

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
inéditas



TESIS DOCTORAL

**Ecología energética y reproductiva del lince ibérico (*Lynx
Pardina Temminck, 1824*) en Doñana**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Juan José de Aldama y Orozco

Madrid, 2015

T 599.74(468.12)
ALD
eco

ECOLOGIA ENERGETICA Y REPRODUCTIVA DEL LINCE IBERICO (LYNX
PARDINA, TEMMINCK 1824) EN DOÑANA.

BIBLIOTECA UCM



5301685341



JUAN JOSE ALDAMA OROZCO

TESIS DOCTORAL

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL I

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID



R. 24.153

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

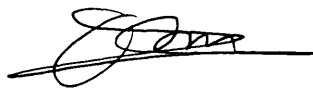
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I

ECOLOGÍA ENERGÉTICA Y REPRODUCTIVA DEL LINCE IBERICO (LYNX
PARDINA TEMMINCK, 1824) EN DOÑANA

MEMORIA QUE PRESENTA EL LICENCIADO JUAN JOSE ALDAMA OROZCO PARA
OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



Fdo: JUAN JOSE ALDAMA OROZCO



Vº Bº Dr. MIGUEL DELIBES

DIRECTOR DE LA TESIS

SEPTIEMBRE DE 1993

A mis padres

INDICE

1.- INTRODUCCION	1
1.1.- Agradecimientos	7
2.- AREA DE ESTUDIO	9
2.1.- Ubicación y límites	9
2.2.- Climatología	11
2.3.- Biotopos y biocenosis	12
2.3.1.- Las marismas	13
2.3.2.- El matorral o zona de arenas estabilizadas ...	13
2.3.3.- Las dunas	15
3.- MATERIAL Y METODOS GENERALES	15
3.1.- Métodos de campo	16
3.1.1.- Captura de los lincees	16
3.1.2.- Manipulación de los ejemplares capturados: inmovilización	17
3.1.3.- Características físicas de los ejemplares capturados	17
3.1.4.- Equipamiento con el radiocollar y seguimiento de los ejemplares capturados	22
3.1.5.- Estimación de la actividad circadiana	25
3.1.6.- Estimación de la distancia total recorrida ...	28
3.1.7.- Estimación del tamaño del área de campeo	28
3.1.8.- Material utilizado para el análisis de datos .	29
3.2.- Métodos de laboratorio	30
3.2.1.- Tiempo invertido por el lince en comer una presa	30
3.2.2.- Cantidad de materia consumida	30
3.2.3.- Cantidad de materia defecada y proporción de agua	31
3.2.4.- Cálculo de la oferta energética de las presas más comunes	31
3.2.5.- Energía procedente de las heces	31
4.- ACTIVIDAD Y AREAS DE CAMPEO	32
4.1.- Introducción	32
4.2.- Métodos	33
4.2.1.- Actividad circadiana	33
4.2.2.- Areas de campeo	35
4.3.- Resultados	42
4.3.1.- Patrones de actividad circadiana	42
4.3.1.1.- Horas dedicadas al descanso (HI)	42
4.3.1.2.- Distancia total recorrida (DTR)	48
4.3.1.3.- Repartición de la actividad circadiana.	51
4.3.2.- Areas de campeo	67
4.3.2.1.- Tamaño del área de campeo	67
4.3.2.1.1.- Promedio del tamaño del área de campeo para la población de lincees marcada	67
4.3.2.1.2.- Evolución del tamaño del área de campeo mensual para los lincees más muestreados ..	71
4.3.2.1.3.- Diferencias individuales en el tamaño del área de campeo	76
4.3.2.2.- Uso diferencial del área de campeo	76
4.3.2.2.1.- Relación entre el tamaño del área de campeo y la calidad del hábitat	76
4.3.2.2.2.- Utilización del hábitat	78

4.3.2.3.- Sistema de ocupación y mantenimiento del área de campeo	84
4.3.2.3.1.- Mantenimiento del área de campeo, estabilidad relativa del territorio	84
4.4.- Comparación con otros estudios	98
4.4.1.- Actividad	98
4.4.2.- Areas de campeo	106
4.5.- Síntesis y conclusiones	106
4.5.1.- Actividad circadiana	106
4.5.2.- Tamaño del área de campeo	107
4.5.3.- Relación entre la calidad del hábitat y el tamaño del área de campeo	108
4.5.4.- Uso del hábitat	108
4.5.5.- Mantenimiento y estabilidad relativa del área de campeo	108
5.- ECOLOGIA ENERGETICA	110
5.1.- Introducción	110
5.2.- El modelo utilizado	111
5.2.1.- Modelo predictivo para la estimación del gasto energético diario, excluida la reproducción	112
5.2.1.1.- Coste metabólico de dormir	114
5.2.1.2.- Coste metabólico de la locomoción	114
5.2.1.3.- Coste metabólico de la caza	115
5.2.1.4.- Coste metabólico de comer	116
5.2.1.5.- Coste metabólico de la termoregulación.	117
5.2.1.6.- Coste metabólico del juego	118
5.2.1.7.- Coste metabólico del crecimiento	119
5.2.2.- Modelo para la estimación del aprovechamiento energético de la presa	120
5.3.- Resultados	122
5.3.1.- Estimación del gasto energético diario	123
5.3.2.- Rendimiento energético de las presas más comunes en la dieta del lince	130
5.3.2.1.- Proporción de biomasa no consumida	130
5.3.2.2.- Energía consumida de cada una de las presas (EC)	133
5.3.2.3.- Biomasa y contenido energético de la heces (EC)	134
5.3.2.4.- Estimación de la energía liberada a través de la orina (EO)	136
5.3.2.5.- Estimación de la energía asimilada....	137
5.3.3.- Requerimientos tróficos	138
5.4.- Discusión	142
5.4.1.- Asunciones utilizadas en el modelo predictivo para la estimación del gasto energético diario	143
5.4.1.1.- Mantenimiento del peso constante a lo largo del año	144
5.4.1.2.- Termoneutralidad	145
5.4.1.3.- Coste de cazar	146
5.4.1.4.- Coste de comer	147
5.4.1.5.- Otras asunciones	148
5.4.2.- Comparaciones de nuestras estimaciones con los resultados de otros estudios	149
5.4.3.- El modelo para la utilización de la energía procedente de las presas	152
5.4.3.1.- Biomasa consumida de las presas	152
5.4.3.2.- Contenido energético de las presas	153

5.4.3.3.- Rendimiento (tasas de digestibilidad y asimilación) energético de las presas	155
5.4.4.- Requerimientos tróficos	157
5.4.5.- Algunas consideraciones ecológicas y evolutivas derivadas del modelo	158
5.5.- Síntesis y conclusiones	162
5.5.1.- Modelo predictivo para la estimación del gasto energético diario	162
5.5.2.- Gasto energético diario	162
5.5.3.- Modelo para la estimación del aprovechamiento energético de las presas	163
5.5.4.- Rendimiento energético de las presas	163
5.5.5.- Requerimientos tróficos	163
5.5.6.- Algunas consideraciones ecológicas y evolutivas derivadas del modelo	164
6.- ECOLOGIA REPRODUCTIVA	166
6.1.- Introducción	166
6.2.- Métodos	169
6.2.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra	169
6.2.2.- Comportamiento de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros	169
6.2.3.- Datos sobre el desarrollo y comportamiento de los cachorros	171
6.3.- Resultados	174
6.3.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra	174
6.3.1.1.- Tasas de ovulación	174
6.3.1.2.- Edad de la primera reproducción	175
6.3.1.3.- Epoca de celo	176
6.3.1.4.- Periodo de gestación	176
6.3.1.5.- Tamaño de camada	177
6.3.1.6.- Tasas de reproducción	177
6.3.2.- Patrones de actividad y uso del espacio de la hembra durante la reproducción y primeros meses de vida de los cachorros	178
6.3.2.1.- Epoca de gestación	179
6.3.2.2.- Nacimiento, primer mes de vida de las crías	182
6.3.2.3.- 2º mes de vida de las crías	195
6.3.2.4.- 3º mes de vida de las crías	200
6.3.2.5.- 4º mes de vida de las crías	203
6.3.2.6.- Periodo juvenil	206
6.3.2.7.- Comparaciones de los patrones de actividad y áreas de campeo en los 5 periodos considerados	209
6.3.3.- Desarrollo, crecimiento y comportamiento de los cachorros hasta el abandono del área natal	212
6.3.3.1.- Descripción y desarrollo de las crías ..	212
6.3.3.2.- Tasa de crecimiento de los cachorros ..	213
6.3.3.3.- Comportamiento espacio temporal durante el periodo juvenil: relación madre-cría..	216
6.4.- Discusión	225
6.4.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra	225

6.4.2.- Patrones de actividad y uso del espacio por parte de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros	226
6.4.3.- Desarrollo, crecimiento y comportamiento espacio-temporal de las crías hasta el abandono del área natal	233
6.5.- Síntesis y conclusiones	239
6.5.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra	240
6.5.2.- Patrones de actividad circadiana y tamaño del área de campeo	240
6.5.3.- Uso del espacio	241
6.5.4.- Relación madre cría	242
7.- ESTIMACION DEL GASTO ENERGETICO Y REQUERIMIENTOS TROFICOS DE LA HEMBRA DURANTE LA REPRODUCCION Y CRIANZA DE LOS CACHORROS	243
7.1.- El modelo utilizado	243
7.2.- Asunciones del modelo	243
7.3.- Resultados; gasto energético diario y requerimientos tróficos	244
7.3.1.- Gestación	244
7.3.1.1.- Gasto energético de la gestación	244
7.3.1.2.- Gasto energético de la hembra en sus actividades diarias	246
7.3.1.3.- Coste energético total diario y requerimientos tróficos durante la gestación	247
7.3.2.- Lactancia	248
7.3.2.1.- Gasto energético de la lactancia	248
7.3.2.2.- Gasto energético de la hembra en sus actividades diarias	250
7.3.2.3.- Coste energético total y requerimientos tróficos durante la lactancia	250
7.3.3.- Periodo de dependencia nutricional	251
7.3.3.1.- Requerimientos energéticos de las crías	251
7.3.3.2.- Gasto energético diario de la hembra ..	254
7.3.3.3.- Coste energético total y requerimientos tróficos de la hembra durante el periodo de dependencia nutricional de los cachorros	254
7.4.- Discusión	255
7.4.1.- Interpretaciones ecológicas del modelo	255
7.4.2.- Comparaciones con otros estudios similares ...	260
7.5.- Síntesis y conclusiones	262
7.5.1.- Gasto energético diario y requerimientos tróficos	262
7.5.2.- Interpretaciones ecológicas del modelo	263
8.- CONCLUSIONES FINALES	264
8.1.- Actividad y áreas de campeo	264
8.2.- Ecología energética	265
8.3.- Ecología reproductiva	267
8.4.- Modelo para la estimación del gasto energético diario y requerimientos tróficos de la hembra en la reproducción y crianza de los cachorros	268
9.- BIBLIOGRAFIA	269

CAPITULO 1

INTRODUCCION

1.-INTRODUCCION

Es bien conocido que una gran parte de las especies más preciadas de nuestro planeta están padeciendo los efectos devastadores de la presión humana. Muchas de ellas son félidos que en la actualidad se encuentran bajo la amenaza de una inminente extinción (Felid Action Plan, 1991). La UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) ha publicado en 1990 un listado con todas las especies de gatos salvajes catalogándolas por su situación actual. En esta lista y dentro del grupo de especies amenazadas de extinción, figura en lugar prominente el lince ibérico (Lynx pardina).

Más aún, su escaso tamaño poblacional junto a la distribución fragmentada en islas poco conectadas entre sí, ha contribuido a que el lince ibérico esté considerado como el carnívoro europeo con más riesgo de desaparecer y uno de los más amenazados del mundo (Mallinson, 1978). En consecuencia, está estrictamente protegido a nivel nacional e internacional (Convenio de Washington, 1973 y Convenio de Berna, 1979, ratificados por España en 1986; CITES, 1991; Blanco y Gonzalez, 1992). Sin embargo, la escasa efectividad de estas normativas y la ambigüedad de las leyes en muchos temas medioambientales impide que los factores que amenazan la supervivencia de la especie (furtivismo a través de cepos, lazos y caza en monterías, además de la pérdida de presas y destrucción progresiva del hábitat mediante repoblaciones con especies exóticas, como el eucalipto) dejen de actuar.

El lince poblaba no hace mucho gran parte de la Península Ibérica y seguramente el Sur de Francia. Sin embargo, hacia la mitad del siglo pasado comienza su regresión, acentuada de una manera vertiginosa a partir de los años 50 y 60 con la llegada de la mixomatosis en los conejos. Esto determinó su desaparición en muchos de los lugares donde antes existía (Valverde, 1963). En la década de los setenta, la población de lince queda confinada a las sierras del cuadrante Suroccidental de la Península y el Parque Nacional de

Doñana (Delibes, 1979). Recientes investigaciones sobre la distribución actual (Rodríguez y Delibes, 1992) muestran un panorama aún más desolador. En los años sesenta el lince ocupaba el 10% de la superficie del Estado y hoy en día (datos de 1988) ocupa tan sólo el 2%. Además, el área de presencia ha dejado de ser continua y los apenas 1000 ejemplares que restan se encuentran dispersos en pequeños núcleos a lo largo de las sierras del cuadrante Suroccidental. En esta situación, la posibilidad de extinción en cada uno de estos núcleos reducidos se ha multiplicado por muchos enteros respecto a la situación ya de por sí alarmante hace unas décadas. Si además añadimos que en lugares como Doñana, con una población que ronda los 50 ejemplares (Palomares et al., 1991) y uno de los reductos más protegidos, los lince mueren por causas bien conocidas y directamente relacionadas con el hombre (Ferrerías et al., 1992) el futuro parece muy incierto. Por ello, hay que tomar medidas con rapidez.

Con este panorama, el grupo de Expertos en Félidos de la UICN catalogan de crítica (50% de probabilidades de extinción en 10 años) la situación del lince ibérico y recomiendan la realización de investigaciones tendentes a aumentar el conocimiento de la biología de este animal de cara a aplicar medidas para su manejo y conservación. En este sentido, entendemos que los estudios que se van a presentar en esta tesis pueden servir como herramienta a la conservación de una especie tan amenazada.

En la actualidad se están tomando cada vez más medidas en materia de conservación del lince. En Doñana desde 1988 se viene aplicando un Plan de Manejo para mejorar la calidad del hábitat, tendiendo a conseguir una mayor capacidad de carga para los lince. En España, existe un Equipo de Coordinación para la recuperación del lince, que trabaja también con expertos portugueses. Recientemente, por fin se ha inaugurado un Centro de cría en Cautividad.

Pese a ello, no cabe ocultar que la clasificación taxonómica de los linces es aún tema de controversias, tanto a nivel específico como a nivel de género e incluso de subfamilia. Wozencraft (1989) ha llevado a cabo una revisión de la situación taxonómica del orden Carnivora, resaltando la incertidumbre a la hora de pronunciarse por una u otra clasificación de la familia Felidae. Para este autor, el guepardo (Acinonyx jubatus) y las especies del género Lynx son difíciles de encuadrar, aunque acepta la clasificación de Collier y O'Brien (1985). Estos autores incluyen a los linces dentro de la subfamilia Pantherinae como género Lynx. Sin embargo, Van Gelder (1977, en Wozencraft, 1989) en base a experimentos de hibridación incluye a los linces dentro de la subfamilia Felinae como género Felis, hipótesis que acepta Tumlison (1987).

Nosotros seguiremos la taxonomía descrita por Collier y O'Brien (1985) y por tanto nos referiremos a las especies de linces bajo la denominación genérica de Lynx. A nivel de especie dentro de este género, los taxónomos ofrecen diferentes puntos de vista (García-Perea, 1991). Así, el lince ibérico (Lynx pardina) es considerado por algunos autores como Corbet y Hill (1991) y Tumlison (1987) una subespecie del lince boreal (Lynx lynx). Sin embargo, estudios paleontológicos llevados a cabo por Werdelin (1981) indican que el lince ibérico se separó del tronco ancestral de los linces antes que ninguna otra de las especies actuales. De esta forma, nuestra especie se encontraría más próxima al lince canadiense (Lynx canadensis) que a su congénere europeo. Como el autor anterior, Kurtén y Granquist (1987) han señalado la coexistencia ya durante el Pleistoceno de las dos especies en simpatría. A partir de estos estudios parece razonable considerar al lince ibérico como una especie diferente del boreal. Hace muchos miles de años (casi un millón) ambos convivieron en toda Europa, aunque hoy en día, a excepción de unas áreas concretas que están por demostrar (Pirineos y Cárpatos fundamentalmente, Van den Brink, 1971) presentan distribuciones claramente diferenciadas.

Así el lince boreal se encuentra en la Europa del Norte y Este y parte de Asia (aunquese han realizado reintroducciones en Francia, Suiza y Alemania) y el lince ibérico es endémico de nuestra Península. (Rodríguez y Delibes, 1990).

Desde los primeros trabajos de Valverde (1957, 1958, y 1960), en los que se describen algunas generalidades sobre la biología y distribución del lince, se han realizado varios estudios que han permitido adquirir un nivel de conocimientos muy superior. Entre ellos podemos citar: Delibes (1980) y Aymerich (1982) (ecología trófica), García-Perea (1991) (morfometría y sistemática), Aldama (1986) (ecología energética), Beltrán (1988) (ecología espacio-temporal), Palomares et al. (1991) (distribución en Doñana), Rodríguez y Delibes (1990, 1992) (distribución en la Península ibérica y problemas de conservación), Ferreras et al. (1992) (mortalidad del lince en Doñana) entre otros.

Sin embargo, algunos aspectos fundamentales para poner en marcha una estrategia de conservación de la especie aún no se han abordado, precisamente por su dificultad. De ellos, tal vez el más llamativo sea el de la ecología y comportamiento reproductor. Se ha repetido hasta la saciedad, pese a ser obvio, que una especie tiende a extinguirse (tasa de crecimiento menor que uno) cuando las muertes exceden a los nacimientos. En el caso de la población de lince de Doñana conocemos moderadamente bien (dentro de las enormes limitaciones que plantea el estudio de una población pequeña de una especie tan elusiva) las causas y tasas de mortalidad (Ferreras et al., 1992), pero hasta la fecha se han estudiado mucho menos los factores condicionantes de la reproducción. Ello es especialmente importante en el caso de los lince por cuanto se ha señalado, trabajando con otras especies del género a los que una marcada escasez de presas podría llegar a impedir la reproducción de la hembra o la supervivencia de los cachorros (Brand y Keith, 1979; Knick, 1990).

En este marco, el principal objetivo de esta tesis es llevar a cabo la aproximación a

la ecología reproductiva de la especie en Doñana, poniendo énfasis en los requerimientos tróficos y espaciales de la hembra (que se encarga en solitario del cuidado y manutención de los jóvenes) durante la gestación y crianza, dado que se entiende que ahí puede estar el cuello de botella que limite la productividad de la población. Además, aportamos nueva información e interpretación en aspectos comportamentales y ecológicos de interés que han sido poco tratados, o con pocos datos previamente. Nos referimos en particular al estudio de los patrones de uso del tiempo y del espacio de los lincees en Doñana, centrándonos en el papel de las hembras, aspecto menos estudiado por Beltrán (1988), y a la estimación de los requerimientos energéticos y tróficos (Aldama, 1986), que será ampliada para incluir el conjunto de los lincees marcados y considerar la diversidad trófica real de la especie (en el estudio anterior tan sólo se aplicaba a dos ejemplares adultos no reproductores, considerando al conejo como única presa).

En consecuencia, la tesis se estructura en 4 grandes capítulos, que incluyen:

1.- Actividad y áreas de campeo.

- Patrones de actividad circadiana: número de horas dedicadas al descanso o de inactividad (HI), distancia total recorrida diariamente (DTR) y repartición de la actividad en el ciclo circadiano y su variación considerando varios factores (individuo, sexo, edad, estación y año de seguimiento).

- Tamaño del área de campeo: se ha estimado utilizando el Mínimo Polígono Convexo y la Media Armónica. Análisis de la influencia de una serie de factores (individuo, sexo, edad, estación, año de seguimiento, estatus y calidad del hábitat) en la variabilidad del tamaño del área de campeo.

- Uso del hábitat disponible en el área de campeo: se ha contrastado las diferencias

del uso del hábitat entre individuos, sexos y por estaciones.

- Mantenimiento y estabilidad relativa del área de campeo: interacciones entre machos e interacciones entre hembras para la ocupación y mantenimiento de los territorios ocurridos durante el periodo de estudio.

2.- Ecología energética

- Génesis de un modelo para la estimación del gasto energético diario de los linces en Doñana, excluyendo la reproducción.

- Génesis de un modelo que permita la estimación del aprovechamiento energético de cada presa consumida por el lince.

- Requerimientos tróficos.

3.- Ecología reproductiva

- Datos básicos sobre la biología de la reproducción.

- Patrones de actividad y uso del espacio de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros.

- Desarrollo, crecimiento y comportamiento de los cachorros hasta el abandono del área natal.

4.- Gasto energético y requerimientos tróficos de la hembra en la reproducción y crianza de los cachorros.

- Génesis de un modelo que permita estimar el gasto energético de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros.

- Gasto energético y requerimientos tróficos durante la gestación.

- Gasto energético y requerimientos tróficos durante la lactancia.
- Gasto energético y requerimientos tróficos durante el periodo de dependencia nutricional.

1.2.- AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi Director de tesis, el Dr. M. Delibes, por brindarme esta nueva oportunidad de seguir investigando y trabajando con los lince, además de prestarme toda su ayuda y apoyo en la realización de la tesis. A la Estación Biológica de Doñana y a todo su personal por haberme dado toda su ayuda y apoyo además de pasar unos momentos tan gratos y difíciles de olvidar. Evidentemente, quiero manifestar mi gratitud a la Fundación Ramón Areces, que ha financiado gran parte de este estudio. La DGCYT (proyecto PB87-0405) también ha participado en la financiación de la tesis. Me gustaría agradecer a los miembros del tribunal su aceptación en formar parte del mismo, al Dr. J. Alonso por ser mi tutor de tesis en la Universidad Complutense de Madrid y especialmente al Dr. T. Santos que me ha ayudado mucho en la tramitación y resolución de los cursos de Doctorado.

Esta tesis en cierto modo me gustaría dedicarsela a los lince de Doñana, que han sido mis compañeros de campo durante los 4 años de seguimiento y me han brindado lo poquito que he podido aprender de la biología de estos gatos tan amenazados.

Me gustaría agradecer al ICONA y al Director Conservador del Parque, Jesús Casas la posibilidad de estar trabajando con ellos en el Plan de Manejo del Lince en Doñana, y sobre todo a L. Dominguez y R. Cadenas.

Entre 1985-1988, que realicé mi trabajo de campo, pasé dos años seguidos viviendo en el Palacio de Doñana. Allí tuve la inmensa suerte de coincidir con magníficos compañeros

de trabajo a los que me une una gran amistad, especialmente a F. Ibañez, R. Laffitte, A. Travaini, P. Ferreras, R. Villafuerte y P. Palomares. R. Laffitte capturó los lince que han sido objeto de este estudio, además de enseñarme a conocer mejor las andanzas de los lince en el campo, y ayudó junto con L. Barrios y A. Rodríguez en las tareas de radiotracking y sobre todo en seguimientos intensivos de 24 horas. A. Travaini y P. Ferreras me han ayudado mucho con sus consejos sobre todo en las reuniones para publicar múltiples manuscritos. J.F. Beltrán me ha cedido mucha de su información y varias sugerencias que me han sido de mucha ayuda. Quiero agradecer a Joaquín el magnífico dibujo de la portada de la tesis y a Olga por su ayuda en labores mecanográficas. Tampoco puedo olvidarme de un montón de amigos que he conocido durante mi estancia en Doñana y que de una forma u otra han contribuido en el desarrollo de este trabajo, como son Charina, Titina, Elisa, Sacri, Gloria, Luis, Alvaro, Maite, Rosalía, Ana, Poli, Chans, Perote, Juan Carlos y a toda la guardería de la Reserva Biológica, y muy especialmente a Carmelita y Rafael. A Jesús, Marisa, Africa, Sonia, Ana Rocío, Amelia, Consuelo, Marcos, Manolo, Lusín padre e hijo, guardería y personal del Parque me gustaría agradecerles los buenos momentos y toda su ayuda. A mis amiguetes de Madrid: Miguel, Chema, José Luis, Cristian, Cati, Silvia, Elia y Elena por haberme dado ánimos y estimularme para terminar la tesis. Probablemente me olvide de alguno y espero que no se enoje.

A mis padres y hermanos les dedico esta tesis, ya que sin ellos no hubiera podido realizarla, y además por que para cualquier hijo es una gran satisfacción saber que allí donde esté, siempre tiene una familia que está dispuesta a darlo todo por uno.

Ya por último y de manera especial me gustaría agradecer a Marian la paciencia que ha tenido conmigo y la cantidad de tiempo que por culpa de este trabajo no he podido dedicarle, pero sobre todas las cosas, por el gran amor que me ha dado.

CAPITULO 2

AREA DE ESTUDIO

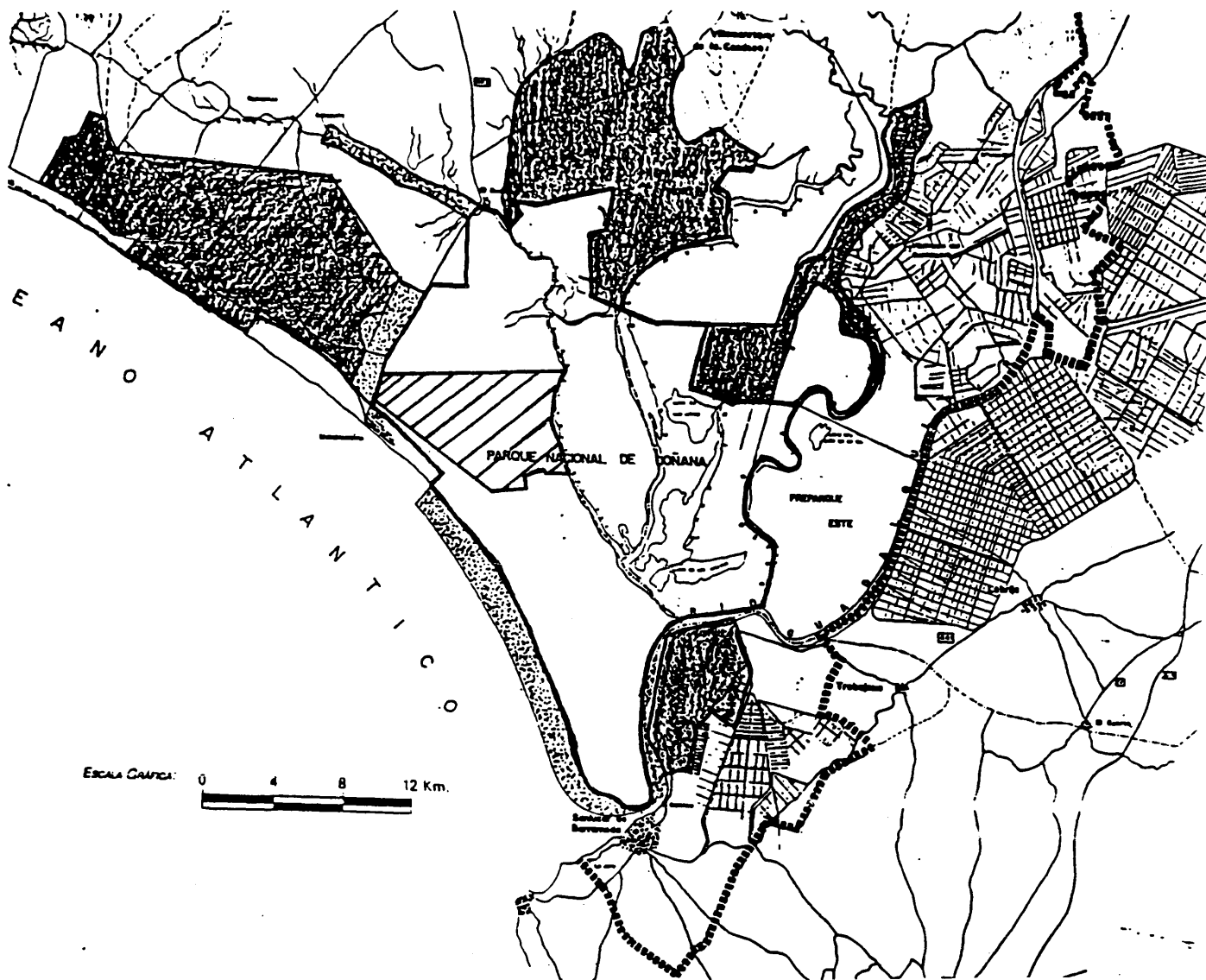
2.- AREA DE ESTUDIO

2.1.- UBICACION Y LIMITES.

El presente estudio se ha centrado en la Reserva Biológica de Doñana (RBD), zona de protección integral de 7600 has que pertenece al Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y se encuentra enclavada en el interior del Parque Nacional de Doñana (PND) (Figura 2.1). El PND se encuentra ubicado en la margen derecha de la desembocadura del río Guadalquivir, ocupando las provincias de Huelva y Sevilla (S.O. de la Península Ibérica, entre 36° 48' y 37° 7' N y 6° 12' y 6° 34' O). La superficie es de 50720 has y está administrada por el Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA). Rodeando a este Parque se ha creado recientemente el Parque Natural del Entorno de Doñana, de 54200 has administrado por la Agencia del Medio Ambiente (AMA) de la Junta de Andalucía (Figura 2.1).

Debido a su gran importancia, tanto ecológica (tres grandes ecosistemas, más de 700 especies de fanerógamas, punto de confluencia de aves migratorias, presencia de especies amenazadas como el lince y el águila imperial), como cultural (romería del Rocío) y económica (agricultura, ganadería y urbanización costera), el área de estudio ha sido punto de controversia entre los intereses conservacionistas y los de desarrollo económico de los pueblos del entorno. Este cruce de intereses ha hecho que Doñana sea el área protegida sobre la que más se ha escrito y la más conocida en España. Por tanto, apenas nos detendremos en este apartado. Para más información se puede consultar: Valverde (1958, 1960), Allier et al. (1974), Aguilar Amat et al. (1979), García Novo (1980), Soriguer (1981), Castroviejo (1983), Comisión Internacional de Expertos (1992).

Figura 2.1.- Ubicación y límites del Parque Nacional de Doñana, Parque Natural del Entorno de Doñana (en sombreado), Zonas de Protección (punteadas) y más concretamente la Reserva Biológica (superficie rayada en el interior del Parque Nacional), lugar donde se ha centrado el trabajo de campo del presente estudio.



2.2.- CLIMATOLOGIA.

Desde el punto de vista biogeográfico el área de Doñana se encuentra dentro del bioma mediterráneo (Valverde, 1967; Herrera, 1980). El clima es del tipo mediterráneo-atlántico (Delibes, 1980) o mediterráneo-subhúmedo con cierta influencia atlántica (Aguilar Amat et al., 1979). La región se corresponde con el tipo IV, "mediterráneo con lluvias invernales", donde el 80-90% de la precipitación ocurre entre noviembre y abril.

La proximidad del océano Atlántico y el encharcamiento de la marisma producen un efecto suavizante sobre las temperaturas extremas. De esta manera, las temperaturas mínimas pocas veces descienden por debajo de los 0°C y la media está siempre por encima de ese valor (promedio de la $T_{min} = 9.9$ °C; rango = 1.6-17.6), siendo diciembre y enero los meses más fríos (Cuadro 2.1).

Sin embargo, los veranos son secos y muy calurosos, exigiendo a los animales y plantas una fuerte adaptación al medio. Las temperaturas más altas observadas corresponden a los meses de julio y agosto, donde las máximas llegan a rondar los 40°C y las medias son de 23.4 y 23.6°C, respectivamente (promedio de las $T_{max} = 23.5$ °C y un rango de 14-36.4 °C).

La precipitación media anual ha sido de 617.8 mm (promedio anual para la zona de Huelva es de 600 mm), aunque hay que destacar la variación existente en los 4 años de trabajo, que oscilan entre los 403 mm caídos en 1985 a los 938 mm de 1987 (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1.- Datos climatológicos: Temperatura media (Tmed), Temperatura máxima (Tmax), Temperatura mínima (Tmin) y precipitación (Prec) en mm durante los años de estudio.

Mes	1985				1986			
	Tmax	Tmin	Tmed	Prec.	Tmax	Tmin	Tmed	Prec.
Enero	14.0	3.3	8.6	153.3	15.2	3.0	9.1	39.0
Febrero	17.8	9.9	13.8	66.1	15.5	5.9	10.7	106.5
Marzo	18.2	6.7	12.4	2.5	18.7	5.8	12.2	55.0
Abril	21.6	9.5	15.5	77.2	18.0	6.9	12.4	92.0
Mayo	21.8	9.4	15.6	18.0	27.1	10.9	19.0	0.0
Junio	27.0	13.9	20.4	39.5	28.9	12.8	20.9	0.0
Julio	31.4	14.7	23.0	0.0	33.9	14.8	24.3	0.0
Agosto	32.9	12.4	22.6	0.0	32.3	13.3	22.8	55.0
Septiembre	32.9	14.8	23.8	0.0	29.6	14.9	22.2	95.0
Octubre	28.4	10.6	19.5	0.0	25.6	12.0	18.8	83.0
Noviembre	19.1	6.8	12.8	104.5	21.1	5.5	13.3	105.0
Diciembre	16.2	4.7	10.4	95.3	16.0	3.5	9.8	59.8

Mes	1987				1988			
	Tmax	Tmin	Tmed	Prec.	Tmax	Tmin	Tmed	Prec.
Enero	15.2	4.4	9.8	178.5	15.0	6.7	10.7	132.0
Febrero	16.7	7.4	11.7	119.5	16.4	4.4	10.4	34.0
Marzo	16.0	8.5	12.2	15.5	20.4	4.5	12.2	0.0
Abril	22.8	10.0	16.4	58.5	21.0	7.7	14.4	7.0
Mayo	25.1	10.2	17.7	0.0	23.0	10.3	16.6	62.0
Junio	30.1	13.0	21.4	0.0	24.8	13.9	19.3	59.0
Julio	31.5	17.6	25.1	0.0	36.4	15.9	26.0	4.0
Agosto	31.0	17.0	24.0	55.0	35.1	14.7	24.9	0.0
Septiembre	32.7	16.1	24.4	20.0	32.5	11.8	22.5	0.0
Octubre	21.5	15.8	17.3	169.5	26.0	11.1	18.0	122.0
Noviembre	18.5	6.5	12.5	62.0	20.4	10.2	15.3	152.0
Diciembre	16.2	9.2	12.7	259.5	16.8	1.6	9.8	0.0

2.3.- BIOTOPOS Y BIOCENOSIS.

El PND es una gran llanura formada en parte por los acúmulos del Guadalquivir (la marisma) y en otra por las arenas procedentes de un sistema de dunas que permite la acumulación del agua de lluvia en zonas bajas formando un rosario de lagunas, de las cuales algunas no se secan en verano, como Santa Olalla y la Dulce.

Según el tipo de relieve y la naturaleza del suelo se diferencian tres biotopos principales:



2.3.1.- Las marismas

Ocupan casi el 55% de la superficie del PND y se caracterizan por su marcada estacionalidad y elevada productividad. Son tierras bajas de fondo arcilloso e impermeable, que se inundan con las lluvias de otoño-invierno y se secan con la llegada del verano. La vegetación dominante es Scirpus maritimus y S. lacustris, Juncus sp y Ranunculus baudotii. Existen zonas elevadas llamadas vetas que no se inundan, y zonas menos elevadas con muy poca agua en las que aparece una vegetación halófila con Arthrocnemum spp., Salicornia spp y Suaeda spp.

La fauna de las marismas cambia estacionalmente; durante la época de lluvias encontramos gran cantidad de anátidas; Anser anser, Anas platyrhynchos, A. crecca, A. accuta, A. penelope, etc... También son muy abundantes los rállidos, limícolas y láridos. Cuando el nivel del agua empieza a descender se adentran en la marisma gamos (Dama dama), ciervos (Cervus elaphus), jabalíes (Sus scrofa) y ganado vacuno silvestre. Durante el verano, además de los ungulados, es fácil de observar otros mamíferos, como liebres (Lepus capensis), zorros (Vulpes vulpes) y tejones (Meles meles). El lince utiliza raramente este hábitat, salvo determinadas excepciones (Beltrán, 1988).

2.3.2.- El matorral o zona de arenas estabilizadas

Este biotopo ocupa el 80% de la superficie de la RBD y el 30% del PND. Se divide en dos partes: el matorral propiamente dicho y las denominadas localmente "Naves". Esta separación obedece fundamentalmente a la profundidad de la capa freática, lo que produce una sucesión de áreas colonizadas por distintas especies vegetales. De Este a Oeste encontramos: una zona de contacto entre el matorral y la marisma, o ecotono de elevada producción trófica, denominado "la Vera"; esta franja está formada por grandes pastizales de

Cynodon dactylon, Trifolium spp., Paspalum spp., Panicum spp., limitados por agrupaciones irregulares de juncales perimarismenos (Juncus spp) y de vez en cuando masas de helechales. En la Vera de la RBD se asientan una hilera de alcornoques (Quercus suber) donde cría una colonia de ardeidos. Hacia el interior (Oeste) aparece ya el matorral propiamente dicho, con dos subsistemas: el monte blanco, donde predominan Halimium halimifolium, H. commutatum, Stauracantus genistoides y Cistus libanotis, y el monte negro, formado por brezos (Erica ciliaris, E. scoparia, E. umbelata y Calluna vulgaris), donde el nivel freático se encuentra muy próximo a la superficie y se encharca con facilidad. En otras zonas donde la capa freática está próxima a la superficie aparecen pequeñas agrupaciones arbóreas (manchas) de alcornoques, madroños (Arbutus unedo), mirtos (Mirtus communis), labiérnago (Phyllirea angustifolia). Estas manchas no pueden expandirse debido a la gran presión de los grandes herbívoros sobre los frutos y plántulas (Soriguer, 1983). También se forman de manera aislada en zonas húmedas pequeños pinares (Pinus sp.) y rodeando a pequeñas lagunas y caños de agua dulce se asientan alamos (Populus spp.), fresnos (Fraxinus spp.) y sauces (Salix) que en realidad son restos de un bosque umbrófilo de galería. Ciertas zonas se han venido manejando desde hace muchos años, mediante quemadas, desbrozamiento y roturaciones lo que ha favorecido el desarrollo del matorral sobre el estrato arbóreo. Sin embargo, en otras zonas se han realizado reforestaciones más o menos antiguas con pinos y eucaliptos, formando grandes masas boscosas como Marismillas y el eucaliptar de los Noguera (Los Sotos).

Las Naves son zonas donde la capa freática se encuentra aproximadamente a 2.5 m de profundidad en invierno, por lo cual la vegetación es muy xerofítica con predominio de sabinas (Juniperus phoenicia) y Osyris cuadrupartita como especies arbustivas y un matorral formado por Cistus libanotis, Lavandula stoechas, y Thymus mastichina como especies dominantes.

En el matorral habitan todos los grandes fitófagos, conejos, micromamíferos y los predadores, tanto aves como mamíferos. El lince utiliza básicamente este hábitat, cazando en el monte blanco y praderas, mientras que el monte negro y manchas son utilizadas como áreas de refugio y cría.

2.3.3.- Las dunas

Ocupan cerca del 15% de la superficie del Parque y unas 600 Ha de la RBD. Se extienden desde la urbanización de "Matalascañas" hasta la desembocadura del Guadalquivir. Este hábitat también presenta una gran diversidad ambiental, con tres subsistemas; varios frentes de dunas móviles dirigidos por vientos O-SW y sin apenas vegetación, los corrales o valles interdunares de Pinus pinea y un rosario de lagunas peridunares con pastizales utilizados por conejos y ungulados, de ahí la presencia del lince en estas zonas.

CAPITULO 3

MATERIAL Y METODOS GENERALES

3.- MATERIAL Y METODOS GENERALES

3.1.- METODOS DE CAMPO

El trabajo de campo para el presente estudio se ha desarrollado entre 1985 y 1988. Se han realizado las siguientes tareas:

3.1.1.- Captura de los lince.

Para capturar los lince se utilizaron jaulas trampas de doble puerta cebadas con una paloma o un conejo de granja (Figura 3.1) y ceos acolchados tipo Victor N° 2 (Woodstream Co, Pensilvania, USA), especiales para el trampeo de carnívoros sin producirles daños y que fueron utilizados previamente en gran cantidad de estudios (Bailey, 1972; Giroux Blum y Escherich, 1981; Hamilton, 1982). Estos se entierran en la arena en veredas estrechas recorridas frecuentemente por los lince, maximizando la posibilidad de captura (Figura 3.1). Las posturas de ceos eran revisadas a diario una vez por la mañana y otra antes de la puesta del Sol.

En total se han capturado 15 lince (8 machos y 7 hembras). De éstos, 7 ejemplares (LH01, LH02, LM03 y LH04; Cuadro 3.1) han sido recapturados en varias ocasiones, unas veces accidentalmente (se instalaban ceos para capturar otro ejemplar en su área de campeo; es el caso de LH01); otras, sobre todo en el caso de ejemplares jóvenes como LM03 y LM14 (capturados en 4 ocasiones), por picarse a las trampas-jaula, que al estar cebadas con una presa viva (conejo o paloma) proporcionaban alimento fácil; por último, en la gran mayoría de los casos se ha tratado de recapturas buscadas de ejemplares ya marcados, a los que fallaba las baterías del radioemisor. De esta manera el total de capturas durante el periodo de estudio ha sido de 33. La relación de ejemplares capturados, con fecha, lugar y método utilizado,

aparece en el cuadro 3.1. De las 33 capturas, 15 se llevaron a cabo con jaula-trampa, 13 con cepos al paso, 4 utilizando cepos con cebo y 1 con lazo al paso (aunque este dato se ha obtenido de Beltrán, 1988).

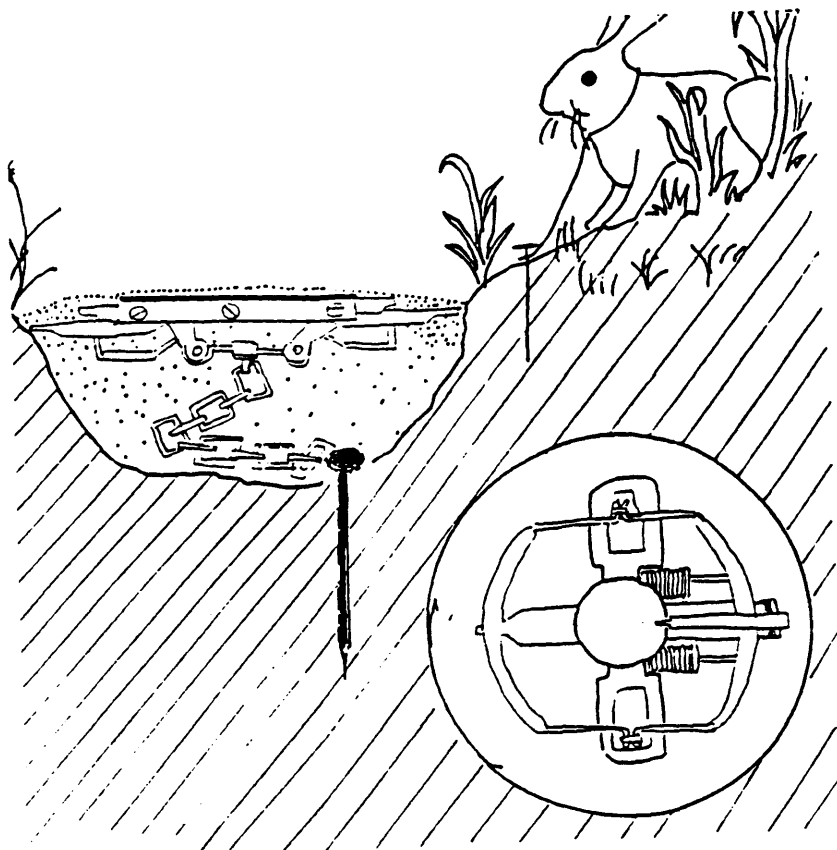
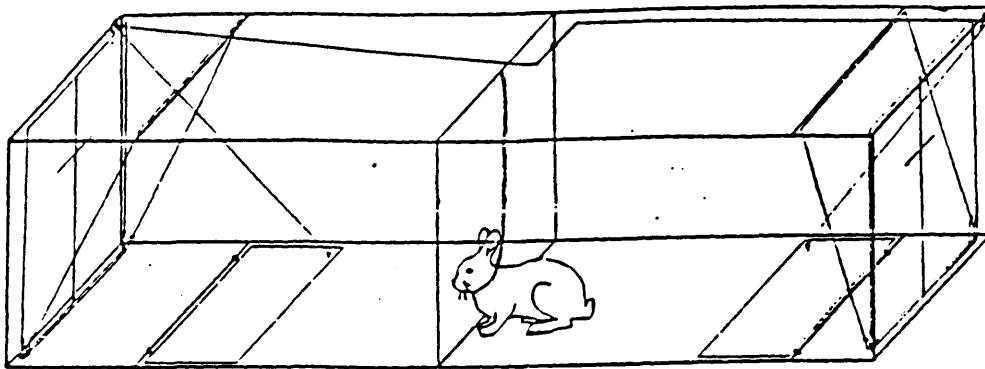
3.1.2.- Manipulación de los ejemplares capturados: inmovilización.

Una vez capturados, los lincec eran introducidos en una jaula de transporte para ser a continuación trasladados a la casa laboratorio. Allí, en una habitación aislada, se procedía a la inyección de la anestesia. Las dosis empleadas, tiempo de inducción y primera reacción del ejemplar, figuran en el cuadro 3.2. Las dosis empleadas en promedio fueron de 4.3 mg/kg de Clorhidrato de Ketamina (Ketolar; Parke-Davis) y 3.9 mg/kg de Clorhidrato de tiazina o xilacina (Rompún; Bayer). El tiempo medio de inducción fue de 6.3 minutos y la primera reacción se produjo en promedio a los 78 minutos, tiempo más que suficiente para realizar todas las medidas externas, extracción de muestras hematológicas, parásitos y una muestra de orina, así como la cura de posibles heridas y la valoración del estado general del animal. De los 21 lincec anestesiados en el presente estudio (12 ejemplares recapturados involuntariamente se soltaron sin anestesiarse), 4 sufrieron espasmos y convulsiones, probablemente debido a una mayor sensibilidad a la Ketamina, aunque siempre sin consecuencias posteriores. Estas drogas han sido utilizadas en varios estudios de carnívoros realizados en Doñana (Palomares y Delibes, 1992; Travaini et al., 1993 y Ferreras et al., 1993).

3.1.3.- Características físicas de los ejemplares capturados.

Algunos datos sobre las características físicas de los ejemplares capturados figuran en el cuadro 2.3.

Figura 3.1.- Representación de las dos artes de trapeo utilizadas en el presente estudio: la jaula-trampa y los cepos.



Cuadro 3.1.- Relación de ejemplares capturados durante el periodo de estudio. A cada individuo se les han adjudicado unas siglas que le describen; así L es linco, M es macho, H es hembra, y 00 es el número asignado. Se han establecido 3 clases de edad: adulto, subadulto y joven (los criterios de selección aparecen en el texto). RBD: Reserva Biológica. Con * figuran los lince capturados por Beltrán (1988), pero cuyo seguimiento ha continuado durante el presente estudio.

INDIVIDUO	SEXO	EDAD	FECHA CAPTURA	TIPO DE TRAMPA	LUGAR
LH01	H	AD	29-11-85	CEPOS-PASO	RBD
			15-01-87	CEPOS-CEBO	RBD
			06-02-87	CEPOS-CEBO	RBD
			08-05-87	CEPOS-PASO	RBD
			14-09-87	CEPOS-PASO	RBD
			21-10-87	CEPOS-CEBO	RBD
LHC2	H	SA	27-10-85	JAULA-TRAMPA	RBD
		AD	25-01-87	CEPOS-PASO	RBD
		AD	29-09-87	CEPOS-PASO	RBD
LM03	M	JV	02-12-85	JAULA-TRAMPA	RBD
			07-12-85	JAULA-TRAMPA	RBD
			08-12-85	JAULA-TRAMPA	RBD
			09-12-85	JAULA-TRAMPA	RBD
			25-10-86	CEPOS-PASO	RBD
			25-11-86	CEPOS-PASO	RBD
LH04	H	AD	03-02-85*	LAZO-PASO	RBD
			29-01-86	CEPOS-PASO	RBD
LM05	M	AD	20-02-86	CEPOS-PASO	RBD
LM06	M	AD	20-02-86	CEPOS-PASO	RBD
LM07	M	AD	20-01-87	CEPOS-PASO	RBD
LH08	H	AD	08-02-87	CEPOS-PASO	RBD
LM09	M	AD	08-02-87	CEPOS-CEBO	RBD
			13-09-87	CEPOS-PASO	RBD
			05-11-87	JAULA-TRAMPA	RBD
LH10	H	JV	05-11-87	JAULA-TRAMPA	RBD
LH11	H	JV	14-02-88	JAULA-TRAMPA	RBD
LM12	M	JV	24-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA
LH13	H	JV	31-05-85*	JAULA-TRAMPA	RBD
LM14	M	SA	02-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA
			06-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA
			14-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA
			16-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA
			29-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA
LM15	M	SA	04-11-88	JAULA-TRAMPA	ALGAIDA

Cuadro 3.2.- Anestesia de los lincea objeto de estudio. Dosis empleadas según las concentraciones de clorhidrato de Ketamina (KH) y clorhidrato de Xilazina XH, ésta última siempre es de 20 mg/ml:(KH (50 mg/ml)-XH, con * KH (10 mg/ml)-XH y con ** KH (100 mg/ml)-XH, tiempo de inducción en minutos (INDUC), primera reacción (en horas, REAC) y temperatura rectal durante el tiempo en que el animal permanece anestesiado (T1 con la inducción y T2 entre 5 y 10 minutos después de la inducción). ESP: si se produjeron espásmos.

IND	FECHA	TRAMPA	PESO	DOSIS	INDUC.	REAC.	T1	T2	ESP
LH01	29-11-85	CEPO	9.7	6.5/2**	8	2	37.4	36.4	NO
	15-01-87	CEPO	12.3	1.1/2.7+	7	2.1	37.7	37.7	NO
	06-02-87	CEPO	10.6	1/2.5	6	2.2	39.6	37.7	SI
	14-09-87	CEPO	10.9	1.1/3	4	1.1	37.8	37.8	SI
LH02	27-10-85	JAULA	9.6	3.2/1.5*	4	---	39.3	38.6	SI
	25-01-87	CEPO	10.3	0.4/3.2	7	---	37.1	37.2	NO
	29-09-86	CEPO	10.5	0.8/2.2	5	---	38.2	38.2	NO
LM03	02-12-85	JAULA	6.1	0.9/1.9	6	1	38.7	37.6	NO
	25-09-86	CEPO	9.9	0.7/1.9	4	1	---	---	NO
LH04	03-02-85	LAZO	10	1/2	5	1	36.8	37.2	NO
	29-01-86	CEPO	9.8	1/2.2	5	1.5	36.5	36.2	SI
LM05	20-02-86	CEPO	12.5	1.2/2.2	10	1.5	38.4	37.9	NO
LM06	20-02-86	CEPO	11.1	1/2	6	2.2	39.6	39.5	NO
LM07	20-01-87	CEPO	15.9	1/2.5	8	0.5	37.6	37.3	NO
LH08	08-02-87	CEPO	9.7	0.8/2	9	2.2	38.5	38	NO
LM09	08-02-87	CEPO	11.8	1.3/2.8+	7	2	37.4	37.3	NO
LH10	05-11-87	CEPO	5.1	0.3/0.9	5	1	38.8	38.7	NO
LH11	14-02-88	JAULA	4.6	0.3/1	5	0.5	39.2	39.1	NO
LH13	31-05-85	JAULA	8.5	3/1*	10	0.6	37.8	37.5	NO
LM14	02-11-88	JAULA	9.7	0.3/1.3**	5		36.6	36.8	NO
LM15	04-11-88	JAULA	11.4	0.4/1.5**	6		37.1	37.6	NO

+ dosis inicial y al no quedar sedado, una segunda de refuerzo quedando expresada por tanto la suma de las dos.

Cuadro 3.3.- Características físicas de los lince capturados IND: individuo, CC: longitud cabeza cuerpo, CB: longitud de la cola desde la base, CR: altura en la cruz, PP: longitud del pie posterior, O: oreja, PL: pincel, PP: patilla pincel, CRC: circunferencia cuello. Todas las medidas de longitud se han expresado en milímetros y el peso en kilos. En los ejemplares adultos con más de una captura las medidas están promediadas, a excepción del peso

IND	FECHA CAP.	PESO	CC	CB	CR	PP	O	PL	PP	CR
LH01	29-11-85	9.7	733	158	436	182	77	53	235	250
	15-01-87	12.3								
	06-02-87	10.9								
	14-10-87	10.9								
LH02	27-10-85	9.6	750	147	417	177	78	28	235	225
	25-01-87	10.3	757	158	432	173	78	42	244	225
	29-09-87	10.5								
LM03	02-12-85	6.1	---	140	365	169	74	20	187	195
	25-11-86	9.9	740	153	437	183	80	26	220	235
LH04	03-02-85*	10.0	735	127	416	169	73	38	242	250
	29-01-86	9.8								
LM05	20-02-86	12.5	800	140	480	190	77	45	250	---
LM06	20-02-86	11.1	747	147	450	182	75	45	245	---
LM07	20-01-87	15.9	827	152	467	196	79	41	265	295
LH08	08-02-87	9.7	745	152	435	173	77	41	248	---
LM09	08-02-87	11.8	760	140	450	178	77	50	280	---
LH10	05-11-87	5.1	595	120	324	159	70	16	165	---
LH11	14-02-88	4.6	554	139	335	150	69	14	185	---
LM12	24-11-88	2.1	175	71	106	---	60	13	---	---
LH13	31-05-85*	8.5	745	157	430	172	75	--	185	---
LM14	02-11-88	9.8	760	---	430	185	84	32	257	---
LM15	04-11-88	11.4	795	155	474	191	77	23	240	---

En el cuadro 3.4 hemos diferenciado la información por clases de edad:

- Adultos: ejemplares que sobrepasan los 2 años de vida. A su vez los hemos separado en machos y hembras.
- Subadultos: ejemplares entre 1 y 2 años de edad; normalmente ya han alcanzado la independencia, pero que aún viven en el área materna o se encuentran en dispersión.
- Juveniles: crías y jóvenes del año que todavía viven en el área natal.

El peso promedio de las hembras adultas fue de 10.12 kg, y el de los machos 12.8 kg. El peso de los jóvenes marcados durante su primer invierno (unos 5 meses de edad) fue de 5.26 kg y el de los subadultos de 9.7 kg. Uno de los jóvenes, LM03, fue recapturado con un año de intervalo, pesando 3.8 kilos más la segunda vez (6.1 kg y 9.9 kg respectivamente) (Cuadro 3.3). Este mismo individuo fue atropellado dos años después y pesó 11.5 kilos

(Ferrerías, com. pers.).

En el cuadro 3.4, figuran los resultados de la prueba de la *t* para detectar diferencias significativas en la media de los valores biométricos obtenidos para cada clase de edad. Se observa que los machos son significativamente más grandes que las hembras, en la longitud cabeza-cuerpo, la altura en la cruz, longitud del pie posterior y longitud que abarca desde la punta superior del pincel a la inferior de la patilla.

En el grupo de los subadultos no hemos distinguido entre machos y hembras debido principalmente al pequeño tamaño muestral. Estos ejemplares, son bastante similares en tamaño a las hembras adultas, aunque en algunas medidas son algo mayores por el efecto de los machos subadultos (longitud cabeza cuerpo; 735.8 en las hembras y 758 en los subadultos o en la altura en la cruz 429.2 en las hembras y 437.6 en los subadultos). Es de resaltar que los subadultos sí que se diferencian significativamente de los juveniles (Cuadro 3.4).

3.1.4.- Equipamiento con el radiocollar y seguimiento de los ejemplares capturados.

Mientras el lince se encuentra inmovilizado por el efecto de la anestesia, se procede al equipamiento con un radiocollar de fabricación estadounidense (Wildlife Materials Inc.) de unos 150 gramos de peso. El radiocollar se compone de un emisor de ondas con una frecuencia muy precisa, una pila de litio y un sensor de movimiento (Beltrán y Delibes, 1986). Se ha trabajado en la banda de los 151 Mhz, con un alcance de emisión de hasta 6 Km.

Cuadro 3.4.- Características físicas de los linces capturados y agrupados en clases de sexo y edad. Se ha realizado la prueba de la t para cada
contrastar la diferencia de medias de medidas entre clases, anotándose su valor y el nivel de significación. CC: longitud cabeza cuerpo, CB:
longitud de la cola por la base, CR: altura en la cruz, PP: longitud del pie posterior, O: oreja, PL: pincel, PP: patilla pincel, CRC: circunferencia
cuello. Todas las medidas de longitud se han expresado en milímetros y el peso en kilos. N: tamaño muestral, \bar{X} media, y SD desviación
estandar. Niveles de significación: * p<0.001, ** p<0.01, * p < 0.05**

INDIVIDUO	N	PESO		CC		CB		CR		PP		O		PL		PP	
		\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD
MACHO-ADULTO	5	12.8 (11.1-15.9)	1.8 (1.1-2.5)	786.8 (747-827)	32.7 (28-37)	146.6 (140-154)	6.5 (5.8-7.2)	472.4 (450-515)	27.2 (24-30)	188.2 (178-196)	8.1 (7.4-8.8)	77.8 (75-81)	2.3 (2.0-2.6)	45.2 (41-50)	SD (245-300)	268 (245-300)	SD (245-300)
Valor de la t		3.75**		3.13**		0.09		3.99**		3.37**		2.21		1.11		2.32*	
HEMERA-ADULTA	7	10.1 (9.7-10.9)	0.4 (0.3-0.5)	735.8 (690-760)	23.9 (21-27)	147.2 (125-167)	15.1 (13-17)	429.2 (414-440)	9.4 (8-11)	174.5 (167-185)	6.3 (5.6-7)	75 (72-88)	2.1 (1.8-2.4)	41.5 (32-50)	6.7 (6.4-7)	244.4 (240-248)	2.9 (2.6-3.2)
SUBADULTO	5	9.8 (8.5-11.4)	1.0 (0.8-1.2)	758 (740-795)	21.9 (20-24)	153 (147-157)	4.3 (4-4.6)	437.6 (417-474)	21.6 (20-23)	181.6 (172-191)	7.1 (6.8-7.4)	78.8 (75-84)	3.4 (3.1-3.7)	29.2 (23-36)	5.8 (5.5-6.1)	227.5 (185-257)	27.1 (25-29)
Valor de la t		8.92**		5.31**		1.66		5.98**		3.35*		3.97*		2.57		4.87**	
JUVENIL	4	5.3 (4.6-6.1)	0.6 (0.5-0.7)	593 (554-630)	38.0 (35-41)	136 (120-145)	10.9 (10-12)	341 (324-365)	17.3 (16-18)	159.5 (150-169)	7.7 (7.4-8)	75.1 (69-74)	2.4 (2.1-2.7)	18.7 (14-25)	4.8 (4.5-5.1)	174.7 (162-187)	13.1 (12-14)

El sensor de actividad consiste en una gota de mercurio cuyo desplazamiento al moverse el collar modula la señal del emisor, cerrando dos circuitos alternativos, uno de emisión rápida y otro de emisión lenta.

Para localizar la posición del animal se utilizó una antena direccional conectada a un receptor de ondas AVM Co. LA-12 portátil. Las localizaciones se realizaron mediante triangulación desde puntos estratégicos (cruces de caminos generalmente) con un vehículo todoterreno y utilizando una brújula. El error de triangulación (Beltrán, 1988) fué mínimo, debido a que el área de estudio es un terreno llano y con pocos árboles y para obtener una mayor precisión en la localización del animal, se procuró triangular siempre que fuera posible desde dos puntos entre los cuales el ángulo obtenido fuera de 90° ó próximo a él y a una distancia del lince objeto de estudio que rondara entre los 500 metros y 1 Km (Hezen y Tester, 1967).

Una vez radioequipados y tras superar el efecto sedante de la anestesia, los lince fueron liberados en las proximidades del lugar de captura. Por lo general, el tiempo transcurrido entre la captura y la suelta no superaba las 24 horas. De esta manera se evitaban posibles cambios en la organización social de los lince al quedar demasiado tiempo desocupado el territorio del animal capturado. Se pudo constatar que en ninguno de los tres procesos (captura, anestesia y marcaje) se produjeron daños físicos o efectos negativos sobre el comportamiento de los ejemplares marcados con emisores.

El seguimiento radiotelemétrico de los lince marcados ha incluido dos tipos de muestreo:

a.- 1 ó 2 localizaciones diarias (normalmente una con luz solar y la otra nocturna), el mayor número de días posibles. El número total de localizaciones de este tipo de seguimiento ha sido de 4618. Los ejemplares más muestreados han sido LH01 y LH02 con 1147 y 1141

localizaciones respectivamente. Los lince con menor número de localizaciones fueron dos ejemplares jóvenes, LH10 y LH11. LH10 se quitó el radiocollar y con LH11 se perdió el contacto de radio probablemente debido a un fallo del emisor; no obstante, este lince se encontraba en fase de dispersión y la última localización indicaba que se encontraba en la zona de Protección de la Rocina (Norte del Parque). Los años con más localizaciones fueron 1986 y 1987 (1513 y 1792 respectivamente). Sin embargo, el esfuerzo mayor por ejemplar (número total de localizaciones/número de ejemplares) fue realizado en 1988, con 278 localizaciones por animal radiocontrolado, frente a las 224 de 1987 y las 252 de 1986 (Cuadro 3.5).

b.- Seguimientos intensivos de 24 horas, localizando al animal una vez por hora. Estos seguimientos, en algunos casos, llegaron a prolongarse hasta 48 horas. El total de seguimientos intensivos de 24 horas entre 1985 y 1988 ha sido de 193, lo que equivale a 4825 localizaciones puntuales (Cuadro 3.6). En 1985 se realizaron 22 ciclos de 24 h, 68 en 1986, 52 en 1987 y 51 en 1988. Por sexos se han llevado a cabo más seguimientos a las hembras con 148 ciclos (77%). Entre ellas, LH01 y LH02 han sido las más radioseguidas en tiempo y número de muestreos: 3 años de seguimiento continuado y 67 y 47 ciclos de 24 horas, respectivamente. LH01, con 67 ciclos, es la hembra con más seguimientos, debido principalmente a la intensidad del rastreo durante la época de cría (Cuadro 3.6).

3.1.5.- Estimación de la actividad circadiana.

Para la estimación de la actividad circadiana se realizaron periodos de seguimientos intensivos de 24 horas, localizando al animal una vez cada hora.

Cuadro 3.5.- Número de localizaciones realizadas a los lince radioequipados desde 1985 a 1988. Se han dividido por estaciones de acuerdo con la climatología de la zona. P: primavera, V: verano y OI: otoño-invierno. N° LOC: número de localizaciones. IND: individuo.

IND	TOTAL	1985			1986			1987			1988		
		P	V	OI	P	V	OI	P	V	OI	P	V	OI
LH01	1147				139	88	158	141	129	102	148	172	70
LH02	1141				118	112	97	177	108	134	141	164	90
LM03	445				99	78	106	72	18	72			
LH04	546	102	140	124	132		48						
LM05	229				80	101	48						
LM06	109				93		16						
LM07	100							73		27			
LH08	366							157	123	86			
LM09	333							110	125	98			
LH10	40									40			
LH11	60									10	50		
LH13	104		104										
TOTAL	4618	102	244	124	661	379	473	730	503	569	339	336	160
T. POR AÑOS		470			1513			1792			835		

Cuadro 3.6.- Periodos de seguimiento intensivo de 24 horas realizados a los lince marcados desde 1985 a 1988. Se han dividido por estaciones de acuerdo con la climatología de la zona. P: primavera, V: verano y OI: otoño-invierno. N° LOC: número de localizaciones. IND: individuo.

IND	TOTAL	1985			1986			1987			1988			N° LOC
		P	V	OI	P	V	OI	P	V	OI	P	V	OI	
LH01	67	-	-	-	14	11	3	6	4	2	8	17	2	1675
LH02	47	1	0	2	4	3	3	3	3	5	7	12	4	1175
LM03	22	-	-	-	6	10	3	2	0	1	-	-	-	550
LH04	20	5	5	5	4	0	1	-	-	-	-	-	-	500
LM05	5	-	-	-	0	1	3	0	0	1	-	-	-	125
LM06	2	-	-	-	1	0	1	-	-	-	-	-	-	50
LM07	4	-	-	-	-	-	-	3	0	1	-	-	-	100
LH08	8	-	-	-	-	-	-	3	3	2	-	-	-	200
LM09	12	-	-	-	-	-	-	4	4	4	-	-	-	300
LH10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	25
LH11	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	25
LH13	4	1	3	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
TOTAL	193	7	8	7	29	25	14	21	14	17	15	29	7	4825
T. POR AÑOS		22			68			52			51			

La actividad del lince radioequipado se detectó mediante el sensor de actividad y los desplazamientos. De esta manera podemos distinguir dos estados:

Inactividad: se considera que el lince está inactivo cuando la señal del receptor es regular (bien emisión rápida o lenta, siempre excluyentes) y no hay desplazamiento entre dos localizaciones consecutivas.

Actividad: cuando la señal del receptor es irregular (en volumen y emisión). Puede ocurrir que haya o no desplazamiento. De no haberlo, se interpreta que el lince está comiendo o lamiéndose (conducta típica de los félidos, a la cual dedican bastante tiempo).

En cada localización se mantiene un minuto el receptor funcionando para averiguar si hay o no actividad. También se han realizado experiencias de horas continuadas con el receptor funcionando para detectar el tiempo exacto que duran las fases de actividad e inactividad. Se han contabilizado horas completas, asimilando nuestras observaciones al valor entero más próximo.

3.1.6.- Estimación de la distancia total recorrida diariamente (DTR).

La estimación de la distancia recorrida diariamente, DTR, se ha obtenido a partir de los periodos de seguimiento continuo de 24 horas. La DTR viene expresada por la suma de las distancias recorridas cada hora (DRH). La distancia recorrida cada hora, se ha estimado por la línea recta que une cada dos localizaciones consecutivas dentro del periodo de seguimiento de 24 horas. Sin embargo, rastreando las huellas impresas por el lince en la arena durante varios periodos de seguimiento continuo se ha comprobado que se desplaza por sendas y caminos más o menos sinuosos siendo, como es lógico, la distancia real recorrida mayor que la calculada por el radioseguimiento. De esta manera, se ha usado un factor de corrección de 1.25 para adecuar la distancia calculada por el radioseguimiento a la estimación de la distancia real recorrida por el lince. Este factor se ha aplicado tanto a las DRH como a las DTR.

3.1.7.- Estimación del tamaño del área de campeo.

Para la estimación del tamaño y uso diferencial del área de campeo se han utilizado los datos procedentes de las localizaciones diarias y de parte de los periodos intensivos de 24 horas. De éstos últimos se han seleccionado las localizaciones realizadas cada 6 horas, es decir 4 por cada periodo de 24 horas. De esta manera se evita la acumulación de

localizaciones en un mismo lugar y se favorece la independencia entre localizaciones (Swihart y Slade, 1985).

Se han utilizado dos métodos para la estimación del tamaño del área de campeo: El mínimo polígono convexo (Macdonald et al., 1980; Harestad, 1981) y la media armónica (Dixon y Chapman, 1980). El polígono convexo es la técnica más utilizada, debido a su fácil cálculo, ya que sólo hay que unir los puntos más periféricos de las localizaciones y se calcula el área encerrada. La media armónica es una estima del área de campeo mediante un cálculo probabilístico, de manera que se crea un centro de actividad (el lugar donde existe la máxima probabilidad de encontrar al animal) sobre el que se distribuyen el resto de las localizaciones. De esta manera, cada curva en torno al centro de actividad (contorno) expresa la frecuencia de encontrar a un individuo en esa zona del área de campeo. Para el análisis de la media armónica hemos seleccionado los contornos del 90, 75 y 50% de probabilidad.

Con el uso del mínimo polígono convexo se ha calculado exclusivamente el tamaño y ubicación del área de campeo, mientras que con la media armónica hemos estimado el uso selectivo del espacio a través de los centros de actividad.

3.1.8.- Material utilizado para el análisis de los datos.

Las localizaciones de los lince en el campo se han agrupado en una base de datos por ejemplares y meses mediante coordenadas UTM en un ordenador Tandon PCXT, utilizando un procesador de textos. Estos datos se han formateado convenientemente para introducirlos en un programa que realiza las triangulaciones (TELEM; Coleman y Jones, 1986), para a continuación introducirlos en otro programa que permite la estimación del área de campeo por los métodos antes descritos (McPAAL, versión 1.2; Stüwe y Blohowiak, 1985).

3.2.- METODOS DE LABORATORIO

3.2.1.- Tiempo invertido por el lince en comer una presa.

El tiempo invertido en comer una presa se ha estimado mediante observación directa de un lince cautivo, macho de tres años de edad y que pesaba 11 Kg. El individuo en cuestión se encontraba en una jaula de 2 x 5 x 1 m, a la intemperie. El periodo de estudio duró 12 días (26 de enero-6 de febrero de 1986) y consistió en 7 días de preparación del animal para este trabajo y 5 días de experimentación propiamente dicha (Aldama, 1986). Durante estos 5 días se suministró al lince un ejemplar de conejo de campo (como presa básica en la alimentación del lince; Delibes, 1980) previamente pesado y se cronometró el tiempo invertido en ingerirlo. Cuando el lince terminaba de comer se esperaba 15 minutos, y si no volvía a comer, se anotaba el tiempo empleado y se recogían los restos.

3.2.2.- Cantidad de materia consumida.

Para la estimación de las pautas de consumo de las presas más frecuentes en la dieta del lince se capturaron 5 conejos (de los que se cronometró el tiempo invertido en comer), 4 ánades reales (como representación de las anátidas), y un gamo en el área de estudio. Se sacrificaron y pesaron las presas antes de ofrecerlas al lince, suministrándole una presa diaria (excepto en el caso del gamo, del que sólo se le ofreció una paletilla) y se esperaba hasta que dejase de comer. Se registró el tipo de restos que el lince desechó que se recogieron para ser pesados.

3.2.3.- Cantidad de materia defecada y proporción de agua.

Las heces se contaban, recogían y pesaban en fresco al día siguiente de cada prueba. A continuación, eran deshidratadas en una estufa a 85°C hasta alcanzar un peso constante, para posteriormente homogeneizarlas.

3.2.4.- Cálculo de la oferta energética de las presas más comunes.

Teniendo en cuenta la dieta del lince en el área de Doñana, se han escogido las tres grupos de presas más comunes (conejos, anátidas y ungulados; Delibes, 1980). Como representantes de las anátidas se han capturado ánades reales (Anas platyrhynchos) y gansos (Anser anser), los primeros han sido utilizados para la estimación de los patrones de consumo por parte del lince y los segundos para estimar el aporte energético. A efectos del modelo se ha establecido que las dos presas son iguales tanto para las pautas de consumo como el aporte energético. Como representante de los ungulados se ha escogido el gamo.

7 conejos de campo, 2 gansos silvestres (como representantes de las anátidas) y 1 gamo, fueron capturados en el área de estudio y sacrificados para estimar el contenido calórico de sus cuerpos. Al conejo y al ganso se les sustrajeron aquellas partes que el lince no consumió durante los días de experimentación (aunque en el caso de las anátidas durante esos días se suministraron ánades reales) y del gamo se escogió 1 kg de paletilla (con piel y parte de hueso). Las porciones seleccionadas, se homogeneizaron y se deshidrataron para calcular el peso seco. Para ello, se tomaron 10 muestras de cada ejemplar (70 de conejo, 20 de ganso y 10 de gamo) y se introdujeron en una estufa a 105 °C durante 24 horas. Pasado ese tiempo, si los valores se mantenían constantes se procedía a anotar el peso seco. De este conjunto de muestras se seleccionaron 28 de conejo, 5 de ganso y 5 de gamo para la estimación del contenido calórico, quemándolos en una bomba calorimétrica de tipo PARR.

3.2.5.- Energía procedente de la heces.

El contenido energético de las heces se estimó siguiendo la misma metodología que en el apartado anterior. Las muestras, una vez deshidratadas, se quemaron en la bomba calorimétrica.

CAPITULO 4

ACTIVIDAD Y AREAS DE CAMPEO

4.- ACTIVIDAD Y AREAS DE CAMPEO

4.1.- INTRODUCCION

En este capítulo vamos a describir los patrones de uso del tiempo y del espacio por parte del conjunto de los lince marcados, deteniéndonos a analizar el efecto de las diferentes variables consideradas sobre los patrones de actividad circadiana y sobre el tamaño del área de campeo.

En la primera parte del capítulo, analizaremos los patrones de actividad circadiana mediante el cálculo del número de horas de inactividad, la distancia total recorrida diariamente y el reparto del descanso y el movimiento en el ciclo circadiano. En la segunda calcularemos el tamaño, uso diferencial y pautas de tenencia o mantenimiento del área de campeo.

Para el análisis de los patrones de actividad circadiana hemos utilizado datos procedentes de 190 seguimientos intensivos de 24 horas, de los que 23 corresponden a 4 machos adultos (MAD), 139 a 4 hembras adultas (HAD), 9 a dos ejemplares subadultos (SAD) y 28 a 3 individuos juveniles (JUV). Hemos prescindido en este apartado de 3 seguimientos adicionales practicados al macho LM05, ya que durante estos seguimientos mató un gamo, y tanto las horas de inactividad o descanso (promedio HI = 17.3) como la distancia recorrida en el día (promedio DTR = 3.3 km) sesgan de modo importante los valores medios establecidos para los machos adultos, tal y como podremos ver en próximos apartados.

Por otro lado, para la estimación del tamaño del área de campeo y su uso diferencial hemos partido de las aproximadamente 4000 localizaciones diarias y de parte de las localizaciones de los 196 seguimientos de 24 horas (1 localización cada 6 horas del ciclo de 24, periodo de tiempo estimado suficiente para obtener un margen de independencia entre

localizaciones consecutivas Swihart y Slade, 1985) agrupadas por meses y estaciones.

4.2.- METODOS

4.2.1.- Actividad circadiana.

Utilizaremos como parámetros para la estimación de la actividad los siguientes conceptos:

- i.- Cantidad (tiempo) diaria de inactividad, reposo o descanso, que se estimará mediante el parámetro HI = horas de inactividad.
- ii.- Intensidad diaria de la actividad, estimada mediante el parámetro DTR = distancia total recorrida diariamente.
- iii.- Repartición o distribución de la actividad en el ciclo diario de 24 horas, para lo cual hemos utilizado el índice "Porcentaje de actividad" o "Factor de actividad" $F_A = \%$ de localizaciones en el que el lince objeto de estudio se encuentra activo en diferentes momentos del día. En cuanto a las distancias recorridas utilizaremos el parámetro DRP = distancia recorrida en cada uno de los periodos del ciclo circadiano y el parámetro DRH = distancia recorrida por hora de cada ciclo de 24 horas. Los periodos del ciclo circadiano reconocidos son: amanecer (AMA), día (DIA), atardecer (ATA) y noche (NOC). Mientras los periodos crepusculares se mantienen constantes (2 horas de duración), la longitud del día y la noche varía con el mes del año (Beltrán, 1988) (Figura 4.1).

Figura 4.1.- Distribución horaria de los 4 periodos del ciclo circadiano según los meses del año (Beltrán, 1988).

HORARIO SOLAR

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	
1	DIA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA	
2	DIA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA	
3	DIA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA		ATA	

- 1: Noviembre, diciembre, enero y febrero
- 2: Marzo, abril, septiembre y octubre
- 3: Mayo, junio, julio y agosto

iv.- Como posibles fuentes de variación relativas a la actividad circadiana hemos distinguido: el individuo, el sexo-edad (macho adulto, MAD; hembra adulta, HAD; subadulto, SAD; y juvenil, JUV), la estación del año (primavera, P; verano, V; y otoño-invierno, OI) e incluso el año de seguimiento, en aquellos ejemplares rastreados durante más de un año consecutivo.

4.2.2.- Areas de campeo.

El uso del espacio por parte de los lincea objeto de estudio ha sido analizado mediante los siguientes parámetros:

i.- Tamaño del área de campeo: Se han utilizado dos métodos para la estimación del tamaño del área de campeo: el mínimo polígono convexo (MPCV) y la media armónica (MA) con tres contornos 50, 75 y 90% de probabilidad.

ii.- Como posibles fuentes de variación del tamaño del área de campeo hemos distinguido: el individuo, las categorías de sexo y edad (al igual que en el capítulo anterior; MAD, HAD, SAD y JUV), el estatus social (adulto residente, residente juvenil, transeunte y dispersante) y la calidad del hábitat donde se asienta el área de campeo.

iii.- Las categorías de estatus social de los lincea en Doñana se puede definir de la siguiente manera: son residentes aquellos ejemplares que habitan en un área de campeo definida, que recorren y defienden de otros ejemplares y cuya ubicación se mantiene a lo largo del año. Se trata normalmente de ejemplares adultos reproductores. Las crías y juveniles que habitan en el área de campeo materna (aún no se ha dispersado) se han agrupado como residentes juveniles.

Los ejemplares transeuntes habitan un área de campeo poco definida, que varía en tamaño y ubicación a lo largo del año y no es patrullada en su totalidad. Suelen ser subadultos a la espera de establecerse en un área más favorable.

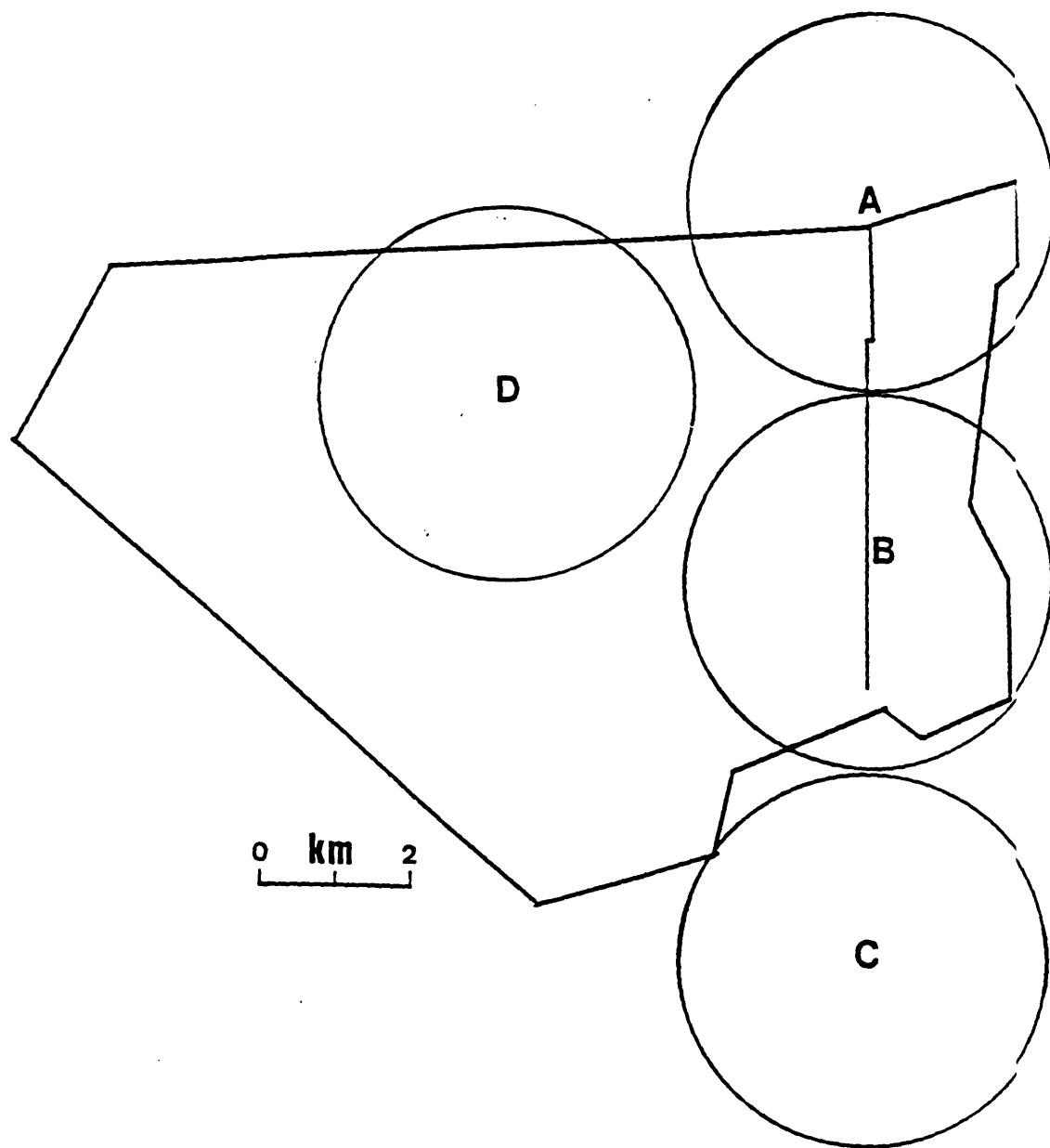
Se considera dispersantes a los linceces, tanto jóvenes como adultos, que deambulan en busca de un territorio donde asentarse.

iv.- Para el análisis del uso diferencial del área de campeo, hemos considerado únicamente a los linceces seguidos con al menos un año, estimando el área de campeo mediante la media armónica para tres contornos o probabilidades (90, 75 y 50%). Además, se ha calculado el porcentaje que representa el tamaño del área de campeo para cada contorno respecto al área total calculada por el MPCV (100% de las localizaciones).

v.- La calidad del territorio se ha establecido en base a la ubicación del mismo en el área de estudio. Hemos diferenciado 4 tipos de territorio con diferente calidad, representados (por circunferencias) en la figura 4.2. El tipo A ocuparía la zona Norte de la Reserva y Sur de la finca de la Algaida (desde la casa de Martinazo hasta la casa de la Algaida); el de tipo B ocuparía la mitad Sur de la Vera de la Reserva Biológica (desde el Palacio de Doñana hasta la casa del Martinazo); el tipo D se extiende todo a lo largo del límite Oeste de A y B; por último, la zona C limitaría con la zona Sur de la Reserva Biológica (zona B), adentrándose en la finca del Puntal.

Las zonas A, B y C están ubicadas en la Vera de Doñana, ecotono que se caracteriza por presentar la mayor densidad de presas y los hábitats más idóneos para el lince. Estas zonas están consideradas como potencialmente reproductoras, donde han sido observadas durante el periodo de estudio y con anterioridad hembras con crías. El área A es la más productiva y presenta zonas con elevada densidad de conejos, que pueden llegar a los 14 conejos/ha (estimaciones realizadas por Moreno y Villafuerte, 1992, mediante conteo de excrementos), mientras que las áreas B y C presentan menor densidad (5-8 conejos/ha; Moreno y Villafuerte, 1992).

Figura 4.2.- Representación mediante circunferencias de la ubicación de los 4 tipos de áreas de campeo (atendiendo a la calidad del hábitat). Se han representado también los límites de la Reserva Biológica de Doñana. Más información en el texto.



Por otro lado, el área denominada D es una zona colindante con la Vera, hacia el interior (Oeste), con hábitats poco favorables para el lince, ya que se trata de un monte xerofítico con pinares de repoblación de alta densidad, y escasa disponibilidad de presas (densidad de conejos: 1 conejo/ha; Moreno y Villafuerte, 1992). En general, en estas zonas los conejos se suelen concentrar en los bajos lagunares, donde se forman pequeñas praderas con pastizales. Como estos rosarios de lagunas están relativamente alejados unos de otros, los lince se ven obligados a mantener áreas de campeo de gran tamaño y poco defendibles.

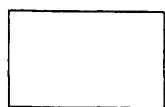
vi.- Para el análisis del uso selectivo del hábitat por parte de los lince muestreados tan sólo hemos podido contar con los datos de 5 ejemplares, tres hembras (LH02, LH04, LH08) y dos machos (LM06 y LM07), cuyas localizaciones diarias independientes hemos superpuesto al mapa de vegetación de la Reserva Biológica de Doñana (Allier et al., 1974). En cada localización se ha tenido en cuenta si el lince estaba activo o quieto. De los lince muestreados, LH02 y LH04 son los únicos con un año entero de seguimiento, razón por la que analizaremos los patrones de selección de hábitat de manera estacional. En el caso de los machos, el muestreo incluye de febrero a mayo. El uso del hábitat se ha contrastado con la disponibilidad de cada tipo de hábitat por el método de Neu et al. (1974). La superficie de cada tipo de hábitat fué estimada con un planímetro digital en el área de campeo media del animal rastreado.

Los lince objeto de este análisis ocuparon las áreas de tipo B y D. Las hembras LH02 y LH04, junto con los machos LM06 y LM07, utilizaron el área de tipo B, mientras que LH08 utilizó el área de tipo D. Dentro del área de tipo B se han distinguido 6 biotopos, según el tipo de vegetación y cobertura: monte blanco, monte negro, praderas y pastizales, juncal-marisma, Vera (en sentido estricto; es decir ecotono entre marisma y matorral, sin contar las praderas), y pinar (ver área de estudio para más detalles sobre cada biotopo) (Figura 4.3). Para

la de tipo D se han diferenciado los siguientes biotopos: monte blanco, monte negro, praderas y pastizales, pinar, pinar de repoblación quemado y matorral quemado (unas 400 hectáreas quemadas de matorral y pinar por un incendio ocurrido en 1985) (Figura 4.4).

Figura 4.3.- Representación de los diferentes biotopos considerados para el análisis del uso del hábitat disponible para los lince LH02, LH04, LM05 y LM06. Con puntos se ha marcado el perímetro del área de campeo utilizado por LH02, con traza fina el de LH04, con traza gruesa el de LM05 y con traza discontinua el de LM06.

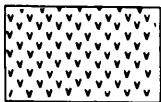
Simbología utilizada para designar a cada biotopo:



MONTE BLANCO



MONTE NEGRO



PRADERAS



JUNCAL-MARISMA



VERA



PINAR

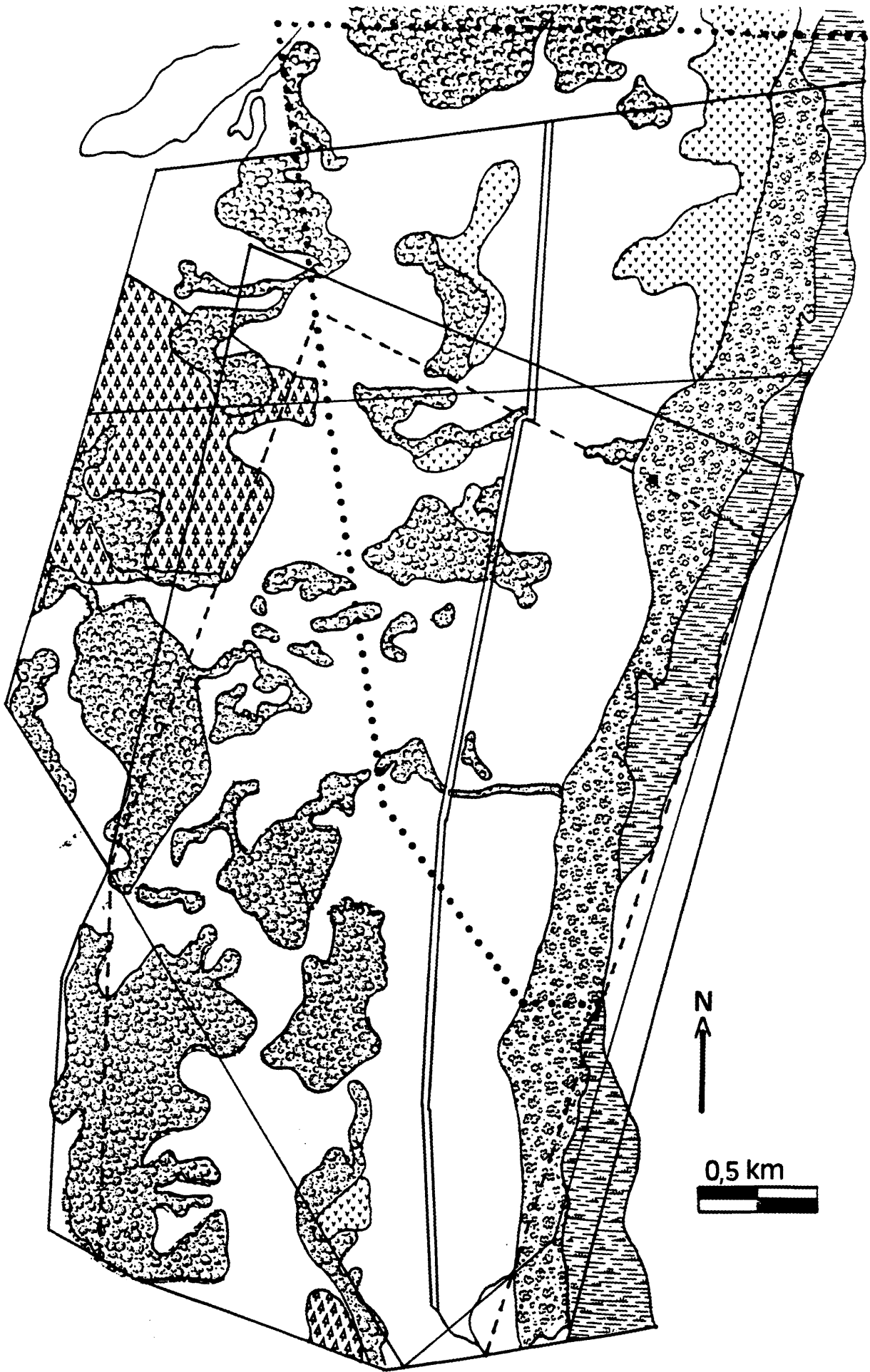
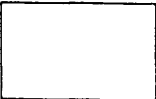


Figura 4.4.- Representación de los diferentes biotopos considerados para el análisis del uso del hábitat disponible para el lince LH08 (con traza gruesa se ha marcado el área de campeo).

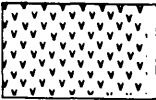
Simbología utilizada para designar a cada biotopo:



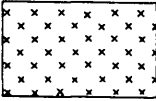
MONTE BLANCO



MONTE NEGRO



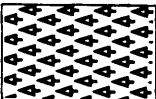
PRADERAS



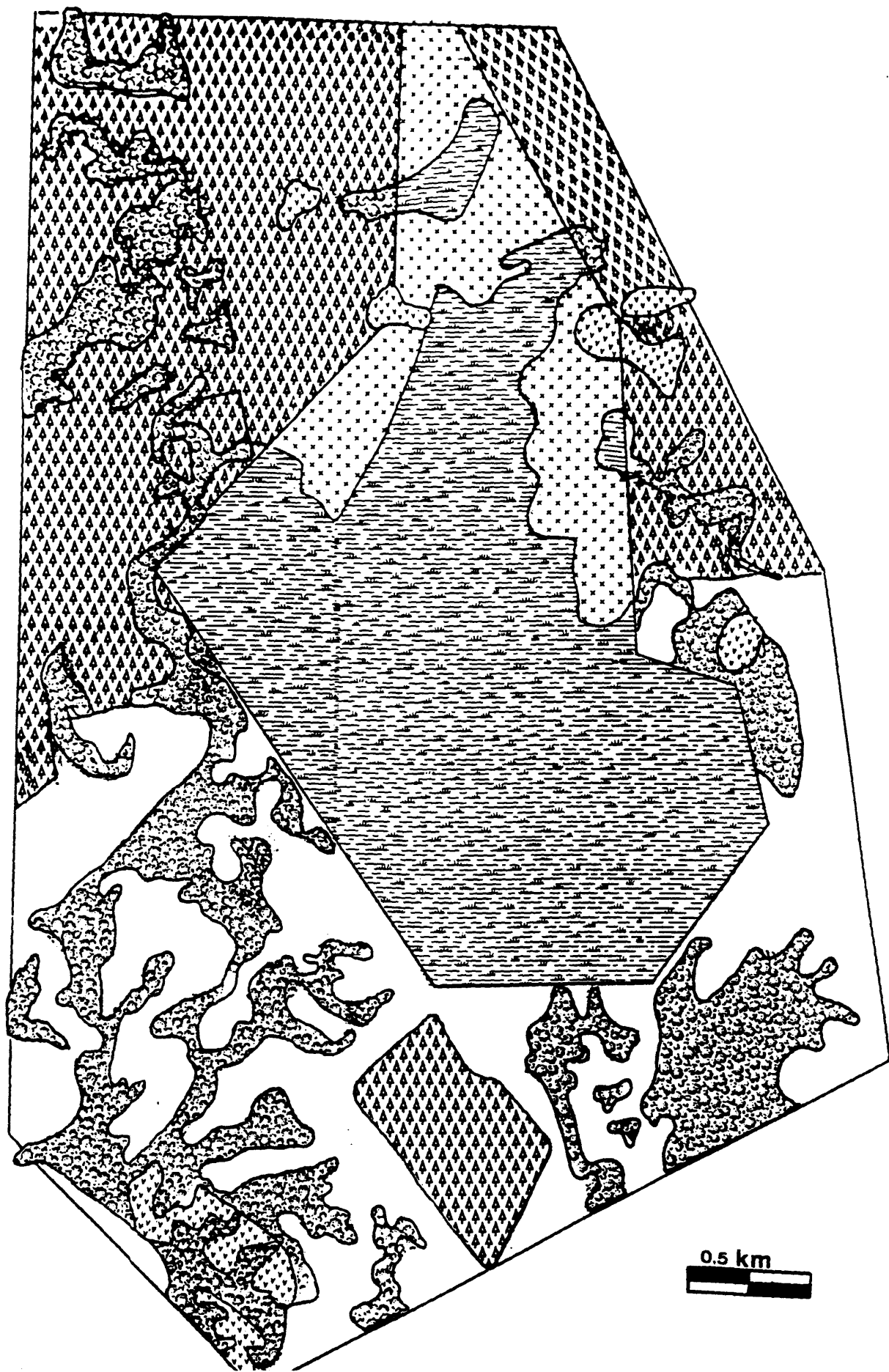
PINAR QUEMADO



MATORRAL QUEMADO



PINAR



4.3.- RESULTADOS

4.3.1.- PATRONES DE ACTIVIDAD CIRCADIANA.

4.3.1.1.- Horas dedicadas al descanso (HI).

El promedio de horas dedicadas al descanso (HI) sobre 190 seguimientos ha sido de 10.6, con rangos que oscilan desde las 2 hasta las 19 horas (Cuadro 4.1). Estos rangos tan amplios se deben a las variaciones tanto individuales como estacionales, y de otra índole, tal y como se ver.

- Factores que afectan a la variabilidad de las horas de inactividad (HI).

Los factores (variables) considerados para este análisis son el individuo, el sexo, la edad, la estación y el año de seguimiento. En el cuadro 4.2 se resumen los resultados del análisis de la varianza (ANOVA). En líneas generales, se observa que las variables que afectan en mayor cuantía a las HI son el individuo y la estación. El sexo es el factor que menos afecta a las HI, mientras que la edad da lugar a diferencias significativas ($F = 6.23$; $p < 0.01$). Por último, el año de seguimiento también origina diferencias significativas ($F = 2.87$; $p < 0.05$).

- HI estimadas por clases de sexo-edad.

El número medio de horas de inactividad varía entre las 4 clases de edad establecidas. Los subadultos dedican menos tiempo al descanso que los adultos ($HI_{SAD} = 7.3$, $HI_{MAD} = 10.5$ y $HI_{HAD} = 11.0$) y los juveniles ($HI_{JUV} = 9.8$) (Cuadro 4.1). Estas diferencias llegan a ser estadísticamente significativas (SAD-HAD: $t = 3.45$, $p < 0.001$. HAD-JUV: $t = 2.43$, $p < 0.05$. SAD-JUV: $t = 2.42$, $p < 0.05$).

Cuadro 4.1.- Media (\bar{X}), desviación típica (SD) y rango de variación de las horas dedicadas al descanso o de inactividad (HI) y de la distancia total recorrida diaria (DTR) en km/día de los 190 seguimientos intensivos de 24 horas realizados a los lince durante el periodo de estudio. Los datos se han agrupado en 4 categorías de sexo-edad (CAT): MAD = macho adulto, HAD = hembra adulta, SAD = subadulto, y JUV = juvenil. IND = individuo tipo. N = tamaño muestral.

CAT	N	HI			DTR		
		\bar{X}	SD	RANGO	\bar{X}	SD	RANGO
MAD	20	10.5	4.6	(3-18)	7.4	2.4	(2.9-11.8)
HAD	133	11.0	3.2	(2-19)	7.0	2.3	(2.1-14.6)
SAD	9	7.3	2.1	(4-11)	8.4	2.5	(4.8-11.8)
JUV	28	9.8	2.9	(4-14)	6.3	2.1	(2.9-10.3)
TOTAL	190	10.6	3.3	(2-19)	7.0	2.3	(2.1-14.6)



Cuadro 4.2.- Análisis de la varianza (ANOVA), para testar el grado de influencia de cada una de las variables consideradas (IND:individuo, sexo, edad, estación y año de seguimiento) en los patrones de actividad circadiana (horas de inactividad y distancia recorrida), para el conjunto de los linceas muestreados. Número de seguimientos 190. Entre paréntesis los grados de libertad. Niveles de significación: ***, $p < 0.001$, **, $p < 0.01$, *, $p < 0.05$.

	VARIABLE				
	IND (9)	SEXO (1)	EDAD (2)	ESTACION (2)	AÑO (3)
HI	5.22***	0.07	6.23**	9.59***	2.87*
PORCENTAJE DE ACTIVIDAD (FA)					
AMANECER	1.99*	1.44	1.82	0.20	2.36
DIA	3.36***	0.45	1.45	29.26***	1.13
ATARDECER	1.00	1.95	2.22	3.71*	3.13*
NOCHE	1.94*	0.02	3.48*	0.82	3.65*
DTR	2.93***	1.72*	2.92*	0.05	1.23
DISTANCIAS RECORRIDAS POR PERIODO (DRP)					
AMANECER	2.14*	2.35*	0.72	2.03	1.27
DIA	1.87*	0.48	0.18	4.82**	1.03
ATARDECER	1.51	0.32	0.36	4.40*	4.17**
NOCHE	0.97	0.59	1.82	4.24*	1.50

- Variación estacional de las HI.

El promedio de HI en primavera ha sido de 10.1 horas (rango: 3-19), en verano 11.9 (rango: 4-18) y en otoño-invierno 9.4 (rango: 2-16). De manera individual hemos estimado las variaciones estacionales de los linceas rastreados al menos un año, cuyos datos aparecen en el cuadro 4.3. Del análisis de la t se observa un comportamiento estacionalmente marcado en las horas de inactividad de las dos hembras más muestreadas; LH01 y LH02. LH01

presenta diferencias significativas al comparar las HI de P-V ($t = 2.15$; $p < 0.05$), P-OI ($t = 2.34$; $p < 0.05$) y V-OI ($t = 4.87$; $p < 0.001$). LH02 también presenta diferencias significativas en las horas dedicadas al descanso entre P-V ($t = 3.17$; $p < 0.001$). El resto de los linceos muestreados no presentan diferencias estacionales en las horas de inactividad.

- Variación de las HI entre los individuos muestreados.

En el cuadro 4.3 figuran las medias y rangos de variación de las horas de inactividad (HI) para los 6 linceos (LH01, LH02, LM03, LH04, LH08 y LM09) seguidos al menos un año completo. El más activo ha sido LH02, con un promedio de 9.1 horas de descanso, mientras que LH01 ha sido el que ha dedicado más tiempo al reposo debido en gran parte a ser una hembra que ha criado. Las HI de estos dos ejemplares se diferencian significativamente ($t = 4.79$; $p < 0.001$). LH01, a su vez, presenta diferencias significativas con LM03 y LH04, aunque de menor cuantía (Cuadro 4.4). El resto de los ejemplares presentan HI con diferencias bastante exiguas, apreciándose sólo ligeras diferencias entre LH02-LH08 y LH02-LM09 (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.3.- Promedio (\bar{X}), desviaciones (SD) y rangos de variación del número de horas dedicadas al descanso (HI) y distancia recorrida diaria (DTR) durante el ciclo anual y en las 3 estaciones (P: primavera, V: verano y OI: otoño-invierno), para los lince más muestreados (IND).

IND	HI												DTR											
	ANUAL			P			V			OI			ANUAL			P			V			OI		
	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD
LH01	67	11.9	3.2 (5-19)	29	11.5	3.4 (6-19)	31	13.1	2.3 (8-18)	7	8.3	2.6 (5-13)	67	6.5	1.9 (2.1-12.1)	29	6.5	2.1 (2.1-11)	31	6.3	2.0 (3-12.5)	7	7.4	1.3 (5.7-9.1)
LH02	47	9.1	2.9 (2-15)	15	7.7	2.4 (4-12)	18	10.4	2.5 (6-15)	14	8.8	3.4 (2-14)	47	8.1	2.3 (2.1-12.1)	15	8.5	2.1 (4.9-12.9)	18	7.8	2.5 (3.2-11.9)	14	7.9	2.4 (4.2-12)
LM03	22	10.3	2.5 (4-14)	8	11.7	1.8 (8-14)	10	9.8	2.4 (4-12)	4	8.7	3.2 (6-12)	22	5.9	2.1 (2.9-10-3)	8	4.1	0.7 (2.9-5.1)	10	7.3	2.1 (3.8-10.3)	4	5.7	0.9 (4.7-6.9)
LH04	20	10.0	3.2 (4-15)	9	10.3	3.4 (4-14)	5	9.8	3.9 (5-15)	6	9.8	2.9 (7-14)	20	6.7	2.5 (2.3-10.9)	9	6.3	2.6 (2.3-9.8)	5	8.2	2.6 (5.1-10.9)	5	5.9	1.9 (3.7-8.7)
LH08	10	11.6	2.7 (7-16)	3	11.0	3 (8-14)	3	13.3	2.3 (12-16)	4	10.7	2.9 (7-14)	10	8.3	3.0 (4.6-14.6)	3	8.3	3.3 (4.6-10.8)	3	9.2	4.7 (6-14.6)	4	7.5	2.1 (5.3-10.3)
LM09	12	11.5	3.9 (4-16)	4	9.5	5 (4-16)	4	14.5	1.7 (12-16)	4	10.5	3 (7-13)	12	7.4	2.5 (3.0-10.7)	4	9.5	1.6 (7.1-10.7)	4	7.3	2.3 (4.4-10)	4	5.5	2.2 (3.0-8.3)

Cuadro 4.4.- Test de la t de Student para la diferencia de medias del número de horas de inactividad (HI) (diagonal superior) y la distancia recorrida diaria (DTR) (diagonal inferior) para los lince más muestreados. Niveles de significación: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ y *** $p < 0.001$.

	LH01	LH02	LM03	LH04	LH08	LM09
LHC1	-----	4.79***	2.15*	2.30*	0.51	0.41
LHC2	3.84***	-----	1.65	1.16	2.46*	2.34
LMC3	1.31	3.79***	-----	0.30	1.29	1.10
LHC4	0.28	2.23*	1.14	-----	0.31	0.41
LHC8	2.41*	0.23	2.59*	1.55	-----	0.06
LMC9	1.41	0.83	1.93	0.84	0.70	-----

- Diferencias anuales en las HI, para los ejemplares con más de un año de seguimiento.

Los dos únicos lince que se han podido seguir más de 2 años completos y consecutivos han sido las hembras LH01 y LH02 (años 1986, 1987 y 1988).

El promedio del número de horas de inactividad (HI) para LH01 en 1986 fué de 10.7 (rango: 5-16), mientras que en 1987 fué de 14 (rango: 7-19) y en 1988 de 12.3 horas (rango: 6-18) (Cuadro 4.5). Existen diferencias significativas al comparar las HI 1986-1987 ($t = 3.05$; $p < 0.001$) y 1986-1988 ($t = 2.09$; $p < 0.05$). En cuanto al número de HI de LH02, en 1986 ($\bar{x} = 8$, rango: 4-13) se muestra más activa que en 1987 ($\bar{x} = 11.3$, rango: 7-15) y 1988 ($\bar{x} = 9$, rango: 6-18), siendo estas diferencias significativas (1986-1987: $t = 3.22$, $p < 0.001$; 1987-1988: $t = 2.39$, $p < 0.05$) (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.5.- Tabla de medias anuales de las horas de inactividad (HI) y distancia recorrida (DTR) diaria en km, obtenidos a partir de los seguimientos intensivos de 24 horas, para LH01 y LH02 durante los 3 años de seguimiento (1986-1988). Entre paréntesis figuran los rangos de variación.

AÑO SEGUIMIENTO						
IND	1986		1987		1988	
	HI	DTR	HI	DTR	HI	DTR
LH01	10.8 (6-16)	7.5 (5.1-12.1)	14 (7-19)	5.7 (2.1-8.9)	12.4 (6-18)	5.7 (3-9.3)
LH02	8 (4-13)	10.2 (7.7-11.8)	11.3 (7-15)	7.0 (3.2-12.9)	9 (2-15)	7.6 (4.2-10.5)

4.3.1.2.- Distancia total recorrida diaria (DTR).

El promedio de la distancia total recorrida en 24 horas (DTR) para el conjunto de los lince muestreados (190 seguimientos a 12 lince) ha sido de 7 km/día, con un rango que oscila entre los 2.1 a los 14.6 km/día (Cuadro 4.2).

- Factores que afectan a la variabilidad de la DTR.

La DTR diaria, presenta diferencias significativas asociadas a los individuos ($F = 2.93$; $p < 0.01$) y la edad ($F = 2.92$; $p < 0.05$). La estación resulta ser una variable poco trascendente en la variación de la DTR diaria. El sexo y el año de seguimiento son los factores que influyen en menor cuantía en las DTR, mientras que la edad da lugar a diferencias significativas ($F = 2.92$; $p < 0.05$).

- DTR estimada según clases de sexo-edad.

El promedio de la DTR diaria para las 4 clases de sexo-edad es bastante similar. Los subadultos presentan mayores desplazamientos diarios ($DTR_{SAD} = 8.4$ km/día) que los adultos ($DTR_{MAD} = 7.4$ km/día y $DTR_{HAD} = 7.0$ km/día) (Cuadro 4.2). Por último, los ejemplares

juveniles recorren menores distancias ($DTR_{JUV} = 6.3 \text{ km/día}$), siendo la diferencia significativa respecto a los subadultos (SA-JUV: $t = 2.5, p < 0.05$).

Cuadro 4.6.- Test de la t de Student para la diferencia de medias del número de horas dedicadas al descanso (HI) y de la distancia total recorrida diaria (DTR) en las dos hembras (LH01: diagonal superior y LH02: diagonal inferior) para los tres años de seguimiento (1986-1988).

HI			
	1986	1987	1988
1986	----	3.05***	2.09*
1987	3.22**	----	1.63
1988	1.02	2.39*	----
DTR			
	1986	1987	1988
1986	----	2.77**	3.75***
1987	2.91**	----	0.27
1988	4.11***	0.76	----

- Diferencias estacionales en las DTR.

A diferencia del número de horas de inactividad, la DTR diaria apenas varía estacionalmente (7.0, 7.1 y 6.9 km/día para primavera, verano y otoño-invierno respectivamente), no apreciándose diferencias significativas.

Los promedios, desviaciones y rangos de variación según cada estación del año para los lince más muestreados aparecen en el cuadro 4.3. Los únicos que muestran diferencias estacionales en la DTR son LM03, con un promedio de 4.1 km/día en primavera, 7.3 km/día en verano y 5.7 km/día en otoño-invierno (diferencia significativas P-V: $t = 4.11$, $p < 0.001$; y P-OI: $t = 3.41$, $p < 0.01$), y LM09, con un promedio de 9.5 km/día en primavera, 7.3 km/día en verano y 5.5 km/día en otoño-invierno (diferencias significativas al comparar P-OI: $t = 2.91$; $p < 0.05$).

- Diferencias individuales en la DTR entre los ejemplares muestreados.

LH08 y LH02 son los lince que presentan mayores desplazamientos, con un promedio de 8.3 y 8.1 km/día respectivamente. LM03 es el lince con menores distancias recorridas (5.9 km/día), aunque no muy diferentes a las de las dos hembras adultas LH01 y LH04 (6.5 y 6.7 km/día respectivamente) (Cuadro 4.3).

Las diferencias de las DTR diarias entre LH01-LH02 son altamente significativas ($t = 3.84$; $p < 0.001$), al igual que entre LH02-LH03 ($t = 3.79$; $p < 0.001$). También presentan diferencias significativas LH02-LH04 y LH08-LM03, aunque en menor cuantía (Cuadro 4.4).

- Diferencias interanuales en la DTR por los ejemplares rastreados más de un año.

En los tres años de seguimiento, las dos hembras presentan diferencias en sus desplazamientos. En 1986, la DTR diaria de LH01, es de 7.5 km/día (rango: 5.1-12.1), superior a la de los dos años siguientes (1987: $\bar{x} = 5.7$ km; rango: 2.1-8.9, y 1988: $\bar{x} = 5.7$ km; rango: 3-9.3) (Cuadro 4.5).

Es similar es el comportamiento de la otra hembra, LH02, hija de LH01, donde la DTR diaria es superior en 1986 con 10.2 km/día (rango: 7.7-11.8) a la de los años siguientes; 1987 con un promedio diario de 7 km/día (rango: 3.2-12.9) y 1988 con un promedio de 7.6 km recorridos diariamente (rango: 4.2-10.5). LH01 presenta diferencias significativas entre

la DTR de 1986-1987 ($t = 2.77$; $p < 0.01$) y la DTR entre 1986-1988 ($t = 3.75$; $p < 0.001$).

En cuanto a LH02, aparecen diferencias significativas en la DTR 1986-1987 ($t = 2.91$; $p < 0.001$) y 1986-1988 ($t = 4.11$; $p < 0.01$) (Cuadro 4.6).

4.3.1.4.- **Repartición horaria de la actividad circadiana.**

Hemos calculado los porcentajes de actividad diario (FACT) en los 4 periodos del ciclo circadiano (amanecer, día, atardecer y noche) para todos los linceos muestreados (10 ejemplares y 190 seguimientos de 24 horas). En promedio el porcentaje de actividad diario (sobre cada ciclo de 24 horas) ha sido del 55.7. Es decir que aproximadamente la mitad del tiempo que dura el ciclo circadiano los linceos permanecen activos. Dentro de cada periodo del ciclo presentan diversos grados de actividad, siendo en los crepúsculos cuando los linceos más la desarrollan (74.5 y 79.5 para el amanecer y atardecer respectivamente). Durante gran parte del día permanecen descansando (FACT = 48.1%) y por la noche dedican más tiempo a la actividad que al descanso (FACT = 56.8%).

Por otro lado, además de las estimaciones de los porcentajes de actividad, utilizando los datos de los seguimientos intensivos hemos calculado la DRP (distancia recorrida por periodo) para el conjunto de los linceos muestreados (Cuadro 4.8). Los datos referentes a la DRH respecto al ciclo circadiano, los hemos representado en una gráfica (Figura 4.5).

- Factores que afectan a la repartición de la actividad circadiana.

La repartición de la actividad durante el ciclo circadiano, medida a través del factor o porcentaje de actividad, revela como en las horas diurnas, tanto el individuo

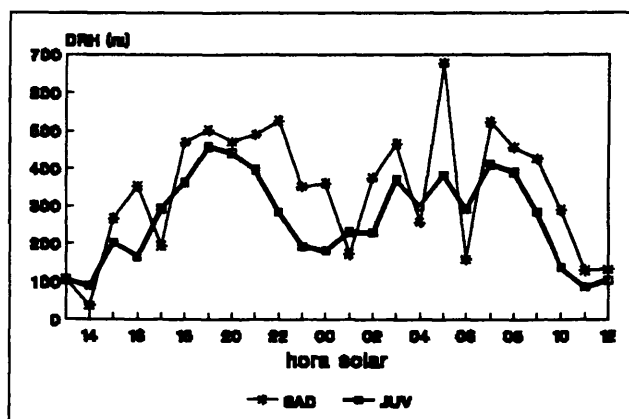
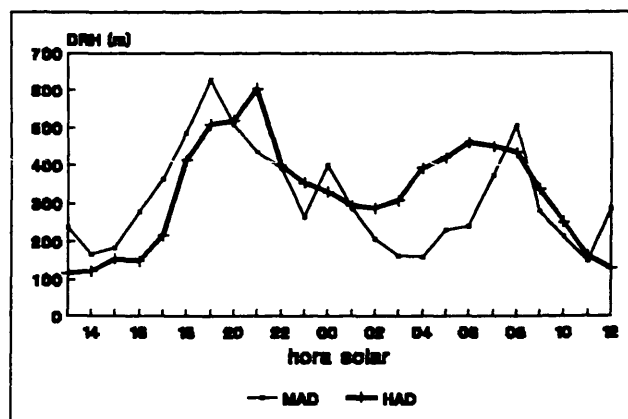
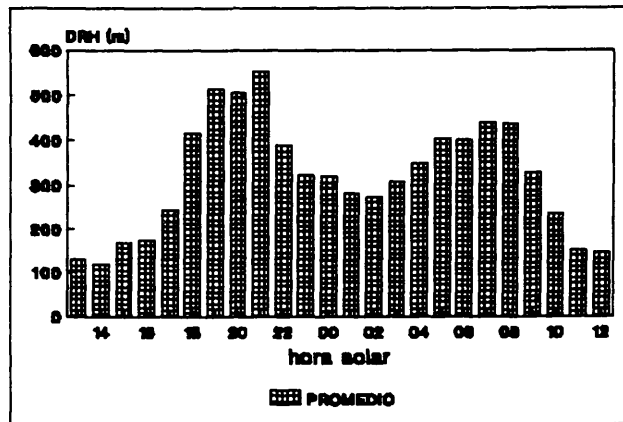
Cuadro 4.7.- Porcentaje de actividad (FACT) diario (sobre 24 horas) y de cada uno de los periodos del ciclo circadiano (amanecer: AM; dia: DIA.; atardecer: ATA; noche: NOC) para los lince más muestreados. Por otro lado, se han calculado los promedios para la población marcada y según categorías de sexo-edad: machos adultos (MAD), hembras adultas (HAD), subadultos (SAD) y juveniles (JUV).

N = número de seguimientos intensivos de 24 horas. Entre paréntesis el número de horas considerado para cada periodo del ciclo circadiano.

‡ ACTIVIDAD

IND	N	DIARIO (24)	AMA (2)	DIA (10)	ATA (2)	NOC (10)
LH01	67	50.3	68.6	40.5	77.6	53.7
LH02	47	62.0	78.7	55.2	80.8	64.7
LM03	22	57.0	79.5	46.3	86.4	61.6
LH04	20	58.1	82.5	54.8	72.5	51.7
LH08	8	51.6	95.0	45.6	65.0	45.7
LM09	12	52.1	62.5	46.9	75.0	50.0
PROMEDIOS						
MAD	20	56.9	57.5	54.5	85.0	51.7
HAD	133	53.9	74.4	45.9	75.9	55.2
SAD	9	69.4	83.3	59.9	83.3	75.7
JUV	28	58.9	83.9	50.0	91.1	61.4
TOT	190	55.7	74.5	48.1	79.5	56.8

Figura 4.5.- Representación gráfica de los promedios de la distancia recorrida por hora (DRH: en metros) a lo largo del ciclo circadiano (hora solar), para el conjunto de los lince marcados (promedio, gráfica de barras superior), y según clases de sexo-edad (gráficas inferiores). MAD: macho adulto, HAD: hembra adulta, SAD: subadulto y JUV: juvenil.



como la estación dan lugar a diferencias altamente significativas ($F = 3.36, p < 0.001$; y $F = 29.96, p < 0.001$ para el individuo y la estación respectivamente). Como ya se describió con anterioridad, la estación resulta ser una variable poco trascendente en la variación de la DTR diaria. Sin embargo, al analizar la DRH en cada periodo del ciclo circadiano podemos observar como tanto la distancia recorrida durante el día, el atardecer y la noche están influenciadas por la estación ($F = 4.82, p < 0.01$; $F = 4.40, p < 0.05$; y $F = 4.24, p < 0.05$ para día, atardecer y noche respectivamente). Esto implica que aunque la DTR diaria es en promedio similar durante todo el año, la repartición circadiana de los desplazamientos por hora (DRH) varía con la estación del año. Respecto al año de seguimiento, se ha detectado diferencias significativas en las DRH al atardecer ($F = 4.17; p < 0.01$) y en el porcentaje de actividad del atardecer ($F = 3.13; p < 0.05$) y noche ($F = 3.65; p < 0.05$).

- Repartición horaria de la actividad circadiana por clases de sexo y edad.

Las estimaciones de los porcentajes de actividad promediados por clases de sexo y edad figuran en el cuadro 4.7. El porcentaje de actividad diario de los adultos (machos y hembras) y jóvenes es ligeramente superior al 50% ($FACT_{MAD} = 56.9\%$, $FACT_{HAD} = 53.9\%$ y $FACT_{JUV} = 58.9\%$), mientras que el de los subadultos ronda el 70% ($FACT_{SAD} = 69.4\%$). La repartición de la actividad en los 4 periodos del ciclo circadiano queda desplazada a los crepúsculos, donde tanto el amanecer como el atardecer presentan los valores máximos. Es de destacar que el pico de actividad en los machos adultos se encuentra desplazado al atardecer, con un $FACT_{ATA} = 85.0\%$, mientras que al amanecer es de tan sólo el 57.5% (Cuadro 4.7).

Respecto a la DRP, los ejemplares adultos, tanto machos como hembras, presentan desplazamientos muy similares durante el día y la noche, mientras que los subadultos se

desplazan más por la noche (Cuadro 4.8). Por último, los juveniles se mueven más por el día. La DRP crepuscular varía con las distintas categorías de sexo-edad. Los MAD recorren más distancia al atardecer ($DRP_{ATA} = 1157$ m, frente a $DRP_{AMA} = 736$ m), al igual que las HAD ($DRP_{ATA} = 908$ m, mientras que al amanecer recorren 825 m). Sin embargo, los SAD recorren prácticamente la misma distancia al amanecer que al atardecer ($DRP_{AMA} = 1057$ y $DRP_{ATA} = 1039$) (Cuadro 4.8).

A pesar de recorrer mayores distancias durante el día y la noche, el promedio por hora (DRH) más alto es claramente crepuscular. La DRH en el caso de MAD y HAD al amanecer y atardecer (MAD: $DRH_{AMA} = 368$ m/h y $DRH_{ATA} = 578$ m/h, HAD: $DRH_{AMA} = 412$ m/h y $DRH_{ATA} = 454$ m/h) es superior a la del día y la noche (MAD: $DRH_{DIA} = 290$ m/h y $DRH_{NOC} = 265$ m/h, HAD: $DRH_{DIA} = 266$ m/h y $DRH_{NOC} = 254$ m/h). La representación gráfica de las distancias recorridas por hora a lo largo del ciclo circadiano muestra una tendencia bimodal en MAD y HAD con un pico al amanecer y otro al atardecer. Tanto los subadultos como los juveniles presentan patrones irregulares durante todo el ciclo circadiano (Figura 4.5).

- Variación estacional en el reparto de la actividad circadiana.

En el cuadro 4.9 se han agrupado las distancias recorridas en cada periodo (DRP) y su variación estacional para los lincec más muestreados. Además, se han calculado los porcentajes que representan cada una de las DRP respecto a la distancia total diaria (DTR), contrastando los resultados obtenidos mediante el test de la X^2 de bondad de ajuste. Durante la primavera LH01, LM03 y LH08 presentan diferencias significativas entre la repartición de la DRP y la esperable al azar. En el caso de LH01 estas diferencias se deben a que presenta un pico de desplazamientos al atardecer superior al esperado (Figura 4.6). Algo similar ocurre con LM03, juvenil solía acompañar a LH01 en sus desplazamientos. La hembra LH08 es la

Cuadro 4.8.- Distancia recorrida (metros) en cada uno de los periodos del ciclo circadiano (DRP; amanecer: AMA; dia: DIA; atardecer: ATA, y noche: NOC) para los lince más muestreados. Se han calculado los promedios para la población marcada y según categorías de sexo-edad: machos adultos (MAD), hembras adultas (HAD), subadultos (SAD) y juveniles (JUV).

N = número de seguimientos intensivos de 24 horas. Entre paréntesis el número de horas considerado para cada periodo del ciclo circadiano.

DISTANCIA RECORRIDA (DRP)

IND	N	DIARIO (24)	AMA (2)	DIA (10)	ATA (2)	NOC (10)
LH01	67	6424	691	2383	993	2357
LH02	47	8063	946	3223	940	2954
LM03	22	4821	665	2251	825	2080
LH04	20	6629	890	2711	592	2436
LH08	8	7941	1406	2803	954	2778
LM09	12	7347	760	2853	969	2765
PROMEDIOS						
MAD	20	7440	736	2898	1157	2649
HAD	133	6937	825	2662	908	2542
SAD	9	8224	1057	2954	1039	3174
JUV	28	6144	802	2624	847	2096
TOT	190	6967	823	2695	932	2517

que presenta mayores diferencias significativas debido a que la DRH al amanecer ($DRH_{AMA} = 1413$ m) llega a representar el 18.1 % de la DTR diaria.

El verano es la estación que más condiciona la actividad de los lince sobre todo durante el día, ya que las altas temperaturas les obligan a mantenerse quietos. Ello implica que la repartición de las distancias no sea proporcional al número de horas de cada periodo y por tanto las diferencias sean significativas (Cuadro 4.9). Mientras en primavera las DRP_{DIA} superan casi siempre el 40% de la DTR, en verano (cuando el periodo diurno es más largo: 12 horas) no llegan al 37%, a excepción de LM09 con el 39.7%. Los patrones de la DRH cambian por tanto, tal y como se puede observar en la figura 4.7. LH01 y LH02 presentan patrones muy similares, con periodos de descanso durante las horas centrales del día. Comienzan los desplazamientos al atardecer, siendo éstos los mayores de todo el ciclo (DRH_{ATA} : 539 y 1108 m/h para LH01 y LH02 respectivamente). Por la noche son de menor cuantía ($DRH_{NOC} = 314$ y 364 m/h), produciéndose otro pico al amanecer ($DRH_{AMA} = 343$ y 492 m/h) y un descenso paulatino con la entrada del día (163 y 240 m/h) (Figura 4.7). LM03 presenta un patrón de desplazamiento similar al de las hembras anteriores. LH04 no realiza grandes desplazamientos al atardecer ($DRP_{ATA} = 695$ m; 9.9 % de la DTR), algo mayores al amanecer ($DRP_{AMA} = 1435$ m; 20.4% de la DTR) y primeras horas del día. Por último, los otros dos lince muestreados, LH08 y LM09 muestran durante el verano tres picos con elevadas distancias recorridas: amanecer, atardecer y mitad de la noche (Figura 4.7).

Durante el otoño-invierno las DRH son muy irregulares y se producen desplazamientos e inactividad en cualquier momento del ciclo circadiano (Figura 4.8). Al no existir un patrón definido en ninguno de los periodos, las distancias recorridas se reparten de manera homogénea y por tanto no aparecen diferencias significativas en las DRP, a excepción de LH08, que presenta mayores distancias recorridas al amanecer.

Cuadro 4.9.- Variación estacional de la distancia recorrida (metros) en cada uno de los periodos del ciclo circadiano (DRP) respecto a la distancia total recorrida diaria (DTR), por parte de los lince más muestreados. Además se ha contrastado mediante el test de la X^2 la distribución de los porcentajes de la DRP respecto a la DTR. IND: individuo, AMA: amanecer, ATA: atardecer y NOC: noche.

Niveles de significación: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ y *** $p < 0.01$.

PRIMAVERA										
IND	N	AMA	%	DIA	%	ATA	%	NOC	%	X^2
LH01	29	724	(11.3)	2783	(42.7)	998	(15.6)	1947	(30.4)	10.59**
LH02	15	963	(11.6)	3928	(47.2)	909	(10.9)	2527	(30.3)	5.96
LM03	8	485	(11.8)	1772	(43.3)	647	(15.8)	1192	(29.1)	12.12**
LH04	9	772	(11.9)	3071	(47.2)	605	(9.3)	2063	(31.7)	4.80
LH08	3	1413	(18.1)	3030	(38.7)	595	(7.6)	2788	(35.6)	12.74***
LM09	4	494	(5.3)	3881	(41.7)	1231	(13.2)	3706	(39.8)	4.06
VERANO										
IND	N	AMA	%	DIA	%	ATA	%	NOC	%	X^2
LH01	31	686	(11.0)	1952	(31.3)	1078	(17.3)	2514	(40.4)	19.14***
LH02	18	984	(12.5)	2879	(36.5)	1108	(14.0)	2916	(37.0)	10.09*
LM03	10	874	(12.0)	2676	(36.8)	1093	(15.0)	2627	(36.1)	10.78*
LH04	5	1435	(20.4)	2005	(28.5)	695	(9.9)	2910	(41.3)	29.11***
LH08	3	1655	(20.1)	2851	(34.5)	1450	(17.6)	2297	(27.8)	32.91***
LM09	4	1310	(17.9)	2925	(39.7)	1060	(14.4)	2060	(28.0)	18.55***
OTOÑO-INVIERNO										
IND	N	AMA	%	DIA	%	ATA	%	NOC	%	X^2
LH01	7	582	(9.9)	2841	(38.5)	596	(8.1)	3354	(45.5)	1.24
LH02	14	878	(11.0)	2910	(36.4)	757	(9.5)	3460	(43.2)	2.26
LM03	4	502	(8.9)	2146	(38.0)	510	(9.0)	2485	(44.0)	1.48
LH04	6	612	(9.5)	2761	(42.7)	487	(7.5)	2602	(40.3)	4.78
LH08	2	1215	(15.6)	2596	(33.3)	852	(10.9)	3131	(40.2)	9.15*
LM09	4	469	(8.7)	1754	(32.7)	616	(11.5)	2530	(47.1)	1.43

Figura 4.6.- Representación gráfica de los promedios de la distancia recorrida por hora (DRH; en metros) a lo largo del ciclo circadiano (hora solar) durante la primavera, por parte de los lince más muestreados (LH01, LH02, LM03, LH04, LH08 y LM09).

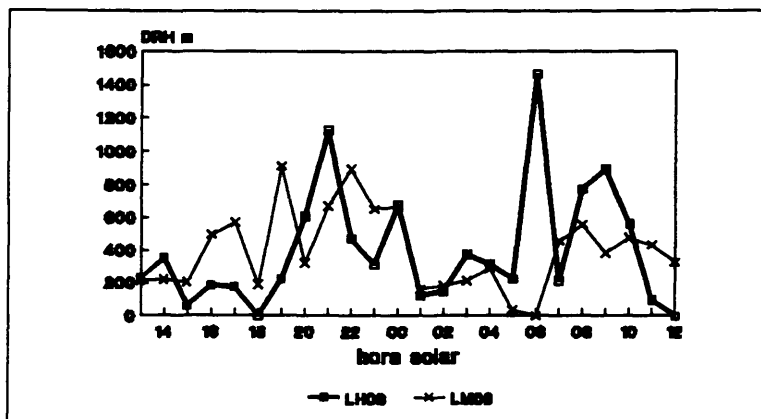
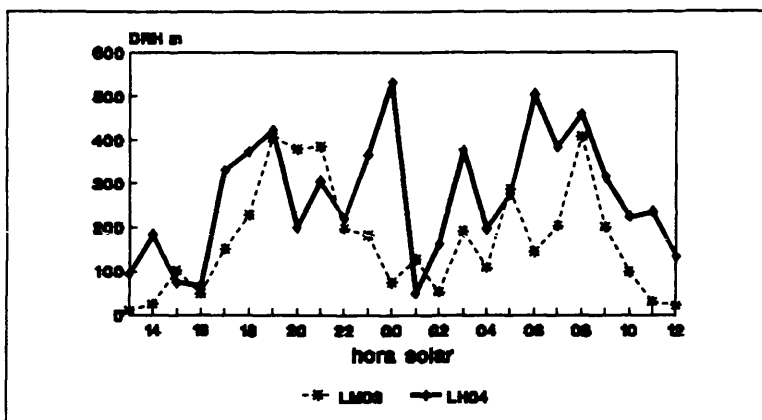
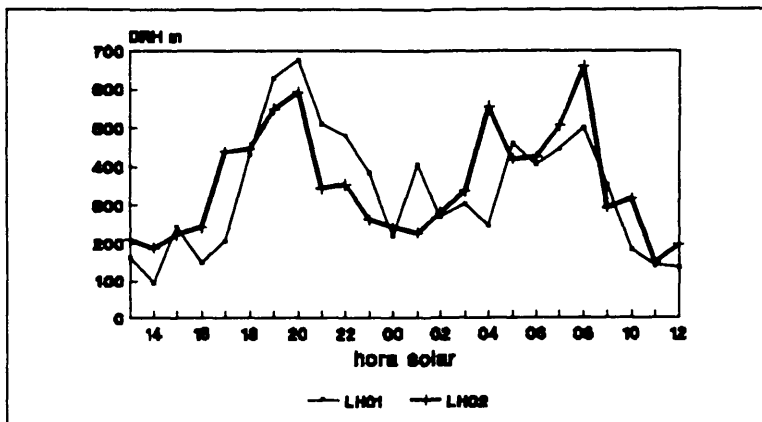
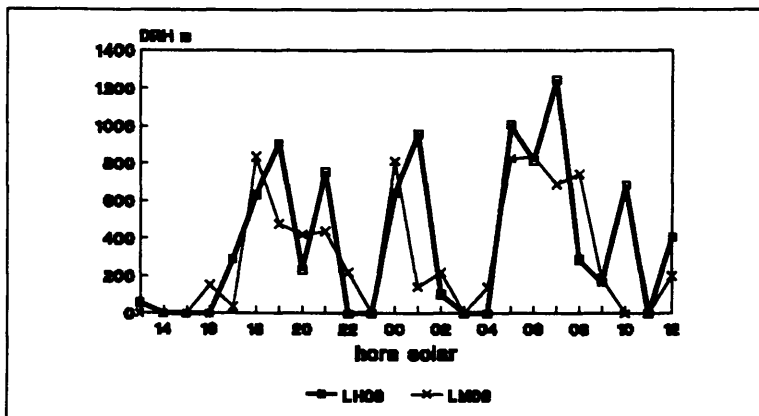
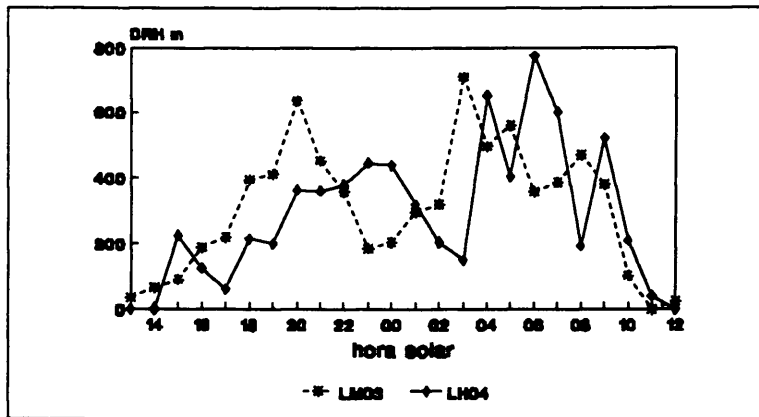
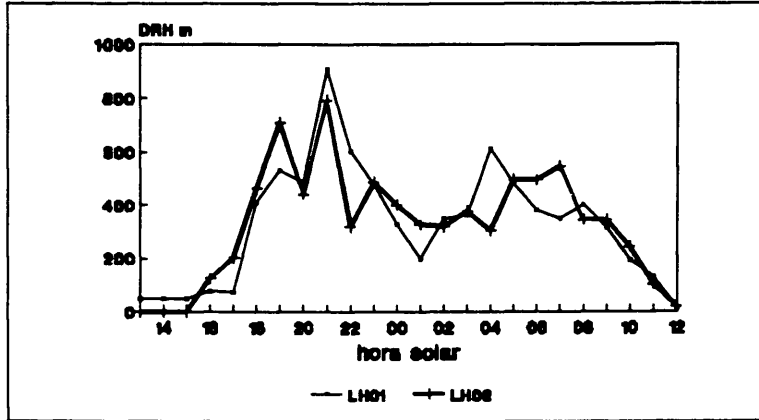


Figura 4.7.- Representación gráfica de los promedios de la distancia recorrida por hora (DRH; en metros) a lo largo del ciclo circadiano (hora solar) durante el verano, por parte los lince más muestreados (LH01, LH02, LM03, LH04, LH08 y LM09).



($DRP_{AMA} = 1215$; 15.6% de la DTR, mientras que el resto de los lince no superan el 11%)
(Cuadro 4.9).

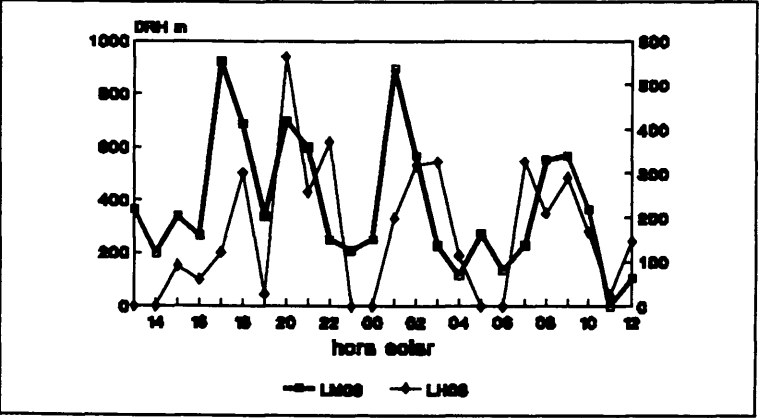
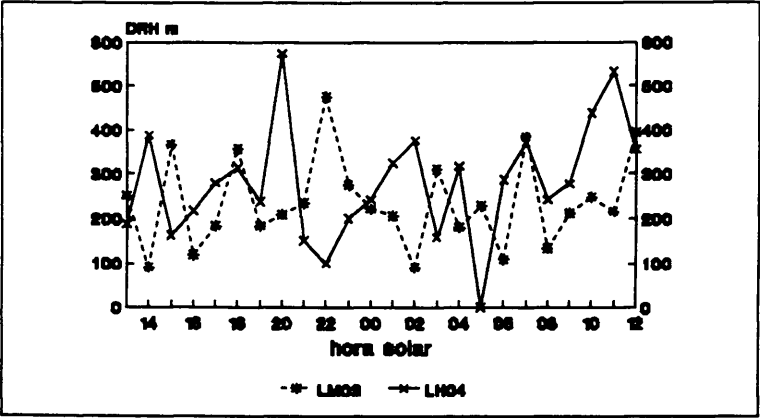
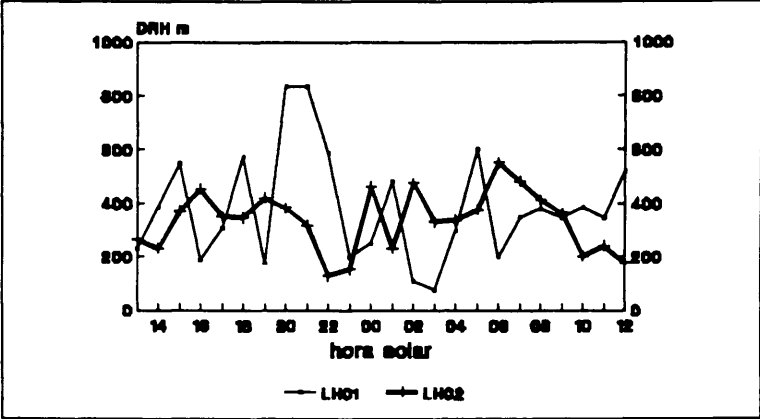
- Variación individual en el reparto de la actividad circadiana.

Los porcentajes de actividad (FACT) y las distancias recorridas para en cada periodo del ciclo circadiano por los lince más muestreados figuran en los cuadros 4.7 y 4.8.

Los 6 lince objeto de estudio han mostrado pocas variaciones en el reparto de la actividad y los desplazamientos. LH01, LH02, LM03, LH04 y LM09 son más activos durante la noche; sin embargo, la DRP recorrida por el día es superior a la nocturna. LH08 es el único ejemplar que recorre mayor distancia recorrida durante el día que por la noche, aunque los porcentajes de actividad son similares.

En el cuadro 4.10 se muestran los resultados (promedio anual) del análisis de la matriz de similaridad, de cara a contrastar la sincronía de los patrones de la DRH para los lince muestreados (de manera individual). Como se puede observar en este cuadro, las DRH de los distintos lince son significativamente similares. Los lince LH01, LH02, LM03 y LH04 muestran una sincronía muy significativa ($p < 0.001$ para todos) en las distancias recorridas cada hora. Los lince LM09 y, sobre todo, LH08, difieren en sus patrones de desplazamiento, presentando sincronías poco significativas. Como se verá más adelante, estos dos últimos habitaban en territorios de menor abundancia de presas, respecto a los anteriores y tal vez por eso ajustaban de manera diferente sus ritmos de actividad.

Figura 4.8.- Representación gráfica de los promedios de la distancia recorrida por hora (DRH; en metros) a lo largo del ciclo circadiano (hora solar) durante el otoño-invierno, por parte los lince más muestreados (LH01, LH02, LM03, LH04, LH08 y LM09).



Cuadro 4.10.- Matriz de similaridad (coeficiente de correlación de Spearman) para comparar los patrones de la DRH (distancia recorrida por hora) durante el ciclo circadiano, para los promedios anuales de los lince con al menos un año de radioseguimiento .

	LH01	LH02	LM03	LH04	LH08	LM09
LH01	1.000	0.785***	0.849***	0.529***	0.671*	0.649*
LH02		1.000	0.836***	0.731***	0.744***	0.734***
LM03			1.000	0.462*	0.674***	0.549**
LH04				1.000	0.564**	0.496*
LH08					1.000	0.651**
LM09						1.000

- Variación interanual del reparto de la actividad circadiana.

Usando datos de los dos ejemplares (LH01 y LH02) con 3 años de seguimiento, hemos realizado correlaciones (coeficiente de correlación r_s de Spearman) para contrastar la sincronía de los patrones de desplazamiento entre los años de estudio, se confirma la existencia de sincronía en todos los años y para los dos lince (Cuadro 4.11).

Además hemos representado la DRH de cada año (Figuras 4.9 y 4.10). LH01 manifiesta un bimodalismo (crepuscular) en los desplazamientos, y tanto en 1987 como 1988 el máximo de actividad se produce a las 20 horas solares, siendo superior en 1988. En todos los años, el periodo de máxima actividad se produce entre las 18 y 23 horas solares mientras que el segundo se produce entre las 4 y 8 horas solares (amanecer y comienzo del día).

Figura 4.9.- Representación gráfica de los promedios anuales (1986, 1987 y 1988) de la distancia recorrida por hora (DRH; en metros) a lo largo del ciclo circadiano (hora solar) por el lince LH01.

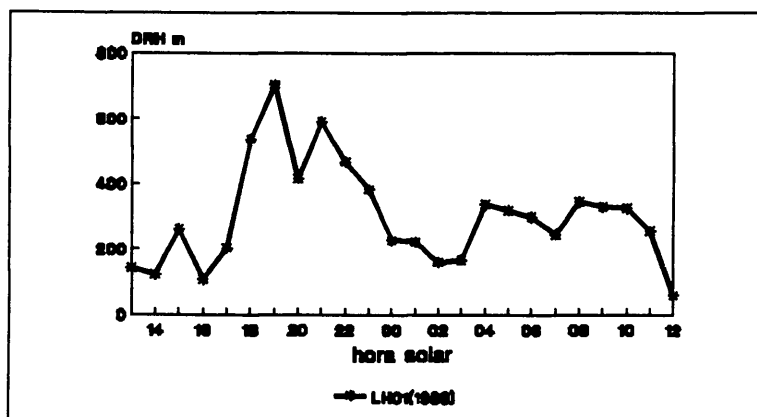
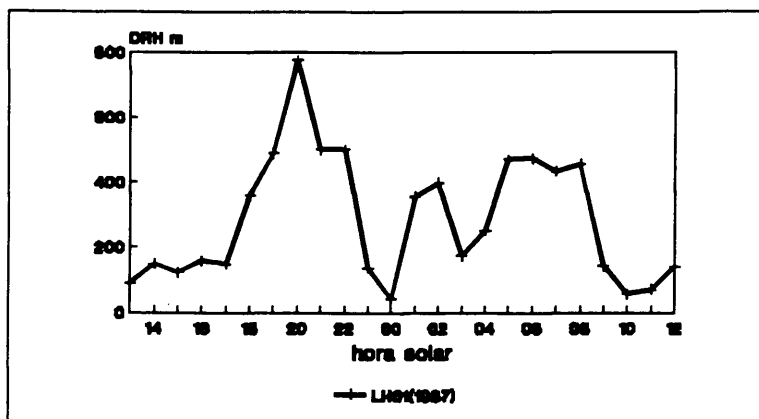
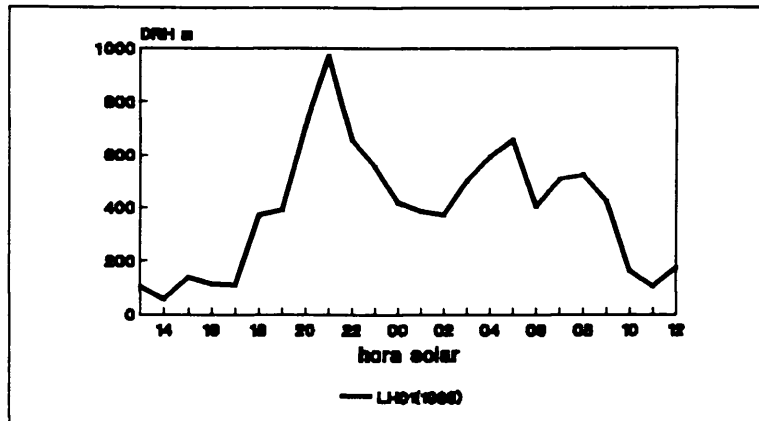
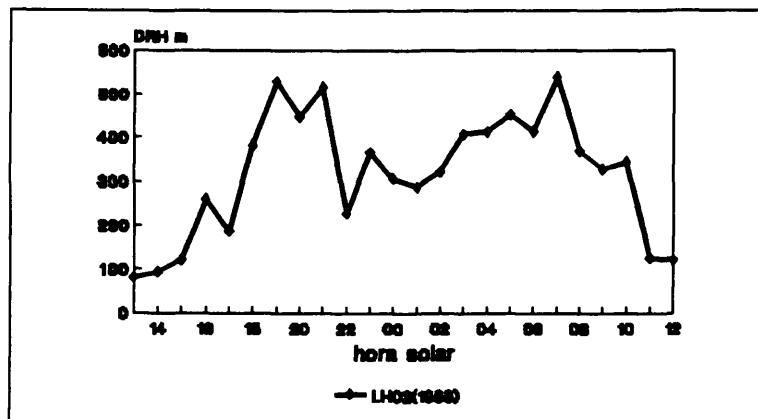
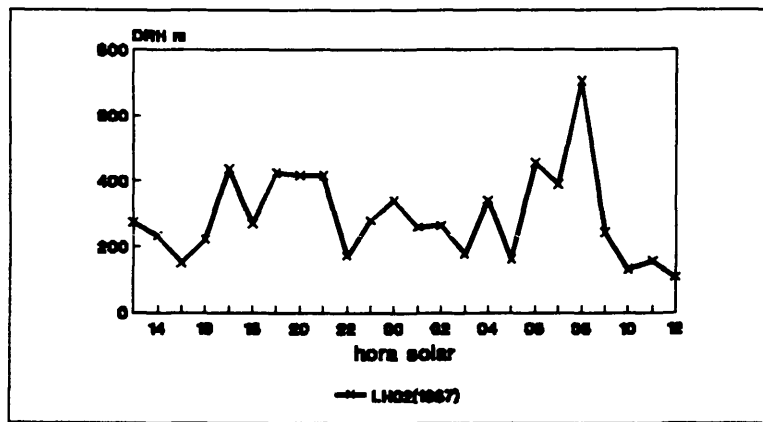
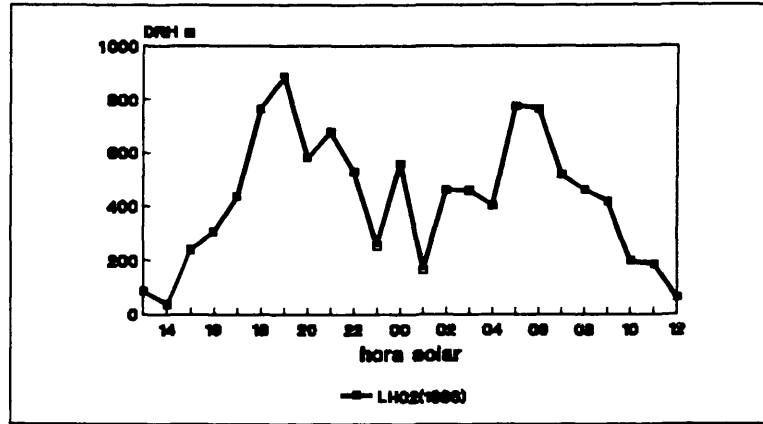


Figura 4.10.- Representación gráfica de los promedios anuales (1986, 1987 y 1988) de la distancia recorrida por hora (DRH; en metros) a lo largo del ciclo circadiano (hora solar) por el ince LH02.



LH02 presenta variaciones en sus patrones de desplazamientos en los tres años de estudio (Figura 4.10). En 1986 se produce en Febrero el abandono del área natal e instalación en un nuevo territorio en un área colindante. En ese año, LH02 mantiene una elevada actividad (en 15 ocasiones alcanza DRH superiores a 400 m). En 1987, ya establecida en el territorio, se caracteriza por desplazar su pico de actividad hacia las primeras horas de la mañana (9 horas). Sin embargo, en 1988 vuelve a cambiar, desplazando el pico de máxima DRH a las 20 horas. A pesar de estos cambios conductuales, las DRH en los tres años de seguimiento se encuentran altamente correlacionados (1986-1987; $p < 0.05$, 1986-1988; $p < 0.001$, y 1987-1988; $p < 0.001$; cuadro 4.11).

Cuadro 4.11.- Matriz de similaridad (coeficiente de correlación de Spearman) para las diferencias interanuales e interindividuales de los patrones de la DRH para LH01 (mitad superior) y LH02 (mitad inferior).

	1986	1987	1988
1986	1.000	0.497**	0.639**
1987	0.567**	1.000	0.634**
1988	0.709***	0.494**	1.000
LH01-LH02	0.567**	0.459*	0.729***

4.13.2.- AREAS DE CAMPEO

4.13.2.1.- TAMAÑO DEL AREA DE CAMPEO

4.32.1.1.- Promedio del tamaño del área de campeo para la población de lince marcada.

En este apartado se ha estimado el tamaño del área de campeo (MPCV y MA) mediante la agrupación de todas las localizaciones diarias llevadas a cabo durante un año completo. El promedio para el conjunto de los lince muestreados ha sido de 21.2 km², con rangos muy amplios, que oscilan entre los 5.9 y los 45.6 km². Mediante la MA hemos estimado las superficies para los 3 contornos citados antes, siendo estos de 2.6, 5.7 y 12.1 km² (50, 75 y 90% respectivamente). Cada contorno representa el 14, 29 y 57% de la superficie calculada para el 100% de las localizaciones mediante el MPCV.

- Factores que afectan a la variabilidad de tamaño del área de campeo.

Al igual que hicimos con los patrones de actividad circadiana, vamos a contrastar el efecto de diversos factores en la variabilidad del tamaño del área de campeo mediante un análisis de la varianza (ANOVA) (Cuadro 4.12). Los factores o fuentes de variación escogidos han sido el individuo, el sexo, la edad, la estación del año, el estatus social, el año de seguimiento y la calidad del hábitat donde se asienta el área de campeo (Todos ellos han sido descritos en la sección de métodos).

El análisis de la varianza muestra que el individuo, el estatus social y la calidad del hábitat (ubicación del territorio) son los factores que más influyen (todos con $p < 0.001$). La edad y el año de seguimiento afectan en menor medida ($p < 0.05$) y por último, la estación y el sexo aportan valores no significativos (Cuadro 4.12).

Cuadro 4.12.- Análisis de la varianza (ANOVA de una vía) para contrastar la influencia de cada una de las variables escogidas (el individuo, sexo, edad, estación, año de seguimiento, estatus social y calidad del hábitat) en el tamaño del área de campeo (promedios mensuales) para el conjunto de los linceos muestreados. Debajo de cada variable y entre paréntesis figuran los grados de libertad. N: tamaño muestral de partida.

Niveles de significación:

*: $p < 0.05$

** : $p < 0.01$

***: $p < 0.001$

ANOVA (N = 140)

INDIVIDUO	SEXO	EDAD	ESTACION	AÑO SEGUIMIENTO
(10)	(1)	(2)	(2)	(3)
9.01***	1.57	5.29*	1.80	5.10*
ESTATUS		CALIDAD DEL HABITAT		
(3)		(3)		
63.01***		45.40***		

- Variación del tamaño del área de campeo en relación con el sexo-edad.

El tamaño medio del área de campeo por el MPCV para los MAD ha sido de 33.9 km², con amplios rangos de variación, tal y como se puede observar en el cuadro 4.13. Las hembras adultas mantienen un área anual de 22.1 km², mientras que los subadultos ocupan 17.3 km² y los juveniles 5.9 km². Hay que tener en cuenta el escaso tamaño muestral de ejemplares subadultos y juveniles, sobre todo a la hora de generalizar, aunque los datos obtenidos en el presente estudio si nos pueden aportar una idea de las tendencias poblacionales.

Mediante el cálculo del área de campeo por la media armónica para el contorno del 50% de probabilidad se puede observar como en ningún caso el área es superior a los 5 km² (Cuadro 4.13). Ello implica una selección en el uso del área de campeo, con una o varias zonas donde existe una mayor actividad/presencia del animal respecto al resto del territorio, y cuyo tamaño representa el 14% en el caso de los MAD, el 11% en las HAD, el 17% en los SAD y el 15.3% en los JUV. El uso diferencial del área de campeo se analizará con detalle más adelante.

Respecto a las variaciones estacionales en el tamaño del área de campeo, se observa que los machos adultos presentan en promedio mayores áreas en primavera (MPCV = 17.6 km²) y menores en verano (MPCV = 13.6 km²). De igual manera ocurre con las hembras adultas, correspondiendo a la primavera las áreas máximas (MPCV = 15.9 km²), aunque ahora las mínimas se producen en otoño-invierno (MPCV = 9.2 km²). Poco se puede resaltar de los subadultos por falta de datos en verano, mientras que los juveniles presentan mayores áreas en otoño-invierno (MPCV = 6.1 km²) (Cuadro 4.13).

Cuadro 4.13.- Promedios (\bar{X}), desviación estandar (SD), tamaño muestral (N) y rangos de variación (en la fila inferior entre paréntesis) de los tamaños del área de campeo anual y estacional para la población de lince marcada durante el periodo de estudio. Los ejemplares muestreados se han agrupado en dos tipos de categorías: la primera por sexo y edad; MAD: macho adulto, HAD: hembra adulta, SAD: subadulto y JUV: juvenil, y la segunda por el estatus social; RES: residente, TRANS: transeunte y DISP: dispersante. El tamaño del área de campeo se ha calculado por el mínimo polígono convexo y la media armónica para el contorno del 50% de probabilidad, estimándose el tamaño medio anual, y por estaciones: primavera (P), verano (V) y otoño-invierno (OI).

IND	MINIMO POLIGONO CONVEXO												MEDIA ARMONICA 50%							
	ANUAL			P			V			OI			ANUAL		P		V		OI	
	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD
MAD	2	33.9	10.5	4	17.6	7.4	2	13.6	7.1	2	16.1	3.7	4.6	0.7	2.6	1.2	3.7	2.6	2.8	1.1
		(26.5-41.4)		(10.4-28)		(8.6-18.7)		(13.5-18.7)		(4.1-5.2)		(1.3-4.1)		(1.9-5.6)		(2-3.6)				
HAD	8	22.1	14.5	8	15.9	13.1	7	13.8	8.2	8	9.2	10.6	2.5	1.0	2.2	1.0	2.5	1.2	1.7	1.4
		(10.7-45.6)		(5.5-45.0)		(8.4-31.3)		(2.3-35.0)		(1.2-4.2)		(0.8-4.2)		(1.3-4.6)		(0.6-4.8)				
SAD	1	17.3		2	20.5	22.9				1	16.2		3.0		2.0	1.4			2.2	
				(4.3-36.8)											(1.0-3.0)					
JUV	1	5.9		1	3.3		1	4.2		2	6.1	2.8	0.9		0.6		0.8		1.2	0.5
										(4.1-8.1)									(0.9-1.6)	
RES	7	14.8	6.6	9	10.0	4.3	7	11.4	4.9	8	6.2	3.6	2.2	1.4	1.9	1.1	2.4	1.7	1.3	0.6
		(5.9-26.5)		(3.3-16.5)		(4.2-18.7)		(2.3-13.5)		(0.9-5.2)		(0.6-4.1)		(0.8-5.6)		(0.6-2.1)				
TRANS	5	33.0	15.2	5	23.0	15.4	3	16.1	13.1	5	17.0	11.2	3.6	0.6	2.5	1.1	3.1	1.4	2.7	1.5
		(15.5-45.6)		(4.3-45.0)		(8.4-31.3)		(6.9-35.0)		(2.8-4.2)		(1.0-4.2)		(1.9-4.6)		(1.2-4.8)				
DISP	1	36.8		1	36.8															

- Variación del tamaño del área de campeo con el estatus social.

El promedio anual del área de campeo de los residentes por el mínimo polígono convexo (MPCV) es de 14.8 km², el de los transeuntes es de 33 km² y el de los dispersantes de 36.8 km². Es necesario resaltar la escasez de muestra de dispersantes, con un sólo ejemplar rastreado durante poco tiempo. Los residentes presentan poca variación estacional, manteniendo el mismo tamaño durante todo el año, aunque sea algo menor en el otoño-invierno (MPCV_P = 10 km², MPCV_V = 10 km² y MPCV_{OI} = 6.2 km²). Los transeuntes

presentan áreas superiores en primavera ($MPCV_p = 23 \text{ km}^2$) que en verano y otoño-invierno ($MPCV_v = 16.1 \text{ km}^2$ y $MPCV_{oi} = 17 \text{ km}^2$) (Cuadro 4.13).

Respecto a la media armónica (MA), el contorno del 50% representa el 15% de la superficie total en los residentes, en los transeuntes el 11% y en los dispersantes el 8%. El área de acción del 50% presenta ligeras variaciones estacionales, más notables en los residentes que en los transeuntes (Cuadro 4.13).

4.3.2.1.2.- Evolución del tamaño del área de campeo mensual para los lince más muestreados.

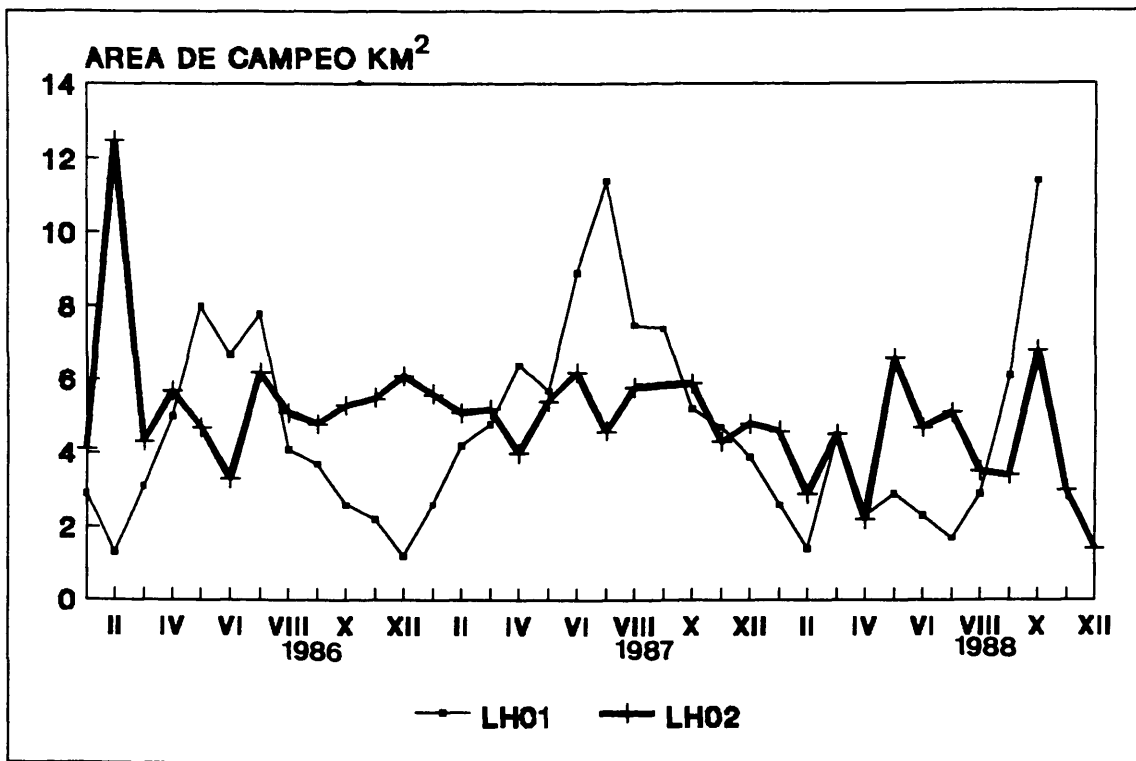
El tamaño medio mensual del área de campeo estimado por el MPCV para el conjunto de los lince marcados ha sido de 6.5 km^2 ($N = 144$ muestras de 10 ejemplares). Los rangos son muy amplios, teniendo valores mínimos de 0.7 km^2 y máximos de 36.6 km^2 . En las figuras 4.11, 4.12, 4.13, y 4.14 se han representado la evolución a lo largo del año del tamaño de las áreas de campeo (MPCV) de los lince más muestreados (LH01, LH02, LM03, LM05, LH08 y LM09).

De estas figuras se puede observar que prácticamente todos los lince muestreados presentan una cierta irregularidad en cuanto al mantenimiento del tamaño del área de campeo mensual a lo largo del año, sin obedecer a un patrón concreto.

En la figura 4.11 se han representado estas variaciones para los lince LH01 y LH02, que fueron muestreados simultáneamente desde 1986 a 1988. LH01 presenta áreas mínimas entre los meses de diciembre y febrero (1.2 km^2 en diciembre de 1986, 2.6 km^2 en enero de 1987 y 1988, y 1.4 en febrero de 1988) y máximas entre mayo y julio (8.0 km^2 en mayo de 1986, 7.8 km^2 en julio de 1986, 11.4 km^2 en julio de 1987). Sin embargo, en 1988, al tener LH01 las crías en junio, proporciona valores que no se corresponden con los de años

anteriores, siendo en julio precisamente cuando se produce el mínimo de ese año, con un área de 1.7 km². Conforme crecen las crías, aumenta el área de campeo y termina siendo de 11.4 km² en octubre.

Figura 4.11.- Evolución del tamaño del área de campeo (por mes y en km²) calculado por el MPCV para los lince LH01 y LH02 durante el tiempo en que fueron muestreados (LH01: desde enero de 1986 hasta octubre de 1988 y LH02: desde enero de 1986 hasta diciembre de 1988).



LH02 apenas presenta variaciones en el tamaño del área de campeo a excepción de febrero de 1986 (pasa de 4.1 km² en enero a 12.5 km²) y en menor cuantía en mayo y octubre de 1988 (6.6 y 6.8 km² respectivamente). Estas variaciones obedecen a dos periodos de

cambio de territorio, con interacciones con otras dos hembras marcadas (LH04 y LH01 respectivamente) que serán explicadas con más detalle en los apartados siguientes.

LM03 se caracteriza por presentar un área de campeo muy pequeña que no supera los 5 km² y que mantuvo a lo largo del año en que fué muestreado. Como se sabe, se trata de un ejemplar juvenil que vivía en el área materna. Por otro lado, LM05 presenta un ciclo anual caracterizado por un aumento brusco del área de campeo en marzo (pasa de 5.2 km² en febrero a 16 km²) causado por un cambio de su área de acción al ser desplazado de su territorio por otro macho. Más tarde, en verano, disminuye su área de campeo (2.5 y 3.3 km² en julio y agosto respectivamente) para aumentar en el otoño-invierno (7.4 km² en octubre) (Figura 4.12).

LH08 y LM09 fueron capturados con un día de diferencia y se les realizó un seguimiento simultáneo desde febrero de 1987 hasta enero de 1988, en que se perdió el contacto. LH08 era una hembra transeunte, con áreas de campeo de gran tamaño (promedio de 13.9 km²/mes), que aumentan conforme pasa el año probablemente por la búsqueda de un territorio mejor (16.5 km² en septiembre, 22.9 km² en octubre, 23 km² en noviembre). LM09 presenta muchas menos variaciones en el tamaño de su área de campeo, con máximos en marzo (14.7 km²) y agosto (14.4 km²) (Figura 4.13). Es de destacar que en los machos se produce un aumento del área de campeo en el mes de marzo, probablemente como consecuencia del celo (febrero-marzo).

Figura 4.12.- Evolución del tamaño del área de campeo (por mes y en km²) calculado por el MPCV para los lince LM03 y LM05 durante el tiempo en que fueron muestreados.

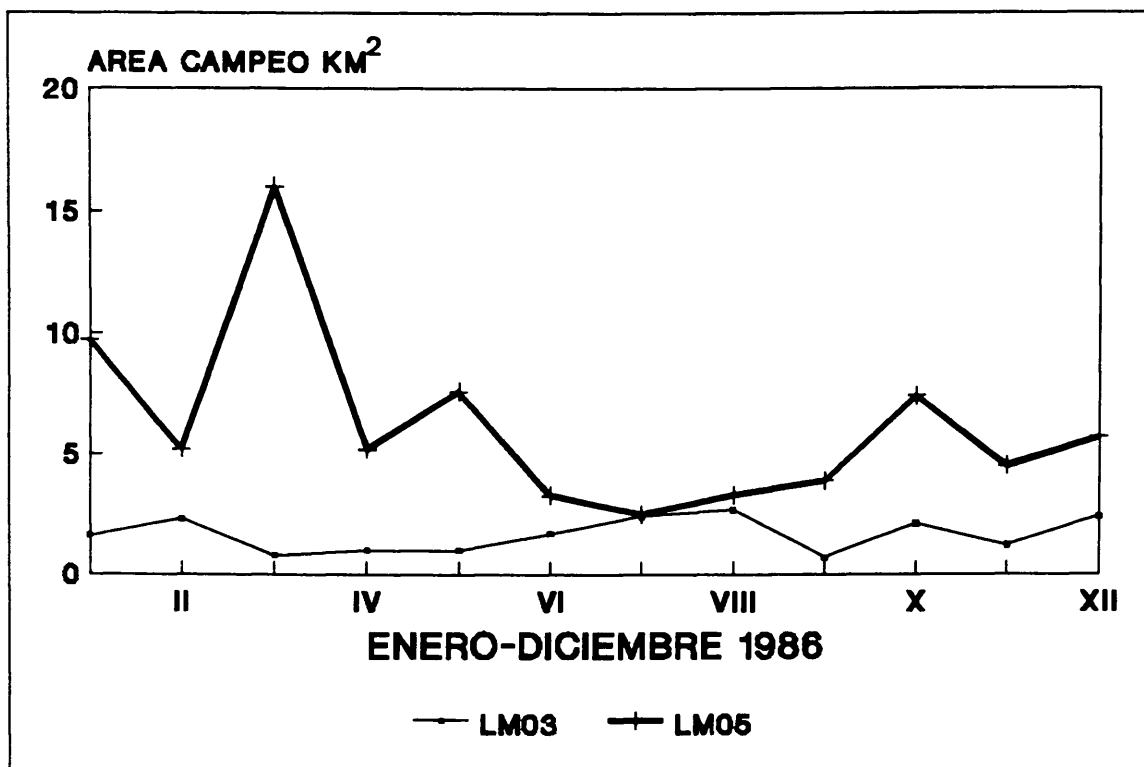
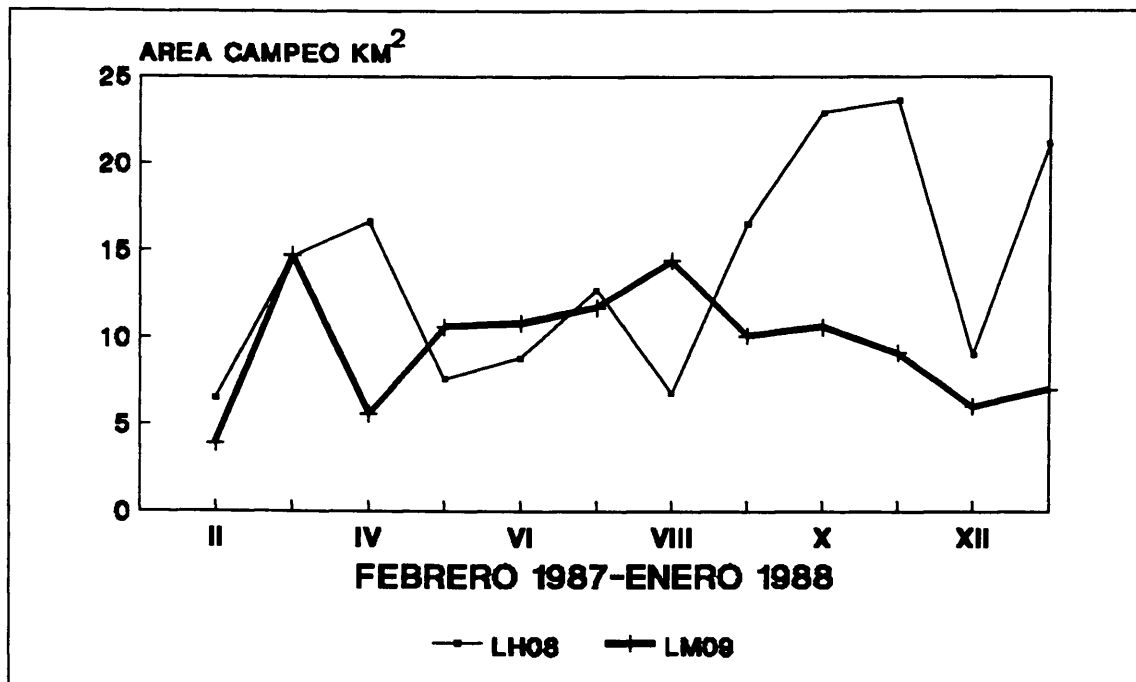
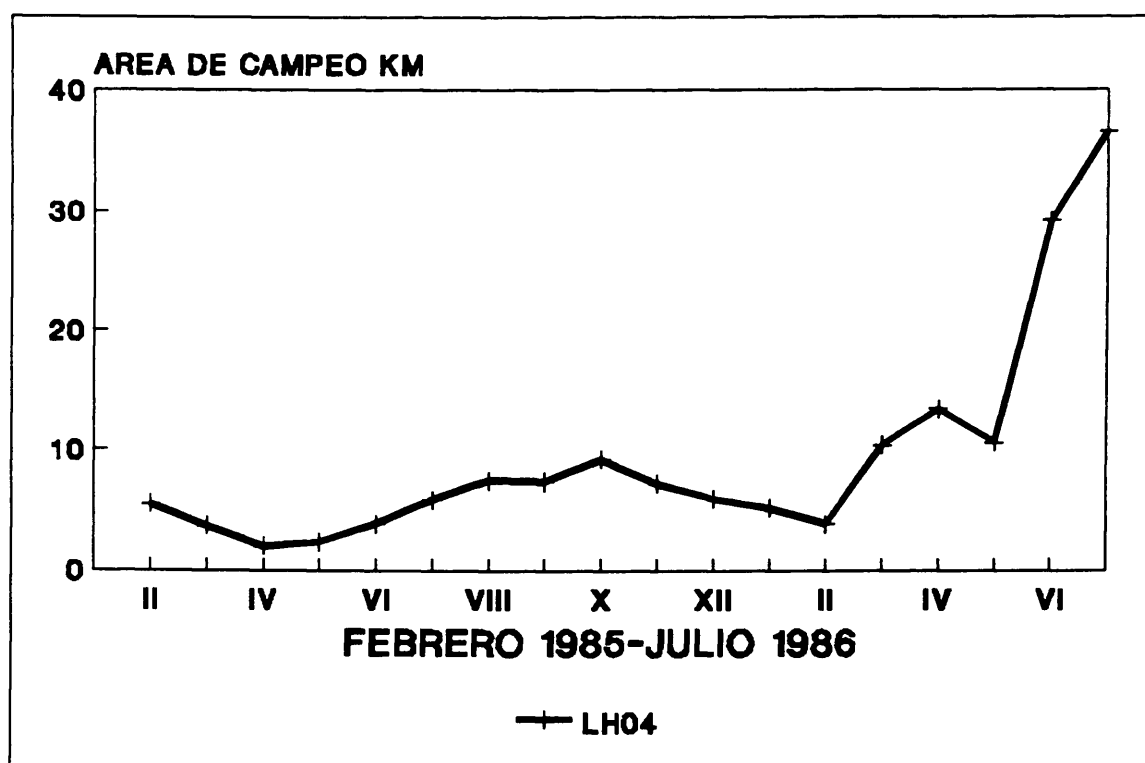


Figura 4.13.- Evolución del tamaño del área de campeo (por mes y en km²) calculado por el MPCV para los lince LH08 y LM09 durante el tiempo en que fueron muestreados.



Por último, la hembra LH04 fué radiorastreada desde febrero de 1985 hasta agosto de 1986. Al principio actuó como una hembra establecida (residente) hasta que fue desplazada de su territorio por LH02 comenzando un periodo de dispersión. Esto ocurrió en abril de 1986, conllevando un aumento brusco del tamaño del área de campeo, que pasa de 3.9 km² en febrero a 36.6 km² en julio, momento en que se perdió la señal (Figura 4.14).

Figura 4.14.- Evolución del tamaño del área de campeo (por mes y en km²) calculado por el MPCV para el lince LH04 durante el tiempo en que fué muestreada (desde febrero de 1985 hasta julio de 1986).



4.3.2.1.3.- Diferencias individuales en el tamaño del área de campeo.

Al ser el año de seguimiento una variable que influye significativamente en el tamaño del área de campeo, se ha procedido a comparar la evolución mensual del tamaño del área de campeo, teniendo en cuenta el año de seguimiento, para los lince rastreados durante ese año. De enero a diciembre de 1986 se muestrearon 5 ejemplares (LH01, LH02, LM03, LH04, LM05) de los que se han encontrado diferencias significativas en el tamaño del área de campeo (MPCV) tanto entre individuos del mismo sexo como entre sexos: LH01-LM03 ($t = 3.54$; $p < 0.01$), LH02-LM03 ($t = 5.69$; $p < 0.001$), LH01-LH04 ($t = 3.19$; $p < 0.001$), LH02-LH04 ($t = 2.75$; $p < 0.01$), LM03-LM05 ($t = 4.14$; $p < 0.001$) y LH04-LM05 ($t = 2.48$; $p < 0.05$).

En 1987, se mostraron LH01, LH02, LH08 y LM09. LH08 presenta un territorio significativamente mayor que el de las otras hembras (LH01-LH08, $t = 4.01$; $p < 0.001$, LH02-LH08, $t = 4.54$; $p < 0.001$). El tamaño del área de campeo de LM09 no difiere significativamente con el de LH08 ($t = 1.98$), pero si que lo hace con el de las hembras LH01 y LH02 (LH01-LM09, $t = 2.87$; $p < 0.01$ y LH02-LM09, $t = 4.00$; $p < 0.001$).

4.3.2.2.- USO DIFERENCIAL DEL AREA DE CAMPEO

4.3.2.2.1.- Relación entre el tamaño del área de campeo y la calidad del hábitat.

Tal y como se ha descrito en el apartado 4.3.2.1.1, la calidad del territorio es uno de los factores que más influye en la variabilidad del tamaño del área de campeo.

Los resultados del ANOVA aparecen en el cuadro 4.14. Del análisis de la varianza se desprende que el tamaño del área de campeo está muy correlacionado (coeficiente de correlación $r = 0.6$) con la calidad del hábitat (densidad de presas). De la tabla de medias se obtiene que el promedio mensual del tamaño del área de campeo

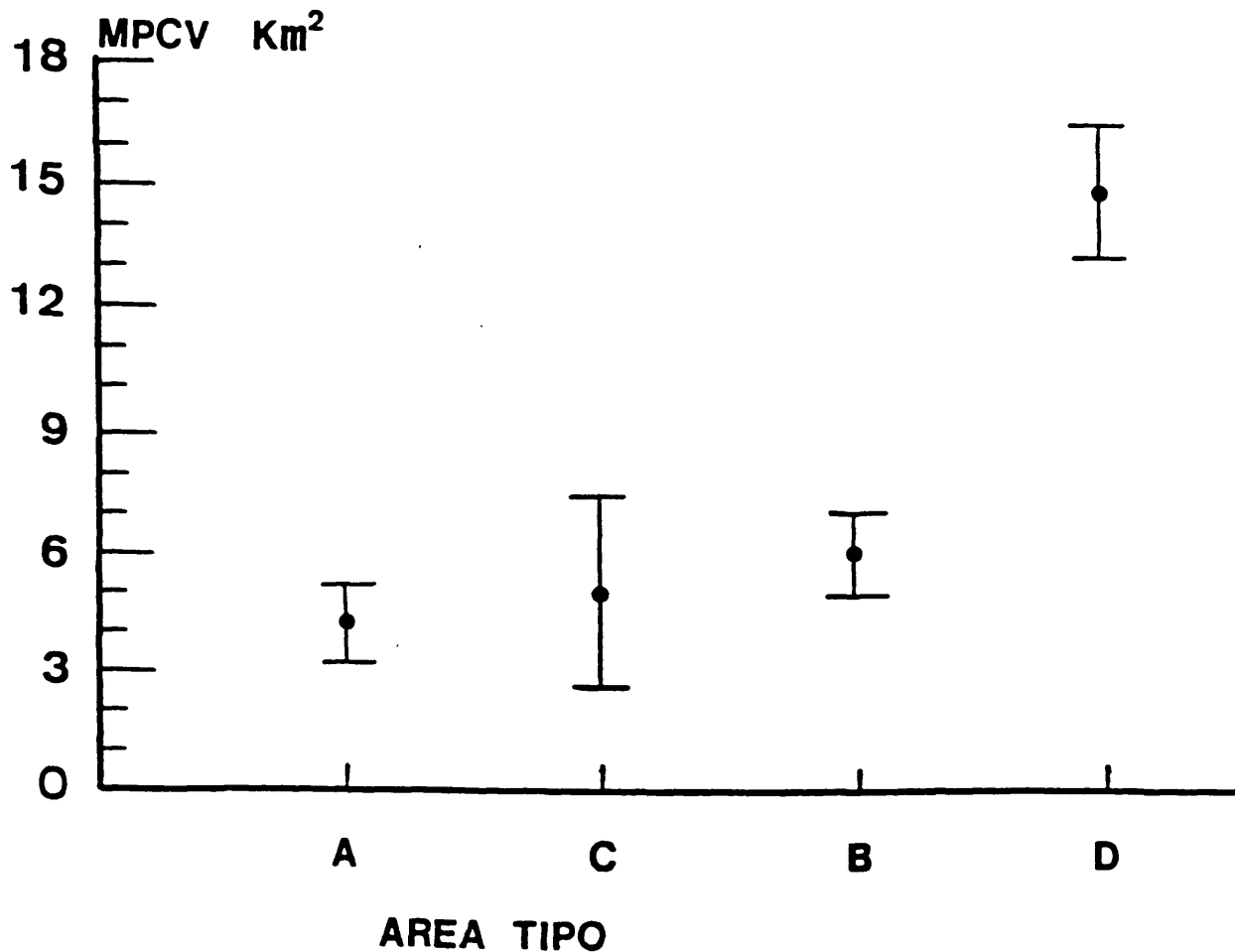
Cuadro 4.14.- Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) para la relación existente entre el tamaño del área de campeo (promedio mensual estimado por el MPCV) y el grado de calidad (densidad de presas) del hábitat donde se asienta el área de campeo (AREA TIPO) y relación de promedios (\bar{X}), desviaciones (SD) e intervalos del 95% de confianza (INTERVALOS). N: tamaño muestral.

AREA TIPO	N	\bar{X}	SD	INTERVALOS	
A	58	4.1	0.3	3.1	5.1
B	51	5.9	0.4	4.9	7.0
C	10	5.0	0.6	2.6	7.4
D	22	14.7	1.6	13.1	16.4

Valor de la F = 42.45, p < 0.001.

de los lince que habitan en territorios de tipo A es de 4.1 km², los de tipo B: 5.9 km², los de tipo C: 5.0 km², y los de tipo D: 14.7 km². En la figura 4.14 se han representado los resultados del cuadro 4.14, de manera que se pueda observar más claramente la variación del tamaño del área de campeo en relación con el grado de calidad del hábitat. En las zonas A, B y C habitan generalmente los ejemplares residentes y sus crías. Además, como se describirá en breve, existe una elevada competencia por el mantenimiento de estas áreas, lo que lleva a cambios de ejemplares residentes. Las áreas de tipo D suelen estar ocupadas por ejemplares transeuntes, a la espera de poder optar a un territorio en la Vera, o bien son visitadas eventualmente por dispersantes.

Figura 4.15.- Representación gráfica de las medias e intervalos del 95% de confianza del tamaño del área de campeo por mes (calculado por el método del MPCV y expresado en km²) según el tipo de territorio para el conjunto de los linceos muestreados.

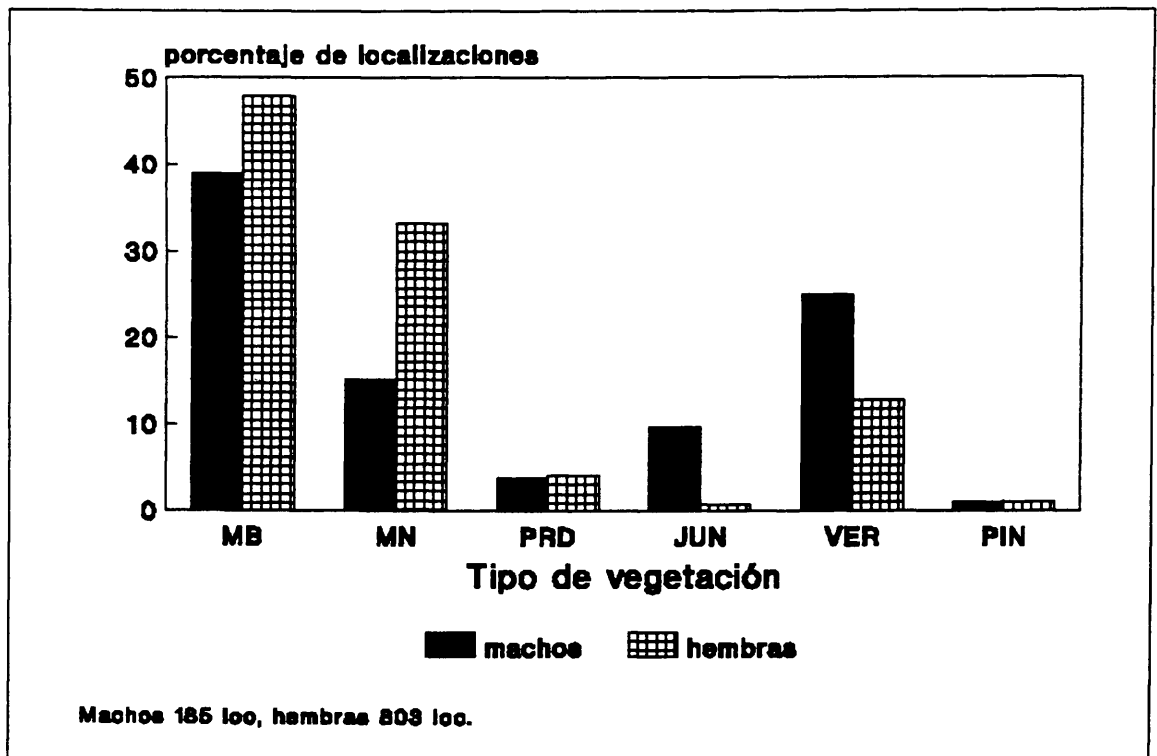


4.3.2.2.3.- Utilización del hábitat.

Hemos detectado diferencias entre sexos en el uso del hábitat. En la figura 4.16 se ha representado el porcentaje de uso de los biotopos considerados para machos y hembras. Los machos utilizaron más abundantemente los lugares de poca cobertura vegetal respecto a lo disponible, como la Vera, el juncal-marisma y las praderas, mientras que las hembras utilizaron preferentemente el monte negro. El monte blanco es bastante utilizado por todos

los ejemplares, debido en gran parte a ser el biotopo más disponible (44.2% en las áreas de tipo B).

Figura 4.16.- Representación gráfica del porcentaje de uso de los diferentes tipos de vegetación disponibles (número de localizaciones en cada tipo de vegetación respecto a la cobertura total de cada tipo de vegetación) en el área de campeo para machos y hembras. MB: monte blanco, MN: monte negro, PRD: praderas, JUN: juncales, VER: vera, y PIN: pinar de repoblación.



Por otro lado, se ha calculado el porcentaje de localizaciones con actividad en cada biotopo del área de campeo. Tanto machos como hembras activos usan más frecuentemente el monte blanco (70% de las localizaciones en este biotopo) que el negro (34%), además de la Vera (65%) y los pastizales (57%), destacándose el papel importante que juegan los brezales en los periodos de descanso para las hembras (72%).

- Diferencias individuales en el uso del hábitat.

Las hembras LH02 y LH04 (Cuadro 4.15) mostraron preferencias significativas por el uso del monte negro ($X^2 = 28.3$ y 39.5 ; $p < 0.001$ para LH02 y LH04 respectivamente) y rechazaron el juncal ($X^2 = 58.7$ y 35.7 ; $p < 0.001$) y el pinar ($X^2 = 30.2$; $p < 0.001$ en LH02 y $X^2 = 11.4$; $p < 0.05$ en LH04). La otra hembra, LH08, que ocupaba un área de tipo D, exhibió un comportamiento similar, siendo el monte negro significativamente más utilizado ($X^2 = 19.2$; $p < 0.01$), y el pinar rechazado pero de menor intensidad ($X^2 = 12.8$; $p < 0.05$). Hay que destacar el gran uso del matorral quemado por parte de este lince (Cuadro 4.16), aunque no sea significativo en relación con lo esperado. El elevado número de veces en que fué localizada en este biotopo sugiere la utilidad del fuego en la renovación del monte senescente, proporcionando mejor alimento para el conejo.

Los machos LM06 y LM07, a diferencia de las hembras, no presentaron diferencias significativas en la utilización del monte negro, y en el caso del lince LM06 aparece preferencia significativa por el uso de la Vera ($X^2 = 31.5$; $p < 0.001$) (Cuadro 4.15).

Cuadro 4.15.- Uso diferencial del hábitat (en porcentajes) respecto al disponible por parte de los lince LH02, LH04, LM06 y LM07. VT: vegetación tipo; MB: monte blanco; MN: monte negro; PRD: praderas; JUN: juncal y marisma; VER: vera; PIN: pinar. "+" indica preferencia de hábitat y "-" rechazo. Niveles de significación: *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$.

VT	EXTENSION (%)	USO (%)			
		HEMBRAS		MACHOS	
		LH02	LH04	LM06	LM07
MB	44.2	48	48	47	40
MN	20.3	+ 32***	+ 35***	- 11**	- 12**
PRD	3.6	5	3	+ 6*	2
JUN	13.4	-0.2***	-0.2***	+ 18*	- 6**
VER	11.4	15	- 6*	+ 18*	+ 28***
PIN	7.1	-0.2***	- 2*	- 0***	- 2***

Cuadro 4.16.- Uso diferencial del hábitat (en porcentajes) respecto al disponible por parte del lince LH08. VT: vegetación tipo; MB: monte blanco; MN: monte negro; PRD: praderas; JUN: juncal; VER: vera; PIN: pinar; PQ: pinar quemado; MQ: matorral quemado. "+" indica preferencia de hábitat y "-" rechazo. Niveles de significación: *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$.

VT	EXTENSION (%)	USO (%)
MB	16.7	18
MN	20.1	+ 32**
PRD	1.6	2
PIN	29.1	- 14*
PQ	5.8	3
MQ	26.8	28

- Estacionalidad en la selección del hábitat.

Para el análisis de la estacionalidad en el uso del hábitat se han utilizado los datos de las hembras; LH02 (enero-diciembre de 1987) y LH04 (febrero de 1985-enero de 1986).

LH02 presentó diferencias significativas en el uso del monte negro durante la primavera (preferencia, $X^2 = 11.1$; $p < 0.05$) mientras que el pinar y el juncal fueron rechazados en las tres estaciones. LH04, presentó diferencias significativas en el uso del monte negro en el verano (preferencia, $X^2 = 34.0$; $p < 0.001$), mientras que el juncal es rechazado en verano y otoño-invierno. A pesar de ser muy escasas las localizaciones dentro del pinar de repoblación, no resulta significativamente rechazado este biotopo (Cuadro 4.17).

Cuadro 4.17.- Variación estacional del uso del hábitat disponible, de las hembras LH02 y LH04 durante un año completo de radiorastreo. Entre paréntesis figuran el número de localizaciones.

HAB; hábitat tipo. COB; cobertura respecto a la superficie total del área de campeo en porcentajes. E; esperados, O; observados. Niveles de significación: *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$.

HAB	COV	LH02						LH04											
		P (195)		V (112)		OI (146)		P (70)		V (144)		OI (136)							
		E	O	X ²	E	O	X ²	E	O	X ²	E	O	X ²						
MB	0.44	86.2	94	0.7	49.3	58	1.5	64.2	64	0.0	30.8	41	3.3	63.3	57	0.7	60.3	70	1.6
MN	0.20	39.2	59	11.1*	22.4	38	10.2	29.2	46	9.0	14.0	19	1.6	28.8	61	34***	27.4	44	9.7
PRD	0.04	7.8	8	0.1	4.5	8	4	5.8	8	1.4	2.8	--	--	5.8	3	0.9	5.5	6	0.2
JUN	0.13	25.5	0	***	14.6	0	***	19.0	1	17.6**	9.1	1	7.5	18.7	4	12.3*	17.8	2	14.4*
VER	0.11	21.6	33	5.2	12.3	8	1.8	16.1	27	6.4	7.7	6	0.5	15.8	15	0.1	15.1	14	0.1
PIN	0.08	15.7	1	11.9*	8.9	0	***	11.7	0	***	5.6	3	0.4	11.5	4	3.8	10.9	1	7.8

4.3.2.3.- SISTEMA DE OCUPACION Y MANTENIMIENTO DEL AREA DE CAMPEO

4.3.2.3.1.- Mantenimiento del área de campeo; estabilidad relativa del territorio.

En este apartado analizaremos de manera individual la estabilidad relativa del área de campeo de los lince marcados y la fuerte competencia existente por la ocupación de los territorios con más disponibilidad de presas.

Durante el periodo de estudio, las hembras residentes han conseguido mantener su territorio durante más tiempo (en promedio 24.3 meses) que los machos residentes (en promedio 6.2 meses). LH01 mantuvo su territorio al menos durante 34 meses (desde diciembre de 1985 hasta septiembre de 1988), LH02 después de vivir 20 meses en el área materna, ocupó otro área que mantuvo durante 27 meses. En el caso de los machos, tan sólo LM09 mantuvo su área de manera continuada al menos durante 12 meses. LM07 y LM05 apenas sobrepasaron los 3 meses en el mismo área desde el día en que se marcaron, aunque este último ocupó un nuevo área donde se mantuvo al menos 10 meses.

Del total de los juveniles rastreados, en promedio del tiempo que permanecieron en el área natal fue de 16 meses. LH02 y LM03 fueron los que vivieron más tiempo en el área natal con 20 y 22 meses respectivamente (llegando a coincidir en el tiempo y en el espacio al menos 10 meses seguidos). Ello podría deberse a que la hembra LH01 permitiese a su descendencia permanecer más tiempo en su territorio que las otras posibles hembras reproductoras. Sin embargo, LH10, probablemente hermana (dos años más joven) de los otros dos, fué desplazada del área natal con 10 meses de edad. De los transeuntes, LH08 mantuvo su área al menos durante 11 meses.

- Adquisición y pérdida del área de campeo entre machos.

Tal y como se ha mencionado anteriormente, existe una fuerte competencia por la "adquisición" de las áreas de campeo mejores, es decir, aquéllas donde se asientan las hembras residentes. Ello implica que sea sumamente difícil alargar durante más de un año el mantenimiento de una de estas áreas. Durante el periodo de estudio, se ha realizado un seguimiento de dos interacciones entre machos adultos distintos: LM05-LM06 (de febrero a abril de 1986) y LM07-LM09 (de febrero a mayo de 1987) (Figuras 4.17 y 4.18).

La competencia por la adquisición del territorio entre los machos LM05 y LM06 se produjo en febrero de 1986 en la Vera de la Reserva Biológica, concretamente en la zona de tipo B. Curiosamente se capturaron el mismo día y a unos 600 metros de distancia el uno del otro. LM05 ya fué capturado por Beltrán (1988) durante 1983, y este mismo autor pudo seguir de cerca la lucha por el mantenimiento de este mismo área entre LM05 y otro ejemplar adulto. El resultado final fué la adquisición de este territorio por el otro ejemplar. Sin embargo, el que LM05 volviese a estar en este territorio 3 años después sugiere, que éste fuera el residente y LM06 el macho que intentara desplazarlo del territorio. Cuando se procedió a equipar con el radioemisor a LM05, pudimos observar heridas en los codos y patas traseras, además de presentar un estado físico deficiente (pesó 12.5 kg, mientras que su peso en 1983 era de 15.4 kg). Las heridas de las extremidades delanteras parecían causadas por arañazos o zarpazos dados por otro lince. Es más que probable que LM05 y LM06 se hubieran enfrentado por la defensa del territorio. LM06 presentaba algún rasguño pero de muy poca importancia. En febrero, LM06 ocupa la zona Sur del área de LM05 y obliga a éste a desplazarse

Figura 4.17.- Representación de la ubicación de las áreas de campeo (MPCV) de los lince LM05 (5) y LM06 (6) respecto a la RBD de febrero a abril de 1986 (II a IV). Las interacciones entre ambos individuos finalizan con el desplazamiento de LM05 a otro territorio colindante.

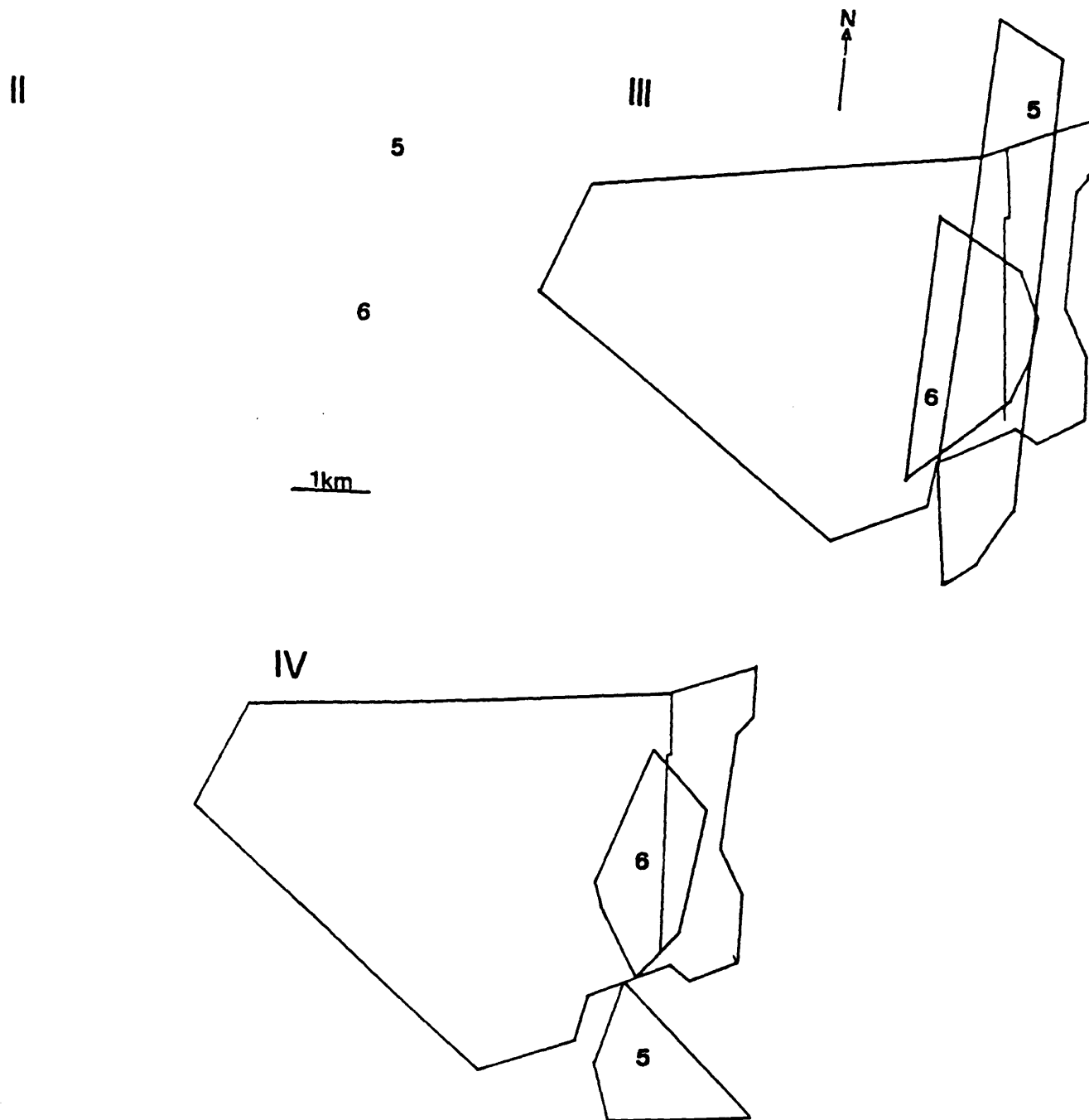
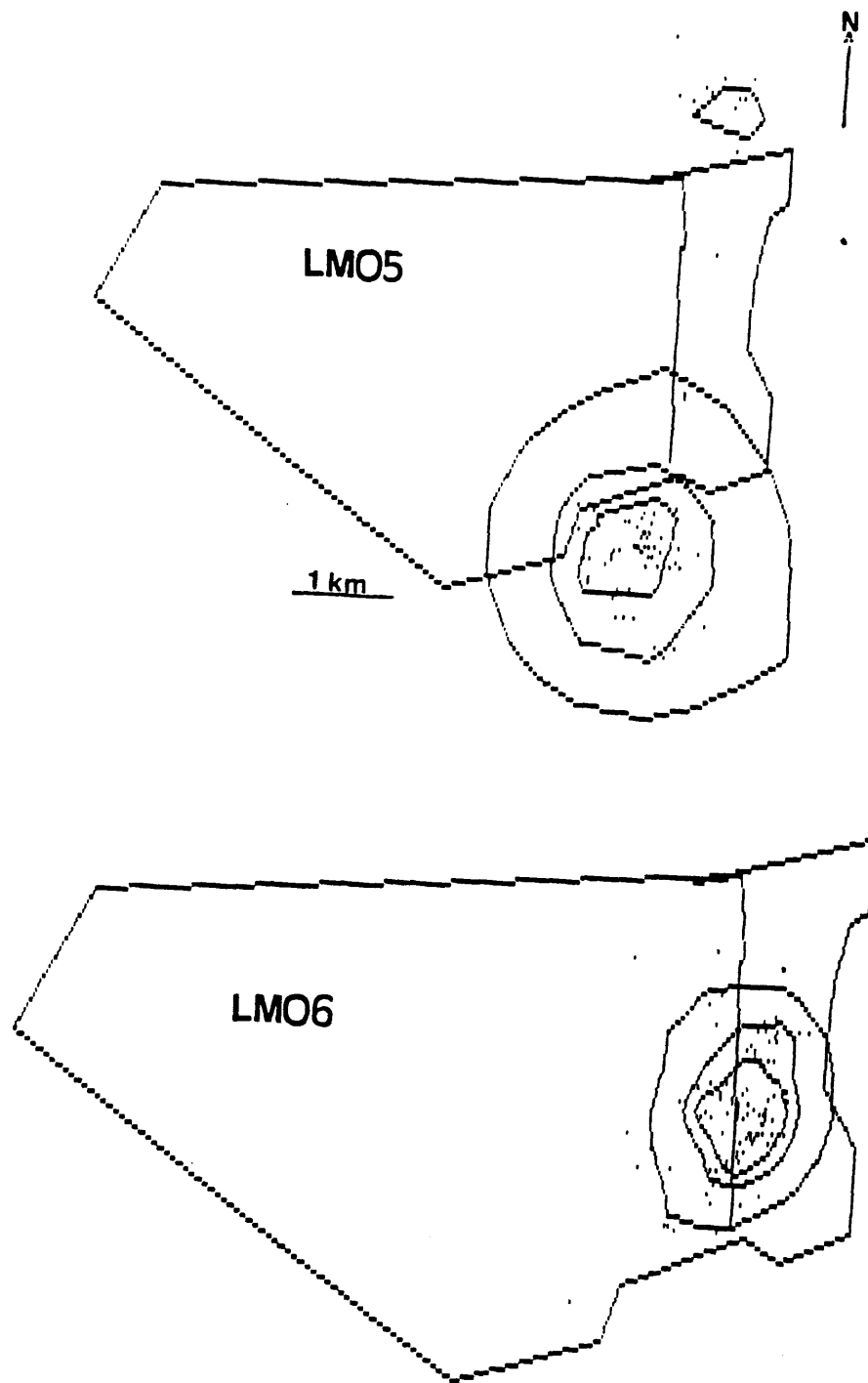


Figura 4.18.- Representación de las localizaciones (puntos) y de las áreas de campeo por la media armónica (MA; con contornos del 90, 75 y 50% de probabilidad), de los lince LM05 y LM06 durante el mes de marzo de 1986. De esta manera se puede observar como el territorio de LM05 queda dividido en dos por la incursión y asentamiento de LM06.



hacia el Norte (Figura 4.17; II). Probablemente, en esta zona existía otro macho que le impedía ocupar este área y por tanto se ve obligado a desplazarse hacia el Sur, ocupando durante el mes de marzo toda la Vera de la Reserva Biológica (Figura 4.17; III), para ya en el mes de abril asentarse en la finca que limita al Sur con la Reserva (que es el área definida como tipo C) (Figura 4.17; IV). En la figura 4.18, se puede observar mediante la representación del área de campeo (primavera de 1986) de los dos ejemplares por la media armónica, como las localizaciones de LM05 quedan a ambos extremos del área de LM06. A partir de abril, LM05 asienta su área de campeo en la zona C y se mantiene en ella hasta febrero de 1987, en que se pierde la señal. No obstante, este ejemplar volvió a ser capturado en noviembre de 1989 en esta zona (Ferrerías, com. pers.), lo que indica que pudo mantener el área durante varios años. Por otro lado, se pudo seguir a LM06 hasta mayo de 1986, en que se perdió la señal. Este ejemplar fué recapturado en febrero de 1990 ocupando el área vecina al Norte (la definida como tipo A), y se pudo comprobar que aún mantenía el radiocollar pero estaba rota la antena (Ferrerías com. pers.).

El otro enfrentamiento entre machos se produjo al año siguiente (1987) entre los meses de febrero y mayo. Los lincees en cuestión fueron LM07 y LM09.

LM07 fué capturado el 20 de enero de 1987 y pesó 15.9 kg, siendo por tanto el macho de mayor tamaño capturado durante el periodo de estudio. El área ocupada por este ejemplar durante el mes de febrero fué la definida como tipo A, coincidiendo con la de la hembra residente LH01 (Figura 4.19; II). LM09 fué capturado el 8 de febrero y pesó 11.8 kg. El área que ocupó durante este mes fué la definida como tipo B, abarcando el área de LH02 y parte de la hembra transeunte LH08 (Figura 4.19; II). En febrero, por tanto los dos machos mantuvieron áreas colindantes pero con poco solapamiento. Sin embargo, en marzo LM07 se desplazó hacia el Sur entrándo en el área de LM09 (Figura 4.19; III), momento en el que se

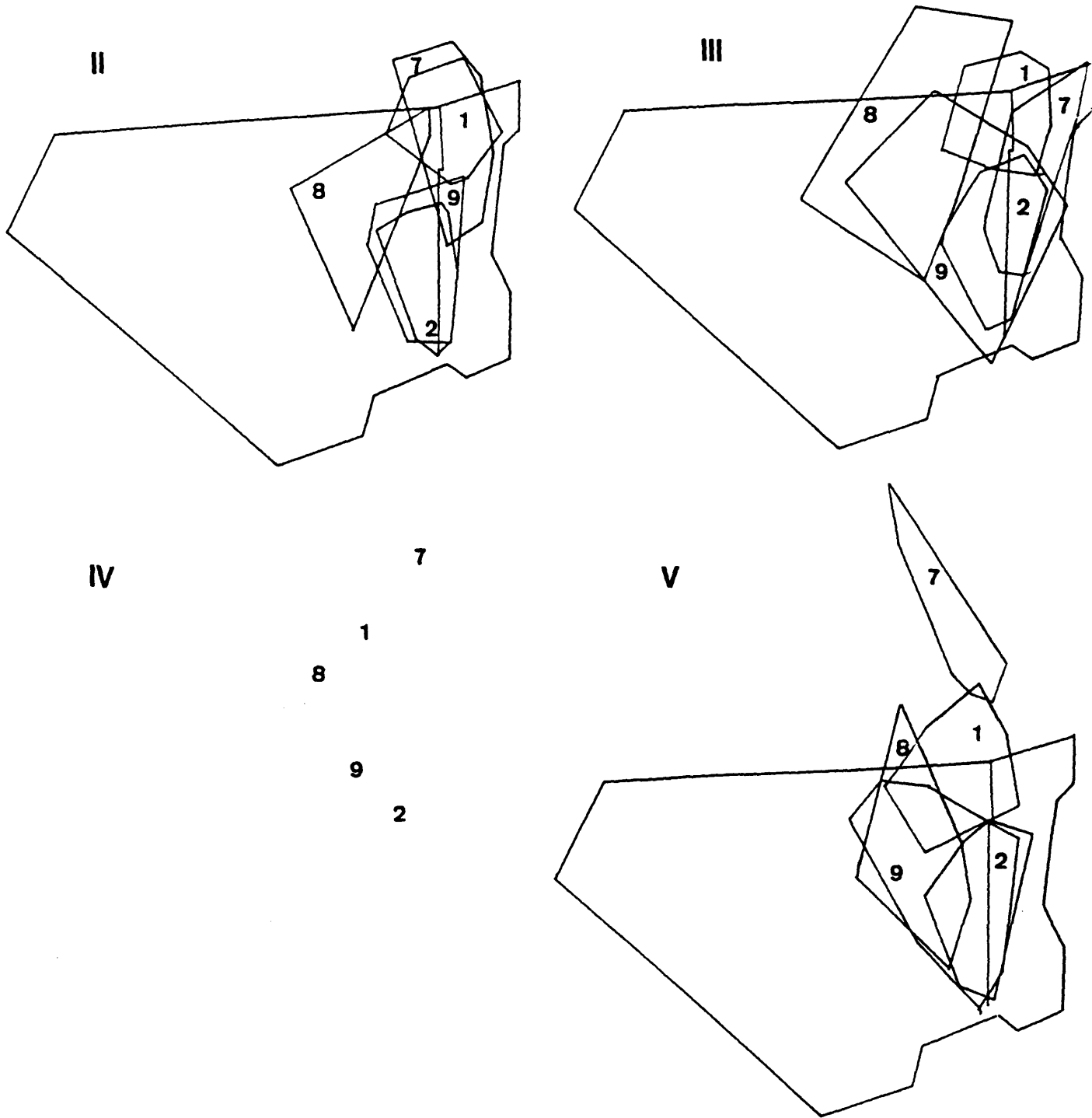
produce el enfrentamiento entre estos dos machos. LM09 rechaza la incursión de LM07 y este se ve obligado a dispersarse hacia el Norte (Figura 4.19; IV). El proceso de dispersión de LM07 continua en mayo cruzando la carretera C-445 en el límite Norte del Parque, donde muere atropellado (Figura 4.19; V). El hecho de que LM07 intentara ocupar el territorio de LM09 (de menor calidad), sólo se puede interpretar si aceptamos que LM07 fuera desplazado de su territorio por otro macho dominante, que pudo ser perfectamente LM06. Este ejemplar debió de abandonar el área B, probablemente en el invierno de 1986-87 (permitiendo de esta manera que entrara en ella LM09) para desplazar a LM07 y ocupar así este área, manteniéndola hasta 1990.

- Adquisición y pérdida del área de campeo entre hembras.

Al igual que en el caso de los machos, durante el periodo de estudio se han detectado interacciones entre hembras para la adquisición y pérdida del territorio, que han ocurrido durante los tres años de seguimiento. El primer caso se produce entre las hembras LH01, LH02 y LH04 entre los meses de enero a junio de 1986. El segundo caso se produce entre los meses de febrero a junio de 1987, participando los lince LH01, LH02 y LH08. Por último, el tercer caso se produce en 1988, entre LH01 y LH02.

En enero de 1986 LH01 y LH04 eran dos hembras residentes que ocupaban los territorios A y B respectivamente. LH02 vivía en el área natal (hija de LH01; por tanto en el A) y para entonces tenía cerca de 20 meses de vida (Figura 4.20; I). El día 30 de enero este lince realizó su primera excursión fuera del territorio materno, adentrándose en el territorio ocupado por LH04. En este territorio se mantuvo al menos 5 días, para volver al Sur del área natal, probablemente desplazada por LH04.

Figura 4.19.- Ubicación de las áreas de campeo del conjunto de lince adultos marcados respecto a la RBD, de febrero a mayo (II a V) de 1987. LH01 (1) mantiene su territorio del acoso de la hembra transeunte LH08 (8), al igual que la otra hembra residente LH02 (2). LM09 (9) es un macho instalado en la mitad Sur de la Vera de la Reserva Biológica (cuyos límites se han dibujado) y LM07 (7) es desplazado por otro macho no marcado del territorio vecino donde vive LH01.



Sin embargo, tras 4 días de permanencia en el límite Sur, LH02 volvió a adentrarse en el territorio de LH04, rodeándolo por el borde Suroeste (Figura 4.21), de manera que durante el mes de febrero el área de LH02 engloba al de LH04 (Figura 4.20; II). En marzo, LH02 comienza a entrar por el borde Sureste (que es la zona de la Vera propiamente dicha) y desplaza a LH04 hacia el Oeste. De esta manera, en marzo se invierten las áreas, quedando la de LH02 englobada por LH04 (Figura 4.20 III). En el mes de abril LH04 ya casi ha sido totalmente desplazada del territorio B e intenta ocupar el territorio A, donde está asentada LH01, utilizando la misma táctica con la que fué desplazada, pero sin éxito. Comenzó entonces una etapa dispersiva hacia el Norte (Figura 4.22; IV, V y VI), mientras que LH02 se asentó totalmente en el territorio conquistado.

En febrero de 1987, LH01 y LH02 se mantenían como hembras residentes en los territorios A y B respectivamente. El 8 de febrero se capturó una hembra adulta (LH08) al Oeste del área de campeo de LH02. Las localizaciones posteriores indicaron que se trataba de un ejemplar transeunte que ocupaba el área definida como D (Figura 4.19; II). Esta hembra, durante el tiempo que fué radiocontrolada, intentó ocupar los áreas de LH01 y LH02 sin conseguirlo, de ahí que en la figura 4.19 se pueda observar la porción de área que se solapa con el territorio de las hembras residentes.

Por último, el tercer caso se produjo en 1988, cuando LH02 comenzó a invadir progresivamente el territorio de su madre LH01. De marzo a junio, LH02 comenzó a adentrarse por el límite Sur del territorio materno desplazando a su madre progresivamente, que por entonces estaba preñada, y parió en junio, momento en que disminuyeron los movimientos y por tanto su área de campeo (Figura 4.23; III, IV, V y VI).

Figura 4.20.- Ubicación de las áreas de campeo (MPCV) de las hembras LH01 (1), LH02 (2) y LH04 (4) respecto a la RBD durante los meses de enero a marzo (I a III) de 1986, y que determinará la salida de LH02 del área natal y ocupación del territorio de LH04.

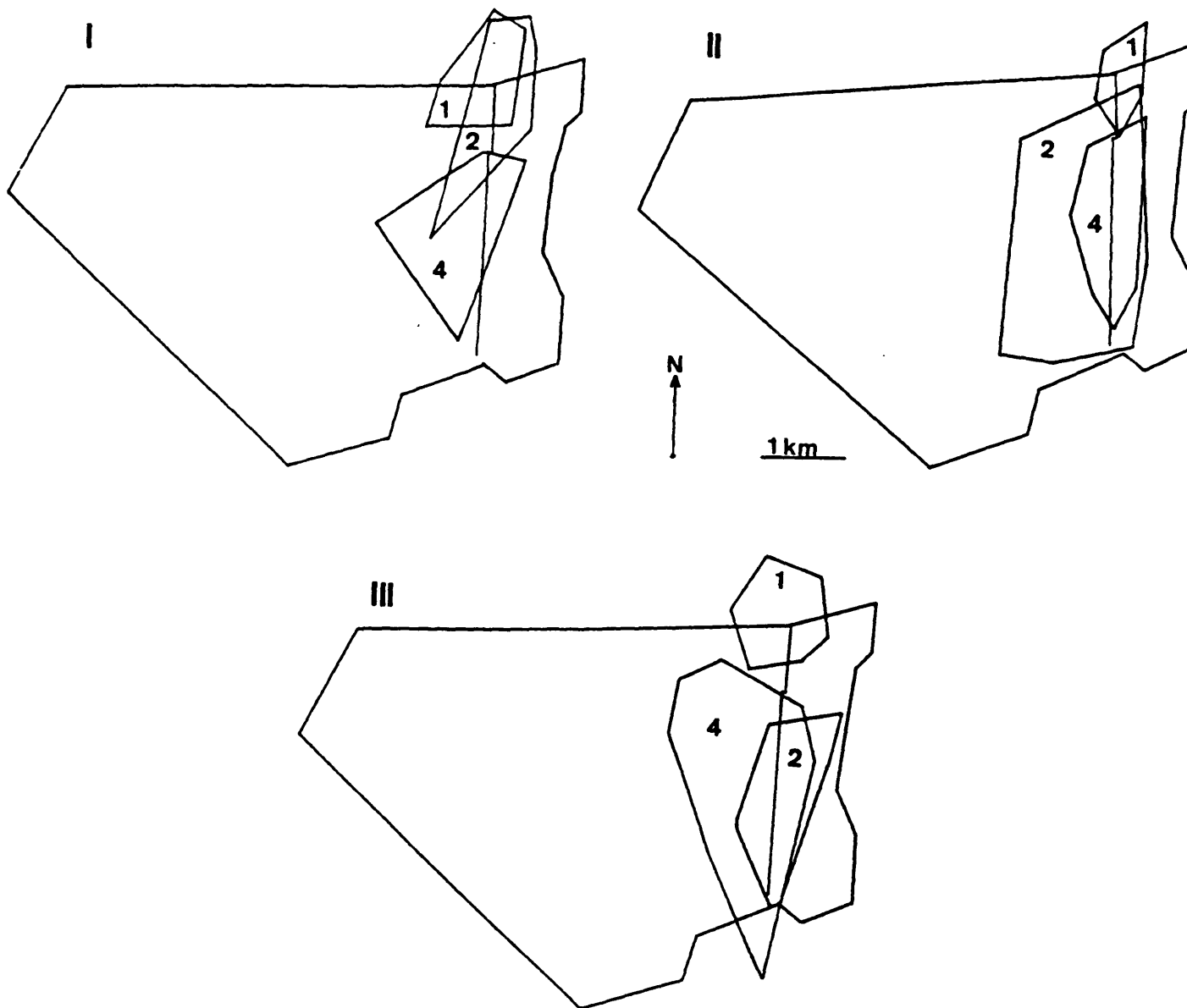


Figura 4.21.- Representación de las localizaciones y las áreas de campeo de las hembras LH02 y LH04 estimados por la MA (contornos del 90, 75 y 50% de probabilidad) en los meses de febrero y marzo.

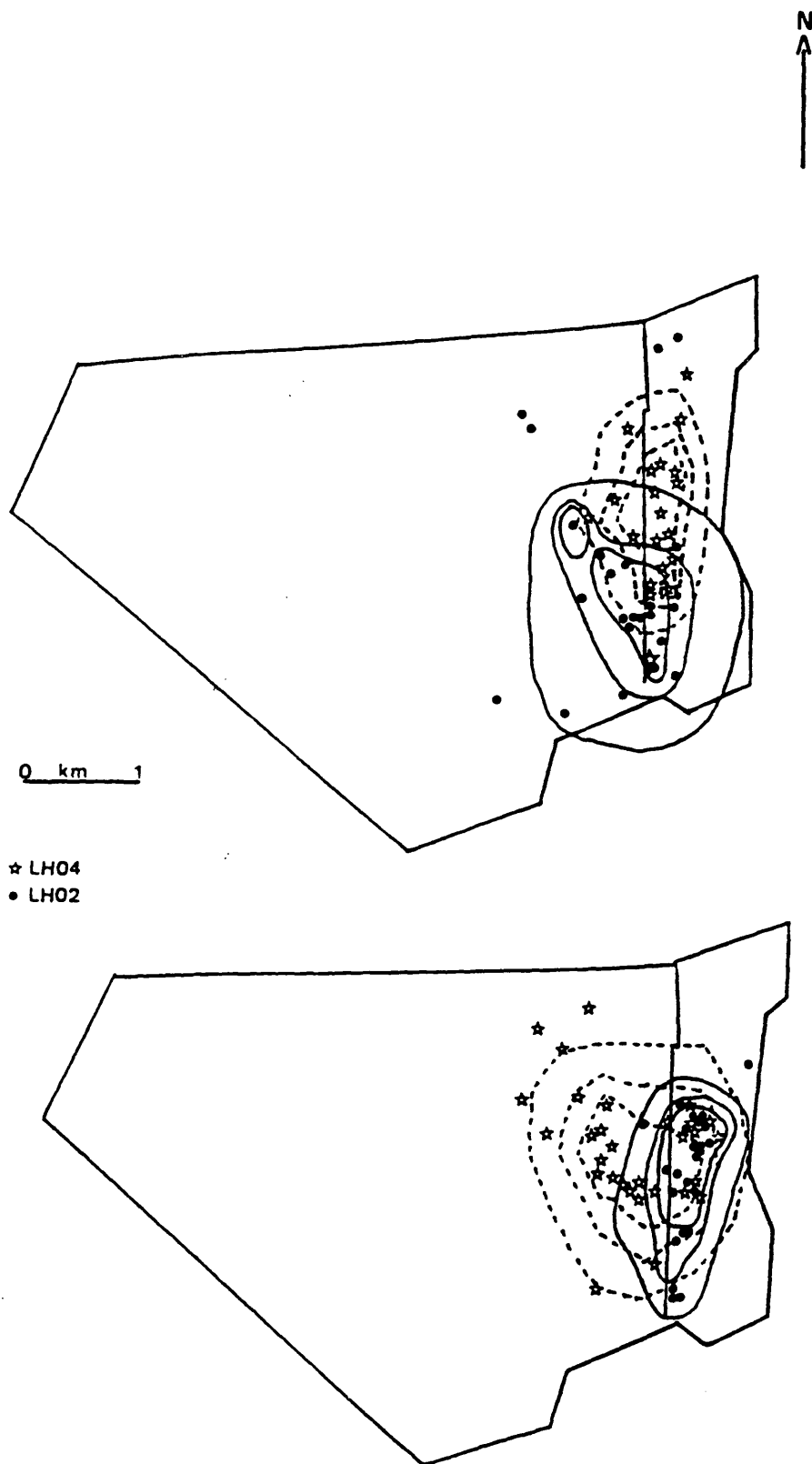
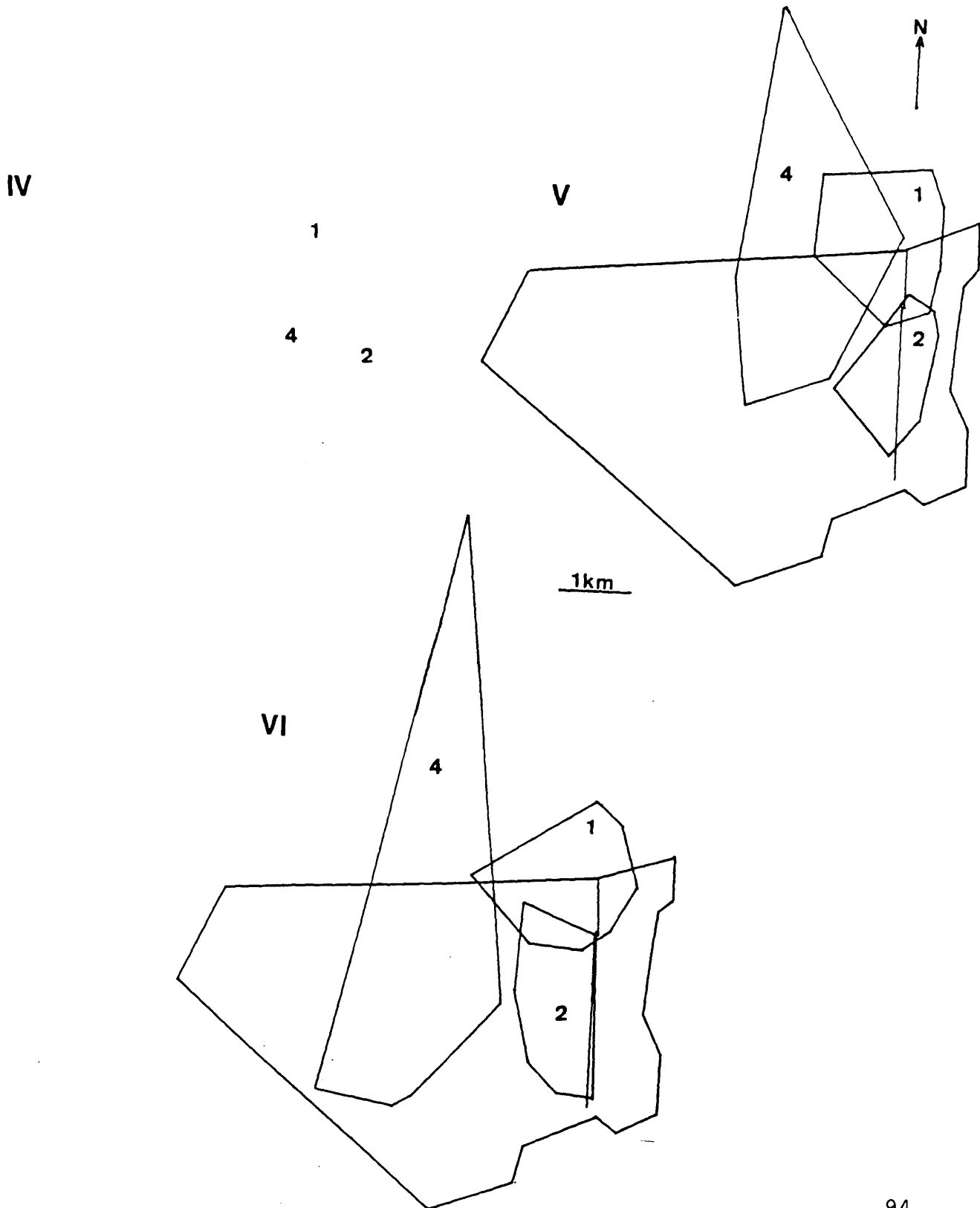


Figura 4.22.- Ubicación de las áreas de campeo LH01 (1), LH02 (2) y LH04 (4) respecto a la RBD durante los meses de abril a junio (IV a VI) de 1986. LH02 desplaza a LH04 y ésta se ve obligada a dispersarse.



Debido a estas circunstancias, LH02 ocupó la parte Sur del área natal. Como LH01 tenía que sacar las crías adelante, en los meses siguientes (julio, agosto y septiembre) LH01 no pudo patrullar y defender el territorio, siendo por tanto desplazada continuamente por LH02 (o quizás consentida por LH01), que cada vez ocupaba más territorio, llegando a dividir el área de LH01 en dos (Figura 4.24; VII, VIII y IX). Al final, LH01 se fué desplazando cada vez más al Norte, donde la mataron a mediados de octubre.

LH02, desde entonces, se mantuvo en su área natal, llegando a criar al siguiente año (1989) en el mismo lugar en que lo hizo LH01 (Ferrerías, com. pers.).



Figura 4.23.- Ubicación de las áreas de campeo de los lince LH01 (1) y LH02 (2) respecto a la RBD en los meses de marzo a junio (III a VI) de 1988. LH02 se adentra en el territorio de LH01, ocupando parte de éste.

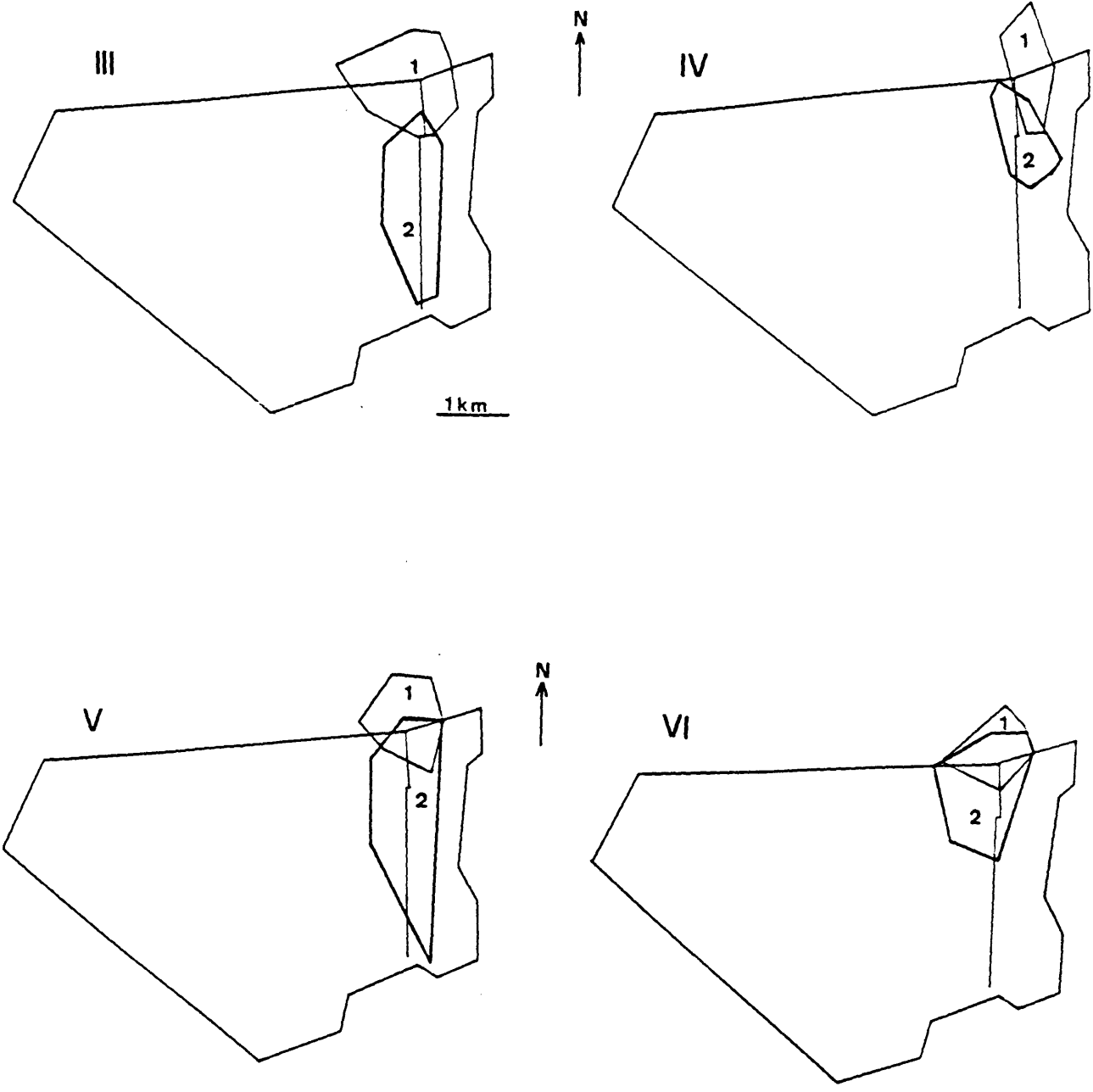
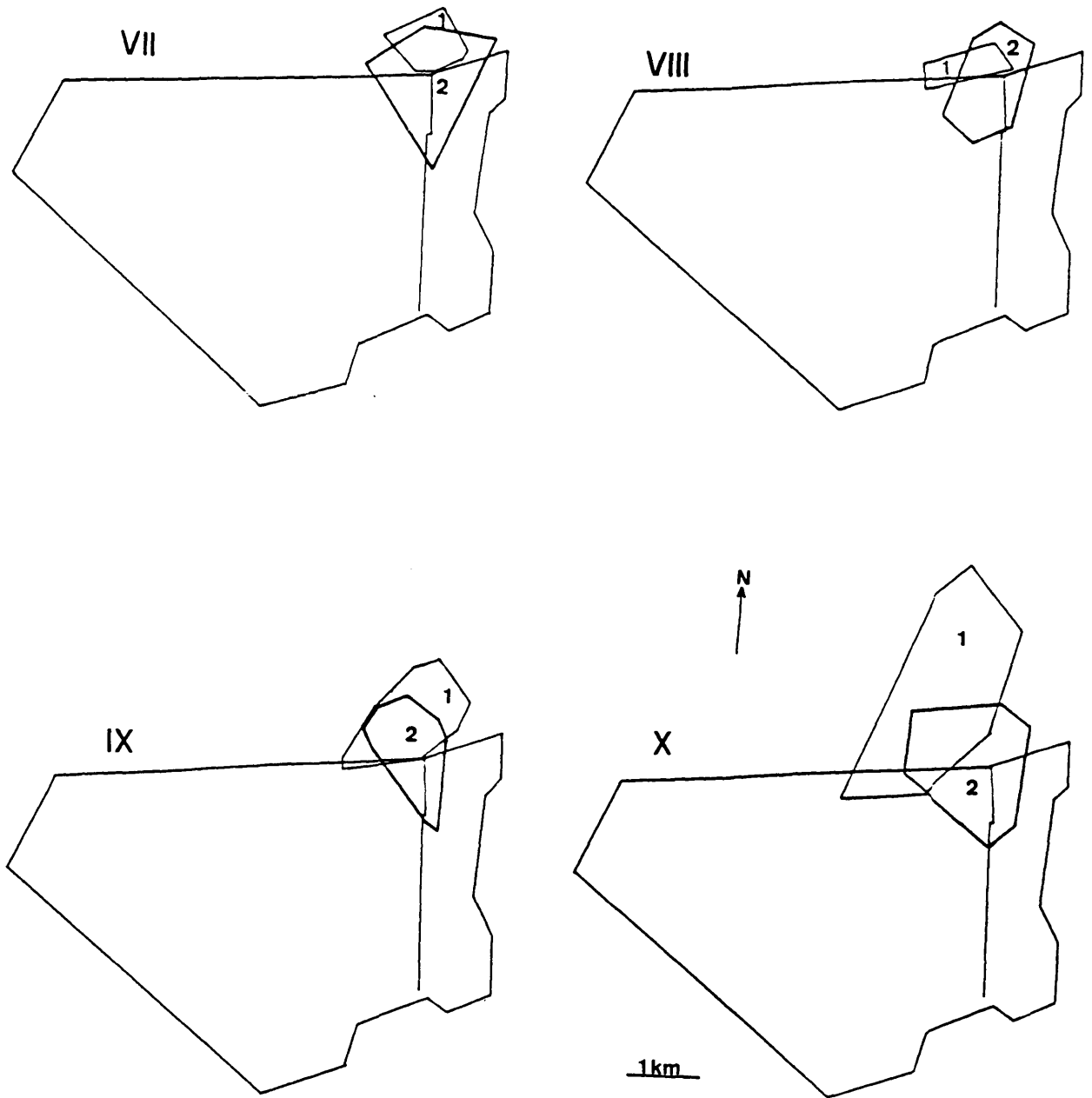


Figura 4.24.- Ubicación de las áreas de campeo de los lince LH01 (1) y LH02 (2) respecto a la RBD en los meses de julio a octubre (VII a X) de 1988. LH02 después de ocupar parte del territorio de LH01, la va desplazando hacia el Norte, hasta finalmente en octubre ocupar por entero el área de LH01.



4.4.- COMPARACION CON OTROS ESTUDIOS

El uso de técnicas radiotelemétricas ha facilitado la obtención de mucha información sobre los patrones de actividad y dinámica de los áres de campeo de gran cantidad de especies de félidos (Macdonald y Amlaner, 1980). Sin embargo, en la mayoría de los estudios la información obtenida ha sido inferior a la del presente trabajo, y habiéndose realizado estimaciones de la actividad circadiana en base a porcentajes de localizaciones con actividad o a localizaciones periódicas cada 12 horas (Sunquist, 1981; Lancia et al., 1986). En favor de muchos de estos estudios hay que decir, que el muestreo ha sido realizado con más ejemplares de los dos sexos. La información obtenida en nuestro estudio está sesgada hacia las hembras y más aún a LH01 y LH02 que han sido muestreadas durante 3 años consecutivos. Los datos procedentes de los machos son más escasos, contando con el seguimiento de un año completo de 3 ejemplares, uno juvenil LM03, y dos adultos LM05 y LM09. LM05 era un ejemplar ya senil y con patrones de uso del tiempo y del espacio algo especiales, en el sentido de que se alimentaba habitualmente de gamos y debido a ello (podía permanecer 2-3 días alimentándose de la presa sin alejarse de ella) en muchos de los seguimientos los valores de las HI eran muy altos y los de la DTR bajos.

4.4.1.- Actividad.

- Comparación de nuestros datos con los procedentes del estudio de Beltrán (1988).

El estudio de la ecología temporal y espacial del lince ibérico en Doñana ha sido el tema principal de la tesis doctoral de Beltrán (1988), quien ha realizado un análisis pormenorizado de los patrones de actividad circadiana de los lincees en Doñana y la influencia de determinadas variables, unas inherentes al individuo (sexo, edad, individuo) y otras de tipo

ambiental (meteorológicas y estacionales). No se debe pensar que el presente estudio es una repetición del de Beltrán (1988), ya que mientras el de este autor se basa en 72 seguimientos intensivos de 24 horas practicados a 4 MAD, 8 seguimientos a 2 HAD, y 35 seguimientos a 6 JUV, donde ninguno de los ejemplares supera el año de seguimiento, el nuestro se ha centrado en los 139 seguimientos aplicados a 4 hembras de lince de las cuales 2 (LH01 y LH02) se han muestreado durante 3 años consecutivos.

Los resultados obtenidos por este autor, en líneas generales, son similares a los del presente estudio, aunque existen ciertas diferencias. En los dos casos los factores que más afectan a la variabilidad de los patrones de actividad circadiana de los lince muestreados han sido el individuo y la estación.

El número medio de HI para el conjunto de los lince marcados por Beltrán (1988) ha sido de 9.9 para los MAD, 10.6 para las HAD y 9.6 para los JUV, mientras que en el presente estudio han sido de 10.5, 11.0 y 9.8 respectivamente. Los promedios de la DTR estimados por Beltrán (1988) para los MAD, HAD y JUV (7.6, 6.0 y 6.0 km/día respectivamente) han sido similares a los del presente estudio (7.4, 7.0 y 6.3 km/día). El porcentaje de actividad estimado por este autor para los adultos ha sido del 30% con apenas variación entre sexos, valor bastante inferior al obtenido en el presente estudio, donde el porcentaje de actividad diario ha sido del 56.9% para los MAD y 53.9% para los HAD, mientras que el de los SAD ha sido del 69.4% (este grupo no ha sido considerado por Beltrán op cit.) y los JUV del 58.9%. La influencia de la estación en la repartición de la actividad circadiana ha sido detectada de manera similar en los dos estudios, tendiendo los lince a ser arrítmicos en otoño-invierno y más crepusculares y nocturnos durante el verano.

- Comparación de los resultados obtenidos en este capítulo con los datos de otros carnívoros de Doñana.

El Parque Nacional de Doñana es uno de los pocos enclaves donde al menos conviven 7 especies de carnívoros (lince, meloncillo, zorro, gineta, nutria, gato montés y tejón), de los que 6 (a excepción de la nutria) han sido marcados con radioemisores y cuyo comportamiento espacio-temporal es medianamente conocido (Delibes y Beltrán, 1986).

Las especies de carnívoros estudiados han determinado que existen 3 patrones de uso del tiempo:

a.- Nocturnos: son el caso del tejón (datos sin publicar) y la gineta (Palomares y Delibes 1988), donde la actividad se produce en el momento en que cae el Sol y cesa al amanecer.

b.- Diurnos: es el caso del meloncillo (Palomares y Delibes, 1991), el cual, al contrario que los anteriores, comienza su actividad al amanecer y termina con la caída del Sol.

c.- Patrones irregulares: el patrón no obedece a ninguno de los apartados anteriores pues pueden encontrarse activos en cualquier momento del ciclo circadiano. Son los lince, zorros (Servín et al., 1991; Travaini et al., 1993) y gatos monteses (datos sin publicar). Mientras el lince presenta una actividad diurna bastante patente (50% de las localizaciones durante el día está activo) con picos de actividad crepusculares, el zorro y más aún el gato montés son de tendencias nocturnas.

En cuanto a las DTR, los carnívoros de Doñana han mostrado poca variabilidad. El promedio de la DTR por los zorros (7.8 km/día; Servín et al., 1991) es similar a la de los lince (7.0 km/día) y superior a la de los meloncillos (4.4 km/día; Palomares, 1990). En todas las especies existen diferencias entre las categorías de sexo-edad, siendo los machos adultos los que recorren mayores distancias (DTR lince: 7.4, 7.0 y 6.3 km/día para MAD, HAD y JUV; DTR zorro: 5.93 km/día para las hembras y 9.82 para los machos y DTR meloncillo

5.21, 4.02 y 4.03 km/día para MAD, HAD y JUV).

- Comparación de los resultados obtenidos en nuestro estudio con los datos de otras especies de félidos.

En general, los félidos se caracterizan por sus hábitos nocturnos y esquivos, a excepción de algunas especies como el león que por su sistema social presentan un comportamiento totalmente diferente (Eisenberg, 1986). Aún así, las variaciones en los patrones de actividad circadiana de las especies de la familia Felidae son muy amplias y dependen de muchos factores, tales como el hábitat, competencia con otros predadores o la propia estructura social (Sunquist, 1981; Gittleman, 1989).

El lince rojo, como el ibérico, muestra tendencias más crepusculares que nocturnas en sus patrones de actividad, ajustando los picos de actividad a los de sus presas habituales (Buie et al., 1979). Sunquist (1981) describe que el tigre y el leopardo (Panthera pardus) en Nepal son básicamente nocturnos, aunque no es inusual cierta actividad diurna en el caso de los tigres, sobre todo dependiendo de la estación del año. Al igual que en el presente estudio, durante la estación fría (octubre-febrero) son más activos durante el día, mientras que en la primavera y verano entre el 75 y 80% de las localizaciones entre las 11:00 y las 13:00 corresponden a animales inactivos. El promedio de horas de inactividad estimadas por este autor para los tigres es de 8 horas, valor ligeramente inferior al nuestro (10 horas).

En cuanto a la distancia recorrida diariamente (DTR), Parker et al. (1983) han estimado el promedio de la DTR para el lince canadiense de Cabo Bretton (Canada) en 8.8, 7.6 y 6.5 km para HAD, MAD y JUV respectivamente. Durante el verano, las distancias recorridas son similares entre machos y hembras con 10.06 y 9.51 km, sin embargo, en primavera las distancias recorridas por los machos son tan bajas que incluso los juveniles

presentan mayores desplazamientos (5.14 y 6 km respectivamente). En nuestro estudio, la DTR de los machos siempre es superior a la de los juveniles y muy similar a la de las hembras.

4.4.2.- Areas de campeo

- Comparación de nuestros resultados con los obtenidos por Beltrán (1988) y los conocidos para otras especies de lince.

Tal y como se ha descrito en este capítulo, los factores que más influyen en la variabilidad del tamaño del área de campeo son el individuo, el estatus social y la calidad del hábitat. A pesar de que Beltrán (1988) no ha realizado un análisis de la varianza para detectar los factores que más afectan a la variabilidad del tamaño del área de campeo, si resalta la considerable variación individual existente en sus datos, así como la existencia de diferencias significativas en los promedios del tamaño del área de campeo entre los ejemplares residentes y los transeuntes y la escasa variación estacional. Sin embargo, es difícil comparar nuestros datos con los obtenidos de este autor, ya que no ha establecido los mismos criterios que nosotros a la hora de catalogar los lince según el estatus social. En primer lugar, no cuenta con la categoría de dispersantes sino que los engloba en la de transeuntes y separa en residentes machos, hembras y juveniles.

En nuestro estudio, el tamaño medio mensual del área de campeo según el MPCV para el conjunto de los lince marcados ha sido de 6.5 km², existiendo diferencias significativas entre todos los individuos muestreados. Este valor es inferior al obtenido por Beltrán (1988), en cuyo trabajo el tamaño medio mensual fué de 7.4 km² (9.65 km² para los machos y 5.23 km² para las hembras). Sin embargo, este autor sólo ha utilizado datos procedentes de dos

ejemplares; 1 macho adulto y 1 hembra adulta, mientras que en nuestro estudio hemos considerado ejemplares adultos y juveniles.

En cuanto al uso diferencial del área de campeo, tanto en el presente estudio como en el de Beltrán (1988) se ha podido constatar que el área de campeo no es utilizada por los lince de manera homogénea. Las superficies estimadas por este autor para el contorno del 50% en los machos adultos oscilaron entre 1.3 y 3.72 km² representando el 14.6 y 8.2% del tamaño del área total. Para la hembra muestreada este autor estimó el tamaño promedio del área del 50% en 0.47 km² representando el 9% del total. En nuestro estudio los machos han presentado áreas superiores que las hembras, con centros de actividad del 50% de 4.6 km² representando el 14% del área total, mientras que el de las hembras ha sido de 2.5 km² representando el 17%.

Se ha podido comprobar que los lince muestreados en el presente estudio seleccionan de manera diferencial el hábitat disponible dentro del área de campeo, no sólo a nivel individual sino también variando entre sexos y estaciones. Así, los machos han seleccionado los lugares de poca cobertura vegetal, como la Vera, el juncal y las praderas y las hembras han mostrado mayor predilección por el monte negro. Sin embargo, hay que tener en cuenta el escaso tamaño muestral recopilado en el caso de los machos, donde la mayoría de las localizaciones, además, pertenecen a los meses de invierno y principio de primavera. Es más que probable que los machos en verano utilicen más el monte negro y acudan menos al juncal. En este sentido, los datos de Beltrán (1988) ratifican nuestras hipótesis, ya que sobre 4 adultos residentes (2 machos y 2 hembras) marcados, los machos presentaron una marcada selección positiva por los pastizales en invierno y por los brezales en verano. En los dos estudios se ha constatado que los ejemplares con áreas que engloban a la Vera rechazan el pinar, aunque en las área del interior (las de tipo D) el pinar es habitualmente utilizado.

Como mucha de la información existente sobre los tamaños de las áreas de campeo de otras especies de lince ha sido recopilada y contrastada con sus resultados por Beltrán (1988), en este apartado tan solo mencionaremos algunos de estos datos. El tamaño medio anual del área de campeo para los lince marcados en el presente estudio (21.2 km^2) es muy inferior a los 300 km^2 y $275\text{-}450 \text{ km}^2$ estimados por Haglund (1966) y Haller y Breitenmoser (1986) respectivamente para el lince boreal. Sin embargo, los resultados encontrados en nuestro estudio quedan dentro del rango del área de campeo estimado para el lince canadiense, que oscila aparatosamente entre los 3.2 y los 157 km^2 dependiendo del sexo, el tipo de hábitat y la zona de estudio. De igual manera ocurre con el lince rojo, cuya amplia distribución y la elevada cantidad de estudios realizados desde los años 50, hace que exista un gran variabilidad de resultados, oscilando entre los 0.6 y los 62 km^2 (McCord y Cardoza, 1982).

- Tamaño y uso del área de campeo del lince en relación con otras especies de carnívoros de Doñana.

El tamaño del área de campeo estimado por el MPCV para los carnívoros de Doñana varía con las especies muestreadas y su tamaño. Partiendo del lince como carnívoro de mayor tamaño, con un área de campeo promedio de 21.2 km^2 (rango: $5.9\text{-}45.6$) hasta los pequeños carnívoros, como una hembra de gineta marcada por Palomares (1986) con un área de campeo de 1.4 km^2 , existen unos márgenes de variación muy amplios, correlacionados con el tamaño corporal (Mcnab, 1980). Dentro de este margen quedan incluidos el meloncillo, que presenta áreas de campeo en promedio de 3.3 km^2 (Palomares, 1990), el gato montés con un área promedio de 16 km^2 (datos sin publicar), y el zorro, cuyo tamaño de área de campeo es de 13.5 km^2 (Rau, 1987) durante la época no reproductora y de 2.18 km^2 durante la crianza de

los cachorros (Travaini et al., 1993).

- Mantenimiento y ocupación del área de campeo: comparación con otros félidos solitarios.

Cuando en los recursos se encuentran limitados y se tienden a concentrar en un área determinada, los consumidores se ven obligados a presentar territorios excluyentes que defienden de la entrada de otros individuos (Bailey, 1981). Esto ocurre con los lincees en Doñana, que muestran una fuerte competencia por los territorios con mayor disponibilidad de presas, lo que lleva a una jerarquización de la posesión de las áreas de campeo (Crawshaw y Quigley, 1984). En este sentido, las hembras dominantes reproductoras habitan en áreas de máxima abundancia de conejos y tienen territorios exclusivos. Los machos dominantes compiten por estas áreas para poder tener acceso a las hembras reproductoras, de manera que el área de un macho solapa al menos con el de una hembra.

El sistema de tenencia y mantenimiento del territorio de los lincees en Doñana es similar al del tigre en el Nepal estudiado por Sunquist (1981). Los lincees, como los tigres, mantienen sus territorios mediante el marcaje con señales olfativas y visuales. De esta manera otro congénere no entrará en ese territorio, pues sabe que está ocupado. Sin embargo, a diferencia de los tigres en Nepal, algunos ejemplares transeuntes de lincees han invadido y ocupado posteriormente el territorio de un residente. Esto se debe a que mientras Doñana presenta una distribución de presas concentrada en determinadas zonas como la Vera (Rogers y Myers, 1980), las presas de los tigres en Nepal están uniformemente repartidas, no habiendo grandes diferencias entre los distintos territorios. En esta situación, la entrada de un ejemplar transeunte hasta que sólo se produce tras la ausencia del residente.

En otras especies de félidos solitarios como el lince rojo (Bailey, 1974), el sistema social es similar al de los lincees en Doñana, presentando las hembras áreas exclusivas y

solapando con la de los machos. En otros casos como el puma (Seidensticker, et al., 1973) o el jaguar (Panthera onca) (Schaller y Crawshaw, 1980), el sistema social funciona de manera diferente, pues son los machos los que presentan áreas de campeo exclusivas donde habitan varias hembras que comparten ese área. Sin embargo, cada hembra presenta un centro de actividad exclusivo del resto.

En definitiva, los sistemas de mantenimiento del territorio en félidos solitarios son muy flexibles como respuesta a las circunstancias particulares del medio donde viven. En este sentido, el sistema social depende básicamente de la distribución y estacionalidad en la abundancia de presas. El área de Doñana presenta una distribución de presas potenciales para el lince concentrada en la Vera, por tanto se tenderá a áreas de campeo pequeñas y exclusivas en esa zona, donde vivirán los ejemplares dominantes y por tanto reproductores, mientras las áreas del interior estarán ocupadas por ejemplares de estatus inferiores (transeuntes) con áreas de campeo grandes y poco exclusivas (debido en gran medida a la dificultad de patrullar toda la extensión del área de campeo).

4.5.- SINTESIS Y CONCLUSIONES.

4.5.1.- Actividad circadiana.

El promedio del número de HI para la población de lince marcada es de 10.6 y la DTR de 7 km/día. Los ejemplares subadultos son los que presentan mayor actividad y distancias recorridas (HI = 7.3 horas y DTR = 8.4 km/día), mientras que los que menos se mueven son los juveniles (HI = 9.8 horas y DTR = 6.3 km/día). Machos y hembras adultos han mostrado un comportamiento similar (HI = 10.5 y 11.0, DTR = 7.4 y 7.0 km/día para machos y hembras respectivamente).

El individuo es la variable que más influencia ejerce en los patrones de actividad circadiana, tanto relativos al número de HI como a la DTR diaria. Más aún, los lincea muestreados durante 3 años seguidos (LH01 y LH02) se han comportado cada año como si se fueran ejemplares diferentes, tanto en las HI como en la DTR.

La repartición de las HI y la DTR en los 4 periodos del ciclo circadiano se ve muy influenciada por la estación. Las horas de inactividad varían estacionalmente, siendo máximas en verano (11.9) y mínimas en OI (9.4), mientras que la DTR diaria apenas varía con las estaciones.

Los lincea pueden estar activos en cualquier momento del ciclo circadiano, con picos en los crepúsculos. El máximo de actividad es al atardecer ($FACT_{ATA} = 79.5\%$). El porcentaje de actividad es mayor por la noche ($FACT_{DIA} = 48.1\%$ y $FACT_{NOC} = 56.8\%$), aunque la DRP es algo mayor durante el día (2695 metros frente a los 2571 recorridos por la noche). El reparto de las DRP en los 4 periodos del ciclo circadiano varía de manera estacional. El verano es la estación que más condiciona a los lincea, que reducen marcadamente la DRP_{DIA} (34.5% de la DTR).

4.5.2.- Tamaño del área de campeo.

El promedio del tamaño del área de campeo anual usando el MPCV es de 21.2 km². Los ejemplares residentes presentan un área promedio de 14.8 km², los transeuntes de 33 km² y los dispersantes de 36.8 km².

Los factores que más influyen en la variabilidad del tamaño del área de campeo son el individuo, el estatus social y la calidad del hábitat.

El tamaño medio del área de campeo mensual (MPCV) ha sido de 6.5 km². Varía a lo largo de los meses del año y de manera individual, existiendo diferencias significativas

entre todos los individuos muestreados.

4.5.3.- Relación entre la calidad del hábitat y el área de campeo.

La calidad del hábitat es uno de los factores que más influyen en el tamaño del área de campeo. El tamaño (MPCV) medio de las áreas en los 4 tipos de hábitats (A,B,C y D) descritos ha sido de 4.1 km², 5.9 km², 5.0 km² y 14.7 km². Las áreas menores corresponden a hábitats con mayor densidad de conejos y una mejor disposición del mosaico de vegetación. Teniendo en cuenta que las hembras reproductoras están presentes en los hábitats A y C, pero sobre todo en el primero (parte del área de campeo de LH01), podemos concluir que el hábitat que reúne todas las características indispensables (tipo de vegetación, cobertura y densidad de presas) para el lince está asociado al tipo A.

4.5.3.- Uso del hábitat.

Se ha podido contrastar que los lince seleccionan ciertos biotopos del hábitat disponible en el área de campeo, no sólo a nivel individual, sino también por sexos y estaciones. Mientras los machos utilizan más abundantemente los lugares de poca cobertura vegetal, como la Vera, el juncal y las praderas, las hembras han mostrado mayor predilección por el monte negro rechazando el juncal-marisma. Los dos sexos rechazaron el pinar de repoblación. Es de destacar el uso frecuente por parte de la hembra LH08 durante 1987 del matorral quemado por el incendio de 1985. Estos datos, junto con los que veremos más adelante en el capítulo de la reproducción, demuestran la importancia de la presencia de manchas de monte en el territorio de las hembras.

disponibilidad de presas. Ello hace que los territorios mejores sean exclusivos intrasexualmente. Sólo las hembras dominantes parecen ser reproductoras, ocupando áreas de máxima abundancia de conejos. En estas zonas, las hembras toleran durante muchos meses la presencia de sus hijos ya independizados (LH01, madre; LH02 y LH10, crías de 1984; y LM03, cría de 1985) durante muchos meses. Los machos compiten por estas áreas probablemente para tener acceso a las hembras. Durante el periodo de estudio se produjeron interacciones, tanto entre machos como entre hembras, que llevaron consigo el desplazamiento de los ejemplares residentes y el asentamiento de los invasores. En promedio, las hembras residentes mantuvieron sus territorios durante más tiempo que los machos. Aparentemente existe una mayor agresividad para el control de los mejores territorios por parte de los machos, habiéndose detectado combates entre ellos. En las hembras se ha constatado una fuerte fidelidad por el área natal, llegándose a heredar los mejores territorios, como ha ocurrido con LH01 y LH02 (ésta no crió hasta que ocupó el área de su madre; Ferreras, com. pers.).

CAPITULO 5

ECOLOGIA ENERGETICA

5.- ECOLOGIA ENERGETICA

5.1.- INTRODUCCION

La estimación de los requerimientos energéticos de carnívoros silvestres fué realizada en un principio mediante observaciones de la cantidad de alimento consumida por animales cautivos (Saunders, 1961, y Brand et al., 1976 con Lynx canadensis; Golley et al., 1965, y Powers, 1984, con Lynx rufus; Litvaitis y Mautz, 1976 y 1980, con Vulpes vulpes y Canis latrans, respectivamente; Moors, 1980, con Mustela nivalis, etc). No obstante, los animales en cautividad deben de tener menores requerimientos que en la naturaleza (hacen menos ejercicio físico) aunque también puede ocurrir que, por falta de estímulos, coman más de lo normal (Emlen, 1973).

El primer intento de estimar los requerimientos energéticos y tróficos de un carnívoro en libertad fué llevado a cabo por Powell (1979) con una marta americana (Martes pennati). En base a este modelo, se realizaron con posterioridad otros trabajos relacionados con la ecología energética de diversos carnívoros, poniendo énfasis en aspectos relacionados con el dimorfismo sexual (Powell y Leonard, 1983; Sandell 1985 y 1989), la reproducción (Ackerman et al., 1986), la conservación (Stromberg et al., 1983; Powell et al., 1985), etc.

Desde Golley et al. (1965) hasta la actualidad existen muy pocos trabajos sobre el gasto energético y los requerimientos tróficos de las diferentes especies de lince. Powers (1984) estimó la utilización de la energía de las presas más comunes por parte del lince rojo (Lynx rufus) en base a experimentación con ejemplares cautivos. Gustafson (1984) midió en cámaras metabólicas la tasa metabólica basal y gastos derivados del descanso y movimiento de los lince rojos (cuyos resultados fueron bastante similares a los obtenidos por Mautz y Pekins, 1989) durante el invierno, y posteriormente los aplicó a los lince en libertad

utilizando los datos de los seguimientos intensivos realizados por Fox (1982) con lince rojos en la provincia de Nueva York. Finalmente, generó un modelo que además de los requerimientos energéticos y tróficos, permitía realizar estimaciones de la densidad poblacional y su evolución en relación al número de presas. Aldama (1986) realiza la primera aproximación a la ecología energética del lince ibérico, aplicando el modelo de Powell (1979) al caso de dos individuos adultos no reproductores, de los que estimó los requerimientos energéticos y tróficos (considerando al conejo como presa única).

En base al trabajo desarrollado por Aldama (1986) y Aldama y Delibes (1991), en el presente capítulo ampliaremos el análisis. En primer lugar, aplicaremos el modelo para la estimación del gasto energético del lince ibérico en el área de Doñana a los datos procedentes de 5 machos (uno joven) y 4 hembras (una de ellas marcada desde los 5 meses) desde 1985 a 1988 (mientras que en los estudios anteriores tan sólo se consideraban un macho y una hembra durante un año). Además, estimaremos los requerimientos tróficos (en base a las presas más comunes en la dieta del lince en Doñana: conejos, anátidas y ungulados; Delibes, 1980).

En el capítulo siguiente, dentro del tema de la ecología reproductiva, estimaremos los costes energéticos que suponen para la hembra la reproducción y el cuidado de los cachorros, y las consecuentes implicaciones ecológicas de los mismos.

5.2.- EL MODELO UTILIZADO

Para estimar el gasto energético y los correspondientes requerimientos tróficos de los lince en el área de Doñana se han generado dos modelos aplicables a cualquier mamífero. Un primer modelo nos permite estimar el gasto energético que suponen las diferentes actividades diarias de los lince en libertad, y un segundo modelo ayudar a estimar la energía

asimilada a partir de la presa consumida. Relacionando los dos modelos podremos calcular el número de presas que necesita consumir un lince u otro predador para tener un balance energético nulo. Algunos detalles adicionales de la metodología aparecen en Aldama (1986).

5.2.1.- Modelo predictivo para la estimación del gasto energético diario, excluida la reproducción.

Se ha desarrollado un modelo basado en los trabajos de Powell (1979) con una especie de marta americana (Martes pennanti).

Para cualquier mamífero se establece que el coste energético total (C_{total}) en un tiempo dado viene expresado por la suma de los gastos energéticos debidos a las diferentes actividades mutuamente excluyentes, más el coste de la termorregulación.

De cara a establecer el tipo de actividades diarias de los lince aplicables al modelo se han tenido en cuenta una serie de asunciones inherentes a la especie y otras particulares de la biología de los lince en Doñana, que en otros lugares no tienen por qué cumplirse. Concretando, para el caso del lince en el área de Doñana hemos tenido en cuenta 5 factores que condicionan las actividades diarias.

Primero, los lince son individuos solitarios (se entiende por solitarios a animales que viven por sí solos y no necesitan de ningún tipo de cooperación con otros individuos para su subsistencia, de modo que los únicos contactos duraderos con ejemplares de su misma especie afectan a la reproducción y la crianza de los cachorros). Segundo, se ha asumido que los ejemplares adultos de lince no ganan ni pierden peso intraanualmente, es decir que mantienen un balance energético equilibrado (energía obtenida = energía gastada). Tercero, se ha asumido que los lince en Doñana prácticamente no trepan, ya que aunque existan observaciones anecdóticas de lince en lo alto de un árbol no parece ser una actividad

habitual. Cuarto, se ha supuesto que el juego es una actividad ligada a ejemplares jóvenes y tan sólo en éstos se tendrá en cuenta, a pesar de que en algunas ocasiones se hayan realizado observaciones de juego en ejemplares adultos (Aldama y Delibes, 1991_b). Por último, al tratarse de un modelo en el que no se va a considerar la reproducción, las actividades inherentes a esta fase biológica no se tendrán en cuenta.

De esta manera, las actividades diarias de los linceos en Doñana serán: dormir, desplazarse, cazar, comer, y termorregularse. Para el caso de los ejemplares jóvenes, además habrá que tener en cuenta el juego y el coste que supone el crecimiento.

Habitualmente, los costes por unidad de tiempo derivados de las distintas actividades se calculan a partir de experimentación directa con el animal. Para ello se suelen capturar varios ejemplares, a ser posible jóvenes, y a los que se mantiene durante un cierto tiempo en las jaulas para conseguir la mejor aclimatación posible.

En los trabajos de Gustafson (1984) y Mautz y Pekins (1989) se describe la preparación del material para la experimentación con el linceo rojo (especie de tamaño similar al de nuestro linceo) de cara a estimar las tasas metabólicas de la especie. Sin embargo, en nuestro caso, no es posible experimentar con el linceo ibérico, ya que es una especie en peligro de extinción. Capturar varios ejemplares de una población escasa supondría una reducción importante de dicha población.

Si además tenemos en cuenta que existen ecuaciones alométricas que relacionan el peso del animal con su tasa metabólica (Kleiber, 1961; Taylor et al., 1970; Calder, 1984 etc), y de las que se ha probado su capacidad predictiva, podemos estimar las tasas metabólicas en base a estas ecuaciones.

5.2.1.1.- Coste metabólico de dormir.

El gasto energético de dormir o de descansar en un mamífero sano y en termoneutralidad es aproximadamente el mismo que la tasa metabólica basal. Kleiber (1961) establece la siguiente ecuación para la estimación de este gasto

$$C_d = K_1 M^{0.75} t_1 \quad (5.1)$$

expresado en Kcal, donde K_1 es una constante a la que Kleiber (1961) asigna el valor de 2.91 Kcal/Kg^{0.75}/h, M es el peso del animal en kg y t_1 es el tiempo que permanece durmiendo en horas.

5.2.1.2.- Coste metabólico de la locomoción.

Dicho coste ha sido calculado experimentalmente con algunos carnívoros, como el guepardo (Acinonyx jubatus; Taylor et al., 1974) y el puma (Felis concolor; Corts y Lindzey, 1985). Los resultados obtenidos por estos autores se corresponden bien con la ecuación establecida por Taylor et al. (1970).

$$C_L = (k_2 M^{0.75} + K_3 M^{0.6} v) t_2 \quad (5.2)$$

donde K_2 y K_3 son constantes. El valor K_2 es de 1.7 veces la tasa metabólica basal (2.91 kcal/kg^{0.75}/hora) y k_3 es otra constante cuyo valor es de 2.56 kcal/kg^{0.6}/hora. M es el peso del animal, t_2 es el tiempo que permanece activo, es decir $24-t_1$, y v es la velocidad de desplazamiento del animal. En esta ecuación se observa que existe un componente independiente de la velocidad ($K_2 M^{0.75}$) y que es el llamado coste postural o coste de

mantener la posición cuadrúpeda). Sin embargo, este coste ha sido calculado por Gustafson (1984) mediante experimentación con el lince rojo, obteniendo una $k_2 = 5.85 \text{ kcal/kg}^{0.75}/\text{hora}$ y $k_3 = 2.6 \text{ kcal/kg}^{0.6}/\text{hora}$ ligeramente superiores a los factores procedentes de la ecuación de Taylor et al. (1970). Debido a las similitudes morfológicas y filogenéticas entre el lince rojo y el ibérico parece más razonable utilizar las constantes estimadas por Gustafson (1984).

Si además en la ecuación 5.2 sustituimos el producto de la velocidad por el tiempo por la distancia, el coste de la locomoción quedará expresado por la siguiente ecuación:

$$C_L = 5.85 M^{0.75} t_2 + 2.6 M^{0.6} d \quad (5.3)$$

Donde d es la distancia recorrida (es decir DTR, ver capítulo anterior). En nuestro modelo dentro de esta ecuación quedan integradas las energías gastadas en la búsqueda y acecho a la presa, ya que entendemos forman parte de la locomoción.

5.2.1.3.- Coste metabólico de la caza.

La estimación del coste metabólico de cazar una presa es sumamente difícil de generalizar, ya que los carnívoros utilizan varios métodos de captura, y depende también del tipo de presa y de las circunstancias particulares en cada caso.

El lince ibérico es un predador que caza al rececho, acercándose a la presa con cautela y desarrollando un explosivo ataque por sorpresa. Si en un par de saltos no ha conseguido darle caza habitualmente desiste del intento (Valverde 1957, 1967; Delibes 1980). Resulta evidente que para el lince ibérico el esfuerzo de caza va a variar según el tipo de presa. No es lo mismo matar un conejo de aproximadamente un kilo que una hembra de gamo que puede llegar a pesar 30 kilos.

Hemos estimado el coste que supone cazar una presa utilizando de una manera arbitraria la expresión de Calder (1984), que desarrolla una ecuación para el gasto energético a la máxima velocidad.

$$C_c = 78.3 M^{0.89} t_3 \quad (5.4)$$

donde M es el peso y t_3 es el tiempo invertido en cazar la presa.

Teniendo en cuenta que el conejo es la presa más común en la dieta del lince (Delibes, 1980; Beltrán, 1988), y partiendo de las observaciones en el campo, hemos estimado conservativamente que el éxito de caza promedio del lince ibérico en Doñana es del 25%, es decir que necesita 4 intentos para capturar un conejo, y que en cada intento invierte 30 segundos. De esta manera, el tiempo total invertido en cazar un conejo es de 120 segundos (Aldama, 1986).

5.2.1.4.- Coste metabólico de comer.

El coste de comer para cualquier carnívoro se produce por el trabajo muscular que supone sujetar, manejar y desgarrar el alimento. Para la estimación de este coste, lo hemos equiparado al de la locomoción al paso, a una velocidad media de 1.2 Km/h (la cual ha sido obtenida de los promedios de la DRH de los linceos muestreados en seguimientos intensivos de 24 horas), durante el tiempo necesario para consumir la presa. El tiempo invertido por el lince en comer su presa habitual (el conejo; $t_4 = 50$ minutos, Aldama 1986) se ha estimado mediante observación directa, suministrando a un lince cautivo conejos de campo y cronometrando el tiempo invertido en consumirlo. Partiendo de la ecuación 5.2 y sustituyendo las variables por las aquí calculadas ($v = 1.2$ y $t_4 = 0.83$), la ecuación para la estima de este

gasto quedará en consecuencia de la siguiente forma:

$$C_{co} = 4.6 M^{0.75} + 2.1 M^{0.6} \quad (5.5)$$

en kcal/día.

5.2.1.5.- Coste metabólico de la termorregulación.

El gasto de la termorregulación depende de la conductividad térmica (que a su vez está relacionada con el grosor y la capacidad aislante de la piel del animal, y por tanto varía con las especies, la localidad geográfica y la época del año), y con la diferencia entre la temperatura del cuerpo (T_b) y la temperatura ambiental (T_a). Cuando T_a se aproxima a T_b el coste de termorregulación se minimiza, de manera que existe un intervalo de temperaturas en las cuales el animal no sufre pérdidas de calor. A este intervalo se lo denomina termoneutralidad, y en él se supone que el coste de la regulación térmica es nulo. Las temperaturas límites del intervalo de neutralidad se denominan temperatura crítica mínima (T_{cmin}) y temperatura crítica máxima (T_{cmax}). A partir de estos límites, la disminución o aumento de temperatura respectivamente, producen en los animales homeotermos la necesidad de consumir energía para contrarrestar el efecto de la temperatura ambiental.

Gustafson (1984), trabajando con el lince rojo, establece como temperatura crítica mínima los 8 °C. Recientemente Mautz y Pekins (1989) han obtenido mediante experimentación con este lince la variación de las temperaturas críticas mínimas a lo largo del año, siendo de 5 °C en primavera, 22.5 °C en verano, 7.7 °C en otoño y -2.2 °C en invierno. Como las temperaturas mínimas habituales en Doñana en cada estación son superiores (Aguilar Amat et al., 1979, y presente estudio: ver capítulo del área de estudio) a

las estimadas por dichos autores, se ha considerado el gasto de la termorregulación como nulo.

En relación con la temperatura crítica máxima, los lince en Doñana pueden evitarla mediante el uso apropiado del hábitat. De esta manera, en el verano y durante las horas centrales del día (momentos en los que las temperaturas rondan los 40 °C), los lince suelen esconderse bajo los densos brezales, donde el microclima se caracteriza por temperaturas inferiores y elevada humedad (Aguilar Amat et al., 1979).

5.2.1.6.- Coste metabólico del juego.

El juego es una actividad característica de la etapa juvenil y ha sido detalladamente descrito en félidos por varios autores (Leyhausen, 1979; Fagen, 1981), aunque su significado funcional aún no está claro (Caro y Alawi, 1985). En la gran mayoría de los carnívoros solitarios esta actividad se va perdiendo poco a poco conforme los jóvenes se van haciendo adultos (Bekoff, 1989). No obstante, tal vez no llega a perderse del todo (Aldama y Delibes, 1991_b). El juego es por tanto, durante la etapa juvenil, una actividad diaria que lleva asociada un gasto energético que hay que tener en cuenta. Como la duración de esta actividad es sumamente variable y el gasto derivado resulta difícil de cuantificar sin experimentación, a efectos del modelo, estimaremos que el tiempo invertido diariamente en el juego por los ejemplares juveniles será de 15 minutos y este coste será equiparable al de la caza.

A consecuencia de todo ello, sumaremos el coste del juego en los ejemplares jóvenes al de la caza, quedando la ecuación (5.4) de la siguiente manera:

$$C_j = 19.7 M^{0.89} \quad (5.4')$$

5.2.1.7.- Coste metabólico del crecimiento.

El coste de crecer se produce por el aumento del tamaño corporal y por tanto se manifiesta en un incremento del peso del animal. Este aumento de tamaño varía con el sexo y la edad (Crowe, 1975). En el capítulo relacionado con el modelo para la estimación de los requerimientos energéticos de la reproducción y crianza de los cachorros se ha estimado el coste energético que supone el crecimiento (59 kcal/día), que se añadirá a la estimación del gasto de los ejemplares juveniles.

5.2.2.1.8.- Gasto energético diario.

De acuerdo con lo dicho hasta el momento, el gasto energético diario (GED) quedará expresado por la suma de los costes parciales debidos a las actividades diarias expresadas por las ecuaciones 5.1, 5.3, 5.4 (5.4' y coste del crecimiento en el caso de los jóvenes) y 5.5 todos ellos en kilocalorías/día.

$$C_{total} = C_d + C_1 + C_c + C_{com} \quad (5.6)$$

Las variables cuyo conocimiento es necesario para calcular estos gastos son: peso del animal, horas de inactividad y distancia recorrida. El peso se ha obtenido de la capturas de los lince, y las horas de inactividad y distancia recorrida de los seguimientos intensivos. Los gastos diarios se han agrupado por estaciones y por años en los casos pertinentes.

4.2.2.2.- **Modelo para la estimación del aprovechamiento energético de la presa.**

En este apartado se pretende estimar la oferta energética que supone un presa para su consumidor. Para ello se hace necesario estimar la energía que el predador consigue asimilar

a partir de cada unidad de peso fresco consumido.

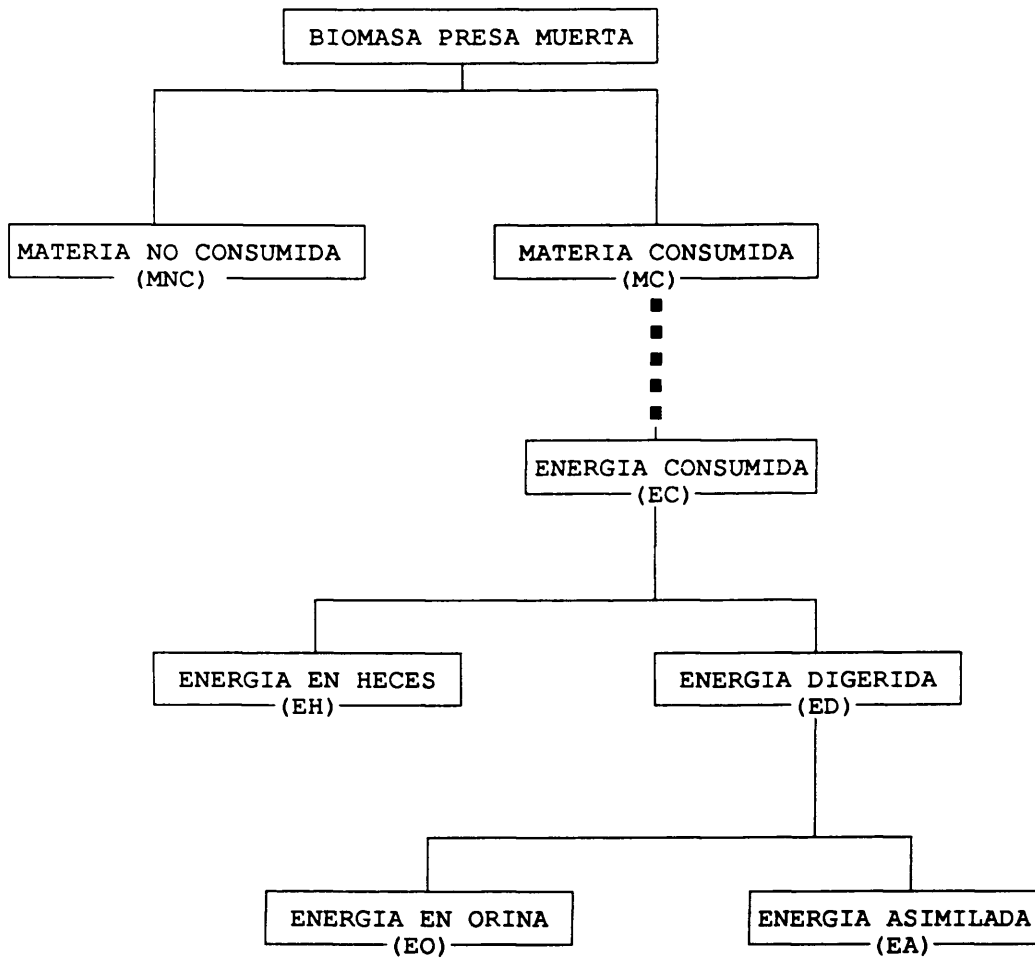
Hemos establecido un modelo similar al de Grodzinski y Wunder (1975), pasando por diferentes etapas desde la biomasa ingerida hasta la energía metabolizada (Figura 5.1). En este modelo se supone que el predador no consume por entero la presa, rechazando parte de ella (materia no consumida; MNC). La materia consumida de la presa es transformada en energía consumida (EC) y tras pasar por el tracto digestivo la mayor parte se transforma en energía digerida (ED) y una pequeña parte se evacua en forma de heces (EH). Finalmente la energía digerida se transforma en energía asimilada (EA) después de que parte de ella sea evacuada en forma de orina (EO). Se hace necesario indicar que a efectos del modelo es igual hablar de energía asimilada que metabolizada. El primer término suele ser más utilizado en ecología mientras que el segundo por especialistas de la nutrición (Grodzinski y Wunder, 1975). Por tanto, el proceso del aprovechamiento energético de la presa cazada y consumida se puede representar por la siguiente ecuación:

$$EA = EC - EH - EO$$

De la relación entre EA y el gasto energético diario (GED) dependerá el balance energético del animal. Es decir, si EM es superior a GED el animal ganará peso, bien sea para el crecimiento, bien para la acumulación de reservas en forma de grasa. Si la relación es negativa, se producirá una pérdida de peso por catabolismo (movilización de las grasas).

Para aplicar este modelo teórico al caso particular del lince ibérico, hemos suministrado al lince cautivo ejemplares de las tres presas más comunes en la dieta del lince en Doñana (frecuencia de aparición; conejos 73.5%, anátidas 15.1% y ungulados -gamos preferentemente- 4.5%; Delibes, 1980).

Figura 5.1.- Sucesivos pasos desde la biomasa ingerida a la energía asimilada por un predador.



5.3.- RESULTADOS

5.3.1.- Estimación del gasto energético diario.

El gasto energético diario se ha calculado utilizando los datos (peso del individuo, horas de inactividad y distancia total recorrida) obtenidos del marcaje y seguimiento intensivo de 24 horas de los linceos muestreados e incorporándolos a las ecuaciones 5.1, 5.3, 5.4 y 5.5 correspondientes a los costes debidos a las actividades diarias mutuamente excluyentes (dormir o descanso, locomoción, cazar y comer). En el cuadro 5.1 se han calculado los promedios de la inversión que supone cada una de las actividades consideradas, tanto en el tiempo (horas invertidas en cada actividad respecto al total de horas del ciclo circadiano) como al gasto energético diario (gasto energético invertido en cada actividad respecto al gasto total diario) de los linceos agrupados por sexo y edad. Es de destacar que la locomoción es el gasto más representativo de las actividades diarias de los linceos adultos (68.1% en los machos adultos y 67.6% en las hembras), mientras que en los juveniles representa el 57.2%. En estos últimos, el juego es una actividad importante, que junto con la caza suma un 8.4%. Para el caso de los adultos, la caza representa poco más del 2% de los gastos diarios.

En cuanto a la repartición de las 24 horas diarias en las diferentes actividades, se registran valores similares para todos los sexos y edades. Así, podemos decir que en promedio los linceos invierten el 43% del día en descansar, el 53% en locomoción, el 0.1% en cazar y el 3% en comer. Las actividades de cazar y comer apenas suponen una inversión, tanto desde el punto de vista energético como de dedicación temporal durante el ciclo diario.

Cuadro 5.1.- Medias (\bar{X}), rangos de variación (R), tiempo absoluto en horas, distancia total recorrida (DTR) en km, y del gasto energético diario en kcal invertido en cada una de las actividades diarias, y porcentaje que cada una representa respecto al ciclo circadiano (24 horas) y al gasto energético diario total (GED).

IND	DESCANSANDO			LOCOMOCION			CAZANDO			COMIENDO		
	Tiempo			DTR			Tiempo			Tiempo		
	\bar{X}	R	DIA	\bar{X}	R	DIA	\bar{X}	R	DIA	\bar{X}	R	DIA
MAD	10.3	3-18	42.9	8.2	1.8-11.8	53.6	0.03		0.1	0.83		3.4
HAD	10.9	2-19	45.4	7.1	2.1-14.5	51	0.03		0.1	0.83		3.4
JUV	9.7	4-14	40.4	6.2	2.9-10.3	54	0.53a		2.2	0.83		3.4
	Gasto energetico %			Gasto energetico %			Gasto energetico %			Gasto energetico %		
	\bar{X}	R	GED	\bar{X}	R	GED	\bar{X}	R	GED	\bar{X}	R	GED
MAD	233	54-414	24.4	651	250-1072	68.1	27.9	22-31	2.8	44	37-48	4.6
HAD	183	33-327	24.8	499	188-797	67.6	20.7	20-21	2.8	35	33-36	4.7
JUV	141	56-205	19.3	418	294-628	57.2	83.5a	77-90	8.4	29	30-31	2.9

MAD: macho adulto, N = 61

HAD: hembra adulta, N = 142

JUV: juvenil, N = 28

a Dentro del coste de la caza figura esta actividad y la del juego.

Hay que tener en cuenta en el caso de los jóvenes que cazar y jugar representan conjuntamente el 2.2% (Cuadro 5.1).

En el cuadro 5.2 figuran los promedios de los gastos debidos a las actividades diarias y el gasto energético total, en kcal, de los linceos muestreados durante el tiempo que fueron radiocontrolados.

Los linceos con más requerimientos son LM07 (1154 kcal/día) y LM06 (1046 kcal/día), ambos machos adultos de gran peso (15.9 y 15.4 kg respectivamente). Los linceos con menores gastos fueron LH11 (582 kcal/día) y LH10 (592 kcal/día) aunque a estos dos cachorros tan sólo pudimos realizarles 3 seguimientos intensivos. De estos resultados parece desprenderse que el peso es la variable más trascendente de cara al gasto energético total. Para demostrarlo estadísticamente hemos testado cual de las tres variables (peso, horas de descanso y distancia recorrida) es más influyente en el GED, realizando una regresión múltiple entre el peso del animal, las horas de inactividad y la distancia recorrida respecto al gasto energético diario. El resultado de este análisis muestra que todas las variables influyen muy significativamente en el GED ($r^2 = 0.99$), pero analizando por separado la influencia de cada una de ellas (matriz de correlación; cuadro 5.3), el peso resulta ser la variable más asociada al GED con un coeficiente r_s de 0.7.

Generalizando, podemos decir que los machos adultos (MAD) en promedio gastan unas 970 kcal/día en sus actividades diarias, las hembras adultas (HAD) 740 kcal/día y los jóvenes (JUV) 722 kcal/día (Cuadro 5.4). Las diferencias entre los requerimientos energéticos entre MAD-HAD son significativas ($t = 16.5$; $p < 0.001$) y entre MAD-JUV ($t = 10.1$; $p < 0.001$). Por estaciones, las hembras tienden a mantener niveles similares en todas ellas, ya que es un modelo se excluye la reproducción, siendo por lo general el verano la estación con menos gastos (cuadro 5.4).

Cuadro 5.2. Gasto energético promedio en kcal/día corespondiente a cada lince y cada tipo de actividad, expresados por año de radioseguimiento. Cd: coste de dormir, Clc: coste de la locomoción, Cc: suma de los costes de cazar y comer, y Ct: coste total.

IND	1985				1986				1987				1988			
	Cd	Clc	Cc	Ct	Cd	Clc	Cc	Ct	Cd	Clc	Cc	Ct	Cd	Clc	Cc	Ct
LH01					184	534	57	775	241	401	57	699	212	461	57	730
LH02					122	655	55	832	190	491	55	736	187	560	55	802
LM03					145	434	121	700								
LH04	165	524	54	743												
LM06	241	728	77	1046	326	330	64	720								
LM05					107	735	59	901								
LM07									153	923	78	1154				
LH08									199	465	52	716				
LM09									216	550	62	828				

El coste de cazar y comer en el lince LM03, al ser un individuo juvenil se le ha añadido el coste de jugar. Los datos del lince LM05 pertenecen a 1983 y están extraídos del trabajo de Beltrán (1988)

Cuadro 5.3.- Matriz de correlación de Pearson para detectar la variable más asociada al gasto energético diario (GED) de los linceos muestreados. DTR: distancia total recorrida, HI: horas de inactividad.

	PESO	DTR	HI
GED	0.73	0.51	0.52

Sin embargo, en el caso de los machos aparece una variación estacional más patente, donde el verano es la estación con menores requerimientos energéticos debido al aumento de las horas de descanso y la disminución de las distancias recorridas. En primavera y otoño-invierno, los machos muestran un comportamiento similar, probablemente debido a que la época del celo durante los años de estudio ocurrió tanto en el invierno como en los inicios

de la primavera. Durante el celo los machos aumentan los desplazamientos y disminuyen las horas dedicadas al descanso, lo que conlleva un aumento del gasto energético.

En el cuadro 5.5 se muestran las medias y rangos de los gastos energéticos de los lince seguidos durante al menos un ciclo anual y agrupados por estaciones. Las hembras muestreadas han mostrado poca sincronía en la variación estacional del gasto energético. Así, LH01 presenta mayores gastos en otoño-invierno (OI) con 795 kcal/día, mientras que para LH02 Y LH08 es primavera (P) la estación con mayores gastos (780 y 715 kcal/día respectivamente) y por último LH04 presentan mayores gastos en verano (V), con 744 kcal/día. Algo similar ocurre con los machos adultos, donde LM05 desarrolla mayores gastos en OI (1133 kcal/día) y LM09 en P (864 kcal), aunque el gasto de LM05 en primavera (1056 kcal/día) es muy similar al de OI. A nivel individual se detecta una cierta variación estacional en LH01 (V-OI; $p < 0.001$), LH02 (P-V; $p < 0.05$), LM03 (P-V; $p < 0.01$, y P-OI; $p < 0.05$) y LM05 (P-V; $p < 0.05$, y V-OI: $p < 0.001$) (Cuadro 5.6).

Cuadro 5.4.- Estacionalidad del gasto energético diario (promedios anuales y estacionales) en kcal, de los lince objeto de estudio agrupados por categorías de sexo y edad. P: primavera, V: verano y OI: otoño-invierno. GED en kcal/día. N: número de jornadas de radiorrastreo. \bar{X} es la media y SD la desviación típica.

	ANUAL			P			V			OI		
	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD
MAD	56	1002	140	20	1048	120	20	932	136	14	1033	172
HAD	142	754	68	56	761	73	57	733	60	29	778	67
JUV	28	696	66	9	683	40	13	736	47	6	669	106

MAD: macho adulto

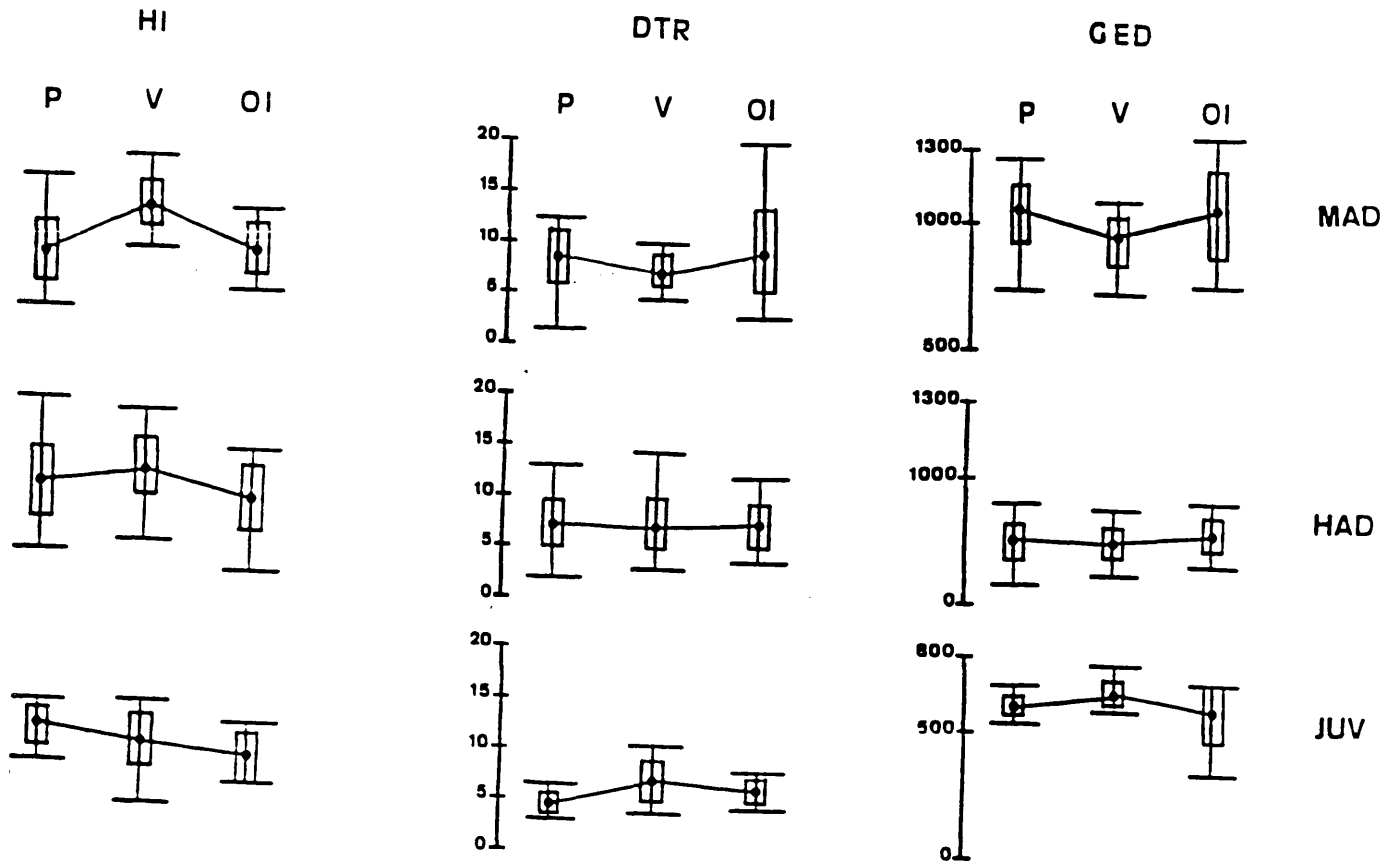
HAD: hembra adulta

JUV: juvenil

Cuadro 5.5.- Variación estacional del gasto energético diario en kcal/día, de los lincees objeto de estudio (ejemplares con al menos 1 año de radioseguimiento). P: primavera, V: verano y OI: otoño-invierno. N: número de jornadas de radiorastreo. \bar{X} es la media y SD la desviación típica.

IND	P				V				OI			
	N	\bar{X}	SD	RANGO	N	\bar{X}	SD	RANGO	N	\bar{X}	SD	RANGO
LH01	29	750	77.3	577-874	31	720	56.5	611-869	7	813	44.9	750-865
LH02	15	801	55.7	717-899	18	760	58.4	637-857	14	787	69.1	666-905
LM03	8	722	29.0	690-783	10	779	48.2	730-885	4	778	49.2	733-828
LH04	9	735	62.0	666-861	5	763	56.3	707-843	6	739	59.5	658-814
LM05	12	1075	80.4	928-1174	16	972	72.4	822-1085	10	1130	106.1	965-1326
LH08	3	734	80.6	648-808	3	706	71.1	641-782	2	705	69.7	655-754
LM09	4	888	108.4	742-1002	4	772	54.5	729-848	4	824	77.0	749-922

Figura 5.3.- Variaciones estacionales (P: primavera, V: verano y OI: otoño invierno) de los promedios del número de horas dedicadas al descanso o inactividad (HI), distancia total recorrida diariamente (DTR) en km y gasto energético diario (GED) en kcal para el macho adulto (MAD), hembra adulta (HAD) y el joven (JUV) de los lincea muestreados. Se han representado con puntos los valores de la media, en los extremos los valores máximos y mínimos y el recuadro queda formado por la suma de la desviación típica y la media ($\bar{X} \pm SD$).



Cuadro 5.6.- Test de la t de Student para comparar las diferencias de medias del GED (de manera individual y agrupados por clases de sexo y edad) de los lince objeto de estudio por estaciones. P: primavera, V: verano, y OI: otoño-invierno. MAD: macho adulto, HAD: hembra adulta y JUV: juvenil.

IND		V	OI
LH01	P	1.71	2.07
	OI	4.07***	----
LH02	P	2.04*	0.57
	OI	1.21	----
LM03	P	2.89**	2.50*
	OI	0.99	----
LH04	P	0.81	0.10
	OI	0.68	----
LM05	P	3.56**	1.39
	OI	4.54***	----
LH08	P	0.47	0.42
	OI	0.01	----
LM09	P	1.93	0.96
	OI	1.13	----
PROMEDIADOS			
MAD	P	1.74	0.48
	OI	1.97*	----
HAD	P	2.20*	0.10
	OI	1.46	----
JUV	P	2.52*	0.46
	OI	1.92	----

5.3.2.- Rendimiento energético de las presas más comunes en la dieta del lince.

Para estimar el aprovechamiento de las presas por parte del lince hemos calculado en primer lugar el aporte energético que suponen las especies más comunes en la dieta del lince en Doñana y posteriormente hemos estimado la utilización de la energía procedente de éstas por parte del lince mediante la experimentación con un ejemplar en cautividad. Delibes (1980) describe el espectro trófico (número de presas) del lince mencionando conejos (79.2%), anátidas (principalmente ánade real, Anas platyrhynchos, 8.9%), ungulados (principalmente gamo, 3%), otros mamíferos (2.6%) y otras aves (5.2%). A efectos del modelo tan sólo hemos tenido en cuenta las tres presas más comunes, cuyos porcentajes de aparición en la dieta serían; conejos 86.9%, anátidas 10.1% y ungulados 3.5%.

5.3.2.1.- Proporción de biomasa no consumida.

Antes de estimar el aporte energético de las presas, hay que conocer qué cantidad de alimento consume el lince de cada una de ellas. Se hace necesario aclarar que las pautas de consumo, en el caso de los ungulados, son diferentes de las otras presas, ya que al tratarse de animales de mayor tamaño que el predador, no pueden ser consumidos en su totalidad, por lo que muchas partes del animal son desperdiciadas. Aún así, estimaremos el porcentaje de materia consumida y el rendimiento energético obtenido de la cantidad que el lince comería "ad libitum" en una sola vez.

Los datos sobre el aprovechamiento de la biomasa de las presas figuran en los cuadros 5.7 y 5.8.

Cuadro 5.7.- Utilización de la biomasa fresca de conejo por el lince cautivo en cinco días de experimentación (datos de Aldama, 1986).

Días	Peso conejo	Peso restos	% no comido	tipo restos
1	820	120	14.63	intestino y estómago
2	800	111	13.87	intestino grueso
3	920	98	10.65	intestino grueso, cola, jirones de piel
4	950	80	8.42	pies traseros, cola, jirones de piel, intestino
5	830	122	14.70	intestino, oreja
TOTAL	4320	531	12.29	

Cuadro 5.8.- Utilización de la biomasa fresca de ánade real y del gamo (paletilla) por el lince cautivo.

Días	Peso presa (g)	Peso restos	% no comido	tipo restos
ANADE				
1	1020	140	13.7	intestinos y plumas
2	900	59	6.5	intestinos, plumas, trozo quilla
3	1160	103	8.9	plumas, quilla con carne y cola
4	1100	320	29.1	muchas plumas, ala, costillas y esternón, parte del pico y trozo de pata
TOTAL	4180	622	14.9	
GAMO				
1	1850	590	31.9	pata hasta el tarso, y hueso del húmero

Las pautas de consumo de estas presas se describen a continuación:

Conejo: El peso medio de los conejos ofrecidos (5 ejemplares) al lince fué de 864 g. El promedio de la biomasa desechada fué del 12.3%, con valores máximos de 14.7% y mínimos de 8.42%. El contenido intestinal es invariablemente desechado por el lince, mientras que la cola y fragmentos de las patas son frecuentemente abandonados. Según estos datos, el lince ingeriría el 88% de la biomasa del conejo (Aldama, 1986).

Anátida: El peso medio de los ánades (4 ejemplares) suministrados al lince fué de 1045 g, de los que desechó en promedio el 14.9%, siendo los rangos de variación relativamente amplios (6.5-29%), dependiendo principalmente de la cantidad de plumas desechadas. El lince siempre desplumó los ánades; las primarias son habitualmente desechadas, y a menudo no come por completo la quilla o deja parte del tórax.

Gamo: Se le suministró al lince una paletilla de gamo de 1850 g, ya que suele ser la parte que devoran primero cuando matan un ungulado. Desechó el húmero y parte de la pata, lo que representó el 31.9% de lo ofrecido.

5.3.2.2.- Energía consumida de cada una de las presas (EC).

Conocidos los patrones de consumo de las presas, a cada individuo utilizado como muestra (conejo, anátida y gamo) se le sustrajeron aquellas porciones anatómicas que el lince habitualmente rechazó durante los días de experimentación. De esta manera podemos calcular la energía consumida por el lince. Para ello, utilizando la metodología ya descrita (ver capítulo de métodos) se procedió a calcular el porcentaje de materia seca y el contenido energético de las muestras. En el cuadro 5.9 aparecen los resultados.

El porcentaje medio de materia seca fué del 33% en el conejo, 35% en el de anátida y 40% en el gamo. El contenido energético del conejo fué de 4.6 kcal/gMS (n = 28 muestras

de 7 conejos), el de anátida fué de 5.71 kcal/gMS (n = 6, 2 individuos) y el del gamo fué 5.43 kcal/gMS (n = 5, 1 individuo).

Cuadro 5.9.- Porcentaje de materia seca (MS) y contenido energético (CE) en kilocalorías por gramo de materia seca de las presas más comunes del lince. N: número de muestras analizadas, SD: desviación típica, MAX: valores máximos y MIN: valores mínimos.

Presa	N	% MS	SD	MAX	MIN	CE	SD	MAX	MIN
Conejo	28	32.7	3.1	35.4	29.2	4.6	1.3	4.8	4.5
Ganso	5	34.6	2.6	37.8	32.7	5.7	0.4	6.2	5.2
Gamo	5	40.1	0.7	41.9	39.4	5.4	0.3	5.9	5.0

Teniendo en cuenta los pesos medios de las tres presas consideradas durante los días de experimentación y habiendo calculado el valor energético por gramo de materia seca consumida (CE presa), estamos en situación de estimar la energía total consumida (EC) para cada tipo de presa.

$$EC = (\text{PESO PRESA} - \text{BIOMASA NO CONSUMIDA}) \times \% \text{ MATERIA SECA} \times \text{CONTENIDO ENERGETICO GRAMO MATERIA SECA DE LA PRESA}$$

Es decir, que la EC por conejo suministrado es de 1140 kcal, la de anátida es de 1754 kcal y la de gamo se de 2728 kcal.

5.3.2.3.- Biomasa y contenido energético de las heces (EH).

En los cuadros 5.10 y 5.11 se muestran la biomasa y la energía de las heces

Cuadro 5.10.- Biomasa y peso seco de las heces producidas por el lince cautivo en los días de experimentación.

	Días	Peso fresco (g)	Peso seco (g)
Conejo	1	92.1	59.8
	2	139.0	64.7
	3	184.6	99.1
	4	140.8	74.0
	5	150.0	102.1
Promedio		141.3	79.9
Pato	1	69.4	51.5
	2	81.7	36.2
	3	111.5	71
	4	104	77.7
Promedio		91.6	59.1
Gamo	1	84.5	34.7

Cuadro 5.11.- Contenido energético de las heces del lince durante los días de experimentación. N = número de muestras analizadas.

	N	% MS	CE (kcal/gMS)
Heces conejo	25	56.5	2.89
Heces pato	20	63.7	3.06
Heces gamo	5	41.1	3.97

producidas por el lince en los días de experimentación. La proporción de biomasa fresca de heces producida respecto a la biomasa ingerida fué superior en el caso del conejo (18.6%) que en la de anátida (10.3%) y el gamo (6.7%). La energía procedente de las heces con la dieta de conejos fué de 2.89 kcal/gMS, mientras que las de pato fué de 3.06 kcal/gMS y las de gamo 3.97 kcal/gMS.

A partir de los datos de los patrones de aprovechamiento de las presas (es decir materia consumida) y la producción de heces, podemos estimar la digestibilidad. Refiriéndonos a biomasa, la digestibilidad (biomasa digerida/biomasa consumida) será del 81.4% con una dieta de conejos, 89,7% con anátidas y 93.3% cuando la presa es un ungulado. Si en cambio, como es más frecuente, nos referimos a energía, la digestibilidad (energía digerida/energía consumida) será del 79.8% con una dieta de conejos, mientras que con una dieta de ánades será de 89.8% y de 94.9% con una dieta de gamos.

5.3.2.4.- Estimación de la energía liberada a través de la orina (EO).

Durante la experimentación con el lince cautivo no se pudo ni medir la producción de orina ni analizar el contenido energético de ésta, de modo que hemos estimado indirectamente

la energía perdida a través de la orina usando los datos de Golley et al. (1965) y Powers (1984), que la han calculado experimentalmente trabajando con el lince rojo. Estos autores estiman el porcentaje de energía perdida por la orina respecto a la energía consumida en los tres tipos de dietas (aunque de especies diferentes Lepus americanus y Sylvilagus floridanus como lagomorfos, pollo como ave y Odocoileus virginianus como ungulado) como el 10.4% (6.8%; Golley et al., 1965 y 14%; Powers, 1984) para los lagomorfos, 11% para las aves y 10% para los ungulados.

Para el presente estudio hemos considerado que el porcentaje de energía liberado a través de la orina es del 10% para todas las presas del lince.

5.3.2.5.- Estimación de la energía asimilada (EA).

Teniendo en cuenta la energía perdida en la orina, la energía metabolizada (ó asimilada) será del 69.8% con una dieta de conejos, 79.3% con una dieta de anátidas y 84.9% con una dieta de ungulados.

Con estos datos podemos estimar de manera general el aprovechamiento energético de las presas más comunes en la dieta del lince teniendo en cuenta el peso medio de éstas en la zona de estudio. Para ello, seguiremos paso a paso el modelo de Grodzinski y Wunder (1975) explicado en la figura 5.1, del proceso de la transformación de la energía consumida en energía metabolizada.

$$\text{ENERGIA ASIMILADA (EA)} = \text{ENERGIA CONSUMIDA} - \text{ENERGIA EN HECES (EH)} \\ - \text{ENERGIA ORINA (EO)}$$

EM Conejo = $1187 - 240 - 119 = 828$ kcal, para un conejo de 900 gramos.

EM Anátida = $1678 - 171 - 168 = 1339$ kcal, para un ejemplar de 1000 gramos.

EM Gamo = $2949 - 150 - 295 = 2504$ kcal, que asimila de una paletilla de 2 kilos de carne.

Como el lince ingiere más de una paletilla de cada gamo que caza (de los datos de los lince radorrastreados y observaciones en el campo se sabe que el lince, cuando mata un gamo, llega a permanecer hasta 3 días comiendo de la presa) hemos supuesto para el modelo que el lince ingiere durante 3 días la misma cantidad de carne que consumió durante los días de experimentación con el lince cautivo alimentado ad libitum (1362 gramos, cuadro 5.8), es decir, en total 4086 gramos de carne. Por tanto, de cada gamo matado, el lince consume 8848 kcal, de las cuales excreta 451 kcal y pierde con la orina 885 kcal. Esto supone que de cada gamo cazado un lince metabolizaría 7512 kcal.

5.3.3.- Requerimientos tróficos.

Relacionando el gasto energético de los lince en sus actividades diarias con el aprovechamiento energético que hacen de las presas, podemos estimar los requerimientos tróficos.

Para ello partiremos de los datos del espectro trófico calculado por Delibes (1980). Este autor, a la hora de estimar los porcentajes de la frecuencia de aparición de las presas más comunes en la dieta del lince en Doñana considera los 5 tipos de presas ya citados en el apartado 5.3.2. Como a efectos de nuestro modelo consideramos tres tipos de presas (conejos, anátidas y ungulados), hemos adaptado los datos obtenidos por Delibes (1980) a nuestro caso particular, resultando los valores: conejos 87.3%, anátidas 9.8% y ungulados 2.9%. De la misma forma se ha calculado la variación estacional de la frecuencia de aparición de los tres tipos de presas considerados en el modelo (Cuadro 5.12).

Establecido el espectro trófico del lince y conociendo el gasto energético diario y el rendimiento energético de cada tipo de presa, estamos en condiciones de estimar el número de individuos que un lince precisa cazar y comer para mantenerse. Por ejemplo, para el caso del número de conejos consumidos en un año será:

$$\text{N}^{\circ} \text{ Conejos por año} = (\text{Gasto energético diario} / \text{Energía asimilada de la ingestión de un conejo}) \times \text{frecuencia de aparición de conejos en la dieta} \times 365 \text{ días.}$$

En el cuadro 5.12 se han estimado los requerimientos tróficos de los linceos radiorastreados al menos un año. Los datos oscilan entre la hembra LH04, cuyos requerimientos son de 280 conejos, 20 anátidas y 0.7 ungulados, al macho adulto LM05, con 387 conejos, 27 anátidas y 1.2 ungulados.

Un macho adulto de lince ibérico en la zona de Doñana con un gasto energético medio diario de 970 kcal/día (el gasto total en un año, por tanto, será de 354050 kcal), tendrá que cazar y consumir 373 conejos, 26 anátidas y 1.0 ungulados para mantener un balance energético nulo y poderse mantener sin perder ni ganar peso. Para el caso de la hembra, con un gasto medio de 740 kcal/día (que equivalen a 270100 kcal al año), los requerimientos tróficos son de 283 conejos, 19 anátidas y 0.8 ungulados (Cuadro 5.13). Los ejemplares jóvenes (capaces ya de mantenerse por sí mismos, aunque no hayan abandonado el área natal) tendrán un gasto diario de 722 kcal, lo que equivale a 263530 kcal/año, por lo que sus requerimientos tróficos serán de 265 conejos, 18 anátidas y 0.6 ungulado (Cuadro 5.13).

Cuadro 5.12.- Promedios (\bar{X}) y rangos de variación de los requerimientos tróficos (en números de las tres presas más abundantes en la dieta de los lince en Doñana: conejos, anátidas y ungulados) de los lince objeto de estudio. GED; gasto energético diario. Entre paréntesis figuran los porcentajes de aparición de las presas en la dieta del lince (Delibes, 1980).

INDIVIDUO	GED		CONEJOS (87.3%)		ANATIDAS (9.8%)		UNGULADOS (2.9%)	
	\bar{X}	RANGO	\bar{X}	RANGO	\bar{X}	RANGO	\bar{X}	RANGO
LH01	727	571-851	280	220-328	20	15-23	1.0	0.6-1.0
LH02	762	629-885	293	242-341	21	17-24	0.9	0.6-0.9
LM03	728	574-850	280	221-326	20	16-23	0.7	0.6-0.8
LH04	728	647-841	280	249-324	20	17-23	0.7	0.6-0.9
LM05	1006	701-1264	387	270-486	27	20-34	1.2	0.7-1.3
LH08	696	624-782	268	240-301	18	17-21	0.7	0.6-0.8
LM09	809	718-974	311	276-375	22	19-26	0.8	0.7-1.0

Cuadro 5.13.- Promedios de los requerimientos tróficos (en número de presas; conejos, anátidas y ungulados) anuales y su variación estacional para 4 casos; lince macho adulto (MAD), hembra adulta (HAD), periodo juvenil (JUV) y un lince de peso medio 12 kg (LPM). Entre paréntesis figuran los porcentajes de aparición de estas presas en la dieta del lince (datos basados en Delibes, 1980).

	ANUAL		PRIMAVERA		VERANO		OTOÑO-INVIERNO		
IND	CONEJO ANATIDA UNGULADO (87.3%) (9.8%) (2.9%)		CONEJO ANATIDA UNGULADO (84.2%) (14.8%) (1%)		CONEJO ANATIDA UNGULADO (94.6%) (5.1%) (0.3%)		CONEJO ANATIDA UNGULADO (84.1%) (8.5%) (7.4%)		
MAD	373	26	127	14	128	4	118	8	1.0
HAD	283	19	91	10	100	4	92	5	0.8
JUV	265	18	84	9	100	4	81	5	0.6
LPM	321	22	104	11	115	4	102	7	0.9

será en esta estación cuando capturen alguna presa (1.0 presas consumidas). Por lo que hace a la hembra, los datos son similares en cuanto a patrón de variación (Cuadro 5.13).

Por otro lado, se han estimado los requerimientos tróficos de un lince de tamaño medio en el área de Doñana. Para ello, hemos computado los gastos medios por estaciones según los datos de actividad y distancia recorrida de los lince marcados en el presente estudio, y hemos aplicado la relación de frecuencias de aparición de las tres especies tipo de la dieta del lince en Doñana. Según estos datos, un lince de tamaño medio (12 kg) consumirá anualmente: 321 conejos, 22 anátidas y 0.9 ungulados, que se repartirán en 104 conejos y 11 anátidas durante la primavera, 115 conejos y 4 anátidas en verano y 102 conejos, 7 anátidas y 0.9 ungulados en el otoño-invierno.

5.4.- DISCUSION

Generar un modelo fidedigno que permita estimar los requerimientos energéticos y tróficos de un animal silvestre en libertad es una tarea compleja, ya que existen muchos factores difíciles de cuantificar. A estas dificultades cabe añadir las derivadas de trabajar con especies en peligro de extinción, como ocurre con el lince ibérico, pues generalmente en estos casos la experimentación con animales cautivos es imposible o permite trabajar con tan sólo uno o dos ejemplares. De esta manera, muchos de los datos tienen que ser extrapolados de especies próximas (filogenéticamente hablando) que tengan hábitos similares (en nuestro caso lince ibérico-lince rojo). Por otro lado, conviene que los trabajos vayan encaminados al menos en parte a la obtención de una base científica imprescindible para aplicar, a corto y medio plazo, medidas de conservación y manejo de la especie, de cara a aumentar su distribución y densidad poblacional.

La discusión de este capítulo tendrá dos enfoques. En primer lugar se realizará un

análisis comparativo del modelo utilizado con otros usados por diferentes autores; por otro lado se evaluarán las consecuencias ecológicas derivadas del desarrollo del modelo.

Dentro del primer apartado se discutirán varias de las asunciones del modelo que, de ser equivocadas, podrían modificar las estimaciones del gasto energético diario y por tanto de los requerimientos tróficos. Al mismo tiempo se justificarán las razones de haber utilizado dichas asunciones. A continuación se compararán las estimaciones de nuestro modelo con otros estudios realizados sobre varias especies de carnívoros. Para terminar, se realizará una comparación de los requerimientos tróficos de los lince en Doñana con los de otras especies de lince, sobre todo el lince rojo.

En el segundo apartado se discutirán las posibles interpretaciones evolutivas derivadas del modelo generado para el presente estudio.

5.4.1.- Asunciones utilizadas en el modelo predictivo para la estimación del gasto energético diario.

El modelo incluye asunciones, que de no ser ciertas podrían cambiar significativamente los resultados. Las principales son; mantenimiento del peso constante a lo largo del año; el lince vive en termoneutralidad; respecto al ambiente, la estimación del coste debido a la caza; la estimación del coste de comer las presas cazadas; etc...

5.4.1.1.- Mantenimiento del peso constante a lo largo del año.

El aumento o pérdida de peso se manifiesta por la acumulación o movilización de las reservas corporales (grasas), dependiendo a su vez del balance entre los gastos debidos a las actividades diarias y el aporte energético que supone la ingestión del alimento. En nuestro modelo, se ha supuesto que los lince adultos ni ganan ni pierden peso a lo largo del año.

Sin embargo, de los resultados obtenidos en el campo (horas dedicadas al descanso y distancias recorridas) se denota una cierta estacionalidad en los gastos energéticos de determinados lince (Cuadro 5.5). El verano es la estación con menores gastos ya que las distancias recorridas son más pequeñas y el tiempo de descanso es mayor (Figura 5.3). Si, además, tenemos en cuenta que desde finales de la primavera hasta ya entrado el verano la densidad de conejos es máxima (Kuffner, 1986; Rau, 1988; Beltrán, 1988), coincidiendo con el momento de mayor predación sobre este lagomorfo (94.6% de la dieta), cabe predecir un aumento de peso debido a la acumulación de reservas. Durante el otoño-invierno las distancias recorridas son superiores y menor el número de horas de descanso; además, la disponibilidad de conejos disminuye (Beltrán, 1988), teniendo el lince que ampliar el espectro trófico hacia las anátidas (8.5%) y ungulados (7.4%) (Cuadro 5.13). Cabe suponer, por tanto, que en esta estación se produzca una pérdida de peso por catabolismo de las grasas.

A pesar de esta hipotrófica variación estacional en el peso, no es descabellado postular que el balance anual promedio tiende a ser nulo. En el presente estudio se ha visto que las variaciones en el peso de los ejemplares adultos con varias recapturas han sido muy poco significativas (ver métodos). A título de ejemplo, el lince LH01 ha sido capturada en 4 ocasiones pesando 9.7 (29-11-85), 10.6 (15-01-87), 12.3 (06-02-87) y 10.9 (14-10-87). El peso de 12.3 se debe a que acaba de comer el conejo utilizado de cebo, que rondaba los 2 kilos de peso. El lince LH04 ha sido capturado en 2 ocasiones en el plazo de 1 año pesando 10 (03-02-85) y 9.8 (29-01-86) kilogramos. Para nuestros análisis, en estos casos hemos calculado la media de todos los pesos obtenidos en las recapturas. Tan sólo hay dos ejemplares durante el tiempo en que se llevó a cabo el presente estudio en los que se han presentado variaciones apreciables en el peso entre recpturas. El primero, es el caso de ejemplares juveniles en los que se ha tenido en cuenta el coste del crecimiento, como el del

lince LM03 que pasó de 6.1 kg (02-12-85) a 9.9 kg (25-11-86) en 11 meses y posteriormente este ejemplar fué atropellado en la carretera pesando 11.3 kg (12-08-88 Ferreras, com. pers.). El segundo, es el caso del linco adulto LM05, que perdió casi 3 kilos desde 1983 (15.4 kilos, datos de Beltrán, 1988) a 1986 (12.5 kilos), por motivos ya comentados en otros apartados (heridas de peleas, desplazamiento de su territorio y avanzada edad). Beltrán (1988) tampoco encontró diferencias significativas en los pesos de los linceos muestrados con sucesivas recapturas en Doñana entre los años 1983-1986.

5.4.1.2.- Termoneutralidad.

El coste de la termorregulación de los linceos en Doñana se ha asumido como nulo, ya que las temperaturas mínimas no sobrepasan los límites de termoneutralidad establecidos por Mautz y Pekins (1989) mediante experimentación con el linco rojo. Estos autores han calculado las temperaturas críticas mínimas (T_{cm}) de los linceos rojos de manera estacional, siendo éstas de; 5, 12.5, 7.7 y -2.2 °C en primavera, verano, otoño e invierno, respectivamente. Sin embargo, con anterioridad Gustafson (1984) había estimado mediante experimentación la T_{cm} de los linceos rojos en invierno, en +8 °C. De considerar este valor, habría que incluir un coste para bastantes días del invierno. También mediante experimentación se han calculado las T_{cm} de otros carnívoros, variando entre los 35 °C de la comadreja (Mustela nivalis) (Brown y Lasiewski, 1972) y 10 °C en el dingo (Canis dingo) (Shield, 1972), hasta los -25 °C de una marta americana (Martes pennanti) (Powell, 1979). Este amplio rango de variación de la T_{cm} obedece a la forma y tamaño de los animales y al tipo de clima donde viven. Esto ha sido demostrado mediante experimentación con determinados carnívoros de zonas desérticas, como el coyote (Canis latrans), el zorro del desierto (Vulpes macrotis) y el dingo, cuyos rangos normales de termoneutralidad varían entre

los 10 y 26 °C. Tras un proceso de aclimatación, Shield (1972) consiguió rangos mucho más amplios para el coyote y el dingo, llegando a gastar los ejemplares aclimatados el 17% menos que los no aclimatados a temperaturas próximas a los -20 °C.

Por otro lado, si calculamos la temperatura crítica mínima mediante la ecuación de McNab (1970) en base al peso de los lince objeto de estudio oscilaría, para los individuos adultos, entre los 1.4 y -2.5 °C, temperaturas inferiores al promedio de las medias mínimas de la zona. En el caso de los jóvenes, determinados días de bajas temperaturas existiría un coste energético de la termorregulación, ya que la ecuación de McNab (1970) para un ejemplar de 5 kilos sería de 7.5 °C. De todas formas, el uso apropiado del habitat y la actividad, así como determinadas posturas al dormir (enroscándose; Powell, 1979) minimizarían este gasto.

5.4.1.3.- Coste de cazar.

El coste metabólico de cazar una presa varía enormemente con las circunstancias particulares de cada caso (no sólo depende del tipo de presa, sino que influye, el hábitat, la meteorología, el propio individuo, etc) por lo que resulta difícil de modelar. Este coste ha sido estimado por la ecuación de Calder (1984). En primer lugar, a efectos del modelo hemos estimado por igual el coste de cazar cualquiera de las presas habituales (conejos, anátidas y ungulados). Resulta evidente que no es lo mismo cazar un conejo que un gamo, ya que la energía necesaria para derribar una presa de ese calibre es muy superior a la de la captura del conejo. Sin embargo, como la frecuencia de aparición de gamos en la dieta del lince es muy exigua en comparación con el número de conejos, en un modelo de tipo general podemos obviar el problema. Powell (1979) establece diferencias en el coste de la caza para la marta americana según el tipo de presa: (liebre de las nieves, Lepus americanus, o puercoespines,

Erethizon dorsatum), pero en general el coste sólo representa el 5% del gasto total diario. En nuestro caso la caza representaría el 2.5%.

Como se ha descrito con anterioridad, el lince es un carnívoro que caza al rececho (Valverde, 1957; Delibes, 1980), acercándose a la presa y desarrollando a una distancia próxima la máxima velocidad para sorprenderla. Si falla en el intento no intenta la persecución. De esta manera, se ha supuesto que el tiempo invertido por el lince en cazar un conejo es de 30 segundos. Por otro lado, hemos estimado de manera arbitraria un éxito de caza del 25%. Este valor se sitúa en el rango de las estimaciones del éxito de caza de otros lince. Así, Brand et al. (1976) y Parker et al. (1983) lo estiman entre el 9 y el 36% para el Lynx canadensis, y Pullianen e Hiypia, (1975; en McCord y Cardoza, 1982) en el 40% para Lynx lynx en Finlandia, aunque en estas especies de distribución septentrional el éxito de caza está altamente influenciado por la cantidad de nieve en el suelo (Haglund, 1966; Nellis y Keith, 1968).

5.4.1.4.- Coste de comer.

El coste metabólico de comer se ha equiparado al de la locomoción a una velocidad media, considerando en todos los casos el tiempo invertido por el lince en comer un conejo (50 minutos). El tiempo medio invertido en comer varía con el tipo de presa; así, cuando el lince mata un gamo puede llegar a permanecer varios días próximo a la presa comiendo de ésta de vez en cuando (Beltrán, 1988; presente estudio). Sin embargo, como ya se ha comentado en el apartado anterior, el número de gamos matados y comidos por el lince es bastante pequeño. De manera similar a la del presente estudio, Ackerman et al. (1986) estiman el coste de comer en los pumas de dos maneras, una de forma "pausada", integrándolo dentro del gasto de dormir, y otra de manera "vigorosa" integrándolo dentro del gasto de la

locomoción. Con todo, estos autores no calculan de manera precisa el tiempo invertido en esta actividad.

5.4.1.5.- Otras asunciones.

Se ha supuesto a efectos del modelo que los lince en Doñana no trepan. Esta asunción es cierta de manera general, aunque existen varias observaciones anecdóticas de lince trepando a los árboles. Durante el periodo del presente estudio se vió dos veces a los lince trepando. Una de ellas LM03 trepó a un alcornoque (posiblemente para dormir, entre las 03:00 y las 06:00 horas solares en el mes de julio). En otra observación la hembra LH01 fué observada descansando en la bifurcación del tronco de un alcornoque durante dos horas en un día de verano, posiblemente buscando la sombra, aunque otra de las posibles interpretaciones (difícil de demostrar, pero que el personal de guardería arguye) es que los lince trepan a los árboles durante la primavera y verano en las horas de descanso como medio para huir del ataque de parásitos externos (garrapatas fundamentalmente) que son muy abundantes en esta época.

Otra de las asunciones del modelo es que los lince, cuando cazan una presa, la consumen; sin embargo, observaciones en el campo han probado que en determinadas circunstancias, como cuando afecta la mixomatosis a los conejos, los lince llegan a cazar ejemplares enfermos y no consumirlos. En varias ocasiones lince marcados cazaron conejos enfermos y jugaron con ellos, y concretamente en una de las observaciones la hembra LH02 se mantuvo jugando con el conejo durante casi una hora, para luego dejarlo vivo. Posteriormente cazó otro conejo que si consumió (Aldama y Delibes, 1991_b).

5.4.2.- Comparación de nuestras estimaciones con los resultados de otros estudios.

Dentro del orden de los carnívoros, los félidos presentan mayores tasas metabólicas, en parte asociada a tener hábitos depredadores especializados y a la caza en solitario (a excepción de algunos félidos más o menos sociales, como el león y el guepardo), lo cual, a su vez, está relacionado con un gran desarrollo de la musculatura esquelética (Calder, 1984).

Aunque existe una cierta variación de los valores de la TMB dentro de los félidos (ya que esta familia agrupa a especies de muy diferente talla), los de tamaño pequeño y medio tienden a presentar una tasa metabólica basal (TMB) superior a la de los grandes (McNab, 1989).

La TMB ($69.97 \text{ kcal/kg}^{0.75} / \text{día}$) del lince ha sido estimada mediante la ecuación de Kleiber (1961), que se ajusta a los valores calculados mediante experimentación con el lince rojo por Gustafson (1984) ($71 \text{ kcal/kg}^{0.75} / \text{día}$), aunque algo inferiores al promedio obtenido por Mautz y Pekins (1989) ($79 \text{ kcal/kg}^{0.75} / \text{día}$), pero dentro del rango de valores calculados por estos autores ($69-88 \text{ kcal/kg}^{0.75} / \text{día}$). Estas variaciones se acentúan más aún en mustélidos, donde Brown y Lasiewski (1972) y Powell et al. (1985) reconocen un coste superior en un 16% al previsible por la ecuación de Kleiber (1961), y por otro lado Corts y Lindzey (1984), mediante experimentación con el puma (Felis conolor), obtuvieron valores superiores entre un 10 y un 20%.

McNab (1989) ha recopilado información sobre la tasa metabólica basal de 43 especies de carnívoros, 7 de los cuales son félidos de diferentes tamaños y hábitos. Las TMB de estos félidos oscilaron entre los $44.5 \text{ kcal/kg}^{0.75} / \text{día}$ del Felis wieddi a los $90.71 \text{ kcal/kg}^{0.75} / \text{día}$ del lince rojo (este dato, netamente superior a los antes mencionados, podría estar condicionado por proceder de un sólo ejemplar y además joven), quedando por tanto nuestros valores calculados por la ecuación de Kleiber (1961) dentro del rango de variación de los

recopilados por McNab (1989).

Este mismo autor ha señalado que aunque el peso del animal es la variable que más influye en la TMB, con el 67%, otros factores tales como los hábitos alimenticios (13%), el clima (9%) y el nivel de actividad (4%) también contribuyen a explicar el amplio rango de variación existente en las tasas metabólicas dentro de los carnívoros.

El coste de la locomoción ha sido calculado por la ecuación de Taylor et al. (1970), utilizada por muy diversos autores, en general con bastante éxito. Taylor et al. (1974) obtuvieron con el guepardo (Acinonyx jubatus) y Cortis y Lindzey (1984) con el puma valores muy próximos a los esperados. Sin embargo, en el caso de grandes carnívoros como el león africano (Panthera leo) (Chassin et al., 1976) y el oso polar (Ursus maritimus) (Oristland et al., 1976) se obtuvieron experimentalmente valores muy superiores a los que predecía la ecuación de Taylor et al. (1970). Ello podría deberse al gran desarrollo de la musculatura esquelética y el reducido aerodinamismo de estas especies. Hurst et al. (1982) atribuyen estas desviaciones a un compromiso entre la forma del cuerpo y las exigencias de la termorregulación, economía del transporte y estrategias de caza.

En torno a las estimaciones experimentales del coste de la locomoción, Altmann (1987) ha señalado la existencia de errores sistemáticos por subestimaciones al calcular la distancia recorrida en una cinta mecánica y no tener en cuenta las recorridas por los animales en libertad y el gasto energético debido a los cambios de velocidad y dirección. En este sentido, nuestros resultados se ajustarían bastante a la realidad, ya que están basados en estimaciones de la distancia total recorrida (DTR) durante ciclos de 24 horas de animales en libertad.

El promedio del gasto energético diario (GED) estimado en base a los datos de los linceos muestreados resulta bastante superior en el caso del macho (970 kcal/día) que en el de

la hembra (740 kcal/día). Este resultado podría variar si no se hubieran tenido en cuenta los datos de Beltrán (1988), pues en el presente estudio tan solo se pudieron obtener datos suficientemente prolongados de 2 ejemplares machos adultos; LM09 y LM05. El primero no mantuvo los patrones de actividad característicos de los machos, probablemente por no ser un ejemplar plenamente establecido, y el segundo era en 1986 un ejemplar senil desplazado de su territorio.

Por otro lado, existe una cierta estacionalidad en los gastos energéticos de los lince objeto de estudio, siendo el verano la estación con menor gasto tanto en los machos como en las hembras. Sin embargo, en el caso de los machos es la primavera la estación con mayor demanda energética (1026 kcal/día), contra la presunción de que ocurriría en el otoño-invierno, debido al celo. Muy probablemente durante el presente estudio el celo (momento en que los machos se mueven más) se pudo retrasar unos meses, pasando a ocurrir entre febrero y marzo, hecho ya comentado en el capítulo anterior, y vendría a ratificarse con el nacimiento de las crías de la hembra LH01 durante el mes de junio de 1988. Sin embargo, durante el periodo 1983-1984 en el que Beltrán (1988) siguió los movimientos del macho LM05, el aumento de las distancias recorridas y la disminución de las horas de descanso se produjo durante el invierno.

Los costes calculados para el lince LM05 durante 1983 (136 kcal/kg^{0.75}/día, 122 kcal/kg^{0.75}/día, 133 kcal/kg^{0.75}/día, en primavera, verano y otoño-invierno respectivamente) serían muy similares a los costes obtenidos para el macho de lince rojo por Gustafson (1984), que consideró el invierno como la estación con mayores requerimientos energéticos en el macho (141 kcal/kg^{0.75} /día).

Para el caso de las hembras, la estación con mayores gastos en el presente estudio es el otoño-invierno (136 kcal/kg^{0.75}/día), debido a que no se consideran los costes de la

reproducción. Gustafson (1984) estima que junio es el mes con mayores requerimientos energéticos ($199 \text{ kcal/kg}^{0.75}/\text{día}$), debido a que es en este momento cuando se produce la máxima demanda de leche en los cachorros, mientras que los menores gastos se producen en verano con $118 \text{ kcal/kg}^{0.75}/\text{día}$. En el capítulo 4.4 se estimará el coste que supone para la hembra la reproducción y crianza de los cachorros y se comparará con los datos obtenidos por Gustafson (1984).

5.4.3.- El modelo para la utilización de la energía procedente de las presas.

El haber trabajado sólo con un lince en cautividad para estimar los patrones de utilización de la energía, supone un cierto lastre a la hora de generalizar. Aún así, como se verá a continuación, los patrones de utilización de la energía de las presas por parte del lince cautivo quedan dentro del rango de las estimaciones realizadas por otros autores con una amplia variedad de carnívoros.

5.4.3.1.- Biomasa consumida de las presas.

Delibes (1980), mediante experimentación en cautividad con una hembra de lince de 8 kg de peso, describió los patrones de consumo de las presas más frecuentes en la dieta de este felino. Los valores obtenidos son muy similares a los del presente estudio. Cuando el lince consumió conejos siempre abandonaba el contenido intestinal, y en promedio no consumió el 13.6% de la biomasa (12.3% en el presente estudio); en el caso de las anátidas el autor citado menciona dos observaciones de gansos y una de ánade real matados por lince en libertad: en todas las ocasiones las presas fueron desplumadas y los cuerpos estaban prácticamente comidos, a excepción de las alas. Sin embargo, durante nuestra experimentación con el lince cautivo con una dieta de ánades reales, los devoró con menos intensidad,

consumiendo las pechugas, parte del cuello y al menos un muslo o pata. Siguiendo con nuestro estudio, de la paletilla ofrecida al lince durante la experimentación, éste consumió 1260 gramos, valor muy similar a los 1000-1250 grs diarios estimados por Delibes (1980) cuando los lince en libertad comen de un ungulado. También de las observaciones de campo durante el presente estudio se pudo ver como los lince consumen de una vez una pata, permaneciendo junto a la presa varios días.

Estas pautas de consumo son similares a las de otros lince. Nellis y Keith (1968) describen como los intestinos, patas traseras y jirones de piel son los únicos restos de las liebres comidas por lince canadienses. Haglund (1966) cita el mismo tipo de restos cuando el lince boreal en Suecia se alimenta de liebres. En el caso de los ungulados, el patrón es muy similar al de otros lince, donde los cuartos delanteros y traseros son las partes corporales más frecuentemente consumidas por los lince rojos (Matson, 1948), aunque en el caso de ungulados recién nacidos (con un peso menor de 7 kg) pueden llegar a consumirlos casi por entero, dejando jirones de piel y tripas (Laffitte, com. pers.). De igual manera Beale y Smith (1973) mencionan como los lince rojos consumen recetales, aunque estos dejan intacta la cabeza.

5.4.3.2.- Contenido energético de las presas.

En los cuadros 5.14 y 5.15 se comparan los porcentajes de materia seca y contenido energético de las presas obtenidos en el presente estudio con los de estimados por otros autores. El porcentaje de materia seca varió según el tipo de presa: 33% en el conejo, 35% en el ganso y 40% en el gamo, en general algo superiores a los porcentajes calculados por otros autores. Por otro lado, el contenido energético o energía bruta fué algo menor que lo esperado a juzgar por otros trabajos (Cuadros 5.14 y 5.15). Probablemente la composición

corporal de las muestras de Doñana sea diferente de la de las presas utilizadas por otros autores (por ejemplo que la presas de Doñana tuvieran menor cantidad de grasas). En este sentido, convendría profundizar más en este tipo de investigaciones, estimando la composición corporal de las presas más abundantes en la dieta del lince y en diferentes épocas del año. Aún así, los valores quedan dentro del rango de variación general (Cuadros 5.14 y 5.15). En todos los trabajos se muestra el elevado contenido energético de la carne de ungulado, que oscila entre los 5.4 kcal/gMS del presente estudio y los 6.51 kcal/gMS estimados por Powers (1984) para el ciervo de Virginia (Odocoileus virginianus). En el caso de los lagomorfos, los resultados del presente estudio (4.6 kcal/gMS) son ligeramente inferiores a los 4.95 kcal/gMS obtenidos por Moors (1977) con la misma especie, aunque similares a los 4.65 kcal/gMS de Golley et al. (1965) con Sylvilagus floridanus y los 4.66 kcal/gMS estimados por Powers (1984) con Lepus americanus.

Cuadro 5.14.- Selección de trabajos en los que se han calculado los porcentajes de materia seca (MS) y energía bruta (EB en kcal/gMS) de algunos lagomorfos .

		LAGOMORFOS				
	Presente estudio	Golley et al. 1965 ^a	Myrcha 1968 ^b	Moors 1977 ^c	Powers 1984 ^d	Fraga et al 1978 ^e
% MS	33	30	33	---	28	43
EB	4.6	4.65	5.68	4.95	4.66	6.5

a Sylvilagus floridanus

b Lepus europaeus

c Oryctolagus cuniculus

d Lepus americanus

e Conejo doméstico

Cuadro 5.15.- Selección de trabajos en los que se han calculado el porcentaje de materia seca (MS) y energía bruta (EB en kcal/gMS) procedente de aves y ungulados.

	AVES		UNGULADOS				
	Presente estudio	Golley et al 1965 (a)	Presente estudio	Golley et al. 1965 (b)	Davison et al. 1978 (b)	Litvaitis y Mautz 1980 (b)	Powers 1984 (b)
% MS	35	27	40	24	29.7	28.1	32.2
EB	5.71	5.66	5.43	5.63	6.36	5.90	6.51

a Pollo

b Odocoileus virginianus

5.4.3.3.- Rendimiento (tasas de digestibilidad y asimilación) energético de las presas.

Los porcentajes de la energía digerida y asimilada por el lince ibérico comparados con los propios de otros carnívoros figuran en el cuadro 5.16. En todas las especies destaca la elevada capacidad de asimilación de la energía consumida, siempre superior al 65% y como media rondando el 70-80%. Los resultados del presente estudio quedan dentro de los valores mínimos del rango de variación de los resultados obtenidos por otros autores para varios carnívoros con diferentes tipos de presas. La energía asimilada con la dieta de conejos (69.8%) se enmarca entre el 84.8% estimado por Golley et al. (1965) y el 62.7 % estimado por Powers (1984) con el lince rojo y dietas de lagomorfos. Sin embargo, los valores obtenidos en el presente estudio para la energía asimilada son inferiores a los obtenidos con otras especies de carnívoros, tales como la marta americana (76.7%) (Davison et al., 1978) y el zorro (76.1%) (Litvaitis y Mautz, 1976) (Cuadro 5.16). La eficiencia digestiva del lince con la dieta de anátidas fué muy alta (89.8%), ya que el lince despluma a estas aves, a diferencia del conejo, del que se come la piel, con lo cual el alimento consumido es más digerible (menos biomasa de heces y menor contenido energético de éstas).

Cuadro 5.16.- Selección de trabajos en los que se han calculado los porcentajes de energía digerida (ED) y asimilada (EA) por diversos carnívoros alimentados con lagomorfos, aves y ungulados.

Especie (referencia)	LAGOMORFOS		AVES		UNGULADOS	
	ED	EA	ED	EA	ED	EA
<u>Lynx pardina</u> (presente estudio)	79.8	69.8	89.8	79.8	94.9	84.9
<u>Lynx rufus</u> (Golley et al. 1965)	91	84.8	90	79	90	79.5
<u>Lynx rufus</u> (Powers 1984)	77.3	62.7			95.4	85.8
<u>Martes pennanti</u> (Davison 1978)	90.9	76.7			92.9	87.9
<u>Vulpes vulpes</u> (Litvaitis y Mautz 1976)	85.4	76.1			96.9	87.9
<u>Canis latrans</u> (Litvaitis y Mautz 1980)	88.2	80.6			96.8	84.6

El porcentaje de energía asimilada por el lince ibérico con la dieta de anátidas (79.8%) es muy similar al 79% estimado por Golley et al. (1965) con el lince rojo. La dieta de ungulados se caracteriza por su alta digestibilidad para todos los carnívoros, no bajando la energía digerida del 90%. La energía asimilada por el lince ibérico (84.9%) es muy similar al valor (85.8%) obtenido por Powers (1984) con el lince rojo y ligeramente inferior a la del resto de los carnívoros comparados, a excepción del coyote (84.6%; Litvaitis y Mautz, 1980).

5.4.4.- Requerimientos tróficos.

Delibes (1980), trabajando con un lince en cautividad, estimó los requerimientos tróficos en 569 gr/día (74 gr de comida/kg de lince/día). En el presente estudio los requerimientos tróficos brutos del lince han sido superiores, debido a que los pesos de los linceos muestreados fueron superiores a los de la hembra y los ejemplares muestreados son animales libres. Sin embargo, relacionando los requerimientos tróficos por kilo de lince los valores han sido muy similares. Los requerimientos del macho fueron en promedio de 1054 gr/día (81 gr/kg/día), 804 gr/día (80 gr/kg/día) para las hembras y 784 gr/día (130 gr/kg/día) para los juvenes. Es de destacar que estos últimos necesitan mayor cantidad de alimento por kilogramo de peso para sufragar los gastos que suponen actividades extras, como el juego y el crecimiento. Estimaciones realizadas con otros linceos muestran patrones de consumo equiparables a los nuestros, como los de Saunders (1963) para el lince canadiense (67-76 gr/kg/día) y Brand et al. (1976) (70-108 gr/kg/día, dependiendo de la densidad de liebres). De los trabajos en cautividad con el lince rojo llevados a cabo por Golley et al. (1965) se ha estimado un máximo de ingestión de conejos de 113 gr/kg/día, aunque valores de un 50% podrían ser suficientes para que el lince se mantuviera en su peso.

Powers (1984), trabajando experimentalmente con el lince rojo en cautividad, ha

estimado los requerimientos tróficos anuales para este lince (para un peso medio de 11 kg) en 3.25 ciervos, 264 liebres ó 8575 pequeños mamíferos (del tamaño de un ratón). A este respecto, Delibes (1980) cifra en 262 conejos, 9 ciervos, 14 pequeños mamíferos, 31 patos, 7 perdices y 12 aves (diferentes a las ya mencionadas) los requerimientos tróficos del lince ibérico en cautividad. En nuestro estudio los requerimientos tróficos anuales para los lince en libertad han diferido a los estimados por Delibes (1980) con 373 conejos, 26 anátidas, y 1 ungulado para el macho adulto y 283 conejos, 19 anátidas y 0.8 ungulados para una hembra adulta excluyendo la reproducción.

Por otro lado, con los datos obtenidos en el presente estudio hemos realizado simulaciones del gasto energético diario para un abanico de pesos de los lince en el área de Doñana, teniendo en cuenta tres tipos de comportamientos teóricos: uno de máxima actividad y distancias recorridas (HI = 3 horas y DTR = 19 km), otro de actividad y distancias recorridas medias (HI = 10 horas y DTR = 8 km) y por último un tercero de actividad y distancias recorridas mínimas (HI = 19 horas y DTR = 1 km). De esta manera, se ha obtenido una franja de predicción del gasto que oscilaría entre las 200 kcal/día y las casi 1500 kcal/día. En base a estos datos hemos calculado los requerimientos tróficos en gramos día, cuyos valores quedan enmarcados entre los calculados por los autores antes citados para el lince rojo y el canadiense (Figura 5.3).

5.4.5.- Algunas consideraciones ecológicas y evolutivas derivadas del modelo.

El modelo utilizado para la estimación del gasto energético diario junto con el del rendimiento energético de las presas consumidas, además de aportar información sobre los requerimientos tróficos de los lince en Doñana permite, desde un punto de vista más conceptual discutir una serie de interpretaciones ecológicas sobre la evolución del lince

ibérico. Estas se basan en la relación tamaño corporal/selección de presa y energía invertida en la búsqueda y captura de la presa/ aporte energético de la presa consumida, como factores condicionantes de esa evolución. Esta relación ha sido descrita por varios autores como una de las características más claras en la evolución y especiación de los félidos (Leyhausen, 1979; Eisenberg, 1981 y 1986; Emmons, 1987; Kiltie, 1988) y otros carnívoros (Rosenzweig, 1966; Van Valkenburgh, 1988 y 1989). Sin embargo, en el caso de los félidos al ser en su mayoría cazadores solitarios (Ewer, 1973; Eisenberg, 1981; Gittleman, 1989) han evolucionado hacia una mayor especialización trófica, condicionando su tamaño corporal, y una serie de estructuras especializadas (gran desarrollo de la musculatura esquelética, poderosas uñas retráctiles, y gran desarrollo de la muela carnívoras) para la captura y consumo de la presa.

En el caso del lince esta especialización está apoyada por estudios paleontológicos (ver introducción) en los cuales se destaca como los ancestros del lince ibérico redujeron su tamaño corporal durante el Villafranchense, cuando predaban sobre el ancestro del conejo (Oryctolagus), y así evitaron la competencia con otros félidos simpátridos (Kurtén, 1968; Werdelin, 1981 y 1987), como era el caso del lince boreal, que ha mantenido hasta la actualidad un mayor tamaño corporal alimentándose fundamentalmente de ungulados (Delibes, 1980; Pullianen, 1980; Breitenmoser y Haller, 1987).

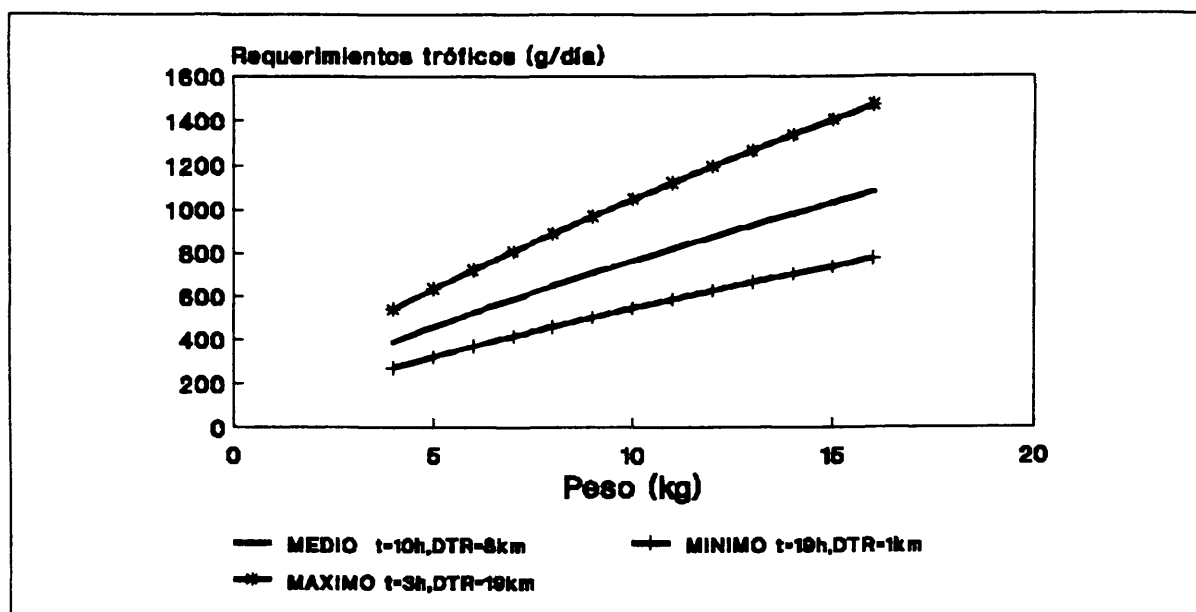
Desde el punto de vista del balance energético, se puede separar un punto óptimo entre la energía perdida en la búsqueda de la presa y su posterior captura con la energía que esta le ofrece (Valverde, 1967; Lessells y Stephens, 1983). En este caso, y a primera vista, podría interpretarse que probablemente la presa más conveniente para el lince fueran los jóvenes ungulados como sus congéneres europeos.

De hecho, suponiendo que para cazar un ungulado (gamo o ciervo) un lince necesitara

5 intentos de 30 segundos, que una vez alcanzada la presa el tiempo invertido en matarla fuera de 3 minutos y que además, una vez matada, arrastrara la presa 50 metros (conducta habitual para esconderla y comer de ella tranquilamente. Delibes, 1980; Beltrán, 1988; observaciones del presente estudio) el tiempo total invertido en esta actividad sería de 15,5 minutos con el máximo gasto energético. Con estas asunciones el coste de cazar un gamo para un lince de 12 kilos de peso supondría 185 kcal que sumadas a las 834 diarias serían 1019 kcal. Como ya se describió, el lince, cuando mata un gamo, puede llegar a permanecer hasta 3 días comiendo de él y estimamos que llega a ingerir hasta 5 kilos de carne, que le aportarían 7512 kcal. Sumando los gastos diarios de los tres días serían 1019 kcal del primero (que serían los gastos habituales, más la captura de la presa) más los 450 kcal del segundo y tercer día (Figura 5.4, gasto energético mínimo para un lince medio de 12 kilos), tenemos que el lince obtendría un beneficio de 5593 kcal, lo que le permitiría permanecer al menos 4 días sin alimentarse.

Sin embargo, la aparente ventaja energética que supone la predación sobre ungulados no se corresponde con su porcentaje en la dieta del lince. Ello es debido probablemente a que la caza de un gamo supone un alto riesgo, ya que es una presa bastante más pesada que el lince y con capacidad de defenderse. De hecho, realizada la autopsia a uno de los linceos encontrados muertos en Doñana, reveló que murió como consecuencia de la rotura de una costilla clavada en el pulmón, causada supuestamente por una coz, de un ciervo o gamo (Beltrán, 1988). Con el lince rojo, Fuller et al. (1985) han citado casos de muerte por las heridas causadas al intentar dar caza a un puercoespín. En el puma, especie de tamaño corporal mayor que el lince y que se alimenta habitualmente de ungulados (Ackerman et al. 1986), existen varias citas de ejemplares muertos por las heridas causadas por sus posibles presas al defenderse del ataque (Hornocker, 1970).

Figura 5.4.- Predicción de los requerimientos tróficos de los lince de Doñana en gramos/día, considerando distintos pesos y 3 tipos de comportamiento: actividad mínima (HI=19 horas, DTR=1 km), media (HI=10 horas, DTR=8 km) y máxima (HI=3 horas, DTR 19 km).



Por otro lado, e independientemente de las posibles ventajas/desventajas de la captura de los ungulados hay que tener en cuenta que el lince predica básicamente de los gamos del año y chivarros (ejemplares de la anterior primavera) ya que son los más vulnerables (ver Delibes, 1980) y la distribución de estos en Doñana es restringida (muy asociada a la Vera), de manera que no todos los lince del Parque tendrían la posibilidad de cazar un gamo.

Para el lince ibérico, en consecuencia, la presa óptima es el conejo, ya que con las técnicas de caza que utiliza es una presa fácil de capturar, apenas supone riesgo y su aporte energético es el suficiente para sufragar los gastos invertidos en las actividades diarias. Más aún, considerando un lince de peso medio 12 kg, con un promedio de 10 horas de inactividad

y 7 kilómetros recorridos, el gasto energético diario (GED) sería de 857 kcal/día lo que equivaldría a un conejo diario asumiendo una dieta exclusiva de estos lagomorfos.

5.5.-SINTESIS Y CONCLUSIONES

Se ha generado un modelo para calcular el gasto energético del lince ibérico en libertad y otro para medir la eficiencia alimenticia de la especie con las presas más comunes de la dieta.

5.5.1.- Modelo predictivo para la estimación del gasto energético.

Este modelo se basa en la adición de los gastos mutuamente excluyentes que proceden de las distintas actividades, y es aplicable a animales que no llevan a cabo actividades reproductoras. Los gastos tenidos en cuenta han sido dormir, moverse (locomoción), cazar y comer en los adultos, mientras que en los jóvenes se han considerado además los gastos derivados del crecimiento y el juego. Los costes de cada una de las actividades consideradas han sido estimados a partir de ecuaciones alométricas en función del peso del animal, y considerando los tiempos de descanso y las distancias recorridas que se han obtenido de los seguimientos intensivos de los linceos radiorastreados.

5.5.2.- Gasto energético diario.

De las actividades consideradas podemos decir que el lince, en promedio, debe el 24% del gasto energético diario a descansar, el 67% a desplazarse, el 2.8% a cazar y el 4.6% a comer.

Los machos adultos gastan en promedio 970 kcal/día, las hembras 740 kcal/día y los jóvenes 722 kcal/día. En general, existen pocas variaciones estacionales. Machos y hembras

presentan menores requerimientos durante el verano, mientras que los jóvenes es precisamente en el estío cuando incurren en mayores gastos.

5.5.3.- Modelo para la estimación del aprovechamiento energético de la presa.

Con este modelo se pretende estimar la oferta energética que supone una presa para su consumidor. Para ello, la biomasa fresca ingerida se convertirá en energía consumida, que pasará a energía digerida (tras eliminarse parte con las heces) y de ahí a energía asimilada (tras perderse parte con la orina).

5.5.4.- Rendimiento energético de las presas.

Se han escogido las tres presas más comunes en la dieta del lince: conejo (86.9%), anátidas (10.1%) y ungulados (3.5%).

El aporte energético de cada tipo de presa fué de 4.6, 5.71 y 5.43 kcal/g MS para conejo, anátida y ungulado respectivamente.

La digestibilidad (energía digerida/energía consumida) fué del 79.8% con una dieta de conejos, 89.3% con una dieta de anátidas y 94.9% con una dieta de ungulados. Por tanto la energía asimilada (restando el 10% de la energía consumida, como energía perdida en la orina) ha sido de 69.8% para la dieta de conejos, 79.3% con una dieta de anátidas y 84.9% con una de ungulados.

En definitiva, de un conejo de peso medio 900 gramos el lince asimila 828 kcal, de una anátida de peso 1 kilo asimila 1339 kcal y de una paletilla de gamo asimila 2504 kcal.

5.5.5.- Requerimientos tróficos.

Relacionando el gasto energético con la energía asimilada de cada presa y el porcentaje de aparición de estas en la dieta obtenemos una estimación de los requerimientos tróficos.

Un macho adulto necesitará consumir anualmente 373 conejos, 26 anátidas y 1 ungulado para tener un balance energético nulo. Por su parte la hembra necesitará 283 conejos, 19 anátidas y 0.8 ungulados, y los juveniles consumirán 265 conejos, 18 anátidas y 0.6 ungulados.

Por último, un lince de peso medio (12 kg), consumirá anualmente 321 conejos, 22 anátidas y 0.9 ungulados.

5.5.6.- Algunas consideraciones ecológicas y evolutivas derivadas del modelo.

El modelo utilizado da pie a una serie de interpretaciones ecológicas basadas en la relación tamaño corporal/selección de presa y captura de la presa/aporte energético, como factores condicionantes de la evolución de los félidos y en particular del lince. En el primer caso, la mayoría de los félidos han desarrollado como cazadores solitarios, una serie de estructuras especializadas (uñas retráctiles, muela carnícora...) para la captura y consumo de presas que a veces les superan en tamaño. En el segundo caso, se puede establecer un compromiso óptimo entre la energía invertida en buscar y capturar la presa y la que ésta ofrece. En este sentido, nuestro modelo predice que el gasto energético diario de un lince de tamaño medio y con actividades promediadas (857 kcal) será prácticamente igual que la energía asimilada de un conejo (828 kcal). Podría existir, por tanto, una selección hacia una presa/ración diaria, al menos en áreas donde la carne se conserva en buen estado poco tiempo. Esta especialización está apoyada por estudios paleontológicos, en los que se describe no sólo

que los antepasados del lince redujeron su tamaño corporal durante el Villafranquiense al especializarse en la predación de lagomorfos, evitando así la competencia con otros félidos (como el Lynx lynx), que predaban básicamente sobre ungulados, sino también que el tamaño del lince ibérico se redujo al tiempo que los hacía el tamaño de los conejos.

CAPITULO 6

ECOLOGIA REPRODUCTIVA

6.- ECOLOGIA REPRODUCTIVA

6.1.- INTRODUCCION

Para la mayoría de los animales superiores, la reproducción supone una serie de cambios conductuales orientados a la supervivencia de los hijos. En el caso de un carnívoro solitario como el lince, la hembra tiene que correr a cargo del cuidado y manutención de los cachorros, además del mantenimiento del territorio. Esto supone una carga energética muy significativa, que la obligará a optimizar la relación entre la energía invertida en la reproducción y actividades diarias y la obtenida de las presas (Bekoff et al., 1984; Gittleman, 1985). Como podremos ver en este capítulo, la hembra de lince se verá obligada durante la reproducción a disminuir los gastos energéticos propios (menor actividad y menores movimientos no relacionados estrechamente con la crianza de los cachorros), vivir en áreas con abundancia de presas y aprovechar al máximo los recursos disponibles. Además, tendrá camadas con pocas crías (Kleiman y Eisenberg, 1973; Powell y Leonard, 1983; Oftedal y Gittleman, 1989).

Se conoce poco del comportamiento reproductivo del lince ibérico, debido principalmente a que es una especie esquivada, con tendencia a la actividad nocturna y además muy escasa. Valverde (1957) cita varias informaciones de guardas del Parque Nacional de Doñana sobre avistamientos de lince con crías. Concretamente, menciona 15 observaciones de las que obtiene las siguientes conclusiones:

- El celo es en invierno, preferentemente en el mes de enero, aunque en algunos casos puede ser en noviembre.

- El tamaño promedio de camada es de 2, con rangos de 1-5.

- La sex-ratio de los cachorros es 50:50

- La sex-ratio de los cachorros es 50:50

- Los lugares de cría son los brezos muy tupidos y troncos huecos de alcornoque, habiendo un caso de un nido de cigüeña.

Posteriormente, con la llegada de la aplicación de las técnicas de telemetría, Beltrán (1988) radioequipó a varias hembras, de las que observó disminuciones temporales significativas en las áreas de campeo, que atribuyó a posibles partos, aunque luego, por diferentes motivos, no pudo comprobarse la existencia de cachorros.

El desconocimiento sobre la reproducción del lince ibérico no se da en otras especies de linces, sobre todo el lince rojo (Felis rufus) (una de las especies de lince más estudiada) y el lince canadiense (Felis canadensis). El lince rojo, al ser una especie ampliamente distribuida por Norteamérica e incluso cazada en la actualidad para el comercio de pieles, ha dado lugar a numerosos trabajos sobre la anatomía del tracto reproductor, tasas de ovulación, partos, tamaño de camada, etc... (ver revisión de Anderson, 1987). Sin embargo, pese a este abanico de conocimientos quedan aún bastantes lagunas en temas ecológicos relacionados con la reproducción, ya que no se han realizado estudios intensivos sobre hembras radiocontroladas.

Durante el tiempo que ha durado el presente estudio hemos radioequipado a 4 hembras adultas, de las cuales sólo una (LH01), nos ha proporcionado datos relevantes sobre el comportamiento durante la reproducción y crianza de los cachorros.

En base a la información obtenida, el objetivo general de este capítulo es aportar una serie de datos de campo que nos permitan generar un modelo para la estimación del esfuerzo energético que supone para la hembra la cría de los cachorros. Por otro lado, a partir de esta información y de la recopilación de datos bibliográficos de otros aspectos relacionados con la reproducción de otras especies de linces, se pretende obtener una visión general de cómo

debe ser el ciclo reproductor de la hembra y el desarrollo de los cachorros.

Los objetivos parciales a cubrir son:

1º.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra.

- Tasas de ovulación
- Edad de la primera reproducción
- Epoca de celo
- Periodo de gestación
- Tamaño de camada
- Tasas de reproducción

2º.- Patrones de actividad y uso del espacio por parte de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros. En este apartado se estudiarán la actividad, movimientos, áreas de campeo y uso del espacio en los siguientes periodos:

- Gestación
- Parto y 1^{er} mes de vida de las crías
- 2º mes de vida de las crías
- 3^{er} mes de vida de las crías
- 4º mes de vida
- Periodo juvenil
- Comparación entre los distintos periodos antes mencionados.

3º.- Algunos datos sobre la biología y comportamiento de los cachorros.

- Nacimiento y características físicas de los cachorros
- Tasas de crecimiento
- Desarrollo y comportamiento espacio-temporal de las crías desde los primeros meses

de vida hasta la independencia nutricional

6.2.- METODOS

Siguiendo el mismo esquema que en la introducción, la metodología empleada en cada uno de los subapartados ha sido la siguiente:

6.2.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra.

Debido a la imposibilidad de contar con cuerpos de lince muertos para diseccionar el tracto reproductor ni ejemplares para experimentar en cautividad, no se ha podido tener conocimiento preciso del ciclo reproductor de la hembra, y por tanto, de determinados parámetros tales como tasas de ovulación, periodo de gestación, peso y desarrollo de las crías en los primeros días de vida, etc, que son necesarios para la aplicación del modelo energético durante la reproducción. En vista de ello, hemos recurrido a la recopilación de información bibliográfica sobre el ciclo reproductor de otras especies de lince, principalmente el lince rojo.

De otros datos tales como periodo de cría, tamaño de la camada, o lugares de cría, si que disponemos de información original basado en datos obtenidos en este estudio con las hembras marcadas con radioemisores y en observaciones del personal que trabaja en el área de estudio.

6.2.2.- Comportamiento de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros.

El comportamiento (sobre todo espacio-temporal) de la hembra LH01 durante el periodo reproductor se ha conocido mediante el seguimiento radiotelemétrico realizado a finales de 1985 y entre los meses de abril y octubre de 1988.

El periodo reproductor de la hembra se ha dividido en 6 etapas; gestación, primer mes de vida de las crías, segundo mes, tercer mes, cuarto mes y periodo juvenil. Como esta

hembra murió a manos de furtivos cuando las crías tenían 4 meses de edad, los datos referentes al periodo juvenil (desde el quinto mes hasta el noveno mes de vida de los cachorros) proceden del seguimiento de esta misma hembra a finales de 1985 cuando se la capturó por primera vez. Casi al mismo tiempo fué capturado su hijo LM03, de cuyo seguimiento proceden los datos referentes al comportamiento de los cachorros durante la etapa juvenil.

Los datos relativos a las horas de inactividad (descanso), distancias recorridas, y patrones de actividad circadiana de la hembra durante la reproducción se han obtenido de los seguimientos intensivos de 24 horas de la hembra LH01 (N= 28) desde abril a octubre de 1988, junto con los seguimientos intensivos de esta hembra en diciembre de 1985. Por otro lado los datos referentes a los patrones de uso del tiempo y del espacio de los cachorros se han utilizado además de los anteriormente mencionados los correspondientes a los seguimientos aplicados al lince LH10 en noviembre-diciembre de 1987. El ciclo circadiano se ha dividido en 4 periodos; amanecer, día, atardecer y noche, de manera similar al del análisis de la actividad, sólo que ajustado a los fotoperiodos de los meses de seguimiento. Además, se ha considerado que los periodos crepusculares están formados por un intervalo de 2 horas (3 localizaciones consecutivas, la hora en que sale o se pone el Sol, la anterior y la posterior; Figura 6.1). Durante este periodo el amanecer se consideró entre las 04 y 06 horas solares, mientras que el atardecer ocurrió entre las 18 y las 20 horas.

Se ha establecido un factor o porcentaje de actividad para cada periodo del ciclo circadiano (F_A), que viene expresado por la probabilidad de encontrar activo al animal en cuestión en un determinado periodo del ciclo (número de localizaciones activo / número total de localizaciones).

Mediante la representación gráfica de la distancia recorrida a cada hora en los periodos

de seguimiento intensivo de 24 horas se han mostrado los patrones de las distancias recorridas por hora (DRH) en cada una de las etapas del ciclo reproductor. Para contrastar la sincronía de las DRH durante el ciclo circadiano entre las distintas etapas de la reproducción, hemos calculado las matrices de similitud mediante el coeficiente de correlación r_s de Spearman (Siegel, 1970; Zar, 1984).

Para la estimación del tamaño y uso diferencial del área de campeo se han utilizado dos tipos de análisis: el mínimo polígono convexo (MPCV) y la media armónica (MA). En la estimación del área de campeo por la MA se han utilizado los contornos del 90%, 75% y 50%. Más información al respecto se puede encontrar en el capítulo general de material y métodos.

6.2.3.- Datos sobre el desarrollo y comportamiento de los cachorros.

Al igual que en el caso de la hembra, parte de la información (peso al nacer de las crías, primera ingestión de alimentos sólidos y primeras etapas del crecimiento) ha sido recopilada de la bibliografía sobre otras especies de lince. Por el contrario, otros aspectos de la biología de los cachorros, como las tasas de crecimiento a partir del segundo mes de vida, relaciones madre-crías, dependencia trófica y patrones de conducta espacio-temporal, se han conocido gracias a las capturas de ejemplares jóvenes, su equipamiento con radioemisores y el correspondiente seguimiento radiotelemétrico.

Para estimar las tasas de crecimiento diario en base al aumento del peso hemos dividido el crecimiento postnatal en dos etapas; la primera abarca hasta los dos meses de vida y la segunda desde el tercer mes hasta la estabilización del peso, que suele ocurrir pasada la madurez sexual.

Figura 6.1.- Esquema de repartición del ciclo circadiano en 4 periodos; amanecer, día, atardecer y noche durante el seguimiento de la actividad de la hembra LH01 en la reproducción y crianza de los cachorros. ATA: atardecer y AMA: amanecer.

Hora solar	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
GESTACION	DIA		ATA		NOCHE						AMA		DIA												
PRIMER MES	DIA		ATA		NOCHE						AMA		DIA												
SEGUNDO MES	DIA		ATA		NOCHE						AMA		DIA												
TERCER MES	DIA		ATA		NOCHE						AMA		DIA												
CUARTO MES	DIA		ATA		NOCHE						AMA		DIA												
JUVENIL	DIA		ATA		NOCHE						AMA		DIA												

Al no disponer de datos para la primera etapa, hemos calculado la tasa de crecimiento del linco mediante una regresión entre el peso de la hembra (kg) y la tasa de crecimiento de las crías (g/día) para 9 especies de félidos de pequeño y mediano tamaño (Ofstedal y Gittleman, 1989).

La recta de regresión estimada para la relación tasa de crecimiento de las crías peso de la hembra es

$$T_{\text{cría}} = 10.37 + 1.17 \text{ PESO}_{\text{hembra}} \quad (6.1)$$

y presenta un coeficiente de correlación $r^2 = 0.76$.

Hemos podido estimar la segunda etapa del crecimiento postnatal mediante los pesos de los ejemplares jóvenes capturados y marcados por Beltrán (1988), los del presente estudio y algunos de los radioequipados por Ferreras (datos inéditos), cuya edad se conocía de manera

bastante aproximada (al poder estimar con bastante exactitud el día de su nacimiento, debido a la captura de la madre antes del parto y posteriormente de las crías a los pocos meses de vida). En otros ejemplares la estima de la edad se ha calculado a partir del estado de la dentición y por cortes de uno de los caninos en aquellos ejemplares que se encontraron muertos (Crowe, 1972; Dix y Strickland, 1986; Jackson et al., 1988). Para estimar, aún groseramente, la edad de los ejemplares de los que no se conocía el día o mes de nacimiento, hemos supuesto de manera arbitraria que el día de nacimiento fué el 15 de abril, ya que el celo normalmente es en enero-febrero.

Los datos de los pesos (Y, en kilos) en relación con la edad se han ajustado a un modelo de crecimiento sigmoideal (Zullinger et al., 1984) basado en la ecuación de Richards (Ricklefs, 1983), cuya fórmula es:

$$Y = L_A / (1 + (L_A - L_0 / L_0) e^{-K X}) \quad (6.2)$$

donde L_A es la asintota de la curva, L_0 es el valor mínimo, K es la constante que caracteriza la curva, y X es la edad del ejemplar en años.

Computarizados los resultados se han obtenido las siguientes ecuaciones, para machos y hembras:

$$Y_{\text{macho}} = 12.8 / (1 + 5.4 e^{-2X}) \quad (6.3)$$

con un coeficiente de correlación $r^2 = 0.92$

$$Y_{\text{hembra}} = 10.1 / (1 + 4.05 e^{-2.5X}) \quad (6.4)$$

con un coeficiente de correlación $r^2 = 0.88$

Los datos referentes al ciclo circadiano, los patrones de actividad, las distancias recorridas y el tamaño del área de campeo, se han obtenido de los seguimientos intensivos de 24 horas, así como de las localizaciones diarias periódicas, tal y como se describe en el capítulo de métodos generales.

6.3.- RESULTADOS

6.3.1.- ALGUNOS DATOS SOBRE LA BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE LA HEMBRA

6.3.1.1.- Tasas de ovulación.

Los lince tienen el útero bicorne y se vuelve turgescente con la llegada del estro. Al contrario que en la mayoría no sólo de los félidos sino de los mamíferos, los corpora lutea de los lince permanecen durante toda la vida (Duke, 1949; Crowe, 1975). Por esa razón se deben distinguir dos tipos: a) aquellos cuerpos amarillentos originados por las ovulaciones más recientes, a los que se ha denominado simplemente "corpora lutea", y b) aquellos persistentes de un color variable (pero generalmente pardo grisáceo), a los que se ha llamado "CLCA" ó corpora lutea de ciclos anteriores (Crowe 1975).

Sin haber experimentado con lince en cautividad resulta extremadamente difícil saber si la hembra de lince ibérico es ovulador espontáneo/inducido y monoéstrico/poliéstrico. Sin embargo, de las observaciones de hembras con crías en el área de estudio, las capturas y los datos de Valverde (1957), se desprende que existen hembras con crías en diferentes épocas del año (comunmente en primavera, pero también en noviembre y diciembre). Estos datos

sugieren que las hembras de lince ibérico pueden ser ovuladoras espontáneas y poliéstricas.

En el caso del lince rojo, Duke (1949) describió cómo, a diferencia de los gatos domésticos, los lince rojos no presentan ovulación inducida por la cópula. Investigaciones posteriores han ratificado esta observación (Crowe, 1975; Fritts y Sealander, 1978) y recientemente Woshner (1988) demostró cómo varias hembras de lince rojo en cautividad ovulaban sistemáticamente sin la presencia de un macho. Por el contrario, Saunders (1961) y Nava (1970) asumen que el lince canadiense es ovulador inducido. Otros félidos de gran tamaño, como el puma y el jaguar (Panthera onca) (Bonney, 1981; Wildt, 1979 respectivamente; en Woshner, 1988), son ovuladores inducidos.

6.3.1.2.- Edad de la primera reproducción.

Las hembras de lince son potencialmente reproductoras antes de finalizar el primer año de vida, según se desprende de los trabajos de Whosner (1988) con el lince rojo. Sin embargo, que la hembra se reproduzca antes o después va a depender también de una serie de factores diferentes, tales como la disponibilidad de alimento, estatus social etc... Durante el desarrollo del presente trabajo, de dos hembras jóvenes hermanas (LH03 y LH10) marcadas en Doñana, una de ellas fué observada (ya no le funcionaba el emisor) con una cría cuando tenía unos 15 meses de edad y la otra no crió hasta el cuarto año de vida. La primera ocupaba un territorio próximo al de la madre (LH01; hembra principal objeto de este estudio) con abundancia de conejos, mientras que la segunda ocupaba un área colindante con pocos conejos, criando tan solo cuando pudo ocupar el área materna (porque LH01 murió).

La hembra del lince rojo suele criar por primera vez entre el primero y el segundo año de vida (Pollack, 1950; Fritts, 1973; Crowe, 1975). No obstante, al igual que hemos argumentado con el lince ibérico, que lo haga antes o después depende en cierto modo de la

cantidad de alimento. Este mismo hecho ha sido descrito por Nava (1970) para el lince canadiense, encontrando que en zonas con abundancia de presas existen mayor número de hembras jóvenes (de 1 año) con corpora lutea.

6.3.1.3.- Epoca de celo.

Los datos de observaciones en el Parque Nacional de Doñana hacen pensar, de manera similar a Valverde (1957), que el celo es principalmente en enero-febrero y el nacimiento de las crías en abril-mayo, aunque puede retrasarse varios meses y producirse el parto en junio, como en el presente estudio, tal y como se ha descrito en el apartado de tasas de ovulación. En zonas como Doñana, donde el clima es relativamente suave y la densidad de presas no sufre cambios muy drásticos, podría producirse el celo en cualquier época del año.

La actividad reproductora del lince rojo en Norte América al igual que la de nuestros lince, es posible que se produzca en cualquier época del ciclo anual, pues se han observado crías en casi todos los meses del año (Duke, 1954; Young, 1958; Gashwiler et al., 1961; Fritts, 1973; Crowe, 1975a). De todas formas, en la mayoría de los casos el celo ocurre entre febrero y marzo y en abril-mayo se empiezan a ver las crías. En el lince canadiense ocurre de manera similar: el celo se produce de mediados de marzo a principios de abril (Nava, 1970). Para el lince boreal Novikov (1962) y Haglund (1966) sitúan el celo entre los meses de febrero y marzo.

6.3.1.4.- Periodo de gestación.

Hemos estimado el periodo de gestación para el lince ibérico en 9 semanas. Existe poca variación al respecto, en casi todas las especies de lince. Así, en el lince rojo se ha estimado un rango que oscila entre los 50 y 70 días (Ewer, 1973; Guggisberg, 1975). Young

(1958) cita 55 días y Beeler (1985) describe una duración de 61.7 días en promedio para 9 camadas de lince rojos en cautividad. En el lince canadiense oscila entre los 60 y 65 días (Hemmer, 1976). Matjuskin (1978) describe un periodo de 60 a 70 días para el lince boreal en Rusia, y Haglund (1966) de 63 a 73 días para estos individuos en cautividad.

6.3.1.5.- Tamaño de la camada.

Varios métodos se utilizan generalmente para calcular el tamaño de la camada: conteos de corpora lutea, cicatrices placentarias, embriones, observaciones en el campo (Valverde, 1957), etc. Frecuentemente los conteos de camadas en el campo son subestimaciones, ya que algunos cachorros mueren antes, justo al nacer, ó a los pocos días de vida, sin poder ser observados.

En el caso del lince ibérico en la comarca de Doñana, el tamaño usual de camada sería 2, según los datos de Beltrán (1988) y del presente estudio. Aún así, podría variar entre 1 y 5 según Valverde (1957).

En el lince rojo, el promedio de crías por camada varía de 1.7 a 3.6 , con una media de 2.7, sin que haya grandes diferencias geográficas (Anderson, 1987). En el lince canadiense el rango es de 3.6 a 4.6 según Brand y Keith (1979) y de 3.4 según Saunders (1961).

6.3.1.6.- Tasas de reproducción.

Las especies de lince generalmente se reproducen una sólo vez por año, ya que sacar las crías adelante supone un periodo de dedicación a ellas lo suficientemente largo (8-10 meses) como para no permitir tener nuevas crías. Sin embargo, se han descrito casos en el lince rojo (Fritts y Sealender, 1978) de dos camadas anuales en zonas concretas del Sur de Norte América, donde los lince de estas regiones parecían tener más CLCA. Ello se podría

deber a ovulaciones tardías en un animal poliéstrico, como lo es el lince rojo, a hembras jóvenes que crían en su primer año de vida (característico de zonas cálidas y con abundancia de presas) o bien a hembras adultas que perdieron las crías y volverían a entrar en celo (Crowe, 1975).

En este sentido, recientes investigaciones con los lince rojos en cautividad en Mississippi, han permitido detectar casos de hembras recién paridas a las que se les han sustraído los cachorros y han vuelto a quedar preñadas (Domingo com. pers.).

En el lince ibérico suponemos que sólo cría una vez por año, aunque en determinados casos como en el antes expuesto, podrían ser capaces de volver a criar en el caso de perder la primera camada del año.

6.3.2.- PATRONES DE ACTIVIDAD Y USO DEL ESPACIO DE LA HEMBRA DURANTE LA REPRODUCCION Y PRIMEROS MESES DE VIDA DE LOS CACHORROS.

En el cuadro 6.1 figuran los valores de horas de inactividad (HI) y distancias recorridas diariamente (DTR) correspondientes a los 27 seguimientos intensivos de 24 horas realizados a la hembra en las 6 etapas del periodo reproductor.

En el cuadro 6.2 figuran los tamaños de las áreas de campeo estimados por los dos métodos: MPCV y MA. De manera general, podemos decir que el promedio del área de campeo durante la reproducción fué de 6.6 (rango 1.7-13.9) km² y que el territorio de esta hembra durante el periodo reproductivo se situó a caballo entre el límite Noreste de la RBD y el PND, por la Vera, una de las zonas con más elevada densidad de conejos (Rogers y Myers, 1980; Kufner, 1986; Beltrán, 1988; Villafuerte en prep.).

6.3.2.1.- Epoca de gestación.

Este periodo ha sido estimado descontando 9 semanas (ver apartado anterior) a la fecha probable de nacimiento de las crías (17-06-88). Durante este periodo se han realizado 5 seguimientos intensivos (Cuadro 6.1). El promedio diario de horas de inactividad fué de 9.8 (rango 6-13) y la distancia media recorrida fué de 6.9 Km (rango 4.5-8.2 km). Las distancias recorridas por hora durante el ciclo circadiano en la gestación resultan bastante irregulares, aunque se observa como el pico de mayor actividad corresponde al atardecer ($F_A = 87\%$ y $DR = 1455$ m, es decir 485 m/h; Cuadros 6.3 y 6.4), coincidiendo el punto máximo con la puesta del Sol. La actividad nocturna disminuye, sobre todo a mitad de la noche, y vuelve a aumentar al amanecer para mantenerse durante casi todo el día (Figura 6.2).

El tamaño del área de campeo estimado por el MPCV fué de 3.53 Km². De la representación gráfica del análisis de la MA se aprecian tres centros de actividad con unas superficies de 3.12 (90%), 1.46 (75%) y 0.72 (50%) Km² respectivamente (Figura 6.3, Cuadro 6.2). El centro de actividad del 50% se encuentra ubicado en el mismo lugar en que lo estaba en los otros años de seguimiento (ver capítulo de áreas de campeo).



Cuadro 6.1.- Resultados de las medias de las distancias recorridas diarias (DTR) y el número de horas de inactividad (HI) en los seguimientos intensivos realizados a la hembra LH01 durante el ciclo reproductor (gestación, primero, segundo, tercero y cuarto mes de vida de las crías y periodo juvenil).

PERIODO	FECHA	DTR (km)	HI
Gestación	13-14/04/88	5.5	12
	18-19/04/88	4.5	13
	11-12/05/88	8.2	6
	26-27/05/88	7.7	11
	13-14/06/88	8.3	7
Promedio		6.8	9.8
Primer mes	23-24/06/88	2.7	18
	28-29/06/88	5.7	11
	30-01/06-07/88	6.1	12
	04-05/07/88	3.5	15
	06-07/07/88	5.9	13
	12-13/07/88	3.6	15
	14-15/07/88	5.3	11
Promedio		4.7	13.6
Segundo mes	18-19/07/88	6.6	12
	04-05/07/88	5.9	14
	09-10/08/88	3.0	14
	15-16/08/88	4.6	16
Promedio		5.0	14
Tercer mes	21-22/08/88	5.6	14
	25-26/08/88	6.9	15
	30-31/08/88	4.9	16
	05-06/09/88	5.6	12
	07-08/09/88	5.0	12
Promedio		5.6	13.8
Cuarto mes	26-27/09/88	3.4	16
	03-04/10/88	8.5	11
	09-10/10/88	9.4	10
Promedio		7.1	12.3
Juvenil	18-19/12/85	7.0	5
	05-06/10/86	7.4	10
	03-04/11/86	9.1	7
	08-09/12/86	7.2	7
Promedio		7.7	7.2

Cuadro 6.2.- Estimación del tamaño del área de campeo por el método del mínimo polígono convexo (MPCV) y la media armónica (MA) con contornos de probabilidad del 90%, 75% y 50% (en Km²), de la hembra LH01 durante el ciclo reproductor (gestación, primer mes de vida de las crías, segundo, tercero y cuarto mes de vida de las crías).

ESTADO		MPCV (Km ²)	MA (Km ²)	
GESTACION		3.53	90%	3.12
			75%	1.46
			50%	0.72
1 MES		1.68	90%	1.26
			75%	0.46
			50%	0.11
2 MES		2.36	90%	2.63
			75%	1.25
			50%	0.43
3 MES		4.82	90%	3.56
			75%	1.68
			75%	0.64
			50%	0.96
			50%	0.04
4 MES		13.91	90%	14.01
			75%	8.29
			50%	2.53
			50%	0.26

Cuadro 6.3.- Factor de actividad 'F_A' (probabilidad de encontrar al lince activo al localizarlo) de la hembra LH01 en diferentes periodos circadianos (amanecer, día, atardecer y noche) y etapas de la reproducción; gestación (GEST), primero (1), segundo (2), tercero (3) y cuarto mes de vida de las crías (4) y periodo juvenil (JUV).

	AMANECER	DIA	ATARDECER	NOCHE
GEST	0.6	0.6	0.9	0.4
1	0.5	0.3	0.8	0.5
FA 2	0.6	0.3	0.7	0.5
3	0.6	0.2	0.8	0.5
4	0.6	0.3	0.6	0.5
JUV	0.7	0.5	0.6	0.6

6.3.2.2.- Nacimiento de las crías, 1^{er} mes de vida.

La permanencia en el mismo lugar durante dos días consecutivos (15 y 16 de junio de 1988) nos hizo sospechar la posibilidad del parto, y al tercer día localizamos a la hembra en el interior de un tronco hueco. Según McCord y Cardoza (1982) la hembra de lince rojo permanece de 3 a 4 días en la guarida antes del parto. Por esta razón consideramos el día 17 como fecha del nacimiento de las crías.

Figura 6.2.- Esquema del patrón de las distancias recorridas en metros por hora (DRH) durante el ciclo circadiano de la hembra LH01 durante la gestación. Además se ha representado su relación con la media de las DRH resultante de todos los seguimientos intensivos de 24 horas del ciclo reproductor (desde la gestación hasta el periodo juvenil).

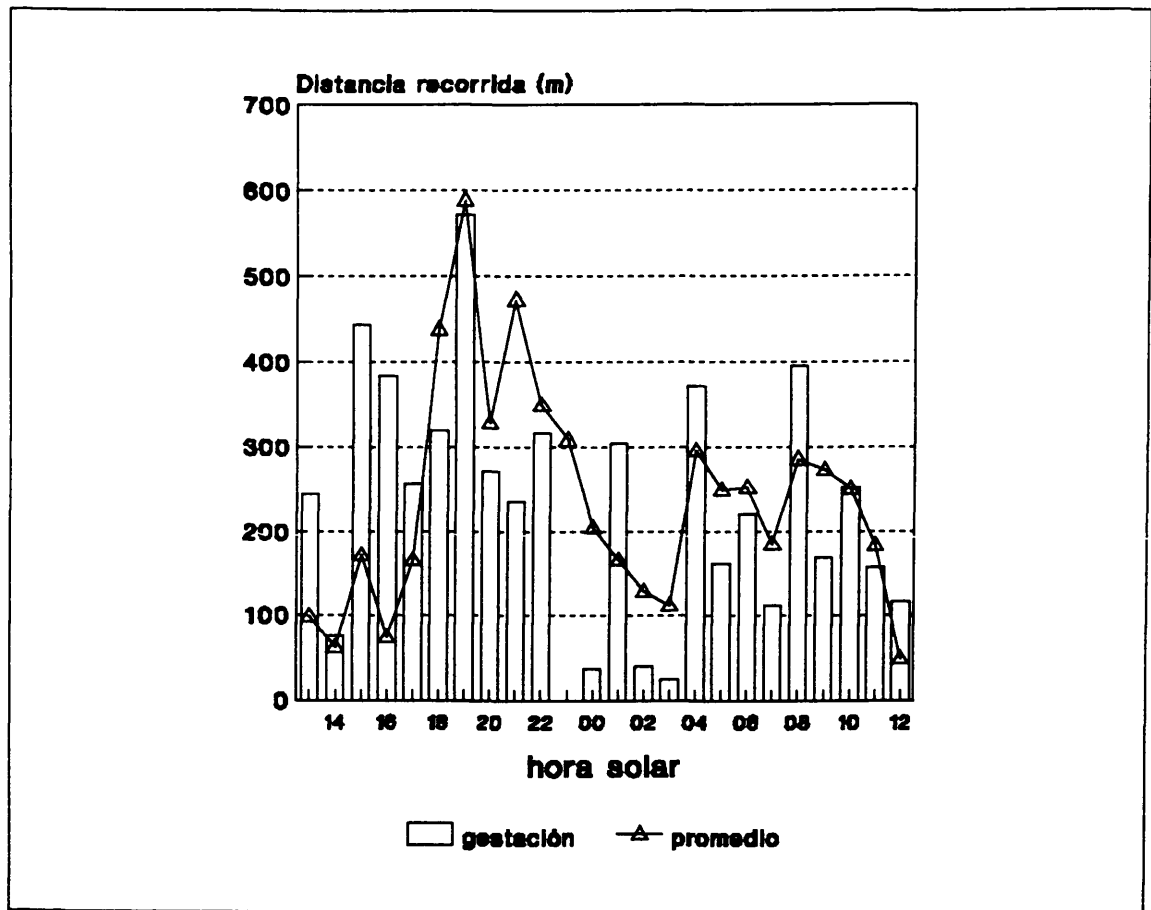
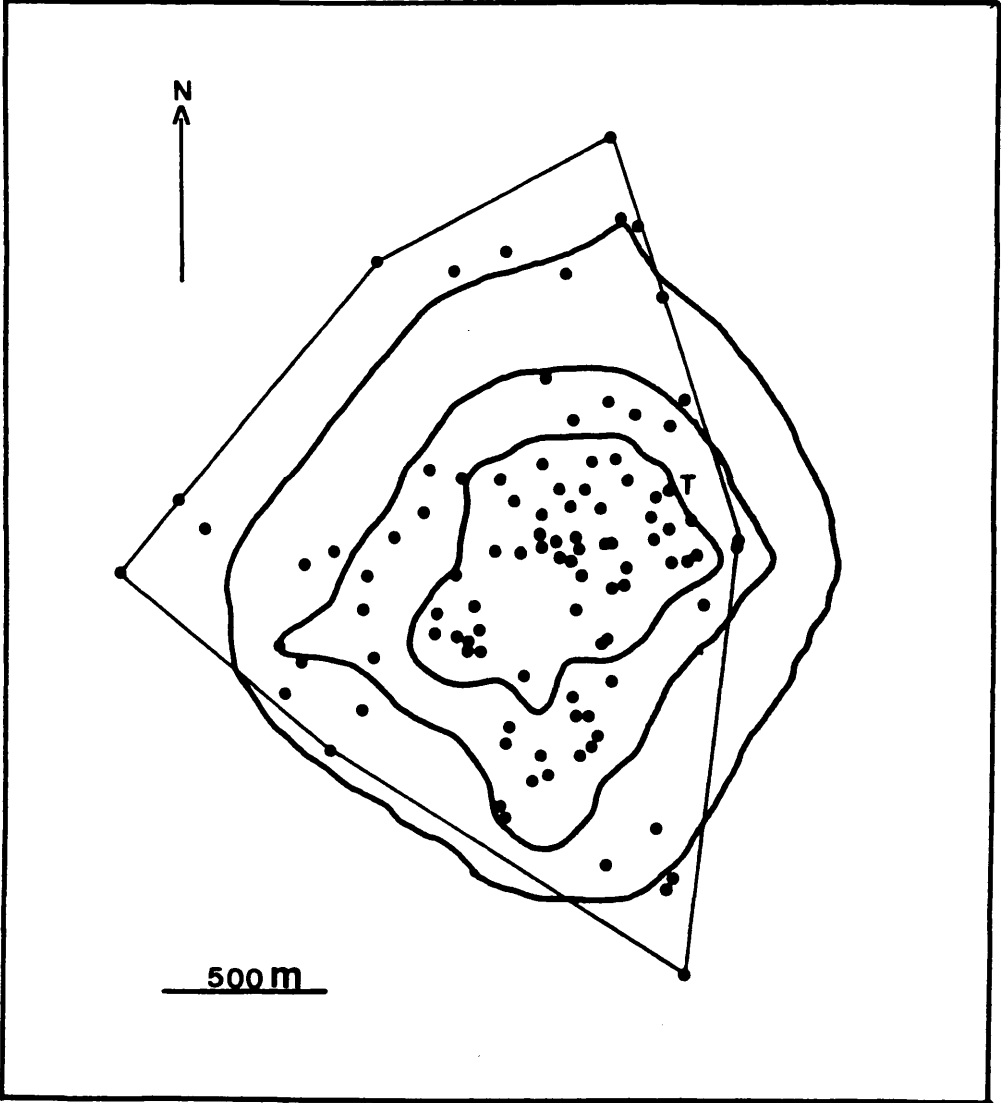


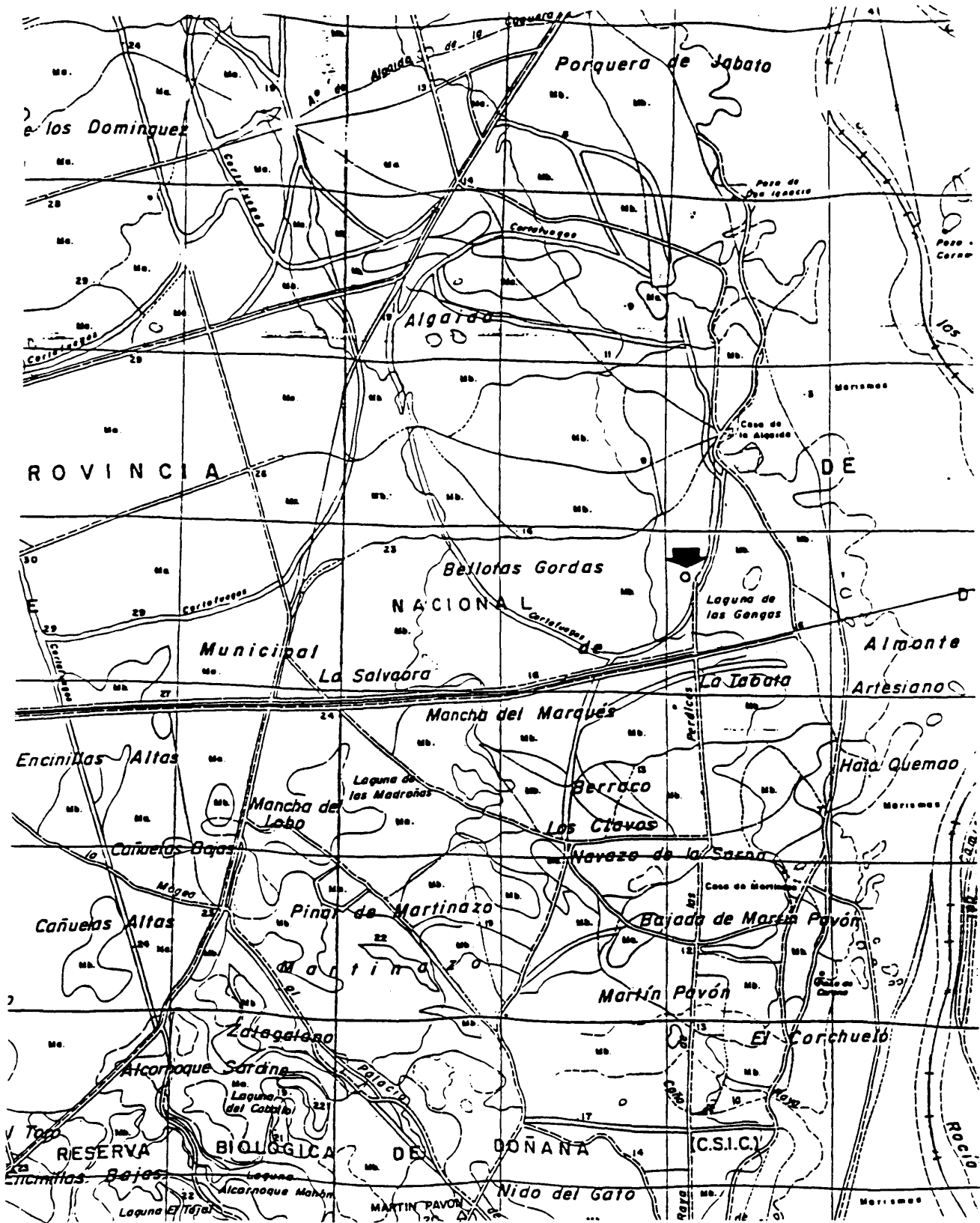
Figura 6.3.- Representación del área de campeo por el Mínimo Polígono Convexo (MPCV) y la Media Armónica (MA con contornos del 90%, 75% y 50%) del lince LH01 durante la gestación. T: localización del tronco donde nacieron las crías.



El lugar de cría de la hembra radioequipada fué un tronco hueco, situado en el centro de un claro de forma circular de unos 3 metros de radio, en el interior de un brezal bastante denso, ubicado al Sureste de la finca de la Algaida, a unos 200 metros del límite con la Reserva Biológica (Figura 6.4). Se trata de los restos de un alcornoque caído y medio enterrado en la arena con el paso del tiempo, rodeado en su mayor parte por zarzas. Entre los brezos salían varias veredas generalmente utilizadas por los ciervos y vacas. En las proximidades existían pastizales con madrigueras de conejos ocupadas. Al no haber sido posible observar a las crías en el interior del tronco, no sabemos con exactitud si la hembra las mantuvo dentro del tronco o por debajo de éste, en alguna de las galerías subterráneas que pudimos detectar en un reconocimiento exhaustivo que realizamos más tarde.

Se han llevado a cabo 7 seguimientos intensivos durante el primer mes de vida de las crías. El número de horas de inactividad (o de descanso) fué muy superior al registrado durante el periodo de gestación, con un promedio de 13.3 y rango de 11-18. El promedio de la distancia recorrida diariamente fué de 5.25 Km (rango = 2.75-6.62 Km; Cuadro 6.1). Los valores mínimos, tanto de distancia recorrida como de horas de inactividad, corresponden al día 23 de junio, que es el primer seguimiento realizado después del nacimiento de las crías, cuando éstas apenas tenían una semana de edad. Por otro lado, la actividad diurna disminuye considerablemente, pasando el F_A del 62% durante la gestación al 30% (Cuadro 6.3). La actividad durante los otros periodos del día sigue siendo similar, aunque disminuye ligeramente la actividad al amanecer, aumentando durante la noche. Esto implica que la distancia promedio recorrida durante la noche es ligeramente superior a la recorrida durante el día (1330 m frente a los 1243 m), con rangos muy amplios (Cuadro 6.4).

Figura 6.4.- Plano (1:45.000) detallado del territorio usualmente utilizado por LH01. El tronco donde nacieron las crías aparece señalado con una flecha (para más información ver texto).



Respecto al patrón de desplazamientos por horas (Figura 6.5), se observa como el pico de actividad se produce al atardecer (entre las 17 y 20 horas solares) y concretamente con la puesta del Sol se produce la cota máxima (19-20 horas solares). Es de destacar como al amanecer la actividad es relativamente escasa ($F_A = 50\%$ frente al 80% del atardecer) y las distancias recorridas son pequeñas ($DR = 537$ m frente a los 1.080 m al atardecer; Cuadro 6.4).

Al disminuir las distancias recorridas y aumentar el número de horas de inactividad se produce una reducción del tamaño del área de campeo, pasando de 3.53 Km^2 durante la gestación a 1.68 Km^2 durante el primer mes de vida de las crías (Cuadro 6.2). Más aún, el análisis de la MA revela como el área del contorno del 50% es de tan sólo 0.11 Km^2 con el centro de actividad situado en el tronco hueco donde tiene a las crías (Figura 6.6). De los seguimientos intensivos de 24 horas continuadas se ha podido estimar el número de horas que ha permanecido la hembra en el tronco, siendo en promedio 10 horas/día, con un rango de 7-15 horas. El tiempo que permanecía en el tronco fué continuo en casi todos los seguimientos (excepto en uno; 4-5 de julio) de tal manera que el lince permanecía con las crías, salía del tronco y regresaba al cabo de unas horas. La hora de entrada a la guarida varió en los días de seguimiento; a las 23 hs (horas solares) 3 veces, y una vez a las 03, 06, 07 y 11* hs. La hora de salida, distinta en todos los seguimientos, fué: 06*, 09, 13*, 14, 15, 17 y 18 hs (* 4-5 julio, 2 entradas y dos salidas; Figuras 6.7 y 6.8). De estos datos se puede deducir que permanecía con los cachorros por lo general durante las horas del día y los abandonaba por la tarde hasta la noche o el amanecer. Cuando las salidas del tronco ocurrían durante el día, la hembra no se alejaba del lugar, donde solía descansar (en brezales, incluso una de las veces fué vista tumbada en la bifurcación del tronco de un alcornoque) hasta el atardecer, momento en el que se dirigía a los lugares de caza.

Cuadro 6.4.- Medias (\bar{X}), desviaciones típicas (S) y rangos (R) de las horas de inactividad (HI) y distancias recorridas (DR) en los 4 periodos del ciclo circadiano, y en las diferentes etapas de la reproducción. AM:amanecer, D:día, AT:atardecer, N:noche.

GESTACION	1º mes			2º mes			3º mes			4º mes			Juvenil						
	\bar{X}	S	R	\bar{X}	S	R	\bar{X}	S	R	\bar{X}	S	R	\bar{X}	S	R				
HI	AM	1.2	0.8	0-2	1.5	1.6	0-3	1.7	0.1	1-3	1.2	0.8	0-2	1	1	0-2	0.7	0.8	0-3
	D	4.2	1.8	2-6	8.3	1.6	6-10	7.7	0.5	7-8	8.2	1.6	6-10	6.3	1.5	5-8	3	2.2	0-6
	AT	0.4	0.5	0-1	0.5	0.8	0-2	1	1.4	0-3	0.6	0.9	0-2	1	1.7	0-3	1	1	0-2
	N	4.2	0.8	3-5	3	1.5	1-5	3.5	1.7	1-5	3.8	1.5	2-6	4	1	3-5	4.2	1.3	2-5
DR	AM	752	275	420-1100	537	709	0-1600	385	418	0-980	576	355	240-1020	842	535	375-1425	834	108	700-886
	D	2512	1061	1080-4040	1243	815	460-2760	1460	507	1020-2060	940	965	0-2560	1367	962	400-2325	1896	933	450-2736
	AT	1164	386	560-1520	1080	477	500-1640	855	804	0-1600	900	499	420-1660	1208	1340	0-2650	1221	699	750-2375
	N	956	235	680-1300	1330	858	500-2240	1115	1144	380-2800	1980	1077	640-3540	2242	773	1600-3100	4171	896	3300-5420

Figura 6.5.- Esquema del patrón de las distancias recorridas en metros por hora (DRH) durante el ciclo circadiano de la hembra LH01 en el primer mes de vida de las crías. Además se ha representado su relación con la media de las DRH resultante de todos los seguimientos intensivos de 24 horas del ciclo reproductor (desde la gestación hasta el periodo juvenil).

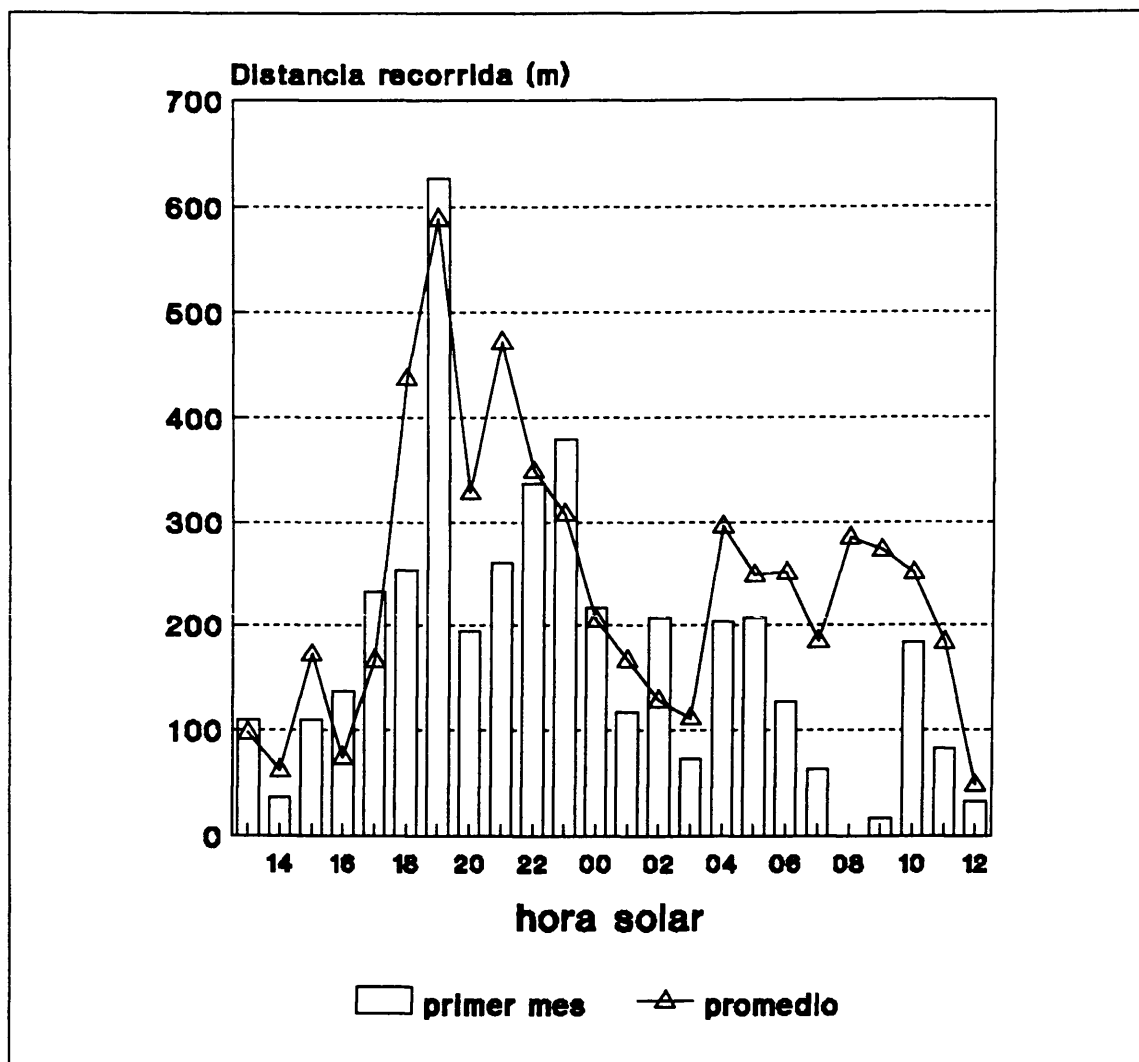


Figura 6.6.- Representación del área de campeo por el Mínimo Polígono Convexo (MPCV) y Media armónica (MA con contornos del 90%, 75% y 50%) del linco LH01 durante el primer mes de vida de las crías. T: localización del tronco donde nacieron las crías.

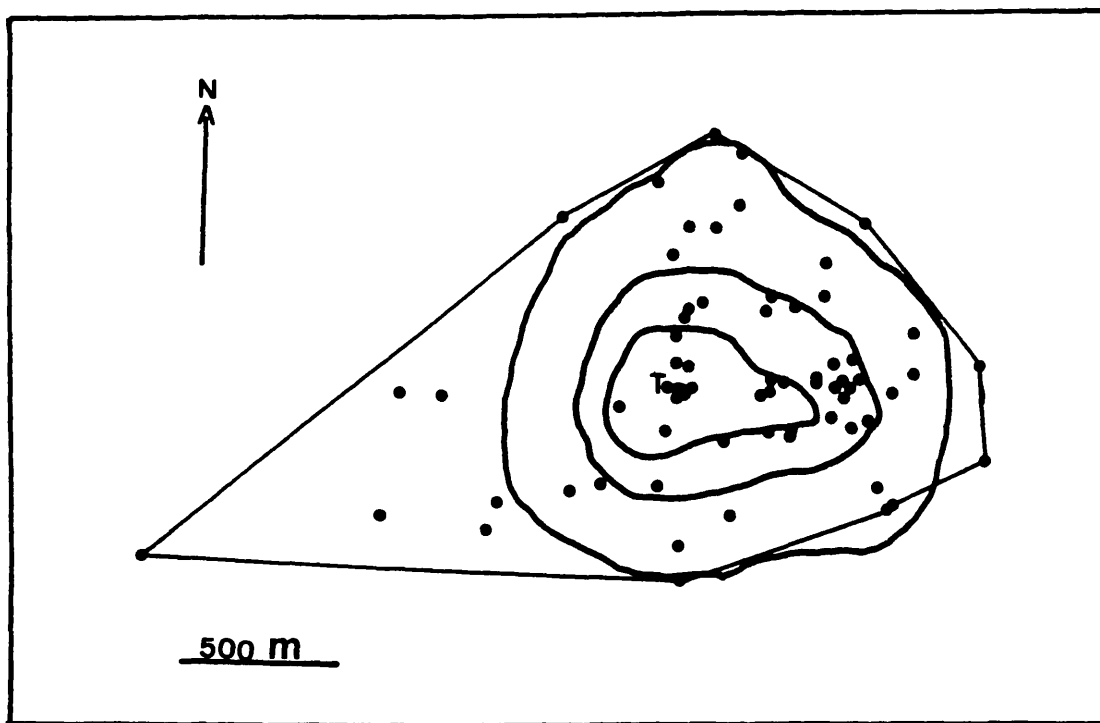


Figura 6.7.- Representación de los movimientos diarios recorridos por la hembra LHO durante el primer mes de vida de las crías, respecto a la situación del tronco donde guardaba a éstas (circulo con una T).

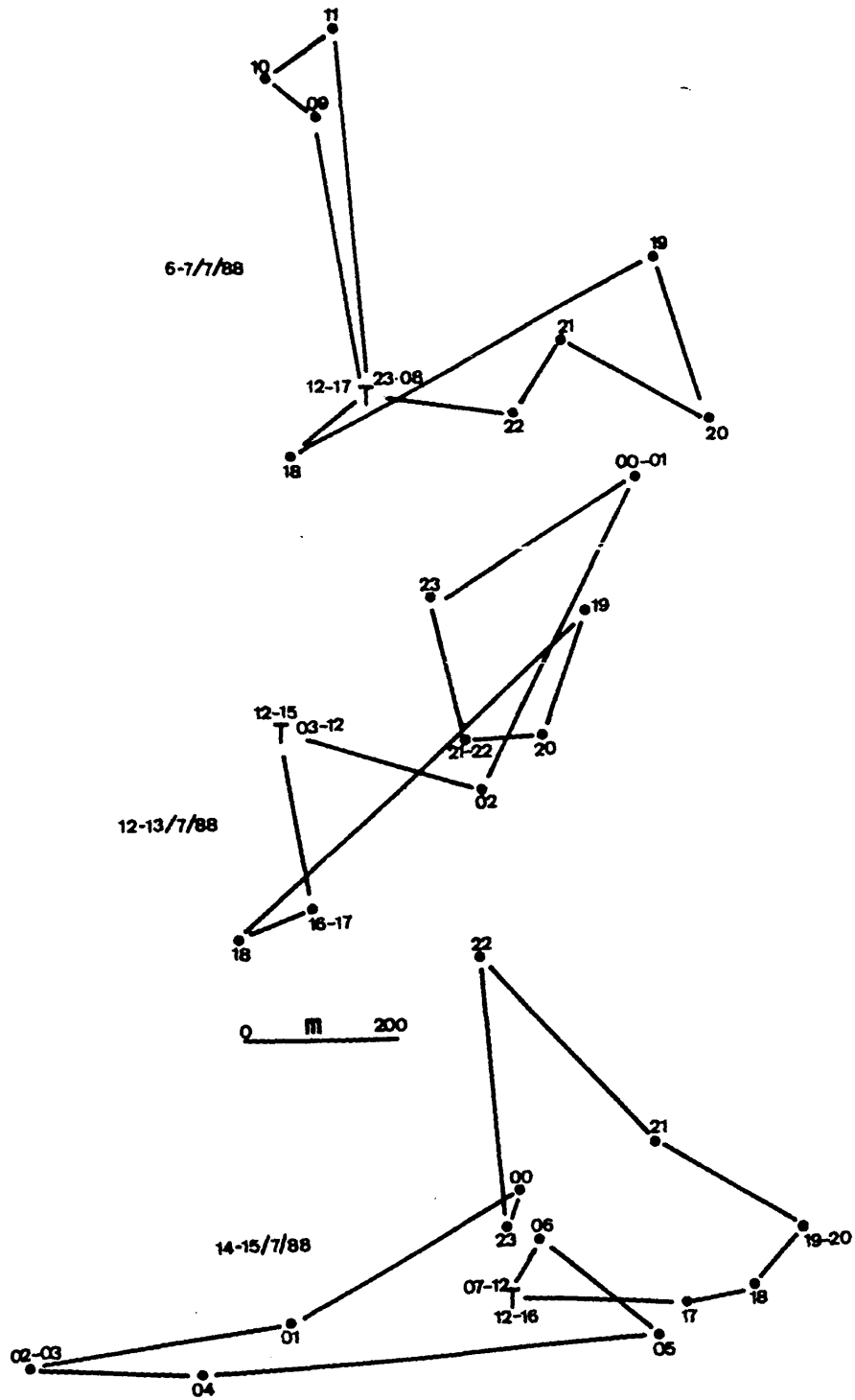
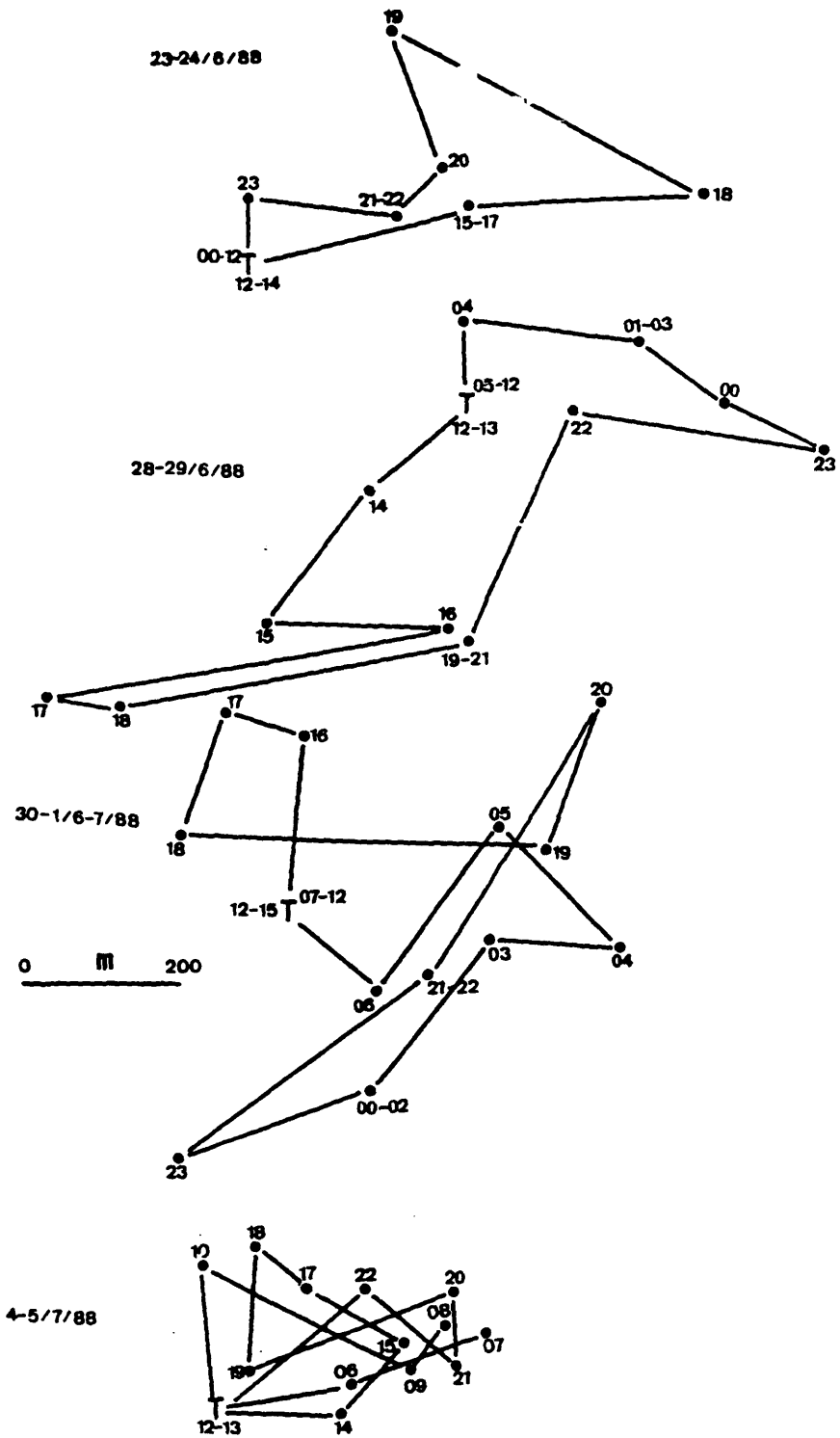


Figura 6.8.- Representación de los movimientos diarios recorridos por la hembra LH01 durante el primer mes de vida de las crías, respecto a la situación del tronco donde guardaba a éstas (circulo con una T).

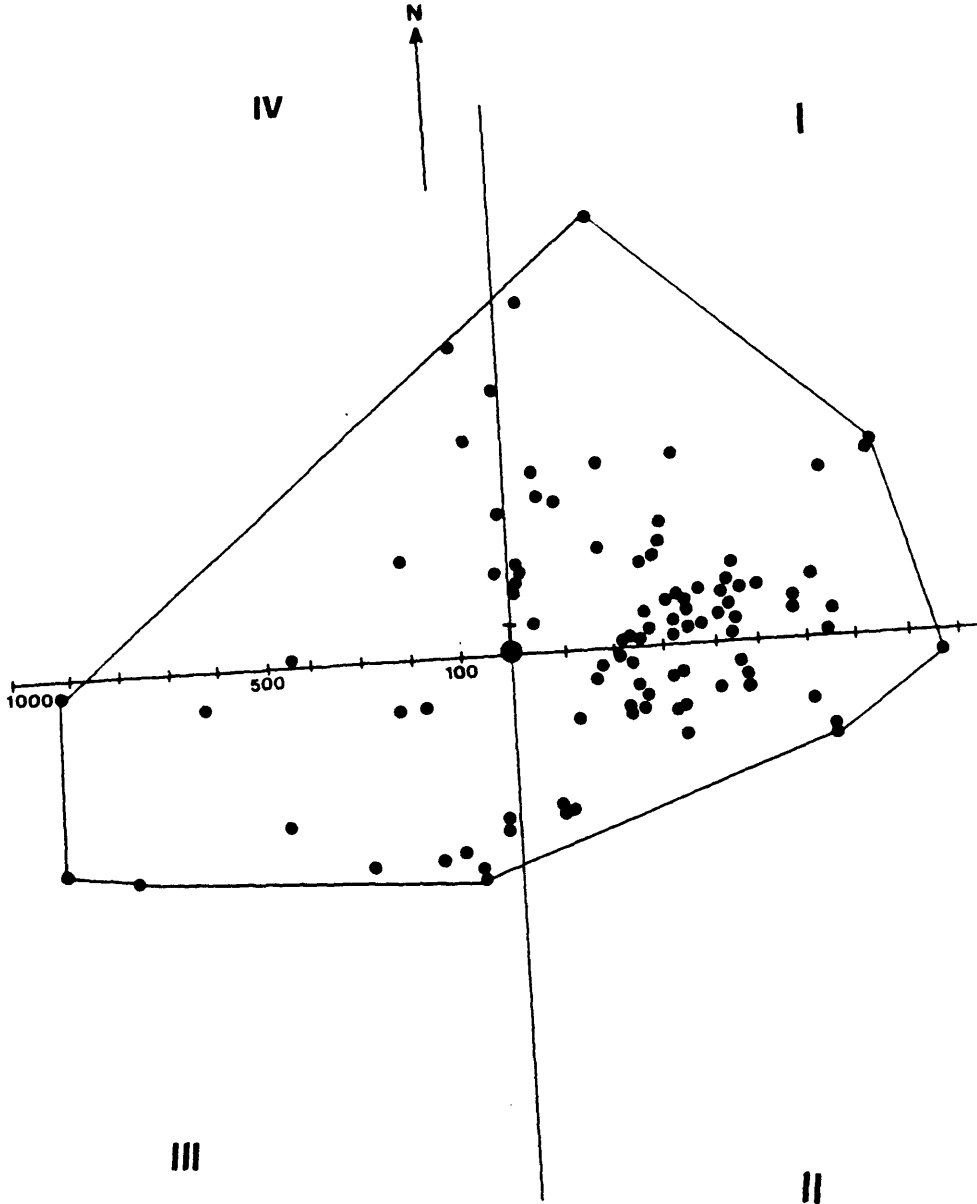


De los recorridos diarios (Figuras, 6.7 y 6.8) se observa como la gran mayoría del tiempo permanece al Este del tronco y cuando se dirige hacia el Oeste es mediante desplazamientos largos y muy lineales, permaneciendo poco tiempo por esta zona.

Para poder analizar mejor el uso selectivo del área de campeo se han representado todas las localizaciones de los seguimientos intensivos mientras la hembra mantuvo las crías en el tronco, así como la localización de éste, de manera que el propio tronco (que es el centro de actividad de la MA) actúa como punto central sobre el que se han trazado los ejes cardinales en relación con la orientación magnética sobre el plano. De esta manera el área de campeo queda subdividida en 4 cuadrantes (I, II, III y IV). Por otro lado, se han trazado circunferencias sobre las distancias de las localizaciones al tronco cada 100 metros, de manera que se anotan el número de localizaciones totales que quedan dentro de cada circunferencia de radio múltiple de 100 metros y los que quedan dentro de cada cuadrante (Figura 6.9).

En el cuadro 6.5, se observa como el 48.4% (93 localizaciones) de las 192 localizaciones procedentes de 8 seguimientos intensivos correspondieron a la hembra en el tronco. Más aún, el 77% del total de las localizaciones se produjeron en el lado Este del tronco, y sólo en el cuadrante I (NE) aparecen el 51% (Figura 6.9). En cuanto a las distancias entre las localizaciones fuera del tronco y éste, el 91% se encontraban a menos de 500 metros, siendo la franja de distancias más visitada entre los 300 y 400 metros, con 26 localizaciones.

Figura 6.9.- Representación gráfica de la orientación de las localizaciones (representadas con puntos) procedentes de los seguimientos intensivos de 24 horas realizados a la hembra LH01 durante el tiempo en que permanecieron las crías en el tronco (más información en el texto).



Cuadro 6.5.- En base a la figura 6.9, se han anotado el número de localizaciones procedentes de los seguimientos intensivos (N=9) clasificadas por cuadrantes y según la distancia al tronco donde la hembra LH01 tenía las crías (el tronco actúa como eje y se trazan circunferencias con radio que se incrementa cada 100 metros). N° LOC.; número de localizaciones, LOC:ACUM; número de localizaciones totales desde el tronco hasta la distancia en cuestión, %ACUM; porcentaje acumulado de localizaciones.

DISTANCIA AL TRONCO	N° LOC.	%	I	II	III	IV	LOC.ACUM	%ACUM
En el tronco	93	48.4	--	--	--	--	93	48.4
Entre 0-100 m	1	0.5	1	0	0	0	94	48.9
100-200 m	9	4.7	4	3	1	1	103	53.6
200-300 m	19	9.9	9	4	5	2	122	63.5
300-400 m	26	13.5	16	8	2	0	148	77
400-500 m	20	10.4	9	4	5	2	168	87.4
500-600 m	7	3.6	4	0	2	1	175	91
600-700 m	8	4.2	3	3	1	1	183	94.2
700-800 m	2	1	2	0	0	0	185	95.2
800-900 m	5	2.6	3	1	1	0	190	98.8
900-1000 m	2	1	0	0	2	0	192	99.8
TOTAL	192	99.8	51	26	15	7		

6.3.2.3.- 2º mes de vida de las crías.

Sobre el 23 de julio la hembra cambió a las crías de lugar por primera vez. Ello implica que éstas permanecieron 36 días en el tronco donde habían nacido. Se han realizado 4 seguimientos intensivos. Tanto las horas de inactividad o descanso (14, rango 12-16) como la DTR (5 Km, rango 3-6.62 Km) son muy similares a los del mes anterior (Cuadro 6.1). Esto supone que aunque haya mudado a las crías a una segunda guarida, éstas todavía reciben

el mismo grado de cuidado y protección que antes. Existen cambios respecto al mes anterior en cuanto al reparto de la actividad diaria. La actividad crepuscular disminuye y aumentan las distancias recorridas durante el día (1460 m) frente a los recorridos durante la noche (1115 m; cuadro 6.4). Si observamos la figura 6.10, vemos como los desplazamientos por horas (DRH) se distribuyen en el ciclo circadiano de manera bimodal, con un pico de actividad desplazado hacia las primeras horas de la noche (21-22 horas solares); a partir de entonces se produce un descenso paulatino, no encontrándose ningún tipo de actividad entre las 02 y 04 horas y otro pico de actividad desplazado a primeras horas del día (7-8 horas solares), probablemente muy relacionado con los patrones de actividad de los conejos en estas fechas (Villafuerte, com. pers.).

En este periodo se produce un aumento del tamaño del área de campeo (MPCV; 2.36 Km², Cuadro 6.2), como consecuencia del traslado de las crías a otro lugar. La nueva guarida se encontraba a unos 300-400 metros al Oeste del tronco. Se trataba de una madriguera de conejos, en un alto de monte blanco, al pie de una mata de ahulaga (Genista sp). La madriguera tenía indicios de actividad por parte de los conejos cuando fué utilizada por la hembra de lince por primera vez. Presentaba varias entradas y por una de las bocas de unos 25 cm de diametro se veían rastros de al menos una de las crías que entraba a su interior (Laffitte com. pers.). Posteriormente se vieron los rastros de 2 crías, junto al de la madre. Cerca de esta entrada se encontró enterrado un conejo parcialmente devorado, lo que hace pensar que las crías ya ingerían alimentos sólidos. Este mismo vivar ha sido utilizado posteriormente por otra hembra radioequipada como lugar de cría (Ferrerías com. pers.). El área de actividad se desplaza hacia el Oeste y el centro de actividad tiende a aproximarse al nuevo lugar de la camada (área del 50%, Figura 6.11). A la semana, aproximadamente, volvió a cambiar las crías y a partir de entonces estas ó eran trasladadas por la madre ó ya la

acompañaban, pues tenían aproximadamente 50 días de edad y su peso oscilaría en torno a los 1,5 Kg aproximadamente.

Figura 6.10.- Esquema del patrón de las distancias recorridas en metros por hora (DRH) durante el ciclo circadiano de la hembra LH01 en el segundo mes de vida de las crías. Además se ha representado su relación con la media de las DRH resultante de todos los seguimientos intensivos de 24 horas del ciclo reproductor (desde la gestación hasta el periodo juvenil).

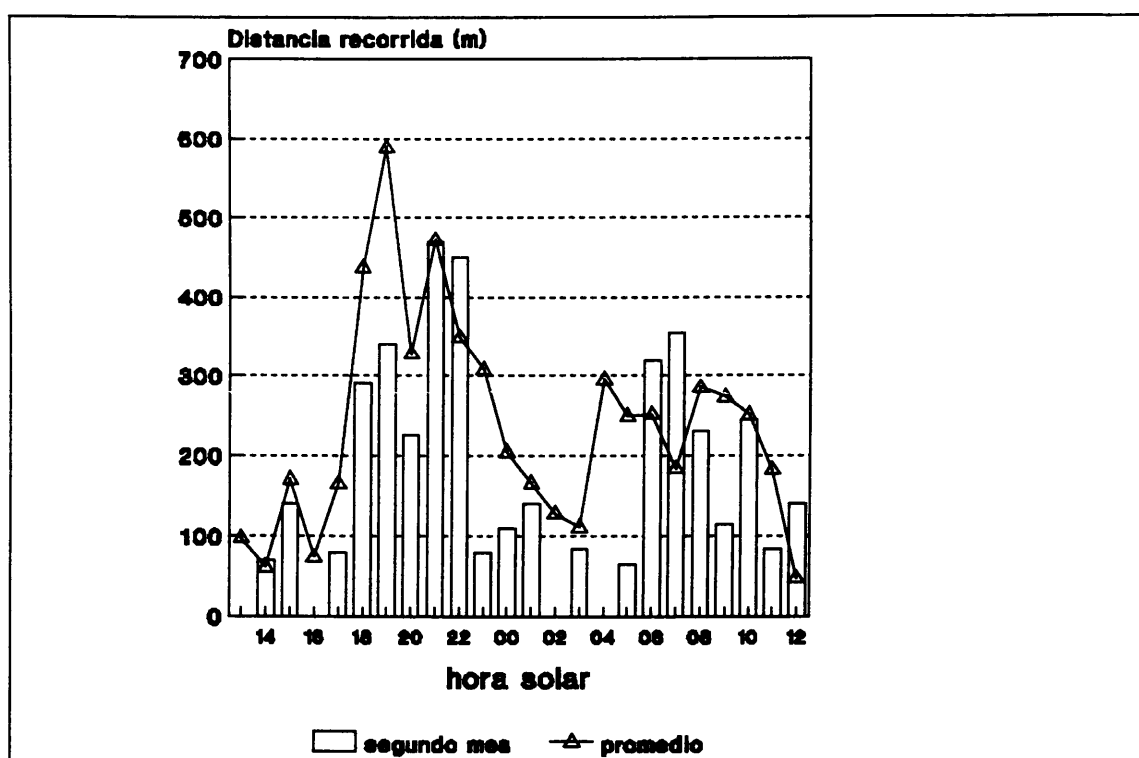
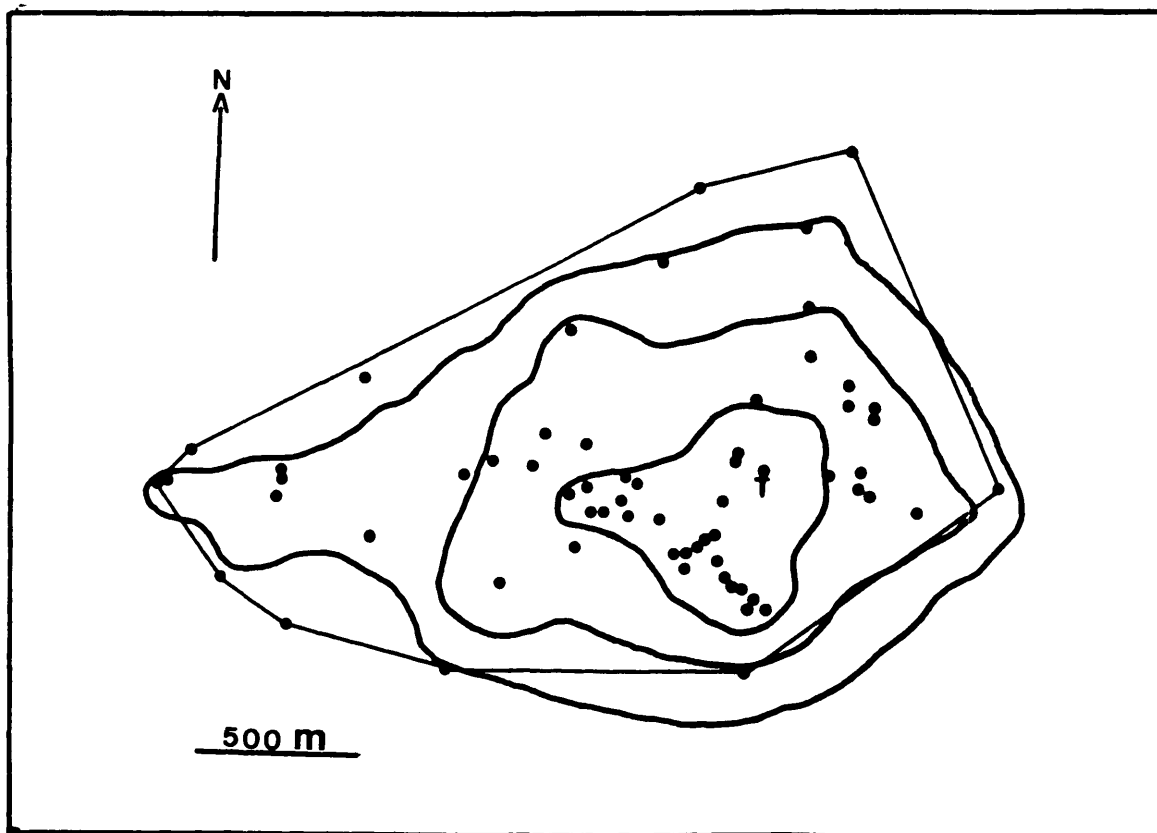


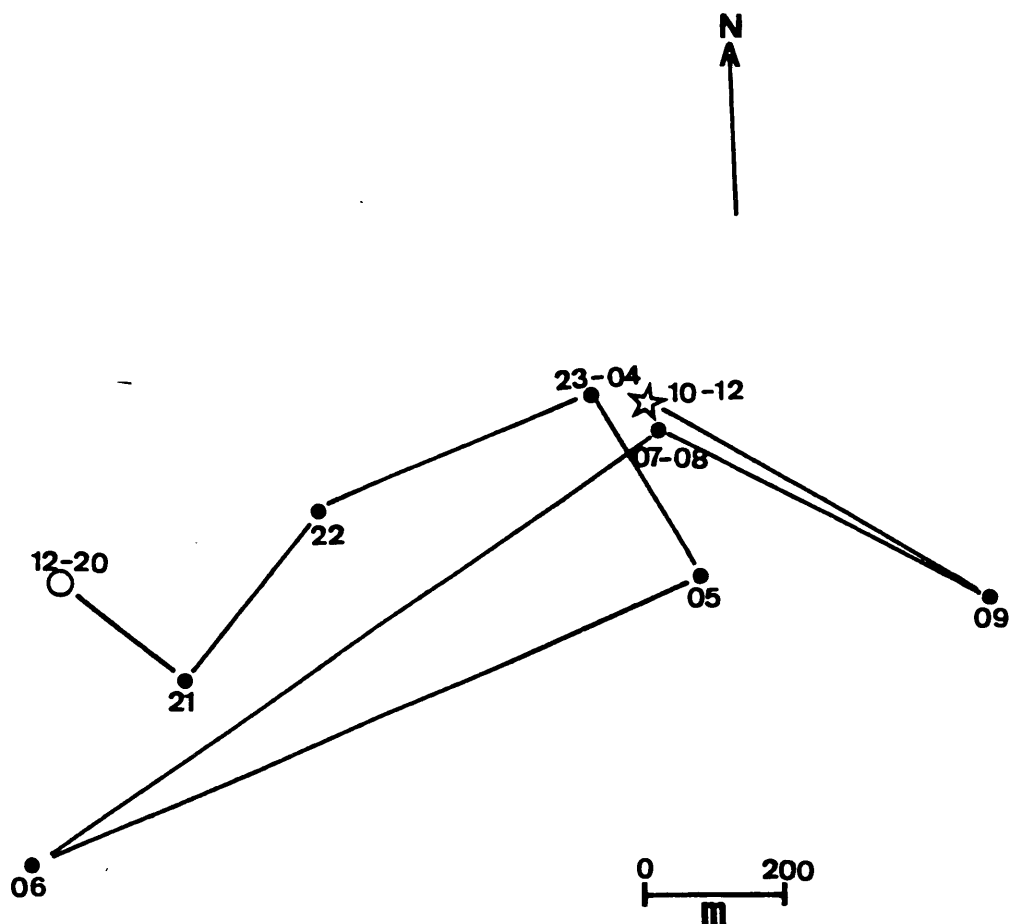
Figura 6.11.- Representación del área de campeo por el Mínimo Polígono Convexo (MPCV) y Media armónica (MA con contornos del 90%, 75% y 50%) del lince LH01 durante el segundo mes de vida de las crías. T: localización del tronco donde nacieron las crías.



Después de este momento, la única manera de saber la localización de las crías era in situ, por las huellas ó bien cuando se realizaban los seguimientos intensivos; entonces se observaba como en determinadas ocasiones la hembra iba y volvía a un mismo lugar 2 ó 3 veces al día (15-16/08/88; Figura 6.12), y posteriormente, al acercarse al lugar, se podían observar los rastros de la madre con las crías. Probablemente la hembra cada vez que volvía al mismo

lugar, era para ofrecerles ya las presas totalmente enteras (a las nueve semanas ya tienen toda la dentición de leche desarrollada; Crowe, 1975, Jackson et al., 1988).

Figura 6.12.- Esquema gráfico de los movimientos realizados por la hembra LH01 durante las 24 horas del seguimiento intensivo realizado el día 15-16/08/88. Las crías se encontraban muy próximas a la localización de las 10-12 horas solares (marcado con una estrella) momento en que finaliza el seguimiento.



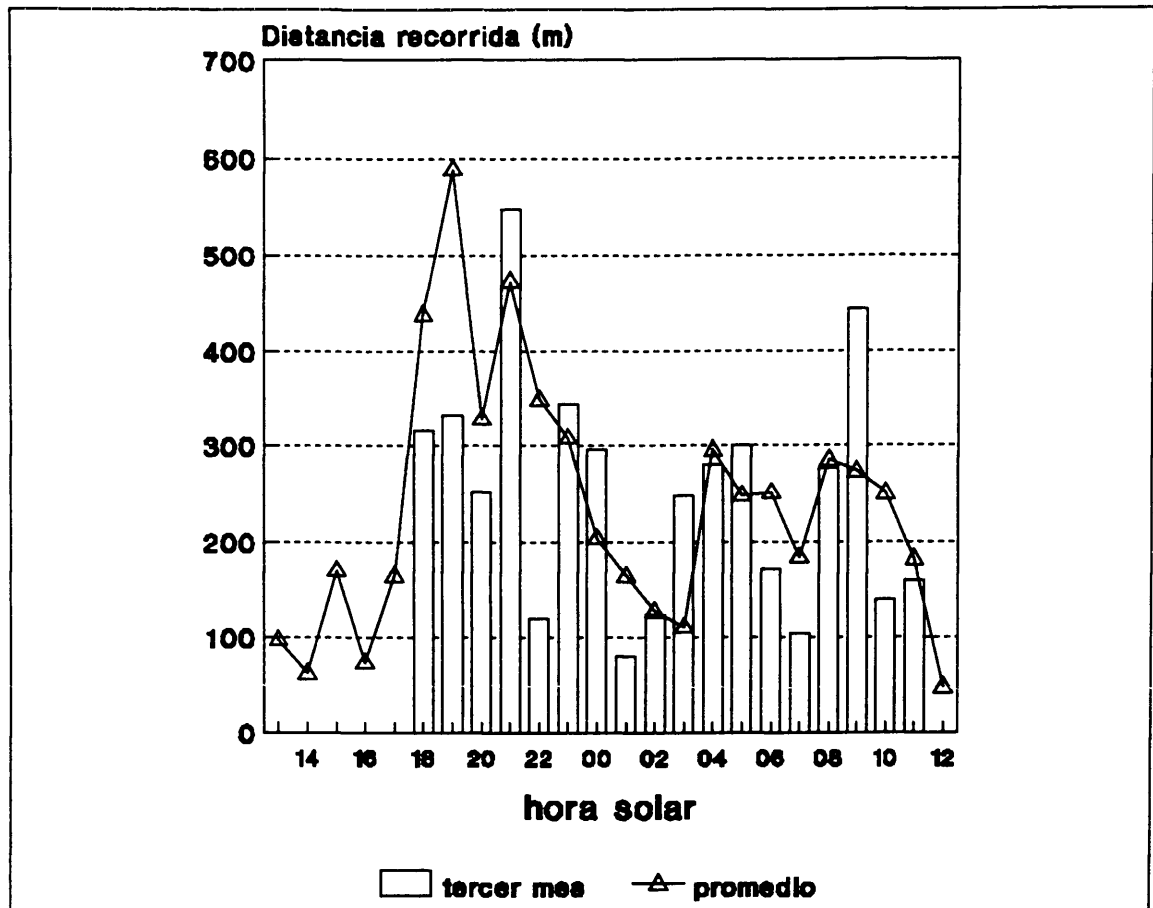
Normalmente los cachorros permanecían ocultos en manchas de brezales mientras la madre cazaba. El siguiente lugar donde se desplazó la hembra con las crías fué a unos 600 metros al Este, una zona de brezales que fué quemada a causa de un incendio fortuito en octubre de 1985, y que pasados tres años presentaba gran cantidad de plántulas nuevas, lo cual ofrecía abundante comida para los conejos (en esta zona se encontraron un elevado número de madrigueras de conejos con gran actividad).

6.3.2.4.- 3^{er} mes de vida de las crías.

Durante este tiempo se han realizado 5 seguimientos intensivos. El promedio de horas diarias dedicadas al descanso fué de 13.8 (rango 12-16) y la distancia media recorrida durante el día fué de 5.6 Km (rango 4.87-6.75 km). Como se ve, siguen siendo valores muy próximos a los de los meses anteriores (Cuadro 6.1). La actividad durante el día disminuye más ($F_A=18\%$), y es por la noche cuando se producen los desplazamientos más largos (1980 m recorridos en promedio durante la noche frente a los 576 m recorridos durante el día; Cuadro 6.4). En la distribución de las DRH en el ciclo circadiano (Figura 6.13), se observa que existe una inactividad casi total entre las 12 y las 15 horas, debido verosimilmente a las elevadas temperaturas (máximas superiores a los 35°C) que se produjeron durante este mes. La actividad comienza una hora antes de la puesta del Sol y ocurre de manera similar a la de periodos anteriores: dos picos de actividad desplazados dos horas sobre el crepúsculo, siendo mayor el de por la noche. Sin embargo, en este mes la actividad nocturna es bastante superior.

El área de campeo de la hembra sigue aumentando, pasando de 2.4 km² en el segundo mes de vida de las crías a 4.82 Km² en el tercer mes (Cuadro 6.2).

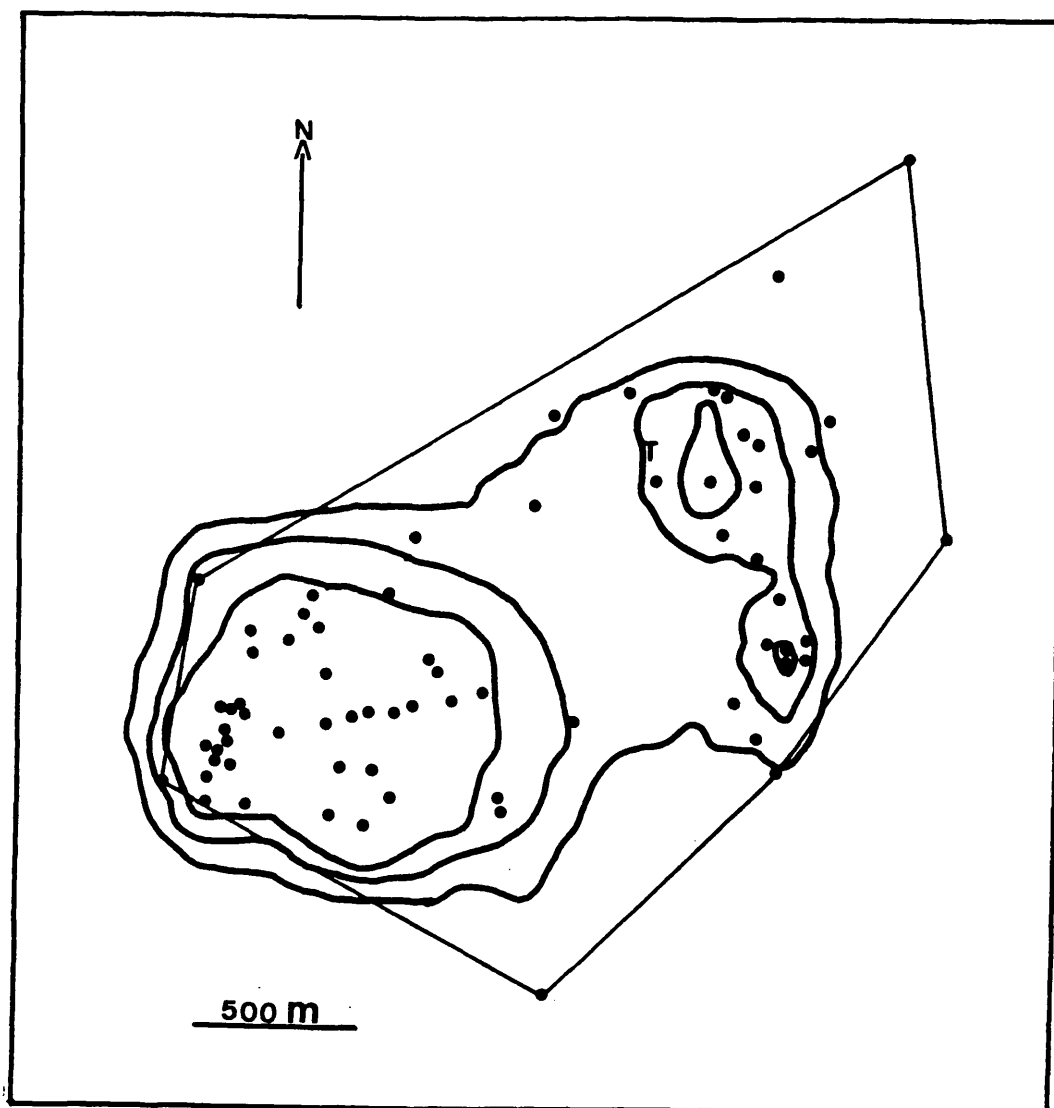
Figura 6.13.- Esquema del patrón de las distancias recorridas en metros por hora (DRH) durante el ciclo circadiano de la hembra LH01 en el tercer mes de vida de las crías. Además se ha representado su relación con la media de las DRH resultante de todos los seguimientos intensivos de 24 horas del ciclo reproductor (desde la gestación hasta el periodo juvenil).



Se observan dos centros de actividad claros. El que ya se comentaba en el apartado anterior (zona del quemado), de casi 1 Km² (50%) y con gran número de localizaciones y un centro menor, de 0.04 Km² (50%), más al Este (Figura 6.14). Este nuevo centro se encuentra en unos brezales a 600 metros al Este de la Casa de la Algaida, por el que pasa un camino donde el 22 de agosto se observaron los rastros de 2 crías acompañando a la madre. En esta zona

existen algunas lagunillas temporales y helechales, lo que da una idea de las condiciones higrofíticas del suelo para la formación de pastizales (por tanto gran densidad de conejos). Justo en esta zona se capturó con posterioridad (Diciembre 1988) una cría de 2 Kg de peso.

Figura 6.14.- Representación del área de campeo por el Mínimo Polígono Convexo (MPCV) y Media armónica (MA con contornos del 90%, 75% y 50%) del lince LH01 durante el tercer mes de vida de las crías. T: localización del tronco donde nacieron las crías.



6.3.2.5.- 4º mes de vida de las crías.

Como ya se ha comentado, es en el 4º mes de vida de las crías cuando los furtivos mataron a la hembra. De ahí que sólo se tengan 3 seguimientos intensivos y se corte aquí el estudio de la evolución del comportamiento reproductor de la madre.

El promedio de horas diarias de inactividad fué de 12.3 (rango 10-16 horas) y la distancia media recorrida en el día fué de 7 km (rango 3.37-9.37 km) (Cuadro 6.1). Se observa un aumento de las distancias recorridas, al mismo tiempo que una disminución de las horas de inactividad, respecto a los meses anteriores. La actividad nocturna sigue aumentando, aunque lo más destacable es el aumento de las distancias recorridas en todos los periodos circadianos respecto a los meses anteriores (a modo de ejemplo, las distancias medias recorridas durante el día en el tercer mes fueron de 940 m y en el cuarto fueron de 2242 m; Cuadro 6.4), ya que la actividad como tal tiende a repartirse (F_A ; 0.6 al amanecer, 0.3 durante el día, 0.6 al atardecer y 0.5 por la noche). El patrón de la DRH es de apariencia bimodal, con un pico de gran actividad a la caída del Sol, bastante actividad nocturna, disminución brusca a la salida del Sol (7 horas), y otro pico a primeras horas del día (9 horas solares) (Figura 6.15).

En este mes, se produce un fuerte aumento del área de campeo de la madre (13.91 Km²), debido a la ocupación de nuevas zonas en dirección Norte. Aparecen tres grandes centros, el primero formado por las dos áreas de actividad del tercer mes de vida de las crías que siguen siendo mayormente utilizadas por la madre y quedan fundidas en una de 2.53 Km² (contorno del 50%), el segundo corresponde a algunas visitas a la zona del quemado ocupada durante el 2º mes y el tercero situado al Noreste del área de campeo, que corresponde a una zona que hasta entonces nunca había ocupado, limita con un eucaliptal y de una superficie de 0.26 Km² (Figura 6.16).

Figura 6.15.- Esquema del patrón de las distancias recorridas en metros por hora (DRH) durante el ciclo circadiano de la hembra LH01 en el cuarto mes de vida de las crías. Además se ha representado su relación con la media de las DRH resultante de todos los seguimientos intensivos de 24 horas del ciclo reproductor (desde la gestación hasta el periodo juvenil).

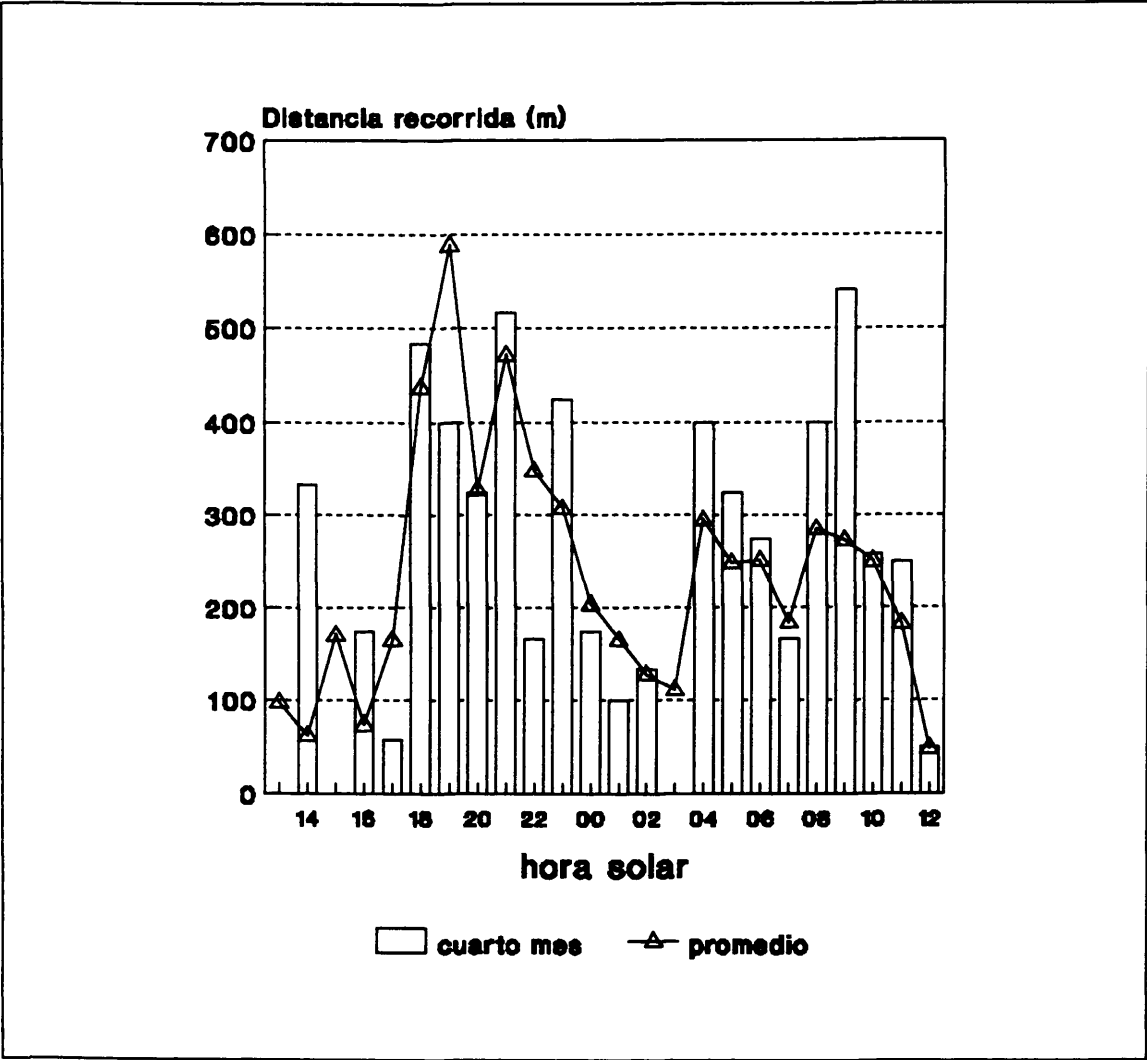
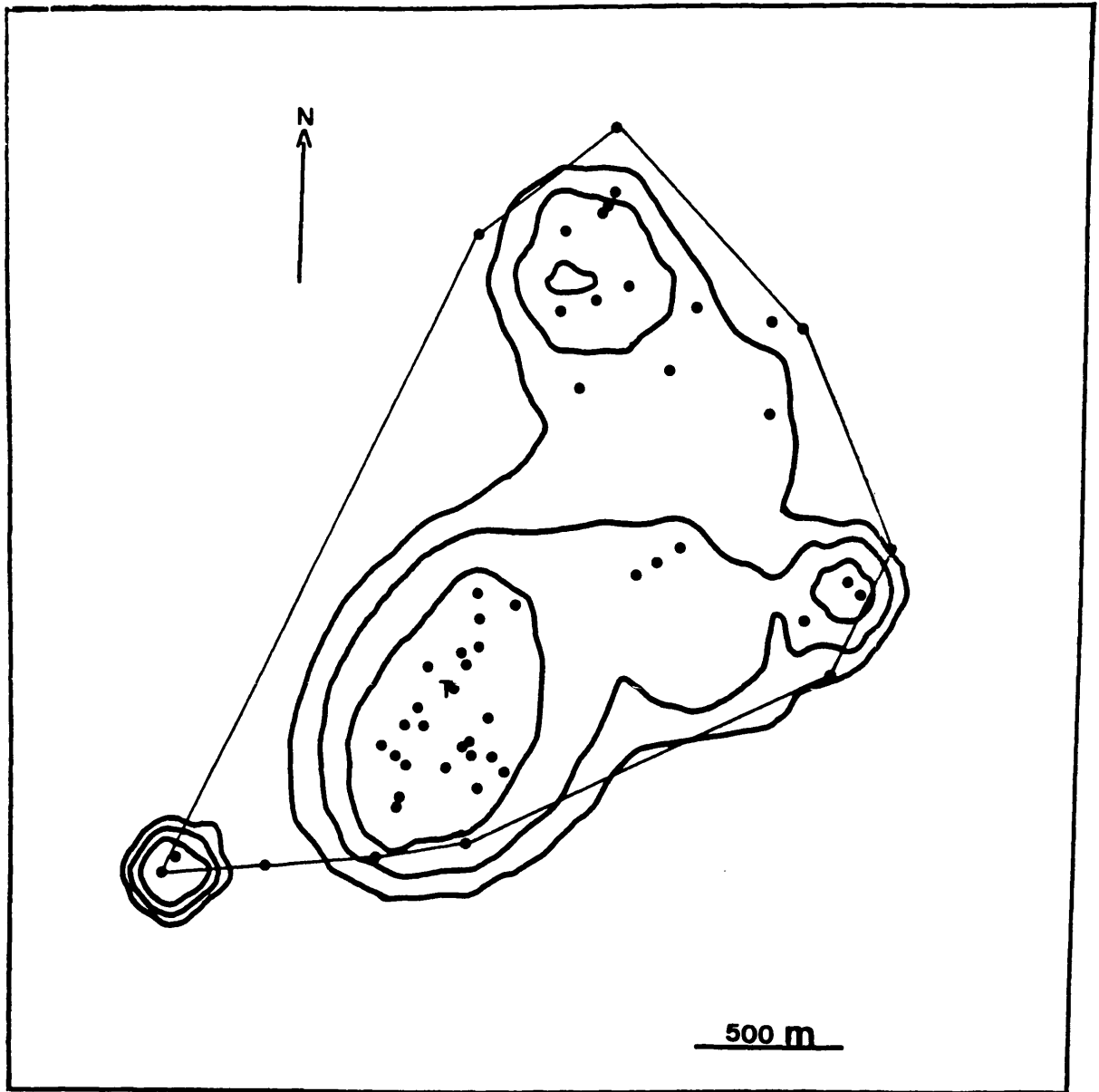


Figura 6.16.- Representación del área de campeo por el Mínimo Polígono Convexo (MPCV) y Media armónica (MA con contornos del 90%, 75% y 50%) del linco LH01 durante el cuarto mes de vida de las crías. T: localización del tronco donde nacieron las crías.



A esta zona llegó por primera vez el 8 de octubre (probablemente desplazada por su hija LH02, que ocupó el antiguo área materna) y se mantuvo en ella hasta que la mataron (17-10-88).

6.3.2.6.- Periodo juvenil.

Como ya se ha comentado, los patrones de actividad circadiana, uso del espacio y relación madre-cría durante este periodo, se han descrito a partir de datos obtenidos de los seguimientos realizados a LH01 con su hijo LM03 en el otoño-invierno de 1985 y con LH09 en 1987. El promedio diario de la DTR (distancia total recorrida) durante este periodo fué de 7.8 km y las HI fueron de 8.3 horas (Cuadro 6.1).

El patrón de las DRH en el ciclo circadiano durante el periodo juvenil es típicamente irregular (Figura 6.17), muy similar a los patrones de actividad de los linces adultos durante el otoño-invierno (ver capítulo de actividad). La distancias medias recorridas durante la noche se incrementan, siendo en promedio de 4171 m, mientras que durante el cuarto mes eran de 2242 m. Durante el día también aumenta la distancia recorrida pasando de 1367 m a 1896 m (Cuadro 6.4). Además, si tenemos en cuenta los factores de actividad en cada una de los periodos del ciclo circadiano (Cuadro 6.3), podemos ver que la probabilidad de encontrar a la hembra activa es muy alta en todos los periodos y en general el patrón es muy similar al de la gestación. Respecto a las áreas de campeo de la hembra LH01 durante el periodo juvenil, hay que destacar que durante este tiempo la ubicación del área de acción se situaba entre la Reserva Biológica y la Algaida, practicamente la misma porción del territorio que utilizó durante la gestación. En la figura 6.18 se puede observar como el área de campeo de la madre y del joven coinciden casi en su totalidad.

Figura 6.17.- Esquema del patrón de las distancias recorridas en metros por hora (DRH) durante el ciclo circadiano de la hembra LH01 en el periodo juvenil. Además se ha representado su relación con la media de las DRH resultante de todos los seguimientos intensivos de 24 horas del ciclo reproductor (desde la gestación hasta el periodo juvenil).

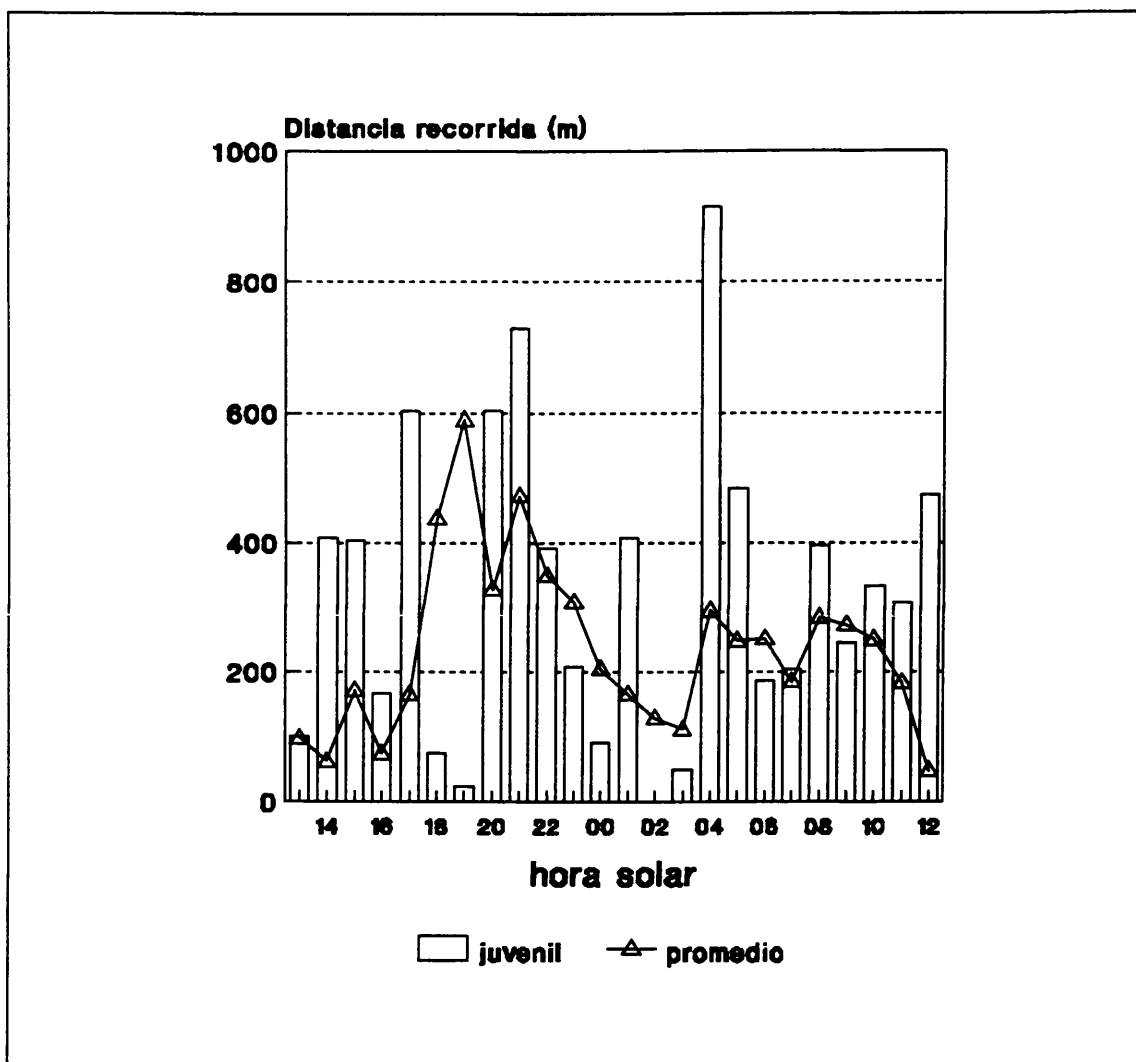
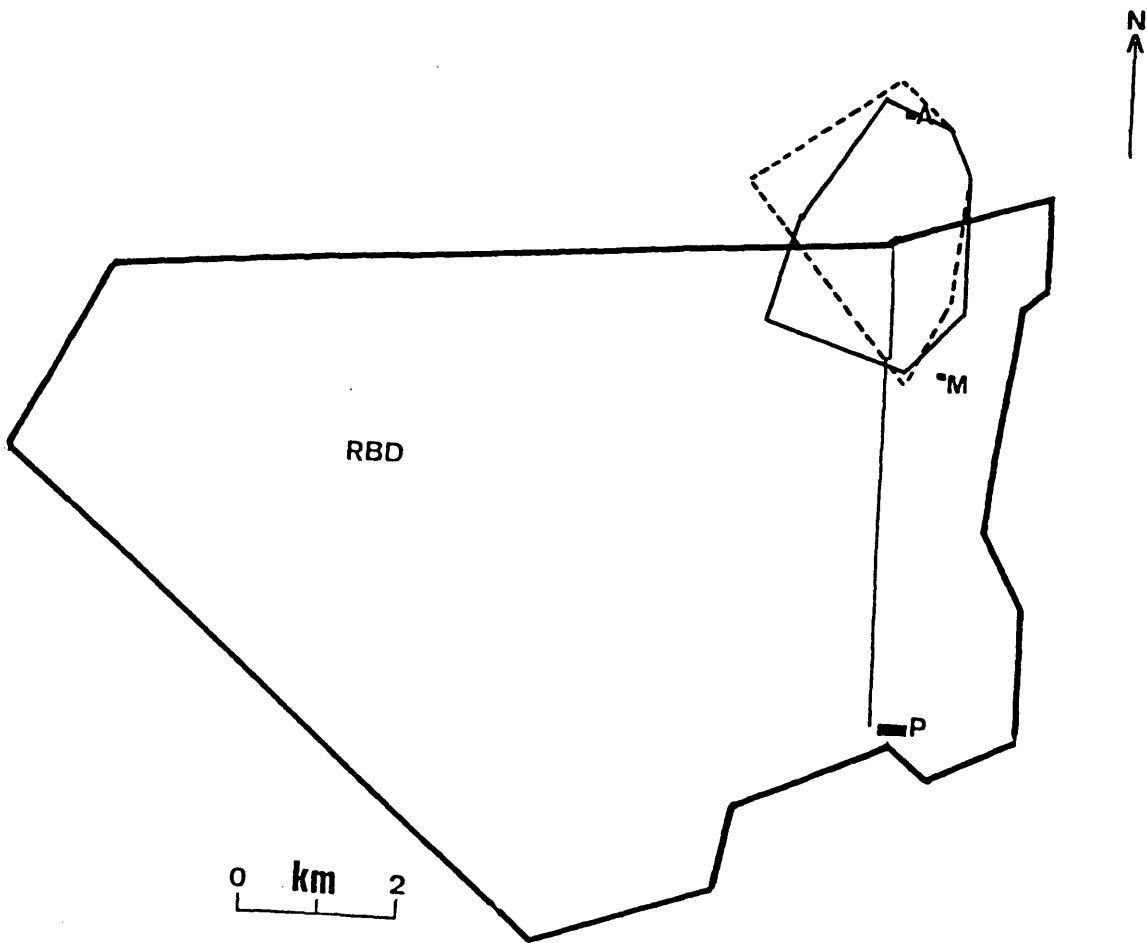


Figura 6.18.- Representación de las áreas de campeo por el MPCV de los lince LH01 (madre) traza fija y LH03 (cría) traza discontinua, durante el periodo juvenil de este último. Para ver más clara la ubicación de las áreas de campeo se ha representado los límites de la Reserva Biológica (RBD). A: Casa de la Algaida. M: Casa del Martinazo.



6.3.2.7.- Comparaciones de los patrones de actividad y áreas de campeo en los 5 periodos considerados.

Se ha aplicado el test de la t para comparar las medias de las DTR y HI de la hembra en cada una de las etapas de la reproducción. La gestación y el periodo juvenil son las etapas que más se diferencian del resto en los patrones de actividad.

La DTR presenta diferencias significativas entre la gestación y el primer mes de vida de las crías ($p < 0.05$), primer mes-juvenil ($p < 0.001$), segundo mes-juvenil ($p < 0.01$) y tercer mes-juvenil ($p < 0.01$). Las HI difieren significativamente en menor medida en todos los periodos reproductivos (gestación-primer mes: $p < 0.05$, gestación-segundo mes: $p < 0.05$, gestación-tercer mes: $p < 0.05$, primer mes-juvenil: $p < 0.01$, segundo mes-juvenil: $p < 0.01$, tercer mes-juvenil: $p < 0.01$ y cuarto mes-juvenil: $p < 0.05$, cuadro 6.6). Es decir, que los patrones de actividad varían significativamente desde el parto hasta el periodo juvenil, momento en el que ya las atenciones de la madre disminuyen y vuelve a mantener un comportamiento similar al del periodo no reproductor.

Respecto a la ubicación y tamaño del área de campeo, en la figura 6.19 se puede observar como la hembra LH01 fué desplazando progresivamente su área de acción hacia el Norte, aunque en todos los periodos considerados siempre existe una zona de ocupación común de menos de 1 km² (contorno del 50% del área de campeo calculado por la media armónica; Cuadro 6.2).

Mediante el cálculo de los coeficientes de correlación r_s de Spearman y agrupados en una matriz de similaridad, hemos comparado la sincronía de los patrones de actividad locomotriz durante el ciclo reproductor, cuyos resultados aparecen en el cuadro 6.7. Se observa como existe correlación significativa entre los patrones del primer-tercer mes ($p < 0.05$), segundo-tercer mes ($p < 0.05$), segundo-cuarto mes ($p < 0.05$) y muy altamente

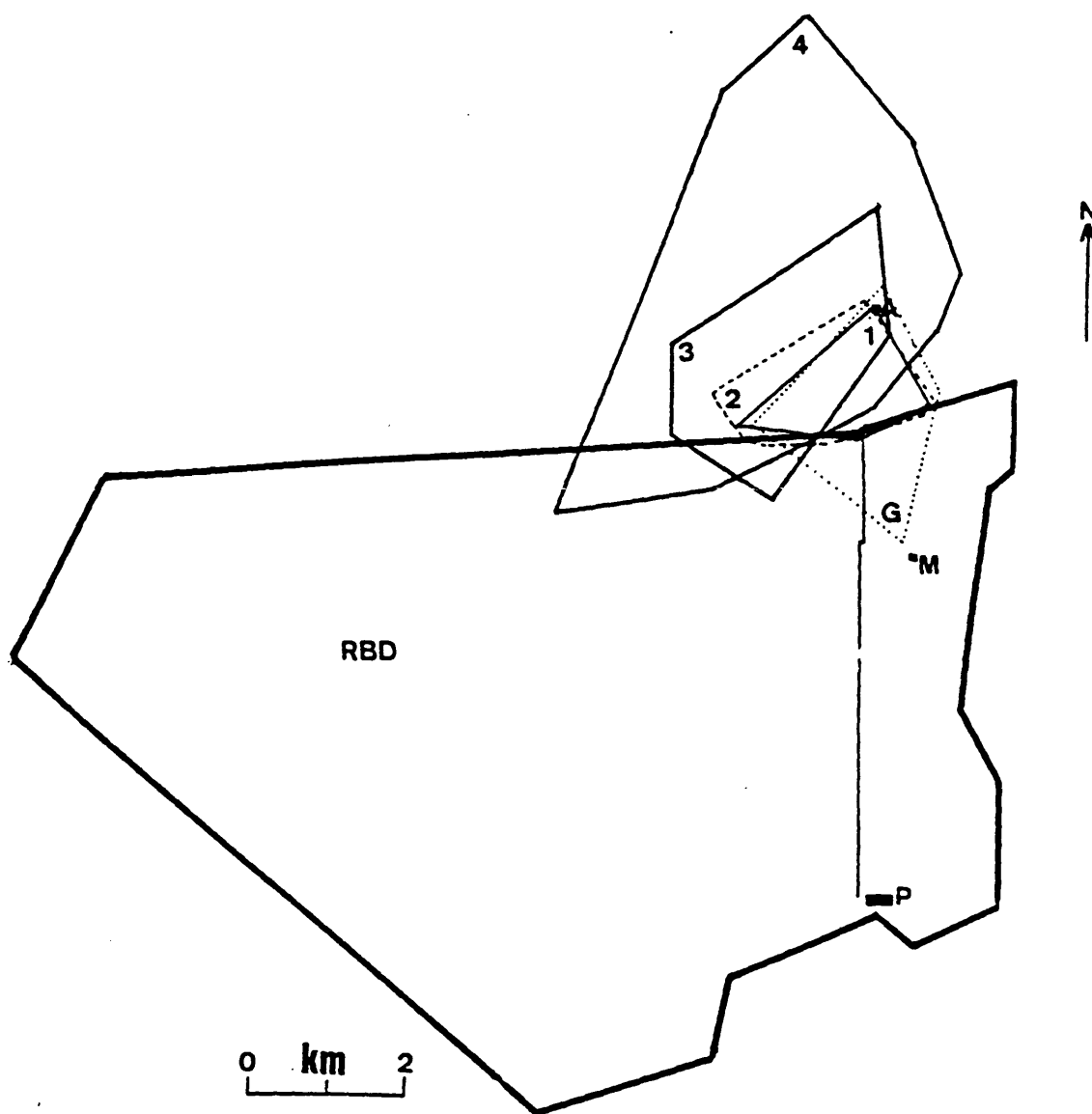
correlacionados tercer-cuarto mes ($p < 0.001$). Por otro lado hay que destacar la baja correlación de todas las etapas consideradas dentro del ciclo reproductor con el periodo juvenil, muy probablemente debido a que son datos de otro año.

Cuadro 6.6.- Resultados del análisis estadístico de la t de Student, sobre la media de las distancias recorridas diariamente -DTR- (mitad superior) y las horas de inactividad -HI- (mitad inferior) en las distintas etapas del ciclo reproductor obtenidas mediante el seguimiento de la hembra LH01.

Niveles de significación: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

	GESTACION	1 ^{er} MES	2 ^o MES	3 ^{er} MES	4 ^o MES	JUVENIL
GESTACION	----	2.40*	1.62	1.45	0.15	0.89
PRIMER MES	2.29*	----	0.37	1.32	1.74	3.54***
SEGUNDO	2.42*	0.29	----	0.71	1.14	2.68**
TERCERO	2.49*	0.17	0.17	----	1.04	3.56**
CUARTO	1.10	0.65	0.91	0.85	----	0.37
JUVENIL	1.40	4.17**	5.13**	5.11**	2.57*	----

Figura 6.19.- Evolución del tamaño y ubicación del área de campeo por el mínimo polígono convexo del lince LH01 durante el ciclo reproductor. Se ha dibujado el contorno de la Reserva Biológica de Doñana (RBD). A: Casa de la Algaida. M: Casa del Martinazo. G: área de campeo duante la gestación, 1: primer mes de vida de las crías, 2: segundo mes, 3: tercer mes y 4: cuarto mes.



Cuadro 6.7.- Matriz de similaridad (coeficiente de correlación r_s de Spearman) de las DRH recorridas por la hembra LH01 durante el ciclo reproductor.

Niveles de significación: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

	GESTACION	1 ^{er} MES	2 ^o MES	3 ^{er} MES	4 ^o MES	JUVENIL
GESTACION	1.00	0.26	0.34	0.05	0.21	0.16
PRIMER MES		1.00	0.26	0.39*	0.32	0.06
SEGUNDO			1.00	0.41*	0.43*	-0.07
TERCERO				1.00	0.86***	0.02
CUARTO					1.00	0.08
JUVENIL						1.00

6.3.3.- DESARROLLO, CRECIMIENTO Y COMPORTAMIENTO DE LOS CACHORROS HASTA EL ABANDONO DEL AREA NATAL

6.3.3.1.- Descripción y desarrollo de las crías.

En base a unas pocas observaciones anecdóticas realizadas por guardas y una observación (con registro fotográfico) de un naturalista, se han podido describir las primeras etapas del desarrollo de las crías de lince ibérico. En las fotografías, se puede observar como las crías tienen los ojos cerrados. El pelaje es de un color claro, poco moteado a excepción de la cabeza y la zona dorsal. Las orejas en su parte dorsal son muy negras y contrastan con el color claro del resto del cuerpo. Carecen de algunos rasgos típicos de los linceos como los pinceles, y aunque tienen marcada la línea que dibuja las patillas, estas no están formadas.

No se conoce el peso de los linceos al nacer pero debe de quedar incluido en el rango

de los pesos medios de las otras especies de lince (128-340 g; ver revisión de McCord y Cardoza, 1982). A efectos del modelo, hemos supuesto que dicho peso es de 250 gramos.

Tal y como se ha descrito con anterioridad, las crías abandonaron el tronco donde nacieron a los 36 días de vida. Es más que probable que fueran trasladadas por la madre a la nueva guarida, aunque ya para entonces deberían tener desarrollado el aparato locomotor lo suficiente como para desplazarse de forma autónoma. Además del cambio de guarida, también se pudo constatar que las crías a los 36 días ya ingerían algún alimento sólido (se encontraron restos de conejo parcialmente devorados por las crías), por lo que hemos estimado que el destete se produce a los 40 días. Una semana más tarde (50 días de edad) abandonaron la madriguera y por los rastros encontrados en la arena ya eran capaces de acompañar a la madre de vez en cuando en pequeños recorridos.

6.3.3.2.- Tasa de crecimiento de los cachorros.

De cara a calcular la tasa de crecimiento diario, hemos dividido el crecimiento postnatal en dos etapas; la primera abarcaría desde el nacimiento hasta los dos meses de vida y la segunda desde el tercer mes hasta la estabilización del peso, que suele ocurrir pasada la madurez sexual.

Durante la primera etapa se ha utilizado una regresión entre el peso de la hembra (kg) como variable independiente y la tasa de crecimiento de las crías (g/día) como variable dependiente, de acuerdo con los datos de crecimiento durante la lactancia estimados por Oftedal y Gittleman (1989). La recta de regresión es la establecida en la ecuación 6.1 en el apartado de métodos.

Como el peso de la hembra en nuestro caso es de 10.9 kg tenemos que la tasa de crecimiento de la cría es de 23 g/día. En consecuencia, el peso de los lince al cumplir el

segundo mes de vida sería de 1630 gramos.

En base a datos de los pesos de los ejemplares de lince ibérico capturados y marcados por Beltrán (1988), los del presente estudio y algunos de los radioequipados posteriormente por Ferreras (datos inéditos), hemos podido estimar el crecimiento postnatal correspondiente a la segunda etapa, es decir desde el tercer mes hasta el momento que comienza a estabilizarse el peso (asíntota de la curva de crecimiento).

Los datos de los pesos de los ejemplares capturados en relación con la edad se han ajustado a un modelo de crecimiento sigmoideal (Zullinger et al., 1984) basado en la ecuación de Richards (Ricklefs, 1983) (ver ecuación 6.2 de métodos).

Se han obtenido las siguientes ecuaciones, para machos y hembras:

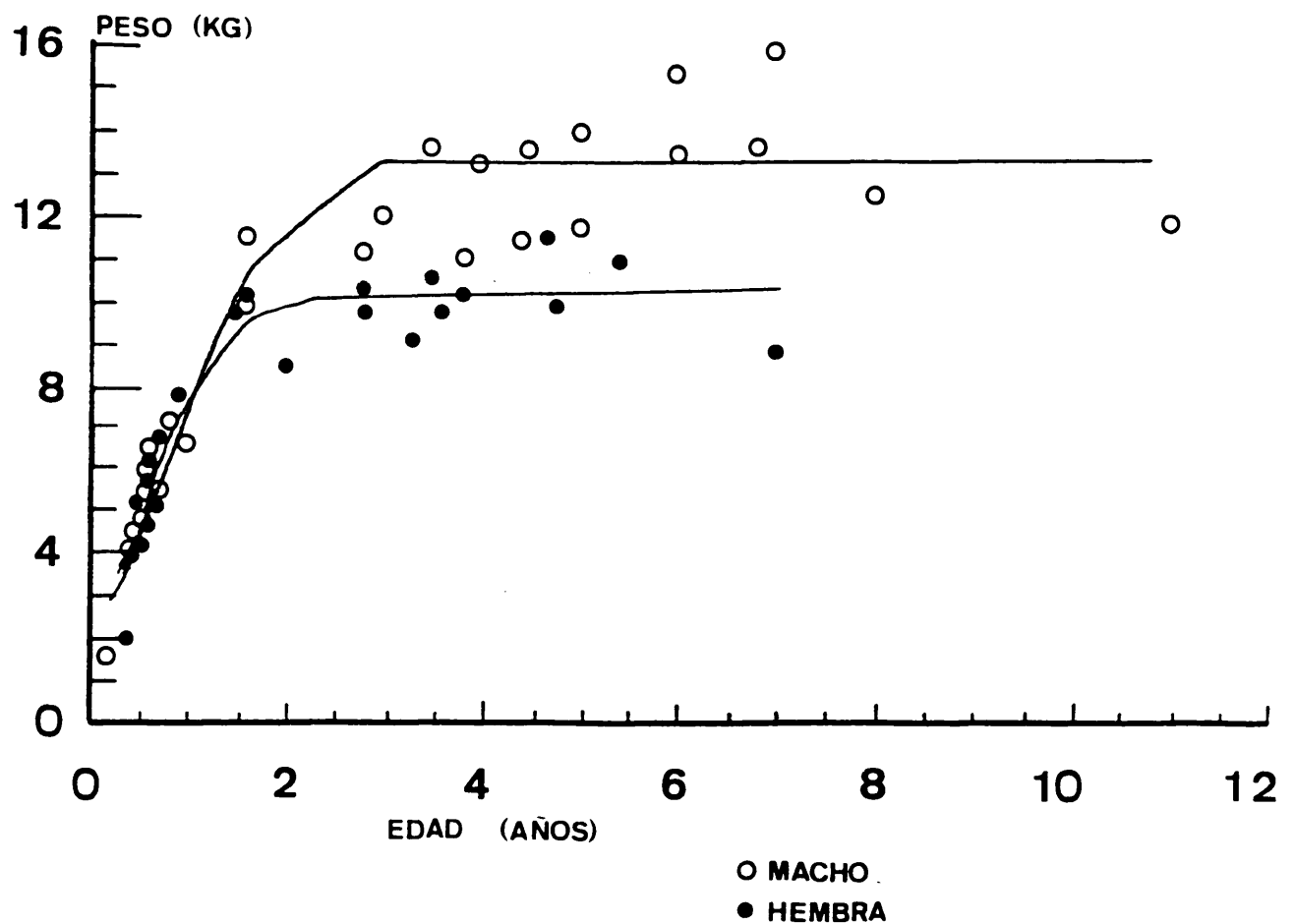
$$Y_{\text{macho}} = 12.8 / (1 + 5.4 e^{-2X}) \quad (6.3),$$

$$Y_{\text{hembra}} = 10.1 / (1 + 4.05 e^{-2.5X}) \quad (6.4)$$

Si representamos los datos de los ejemplares marcados por sexos y ajustados a la ecuación de Richard's (Figura 6.20) se pueden observar mejor como evoluciona la tasa de crecimiento en el macho y la hembra. Dicha ecuación marca un punto de inflexión que es el momento estimado en el que cesa el crecimiento. Para el caso de los machos este punto se produce a los 2 años de edad y con un peso de 12.8 kilogramos, mientras que para las hembras este punto se produce al año y medio de vida alcanzando un peso de 10.1 kilogramos. Por tanto la tasa de crecimiento hasta el primer año de vida será de 24 g/día para el macho y 26 g/día para la hembra. Esto significa que durante el primer año, las hembras

crecen más rápidamente que los machos, sin embargo estos últimos continúan creciendo hasta pasados los dos años de edad, mientras que en las hembras ocurre al año y medio de vida.

Figura 6.20.- Representación gráfica del modelo de crecimiento sigmoideal (Zullinger et al., 1984) para el macho y la hembra de lince ibérico, en base a los pesos de los lince capturados durante el periodo de estudio, los datos de Beltrán (1988) y los datos inéditos de Ferreras.



6.3.3.3.- Comportamiento espacio temporal durante el periodo juvenil; relación madre-cría.

Desde el momento en que se produce el destete (40 días de vida de las crías), los cachorros pasan por un periodo de dependencia nutricional, de manera que el aporte alimenticio corre a cargo de la madre en forma de presas. Como ya se ha descrito, entre el 2º y 4º mes de vida, las crías acompañan en breves recorridos a la madre, quedando escondidas en densos brezales mientras la madre realiza su campeo en busca de presas. Este hecho pudo observarse el 09-10 de octubre, al detectar en la arena los rastros de LH01 con las crías dirigiéndose a un brezal al atardecer y posteriormente salir LH01 sola para volver al brezal ya de noche. Al día siguiente se pudieron observar los rastros de la hembra volviendo de nuevo al brezal arrastrando un conejo (dos pequeños surcos entre las huellas del lince).

A partir del quinto mes de vida (considerado como periodo juvenil), las crías acompañan a la madre durante el campeo diario, e incluso son capaces de cazar por su cuenta, aunque el éxito de caza debe de ser muy bajo (Hemker et al., 1986 describen como pumas huérfanos son capaces de sobrevivir por si mismos a partir de los 6 meses de edad). Durante este periodo aprenden las técnicas de caza y a patrullar el área de campeo.

Los seguimientos de LH01 y LM03 durante el periodo juvenil muestran el grado de relación madre-joven. LM03 fué capturado en noviembre de 1985, estimándose su edad en 6 meses (en base al peso y desarrollo de la dentición). A los pocos días, se capturó LH01 muy cerca del lugar de captura de LM03, y mediante el seguimiento radiotelemétrico se pudo ver que la gran mayoría del tiempo permanecían juntos interpretándose que eran madre e hijo. A partir de localizaciones periódicas simultáneas de ambos ejemplares entre diciembre de 1985 y mayo de 1986 se han estimado las distancias que los separaban en cada ocasión,

clasificándolas en 6 tipos (Cuadro 6.8).

Cuadro 6.8.- Número de localizaciones correspondientes a las distancias entre madre y cría (LH01-LM03) cuando se les localizaba simultáneamente durante los meses de diciembre de 1985 a mayo de 1986, es decir desde los 7 hasta los 12 meses de vida del macho joven LM03. En el cuadro superior, las distancias se han expresado en metros, y dividido en 6 tipos de clases (0-50, 50-200, 200-400, 400-600, 600-1000 y más de 1000 metros). En el cuadro inferior se han agrupado las 6 clases de distancias en tres al igual que los meses expresándolos en edad del cachorro.

MES	DISTANCIA MADRE-CRIA						TOTAL
	0-50	50-200	200-400	400-600	600-1000	> 1000	
DICIEMBRE	13	7	5	4	8	3	40
ENERO	20	3	4	2	0	0	29
FEBRERO	16	0	2	5	0	0	23
MARZO	3	2	2	7	9	16	39
ABRIL	0	0	1	1	9	12	23
MAYO	0	1	1	2	4	17	25
TOTAL	52	13	15	21	30	48	179

EDAD	JUNTOS (0-200 m)		PROXIMOS (201-600 m)		ALEJADOS (>600 m)	
	Loc.	%	Loc.	%	Loc.	%
	7-8 meses	43	62.3	15	21.7	11
9-10 meses	21	33.9	16	25.8	25	40.3
11-12 meses	1	2.1	4	8.3	43	89.6

En diciembre, cuando LM03 tiene 7 meses de edad, en 13 (32.5%) de 40 localizaciones simultáneas los dos lince estaban juntos. En enero, cuando LM03 tenía 8 meses en 20 (69%) de 29 localizaciones simultáneas se encontraban igualmente juntos. Sin embargo, ya en marzo (LM03 con 10 meses de edad) tan sólo en 3 (7.7%) de 39 localizaciones, los dos lince se encuentran juntos.

Los recorridos diarios en los seguimientos intensivos de estos dos ejemplares y las localizaciones periódicas indican que en algunas ocasiones madre e hijo descansaban juntos, y luego cada uno se movía de manera independiente (Figura 6.21). Otras veces se les localizaba juntos unas horas y de pronto se separaban y no se les volvían a localizar juntos en varios días. Resulta evidente que debe existir un tipo de comunicación madre-jóven que facilite los contactos entre los individuos de la misma familia.

Volviendo al cuadro 6.8, se puede observar que agrupando las distancias en juntos, próximos y alejados y los meses de muestreo (7-8, 9-10 y 11-12 meses de vida del joven) en una matriz de 3 x 3 se observa con más claridad el periodo de tiempo en que se produce la ruptura en la relación de dependencia madre-cría. Cuando el joven LM03 tiene entre los 7 y 8 meses de vida la relación con la madre es intensa, donde el 62.3% de las localizaciones LM03 se encuentra junto a su madre LH01 o a menos de 200 metros (Figura 6.22). Sin embargo, a partir de los 9-10 meses de vida tan sólo en el 34% de las localizaciones se encuentra junto o próximo a LH01. Ya a partir de abril-mayo, cuando LM03 tiene casi un año de vida, la relación materna apenas existe (tan sólo 1 localización a menos de 200 m) y el 89.6% de las localizaciones ambos lince se encuentran a más de 600 metros de distancia (Figura 6.22). Por tanto para el caso de LM03, se ha interpretado que la independencia nutricional se produce a los 9 meses de edad.

Figura 6.21.- Esquema de los recorridos de la hembra LH01 y su cría LM03 durante el seguimiento intensivo realizado el día 18-19/12/85. Con una estrella hueca se ha marcado la localización inicial de LH01 y el final con un asterisco, el resto de las localizaciones se han marcado con círculos. El inicio del seguimiento de LM03 se ha marcado con un asterisco y el final con uno macizo y las localizaciones con puntos negros.

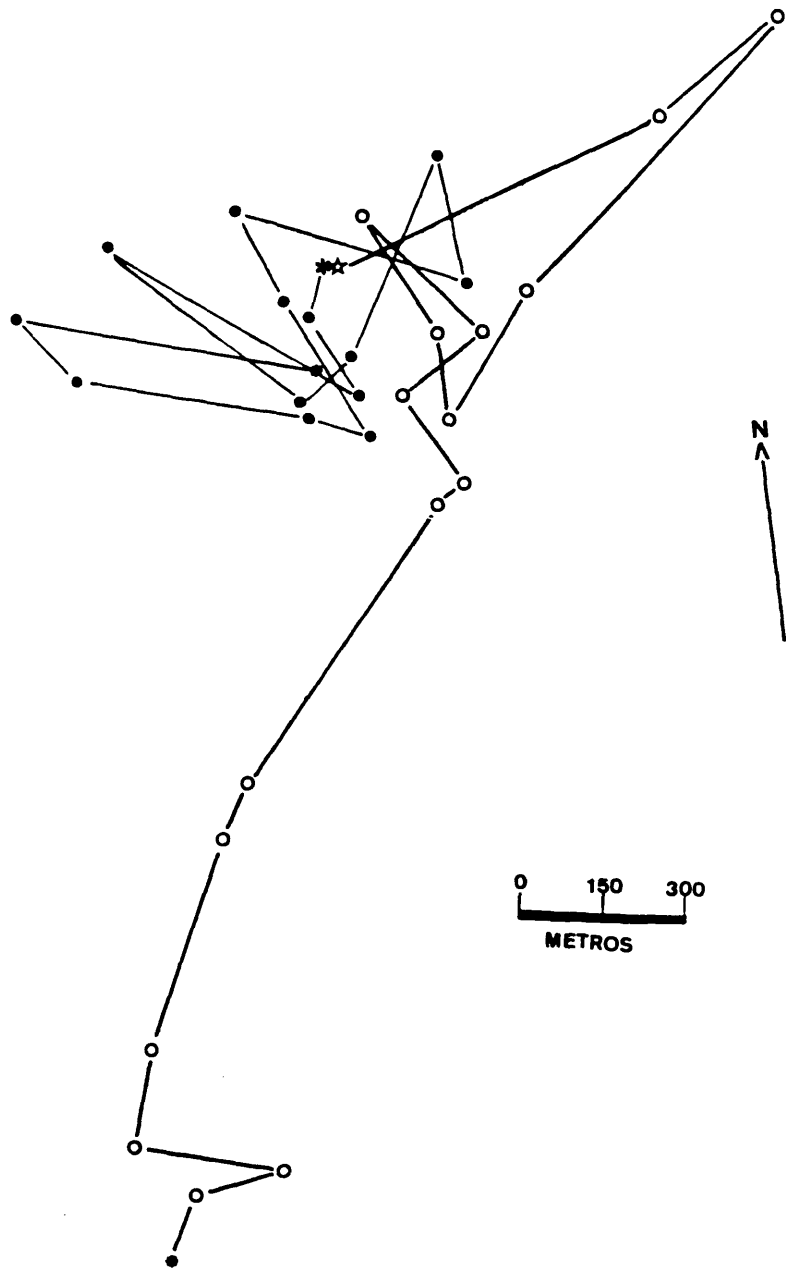
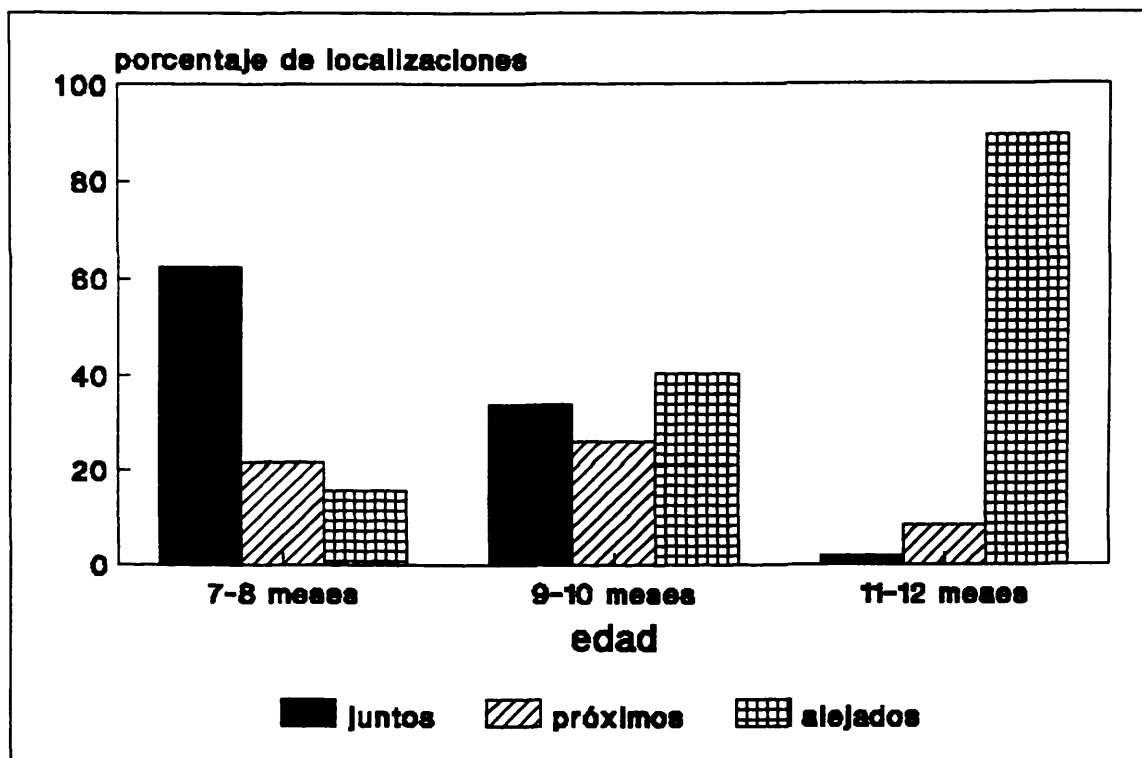


Figura 6.22.- Histograma de barras del porcentaje de localizaciones presentes según cada tipo de distancia prestablecido que indican el grado de relación madre-cría (LH01-LM03) desde diciembre de 1985 a mayo de 1986.

Juntos; distancia LH01-LM03 entre 0 y 200 metros.

Próximos; distancia LH01-LM03 entre 201 y 600 metros.

Alejados; distancia LH01-LM03 mayor de 600 metros.



Sin embargo, el que ya no necesite diariamente del aporte del alimento por parte de la madre no implica que abandone el territorio materno, ni que ya no mantenga ningún tipo de contacto con ella.

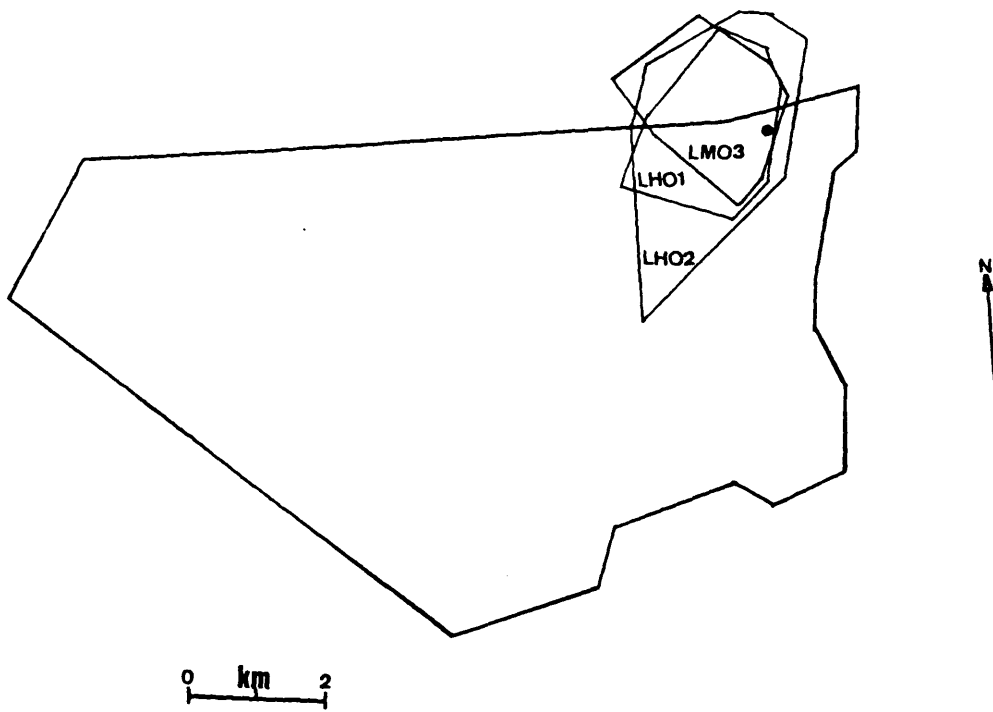
De hecho, durante el periodo de estudio ocurrieron dos observaciones anecdóticas que merece la pena describir y que vienen en cierto modo a confirmar la elasticidad del sistema

social de los carnívoros considerados como solitarios. En ambas ocasiones se encontraron los restos de un gamo matado por la hembra LH01, los días 5/12/85 y 25/11/86, y en las dos ocasiones estuvieron implicados tres individuos de la misma familia; los antes mencionados (LH01 y LM03) y la otra hembra marcada, nacida el año anterior LH02 (Aldama y Delibes, 1991).

Cuando ocurrió la primera observación LH01 y LM03, como se ha descrito, permanecían la mayor parte del tiempo juntos y la hembra LH02 (que para estas fechas tenía aproximadamente 21 meses de edad) vivía en el área natal, pero apenas mantenía contactos con la madre (Figura 6.23). El 5 de diciembre, sobre las 08:00 horas solares, se encontraron los restos de un gamo (Dama dama) de aproximadamente 20-25 kg de peso en una pradera perimarismeña en el límite Noreste de la Reserva Biológica, dentro del área de campeo de los tres lince. En el gamo se podían ver las heridas de muerte en el cuello (la tráquea estaba partida) causadas por el ataque del lince (Beltrán et al., 1985). El día anterior, sobre las 21:19 horas solares, LH01 se encontraba a pocos metros del lugar donde se encontró el gamo, por lo que interpretamos que este lince lo mató. LM03 fué localizado a unos 800 metros al Oeste de la presa y LH02 unos 400 metros al Norte. El día 5, cuando se descubrió la presa muerta (ya algo comida), LH01 y LM03 estaban juntos a unos 300 metros del gamo, descansando en el interior de un brezal, y LH02 se encontraba comiendo de la presa. Al día siguiente (06/12/85) a las 12:45 horas solares los tres lince fueron localizados juntos comiendo de los restos del gamo. El día 07/12/85 tan sólo quedaban restos de piel y los huesos grandes.

Figura 6.23.- Areas de campeo por el MPCV de los lince LH01, LH02 y LM03 durante los meses de noviembre y diciembre de 1985.

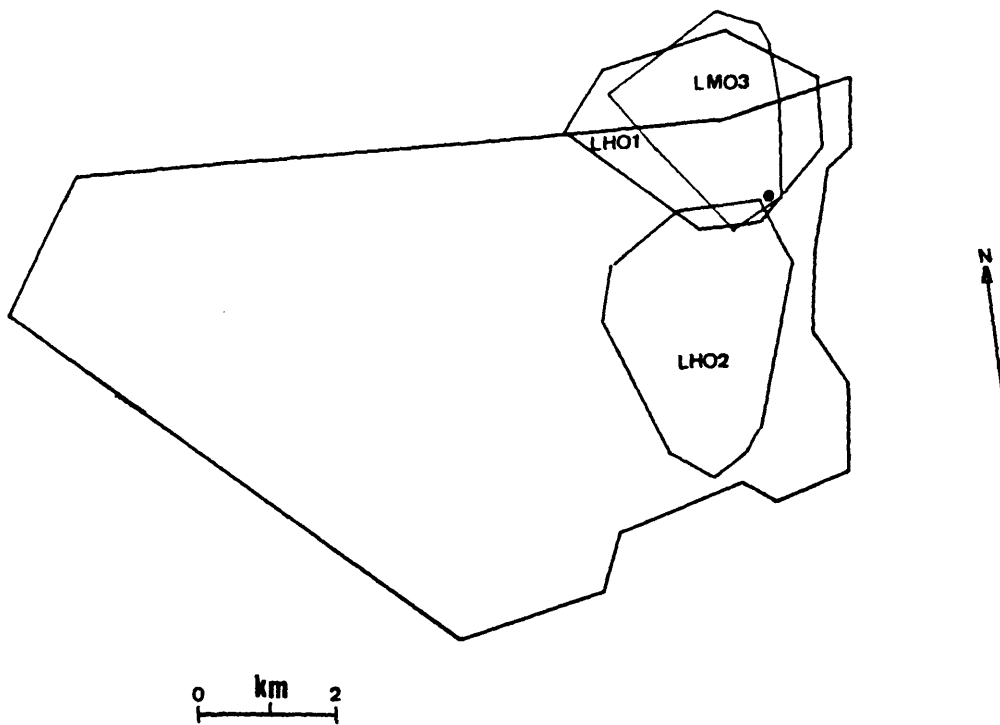
Se han marcado los límites de la Reserva Biológica y el punto donde se encontró el gamo matado por LH01.



La segunda observación ocurrió casi un año más tarde (25/11/86), y al igual que la vez anterior se encontraron los restos de un gamo en el borde Sureste del área de campeo de la hembra LH01, también en una pradera perimarismeña (a unos 800 metros al Sur del lugar anterior). Por entonces, esta hembra seguía manteniendo el mismo territorio, la otra hembra LH02 (dos años y medio de edad) había sido desplazada del área materna y ocupaba un territorio colindante al de la madre. Por último, el macho subadulto LM03 (18 meses de vida) seguía en el territorio materno pero apenas mantenía contactos con la madre (Figura 6.24). Cuando se encontró la presa, LH01 y LM03 se localizaron juntos comiendo del gamo y LH02 se encontraba a unos 200 metros al Sur. Sin embargo, aparentemente ésta no comió de la presa. Al día siguiente, sobre la 09:00 horas solares, LM03 se encontraba a más de 1 km del gamo y LH01 continuaba comiendo los últimos restos de la presa.

Como se puede deducir de estas observaciones, existe una cierta tolerancia social en el lince ibérico, sobre todo entre individuos de la misma familia, lo que hace que el periodo juvenil se pueda alargar en el tiempo de manera que el proceso de dispersión, o abandono del área natal, sea un hecho paulatino. Primero se produciría la independencia trófica, que ocurriría entre el octavo y décimo mes de vida, y posteriormente, dependiendo de varios factores (disponibilidad de presas, densidad de la población, hábitat...), se produciría el abandono del área natal. De los lince jóvenes muestreados en el presente estudio LM03 abandonó el área natal con 23 meses de edad, la hembra LH02 lo hizo con 26 meses de edad, y LH11 lo hizo con 10 meses.

Figura 6.24.- Areas de campeo por el MPCV de los lince LH01, LH02 y LM03 durante los meses de octubre, noviembre y diciembre de 1986. Se han marcado los límites de la Reserva Biológica y el punto donde se encontró el gamo matado por LH01.



6.4.- DISCUSION

6.4.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra.

De los datos y observaciones anecdóticas obtenidos durante el presente estudio, se han podido interpretar algunos aspectos de la biología de la reproducción del lince en Doñana.

Referente a la época del celo, suele ocurrir en los meses de invierno, sobre todo en enero y febrero. Durante estos meses se han observado comportamientos más agresivos en los machos (heridas observadas en el lince LM05 en competencia por el territorio con LM06 en febrero de 1986) y reducción del área de campeo de las hembras que son frecuentadas por varios machos. Sin embargo, existen datos sobre la presencia de crías en otros momentos del año, como es el caso de la hembra LH01 que parió a mediados de junio, de lo que se deduce que tuvo el celo en abril. Más aún, en diciembre de 1988 se capturó un macho de 2 kilos de peso, interpretándose su edad en 3 meses, lo que implica que el celo pudo ocurrir en el mes de agosto. Esta variación ha sido descrita en otras especies de lince que habitan en zonas templadas y con gran disponibilidad de presas, como es el caso del lince rojo. En la revisión que llevan a cabo McCord y Cardoza (1982) sobre aspectos de la reproducción del lince rojo, las poblaciones que habitan al Norte del continente americano tienen mucho más marcada la época del celo (restringida a febrero-marzo), mientras que en las poblaciones sureñas el celo ocurre en casi todas las épocas del año como en Doñana. Varios autores como Crowe (1975), Mehrer (1975) y sobre todo Whosner (1988), trabajando con ejemplares en cautividad, relacionan la presencia de camadas en diferentes épocas del año a que las hembras de los lince rojos son estacionalmente poliéstricas, pudiendo existir hasta 3 ciclos estrales si no son fecundadas. Las camadas tardías no prosperarían en el Norte debido a la rigurosidad de las condiciones invernales y la baja disponibilidad de presas, y si lo harían en el Sur. Es bastante

probable que la hembra de lince ibérico sea estacionalmente poliéstrica, por lo que una investigación con ejemplares cautivos que ratificara esta hipótesis sería de gran interés.

Los lince en Doñana suelen criar como media dos cachorros por camada, aunque hay observaciones durante el periodo de estudio de hembras con tres. Estas hembras fueron observadas en zonas con gran abundancia de presas y muy localizadas (Matasgordas, Llanos de Marismillas). De manera similar, Valverde (1957) estima en dos crías el promedio del tamaño de camada para Doñana. En Norteamérica, el promedio para el lince rojo en base a conteos de cicatrices placentarias es de 3.2 (McCord y Cardoza, 1982), sin embargo Beeler (1985), experimentando con lince rojos cautivos, observó que el promedio de cicatrices placentarias era de 3.2 y luego el número de cachorros por camada era de dos. Este dato viene a apoyar la suposición realizada en el presente estudio de que nacen tres crías y antes de llegar al tercer mes una de ellas muere.

Por falta de material (cuerpos de lince para diseccionar y animales cautivos para experimentar), determinados aspectos necesarios para la génesis del modelo energético durante la reproducción han sido obtenidos de datos recopilados sobre la biología reproductiva del lince rojo y el canadiense fundamentalmente. Así, se ha supuesto que el periodo de gestación del lince es de 70 días, que en condiciones de libertad los lince se reproducen una vez por año y que son ovuladores espontáneos y poliéstricos. Sería de gran interés poder constatar estas suposiciones, para lo cual se insta a realizar experiencias de cría en cautividad con el lince ibérico.

6.4.2.- Patrones de actividad y uso del espacio por parte de la hembra durante la reproducción y crianza de los cachorros.

Para poder estudiar el comportamiento reproductor de las hembras de lince en Doñana,

durante el presente estudio se marcaron 4 hembras adultas, de las que tan sólo una pudo ser rastreada intensivamente desde el inicio de la actividad reproductora. A pesar de ello, se ha conseguido obtener bastante información sobre el comportamiento de esta hembra, en gran parte debido al seguimiento exhaustivo realizado y lo novedoso del tema. La hembra en cuestión fué LH01, y aunque cuando fué marcada por primera vez (noviembre de 1985) ya tenía una cría de 6 meses (LM03), el año en que se pudo seguir el ciclo reproductor desde el inicio fué en 1988. El parto se estimó que tuvo lugar el 17 de junio, siendo por tanto algo más tardío de lo habitual en el área de Doñana (Valverde, 1957; Delibes, 1980), y ocurrió en un tronco daído de alcornoque. El lince rojo utiliza diferentes sitios de cría según los tipos de hábitat. Zezulak y Schwab (1980) describen cómo estos lince, en el desierto de California, utilizan roquedos de hasta 30 metros de altura para criar. Gashwiler et al. (1961) citan el uso de troncos huecos y pilas de leña como lugares de cría en Utah. Por otro lado, Murie (1961; en McCord y Cardoza, 1982) encontró una camada de lince canadiense en un arbusto muy frondoso en Alaska. Berrie (1973) cita una camada de lince canadiense con 5 crías debajo de un entramado de raíces a la vera de un río con bajo caudal.

Como ya se ha comentado con anterioridad, Valverde (1957) menciona varios lugares de cría en el Coto de Doñana, dependiendo en parte del tipo de vegetación predominante. Si se trataba de la zona comunmente llamada monte blanco, las camadas se encontraban preferentemente en zonas de zarzas y brezales muy tupidos y sin excesiva humedad, o bien en troncos huecos de alcornoque, como lo hizo la hembra objeto de estudio. Cuando se trataba de pinares (zona del Pinar de las Marismillas, limite Sur del Parque), los nidos se encontraban en lentiscos, nidos de cigüeña y escarbados en el suelo (posiblemente antiguas conejeras o zorreras). McCord y Cardoza (1982) describen cómo la hembra de lince rojo, al igual que la de nuestro estudio, permanece durante unos días en la guarida antes del parto, alimentándose

posteriormente de los restos placentarios e incluso de algún feto muerto. En Idaho, Bailey (1979) marcó con emisores a 18 hembras adultas de lince rojo, de las cuales criaron varios ejemplares que le proporcionaron información sobre el comportamiento de la reproducción y crianza de los cachorros. Así, los lugares de cría elegidos por las hembras fueron en su mayoría terrenos rocosos (cuevas excavadas en la superficie rocosa y fisuras producidas por los corrimientos de lava) y en dos casos los lince criaron en estructuras construidas por el hombre (tubo de reactor nuclear abandonado y en una chabola). Al igual que lo hizo la hembra LH01, las de lince rojo estudiadas por Bailey (op. cit.), utilizaron varias guaridas. Por lo general, una era usada durante las primeras semanas de vida de las crías y las otras, más o menos periféricas a la primera, eran utilizadas con posterioridad. La situación de las guaridas estuvo muy relacionada con los lugares con más abundancia de conejos. Este mismo autor cita que las crías permanecieron en las guaridas hasta los 3 meses de edad, y a partir de entonces éstas acompañaban a la madre en sus desplazamientos, incluso cazando con ella. De los 6 a los 9 meses las crías se iban independizando de la madre hasta llegar a completar la independencia nutricional.

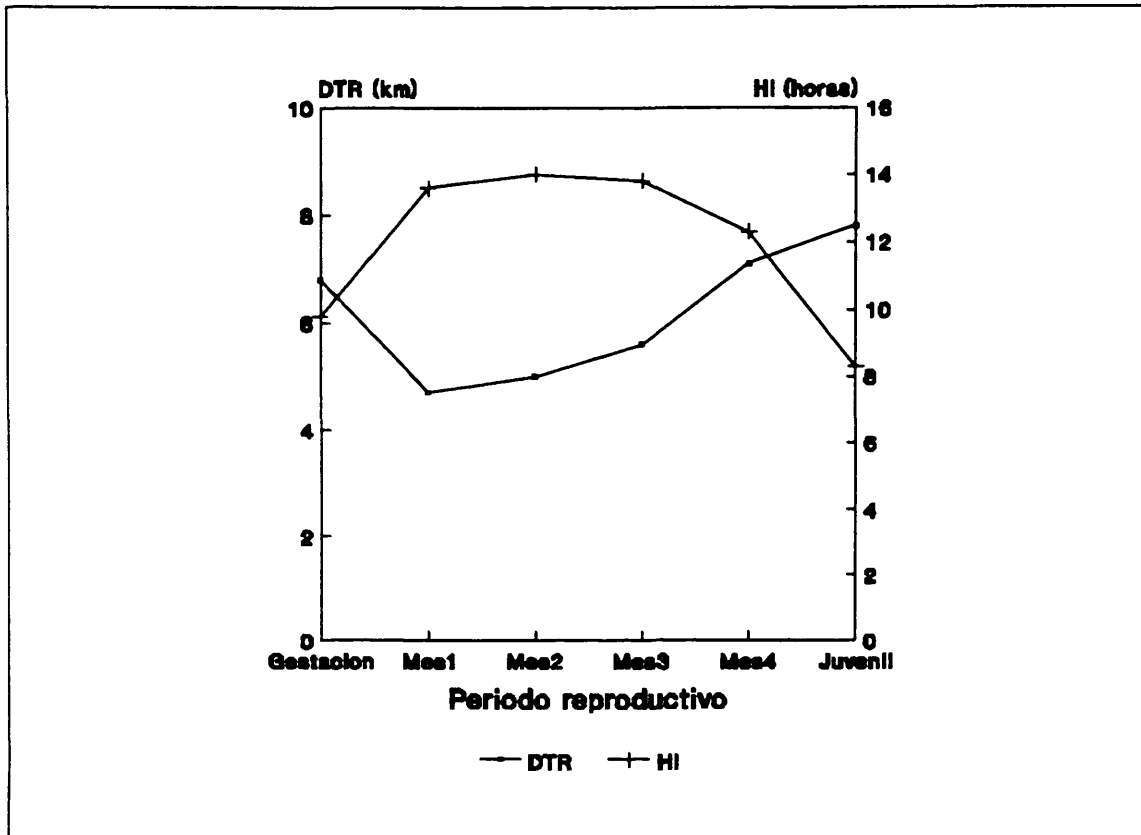
Para el caso que nos ocupa, los 27 seguimientos intensivos de 24 horas realizados a la hembra LH01, junto con las localizaciones diarias independientes durante los 5 meses de muestreo, nos han permitido dividir el análisis del periodo de cría en 5 etapas; gestación (70 días; 5 seguimientos), primer mes (7 seguimientos), segundo mes (4), tercer mes (5), cuarto mes (3) y etapa juvenil (que comprende desde el quinto mes hasta la independencia nutricional de los cachorros, con 4 seguimientos).

En promedio, la distancia recorrida diariamente durante todo el periodo de cría fué de 6.2 km, con un rango de 2.7 a 9.4 km, y el periodo de tiempo dedicado al reposo, es decir, el número de horas de inactividad fué de 11.8 con un rango de 5 a 18 horas. No existen

diferencias significativas entre las DTR y HI de los seguimientos realizados durante el ciclo reproductor y los llevados a cabo en el resto del año (desde enero a abril) (prueba de la U de Mann-Whitney). Ello se debe a que durante el periodo de gestación y el periodo juvenil la hembra LH01 mostró gran actividad y desplazamientos, compensando los menores movimientos realizados durante los primeros meses de vida de las crías. Durante el nacimiento y los dos primeros meses de vida, la hembra apenas se alejaba de las crías, de ahí que las distancias recorridas fueran muy pequeñas (4.7 km y 13.6 horas de inactividad durante el primer mes de vida de las crías y 5.0 km y 14 horas de inactividad durante el segundo mes). Posteriormente fueron aumentando, al mismo tiempo que disminuyeron la horas de inactividad, ya que permaneció cada vez menos con las crías, que eran capaces de acompañarla a partir del 4 mes. Esta relación se puede observar claramente en la figura 6.25, donde se han representado las DTR y HI de la hembra durante las 5 etapas.

Seidensticker (1977) describe el seguimiento durante 7 semanas de una hembra de leopardo (Panthera pardus) con crías recién nacidas. Según este autor, durante el primer mes de vida de las crías éstas eran movidas de un sitio a otro por la madre, que mientras cazaba las dejaba guarecidas en alguna mata. El 44% del día (11 horas) permanecía con las crías (de los que el 62% era por la noche), y cuando las abandonaba permanecía en los alrededores a una distancia media en línea recta de 1.5 km. Durante el segundo mes (último de seguimiento) aumentó el tiempo diario que permanecía con las crías hasta las 14 horas, y aunque una vez llegó a separarse 2 km de las crías, el promedio continuó siendo de 1.5 km. Knick (1990) radioequipó varias hembras durante dos años consecutivos (1982 y 1983), encontrando diferencias en los movimientos de éstas durante la época reproductora. Este autor estimó la distancia recorrida durante la noche en 5.3 km en 1982 y 2.7 km en 1983.

Figura 6.25.- Representación gráfica de los promedios de la distancia total recorrida diariamente (DTR) en km y el número de horas de inactividad (HI), de la hembra LH01 en las diferentes etapas del ciclo reproductor.



Teniendo en cuenta que los lince rojos en Idaho apenas realizan desplazamientos diurnos, las distancias recorridas son ligeramente menores que las de la hembra de lince ibérico radiocontrolada en el presente estudio. En Doñana, otros carnívoros radiocontrolados, como el meloncillo y el zorro, han mostrado reducción en los desplazamientos diarios de las hembras durante el periodo reproductivo. Así, Palomares (1990) encuentra distancias medias diarias recorridas por las hembras de meloncillo de 4 km y observa una disminución entre los meses de marzo a junio. En el caso de los zorros, la distancia total recorrida por las hembras durante la reproducción es de 4.5 km (Travaini et al., 1993.), frente a los 5.8 km de media

estimados para las hembras radiocontroladas por Rau (1987). En grandes félidos como el puma, Seidensticker et al. (1973) encuentran que las hembras con crías radioequipadas presentaban unos patrones de actividad particulares con una disminución de los movimientos, que eran dedicados exclusivamente a la búsqueda de presas (ungulados). En promedio eran de 1.6 km/día, dejando la madre a las crías en zonas protegidas por zarzas y matorrales y acercándolas a comer con ella cuando daba caza a una presa.

También el tamaño del área de campeo se redujo en el momento del nacimiento de las crías, para ir aumentando paulatinamente conforme iban creciendo. Se pasa de un área de campeo de 3.53 km² durante la gestación a 1.7 km² durante el primer mes de vida de las crías, y cuando estas ya tienen 4 meses a 13.9 km². Sunquist (1981) observó que las hembras de tigre en el Parque Nacional de Chitawan (Nepal) presentan variaciones en el tamaño del área de campeo durante la reproducción. Así, la hembra 101 aparentemente no redujo su área durante la gestación, y sin embargo en el momento del nacimiento de las crías pasó de 6.3 km² a 0.6 km². Posteriormente se produjo un aumento gradual conforme las crías se fueron desarrollando.

Durante el tiempo (36 días) que mantuvo a las crías en el tronco, la hembra LH01 tuvo un comportamiento de uso del espacio de patrón de centro "Central Place Foraging" (Orians y Pearson, 1979), ya que la búsqueda del alimento (forrajeo) comenzaba y terminaba en el tronco donde tenía los cachorros. Según estos autores, el forrajeo de patrón de centro establece que cuanto mayor es la distancia forrajada respecto al punto al que tiene que volver el predador (en nuestro caso el tronco), mayor es el gasto energético, y por tanto tendrá que consumir más presas o que éstas tengan un mayor aporte energético. Como en el caso del lince la presa básica es el conejo, y además a diferencia de los cánidos no es capaz de regurgitar las presas cazadas, tendrá que optimizar la búsqueda del alimento, y para ello lo

mejor es que la guarida donde tenga las crías pueda presentar en las proximidades una elevada disponibilidad de conejos. El lugar elegido por LH01 para el parto y cuidado de las crías en el primer mes de vida reúne las condiciones antes mencionadas. Si tenemos en cuenta la ubicación del área de campeo de LH01 (abarca la zona Norte de la Reserva y Sur de la Algaida; Figura 6.4) la zona más céntrica del territorio es la zona con mayor abundancia de conejos (Moreno y Villafuerte, 1992). Por otro lado, el 91% de las localizaciones en los 8 seguimientos realizados a LH01 cuando tenía las crías en el tronco se encontraban a una distancia no superior a los 600 m (Cuadro 6.5).

De igual manera, Knick (1990) ha descrito que las hembras de lince rojo durante el tiempo en que las crías permanecen en la guarida, se convierten en forrajeadores de patrón de centro. Durante el estudio que realizó este mismo autor, se produjo un descenso brusco en la población de lagomorfos y sólo consiguieron criar aquellas hembras que presentaban gran disponibilidad de pequeños roedores muy cerca de la guarida.

Durante el periodo reproductor la hembra LH01 ha mostrado tres patrones diferentes de uso del espacio o forrajeo:

- Forrajeador extensivo: este patrón lo mostró durante la gestación y el periodo juvenil. La hembra recorrió en una semana el área de campeo, y el lugar de inicio de la actividad no era el mismo en el que la terminaba.

- Forrajeador de patrón de centro: lo desarrolló durante el tiempo que tenía a las crías en el tronco, que funcionaba como centro de actividad, y desde donde comenzaba y terminaba ésta. El área de campeo se redujo mucho y no era patrullada en su totalidad.

- Forrajeador por zonas: ocurrió durante los primeros meses de vida de las crías. La hembra explotaba intensamente un área muy reducida durante varios días, para a continuación mudar a las crías a otro lugar que volvía a explotar otra vez durante varios días seguidos y así

sucesivamente. Probablemente el tiempo que se mantuvo en cada zona, varía en función de la disponibilidad de presas, de manera que cuando se agotan los recursos muda a éstas a otra zona dentro de su área de campeo. El área de campeo final (al cabo del mes) es igual o mayor que en el periodo no reproductor pero esta no ha sido patrullada semanalmente.

6.4.3.- Desarrollo, crecimiento y comportamiento espacio- temporal de las crías hasta el abandono del área natal.

En base a una serie de observaciones de guardas, y sobre todo, al avistamiento con registro fotográfico por parte de un naturalista, de una camada con 3 crías de lince ibérico en Doñana, se ha podido comprobar que las crías del lince ibérico presentan un grado de desarrollo y unas características externas (como el color y diseño del pelaje) muy similares a los de las otras especies de lince (McCord y Cardoza, 1982). Aunque no pudieron ser pesadas, se ha estimado que su peso debe de ser similar al de sus congéneres. Gashwiler et al (1961) citan el peso medio de las crías de lince rojo al tercer día de vida en 128 g, mientras que Young (1958) cita entre 283 y 340 g el peso de las crías en la primera semana de vida. Trabajando con caracales (Felis caracal) en cautividad, Stuart y Stuart (1985) han registrado el peso de estos félidos al nacer en 235 gramos. Hemmer (1976) cita en 260 gramos el peso al nacer del lince boreal y Saunders (1961) entre 197 y 211 g en el lince canadiense. En base a estos datos hemos supuesto que el peso del lince ibérico al nacer es de 250 g.

Las crías de lince rojo abren los ojos entre los 3 y los 11 días de edad (Pollack 1950, Young 1958), mientras las de boreal lo hacen entre los 12 y los 17 días (Novikov, 1962; Lindemann, 1955; Wayre 1969).

Tal y como se ha descrito en el apartado anterior, la hembra LH01 mudó a las crías

de guarida a los 36 días del parto. Para entonces los cachorros ya debían tener lo bastante desarrollado el aparato locomotor como para desplazarse, aunque no para acompañar a la madre, por lo que suponemos que fué esta quien los mudó a la nueva guarida. McCord y Cardoza (1982) describen como las crías del lince rojo nada más nacer comienzan a mamar, mientras que la madre las limpia. Según estos autores, sobre la cuarta semana de vida los cachorros ya presentan suficientemente desarrollado el sistema locomotor y sensorial, comenzando a explorar los alrededores de la guarida. A partir de la quinta semana comienzan a ingerir alimentos sólidos y la producción de leche materna será cada vez menor, cesando en la séptima u octava semana. En el presente estudio se ha podido comprobar que las crías ya ingerían carne hacia los 40 días de vida (restos de conejos encontrados en la entrada de la nueva guarida, junto con huellas de las crías). Con esta edad ya deben de tener casi completa la dentición de leche. Según Stuart y Stuart (1985) el caracal a los 50 días de vida ya tiene perfectamente desarrollada toda la dentición de leche. Sin embargo, Jackson et al. (1988) estiman que a partir de la 9 semana de edad es cuando los lince rojos tienen completa toda la dentición de leche, aunque a los 40 días los lince rojos tienen ya emergidos los caninos, incisivos y primer premolar, estando perfectamente capacitados para comer sólidos. Gittleman y Oftedal (1987) han realizado una recopilación del momento en el que varias especies de félidos comienzan a ingerir alimentos sólidos por primera vez, variando entre los 32 y los 70 días.

De cara a la estimación del coste energético que supone el crecimiento en las crías se han distinguido dos periodos; el primero abarca desde el nacimiento hasta el segundo mes de vida y el segundo desde que ya comen solamente alimentos sólidos hasta la llegada de la madurez sexual, que es cuando básicamente se detiene. Al carecer de datos de campo del peso de las crías de lince ibérico durante la lactancia se procedió a utilizar la ecuación obtenida

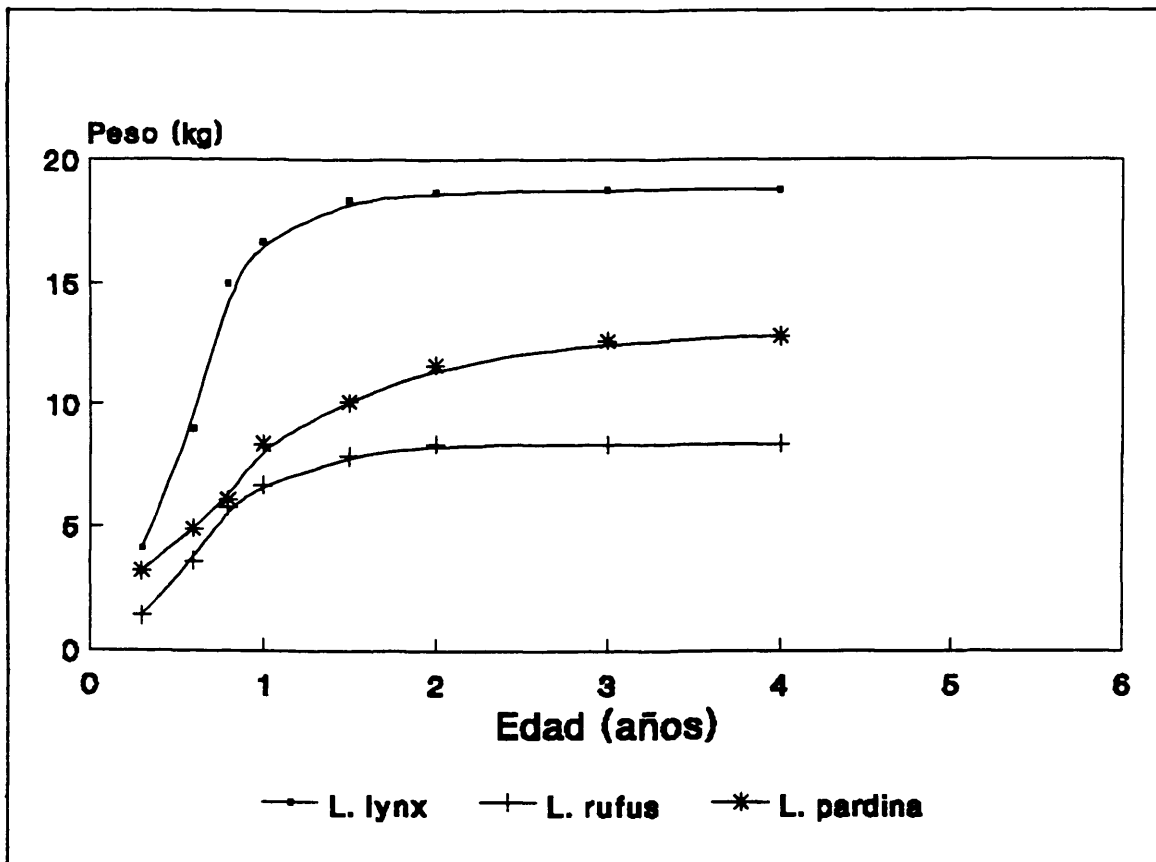
por Oftedal y Gittleman (1989) mediante una regresión entre el peso de la hembra y la tasa de crecimiento de las crías de varias especies de félidos de pequeño y mediano tamaño. Según esta ecuación, la tasa de crecimiento diario del lince ibérico durante la lactancia es de 23 g/día. Sin embargo, para la segunda etapa si que se disponía de registros de los pesos de los lince marcados durante el presente estudio, junto con los datos de Beltrán (1988) y Ferreras (en prep.), y cuya edad se conocía aproximadamente. Los datos fueron ajustados a un modelo de crecimiento de tipo sigmoideal basado en la ecuación de Richards (Ricklefs, 1983). A partir de esta ecuación se obtuvieron las tasas de crecimiento para el macho (24 g/día) y para la hembra (26 g/día). Dichas tasas son muy similares a los 23 g/día obtenidos por la ecuación de Oftedal y Gittleman (1989), de ahí que se pueda establecer una tasa de crecimiento media para el lince ibérico de 25 g/día desde el nacimiento hasta la llegada de la madurez sexual. Otros autores han establecido tasas de crecimiento para las distintas especies de lince. Scott (1976) cita en 10 g/día para el lince rojo, Hemmer (1976) 35 g/día para el lince boreal y Stuart y Stuart (1985) 24 g/día para el lince caracal. En la figura 6.25 hemos representado las curvas de crecimiento medias (sin distinguir sexos) para las tres especies de lince antes citadas.

El comportamiento de los cachorros (actividad y relación maternofilial) durante los primeros meses de vida se ha podido interpretar a partir de los seguimientos intensivos realizados a LH01 hasta los 4 meses de edad de sus hijos. A partir de los 6 meses de vida si se ha conseguido obtener más información sobre el comportamiento espacio-temporal y las relaciones maternofiliales en base al marcaje y seguimiento de los lince LM03, LH02, LH10 y LH11 (además de LH01).

Durante el tercer y cuarto mes de vida de las crías, los movimientos de LH01 indicaban que los cachorros no eran capaces de acompañar a la madre durante sus

desplazamientos diarios, y por tanto a menudo los dejaba guarecidos en brezales mientras la madre buscaba presas para alimentarlos.

Figura 6.26.- Curvas de crecimiento (respecto al peso) para las tres especies de lince; lince ibérico (*Lynx pardina*) (calculada en el presente estudio y promediada para los dos sexos; ver figura 6.20), lince rojo (*Lynx rufus*) (Crowe, 1975) y lince boreal (*Lynx lynx*) (Hemmer, 1976).



El uso del área de campeo por parte de LH01 durante este tiempo fué muy diferente al que normalmente realizaba fuera de la época reproductora. Mientras que ahora explotaba intensivamente la parte del territorio que coincidía con la zona donde tenía las crías, el resto

no era visitado. Sin embargo, fuera del periodo reproductor la totalidad del territorio era visitado en 2 o 3 semanas. Esta forma de uso del área de campeo ha originado que en el análisis del tamaño del área de campeo de LH01 durante el tercer y cuarto mes aparecieran varios centros de actividad del 75 y 50%.

Knick (1990), radioequipó a varias hembras de lince rojo en el Sudeste de Idaho, y las que criaron lo hicieron en mayo. Las crías, después de permanecer entre 53 y 81 días en la guarida fueron trasladadas a otras nuevas, y ya en septiembre, cuando estas tenían entre 4 y 5 meses de edad, comenzaron a acompañar a su madre en los desplazamientos diarios. Winegarner (1984), trabajando con lince rojos en Florida pudo seguir el ciclo reproductor de una hembra acostumbrada a la presencia humana. Las observaciones realizadas por esta autora, indican que la hembra cuidaba de los cachorros regularmente hasta el final del cuarto mes de vida. A partir del quinto comenzaron a acompañar a la madre en sus desplazamientos diarios incluido la caza, y después del octavo mes se independizaron.

En nuestro estudio, se carece de información del periodo entre el cuarto y sexto mes de vida de las crías debido a los acontecimientos ya descritos en varios capítulos (muerte de LH01). Pensamos que a raíz de la muerte de LH01, las crías debieron de perecer, al no estar lo suficientemente preparadas para sobrevivir por sí solas, como lo mostraron los últimos seguimientos realizados a LH01. Aunque existen casos contrastados de crías de pocos meses de edad, capaces de dar caza a una presa en cautividad (como el de un lince de 3 meses de edad capturado herido, probablemente por un golpe de un vehículo, en Córdoba, el cual era perfectamente capaz de matar presas vivas que se le suministraban en una jaula de 200 m²; Laffitte com.pers.), que pudieran indicar cierta capacidad de supervivencia. Sin embargo, en libertad, el éxito de caza debe de ser muy bajo como para poder mantenerse diariamente.

Las relaciones maternofiliales siguen siendo bastante intensas en el sexto mes, como

lo prueban los seguimientos simultáneos realizados a LH01 y LM03. Tal y como se ha descrito en el apartado 6.3.3.3, cuando LM03 tenía aproximadamente 7-8 meses de edad, el 62% de las veces en que fué localizado se encontraba junto a su madre (a menos de 200 m de distancia), y tan sólo 3 veces fue detectado a más de 1000 metros de distancia. Sin embargo, ya a los 9-10 meses de vida las relaciones maternofiliales disminuyen, con sólo un 34% de las localizaciones simultáneas en el mismo lugar. Finalmente, a partir del 11 mes sólo existe 1 localización de los dos lincees juntos y el 89.6 % de las localizaciones corresponden a puntos separados más de 600 metros de distancia. En ese momento se estima que se ha producido la independencia nutricional respecto a la madre. Sin embargo, el alcanzar la independencia trófica no implica que abandone el área de campeo materna. De hecho, desde los 11 meses de edad hasta los 23, LM03 llevó una vida independiente (los lincees, al igual que la gran mayoría de los félidos, son carnívoros solitarios; Ewer 1973), pero utilizando el área natal (Figuras 6.23 y 6.24). De igual manera, la hembra LH02 se mantuvo en el territorio materno de LH01 mientras ésta criaba a LM03. El que los jóvenes independientes vivan en el área natal durante un cierto tiempo se puede interpretar como una inversión materna para favorecer las tasas de supervivencia de sus hijos (Sunquist, 1981). Más aún, LH01 permitió compartir un gamo matado por ella no sólo a LM03, sino también a LH02, hija del año anterior. Un año después permitió a LM03 comer de otro gamo matado por ella. Ese día, LH02 estaba cerca de la presa, y sin embargo, aparentemente no se le permitió comer, ya que para entonces estaba instalada en un territorio colindante (apartado 6.3.3.3). Estas observaciones nos permitan obtener una idea del comportamiento altruista de la madre ya no sólo respecto al joven del año (LM03), sino a la hembra joven independiente del año anterior, y de cómo puede llegar a ser de flexible el comportamiento social en los carnívoros considerados como solitarios. Patrones de comportamiento similar han sido descritos para

muchas especies de cánidos considerados solitarios (Macdonald, 1979) y para algunos féidos como el tigre (Panthera tigris) (Sunquist, 1981). Este autor describe como los jóvenes hasta los 20 meses de edad permanecen junto a la madre (en el 45% de las localizaciones la madre y la cría se encuentran a menos de 2 km de distancia; el área de campeo de la hembra es de 20 km²) y a partir de los 21-22 meses de edad los jóvenes comienzan a independizarse, sin apenas contactos con la madre, excepto en una ocasión en que se observó a uno de los jóvenes comiendo de una res con su madre. Sin embargo, en este caso la hembra de tigre expulsó al joven de su territorio, obligándolo a dispersarse, cuando tuvo la siguiente camada, cosa que no ocurrió con LH01. Kruuk (1978) y Macdonald (1983) sugieren que la concentración de presas potenciales es uno de los factores que favorecen el retraso de la dispersión de los jóvenes independientes. En nuestro caso, la hembra LH01 ocupaba un territorio con gran disponibilidad de presas y agrupadas en la zona de la Vera (Rogers y Myers, 1980), razón tal vez para permitir a LH02 ocupar parte de su territorio, mientras criaba a LM03. Por otro lado, durante el invierno la disponibilidad de conejos desciende considerablemente (Beltrán, 1988), siendo la época más desfavorable para los jóvenes recientemente independizados. Admitir a una hembra adulta ya emancipada en el grupo familiar para compartir grandes presas como los gamos, permite aumentar las posibilidades de supervivencia y perpetuación de ésta.

6.5.- SINTESIS Y CONCLUSIONES

Se han diferenciado 6 periodos dentro del ciclo reproductor de la hembra: gestación, primer mes de vida de las crías (donde se incluye el parto), 2º mes, 3º mes, 4º mes y período juvenil (desde el 5º mes hasta el 10º).

6.5.1.- Algunos datos sobre la biología reproductiva de la hembra.

- De las observaciones de hembras con crías en el área de estudio y de las experiencias en cautividad con el lince rojo, se infiere que el lince ibérico es ovulador espontáneo y poliéstrico. Por tanto, existen a lo largo del año varios ciclos estrales (que podrían ser 3) si no son cubiertas, hecho que se ve favorecido por la suavidad del clima y una densidad de presas relativamente estable. El periodo de gestación se ha estimado en 9 semanas, con un tamaño promedio de camada de 2 crías.

6.5.2.- Patrones de actividad circadiana y tamaño del área de campeo.

Los patrones de actividad y el tamaño del área de campeo han variado significativamente desde la gestación al periodo juvenil. No obstante en estos dos periodos la hembra presenta mayor actividad y desplazamientos que cuando tiene cachorros pequeños.

El promedio de las HI durante la gestación ha sido de 9.8 horas y la DTR de 6.9 km/día. El tamaño de área de campeo por el MPCV ha sido de 3.53 km². Durante el primer mes de vida de las crías las HI aumentan bruscamente con un promedio de 13.3 horas y una DTR de 5.25 km/día. De igual manera decrece el área de campeo pasando a 1.68 km². En el segundo mes de vida de las crías las HI siguen siendo altas (14 horas de promedio), la DTR es de 5 km/día, y el área de campeo es de 2.36 km². En el tercero, tanto las HI como la DTR son muy similares a los meses anteriores (13.8 horas y 5.6 km/día) y el área de campeo sigue aumentando de tamaño, siendo este mes de 4.82 km². En el cuarto mes se produce un ligero aumento de la DTR (7 km/día) y descenso de las HI (12.3 horas). En este mes se produce un fuerte aumento del tamaño del área de campeo, llegando a 13.8 km². El periodo juvenil se caracteriza por la irregularidad en los patrones de actividad, más similar al comportamiento de los lincees en el periodo no reproductor. Las HI son en promedio de 8.3 horas y la DTR

de 7.8 km/día.

6.5.3.- Uso del espacio.

La madriguera ha sido un tronco hueco de alcornoque caído dentro de un brezal. Tanto estudios anteriores como otros realizados en la zona revelan el gran uso de estas estructuras como lugar de cría, de ahí la importancia de conservarlas. Los seguimientos realizados durante el primer mes de vida de las crías revelan que el 91% de las localizaciones la madre se encontraba a menos de 500 metros del tronco, lo que sugiere que la densidad de presas en las proximidades tenía que ser alta.

Tras permanecer 36 días en el tronco, las crías fueron mudadas a una nueva madriguera (donde se observaron los primeros restos de conejo devorados por estas), para permanecer allí una semana. A partir de entonces (45 días de vida) y hasta los 4 meses las crías acompañaban a la madre en breves recorridos (de los rastros en la arena se pudo comprobar que eran dos cachorros). Cuando iba de caza la hembra, las dejaba guarecidas en brezales y manchas, hecho que enfatiza la importancia de estas formaciones vegetales en los territorios ocupados por hembras reproductoras. Al igual que LH08, esta hembra también utilizó el matorral quemado por el incendio de 1985.

Se pueden distinguir en la hembra reproductora 3 patrones de uso del espacio o forrajeo:

- Forrajeador extensivo: es el patrón normal de los linces, y ocurre en el periodo de gestación y periodo juvenil. El lince recorre en una semana su área de campeo, y el lugar donde comienza la actividad no suele ser el mismo en el que termina.
- Forrajeador de patrón de centro: lo desarrolla cuando tiene a las crías en el tronco, que funciona como centro de actividad, y desde donde comienza y termina ésta. El área de

campeo se reduce y no es patrullada en su totalidad.

- Forrajeador por zonas: ocurre durante los primeros meses de vida de las crías. La hembra explota intensamente un área muy reducida durante varios días, para a continuación mudar a las crías a otro lugar que vuelve a explotar otra vez durante varios días seguidos y así sucesivamente. De esta manera, al cabo del mes el área de campeo es igual o mayor que la del periodo no reproductor, aunque ésta no ha sido patrullada en una semana.

6.5.4.- Relación madre-cría.

El grado de atención que requieren las crías durante los primeros meses de vida es muy alto. Prueba de ello, son las 10 horas diarias de media que permaneció la hembra en el tronco. La intensidad del cuidado maternal sigue siendo elevada durante los 3 primeros meses de vida (pues las crías dependen nutricionalmente de la madre en un 100%). Conforme pasa el tiempo, las crías necesitan menos atención, aunque durante varios meses más acompañarán a la madre en sus desplazamientos diarios y ésta les aportará el alimento. Prueba de ello es el seguimiento simultáneo realizado a LH01 y LM03. Cuando LM03 tiene entre 7 y 8 meses de edad el 62.3 % de las veces está con la madre o a menos de 200 m. Sin embargo, a partir de los 11 meses de vida tan sólo el 2.1% de las localizaciones están juntos. Ello supone que hacia el 10 mes se rompe la relación de dependencia maternal, aunque esto no implica que el joven tenga que abandonar el área natal. De hecho, durante el periodo de estudio LM03 permaneció en el área materna 12 meses más. El que la hembra permita a los jóvenes independientes permanecer en su territorio un cierto tiempo se puede interpretar como una inversión para favorecer sus tasas de supervivencia. Es bien sabido que existe una elevada mortalidad juvenil (ejemplares dispersantes) en la periferia del Parque debido en gran parte a la presión humana (Ferrerías et al., 1992).

CAPITULO 7

G A S T O E N E R G E T I C O Y

REQUERIMIENTOS TROFICOS DE LA

H E M B R A D U R A N T E L A

REPRODUCCION Y CRIANZA

DE LOS CACHORROS



7.- GASTO ENERGETICO Y REQUERIMIENTOS TROFICOS DE LA HEMBRA DURANTE LA REPRODUCCION Y CRIANZA DE LOS CACHORROS

7.1.- EL MODELO UTILIZADO

Para la estimación del gasto energético de la hembra reproductora, hemos generado un modelo aditivo que abarcaría desde el momento de la concepción hasta la independencia nutricional (tal y como se ha descrito en el capítulo anterior: momento en que los jóvenes ya no necesitan de la madre para sobrevivir y dejan de ir junto a ella; se ha estimado que este hecho ocurre sobre el noveno mes de vida). De esta manera podemos dividir el proceso en tres etapas; gestación, lactancia y periodo juvenil o de cría de los jóvenes. Estos periodos son en cierto modo similares a los establecidos para el análisis del uso del tiempo y del espacio en el apartado anterior. El periodo de lactancia abarcaría desde el día del nacimiento hasta los 40 días de vida. En ese momento, comienza el periodo juvenil, que concluye con la independencia nutricional.

7.2.- ASUNCIONES DEL MODELO.

A efectos del modelo, se han establecido varias asunciones en cada uno de los periodos reproductores establecidos;

- Gestación: El coste energético de la gestación se ha equiparado al contenido energético de los fetos al nacer más el del mantenimiento de los tejidos placentarios y el desarrollo de las glándulas mamarias. En el caso de los rumiantes, el mantenimiento del tejido placentario y desarrollo de las glándulas mamarias supone un aumento de un 13% en las demandas energéticas diarias, mientras que el del feto supone un aumento del 11% (Agricultural Research Council, 1980). Para el caso de los carnívoros, no se sabe con precisión la inversión

energética diaria necesaria para fabricar y mantener estos tejidos, pero podría estimarse en un 11% del contenido energético de las crías al nacer (Oftedal, 1985).

Por otro lado, se ha supuesto a efectos del modelo que el número de fetos que la hembra de lince tiene en el parto es de 3, y que uno de ellos muere antes del periodo juvenil, quedando dos crías pasados los 3 meses de vida.

A efectos de la estimación de los requerimientos tróficos, la alimentación del lince durante el ciclo reproductor se asumirá como exclusivamente a base de conejos.

- Lactancia: Como los cachorros dependen del aporte de leche para su desarrollo, el coste de la lactancia se ha equiparado al contenido energético de la masa corporal de los cachorros. Se ha asumido que el periodo de lactancia dura 40 días.

- Etapa de dependencia nutricional (juvenil): Este periodo abarca desde los 40 días de vida hasta la independencia nutricional respecto de la madre, que se ha estimado que se produce sobre el noveno mes de vida de las crías. En este periodo se ha supuesto que la hembra ya sólo tiene 2 crías.

Dentro de los gastos energéticos de los jóvenes se ha añadido el coste del juego, para ello se ha supuesto que el tiempo invertido en esta actividad es de 1 hora diaria.

7.3.- RESULTADOS; GASTO ENERGETICO Y REQUERIMIENTOS TROFICOS

7.3.1.- Gestacion.

7.3.1.1.- Coste energético de la gestación.

El coste de la gestación se debe básicamente al desarrollo y crecimiento del feto y a los cambios que tiene que realizar la hembra para adaptarse al nuevo estado. Debido

a la dificultad de medir la inversión materna durante este periodo, se ha estimado a partir de la composición corporal y energética del recién nacido, más la energía procedente de la fabricación y mantenimiento de los tejidos más relacionados con la gestación (tejidos placentarios y desarrollo de las glándulas mamarias).

Apenas existen estudios sobre el contenido energético corporal de los carnívoros silvestres recién nacidos, pero sí existen de carnívoros domésticos, arrojando unos valores bastante homogéneos. La composición corporal del recién nacido se caracteriza por su elevado contenido hídrico (80-82%), bajo contenido en grasas (1.4-2.1%; Cuadro 7.1), por tanto un bajo contenido calórico (0.97-0.99 kcal/g de peso fresco). Los datos de carnívoros domésticos están basados en especies con parecido estado de desarrollo al nacer (e.g. cánidos, pequeños félidos y mustélidos).

Cuadro 7.1.- Composición corporal y contenido energético de las crías al nacer de tres especies de carnívoros domésticos. MS: materia seca, PROT: contenido protéico, CEN: cenizas, ENERG: contenido energético. (Datos obtenidos de Oftedal y Gittleman, 1989).

ESPECIE	N	AGUA		MS	GRASA	PROT	CEN	ENERG
		(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(kcal/g)
Perro	2	80.1	19.9	1.4	14.5	2.3	0.99	
Gato	2	79.9	20.1	1.7	14.0	2.6	0.97	
Hurón	6	82.0	18.0	2.1	13.1	1.8	0.97	

De los resultados del cuadro 7.1, parece razonable utilizar un valor de 0.98 kcal/g de peso fresco para la energía procedente del cuerpo del recién nacido. Esta estimación se debe ajustar bien al caso del lince, ya que las crías de este félido y las del gato doméstico

presentan al nacer un estado de desarrollo muy similar. Por otro lado, el peso estimado de los lince al nacer es de 250 gramos (apartado 6.3.3) por lo que la energía procedente del cuerpo de cada recién nacido será de 245 kcal. Como nacen 3 crías, el contenido energético de la camada (CE_{CAM}) será de:

$$CE_{CAM} = 245 \times 3 = 735 \text{ kcal} \quad (7.1)$$

Pero además del gasto energético que suponen los fetos, hay que tener en cuenta el gasto invertido en el desarrollo y mantenimiento del tejido placentario y el desarrollo de las glándulas mamarias (C_G). Para el caso de los carnívoros, no se sabe con precisión la inversión energética diaria en la producción y el mantenimiento de estos tejidos, pero podría estimarse en un 11% del contenido energético de las crías al nacer (Ofstedal, 1985), es decir 81.7 kcal/día.

En consecuencia, el coste energético diario de los fetos y todo el tejido placentario y mamario durante la gestación (C_{F+G}) será de:

$$C_{F+G} = 735 / 70 + 81.7 = 92.2 \text{ kcal/día} \quad (7.2)$$

7.3.1.2.- Gasto energético de la hembra en sus actividades diarias.

Una vez estimado el gasto que supone la gestación en sentido estricto para la hembra, hay que proceder a calcular los gastos propios de las actividades diarias mutuamente excluyentes, es decir dormir, locomoción, cazar y comer (ver capítulo 5, apartado 5.2.1; ecuaciones 5.1, 5.2, 5.3, 5.4, y 5.5).

El coste de dormir viene expresado por el coste metabólico basal de la hembra

(CMBH) a lo largo del tiempo de inactividad o reposo (ecuación 5.1; apartado 5.2.1.1.). El promedio de tiempo que permaneció inactiva la hembra de lince durante la gestación fué de 9.8 horas (rango 6-13 horas, cuadro 6.1 del capítulo anterior). Luego el coste de dormir o de descanso será de 161.47 kcal/día (rango 98.86-214.19 kcal/día).

El coste de la locomoción se ha calculado por la ecuación de Taylor et al. (1970). El promedio de la distancia total recorrida diariamente durante la gestación fué de 6.9 km con un rango de 4.5-8.4 km (Cuadro 6.1). Introduciendo estos datos en la ecuación 5.3, tenemos que el coste de la locomoción en promedio es de 573.53 kcal/día, con un rango de 435.08-680.73 kcal/día.

El coste energético que supone para la hembra cazar un conejo se ha expresado mediante la ecuación de Calder (1984), y a efectos del modelo la dieta del lince durante la reproducción se estimará compuesta exclusivamente por conejos. De esta manera, el coste de cazar un conejo para la hembra de lince durante la reproducción será de 21.87 kcal (sustituyendo las variables en la ecuación 5.4).

Al igual que en las otras actividades, siguiendo la metodología expuesta en el capítulo 5.2.1, el coste de comer se ha equiparado al de andar a una velocidad media, durante el tiempo que tarda en consumir la presa (estimada a partir de la experimentación con un ejemplar en cautividad). Sustituyendo el peso y las variables constantes (velocidad media de 1.2 km/h y el tiempo invertido en comer un conejo; 50 minutos) en la ecuación 5.5 del capítulo anterior, el coste de comer será de 30.23 kcal.

7.3.1.3.- Coste energético total diario y requerimientos tróficos durante la gestación.

Sumando los costes debidos a las actividades diarias tenemos que el gasto total diario, estimando que sólo necesita cazar un conejo, será de $C_{TG} = 787$ kcal (rango 701-832). A esto

hay que sumar el coste de la gestación, mantenimiento y crecimiento de los fetos; entonces el coste total será 894 (808-939) kcal. Pero como resulta que la energía metabolizada por el lince al consumir un conejo de peso medio es de 828 kcal (apartado 5.3.2.5), necesitará prácticamente un conejo (1.1; rango 0.8-1.0) para satisfacer las demandas energéticas diarias durante la gestación.

7.3.2.- Lactancia.

7.3.2.1.- Coste energético de la lactancia.

El crecimiento de las crías después de nacer y la producción de leche están muy correlacionados, ya que la leche es la única fuente de nutrientes que reciben las crías para su desarrollo (Oftedal, 1984). Como el aumento de peso es sólo posible si la energía procedente de la leche supera las necesidades mínimas de energía por parte de las crías, es evidente que el crecimiento de éstas es un indicador de la producción de leche por parte de la madre (Gittleman y Oftedal, 1987). De esta manera para poder estimar el gasto energético que conlleva la lactancia tendremos que estimar dos variables: el peso ganado por la camada desde el nacimiento hasta el destete y la energía procedente de la leche en ese momento.

- Crecimiento de la camada.

El peso de la camada en el momento en que empiezan a ingerir sólidos se la calculado por la media de la tasa de crecimiento individual (desde el nacimiento hasta el destete) y el tamaño de la camada (en este periodo el tamaño de la camada es de 3 crías). La tasa de crecimiento individual para el periodo de lactancia se estimó en 23 g/día (ver apartado 5.3.3.2), y el periodo de lactancia es de 40 días (ver apartado 5.3.3.3). Luego el peso de a

camada al producirse el destete será de 2760 g.

- Producción de leche.

En especies silvestres resulta muy dificultoso medir la producción de leche, si no se utilizan isótopos marcados (Oftedal, 1984). Gittleman y Oftedal (1987) han recopilado estimas de la producción de leche para 11 especies de carnívoros de diferentes tamaños en el punto de máxima de producción, obteniendo un exponente de 0.83 cuando se relaciona el gasto energético que supone la máxima producción de leche respecto al peso de la camada (peso metabólico de la camada; PMC). Así, la ecuación para la estimación de la energía producida con la máxima demanda de leche será:

$$CE_{MPL} = 275 \text{ PMC}^{0.83} \text{ Kcal/día} \quad (7.3)$$

- Energía producida durante la lactancia.

Habiendo estimado ya el peso de la camada cuando las crías ingieren sólidos por primera vez (2760 g), el coste energético que supone la lactancia será

$$CE_{MPL} = 275 \times 2.76^{0.83} = 639 \text{ kcal/día.} \quad (7.4)$$

Si lo equiparamos respecto al peso metabólico materno, éste es de 106 kcal/kg^{0.75} día, lo que equivale a 1.3 veces el coste de mantenimiento diario de la hembra. Esto demuestra el elevado esfuerzo que representa la lactancia para la hembra, llegando en casos especiales como gatos domésticos con 5 crías a perder hasta un 20% de su peso (Loveridge, 1986).

7.3.2.2.- Gasto energético de la hembra en sus actividades diarias.

Durante este periodo (40 días) se han realizado 9 seguimientos intensivos (primer y parte del segundo mes de vida de las crías). El promedio de horas diarias que permaneció inactiva fué de 13.7 con un rango de 11-18 horas. La distancia total recorrida diariamente fué en promedio de 5.02 km, con un rango de 2.7-6.6 (Cuadro 7.1). Sustituyendo en las ecuaciones 5.1, 5.3, 5.4, y 5.5 las variables por estos valores tenemos que el gasto energético en las actividades diarias (suponiendo que necesitara dos conejos diarios; vease más adelante) es de:

$$C_i = C_d + C_l + C_c + C_{com} = 226 + 416 + 44 + \\ + 60 = 746 \text{ kcal/día,} \quad (7.5)$$

con un rango que oscila entre los 626 kcal/día y los 781 kcal/día.

7.3.2.3.- Coste energético total y requerimientos tróficos durante la lactancia.

Sumando el coste energético obtenido de la ecuación 7.5 al de la lactancia (7.4) obtenemos el coste total, siendo éste de

$$C_{TL} = 746 + 639 = 1385 \text{ kcal/día} \quad (7.6)$$

y con un rango de 1265-1420 kcal/día.

Esto supone que en promedio los requerimientos tróficos en este periodo serían de 1.7 conejos/día (rango: 1.5-1.8).

7.3.3.- Etapa de dependencia nutricional.

La etapa de crianza de los jóvenes abarca desde el momento en que se produce el destete hasta que finaliza la dependencia nutricional (es decir entre los 40 días y los 9 meses de edad). Este es el momento de mayores necesidades energéticas por parte de los jóvenes para su desarrollo corporal. El momento en que se produce la independencia nutricional es difícil de calcular, ya que es un proceso paulatino, tal y como se describió en el capítulo anterior, habiéndose fijado a efectos prácticos en los 9 meses de edad.

Para esta etapa hemos supuesto que una de las tres crías muere, quedando tan solo dos, número de crías habitualmente observado en la zona de Doñana. Por lo tanto, a la hora de calcular los gastos energéticos de la camada en la etapa juvenil, en vez de considerar tres cachorros (como se ha realizado en las dos etapas anteriores) se realizarán los cálculos para dos.

El gasto energético de la hembra en este periodo es muy alto, pues además de sus gastos propios tendrá que alimentar a los jóvenes, que tienen actividades ya prácticamente igual que los adultos. De esta manera, procederemos en primer lugar a estimar el gasto energético que tienen las crías en sus actividades diarias y luego los propios de la hembra.

7.3.3.1.- Requerimientos energéticos de las crías.

Desde el tercer mes de vida hasta el octavo, podemos establecer que las actividades diarias más frecuentes de los cachorros van a ser; crecer, dormir o descansar, desplazarse o locomoción, y jugar. Las actividades de dormir y de locomoción se han podido cuantificar en base a los seguimientos intensivos de 24 horas de la hembra durante el tercer y cuarto mes de vida de los cachorros (se parte de la suposición de que los cachorros siempre acompañan a la hembra), y de los seguimientos a varios individuos jóvenes (LM03, LH02, LH10).

- Coste del crecimiento.

El coste de crecer se puede modelar como función lineal del cambio de peso (Golley et al. 1965).

$$C_{\text{CREC}} = M' \times 1430 / e \quad (7.7)$$

donde M' es el incremento de peso en kg/día, 1430 es el valor energético en kcal/g de la carne de félido (Golley et al. 1965) y 'e' es el porcentaje de energía asimilada utilizada para el crecimiento y que este autor considera en un 60%.

Para calcular el incremento del peso diario, hemos utilizado el modelo de crecimiento para el lince ibérico calculado en el capítulo anterior (apartado 6.3.3.2), en el que hemos estimado el incremento de peso diario en el periodo que abarca desde los 2 hasta los 8 meses. Para ello calcularemos el promedio de la tasa de crecimiento de los dos sexos a los 5 meses de edad como punto medio de la etapa juvenil. Para el caso del macho la tasa de crecimiento es de 23.6 g/día y la hembra 25.7 g/día, por lo que la media de ambos es de 24.6 g/día.

Retornando a la ecuación 7.8, el coste debido al crecimiento será de

$$C_{\text{CREC}} = 0.0246 \times 1430 / 0.6 = 59 \text{ kcal/día} \quad (7.8)$$

- Coste del juego.

El juego es una actividad muy ligada a los individuos juveniles, aunque puede darse también en adultos, y en la que se produce un gasto energético bastante elevado. Martin (1984) cronometró el tiempo invertido y midió el gasto energético debido al juego en cachorros de gato doméstico en una jaula metabólica. De esta manera obtuvo que os

cachorros invirtieron 2 horas diarias en el juego y que éste produjo un gasto de aproximadamente 1.6 veces el gasto energético propio de los periodos de descanso.

En nuestro modelo hemos asumido consecuentemente, en base a observaciones en el campo de lincec jóvenes jugando con conejos (Aldama y Delibes, 1991) y de descripciones del juego, tanto social como con presas, por parte de otros félidos silvestres en cautividad (ver revisión de Fagen, 1981), que el coste de esta actividad es similar al de la caza, y que representa el 5% de la actividad diaria.

En definitiva, que un lince de 4 kg (5 meses de edad) y con un tiempo de juego de 1 hora diaria, gastará en dicha actividad:

$$C_{\text{JUEGO}} = 78.3 \times 4^{0.89} \times 1 = 269 \text{ kcal/día} \quad (7.9)$$

- Costes de dormir, locomoción y comer.

De los seguimientos intensivos hemos estimado que la media de horas diarias de inactividad es de 12.8 horas y el promedio de la distancia recorrida diariamente es de 5.7 km. Volviendo a considerar un peso intermedio de 4 kg, el coste de dormir será de 106 kcal, el de la locomoción de 266 kcal, y por último el de comer un conejo cazado por su madre será de 20 kcal. Luego el coste de estas tres actividades será de 392 kcal/día.

- Coste total.

Los requerimientos energéticos diarios de las crías vendrán expresados por la suma de los costes parciales y multiplicado por el número de crías de la camada, es decir dos.

$$C_{\text{TCI}} = (59 + 269 + 392) \times 2 \text{ kcal/día} \quad (7.10)$$

De esta manera el coste de la camada será de 1440 kcal. Como el aporte energético asimilado del conejo consumido es de 828 kcal, son necesarios 1.7 conejos diarios.

7.3.3.2.- Gasto energético diario de la hembra.

De igual forma que se ha ido calculando en los otros periodos, el gasto energético de la hembra en sus actividades diarias independientes de la crianza de los cachorros, queda expresado por las actividades de dormir, locomoción, cazar y comer.

El promedio de horas al día dedicadas al descanso o inactividad fué de 12.2 (5-16) horas y la distancia media recorrida diariamente fué de 6.4 (3.4-9.4) km (Cuadro 6.1). Como ya de por si las crías necesitan 1.7 conejos/día, habrá que preveer que la hembra necesitará cazar al menos 3 conejos diarios, de los cuales uno será para ella.

$$C_{THU} = 202 + 453 + 66 + 30 = 751 \text{ kcal/día} \quad (7.11)$$

7.3.3.3.- Coste energético total y requerimientos tróficos de la hembra durante el periodo juvenil de los cachorros.

El coste total para la hembra alimentando a los cachorros será la suma de las ecuaciones 7.10 y 7.11:

$$C_{TI} = 1440 + 751 = 2191 \text{ kcal/día} \quad (7.12)$$

Esto equivale a 2.6 conejos adultos diariamente (rango 2.5-3.1) para alimentar a los cachorros hasta la independencia nutricional de estos. El coste del mantenimiento de los

cachorros en esta etapa es el más elevado, representando 1.9 veces el coste de las actividades diarias de la hembra.

7.4.- DISCUSION

7.4.1.- Interpretaciones ecológicas del modelo.

Resulta evidente que para la hembra la reproducción es, desde un punto de vista energético, muy costosa (Harvey, 1986, Oftedal y Gittleman, 1989). La hembra durante la gestación tiene unos requerimientos energéticos y de nutrientes para el desarrollo del feto, la placenta y el tejido mamario muy importantes, llegando al punto máximo en el caso de los carnívoros en el periodo de dependencia nutricional, siendo en los herbívoros en la lactancia. Una hembra de ungulado para sacar adelante su cría necesita un gasto energético similar a las demandas energéticas propias en un periodo de unos 100 a 150 días (Oftedal, 1985). De ahí que para satisfacer este gasto, la hembra deba aumentar la cantidad de alimento o movilizar las reservas que se han ido depositando en forma de grasa (Gustafson, 1984).

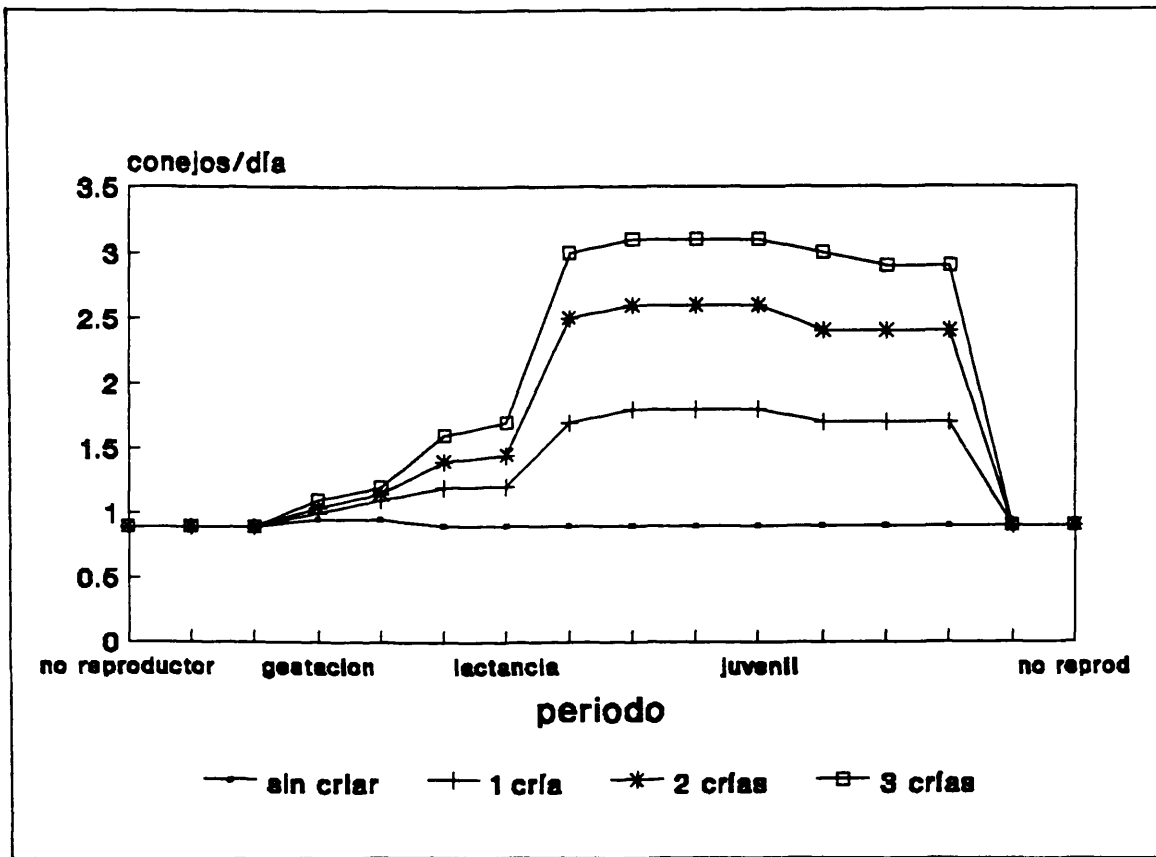
El gasto energético de la reproducción, además, se ve influenciado en gran manera por el número de crías. Por ejemplo en el gato domestico, las camadas con 5 crías consumen hasta 2 veces más que aquellas con 2 crías durante el periodo de máxima demanda de leche (Kane et al., 1990). Por otro lado, como las crías durante la lactancia dependen exclusivamente del aporte materno, su tasa de crecimiento es un buen indicador de la inversión energética de la hembra.

El lince ibérico, como la mayoría de los félidos, es un carnívoro solitario, de ahí que la hembra corra a cargo de toda la nutrición y cuidado de los cachorros. En este caso la relación reproducción-disponibilidad de presas es muy patente.

Poder realizar una estimación del gasto energético que supone la reproducción para la hembra de un carnívoro solitario, y por tanto de sus requerimientos tróficos, nos puede orientar sobre las razones del comportamiento espacio-temporal, así como aclarar determinadas implicaciones ecológicas en cuanto al tamaño corporal y la tasas de crecimiento de los cachorros. La hembra reproductora se ve obligada a obtener la mayor cantidad posible de alimento para dar de comer a los cachorros, pero sin que por ello produzca un aumento excesivo de sus propios requerimientos energéticos debidos a la búsqueda (Orians y Pearson, 1979). Ello implica que la hembra debe habitar en zonas con gran disponibilidad de presas, de manera que pueda optimizar energéticamente el tiempo invertido en la búsqueda del alimento (Powell y Leonard, 1983).

En este sentido, el modelo desarrollado para la estimación de los requerimientos energéticos de la hembra de lince durante la reproducción nos proporciona datos claros sobre estas implicaciones. En la figura 7.1 se han representado los hipotéticos gastos y requerimientos tróficos de la hembra en 4 situaciones: no reproductora, con 1 cría, con 2 crías y con 3 crías. Como se puede observar, cuando la hembra tiene tres crías la situación resulta muy extrema y sólo aplicable a lugares donde la disponibilidad de presas sea lo suficientemente elevada para poder cazar 3 conejos diarios como mínimo durante la época juvenil de los cachorros. Este caso, además, enfatizaría el porqué de las escasas observaciones de hembras en el Parque con 3 cachorros.

Figura 7.1.- Simulaciones de los requerimientos tróficos (conejos/día) en las diferentes etapas del ciclo reproductivo, para una hembra de lince ibérico en el área de Doñana. Se han establecido 4 tipos de situaciones; sin crías, con 1 cría, con 2 y con 3 crías.



También hay que tener en cuenta que el modelo diseñado tiende a maximizar el gasto energético referente a los costes derivados de determinadas actividades inherentes a la reproducción. En este sentido, hemos supuesto que las crías invierten en el juego una hora diaria, cuyo gasto lo hemos calculado mediante la ecuación de Calder (1984). Esta ecuación está diseñada para la estimación del gasto energético de la locomoción a la máxima velocidad, de ahí que probablemente el coste del juego esté sobrevalorado. Por otro lado, hemos supuesto que la hembra tiene que cazar siempre para las crías durante todo el periodo juvenil. Sin embargo, es más que probable que las crías a partir del cuarto mes son más que capaces

de cazar por su cuenta (aunque con un éxito bajo, ver desarrollo de los cachorros en el capítulo anterior), lo que aliviaría en cierta medida parte del gasto materno. En el lado opuesto, podría tenerse en cuenta la posibilidad de que durante esta etapa, la hembra tuviera un gasto superior debido a un éxito de caza menor, al tener ésta que enseñar a las crías. Caro (1987) ha cifrado un éxito de caza del 27% inferior al normal cuando las hembras de guepardo llevan a las crías con ella para enseñarlas a cazar. Este autor achaca la disminución del éxito de caza a las crías, ya que éstas, debido a su escasa experiencia, en muchas ocasiones se lanzaban a por la presa antes de tiempo, en otras se movían cuando la presa miraba hacia ellas, y por último muchas veces las crías se dedican a jugar entre ellas durante el transcurso de la aproximación a la presa.

Simulaciones del modelo para la predicción del gasto energético anual de los lince en Doñana (ver capítulo anterior) nos revelaban que el peso era la variable que más influencia tiene en el gasto. En consecuencia, la mejor estrategia para las hembras de cara a poder soportar el gasto que conlleva la reproducción es disminuir sus propios requerimientos mediante una reducción del tamaño corporal (Erlinge, 1979; Powell y Leonard, 1983; Sandell, 1985). Por el contrario, los machos se ven presionados por la selección sexual a ser de mayor tamaño, más fuertes, y así defender su territorio y tener mayor acceso a otras hembras (Bailey, 1974; Moors, 1980).

La inversión maternal que supone la reproducción está también muy ligada al tipo de estructura social de cada especie y a la tasa de crecimiento de los cachorros. Case (1978) ha enfatizado la influencia de la disponibilidad de presas en el esfuerzo parental y la tasa de crecimiento. Bajo condiciones de amplia disponibilidad de alimento el crecimiento será óptimo, y conforme el alimento se va haciendo menor las demandas de las crías hacen que el tiempo empleado en la búsqueda del alimento se haga cada vez mayor, hasta volverse

desproporcionada, dejando a las crías a merced de otros depredadores o de las inclemencias del tiempo. En base a ello, Case (1978) encontró que existía una clara relación entre el cuidado comunal o biparental de las crías (existente en los cánidos) y tasas de crecimiento rápido, en contraste con el cuidado estrictamente maternal (típico de félidos y algunos vivérridos) que conlleva a tasas de crecimiento lentas. De manera similar, Gittleman (1985 a) encontró que existían relaciones evolutivas entre el tipo de cuidado parental, la edad de la pubertad y el tamaño de camada. Esto se debería a que las madres que cuentan con la ayuda de otras hembras y/o el macho en la búsqueda de alimento son capaces de producir más leche para el crecimiento de los cachorros (Dietz, 1984; Mech, 1970). La alimentación directa de los jóvenes después de empezar a consumir alimentos sólidos puede contribuir a favorecer el crecimiento rápido de los cachorros al final de la lactancia (Macdonald, 1979).

Usando datos sobre el peso al nacer, el tamaño de camada, y la composición corporal de los recién nacidos (ver Oftedal, 1985) se ha podido estimar la energía consumida por la hembra durante la gestación. Por otro lado, la producción de leche y el crecimiento de los cachorros son básicamente los parámetros que nos indican la energía invertida durante la lactancia.

Oftedal y Gittleman (1989) han detectado correlaciones con $r^2 = 0.84$ e incluso superiores entre el peso materno y las siguientes variables: peso al nacer, peso de la camada, tasa de crecimiento postnatal y duración de la lactancia. Por ello, se han utilizado estas alometrías para la estimación de la energía invertida en cada una de estas actividades. Sin embargo, hay que tener en cuenta que estas alometrías tan sólo son tendencias generales, y por tanto en muchas ocasiones no es fácil saber cual es el factor a tener más en cuenta. Por ejemplo, en la mayoría de los estudios de mamíferos las tasas de crecimiento escalan al exponente 0.75 (rango 0.69-0.83), pero en carnívoros lo hacen a 0.58 (Gittleman y Oftedal,

1987). A pesar de ello, se ha optado por utilizar la forma 0.75, ya que de esta manera se puede equiparar a la unidad de peso metabólico (Kleiber, 1961). Gittleman y Oftedal (1987) han observado dentro del Orden Carnivora, diferencias entre familias en cuanto a la energía invertida en la reproducción respecto al peso materno, presentando los cánidos las tasas de transferencia de energía a los cachorros más elevadas mientras que las mínimas ocurren en los félidos.

7.4.2.- Comparaciones con otros estudios similares.

El modelo utilizado en el presente estudio es similar al generado por otros autores para tres especies diferentes de carnívoros: Powell y Leonard (1983) con una marta americana (Martes pennanti), Gustafson (1984) con el lince rojo, y Ackerman et al. (1986) con el puma. En todos ellos se ha utilizado el modelo aditivo de los costes debidos a las diferentes actividades mutuamente excluyentes y los datos de estas actividades se han estimado mediante seguimiento radiotelemétrico y observación directa. Powell y Leonard (1983) asumen como gastos debidos a la reproducción en la marta americana las actividades de copular y lactancia. Gustafson (1984), para el lince rojo, distingue dos etapas: gestación y lactancia. Sin embargo, Ackerman et al. (1986) para el puma incluyen además de los gastos antes mencionados el del periodo juvenil (momento en el que finaliza la lactancia pero siguen dependiendo de la madre). El coste de la gestación no lo reconocen como tal los primeros autores, incluyéndolo en el de la lactancia. Gustafson (1984), Ackerman et al. (1986) y en el presente estudio, hemos estimado el coste de la gestación como el contenido energético de los fetos al nacer más el coste del mantenimiento de la masa placentaria. Este último coste en el presente estudio se ha asumido como el 11% del contenido energético de la camada, mientras que Ackerman et al. (1986) lo estiman en un 27%, y Gustafson (1984) asume este coste como 5.8

kcal/g de peso de tejido placentario.

El coste debido a la lactancia se ha estimado en los tres modelos como la suma del coste del crecimiento de los cachorros y el mantenimiento de éstos por el tamaño de la camada. Powell y Leonard (1983) consideran además la eficiencia asimilatoria de la leche por parte de los cachorros (0.95) y la eficiencia en la producción de leche (0.9) por parte de la madre. Ackerman et al. (1986) tienen en cuenta tan sólo la eficiencia asimilatoria (0.6). En el presente estudio, al igual que Gustafson (1984), se ha asumido que las eficiencias de producción y asimilación de la leche son del 100% (de todas formas, el no considerar una menor eficiencia no supone un incremento muy significativo en la estimación del gasto energético de la lactancia, sobre todo al comparar con Powell y Leonard, 1983). Para estos autores el coste de la lactancia de la marta supone un aumento de 2.3 veces respecto al coste diario de una hembra no reproductora, mientras que ya alcanzando el destete el gasto llega a ser 3 veces superior. Para Gustafson (1984) el coste de la lactancia para la hembra de lince rojo es de $199 \text{ kcal/kg}^{0.75}/\text{día}$, mientras que en nuestro estudio dicho coste equivaldría a $246.3 \text{ kcal/kg}^{0.75}/\text{día}$.

El gasto energético de la hembra durante la etapa juvenil de los cachorros tan sólo ha sido estimado por Ackerman et al. (1986) para el puma y en el presente estudio. Los autores citados estiman como periodo juvenil desde el momento en que finaliza la lactancia hasta los 8-9 meses de edad, siendo este periodo el que representa para la hembra las máximas demandas energéticas. Así, una hembra de puma con dos crías necesita matar un ciervo cada 5 días cuando éstas tienen 7 meses, mientras que una hembra no reproductora necesita matar un ciervo cada 16 días. En nuestro caso, como ya se ha comentado (Figura 7.1), la hembra de lince pasa de apenas un conejo diario a casi 5 cuando tiene 3 crías con 6 meses de edad (periodo juvenil).

7.5.- SINTESIS Y CONCLUSIONES

Se ha generado un modelo que nos permita estimar el gasto energético que supone para la hembra la reproducción y crianza de los cachorros, además de los propios de la hembra en sus actividades diarias. Los resultados obtenidos del modelo, relacionándolos con el del aprovechamiento energético de la presa (considerando solo el conejo como presa básica) nos ha permitido estimar los requerimientos tróficos.

7.5.1.- Gasto energético y requerimientos tróficos.

Para la estimación del gasto energético y los requerimientos tróficos hemos dividido el ciclo reproductor en 3 periodos: gestación, lactancia, y periodo de dependencia nutricional. Se parte de la suposición de que nacen 3 crías y una de ellas muere en el periodo de lactancia.

El coste energético que supone la gestación se ha estimado en 92.2 kcal/día, unido a los gastos propios de la hembra en sus actividades diarias suma 894 kcal/día, lo que equivale a 1.1 conejos.

La energía requerida para la producción de leche es en promedio de 639 kcal/día, por lo que el coste total durante este periodo será de 1385 kcal/día, equivalente a 1.7 conejos/día.

En el periodo de dependencia nutricional la hembra tendrá que alimentar a los cachorros, de ahí que tenga que sufragar los gastos de sus hijos (dormir, locomoción, comer, crecer y jugar). El coste total de las actividades de las crías se ha estimado en 1440 kcal, que junto a los propios de la hembra suman un total de 2191 kcal/día (2.9 veces el coste de las actividades no reproductoras de la hembra). Ello equivale a 2.6 conejos/día.

7.5.2.- Interpretaciones ecológicas del modelo.

En los carnívoros solitarios, como el lince, la hembra tiene que correr a cargo de la nutrición y cuidado de los cachorros. Esto obliga a la hembra a reducir los gastos propios (disminución del tamaño corporal en relación con el macho), tener camadas pequeñas y tasas de crecimiento lentas. Además, la hembra deberá optimizar los gastos relativos a la búsqueda y obtención del alimento, de manera que el conjunto de todos los gastos sea proporcionado a lo que las presas aportan. En este sentido, el conejo es la presa idónea para el lince, ya que es abundante, resulta fácil de capturar (conlleva poco gasto) y su aporte energético es ligeramente superior al de los gastos de la hembra en sus actividades diarias (sin incluir la reproducción). Por eso la relación reproducción-disponibilidad de presas es muy patente. En el presente estudio se ha podido ver cómo, de todas las hembras adultas marcadas, tan sólo LH01 ha sido capaz de criar, y la zona utilizada durante el primer mes de vida de las crías es la que presentaba mayor disponibilidad de presas. Más aún, durante el primer mes se pudo constatar que la hembra no se alejó más de 500 metros del tronco (91% de las localizaciones). De igual manera ocurre durante la etapa de dependencia juvenil, momento en el que las demandas energéticas de los cachorros son máximas (2 conejos/día).



CAPITULO 8

CONCLUSIONES FINALES

individuo, el estatus social y la calidad del hábitat.

8.1.6.- En las áreas con mayor densidad de presas (conejos) aparecen las menores áreas de campeo, ocupadas por ejemplares residentes reproductores.

8.1.7.- Los lince seleccionan ciertos biotopos del área de campeo, no solo a nivel individual, sino por sexos y estaciones. Los machos seleccionan los biotopos de poca cobertura, mientras que las hembras seleccionan el monte negro y rechazan el juncal-marisma. Los dos sexos rechazan el pinar de repoblación.

8.1.8.- Existe una fuerte competencia por el mantenimiento de los territorios con mayor disponibilidad de presas. Las hembras residentes han sido capaces de mantener más tiempo su área de campeo que los machos, que llegan a combatir por defender un territorio. Se ha podido constatar la existencia de una cierta heredabilidad del territorio en el caso de las hembras dominantes.

8.2.- ECOLOGIA ENERGETICA

8.2.1.- Se ha generado un modelo que permite la estimación del gasto energético diario en las actividades del lince en Doñana (excluyendo la reproducción) y otro que permite estimar el aprovechamiento energético de la presa consumida. Relacionando ambos modelos se han estimado los requerimientos tróficos de la especie.

8.2.2.- El gasto que supone cada una de las actividades se ha estimado mediante ecuaciones

alométricas en función del peso del animal, a las que hemos incorporado los datos obtenidos en este trabajo. Las actividades consideradas y porcentaje que representan respecto al gasto energético diario total han sido descansar (24%), desplazarse (67%), cazar (2.8%) y comer (4.6%).

8.2.3.- Los machos adultos son los que presentan mayores gastos, mientras que las hembras y los jóvenes presentan gastos similares, debido a que no se considera la reproducción, por un lado, y por otro a que sí se han tenido en cuenta los gastos derivados del crecimiento y del juego de los jóvenes.

8.2.4.- El peso es la variable que más condiciona el gasto energético diario.

8.2.5.- Se han escogido para los cálculos las tres presas más abundantes en la dieta del lince, conejos (86.9%), anátidas (10.1%) y ungulados (3.5%).

8.2.6.- La energía asimilada por el lince con una dieta de conejos ha sido del 69.8%, con una de anátidas del 79.3% y con una de ungulados del 84.9%.

8.2.7.- Los requerimientos tróficos anuales de un lince de peso medio en Doñana serían de 321 conejos, 22 anátidas, y 0.9 ungulados.

8.2.8.- El modelo sugiere que el tamaño del lince podría ser una respuesta evolutiva al del tamaño del conejo, que funcionaría como presa-ración.

8.3.- ECOLOGIA REPRODUCTIVA

8.3.1.- Se han diferenciado 6 etapas en el ciclo reproductor de la hembra: gestación, 1^{er} mes de vida de las crías, 2^o mes, 3^{er} mes, 4^o mes y periodo juvenil.

8.3.2.- Los patrones de actividad y el tamaño del área de campeo han variado significativamente a lo largo de los periodos del ciclo reproductor. La actividad y las áreas de campeo son máximas en la gestación, el 4^o mes y el periodo juvenil y mínimas en los 3 primeros meses de vida de las crías.

8.3.3.- Las crías nacieron en un tronco hueco de alcornoque. Durante los primeros meses de vida el cuidado maternal fué muy intenso, hasta el punto de que en el primer mes el 91% de las localizaciones mostraban a la madre con ellas ó a menos de 500 m. Después de permanecer 36 días en el tronco, las crías fueron mudadas periodicamente a diferentes lugares del área de campeo de la hembra.

8.3.4.- Durante el periodo reproductor se pueden distinguir 3 patrones de uso del espacio: extensivo, de patrón de centro y por zonas.

8.3.5.- La independencia nutricional ocurre a partir del 10 mes de vida de las crías. Ello no implica, que abandonen el área materna.

8.4.- MODELO PARA LA ESTIMACION DEL GASTO ENERGETICO EN LA REPRODUCCION Y CRIANZA DE LOS CACHORROS.

8.4.1.- Se ha generado un modelo que nos permita estimar el gasto energético que supone para la hembra la reproducción y crianza de los cachorros. Los resultados obtenidos del modelo, se han relacionado con el aporte energético del conejo como presa básica para estimar los requerimientos tróficos.

8.4.2.- Para la estimación del gasto energético y requerimientos tróficos durante el ciclo reproductor hemos diferenciado 3 periodos: gestación, lactancia y periodo de dependencia materna.

8.4.3.- El coste de cada uno de los periodos se ha estimado mediante la suma del gasto derivado de la actividad reproductora propiamente dicha y del resto de las actividades diarias.

8.4.4.- El coste energético aumenta progresivamente con la crianza, siendo máximo en el periodo de dependencia nutricional de los cachorros, donde llega a suponer 2.9 veces el gasto normal de una hembra no reproductora.

8.4.5.- El modelo utilizado permite una serie de interpretaciones ecológicas referentes al dimorfismo sexual, tamaño de camada, tasa de crecimiento de los cachorros, y calidad de hábitat.

CAPITULO 9

BIBLIOGRAFIA

9.-BIBLIOGRAFIA

- ACKERMAN, B.B.; F.G. LINDZEY; y T.P. HEMKER. 1986. Predictive energetics model for cougars. Pp 333-352. En: Cats of the World: Biology, Conservation and Management (Eds: S.D. Miller y D.D. Everett). National Wild Federation, Washington DC.
- AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL. 1980. The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock. Farnham Royal, Commonwealth Agricultural Bureaux. Inglaterra.
- AGUILAR AMAT, J.; C. MONTES DEL OLMO; L. RAMIREZ DIAZ; y A.TORRES MARTINEZ. 1979. Parque Nacional de Doñana: Mapa Ecológico. Ministerio de Agricultura, ICONA, Madrid.
- ALDAMA, J.J. 1986. Ecología energética del lince ibérico en Doñana. Tesina de Licenciatura. Univ. Compl. Madrid.
- ALDAMA, J.J. y M. Delibes. 1991. Energy expenditure and prey requirements of free-ranging Iberian lynxes in Southwestern Spain. J. Wildl. Manage., 55:635-641.
- ALDAMA, J.J. y M. DELIBES. 1991. Field observations of Spanish lynxes (Felis pardina) playing with prey in Doñana, south-west Spain. J. Zool. Lond., 225:683-684.
- ALDAMA, J.J. y M. DELIBES. 1991. Observations of feeding groups in the Spanish lynx (Felis pardina) in the Doñana National Park, SW Spain. Mammalia, 55:143-147.
- ALLIER, C.F.; F. GONZALEZ BERNALDEZ y L. RAMIREZ DIAZ. 1974. Mapa ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. CSIC, Estación Biológica de Doñana. Sevilla.
- ALTMANN, S.A. 1987. The impact of locomotor energetics on mammalian foraging. J. Zool. Lond., 211:215-225.
- ANDERSON, E.M. 1987. A Critical Review and Annotated Bibliography of Literature on the Bobcat. Colorado Division of Wildlife. Special Report Number 62.
- AYMERICH, M. 1982. Etude comparative des régimes 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.
- BAILEY, T.N. 1972. Ecology of bobcats with special reference to social organization. Ph. Doc. Diss. Univ. Idaho.
- BAILEY, T. N. 1974. Social organization in a bobcat population. J. Wildl. Manage., 38:435-446.
- BAILEY, T.N. 1979. Den ecology, populations parameters and diet of eastern Idaho bobcats. En: Bobcat Research Workshop. Front Royale, Virginia National Wildlife Federation.

- BEALE, D.M. y A.D. SMITH. 1973. Mortality of prohorns antelopes fawns in Western Utah. J. Wildl. Manage., 37:343-352.
- BEELE, I.E. 1985. Reproductive characteristics of captive and wild female bobcats (Felis rufus) in Mississippi. M.S. Thesis, Mississippi State Univ, Mississippi.
- BEKOFF, M. 1989. Social play and physical training: when "not enough" may be plenty Ethology, 80:330-333.
- BEKOFF, M.; T.J. DANIELS Y J.L. GITTLEMAN. 1984. Life history patterns and comparative social ecology of carnivores. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15:191-232.
- BELTRAN, 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 M. DELIBES. 1991. Ecología trófica del lince ibérico en Doñana durante un periodo seco. Doñana Acta Vert., 18:113-122.
- BELTRAN, J.F.; C. SAN JOSE; M. DELIBES; y F. BRAZA. 1985. An analysis of the Iberian lynx predation upon fallow deer in the Coto Doñana, SW Spain. Pp 961-967. XVIIth Congr. Int. Union Game Biol., Bruselas.
- BERRIE, P.M. 1973. Ecology and status of the lynx in interior Alaska. En: The World's Cats, Vol I. (Ed: R.L. Eaton). World Wildlife Safari, Oregon.
- BLANCO, J.C. y J.L. GONZALEZ 1992. Libro Rojo de los Vertebrados de España. ICONA, Madrid.
- BRAND, C.J. y L.B. KEITH. 1979. Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta. J. Wildl. Manage., 43:827-849.
- BRAND, J.C.; L.B. KEITH y C.A. FISHER. 1976. Lynx responses to changing snowshoehare densities in Central Alberta. J. Wildl. Manag., 40:416-428
- BREITENMOSER, U. y H. HALLER. 1987. Feeding ecology of the lynx (Lynx lynx) in the Swiss Alps. Z. Säugetierk., 52:168-191
- BROWN, J.H. y R.C. LASIEWSKI. 1972. Metabolism of weasels: The cost of being long and thin. Ecology, 53:939-943
- BUIE, D.E.; T.T. FENDLEY y H. McNAB. 1979. Fall and winter home ranges of adult bobcats on the Savannah River Plant, South Carolina. Bobcat Res. Conf. Proc., Natl. Wildl. Fed. Sci. Tech. Ser., 6:42-46.
- BUSH, H.; L.G. PHILLIPS y R.J. MONTALI. 1987. Clinical management of captive tigers. Pp 171-189. En: Tigers of the World. The Biology, Management, and Conservation of an Endangered Species. Noyes Publications, New Jersey.

- CALDER, W.A. III. 1984. Size, Function and Life History. Harvard Univ. Press, Cambridge, Londres.
- CARO, T.M. 1987. Indirect cost of play: Cheetah cubs reduce maternal hunting success. Anim. Behav., 35:295-297.
- CARO, T.M. y P. MARTIN. 1985. On the functions of play and its role in behavioral development. Advances in the Study of Behavior, 15:59-103.
- CARO, T.W. y R.M. ALAWI. 1985. Comparative aspects of behavioural development in two species of free-living hyrax. Behaviour, 95:87-109.
- CASE, T.J. 1978. On the evolution and adaptative significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. Q. Rev. Biol., 53:243-282.
- CASTROVIEJO, J. 1983. Research and conservation in Doñana National Park. Trans. Int. Congr. Game. Biol., 14:521-550.
- CHASSIN, P.S.; C.R. TAYLOR; N.C. HEGLUND y H.J. SEEHERMAN. 1976. Locomotion in lions: energetic cost and maximum aerobic capacity. Physiol. Zool., 49:1-10.
- COLEMAN, J.S. Y A.B. JONES 1986. Telem: Computer Analysis System for Radio-Telemetry Data. Dept. Fish. Wildl., VPI and SU, Blacksburg, Virginia.
- COLLIER, G.E. y S.J. O'BRIEN. 1985. A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance. Evolution, 39:473-487.
- COMISION INTERNACIONAL DE EXPERTOS. 1992. Dictamen sobre Estrategias para el Desarrollo Socioeconómico Sostenible del Entorno de Doñana. Junta de Andalucía, Sevilla.
- CORBET, G.B. y J.E. HILL. 1991. A World List of Mammalian Species. 3rd Ed. Natural History Museum Publications. Oxford Univ. Press. Londres.
- CORTS, K.E. y F.G. LINDZEY. 1984. Basal metabolism and energy cost of walking in Cougars. J. Wildl. Manage., 48:1456-1458.
- CRAWSHAW, P.G. y H.B. QUIGLEY. 1984. A ecologia do jaguar ou onca pintada no Pantanal. Estudos Bioecologicos de Pantanal. Inst. Brasileiro Forestal.
- CROWE, D. 1972. The presence of annuli in bobcat tooth cementum layers. J. Wildl. Manage., 36:1330-1332
- CROWE, D.M. 1975. Aspects of ageing, growth, and reproduction of bobcats from Wyoming. J. Mam., 56:177-198
- CROWE, D.M. y D. STRICKLAND. 1975. Population structures of some mammalian predators in Southern Wyoming. J. Wildl. Manage., 39:449-450

- DAVISON, R.P.; W.W. MAUTZ; H.H. HAYES y J.B. HOLTER. 1978. The efficiency of food utilization and energy requirements of captive female fishers. J. Wildl. Manage., 42:811-821
- DELIBES, M. 1979. Le lynx dans la Péninsule Ibérique: Répartition et regression. Bull. Mens. Off. Nation. Chasse N° Sp. Scien. Tech. Le Lynx:41-46.
- DELIBES, M. 1980. El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto de Doñana, Huelva. Doñana Acta Vert 7 (3) (n° especial):1-128
- DELIBES, M. 1980. Feeding ecology of the Spanish lynx in Coto Doñana. Acta Theriol., 25:309-324.
- DELIBES, M. y J.F. BELTRAN. 1986. Radiotracking of six species of carnivores in the Doñana National Park, SW Spain. Mesogée, 46:113-120.
- DIETZ, J.M. 1984. Ecology and social organization of the Maned wolf Chrysocyon brachyurus. Smithsonian Contribution to Zoology, 392.
- DIX, L.M. y M.A. STRICKLAND. 1986. Sex and age determination for fisher using radiographs of canine teeth: a critique. J. Wildl. Manage., 50:275-276.
- DIXON, K.R. y J.A. CHAPMAN. 1980. Harmonic mean measure of animal activities areas. Ecology, 61:1040-1044.
- DUKE, K.L. 1949. Some notes on the histology of the ovary of the bobcat (Lynx) with special reference to the corpora lutea. Anat. Rec., 103:11-122.
- DUKE, K.L. 1954. Reproduction in the bobcat, Lynx rufus. Anat. Rec., 120:816-817.
- EISENBERG, J.F. 1981. The Mammalian Radiations. An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior. Chicago Univ. Press.
- EISENBERG, J.F. 1986. Life history strategies of the Felidae: variations on a common theme. Pp 293-304. En: Cats of the World: Biology, Conservation, and Management (Eds. S.D. Miller y D.D. Everett). National Wildlife Federation, Washington DC.
- EMLEN, J.M. 1973. Ecology: an Evolutionary Approach. Addison-Wesley Reading, Massachussets.
- EMMONS, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. Behav. Ecol. Sociobiol., 20:271-283.
- ERLINGE, S. 1979. Adaptative significance of sexual dimorphism in weasels. Oikos, 33:233-245.
- EWER, R.F. 1973. The Carnivores. Weidenfeld and Nicolson, London.

- FAGEN, R. 1981. Animal Play Behavior. Oxford Univ. Press, New York.
- FELID ACTION PLAN. 1991. Felid Action Plan; Review Edition. Conservation and Research Center. Ntl. Zool. Parks. Smithsonian Inst.
- FERRERAS, P.; J.J. ALDAMA; J. F. BELTRAN y M. DELIBES. 1992. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx Felis pardina Temminck, 1824. Biol. Conserv., 61:197-202.
- FERRERAS, P.; J.J. ALDAMA; J.F. BELTRAN y M. DELIBES. 1993. Immobilization of the endangered Iberian lynx with Xylazine-and Ketamine-Hydrochloride. J. Wildl. Dis.,:000-000.
- FOX, L.B. 1982. Biology, Ecology and Range of the bobcat (Felis rufus) in New York. New York Satate Federal Aid Project: W-105-R, Study XII. Nueva York.
- FRITTS, S.H. 1973. Age, food habits, and reproduction of the bobcat (Lynx rufus) in Arkansas. M.S. Thesis Univ. Arkansas.
- FRITTS, S.H. y J.A. SEALENDER. 1978. Reproductive biology and population characteristics of bobcats (Lynx rufus) in Arkansas. J. Mamm., 59:347-353.
- FULLER, T.K.; W.E. BERG; y D.W. KUEHN. 1985. Survival rates and mortality factors of adult bobcats in North-Central Minnesota. J. Wildl. Manage., 49:292-296.
- GARCIA-NOVO, F. 1980. Descripción ecológica del Parque Nacional de Doñana. Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Nacional de Doñana. ICONA.
- GARCIA-PEREA, R. 1991. Variabilidad morfológica del género Lynx Kerr, 1792 (Carnivora, Felidae). Tesis Doc. Univ. Complutense de Madrid.
- GASHWILER, J.S., W.L. ROBINETTE y O.W. MORRIS. 1961. Breeding of bobcats in Utah. J. Mamm., 42 :76-83.
- GIROUX BLUM, L. y P.C. ESCHERICH. 1981. Bobcat Research Conference Proceedings. National Wildlife Federation Scientific and Technical Series 6:1-137.
- GITTLEMAN, J.L. 1985. Functions of comunal care in mammals. In Evolution. (Eds: P.J. Greenwood, P.H. Harvey y M. Slatkin). Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- GITTLEMAN, J.L. 1985. Carnivore body size: Ecological and taxonomic correlates. Oecologia, 67:540-554.
- GITTLEMAN, J.L. 1989. Carnivore group living: Comparative trends. En: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution (Ed: J.L. Gittleman). Cornell Univ. Press. Nueva York.

- GITTLEMAN, J.L. y O.T. OFTEDAL. 1987. Comparative growth and lactation energetics in carnivores. Symp. Zool. Soc. Lond., 57:41-77.
- GOLLEY, G.; A. PETRIDES; E.L. RAUER y J.H. JENKINS. 1965. Food intake and assimilation by bobcats under laboratory conditions. J. Wildl. Manage., 29:442-447.
- GRODZINSKI, W. y B.A. WUNDER. 1975. Ecological energetics of small mammals. Pp 173-204. En: Small Mammals: their Productivity and Population Dynamics (Eds: F.B. Golley; K. Petruszewicz y L. Ryszkowski). Cambridge Univ. Press, Londres.
- GUGGISBERG, C.A.W. 1975. Wild Cats of the World. Taplinger Publ. Co, Nueva York.
- GUSTAFSON, K.A. 1984. The winter metabolism and bioenergetics of the bobcat in New York. M.S. Thesis, State Univ. New York, Syracuse. Nueva York.
- HAGLUND, B. 1966. Winter habits of the lynx (Lynx lynx) and wolverine (Gulo gulo) as revealed by tracking in the snow. Viltrevy, 3:81-310.
- HALLER, H. y U. BREITENMOSER. 1986. Spatial organization of the reintroduced population of the lynx (Lynx lynx) in the Swiss Alps. Z. Säugetierek., 51:289-311.
- HAMILTON, D.A. 1982. Ecology of the bobcat in Missouri. M.S. Thesis. Univ. Missouri Columbia.
- HARESTAD, A.S. 1981. Computer analysis of the home range data. Fish and Wildlife Branch Bull., 11:1-26.
- HARVEY, P.H. 1986. Energetic costs of reproduction. Nature, 321:648-649.
- HEEZEN, K.L. y J.R. TESTER. 1967. Evaluation of radio-tracking by triangulation with special reference to deer movements. J. Wildl. Manage., 31:124-141.
- HEMKER, T.P.; F.G. LINDZEY; B.B. ACKERMAN; Y A.J. BUTTON. 1986. Survival of cougar cubs in a non-hunted population. Pp 327-332. En: Cats of the World: Biology, Conservation, and Management (Eds: S.D. Miller y D.D. Everett). National Wildlife Federation, Washington DC.
- HEMMER, H. 1976. Gestation period and postnatal development in felids. World's Cats, 3:143-155.
- HERRERA, C.M. 1980. Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de paseriformes. Doñana Acta Vertebrata, núm esp, vol 7-4:1-340.
- HORNOCKER, M.G. 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. Wildl. Monogr., 21:1-38.
- HURST, R.J.; M.L. LEONARD; P.D. WATTS; P. BECKERTON y N.A. ORISTLAND. 1982. Polar bear locomotion: body temperature and energetic cost. Can. J. Zool., 60:40-44.

- JACKSON, D.L., E.A. GLUESING y H.A. JACOBSON. 1988. Dental eruption in bobcats. J. Wildl. Manage., 52:515-517.
- KANE, E.; R.L. ALLARD y G.M. DOUGLAS. 1990. The influence of litter size on weight change during feline gestation and lactation. Feline Practice, 18:6-10.
- KILTIE, R.A. 1988. Intraespecific size regularities in tropical felid assemblages. Oecologia, 76:97-105.
- KLEIBER, M. 1961. The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics. Wiley, New York.
- KLEIMAN, D.J. y J. F. EISENBERG. 1973. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. Anim. Behav., 21:637-659.
- KNICK, S. 1990. Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in southwestern Idaho. Wildl. Monographs., 54:1-42.
- KRUUK, H. 1978. Spatial organization and territorial behavior of the European badger Meles meles. J. Zool. Lond., 184:1-19.
- KUFNER, M.B. 1986. Tamaño, actividad, densidad relativa y preferencia de hábitat de los pequeños y medianos mamíferos de Doñana, como factores condicionantes de su tasa de predación. Tesis Doctoral Univ. Autónoma de Madrid. Madrid.
- KURTEN, B. 1968. Pleistocene Mammals of Europe. Weindelfeld and Nicolson, London.
- KURTEN, B. y E. GRANQUIST. 1987. Fossil pardel lynx (Lynx pardina Speleaea Boule) from a cave in southern France. Ann. Zool. Fennici, 24:39-43.
- LANCIA, R.A.; D.K. WOODWARD y S.D. MILLER. 1986. Summer movements patterns and habitat use by bobcats on Croatan National Forest, North Carolina. Pp 425-436. En: Cats of the World: Biology, Conservation, and Management (Eds: S.D. Miller y D.D. Everett). National Wildlife Federation, Washington DC.
- LESSELS, G.M. y D.W. STEPHENS. 1983. Central place foraging: single-prey loaders again. Anim. Behav., 31:238-243.
- LEYHAUSEN, P. 1979. Cat Behavior: The Predatory and Social Behavior of the Domestic and Wild Cats. Garland STPM Press, Nueva York.
- LINDEMANN, W. 1955. Über die Jugendentwicklung Beim Luchs (Lynx L. lynx Kerr) Und Bei Der Wildkatze (Felis S. silvestris Scherb.). Behaviour, 8:1-45.
- LITVAITIS, J.A. y W.W. MAUTZ. 1976. Energy utilization of three diets fed to a captive red fox. J. Wildl. Manage., 40:365-368.

- LITVAITIS, J.A. y W.W. MAUTZ. 1980. Food and energy use by captive coyotes. J. Wildl. Manage., 44:56-61.
- LOVERIDGE, G.G. 1986. Bodyweight changes and energy intake of cats during gestation and lactation. Anim. Technol., 37:7-15.
- MACDONALD, D.W. 1979. The flexible social system of the Golden jackal, Canis aureus. Behav. Ecol. Sociobiol., 5:17-38.
- MACDONALD, D.W. 1980. Patterns of scent marking with urine and faeces among carnivores communities. Symp. Zool. Soc. Lond., 45:107-139.
- MACDONALD, D.W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour Nature, 301:379-384.
- MACDONALD, D.W. y C.J. AMLANER. 1980. A Practical guide to radio Tracking. Amlaner y Macdonald (eds).
- MACDONALD, D.W.; F.G. BALL y N.G. HOUGH. 1980. The evolution of home range size and configuration using radio tracking data. Pp 405-424. En: A Practical guide to Radio Tracking. Amlaner y Macdonald (eds).
- MALLINSON, J. 1978. The shadow of extinction. European threatened wild mammals. London Ltd, Londres.
- MARTIN, P. 1984. The time and energy costs of play behaviour in the cat. Z. Tierpsychol., 64:298-312.
- MATJUSKIN, E.N. 1978. Der luchs (Lynx lynx). Die Neue Brehm Bücherei, A Zienssen Verlag Wittenberg Lutherstadt.
- MATSON, J.R. 1948. Cats kill deer. J. Mamm., 29:69-70
- MAUTZ, W.W. y P. J. PEKINS. 1989. Metabolic rate of bobcats as influenced by seasonal temperatures. J. Wildl. Manage., 53:202-205.
- MCCORD, C.M. y J.E. CARDOZA. 1982. Bobcat and lynx. En: Wild Mammals of North America: Biology, Managements, and Economics (Eds: J.A. Chapman y G. A. Feidhamer). John Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- MCNAB, B.K. 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation. J. Expeim. Biol., 53:329-348.
- MCNAB B.K. 1989. Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the Order Carnivora. Pp 335-354. En: Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution (Ed. J.L. Gittleman). Chapman y Hall. Londres.
- MCNAB, B.L. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. The Am. Nat., 116:106-124.

- MECH, D.L. 1970. The wolf: The ecology and behavior of an endangered species. New York: Natural History Press, Doubleday Publishing Co. Nueva York.
- MEHRER, C.F. 1975. Some aspects of reproduction in captive mountain lions, Felis concolor, bobcats, Lynx rufus, and lynx, Lynx canadensis. Ph. D. Diss. Univ. North Dakota.
- MOORS, P.J. 1977. Studies of the metabolism, food consumption and assimilation efficiency of a small carnivore, the weasel (Mustela nivalis L.). Oecologia, 27:185-202.
- MOORS, P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): The roles of food habits and breeding systems. Oikos, 34:147-158.
- MORENO, S. Y R. VILLAFUERTE 1992. Seguimiento de las poblaciones de conejos en el Parque Nacional de Doñana. Convenio de Cooperación ICONA-CSIC. ICONA, Madrid.
- MYRCHA, A. 1968. Caloric value and chemical composition of the body of the European hare. Acta Theriol., 13:65-71.
- NAVA, J.A. JR. 1970. The reproductive biology of the Alaska lynx. M.S. Thesis Univ. Alaska.
- NELLIS, C.H. y L.B. KEITH. 1968. Hunting activities and success of lynxes in Alberta. J. Wildl. Manage., 32:718-722.
- NEU, C.W.; C.R. BYERS; y J.M. PEEK 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. J. Wildl. Manage., 38:541-545.
- NOVIKOF, G.A. 1962. Carnivorous mammals of the fauna of the USSR. Israel Prog. Sci. Transl., Jerusalem, and Natl. Sci Found, Washinton DC.
- OFTEDAL, O.T. 1984. Lactation in the dog: milk composition and intake by puppies. J. Nutr., 114:803-812.
- OFTEDAL, O.T. 1984. Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation. Acomparative review. Symp. Zool. Soc. Lond., 51:33-85.
- OFTEDAL, O.T. 1984. Body size and reproductive strategies as correlates of milk energy output in lactating mammals. Act. Zool. Fennica, 171:183-186.
- OFTEDAL, O.T. 1985. Pregnancy and lactation. En: Bioenergetics of Wild Herbivores. (Eds: R.J. Hudson y R.G. White). CRC Press Inc. Boca Raton, Florida.
- OFTEDAL, O.T. y J.L. GITTLEMAN. 1989. Patterns of enrgy output during reproduction in carnivores. En: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution (Ed: J.L. Gittleman). Cornell Univ. Press. Nueva York.

- ORIAN, G.H. y N.E. PEARSON. 1979. On the theory of central place foraging. Pp 155-177. En: Analysis of Ecological Systems (Eds: D.J. Horn; R. Mitchell y G.R. Stair). Ohio State Univ. Press, Columbus.
- ORISTLAND, N.A.; C. JONCKEL y K. RONALD. 1976. A respiration chamber for exercising polar bears. Norwegian J. Zool., 24:65-67.
- PALOMARES, F. 1986. Ecología de la gineta y el meloncillo en el Parque Nacional de Doñana. Tesina Lic. Univ. Granada.
- PALOMARES, F. 1990. Ecología y organización social del meloncillo, *Herpestes ichneumon*, L. en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral Univ. de Granada.
- PALOMARES, F. y M. DELIBES. 1988. Time and space use by two common genets (*Genetta genetta*) in the Doñana National Park. J. Mamm., 69:635-637.
- PALOMARES, F. y M. DELIBES. 1990. Habitat preference of large prey mongooses *Herpestes ichneumon* in Spain. Acta Theriol., 35:1-6.
- PALOMARES, F. y M. DELIBES. 1991. Assessing three methods to estimate daily activity patterns in radio-tracked mongooses. J. Wildl. Manage., 55:698-700.
- PALOMARES, F.; A. RODRIGUEZ; LAFFITTE, R. y M. DELIBES. 1991. The status and distribution of the Iberian lynx *Felis pardina* in Coto Doñana area, SW Spain. Biol. Conserv., 57:159-169.
- PARKER, G.R., J.W. MAXWELL, L.D. MORTON AND G.E.J. SMITH. 1983. The ecology of the lynx (*Lynx canadiensis*) on Cape Breton Island. Can. J. Zool., 61:770-786.
- POLLACK, E.M. 1950. Breeding habits of the bobcat in Northeastern United States. J. Mamm., 31:327-330.
- POWELL, R.A. 1979. Ecological energetics and foraging strategies of the fisher (*Martes pennanti*). J. Anim. Ecol., 48:195-212.
- POWELL, R.A. y R.D. LEONARD 1983. Sexual dimorphism and energy expenditure for reproduction in female fisher *Martes pennanti*. Oikos, 40:166-174.
- POWELL, R.A., T.W. CLARK, L. RICHARDSON y S.C. FORREST. 1985. Black-Footed ferret *Mustela nigripes*. Energy expenditure and prey requirements. Biol. Cons., 34:1-15.
- POWERS, J.G. 1984. Nutrient and energy utilization of natural foods by bobcats. M.S. Thesis, Univ. New Hampshire.

- PULLIANEN 1980. Winter diet of Felis lynx L. in Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. Z. Säugetierk., 46:249-259.
- RAU, J.R. 1988. Ecología del zorro, Vulpes vulpes (L.), en la Reserva Biologica de Doñana, S.O. España. Tesis Doctoral Univ. Sevilla.
- RICKELFS, R.E. 1983. Avian postnatal development. Pp 1-83. En: Avian Biology. Vol. VII. (Eds: D.S. Farner; J.R. King y K.C. Parkes). Academic Press. Londres.
- RODRIGUEZ, A. y M. DELIBES. 1990. El Lince Ibérico (Lynx pardina) en España: Distribución y Problemas de Conservación. ICONA, Madrid.
- RODRIGUEZ, A. y M. DELIBES 1992. Current range and status of the Iberian lynx Felis pardina, Temminck 1824 in Spain. Biol. Conserv., 61:189-196.
- ROGERS, P.M. y K. MYERS. 1980. Animal distributions, landscape classification and wildlife management, Coto Doñana, Spain. J. Applied Ecology, 17:545-565.
- ROSENZWEIG, M.L. 1966. Community structure in sympatric Carnivora. J. Mamm., 47:602-612.
- SANDELL, M. 1985. Ecological energetics and optimum body size in male and female stoats Mustela erminea: predictions and tests. Pp. 60-80. En: Ecology and Behaviour of the Stoat and a Theory on Delayed Implantation (Ed: M. Sandell). Ph. D. Thesis, Univ. Lund, Suecia.
- SANDELL, M. 1989. Ecological energetics, optimal body size and sexual size dimorphism: a model applied to the stoat, Mustela erminea L. Functional Ecology, 3:315-324.
- SAUNDERS, J.K. 1961. The biology of the Newfoundland lynx. Ph. D. Diss. Cornell Univ. Press.
- SAUNDERS, J.K. 1963. Movements and activities of the lynx in Newfoundland. J. Wildl. Manage., 27:390-400.
- SCHALLER, G.B. y P.G. CRAWSHAW. 1980. Movement patterns of jaguar. Biotropica, 12:161-168.
- SCOTT, P.P. 1976. Diet and other factors affecting the development of young felids. World's Cats, 3:166-167.
- SEIDENSTICKER, J. 1977. Notes on the early maternal behavior of the leopard. Mammalia, 41:111-113.
- SEIDENSTICKER, J.C.; M.G. HORNOCKER; W.V. WILES y J.P. MESSICK. 1973. Mountain lion social organization in the Idaho Primitive Area. Wildl. Monographs, 35:1-60

- SERVIN, J.; J.R. RAU; y M. DELIBES 1991. Activity pattern of the red fox (Vulpes vulpes) in Doñana, SW Spain. Acta Theriol., 36:369-373.
- SHIELD, J. 1972. Acclimation and energy metabolism of the dingo. J. Zool. Lond., 168:483-501.
- SIEGEL, S. 1970. Estadística No Paramétrica. Ed. Trillas, Mexico.
- SORIGUER, R.C. 1981. Relación de trabajos publicados por la estación Biológica de Doñana hasta el año 1981. Estación Biológica de Doñana.
- SORIGUER, R.C. 1983. Consideraciones sobre el efecto de los conejos y los grandes herbívoros en los pastizales de la Vera de Doñana. Doñana Acta Vert., 10:155-168.
- STROMBERG, M.R., R.L. RAYBURN y T.W. CLARK. 1983. Black-footed ferret prey requirements: an energy balance estimate. J. Wildl. Manage., 47 (1):67-73.
- STUART, C.T. y T.D. STUART. 1985. Age determination and development of foetal and juvenile Felis caracal Schereber, 1776. Säugetierk. Mitteilungen., 32:217-229.
- STUWE, M. y C.E. BLOHOWIAK. 1985. McPaal microcomputer programs for the analysis of animal locations (versión 1.2).
- SUNQUIST, M.E. 1981. The social organization of tigers (Panthera tigris) in Royal Chitawan National Park, Nepal. Smithsonian Contrib. Zool., 336:1-98.
- SWIHART, R.K. y N.A. SLADE 1985. Influence of sampling interval on estimates of home-range size. J. Wildl. Manage., 49 (4):1019-1025.
- TAYLOR, C.R., K. SCHMITH-NIELSEN y J.L. RAAB. 1970. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. Amer. J. Physiol., 219:1004-1007.
- TAYLOR, C.R.; A. SHKOLNIK; R. DMPEL; D. BAHARAV y A. BORUT. 1974. Running in cheetahs, gazelles, and goats: energy cost and limb configuration. Am. J. Physiol., 227:848-850.
- TAYLOR, J.L. 1989. Locomotor adaptations by carnivores. Pp 382-419. En: Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution (Ed: J.L. Gittleman). Chapman and Hall, Londres.
- TRAVAINI, A.; P. FERRERAS; M. DELIBES y J.J. ALDAMA. 1992. Xylazine Hydrochloride-Ketamine Hydrochloride immobilization of free-living red foxes (Vulpes vulpes) in Spain. J. Wildl. Dis., 28:507-509.
- TRAVAINI, A.; J.J. ALDAMA; R. LAFFITTE; y M. DELIBES. 1993. Home range and activity patterns of the red fox (Vulpes vulpes) breeding females. Acta Theriol.:000-000.
- TUMLISON, R. 1987. Felis lynx. The Am. Soc. Mammalogists, 269:1-8.

- VALVERDE, J.A. 1957. Notes ecologiques sur le lynx d'Espagne *Felis lynx pardina* temminck. Terre et vie 1957:51-67.
- VALVERDE, J.A. 1958. An ecological sketch of the Coto Doñana. British Birds, 51:1-13.
- VALVERDE, J.A. 1960. Vertebrados de las marismas del Guadalquivir. Arch. Inst. Aclim., 9:1-168.
- VALVERDE, J.A. 1963. Información sobre el lince en España. S.N.P.F.C., Bol. Tec., Serie Cinegética, 1. Ministerio de Agricultura.
- VALVERDE, J.A. 1967. Estructura de una comunidad mediterranea de vertebrados terrestres. Monogr. Est. Biol. Doñana, 1:1-219.
- VAN DEN BRINK, F.H. 1971. Guía de campo de los mamíferos salvajes de Europa occidental. Ed. Omega, Barcelona.
- VAN DEN BRINK, F.H. 1971. Le lynx pardelle en France. Bull. Etudes Soc. Nat. Nîmes, 51:109-117.
- VAN VALKENBURGH, B. 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. Paleobiology, 14:155-173.
- VAN VALKENBURGH, B. 1989. Carnivore dental adaptation and diet: A study of trophic diversity within guilds. Pp 410-436. En: Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution (Ed: J.L. Gittleman). Chapman and Hall, Londres.
- WAYRE, P. 1969. Breeding the european lynx at the Norfolk Wildlife Park. Int. Zoo Yearbook, 9:95-96.
- WERDELIN, L. 1981. The evolution of lynxes. Ann. Zool. Fennici, 18:37-71.
- WERDELIN, L. 1987. Supernumerary teeth in Lynx lynx and the irreversibility of evolution. J. Zool. Lond., 211:259-266.
- WHOSNER, V.M. 1988. Aspects of the reproductive physiology and luteal function in the female bobcat (Felis rufus). M.S. Thesis, Mississippi State Univ., Mississippi.
- WINEGARNER, M.S. 1984. Pugmarks and the biology of the bobcat, Lynx rufus. Z. Säugetierk., 50:166-174.
- WOZENCRAFT, W.C. 1989. Classification of the recent carnivora. Pp:569-594. En: Carnivore, Behavior, Ecology, and Evolution (Ed: J.L. Gittleman). Chapman and Hall, Londres.
- YOUNG, S.P. 1958. The Bobcat of North America. Stackpole Co, Harrisburg, Pa, and Wildl. Manage. Inst. Washington.

ZAR, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall Int. Editions, New Jersey.

ZEZULAK, D.S. Y R.G. SCHWAB 1980. Bobcat biology in a Mojave Desert community. Calif. Dept. Fish. and Game. Rep. Fed. Aid Wildl. Rest. Proj W-54-r-1.

ZULLINGER, E.M., R.E. RICKLEFS, K.H. REDFORD, y G.M. MACE. 1984. Fitting sigmodal equation to mammalian growth curves. J. Mamm., 65:607-636.