald, D.W. 1991. Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Ed. IUCN. Gland.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: Ecological and taxonomic correlates. Oecologia, 67, 540-554.
- Goszczyński, J. 1974. Studies on the food of foxes. A. Theriol., 19, 1-18.
- Hutchinson, G.E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415-427.
- Hersteinsson, P. y Macdonald, D.W. 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. Oikos, 64, 505-515.
- Holbrook, S.L. y Schmitt, R.J. 1989. Resource overlap, prey dynamics, and the strength of competition. Ecology, 70: 1943-1953.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. Am. Nat. 93: 145-159.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monographs., 54, 187-211.
- Iriarte, J.A., Franklin, W.L., Johnson, W.E. y Redford, K. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. Oecologia, 85, 185-190.
- IUCN/SSC Cat Specialist Group. 1996. Wild Cats. Ed., Nowell K. y Jackson P., Gland.
- Jaksic, F.M. 1982a. Inadequacy of activity time as a niche difference: the case of diurnal and nocturnal raptors. Oecologia, 52, 171-175.
- Jaksic, F.M. y Delibes, M. 1987. A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations, and consequences. Oecologia, 461-472.

- Jaksic, F.M., Feinsinger, P. y Jiménez, J.E. 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. Oikos, 67, 87-96.
- Jaksic, F. M., Feinsinger, P. and Jiménez, J. E. 1996. Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrate predators in semiarid Chile. Conserv. Biol. 1: 252-262.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B. y Szymura, A. 1989. Food niche overlaps in a winter community of predators in the Bialowieza Primeval Forest, Poland. A. Theriol., 34, 487-496.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology, 61, 65-71.
- Johnson, W.E. y Franklin, W.L. 1994a. Role of body size in the diets of sympatric gray and culpeo foxes. J. Mamm., 75, 163-174.
- Johnson, W.E. y Franklin, W.L. 1994b. Spatial resource partitioning by sympatric grey fox *Dusicyon griseus* and culpeo fox *Dusicyon culpaeus* in southern Chile. Can. J. Zool., 72, 1788-1793.
- Johnson, W.E., Fuller, T.K. y Franklin, W. 1996. Sympatric in canids: a review and assessment. Canivore Behavior, Ecology and Evolution, Vol. 2. Ed. J.L.Gittleman, pp. 189-218. Cornell University Press. Ithaca.
- Karanth, K.U. y Sunquist, M.E. 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forest. J. Anim. Ecol., 64, 439-450.
- Kenward, R.N. y Hodder, K.H. 1996. RANGES V. An analysis system for biological location data. Ed. Institute of Terrestrial Ecology. Dorset.
- Kingsland, S.E. (1985). Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Kitchener, A. 1991. The natural history of the wild cats. Ed. Neal, E. London.
- Koehler, G.M. y Hornocker, M.G. 1991. Seasonal resource use among mountain lions, bobcats and coyotes. J. Mamm., 72, 391-396.
- Korpimäki, E. 1987. Dietary shifts, niche relationships and reproductive output of coexisting Kestrels and Long-eared Owls. Oecologia, 74: 277-285.
- Kruuk, H. y de Kock, L. 1981. Food and habitat of badgers (Meles meles L.) on Monte

- Baldo, northern Italy. Z. Säugetierk. 46: 295-301.
- Kruuk, H. y Turner, M. 1967. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah, and wild dog in the Serengeti Area, East Africa. Mammalia, 31: 1-27.
- Kruuk, H., Kanchanasaka, B., O'Sullivan, S. y Warghongasa, S. 1994. Niche separation in three sympatric otters *Lutra perspicillata*, *L. lutra* and *Aonyx cineas* in Huai Kha Khaeng Tahiland. Biol. Cons., 69, 115-120.
- Kruuk, H., y Parish, T. 1981. Feeding specialization of the european badger *Meles meles* in Scotland. J. Anim. Ecol., 50, 773-788.
- Kruuk, H. (1989). The social badger. Oxford University Press. Oxford.
- Lawton, J.H. 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size: Phil. Trans. Royal Soc. Lond. 30: 283-291.
- Lloyd, H.G. 1980. The red fox. Ed. Lloyd, H.G. London.
- Lockie, J.D. 1961. The food of pine marten *Martes martes* in the west Rose-Shire, Scotland. Proc. Zool. Soc. Lond. 136: 187-195.
- Lode, T. 1995. Activity pattern of polecats *Mustela putorius* L. in relation to food habits and prey activity. Ethology, 100, 295-308.
- Losos, J.B., Marks, J.C. y Schoenes, T.W. 1993. Habitat use and ecological interactions of an introduced and a native species of Anolis lizard on Grand Cayman, with a review of the outcomes of anole introductions. Oecologia, 95, 525-532.
- Macdonald, D.W. 1979. Helpers in fox society. Nature, 282: 69-71.
- Macdonald, D.W. 1981. Resource dispersion and the social organisation of the red fox, *Vulpes vulpes*. Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference. Ed. Chapman J. y Pursley, D. pp. 918-949. Maryland.
- Macdonald, D.W. 1983. The ecology of carnivore social behavior. Nature, 301: 379-384.
- Macdonald, J.T. y Nel, J.A.J. 1986. Comparative diets of sympatric small carnivores. South Afr. J. Wildl. Res., 16, 115-121.
- Major, J.T. 1983. Ecology and interspecific relationships of coyotes, bobcats and red foxes in western Maine. Tesis doctoral. Maine University. Maine.
- Marti, C.D., Steenhof, K., Kochert, M.N. y Marks, J.S. 1993. Community trophic structure:

- the role of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. *Oikos*, 67, 6-18.
- Martín, R., Rodríguez, A. y Delibes, M. 1995. Local feeding specialization by badgers *Meles meles* in a mediterranean environment. *Oecologia*, 101, 45-50.
- Mather, K. 1964. *Statistical analysis in biology*. Ed. Methuen. London.
- Meia, J.S. y Weber, J.M. 1995. Home ranges and movements of red foxes in central Europe: stability despite enviromental changes. *Can. J. Zool.*, 73, 1960-1966.
- Mills, M.G.L. y Biggs, H.C. 1993. Prey apportionment and related ecological relationships between large carnivores in Kruger National Park. *Symp. Zool. Soc. London*, 65: 253-268.
- Minta, S.C. 1992. Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Ecol. Appl.*, 2, 178-188.
- Minta, S.C. 1993. Sexual differences in spatio-temporal interaction among badgers. *Oecologia*, 96, 402-409.
- Moreno, S., Villafuerte, R. y Delibes, M. 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European Wild rabbits. *Can. J. Zool.* 74: 1656-1660.
- Murray, D.L., Boutin, S. y O'donoghue, M. 1994. Winter habitat selection by lynx and coyote in relation to snowshoe hare abundance. *Can. J. Zool.*, 72, 1444-1451.
- Murray, D.L., Boutin, S., O'Donoghue, M. y Nams, V.O. 1995. Hunting behaviour of a sympatric felid and canid in relation to vegetative cover. *Anim. Behav.*, 50, 1203-1210.
- Neal, E. (1986). *The natural history of badgers*. London: Croom Helm. London.
- Neal, E. y Cheeseman, C. 1996. *Badgers*. Ed. Poyser. London.
- Neu, C.W., Randall byers, C. y Peek, J.M. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.*, 38, 541-545.
- Lüps, P. & Wandeler, A. I. (1993). *Dachs (Meles meles)*. En: *Handbuch der Säugetiere Europas. 5. Carnivora*. Stubbe & Krapp, Eds. Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Oksanen, T., Oksanen, L. y Norberg, M. 1992. Habitat use of small mustelid in north Fennoscandian tundra: a test of the hypothesis of patchy exploitation ecosystems. *Ecography*, 15: 237-244.

- Palma, L.A. 1980. Sobre distribuc o do lince ib rico em Portugal. I Reuni o Iberoamer. Zool. Vert. pp 569-586. La R bida (Huelva).
- Palomares, F. y Delibes, M. 1992. Data analysis design and potential bias in radio-tracking studies of animal habitat use. A. Oecol., 13, 221-226.
- Palomares, F. y Delibes, M. 1993. Key habitats for Egyptian mongooses in Do ana National Park, south-western Spain. Journal of Applied Ecology, 30, 752-758.
- Palomares, F. y Delibes, M. 1994. Spatio-temporal ecology and behaviour of european genets in southwest Spain. J. Mamm., 75, 714-724.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P. y Delibes, M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses and rabbits. Cons. Biol., 9, 295-305.
- Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J.M. y Delibes, M. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of southwestern Spain. J. Appl. Ecol., 33: 5-13.
- Palomares, F., Calzada, J. y Revilla, E. 1996. El manejo del h bitat y la abundancia de conejos: diferencia entre dos  reas potencialmente id nticas. Rev. Florestal, 9, 201-210.
- Pianka, E.R. (1976). Competition and Niche Theory. Ed. R.M. May. Theoretical Ecology. Principles and Applications. pp. 114-141. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pianka, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. Oikos 35: 194-201.
- Pianka, E.R. 1988. Evolutionary ecology. Harper y Row New York. New York.
- Pianka, E.R. 1995. Evolution of body size: varanid lizards as a model system. Am. Nat., 146, 398-414.
- Pigozzi, G. 1989a. Digging behaviour while foraging by the european badger, *Meles meles* in a mediterranean habitat. Ethology, 83, 121-128.
- Pigozzi, G. 1991. The diet of the european badger in a mediterranean coastal area. A. Theriol., 36, 293-306.
- Polis, G.A., Meyers, C.A. y Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. Ann. Rev. Ecol. Syst., 20,

297-330.

- Porter, W.F. y Church, K.E. 1987. Effects of enviromental pattern on habitat preference analysis. J. Wildl. Manage. 51: 681-685.
- Powell, R.A. 1973. A model for raptor predation on weasels. J. Mamm., 54, 257-263.
- Pulliainen, E., Lindgren, E. y Tunkkari, P.S. 1995. Influence of food availability and reproductive status on the diet and body condition of the European lynx in Finland. A. Theriol., 40, 181-196.
- Putman, R. J. 1984. Facts from faeces. Mammal Rev. 14: 79-97.
- Rabinovich, J.E. (1980). Introducción a la ecología de poblaciones animales. Compañía Editorial Continental S.A., México. 313 pp.
- Ralls, K. y White, P.J. 1995. Predation on San Joaquin Kit Foxes by larger Canids. J. Mamm., 76, 723-729.
- Rau, J.R., Beltran, J.F. y Delibes, M. 1985. Can the increase of fox density explain the devease in lynx numbers at Doñana. Rev. Ecol. (Terre Vie), 40,
- Reynolds, J.C. y Aebischer, N.I. 1991. Comparison and quantification of carnivora diet by faecal analysis: a critique, with recomendations, based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. Mammal Rev., 21, 97-122.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution, 43, 223-225.
- Richardson, L., T.W.Clark, S.C.Forrest y III, T.M.C. 1987. Winter ecology of black-footed ferrets (*Mustela nigripes*) at Meeteetse, Wyoming. Am. Midl. Nat., 117, 225-239.
- Robinson, S.K. y Terborgh, J. 1995. Interspecific aggresion and habitat selection by Amazonian birds. J. Anim. Ecol., 64, 1-11.
- Rodríguez, A., y Delibes, Ml. 1992. Food habits of badgers (*Meles meles*) in an arid habitat. J. Zool., 227, 347-350.
- Rodríguez, A. y R.Martín, et al. 1996. Space use and activity in a mediterranean population of badgers *Meles meles*. A. Theriol., 41, 59-72.
- Rogers, P.M., Arthur, C.P. y Soriguer, R.C. 1994. The rabbit in continental Europe. The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer. Ed. Thompson H. V. y C. M. King. Oxford Univ. Press. Oxford.

- Rogers, P.M. y Myers, K. 1979. Ecology of the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L) in Mediterranean habitats. J. Appl. Ecol., 16, 691-703.
- Roper, T.J. y Mickevicius, T. 1995. Badger *Meles meles* diet: a review of literature from the former Soviet Union. Mammal Rev., 25, 117-129.
- Roper, T.J. y Lüps, P. 1995. Diet of badgers *Meles meles* in central Switzerland: an analysis of stomach contents. Z. Säugetierk., 60, 9-19.
- Rosenzweig, M.L. 1966. Community structure in sympatric carnivora. J. Mamm., 47, 602-612.
- Samuel, M. D. y Kenow, K.P. 1992. Evaluating habitat selection with radio-telemetry triangulation error. J. Wild. Manage., 56: 725-734.
- SAS Institute. 1990. SAS/STAT user's guide. Version 6. Ed. SAS Institute, Cary.
- Schmitz, O.J. y Lavigne, D.M. 1987. Factors affecting body size in sympatric Ontario *Canis*. J. Mamm., 68, 92-99.
- Schoener, T.W. 1969. Models of optimal size for solitary predators. Am. Nat., 103: 277-313.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science, 185, 27-39.
- Schoener, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. Am. Sci., 70: 586-590.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122: 240-285.
- Serafini, P. y Lovari, S. 1993. Food habits and niche trophic overlap of the red fox and stone marten in a Mediterranean rural area. A. Theriol., 38, 233-244.
- Siegel, S. 1956. Nonparametric Statistics. MacGraw-Hill. New York.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck y J. Petranka, et al. 1985. Predation, competition, and prey communities. Ann. Rev. Ecol. Syst., 16, 269-311.
- Simberloff, D. y Boecklen, W. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. Evolution, 35: 1206-1228.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1981. Biometry. Ed. Freeman, New York. New York.

- Stephenson, R.O., Grangaard, D.V. y Burch, J. 1991. Lynx, *Felis lynx*, predation on red foxes, *Vulpes vulpes*, Caribou, *Rangifer tarandus*, and dall sheep, *Ovis dalli* in Alaska. Can. Field-Nat., 105, 255-262.
- Storch, I., Lindstöm, E. y Tänge, J.D. 1990. Diet and habitat selection of the pine martens in relation to competition with the red fox. A. Theriol., 35, 311-320.
- Sunquist, F. y Sunquist, M. 1989. Tiger moon. Ed. The University of Chicago Press. Chicago.
- Theberge, J.B. y Wedells, C.H. 1988. Prey selection and habitat partitioning in sympatric coyote and red fox populations, southwest Yukon. Can. J. Zool., 67, 1285-1290.
- Travaini, A., Ferreras, P., Aldama, J.J., Fedriani, J.M. y Delibes, M. Chemical immobilization of wild badgers *Meles meles*. Revue Méd. Vét., 145: 577-580.
- Travaini, A., Ferreras, P., Delibes, M. y Aldama, J.J. 1992. Xilazine hydrochloride-ketamine hydrochloride immobilization of free-living red foxes *Vulpes vulpes* in Spain. J. Wildl. Dis., 28, 507-509.
- Valverde, J.A. 1957. Notes écologiques sur le lynx d'Espagne *Felis lynx pardina* Temminck. Terre et Vie, 104: 51-67.
- Valverde, J.A. 1958. An ecological sketch of the Coto Doñana. British Birds, 51: 1-23.
- Valverde, J.A. 1960. Vertebrados de la marisma del Guadalquivir. Arch. Inst. Aclim., 9:1-168.
- Villafuerte, R. 1994. Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Univ. de Córdoba. Córdoba.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Gortázar, C. y Moreno, S. 1994. First epizootic of rabbit hemorrhagic disease in free living populations of *Oryctolagus cuniculus* at Doñana National Park, Spain. J. Wildl. Dis., 30, 176-179.
- Weber, J.M. y Aubry, S. 1993. Predation by foxes, *Vulpes vulpes* on the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris* Scherman, in western Switzerland. J. Zool., 229, 553-559.
- Wells, H. y King, J.L. 1980. A general "exact test" for N x M contingency tables. Wildl. Soc. Bull., 79: 65-77.
- Wells, M.C. y Bekoff, M. 1982. Predation by wild coyotes: Behavioral and ecological

- analysis. J. Mamm. 63: 118-127.
- White, G.C. y Garrot, R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, Inc. San Diego. London.
- White, P.J., Ralls, K. y Garrot, R.A. 1994. Coyote-kit fox interations as revealed by telemetry. Can. J. Zool., 72, 1831-1836.
- Wiens, J.A. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. Ecol. Monog., 43: 237-270.
- Wiens, J.A. 1983. Interspecific competition. Am. Sci., 71: 246-248.
- Wilson, S.S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. Am. Nat. 109: 769-784.
- Zapata, S.A., Travaíni, A. y Delibes, M. 1995. Comparación entre varias técnicas de estimación de la edad en zorros, *Vulpes vulpes*, de Doñana (sur de la Península Ibérica). Doñana, A. Vert., 22: 20-29.
- Zaret, T.M. y Rand, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology, 52: 336-342.

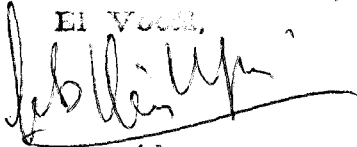
UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Presentado en el Excmo. Consejo de la Universidad de Sevilla el día 19 de Marzo de 1997

D. Jose M^o Fedriani Laffitte
tema: Relaciones interespecifica entre el lince
iberico, *Lynx pardina*, el zorro, *Vulpes vulpes*, y
el tejón, *Meles meles* en el Parque Nacional de Sierra
de Guadalupe. APTO CUM LAUDE

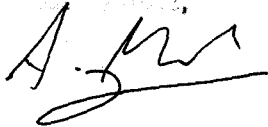
19 de Marzo de 1997

El Vocal,



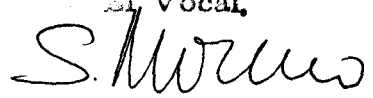
El Presidente

El Vocal,



El Secretario,

El Vocal,



El Doctorado,

