

# FACTORES DE LA COEXISTENCIA DE MESOCARNÍVOROS EN PARQUES NACIONALES DE AMBIENTE MEDITERRÁNEO

PABLO FERRERAS<sup>1\*</sup>, FRANCISCO DÍAZ-RUIZ<sup>1,2</sup>,  
PAULO CÉLIO ALVES<sup>2</sup>, PEDRO MONTERROSO<sup>2</sup>

## RESUMEN

Las comunidades de carnívoros de la Península Ibérica están habitualmente constituidas por especies de tamaño medio ("mesocarnívoros"), que tienen generalmente requerimientos ecológicos próximos. La finalidad del estudio fue evaluar los factores ecológicos (segregación trófica, espacial y temporal) que permiten la coexistencia de estas especies en ambientes mediterráneos. Además optimizamos los protocolos basados en metodologías no-invasivas (foto-trampeo), para el seguimiento de la comunidad de mesocarnívoros en dos Parques Nacionales: Cabañeros y Monfragüe.

Detectar todas las especies de mesocarnívoros presentes requirió al menos 30 cámaras-trampa activas durante 10 días (Monfragüe) o 20 días (Cabañeros), siendo más efectiva una disposición dispersa (1.5 km entre cámaras) que agregada (1 km). Tanto la combinación orina de lince-valeriana como el cebo de pollo aumentaron la detectabilidad de las distintas especies, excepto el cebo de pollo para el gato montés (*Felis silvestris silvestris*).

La alimentación de la gineta (*Genetta genetta*) se basó en micromamíferos y aves, mientras que las del zorro (*Vulpes vulpes*) y la garduña (*Martes foina*) fueron mucho más diversas, mostrando un elevado solapamiento trófico (60-90%), aunque la competición trófica sería baja al consumir los alimentos estacionalmente más abundantes.

Las especies estrictamente nocturnas (garduña, gineta y tejón, *Meles meles*) mostraron el mayor solapamiento en sus ritmos de actividad, siendo mínimo con el meloncillo (*Herpestes ichneumon*), única especie diurna. El zorro presentó un solapamiento intermedio con el resto de especies, siendo menor con la garduña en zonas de matorral (rico en recursos) que en otros hábitats.

Según los modelos de ocupación condicionada, elaborados a partir de datos de foto-trampeo, no existe segregación espacial entre garduña, gineta y zorro. Los gatos monteses radio-marcados en Cabañeros evitaron las zonas más usadas por los zorros, que sin embargo eran compartidas entre zorros y garduñas.

Los resultados indican que la coexistencia entre mesocarnívoros en ambientes mediterráneos está mediada por segregación en distintas dimensiones ecológicas.

**Palabras clave:** ambiente mediterráneo; coexistencia; foto-trampeo; mesocarnívoros; métodos no-invasivos; nicho ecológico; optimización de protocolos; segregación ecológica

<sup>1</sup> Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC), CSIC-UCLM-JCCM, Ronda de Toledo n° 12, 13071, Ciudad Real, España. Tel: 926 295 450. Fax: 926 295 451. E-mail: pablo.ferreras@uclm.es, pacodi1480@hotmail.com

<sup>2</sup> Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, CIBIO/InBIO, Universidade do Porto, Campus de Vairão, 4485-661, Vairão, Vila do Conde, Portugal. Tel: +351 252 660 411. Fax: +351 252 661 780. E-mail: pcalves@fc.up.pt, pmonterroso@cibio.up.pt

\* Contacto: pablo.ferreras@uclm.es

## SUMMARY

The communities of Iberian carnivores usually consist of medium-size species (“mesocarnívoros”), with close ecological requirements. The objective of this study was to evaluate the ecological factors (trophic, spatial and temporal segregations) allowing the coexistence of mesocarnívoros in Mediterranean environments. Protocols based on non-invasive methods (photo-trapping) were optimized for monitoring mesocarnívoros communities in two National Parks: Cabañeros and Monfragüe.

A minimum of 30 cameras active during 10 days (Monfragüe) or 20 days (Cabañeros) were required to detect all the occurring species. A scattered arrangement of the cameras (separated 1.5 km) revealed higher effectiveness than a clumped arrangement (1 km). Both the combination lynx urine-valerian extract and chicken bait increased the detectability of the mesocarnívoros in the cameras, except the chicken bait for the wildcat (*Felis silvestris silvestris*).

The common genet (*Genetta genetta*) based its diet on small mammals and birds, while the diets of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the stone marten (*Martes foina*) were more diverse. The latter two species showed a high trophic overlap (60-90%), although trophic competition would be low as feeding on the seasonally most abundant foods.

The strictly nocturnal species (stone marten, genet and Eurasian badger, *Meles meles*) showed the highest overlap between activity rhythms, being lowest with the Egyptian mongoose (*Herpestes ichneumon*), the only diurnal species. The red fox showed an intermediate overlap with the remaining species, being lowest with the stone marten in scrubland areas than in other habitats, which allowed them to segregate in the use of this rich-resource habitat.

Conditional occupancy models from camera-trap data point to a lack of spatial segregation between stone marten, genet and red fox. Wildcats radio-tracked in Cabañeros showed large home ranges and avoided the core areas of foxes, which were, however, shared with stone martens.

These results point that coexistence among mesocarnívoros in Mediterranean environments is mediated by segregation in several ecological dimensions.

**Key words:** camera-trapping; coexistence; ecological niche; ecological segregation; Mediterranean environment; mesocarnívoros; non-invasive methods; optimizing protocols; camera-trapping.

## INTRODUCCIÓN

Los mamíferos del Orden Carnívora desempeñan importantes funciones en la estructura de las comunidades ecológicas, por ejemplo mediante efectos de cascadas tróficas, transferencia de nutrientes y energía, y estabilización de las redes tróficas (BERGER *et al.* 2008). El estado de sus poblaciones es por tanto un indicador de la situación de los ecosistemas (CROOKS & SOULÉ 1999; ROEMER *et al.* 2009). La mayor parte de las comunidades de carnívoros se han visto simplificadas en tiempos

recientes por la extinción local de las especies de mayor tamaño, como el oso pardo (*Ursus arctos*), el lobo (*Canis lupus*) o el lince ibérico (*Lynx pardinus*). De esta manera, las comunidades de carnívoros están frecuentemente constituidas por especies de tamaño medio o “mesocarnívoros” (PRUGH *et al.* 2009). En los ecosistemas ibéricos los mesocarnívoros desempeñan distintos papeles ecológicos claves, por ejemplo como dispersores de semillas (ROSALINO *et al.* 2010), o como controladores sanitarios de las presas (MILLÁN *et al.* 2002), mostrando una complementariedad entre especies en sus funciones ecológicas (FEDRIANI

& DELIBES 2009). Los mesocarnívoros ibéricos son en su mayoría especies de alimentación generalista con una elevada similitud ecológica (FEDRIANI *et al.* 1999; CARVALHO & GOMES 2004; FERRERAS *et al.* 2011), lo que podría implicar competición por explotación y la exclusión de determinadas especies. Aunque son numerosos los estudios sobre autoecología de los mesocarnívoros ibéricos, se sabe poco sobre los factores que hacen posible su coexistencia (ver: FEDRIANI *et al.* 1999; PEREIRA *et al.* 2012; SOTO & PALOMARES 2015). Para conservar áreas que permitan la coexistencia de distintas especies de carnívoros se deben conocer sus requerimientos de hábitat, alimento y espacio y el papel que juegan los potenciales competidores. Los Parques Nacionales deberían preservar comunidades bien estructuradas y diversas de carnívoros que aseguren el mantenimiento de sus múltiples funciones ecológicas.

Según la teoría del nicho ecológico (HUTCHINSON 1957), la coexistencia entre especies requiere que éstas difieran en sus nichos (HARDIN 1960; SCHOENER 1974), reduciendo la competición entre ellas mediante mecanismos como: partición del nicho trófico (ZAPATA *et al.* 2007), segregación de hábitat, exclusión espacial (HARMSSEN *et al.* 2009), o exclusión temporal (DI BITETTI *et al.* 2009).

El gremio de los mesocarnívoros mediterráneos ibéricos está constituido principalmente por especies generalistas de amplio espectro trófico, como el zorro (*Vulpes vulpes*), la garduña (*Martes foina*), el tejón (*Meles meles*), o el meloncillo (*Herpestes ichneumon*), entre los que es frecuente un elevado solapamiento trófico (FEDRIANI *et al.* 1999; CARVALHO & GOMES 2004; SANTOS *et al.* 2007; FERRERAS *et al.* 2011). Otras especies se especializan en el consumo de ciertos grupos de presas. Así la gineta (*Genetta genetta*) es un especialista en micromamíferos (VIRGÓS *et al.* 1999), mientras que el gato montés (*Felis silvestris silvestris*) es un especialista facultativo en conejo (*Oryctolagus cuniculus*), que es sustituido por micromamíferos donde los conejos escasean (LOZANO *et al.* 2006). Los estudios de alimentación de carnívoros, basados en análisis de excrementos, están potencialmente sometidos a errores de identificación por semejanza morfo-

lógica entre excrementos de diferentes especies. El equipo investigador de este estudio ha desarrollado técnicas moleculares para la identificación específica de los excrementos de carnívoros ibéricos (MONTERROSO *et al.* 2013), cuyo uso es cada vez más frecuente en los estudios de alimentación de carnívoros.

Las técnicas de foto-trampeo permiten obtener información sobre especies elusivas, como los carnívoros, sin necesidad de contacto directo (O'CONNELL *et al.* 2010). Con los datos de foto-trampeo se pueden elaborar modelos de ocupación, que permiten tener en cuenta la detectabilidad para identificar los factores que determinan la distribución de cada especie, incluyendo la presencia de otras especies, ya sean presas o potenciales competidores (O'CONNELL *et al.* 2006). Otras metodologías estadísticas recientemente desarrolladas permiten aplicar los datos de foto-trampeo al estudio de los ritmos diarios de actividad y del solapamiento de estos entre diferentes especies (RIDOUT & LINKIE 2009).

La finalidad principal de este estudio ha sido evaluar los factores ecológicos que permiten la coexistencia de mesocarnívoros potencialmente competidores en parques nacionales con ambiente mediterráneo, centrándonos en particular en las interacciones entre cuatro especies: zorro, garduña, gineta y gato montés. Para ello se han puesto a punto protocolos basados en metodologías no invasivas para el seguimiento de la composición y estructura de las comunidades de mesocarnívoros. La principal hipótesis del trabajo es que la coexistencia entre las especies de mesocarnívoros en ambientes mediterráneos es posible gracias a mecanismos como: segregación trófica, segregación temporal o segregación en el uso del espacio.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Áreas de estudio

El estudio se ha desarrollado en dos parques nacionales, Cabañeros y Monfragüe, representativos

del paisaje mediterráneo del centro y sur peninsular. Sus comunidades de carnívoros se encuentran bien conservadas a excepción de la desaparición reciente de dos superdepredadores: el lobo y el lince ibérico. En cada Parque se seleccionó un área continua de unas 6.000 ha representativa de los hábitats existentes, suficiente para incluir al menos 4 áreas de campeo de mesocarnívoros (MONTERROSO *et al.* 2009). En Cabañeros se seleccionó un área en el ecotono entre raña y monte del SE del Parque (aprox. 39°20'N, 4°26'O) y en Monfragüe en el extremo occidental del Parque (aprox. 39°51'N, 6°05'O).

Entre 2012 y 2013 se realizaron tres campañas de muestreo en cada uno de los Parques Nacionales (Tabla 1) aplicando de forma simultánea las siguientes metodologías: foto-trampeo, búsqueda de excrementos de carnívoros en recorridos a pie, recorridos nocturnos en vehículo con foco, conteos de excrementos de conejo con limpieza en estaciones fijas y captura en vivo de micromamíferos. La finalidad de los muestreos de 2012 fue optimizar los protocolos de foto-trampeo para caracterizar las comunidades de mesocarnívoros, atendiendo al número de cámaras, tiempo en que permanecen activas y superficie muestreada. En 2013 se ensayó el efecto de distintos atrayentes sobre la detectabilidad de las distintas especies. Finalmente, durante 2014 se

marcaron con radio-emisores VHF-GPS tres especies de carnívoros (zorro, garduña y gato montés) en Cabañeros para evaluar las interacciones espaciales entre especies a nivel individual.

### Foto-trampeo

En cada muestreo se emplearon entre 36 y 42 cámaras-trampa digitales accionadas mediante sensor de infrarrojos (modelos SG550V y SG570V, HCO Outdoor Products, USA), que fueron distribuidas de forma regular. Las cámaras se fijaron a árboles a una altura aproximada de 0.5-1.0 m del suelo, y fueron programadas con la máxima sensibilidad para disparar una ráfaga de 3 fotos una vez accionadas. Para aumentar la probabilidad de detección de los mesocarnívoros en las cámaras, se usaron atrayentes específicos, generalmente una combinación de orina de lince ibérico y extracto de valeriana (Foto 1; MONTERROSO *et al.* 2011). Además, en los muestreos de 2013 se comparó el efecto de estos y otros atrayentes (ver "Optimización de los atrayentes") sobre la detectabilidad de las distintas especies de mesocarnívoros. Las cámaras permanecieron activas entre 35 y 69 días, dependiendo de los objetivos específicos de cada muestreo. El foto-trampeo permitió obtener información sobre la ocupación, detectabilidad y ritmos de actividad de los mesocarnívoros y sus presas.

| Área de estudio  | Fecha inicio – Fecha fin | Duración (Días) | Metodologías                    |
|------------------|--------------------------|-----------------|---------------------------------|
| <i>Cabañeros</i> | 13/03/2012 - 3/04/2012   | 21              | Métodos pequeños carnívoros     |
| <i>Cabañeros</i> | 11/04/2012 -19/06/2012   | 69              | FT, Exc, Far, Con, Mic          |
| <i>Monfragüe</i> | 21/08/2012 - 23/10/2012  | 63              | FT, Exc, Far, Con, Mic          |
| <i>Monfragüe</i> | 9/01/2013 - 14/02/2013   | 36              | FT, Exc, Far, Con, Mic          |
| <i>Cabañeros</i> | 21/02/2013 - 22/04/2013  | 60              | FT, Exc, Far, Con, Mic          |
| <i>Monfragüe</i> | 28/08/2013 - 3/10/2013   | 36              | FT, Exc, Far, Con, Mic          |
| <i>Cabañeros</i> | 15/10/2013 - 19/11/2013  | 35              | FT, Exc, Far, Con, Mic          |
| <i>Cabañeros</i> | 6/03/2014 - 10/12/2014   | 279             | Captura y radio-seguimiento, FT |

**Tabla 1.** Campañas de muestreo realizadas durante el estudio. Se indican: fechas de inicio y fin, duración y metodologías empleadas: FT = Foto-trampeo; Exc = Búsqueda de excrementos de carnívoros; Far = Recorridos nocturnos con foco; Con = Conteo de excrementos de conejo en estaciones fijas; Mic = Captura en vivo de micromamíferos.

*Table 1.* Field survey campaigns carried out during the study, indicating: dates of start and end, duration and methodologies employed: FT = Camera-Trapping; Exc = Search of carnivore scats; Far = Spotlight counts; Con = Rabbit pellets counts; Mic = Live capture of small mammals.

### Optimización del protocolo de foto-trampeo

Cada muestreo realizado en 2012 duró dos meses y constó de dos fases: en el primer mes se colocaron las cámaras-trampa (34 en Monfragüe y 40 en Cabañeros) siguiendo una distribución espacial dispersa (1.5 km de separación, ~0.44 cámaras/km<sup>2</sup>); en el segundo mes se empleó el mismo número de cámaras con una distribución agregada (1 km de separación, ~1 cámara/km<sup>2</sup>). Se compararon visualmente las curvas de rarefacción o acumulación de especies (COLWELL *et al.* 2004) obtenidas a partir de las disposiciones de cámaras agregadas y dispersas. Por otro lado, se generaron al azar grupos de cámaras del total empleado en cada Parque, calculando el área cubierta y la riqueza específica acumulada detectada por cada grupo de cámaras desde la instalación hasta 30 días. Mediante modelos lineales generalizados con error de tipo Poisson se analizó el efecto del área prospectada y del esfuerzo de muestreo (número de cámaras y tiempo que permanecen activas) sobre el total de especies de mesocarnívoros detectadas.

### Optimización de los atrayentes para foto-trampeo

La eficacia de varios atrayentes para detectar las distintas especies de mesocarnívoros se evaluó durante las cuatro campañas de muestreo reali-

zadas en 2013 (Tabla 2). Cada cámara se combinó al azar con un tratamiento (Fotos 1-2) que se cambió tras 15 días.

Para cuantificar el efecto de los atrayentes empleamos modelos de ocupación (MACKENZIE *et al.* 2006), que estiman la probabilidad de ocupación de una especie y la probabilidad de que, estando presente, sea detectada, y permiten evaluar los factores que afectan a estas probabilidades. Consideramos los atrayentes como uno de los factores que pueden afectar a la probabilidad de detección. Se ajustaron modelos independientes para cada especie con los datos de los experimentos que incluyeron los mismos tratamientos: un modelo para cada uno de los experimentos 1 y 2, y un único modelo para los experimentos 3 y 4 (Tabla 2) en el que consideramos el área de estudio como otro factor explicativo.

### Segregación trófica entre especies

La alimentación de los mesocarnívoros se estudió a partir del análisis de excrementos recogidos en transectos de 3 km de longitud en cada área de estudio (10 en Cabañeros, 8 en Monfragüe). Estos se recorrieron una vez al comienzo de cada campaña para eliminar los excrementos preexistentes, y otra vez transcurridas 4 semanas. Los excrementos se almacenaron de forma individualizada en etanol de 96° hasta su posterior análisis.

| Experimento Número | Área      | Fecha inicio – Fecha fin | Duración (Días) | Número de Cámaras | Tratamientos   |
|--------------------|-----------|--------------------------|-----------------|-------------------|--|
| 1                  | Monfragüe | 09/01/2013 - 14/02/2013  | 36              | 37                | - Control<br>- Orina lince-Valeriana<br>- Orina lince<br>- Valeriana |
| 2                  | Cabañeros | 21/02/2013 - 22/04/2013  | 42              | 42                | - Control<br>- Orina lince-Valeriana<br>- Pollo                      |
| 3                  | Monfragüe | 28/08/2013 - 03/10/2013  | 36              | 36                | - Orina lince-Valeriana<br>- Pollo                                   |
| 4                  | Cabañeros | 15/10/2013 - 19/11/2013  | 35              | 38                | - Orina lince-Valeriana<br>- Pollo                                   |

**Tabla 2.** Campañas de foto-trampeo para evaluar la efectividad de distintos atrayentes para carnívoros.

*Table 2.* Photo-trapping campaigns for assessing the effectiveness of several attractants for carnivores.

Para asignar los excrementos a las distintas especies se emplearon dos marcadores genéticos, uno mitocondrial y otro nuclear (ver MONTERROSO *et al.* 2013).

La dieta de cada especie se estudió mediante identificación de restos de alimentos en los excrementos con la ayuda de guías publicadas y colecciones propias de referencia (REYNOLDS & AEBISCHER 1991). Para caracterizar la dieta de cada especie se empleó el porcentaje de volumen de cada alimento encontrado en los excrementos. Para evaluar el solapamiento trófico entre especies se empleó el índice de Pianka (PIANKA 1974) que puede variar entre 0 (dietas totalmente diferentes) y 1 (dietas idénticas).

### Segregación temporal entre especies

Se estimó el patrón de actividad diario de cada especie mediante ajuste no paramétrico de funciones de densidad de Kernel (RIDOUT & LINKIE 2009) a los datos de foto-trampeo recogidos entre 2012 y 2014 en los dos Parques Nacionales. Se asignó a cada cámara el hábitat dominante (>70%) en un círculo de 200 m de radio. El patrón de actividad de cada especie se estimó de forma global y agrupando las cámaras por hábitats. Antes de unificar la información para cada especie,

se comprobó que no existían diferencias en los ritmos de actividad en función del atrayente, el muestreo y la localidad. El solapamiento temporal para cada par de especies en cada situación se calculó mediante el coeficiente de solapamiento temporal (CS) que puede variar entre 0 (sin solapamiento) y 1 (ritmos coincidentes) (RIDOUT & LINKIE 2009).

### Segregación espacial entre especies mediante modelos de ocupación

La segregación espacial entre las especies con suficiente información disponible de foto-trampeo (zorro, garduña y gineta) se evaluó mediante modelos de ocupación condicionada (STEEN *et al.* 2014), que estiman el efecto de la presencia de la especie "dominante" sobre la probabilidad de ocupación y de detección de la especie "subordinada". Basándonos en las diferencias de tamaño, el zorro se consideró potencialmente dominante sobre la garduña y la gineta, y la garduña sobre la gineta. El factor de interacción ( $\phi$ ) se empleó para evaluar la interacción espacial entre especies: valores <1 indican segregación espacial, valores >1 indican asociación espacial, y valores próximos a 1 indican distribuciones independientes (MACKENZIE *et al.* 2006).

| Especie             | Individuo | Sexo | Fecha marcaje<br>Fecha fin | Días<br>seguimiento | Locs.<br>VHF | Locs.<br>GPS   | Área campeo<br>(Km <sup>2</sup> ) |
|---------------------|-----------|------|----------------------------|---------------------|--------------|----------------|-----------------------------------|
| <i>M.foina</i>      | Mf01      | H    | 10/03/14 - 20/05/14        | 71                  | 10           | 10             | 1.0                               |
|                     | Mf02      | M    | 11/03/14 - 22/05/14        | 72                  | 7            | 12             | 1.3                               |
|                     | Mf03      | M    | 12/03/14 - 16/06/14        | 96                  | 12           | 50             | 3.7                               |
|                     | Mf04      | M    | 24/03/14 - 25/05/14        | 62                  | 10           | 30             | 2.0                               |
| <i>E.silvestris</i> | Fs01      | M    | 26/03/14 - 10/12/14        | 259                 | 41           | - <sup>1</sup> | 19.9                              |
|                     | Fs02      | H    | 27/03/14 - 7/06/14         | 72                  | 16           | 74             | 29.8                              |
| <i>V.vulpes</i>     | Vv01      | H    | 7/03/14 - 7/12/14          | 275                 | 39           | - <sup>1</sup> | 0.6                               |
|                     | Vv02      | M    | 7/03/14 - 30/06/14         | 115                 | 30           | 3898           | 7.9                               |
|                     | Vv03      | H    | 9/03/14 - 28/05/14         | 80                  | 20           | 400            | 2.7                               |
|                     | Vv04      | H    | 9/03/14 - 15/06/14         | 98                  | 24           | 9              | 0.7                               |

<sup>1</sup> No se pudo recuperar la información del emisor GPS

**Tabla 3.** Animales radio-marcados en Cabañeros durante 2014. Áreas de campeo estimadas según el mínimo polígono convexo del 95%.  
**Table 3.** Animals radio-tagged in Cabañeros during 2014. Home ranges estimated as the 95% minimum convex polygon.

## Segregación espacial entre especies a nivel individual

En marzo de 2014 se equiparon con radio-emisores VHF-GPS en Cabañeros cuatro zorros, cuatro garduñas y dos gatos monteses, que se siguieron hasta diciembre de 2014 (Tabla 3). La baja tasa de éxito de localización (<10%) de la mayoría de las unidades GPS impidió analizar las interacciones durante los desplazamientos diarios. Las interacciones espaciales entre individuos a nivel de área de campeo y de máximo uso se analizaron combinando las localizaciones GPS y las obtenidas de forma manual (VHF). Para ello se empleó el índice de solapamiento de las distribuciones de utilización, que evalúa la probabilidad de encontrar un animal dentro del área usada con cierta probabilidad por otro (FIEBERG & KOCHANNY 2005).

## RESULTADOS

### Composición de las comunidades de mesocarnívoros

La comunidad de mesocarnívoros de Cabañeros está constituida por seis especies, donde domina claramente el zorro (Foto 3). Con frecuencia intermedia se detectaron en las cámaras garduña y gineta, y con baja frecuencia tejón, meloncillo y gato montés (Fotos 4-8). Se detectó también la presencia de dos pequeños mustélidos, comadreja (*Mustela nivalis*) y turón (*Mustela putorius*) mediante trampas de huellas y cámaras-trampa, utilizando en ambas con carne de pollo, en zonas potencialmente favorables (muros de piedra o proximidad de arroyos). En Monfragüe se detectaron cinco especies de mesocarnívoros, las detectadas en Cabañeros a excepción del gato montés. El zorro resultó también el carnívoro dominante en Monfragüe, aunque con menor frecuencia de detección que en Cabañeros, seguido por la garduña y la gineta, siendo el meloncillo y el tejón los más infrecuentes.

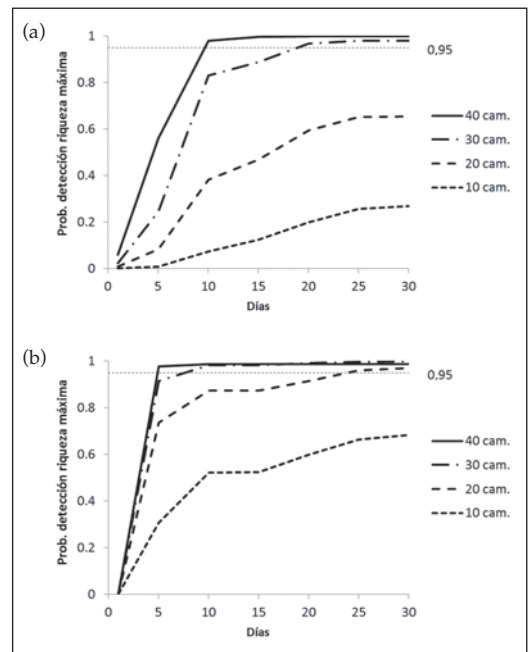
### Optimización del protocolo de foto-trampeo

El modelo que mejor explica la riqueza acumulada de mesocarnívoros incluye como variables significativas el área cubierta, el número de cáma-

ras, el tiempo de permanencia, y el área de estudio (Cabañeros vs. Monfragüe). El esfuerzo necesario para detectar todas las especies con un 95% de probabilidad difirió entre los dos Parques Nacionales. En Cabañeros fue necesario tener activas al menos 40 cámaras durante 10 días o 30 cámaras durante 20 días, sin embargo en Monfragüe fueron suficientes 40 cámaras 5 días o 30 cámaras 10 días para detectar el total de especies (Figura 1).

Para detectar todas las especies presentes en cada Parque se requiere menos esfuerzo con una disposición de cámaras dispersa que con una disposición agregada (Figura 2).

Finalmente, el esfuerzo requerido para detectar con 95% de probabilidad una especie determi-



**Figura 1.** Probabilidad de detectar mediante foto-trampeo todas las especies de mesocarnívoros observadas en (a) Cabañeros y (b) Monfragüe, en función del esfuerzo de muestreo (número de cámaras y tiempo activas). La línea de puntos horizontal indica una probabilidad de detección de 0.95.

**Figure 1.** Probability of detecting through camera-trapping all the mesocarnivore species observed in (a) Cabañeros and (b) Monfragüe, as a function of the sampling effort (number of cameras and time active). The horizontal dotted line indicates a 0.95 detection probability.

nada (estimado a partir de su probabilidad diaria de detección y asumiendo una distribución binomial), depende de la especie y el Parque (Figura 3). Las especies menos detectadas en las cámaras fueron el gato montés, que requirió 618 cámaras-día para detectarlo en Cabañeros, y el tejón en Monfragüe, que requirió 629 cámaras-día.

### Optimización de los atrayentes para foto-trampeo

La combinación orina de lince-valeriana aumentó la detectabilidad de la mayoría de las especies de mesocarnívoros con respecto al control (2x-4x veces) y con respecto a cada uno de los atrayentes por separado (Figura 4a). La única excepción fue el meloncillo, aunque los resultados hay que tomarlos con cautela debido al bajo número de detecciones. Esta mayor detectabilidad con la combinación de orina de lince-valeriana se confirmó en el segundo experimento para todas las especies (Figura 4b), aunque el cebo de pollo produjo probabilidades de detección similares (zorro y meloncillo) o incluso mayores (guarduña, gineta, tejón). El gato montés tan solo se detectó con orina de lince-valeriana (Figura 4b). Los experimentos 3 y 4 confirman estos resultados, con una elevada detectabilidad de la mayoría de las especies, similar entre la combinación de olores y el pollo, aunque la guarduña fue más detectada con pollo (Figura 4c).

### Segregación trófica entre especies

Se recogieron un total de 1059 excrementos (284 en Cabañeros y 775 en Monfragüe). Se consiguió identificar la especie en el 75% de los 401 excrementos analizados genéticamente. La mayoría correspondieron a zorro (155) y guarduña (134), y el resto a meloncillo (2), perro (2), gineta (1) y gato montés (1, de Cabañeros). No fue necesaria la identificación genética de otros 48 excrementos recogidos en letrinas de gineta, de asignación inequívoca. Se analizó el contenido de 349 excrementos, 110 de Cabañeros y 239 de Monfragüe, la mayoría correspondientes a zorro (169), guarduña (119) y gineta (49). El resto pertenecieron a tejón (9), meloncillo (2) y gato montés (1) (resultados no incluidos por bajo tamaño de muestra). Las dietas de las tres especies analizadas fueron similares en ambos parques (Figura 5). La

alimentación de la gineta se basó en micromamíferos y aves, mientras que la del zorro y la guarduña fue mucho más diversa, con importancia variable de invertebrados, frutos o carroña (Figura 5).

La disponibilidad estimada tanto de conejos como de micromamíferos fue baja en ambas áreas de estudio (Tabla 4). Considerando los distintos periodos de muestreo, el zorro y la guarduña fueron las especies con un mayor solapamiento trófico en ambos Parques Nacionales (índice de Pianka: 0.60-0.90; Tabla 5).

### Segregación temporal entre especies

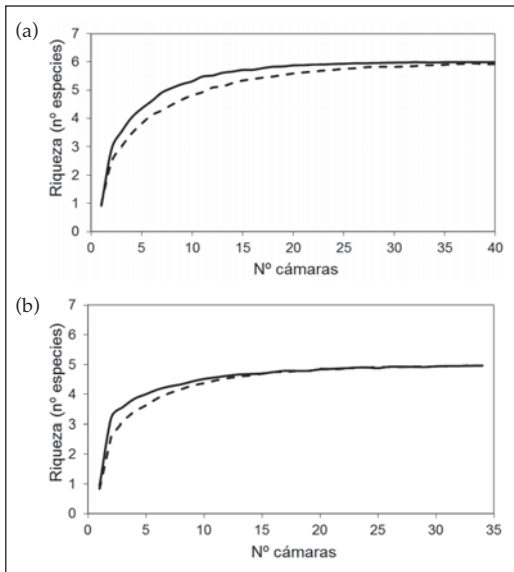
De forma global, las especies estrictamente nocturnas (guarduña, gineta y tejón) mostraron el mayor solapamiento temporal entre sí ( $CS = 0.74-0.90$ ), y los menores valores de solapamiento con el meloncillo ( $CS < 0.1$ ; Figura 6), única especie estrictamente diurna. El zorro presentó solapamientos intermedios con el resto de especies ( $CS = 0.22-0.73$ ; Figura 6).

Los niveles de solapamiento temporal entre pares de especies fueron similares entre hábitats, salvo entre zorro y guarduña, con un solapamiento temporal en zonas de matorral ( $CS = 0.64$ ) menor que en el resto de hábitats ( $CS = 0.72-0.75$ ; Figura 7). Este resultado indicaría una interacción espacio-temporal entre zorro y guarduña, que parecen segregarse temporalmente en el uso de un hábitat clave como es el matorral.

### Segregación espacial entre especies mediante modelos de ocupación

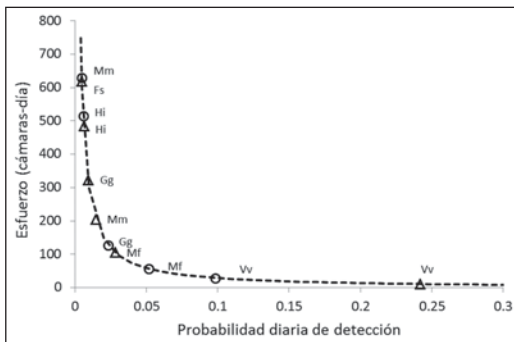
Las probabilidades de ocupación y detección de la guarduña y la gineta (subordinadas) fueron independientes de la presencia de zorro (dominante). Los factores de interacción entre especies fueron próximos a uno (zorro-guarduña:  $\phi = 0.98-0.99$ , zorro-gineta:  $\phi = 1.01-1.00$ , guarduña-gineta:  $\phi = 0.96-1.00$ ), lo que indica que la presencia de una especie es independiente de la presencia de la otra. La probabilidad de detección de la gineta fue mayor donde la guarduña estaba presente (0.39; Intervalo de confianza 95%: 0.24-0.57) que donde estaba ausente (0.16; Intervalo de confianza 95%: 0.02-0.62), aunque las diferencias no fueron significativas.





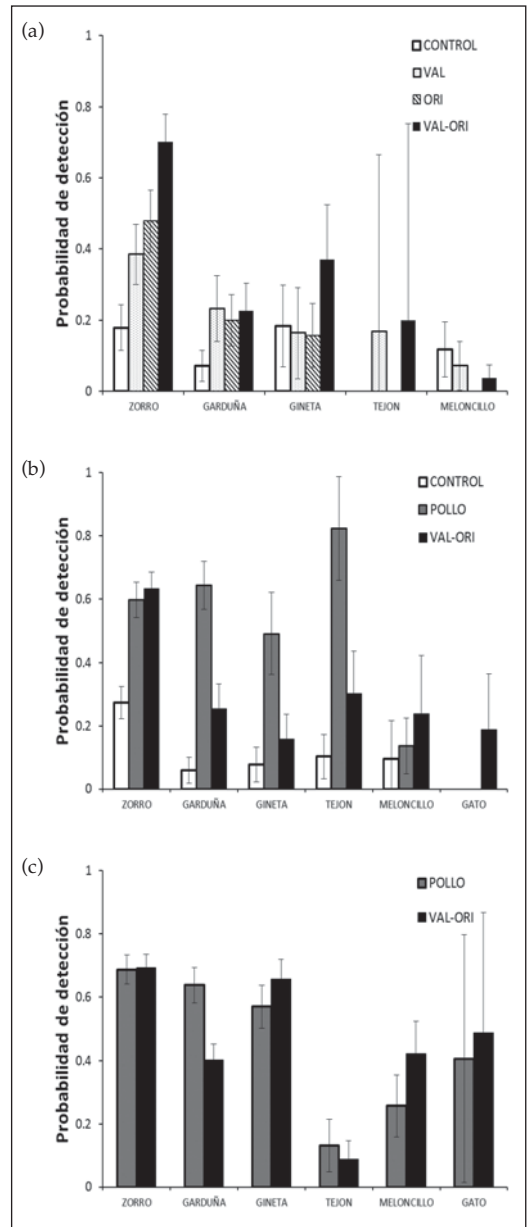
**Figura 2.** Curvas de rarefacción (aumento del número de especies de mesocarnívoros detectadas según el esfuerzo de muestreo) con dos disposiciones espaciales de las cámaras (dispersas: línea continua; agregadas: línea de trazos) en (a) Cabañeros, y (b) Monfragüe, considerando el número acumulado de especies detectadas a los 30 días desde la instalación.

**Figure 2.** Rarefaction curves (increase of number of detected mesocarnivore species with the survey effort with two spatial arrangements of the cameras (scattered: full line; clumped: dashed line) in (a) Cabañeros, and (b) Monfragüe, considering the cumulative number of species detected at 30 days after installation.



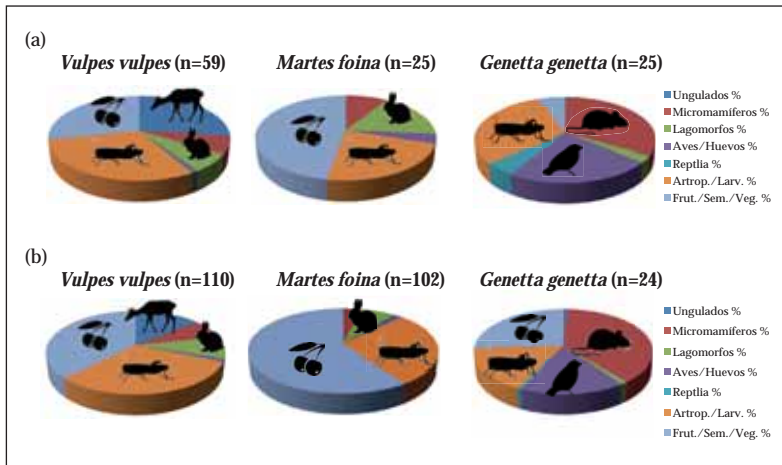
**Figura 3.** Esfuerzo de foto-trampeo (cámaras-día) requerido para detectar con una probabilidad del 95% cada especie de mesocarnívoro en Cabañeros (triángulos) y Monfragüe (círculos). Fs: *Felis silvestris silvestris*, Gg: *Genetta genetta*, Hi: *Herpestes ichneumon*, Mf: *Martes foina*, Mm: *Meles meles*, Vv: *Vulpes vulpes*.

**Figure 3.** Camera-trapping effort (camera-days) required for detecting with a 95% probability each mesocarnivore species in Cabañeros (triangles) and Monfragüe (circles). Fs: *Felis silvestris silvestris*, Gg: *Genetta genetta*, Hi: *Herpestes ichneumon*, Mf: *Martes foina*, Mm: *Meles meles*, Vv: *Vulpes vulpes*.



**Figura 4.** Probabilidad de detección semanal en las cámaras de las distintas especies de mesocarnívoros condicionada a su presencia, según los atrayentes empleados en los experimentos 1 (a), 2 (b) y 3 y 4 (c). Las barras de error muestran el error estándar estimado de la media.

**Figure 4.** Probability of weekly detection in camera-traps of mesocarnivore species conditioned to their presence, associated to the attractants employed in the experiments 1 (a), 2 (b) and 3 and 4 (c). Error bars represent the estimated standard error of the mean.



**Figura 5.** Resultados globales de la alimentación (% de volumen) de las tres especies de mesocarnívoros para las que se consiguió un mayor número de excrementos (n) en cada Parque Nacional.

**Figure 5.** Overall results of the feeding habits (% volume) of the three mesocarnivore species for which larger numbers of scats (n) were obtained in each National Park.

| Muestreo                 | Cabañeros    |              |              | Monfragüe    |              |              |
|--------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|                          | Abr-Jun 2012 | Feb-Abr 2013 | Oct-Nov 2013 | Ago-Oct 2012 | Ene-Feb 2013 | Ago-Oct 2013 |
| <b>CONEJOS</b>           |              |              |              |              |              |              |
| Exc./m <sup>2</sup> /día | 0.011±0.006  | 0.049±0.018  | 0.055±0.024  | 0.032±0.012  | 0.007±0.003  | 0.003±0.03   |
| IKA fareos               | 0.02±0.01    | 0.03±0.02    | 0.02±0.01    | 0.07±0.01    | 0.03±0.02    | 0.01±0.01    |
| Letrinas/km              | 0.10±0.07    | 0.13±0.13    | 0±0          | 2.42±1.46    | 0.83±0.47    | 0.38±0.38    |
| <b>MICROMAMÍFEROS</b>    |              |              |              |              |              |              |
| Indiv./ha                | 1.65±0.92    | 4.94±2.01    | 0.33±0.33    | 2.88±1.13    | 2.06±1.13    | 0.0±0.0      |

**Tabla 4.** Índices de abundancia relativa de conejos y micromamíferos, presas potenciales de los mesocarnívoros, en los dos parques nacionales. Se muestra el valor medio y su error estándar. Exc./m<sup>2</sup>/día: excrementos de conejo por metro cuadrado y día en estaciones de conteo con limpieza; IKA fareos: Índice Kilométrico de Abundancia de conejos observados en recorridos nocturnos con foco; Letrinas/km: número de letrinas de conejo halladas por kilómetro en recorridos a pie; Indiv./ha: número mínimo de micromamíferos presentes por hectárea según capturas nuevas con trampas Sherman durante tres noches.

**Table 4.** Relative abundance indices of rabbits and small mammals, potential prey for mesocarnivores, in the two national parks. The means and standard errors are shown. Exc./m<sup>2</sup>/día: rabbit pellets per square meter and day counted in cleared plots. IKA fareos: Kilometric Abundance Index of rabbits seen during spotlight counts; Letrinas/km: number of rabbit latrines found per kilometer in transects on foot; Indiv./ha: minimum number alive of small mammals per hectare according to new captures with Sherman traps during three nights.

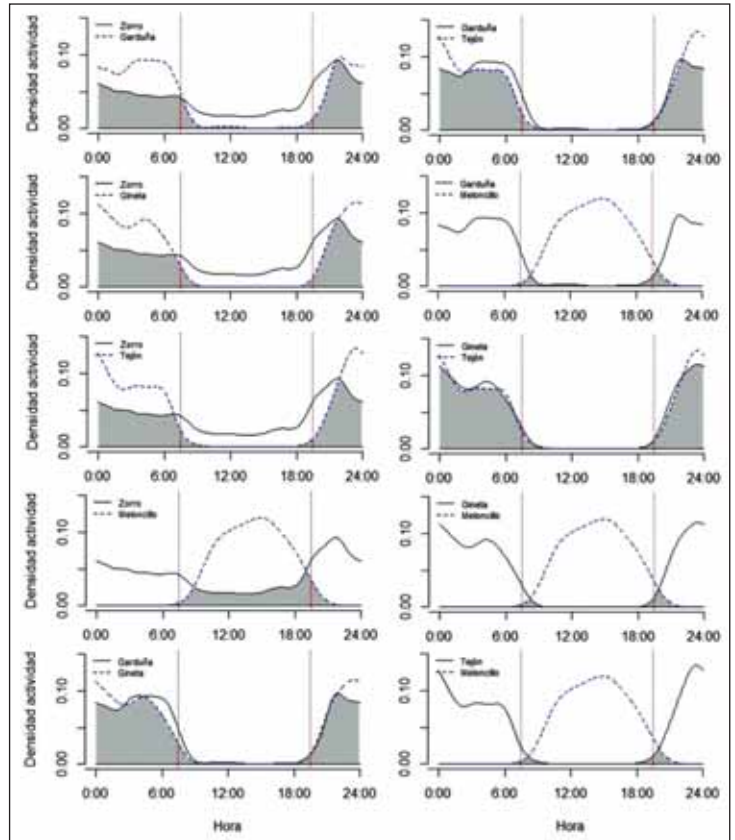
| Muestreo                           | Cabañeros    |              |              | Monfragüe    |              |              |
|------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|                                    | Abr-Jun 2012 | Feb-Abr 2013 | Oct-Nov 2013 | Ago-Oct 2012 | Ene-Feb 2013 | Ago-Oct 2013 |
| <i>V.vulpes</i> - <i>M.foina</i>   | 0.596        | 0.639        | 0.637        | 0.842        | 0.901        | 0.861        |
| <i>V.vulpes</i> - <i>G.genetta</i> | 0.589        | 0.478        | -            | 0.234        | 0.536        | 0.963        |
| <i>M.foina</i> - <i>G.genetta</i>  | 0.495        | 0.418        | -            | 0.152        | 0.675        | 0.922        |

**Tabla 5.** Solapamiento trófico estimado mediante el índice de Pianka entre tres especies de mesocarnívoros en diferentes campañas de muestreo. Los guiones indican datos insuficientes y la negrita el solapamiento más elevado de cada muestreo.

**Table 5.** Trophic overlap estimated through the Pianka's index between three mesocarnivore species during different field surveys. Hyphens indicate insufficient data and the highest overlap estimated during each survey is shown in bold.

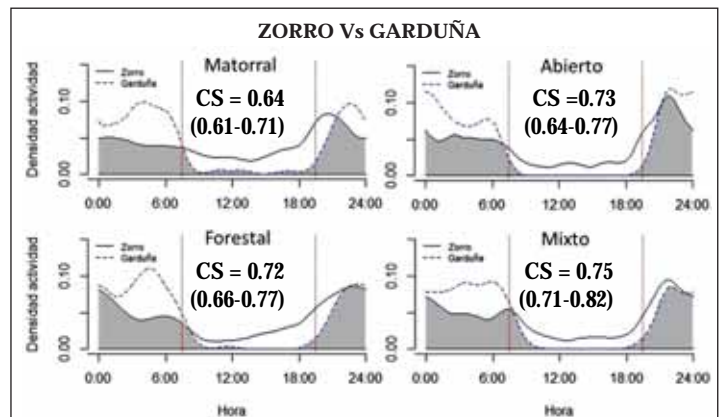
**Figura 6.** Solapamiento global de los ritmos de actividad diaria entre las distintas especies de mesocarnívoros, estimado a partir de los datos de fototrampeo obtenidos en Cabañeros y Monfragüe entre 2012 y 2014. El área sombreada es proporcional a la probabilidad de que las dos especies estén activas en el mismo periodo del día. Las líneas verticales discontinuas indican las horas aproximadas de la salida y puesta del sol.

**Figure 6.** Overall temporal overlap between mesocarnivore species, estimated from camera-trapping data obtained in Cabañeros and Monfragüe in 2012-2014. The grey area is proportional to the probability of two species being active in the same period of the day. The vertical dashed lines represent approximate sunrise and sunset times.



**Figura 7.** Solapamiento de los ritmos de actividad diaria entre zorros y garduñas en Cabañeros y Monfragüe según el hábitat predominante en el entorno de la cámara. Se muestra el índice de solapamiento temporal (CS) y su intervalo de confianza del 95% entre paréntesis. El área sombreada es proporcional a la probabilidad de que las dos especies estén activas en el mismo periodo del día. Las líneas verticales discontinuas indican las horas aproximadas de la salida y puesta del sol.

**Figure 7.** Temporal overlap between red foxes and stone martens in Cabañeros and Monfragüe according to the dominant habitat surrounding the camera. The temporal overlap is shown (CS) and its 95% confidence interval in brackets. The grey area is proportional to the probability of both species being active in the same period of the day. Vertical dashed lines represent approximate sunrise and sunset times.



|      | 95% KERNEL   |       |              |              |              |              | 50% KERNEL |      |              |       |       |       |
|------|--------------|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|------------|------|--------------|-------|-------|-------|
|      | Mf01         | Mf02  | Mf03         | Mf04         | Fs01         | Fs02         | Mf01       | Mf02 | Mf03         | Mf04  | Fs01  | Fs02  |
| Vv01 | 0            | 0     | 0            | 0.033        | 0.028        | 0.043        | 0          | 0    | 0            | 0     | 0.006 | 0.010 |
| Vv02 | 0            | 0     | 0            | <b>0.600</b> | <b>0.111</b> | <b>0.144</b> | 0          | 0    | 0            | 0.053 | 0.021 | 0.032 |
| Vv03 | 0            | 0     | <b>0.375</b> | 0            | 0.054        | 0.067        | 0          | 0    | <b>0.142</b> | 0     | 0.014 | 0.015 |
| Vv04 | <b>0.281</b> | 0.098 | 0.036        | 0            | 0.025        | 0.026        | 0          | 0    | 0            | 0     | 0.001 | 0     |

**Tabla 6.** Probabilidad de hallar cada una de las garduñas (Mf) y de los gatos monteses (Fs) radio-marcados dentro del área de campeo (95% Kernel) o dentro del área de máximo uso (50% Kernel) de los distintos zorros (Vv) radio-marcados. Se resaltan en negrita los valores superiores a 0.1 de forma orientativa.

*Table 6.* Probability of finding each of the radio-tracked stone martens (Mf) and wildcats (Fs) within the home range (95% Kernel) or within the core area (50% Kernel) of the radio-tracked red foxes (Vv). Values above 0.1 are highlighted in bold as an illustrative value.

### Segregación espacial entre especies a nivel individual

Los gatos monteses radio-marcados se movieron por áreas muy extensas (19.9-29.8 km<sup>2</sup>, Tabla 3), solapantes ampliamente con las de zorros y garduñas radio-marcados. Se localizaron principalmente en vegetación densa asociada a los arroyos. Sin embargo parecen evitar las áreas más usadas por los zorros (Tabla 6). Estos y las garduñas radio-marcados mostraron menores áreas de campeo (Tabla 3) y una mayor interacción espacial entre sí. Tres garduñas fueron localizadas con una probabilidad mayor del 25% dentro del área de campeo de un zorro, y una garduña localizada con un 14% de probabilidad dentro del área de máximo uso de un zorro (Tabla 6).

## DISCUSIÓN

Este trabajo demuestra la utilidad del foto-trampeo para determinar la composición de las comunidades de mesocarnívoros en áreas de ambiente mediterráneo. Durante el estudio detectamos todas las especies que por distribución podían estar presentes en los dos Parques Nacionales (PALOMO *et al.* 2007), a excepción del gato montés en Monfragüe. Apoyando estos resultados, ninguno de los 291 excrementos recogidos en Monfragüe y analizados genéticamente fue identificado como perteneciente a gato montés. Por otro lado, el felino tampoco fue detectado en un estudio independiente empleando foto-trampeo en un área más extensa (18.700 ha) del Parque Nacional de Monfragüe durante

2011-2012 (A.Toboso, com.pers.). Todo ello indica que el gato montés es muy escaso o ha desaparecido de Monfragüe, lo que confirmaría la regresión de la especie descrita en otras áreas de la Península Ibérica (e.g. SARMENTO *et al.* 2009; SOTO & PALOMARES 2014). Por el contrario la especie fue detectada en Cabañeros mediante foto-trampeo y excrementos identificados genéticamente (aunque en muy baja proporción). Además capturamos 5 individuos durante la campaña de trampeo de 2014, dos de los cuales fueron marcados con radio-emisores. Estos dos individuos utilizaron áreas de campeo de las más extensas descritas para zonas mediterráneas de la Península Ibérica (SARMENTO *et al.* 2006; MONTERROSO *et al.* 2009), probablemente debido a la escasez de sus dos presas principales, conejos y micromamíferos (Tabla 4). También en Doñana, SOTO & PALOMARES (2014) encontraron recientemente una inesperada escasez de gato montés, lo que confirma la delicada situación de la especie al menos en ambientes mediterráneos, por lo que serían necesarios estudios específicos para conocer las causas de esta regresión y poner en marcha medidas para recuperar sus poblaciones.

Aunque la relación entre el área muestreada y el número de especies detectado en inventarios de fauna ha sido descrita hace tiempo (ROSENZWEIG 1995), TOBLER *et al.* (2008) sugieren que el área cubierta tiene poco efecto sobre el número de especies detectadas en estudios de foto-trampeo. Nuestro estudio es uno de los primeros en demostrar la importancia del tamaño del área muestreada en estudios de mamíferos con

foto-trampeo. Según nuestros resultados, sería necesario muestrear al menos 4000 ha para caracterizar la comunidad de mesocarnívoros mediante foto-trampeo en áreas de ambiente mediterráneo. O'BRIEN *et al.* (2011) recomiendan espaciar las cámaras tanto como sea posible para maximizar el área cubierta en inventarios de mamíferos con foto-trampeo. De acuerdo con esto, nuestros resultados indican que una disposición de las cámaras dispersas permite alcanzar el máximo número de especies con un menor esfuerzo que una disposición agregada. El esfuerzo requerido para caracterizar las comunidades de mamíferos depende en gran medida del número máximo de especies presente. Por ejemplo, en áreas tropicales, con una gran riqueza de especies, se requieren esfuerzos de entre 1000 y 2000 cámaras-día para obtener un listado completo de especies (ROVERO *et al.* 2013). Según nuestros resultados, en ambientes mediterráneos sería necesario entre 200 (Monfragüe) y 400 (Cabañeros) cámaras-día para caracterizar las comunidades de mesocarnívoros. Las diferencias en riqueza de especies entre Monfragüe (5 especies), Cabañeros (6) y áreas tropicales (13-28) explican los diferentes esfuerzos requerido en cada caso.

Por otro lado, el esfuerzo requerido para caracterizar las comunidades está también relacionado con la presencia de especies escasas o difíciles de detectar, como el gato montés, el tejón y el meloncillo, que en nuestro estudio requirieron más de 400 cámaras-día para ser detectados con un 95% de probabilidad (Figura 3). En este sentido, el empleo de atrayentes permite aumentar la detectabilidad y reducir el esfuerzo requerido para inventarios de mamíferos (LONG *et al.* 2008; ROVERO *et al.* 2013). Nuestro estudio indica que tanto la combinación orina de lince-valeriana como el cebo de pollo aumentan la detectabilidad de los mesocarnívoros en zonas de ambiente mediterráneo. Sin embargo, el cebo de pollo no es un buen atrayente para especies como el gato montés, debido a sus hábitos poco carroñeros (LOZANO *et al.* 2006). Por tanto, el atrayente más recomendable dependería de si el objetivo concreto del muestreo es aumentar la detectabilidad media (cebo de pollo), o detectar un mayor número de especies, inclu-

yendo aquellas escasas y no carroñeras como el gato montés (orina de lince y valeriana). Estas recomendaciones son también aplicables a otras metodologías no invasivas como trampas de pelo o trampas de huellas.

Nuestros resultados indican que la coexistencia entre mesocarnívoros en áreas de ambiente mediterráneo es posible gracias a la segregación, a veces sutil, en distintas dimensiones de sus nichos ecológicos. No parece existir una segregación espacial clara entre zorros, garduñas y ginetas, según los resultados de los modelos de ocupación condicionada. Resultados similares se han obtenido en comunidades de mesocarnívoros de Norteamérica, donde las preferencias de hábitat son más importantes en la estructuración de las comunidades de mesocarnívoros que la segregación entre especies (LESMEISTER *et al.* 2015). Esto se confirma a nivel individual por los datos de radio-seguimiento de zorros y garduñas, que comparten sus áreas de campeo y, en algunos casos, sus áreas de máximo uso. Incluso parece existir una asociación espacial entre garduñas y ginetas según los modelos de ocupación, a diferencia de lo descrito en áreas de influencia atlántica (ZABALA *et al.* 2009). Esta aparente asociación espacial posiblemente sea una respuesta a abundancias locales de micromamíferos, presa compartida entre ambas especies (BARRIENTOS & VIRGOS 2006), o a variables de hábitat como la presencia de árboles, dados los hábitos arborícolas de ambas especies (MANGAS *et al.* 2007). De hecho, la segregación en la dimensión vertical del espacio, no considerada en nuestros modelos, podría favorecer la coexistencia entre el zorro y las dos especies potencialmente subordinadas y con hábitos más arborícolas. Por el contrario, los gatos monteses a nivel individual, parecen evitar en sus grandes áreas de movimiento las áreas de máximo uso de los zorros, aunque el bajo número de individuos y de localizaciones de los primeros obligan a tomar estos resultados con cautela.

La clara segregación en el eje temporal podría facilitar la coexistencia del meloncillo (única especie diurna) con las demás especies (nocturnas estrictas o facultativas, MONTERROSO *et al.* 2014). Sin

embargo existe un gran solapamiento temporal entre las especies estrictamente nocturnas (garduña, gineta y tejón) y un solapamiento intermedio entre éstas y el zorro (nocturno facultativo). El bajo número de contactos de gatos monteses (<10/muestreo) impidió estimar sus ritmos de actividad en este estudio, pero esta especie se comporta como nocturna facultativa en otras áreas de ambiente mediterráneo (MONTERROSO *et al.* 2014), por lo que en Cabañeros sería esperable un solapamiento temporal elevado con el zorro, con un patrón de actividad similar. Por tanto, la tendencia a la segregación espacial observada a nivel individual según los datos de radio-seguimiento sería un mecanismo para reducir la probabilidad de contacto entre ambas especies y de esa manera facilitar su coexistencia.

La especie que mayor segregación trófica presentó respecto a las demás fue la gineta, debido a su especialización en el consumo de micromamíferos. Estas presas son poco abundantes en ambos parques nacionales (Tabla 4) y por tanto poco consumidas por zorros y garduñas, más oportunistas en sus hábitos de alimentación. Estas últimas especies presentan el mayor solapamiento trófico estacional (Tabla 5) al consumir en cada época los mismos alimentos: invertebrados en primavera y verano, frutos y semillas en verano y otoño. Sin embargo no es previsible que exista competición por explotación entre ellas dado que consumen los alimentos más abundantes en cada momento. El menor solapamiento temporal observado para estas especies en el matorral (Figura 7) reduciría el riesgo de encuentro en un hábitat rico en recursos para ambas especies, lo cual permitiría el elevado solapamiento trófico entre zorros y garduñas sin necesidad de que exista una segregación espacial.

## CONCLUSIONES

- La comunidad de mesocarnívoros de Cabañeros está constituida por seis especies: zorro, garduña, gineta, meloncillo, tejón y gato montés, mientras que las mismas especies salvo el gato montés constituyen la comunidad de Monfragüe.
- Para detectar el número total de especies de mesocarnívoros presentes en Parques Nacionales de ambiente mediterráneo con un 95% de probabilidad son necesarias al menos 30 cámaras activas durante 20 días (Cabañeros), o 30 cámaras activas 10 días (Monfragüe). Una disposición dispersa de las cámaras (separadas 1.5 km), es más efectiva que una disposición más agregada (1.0 km). Las especies más escasas requieren un esfuerzo superior a 600 cámaras-día para ser detectadas con un 95% de probabilidad.
- Tanto la combinación orina de lince-valeriana como el cebo de pollo aumentan la detectabilidad de las distintas especies de mesocarnívoros en las cámaras. Sin embargo, el cebo de pollo no es un buen atrayente para especies no carroñeras como el gato montés.
- La alimentación de la gineta se basa en micromamíferos y aves, mientras que la del zorro y la garduña es mucho más diversa, con importancia variable de invertebrados, frutos y carroña. El zorro y la garduña muestran un alto solapamiento trófico, aunque la competición trófica entre ambos puede ser baja al consumir los alimentos más abundantes en cada momento.
- Las especies estrictamente nocturnas (garduña, gineta y tejón) muestran los mayores solapamientos temporales entre sí, mientras que el solapamiento es mínimo con el meloncillo, única especie diurna. El zorro, dada su mayor flexibilidad, presenta solapamientos intermedios con el resto de especies. El zorro y la garduña se segregan temporalmente en el uso del matorral, un hábitat especialmente rico en recursos.
- Las probabilidades de ocupación espacial y detección del zorro, la garduña y la gineta son independientes entre sí. Los modelos indican una influencia positiva de la presencia de la garduña en la detección de la gineta, lo que podría explicarse por la selección por ambas especies de los mismos recursos como los micromamíferos o el estrato arbóreo.

- El radio-seguimiento de zorros, garduñas y gatos monteses en Cabañeros indica que los gatos monteses evitan las zonas más usadas por los zorros en sus grandes áreas de campo, mientras que las garduñas hacen un uso compartido de las áreas más usadas por los zorros.
- La coexistencia entre mesocarnívoros en áreas de ambiente mediterráneo es posible gracias a la segregación, a veces sutil, en distintas dimensiones de sus nichos ecológicos.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido financiado por la convocatoria de ayudas a la investigación en la Red de Parques Nacionales de 2011 (ref. 352/2011). Agradecemos la colaboración durante el desarrollo del proyecto de las direcciones, técnicos y guardería de los Parques Nacionales de Cabañeros y Monfragüe. El trabajo de campo y laboratorio ha sido posible gracias a la colaboración de numeroso personal propio y en prácticas del IREC y del CIBIO/Universidade do Porto.



**Fotos 1 y 2.** Disposición de los atrayentes de orina de lince-extracto de valeriana (izquierda) y cebo de pollo (derecha) para aumentar la detectabilidad de los mesocarnívoros en las cámaras-trampa.

*Photos 1 and 2.* Disposition of the attractants of lynx urine-valerian extract (left) and chicken bait (right) to increase the detectability of mesocarnívoros in camera traps.



**Fotos 3-8.** Especies de mesocarnívoros detectadas mediante foto-trampeo en los Parques Nacionales de Cabañeros y Monfragüe: (3) zorro, (4) garduña, (5) gineta, (6) tejón, (7) meloncillo y (8) gato montés.

**Photos 3-8.** Mesocarnivore species detected through camera-trapping in Cabañeros and Monfragüe National Parks: (3) red fox, (4) stone marten, (5) common genet, (6) Eurasian badger, (7) Egyptian mongoose and (8) wildcat.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARRIENTOS, R. & VIRGOS, E. 2006. Reduction of potential food interference in two sympatric carnivores by sequential use of shared resources. *Acta Oecologica* 30: 107-116.
- BERGER, K.M., GESE, E.M. & BERGER, J. 2008. Indirect effects and traditional trophic cascades: A test involving wolves, coyotes, and pronghorn. *Ecology* 89: 818-828.
- CARVALHO, J.C. & GOMES, P. 2004. Feeding resource partitioning among four sympatric carnivores in the Peneda-Gerês National Park (Portugal). *Journal of Zoology* 263: 275-283.
- COLWELL, R. K., MAO, C. X. & CHANG, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- CROOKS, K.R. & SOULÉ, M.E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563-566.
- DI BITETTI, M.S., DI BLANCO, Y.E., PEREIRA, J.A., PAVIOLO, A. & PEREZ, I.J. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90: 479-490.
- FEDRIANI, J.M. & DELIBES, M. 2009. Functional diversity in fruit-frugivore interactions: a field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography* 32: 983-992.
- FEDRIANI, J.M., PALOMARES, F. & DELIBES, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* 121: 138-148.
- FERRERAS, P., TRAVAINI, A., ZAPATA, S.C. & DELIBES, M. 2011. Short-term responses of mammalian carnivores to a sudden collapse of rabbits in Mediterranean Spain. *Basic and Applied Ecology* 12: 116-124.
- FIEBERG, J. & KOCHANNY, C.O. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management* 69: 1346-1359.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- HARMSSEN, B.J., FOSTER, R.J., SILVER, S.C., OSTRO, L.E.T. & DONCASTER, C.P. 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of Mammalogy* 90: 612-620.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Population studies - Animal ecology and demography - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- LESMEISTER, D.B., NIELSEN, C.K., SCHAUBER, E.M. & HELLGREN, E.C. 2015. Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern North America. *Wildlife Monographs* 191: 1-61.
- LONG, R.A., MACKAY, P., ZIELINSKI, W.J. & RAY, J.C. 2008. Noninvasive survey methods for carnivores. Island Press, Washington, USA.
- LOZANO, J., MOLEON, M. & VIRGOS, E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography* 33: 1076-1085.
- MACKENZIE, D., NICHOLS, J., ROYLE, J., POLLOCK, K., BAILEY, L. & HINES, J. 2006. Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic Press. Oxford, Gran Bretaña.
- MANGAS, J.G., CARROBLES, M., ALCÁZAR, L.H., BELLÓN, D. & VIRGÓS, E. 2007. Aproximación al estudio de la ecología de especies simpátricas: la garduña (*Martes foina*) y la gineta (*Genetta genetta*). *Galemys* 19(NE): 61-71.
- MILLÁN, J., GORTÁZAR, C., TIZZANI, P. & BUENESTADO, F. J. 2002. Do helminths increase the vulnerability of released pheasants to fox predation? *Journal of Helminthology* 76: 225-229.
- MONTERROSO, P., ALVES, P.C. & FERRERAS, P. 2011. Evaluation of attractants for non-invasive studies of Iberian carnivore communities. *Wildlife Research* 38: 446-454.

- MONTERROSO, P., ALVES, P.C. & FERRERAS, P. 2014. Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 1403-1417.
- MONTERROSO, P., BRITO, J.C., FERRERAS, P. & ALVES, P.C. 2009. Spatial ecology of the European wildcat in a Mediterranean ecosystem: dealing with small radio-tracking datasets in species conservation. *Journal of Zoology* 279: 27-35.
- MONTERROSO, P., CASTRO, D., SILVA, T.L., FERRERAS, P., GODINHO, R. & ALVES, P.C. 2013. Factors affecting the (in)accuracy of mammalian mesocarnivore scat identification in South-western Europe. *Journal of Zoology* 289: 243-250.
- O'BRIEN, T.G., KINNAIRD, M.F. & WIBISONO, T.H. 2011. Estimation of species richness of large vertebrates using camera traps: An example from an Indonesian rainforest. En: O'CONNELL, A.F., NICHOLS, J.D. & KARANTH, K.U. (eds.), *Camera traps in animal ecology: Methods and analyses*. pp. 233-252. Springer-Verlag, Tokio.
- O'CONNELL, A.F., NICHOLS, J.D. & KARANTH, K.U. 2010. *Camera traps in animal ecology: Methods and analyses*. Springer-Verlag, Tokio.
- O'CONNELL, A.F., TALANCY, N.W., BAILEY, L.L., SAUER, J.R., COOK, R. & GILBERT, A.T. 2006. Estimating site occupancy and detection probability parameters for meso- and large mammals in a coastal ecosystem. *Journal of Wildlife Management* 70: 1625-1633.
- PALOMARES, F., FERRERAS, P., FEDRIANI, J.M. & DELIBES, M. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology* 33: 5-13.
- PALOMO, L.J., GISBERT, J. & BLANCO, J.C. 2007. *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos terrestres de España*. SECEM, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- PEREIRA, P., ALVES DA SILVA, A., ALVES, J., MATOS, M. & FONSECA, C. 2012. Coexistence of carnivores in a heterogeneous landscape: habitat selection and ecological niches. *Ecological Research* 27: 745-753.
- PIANKA, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of The National Academy of Sciences* 71: 2141-2145.
- PRUGH, L.R., STONER, C.J., EPPS, C.W., BEAN, W.T., RIPPLE, W.J., LALIBERTE, A.S. & BRASHARES, J.S. 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59: 779-791.
- REYNOLDS, J.C. & AEBISCHER, N.J. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review* 21: 97-122.
- RIDOUT, M.S. & LINKIE, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics* 14: 322-337.
- ROEMER, G.W., GOMPPER, M.E. & VALKENGURGH, B.V. 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience* 59: 165-173.
- ROSALINO, L.M., ROSA, S. & SANTOS-REIS, M. 2010. The role of carnivores as Mediterranean seed dispersers. *Annales Zoologici Fennici* 47: 195.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ROVERO, F., ZIMMERMANN, F., BERZI, D. & MEEK, P. 2013. "Which camera trap type and how many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix* 24: 148-156.
- SANTOS, M.J., PINTO, B.M. & SANTOS-REIS, M. 2007. Trophic niche partitioning between two native and two exotic carnivores in SW Portugal. *Web Ecology* 7: 53-62.
- SARMENTO, P., CRUZ, J., EIRA, C. & FONSECA, C. 2009. Spatial colonization by feral domestic cats *Felis catus* of former wildcat *Felis silvestris silvestris* home ranges. *Acta Theriologica* 54: 31-38.

- SARMENTO, P., CRUZ, J., TARROSO, P. & FONSECA, C. 2006. Space and habitat selection by female European wild cats (*Felis silvestris silvestris*). *Wildlife Biology in Practice* 2: 79-89.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SOTO, C.A. & PALOMARES, F. 2014. Surprising low abundance of European wildcats in a Mediterranean protected area of southwestern Spain. *Mammalia* 78: 57-65.
- SOTO, C. & PALOMARES, F. 2015. Coexistence of sympatric carnivores in relatively homogeneous Mediterranean landscapes: functional importance of habitat segregation at the fine-scale level. *Oecologia*: 1-13.
- STEEN, D.A., MCCLURE, C.J.W., BROCK, J.C., CRAIG RUDOLPH, D., PIERCE, J.B., LEE, J.R., JEFFREY HUMPHRIES, W., GREGORY, B.B., SUTTON, W.B., SMITH, L.L., BAXLEY, D.L., STEVENSON, D.J. & GUYER, C. 2014. Snake co-occurrence patterns are best explained by habitat and hypothesized effects of interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology* 83: 286-295.
- TOBLER, M.W., CARRILLO-PERCASTEGUI, S.E., LEITE PITMAN, R., MARES, R. & POWELL, G. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11: 169-178.
- VIRGÓS, E., LLORENTE, M. & CORTES, Y. 1999. Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet: a literature review. *Mammal Review* 29: 117-126.
- ZABALA, J., ZUBEROGOITIA, I. & MARTINEZ-CLIMENT, J.A. 2009. Testing for niche segregation between two abundant carnivores using presence-only data. *Folia Zoologica* 58: 385-395.
- ZAPATA, S.C., TRAVAINI, A., FERRERAS, P. & DELIBES, M. 2007. Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. *European Journal of Wildlife Research* 53: 276-286.