

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

EVALUACIÓN DE LA IDONEIDAD DE HÁBITAT, COMPOSICIÓN DE LA DIETA Y ESTRUCTURA DEL PAISAJE EN UNA POBLACIÓN AISLADA DE LINCE IBÉRICO (LYNX PARDINUS TEMMINCK, 1827) EN EL CENTRO PENINSULAR

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

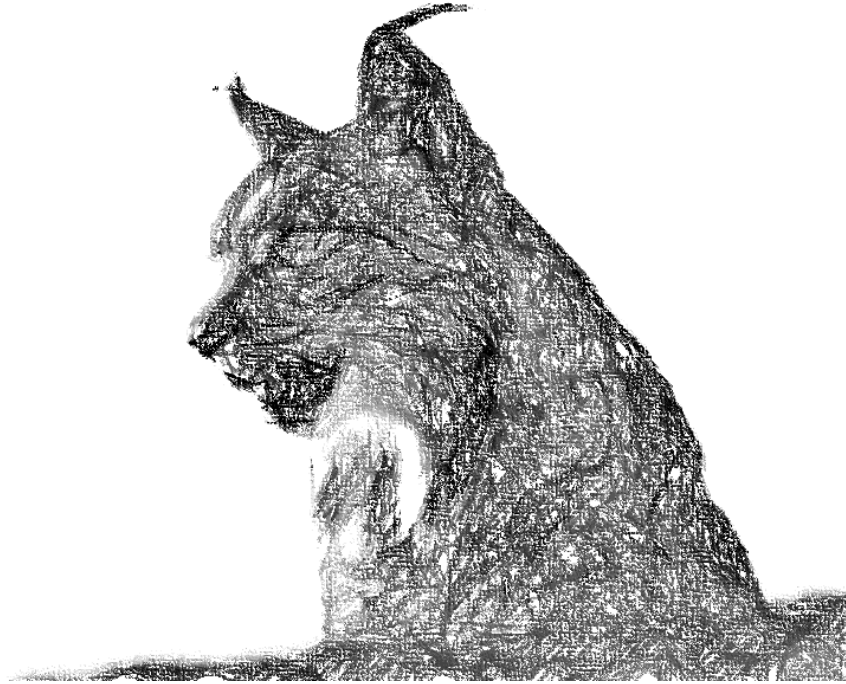
PRESENTADA POR

Pedro Alfaya Herbello

DIRECTOR

Germán Alonso Campos

EVALUACIÓN DE LA IDONEIDAD DE HÁBITAT, COMPOSICIÓN DE LA
DIETA Y ESTRUCTURA DEL PAISAJE EN UNA POBLACIÓN AISLADA DE
LINCE IBÉRICO (*LYNX PARDINUS* TEMMINCK, 1827) EN EL CENTRO
PENINSULAR



TESIS DOCTORAL

MEMORIA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

PEDRO ALFAYA HERBELLO

Director

Dr. Germán Alonso Campos



Madrid, 2019

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIODIVERSIDAD, ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN

AGRADECIMIENTOS

Cada vez es más evidente que la investigación científica requiere de una aproximación transdisciplinar, que permita enfocar los desafíos desde distintos puntos de vista para así obtener interpretaciones más completas y precisas. Esto va indudablemente unido a la colaboración de investigadores procedentes de distintas áreas del conocimiento, cada una de las cuales aporta una perspectiva distinta pero complementaria. Es por esto que el grupo de personas que han contribuido a esta tesis es heterogéneo. Cada uno ha aportado su visión, conocimiento y experiencia, y es gracias a todos ellos que he podido terminar esta etapa de forma satisfactoria. A lo largo de estas páginas he intentado incorporar todo ese conocimiento con la firme convicción de que todas las aportaciones han sido relevantes, y que sin alguna de ellas esta tesis no sería lo mismo. Sin más preámbulo:

Quiero agradecer a mi director de tesis, Germán, su dedicación, su trabajo, su apoyo, su tiempo, su comprensión y, en definitiva, el que haya hecho posible que yo termine satisfactoriamente este doctorado. Agradecer también al departamento de Genética, Fisiología y Microbiología de la facultad de Ciencias Biológicas su cesión de las instalaciones y materiales utilizados durante este trabajo. En concreto a Pilar, Alejandra y Beatriz, sin cuyo trabajo, esfuerzo y dedicación no hubiese sido posible la realización de esta tesis.

El trabajo de campo ha sido parte fundamental de esta tesis. Por ello quiero darles las gracias a aquellas personas que me han acompañado durante horas en busca de indicios y que me han enseñado muchísimo sobre rastreo, comportamiento animal e identificación de especies. Gracias a Javier, Jorge, Bárbara, Laura, y especialmente, a Juan Luis por la ilusión, trabajo, conocimiento y energía que ha aportado al grupo.

También quiero agradecer la ayuda en mi integración en tareas docentes de los profesores del departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, especialmente a Carlos y Pilar que, además, han realizado aportaciones inestimables que han contribuido a cimentar los fundamentos teóricos y metodológicos sobre los que se asienta el último capítulo de este trabajo.

También merece mi más sincero agradecimiento, Ariadna, cuyo trabajo, compromiso y dedicación ha sido pieza fundamental para la identificación de los restos analizados en el segundo capítulo de esta tesis.

El trato de todas las personas mencionadas, integrantes de este magnífico grupo, han creado un ambiente de confianza en el que he podido desarrollar mi actividad investigadora con total comodidad y apoyo incuestionable.

No puedo olvidarme de amigos y familiares que siempre me han apoyado y animado a continuar a pesar de mis dudas y del futuro incierto. Especial reconocimiento merece mi más íntima compañera, Andrea, que ha tenido que aguantar largos y tediosos monólogos sobre los diferentes problemas e inquietudes que han ido surgiendo a lo largo de esta etapa, y que es, muy probablemente, la principal responsable de que me haya decidido a recorrer este camino.

A todos vosotros,

Gracias.

Índice	
Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
⇒ <i>El Lince Ibérico</i>	5
⇒ <i>Distribución y Evolución de sus Poblaciones en la Península Ibérica</i>	8
⇒ <i>Situación en la Comunidad de Madrid</i>	11
⇒ <i>Métodos de Seguimiento de Fauna</i>	13
⇒ <i>Modelos de Distribución de Especies</i>	14
⇒ <i>Ecología del Paisaje</i>	17
Justificación de la tesis	20
Objetivos	22
Área de estudio	23
Trabajo de campo	25
Análisis de Identificación Específica	29
⇒ <i>Protocolo de Extracción</i>	30
⇒ <i>Diseño de una Doble PCR Anidada</i>	30
⇒ <i>Identificación de SNPs Específicos del Lince Ibérico a Partir del Producto de la PCR Anidada</i>	33
Capítulo 1: Evaluación de la Idoneidad de Hábitat Utilizando un Algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt)	36
⇒ <i>Introducción</i>	37
⇒ <i>Material y Métodos</i>	38
□ <i>Caracterización ecológica</i>	38
□ <i>Modelo de Idoneidad de Hábitat</i>	41
⇒ <i>Resultados</i>	43
⇒ <i>Discusión</i>	47
⇒ <i>Conclusiones</i>	49
Capítulo 2: Amplitud, Solapamiento y Variación Estacional del nicho Trófico en Comparación con el Conocimiento Previo	51
⇒ <i>Introducción</i>	52
⇒ <i>Material y Métodos</i>	53
□ <i>Análisis del contenido de los excrementos</i>	53

□ Análisis de datos	54
⇒ <i>Resultados</i>	56
⇒ <i>Discusión</i>	58
⇒ <i>Conclusiones</i>	60
Capítulo 3: Evaluación de la Influencia de los Patrones de Interacción Espacial entre Tipos de Hábitat sobre la Distribución del lince.	62
⇒ <i>Introducción</i>	63
⇒ <i>Material y Métodos</i>	63
□ Identificación de los mosaicos del paisaje	63
□ Identificación de la escala de percepción del paisaje	66
□ Descripción de los mosaicos.....	67
□ Entrenamiento del modelo	68
□ Validación del modelo.....	70
⇒ <i>Resultados</i>	70
□ Identificación de la escala de percepción del paisaje.....	70
□ Descripción de los mosaicos.....	71
□ Entrenamiento del modelo	82
□ Validación del modelo.....	82
⇒ <i>Discusión</i>	83
⇒ <i>Conclusiones</i>	86
Conclusiones Generales	87
Bibliografía	89

Tablas

Tabla 1 - Distribución temporal de los indicios de presencia de lince ibérico en la zona suroeste de la CM (ZEPA de los encinares de los ríos Alberche y Cofio). Se desglosan en función del tipo de indicio en: i) huellas; ii) excrementos; iii) avistamientos; iv) linceos muertos. Entre paréntesis se muestra el número de indicios dudosos o no comprobados obtenidos (y no contabilizados para el total) en diversos años de trabajo en la zona (Boscaje S.L., 2000).	11
Tabla 2 - Código, descripción y fuente de las variables climáticas, fisiográficas y antrópicas consideradas.	38
Tabla 3 - Resultados del Análisis de Componentes Principales. La tabla muestra las correlaciones entre los componentes extraídos y las variables originales, los autovalores, el porcentaje de varianza explicada y la varianza explicada acumulada.	43
Tabla 4 - Referencias bibliográficas utilizadas como referencia comparativa, años entre los que se recogieron las muestras y población estudiada.	54
Tabla 5 - Valores de B_{stand} obtenidos para los estudios utilizados como referencia comparativa.	57
Tabla 6 - Tipos de hábitat reclasificados a partir de los tipos de vegetación del MVU utilizados para la identificación de fronteras y su abreviatura.	64
Tabla 7 - Fronteras características por su presencia en cada uno de los mosaicos identificados ($p < aadjust$). Ver Tabla 6 para las abreviaturas.	73
Tabla 8 - Resultados del modelo bayesiano de regresión logística ajustado. Se muestran los coeficientes (expresados como <i>odds ratio</i>), su intervalo de confianza (IC) del 95%, el nivel de significación ($***p < 0.001$, $**p < 0.01$, $*p < 0.05$ y $.p \sim 0.05$) y la devianza explicada (%).	82

Figuras

Figura 1 - - Indicios de presencia de lince ibérico: i) huellas marcadas en el barro (izquierda; Rodríguez, 1993); ii) fotografía de un excremento de lince ibérico en el área de estudio (derecha). Se aprecia la unión entre los fragmentos que componen el excremento.	6
Figura 2 - Distribución del lince ibérico en España a principios de los años 60 según a) Valverde (1963) y b) Rodríguez & Delibes (1990). Tomado de Garrote (2014).	8
Figura 3 - Mapa de las zonas con presencia incierta de lince ibérico (•) y zonas de cría enumeradas (números). Tomado de Rodríguez & Delibes (1992).	9
Figura 4 - Las dos poblaciones remanentes de lince ibérico en el año 2002. En azul, Doñana-Aljarafe y en rojo Andújar-Cardena. Tomado del Visor de Mapas del Proyecto Life+Iberlince (www.iberlince.eu).	10
Figura 5 - Representación de las ocho poblaciones actuales en la Península Ibérica. Tomado del Visor de Mapas del Proyecto Life+Iberlince (www.iberlince.eu).	10

Figura 6 - Representación esquemática de las principales etapas de un SDM (Modificado de Guisan & Zimmermann, 2000).	15
Figura 7 - Diagrama que representa los factores bióticos, abióticos y geográficos que influyen en la distribución de las especies (Modificado de Soberón, 2007).	16
Figura 8 - Diagrama que representa la estructura jerárquica del paisaje y su relación con la tasa/frecuencia de los procesos ecológicos y la complejidad de los sistemas (Modificado de Burnett & Blaschke, 2003).	19
Figura 9 - Localización del área de estudio dentro de la Península Ibérica. En la imagen se muestran los ríos y núcleos urbanos más relevantes del territorio.	23
Figura 10 - Registro de avisatamientos históricos recopilados. Los cuadrados representan los registros previos a 1980; los triángulos los pertenecientes a la década de los 80; los rombos a la de los 90; y los rectángulos desde el año 2000 en adelante. También se muestran los espacios protegidos más relevantes.	26
Figura 11 - Fotografías de dos estructuras del paisaje recorridas durante el trabajo de campo. A la izquierda un camino y, a la derecha, el cauce de un arroyo seco.	27
Figura 12 - Se muestran las localizaciones con presencia confirmada de lince ibérico (excrementos positivos) mediante el análisis de identificación específica. También se muestran los núcleos urbanos y los espacios protegidos más relevantes.	28
Figura 13 - Representación esquemática de la amplificación a través de una PCR anidada. El producto de la primera amplificación se utiliza como molde para realizar una segunda PCR, utilizando cebadores contenidos dentro del primer amplicón (PCR anidada).	31
Figura 14 - Esquema de la amplificación a través de la PCR anidada diseñada. Un fragmento del <i>D-loop</i> mitocondrial (azul) contiene una secuencia altamente específica de lince ibérico (rojo). Los cebadores utilizados están representados por flechas debajo del fragmento de ADN. El cebador Lnes16577F es parcialmente solapante con DL7F y también abarca la región específica de lince ibérico. Los fragmentos amplificados se muestran, sucesivamente, debajo del fragmento utilizado como molde para la PCR.	32
Figura 15 - 4, 6, 7 y 10) y cinco negativas (calles 1, 2, 3, 5, 8 y 9), recogidas en la CM; dos controles negativos (C-); dos muestras de gato utilizadas como control negativo adicional (F.c.) y tres controles positivos (C+). En la tercera columna se encuentra la escalera de pesos moleculares, indicando el tamaño en pares de bases (pb) de las bandas que flanquean los fragmentos amplificados en las dos rondas de PCR, de 177 y 114 pares de bases respectivamente.	33
Figura 16 - a) Alineamiento del fragmento mitocondrial que muestra los dos SNPs identificados (flechas negras), en especies de los géneros <i>Felis</i> y <i>Lynx</i> . La sonda correspondiente al segmento verde (28pb) coincide con la secuencia mostrada e incorpora una G marcada (pico azul). Mientras que la sonda marcada en rojo (38pb), coincide con la secuencia complementaria a la mostrada e incorpora una A marcada (pico verde); b-e) picos obtenidos en cuatro controles positivos; f-j) picos obtenidos en cinco muestras positivas recogidas; k) picos obtenidos en una muestra de <i>L. lynx</i> ; l) resultados obtenidos en una muestra con ADN de gato doméstico (control negativo); m) código de color utilizado en las reacciones SNaPshot®.	35
Figura 17 - Representación esquemática de las densidades de probabilidad relevantes para la comparación estadística entre los registros de presencia y el fondo (Modificado de Elith <i>et al.</i> , 2010).	42

Figura 18 - Histogramas de la distribución de densidades de los píxeles en función de la idoneidad de hábitat. 44

Figura 19 - Resultados de idoneidad de hábitat obtenidos mediante el modelo de máxima entropía (MaxEnt) ajustado. Los píxeles de color naranja representan valores de idoneidad comprendidos entre 0.5-0.75 (idoneidad alta), mientras que aquellos con valores de idoneidad mayor o igual a 0.76 (idoneidad muy alta) están representados en color rojo. Las líneas azules representan los ríos principales dentro del área de estudio. 45

Figura 20 - Influencia de los cuatro componentes extraídos del ACP sobre los resultados de idoneidad obtenidos con MaxEnt. Los círculos vacíos (gris) representan cada celda de 1x1 km en que se dividió el territorio, mientras que las líneas discontinuas (rojo) se calcularon utilizando el método de regresión local LOESS (*locally estimated scatterplot smoothing*). 46

Figura 21 - Comparación de las frecuencias de aparición (FA) para cada tipo de presa entre los resultados obtenidos en la CM y los cuatro estudios utilizados como referencia comparativa. 56

Figura 22 - Gráfica de barras apiladas que muestra las frecuencias de aparición (FA) de cada tipo de presa en los excrementos analizados según la época del año. 57

Figura 23 - Esquema de la metodología utilizada para la detección del patrón espacial de fronteras y la identificación de los mosaicos. 65

Figura 24 - Frecuencia relativa de cada *landcover* utilizado en Gastón *et al.* (2016) dentro de cada mosaico identificado. Los números entre paréntesis son los coeficientes de regresión obtenidos por estos autores en el modelo de idoneidad de hábitat. 69

Figura 25 - Variación del FB a escala logarítmica en función del número de mosaicos identificados en el área de estudio. 71

Figura 26 - Distribución espacial de los ocho mosaicos identificados en el área de estudio. 72

Figura 27 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 1. 74

Figura 28 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 2. 75

Figura 29 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 3. 76

Figura 30 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 4. 77

Figura 31 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 5. 78

Figura 32 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 6. 79

Figura 33 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 7. 80

Figura 34 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 8. 81

Listado de abreviaturas:

A	Adenina
ACP	Análisis de Componentes Principales
ADN	Ácido desoxirribonucleico
ANN	Redes Neuronales Artificiales (del inglés Artificial Neural Network)
AUC	Área bajo la curva (del inglés Area Under the Curve)
B	Amplitud de Nicho
<i>Bstand</i>	Amplitud de Nicho Estandarizada
BTN500	Base Topográfica Nacional 1:500.000
C	Citosina
CM	Comunidad de Madrid
DR	Densidad Relativa
FA	Frecuencia de aparición
FB	Factor de Bayes
G	Guanina
GAM	Modelos Aditivos Generalizados (del inglés Generalized Additive Models)
GLMs	Modelos Lineales Generalizados (del inglés Generalized Linear Models)
IC	Intervalo de confianza
IDEM	Infraestructura de Datos Espaciales de la Comunidad de Madrid
LIC	Lugar de Interés Comunitario
LOESS	<i>Locally Estimated Scatterplot Smoothing</i>
MaxEnt	<i>Maximum Entropy</i>
MDE	Modelo Digital de Elevaciones
MF	Mapa Fisiográfico
msnm	Metros sobre el nivel del mar
MVU	Mapa de Vegetación y Usos del Suelo
NCBI	<i>National Centre of Biotechnology Information</i>

PCR	<i>Polymerase Chain Reaction</i>
PR	Precision-recall curve
ROC	Receiver Operating Curve
rtc	residuos tipificados corregidos
S	Solapamiento de Nicho
SDMs	Modelos de Distribución de Especies (del inglés <i>Species Distribution Models</i>)
SNP	<i>Single Nucleotide Polymorphism</i>
T	Timina
UICN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza
y	Localizaciones de excrementos positivos en el análisis de identificación específica, utilizados como puntos de presencia de lince en los modelos ajustados
y₀	Puntos de ausencia de lince
ZEC	Zona Especial de Conservación
ZEPA	Zona de Especial Protección para Aves

Para los números se decidió utilizar el sistema de puntuación anglosajona, siendo la coma (,) el separador de miles, y el punto (.) el separador decimal.

RESUMEN

Actualmente el lince ibérico se distribuye en ocho poblaciones situadas al sur de la Península Ibérica. Sin embargo, existen indicios de presencia de pequeñas poblaciones dispersas en el centro peninsular. El último registro oficial de una población en la Comunidad de Madrid (CM) fue en la zona del alto Alberche y data de 1992, habiéndose dado por extinta de forma definitiva en el Censo Nacional del año 2002. A pesar de esto, los registros de avistamientos no han dejado de producirse hasta que Cruz *et al.* (2019) certificaron la presencia del felino mediante un análisis de identificación específica de excrementos recogidos en el campo.

A partir de aquí, hemos diseñado y recorrido 21 transectos de forma sistemática durante los años 2015 a 2018, recogiendo aquellos excrementos susceptibles de pertenecer al lince ibérico para su posterior análisis genético. En este periodo hemos obtenido un total de 47 excrementos positivos, coincidiendo, algunos de ellos, en las mismas localidades los cuatro años consecutivos. Por lo tanto, se confirma la presencia estable de una población de lince en el territorio.

Utilizando las localizaciones de presencia confirmada de lince ibérico hemos construido dos modelos de distribución de especies (SDMs) con los siguientes objetivos: i) describir el nicho fundamental del lince en la CM; ii) evaluar la idoneidad de la CM para la presencia y conservación de esta especie; iii) describir su paisaje idóneo en base a las interacciones entre tipos de hábitat distintos y; iv) evaluar la contribución de la estructura del paisaje a los resultados de los SDMs. Además hemos identificado, hasta el nivel de familia, los restos de presas consumidas en los excrementos con análisis genético positivo, buscando describir la composición de la dieta del lince en un territorio no estudiado hasta el momento y compararla con los resultados obtenidos en estudios previos sobre su ecología trófica.

Los resultados obtenidos muestran la idoneidad de la CM para el lince ibérico, presentando una superficie de 779 km² casi ininterrumpidos cuyas condiciones ambientales son de alta calidad para la especie y que, además, forma parte de dos espacios protegidos: LIC/ZEC de la cuenca del río Guadarrama y LIC/ZEC/ZEPA de los encinares de los ríos Alberche y Cofio.

Por su parte la estructura del paisaje ha mostrado un efecto significativo sobre la distribución de la especie, habiendo obtenido que tres de los ocho mosaicos identificados son favorables para el lince ibérico. Éstos, describen un paisaje en el que masas forestales mixtas se intercalan con otras estructuras vegetales de menor porte, configurando un mosaico en el que los lince encuentran simultáneamente refugio y alimento. En estos resultados destacan las interacciones con aquellos tipos de hábitat vinculados a distintos

grados de manejo humano, como las dehesas, olivares o cultivos de herbáceas en secano. Así se muestra la tolerancia de la especie a ocupar espacios donde se realizan distintos tipos de usos tradicionales del territorio asociados a la actividad ganadera y agrícola no-intensiva. Además la contribución de la estructura del paisaje a los SDMs ha resultado significativa, presentando un 24.4% de devianza total absorbida y una capacidad predictiva superior a lo esperado por azar.

Por otra parte, la dieta del lince en el área de estudio ha presentado una composición distinta a lo observado en estudios previos. Aquí, el nicho trófico aparece desplazado hacia la depredación de micromamíferos, siendo éstos la presa más frecuentemente consumida. Por lo tanto, este es el primer registro en el que los lagomorfos no son el componente principal de la dieta del lince ibérico. También se observa la variación de la dieta en función de la época del año. Así, durante el periodo más frío la amplitud de nicho es menor que en el periodo más cálido, en el que consume una mayor diversidad de presas. Sin embargo, durante el periodo frío la disponibilidad de presas disminuye y la frecuencia de consumo de lagomorfos aumenta, mostrando así el papel clave de este recurso trófico para la supervivencia de la especie.

En resumen, en esta tesis se confirma la existencia estable de una población de lince en la CM así como la idoneidad de la misma, al presentar una configuración espacial de hábitats y unas condiciones bioclimáticas favorables. La incorporación de los patrones de interacción entre hábitats a los SDMs ha proporcionado una comprensión más holística del proceso de distribución de la especie, ya que se toma en consideración el funcionamiento y el aprovechamiento que la sociedad humana hace del sistema. Por último, la composición de la dieta descrita confirma la relevancia de los lagomorfos al mismo tiempo que pone en duda la condición de súper-especialista trófico del lince ibérico.

Palabras clave: Fronteras, Idoneidad de hábitat, Lince ibérico, SDMs, Nicho trófico, Paisaje.

ABSTRACT

The Iberian lynx is currently distributed in eight populations at southern Iberian Peninsula. However, there are signs of the occurrence of small groups in the centre of the Peninsula. Last official record of a lynx population within Madrid province was in the zone known as the '*Alto Alberche*' in 1992, but in 2002 national census it was definitely regarded as extinct. Nevertheless, reports of Iberian lynx presence in this territory have not ceased in recent years until Cruz *et al.* (2019) verified the presence of the species through a species-specific genetic identification analysis of field-collected scats. From this point forward, we design 21 transects that were systematically combed between 2015 and 2018, searching and collecting those scats morphologically similar to Iberian lynx scat for their posterior genetic analysis. Throughout these years we collected 47 positive scats, being some of them from same locations over all four consecutive sampled years. Therefore, we show the existence of a stable lynx population in the territory.

Using confirmed Iberian lynx presence locations we built two species distribution models (SDMs) with next aims: i) describe the fundamental niche of lynxes in the Madrid province; ii) assess the suitability of the study area for the occurrence and conservation of the Iberian lynx; iii) describe its suitable landscape based on interactions among different habitat types and; iv) assess the contribution of landscape structure over SDMs performance. Moreover we identified, up to the family level, the content of those scats with positive genetic result, in order to describe the lynx diet composition in a non-studied territory so far and compare the results with those obtained in previous studies about lynxes trophic ecology.

Our results show the suitability of the Madrid province for the Iberian lynx, showing a surface of 779 km² almost non-interrupted which has high quality environmental conditions for the species and that, furthermore, it is part of two protected areas: SCI/SAC of the Guadarrama river basin and the SCI/SCZ/SPAB of the Alberche and Cofio river basin.

On his behalf, landscape structure shows a significant effect over species distribution since three out of eight identified mosaics are suitable for the Iberian lynx. These describe a landscape where forestry patches alternate with lower vegetation ones, shaping a mosaic in which finding simultaneously shelter and food. These results highlight the relevance of those interactions among types of habitat linked to different intensity of human management, as holm oak *dehesas*, olive groves or non-irrigated herbaceous crops. In this way we show the tolerance of the species to occupy spaces with traditional land-uses, associated with non-intensive shepherding and farming. Landscape structure also shows a

significant contribution to SDMs, absorbing the 24.4% of total deviance and showing a higher predictive capacity than expected by random.

On the other hand, diet in the study area shows a different composition than observed in prior studies. Here, trophic niche is shifted toward small mammal predation, being these the most frequent consumed prey. This is the first record in which lagomorphs are not the main component of lynx diet. We also show the variation of diet composition regarding the period of the year. In this way, at the colder period niche breadth results lower than in warmer one, in which lynxes consume a higher diversity of preys. Nevertheless, at the colder period availability of preys decreases and the consumption frequency of lagomorphs increases, showing the key role of this trophic resource for the Iberian lynx.

Therefore, in this thesis we show the existence of a stable lynx population in the Madrid province, as well as its suitability since it shows both favourable spatial habitats configuration and bioclimatic conditions. The incorporation of habitat interaction patterns to SDMs provides with a more holistic comprehension of species distribution process, since it takes into consideration the functionality and human exploitation of the system. And, lastly, described diet composition confirms lagomorph relevance at the same time that casts doubts on the super-specialist condition of the Iberian lynx.

Keywords: Boundaries, Habitat suitability, Iberian lynx, Landscape, SDMs, Trophic niche.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la distribución geográfica de las especies, tanto pasada (Rodríguez-Varela *et al.*, 2015) como presente (Calzada *et al.*, 2007; Clavero & Delibes, 2013), de las relaciones inter-específicas (Carlsson *et al.*, 2010) y de las relaciones especies-hábitat (Morrison *et al.*, 2012) constituyen herramientas fundamentales para el establecimiento del marco teórico sobre el que fijar los objetivos y prioridades de conservación (Barea-Azcón *et al.*, 2007; Tobler *et al.*, 2008; Clavero & Delibes, 2013), así como para definir el estado de conservación de las poblaciones (Gugolz *et al.*, 2008). La ausencia de esta información puede conducir a una gestión y/o toma de decisiones erróneas y, como consecuencia, al desarrollo de planes de conservación sesgados.

»» *EL LINCE IBÉRICO*

El lince ibérico, *Lynx pardinus* (Temminck, 1827), ha sido considerado como el carnívoro más amenazado de Europa (Mallinson, 1978) y la especie más amenazada de la familia *Felidae* (Nowell & Jackson, 1996). En el año 2002 fue clasificado como 'En peligro crítico de extinción' por la 'Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza' (UICN, 2001). Sin embargo, como consecuencia de los programas de conservación y recuperación a los que ha sido sometida la especie, su categoría de amenaza se rebajó en 2015, pasando a estar 'En peligro de extinción' (Rodríguez & Calzada, 2015).

Dentro de la familia *Felidae* se trata de una especie de tamaño intermedio (con un peso promedio para machos y hembras adultos de 13 y 9.5 kg respectivamente) y aspecto estilizado, con patas relativamente largas, cola muy corta terminada en un mechón negro (rabón) y con patillas y pinceles faciales característicos (San Miguel *et al.*, 2006). Presenta un pelaje pardo claro y moteado (Valverde, 1963). El patrón de manchas es muy variable, presentando distintos diseños que permiten la identificación individual (Gil-Sánchez *et al.*, 2011; O'Connell *et al.*, 2011).

Habitualmente los lince se mueven por sendas y caminos, haciendo de huellas y excrementos los indicios más probables y fiables para detectar su presencia (Rodríguez & Delibes, 1990). Sus huellas presentan un contorno circular, con cuatro almohadillas digitales ovaladas que no marcan las uñas y una almohadilla central

trilobulada más grande (**Fig. 1**; Iglesias & España, 2010), característica de los felinos (Urrea *et al.*, 2014). Por su parte, los excrementos de lince ibérico (5-9 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho) están fragmentados, de forma que la parte cóncava de un fragmento encaja con la parte convexa del fragmento adyacente (**Fig. 1**; Rodríguez, 1993). Sin embargo, su rasgo más característico es la presencia de una pátina mucosa uniforme que los recubre cuando están frescos (Iglesias & España, 2010).



Figura 1 - Indicios de presencia de lince ibérico: i) huellas marcadas en el barro (izquierda; Rodríguez, 1993); ii) fotografía de un excremento de lince ibérico en el área de estudio (derecha). Se aprecia la unión entre los fragmentos que componen el excremento.

El lince ibérico es una especie solitaria, territorial y con hábitos esencialmente crepusculares y nocturnos (Calzada *et al.*, 2007; Martín *et al.*, 2007). Los individuos defienden su territorio frente a sub-adultos o adultos del mismo sexo, sin embargo, las áreas de campeo de machos y hembras suelen solaparse debido a la tendencia de la especie a la poligina (Rodríguez, 2002). Esta organización territorial y comportamiento hacen que, habitualmente, la especie se encuentre en densidades bajas y sea sumamente discreta y esquiva (Blanco *et al.*, 19997; San Miguel *et al.*, 2006).

Históricamente, se le ha considerado como un especialista de hábitat, muy exigente con la calidad del mismo (Blanco *et al.*, 1997), siendo el monte mediterráneo poco alterado (cobertura matorral superior al 60%) su hábitat idóneo (Rodríguez & Delibes, 1990). Sin embargo, San Miguel *et al.* (2006) lo describen como una especie no-netamente forestal, típica de bosques primarios, sino perfectamente adaptada a los paisajes en mosaico, muchos de ellos modelados por el hombre. Más recientemente, Gastón *et al.* (2016) han demostrado que, al

contrario de lo que se creía (Palomares *et al.*, 2000), el lince ibérico puede establecerse en zonas en las que los usos agrícolas no intensivos y los usos agroforestales están mezclados con áreas de vegetación natural remanente, ya que éstas presentan una combinación idónea que ofrece al lince refugio y recursos tróficos.

La dieta del lince ibérico está claramente dominada por su presa principal, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*), por lo que ha sido considerado como un súper-especialista trófico (Ferrer & Negro, 2004) estrictamente dependiente de esta especie (Delibes, 1980; Aymerich, 1982; Beltrán *et al.*, 1985; Beltrán & Delibes, 1991; Calzada & Palomares, 1996; Palomares, 2001; Gil-Sánchez *et al.*, 2006). Diferentes estudios llevados a cabo en el Parque Nacional de Doñana y Sierra Morena muestran que el conejo está presente en el 70-99% de las muestras analizadas (Delibes, 1980; Beltrán & Delibes, 1991; Palomares *et al.*, 2001; Gil-Sánchez *et al.*, 2006).

Sin embargo, se ha documentado el consumo de otro tipo de presas en proporciones menores, cuya importancia relativa en la dieta se incrementa cuando se reduce la disponibilidad de conejo (Beltrán *et al.*, 1985; Beltrán & Delibes, 1991). Entre éstas, destacan algunos micromamíferos (e.g. *Apodemus sylvaticus* y *Eliomys quercinus*), ungulados silvestres (e.g. *Cervus elaphus*, *Dama dama* y *Ovis musimon*) y aves (e.g. *Alectoris rufa*, *Anas platyrhynchos* y *Pica pica*).

⇒ *DISTRIBUCIÓN Y EVOLUCIÓN DE SUS POBLACIONES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA*

Hasta mediados del siglo XIX el área de distribución del lince ibérico ocupaba prácticamente la totalidad de la Península Ibérica (Graells, 1897), a excepción de la zona este y sureste, donde ya era muy escaso (Guzmán *et al.*, 2002). Desde entonces, el declive de sus poblaciones fue constante (Rodríguez & Delibes, 1992). A principios del siglo XX Cabrera (1914) describió una distribución más restringida de la especie, habiéndose extinguido en el norte y en el este. La tendencia regresiva continuó hasta que, en 1963, Valverde hizo saltar todas las alarmas situando a la especie al borde de la extinción (**Fig. 2a**). Sin embargo, a finales del siglo XX Rodríguez y Delibes (1992) realizaron una nueva estimación de su situación (**Fig. 2b**), teniendo en cuenta datos de avistamientos obtenidos mediante encuestas. Los resultados de dicha estimación fueron significativamente distintos de los obtenidos anteriormente por Valverde, al otorgarle, en esta ocasión, una distribución más amplia.

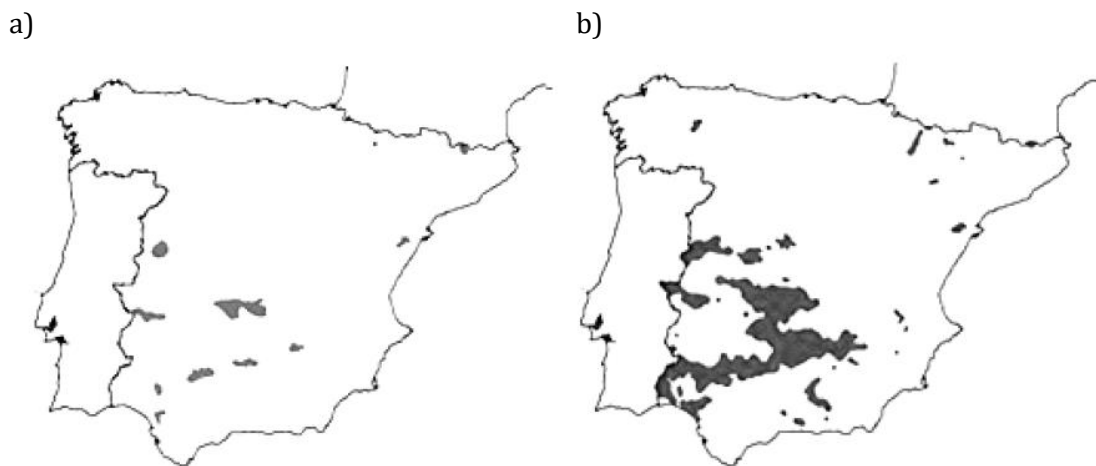


Figura 2 - Distribución del lince ibérico en España a principios de los años 60 según a) Valverde (1963) y b) Rodríguez & Delibes (1990). Tomado de Garrote (2014).

Así, estos autores, registraron la existencia de 10 poblaciones aisladas (Sierra Central occidental, Gredos, Alto Alberche, Sierra de San Pedro, Montes de Toledo-Villuercas-Monfragüe, Subbéticas, Sierra Morena oriental, Sierra Morena central, Sierra Morena occidental y Doñana) entre las cuales se distribuían 1,100 ejemplares de lince ibérico. Además, en ese mismo estudio, Rodríguez y Delibes creen posible la existencia de 50 áreas dispersas en las que la presencia del lince ibérico no está clara (**Fig. 3**), principalmente en zonas del este y noreste peninsular.

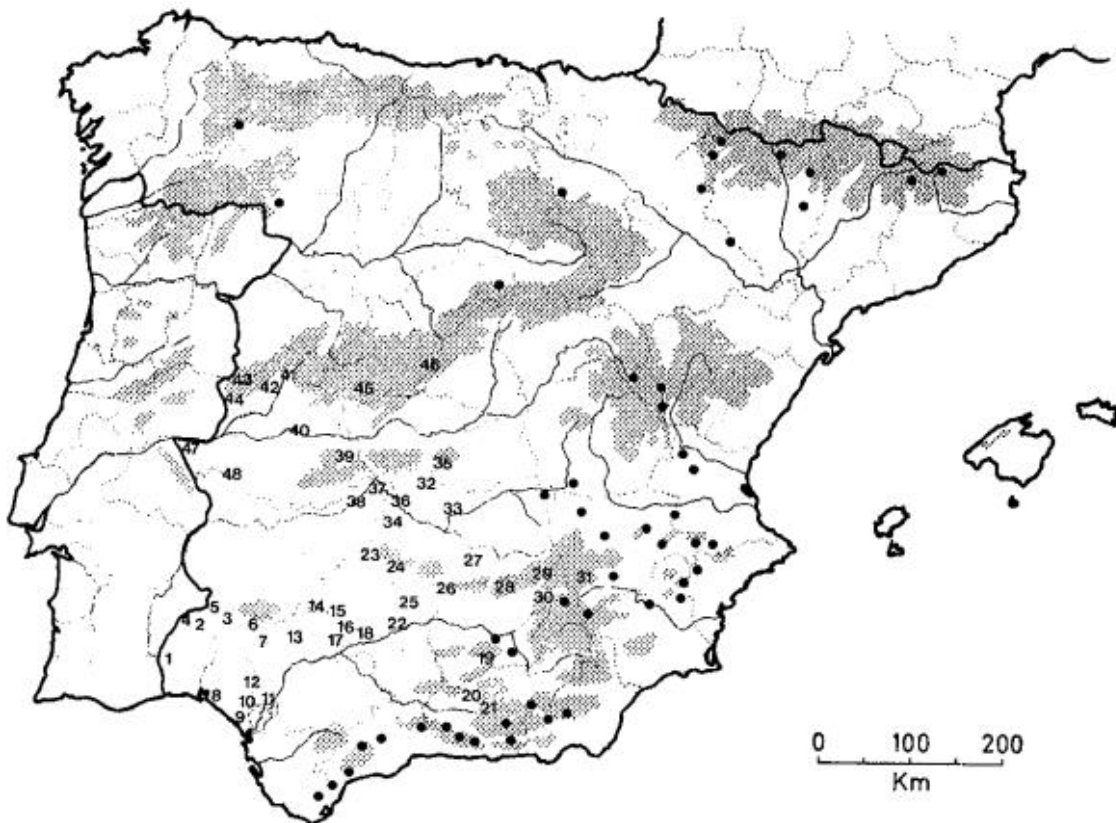


Figura 3 – Mapa de las zonas con presencia incierta de lince ibérico (•) y zonas de cría enumeradas (números). Tomado de Rodríguez & Delibes (1992).

A pesar de los esfuerzos de conservación realizados desde finales del siglo XX hasta el año 2001, el número de ejemplares mayores de un año descendió en un 86% (Calzada *et al.*, 2007), reduciéndose el número de poblaciones a tan solo dos, Andújar-Cardena y Doñana-Aljarafe (**Fig. 4**; Simón *et al.*, 2011).



Figura 4 – Las dos poblaciones restantes de lince ibérico en el año 2002. En azul, Doñana-Aljarafe y en rojo Andújar-Cardena. Tomado del Visor de Mapas del Proyecto Life+Iberlince (www.iberlince.eu).

En el año 2002 se registraron tan solo 93 ejemplares (Guzmán *et al.*, 2004), lo que puso en marcha el primero de los tres proyectos LIFE consecutivos,

que finalizaría en el 2006. El segundo tuvo lugar entre los años 2006 y 2011 y, fruto suyo fue el establecimiento de dos nuevos núcleos poblacionales a 30 km al suroeste (Guadalmellato) y al noreste (Guarrizas) de la población de Sierra Morena (Rodríguez & Calzada, 2015). El tercero de los proyectos, conocido como LIFE+ Iberlince, comenzó en 2011 y finalizó en 2018. Gracias a los esfuerzos realizados en estos programas se han contabilizado, en la Península Ibérica, un total de 589 lince silvestres distribuidos entre las ocho poblaciones registradas en el último censo realizado (**Fig. 5**; Simón, 2017).

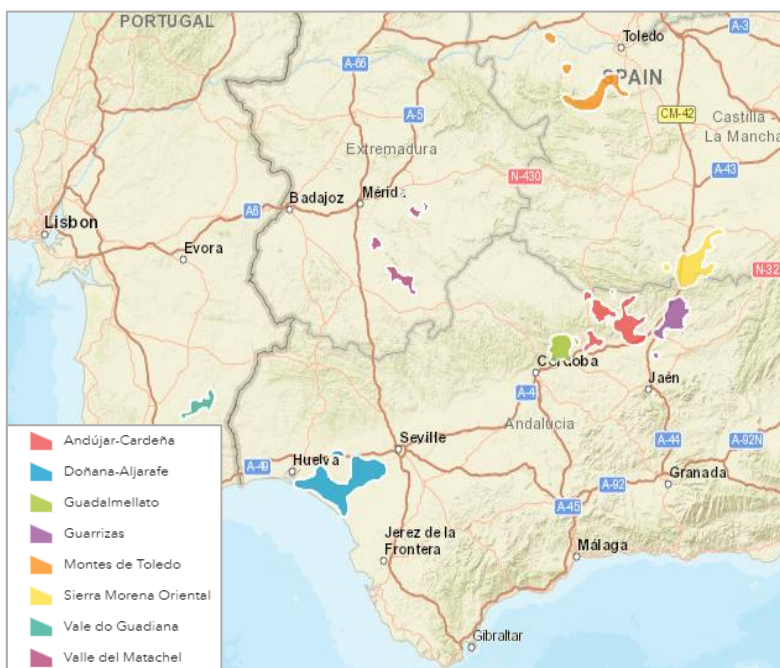


Figura 5 – Representación de las ocho poblaciones actuales en la Península Ibérica. Tomado del Visor de Mapas del Proyecto Life+Iberlince (www.iberlince.eu).

⇒ SITUACIÓN EN LA COMUNIDAD DE MADRID

Como se ha visto en el apartado anterior, la Comunidad de Madrid (CM) se encuentra dentro del área de distribución histórica del lince ibérico. Graells (1897), escribía cómo las peleterías de Madrid se abastecían de ejemplares capturados en las sierras de Guadarrama y Gredos a mediados del siglo XIX, época en la que se mataban cientos de ejemplares cada año. A finales del siglo XX, Rodríguez y Delibes (1988) dejaban constancia de haber encontrado un ejemplar naturalizado de mediados del siglo XIX en Collado Mediano y una piel procedente de la vertiente sur del Guadarrama (cerca de El Escorial). En otro estudio, Hernández y Rodríguez (1988) fueron capaces de capturar y visualizar varios individuos en la Sierra de Gredos, cerca del límite con la CM. Además, en 1992 una de las 10 poblaciones registradas se encontraba en la zona del Alto Alberche (Fig. 3, población nº46; Rodríguez & Delibes, 1992). En un estudio realizado por Aldama (1996) se documentó la existencia de una población en la zona suroeste de la CM, que se divide en tres sub-núcleos: i) Robledo de Chavela – Valdemaqueda; ii) Embalse de Picadas; iii) Cenicientos.

Más recientemente, en el año 2000 se registró la existencia de un pequeño núcleo poblacional a caballo entre las provincias de Madrid (ZEPA de los encinares de los ríos Alberche y Cofio; **Tabla 1**), Ávila y Toledo; y se señaló el avistamiento de un ejemplar atravesando la carretera M-501 hacia Robledo de Chavela (Boscaje S.L., 2000).

	Huellas	Excrementos	Avistamientos	Linces Muertos
1970 - 1979	-	-	1	3
1980 - 1996	7 (3)	2 (4)	22 (13)	1 (3)
1997 - 2000	3 (5)	4 (37)	10 (14)	1
2000-2014	3	-	14	-
Total	13	6	47	5

Tabla 1 - Distribución temporal de los indicios de presencia de lince ibérico en la zona suroeste de la CM (ZEPA de los encinares de los ríos Alberche y Cofio). Se desglosan en función del tipo de indicio en: i) huellas; ii) excrementos; iii) avistamientos; iv) linces muertos. Entre paréntesis se muestra el número de indicios dudosos o no comprobados obtenidos (y no contabilizados para el total) en diversos años de trabajo en la zona (Boscaje S.L., 2000).

A pesar de todos estos indicios de presencia en la CM, en el Censo Nacional de 2002 (Guzmán *et al.*, 2002) se consideró que la población de este territorio había desaparecido.

⇒ MÉTODOS DE SEGUIMIENTO DE FAUNA

El seguimiento de las poblaciones proporciona información sobre el estado y evolución de las mismas en un espacio y tiempo determinados (López-González *et al.*, 2011). El conocimiento de las tendencias poblacionales permite a los gestores predecir futuros problemas para su conservación, permitiéndoles la planificación y ejecución de acciones de conservación oportunas (Harding *et al.*, 2001). Para este fin se han desarrollado numerosas técnicas, que pueden dividirse en dos grandes grupos: i) aquellas basadas en la observación directa y; ii) las que utilizan indicios indirectos (huellas, excrementos, rascaduras, madrigueras, etc.).

El seguimiento de mamíferos carnívoros presenta serias limitaciones que vienen impuestas por sus características ecológicas y etológicas (Torre *et al.*, 2003; Chávez *et al.*, 2013), siendo frecuentemente especies escasas, esquivas y nocturnas (Barea-Azcón *et al.*, 2007). Esto dificulta su detección mediante técnicas basadas en la observación directa o la captura-recaptura, presentando una baja fiabilidad en el registro de este tipo de organismos (Tobler *et al.*, 2008). En consecuencia, el uso de técnicas alternativas no-invasivas (indirectas) como el registro de avistamientos y otros indicios, principalmente huellas y excrementos (Din & Nawaz 2010; Frey *et al.*, 2013), se ha enfatizado en los últimos años (Long *et al.*, 2012). No obstante, este tipo de información ha sido ampliamente criticada por su alta probabilidad de error en la identificación de la especie a la que dichos indicios pertenecen (Boshoff & Kerley, 2010; Molinari-Jobin *et al.*, 2012; Garrote & de Ayala, 2015).

Como consecuencia de esta falta de fiabilidad, es necesario el uso de técnicas complementarias (Long *et al.*, 2012) como el fototrampeo o el análisis genético de las muestras. Éstas se han convertido en herramientas cruciales para el estudio de especies esquivas, como son usualmente los mamíferos carnívoros (Kohn & Wayne 1997; Gompper *et al.*, 2006; Garrote *et al.*, 2011). Los excrementos pueden recogerse de forma sistemática (Kohn *et al.*, 1999), lo que proporciona una fuente de material genético relativamente sencilla de obtener. A pesar de que los excrementos son considerados como 'muestras críticas' debido a su deteriorado estado de conservación (Cruz *et al.*, 2019), su análisis genético ha demostrado ser una de las técnicas más fiables para obtener información de validez contrastada sobre la

presencia y distribución de especies esquivas (Palomares *et al.*, 2002; Creel *et al.*, 2003; Rodgers & Janečka, 2013).

⇒ *MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES*

Los modelos de distribución de especies (SDMs; del inglés *Species Distribution Models*) relacionan la distribución conocida de una especie con variables climáticas, topográficas, geológicas y/o biológicas a través de una función estadística, cuyo resultado define las condiciones favorables para la presencia de un determinado taxón y permite inferir zonas que cumplan dichas condiciones, es decir, zonas potencialmente idóneas (**Fig. 6**; Brotons *et al.*, 2004; Elith & Leathwick, 2009; Franklin, 2009; Mateo *et al.*, 2011). La elaboración de SDMs se ha utilizado en ámbitos muy variados dentro de la ecología y biología de la conservación, como la biogeografía (Graham *et al.*, 2004), estudios sobre la proliferación de especies invasoras (Beerling *et al.*, 1995; Peterson, 2003), definición de espacios protegidos (Ferrier, 2002; Araújo *et al.*, 2004) y evaluación del impacto causado por cambios en el clima, usos del suelo u otros (Thomas *et al.*, 2004; Thuiller, 2004).

Los resultados de este tipo de modelos son habitualmente interpretados como la probabilidad de presencia de una especie en un punto determinado del territorio en base a los valores de las variables ambientales en dicho punto (Aspinall & Veitch, 1993; Guisan & Zimmermann, 2000; Keating & Cherry, 2004; Elith *et al.*, 2010). Sin embargo, esta interpretación se considera abusiva (Mateo *et al.*, 2011). Realmente, estos modelos estiman la similitud ambiental entre los puntos de presencia y ausencia de la especie (Aspinall & Veitch, 1993; Soberon & Peterson, 2005). De esta forma, cuanto mayor sea la similitud ambiental entre un punto del territorio y los puntos donde se ha demostrado la presencia de la especie, mayor será la probabilidad de presencia en dicho punto.

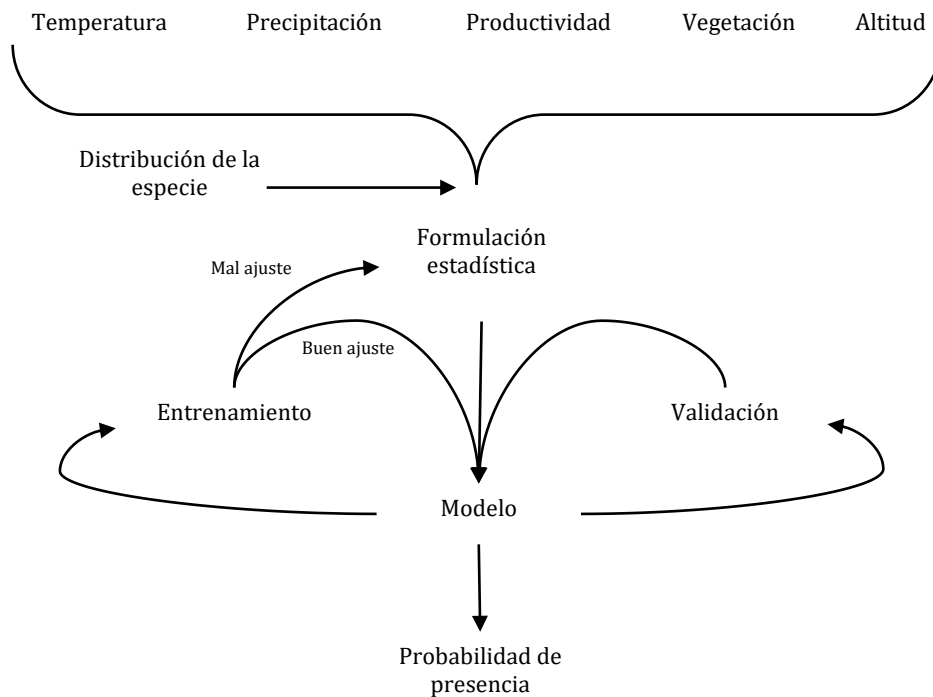


Figura 6 – Representación esquemática de las principales etapas de un SDM (Modificado de Guisan & Zimmermann, 2000).

La denominación de este tipo de modelos es controvertida, por lo que han recibido diferentes nombres en función de su interpretación ecológica. Así, algunos autores consideran que estos modelos representan la distribución potencial de la especie, entendiendo ésta como aquel espacio cuyas características ambientales permitirían el asentamiento de la especie y, por lo tanto, deben ser denominados como ‘modelos de idoneidad de hábitat’ (e.g. Felicísimo *et al.*, 2005). Otros, interpretan que el concepto de hábitat incluye las relaciones entre los organismos y las variables ambientales, denominándolos como ‘modelos de hábitat potencial’ (e.g. Kearney, 2006). Por último, otro grupo de autores ha decidido utilizar el término ‘modelos de nicho ecológico’ (e.g. Araújo & Guisan, 2006), haciendo referencia a la combinación de condiciones ecológicas que la especie es capaz de tolerar (Grinnell, 1917).

Independientemente de la interpretación ecológica utilizada, los SDMs pueden proporcionar estimaciones distintas en función de las variables consideradas. Así, algunos autores (e.g. Soberón, 2007) diferencian entre nicho ‘Grinnelliano’ y ‘Eltoniano’ (**Fig. 7**). El nicho ‘Grinnelliano’ o fundamental se define como un hipervolumen n-dimensional en el que cada punto del espacio presenta unas características ambientales que permitirían la presencia de la especie de forma

indefinida (Hutchinson, 1975). Ésta, es una aproximación autoecológica al concepto de nicho, ya que se basa en las limitaciones fisiológicas de la especie (Austin, 1992). Por su parte, el nicho 'Eltoniano' o realizado, toma en consideración las relaciones inter-específicas con otros competidores, la capacidad dispersiva de la especie y la dinámica poblacional (Elton, 1927). Así, el nicho realizado representa un área restringida dentro del nicho fundamental, limitando la distribución de la especie en función de factores bióticos como las relaciones inter- e intra-específicas (Guisan & Thuiller, 2005).

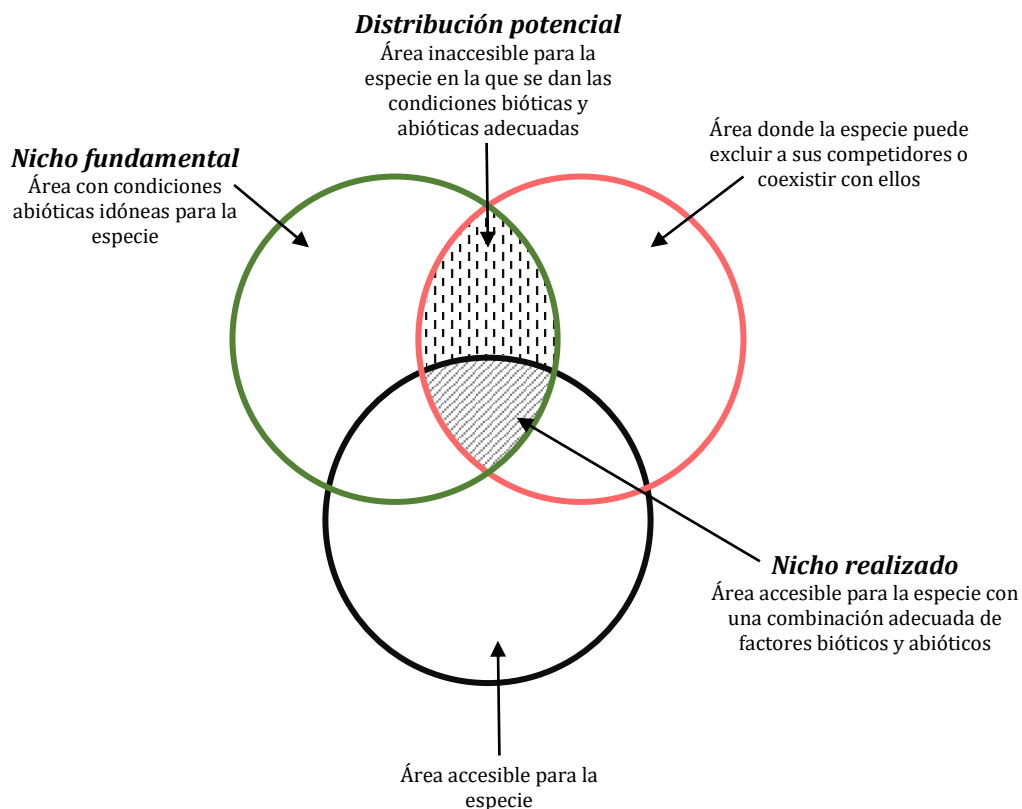


Figura 7 – Diagrama que representa los factores bióticos, abióticos y geográficos que influyen en la distribución de las especies (Modificado de Soberón, 2007).

Habitualmente la recogida de datos, tanto de las variables ambientales como de la distribución de las especies, se realizan durante un periodo de tiempo y a una escala espacial limitadas, de forma que reflejan una imagen estática de las relaciones estudiadas (Guisan & Thuiller, 2005). Sin embargo, dichas relaciones son complejas, dinámicas y heterogéneas, por lo que un modelo estático será incapaz de representarlas con precisión (Mateo *et al.*, 2011). La dificultad de realizar estudios durante un periodo temporal largo y a una escala espacial amplia han llevado al establecimiento de ciertas suposiciones sobre las relaciones estudiadas. La asunción

más importante es la consideración de un estado de equilibrio o pseudo-equilibrio que asume la estabilidad espacio-temporal de la especie para unas determinadas condiciones ambientales (Araújo & Pearson, 2005).

Debido a estas limitaciones, los resultados de un SDM carecen de credibilidad si su capacidad predictiva no es evaluada (Fielding & Bell, 1997). La evaluación más rigurosa consiste en la aplicación de datos independientes de aquellos con los que se construyó el modelo (Verbyla & Litvaitis, 1989). Es decir, con un conjunto de datos se construye el modelo (*training set*) y con otro conjunto de datos independientes (*validation set*) se aplica el modelo construido y se evalúa si las predicciones del modelo coinciden con los datos independientes recogidos. Este tipo de validación implica la realización de dos etapas de recogida de datos, incrementando los costes del estudio y haciéndolo habitualmente inaccesible. Como consecuencia, se han desarrollado diferentes métodos de evaluación basados en técnicas de remuestreo como la validación cruzada, *bootstrapping* y *jackknife* (Schroeder, 2008), que permiten realizar estimaciones del ajuste y capacidad predictiva de un modelo partiendo de un único conjunto de datos.

»» ECOLOGÍA DEL PAISAJE

La ecología del paisaje surgió en 1939 (Troll, 1939) como una combinación de dos disciplinas: geografía y ecología. De esta forma, la ecología del paisaje estudia las relaciones espaciales entre sistemas con diferente funcionamiento ecológico y, por lo tanto, considera tanto la composición como la organización espacial de los mismos a distintas escalas dentro de un paisaje concreto, determinando los flujos de transferencia de materia, energía e información (Margalef, 1974; Levins, 1975; Forman & Godron, 1986; Cantwell & Forman, 1993; Forman, 1999). Además, esta subdisciplina de la ecología considera al hombre como parte constituyente de los sistemas que forman la biosfera (Burel & Baudry, 2001), ofreciendo una visión particularmente interesante en un mundo altamente humanizado.

Nótese que, por sistema, aquí nos referimos a una unidad ambiental concreta que puede diferenciarse de otras. Es decir, como un espacio común compartido por un grupo de especies y caracterizado por una cierta uniformidad en sus procesos ecológicos (Di Bitetti, 2012). Con esta definición se pretende enfatizar el aspecto funcional de un sistema en contraposición a otros términos más pragmáticos y/o

descriptivos habitualmente utilizados, como el tipo de vegetación (*landcover*) que, en la mayoría de los casos, es el resultado de la interpretación de datos obtenidos mediante teledetección o fotointerpretación (Loveland *et al.*, 2005).

En este contexto, el paisaje se define como un área geográfica heterogénea compuesta por un conjunto de sistemas que interaccionan entre sí de forma repetitiva (Forman & Godron, 1986), representando una manifestación perceptible de un sistema de relaciones ecológicas (Martín de Agar *et al.*, 1995) a una escala y tiempo determinados (Bernáldez, 1981; Zonneveld, 1995). Dichas relaciones ecológicas son más fácilmente perceptibles en las zonas de contacto entre sistemas diferentes, conocidas como fronteras (Valverde *et al.*, 2008). A la combinación de sistemas y fronteras que aparecen sistemáticamente juntos se le denomina mosaico (Valverde *et al.*, 2008).

Dentro de un paisaje podemos diferenciar dos tipos de flujos de energía, materia e información: verticales y horizontales (Forman, 1995). Los flujos verticales ocurren como respuesta a las interacciones entre los componentes bióticos y abióticos que componen un determinado sistema, delimitando espacios internamente homogéneos conocidos como elementos del paisaje (De Pablo & Pineda, 1985). Desde un punto de vista ecológico, estos elementos pueden ser interpretados como tipos de hábitat distintos, ya que presentan estructura y función propias (Forman & Godron, 1986). Por su parte, los flujos horizontales hacen referencia a las pautas de variación espacial de los tipos de hábitat que forman el paisaje, determinando su disposición espacial relativa y la manera en la que se produce la transferencia de energía, materia e información entre los mismos (Forman & Godron, 1986).

La combinación de estos dos tipos de interacciones, configuran una estructura jerárquica del paisaje (**Fig. 8**). De esta forma, un sistema definido a un nivel de resolución determinado está formado por distintos componentes (sistemas de orden inferior) que interaccionan entre sí y, a su vez, este sistema es un componente de otro mayor (sistema de orden superior; O'neil *et al.*, 1989).

Así, el paisaje presenta una estructura vertical que lo divide en niveles y una estructura horizontal que conecta los distintos sistemas (Wu & David, 2002). Consecuentemente, los patrones de interacción espacial y los procesos ecológicos

dependen de las relaciones entre sistemas en niveles jerárquicos adyacentes (Burnett & Blaschke, 2003) y, por lo tanto, son dependientes de la escala (Wu & David, 2002).

Los sistemas de orden inferior imponen restricciones a la dinámica de los procesos dentro un sistema de orden superior en función del potencial biótico de los componentes que lo forman (Salthe, 1985). Por ejemplo, en un terraplén, la capacidad de control de la erosión dependerá de si la comunidad vegetal presente está compuesta por especies que tengan capacidad de retención del suelo (Berendse *et al.*, 2015). Por su parte, los sistemas de orden superior imponen límites abióticos a los sistemas de orden inferior al presentar procesos que operan a tasas menores o que son menos frecuentes (O'neil *et al.*, 1989). Por ejemplo, la productividad y estructura de bosques tropicales está limitada por la disponibilidad de nutrientes y la pluviosidad (Baillie *et al.*, 1987; Vitousek *et al.*, 2010).

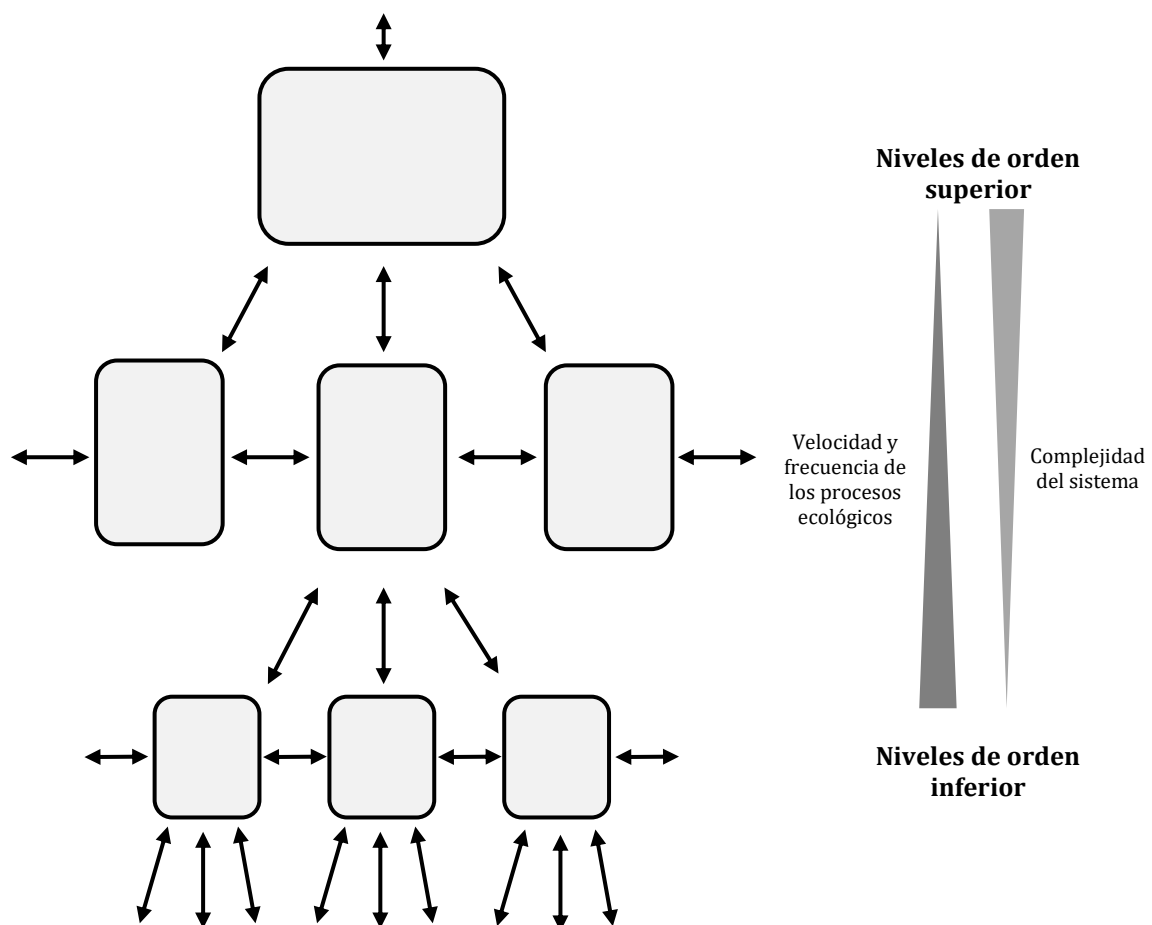


Figura 8 – Diagrama que representa la estructura jerárquica del paisaje y su relación con la tasa/frecuencia de los procesos ecológicos y la complejidad de los sistemas (Modificado de Burnett & Blaschke, 2003).

JUSTIFICACIÓN DE LA TESIS

Desde mediados de la década de los 90 las poblaciones de lince ibérico se han visto inmersas en un proceso de regresión (Rodríguez & Delibes, 1990; Virgós, 1994; Virgós & Travaini, 2005) como consecuencia del efecto sinérgico producido por la caza furtiva, la legislación sobre el control de depredadores y las dos grandes epidemias (Enfermedad Hemorrágica Vírica y la Mixomatosis) que afectaron a las poblaciones de conejo (Cabezas-Díaz *et al.*, 2009). Así, en el año 2002 la especie estuvo al borde de la extinción, habiéndose censado únicamente 93 ejemplares (Guzmán *et al.*, 2004). A partir de este momento se pusieron en marcha una serie de proyectos consecutivos con el objetivo de evitar la extinción la especie. El éxito fue tal que, actualmente, pueden encontrarse cerca de 600 lince en libertad en toda la Península Ibérica (Simón, 2017). Sin embargo, a pesar de la mejoría del estado de conservación de sus poblaciones en las últimas décadas, sigue encontrándose en peligro de extinción (Rodríguez & Calzada, 2015).

La estrategia nacional para la conservación del lince ibérico (Calzada *et al.*, 2007), aprobada el 4 de diciembre de 2007, establece las siguientes líneas básicas de conservación: i) el incremento del número de ejemplares (cría en cautividad para su posterior reintroducción); ii) reducción del número de atropellos (evitando la construcción y/o adecuando las infraestructuras viarias para evitar el acceso de la especie); iii) refuerzo de las poblaciones de conejo (trabajos de mejora de hábitat y translocaciones); iv) control sanitario (tanto de los lince como de especies simpátricas); v) intercambio genético entre poblaciones (estableciendo pasillos de conectividad).

El punto de partida de esta tesis es el descubrimiento de una nueva población de lince ibérico en la CM. Los resultados obtenidos por Cruz *et al.* (2019) confirmaron la presencia de la especie en este territorio, y el trabajo de campo posterior (ver la sección de 'Trabajo de campo' más abajo) certificó su permanencia en el mismo. Por lo tanto, los indicios encontrados sugieren la existencia de una población estable, probablemente de baja densidad, que se ha mantenido aislada de las dos poblaciones principales (Doñana-Aljarafe y Andújar-Cardena). En base a las líneas de actuación establecidas en la estrategia nacional para la conservación del lince

ibérico (Calzada *et al.*, 2007), esta nueva población podría aportar información crítica para su conservación, por ejemplo: i) proporcionando diversidad genética a la especie, que presenta altas tasas de endogamia (Johnson *et al.*, 2004; Palomares *et al.*, 2012; Casas-Marce *et al.*, 2013; Abascal *et al.*, 2016); ii) incrementando el área de distribución, ampliando el área geográfica en la que realizar reintroducciones que permitan conectar poblaciones hasta ahora aisladas; iii) aportando adaptaciones comportamentales frente condiciones medioambientales concretas, que maximicen las probabilidades de supervivencia en un entorno dinámico. Así, el conocimiento generado en estas páginas puede proporcionar información que posibilite una mayor comprensión sobre la ecología del lince ibérico y, en consecuencia, permita diseñar y ejecutar planes de conservación más efectivos.

OBJETIVOS

La CM es la comunidad autónoma española (peninsular) con mayor densidad de población humana (815.9 hab/km²) según el Instituto Nacional de Estadística (INE, 2019), lo que, *a priori*, la convierte en un territorio inhóspito para el lince ibérico. Sin embargo, el descubrimiento de una población relictas, abre la puerta al estudio de la especie en unas condiciones medioambientales distintas a los lugares donde se ha estudiado hasta el momento. En este contexto, esta tesis busca identificar aquellas características climáticas, fisiográficas, antrópicas y paisajísticas que favorezcan la presencia y supervivencia del lince ibérico, así como describir sus hábitos tróficos en el nuevo territorio. Más concretamente, cada capítulo presenta los siguientes objetivos específicos:

Capítulo 1: caracterizar ecológicamente el territorio para conocer cómo diferentes variables climáticas, fisiográficas y antrópicas, afectan a la presencia del lince ibérico, así como evaluar si el área de estudio reúne las condiciones adecuadas para la supervivencia de la especie.

Capítulo 2: descripción de la composición de la dieta, amplitud y solapamiento de nicho, en comparación con los estudios realizados hasta el momento.

Capítulo 3: evaluar la relevancia de la estructura del paisaje para la construcción de los SDMs y describir los patrones de interacción espacial entre hábitats que favorezcan la presencia y conservación del lince ibérico.

ÁREA DE ESTUDIO

La búsqueda y recogida de muestras se realizaron en el centro de la Península Ibérica, concretamente en la zona oeste de la CM (**Fig. 9**), delimitando el área de estudio por las fronteras con Castilla y León al norte y noroeste, Castilla-La Mancha al sur y la cuenca del río Manzanares al este.

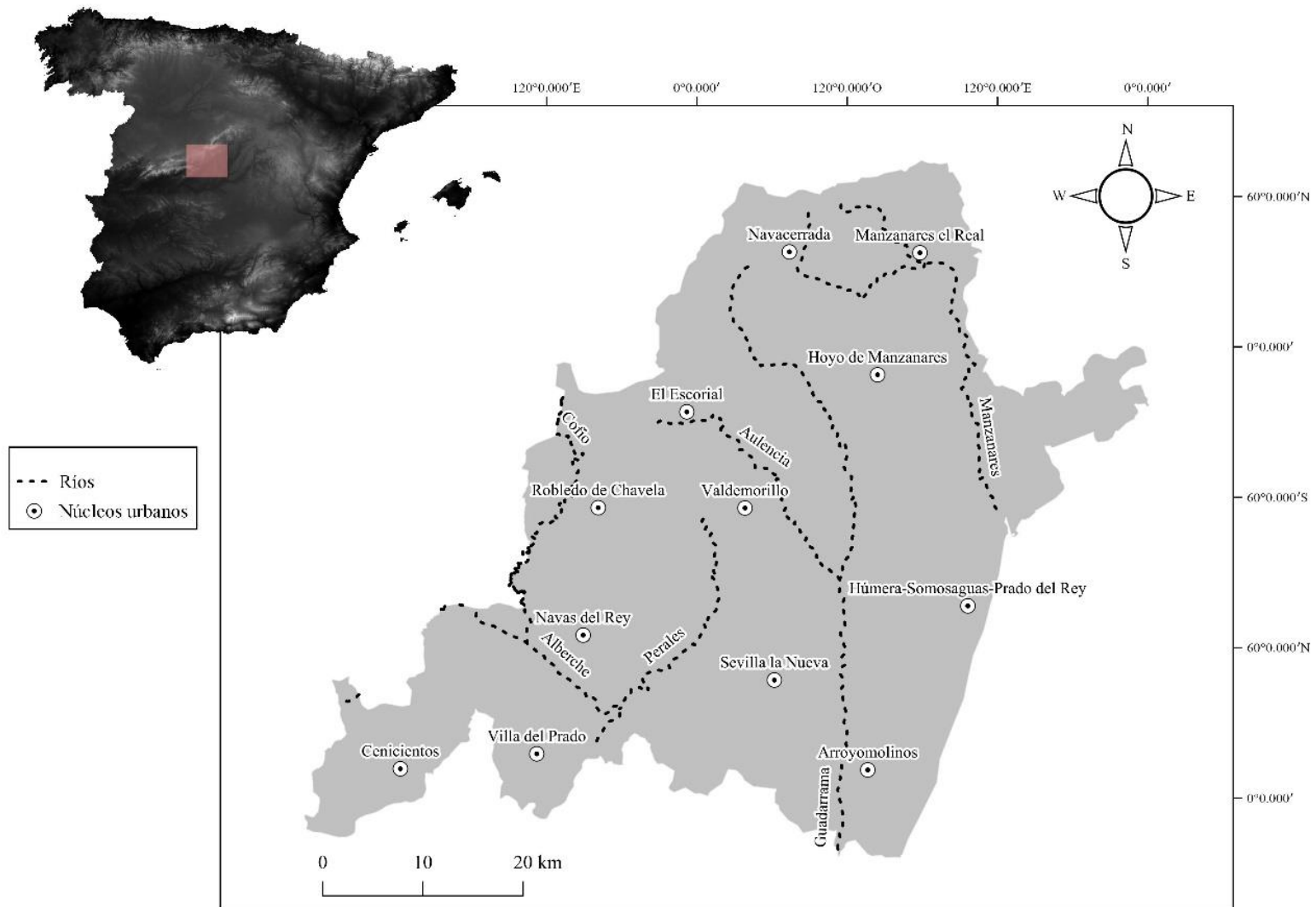


Figura 9 – Localización del área de estudio dentro de la Península Ibérica. En la imagen se muestran los ríos y núcleos urbanos más relevantes del territorio.

El rango altitudinal de esta zona presenta su máximo en los 2,320 msnm, y su mínimo en los 440 msnm. Así, el gradiente altitudinal divide el territorio en tres grandes tipos de paisaje: i) la Sierra de Guadarrama, zona montañosa de sustratos silíceos duros (e.g. granitos, gneises, pizarras); ii) el piedemonte de la sierra, con pendiente suave y caracterizado por sustratos silíceos blandos (e.g. arenas, limos,

gravas); iii) la depresión, un terreno caracterizado por la presencia de cerros interfluviales de sustratos calizos y arcilloso-calizos (Rivas-Martínez, 1982). En cuanto a las masas forestales, predominan las especies perennes (e.g. *Quercus ilex* y *Pinus sp.*) con matorral xerófilo (e.g. *Cistus ladanifer*, *Lavandula pedunculata*, *Rosmarinus officinalis* y *Thymus vulgaris*; García & Pérez, 2016).

El piso bioclimático dominante es el Mesomediterráneo, estando también presentes los pisos Oro- y Supramediterráneo en la zona de la Sierra de Guadarrama (Rivas-Martínez, 1982). En consecuencia, sus principales características climáticas son la variación estacional de las temperaturas (entre -8 y 44°C), la sequía estival y la irregularidad en la precipitación (oscilando entre 400 y los 2,000 mm; Zabía & del Olmo, 2007).

Además, la fauna de la CM es muy diversa, presentando algunas especies que requieren de medidas de conservación específicas, como las que se pueden encontrar en el 'Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres, y de Árboles Singulares de la Comunidad de Madrid'. Entre éstas, destacan mamíferos carnívoros como el gato montés, la nutria (*Lutra lutra*) y el lince ibérico.

Con la excepción de algunas ciudades relativamente grandes, este territorio está dominado por sistemas rurales tradicionales mixtos basados en la silvicultura y el pastoreo, estando bien integrados con el medio natural circundante del que dependen (Schmitz *et al.*, 2007). A pesar de haber numerosos núcleos de población en la zona, la superficie urbanizada es baja y el grado de 'naturalización' es elevado (Arnaiz-Schmitz *et al.*, 2018).

TRABAJO DE CAMPO

La organización social y comportamiento del lince ibérico (ver Introducción) dificultan considerablemente su seguimiento y estudio (Boscaje S.L., 2000). Además, los individuos jóvenes pasan por un periodo de dispersión en el que se desplazan erráticamente durante varios meses (Ferrerías *et al.*, 2004; San Miguel *et al.*, 2006), mostrando una plasticidad de hábitat mayor que los individuos residentes, ya asentados en un territorio (Gastón *et al.*, 2016). Consecuentemente, el uso de técnicas clásicas de muestreo, como el avistamiento directo, no son recomendables para trabajar con esta especie. Por este motivo, decidimos utilizar un método de muestreo alternativo no-invasivo, y ya utilizado para el lince ibérico, basado en la recogida de excrementos a lo largo de transectos (Guzmán *et al.*, 2004; Garrote *et al.*, 2014) y su posterior análisis genético. De esta forma, logramos minimizar, al máximo posible, la subjetividad inherente a la identificación visual en campo, proporcionando localizaciones de validez científica contrastada de presencia confirmada de la especie.

Para seleccionar las zonas en las que focalizar la búsqueda de indicios se revisó previamente la documentación existente sobre la presencia de lince ibérico en este territorio, incluyendo documentos técnicos (Aldama, 1996; Boscaje S.L., 2000), el 'Atlas y Libro Rojo de Mamíferos de España' (Palomo *et al.*, 2007) y el 'Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres, y de Árboles Singulares de la Comunidad de Madrid'.

Con la información recopilada (**Fig.10**) de estos documentos diseñamos 21 transectos de siete km cada uno. Los transectos se recorrieron en dos épocas del año (primavera/verano y otoño/invierno) entre 2015 y 2018 y transcurrieron por caminos (**Fig. 11**) y cortafuegos, al ser frecuente que los carnívoros utilicen estas estructuras lineales para desplazarse por el territorio (Dickman & Doncaster, 1984; Robinson & Delibes, 1988; Vila *et al.*, 1994). En algunas ocasiones se utilizaron estructuras menos regulares como la base de grandes rocas, vivares de conejo, arroyos o ríos, donde la probabilidad de encontrar indicios fuese mayor (Martín *et al.*, 2007).

A lo largo de estos transectos se buscaron y georreferenciaron todos aquellos excrementos cuya morfología fuese compatible con el lince ibérico (Rodríguez, 1993; Iglesias & España, 2010) y que, además, presentasen un buen estado de conservación de la pátina mucosa. En ésta es donde se encuentran las células epiteliales intestinales que, posteriormente, nos permitirán realizar el análisis genético de los excrementos recogidos. Dicho análisis de identificación específica se realizó siguiendo la metodología descrita por Cruz *et al.* (2019), que se explicará en detalle en el siguiente apartado.

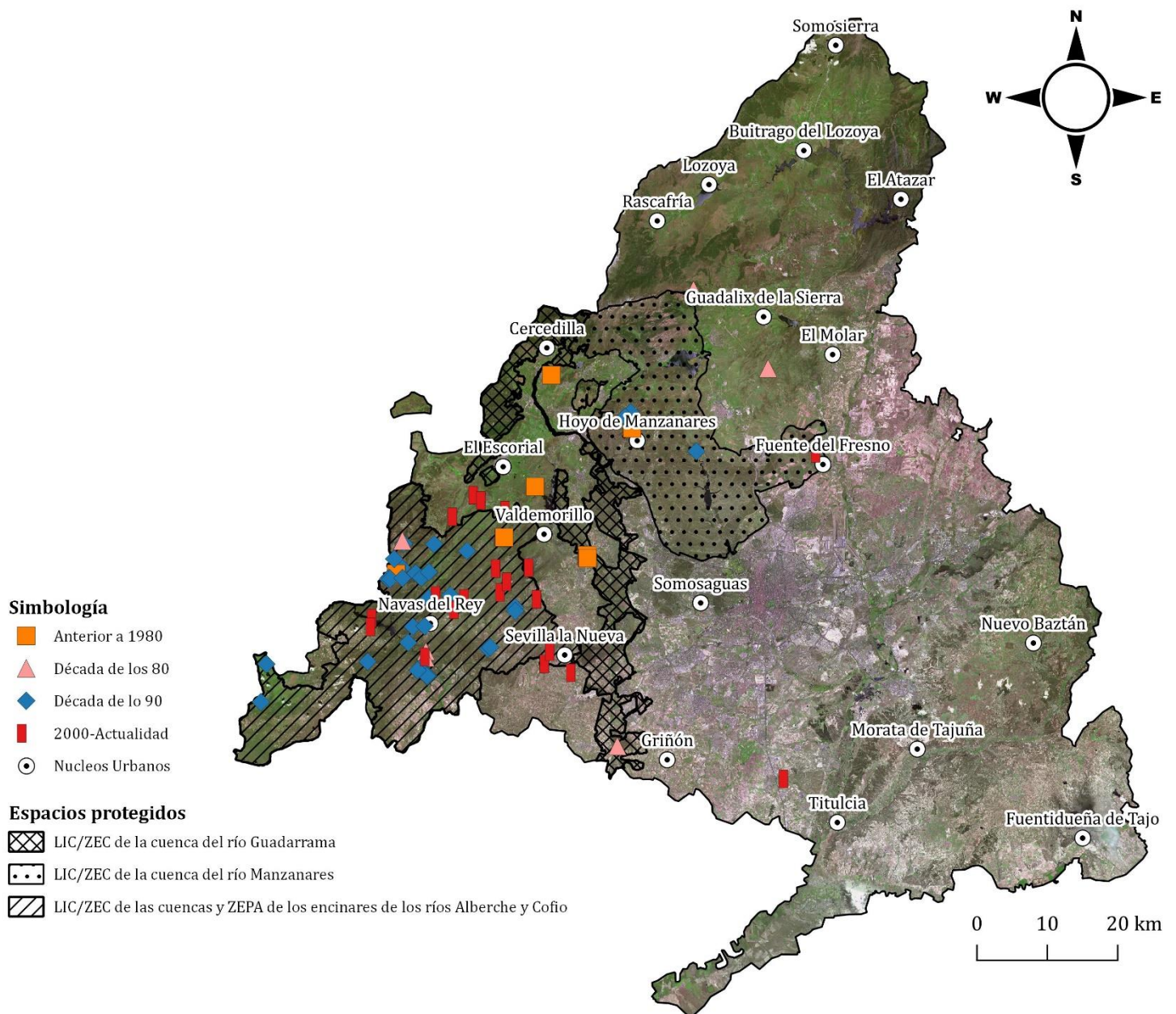


Figura 10 – Registro de avisatamientos históricos recopilados. Los cuadrados representan los registros previos a 1980; los triángulos los pertenecientes a la década de los 80; los rombos a la de los 90; y los rectángulos desde el año 2000 en adelante. También se muestran los espacios protegidos más relevantes.



Figura 11 - Fotografías de dos estructuras del paisaje recorridas durante el trabajo de campo. A la izquierda un camino y, a la derecha, el cauce de un arroyo seco.

De los 84 excrementos recogidos, 47 resultaron positivos tras el análisis genético (15 recogidos en primavera/verano y 32 en otoño/invierno; **Fig. 12**). Así, consideramos que las localizaciones en las que se encontraron estos 47 excrementos representan localizaciones de presencia confirmada de lince ibérico. Por lo tanto, para el ajuste de los modelos y el testado de hipótesis realizados a lo largo de esta tesis utilizaremos estas localizaciones como puntos de presencia de lince ibérico (y).

Las especies esquivas son extremadamente difíciles de avistar y rastrear, por lo que cualquier información puede ser de máxima relevancia. Aquí se muestra la importancia de la información aportada por citas de avistamientos registradas (Fig. 10) que, a pesar de no ser incluidas en los análisis estadísticos posteriores, han permitido la identificación de zonas de interés prioritario donde concentrar el esfuerzo de muestreo con el objetivo de localizar evidencias de la presencia de la especie estudiada.

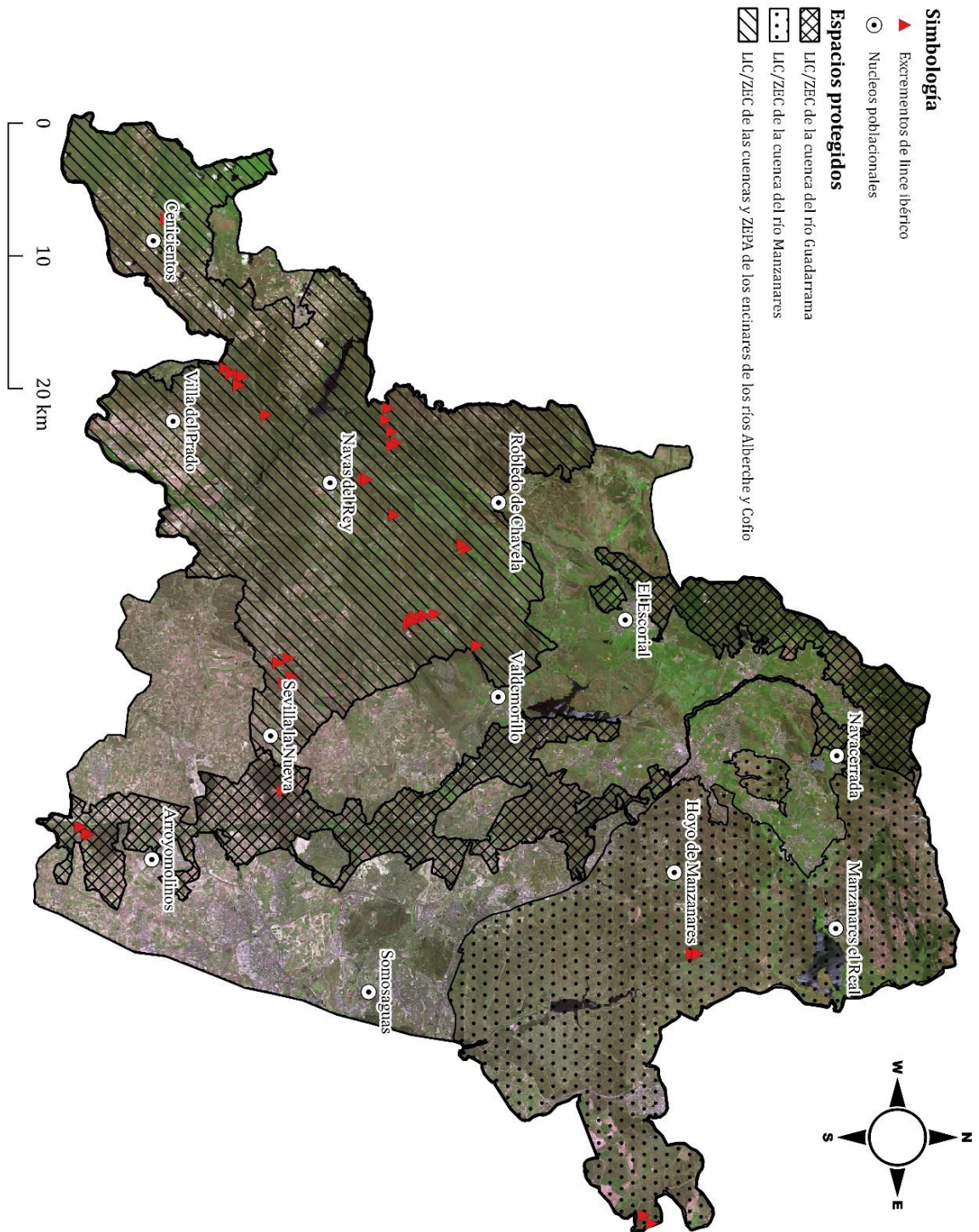


Figura 12 – Se muestran las localizaciones con presencia confirmada de lince ibérico (excrementos positivos) mediante el análisis de identificación específica. También se muestran los núcleos urbanos y los espacios protegidos más relevantes.

ANÁLISIS DE IDENTIFICACIÓN ESPECÍFICA

La estimación de parámetros básicos, como la distribución geográfica, es fundamental para el desarrollo de cualquier estudio sobre la ecología y/o conservación de las especies (de Oliveira *et al.*, 2019). Sin embargo, la obtención de esta información es difícil para algunas de ellas. Éste es el caso de los grandes depredadores, como el lince ibérico, ya que suelen presentar una baja densidad, comportamiento esquivo y distribución geográfica amplia (Prugh *et al.*, 2005). Por este motivo, el uso de técnicas moleculares de identificación de muestras recogidas de forma no-invasiva, son habitualmente utilizadas como complemento de las técnicas de rastreo más comunes (Kraus *et al.*, 2015).

Los únicos indicios de presencia de lince que, normalmente, se puede encontrar en el campo son los excrementos (Palomares *et al.*, 2002). Su recogida a lo largo de transectos y posterior análisis genético, ha demostrado ser una técnica útil para el estudio y seguimiento de poblaciones de animales silvestres (Mumma *et al.*, 2015), al permitir la recolección de un número alto de muestras de forma relativamente sencilla.

Sin embargo, existen serias limitaciones derivadas de la baja calidad y cantidad del ADN, o incluso de la baja calidad del producto extraído (Taberlet *et al.*, 1999). Los excrementos presentan un ADN muy deteriorado, es decir, hay poca cantidad, está muy fragmentado y, además, el extracto puede presentar inhibidores de la PCR (*Polymerase Chain Reaction*; Taberlet *et al.*, 1999), por lo que pueden ser considerados como muestras 'críticas' en términos forenses (Cruz *et al.*, 2019). Consecuentemente, los métodos utilizados para la identificación de la especie donadora deben ser altamente sensibles y específicos.

⇒ PROTOCOLO DE EXTRACCIÓN

Durante el trabajo de campo previamente descrito, se recogieron 84 excrementos morfológicamente compatibles con lince ibérico. De éstos, sólo 21 se utilizaron para calibrar el método de análisis de identificación específica descrito en este apartado.

Los excrementos recogidos se almacenaron en tubos Falcon estériles dentro de una cámara frigorífica a -70°C. Para su análisis hemos diseñado un protocolo de extracción de ADN que evite, en la medida de lo posible, la contaminación cruzada. Éste consiste en: i) el uso de un laboratorio reservado para la extracción, donde todo el material utilizado ha sido previamente descontaminado con una solución de lejía de cloro al 10%; ii) la disección de las muestras se realiza sobre papel de filtro que, tras cada disección, se descarta y se sustituye por uno nuevo; iii) el instrumental utilizado en la disección se lava secuencialmente, tras cada muestra diseccionada, en lejía diluida, agua con detergente, agua y alcohol de 96° y, posteriormente, se flamea en un mechero de alcohol; iv) el fragmento extraído es de, aproximadamente, un cm² de la superficie del excremento, ya que el ADN de los excrementos se obtiene de los restos de células epiteliales intestinales (Albaugh *et al.*, 1992); v) la extracción se realizó utilizando el kit EZNA® Stool DNA (OMEGA Biotek), específico para la extracción de ADN en excrementos; vi) en todos los pasos que involucren manejo de ADN se utilizaron puntas de pipeta con filtro.

⇒ DISEÑO DE UNA DOBLE PCR ANIDADA

Palomares *et al.* (2002) desarrollaron un método de amplificación por PCR de una secuencia del *D-loop* mitocondrial de 130pb. Para ello, utilizaron la pareja de cebadores (DL7F/CR2bR [CTTAATCGTGCATTATACCTTGT/CCGGAGCGAGAAGAG-GTACA]). El primero de ellos es altamente específico, por lo que permite el uso de esta técnica en muestras con ADN multiespecífico. A pesar de que este método ha sido utilizado con éxito en otros estudios (e.g. Pires & Fernandes, 2003), en nuestras muestras ha presentado una tasa de éxito muy baja, tan solo tres de los 21 excrementos utilizados para calibrar la metodología presentaron resultados concluyentes.

Para tratar de obtener resultados más fiables diseñamos un método alternativo para el análisis de muestras 'críticas'. La técnica de la PCR anidada (**Fig. 13**)

proporciona una mayor especificidad, reduce la probabilidad de falsos positivos y aumenta la sensibilidad al generar una mayor amplificación de la secuencia objetivo (Puig *et al.*, 1994).

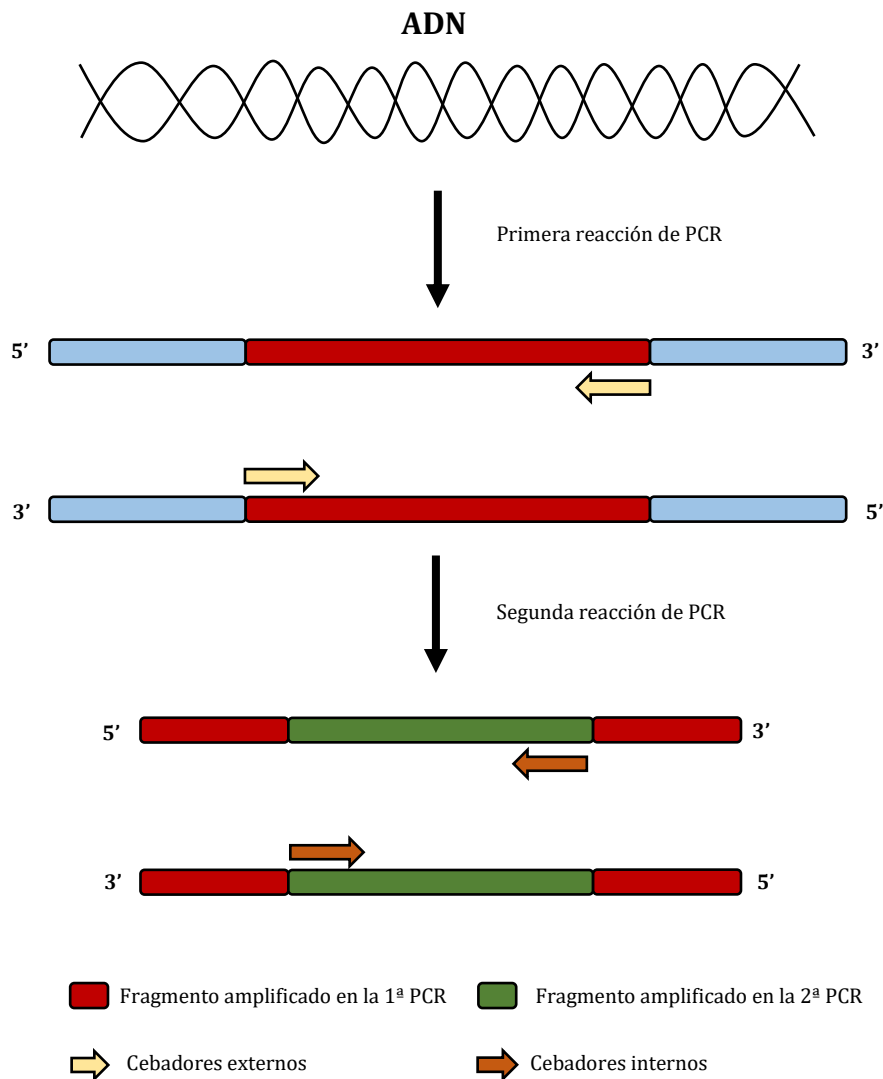


Figura 13 – Representación esquemática de la amplificación a través de una PCR anidada. El producto de la primera amplificación se utiliza como molde para realizar una segunda PCR, utilizando cebadores contenidos dentro del primer amplicón (PCR anidada).

Inicialmente se utilizó la pareja de cebadores de Palomares *et al.* (2002) para la primera amplificación y se diseñó una segunda pareja de cebadores internos para la PCR anidada, que generaban un amplicón de tan solo 63pb, sin embargo, su tamaño se confundía fácilmente con los restos de cebadores de ambas reacciones, por lo que no se obtenían secuencias de calidad. Para mejorar el rendimiento de la primera PCR, diseñamos una nueva reacción (**Fig. 14**) en la que se mantuvo el cebador específico DL7F y se sustituyó el CR2bR por otro (Pan16722R [CAGATGCCAGGTATAGTTCC]), que genera un fragmento ligeramente más largo (177pb) que el utilizado por Palomares *et al.* (2002). Ésta primera PCR se llevó a cabo en un volumen de 20 μ L, utilizando 4 μ L de ADN bajo las siguientes condiciones: 95 $^{\circ}$ C, 3 min; 30x [94 $^{\circ}$ C, 30 s; 61 $^{\circ}$ C, 45 s; 72 $^{\circ}$ C, 45 s]; 72 $^{\circ}$ C, 5 min. Para la segunda PCR se diseñó una pareja de cebadores (Lnes16577F/Lnes16673R [TTATACCTTGTTCTAGAGCAGTT/GGAGCGAGAAGAG-GTACA]) que amplificaron un fragmento de 114pb. Como ADN molde para la segunda PCR se utilizaron 4 μ L del producto de la primera PCR, en un volumen final de 16 μ L sometidos al siguiente tratamiento: 95 $^{\circ}$ C, 3 min; 20 \times [94 $^{\circ}$ C, 30 s; 60 $^{\circ}$ C, 45 s; 72 $^{\circ}$ C, 45s]; 72 $^{\circ}$ C, 3 min.

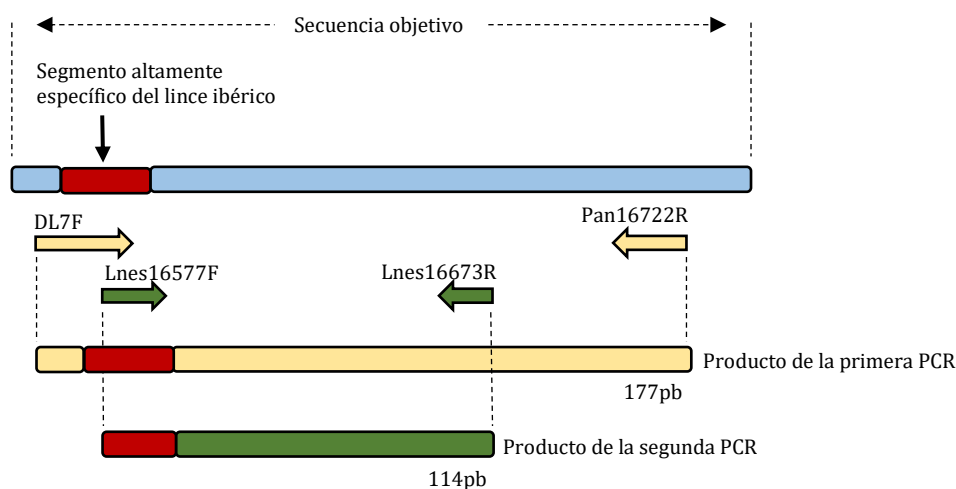


Figura 14 – Esquema de la amplificación a través de la PCR anidada diseñada. Un fragmento del *D-loop* mitocondrial (azul) contiene una secuencia altamente específica de lince ibérico (rojo). Los cebadores utilizados están representados por flechas debajo del fragmento de ADN. El cebador Lnes16577F es parcialmente solapante con DL7F y también abarca la región específica de lince ibérico. Los fragmentos amplificados se muestran, sucesivamente, debajo del fragmento utilizado como molde para la PCR.

En los resultados obtenidos (**Fig. 15**) observamos que las muestras utilizadas como controles negativos (C- [sin ADN molde] y *F.c.* [muestra con ADN de gato doméstico, *Felis catus*]) no muestran señales de amplificación, por lo que se descarta la posibilidad de contaminación. El control positivo utilizado (C+; ADN molde de un lince criado en cautividad en el Parque Nacional de Doñana) muestra dos bandas claras pertenecientes a los productos de la primera y de la segunda PCR, de 177 y 114pb respectivamente. Las muestras positivas mostradas, también presentan dos bandas claramente diferenciadas, igual que ocurre en el C+.

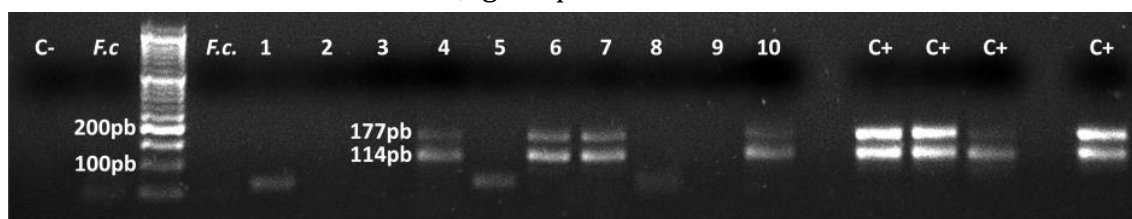


Figura 15 – Gel de agarosa al 3.5% correspondiente a los resultados de la PCR anidada en cuatro muestras positivas (calles 4, 6, 7 y 10) y seis negativas (calles 1, 2, 3, 5, 8 y 9), recogidas en la CM; un control negativo (C-); dos muestras de gato utilizadas como control negativo adicional (*F.c.*) y tres controles positivos (C+). En la tercera columna se encuentra la escalera de pesos moleculares, indicando el tamaño en pares de bases (pb) de las bandas que flanquean los fragmentos amplificados en las dos rondas de PCR, de 177 y 114 pares de bases respectivamente.

⇒ IDENTIFICACIÓN DE SNPS ESPECÍFICOS DEL LINCE IBÉRICO A PARTIR DEL PRODUCTO DE LA PCR ANIDADA

Un SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) es una posición nucleotídica del ADN genómico que puede presentar diferentes variantes, siendo la prevalencia de la variante menos frecuente $\geq 1\%$ (Brookes, 1999). Las reacciones de SNaPshot® consisten en la adición de un didesoxirribonucleótido marcado con una molécula fluorescente, distinta para cada base nucleotídica, al extremo 3' de una sonda específica que se hibrida con los fragmentos de ADN amplificados en la PCR. Después, las sondas utilizadas se separan por tamaños en una electroforesis capilar en un analizador de fragmentos estándar (Jungerius, 2003).

Este sistema puede utilizarse para la identificación de especies en muestras con ADN multiespecífico. Para ello, consideraremos que cada una de las secuencias ortólogas de las distintas especies equivalen a una variante de una posición nucleotídica determinada. Ésta, debe estar fijada en la especie objetivo, y ser diferente en las demás especies consideradas. Así, los SNPs representan un recurso útil para la identificación de especies, proporcionando una técnica altamente

específica, eficiente y repetible que se utiliza asiduamente en humanos (Sobrino *et al.*, 2005) y animales (Lee *et al.*, 2009; Tobe & Linacre, 2010; Kitpipit *et al.*, 2012).

En nuestro caso, aun cuando la PCR ya es específica de lince ibérico, buscamos una ganancia adicional en la sensibilidad y especificidad de la identificación, y para ello diseñamos una reacción de SNaPshot®. Utilizando la base de datos del *National Centre of Biothecnology Information* (NCBI), alineamos la secuencia del segmento amplificado del ADN del lince ibérico, frente a las secuencias ortólogas de varias especies simpátricas de mamíferos carnívoros de la Península Ibérica (**Fig. 16a**). Además, y a pesar de presentar un rango de distribución que no se solapa con el lince ibérico, también se tuvieron en consideración las secuencias del lince boreal (*Lynx lynx*) y del lince canadiense (*Lynx canadensis*), testando la especificidad de la reacción. La alineación de dichas secuencias nos permitió identificar dos posiciones objetivo, nuestros SNPs diagnósticos. Para ello diseñamos la pareja de sondas LinSNPiz2/LinSNPdc2 [5' - GGACCTCAATTAT-CCAGAGGAAGCTTA - 3' / 5' - CAAGGATTGCTGGTTTCTCGAG - 3'], en direcciones opuestas (Fig. 16a). La reacción aquí descrita se llevó a cabo utilizando el kit SNaPshot® Multiplex (*Applied Biosystems*, USA), mientras que los productos se procesaron en un secuenciador ABI3500 *Applied Biosystems* y se analizaron con el programa GeneMapper® 5.0.

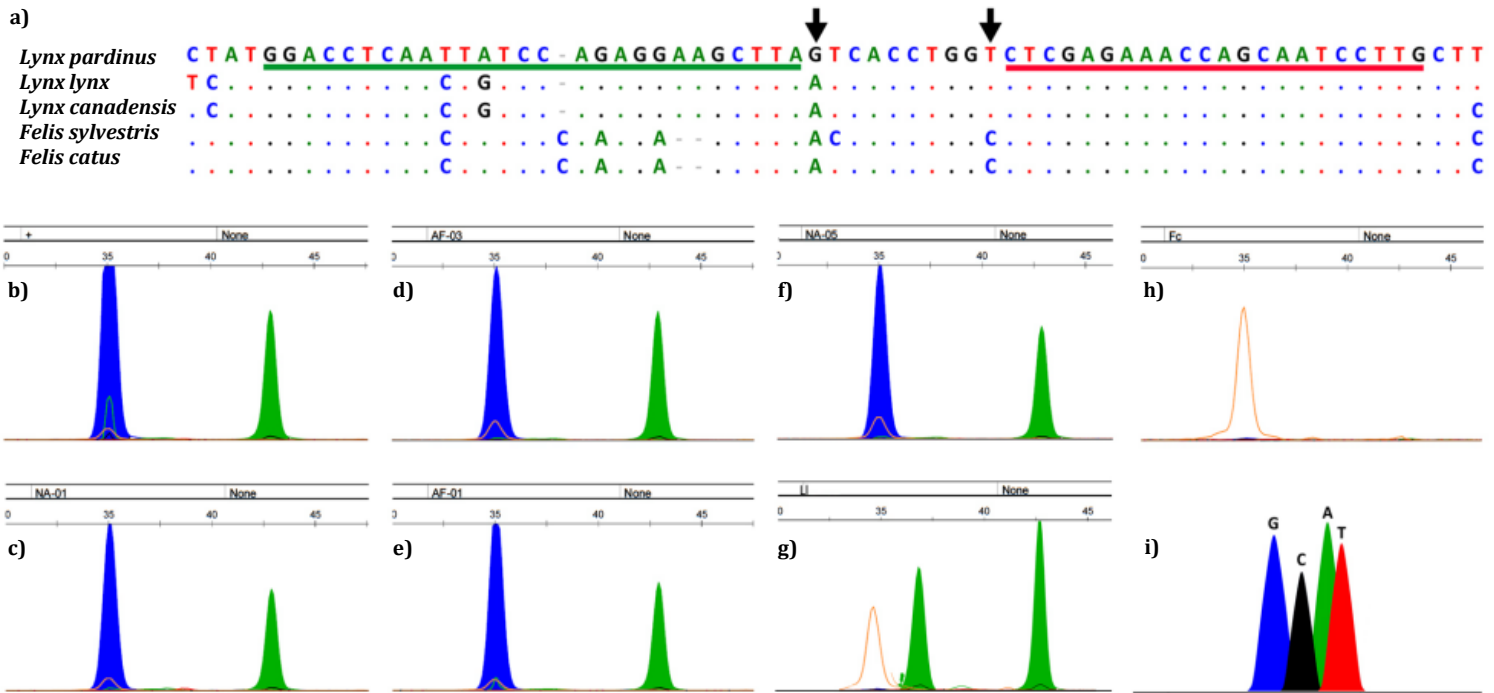


Figura 16 – a) Alineamiento del fragmento mitocondrial que muestra los dos SNPs identificados (flechas negras), en especies de los géneros *Felis* y *Lynx*. La sonda correspondiente al segmento verde (28pb) coincide con la secuencia mostrada e incorpora una G marcada (pico azul). Mientras que la sonda marcada en rojo (38pb), coincide con la secuencia complementaria a la mostrada e incorpora una A marcada (pico verde); b) picos obtenidos en un control positivo; c-f) picos obtenidos en cuatro muestras positivas recogidas; g) picos obtenidos en una muestra de *L. lynx*; h) resultados obtenidos en una muestra con ADN de gato doméstico (control negativo); i) código de color utilizado en las reacciones SNaPshot®.

En la figura 16b-h se observan los resultados obtenidos mediante las reacciones SNaPshot®. Los resultados esperados para muestras con ADN de lince ibérico son los siguientes: la sonda LinSNPiz2 incorporará una G, dando lugar a un pico azul como resultado, mientras que la LinSNPdc2 incorporará una A, resultando en un pico verde. Los controles positivos y las muestras positivas recogidas muestran dos picos del tamaño y color esperados, por lo que se corresponden con la secuencia de lince ibérico. El control negativo utilizado (gato doméstico), no mostró ningún pico, confirmando la ausencia de contaminación cruzada. Además, en el caso del lince boreal se consiguió amplificar un fragmento del mismo tamaño que el de lince ibérico, si bien la eficiencia de la reacción fue menor. La secuencia ortóloga del lince boreal difiere de la del lince ibérico en el primer SNP (G>A), sin embargo es idéntica en el segundo (Fig. 16a). En consecuencia, el primero de los picos es azul en el lince ibérico y verde en el boreal; mientras que el segundo es idéntico en ambos.

CAPÍTULO 1

EVALUACIÓN DE LA IDONEIDAD DE HÁBITAT UTILIZANDO UN ALGORITMO DE MÁXIMA ENTROPÍA (MAXENT)



⇒ INTRODUCCIÓN

A la hora de diseñar programas y acciones de conservación no solo se necesita un conocimiento preciso sobre la historia evolutiva y biología de las especies, sino que también se requiere de información sobre la disponibilidad de áreas donde la especie pueda sobrevivir (Papes & Gaubert, 2007). Para este propósito, los SDMs han demostrado ser una herramienta útil (Cayuela, 2004; Zarnetske *et al.*, 2007; Buermann *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2008).

Actualmente, la principal diferencia entre los métodos disponibles para la elaboración de SDMs se encuentra en la calidad de los datos necesarios (Brotons *et al.*, 2004). Así, los métodos tradicionalmente utilizados necesitan los datos tanto de la presencia como de la ausencia de la especie objetivo para generar funciones estadísticas o reglas de discriminación, que permiten estimar la idoneidad de hábitat de los puntos del territorio en función de cómo se distribuyan las presencias y las ausencias (Manel *et al.*, 1999; Guisan & Zimmerman, 2000). Entre los métodos más conocidos encontramos los modelos lineales generalizados (GLMs), modelos aditivos generalizados (GAM), análisis de clasificación y redes neuronales artificiales (ANN).

Sin embargo, frecuentemente nos encontramos en una situación en la que no podemos asegurar que, el hecho de no haber localizado a la especie represente una verdadera ausencia (Papes & Gaubert, 2007), dificultando el uso de los métodos tradicionales. En consecuencia, existe un interés creciente en el desarrollo y utilización de métodos que requieran, únicamente, de datos de presencia de la especie. Entre estos destaca MaxEnt, que estima la distribución de probabilidad de máxima entropía. Es decir, aquella distribución de probabilidad más uniforme, sujeta a una serie de restricciones, representadas en este caso, por la información incompleta sobre la distribución de la especie (Phillips *et al.*, 2006).

⇒ MATERIAL Y MÉTODOS

□ CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA

Para conocer la disponibilidad de hábitat idóneo para el lince ibérico debemos centrarnos en la escala de macrohábitat, entendiéndolo como el área mínima, en promedio, que los individuos de una cierta especie utilizan para desarrollar sus funciones biológicas (Morris, 1987). Para realizar un estudio a esta escala seleccionamos 17 variables de tipo climático, fisiográfico y antrópico (**Tabla 2**).

Tabla 2- Código, descripción y fuente de las variables climáticas, fisiográficas y antrópicas consideradas.

Código	Variable	Fuente
Presión antrópica		
DensCarr	Densidad de carreteras (m/km ²)	Elaboración propia
Topografía		
RiosDist	Distancia del centroide de cada celda al río más cercano (m)	Elaboración propia
Alt	Altitud (msnm)	Elaboración propia
Estructura vegetación		
Suelo	Cobertura de suelo al desnudo (%)	MDA Federal (2004)
Herb	Cobertura de herbáceas (%)	MDA Federal (2004)
Arb	Cobertura de arbolado (%)	Sexton <i>et al.</i> , 2013
Clima		
Iso	Isotermicidad (Δ temperatura diaria/ Δ temperatura anual)	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
MaxTwm	Temperatura máxima en el mes más calido	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
MDRange	Media de rango diario (media mensual: temperatura máxima - temperatura mínima)	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
MinTcm	Temperatura mínima en el mes más frío	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
Pdriem	Precipitación en el mes más seco	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
Pann	Precipitación anual	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
Psea	Precipitación estacional	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
PWetM	Precipitación en el mes más húmedo	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
TannRange	Rango de temperatura anual	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
Tmean	Temperatura media anual	Hijmans <i>et al.</i> (2006)
Tsea	Temperatura estacional	Hijmans <i>et al.</i> (2006)

Las variables fueron seleccionadas por su potencial influencia sobre la distribución de la especie y su disponibilidad para toda el área de estudio. Por este último motivo, no se incluyeron datos relacionados con la presencia, densidad o abundancia de sus potenciales presas y/o competidores.

Las variables climáticas se extrajeron de la base de datos WorldClim a una resolución espacial de 30-segundos (Hijmans *et al.*, 2006). Beltrán y Delibes (1994)

demonstraron que la temperatura y la precipitación influyen de forma significativa sobre los patrones de actividad diaria del lince ibérico. En el citado estudio, se demuestra que estos factores climáticos ejercen un efecto diferencial en función del periodo día/noche. Por ejemplo, la temperatura máxima, por la noche, aumentará la actividad del lince ibérico, mientras que durante el día ejercerá el efecto contrario. Estos autores sugieren que dicha influencia podría deberse a un efecto indirecto sobre la disponibilidad de las presas potenciales, afectando como consecuencia, a la *fitness* e idoneidad de hábitat. Para reflejar los patrones climáticos diarios, mensuales y anuales que pudiesen influir en la idoneidad de hábitat, escogimos 11 variables (Tabla 2) que recogen las características climáticas que, *a priori*, presentarían mayor influencia sobre el lince ibérico.

El lince ibérico es considerado un especialista de hábitat, ligado a espacios heterogéneos que intercalan parches de matorral mediterráneo con masas forestales (Valverde, 1963; Rodríguez & Delibes, 1992; Palomares, 2001). Así, puede describirse como una especie adaptada a paisajes en mosaico, no como una netamente forestal (San Miguel *et al.*, 2006). Estudios previos han demostrado la importancia que el matorral tiene para el lince ibérico, presentando una cobertura superior al 50% dentro de territorios ocupados por la especie (Rodríguez & Delibes, 1990; Palomares, 2001). Recientemente, Gastón *et al.* (2019) demostraron que tener en cuenta la cobertura arbórea cuando se construye un SDM mejora el ajuste del modelo, mostrando la preferencia del lince ibérico por sistemas con arbolado disperso (5-25% de cobertura arbórea). Teniendo esto en consideración, seleccionamos tres variables de cobertura vegetal para el análisis (Tabla 2). Tal y como se sugiere en Gastón *et al.* (2019), consideramos que estas tres variables actúan mejor como indicadoras de la disponibilidad, tanto de presas como de refugio y, consecuentemente, de la idoneidad de hábitat, que otras variables más generales de usos del suelo o tipos de vegetación.

La presión ejercida por el ser humano es una de las razones principales que han llevado a las poblaciones de mamíferos carnívoros a un declive global (Cardillo *et al.*, 2004), teniendo los atropellos en carreteras especial relevancia para el lince ibérico (Garrote *et al.*, 2018). La densidad de carreteras es un indicador fiable del grado de presión humana (Llaneza *et al.*, 2018). Para incorporar dicha variable en

los análisis, extrajimos los mapas de autopistas y carreteras secundarias de la Base Topográfica Nacional 1:500.000 (BTN500). A partir de éstas, calculamos la longitud (m) de carreteras dentro de cada una de las celdas (1km²) en las que se dividió el territorio y, con el resultado, construimos una capa *raster* de densidad de carreteras.

Las poblaciones conocidas de lince ibérico se sitúan entre los 400 y los 1.300 msnm, con la excepción de la población de Doñana-Aljarafe, que se encuentra cercana al nivel del mar (Rodríguez & Delibes, 1990). Los paisajes de media y baja montaña se asocian a una mayor diversidad y abundancia de presas, pero también a características litológicas y edáficas relacionadas con la disponibilidad de refugio y baja presión humana (San Miguel *et al.*, 2006). Utilizamos una capa de curvas de nivel, a una resolución de 20m, extraída de la Infraestructura de Datos Espaciales (IDE) de la CM, para construir un modelo digital de elevaciones (MDE).

Las formaciones vegetales ribereñas presentan un microclima propio y una alta heterogeneidad de hábitats, proporcionando a los carnívoros ibéricos dos aspectos fundamentales que determinan su supervivencia: refugio (cobertura de matorral y árboles huecos) y diversidad de recursos tróficos (comunidades de micromamíferos, aves y frutos carnosos; LaRue *et al.*, 1995). Incorporamos esta variable en forma de distancia desde el centroide de cada celda al río más cercano, convirtiendo el resultado a formato *raster*. La capa de ríos se extrajo del BTN500.

La información de todas las capas *raster* resultantes fue transferida a una retícula de 1x1 km en toda el área de estudio. Cuando dos o más píxeles se superpusieron en una misma celda de la retícula, se calculó el valor promedio de cada variable dentro de dicha celda. Todas las operaciones relacionadas con el tratamiento espacial de los datos fueron realizadas en QGIS (QGIS Development Team, 2017).

Típicamente, las variables ambientales presentan correlaciones altas (**ANEXO 1**) que pueden afectar de forma significativa a los resultados obtenidos y, en consecuencia, a las conclusiones extraídas (Graham, 2003). Para evitar los problemas derivados de la multicolinealidad realizamos un Análisis de Componentes Principales (ACP) partiendo de la matriz de correlaciones. De esta forma evitamos la sobreestimación de la información aportada por aquellas variables con valores de mayor magnitud. Los componentes obtenidos no fueron rotados para extraer los factores según su orden de importancia (Hair *et al.*, 1998).

Se extrajeron aquellos componentes cuyo autovalor (λ) fuese mayor o igual a uno. El ACP se realizó en el software estadístico R (R Core team, 2019), utilizando el paquete FactoMineR (Le *et al.*, 2008).

□ MODELO DE IDONEIDAD DE HÁBITAT

Para testar la idoneidad de hábitat en el territorio utilizamos un modelo de máxima entropía (MaxEnt *software* versión 3.4.1). Éste es un método adecuado para realizar inferencias partiendo de una información incompleta (Phillips *et al.*, 2006), que solo contiene registros de presencia. Este tipo de modelos presentan una serie de ventajas frente a otras técnicas utilizadas como la construcción de modelos GLM o GAM: i) solo requiere de datos de presencia junto con información ambiental para toda el área de estudio; ii) permite evitar el sobreajuste del modelo; iii) realiza una aproximación generativa en lugar de una discriminatoria, lo que supone una ventaja cuando la cantidad de datos para el entrenamiento es limitada (Phillips *et al.*, 2006). Para la construcción del modelo, utilizamos los 47 puntos de presencia confirmada de lince ibérico en el territorio, y los componentes extraídos del ACP ($\lambda \geq 1$) como variables explicativas.

Para ejecutar el algoritmo de MaxEnt utilizamos el 75% de los datos para entrenar el modelo y el 25% para testar su ajuste. Éste se estimó calculando el Área Bajo la Curva ROC (AUC-ROC; del inglés *Area under the receiver operating curve*), que permite discernir si la capacidad predictiva del modelo difiere significativamente de la esperada para un modelo aleatorio (AUC=0.5) o no (Phillips *et al.*, 2006). Además, MaxEnt proporciona un parámetro (*regularization multiplier*) que limita la complejidad del modelo, protegiendo frente al sobreajuste, mediante la aplicación de una penalización por cada variable incluida (Phillips *et al.*, 2006). Tal y como se recomienda en Radosavljevic y Anderson (2014), este parámetro se ajustó en 2 para evitar el sobreajuste.

MaxEnt proporciona una estimación de la probabilidad de presencia de la especie para cada píxel del mapa (Phillips *et al.*, 2008). Para ello, compara las distribuciones de probabilidad del fondo (aquellos puntos del territorio en los que no se ha registrado la presencia de la especie) y los registros de presencia (**Fig. 17**; Elith *et al.*, 2010). Para facilitar la interpretación de los resultados, clasificamos los valores de idoneidad obtenidos en cuatro categorías, según recomiendan Chefaoui *et al.*

(2005): muy baja idoneidad (0-0.25); baja idoneidad (0.26-0.50); alta idoneidad (0.51-0.75) y muy alta idoneidad (0.76-1). Las distribuciones de probabilidad de estas categorías se representaron en un histograma.

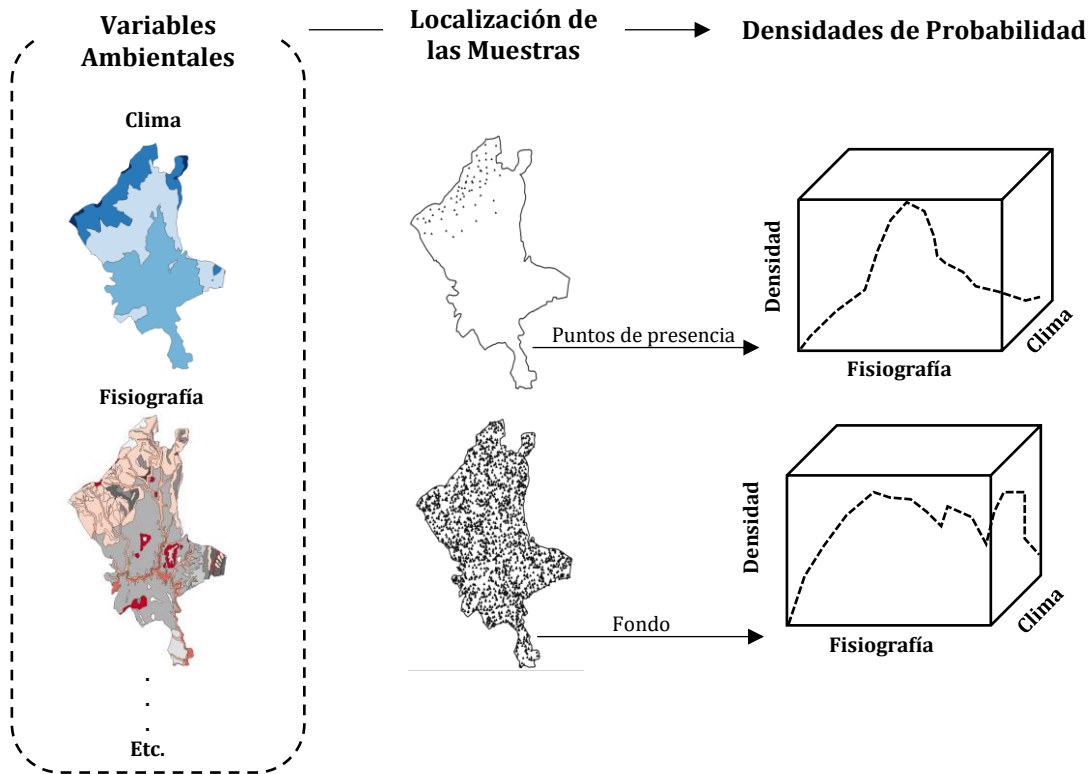


Figura 17 – Representación esquemática de las densidades de probabilidad relevantes para la comparación estadística entre los registros de presencia y el fondo (Modificado de Elith *et al.*, 2010).

⇒ *RESULTADOS*

Los resultados del ACP (**Tabla 3**) muestran que el componente I explica el 58.50% de la varianza total de los datos, estando positivamente correlacionado con aquellas variables relacionadas con la temperatura y la precipitación estacional; y negativamente con la altitud, la isothermicidad y con las demás variables relacionadas con la precipitación. El componente II explica el 10.68% de la varianza, y está positivamente correlacionado con la temperatura diurna y el rango de temperaturas anual, mientras que el componente III presenta una correlación positiva con la cobertura de suelo desnudo y una negativa con la cobertura arbórea. Finalmente, el componente IV presenta una correlación positiva con la cobertura de herbáceas. Juntos, los cuatro componentes extraídos ($\lambda \geq 1$) explican el 84% de la varianza total.

Tabla 3 – Resultados del Análisis de Componentes Principales. La tabla muestra las correlaciones entre los componentes extraídos y las variables originales, los autovalores, el porcentaje de varianza explicada y la varianza explicada acumulada.

	I	II	III	IV
DensCarr	-0.0421	-0.1315	-0.2847	0.2521
RiosDist	-0.0785	-0.159	0.2296	0.1788
Alt	-0.9775	-0.0117	0.0599	0.0299
Suelo	0.3462	-0.2036	0.7875	-0.3153
Herb	0.1838	-0.4216	0.0149	0.8051
Iso	-0.7846	0.4529	0.2682	0.1448
MaxTwm	0.989	0.0977	0.0254	-0.0331
MDRange	0.0042	0.8929	0.3232	0.2807
MinTcm	0.9803	-0.0904	-0.0464	-0.1
Pdriem	-0.9768	-0.0313	0.1324	-0.026
Pann	-0.9151	-0.2061	0.1733	-0.1486
Psea	0.9194	-0.0035	0.0113	-0.0943
PWetM	-0.9096	-0.158	0.1287	-0.1234
TannRange	0.8179	0.5057	0.1833	0.1251
Tmean	0.9936	-0.0109	-0.0395	-0.0555
Arb	-0.4534	0.446	-0.6314	-0.2445
Tsea	0.973	-0.1009	0.0166	-0.0892
Autovalor	9.9443	1.8155	1.4353	1.0883
Varianza explicada (%)	58.4961	10.6795	8.443	6.4018
Varianza explicada acumulada	58.4961	69.1757	77.6186	84.0205

El modelo ajustado muestra una capacidad predictiva significativamente mayor ($AUC_{\text{entrenamiento}} = 0.859$ y $AUC_{\text{test}} = 0.884$) que uno cuya distribución de

probabilidades tendiese a la máxima entropía ($AUC = 0.5$). Los resultados de idoneidad de hábitat obtenidos (media = 0.3154, desviación estándar = 0.2739; **Fig. 18**) muestran la existencia de un territorio polarizado para el lince ibérico.

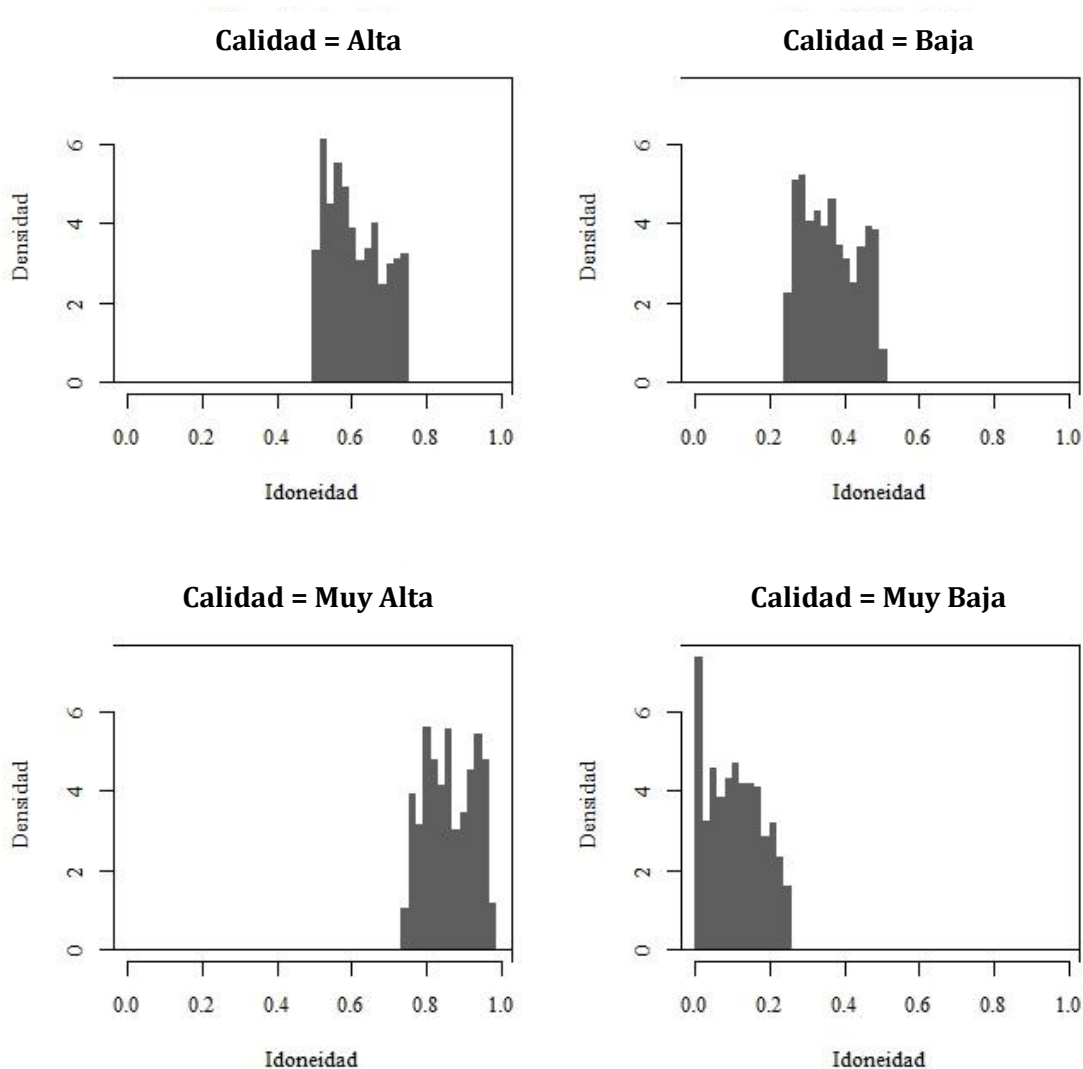


Figura 18 – Histogramas de la distribución de densidades de los píxeles en función de la idoneidad de hábitat.

Los valores de idoneidad más repetidos son aquellos que indican una calidad de hábitat muy baja para la especie. Sin embargo, en segundo lugar, se encuentran los valores con una calidad alta, seguidos por aquellos de calidad muy alta. Esto muestra que el territorio estudiado, a pesar de presentar una superficie considerable de baja calidad para la especie, también presenta un gran número de píxeles donde la idoneidad de hábitat es alta o muy alta. Cuando representamos espacialmente estos resultados (**Fig. 19**), se confirma el patrón observado en la figura 18.

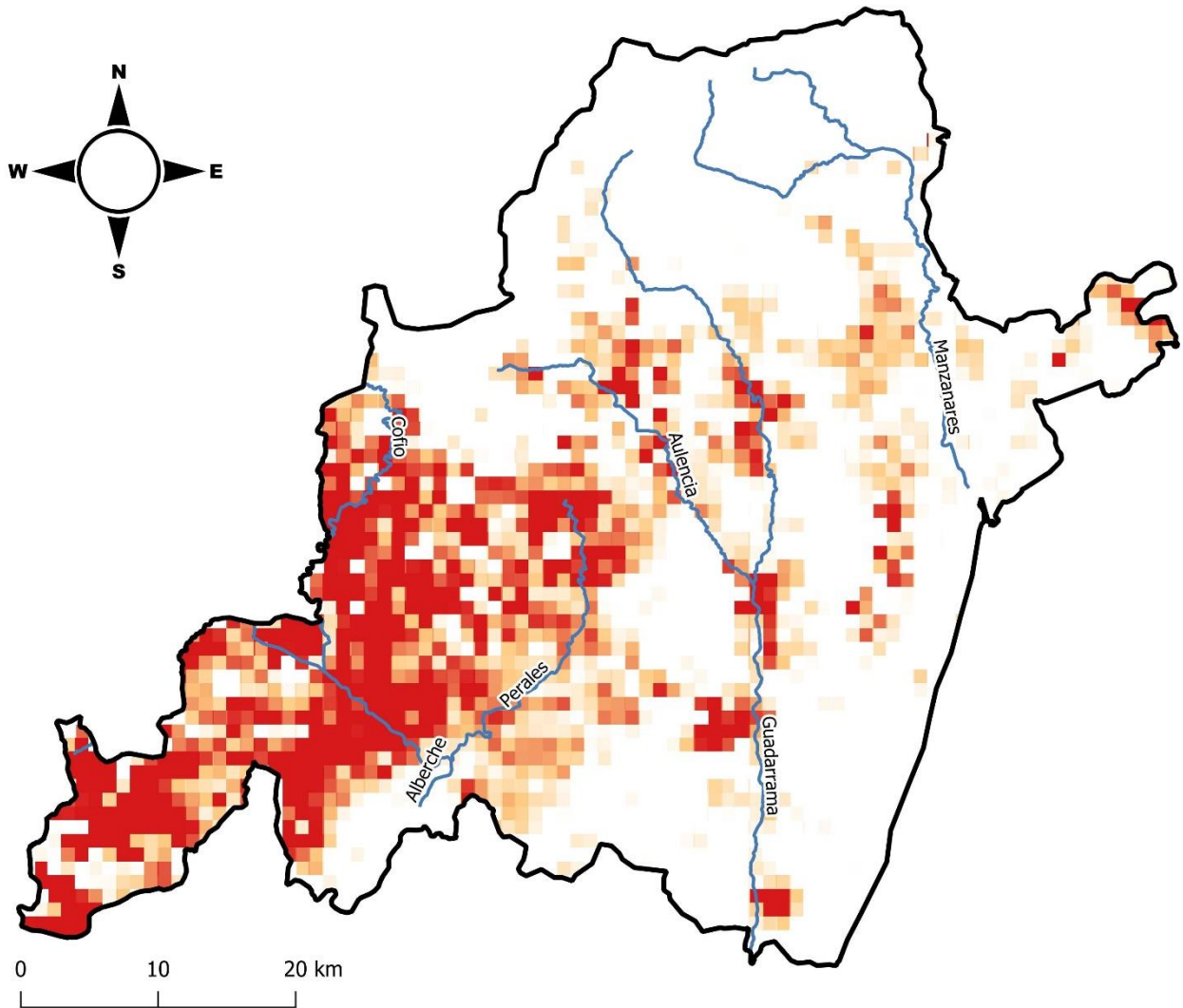


Figura 19 – Resultados de idoneidad de hábitat obtenidos mediante el modelo de máxima entropía (MaxEnt) ajustado. Los píxeles de color naranja representan valores de idoneidad comprendidos entre 0.5-0.75 (idoneidad alta), mientras que aquellos con valores de idoneidad mayor o igual a 0.76 (idoneidad muy alta) están representados en color rojo. Las líneas azules representan los ríos principales dentro del área de estudio.

En la **figura 20** podemos observar las principales características que un territorio debe presentar para considerarse idóneo para el lince ibérico. Por un lado, la idoneidad aumenta con valores cercanos a cero de los componentes I y II. Esto muestra la idoneidad de áreas con temperaturas moderadas, clara variación diurna y una marcada estacionalidad, pero con baja precipitación. Por otro lado, el componente III muestra una tendencia al incremento de la idoneidad en áreas con una cobertura arbórea relativamente alta, mientras que decrece cuanto mayor sea la superficie de suelo al descubierto. Finalmente, el componente VI no muestra una

tendencia clara, aunque sí se observa una disminución considerable de la idoneidad cuando éste toma valores altos.

El área de estudio ocupa una superficie aproximada de 3,077 km². De ellos, el 12.9% (398 km²) es de alta calidad para la especie y el 11.2% (346 km²) de muy alta calidad. En conjunto suman 744 km² cuyas características ambientales son idóneas para el lince ibérico, siendo el 90% de este territorio idóneo parte de la red de espacios protegidos Natura 2000 (86 km² dentro del LIC/ZEC de la cuenca del río Guadarrama, 40 km² dentro LIC/ZEC de la cuenca del río Manzanares y 545 km² dentro de LIC/ZEC/ZEPA de los ríos Alberche y Cofio).

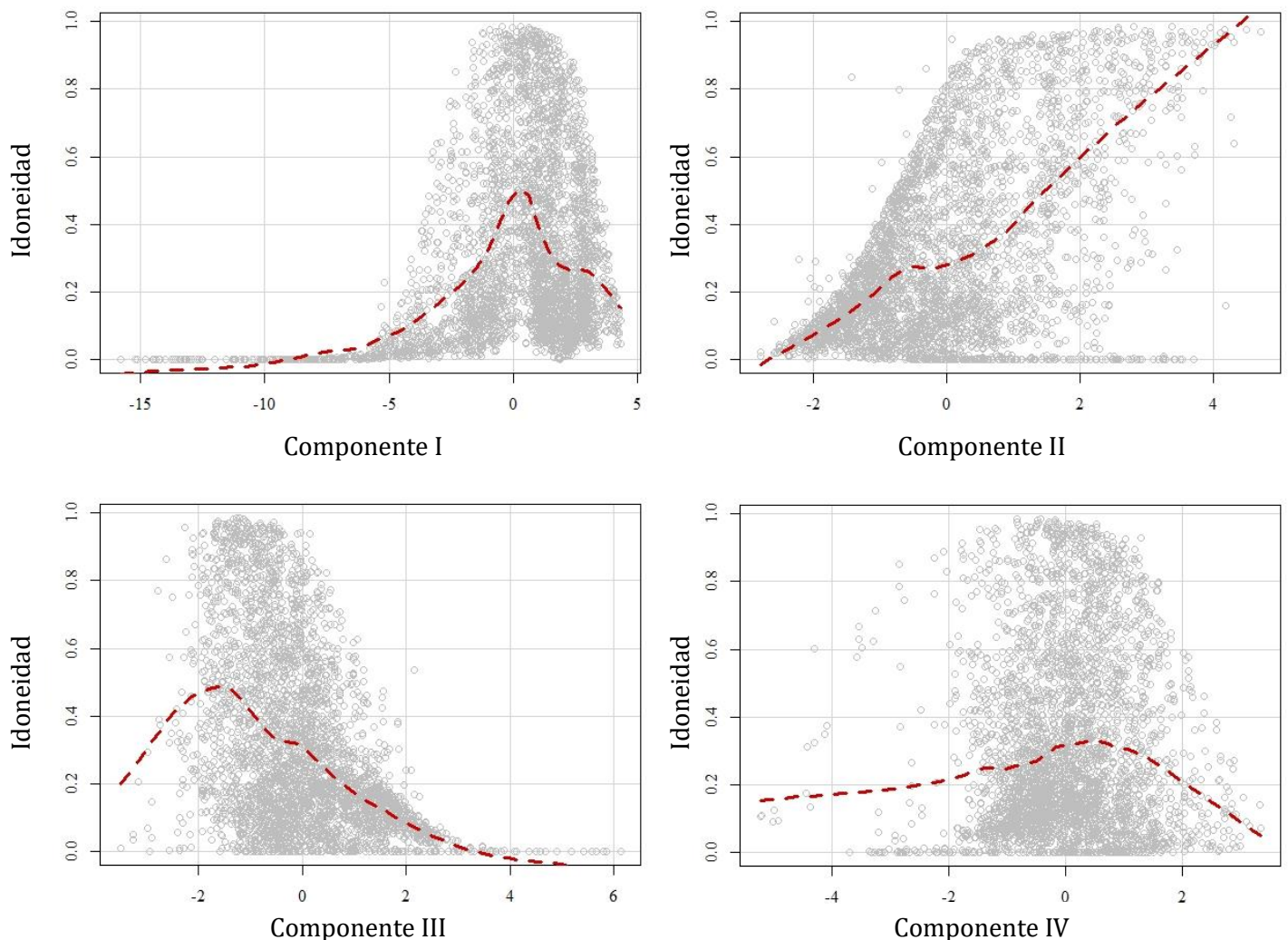


Figura 20 – Influencia de los cuatro componentes extraídos del ACP sobre los resultados de idoneidad obtenidos con MaxEnt. Los círculos vacíos (gris) representan cada celda de 1x1 km en que se dividió el territorio, mientras que las líneas discontinuas (rojo) se calcularon utilizando el método de regresión local LOESS (*locally estimated scatterplot smoothing*).

⇒ DISCUSIÓN

Como se ha comentado en la introducción, la interpretación ecológica de los resultados obtenidos mediante SDMs es controvertida (Mateo *et al.*, 2011). Sin embargo, aquí, hemos considerado que lo que el modelo realmente estima es el nicho fundamental o ‘Grinnelliano’ (James *et al.*, 1984) de la especie objetivo. Para Hutchinson (1957), esto es un hipervolumen n-dimensional dentro del cual las características ambientales permitirían la presencia de la especie de forma indefinida. Por lo tanto, el modelo ajustado proporciona una sobreestimación del hábitat potencial real, al no haber tenido en consideración las relaciones inter-específicas con competidores, la capacidad dispersiva de la especie o la dinámica de poblaciones, lo que habría conformado el nicho realizado o ‘Eltoniano’ (Guisan & Thuiller, 2005). Por lo tanto, los resultados obtenidos deben ser interpretados con cautela y considerando sus limitaciones.

El modelo ajustado muestra la importancia del clima para el lince ibérico. La idoneidad de hábitat es mayor en áreas con baja precipitación y temperaturas moderadas, pero también con diferencias térmicas marcadas entre el día y la noche. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Beltrán y Delibes (1994). De acuerdo con estos autores, esta tendencia sería consecuencia de la variación en la disponibilidad de presas, y no un efecto de una hipotéticamente limitada tolerancia climática. Por ejemplo, en condiciones de alta precipitación y bajas temperaturas, la actividad de las presas se reduciría, forzando al lince a gastar más tiempo y energía en la obtención de alimento, lo que comprometería su supervivencia. En cambio, bajo unas condiciones climáticas más suaves la actividad de las presas aumentaría, pasando menos tiempo en su refugio y, en consecuencia, estando más tiempo disponibles para el lince ibérico.

Nuestros resultados muestran la preferencia de la especie por estructuras vegetales mixtas, sin predominio de una formación vegetal concreta, aunque se observa una preferencia a ocupar espacios con arbolado disperso. El lince ibérico habita con frecuencia paisajes en mosaico, donde parches de bosque y matorral se intercalan con pastizales abiertos (Rodríguez & Delibes, 1990; Palomares, 2001; San Miguel, 2006; Gastón *et al.*, 2019). Esta estructura del paisaje proporciona simultáneamente refugio y alimento; permitiendo a los lince esconderse, criar y

descansar entre el matorral, o en el bosque, mientras que acecha a sus presas que pastan en espacios abiertos (Rodríguez & Delibes, 1992).

Además, los mamíferos realizan un proceso jerárquico de selección de hábitat (Rettie & Messier, 2000; Beasley *et al.*, 2007; Llana *et al.*, 2018), lo que implica que seleccionan diferentes condiciones ambientales en cada nivel de la jerarquía. La gran influencia del clima en nuestro estudio podría estar relacionada con la escala utilizada. Es posible que la influencia de la densidad de carreteras y la distancia a los ríos quede enmascarada por variables que actúan a una escala mayor. Para descifrar el efecto real de estas variables, es necesaria la realización de estudios específicos a menor escala.

El mapa de idoneidad de hábitat (Fig. 19) muestra la existencia de un amplio área, situada al suroeste del área de estudio, que reúne las condiciones ambientales idóneas para el lince ibérico. Este territorio presenta altos valores de 'naturalización' y áreas urbanas dispersas (Arnaiz-Schmitz *et al.*, 2018), por lo que conforma un área idónea y casi continua para la especie. Así, la existencia de una población que haya sobrevivido aislada en este territorio, se convierte en una hipótesis plausible. Esta hipótesis, junto a una probable baja densidad y a la estocasticidad ambiental, hacen a esta población denso-dependiente con efecto Allee.

Por lo tanto, el mapa de idoneidad de hábitat proporciona información útil que puede guiar la realización futuras investigaciones para determinar el grado de amenaza de esta población. Creemos que la evaluación de la 'población mínima viable' (Courchamp *et al.*, 1999) debe ser una cuestión prioritaria para tomar decisiones fundamentadas, encaminadas a asegurar la persistencia de la especie en el área de estudio. Además, los resultados obtenidos por Fordham *et al.* (2013) muestran la importancia de este territorio como refugio frente a diferentes escenarios de cambio climático. Sin embargo, estos autores sugieren que, para lograr la supervivencia de la especie, los programas de refuerzo de poblaciones deben realizarse en un escenario de reintroducciones más amplio.

Las poblaciones existentes de lince ibérico presentan muy baja diversidad en la región de control del ADN mitocondrial (ADNmt; Johnson *et al.*, 2004). Desde la perspectiva de la conservación, aquellas poblaciones con baja variabilidad genética

corren el riesgo de sufrir una reducción de su capacidad de adaptarse a cambios ambientales, lo que puede conducir a un descenso de la *fitness* a largo plazo (Frankham & Kingslover, 2004). A pesar de que se ha aceptado que, durante los últimos 50,000 años, el lince ibérico ha mantenido un bajo grado de diversidad genética (Rodríguez *et al.*, 2011), la reducción de la capacidad adaptativa es preocupante bajo un escenario de cambio climático. Tal y como se muestra en Alda *et al.* (2008), la existencia de poblaciones aisladas en el centro peninsular podría suponer la identificación de nuevos haplotipos, conservados en bajas frecuencias dentro de la población, que supondrían una fuente de diversidad genética importante para las poblaciones endogámicas conocidas.

Las condiciones ambientales del área de estudio junto a la probable contribución de diversidad genética, hacen a esta población aislada una potencial pieza clave en la conservación de la especie. Consecuentemente, aquellos organismos encargados de la protección y conservación del lince ibérico, deberían tomar en consideración a esta población en futuras investigaciones y posibles reintroducciones.

»» CONCLUSIONES

El territorio estudiado muestra, para las variables consideradas, unas condiciones ambientales favorables para el asentamiento del lince ibérico. Dicho territorio, muestra un amplio área idóneo y casi ininterrumpido que, además, se encuentra dentro de la red de espacios protegidos Natura 2000. A pesar de esto, la población identificada en la zona podría estar bajo la influencia del conocido efecto Allee, convirtiendo en prioritaria la estimación de su 'población mínima viable' en futuras investigaciones.

Frodham *et al.* (2013) muestran la importancia que tiene el centro peninsular para la supervivencia del lince ibérico a largo plazo. Este territorio serviría como refugio climático para la especie, incluso en el peor escenario de cambio climático predicho. Además, la existencia de una nueva población podría significar el descubrimiento de nuevos haplotipos. Esta posibilidad es especialmente relevante en un contexto cambiante como el actual, en el que la *fitness* de la especie puede verse comprometida a largo plazo debido a la baja diversidad genética y, en consecuencia, baja capacidad adaptativa. Esta población haría posible la realización de acciones con el fin de aumentar la diversidad genética de la especie.

Tras estas consideraciones, las organizaciones competentes deberían considerar el mayúsculo avance que esta población podría suponer para la conservación del lince ibérico.

CAPÍTULO 2

AMPLITUD, SOLAPAMIENTO Y VARIACIÓN ESTACIONAL
DEL NICHOS TRÓFICO EN COMPARACIÓN CON EL
CONOCIMIENTO PREVIO



⇒ INTRODUCCIÓN

Comprender las relaciones depredador-presa es fundamental para la identificación de prioridades de conservación previas a la elaboración de planes y programas de conservación de especies vulnerables o en peligro de extinción (Popp *et al.*, 2018). La falta de comprensión sobre estas relaciones puede condicionar el desarrollo efectivo de dichos planes y programas, resultando en la pérdida de tiempo y recursos económicos, así como en el incremento de la presión ejercida sobre otras especies silvestres (Barber-Meyer *et al.*, 2008).

Como se ha dicho en la 'Introducción', el concepto de nicho establecido por Hutchinson en 1957 proporcionó un enfoque cuantitativo y, por lo tanto, estableció las bases para su utilización en diferentes ámbitos de la ecología (Smith, 1982). Así, podemos definir el nicho trófico como el hipervolumen n -dimensional (siendo n el número de presas consumidas por la especie objeto de estudio) delimitado por los recursos tróficos consumidos que permitirían la existencia de la especie de forma indefinida.

Un descriptor importante del nicho es su amplitud, que es una medida de la uniformidad con que los recursos tróficos son consumidos, es decir, es una función de la diversidad de dichos recursos (Smith, 1982). Por lo tanto, la amplitud del nicho trófico relaciona el número de presas consumidas con la frecuencia en que cada una es consumida. Así, una especie cuyas presas sean consumidas en una proporción similar presentará una amplitud de nicho elevada, considerándose un generalista para los recursos estudiados. Por el contrario, una especie que consuma una (o unas pocas) presas en una proporción muy elevada será considerada como especialista.

El lince ibérico es considerado como un súper-especialista trófico, estrictamente dependiente del conejo (Delibes, 1980; Aymerich, 1982; Beltrán *et al.*, 1985; Beltrán & Delibes, 1991; Calzada & Palomares, 1996; Palomares, 2001; Ferrer & Negro, 2004; Gil-Sánchez *et al.*, 2006). En este estudio hemos analizado el contenido de los excrementos encontrados en este territorio, con el objetivo de describir la composición de la dieta en un área con características ambientales distintas a aquellas en las que se ha estudiado a la especie hasta el momento.

⇒ MATERIAL Y MÉTODOS

□ ANÁLISIS DEL CONTENIDO DE LOS EXCREMENTOS

Se analizó el contenido de los 47 excrementos cuyo análisis genético resultó positivo y, por lo tanto, su pertenencia al lince ibérico fue científicamente contrastada. Utilizando una lupa binocular se extrajeron e identificaron los restos (huesos rotos, dientes, plumas y/o pelo) de presas consumidas.

Mientras que los restos de dientes y huesos se identificaron con una lupa, para los pelos y plumas se utilizó un microscopio a 40x. En el caso de los pelos, que ha sido el tipo principal de resto extraído, se siguió la metodología utilizada por Teerink (1991). Ésta consiste en limpiar los pelos primero con agua destilada y, a continuación, con alcohol de 70^o. Después, se aplica una fina capa de esmalte transparente sobre un portaobjetos y se deja secar 30 segundos. Por último, se coloca encima el pelo durante 30 minutos y se tapa el molde final con un cubreobjetos. De esta forma, se obtiene un molde de la cutícula del pelo que permite observar el patrón de escamas, un rasgo de cierto valor taxonómico (Short, 1978).

La identificación de los restos extraídos se realizó hasta el nivel de familia, excepto los restos pertenecientes al jabalí (*Sus scrofa*) debido a su facilidad en la identificación. Para la identificación de los pelos se utilizó el 'Atlas dos Pelos dos Mamíferos Terrestres Ibéricos' (Valente *et al.*, 2015) y el atlas 'Hair of West-European Mammals' (Teerink, 1991); para los dientes, la 'Clave para la identificación de los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) del Centro y Sur de la Península Ibérica' (Dueñas *et al.*, 1985) y; para las plumas, la guía práctica elaborada por Dove y Koch (2011).

□ ANÁLISIS DE DATOS

La descripción de la dieta se realizó agrupando las presas consumidas en cuatro categorías: aves, ungulados, micromamíferos y lagomorfos. Para cada categoría se calculó la frecuencia de aparición (*FA*) con respecto al total de excrementos analizados. Además, se calculó la amplitud de nicho trófico a través del Índice de Levins (Levins, 1968):

$$B = 1 / (\sum [p_i^2])$$

donde p_i es la *FA* de la presa i . Para permitir la comparación con resultados de otras poblaciones se utilizó la estandarización propuesta por Colwell y Futuyma (1971),

$$B_{stand} = (B - 1) / (n - 1)$$

donde n es el número de presas consumidas. Este índice indica el grado de especialización de una especie para los recursos tróficos considerados. Valores cercanos a cero indican un carácter especialista, mientras que aquellos cercanos a uno presentarían características generalistas.

Tanto la *FA* como la B_{stand} calculadas a partir de las muestras analizadas fueron comparadas con el conocimiento previo sobre la ecología trófica de la especie. Para ello, seleccionamos cuatro estudios de referencia (**Tabla 4**) cuyos resultados se reagruparon en los cuatro tipos de presa que hemos utilizado en este estudio. Así, calculamos la *FA* de cada presa y la B_{stand} para cada uno de los cuatro estudios utilizados como referencia, y comparamos los resultados con los obtenidos en la CM.

Tabla 4 – Referencias bibliográficas utilizadas como referencia comparativa, años entre los que se recogieron las muestras y población estudiada.

Referencia bibliográfica	Año	Población
Delibes, 1980	1973-1976	Doñana-Aljarafe
Beltrán & Delibes 1991	1983-1984	Doñana-Aljarafe
Palomares, 2001	1993-1996	Doñana-Aljarafe
Gil-Sánchez <i>et al.</i> , 2006	2001-2002	Andújar-Cardena

A continuación, se comparó el nicho trófico de la población potencial de la CM (M) con el descrito en los estudios previos (And). Para ello calculamos la *FA* promedio

de cada presa en los cuatro estudios de referencia y se determinó el solapamiento de nicho a través del índice formulado por Schoener (1970):

$$S = 1 - \frac{1}{2} \sum |p_{iM} - p_{iAnd}|$$

donde p_{iM} es la proporción de aparición de la presa i en la población M y p_{iAnd} lo mismo en la población And . S toma un valor mínimo de cero cuando no existe solapamiento, y un máximo de uno cuando la proporción de uso de los recursos considerados en ambas poblaciones es idéntica.

Por último, se compararon las FA y los B_{stand} entre las dos épocas del año en las que se realizó el trabajo de campo (primavera/verano y otoño/invierno). Para ello utilizamos el test exacto de Fisher, apropiado para tamaños muestrales bajos (Eden & Yates, 1993). Los resultados aquí obtenidos no son metodológicamente comparables con los de estudios previos, al no haber coincidencia en las épocas de recogida de las muestras.

⇒ RESULTADOS

El análisis del contenido de los excrementos muestra que el tipo de presa consumida con mayor frecuencia por el linco ibérico en la CM son los micromamíferos ($FA = 54\%$), seguidos por los lagomorfos ($FA = 39\%$), aves ($FA = 17\%$) y, por último, los ungulados ($FA = 4\%$). Estos resultados muestran diferencias con los obtenidos en los cuatro estudios utilizados como referencia comparativa (**Fig. 21**). Así, este, representa el primer registro en el que los lagomorfos no suponen el componente principal de la dieta del linco ibérico, presentando una FA un 30% menor que en el registro más bajo hecho hasta el momento ($FA = 70\%$; Beltrán & Delibes, 1991). Por el contrario, los micromamíferos aparecen claramente sobrerrepresentados ($FA = 47.5\%$ superior) en comparación con los estudios realizados previamente.

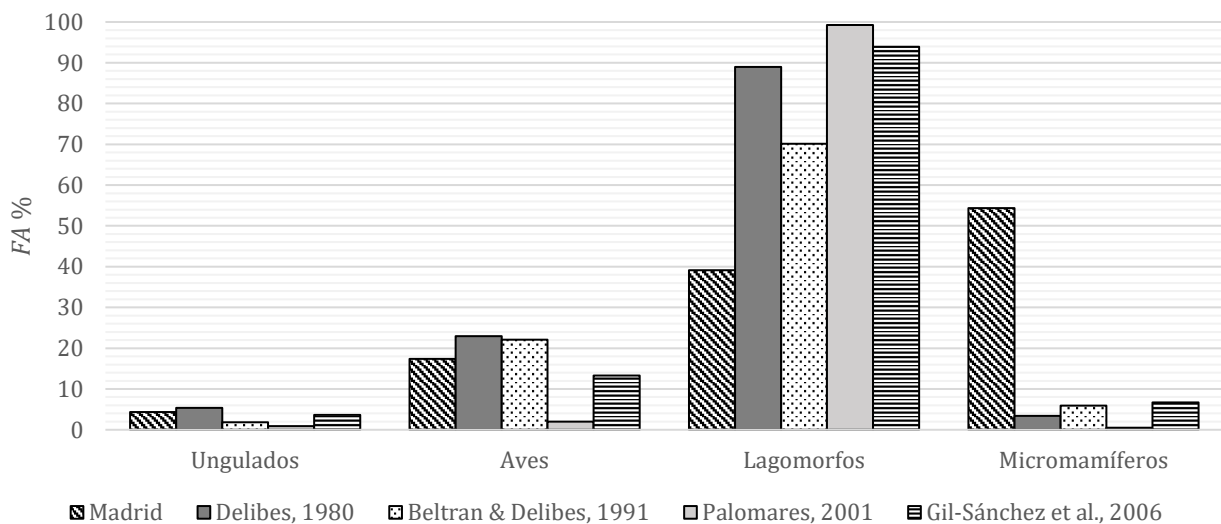


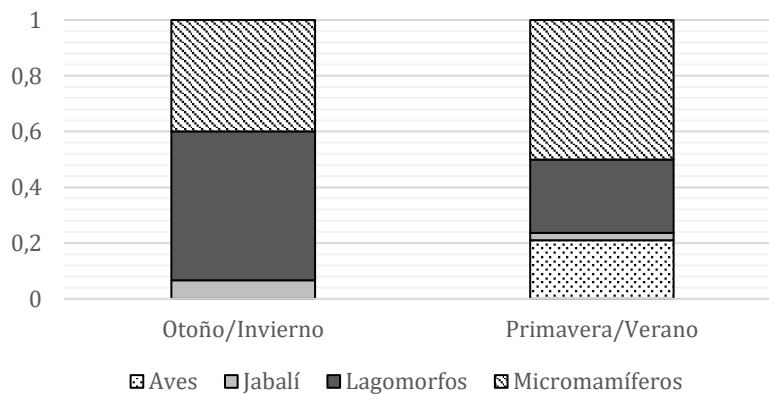
Figura 21 – Comparación de las frecuencias de aparición (FA) para cada tipo de presa entre los resultados obtenidos en la CM y los cuatro estudios utilizados como referencia comparativa.

La amplitud de nicho ($B_{stand} = 0.36$) demuestra el carácter especialista del linco ibérico. Sin embargo, este valor es mayor que el obtenido para los otros estudios utilizados como referencia comparativa (**Tabla 5**). Por su parte, el resultado obtenido para el solapamiento de nicho ($S = 0.49$) indica la existencia de un desplazamiento del nicho trófico de la población potencial de la CM con respecto al conocido hasta ahora. Como se puede observar en la figura 21, el nicho trófico del linco ibérico en este territorio muestra un desplazamiento hacia el consumo de micromamíferos.

Tabla 5 – Valores de B_{stand} obtenidos para los estudios utilizados como referencia comparativa.

Referencia bibliográfica	B_{stand}
Delibes, 1980	0.060
Beltrán & Delibes, 1991	0.279
Palomares, 2001	0.005
Gil-Sánchez <i>et al.</i> , 2006	0.035

El test exacto de Fisher muestra la existencia de una variación estacional marginalmente significativa ($p = 0.07$) entre las dos épocas del año consideradas (**Fig. 22**). El consumo de lagomorfos fue un 27% menor en el periodo primavera/verano, mientras que el de micromamíferos fue un 10% mayor. Solo se registró el consumo de aves durante este periodo ($FA = 21\%$). En consecuencia, amplitud de nicho ha sido mayor en el periodo primavera/verano ($B_{stand} = 0.58$) que en otoño/invierno ($B_{stand} = 0.41$). Así, durante la época más fría del año el lince ibérico consume una menor variedad de recursos tróficos, invirtiéndose este patrón en la época más cálida.

**Figura 22** – Gráfica de barras apiladas que muestra las frecuencias de aparición (FA) de cada tipo de presa en los excrementos analizados según la época del año.

⇒ DISCUSIÓN

Históricamente se ha considerado al lince ibérico como un especialista trófico, estrictamente dependiente del conejo (Delibes, 1980; Aymerich, 1982; Beltrán *et al.*, 1985; Beltrán & Delibes, 1991; Calzada & Palomares, 1996; Palomares, 2001; Ferrer & Negro, 2004; Gil-Sánchez *et al.*, 2006). Tal es su dependencia, que se ha documentado cómo el colapso de las poblaciones de conejo llega incluso a inhibir la reproducción del lince ibérico, lo que se ha interpretado como la ‘incapacidad’ de esta especie para cambiar su presa principal (Ferrer *et al.*, 2011).

En este estudio hemos comparado la amplitud y el solapamiento de nicho trófico entre una población del centro peninsular con los obtenidos en estudios previos en el sur de la península. Los resultados muestran claras diferencias en los hábitos tróficos entre ambas localidades. En la CM, la dieta presenta una FA de lagomorfos inferior a la registrada en estudios previos, mientras que la de micromamíferos es superior. Así, se observa un aprovechamiento de un nicho trófico diferente, consumiendo en mayor proporción lo que, hasta ahora, han sido consideradas como presas alternativas o complementarias a los lagomorfos. La dieta aquí descrita muestra una tendencia similar a la obtenida por Delibes *et al.* (1975), estudio en el que se incluyeron muestras (tractos digestivos y excrementos) provenientes de ejemplares del centro peninsular, y en el que se registraron tanto la FA de conejo más baja (56.5%); como la más alta de micromamíferos (27.1%) antes de nuestro estudio.

Esta tendencia podría ser una respuesta a: i) una adaptación del lince ibérico que, bajo condiciones ambientales diferentes, presenta un comportamiento trófico diferente. Esta hipótesis concuerda con los resultados obtenidos por Sáez-Gómez *et al.* (2018) y Nájera *et al.* (2019), que registran por primera vez la depredación sobre huevos de chotacabras cuellirojo (*Caprimulgus ruficollis*) y gato doméstico respectivamente. Ambos eventos, junto a los resultados obtenidos en este estudio, muestran la existencia de una tendencia a consumir recursos tróficos alternativos en una frecuencia mayor a lo registrado hasta el momento. Sáez-Gómez *et al.* (2018) demuestran cómo una intensa actividad forestal puede alterar el comportamiento del chotacabras cuellirojo, incrementándose el tiempo de ausencia del nido y, por lo tanto, dejando los huevos expuestos frente a depredadores. Este hecho, unido a la

actual baja densidad de conejos en el Parque Nacional de Doñana, hace que el lince ibérico explore recursos tróficos alternativos. Éste, es un claro ejemplo de cómo cambios inducidos por el ser humano pueden alterar las relaciones tróficas, obligando a las especies a adaptarse y ocupar nuevos nichos; ii) el método más habitualmente utilizado como descriptor de la dieta es la *FA*. Sin embargo, es posible que las estimaciones obtenidas sobreestimen la *FA* de especies de pequeño tamaño (Torres *et al.*, 2015). Éstas tienen más pelo y otra materia indigestible por unidad de masa corporal, lo que puede causar su aparición en un mayor número de excrementos por unidad de masa consumida (Floyd *et al.*, 1978). A pesar de esto, no se han sugerido evidencias de esta sobrerrepresentación de presas pequeñas en estudios previos sobre la ecología trófica del lince ibérico (Delibes, 1980; Aymerich, 1982; Beltrán *et al.*, 1985; Beltrán & Delibes, 1991; Calzada & Palomares, 1996; Palomares, 2001; Ferrer & Negro, 2004; Gil-Sánchez *et al.*, 2006). Por lo que, en cualquier caso, los resultados siguen siendo comparables.

La variación estacional observada coincide con los resultados de estudios previos sobre el lince ibérico (Delibes, 1977; Beltrán & Delibes, 1991; Gil-Sánchez *et al.*, 2006) e, incluso, sobre lince euroasiático (*Lynx Lynx*; Krofel *et al.*, 2011). En primavera/verano la frecuencia de aparición de lagomorfos en la dieta se reduce, en favor del incremento en el consumo de micromamíferos y de aves, aumentando también la amplitud de nicho. Esto puede deberse a dos motivos que, probablemente, actúen de forma sinérgica: i) durante el periodo otoño/invierno, cuando se da una mayor precipitación y menor temperatura, las presas reducen su actividad diaria, estando menos disponibles para el lince ibérico (Beltrán & Delibes, 1994). En cambio, en primavera/verano ocurre lo contrario, las condiciones climáticas son menos adversas y permiten un incremento de la actividad de las especies, aumentando su disponibilidad; ii) el periodo reproductivo del conejo comienza entre los meses de octubre-noviembre y puede extenderse hasta junio-julio, en función de las condiciones ambientales. Sin embargo, la reproducción entra en diapausa durante el verano (Soriguer & Palacios, 1994). Así, este periodo de diapausa puede causar un incremento repentino de la abundancia de conejos, seguido de una fuerte caída debida a la presión ejercida por los depredadores sobre el recurso trófico más abundante (Delibes, 1980). De esta forma, los depredadores se ven obligados a buscar otras fuentes de alimento.

Estos resultados reafirman el papel clave de los lagomorfos en la dieta del lince ibérico, siendo su recurso trófico principal en el periodo del año donde la diversidad de presas disponibles es menor. Sin embargo, en este estudio se aportan indicios de una menor dependencia trófica que la mostrada en las dos poblaciones de referencia, Doñana-Aljarafe y Andújar-Cardena. Aquí, el lince muestra su capacidad adaptativa, adoptando una estrategia más generalista cuando la diversidad de presas disponibles es mayor, y una estrategia especialista cuando ésta disminuye.

El conocimiento de la relación depredador-presa es fundamental para la correcta elaboración y ejecución de planes de conservación de especies (Popp *et al.*, 2018). Así, nuestro trabajo proporciona información útil para el diseño de acciones de conservación para el lince ibérico, y pone en entredicho la ‘incapacidad’ adaptativa de la especie. Nuestros resultados muestran la capacidad del lince ibérico de consumir presas alternativas incluso en uno de los territorios españoles con mayor densidad relativa de conejo (DR), situándose la CM (DR = 1.68) entre Toledo (DR = 1.74) y Jaén (DR = 1.64; Villafuerte, 2007).

En este contexto sugerimos: i) la ampliación del escenario geográfico en el que realizar las reintroducciones, ya que la capacidad adaptativa de la especie parece mayor de lo esperado; ii) incrementar la proporción y variedad de presas alternativas suministradas en los programas de enriquecimiento llevados a cabo en los centros de cría en cautividad, donde los micromíferos no son utilizados (Rivas *et al.*, 2016). Creemos que, así, se favorecería un comportamiento trófico más flexible que podría suponer una mayor probabilidad de supervivencia bajo condiciones infra-óptimas.

A pesar de esto, es necesario continuar avanzando en este ámbito. Los próximos esfuerzos de investigación sobre la ecología trófica de esta población deben incorporar la disponibilidad de cada tipo de presa, así como el cálculo de la proporción de biomasa consumida de cada una de ellas.

⇒ CONCLUSIONES

A pesar de que, históricamente, se ha puesto en duda la capacidad adaptativa del lince ibérico, este estudio supone el primer caso documentado en el que los lagomorfos no son la presa más frecuentemente consumida. Así, se muestra el desplazamiento del nicho trófico con respecto a los resultados obtenidos en estudios

anteriores en las dos poblaciones de referencia, Doñana-Aljarafe y Andújar-Cardena. En la CM, el lince ibérico parece presentar una menor dependencia trófica de los lagomorfos que en otros territorios, habiéndose adaptado a explotar recursos tróficos alternativos con mayor frecuencia, principalmente micromamíferos.

Además, la composición de la dieta varía en función de la época del año, acomodando su estrategia trófica en función de la diversidad de presas disponibles. Así cuando ésta es baja muestra un carácter más especialista, depredando sobre los lagomorfos con mayor frecuencia; mientras que cuando es alta su comportamiento trófico se vuelve más generalista.

CAPÍTULO 3

EVALUACIÓN DE LA INFLUENCIA DE LOS PATRONES DE INTERACCIÓN ESPACIAL ENTRE TIPOS DE HÁBITAT SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DEL LINCE



➤ INTRODUCCIÓN

Habitualmente, en la elaboración de SDMs para especies silvestres a escala de paisaje, se utilizan los tipos de vegetación como variables explicativas e independientes (Glenz *et al.*, 2001; Grilo *et al.*, 2002; Cayuela, 2004; Eggermann *et al.*, 2011; Gastón *et al.*, 2016; Milanesi *et al.*, 2017; entre otros). De esta forma, no se incluye la trama de relaciones ecológicas entre los distintos tipos de hábitat presentes y, por lo tanto, no se considera el funcionamiento ecológico.

Dos paisajes con una composición de hábitats similar pueden presentar un funcionamiento significativamente distinto como consecuencia de la organización espacial de dichos hábitats (Rolstad, 2005). Además, la distribución de las especies no solo depende de su historia evolutiva y biogeográfica, sino que también está condicionada por la variación espacial del funcionamiento ecológico en un territorio (Kurki *et al.*, 2000). Por lo tanto, la incorporación a los SDMs de las interacciones espaciales entre los hábitats presentes en un territorio permitiría considerar los flujos de energía, materia e información y, consecuentemente, incrementar el ajuste y capacidad predictiva de los mismos.

➤ MATERIAL Y MÉTODOS

□ IDENTIFICACIÓN DE LOS MOSAICOS DEL PAISAJE

La identificación de fronteras entre tipos de hábitat y el cálculo de sus frecuencias se realizó a partir del 'Mapa de Vegetación y Usos del Suelo' de la CM (MVU) a escala 1:40,000 (IDEM, 1982). Este mapa proporciona un inventario y clasificación de los diferentes tipos de vegetación en la CM a diferentes niveles de detalle, organizados de forma jerárquica. El uso de un número elevado de tipos de vegetación puede llevar al sobreajuste del modelo (Harrel, 2001), mientras que lo contrario, puede derivar en una sobre-simplificación de las relaciones especies-hábitat identificadas (Gastón *et al.*, 2016). Para evitar ambos escenarios, reclasificamos los tipos de vegetación del MVU (**Tabla 6**), agrupando aquellos tipos de vegetación considerados como inadecuados para la especie en estudios previos y dividiendo los adecuados (Valverde, 1963; Blanco *et al.*, 1997; Palomares *et al.*, 2000; Palomares, 2001; San Miguel *et al.*, 2006; Calzada *et al.*, 2007; Gastón *et al.*, 2016; Gastón *et al.*, 2019).

Tabla 6 – Tipos de hábitat reclasificados a partir de los tipos de vegetación del MVU utilizados para la identificación de fronteras y su abreviatura.

Tipos de hábitat	Abreviatura
Abedular	ABED
Afloramientos rocosos	AFLR
Alcornocal	ALCO
Brezal	BREZ
Canteras, graveras y vertederos	CGV
Cantuesar, tomillar y otras especies de pequeña talla	CANT
Castañar	CAST
Chopera	CHOP
Cultivo de regadío	REGAD
Cultivo de secano herbáceo	SECH
Cursos de agua y embalses	AGU
Encinar adhesionado	ENCAD
Encinar adhesionado cultivado	ENCUL
Encinar denso	ENC
Enebral	ENEB
Enebral rastrero	ENRAS
Fresneda	FRES
Fresneda adhesionada	FRAD
Hayedo	HAYE
Helechar	HELECH
Jaral	JAR
Matorral de leguminosas	LEGUM
Matorral espinoso de rosáceas	ROS
Melobar	MELOJ
Mezcla de coníferas	CONIF
Mezcla de coníferas y frondosas	MEZCONFRON
Mezcla de frondosas	FRON
Mosaico de cultivos	MOSCU
Olivar	OLIV
Pastizal y erial	PASTER
Pasto de puerto	PASPU
Pinar	PIN
Piornal, codesar y escobonal	PINCOD
Plantación de coníferas	PLANTCON
Plantación de frondosas	PLANFRON
Plantación de frutales	FRUT
Prado	PRAD
Quejigar	QUEJ
Red de carreteras y ferrocarril	CARR
Retamar	RETAM
Suelo desnudo	RASO
Terreno urbanizado	URB
Vegetación de ribera	RIB
Viñedos	VIÑ
Viñedos con frutales intercalados	VIÑFRUT

La identificación de los mosaicos del paisaje se realizó de acuerdo al método descrito en Roldán *et al.* (2003; **Fig. 23**): i) identificación de las fronteras presentes y elaboración de una matriz *manchas x fronteras*, que contiene la frecuencia de cada tipo de frontera en cada mancha. Para ello utilizamos el software libre QGIS (QGIS *Development Team*, 2018); ii) identificación de conjuntos de manchas con un patrón de fronteras común mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP se realizó partiendo de la matriz de covarianzas, ya que las variables seleccionadas no presentan diferencias de escala; iii) agrupación jerárquica de las manchas en base a sus coordenadas en los componentes extraídos del ACP. Utilizamos el algoritmo de Ward como método de agrupación y la distancia euclídea como medida de similitud; iv) representación cartográfica de los grupos identificados, es decir, de los mosaicos del paisaje.

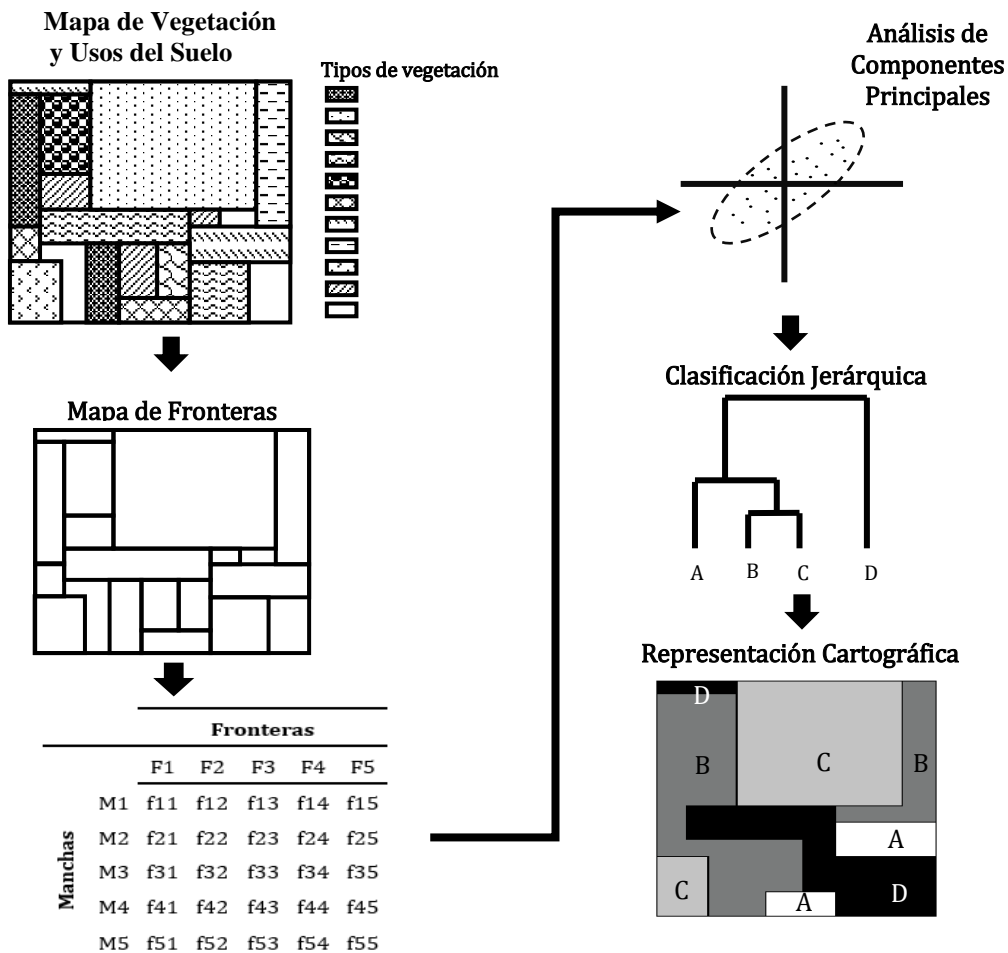


Figura 23 – Esquema de la metodología utilizada para la detección del patrón espacial de fronteras y la identificación de los mosaicos.

□ IDENTIFICACIÓN DE LA ESCALA DE PERCEPCIÓN DEL PAISAJE

Previamente a su recolección, las muestras estuvieron expuestas a agentes erosivos que degradan y fragmentan el material genético. Como resultado, el ADN extraído es de baja calidad y cantidad, haciendo que frecuentemente no haya material suficiente para realizar el análisis de identificación específica. Además, aun cuando se puede llevar a cabo el análisis, la baja calidad del material genético extraído favorece la aparición de falsos negativos (Taberlet *et al.*, 1999), incluso cuando la técnica utilizada es altamente sensible y específica. Por lo tanto, no podemos asegurar con suficiente fiabilidad que en aquellos lugares donde se encontraron excrementos con resultado negativo tras el análisis, la especie esté ausente.

Una solución adoptada por multitud de autores (e.g. Ferrier & Watson, 1997; Stockwell & Peters, 1999; Zaniwski *et al.*, 2002; entre otros) es el uso de pseudo-ausencias (y_0), asumiéndolas como verdaderas ausencias que contienen una proporción desconocida de localizaciones donde la especie está realmente presente (Graham *et al.*, 2004). En consecuencia, la probabilidad de presencia no puede calcularse utilizando este tipo de datos. Sin embargo, los coeficientes de un modelo pueden ser interpretados como la probabilidad relativa de aparición de la especie, es decir, como *odds ratio* (Pearce & Boyce, 2006).

El número de y_0 debe asegurar la representación de la variabilidad ambiental del paisaje presente en el área de estudio y, simultáneamente, evitar la sobreestimación de los coeficientes del modelo (Warton & Shepherd, 2010; Northrup *et al.*, 2013). Para ello, seleccionamos diez veces más y_0 (470) que y , como se recomienda en Chefaoui y Lobo (2008). Además, estos autores muestran que los modelos ajustados utilizando y_0 ponderadas proporcionan resultados más fiables que cuando estos puntos se distribuyen de forma aleatoria.

Este método, utiliza un mapa de idoneidad de hábitat previamente elaborado para seleccionar áreas inadecuadas para la especie, y distribuir los y_0 en dichas áreas. Para ello, utilizamos el mapa elaborado en el capítulo 1 y seleccionamos aquellos píxeles con una idoneidad ≤ 0.5 para distribuir en su interior los y_0 de forma aleatoria.

El paisaje está organizado de forma jerárquica (Forman, 1999). Por lo tanto, para elaborar un SDM correctamente es necesaria la identificación del nivel jerárquico en el que ocurre el proceso estudiado (Grimm *et al.*, 2005; Hortal *et al.*, 2010). Con esta finalidad, calculamos el Factor de Bayes para tablas de contingencia (FB) en cada nivel de corte obtenido en la clasificación jerárquica, de forma que testamos la asociación entre el número de mosaicos considerados y las proporciones de y_0 e y .

Como distribución de probabilidad previa (*prior*) utilizamos una distribución uniforme, de forma que la probabilidad de la distribución de tomar cualquier valor (presencia o ausencia de la especie) sea de 0.5 (Jamil *et al.*, 2017). Este tipo de *prior* se considera como una distribución no-informativa, por lo que ejercerá un efecto ligero sobre la probabilidad posterior estimada. El FB se calculó en el *software* JASP (JASP Team, 2018).

El valor del FB se interpreta como *odds ratio*, es decir, la probabilidad de que se cumpla la hipótesis alternativa (H_1) con respecto a la de que se cumpla la hipótesis nula (H_0 ; Kass & Raftery, 1995). En este caso, la H_0 es la no-diferencia entre las proporciones ($y \approx y_0$) dentro de cada mosaico, mientras que H_1 es la diferencia entre dichas proporciones ($y \neq y_0$). Por lo tanto, el nivel de corte en el que el FB sea mayor será aquel que maximice las diferencias entre las proporciones de y_0 e y , proporcionando un acercamiento al nivel de detalle al que el lince ibérico muestra más claramente sus preferencias.

□ DESCRIPCIÓN DE LOS MOSAICOS

La descripción de los mosaicos identificados en el territorio la realizamos testando la existencia de una asociación entre fronteras y mosaicos a través del test de χ^2 y el posterior cálculo de los residuos tipificados corregidos (*rtc*; Haberman, 1973). Aquellas fronteras con un $rtc > |1.96|$ serán estadísticamente significativas y, por lo tanto, características de un mosaico determinado.

Sin embargo, la significación estadística (α) es una función directa del tamaño muestral (n), por lo que el cálculo de una significación ajustada (α_{ajust}) es necesario para limitar el error tipo I cuando n toma valores altos (Beasley & Schumacker, 1995). Así, calculamos el α_{ajust} y un nuevo p-valor para cada frontera mediante el método descrito en Sidak (1976), definiendo las fronteras características en cada mosaico como aquellas con un p-valor menor que α_{ajust} .

El tipo de asociación entre fronteras y mosaicos se refleja en el signo del *rtc*. Aquellas fronteras con un *rtc* positivo serán características por su presencia en el mosaico, mientras que aquellas con signo negativo lo serán por su ausencia (Rodríguez-Jaume & Mora, 2001).

La fisiografía también se ha utilizado para la caracterización de los mosaicos, ya que juega un papel importante en los procesos ecológicos (Etter, 1991). Así, utilizamos la categoría 'dominio fisiográfico' registrada en el 'Mapa Fisiográfico' de la CM (MF) a escala 1:50,000 (Pedraza, 1998). Utilizando los dominios fisiográficos definidos en el MF, calculamos la frecuencia en la que cada dominio aparece en cada mosaico. Es decir, el número de manchas de un mosaico que ocupa un determinado dominio fisiográfico dividido por el número total de manchas de dicho mosaico.

□ ENTRENAMIENTO DEL MODELO

Habitualmente, los SDMs muestran debilidades derivadas del diseño experimental en términos de replicación, tanto espacial como temporal, siendo recomendable el uso de técnicas estadísticas con la mayor flexibilidad posible (Webb *et al.*, 2010).

Una aproximación bayesiana puede ser capaz de mitigar estas dificultades (Clark, 2005), al presentar un marco en el que los modelos se formulan de forma que se ajusten a los datos en lugar de forzar a los datos a ajustarse a los requerimientos del modelo, como ocurre con las técnicas estadísticas tradicionales (McCarthy, 2007). Así, una aproximación bayesiana es una herramienta particularmente recomendable para tratar los problemas derivados de la complejidad espacio-temporal propia de los estudios en ecología (Weinstein *et al.*, 2015).

Para testar si la disposición espacial relativa de los tipos de hábitat presentes en el territorio afecta de forma estadísticamente significativa a la probabilidad de presencia del lince ibérico, construimos un modelo bayesiano de regresión logística. A cada mosaico se le asignó un valor de idoneidad *a priori* utilizando la idoneidad de hábitat descrita por Gastón *et al.* (2016).

Para ello reclasificamos los tipos de hábitat utilizados para la identificación y descripción de los mosaicos, y los redujimos a los mismos 11 *landcovers* utilizados por estos autores. A continuación, realizamos una estimación de la idoneidad de

cada mosaico para el linco ibérico. En primer lugar, calculamos la proporción de cada uno de los nuevos *landcovers* en cada mosaico, dividiendo el número de manchas de cada nuevo *landcover* entre el número de manchas totales del mosaico. En segundo lugar, multiplicamos los valores resultantes por los coeficientes de regresión obtenidos por Gastón *et al.* (2016) para el *landcover* correspondiente (Fig. 24) y sumamos los resultados por mosaico. Por último, estandarizamos los valores obtenidos restándoles la media y dividiendo entre la desviación típica. Así, obtenemos valores entre cero y uno que representan la probabilidad previa de presencia de la especie en cada mosaico (*prior*). También se calculó el intervalo de confianza (IC) del 95% para los *odds ratio* obtenidos tras el ajuste del modelo (*bootstrapping* 2,000 repeticiones).

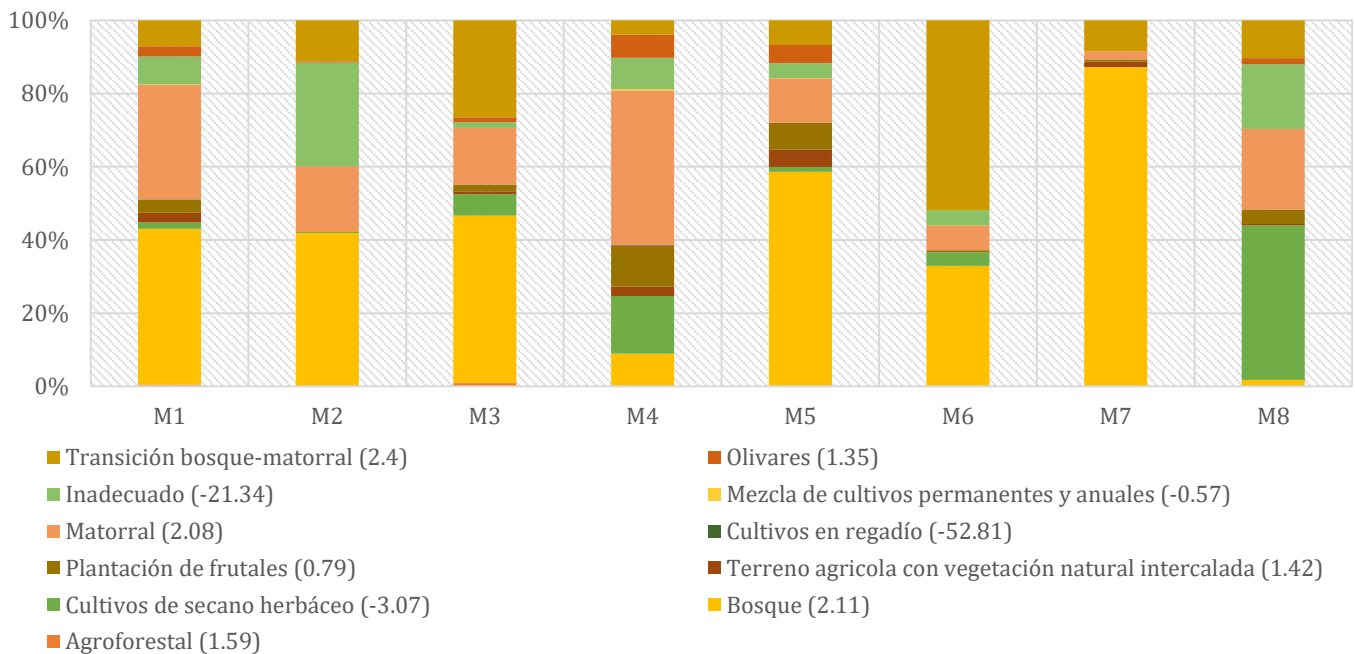


Figura 24 – Frecuencia relativa de cada *landcover* utilizado en Gastón *et al.* (2016) dentro de cada mosaico identificado. Los números entre paréntesis son los coeficientes de regresión obtenidos por estos autores en el modelo de idoneidad de hábitat.

□ VALIDACIÓN DEL MODELO

Recientemente, Sofaer *et al.* (2019) han recomendado el uso del AUC-PR (del inglés *Area under the precision-recall curve*) para estimar la capacidad predictiva de modelos no-equilibrados binarios como el nuestro, ya que y_0 es mucho mayor que y . Al contrario que otras medidas de ajuste habitualmente utilizadas (e.g. sensibilidad, especificidad, *odds ratio*, *overall prediction success*, índice Kappa o AUC-ROC; Manel *et al.*, 1999), el AUC-PR está ligeramente afectada tanto por la prevalencia, como por y_0 (Saito & Rehmsmeier, 2015), haciendo de ella un estimador idóneo para este tipo de datos. Así, el AUC-PR muestra la probabilidad de que un modelo prediga como presencia una localización donde la especie está realmente presente.

Para validar el modelo dividimos nuestro conjunto de datos en dos de forma aleatoria, utilizando el 75% para el entrenamiento del modelo y el 25% restante para validar su ajuste. La capacidad predictiva se estimó a través de la AUC-PR en ambos conjuntos de datos y se comparó con el valor esperado para un modelo aleatorio.

Exceptuando aquellos casos ya especificados, todas las operaciones estadísticas de este capítulo se realizaron con R (R Core Team, 2019), utilizando el paquete 'arm' (Gelman & Su, 2018) para entrenar y validar el modelo.

⇒ RESULTADOS

□ IDENTIFICACIÓN DE LA ESCALA DE PERCEPCIÓN DEL PAISAJE

Los resultados del FB (**Fig. 25**) muestran evidencias decisivas (Kass & Raftery, 1995) en favor de H_1 . Al incrementar el número de mosaicos, las evidencias a favor de H_1 crecen hasta alcanzar un máximo, que ocurre cuando se identifican ocho mosaicos. Por lo tanto, es en este nivel de corte donde las diferencias entre y_0 e y se perciben con más claridad, lo que puede interpretarse como la escala a la que la especie muestra sus preferencias de paisaje en el territorio.

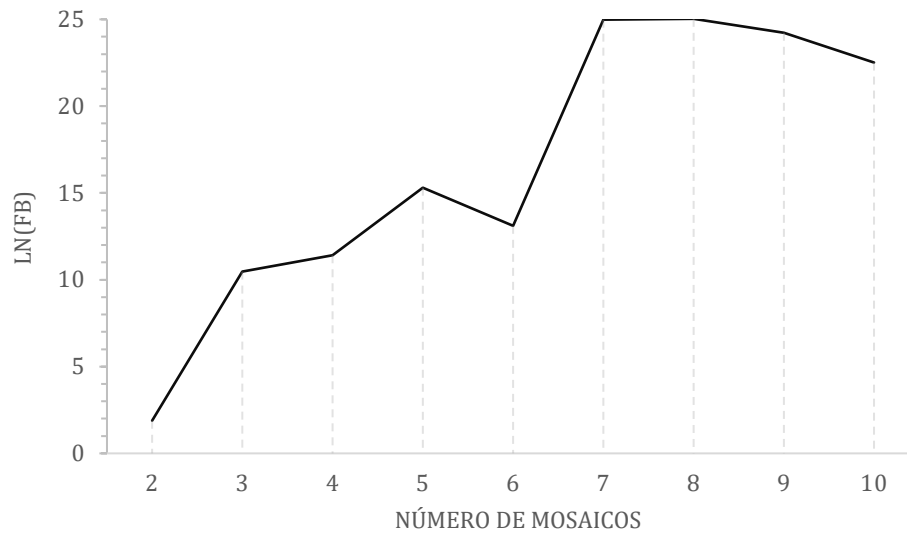


Figura 25 – Variación del FB a escala logarítmica en función del número de mosaicos identificados en el área de estudio.

□ DESCRIPCIÓN DE LOS MOSAICOS

Aquellas fronteras que resultaron características por su presencia en un mosaico determinado (rtc con signo positivo y $p < \alpha_{ajust}$) se muestran en la **Tabla 7**. La organización espacial de los mosaicos dentro del área de estudio se muestra en la **figura 26**. La descripción de los ocho mosaicos identificados se muestra en las **figuras 27-34**, y se realiza en base a aquellas fronteras características por su presencia en los mismos.

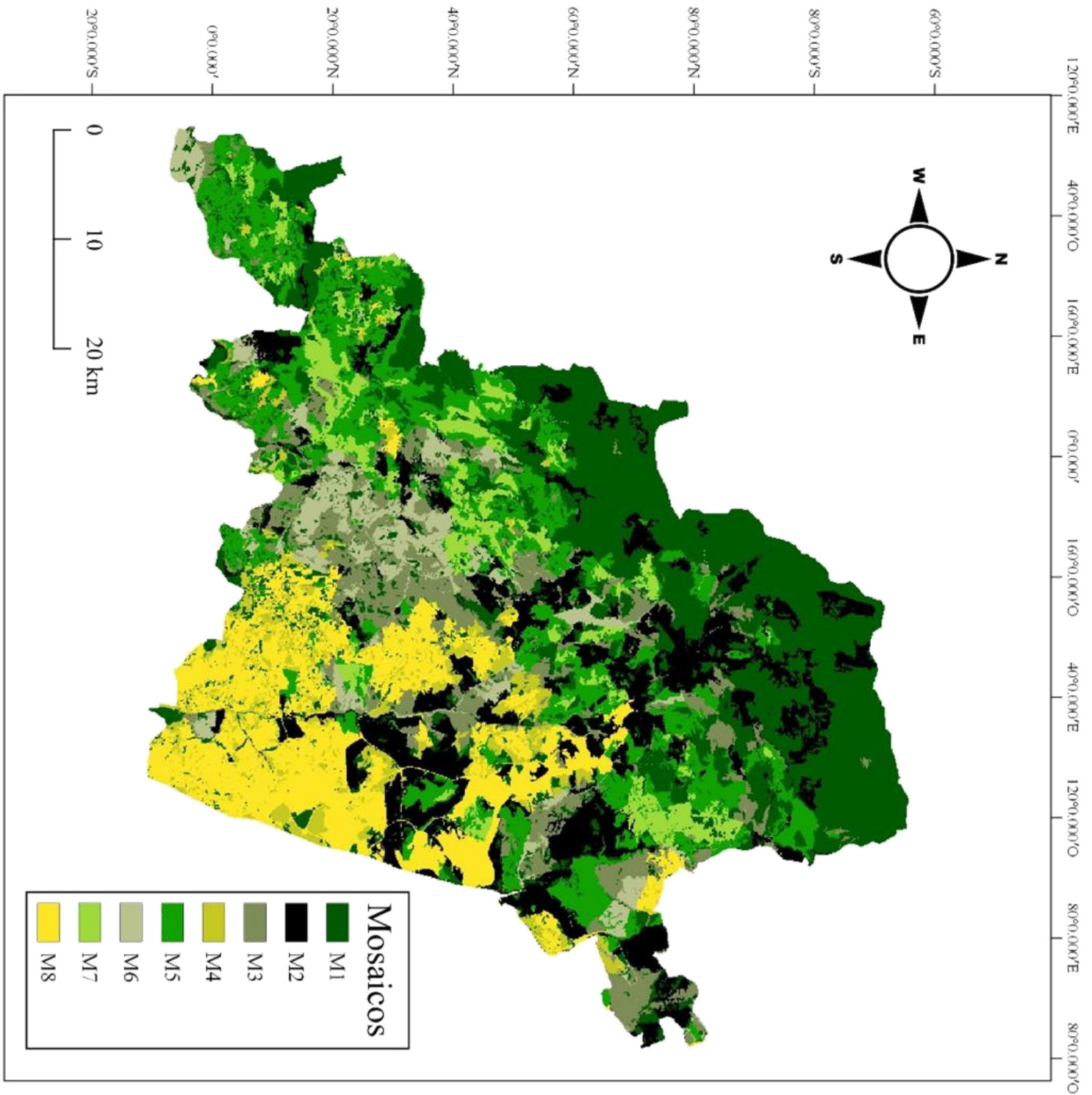


Figura 26 – Distribución espacial de los ocho mosaicos identificados en el área de estudio.

Tabla 7 – Fronteras características por su presencia en cada uno de los mosaicos identificados ($p < \alpha_{ajust}$). Ver Tabla 6 para las abreviaturas.

Mosaico 1	BREZ	CGV	CAST	ENEB	ENRAS	FRAD	FRES	HELECH	PINCOD	LEGUM	MELOJ	MEZCONFRON	CONIF	PASTER	PASPU	PIN	RETAM	PLANTCON	PRAD	QUEJ	JAR	ROS	URB	RIB	VIÑ	VIÑFRUT
AFLR	13.2	10.1		7.3					23.1		5.4		7.8	14.5	8.8	31.8	22.9									
AGU						5.6			4.6		7.0					5.8		8.6								
ALCO			4.7									4.7				5.9										
BREZ					10.2										6.4	23.2	17.9									
CGV									5.0							5.8		5.8								
CANT				5.2					7.0	5.6			5.5			9.6	6.3									
CAST											8.0							6.9								
MOSCUL							4.5													5.2						
ENCAD																		5.0								
ENEB					5.8	6.2	9.9	5.5	21.7	5.2	9.3	11.4	9.8	17.6	7.4	18.4	4.6	16.8					9.3	9.7		
ENRAS									5.2	4.5				5.8	12.1	10.4	27.1									
FRAD							17.8				11.1	7.8		5.2		5.1			18.7	4.5			10.1	8.9		
FRES									5.4	12.8	11.1			8.3		5.2	7.6	22.7					11.0	5.0		
HELECH									6.1	7.8				8.5		6.1	5.7									
PINCOD											11.7		16.6	20.8	4.5	33.6	9.8	6.1	17.7			8.9				
LEGUM										9.3				4.5	16.6	6.8		11.3			6.7	4.5				
CARR												13.2	8.0	17.7		18.7	11.0	23.0								
MELOJ												8.0	13.2	17.7		18.7	11.0	23.0			7.3	11.3	11.4			
MEZCONFRON													6.1				6.6	12.9								
CONIF														10.1		34.7	5.4	10.9						4.6		
PASTER																12.3	21.2	13.4				5.2				
PIN																						14.3	7.2	5.3	10.3	
RETAM																			16.8			7.3	8.7	11.5		

Mosaico 2	ENC	FREAD	FRES	PINCANT	CARR	PASTER	PIN	PRAD	JAR	URB	RIB
AFLR										4.3	
AGU	6.4									4.4	
CGV	4.7				4.6					4.4	
CAST										6.2	
ENCAD	17.2					6.0				23.6	
ENCAD		6.4	11.4	4.4	13.3	12.2	10.8			94.5	4.7
FRAD										9.5	
FRES										11.4	
PINCOD					4.8					13.4	
CARR								5.5	12.6	8.2	
MEZCONFRON										4.9	
CONIF										7.9	
PASTER								4.9		26.7	
PIN										30.0	

Mosaico 3	ENCAD	ENC	ENCUL	FRES	PASTER	PLANFRON	PRAD	JAR	SECH	RIB
AGU	5.4	5.6								6.1
CANT		5.4								
CHOP		10.8	6.7							9.0
MOSCUL		4.8								
ENCAD		42.4		6.7	5.9	5.0	8.1	6.3	10.9	17.2
ENC				13.9	13.1	14.1	11.7	25.3	34.0	75.6
ENCUL	14.8	57.0		6.7				14.6	20.6	30.3
FRES								4.7	4.9	11.9

Mosaico 4	OLIV	PASTER	PIN	RASO	REGAD	JAR	SECH	URB	RIB	VIÑ	VIÑFRUT
CGV		5.2					7.0				
CANT	6.5	13.1					12.8	5.8	4.7		
MOSCUL	10.1	30.4	5.2			5.7	20.5	6.9	10.6		
ENC		5.9					6.6				
ENCUL		4.8									
FRUT		9.4					6.9				
CARR							13.8				
PASTER				4.5	7.3	33.0	91.8	22.0	28.4	50.7	11.6
PIN					5.0		16.4				

Mosaico 5	ENEB	FRUT	PINCOD	MEZCONFRON	CONIF	OLIV	PASTER	PIN	PLANFRON	PRAD	JAR	URB	RIB	VIÑ	VIÑFRUT
AFLR									4.4						
AGU									8.2						
ENCAD									11.5						
ENC	7.4	5.4	10.0	56.3	8.0	34.7	5.6	23.4		7.0			45.4	45.8	
ENCUL				6.9											
FRES				5.6											
FRUT															5.0
PINCOD				13.7											
MEZCONFRON					6.2	11.7	16.5	28.4	5.2	5.0	11.9	18.8	20.7	17.4	15.5
OLIVE										5.8				13.8	20.9
PASTER															9.8
PIN															c a

Mosaico 6	ENC	FRES	OLIV	PLANFRON	JAR	SECH	RIB
AGU	14.8	5.6		5.6		8.3	
ENCAD	6.5					10.7	
ENC			5.6	5.0	15.0	66.8	
ENCUL	27.0	5.9			7.4	23.0	
FRES						5.3	
MEZCONFRON						8.6	
OLIV						4.6	

Mosaico 7	ENC	ENEB	MEZCONFRON	CONIF	OLIV	PASTER	PIN	URB	RIB	VIÑ	VIÑFRUT	
AFLR			5.6									
AGU			6.5									
CAST	5.9		5.8									
ENCAD			16.6									
ENC		6.7	103.5	7.4		10.2						
ENCUL			19.1									
PINCOD			12.4									
MEZCONFRON					9.1	7.8	12.2	14.8	5.7	18.4	8.9	9.7
CONIF									5.9			

Mosaico 8	MOSCUL	CARR	OG	PASTER	JAR	SECH	URB	RIB	VIÑ	VIÑFRUT	
AGU	6.1		5.3								
CGV				5.8		7.2					
CANT				7.4	5.7	11.4	5.3	7.9			
MOSCUL		8.7	4.5	18.5		24.5	6.7	5.1			
ENC		4.9				8.2					
ENCUL				4.7							
FRUT				6.9		8.6					
LEGUM				7.3		12.2	6.4	6.4			
CARR			6.1		11.8	22.9	15.7	5.0	4.7		
OLIV				17.5		26.7	4.4	9.3			
PASTER						20.5	82.3	32.2	23.2	33.4	5.0

MOSAICO 1

El uso dominante es el pinar, que interacciona con otras coníferas, piornales, jarales, afloramientos rocosos, enebral rastrero, prados y brezales. Representa un paisaje típico de montaña modificado por el ser humano. En él, se alternan espacios boscosos poco alterados con: i) vegetación más rala típica de cumbres; ii) espacios abiertos creados por la presión ganadera existente en la zona.

Distribución espacial: zona alta de la Sierra de Guadarrama.

Distancia media de fronteras: 1.71 km

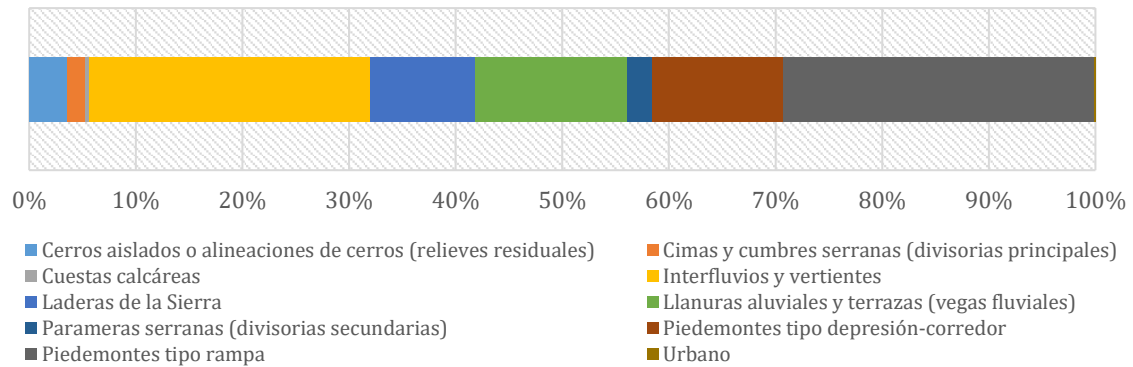


Figura 27 - Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 1.

MOSAICO 2

Destacan las interacciones entre superficies urbanas y masas forestales (como encinares densos o adhesados, pinares y fresnedas), zonas de vegetación escasa o de bajo porte (pastizales, eriales y jarales) y otras infraestructuras, como carreteras. Así, representa zonas rurales caracterizadas por la presencia de núcleos de población pequeños y dispersos, intercalados con masas forestales y vegetación arbustiva.

Distribución espacial: esparcido por todo el territorio.

Distancia media de fronteras: 6.30 km

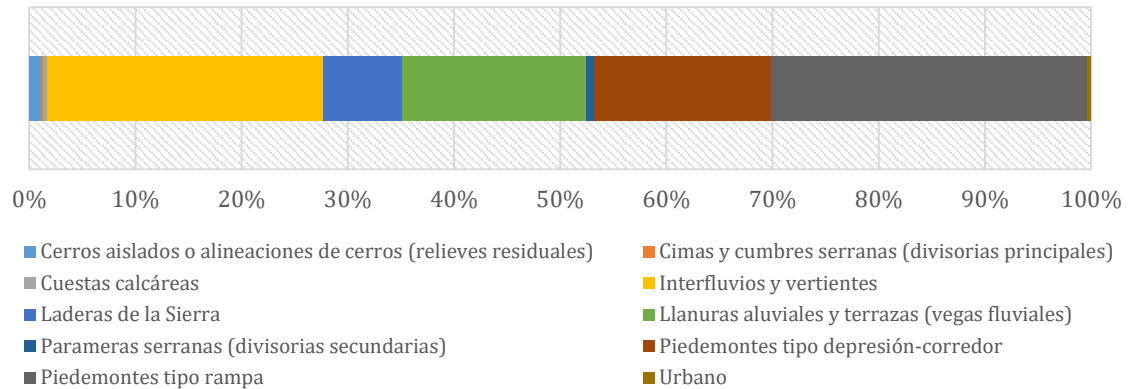


Figura 28 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 2.

MOSAICO 3

Destacan los encinares (densos, adhesados y/o cultivados) que interaccionan principalmente con formaciones riparias, retamares, cultivos en secano, prados, pastos, eriales, fresnedas y otras frondosas. Es característica su asociación con los cursos de agua principales en el territorio.

Distribución espacial: mayormente en torno a los ríos Guadarrama, Perales y Manzanares.

Distancia media de fronteras: 2.25 km

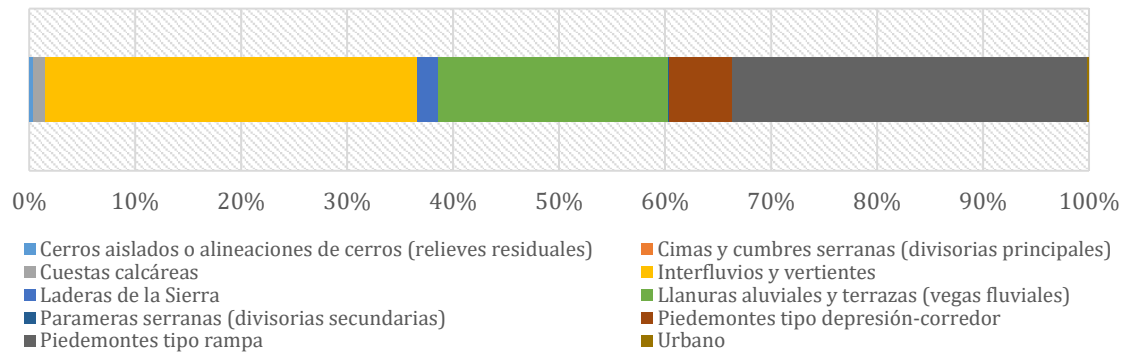


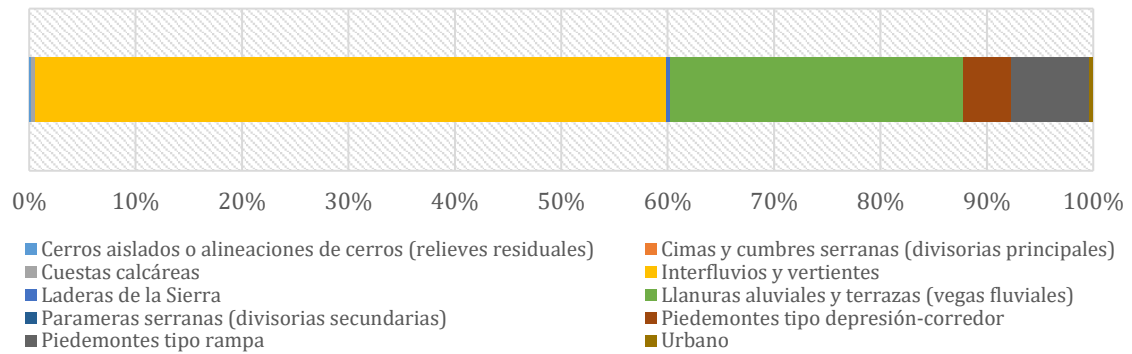
Figura 29 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 3.

MOSAICO 4

Dominado por usos agrícolas, se caracteriza principalmente por la interacción entre pastizales y eriales con cultivos en secano de herbáceas. También presenta otras interacciones con viñedos, olivares y otros cultivos, incluyendo algunos en regadío. Conforma un paisaje intensamente modificado por el ser humano.

Distribución espacial: la mayor parte del mosaico se encuentra distribuido por el extremo sureste del área de estudio.

Distancia media de fronteras: 1.19 km



- Cerros aislados o alineaciones de cerros (relieves residuales)
- Cuestas calcáreas
- Laderas de la Sierra
- Parameras serranas (divisorias secundarias)
- Piedemontes tipo rampa
- Cimas y cumbres serranas (divisorias principales)
- Interfluvios y vertientes
- Llanuras aluviales y terrazas (vegas fluviales)
- Piedemontes tipo depresión-corredor
- Urbano



Figura 30 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 4.

MOSAICO 5

Determina un paisaje principalmente forestal, dominando el encinar denso, que interacciona con viñedos, olivares o pinares, principalmente. Entre ellos aparecen también interacciones con retamares, jarales, prados, encinares adehesados y otros frutales. Se conforma un paisaje muy ‘naturalizado’, en el que predominan los usos con baja intervención humana.

Distribución espacial: a lo largo de una diagonal suroeste-noreste que ocupa la zona de piedemonte de la Sierra de Guadarrama.

Distancia media de fronteras: 3.13 km

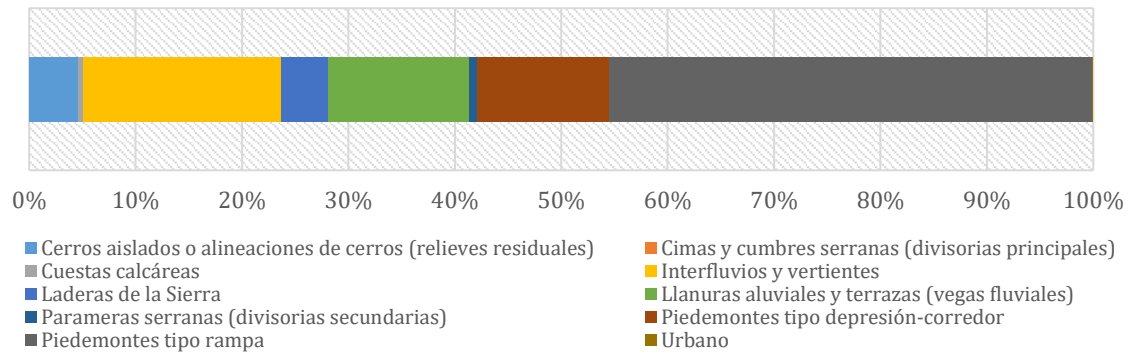


Figura 31 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 5.

MOSAICO 6

Se encuentra dominado por la interacción entre encinar denso y vegetación de ribera. Además, también presenta interacciones con encinares adherados cultivados y algún cultivo de herbáceas en secano. Este mosaico representa un paisaje altamente naturalizado definido por su carácter ribereño, mezclado con encinares típicos de climas mediterráneos.

Distribución espacial: se encuentra ligado a los cursos de agua permanente, principalmente a los ríos Perales, Aulencia y Guadarrama.

Distancia media de fronteras: 8.48 km

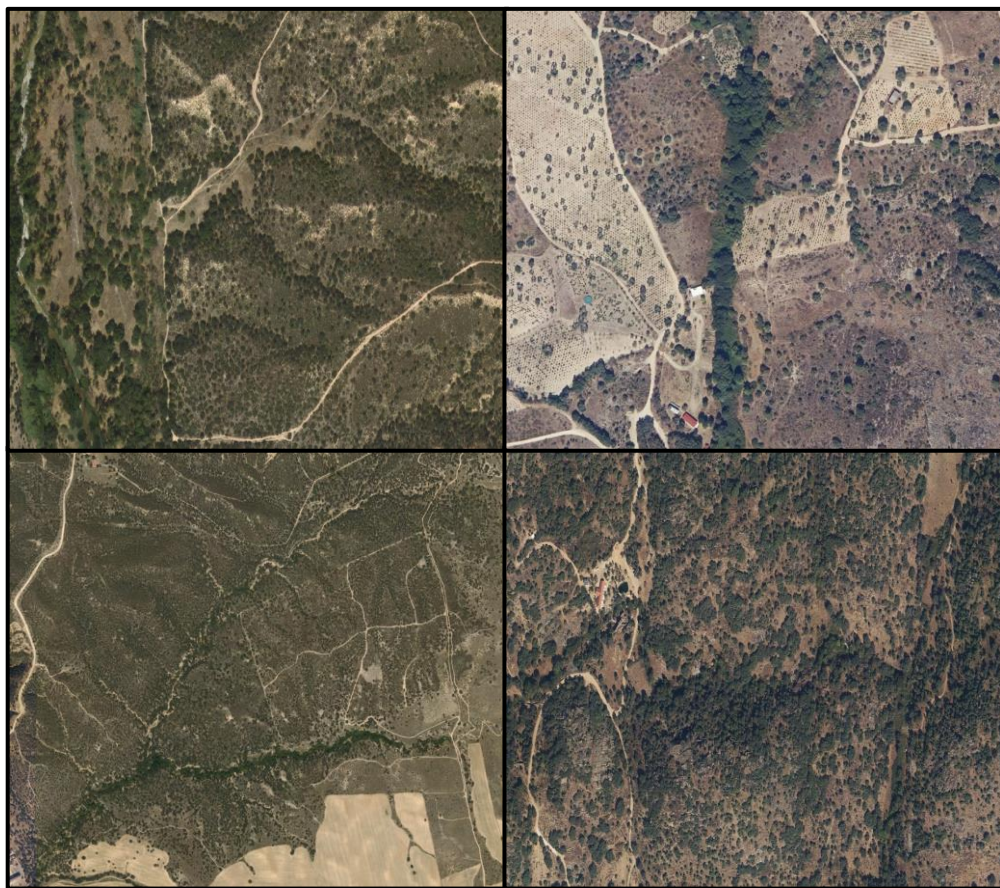
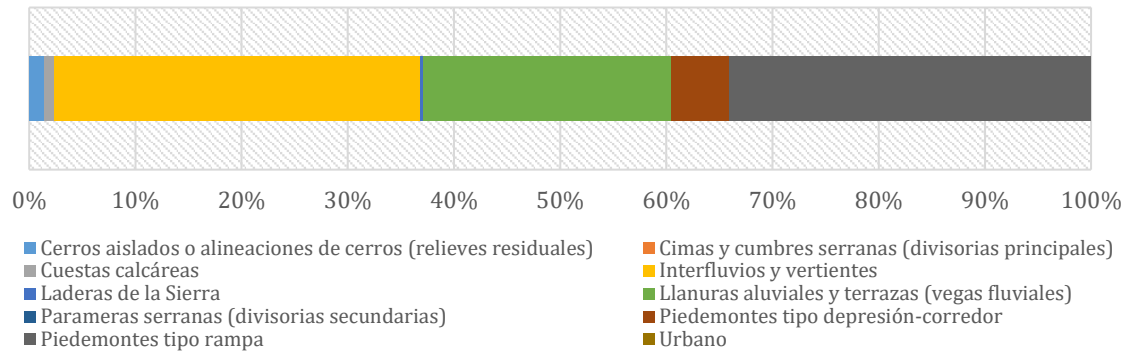


Figura 32 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 6.

MOSAICO 7

Representa un paisaje forestal con un bajo grado de alteración humana al presentar una clara dominancia de la interacción entre encinares densos y bosques mixtos. También destacan las interacciones de este último uso con encinares adhesados, vegetación de ribera, pinares, jarales, pastizales y eriales. Es un mosaico similar al 5, pero con un menor grado de intervención humana.

Distribución espacial: a lo largo de una diagonal suroeste-noreste que ocupa la zona de piedemonte de la Sierra de Guadarrama.

Distancia media de fronteras: 5.93 km

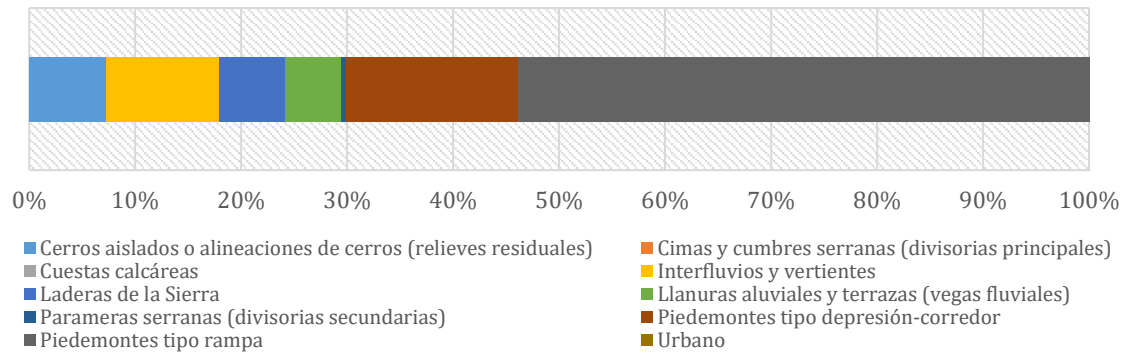


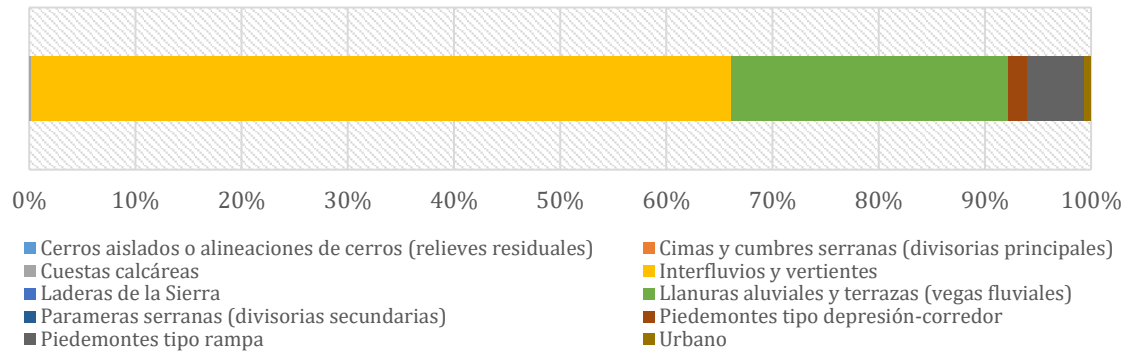
Figura 33 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 7.

MOSAICO 8

Presenta un predominio de usos agrícolas, destacando las interacciones entre pastizales y eriales con cultivos de herbáceas en secano. Estos últimos también interaccionan con viñedos, zonas urbanizadas, vegetación de ribera, retamares y otros cultivos. Así, alterna zonas cultivadas entre las que abundan formaciones arbustivas xerófilas muy típicas de ambientes áridos.

Distribución espacial: se encuentra concentrado en el extremo sureste del área de estudio, ligado al mosaico 4.

Distancia media de fronteras: 32.09 km



- Cerros aislados o alineaciones de cerros (relieves residuales)
- Cuestas calcáreas
- Laderas de la Sierra
- Parameras serranas (divisorias secundarias)
- Piedemontes tipo rampa
- Cimas y cumbres serranas (divisorias principales)
- Interfluvios y vertientes
- Llanuras aluviales y terrazas (vegas fluviales)
- Piedemontes tipo depresión-corredor
- Urbano



Figura 34 – Se muestra la frecuencia de aparición (%) de cada dominio fisiográfico del MF y cuatro imágenes representativas del mosaico 8.

□ ENTRENAMIENTO DEL MODELO

El modelo bayesiano de regresión logística ajustado muestra las preferencias del lince ibérico por tres de los mosaicos identificados: M3, M6 y M7 (**Tabla 8**). Los coeficientes del modelo muestran que la probabilidad de presencia de la especie en estos mosaicos es, respectivamente, 6, 4.5 y 22 veces mayor que la de ausencia, a un nivel de significación $\alpha = 0.05$.

Tabla 8 - Resultados del modelo bayesiano de regresión logística ajustado. Se muestran los coeficientes (expresados como *odds ratio*), su intervalo de confianza (IC) del 95%, el nivel de significación (** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$ y $p \sim 0.05$) y la devianza explicada (%).

	Coeficientes (<i>Odds ratio</i>)	95 % IC		Significación
		Inferior	Superior	
(Intercepto)	0.04	0.05	0.15	***
M2	0.63	0.32	2.50	
M3	6.09	0.40	2.47	***
M4	0.25	0.16	2.81	
M5	1.56	0.45	2.33	
M6	4.56	0.18	3.10	*
M7	22.08	0.16	2.91	***
M8	0.15	0.37	2.32	
Devianza explicada (%)		24.4		

Estos resultados muestran la preferencia del lince ibérico por espacios con baja presión humana (M6 y M7) donde la mayoría de las interacciones ocurren con encinares (densos, adeshados o cultivados). Además, puede observarse una tendencia a ocupar espacios donde se conservan usos tradicionales del suelo, como el pastoreo o la agricultura no-intensiva (M3). También se observa la importancia de los cursos de agua, ya que tres de los cuatro mosaicos en los que las fronteras con vegetación riparia son características (M3, M6, M7 y M8) resultaron estadísticamente significativos en el modelo.

□ VALIDACIÓN DEL MODELO

Los resultados del AUC-PR, tanto para el entrenamiento (0.160) como para la validación (0.184), son similares y superiores a lo esperado en un modelo aleatorio (0.092). Así, se muestra la buena capacidad predictiva del modelo que, además, explica un 24% de la devianza total, siendo éste un valor alto si tenemos en cuenta que únicamente estamos utilizando una variable explicativa.

⇒ DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran la preferencia del lince ibérico por un paisaje concreto, representado en nuestro estudio por los mosaicos M3, M6 y M7, con una composición de hábitats y estructura espacial determinada.

El mosaico M7 muestra un paisaje en el que espacios con usos forestales, manejados con mayor o menor intensidad, se intercalan con otros dominados por matorral denso, así como zonas de pasto en el piedemonte de la sierra. Por su parte el mosaico M3 es muy similar al M7, pero se diferencian en la presencia de usos claramente marcados por la intervención humana, como son los cultivos de herbáceas, situados entre llanuras aluviales. Así, el M3 presenta una estructura espacial típica de ambientes humanizados, caracterizada por la presencia de pequeños parches, mientras que en el M7 dominan los grandes parches forestales, que dan lugar a fronteras más largas. Por lo demás, al igual que el mosaico M7, intercala usos forestales con otros de formaciones vegetales de menor porte.

El mosaico M6 presenta una composición de hábitats intermedia entre los mosaicos M3 y M7, siendo su marcado carácter ribereño su principal característica. Su estructura espacial es típica de zonas con baja intervención humana, presentando un sistema poco parcheado dominado por usos que ocupan grandes extensiones en el territorio.

San Miguel *et al.* (2006) describen al lince ibérico como una especie no-netamente forestal, sino como una perfectamente adaptada a los paisajes en mosaico, muchos de ellos modelados por el ser humano. Más recientemente, Gastón *et al.* (2016) han demostrado que, al contrario de lo que se creía (Palomares *et al.*, 2000), el lince ibérico puede establecerse en zonas en las que los usos agrícolas no-intensivos y los usos agro-forestales están mezclados con áreas de vegetación natural remanente, ya que éstas presentan una combinación idónea que ofrece, simultáneamente, refugio y recursos tróficos. Su presa principal, el conejo, encuentra en las fronteras entre campos de cultivo y matorral natural un hábitat idóneo (Calvete *et al.*, 2004) que proporciona una combinación adecuada de recursos tróficos (cultivos de herbáceas y pastos) y protección frente a depredadores (zonas arbustivas densas con arbolado disperso; Tapia *et al.*, 2014).

Incluso infraestructuras humanas como las carreteras que, *a priori*, serían un obstáculo para el asentamiento de poblaciones estables, parecen conformar un hábitat favorable para el conejo, siempre y cuando se den dos condiciones: baja densidad de vehículos y arcenes amplios (Planillo & Malo, 2017).

Los tres mosaicos aquí descritos como favorables para la especie describen paisajes en los que el lince ibérico puede satisfacer sus necesidades tróficas, depredando en las zonas de frontera pasto-cultivo y/o en los arcenes de las carreteras donde los conejos son más abundantes, así como ocultarse y criar en zonas matorralizadas.

Los mosaicos M3, M6 y M7 son tres de los cuatro mosaicos identificados (junto con M8) en los que las fronteras con la vegetación de ribera han resultado significativas. En la Península Ibérica numerosos carnívoros como el tejón (*Meles meles*), zorro (*Vulpes vulpes*), gato montés y garduña (*Martes foina*) hacen uso de las zonas riparias, en las que pueden encontrar refugio y alimento (Virgós, 2001). La elevada heterogeneidad de hábitats unido al microclima generado en este tipo de ambientes, proporciona a los carnívoros ibéricos una amplia variedad de recursos para su alimentación (comunidades de pequeños mamíferos, aves y frutos carnosos) y protección (cobertura de matorral y árboles huecos), aspectos fundamentales para su supervivencia (LaRue *et al.*, 1995). Así, se demuestra la importancia que los cursos de agua permanentes tienen para el lince ibérico, pudiendo suponer importantes vías para la dispersión y conexión entre núcleos poblacionales.

Habitualmente, los SDMs utilizan un número elevado de variables (e.g. Cayuela, 2004; Monterroso *et al.*, 2009; Gastón *et al.*, 2016; Rathore *et al.*, 2019) y, aun así, la capacidad predictiva del modelo puede ser muy baja (Llaneza *et al.*, 2012). Sin embargo, incluso cuando solo hemos utilizado una variable explicativa, el modelo ajustado ha demostrado tener una capacidad predictiva superior a la de un modelo cuyas predicciones se ajustasen a lo esperado por azar. Esto, muestra la importancia de las interacciones entre tipos de hábitat y, por lo tanto, la relevancia que la estructura y funcionalidad de un paisaje tienen para el lince ibérico.

Esta perspectiva demuestra la importancia de una interpretación holística de la distribución de las especies en el territorio, en lugar de centrarse únicamente en variables físicas o biológicas concretas. Este estudio demuestra la vinculación entre

la existencia de un hábitat favorable para el lince ibérico y el uso tradicional del territorio. En los mosaicos M3, M6 y M7 destacan los encinares adeshados y pastizales, formaciones vegetales derivadas del uso tradicional ganadero en la Península Ibérica.

Concretamente, las dehesas en la Península Ibérica se asocian a sistemas agrosilvopastorales de uso fundamentalmente ganadero extensivo con un paisaje heterogéneo donde destaca la presencia de arbolado disperso, principalmente de especies del género *Quercus* (Tenorio *et al.*, 2005).

La elaboración de planes de conservación efectivos para mamíferos carnívoros en un territorio humanizado debe tomar en consideración el componente social, que está íntimamente ligado a los usos tradicionales del suelo. La información aportada en este estudio permite conocer la preferencia de una especie protegida en relación con las actividades que se realizan en el territorio. De esta forma, recomendamos que, al diseñar estrategias y planes de conservación, se tomen en consideración los procesos ecológicos que determinan la estructura del paisaje y que pueden identificarse a través del patrón de fronteras entre sus elementos (hábitats).

Así, no solo se incluyen los procesos ecológicos *per se*, sino que también se considera el uso que la población local hace del territorio. Por lo tanto, esta aproximación a los SDMs, que toma en consideración los procesos ecológicos en base a las preferencias de paisaje estimadas desde el punto de vista de la especie, proporciona un marco idóneo para el acuerdo entre las políticas de conservación de especies y el uso tradicional del territorio, permitiendo el encuentro de grupos sociales con intereses contrapuestos.

⇒ *CONCLUSIONES*

La metodología que aquí se presenta ha demostrado ser una herramienta útil para describir, a nivel de paisaje, las preferencias de hábitat de una especie protegida a una escala espacio-temporal determinada.

Nuestros resultados muestran la relevancia de una interpretación holística, que no solo tenga en cuenta las relaciones especie-hábitat, sino que también incluya las interacciones entre elementos del paisaje, las cuáles son indicadoras del funcionamiento ecológico del territorio. Esto permite una comprensión más amplia de los patrones de distribución de las especies.

Por lo tanto, creemos que el uso de estas interacciones entre elementos del paisaje ayudará a mejorar las estimaciones dadas por los SDMs y, en consecuencia, posibilitará el diseño de acciones de conservación más precisas.

CONCLUSIONES GENERALES

1. El descubrimiento de una nueva población de lince ibérico que hasta el momento había permanecido oculta, abre la posibilidad a la existencia de otras pequeñas poblaciones de baja densidad en zonas donde su presencia ha sido históricamente dudosa (e.g. las sierras de Gata, San Pedro o Ayllón).
2. Esta población se habría mantenido aislada de las dos principales, por lo que podría aportar nuevos haplotipos que ayudasen a atenuar los efectos de la baja diversidad genética que, por ejemplo, se ha demostrado limita la respuesta inmune frente a enfermedades infecciosas. De la misma forma, la existencia de nuevos individuos geográficamente aislados podría proporcionar protección extra frente a los efectos negativos de la estocasticidad demográfica, propia de pequeñas poblaciones.
3. El amplio rango geográfico en que se han localizado las muestras unido a la presumible baja densidad de la población, la hacen susceptible de verse afectada por el conocido efecto Allee. Así, el cálculo de su 'población mínima viable' debería tratarse de una cuestión prioritaria en futuras investigaciones.
4. La CM presenta un amplio territorio (1,023 km²) casi ininterrumpido cuyas condiciones ambientales resultan idóneas para el lince ibérico. Además, el 78% de esta área (797 km²) se encuentra dentro de espacios protegidos de la red Natura 2000.
5. Se ha mostrado la existencia de una menor dependencia trófica de los lagomorfos, sin que ello implique negar la enorme importancia que este recurso trófico tienen para la especie, al ser, éste, el recurso más frecuentemente consumido cuando la disponibilidad de presas es menor. Así, en la CM el lince ibérico presenta un desplazamiento de nicho trófico

hacia el consumo de micromamíferos, con respecto a estudios previos sobre su ecología trófica.

6. El uso de los mosaicos como unidades de organización del paisaje en lugar de los *landcovers*, ha mostrado su utilidad como descriptor de la organización espacial idónea para una especie a escala de paisaje.
7. La incorporación de las interacciones horizontales entre distintos tipos de hábitat en los SDMs ha presentado una capacidad predictiva superior a la esperada por azar y, además, una absorción de varianza relativamente elevada para aquellos modelos que tratan con la complejidad propia de los procesos ecológicos.
8. La perspectiva de paisaje podría aportar información relevante para la planificación de la organización socio-territorial, contribuyendo a solucionar los conflictos existentes entre actores sociales con intereses contrapuestos (e.g. conservacionistas y población local).

BIBLIOGRAFÍA

- Abascal, F, Corvelo, A, Cruz, F, Villanueva-Cañas, JL, Vlasova, A, Marcet-Houben, M, *et al.* (2016) Extreme genomic erosion after recurrent demographic bottlenecks in the highly endangered Iberian lynx. *Genome Biology*, 17:251.
- Albaugh, GP, Iyengar, V, Lohani, A, Malayeri, M, Bala, S, Nair, PP. (1992) Isolation of exfoliated colonic epithelial cells, a novel, non-invasive approach to the study of cellular markers. *International Journal of Cancer*, 52: 347–350.
- Alda, F, Inogés, J, Alcaraz, L, Oria, J, Aranda, A & Doadrio, I. (2008) Looking for the Iberian lynx in central Spain: a needle in a haystack?. *Animal Conservation*, 1-9.
- Aldama, JJ. (1996) Actuaciones para la conservación del lince ibérico en la C.A.M. *Proyecto LIFE*, informe técnico no publicado.
- Araújo, MB, Cabeza, M, Thuiller, W, Hannah, L & Williams, PH. (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve selection methods. *Global Change Biology*, 10: 1618–1626.
- Araújo, MB & Guisan, A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33: 1677-1688.
- Araújo, MB & Pearson, RG. (2005) Equilibrium of species distributions with climate. *Ecography*, 28: 693-695.
- Arnaiz-Schmitz, C, Díaz, P, Ruiz-Labourdette, D, Herrero-Jáuregui, C, Molina, M, Montes, C, *et al.* (2018) Modelling of socio-ecological connectivity. The rural-urban network in the surroundings of Madrid (Central Spain). *Urban Ecosystems*, 21: 1199-1212.
- Austin, MP. (1992) Modelling the environmental niche of plants—implications for plant community response to elevated CO₂ levels. *Australian Journal of Botany*, 40: 615–630.
- Aspinall, R & Veitch, N. (1993) Habitat Mapping from Satellite Imagery and Wildlife Survey Data Using a Bayesian Modeling Procedure in a GIS. *Biological Conservation* 59 (4): 537–43. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90187-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90187-2).
- Aymerich, M. (1982) Etude comparative des régimes alimentaires du Lynx pardelle (*Lynx pardina*) et du chat sauvage (*Felis sylvestris*). *Mammalia*, 46:515-521.
- Baillie, IC, Ashton, PS, Court, MN, Anderson, JAR, Fitzpatrick, EA & Tinsley, J. (1987) Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on tertiary in central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 3 (3): 201-220.
- Barber-Meyer, SM, Mech, LD & White, PJ. (2008) Elk calf survival and mortality following wolf restoration to Yellowstone National Park. *Wildlife Monographs*, 169: 1 – 30.

- Barea-Azcón, JM, Virgós, E, Ballesteros-Duperón, E, Moleón, M & Chiroso, M. (2007) Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1213-1230.
- Beasly, JC, Devault, TL, Retamosa, MI & Rhodes Jr, OE. (2007) A hierarchical analysis of habitat selection by raccoons in northern Indiana. *Journal of Wildlife Management*, 71: 1125-1133.
- Beasley, TM & Schumacker, RE. (1995) Multiple Regression Approach to Analyzing Contingency Tables: Post Hoc and Planned Comparison Procedures. *The Journal of Experimental Education*, 64 (1): 79-93.
- Beerling, DJ, Huntley, B & Bailey, JP. (1995) Climate and the distribution of *Fallopia japonica*: use of an introduced species to test the predictive capacity of response surface. *Journal of Vegetation Science*, 6: 269-282.
- Beltrán, JF & Delibes, M. (1991) Ecología trófica del lince ibérico en Doñana durante un periodo seco. *Acta Vertebrata*, 18 (1): 113-122.
- Beltrán, JF & Delibes, M. (1994) Environmental determinants of circadian activity of free-ranging Iberian lynxes. *Journal of Mammalogy*, 75 (2): 382-393.
- Beltrán, JF, San José, C, Delibes, M & Braza, F. (1985) An Analysis of the Iberian Lynx Predation upon Fallow Deer in the Coto Doñana, SW Spain. [Transactions] XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists, Brussels, September, 961-967.
- Berendse, F, van Ruijven, J, Jogejans, E & Keesstra, S. (2015) Loss of plant species diversity reduces soil erosion resistance. *Ecosystems*, 18: 881-888.
- Bernaldez, FG. (1981) *Ecología y Paisaje*. Blume, Madrid, pp 250.
- Blanco, JC, Barrios, L, González-Oreja, JA, González-Vázquez, JG, Garza, V, Crema, G, et al. (1997) *Inventario, situación y plan de recuperación del lince ibérico en Extremadura*. Consejería de Medio Ambiente, Urbanismo y Turismo. Consultores en Biología de la Conservación.
- Boshoff, AF & Kerley, GI. (2010) Historical mammal distribution data: How reliable are written records?. *South African Journal of Science*, 106 (1-2): 26-33.
- Boscaje, SL. (2000) Actuaciones para la conservación de las poblaciones de lince ibérico *Lynx pardina* en la C.A.M. Informe técnico no publicado.
- Buermann, W, Saatchi, S, Smith, TB, Zutta, BR, Chaves, JA, Milá, B & Graham, CH. (2008) Predicting species distributions across the Amazonian and Andean regions using remote sensing data. *Journal of Biogeography*, 35: 1160-1176.
- Burel, F & Baudry, J. (2001) *Ecología del paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones*. Madrid, España. Ediciones Mundi-Prensa.
- Burnett, C & Blaschke, T. (2003) A multi-scale segmentation/object relationship modelling methodology for landscape analysis. *Ecological Modelling*, 168: 233-249.

- Brotons, L, Thuiller, W, Araújo, MB & Hirzel, AH. (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27: 437-448.
- Brookes, AJ. (1999) The essence of SNPs. *Gene*, 234: 177-186.
- Cabezas-Díaz, S, Lozano, J & Virgós, E. (2009) The decline of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and the Iberian lynx (*lynx pardinus*) in Spain: redirecting conservation efforts. En: Aranoff, JB. (ed.) *Handbook of nature conservation: global, environmental and economic issues*. Nova Science Publishers, 283-310.
- Cabrera, A. (1914) Fauna Ibérica. Mamíferos. *Museo Nacional de Ciencias Naturales*. Madrid.
- Calzada, J, Muñoz, P, Sánchez, A, Palacios, MJ, Dávila, C, Simón, MA, et al. (2007) Estrategia para la Conservación del Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). *Comisión Nacional de Protección de la Naturaleza*.
- Calzada, J & Palomares, F. (1996) Frecuencia de aparición de diferentes restos de conejo en excrementos de lince y zorro. *Acta Vertebrata*, 23: 243-252.
- Cantwell, MD & Forman, RTT. (1993) Landscape graphs: Ecological modeling with graph theory to detect configurations common to diverse landscape. *Landscape Ecology*, 8 (4): 239-255.
- Cardillo, N, Purvis, A, Sechrest, W, Gittleman, JL, Bielby, J & Mace, GM. (2004) Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLOS Biology*, 2 (7): 197.
- Carlsson, N, Jeschke, JM, Lijebäck, N & Kindberg, J. (2010) Long-term data on invaders: when the fox is away, the mink will play. *Biol. Invasions*, 12: 633. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9470-z>.
- Cayuela, L. (2004) Habitat evaluation for the Iberian Wolf *Canis lupus* in Picos de Europa National Park, Spain. *Applied Geography*, 24: 199-215.
- Casas-Marce, M, Soriano, L, López-Bao, JV & Godoy, JA. (2013) Genetics at the verge of extinction: insights from the Iberian lynx. *Molecular Ecology*, 22:5503 – 5515.
- Chávez, C, de la Torre, A, Bárcenas, H, Medellín, RA, Zarza, H & Ceballos, G. (2013) *Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. El jaguar en México como estudio de caso*. Alianza WWF-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chefaoui, RM, Hortal, J & Lobo, JM. (2005) Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian *Copris* species. *Biological Conservation*, 122: 327-338.
- Chefaoui, RM & Lobo, JM. (2008) Assessing the effects of pseudo-absences of predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*, 210: 478-486.
- Clark, JS. (2005) Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters*, 8(1): 2-14.

- Clavero, M & Delibes, M. (2013) Using Historical Accounts to Set Conservation Baselines: The Case of Lynx Species in Spain. *Biodiversity and Conservation*, 22 (8): 1691–1702. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0506-4>.
- Colwell, RK & Futuyma, DJ. (1971) On the measurement of niche breadth and overlap *Ecology*, 52 (4): 567-576.
- Courchamp, F, Clutton-Brock, T & Grenfell, B. (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 (10): 405 - 410.
- Creel, S, Spong, G, Sands, JL, Rotella, J, Zeigle, J, Joe, L, *et al.* (2003) Population size estimation in Yellowstone wolves with error prone noninvasive microsatellite genotypes. *Molecular Ecology*, 12 (7).
- Cruz, A, Matallanas, B, Lobón-Rovira, J, Casanovas, JG, Alonso, G & Arana, P. (2019) Double specific nested PCR and diagnostic SNP assay for species identification in lynx fecal critical samples. *Conservation Genetics Resources*, 11: 173-175.
- Delibes, M. (1977) Ecología y comportamiento alimenticios de Lynx pardina (Temminck, 1824) en el Coto Doñana. en: Delibes, M. (1980). Feeding Ecology of the Spanish Lynx in the Coto Doñana. *Acta Theriologica*, 25: 309-324.
- Delibes, M. (1980) Feeding Ecology of the Spanish Lynx in the Coto Doñana. *Acta Theriologica*, 25: 309-324.
- Delibes, M, Palacios, F, Garzón, J & Castroviejo, J. (1975) Notes sur l'alimentation et la biologie du lynx pardelle (Lynx pardina Temminck, 1824) en Espagne. *Mammalia*, 39: 387-393.
- De Oliveira, ML, do Couto, HTZ & Barbanti-Duarte, JM. (2019) Distribution of the elusive and threatened Brazilian dwarf brocket deer refined by non-invasive genetic sampling and distribution modelling. *European Journal of Wildlife Research*, 65: 21. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1258-6>.
- De Pablo, C & Pineda, FD. (1985) Análisis multivariante del territorio para su cartografía ecológica. Ensayo preliminar en la provincia de Madrid. *Anales de geografía de la Universidad Complutense*, 5: 235-260.
- Di Bitetti, MS. (2012) ¿Qué es el hábitat? Ambigüedad en el uso de jerga técnica. *Ecología Austral*, 22: 137-143.
- Dickman, CR & Doncaster, CP. (1984) Responses of small mammals to Red fox (*Vulpes vulpes*) odour. *Journal of Zoology*, 204(4): 521–531. <http://doi: 10.1111/j.1469-7998.1984.tb02384.x>.
- Din, JU & Nawaz, MA. (2010) Status of the Himalayan lynx in district Chitral, NWFP, Pakistan. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 20 (1): 17-22.
- Dove, CJ & Koch, SL. (2011) Microscopy of feathers: a practical guide for forensic feather identification. *American Society of Trace Evidence Examiners*, 1(1) 15-61.

- Dueñas, M & Peris, S. (1985) *Clave para la identificación de los micromamíferos (Insectívora y Rodentia) del Centro y Sur de la Península Ibérica*. Ediciones Universidad de Salamanca.
- Eden, T & Yates, F. (1993) On the validity of Fisher's z test when applied to an actual example of non-normal data. *The Journal of Agricultural Science*, 23 (1): 6-17.
- Eggermann, J, da Costa, GF, Guerra, AM, Kirchner, WH & Petrucci-Fonseca, F. (2011) Presence of Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in relation to land cover, livestock and human influence in Portugal. *Mammalian Biology*, 76(2): 217-221. <http://doi:10.1016/j.mambio.2010.10.010>.
- Elith, J & Leathwick, JR. (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 677-697.
- Elith, J, Phillips, SJ, Hastie, T, Dudík, M, Chee, YE & Yates, CJ. (2010) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 1-15.
- Elton, C. (1927) *Animal ecology*. Sedgwick and Jackson, Londres, Inglaterra.
- Etter, A. (1991) *Introducción a la Ecología del Paisaje. Un Marco de Integración para los Levantamientos Ecológicos*. Bogotá, Colombia.
- Felicísimo, AM, Gómez, A & Muñoz, J. (2005) Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). En: Schnabel, S & Ferreira, A. (eds.) Sustainability of agrosilvopastoral systems-dehesa. *Advances in GeoEcology*, 37: 231-246.
- Ferrer, M & Negro, JJ. (2004) The Near Extinction of Two Large European Predators: Super Specialists Pay a Price. *Conservation Biology*, 18: 344-349.
- Ferreras, P, Delibes, M, Palomares, F, Fedriani, JM, Calzada, J & Revilla, E. (2004) Proximate and ultimate causes of dispersal in the Iberian lynx *Lynx pardinus*. *Behavioral Ecology*, 15: 31-40.
- Ferreras, P, Travaini, A, Zapata, SC & Delibes, M. (2011) Short-term responses of mammalian carnivores to a sudden collapse of rabbits in Mediterranean Spain. *Basic and Applied Ecology*, 12 (2): 116-124.
- Ferrier, S. (2002) Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here?. *Systematic Biology*, 51: 331-363.
- Ferrier, S & Watson, G. (1997) *An evaluation of the effectiveness of environmental surrogates and modeling techniques in predicting the distribution of biological diversity*. Environment Australia, Canberra, Australia.
- Fielding, AH & Bell, JF. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24 (1): 38-49.
- Floyd, TJ, Mech, LD & Jordan, PA. (1978) Relating wolf scat content to prey consumed. *Journal of Wildlife Management*, 42: 528-532.

- Fordham, DA, Akçakaya, HR, Brook, BW, Rodríguez, A, Alves, PC, Civantos, E, Triviño, M, Watts, MJ & Araújo, MB. (2013) Adapted conservation measures are required to save the Iberian lynx in a changing climate. *Letters*, 3: 899-903.
- Forman, RTT. (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10 (3): 133-142.
- Forman, RTT. (1999) *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. First published, 1995. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forman, RTT & Godron, M. (1986) *Landscape ecology*. New York, United States of America. John Wiley & Sons.
- Frankham, R & Kingslover, JG. (2004) Response to environmental change: adaptation or extinction. En: Ferrier, R, Dieckman, U & Couvet, D (eds.). *Evolutionary Conservation Biology*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 85–100.
- Frey, JK, Lewis, JC, Guy, RK & Stuart, JN. (2013) Use of anecdotal occurrence data in species distribution models: An example based on the white-nosed coati (*Nasua narica*) in the American Southwest. *Animals*, 3 (2): 327-348.
- García, P & Pérez, E. (2016) Mapping of soil sealing by vegetation indexes and built-up index: A case of study in Madrid (Spain). *Geoderma*, 268: 100-107.
- Garrote, G. (2014) Estudio y Conservación del lince ibérico en España, *Tesis Doctoral*. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Zoología.
- Garrote, G & de Ayala, RP. (2015) Assessing unverified observation data used for estimating Iberian lynx distribution. *European Journal of Wildlife Research*, 61 (5): 801-806.
- Garrote, G, de Ayala, RP, Pereira, P, Robles, F, Guzmán, N, García, FJ, *et al.* (2011) Estimation of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) populations in the Doñana area, SW Spain, Using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 355-362.
- Garrote, G, Fernández-López, J, López, G, Ruiz, G & Simón, MA. (2018) Prediction of Iberian lynx road- mortality in southern Spain: a new approach using the MaxEnt algorithm. *Animal Biodiversity and Conservation*, 41 (2): 217–225.
- Gastón, A, Blázquez-Cabrera, S, Ciudad, C, Mateo-Sánchez, MC, Simón, MA & Saura, S. (2019) The role of forest canopy cover in habitat selection: insights from the Iberian lynx. *European Journal of Wildlife Research*, 65: 30.
- Gastón, A, Blázquez-Cabrera, S, Garrote, G, Mateo-Sánchez, MC, Beier, P, Simón, MA & Saura, S. (2016) Response to Agriculture by a Woodland Species Depends on Cover Type and Behavioural State: Insights from Resident and Dispersing Iberian Lynx. *Journal of Applied Ecology*, 53 (3): 814–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12629>.

- Gelman, A & Su, Y. (2018) arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models, R package version 1.10-1. <https://CRAN.R-project.org/package=arm>.
- Gil-Sánchez, JM, Ballesteros-Duperón, E, & Bueno-Segura, JF. (2006) Feeding Ecology of the Iberian Lynx *Lynx pardinus* in Eastern Sierra Morena (Southern Spain). *Acta Theriologica*, 51 (1): 85–90. <https://doi.org/10.1007/BF03192659>.
- Gil-Sánchez, JM, Moral, M, Bueno, J, Rodríguez-Siles, J, Lillo, S, Pérez, J, *et al.* (2011) The use of camera trapping for estimating Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) home ranges. *European Journal of Wildlife Research*.
- Glenz, G, Massolo, A, Kuonen, D & Schlaepfer, R. (2001) A wolf habitat suitability prediction study in Valais (Switzerland). *Landscape and Urban Planning*, 55: 55-65.
- Gompper, ME, Kays, RW, Ray, JC, Lapoint, SD, Bogan, DA & Cryan, JR. (2006) A comparison of noninvasive techniques to survey carnivore communities in northeastern North America. *Wildlife Society Bulletin*, 34 (4): 1142-1151.
- Graells, MP. (1897) *Fauna Mastodológica Ibérica*. Real Academia de Ciencias, Madrid.
- Graham, MH. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Statistical Reports*, 84 (11): 2809-2815.
- Graham, CH, Ferrier, S, Huettman, F, Moritz, C & Peterson, AT. (2004) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 497–503.
- Grilo, C, Moço, G, Cândido, AT, Alexandre, AS & Pretucci-Fonseca, F. (2002) Challenges for the recovery of the Iberian wolf in the Douro river south region. *Revista Biología*, 20: 121–133.
- Grimm, V, Revilla, E, Berger, U, Jeltsch, F, Mooij, WM, Railsback, SF, *et al.* (2005) Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology. *Science*, 310(5750): 987–991. <http://doi:10.1126/science.1116681>.
- Grinnell, J. (1917) The niche relationship of the California Thrasher. *The Auk*, 34: 427-433.
- Gugolz, D, Bernasconi, MV, Breitenmoser-Würsten, C & Wandeler, P. (2008) Historical DNA Reveals the Phylogenetic Position of the Extinct Alpine Lynx. *Journal of Zoology* 275 (2): 201–8. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00428.x>.
- Guisan, A & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan, A & Zimmermann, NE. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Guzmán, JN, Garrote, G, García, P, de Ayala, RP, & Iglesias, MC. (2002) Censo-diagnóstico de las poblaciones de lince Ibérico (*Lynx pardinus*) en España. 2000-2002. En: *Abstract International Seminar on the Iberian lynx*.

- Guzmán, JN, García, FJ, Garrote, G, Pérez de Ayala, R, & Iglesias, MC. (2004) El lince ibérico (*Lynx pardinus*) en España y Portugal. Censo-diagnóstico de sus poblaciones. *DGCN, Ministerio de Medio Ambiente*, Madrid.
- Haberman, SJ. (1973) The Analysis of Residuals in Cross-Classified Tables. *Biometrics*, 29(1): 205–220.
- Hair, JF, Anderson, RE, Tatham, RL & Black, C. (1998) *Multivariate data analysis* (5th ed.). Prentice Hall, New Jersey.
- Harding, EK, Doak, DF & Albertson, JD. (2001) Evaluating the effectiveness of predator control: the non-native Red fox as a case study. *Conservation Biology*, 15 (4): 1114-1122.
- Harrell, FE. (2001) *Regression Modeling Strategies: With Applications to Linear Models, Logistic Regression and Survival Analysis*. Springer, New York.
- Hernández, J & Rodríguez, G. (1988) El Lince Ibérico (*Lynx pardina*) en la Sierra de Gredos. *Boletín Universitario*, 7: 115-117.
- Hernández, PA, Franke, I, Herzog, SK, Pacheco, V, Paniagua, L, Quintana, HL, *et al.* (2008) Predicting species distributions in poorly-studied landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 17: 1353-1366.
- Hijmans, RJ, Cameron, SE & Parra, JL. (2006) WorldClim Global Climate Layers Version 1.4. Disponible en: www.worldclim.org.
- Hortal, J, Roura-Pascual, N, Sanders, NJ & Rahbek, C. (2010) Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*, 33(1): 51–53. <http://doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06428.x>.
- Hutchinson, GE. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Quantitative Biol.*, 22: 415-427.
- IDEM. (1982) Mapa de Vegetación y Usos del Suelo de la Comunidad de Madrid. Actualizado en: febrero de 2019. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Comunidad de Madrid. Accesible en: <https://idem.madrid.org>.
- Iglesias, A & España, AJ. (2010) Rastros y huellas de carnívoros ibéricos. Ediciones Jaguar. Madrid, 350pp.
- James, FC, Johnson, RF, Wamer, NO, Niemi, GJ & Boecklen, WJ. (1984) The Grinnellian niche of the Wood Thrush. *American Naturalist*, 124: 17-47.
- Jamil, T, Ly, A, Morey, RD, Love, J, Marsman, M & Wagenmakers, E. (2017) Default “Gunel and Dickey” Bayes factors for contingency tables. *Behavior Research Methods*, 49(2): 638–652. <http://doi:10.3758/s13428-016-0739-8>.
- JASP Team. (2018) JASP (Versión 0.9)[Computer software].
- Johnson, WE, Godoy, JA, Palomares, F, Delibes, M, Fernandes, M, Revilla, E & O’Brien, SJ. (2004) Phylogenetic and phylogeographic analysis of Iberian Lynx populations. *Journal of Heredity*, 95: 19-28.

- Jungerius, BJ. (2003) Typing single-nucleotide polymorphisms using a gel-based sequencer. *Molecular Biotechnology*, 95 (1): 283-287.
- Kass, RE & Raftery, AE. (1995) Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90(430): 773.
- Kearney, M. (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling?. *Oikos*, 115: 186-191.
- Keating, KA & Cherry, S. (2004) Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *The Journal of Wildlife Management*, 68 (4):774-789.
- Kitpipit, T, Tobe, SS, Kitchener, AC, Gill, P & Linacre, A. (2012) The development and validation of a single SNaPshot multiplex for tiger species and subspecies identification - Implications for forensic purposes. *Genetics*, 6(2): 250-257.
- Kohn, MH & Wayne, RK. (1997) Facts from feces revisited. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 (6): 223-227.
- Kohn, MH, York, EC, Kamradt, DA, Haught, G, Sauvajot, RM & Wayne, RK. (1999) Estimating population size by genotyping faeces. *Proceeding of the Royal Society B*, 266: 657-663.
- Kraus, RHS, Vonholdt, B, Cocchiararo, B, Harms, V, Bayerl, H, Kühn, R, *et al.* (2015) A single-nucleotide polymorphism-based approach for rapid and cost-effective genetic wolf monitoring in Europe based on noninvasively collected samples. *Molecular Ecology Resources*, 15: 295-305.
- Krofel, M, Huber, D & Kos, M. (2011) Diet of the Eurasian Lynx *Lynx lynx* in the northern Dinaric Mountains (Slovenia and Croatia). *Acta Theriologica*, 56: 315-322.
- Kurki, S, Nikula, A, Helle, P & Lindén, H. (2000) Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*, 81 (7): 1985-1997.
- LaRue, P, Bélanger, L & Huot, J. (1995) Riparian edge effects on boreal balsam fir bird communities. *Canadian Journal of Forest Research*, 25: 555-566.
- Le, S, Josse, J & Husson, F. (2008) FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 (1): 1-18.
- Lee, JCI, Hsieh, HM, Huang, LH, Kuo, YC, Wu, JH, Chin, SC, *et al.* (2009) Ivory identification by DNA profiling of cytochrome b gene. *International Journal of Legal Medicine*, 123(2): 117-121.
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments*. Princenton University Press.
- Levins, R. (1975) Evolution in communities near equilibrium. En: Cody, ML & Diamond, JM (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, pp 16-50.

- Llaneza, L, López-Bao, JV & Sazatornil, V. (2012) Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. *Biodiversity and Distributions*, 18: 459-469.
- Llaneza, L, Sazatornil, V & López-Vao, JV. (2018) The importance of fine-scale breeding site selection patterns under a landscape-sharing approach for wolf conservation. *Biodiversity and Conservation*, 27: 1239-1256.
- Long, RA, MacKay, P, Ray, J & Zielinski, W. (2012) Noninvasive survey methods for carnivores. Island Press.
- López-González, CA, Gutiérrez-González, CE & Lara-Díaz, NE. (2011) *Capítulo 6. Carnívoros: inventarios y monitoreo*. En: Gallina, S & López-González, C. (eds.) *Manual de técnicas para el estudio de la fauna*. Volúmen I. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología, A.C. Querétaro, México, 377pp.
- Loveland, TR, Gallant, AL & Vogelmann, JE. (2005) Perspectives on the use of land-cover data for ecological investigations. En: Wiens, JA & Moss, MR (eds.) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge studies in landscape ecology. University Press, Cambridge, pp 120-128.
- Mallinson, J. (1978) Lynxes. European lynx (*Lynx lynx*) and pardel lynx (*Lynx pardina*). En: The shadow of extinction: Europe's Threatened Wild Mammals. MacMillan. London, 141-148pp.
- Manel, S, Dias, JM & Ormerod, SJ. (1999) Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling*, 120: 337-347.
- Margalef, R. (1974) *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, pp 951.
- Martín de Agar, P, de Pablo, C & Pineda, FD. (1995) Mapping the Ecological Structure of a Territory: A Case Study in Madrid (central Spain). *Environmental Management*, 19 (3):345-357.
- Martín, J, Grande, R, Hernando, A, Eliseo, J, Echegaray, J, García-Buendía, P, *et al.* (2007) *Prospección del lince ibérico en los montes del centro de España*. Fundación Abertis. Cantabria, 26pp.
- Mateo, RG, Felicísimo, AM & Muñoz, J. (2011) Species Distributions Models: A Synthetic Revision. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 217-40. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2015.09.003>.
- McCarthy, MA. (2007) *Bayesian Methods for Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Milanesi, P, Breiner, FT, Puopolo, F & Holderegger, R. (2017) European human-dominated landscapes provide ample space for the recolonization of large carnivore populations under future land change scenarios. *Ecography*, 40: 1359-1368.

- Molinari-Jobin, A, Kéry, M, Marboutin, E, Molinari, P, Koren, I, Fuxjäger, C, *et al.* (2012) Monitoring in the presence of species misidentification: the case of the Eurasian lynx in the Alps. *Animal Conservation*, 15 (3): 266-273.
- Monterroso, P, Brito, JC, Ferreras, P & Alves, PC. (2009) Spatial ecology of the European wildcat in a Mediterranean ecosystem: dealing with small-radio-tracking datasets in species conservation. *Journal of Zoology*, 279: 27-35.
- Morris, DW. (1987) Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68 (2): 362-369.
- Morrison, ML, Marcot, B & Mannan, W. (2012) Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. *Island Press*.
- Mumma, MA, Zieminski, C, Fuller, TK, Mahoney, SP & Waits, LP. (2015) Evaluating noninvasive genetic sampling techniques to estimate large carnivores abundance. *Molecular Ecology Resources*, 15: 1133-1144. doi: 10.1111/1755-0998.12390.
- Nájera, F, Sánchez-Cuerda, S, López, G, del Rey-Wamba, T, Rueda, C, Vallverdú-Coll, N, *et al.* (2019) Lynx eats cat: disease risk assessment during an Iberian lynx intraguild predation. *European Journal of Wildlife Research*, 65: 39.
- Northrup, JM, Hooten, MB, Anderson, CR & Wittemyer, G. (2013) Selection functions under a use – availability design. *Ecological Society of America*, 94(7): 1456–1463.
- Nowell, K & Jackson, P. (1996) Wild cats: status survey and conservation action plan. *IUCN/SSC Cat Specialist Group*. Gland, Switzerland.
- O'Connell, AF, Nichols, JD & Karanth, KU. (2011) Camera traps in animal Ecology. *Methods and Analyses*. Springer, 271pp.
- O'Neill, RV, Johnson, AR & King, AW. (1989) A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, 3 (3/4): 193-205.
- Palomares, F. (2001) Vegetation structure and prey abundance requirements of the Iberian lynx: implications for the design of reserves and corridors. *Journal of Applied Ecology*, 38: 9-18.
- Palomares, F, Delibes, M, Revilla, E, Calzada, J & Fedriani, JM. (2001) Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain. *Wildlife Monographs*, 148.
- Palomares, F, Godoy, JA, López-Bao, JV, Rodríguez, A, Roques, S, Casas-Marce, M, *et al.* (2012) Possible extinction vortex for a population of Iberian lynx on the verge of extirpation. *Conservation Biology*, 26:689 – 697.
- Palomares, F, Godoy, JA, Píriz, A & O'Brien, SJ. (2002) Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Molecular Ecology*, 11 (10): 2171-2182.
- Palomo, LJ, Gisbert, J & Blanco, JC. (2007) Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Madrid Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU.

- Papes, M & Gaubert, P. (2007) Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (*Mammalia, Carnicora*) across two continents. *Diversity and Distributions*, 13: 890-902.
- Pearce, J & Boyce, MS. (2006) Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43: 405-412.
- Pedraza, J. (1998) Proyecto de Cartografía de Paisaje de la Comunidad de Madrid. Actualizado el: 23/06/2015. Consejería de Medio Ambiente y Desarrollo Regional. Madrid.
- Peterson, AT. (2003) Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78: 419-433.
- Phillips, SJ, Anderson, RP & Schapire, RE. (2006) Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, SJ & Dudík, M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161:175.
- Pires, AE & Fernandes, ML. (2003) Last lynxes in Portugal? Molecular approaches in a pre-extinction scenario. *Conservation Genetics*, 4(4):525-532.
- Planillo, A & Malo, J. (2017) Infraestructure features outperform environmental variables explaining rabbit abundance around motorways. *Ecology and Evolution*, 1-11. [http://doi: 10.1002/ece3.3709](http://doi:10.1002/ece3.3709).
- Popp, JN, Hamr, J, Larkin, JL & Mallory, FF. (2018) Black bear (*Ursus americanus*) and wolf (*Canis spp.*) summer diet composition and ungulate prey selectivity in Ontario, Canada. *Mammal Research*, 63: 433-441. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0368-y>.
- Prugh, LR, Ritlands, CE, Arthur, S. & Krebs, CJ. (2005) Monitoring coyote population dynamics by genotyping faeces. *Molecular Ecology*, 14: 1585-1596. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02533.x.
- Puig, M, Jofre, J, Lucena, F, Allard, A, Wadell, G & Girones, R. (1994) Detection of Adenoviruses and Enteroviruses in Polluted Waters by Nested PCR Amplification. *Applied and Environmental Microbiology*, 2963-2970.
- QGIS Development Team. (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Foundation Project. Disponible en: <https://qgis.org>.
- R Core Team. (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
- Radosavljevic, A & Anderson, RP. (2014) Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41: 629-643.

- Rathore, P, Roy, A & Karnatak, H. (2019) Modelling the vulnerability of *Taxus wallichiana* to climate change scenarios in South East Asia. *Ecological Indicators*, 102: 199-207.
- Rettie, WJ & Messier, F. (2000) Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23:466-478.
- Rivas, A, Boixader, J, Vargas, A, Pérez, MJ, Serra, R, Asensio, V, *et al.* (2016). Manual de manejo del Lince Ibérico en cautividad. Grupo Asesor de Manejo en Cautividad del Comité de Cría del Lince Ibérico. Programa de Conservación Ex-situ del Lince Ibérico.
- Rivas-Martínez, S. (1982) Memoria del mapa de las series de vegetación de la provincia de Madrid. Escala 1:200,000. Diputación de Madrid. Servicio Forestal, del Medio Ambiente y Contra Incendios.
- Robinson, IH & Delibes, M. (1988) The distribution of faeces by the Spanish lynx (*Felis pardina*). *Journal of Zoology*, 216(4): 577-582. [http://doi: 10.1111/j.1469-7998.1988.tb02453.x](http://doi:10.1111/j.1469-7998.1988.tb02453.x).
- Rodríguez, A. (2002) *Lynx pardinus* Temminck, 1827. Pp: 302-305. En: Palomo, LJ & Gisbert, J. (eds.) *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Rodríguez, A & Calzada, J. (2015) *Lynx pardinus*. The IUCN Red List of Threatened Species. *Version 2015, 2*.
- Rodríguez, A & Delibes, M. (1988) El lince ibérico en España. *Estación Biológica de Doñana*. CSIC, 254 pp.
- Rodríguez, A & Delibes, M. (1990) El lince ibérico (*Lynx pardina*) en España Distribución y Problemas de Conservación. ICONA (antiguo Instituto para la Conservación de la Naturaleza). Madrid, 116pp.
- Rodríguez, A & Delibes, M. (1992) Current range and status of the Iberian lynx *Felis pardina* Temminck, 1824 in Spain. *Biological conservation*, 61(3): 189-196.
- Rodríguez-Jaume, MJ & Mora, R. (2001) Análisis de tablas de contingencia bidimensionales. En: Rodríguez-Jaume, MJ & Mora, R. (eds.) *Estadística Informática: casos y ejemplos con el SPSS*. Universidad de Alicante, Servicio de Publicaciones, p. 13.
- Rodríguez, JL. (1993) *Guía de campo de los mamíferos terrestres de España*. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- Rodríguez, R, Ramírez, O, Valdiosera, CE, García, CE, Alda, F, Madurell-Malapeira, J, *et al.* (2011) 50,000 years of genetic uniformity in the critically endangered Iberian lynx. *Molecular Ecology*, 20: 3785-3795.
- Rodríguez-Varela, R, Tagliacozzo, A, Ureña, I, García, N, Crégut-Bonnoure, E, Mannino, MA *et al.* (2015) Ancient DNA Evidence of Iberian Lynx Palaeoendemism. *Quaternary Science Reviews*, 112: 172-80. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.01.009>.

- Rodgers, TW & Janečka, JE. (2013) Applications and techniques for non-invasive faecal genetics research in felid conservation. *European Journal of Wildlife Research*, 59 (1): 1-16.
- Roldán-Martín MJ, de Pablo, CTL & de Agar, PM. (2003) Landscape mosaics recognition and changes over time: a methodological approach. En: Mander, U & Antrop, M. (eds) *Multifunctional Landscapes Volume III: Continuity and Change*. Wit Press, pp 55–77.
- Rolstad, J. (2005) Landscape ecology and wildlife management. En: Wiens, JA & Moss, MR. (eds) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge studies in landscape ecology, University Press, Cambridge, pp 390.
- Sáez-Gómez, P, Palacios, S & Camacho, C. (2018) Landscape change promotes the emergence of a rare predator-prey interaction. *Food Webs*, 15. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00078>.
- Saito, T & Rehmsmeier, M. (2015) The precision-recall plot is more informative than the ROC plot when evaluating binary classifiers on imbalanced datasets. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118432>.
- Salthe, SN. (1985) *Evolving hierarchical systems: their structure and representation*. Columbia University Press, New York.
- San Miguel, A, Agudín, S & Silvestre, F. (2006) *Capítulo 2: El Lince Ibérico (Lynx pardinus Temminck, 1827). Aspectos básicos de su biología*. En: San Miguel, A. (Coord.) *1ª reimp. Manual para la gestión del hábitat el lince ibérico (Lynx pardinus) y de su presa principal, el conejo de monte (Oryctolagus cuniculus)*. Fundación CBD-Habitat. Madrid.
- Schmitz, MF, de Aranzabal, I & Pineda, FD. (2007) Spatial analysis of visitor preferences in the outdoor recreational niche of Mediterranean cultural landscapes. *Environmental Conservation*, 34 (4): 300-312.
- Schoener, TW. (1970) Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. *Ecology*, 51 (3): 408-418.
- Short, LH. (1978) Analysis of cuticular scales on hairs using the scanning electron microscope. *Journal of Mammalogy*, 59 (2): 261-268.
- Schroeder, B. (2008) Challenges of species distribution modeling belowground. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171: 325-337.
- Simón, M, Gil-Sánchez, J, Ruiz, G, Garrote, G, McCain, E, Fernández, L, *et al.* (2011) Reverse of the Decline of the Endangered Iberian Lynx. *Conservation Biology*, 26 (4): 731-736.
- Simón, MA. (2017) Censo de las poblaciones de lince ibérico, año 2017. Life + Iberlince website. Disponible en: www.iberlince.eu.
- Simón, MA, Gil-Sánchez, JM, G, Ruiz, G, Garrote, G, McCain, EB, Fernández, L, *et al.* (2011) Reverse of the Decline of the Endangered Iberian Lynx. *Conservation Biology*, 26 (4):

731-736.

- Smith, EP. (1982) Niche breadth, resource availability and inference. *Ecology*, 63 (6): 1675-1681.
- Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123.
- Soberón, J & Peterson, AT. (2005) Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2 (0): 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Sobrino, B, Brión, M & Carracedo, A. (2005) SNPs in forensic genetics: a review on SNP typing methodologies. *Forensic Science International*, 154(2): 181-194.
- Sofaer, HR, Hoeting, JA & Jarnevich, CS. (2019) The area under the precision-recall curve as a performance metric for rare binary events. *Methods in Ecology and Evolution*, 10: 565-577. doi: 10.1111/2041-210X.13140.
- Soriguer, RC & Palacios, F. (1994) Los lagomorfos ibéricos: liebres y conejos. En: Curso de Gestión y Ordenación Cinegética. Junta de Andalucía.
- Stockwell, DRB & Peters, D. (1999) The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 2:143-158.
- Taberlet, P, Waits, LP & Luikart, G. (1999) Noninvasive genetic sampling: look before you leap. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(8):323-327.
- Tapia, L, Domínguez, J, Regos, A & Vidal, M. (2014) Using remote sensing data to model European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) occurrence in a highly fragmented landscape in northwestern Spain. *Acta Theoriológica*, 59: 289-298.
- Teerink, B. (1991) *Hair of west European mammals*. Cambridge University Press.
- Tenorio, MC, Juaristi, CM & Sainz-Ollero, H. (2005) *Los Bosque Ibéricos. Una interpretación geobotánica*. 4ª edición. Planeta, Barcelona, España.
- Thomas, CD, Cameron, A, Green, RE, Bakkenes, M, Beaumont, LJ, Collingham, YC, *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145-147.
- Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10: 2020-2027.
- Tobe, SS & Linacre, A. (2010) DNA typing in wildlife crime: recent developments in species identification. *Forensic Science, Medicine and Pathology*, 6(3): 195-206.
- Tobler, MW, Carrillo-Percegué, SE, Leite-Pitman, R, Mares, R & Powell, G. (2008) An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11: 169-178.
- Torre, I, Arrizabalaga, A & Flaquer, F. (2003) Estudio de la distribución y abundancia de carnívoros en el parque natural del Montnegre I el corredor mediante fototrampeo

fotográfico. *Galemys*, 15 (1): 15-28.

- Torres, RT, Silva, N, Brotas, G & Fonseca, C. (2015) To eat or not to eat? The Diet of Endangered Iberian Wolf (*Canis lupus signatus*) in a Human-Dominated Landscape in Central Portugal. *PLoS ONE*, 10 (6): e0129379.
- Troll, C. (1939) Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*, 241-298.
- UICN. (2001) UICN Red List Categories and Criteria. Versión 3.1. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. IUCN. Gland, Switzerland.
- Urra, F, Lozano, J, Fernandes, M, España, AJ & Monterroso, P. (2014) El gato doméstico *Felis silvestris* Schreber, 1777. En: Calzada, J, Clavero, M & Fernández, A. (eds.) *Guía virtual de los indicios de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM). Disponible en: <http://www.secem.es>. (Última visita: 26/04/2019).
- Valente, AM, Rocha, RG, Lozano, E, Ferreira, JP & Fonseca, C. 2015. *Atlas dos Pelos dos Mamíferos Terrestres Ibéricos*. Edições Afrontamento, Universidade de Aveiro.
- Valverde, JA. (1963) Información sobre el lince ibérico en España. Boletín técnico, serie cinegética. Ministerio de Agricultura. Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial. Servicio Nacional de Pesca Fluvial y Caza.
- Valverde, V, Roldán-Martín, MJ, Alonso, G, Pérez, P, Martín de Agar, P & de Pablo, C. (2008) *Análisis de la estructura espacial del paisaje*. En: Maestre, FT, Escudero, A & Bonet, A. (eds.) *Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*. Universidad Rey Juan Carlos, Madrid, España. DYKINSON, S.L.
- Verbyla, DL & Litvaitis, JA. (1989) Resampling methods for evaluating classification accuracy of wildlife habitat models. *Environmental Management*, 13 (6): 783-787.
- Vila, C, Urios, V & Catroviejo, J. (1994) Use of faeces for scent marking in {Iberian} wolves (*Canis lupus*). *Canadian Journal of Zoology*, 72(7213): 374-377.
- Villafuerte, R. (2007) *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758). Ficha Libro Rojo. En: Palomo, LJ & Gisbert, J. (eds). Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad SECEM-SECEMU, pp. 487-491.
- Virgós, E. (1994) Consideraciones sobre la situación del tejón (*Meles meles*) en algunas áreas del centro de la Península Ibérica. *Aegyptus*, 12: 37-40.
- Virgós, E. (2001) Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1039-1049.
- Virgós, E & Travaini, A. (2005) Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation*, 14 (14): 3475-3486.

- Vitousek, PM, Porder, S, Houlton, BZ & Chadwick, OA. (2010) Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20(1):5–15.
- Warton, DI & Shepherd, LC. (2010) Poisson point process models solve the “pseudo-absence problem” for presence-only data in ecology. *Annals of Applied Statistics*, 4(3): 1383–1402. [http://doi: 10.1214/10-AOAS331](http://doi:10.1214/10-AOAS331).
- Webb, JA, Stewardson, MJ & Koster, WM. (2010) Detecting ecological responses to flow variation using Bayesian hierarchical models. *Freshwater Biology*, 55(1): 108–126. [http://doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02205.x](http://doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02205.x).
- Weinstein, MP, Bentivegna, C, Bovitz, P, Harman, CR, Hoke, RA, Howson, U, *et al.* (2015) *Bayesian Inference: Application in Environmental Management and Decision-Making*. Bayesian Methods in Ecology. New Jersey Department of Environmental Protection, pp. 56.
- Wiens, JA & Moss, MR. (2005) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge studies in landscape ecology. University Press, Cambridge, pp 390.
- Wu, J & David, JL. (2002) A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications. *Ecological Modelling*, 153: 7-26.
- Zabía, M & del Olmo, L. (2007) Atlas Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio.
- Zaniewski, AE, Lehmann, A & Overton, JM. (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, 157:261–280.
- Zarnetske, PL, Edwards, TC & Moisen, G. (2007) Habitat classification modelling with incomplete data: pushing the habitat envelope. *Ecological Applications*, 17 (6): 1714-1726.
- Zonneveld, IS (1995) *Land Ecology*. Amsterdam - SPB Academic Publishing, pp 199.

ANEXO 1 – Matriz de correlaciones entre las 17 variables climáticas, fisiográficas y antrópicas consideradas.

	Alt	Arb	DensCarr	Herb	Iso	MaxTwm	MDRange	MinTcm	Pann	Pdriem	Psea	PWetM	RiosDist	Suelo	TannRange	Tmean	Tsea
Alt	1																
Arb	0.3912	1															
DensCarr	0.0512	0.0292	1														
Herb	-0.1580	-0.4283	0.0247	1													
Iso	0.7717	0.3406	-0.0290	-0.2110	1												
MaxTwm	-0.9694	-0.4028	-0.0602	0.1210	-0.7227	1											
MDRange	0.0145	0.1205	-0.0814	-0.1537	0.5055	0.0925	1										
MinTcm	-0.9678	-0.4223	-0.0463	0.1474	-0.8171	0.9750	-0.1209	1									
Pann	0.8912	0.2692	-0.0032	-0.1675	0.6485	-0.8944	-0.1554	-0.8517	1								
Pdriem	0.9525	0.3512	0.0160	-0.1708	0.7750	-0.9561	0.0140	-0.9512	0.9527	1							
Psea	-0.9011	-0.3737	-0.0446	0.1207	-0.7171	0.9277	-0.0124	0.9233	-0.7838	-0.8866	1						
PWetM	0.8837	0.3135	0.0060	-0.1610	0.6624	-0.8879	-0.1204	-0.8562	0.9629	0.9293	-0.7095	1					
RiosDist	0.1016	-0.0531	0.0132	0.0301	0.0197	-0.0891	-0.0314	-0.0908	0.0812	0.0610	-0.0696	0.0770	1				
Suelo	-0.2898	-0.6317	-0.0848	-0.0977	-0.1893	0.3502	-0.0026	0.3463	-0.0994	-0.2168	0.3394	-0.1614	0.0572	1			
TannRange	-0.7859	-0.2808	-0.0802	0.0376	-0.3688	0.8636	0.5594	0.7300	-0.8186	-0.7826	0.7585	-0.7883	-0.0680	0.2914	1		
Tmean	-0.9773	-0.4112	-0.0453	0.1461	-0.7902	0.9902	-0.0360	0.9941	-0.8942	-0.9696	0.9242	-0.8928	-0.0892	0.3283	0.7901	1	
Tsea	-0.9463	-0.4564	-0.0364	0.1515	-0.8140	0.9625	-0.1052	0.9746	-0.8282	-0.9386	0.8976	-0.8498	-0.0483	0.4007	0.7489	0.9747	1

