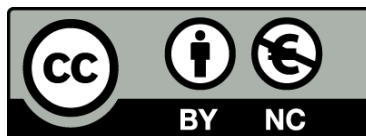




Factors estructuradors d'una comunitat de mesocarnívors en un ambient agroforestal mediterrani

Joan Barrull i Ventura



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial 3.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial 3.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial 3.0. Spain License.**



FACTORS ESTRUCTURADORS D'UNA COMUNITAT DE MESOCARNÍVORS EN UN
AMBIENT AGROFORESTAL MEDITERRANI

J. BARRULL

FACTORS
ESTRUCTURADORS
D'UNA COMUNITAT
DE
MESOCARNÍVORS
EN UN AMBIENT
AGROFORESTAL
MEDITERRANI

JOAN BARRULL VENTURA
2014





Factors estructuradors d'una comunitat de mesocarnívors en un ambient agroforestal mediterrani

Joan Barrull i Ventura

Factors estructuradors d'una comunitat de mesocarnívors en un ambient agroforestal mediterrani

Memòria presentada per
Joan Barrull i Ventura
per optar al títol de
Doctor per la Universitat de Barcelona

Barcelona, setembre 2014

Doctorand
Joan Barrull Ventura

Director
Jordi Ruiz Olmo

Director
Jorge González Casanovas

Director
Miquel Salicrú Pagès

Tutor
Joaquim Gosálbez Noguera



"Aleshores va ser quan va aparèixer la guineu.

- Bon dia- va dir la guineu.

- Bon dia - va respondre educadament el petit príncep..."

" - Qui ets? - va dir el petit príncep -. Ets molt bonica..."

- Sóc una guineu..."

" - Els homes - va dir la guineu- tenen escopetes i cacen. És molt empipador..."

" - Hi ha caçadors, en aquest planeta?"

- No.

- És interessant això! I gallines?"

- No.

- No hi ha res perfecte - va sospirar la guineu."

Antoine de Saint-Exupéry

"Cada espècie és una obra mestra"

Edward O. Wilson

"Les espècies que sobreviuen no són les més fortes, ni les més ràpides, ni les més intel·ligents; sinó aquelles que s'adapten millor al canvi"

Charles Darwin

" El que fem en aquesta vida té el seu ressò a l'eternitat"

Maximus Decimus Meridius

Citació bibliogràfica recomanada:

Barrull J. 2014. Factors estructuradors d'una comunitat de mesocarnívors en un ambient agroforestal mediterrani. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona.

Recommended citation:

Barrull J. 2014. Factors estructuradors d'una comunitat de mesocarnívors en un ambient agroforestal mediterrani. PhD Thesis. University of Barcelona, Barcelona.

Disseny i maquetació: *Isabel Mate Alonso*



TAULA DE CONTINGUTS

▪ Agraïments	iii
▪ Resum	vii
▪ Abstract	ix
1. INTRODUCCIÓ GENERAL	3
1.1. El nínxol: una manera d'explicar la coexistència	4
1.2. Factors configuradors	6
1.2.1. <i>Composició i estructura de la comunitat</i>	7
1.2.2. <i>Biologia de les espècies i disponibilitat de recursos</i>	8
1.3. Factors externs	9
1.3.1. <i>Factors antropogènics: activitat agropecuària i caça</i>	10
1.3.2. <i>Factors antropogènics: control de depredadors</i>	11
1.4. Àrea d'estudi: la Serra del Montsant	14
1.5. Referències	19
2. OBJECTIUS	29
3. INFORME DELS DIRECTORS	33
4. CAPÍTOLS	35
4.1. Factors i mecanismes que expliquen la coexistència en una comunitat de carnívors mediterranis: un estudi integrat basat en càmeres trampa i dieta	39
Resum	40
4.1.1. Introducció	41
4.1.2. Material i mètodes	42
4.1.2.1. <i>Àrea d'estudi</i>	42
4.1.2.2. <i>Captures amb càmera</i>	43
4.1.2.3. <i>Composició de la dieta</i>	44
4.1.2.4. <i>Tractament estadístic</i>	46
4.1.3. Resultats	48
4.1.4. Discussió	52
4.1.5. Agraïments	56
4.1.6. Referències	57
4.2. Selectivitat del control de mamífers depredadors en àrees de caça gestionades: un exemple en ambient mediterrani	63
Resum	64
4.2.1. Introducció	65
4.2.2. Material i mètodes	67



4.2.3. Resultats	69
4.2.4. Discussió i conclusions	71
4.2.5. Agraïments	74
4.2.6. Referències	75
4.3. Estructuració d'una comunitats de carnívors pel control de depredadors: revisió de l'alliberament de competidors	81
Resum	82
4.3.1. Introducció	83
4.3.2. Material i mètodes	85
4.3.2.1. Model matemàtic	85
4.3.2.2. Estudi de simulació: descripció de l'escenari	85
4.3.2.3. Àrea d'estudi	87
4.3.2.4. Monitoratge dels depredadors: disseny i tractament estadístic	89
4.3.3. Resultats	91
4.3.3.1. Resultats de la simulació	91
4.3.3.2. Prediccions del model teòric i consistència amb la gestió d'un escenari real	93
4.3.4. Discussió	95
4.3.5. Agraïments	98
4.3.6. Apèndix	99
4.3.7. Referències	101
4.4. Resposta diferencial d'una comunitat de carnívors al control de depredadors: un estudi observacional espai-temporal	107
Resum	108
4.4.1. Introducció	109
4.4.2. Material i mètodes	111
4.4.2.1. Descripció de l'àrea d'estudi	111
4.4.2.2. Estudi de camp: disseny experimental	112
4.4.2.3. Anàlisi estadística	114
4.4.3. Resultats	115
4.4.4. Discussió	117
4.4.5. Agraïments	119
4.4.6. Referències	120
5. DISCUSSIÓ GENERAL	127
6. CONCLUSIONS	145
7. ANNEX. ARTICLES PUBLICATS (CAPÍTOLS 4.1 a 4.4)	149



AGRAÏMENTS

Portar a terme una tesi és una tasca molt complicada o al menys ho ha resultat per a mi, sobretot quan, com en el meu cas, un comença a fer-la a l'edat en que la majoria ja li queda poc per jubilar-se. Després de molts anys de tenir en el cap aquest projecte, i de no poder-lo dur a terme quan tocava, ara ja està finalitzat i només em cal agrair als que l'han fet possible i m'han acompanyat en aquest llarg i enrevessat camí.

En primer lloc, evidentment, als meus tres directors de tesi, Jordi Ruiz-Olmo, Jorge González-Casanovas i Miquel Salicrú, sens dubte mai hauria estat possible arribar a aquesta situació si no hagués comptat des d'un bon començament amb la seva incondicional ajuda i, per suposat, amb la seva amistat. A Jordi, perquè va creure i confiar en mi des del primer moment, i pel suport prestat des de llavors en el seguiment del treball que aquí es presenta, la seva experiència acumulada fa que qualsevol conversa amb ell sigui una lliçó. A Jorge, li dec la idea inicial del treball, va posar els seus coneixements sobre el tema i les seves experiències prèvies a la meva disposició, obrint-me les portes de les relacions interespecífiques, la dinàmica de poblacions i els models matemàtics, fent que la meva ànima de zoòleg es transformés una mica en ecòleg. A Miquel, li estaré eternament agraït per il·lusionar-se amb els meus projectes i per ajudar-me a convertir les meves dades d'història natural en nombres útils per el mètode científic, la seva incansable capacitat per comentar, suggerir i resoldre dubtes i la seva infatigable disposició a solucionar problemes més enllà de la seva obligació i en moments difícils, ha estat senzillament, si això pot ser resumit en una única paraula, increïble.

A Joaquim Gosàlbez, perquè va acceptar de bon grat fer-me de tutor i pels coneixements transmesos en les xerrades a l'espai del departament que em va facilitar on hi vaig enterrar, còmodament, alguns anys de la meva vida.

A Juan Carlos Blanco, pel seu entusiasta compromís des de l'inici en facilitar-me la seva tesi, i per haver solucionat ràpida i àmpliament tots els dubtes que li vaig plantejar, i, a més, per les animades converses epistolars sobre guineus que hem mantingut.

A Jesús Herranz, que va facilitar-me la seva tesi a l'inici del projecte i em va orientar en alguns dubtes.



A David Macdonald, referent mundial de l'estudi de les guineus, per solucionar alguns dubtes que van sorgir al llarg del treball, i per participar de manera entusiasta en els meus projectes.

A Josep Palet, naturalista i amic amb majúscules, perquè ha estat, és i serà imprescindible. M'ha fet costat en tot moment treballant sempre molt dur, més del que calia rastrejant, recol·lectant, processant i analitzant excrements. Infatigable i animós, li agraeixo de tot cor la seva inestimable ajuda i dono gràcies a l'atzar que els nostres camins s'hagin creuat.

A Àlex Segrove, bon amic, artista i filòsof, per l'assortiment de idees, no sempre científiques, facilitades per la màgia de la seva cuina. Amb una paciència infinita fa suportar que casa seva es convertís en zona d'intendència, refugi i cau de naturalistes bruts, suats i famolencs.

A Mireia Vilamala i David Martra, col·laboradors i bons amics, per la molta paciència que sempre han tingut amb mi i per proporcionar-me una bona companyia en múltiples sortides de camp.

A Mario Carrascal, Gemma Ferré, José Luis Sal i Laura Chicharro, els amics de tota la vida, amb els que tants bons moments he compartit, perquè sempre m'han fet costat deixant-se arrossegar amb paciència i resignació per la il·lusió dels meus projectes sense demanar res a canvi. No va importar si la distància era gran o la freqüència de les nostres trobades escassa, sempre us vaig sentir a prop i us portava amb mi, amb l'alegria de saber que ara ens acompanyen els petits Jordi i Daniel, a qui provarem d'educar entre tots en el respecte a la natura i a les seves bestioles.

A Elena Marcos, per fer-me partícip dels seus coneixements sobre maneig d'animals i per obrir-me, sense objeccions, la porta de casa seva on sempre he estat ben rebut. Les seves innombrables mostres d'afecte, les reconfortants converses, les trobades i les rialles, han fet de la seva coneixença una experiència inoblidable. Em sento immensament afortunat per haver-te conegut amiga.

A Josep Guillén, "Pepe", per posar a la meua disposició la seva dilatada experiència amb animals salvatges i captius, a més d'aportar tot tipus de dades inèdites sobre l'alimentació i la reproducció dels animals dels quals ha tingut cura.



A Jaume Sañé, expert naturalista i director de programes i reportatges de naturalesa per a la televisió, per aportar valuoses dades i material, i per posar a la meva disposició el mitjà televisiu per divulgar les meves recerques....treballar amb tu, tot un plaer.

A Yaiza Artigues, Linda Gardner i Jordi Casinos, pels encertats consells i infinita paciència en la resolució dels múltiples dubtes, en la llengua de Shakespeare i Darwin, que em sorgien a altes hores de la matinada en la redacció dels articles científics que donen suport a aquesta tesi.

A Miguel Rodríguez, company docent perquè la seva generositat i confiança en mi, va permetre'm conciliar el meu horari laboral amb realització del Màster en Biodiversitat Animal, pas previ i imprescindible per fer la tesi. També a tota la resta de companys docents que d'una manera o altra s'han implicar en aquest projecte. Als meus alumnes de tots els temps que durant tres trimestres suporten punts de vista i idees personals sobre ecologia; no sé si hauré assolit un balanç just entre el rigor i la claredat dels arguments, entre l'atractiu dels exemples i la importància dels temes exposats, esperant que siguin accessibles a ells i sense degradar-los ni convertir-los en trivialitats.

A Assumpció Freixes, dona inquieta i vital, treballadora incansable, la meva tieta més jove, que s'ha involucrat en el projecte facilitant generosament tot l'esquer necessari per al trampeig fotogràfic.

A Pere Llopart, per facilitar-me la consulta dels arxius històrics dels Serveis Territorials de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya a la província de Tarragona.

A José Antonio Fuentes, amic i bon caçador, per proporcionar-me tot tipus de dades, sempre des de la seva visió ecològica i racional de la caça. Si hi hagués més gent com ell en el seu col·lectiu, moltes coses serien diferents.

A Àngel Grau, persona de camp, caçador i paranyer retirat, per les llargues converses que hem tingut, tenim, i esperem tenir, sobre tot tipus d'animals, i per facilitar-nos la consulta dels seus paranys i estris de cacera.

A Martí Barrull de *cal Sereno*, el meu tiet, caçador i paranyer que ha facilitat material i informació, i m'ha ajudat en tot moment.



A Josep M^a Barrull i Joan Barrull de *cal Panderillo*, i altres paranyers més que volen restar a l'anonimat, per aportar les dades, facilitades per unes bones cerveses, que no es registren en els qüestionaris oficials de l'Administració. Val a dir que, malgrat ser la d'ovella negra dins d'una família de caçadors i paranyers, ser fill de qui sóc m'ha obert moltes portes i m'ha facilitat molta informació no contrastable que d'altra banda hagués estat impossible d'aconseguir.

Als meu pares, per raons obvies i en realitat per tot. Al pare, Joan Barrull de *cal Sereno*, home senzill com tots els lligats a la terra, pagès, caçador i paranyer, li vull agrair tota la ciència i la saviesa que m'ha ensenyat, i que en cap universitat s'aprèn. A la mare, Montserrat Ventura, de la que sempre he rebut un suport incondicional i una paciència infinita en tots els meus alts i baixos, per fer de mi una prioritat de la seva vida.

Finalment, a Isabel Mate, la meva amiga que es va convertir en l'amor de la meva vida, per navegar al meu costat en un oceà de dificultats, perquè ha posat els meus capricis per davant de les seves necessitats, perquè ha sigut la xarxa quan he caigut i perquè m'ha agafat de la mà al caminar. La meva esposa ha fet bandera seva la tornada de la cançó:

*Por ti mi vida empeño
por un momento de verte sonreír
por ti mi alma vendo
a cambio del tiempo que necesitas para ser feliz.*

A tots moltes gràcies.



RESUM

En gestió i conservació resulta d'interès comprendre els mecanismes que regulen l'estructuració o condicionen la dinàmica de les comunitats. Amb la informació que proporcionen 842 fotografies de càmeres trampa i 8.175 excrements, hem estudiat els factors que afavoreixen la coexistència d'una comunitat de mesocarnívors formada per teixons *Meles meles* (Linnaeus, 1758), guineus *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), i fagines *Martes foina* (Erxleben, 1777) en un entorn agroforestal mediterrani de la Península Ibèrica. Amb ocupació àmplia i simultània de l'espai i amb activitat conjunta en una àmplia franja horària (bàsicament nocturna i crepuscular), els carnívors diferencien la seva estratègia en funció de la disponibilitat de recursos. A l'estiu, amb recurs d'origen vegetal abundant i de fàcil accés, els solapaments en els patrons de dieta i d'activitat són elevats, i l'elusió temporal al competidor superior permet la utilització conjunta de les mateixes parcel·les. Amb menys recursos de fàcil accés a la tardor (encara que suficients), el manteniment del solapament alimentari es compensa amb l'elusió i la reducció en el solapament de l'activitat. A hivern i primavera, la diferenciació en el comportament de resposta es posa de manifest en la substitució parcial del recurs d'origen vegetal. La diferenciació en les dimensions de nínxol s'ha relacionat amb la complementarietat, les capacitats i necessitats diferencials de cada una de les espècies i amb la seva biologia. Els comportaments de resposta observats són compatibles amb l'estructura jeràrquica dels carnívors, teixó: guineu: fagina.

L'activitat cinètica ha incidit significativament a les comunitats de mesocarnívors en les últimes dècades. El control de depredadors s'ha emprat per reduir la pressió depredadora sobre les espècies més sensibles o de major interès. Tot i la generalització d'aquesta pràctica, són pocs els estudis previs sobre els carnívors de mida mitjana, en els que s'hagi avaluat la seva conveniència. Per omplir aquest buit, s'ha avaluat l'efecte del control de depredadors utilitzant el model de competència de Lotka-Volterra, però amb la incorporació de dos factors addicionals, l'extracció i la immigració. Els resultats obtinguts en l'estudi de simulació han permès explicar els efectes del control en múltiples escenaris i han revelat que els factors que afecten en major mesura a la dinàmica de la població són la taxa intrínseca de creixement, i la intensitat i l'arquitectura de l'extracció. El comportament predit en el model és compatible amb els resultats observats a la Serra de Montsant, on el control de depredadors s'aturà a partir de la temporada de caça 2006-2007 i en anterioritat la gestió dels vedats era amb control en algunes zones i sense control en altres. Amb intensitat de control moderada, la guineu (amb major taxa de creixement intrínsec) va incrementar la població, el teixó (amb menor taxa de creixement intrínsec) la va reduir, i la fagina (amb una taxa de creixement



intrínsec intermèdia) va presentar una resposta diferencial, depenent de l'estructura d'extracció. El contrast de resultats obtinguts a les zones amb i sense control, quan aquest s'ha aturat, ha posat de relleu que en un període de tres anys, el teixó (135%) i la fagina (285%) han recuperat i la guineu (-10%) ha retrocedit. Pel hàbitats, el teixó va recuperar en primera instància les parcel·les en les que predomina el conreu, el segueixen les parcel·les amb predomini de matollar i més lentament les parcel·les boscoses. La fagina, va recuperar primer les parcel·les amb predomini de bosc, i després les de matollar i conreu. La guineu va mantenir les parcel·les amb predomini de matollar i va retrocedir lleugerament a bosc i a conreu. Les preferències observades s'han relacionat amb la capacitat de satisfer les necessitats bàsiques d'alimentació, protecció i equilibri amb els competidors.



ABSTRACT

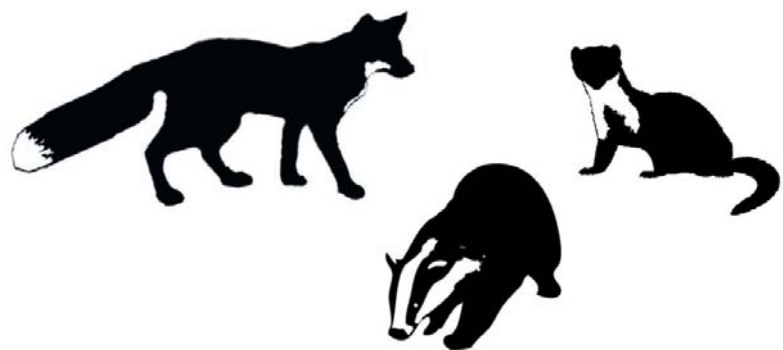
Understanding the mechanisms that regulate assemblage organization or influence the dynamics of communities is of interest for conservation and management. Using information provided by 842 camera-trap photos and 8,175 scats, we studied the factors that favour the coexistence in a mesocarnivores community consisting of European badgers *Meles meles* (Linnaeus, 1758), red foxes *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) and stone martens *Martes foina* (Erxleben, 1777) in a Mediterranean, agroforestry environment in the Iberian Peninsula. With extensive, simultaneous occupation of the space, and simultaneous activity during a broad time period (basically nocturnal and crepuscular activity patterns), the carnivores displayed different strategies depending on the availability of resources. In summer when plant resources were abundant and easy to access, there was a high overlap in patterns of diet and activity, and the temporal avoidance of the superior competitor allowed joint use of the same plots. In autumn, when there were fewer resources (although still sufficient) that were harder to access, the maintenance of food overlap was compensated for by avoidance and a reduction in overlapping activity. In winter and spring, the differentiation in response behaviour was evident in the partial substitution of plant resources. Differentiation in niche dimensions has been linked to complementarity, the differential needs and capacities of each species, and their biology. Differentiation in response behaviour was compatible with the hierarchical structure of the carnivores: European badger; red fox; stone marten. The hunting activity has significantly affected mesocarnivores community in recent decades. Predator control has historically shaped management towards minimising predator pressure on sensitive species or greater interest. Despite widespread use, few studies of medium-sized carnivores have evaluated such control. To fill this void, we studied the effect of control using the Lotka–Volterra competition model, but with two additional factors: removal and immigration. The results obtained in the simulation study enabled explain the effects of control in multiple scenarios and revealed that the most significant factors affecting population dynamics are intrinsic growth rate, and predator removal intensity and structure. The behavior predicted in the model is consistent with the results observed in the Sierra de Montsant, where predator control stopped from hunting season in 2006-2007 and prior preserve management was with control in some areas and without control in others. The red fox (which presented the highest intrinsic growth rate), can show population increases even under moderate intensity control, whereas the population of European badger (with a lower intrinsic growth rate), and the stone marten (with an intermediate intrinsic growth rate) presented a differential response, depending on the removal intensity and structure employed.



The recovery or regression sequence was observed over time in an area where there had previously been control, and was compared with the point of reference provided by an uncontrolled area. The results show the recovery of European badgers (135%) and stone martens (285%), and the regression of red foxes (–10%) when control is halted. Monitoring the different habitats, European badgers recover first on cultivated land, then scrubland and more slowly in forest. Stone martens recover first in forest, and then scrubland and cultivated land. In contrast, red foxes maintain their numbers in scrubland, and decline slightly in forest and on cultivated land. The observed preferences have been associated with the capacity to meet basic needs of food, protection and balance with competitors.



1. INTRODUCCIÓ GENERAL



1. INTRODUCCIÓ GENERAL

Les espècies coexisteixen. Aquesta frase de tres paraules és seductorament simple, però és una descripció molt precisa de la natura. En condicions naturals, és gairebé impossible, per no dir impossible del tot, trobar un organisme que visqui sense cap interacció amb membres d'altres espècies. El fet és que en la Terra, des de l'aparició de la vida, han conviscut milions d'espècies diferents i, des de sempre, tots els organismes estan o han estat d'una manera o altra, enredats en un teixit de relacions amb altres organismes diferents. En aquest sentit, és apropiat dir que la coexistència és l'essència de la vida en el nostre planeta (Tokeshi 1999) i, per tant, la coexistència de les espècies és un tema central en l'ecologia de les comunitats, amb implicacions per als diversos aspectes de l'organització de la pròpia comunitat.

En la Grècia antiga, un deixeble d'Aristòtil, Teofrast d'Ereso (371–287 a.C.) ja va reconèixer l'existència de comunitats animals i vegetals. La comunitat, entesa com una combinació de poblacions d'espècies que es presenten juntes en el espai i en el temps (Begon *et al.* 1999), és més que una simple col·lecció: és la seva suma de poblacions, més la xarxa d'interaccions existents entre elles. De la mateixa manera que les poblacions presenten propietats que ultrapassen a les dels individus que les formen, la comunitat presenta propietats emergents que no tenen les poblacions específiques que la configuren. Els límits a les similituds de les espècies competidores, l'estabilitat de la xarxa tròfica davant pertorbacions, les taxes de fixació d'energia, les eficiències, les diversitats, les estructures en gremis, i les etapes de successió, entre d'altres, són exemples de propietats emergents (Fig. 1).

Una de les principals fites de l'ecologia consisteix en determinar si existeixen patrons repetitius en les propietats emergents de les comunitats, fins i tot quan s'observen diferències en les espècies que es troben agrupades. El reconeixement dels patrons porta alhora a l'establiment d'hipòtesis sobre les seves causes, la construcció de models predictius i la corroboració de la concordança de les prediccions realitzant noves observacions a la natura. Qualsevol estudi d'una comunitat es converteix en un repte molt desafiant, degut fonamentalment a la complexitat en les interaccions, a la dificultat en caracteritzar de forma quantitativa els paràmetres del model, i a que, fins i tot amb un volum de dades enorme, la informació pot ser incompleta o fragmentada. En aquest marc, les respostes inicials solen ser descriptives o deductives amb models molt simplificats, i, amb més coneixement, el treball s'orienta a alleugerir les restriccions imposades per la necessitat de simplificar i entendre.



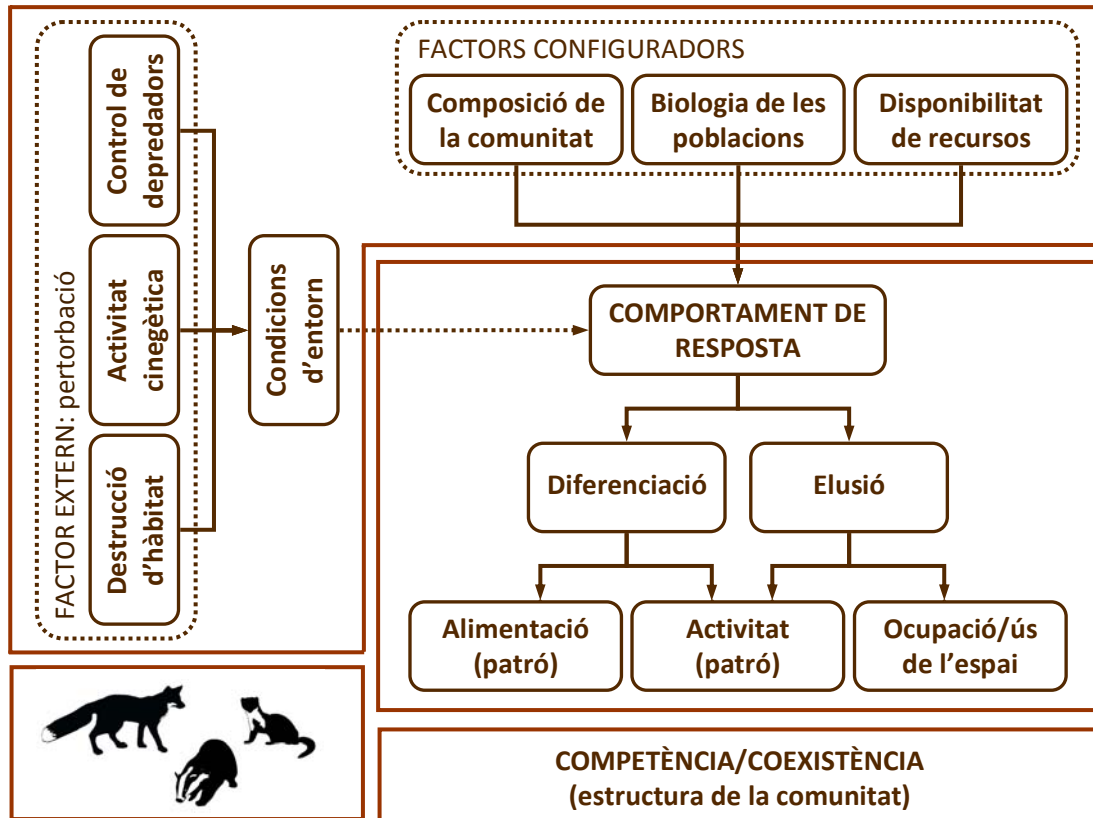


Figura 1. Estructura bàsica de comunitat a la Serra de Montsant

En l'àmbit descriptiu i també inferencial, el primer pas sol orientar-se a la recerca de patrons en la composició i estructura, i el primer element de subjectivitat es troba en l'abast abstracte de la comunitat. Les comunitats rarament estan ben definides i es converteixen de manera gradual unes en altres. La natura i el funcionament dels ambients naturals és canviant, o al menys està en equilibri dinàmic (Wolda 1989), i, per tant, la composició i estructura de les comunitats canvia en les dimensions temporal i espacial; així, doncs, qualsevol estudi es redueix, en essència, a una visió d'una porció major. A nivell pràctic, una comunitat és reconeguda i definida en diferents escales o nivells, totes igualment legítimes dins d'una jerarquia en abast, espai i temps. En la dimensió temporal, no es pot oblidar la possible successió per l'efecte de la substitució i l'adaptació, fins arribar a l'estabilitat (clímax).

1.1. El nínxol: una manera d'explicar la coexistència

El nínxol és un concepte ecològic que impregna tota la ciència de l'ecologia. A causa del seu caràcter abstracte ha donat peu a la possibilitat de diferents interpretacions que en realitat han coexistit fins a l'actualitat (veure revisió de Chase i Mathew 2003) i, curiosament, aquesta situació una mica confusa al llarg del temps no ha donat lloc a un argument



convinent en contra del seu ús continu en l'ecologia. El primer cop que el mot "nínxol ecològic" va aparèixer, va ser en un treball sobre marietes escrit per Johnson (1910), fa més d'un segle. Posteriorment, el terme va ser desenvolupat de forma independent per Grinnell (1917, 1924) i Elton (1927), que el van fer servir de manera lleugerament diferent, però sempre girant el concepte al voltant de la idea d'un "lloc" que una o més espècies poden ocupar. Gause (1934), amb el seu principi d'exclusió competitiva, situa el concepte de nínxol en un context més ampli: dos espècies amb nínxols idèntics no poden coexistir de forma indefinida. La visió moderna de nínxol es basa en la idea original de Hutchinson (1957), que s'ha establert com a base conceptual en ecologia. Segons aquest autor el nínxol es pot entendre com un *hipervolum n-dimensional*, on n correspon al nombre de factors ambientals importants per a la supervivència i reproducció d'una espècie. Aquest hipervolum el va anomenar *nínxol potencial* de l'espècie i defineix les condicions físiques sota les quals una espècie pot viure, en absència d'interaccions amb altres espècies. Per tant, factors abiòtics del medi ambient, com ara la temperatura, la humitat, la intensitat de la llum o la salinitat, es combinen amb factors biòtics, com ara els tipus d'aliments i la mida, per definir un hipervolumen on cada eix correspon a un factor. Tot i així, Hutchinson va reconèixer que les interaccions amb altres espècies poden limitar els ambients en els que pot viure un organisme, i en tenir en compte aquestes circumstàncies restrictives es refereix a *nínxol efectiu* i el defineix com la porció del nínxol potencial que ocupa una espècie quan es troben presents competidors, paràsits i depredadors. Aquesta és una de les maneres més explícites d'afirmar que el nínxol potencial d'una espècie rara és la vegada que es pot fer servir plenament en un moment donat del temps o en un lloc determinat de l'espai.

Si bé el concepte de nínxol de Hutchinson pot ser comprès intuïtivament, salvant la dificultat de visualitzar un *hipervolumen n-dimensional*, com a mínim operativament ha estat difícil d'aplicar a les dades empíriques d'una manera significativa. Això ha portat a una representació més pragmàtica del nínxol basada en corbes d'utilització de recursos en les dimensions de major interès: hàbitat, alimentació i temps, fonamentalment. Amb aquest nou enfocament, la superposició entre les corbes d'utilització corresponents a dues espècies s'associa amb els coeficients de competència descrits en els models de Lotka-Volterra, entre d'altres (MacArthur i Levins 1967, May 1973). En aquest marc, la coexistència es relaciona amb la diferenciació en la utilització de recursos i, en conseqüència, amb la separació de nínxols. Aquest enfocament es basa en: a) el nivell de competència interespecífica s'equipara amb el grau de solapament en la utilització dels recursos; b) la distribució normal és la forma en la que es modelen totes les corbes d'utilització de recursos; c) la simetria dels coeficients de



competència; i d) el canvi evolutiu no es contempla com a possibilitat. Amb posterioritat s'han examinat de manera crítica aquests punts (Tokeshi 1999), arribant a la conclusió que: a) en determinades situacions, el grau de solapament en l'ús dels recursos pot estar poc correlacionat amb la intensitat de la competència (Mahdi *et al.* 1989); b) les corbes d'utilització de recursos no sempre segueixen una distribució normal (Roughgarden 1974); c) la asimetria en la relació de competència és un fenomen comú en la natura, i en conseqüència és molt més realista (Palomares i Caro 1999, Donadio i Buskirk 2006); i, d) els nous models amb variació del fenotip per evolució, en general, condueixen a valors de similitud substancialment més grans que en el model estàtic (Slatkin 1980, Case 1982, Taper i Case 1985). Recuperant el concepte de nínxol multidimensional de Hutchinson (hipervolum), Tokeshi (1999) afegeix la component evolutiva a les dimensions ecològiques.

En comunitats en les que les poblacions es troben en alta densitat i els recursos són limitats, la coexistència s'ha associat, en una primera aproximació, a la diferenciació de nínxol. Amb aquest plantejament, a causa del procés d'exclusió competitiva, caldria esperar que dues espècies prou similars no poguessin coexistir de manera estable (MacArthur i Levins 1967). La realitat sol ser més complexa, ja que el resultat del procés de competència es manifesta en la coexistència de les espècies, les quals eviten el solapament modificant el volum de l'espai ecològic inicialment establert a cadascuna d'elles (Chesson 2000, Chase i Leibold 2003). Les interaccions competitives, que solen ser de naturalesa asimètrica, ocasionen la reducció en els nivells dels recursos, afecten a ambdues espècies, i, en l'extrem, poden impedir l'accés al recurs de l'individu competidor (Amarasekare 2009). Així, l'estructuració i la coexistència requereixen ser explicades per la separació en l'ús dels recursos, i, amb els mateixos recursos, per la diferenciació en els comportaments de resposta (Tuytens i Macdonald 2000, Barrull *et al.* 2014). Per aconseguir respostes satisfactòries a nivell global, l'anàlisi requereix considerar com a mínim les quatre dimensions de major interès que s'associen al nínxol ecològic: els enemics naturals, l'espai, el temps i els recursos (Chesson 2000).

1.2. Factors configuradors

Les espècies s'estructuren espontàniament, primer sobre una matriu inert del medi físic, i després sobre el substrat constituït per espècies ja existents. El resultat final són els assemblatges d'espècies diferents que interactuen immerses en una matriu fisicoquímica i climàtica amb una història més o menys llarga de coexistència en una mateixa àrea (Soberón 2013). El procés de formació i manteniment de les comunitats integra els components ambientals, biològics i històrics. Tradicionalment, l'ecologia de comunitats ha centrat l'atenció



en la diversitat d'espècies, i, en conseqüència, els esforços s'han orientat a identificar les forces exògenes i endògenes que condueixen a les comunitats a ser més o menys diverses, a determinar com i en quina mesura les interaccions entre espècies limiten el nombre d'espècies que poden coexistir, i a reconèixer els patrons que emergeixen d'aquestes interaccions entre espècies (Loreau 2009).

1.2.1. Composició i estructura de la comunitat

La composició i l'estructura de la comunitat es caracteritza per la riquesa d'espècies, l'abundància i la seva diversitat. El nombre d'espècies (riquesa) proporciona una primera aproximació de la composició de la comunitat, el nombre total d'individus de la població (abundància) informa de la seva grandària, i la diversitat (abundància relativa de les espècies) es relaciona amb la possibilitat d'interacció interespecífica. El funcionament canviant dels ambients naturals explica la variació d'aquests indicadors en les dimensions espacial i temporal. En aquest sentit, els gradients latitudinals i els cicles temporals són els patrons més reconeguts. Tanmateix, el marc de referència i la capacitat d'observació condicionen també el valor d'aquests indicadors.

El patró temporal evolutiu de la riquesa d'espècies està determinat en última instància per l'equilibri entre els processos de especiació i d'extinció. En temps ecològic, i en entorns limitats, la consideració es pot ampliar a la dinàmica local de la immigració i l'extinció. L'abundància de les espècies i l'estructura de la comunitat en termes d'abundància relativa de cada una d'elles s'ha relacionat amb els factors que dominen l'ecologia de les poblacions. Quan un o pocs factors dominen l'ecologia de la comunitat, és d'esperar una estructura amb poques espècies abundants i moltes espècies rares. Els models geomètric i logarítmic caracteritzen aquestes estructures. Amb intervenció de més factors, la subdivisió del nínxol per a coexistir afavoreix estructures amb moltes espècies amb densitats intermèdies i poques amb molta o poca densitat. En aquest cas, el model log-normal en caracteritza l'estructura. Finalment, amb forta competència i molta segregació, els models "*broken stick*" caracteritzen les comunitats amb estructures que tendeixen a l'equilibri (May 1975, Taylor 1978, Sugihara 1980). La distribució relativa d'abundància d'espècies s'ha caracteritzat també amb indicadors de diversitat. Les comunitats que s'ajusten als models geomètric o logarítmic són pobres en diversitat, les comunitats que s'ajusten al model log-normal presenten una diversitat intermèdia i les comunitats que s'ajusten al model "*broken stick*" presenten una alta diversitat (Magurran 2004).



La informació tridimensional que proporcionen la riquesa, l'abundància i la diversitat permet avaluar la complexitat de la comunitat. Les comunitats complexes presenten riquesa, abundància i diversitat altes; per contra, les comunitats poc complexes presenten valors baixos en un o més d'aquests indicadors. A escales més locals, les característiques i l'heterogeneïtat de l'hàbitat, juntament amb la dispersió i les interaccions entre els diferents organismes expliquen en part la complexitat i condicionen l'estructura d'una comunitat.

1.2.2. *Biologia de les espècies i disponibilitat de recursos*

El creixement i el desenvolupament de les poblacions s'ha relacionat amb la capacitat de reproducció (potencial biòtic) i amb el fre provocat per les interaccions i les limitacions de l'entorn (resistència ambiental). En conseqüència, el creixement s'ha vinculat amb la natalitat, la mortalitat, la immigració i la emigració (Begon *et al.* 1999). El caràcter dinàmic d'aquesta relació s'explica pels canvis i limitacions de l'entorn. Sense factors limitants, la natalitat i la mortalitat teòrica (potencial) depenen en exclusiva de la capacitat reproductiva i de l'envelliment fisiològic. En entorns naturals, la capacitat de càrrega del medi, la competència, les malalties i els paràsits, entre d'altres, fan que la natalitat ecològica o real es redueixi i la mortalitat ecològica (real o efectiva) augmenti.

La competència entre espècies és un fenomen que s'ha descrit i caracteritzat a la literatura: les espècies comparteixen els mateixos recursos; els recursos compartits són escassos; i, les espècies involucrades es veuen afectades negativament per les altres durant el procés de l'obtenció de recursos (Hassell 1988, Tokeshi 1999). En condicions controlades de laboratori, la competència entre espècies és un fenomen que s'ha pogut observar, analitzar i experimentar (Gause 1934, Crombie 1946, Park 1948, 1954, Keddy 1989). Tanmateix, en entorns naturals, la competència ha resultat ser un fenomen difícil d'estudiar (Connell 1961), especialment en grans contextos d'espai/temps (Heske *et al.* 1994). La seva existència i els seus efectes no són fàcilment avaluables en aquestes circumstàncies i per aquest motiu els estudis s'han focalitzat en l'anàlisi amb sistemes model (Amarasekare 2003). En aquest entorn, la competència s'ha relacionat amb la reducció de la densitat de població d'ambdues espècies (Connell 1961, Hairston 1980, Heske *et al.* 1994), el desplaçament del competidor inferior (Tilman *et al.* 1981) i amb interaccions agressives (Polo-Cavia *et al.* 2011). Seguint aquesta argumentació, la coexistència estable requereix que les espècies tinguin diferències ecològiques en les dimensions del nínxol (Amarasekare 2009).

La competència i la coexistència són com dues cares de la mateixa moneda. D'acord amb la regla de la competència per explotació, quan dos o més espècies es veuen limitades pel



mateix recurs, l'espècie que pot mantenir una taxa de creixement positiva en el nivell més baix dels recursos exclourà a totes les altres espècies (Tilman 1982). Per contrarestar aquests efectes les espècies adapten el seus comportaments de resposta. Ocupant el mateix espai, la diferenciació en la utilització dels recursos es produeix en el tipus de recurs, i en quan i on se'n fa l'ús (Chesson 2000). Identificar comportaments de resposta diferencial i comprendre els mecanismes subjacents que els guien permet entendre l'estructuració de les comunitats.

1.3. Factors externs

Des de la perspectiva ecològica les pertorbacions es relacionen amb els esdeveniments discrets en el temps que eliminen organismes (Townsend i Hildrew 1994) o produeixen canvis en l'estructura de la comunitat (Pickett i White 1985). L'origen de les pertorbacions pot ser molt divers; algunes són naturals, i d'altres antropogèniques (Pickett i White 1985). El foc, els huracans, les riuades, els allaus, les epidèmies, les plagues, els paràsits, la depredació, la introducció d'espècies invasores, la contaminació de l'ambient, la fragmentació de l'hàbitat, o activitat cinegètica en són alguns exemples. La conseqüència és que les comunitats es troben subjectes a alteracions aleatòries contínues que trenquen la seva estabilitat en el temps.

La incidència de les pertorbacions sobre les espècies ha estat objecte d'estudi en la literatura. De forma genèrica, si la pertorbació és intensa i continuada en el temps, és d'esperar que la comunitat es redueixi a aquelles poques espècies amb capacitat de colonitzar i completar els seus cicles vitals entre les freqüents pertorbacions. En aquest sentit, s'ha argumentat que els alts nivells de pertorbació que van delmar les poblacions de moltes espècies, són els factors que més han afectat a la coexistència d'espècies, modificant l'escena evolutiva en la Terra i influint posteriorment en totes les comunitats contemporànies (Ward 1995, Álvarez 1997, Courtillot i Fluteau 2010). Per contra, les pertorbacions poc freqüents i de baixa intensitat afavoreixen el predomini de les espècies competidores més eficients en l'ús dels recursos i més prevalents en les relacions per interferència. Aquest efecte d'exclusió competitiva s'ha posat de manifest en experiments clàssics en ambients controlats amb diatomees (Tilman *et al.* 1981), protozous (Gause 1934), glans de mar (Connell 1961), escarabats (Park 1962) i salamandres (Hairston 1980). La hipòtesi de la pertorbació intermèdia, postula que tant els nivells alts com els baixos de pertorbació conduiran a una reducció en la diversitat d'espècies i a canvis en l'estructuració de la comunitat. Per contra, formes intermèdies de pertorbació permeten la recolonització entre esdeveniments, i limiten l'efecte de les espècies competitivament dominades (Connell 1978, Menge i Sutherland 1987). Aquesta hipòtesi s'ha mostrat concordant amb els resultats obtinguts en estudis empírics d'altres autors (Sousa 1979a,b, Whicker i Detling 1988, Tilman 1994), si bé en nombre



insuficient per avalar-la. El contrapunt al patró únic de resposta s'ha justificat per la biologia de les espècies que conformen la comunitat, el comportament diferencial de les comunitats, les condicions d'entorn, la naturalesa, la intensitat i la freqüència del destorb, i les interaccions entre les components que intervenen (Schimmel i Granström 1996, Tokeshi 1999).

1.3.1. Factors antropogènics: activitat agropecuària i caça

Els éssers humans som una font de perturbacions dins de les comunitats, en l'espai i en el temps, especialment important en l'explotació de recursos de la natura a través de les activitats agropecuàries, la silvicultura, la contaminació, l'oci i la caça, entre d'altres (Sutherland i Woodroof 2009). Aquestes activitats, amb els seus corresponents efectes sobre l'estructura de les comunitats, són tan antigues com la nostra pròpia història. Les evidències fòssils sobre l'ús d'eines indiquen que probablement els nostres antecessors van començar a alimentar-se de caronya i, fins i tot, a caçar fa 2.5 milions d'anys (Larick i Ciochon 1996). En els seus començaments, aquesta incipient activitat caçadora, duta a terme en paral·lel amb el procés d'hominització, encara que sens dubte va causar cert impacte en les espècies objecte de caça, no va ser comparable amb l'extinció en massa de gran part de la megafauna a causa de l'expansió de la nostra espècie pels diversos continents a finals del Plistocè (Koch i Barnosky 2006), postulant-se, segons el registre fòssil, com un dels principal factors que va originar alteracions en l'estructura de les comunitats naturals (Surovell *et al.* 2005). Les societats de caçadors-recol·lectors consistien en petits grups autònoms que depenien de la productivitat i abundància de plantes i animals, i de la capacitat per extreure i utilitzar aquests recursos vulnerables als canvis ambientals (Weinbaum *et al.* 2013). En el període neolític es va desenvolupar l'agricultura, fomentant el cultiu de les plantes i la domesticació dels animals, iniciant-se un període de perturbacions a la natura que no s'ha aturat fins a l'actualitat (Kalis *et al.* 2003). I, tot i que el canvi de caçador-recol·lector a agricultor-ramader, va fer perdre a la caça una bona part de la seva importància com a medi d'aconseguir proteïna animal, no ha fet oblidar al llarg de tota la història de la humanitat l'interès per l'aprofitament dels recursos cinegètics (Ergert 2004, Almond 2011).

En l'ambient mediterrani, la història dels agrosistemes ha estat estretament lligada a la caça menor des de dos vessants, com a font suplementària d'aliment o com a activitat lúdica de certes classes socials (Chapman i Buck 1893, 1910, Cassinello 2013). En aquest context, els col·lectius directament implicats en les activitats cinegètiques, com ara guardes, caçadors i productors de caça, sempre han tingut la percepció que algunes espècies depredadores han estat els responsables de greus impactes sobre espècies ramaderes i cinegètiques (Blanco 1995, Herranz 2000, Graham *et al.* 2005). En el passat, la caça d'aquestes espècies a Espanya



va ser fomentada per l'administració pública. A mitjans del segle XX les *Juntas Provinciales de Extinción de Animales Nocivos y Protección a la Caza* van ser creades sota el patrocini del Ministeri d'Agricultura (Decret del Ministeri d'Agricultura de 11 agost de 1953). Aquest òrgan recompensava econòmicament a la gent en presentar tot el cos o una part d'un animal que es considerava perjudicial. Des d'aleshores, l'ús de verins, ceps i trampes es va generalitzar (Espanya 1985, Garrido 2008) i tots els mamífers carnívors, rapinyaires i còrvids van patir-ne les conseqüències (Gutiérrez 2005). A finals dels anys seixanta del segle passat, s'introduïren canvis fonamentals en la política d'eliminació de feristeles, substituint la idea d'extinció per una altra més progressiva encaminada a aconseguir un desitjable equilibri biològic. El suport administratiu es va reduir i la consegüent massacre massiva s'acostà a la seva fi, almenys en termes legals. Finalment, a l'article 23.3 de la Llei de caça, de 4 d'abril de 1970, s'establí una modificació significativa: "Es fixaran les zones i èpoques en què determinats animals han de ser considerats perillosos per a les persones o perjudicials per l'agricultura, la ramaderia o la caça, i s'autoritzaran els mitjans de defensa contra aquests animals, reglamentant les mesures necessàries per procurar la seva reducció". L'assumpció d'aquest plantejament va implicar la supressió del concepte de feristela i l'eliminació de la llista negra d'animals nocius. Des d'aquell moment qualsevol control sobre les poblacions de depredadors s'hauria de basar en un estudi previ, realitzat en un espai concret i en un temps determinat, i el seu desenvolupament hauria d'estar reglamentat i controlat per les autoritats corresponents. Malgrat aquest enfocament conservacionista, el control de depredadors va continuar sent una pràctica comuna de gestió de la caça a la Península Ibèrica (Mena i Molera 1997, Herranz 2000, Vargas 2002, García 2008), i sovint l'única. El control de depredadors ha estat vist pels gestors de caça com una eina essencial en el manteniment o la millora de les poblacions de les espècies cinegètiques i en l'augment dels ingressos econòmics de les activitats relacionades (Reynolds i Tapper 1996).

1.3.2. Factors antropogènics: control de depredadors

L'acció dels depredadors pot condicionar la densitat d'espècies d'interès cinegètic en determinats ambients (Lindström *et al.* 1986, Banks *et al.* 1998). L'impacte de la depredació en les poblacions de preses depèn de la pròpia densitat de les preses i dels depredadors (Abrams i Ginzburg 2000, Banks 2000), però també de factors com l'estructura de l'hàbitat (Ricci *et al.* 1990, Yanes i Suárez 1995, Thirgood *et al.* 2000). A més, els depredadors oportunistes són capaços de mantenir una certa estabilitat poblacional independentment de la densitat de les espècies cinegètiques (Erlinge *et al.* 1982). En qualsevol cas, el control de depredadors és àmpliament utilitzat en la gestió d'espècies de caça menor per millorar l'èxit de la reproducció i la reducció de les taxes de mortalitat natural en les poblacions explotades (Whitfield *et al.*



2003, Sillero-Zubiri i Switzer 2004, Virgós i Travaini 2005); tot i que aquest supòsit no sempre es compleix (Banks 1999, Henke i Bryant 1999, Heydon i Reynolds 2000a, 2000b, Virgós i Travaini 2005).

L'efecte del control de depredadors sobre les poblacions de preses ha esta força estudiat (Marcström *et al.* 1988, Newsome *et al.* 1989, Trout i Tittensor 1989, Small i Keith 1992, Lindström *et al.* 1994, Reynolds i Tapper 1996, Smith *et al.* 2010, Fernández-Olalla 2011). En qualsevol cas, però, són dades escassament extrapolables entre territoris ecològicament diferents (Blanco 1995). Per contra, el nombre de treballs científics existents que hagin estudiat adequadament l'efecte que té el control de depredadors sobre les poblacions i sobre l'estructura de les comunitats dels propis depredadors, és molt reduït. Les operacions de control tenen el potencial d'influir en la reproducció, l'organització social, els ritmes d'activitat, la comunicació, la variabilitat genètica i la dispersió (Frank i Woodroffe 2001). Tots aquests efectes també influeixen en la mesura que les poblacions de carnívors són capaces de recuperar-se quan s'atura l'extracció. Els temps de recuperació varien i depenen, en part, de la propensió de l'espècie per dispersar-se en àrees vacants. Mentre que algunes espècies es mouen fàcilment en àrees buidades, i, per tant, són capaces de recolonitzar ràpidament quan s'interromp el control (Beasom 1974, Smuts 1978, Fritts i Mech 1981), d'altres espècies són més conservadores (Cheeseman *et al.* 1993, Holekamp *et al.* 1993, Byrne *et al.* 2014). La gran diversitat dels sistemes socials dels carnívors fa difícil generalitzar sobre aquest punt, però és evident que algunes espècies són capaces de persistir amb una forta extracció crònica, mentre que d'altres són impulsades amb més facilitat a l'extinció local (Woodroffe 2001).

Tot i que l'impacte del control sobre les poblacions de depredadors és força desconegut, hi ha evidència que el grau de selectivitat i eficàcia pot variar molt en relació amb les espècies objectiu (Calver *et al.* 1989, Windberg i Knowlton 1990, Tapper *et al.* 1991, Hein i Andelt 1994). En un passat molt recent, se suposava que el control era selectiu i que, en principi, només afectava a les espècies caçades legalment. No obstant això, la selectivitat de les tècniques utilitzades per aquest propòsit no havia estat rigorosament provada, i, per tant, alguns autors van posar en dubte si aquests mètodes de control eren veritablement selectius (Ruiz-Olmo 1992, Casanovas 1997, Duarte i Vargas 2001, Virgós i Travaini 2005, Barrull *et al.* 2011, Duarte *et al.* 2012). L'impacte del control de depredadors es complica encara més per diversos efectes indirectes, ja que l'eliminació d'algunes espècies pot beneficiar d'altres per mitjà d'una reducció de la depredació intragremial i de la competència per recursos limitats (Palomares *et al.* 1995, Crooks *et al.* 2010, Casanovas *et al.* 2012). A més, el control de depredadors també pot crear embornals locals de població, si les altes densitats de preses en



àrees de caça atrauen els depredadors que després són sacrificats sistemàticament (Delibes-Mateo *et al.* 2008, Beja *et al.* 2009). Des del punt de vista conservacionista, és palesa la preocupació que les extraccions generalitzades puguin afectar negativament a les poblacions de depredadors, especialment quan espècies protegides són caçades il·legalment per defensar els interessos de la caça (Villafuerte *et al.* 1998). També, és preocupant el grau de sofriment dels animals que són capturats amb els mètodes actualment aprovats o amb els autoritzats en el futur (Lara 2008). Seguint aquesta tendència en matèria de benestar animal, alguns estudis han intentat recentment avaluar els mètodes de captura tradicionals i els nous, utilitzant diferents tècniques experimentals (Muñoz-Igualada *et al.* 2008, 2010); tot i així, aquestes tècniques han suscitat controvèrsia i crítica entre alguns científics (Iossa *et al.* 2007, Virgós *et al.* 2010). Per tant, nous conflictes i reptes han sorgit entre els interessos de la caça i la conservació dels depredadors de caça menor (Villafuerte *et al.* 1998, Duarte i Vargas 2001, Virgós i Travaini 2005).

En aquest context multidireccional és en el que s'ha d'emmarcar el control de depredadors. Des del punt de vista de la gestió, el control és una qüestió amb importants repercussions socials degut als factors econòmics i ètics associats. Des del punt de vista de la conservació existeix la preocupació que el control no està planificat ni és eficient i que pot ser perjudicial per a determinades poblacions de depredadors amenaçades. Per tant, en afectar a les espècies d'una manera diferencial, els sistemes de gestió de depredadors tenen diverses conseqüències en les comunitats de depredadors i poden actuar indirectament sobre la intensitat de la depredació. Donada la manca de dades de camp sobre aquest tema i la dificultat de la seva obtenció, les decisions que es prenen en relació a la gestió i la conservació solen estar abocades a una gran incertesa, llevat que aquesta complexitat sigui adequadament tractada. Una alternativa per a l'estudi dels possibles efectes del control de depredadors sobre el propi depredadors i de com afecta aquest control a les interaccions interespecífiques en l'estructuració de la pròpia comunitat de depredadors, consisteix a desenvolupar models matemàtics simples que analitzen la dinàmica poblacional d'aquestes espècie utilitzant un nombre mínim de supòsits. L'ús de models predictius basats en el coneixement constitueix sovint la millor manera de donar suport a la presa de decisions (Casanovas 1996, Casanovas *et al.* 2012). Tradicionalment, els models aplicats a la conservació s'han enfocat en un objectiu específic i concret; per a cada tipus de problema és adequat un cert tipus de tècnica, o diverses, segons l'enfocament. Per exemple, els models espacials de l'ecologia teòrica general requereixen estimacions de molts paràmetres i, per tant, són extremadament difícils d'aplicar; els models en ecologia del paisatge no tenen un convincent marc teòric. Els models basats en



la colonització d'espais buits, que es caracteritzen per una dinàmica de metapoblació, també simplifiquen la realitat en suposar la distribució de les espècies en una xarxa de parcel·les d'hàbitat ben especificades; en altres paraules, discretitzen el continu de les distribucions de les poblacions en l'espai (Forman 1995, Kareiva i Wennergren 1995, Tilman i Kareiva 1997, Bascompte i Solé 1998, Hanski 1998).

En gestió cinegètica, l'interès s'orienta a incrementar el nombre d'efectius poblacionals de les espècies cinegètiques (Herranz 2000) i a harmonitzar l'activitat de caça amb la conservació de les espècies de depredadors (Casanovas 2005, Virgós i Travaini 2005, Cassinello 2013). Els models ecològics són simplificacions de la realitat que han de permetre explorar i analitzar alguns aspectes de l'ecosistema real que tracten d'emular. Els models han d'ésser tan simples com sigui possible per afavorir la seva aplicació, però tan complexos com sigui necessari per incorporar de forma adequada tota la informació disponible de l'ecosistema a gestionar. La seva resolució ha de permetre generar prediccions que s'expliquin amb el coneixement científic disponible i orientin l'activitat de gestió (Blanco 2013). Per tot això, resulta d'interès el disseny i el desenvolupament de nous models que, validats amb l'observació directa a la natura (Jeffers 1991, Piñol i Martínez-Vilalta 2007), permetin analitzar diferents escenaris de gestió i puguin avaluar l'efecte dels canvis ecològics.

Per avançar en el coneixement de les comunitats de carnívors, en aquesta tesi s'han analitzat alguns factors de l'estructuració intragremial i les dinàmiques de coexistència d'una comunitat formada per teixons *Meles meles* (Linnaeus, 1758), guineus *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) i fagines *Martes foina* (Erxleben, 1777), en un ambient agroforestal mediterrani a l'àrea de la Serra de Montsant (NE Península Ibèrica). També, s'ha avaluat si la pràctica del control de depredadors en el passat era selectiva, i s'ha generat un model matemàtic senzill que, amb les simulacions de diversos escenaris, avaluï els riscos potencials associats amb el control de depredadors. A més, per comprovar les concordances de les prediccions del model amb la realitat s'ha descrit la posterior dinàmica de recuperació d'aquestes espècies un cop el control s'ha aturat.

1.4. Àrea d'estudi: la Serra de Montsant

L'estudi s'ha realitzat a la Serra de Montsant i la seva àrea d'influència. La regió considerada està orientada en direcció est-nord-est a oest-sudoest, i situada dins del sector occidental de la Serralada Prelitoral Catalana (41°12'-41°22'N i 0°41'-0°56'E). Pertany íntegrament a la comarca del Priorat (Catalunya), es troba inclosa en els termes municipals de la Morera de Montsant, la Vilella Alta, la Vilella Baixa, la Figuera, Cabacés, la Bisbal de Falset,



Margalef, Ulldemolins i Cornudella de Montsant, i té una extensió aproximada de 29.000 hectàrees (Fig. 2). Presenta un relleu abrupte, format per conglomerats de l'oligocè, amb una altitud que oscil·la entre els 214 i 1.163 m sobre el nivell del mar. La hidrografia se centra gairebé exclusivament en els rius Siurana i Montsant, amb un règim torrencial i una estació seca marcada. Ambdós corrents són de caràcter permanent en el seu recorregut superior, amb una mitjana de cabal de $0,16 \text{ m}^3/\text{s}$, posteriorment els múltiples barrancs subsidiaris fan augmentar els cabals fins a $0,23\text{-}0,26 \text{ m}^3/\text{s}$; però solen presentar-se amb un cabal mínim o nul en alguns trams durant els períodes de fort estiatge (Ferré 1999, Pascual 2002). La circulació subterrània té certa importància; les aigües s'esvaeixen en alguns paratges i surten més tard en altres llocs. Les fonts, la majoria originades per la dissolució dels materials del subsòl, són presents de manera significativa. Predomina el clima mediterrani amb una certa influència marítima, que es caracteritza per un estiu subtropical sec i un hivern mitjanament plujós i suau amb cops de fred periòdics. Les precipitacions són molt irregulars i escasses, amb registres màxims a la primavera i la tardor, i mínims a l'estiu i l'hivern. La pluviositat mitjana oscil·la entre 450 i 600 mm per any. La temperatura mitjana anual és de 11° a 14°C , però presenta una àmplia oscil·lació tèrmica al llarg de l'any. Les temperatures més altes es registren al vessant occidental del massís entre els mesos de juny i agost ($22\text{-}23^\circ\text{C}$). Les mínimes hivernals són molt baixes, en especial a les valls dominades per la inversió tèrmica (entre -10°C i -15°C) (Pascual 2002, 2004, Barrull i Mate 2007a). L'influx marítim del litoral proper, la influència continental de la depressió de l'Ebre i la significativa diferència de cota existent entre la base i els cims culminants, així com la diversa orientació de les seves vessants i la complicada orografia, fan que els factors climatològics afavoreixin la presència de microclimes força variats.

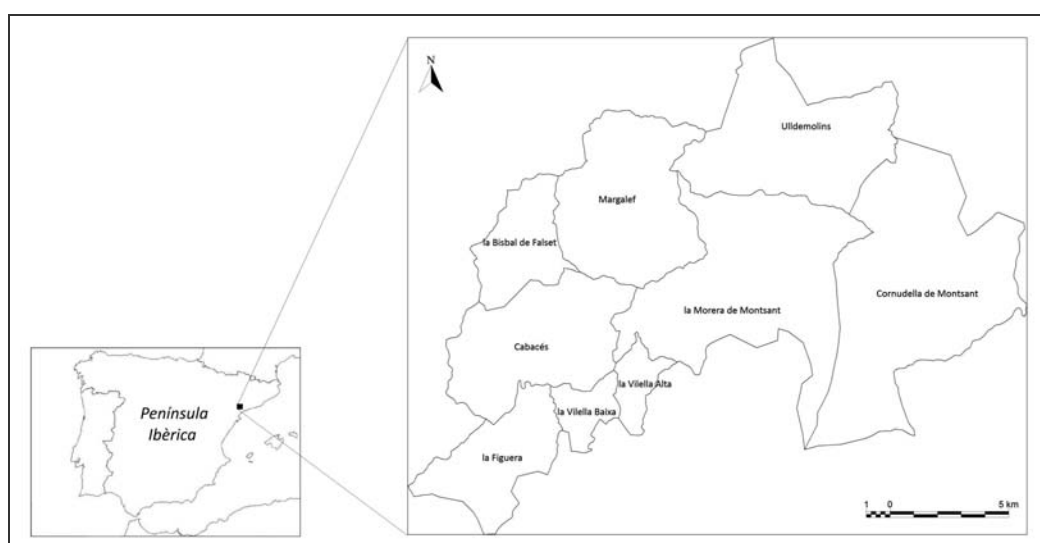


Figura 2. Municipis inclosos en l'àrea d'estudi (Serra de Montsant i àrea d'influència).



El paisatge consta de vegetació típica mediterrània, amb àrees de tipus de vegetació sub-eurosiberiana. En l'actualitat, les comunitats clímax (*Quercetum ilicis galloprovinciale*, *Quercetum rotundifoliae* i *Violo-Quercetum fagineae*) han estat substituïdes per altres formacions secundàries de vegetació esclerofíl·la (*Erico-Thymelaeetum tinctoriae*, *Genisto-Cistetum clusii*, *Quercetum cocciferae*, *Violo-Quercetum fagineae buxetosum*, *Brachypodio-Aphyllanhetum*, *Salvio-Aphyllanhetum* and *Thero-Brachypodion*) (Molero 1976, Pascual 1996, 2002, 2004). La vegetació nativa ha estat modificada des de fa molt temps i avui dia la zona és molt heterogènia, caracteritzada per un patró en mosaic de clapes de masses forestals de pi blanc (*Pinus halepensis*) i alzina (*Quercus ilex*) (37,4 % de la superfície total), intercalades amb matoll mediterrani (34,3%), dominat per coscoll (*Quercus coccifera*), bruc (*Erica arborea*), llentiscle (*Pistacia lentiscus*) i *Genista sp.*, amb cultius permanents (21,9%) rics en avellaners, ametllers, arbres fruiters, oliveres i altres, però, sobretot, vinyes. L'àrea inclou rius i embassaments (0,4%), vegetació de ribera (3,8%) i una extensa xarxa de camins i senders, camps de conreu abandonats i zones residencials (2,2%) (IDESCAT 2011, Generalitat de Catalunya. <http://www.idescat.cat>).

La Serra de Montsant alberga una gran diversitat d'espècies que són d'interès per a la conservació. Entre els artròpodes capaços de viure en zones pedregoses trobem l'espectacular porquet de Sant Antoni pigallat (*Porcellio expansus*), isòpode endèmic del sud de Catalunya. En les cavitats subterrànies, com la Cova Santa, hi habiten insectes cavernícoles endèmics com *Pseudosinella tarraconensis ssp tarraconensis*, *Anillochlamys catalonicus*, i *Duvalius berthae ssp berthae*. En màquies i matollars, es troba la somereta de Montsant (*Steropleurus panteli*), espècie endèmica de Montsant en perill d'extinció, i el saltamartins *Ocnerodes brunneri*, endèmic del sud de Catalunya. En ambients aquàtics, als racons més amagats, encara es troba el cranc de riu ibèric (*Austropotamobius pallipes ssp lusitanicus*), pràcticament extingit i substituït per l'invasor cranc de riu americà (*Procambarus clarkii*). En el riu Montsant també hi és present un altre crustaci, la gambeta d'aigua dolça (*Atyaephyra desmarestii*), de distribució exclusivament continental, molt abundant però gairebé desconeguda. La gran diversitat zoològica també es fa palesa amb 203 espècies de vertebrats (8 peixos, 6 amfibis, 13 rèptils, 134 aus i 42 mamífers), de les quals 8 són mamífers carnívors registrats a l'àrea d'estudi: guineu (*Vulpes vulpes*), fagina (*Martes foina*), teixó (*Meles meles*), mostela (*Mustela nivalis*), visó americà (*Neovison vison*), llúdriga (*Lutra lutra*), geneta (*Genetta genetta*) i gat salvatge (*Felis silvestris*) (Barrull i Mate 2004, 2005a, 2005b, 2006, 2007a, 2007b, 2007c, 2007d, 2008, Mate i Barrull 2008, 2009, 2010, Mate *et al.* 2006, 2007, Flaquer *et al.* 2008). El turó (*Mustela putorius*) es considera recentment desaparegut (Barrull i Mate 2010, Palazón *et al.* 2010).



En una societat rural, com la que habita la Serra de Montsant, la caça sempre ha estat un recurs alimentari important. Quan les necessitats bàsiques van començar a estar cobertes per la producció agrícola i ramadera, la motivació de la caça va deixar de tenir una finalitat merament alimentària, per passar a ser una activitat lúdica. En l'anomenada "caça menor" les caceres actuals es realitzen en colles o en solitari, amb gos o sense, trescant el terreny o a l'aguait. Es capturen, principalment, espècies com la perdiu (*Alectoris rufa*), la guatlla (*Coturnix coturnix*), el tudó (*Columba palumbus*), i el conill de bosc (*Oryctolagus cuniculus*), aquest últim amb uns efectius poblacionals molt precaris a causa de les malalties víriques com la mixomatosi i la pneumònia hemorràgia. La caça del conill amb fura, ha estat també una activitat força arrelada, però actualment necessita d'un permís especial per dur-la a terme, i des de fa temps que està en desús. La captura de petits moixons amb vesc, una cacera tradicional practicada sobretot a la Serra Major, està actualment prohibida degut al fort impacte que ocasionava a les poblacions d'ocells. Igualment estan prohibits tot tipus de paranys, com els ceps, els brells, i les ballestes. En l'anomenada "caça major", la peça reina tradicional a la Serra de Montsant és el senglar (*Sus scrofa*), i més recentment el cabirol (*Capreolus capreolus*), on els sistemes de captura més emprats són la batuda i l'aguait.

La caça, per tant, és i ha estat sempre una important activitat social i econòmica en la zona, tot i haver canviat els règims: de la caça oberta a mitjans de 1970 a la situació actual d'àrees de caça privades gestionades per associacions de caça (vedats). Abans de la temporada de caça 2005-2006, dos tipus de gestió cinegètica es van identificar a l'àrea d'estudi: les àrees privades de caça sense control de depredadors i les àrees privades de caça amb control de depredadors. L'hàbitat era similar en ambdues àrees i no es van observar diferències marcades en quant a extensió o ús del sòl. En els vedats sense control de depredadors l'estratègia de gestió va consistir principalment en l'alliberament de conills i perdius criats en granja. El control de depredadors era inexistent o anecdòtic i, per tant, els depredadors fàcilment van tolerar l'aplicació aïllada de mesures de control. En els vedats amb control de depredadors, per la via d'excepció, es van aplicar procediments massius i no selectius per a la captura i mort d'animals considerats perjudicials. En aquestes àrees, com a gestió complementària, les espècies cinegètiques (conill i perdiu) es van reforçar amb l'alliberament d'animals criats en captivitat. Els registres de les extraccions en els vedats amb control, tot i que de manera fragmentària, estan disponibles a partir de l'any 1991 (Barrull *et al.* 2011). D'acord amb els propietaris dels vedats de caça i els seus caçadors, en les àrees privades de caça amb control, els depredadors havien estat sacrificats durant dècades, i els mètodes de control es basaven principalment en llaços i, en menor mesura, en caixes trampa; també cal afegir un percentatge sense quantificar d'ús de verí i paranys per part de caçadors furtius. Les espècies mortes



inclouen guineus, teixons, fagines, genetes, gats fers, gats domèstics assilvestrats, gossos assilvestrats, garses, i algunes aus rapinyaires com falcons, aligots, àligues cuabarrades i àligues daurades. Des de 1998, el control de depredadors i d'espècies oportunistes es va veure severament limitat a tot Catalunya, coincidint amb l'aprovació de l'ordre juny de 1997 (DOGC 17.06.1997), modificada per l'ordre de 30 de juliol de 1997 (DOGC 05.08.1997), per les quals es fixen els períodes hàbils de caça i les vedes especials per la temporada 1997-1998. L'ampliació del nombre d'espècies protegides i la limitació dels períodes de caça va reduir el nombre d'autoritzacions atorgades a la Serra de Montsant. No obstant això, no va ser sinó fins a la temporada de caça 2005-2006 quan cap tipus de control de depredadors en absolut va ser autoritzat en els vedats de caça catalans.



1.5. Referències

- Abrams PA, Ginzburg LR. 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent o neither? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 337-341.
- Almond R. 2011. *Medieval hunting*. The History Press, Gloucestershire.
- Álvarez W. 1997. *Tyrannosaurus rex and the crater of doom*. Princeton University Press, Princeton.
- Amarasekare P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: A síntesis. *Ecology Letters* 6: 1109-1122.
- Amarasekare P. 2009. Competition and coexistence in animal communities. A: *The Princeton guide to ecology*. (Levin SA, ed.). pp. 196-201. Princeton University Press, Princeton.
- Banks PB. 1999. Predation by introduced foxes on native bush rats in Australia: Do foxes take the doomed surplus? *Journal of Applied Ecology* 36: 1063-1071.
- Banks PB. 2000. Can foxes regulate rabbit populations? *Journal of Wildlife Management* 64: 401-406.
- Banks PB, Dickman CR, Newsome AE. 1998. Ecological costs of feral predator control: foxes and rabbits. *Journal of Wildlife Management* 62: 766-772.
- Barrull J, Mate I. 2004. *Estudi de la ictiofauna del riu Montsant*. Parc Natural de la Serra de Montsant-Fundació Territori i Paisatge.
- Barrull J, Mate I. 2005a. La fauna de peces del riu Montsant. *Quercus* 227: 22-27.
- Barrull J, Mate I. 2005b. *Estudi faunístic dels micromamífers del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Barrull J, Mate I. 2006. *Estudi faunístic dels mamífers carnívors del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Barrull J, Mate I. 2007a. *Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Diputació de Tarragona, Tarragona.
- Barrull J, Mate I. 2007b. Distribución y abundancia de los carnívoros en la Sierra de Montsant. *Quercus* 256: 14-18.
- Barrull J, Mate I. 2007c. *Alimentació dels mamífers carnívors al Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Barrull J, Mate I. 2008. El corzo y la cabra montés en la Sierra de Montsant. *Quercus* 256: 14-18.
- Barrull J, Mate I. 2010. *Situació del turó, Mustela putorius, al Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75: 363-369.
- Barrull J, Mate I, Ruiz-Olmo J, Casanovas JG, Gosàlbez J, Salicrú M. 2014. Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: An integrated study based on camera trapping. *Mammalian Biology* 79: 123-131.
- Barrull J, Mate I, Soler J. 2007d. *Atlas dels amfibis i rèptils del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi ambient i Habitatge-Parc Natural de la Serra de Montsant, La Morera de Montsant.
- Bascompte J, Solé RV. 1998. *Modelling spatiotemporal dynamics in ecology*. Springer, New York.
- Beasom SL. 1974. Intensive short-term predator removal as a game management tool. *Transactions of the*



- North American Wildlife and Natural Resources Conference* 39: 230-240.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1999. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona.
- Beja P, Gordinho L, Reina L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55: 227-238.
- Blanco JA. 2013. *Aplicaciones de modelos ecológicos en la gestión de recursos naturales*. OmniaScience, Barcelona.
- Blanco JC. 1995. La función de la predación en los ecosistemas naturales. A: *Predación, caza y vida silvestre*. (Sala J, ed.). pp. 11-19. Fundació La Caixa-Aedos, Barcelona.
- Byrne AW, Quinn JL, O'Keeffe JJ, Green S, Sleeman P, Martin SW, Davenport J. 2014. Large-scale movements in European badgers: has the tail of the movement kernel been underestimated?. *Journal of Animal Ecology* 83: 991-1001.
- Calver MC, King DR, Bradley JS, Gardner JL, Martin G. 1989. An assessment of the potential target specificity of 1080 predator baiting in western Australia. *Australian Wildlife Research* 16: 625-638.
- Casanovas JG. 1996. Aplicación de modelos predictivos a la conservación de carnívoros. A: *Carnívoros. Evolución, ecología y conservación*. (García-Perea R, Baquero RA, Fernández-Salvador R, Gisbert J. eds.). pp: 289-300. CSIC-MNCN-SECEM, Madrid.
- Casanovas JG. 1997. La SECEM ante el problema de la gestión de los carnívoros. *Galemys* 9: 29-34.
- Casanovas JG. 2005. *Análisis de las relaciones especies-hábitat y efectos de la gestión cinegética sobre las poblaciones de carnívoros medianos en España central*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Casanovas JG, Barrull J, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo J, Gosàlbez J, Salicrú M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor release revisited. *Ecological Research* 27: 603-614.
- Case TJ. 1982. Coevolution in resource-limited competition communities. *Theoretical Population Biology* 21: 69-91.
- Cassinello J. 2013. *La caza como recurso renovable y la conservación de la Naturaleza*. CSIC-Ediciones de la Catarata.
- Chapman A, Buck WJ. 1893. *Wild Spain. Records of sport with rifle, rod, and gun, natural history and exploration*. Gurney and Jackson, London ('La España agreste. La caza', reimprés el 1982 per Giner, Madrid).
- Chapman A, Buck WJ. 1910. *Unexplored Spain*. Longmans, Green & Co, New York ('La España inexplorada', reimprés el 1989 per la Junta de Andalucía, Consejería de Obras Públicas y Transportes, Sevilla).
- Chase JM, Leibold MA. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago University Press, Chicago.
- Chase JM, Mathew AL. 2003. *Ecological niches*. Chicago University Press, Chicago.
- Cheeseman CL, Mallison PJ, Ryan J, Wilesmith JW. 1993. Recolonization by badgers in Gloucestershire. A: *The badger*. (Hyden T, ed.). pp. 78-93. Royal Irish Academy, Dublin.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Connell JH. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.



- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Courtillot V, Fluteau F. 2010. Cretaceous extinctions: the volcanic hypothesis. *Science* 328: 973-974.
- Crombie AC. 1946. Further experiments on insect competition. *Proceedings of the Royal Society of London B* 133: 76-109.
- Crooks KR, Riley SPD, Gehrt SD, Van Deelen TR. 2010. Community ecology of urban carnivores. A: *Urban carnivores. Ecology, conflict, and conservation*. (Gehrt SD, Riley SPD, Cypher BL, eds.). pp. 185-198. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Delibes-Mateo M, Ferreras P, Villafuerte R. 2008. Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance and protected areas in central-southern Spain: why they do not match? *European Journal of Wildlife Research* 55: 65-69.
- Donadio E, Buskirk S. 2006. Diet, morphology, and interespecific killing in Carnivora. *American Naturalist* 167: 524-536.
- Duarte J, Farfán MA, Fa JE, Vargas JM. 2012. How effective and selective is traditional red fox snaring?. *Galemys* 24: 1-11.
- Duarte J, Vargas JM. 2001. ¿Son selectivos los controles de depredadores en los cotos de caza? *Galemys* 13 (ne): 1-9.
- Elton CS. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Ergert BE. 2004. La caza a través de los siglos. A: *La caza* (Blüchel KG, ed.). pp 64-161. Könenmann, Königswinter.
- Erlinge S, Göransson G, Högstedt G, Liberg O, Loman J, Nilsson I, Nilsson T, von Schantz Y, Sylvén M. 1982. Factors limiting numbers of vertebrates predators in a predator prey community. *Transactions of the International Congress of Game Biologists* 14: 261-268.
- España J. 1985. *Caza de alimañas*. Caza y Pesca, Madrid.
- Fernández-Olalla M. 2011. *Seguimiento y gestión de sistemas depredador-presa: aplicación a la conservación de fauna amenazada*. Tesis doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Ferré R. 1999. *Serra de Montsant*. Edicions del Centre de Lectura, Reus.
- Flaquer C, Barrull J, Mate I, Puig X, Arrizabalaga A. 2008. *Estudi dels quiròpters com a control de la plaga de la papallona del raïm (Lobesia botrana) al Montsant: inventari i seguiment de refugis*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Forman RTT. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10: 133-142.
- Frank LG, Woodroffe R. 2001. Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. A: *Carnivore Conservation*. (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 419-442. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fritts SH, Mech LD. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 1-79.
- García FJ. 2008. Control de depredadores y conservación de la naturaleza. A: *Especialista en control de depredadores*. (Garrido JL, ed.). pp. 33-45. FEDENCA-Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo.
- Garrido JL. 2008. Especialistas en control de depredadores. A: *Especialista en control de depredadores*. (Garrido JL, ed.). pp. 17-31. FEDENCA-Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo.
- Gause GF. 1934. *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore (reimprés el 1964 per Hafner, New York).
- Graham J, Beckerman AP, Thirgood S. 2005. Human – predator – prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation* 122:159-171.



- Grinnell J. 1917. The niche relationships of the California thrasher. *The Auk* 21: 364-382.
- Grinnell J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5: 225-229.
- Gutiérrez V. 2005. *El lobo ibérico en Andalucía*. Fundación Gypaetus-Junta de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Jaén.
- Hairston NG. 1980. The exponential test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology* 61: 817-826.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49
- Hassell MP. 1988. *Dinámica de la competencia y la depredación*. Oikos-Tau, Barcelona.
- Hein E, Andelt WF. 1994. Evaluation of coyote attractants and an oral delivery device for chemical agents. *Wildlife Society Bulletin* 22: 651-655.
- Henke SE, Bryant FC. 1999. Effects of coyote removal on the faunal community in Western Texas. *Journal of Wildlife Management* 63: 1066-1081.
- Herranz J. 2000. *Efectos de la depredación y del control de predadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Heske EJ, Brown JH, Mistry S. 1994. Long-term experimental study of a Chihuahuan Desert rodent community: 13 years of competition. *Ecology* 75: 438-445.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000a. Fox (*Vulpes vulpes*) management in three contrasting regions of Britain, in relation to agricultural and sporting interests. *Journal of Zoology* 251: 237-252.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000b. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251: 265-276.
- Holekamp KE, Ogutu JO, Frank LG, Dublin HT, Smale L. 1993. Fission of a spotted hyena clan: consequences of prolonged females absenteeism and causes of female emigration. *Ethology* 93: 285-299.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22: 417-427.
- Iossa G, Soulsbury CD, Harris S. 2007. Mammal trapping: a review of animal welfare standards of killing and restraining traps. *Animal Welfare* 16: 335-352.
- Jeffers JNR. 1991. *Modelos en ecología*. Oikos-Tau, Barcelona.
- Johnson RH. 1910. *Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Kalis AJ, Merkt J, Wunderlich J. 2003. Environmental changes during the Holocene climatic optimum in central Europe-human impact and natural causes. *Quaternary Science Reviews* 22:33-79.
- Kareiva P, Wennergren U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373:299-302
- Keddy P. 1989. *Competition*. Chapman and Hall, London.
- Koch PL, Barnosky AD. 2006. Late quaternary extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 215-250.
- Lara J. 2008. Nuevos métodos de captura. Experiencia en Castilla y León. A: *Especialista en control de predadores*. (Garrido JL, ed.). pp. 195-209. FEDENCA-Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo.
- Larick, R., Ciochon, R.L. 1996. The African emergence and early Asian dispersals of the genus *Homo*. *American Scientist* 84: 538-551.
- Lindström E, Andrén H, Angelstam P, Cederlund G, Hornfeldt B, Jäderberg L, Lemnell PA, Martinsson B, Sköld K, Swenson JE. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox and



- prey populations. *Ecology* 75: 1042-1049.
- Lindström E, Andrèn H, Angelstam P, Widèn P. 1986. Influence of predators on hare populations in Sweden: a critical review. *Mammal Review* 16: 151-156.
- Loreau M. 2009. Communities and ecosystems. A: *The Princeton guide to ecology* (Levin SA, ed.). pp. 253-255. Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur RH, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Mahdi A, Law R, Willis AJ. 1989. Large niche overlaps among coexisting plant species in a limestone grassland community. *Journal of Ecology* 77: 386-400.
- Marcström V, Kenward RE, Engrén E. 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 57: 859-872.
- Mate I, Barrull J. 2008. *La rata d'aigua Arvicola sapidus, al Parc Natural de la Serra de Montsant. Distribució i estima poblacional*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Mate I, Barrull J. 2009. *La rata d'aigua, Arvicola sapidus, al Parc Natural de la Serra de Montsant. II. Seguiment poblacional i selecció d'hàbitat*. Parc Natural de la Serra del Montsant. Dep. Medi Ambient i Habitatge. Generalitat de Catalunya.
- Mate I, Barrull J. 2010. Primera cita de visió americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) en el Rió Montsant (Tarragona). *Galemys* 22 (2): 63-65.
- Mate I, Barrull J, Puig X, Flaquer C. 2007. *Inventari de cavitats i habitatges utilitzats com a refugi pels quiròpters al Parc Natural de la serra de Montsant*. Campaña 2007. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- Mate I, Barrull J, Soler J. 2006. *Atlas herpetològic del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge.
- May RM. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May RM. 1975. Patterns of species abundance and diversity. A: *Ecology and evolution of communities* (Cody ML, Diamond JM, eds.). pp. 81-120. Harvard University Press, Cambridge.
- Mena Y, Molera M. 1997. *Bases biológicas y gestión de especies cinegéticas en Andalucía*. Universidad de Córdoba, Córdoba.
- Menge BA, Sutherland JP. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130: 730-757.
- Molero J. 1976. *Estudio florístico y fitogeográfico de la Sierra de Montsant y su área de influencia*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, González LM, Aranda A, Fernández M, Alves C. 2010. Traditional and new cable restraint systems to capture fox in central Spain. *Journal of Wildlife Management* 74: 181-187.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, Lara J, González LM. 2008. Evaluation of cage-traps and cable restraint devices to capture red foxes in Spain. *Journal of Wildlife Management* 72: 830-836.
- Newsome AE, Parer I, Catling PC. 1989. Prolonged prey suppression by carnivores-predator removal experiments. *Oecologia* 78: 458-467.
- Palazón S, Pérez M, Batet A, Arjona L, Rafart E, Malo C, Ruiz-Olmo J. 2010. Situación actual y evolución de la población de turón (*Mustela putorius* L. 1758) en



- Catalunya: 1950-2008. *Galemys* 22: 91-112.
- Palomares F, Caro TM. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492-508.
- Palomares F, Gaona P, Ferreras P, Delibes M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses and rabbits. *Conservation Biology* 9: 295-305.
- Park T. 1948. Experimental studies of interspecies competition I. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* (Duval) and *Tribolium castaneum* (Herst.). *Ecological Monographs* 18: 267-307.
- Park T. 1954. Experimental studies of interspecies competition II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology* 27: 177-238.
- Park T. 1962. Beetles, competition and populations. *Science* 138: 1369-1375.
- Pascual R. 1996. Novetats per a la flora vascular de la Serra de Montsant. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 64: 53-59.
- Pascual R. 2002. Montsant. *Patrimoni natural i paisatge*. Migdia Serveis Culturals, Cornudella de Montsant.
- Pascual R. 2004. *Flora del Montsant. vol 1 i 2*. Rafael Dalmau Editor, Barcelona.
- Pickett STA, White PS. 1985. *The ecology of natural disturbance as patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Piñol J, Martínez-Vilalta J. 2007. *Ecología con números*. Lynx, Barcelona.
- Polo-Cavia N, López P, Martín J. 2011. Aggressive interactions during feeding between native and invasive freshwater turtles. *Biological Invasions* 13: 1387-1396.
- Reynolds JC, Tapper SC. 1996. Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review* 26: 127-156.
- Ricci JC, Mathon JF, García A, Berger F, Esteve JP. 1990. Effect of habitat structure and nest site selection on nest predation in red-legged partridges (*Alectoris rufa*) in French Mediterranean farmland. *Gibier Faune Sauvage* 7: 231-253.
- Roughgarden J. 1974. Species parking and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical Population Biology* 9: 388-424.
- Ruiz-Olmo J. 1992. Noves dades sobre les causes de mortalitat d'origen antròpic dels carnívors al Vallès Oriental. *Annals del Centre d'Estudis d'Ecosistemes Mediterranis* 3: 156-158.
- Schimmel J, Granström A. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436-1450.
- Sillero-Zubiri C, Switzer D. 2004. Management of wild Canids in human-dominated landscapes. A: *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. (Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, eds.). pp. 257-266. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland i Cambridge.
- Slatkin M. 1980. Ecological character displacement. *Ecology* 61: 163-177.
- Small RJ, Keith LB. 1992. An experimental study of red fox predation on arctic and snowshoe hares. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1614-1621.
- Smith RK, Pullin AS, Stewart GB, Sutherland WJ. 2010. Effectiveness of predator removal for enhancing bird populations. *Conservation Biology* 24:820-829.
- Smuth GL. 1978. Effects of population reduction on the travels and reproduction of lions in Kruger National park. *Carnivore* 1: 61-72.
- Soberón J. 2013. *Ecología de poblaciones*. Fondo de Cultura Económica, México DF.
- Sousa ME. 1979a. Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49: 227-254.



- Sousa ME. 1979b. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239.
- Sugihara G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* 116: 770-787.
- Surovell T, Waguespack N, Brantingham PJ 2005. Global archaeological evidence for proboscidean overkill. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 6231-6236.
- Sutherland WJ, Woodroof HJ. 2009. The need for environmental horizon scanning. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 523-527.
- Taper ML, Case TJ. 1985. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology* 66: 355-371.
- Tapper SC, Brockless MH, Potts GR. 1991. The effect of predator control on populations of grey partridge (*Perdix perdix*). A: *Proceedings of the XXth Congress of the International Union of Game Biologists*. (Csanyi S, Ernhaft eds.). pp. 398-403. Godollo.
- Taylor LR. 1978. Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversities. A: *Diversity of insect faunas*. (Mound LA, Warloff N, eds.). pp.1-18. Blackwell, Oxford.
- Thirgood SJ, Redpath SM, Haydon DT, Rothery P, Newton I, Hudson PJ. 2000. Habitat loss and raptor predation: disentangling long-and short-term causes of red grouse declines. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 267: 651-656.
- Tilman D, Kareiva P. 1997. *Spatial ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D, Mattson M, Langer S. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography* 26: 1020-1033.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Tokeshi M. 1999. *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Oxford.
- Townsend CR, Hildrew AG. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265-275.
- Trout RC, Tittensor AM. 1989. Can predators regulate wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* population density in England and Wales? *Mammal Review* 19: 153-173.
- Tuytens FAM, Macdonald DW. 2000. Consequences of social perturbation for wildlife management and conservation. A: *Behaviour and conservation* (Gosling ML, Sutherland WJ, eds.). pp. 315-329. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vargas JM. 2002. *Alerta cinegética. Reflexiones sobre el futuro de la caza en España*. Otero Ediciones, Málaga.
- Villafuerte R, Viñuela J, Blanco JC. 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. *Biological Conservation* 84: 181-188.
- Virgós E, Lozano J, Mangas JG. 2010. El debate sobre el control de los depredadores. *Quercus* 292: 80-81.
- Virgós E, Travaini A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475-3486.
- Ward P. 1995. The K/T trial. *Paleobiology* 21: 245-247.
- Weinbaum KZ, Brashares JS, Golden CD, Getz WM. 2013. Searching for sustainability: are assessments of wildlife harvests behind the times? *Ecology Letters* 16: 99-111.
- Whicker AD, Detling JK. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances. *BioScience* 38: 778-785.



- Whitfield DP, McLeod DRA, Watson J, Fielding AH, Haworth PF. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biological Conservation* 114:157-163.
- Windberg LA, Knowlton FF. 1990. Relative vulnerability of coyotes to some capture procedures. *Wildlife Society Bulletin* 18: 282-290.
- Wolda H. 1989. The equilibrium concept and density dependence test: what does it all mean? *Oecologia* 81: 430-432.
- Woodroffe R. 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. A: *Carnivore Conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 61-92. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yanes M, Suárez F. 1995. Nest predation patterns in ground-nesting passerines on the Iberian Peninsula. *Ecography* 18: 423-428.



2. OBJECTIUS



2. OBJECTIUS

Els principals objectius del present treball són:

1. - Observar i avaluar la diferenciació total o parcial en les dimensions principals del nínxol (espai, temps i alimentació) i el possible efecte elusió, per explicar la coexistència d'una comunitat formada per tres espècies de mesocarnívors (teixó *Meles meles*, guineu *Vulpes vulpes*, i fagina *Martes foina*), a la Serra de Montsant (Priorat, Catalunya).

2. - Entendre i explicar els mètodes de control de depredadors que es van emprar en el passat recent a la província de Tarragona, i inferir les estructures d'extracció emprades a la Serra de Montsant.

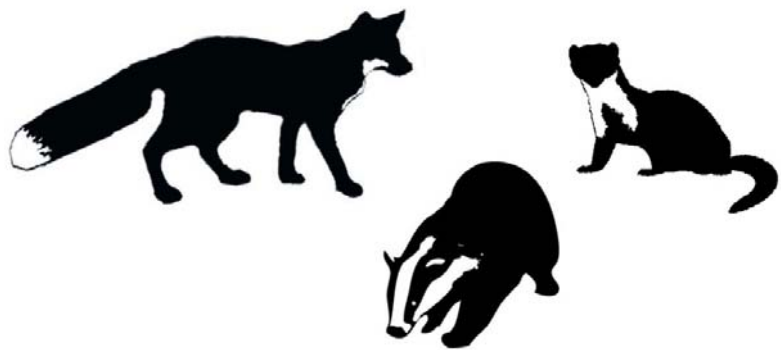
3. - Amb models de dinàmica de poblacions, simular l'efecte potencial del control de depredadors sobre les espècies de la comunitat i corroborar la concordança de les prediccions amb sèries de dades de camp, en àrees amb i sense control de depredadors.

4. - Construir una aplicació de simulació en suport EXCEL que permeti, a investigadors i gestors de fauna, entendre millor els mecanismes que determinen els canvis en la composició i estructura de la comunitat.

5. - Posar de manifest les dinàmiques de recuperació i regressió de cada espècie quan les poblacions s'han reduït per l'efecte del control de depredadors en cadascun dels hàbitats (bosc, matollar i conreu), i observar i quantificar aquesta recuperació i la regressió en el temps.



3. INFORME DELS DIRECTORS



3. INFORME DELS DIRECTORS

El doctorand Joan Barrull i Ventura presenta la seva tesi doctoral titulada “**Factors reguladors d’una comunitat de mesocarnívors en un ambient agroforestal mediterrani**”. Els directors de tesi, el Dr. Jordi Ruiz Olmo, el Dr. Jorge González Casanovas i el Dr. Miquel Salicrú Pagès, informen que aquesta tesi doctoral s’ha articulada al voltant de 4 articles publicats en revistes científiques internacionals incloses al *Science Citation Index* (Zoology Category: *Mammalian Biology, Mammalia*, i *Italian Journal of Zoology*. Ecology Category: *Ecological Research*).

La informació corresponent als 4 articles presentats com a cos de la tesi, el factor d’impacte de les revistes en l’any de presentació de la tesi (*Thompson Institute for Scientific Information*) i la contribució científica del doctorand en cadascun dels articles es detalla a continuació:

- [1] **Barrull J**, Mate I, Ruiz-Olmo J, Casanovas JG, Gosàlbez J, Salicrú M. 2014. Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: an integrated study based on camera trapping and diet. *Mammalian Biology* 79 (2): 123-131. Doi: 10.1016/j.mambio.2013.11.004

Factor d’impacte (2013): **1.337** (Q2, 53/152)

Contribució científica:

Disseny del treball: **JB**, IM, JRO, MS.

Mostreig i anàlisi de mostres: **JB**, IM.

Anàlisi de resultats: **JB**, MS.

Redacció del manuscrit: **JB**.

Revisió del manuscrit: **JB**, IM, JRO, JGC, MS, JG.

- [2] **Barrull J**, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75 (4): 363–369. Doi: 10.1515/MAMM.2011.052

Factor d’impacte (2013): **0.824** (Q3, 91/152)

Contribució científica:

Disseny del treball: **JB**, IM, JGC

Mostreig i anàlisi de mostres: **JB**, IM.

Anàlisi de resultats: **JB**.

Redacció del manuscrit: **JB**.

Revisió del manuscrit: **JB**, IM, JGC, MS, JG.



- [3] Casanovas JG, **Barrull J**, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo, Gosàlbez, Salicrú M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor release revisited. *Ecological Research* 27 (3): 603-614. Doi: 10.1007/s11284-012-0931-y

Factor d'impacte (2013): **1.513** (Q3, 89/140)

Contribució científica:

Disseny del treball: **JB**, IM, JGC, MS.

Mostreig i anàlisi de mostres: **JB**, IM.

Anàlisi de resultats: **JB**, JGC, MS.

Redacció del manuscrit: **JB**.

Revisió del manuscrit: **JB**, IM, JMZ, JRO, JGC, MS, JG.

- [4] **Barrull J**, Mate I, Salicrú M, Palet J, Casanovas JG, Gosàlbez J, Ruiz-Olmo J. 2014. Differential response of a carnivore community to predator control: a spatio-temporal observational study. *Italian Journal of Zoology*, 81 (2): 271-279. Doi: 10.1080/11250003.2014.893378

Factor d'impacte (2013): **0.865** (Q3, 84/152)

Contribució científica:

Disseny del treball: **JB**, IM, JRO, MS.

Mostreig i anàlisi de mostres: **JB**, IM, JP.

Anàlisi de resultats: **JB**, MS.

Redacció del manuscrit: **JB**.

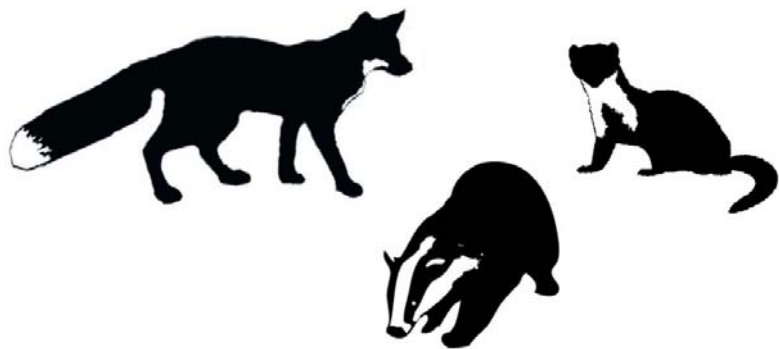
Revisió del manuscrit: **JB**, IM, JRO, JGC, MS, JG.

A més, certifiquem que cap dels articles ha estat utilitzat en altres tesis doctorals.

Barcelona, 1 de setembre de 2014.



4. CAPÍTOLS



*“La vida per tal com n’és de complicada,
és gairebé un miracle”*

Francis Crick



CAPÍTOL 4.1

**Factors i mecanismes que expliquen la
coexistència en una comunitat de carnívors
mediterranis: un estudi integrat basat en
càmeres trampa i dieta**

CAPÍTOL 4.1

Factors i mecanismes que expliquen la coexistència en una comunitat de carnívors mediterranis: un estudi integrat basat en càmeres trampa i dieta.

J. Barrull¹, I. Mate¹, J. Ruiz-Olmo², J.G. Casanovas³, J. Gosàlbez¹, M. Salicrú⁴.

¹ Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

² Direcció General de Medi Natural i Biodiversitat, Departament d'Agricultura, Caça, Pesca, Alimentació i Medi Natural, Generalitat de Catalunya, C/ Doctor Roux 80, 08017 Barcelona.

³ Hidrobiología y Caza. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Forestales, Universidad Politécnica de Madrid, 28040 Madrid.

⁴ Departament d'Estadística, Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

Barrull J, Mate I, Ruiz-Olmo J, Casanovas JG, Gosàlbez J, Salicrú M. 2014. Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: an integrated study based on camera trapping and diet. *Mammalian Biology* 79 (2): 123-131. Doi: 10.1016/j.mambio.2013.11.004



Resum

Per afavorir-ne la gestió i la conservació, resulta d'interès identificar els factors que determinen la distribució de les espècies, i comprendre els mecanismes que regulen l'estructura organitzativa o condicionen la dinàmica de les comunitats. Amb la informació que proporcionen 842 fotografies obtingudes amb càmeres trampa i 8.175 excrements recollits al camp, hem estudiat els factors que afavoreixen la coexistència de teixons (*Meles meles*), guineus (*Vulpes vulpes*) i fagines (*Martes foina*) en un entorn agroforestal mediterrani de la Península Ibèrica. Amb ocupació àmplia i simultània de l'espai, i amb activitat conjunta en una àmplia franja horària (bàsicament nocturna i crepuscular), els carnívors diferencien la seva estratègia en funció de la disponibilitat de recursos. A l'estiu, amb recurs d'origen vegetal abundant i de fàcil accés, els solapaments en els patrons de dieta i d'activitat són elevats, i l'elusió temporal al competidor superior permet la utilització conjunta de les mateixes parcel·les. Durant la tardor, amb menys recursos de fàcil accés (encara que suficients), el manteniment del solapament alimentari es compensa amb l'elusió i la reducció en el solapament de l'activitat. A l'hivern i la primavera, la diferenciació en el comportament de resposta es posa de manifest en la substitució parcial del recurs d'origen vegetal. La diferenciació en les dimensions de nínxol s'ha relacionat amb la complementarietat, les capacitats i les necessitats diferencials de cadascuna de les espècies, i amb la seva biologia. Els comportaments de resposta observats són compatibles amb l'estructura jeràrquica dels carnívors, teixó : guineu : fagina. El coneixement d'aquests factors i mecanismes permet entendre millor la resposta a pertorbacions, ajustar-ne la predicció, i en conseqüència, orientar en millor mesura les accions de gestió i conservació.

Paraules clau: *Martes foina*, *Meles meles*, *Vulpes vulpes*, comunitat de carnívors, mecanismes de coexistència.



4.1.1. Introducció

En gestió i conservació resulta d'interès identificar els factors que determinen la distribució de les espècies, i comprendre els mecanismes que regulen l'organització en assemblatges o que condicionen la dinàmica de les comunitats (Johnson et al. 2001, Woodroffe 2001). El coneixement d'aquests factors i mecanismes permet establir l'origen de les comunitats, predir la resposta a perturbacions i establir el llindar de canvi que pot provocar transicions irreversibles o de degradació (Creel *et al.* 2001). En l'àmbit de l'organització, l'interès se sol centrar en la funció d'utilització dels recursos per part dels individus (que s'associa amb el nínxol) i en avaluar l'existència, la importància, l'amplitud, la transitorietat i la contingència de les interaccions (Schoener 2009, Brashares *et al.* 2010).

En poblacions amb alta densitat i amb recursos limitats, la coexistència s'ha associat, en una primera aproximació, a la diferenciació de nínxol. Amb aquest plantejament, a causa del procés d'exclusió competitiva, caldria esperar que dues espècies prou similars no poguessin coexistir de manera estable (MacArthur i Levins 1967). La realitat, però, sol ser més complexa, ja que el resultat del procés de competència es manifesta en la coexistència d'ambdues espècies, les quals eviten el solapament modificant el volum de l'espai ecològic inicialment establert a cadascuna d'elles (Chesson 2000, Chase i Leibold 2003). Les interaccions competitives, que solen ser de naturalesa asimètrica, ocasionen la reducció en els nivells dels recursos, afecten a ambdues espècies, i en l'extrem, poden impedir l'accés al recurs de l'individu competidor (Amarasekare 2009). Així, l'estructuració i la coexistència requereixen ser explicades per la separació en l'ús dels recursos, i, amb els mateixos recursos, mitjançant la diferenciació en els comportaments de resposta (Verdade *et al.* 2011). Per aconseguir respostes satisfactòries a nivell global, l'anàlisi requereix considerar com a mínim les quatre dimensions que s'associen al nínxol ecològic: els enemics naturals, l'espai, el temps i els recursos (Chesson 2000).

En aquest marc d'interaccions multidireccionals, el nostre interès se centra a analitzar alguns factors de l'estructuració intragremial que regulen les dinàmiques de coexistència en una comunitat de tres espècies de carnívors: teixó *Meles meles* (Linnaeus, 1758), guineu *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) i fagina *Martes foina* (Erxleben, 1777) en un ambient mediterrani. Pel que fa a la primera dimensió del nínxol, fa segles que els grans depredadors naturals de teixó, guineu i fagina van desaparèixer de l'àrea d'estudi. Per tant, el llop *Canis lupus* Linnaeus 1758, l'ós *Ursus arctos* Linnaeus 1758, i el linx *Lynx lynx* (Linnaeus 1758) no són un factor a considerar en l'estructuració intragremial (Ruiz-Olmo 1988). En canvi, teixó, guineu i fagina coexisteixen en l'actualitat compartint les altres dimensions del nínxol.



Per a aquestes dimensions de nínxol compartit, presentem un estudi integrat en el qual contrastem el comportament de les tres espècies en els següents àmbits: (i) ocupació de l'espai i simultaneïtat d'ús, (ii) dieta i solapament de nínxol tròfic, (iii) patró d'activitat diària i superposició de les corbes de temps d'activitat, i (iv) efecte d'elusió entre espècies. Per a l'àrea d'estudi, tenim la hipòtesi que, amb ocupació simultània de l'espai, la coexistència s'explica per la diferenciació parcial de nínxol (en l'alimentació i en el temps), i per l'efecte de l'elusió interespecífica. En la dimensió de l'alimentació, l'interès s'orienta en l'observació de la resposta diferencial en l'explotació, quan el recurs principal escasseja. En la dimensió del temps (activitat), estem interessats a determinar si les diferències es produeixen en amplitud, en intensitat o en una combinació d'ambdues. Esperem observar que la separació de nínxol i la diferenciació en els comportaments de resposta sigui compatible amb l'estructura jeràrquica dels carnívors (teixó: guineu: fagina) (Lindström *et al.* 1995, Padial *et al.* 2002, Macdonald *et al.* 2004).

4.1.2. Material i mètodes

4.1.2.1. Àrea d'estudi

L'estudi s'ha realitzat en l'ambient agroforestal del Parc Natural de la Serra de Montsant i la seva àrea d'influència (PNMON). La regió considerada està situada a Catalunya (nord-est de la Península Ibèrica, 41°12'-41°22'N i 0°41'-0°56' E) i té una extensió aproximada de 22.100 ha. Presenta un relleu abrupte, format per conglomerats de l'oligocè, amb una altitud màxima de 1.163 m. La hidrografia se centra gairebé totalment en els rius Montsant i Siurana. Predomina el clima mediterrani, amb una temperatura mitjana anual de 11°-14°C i una precipitació mitjana anual de 450-600 mm. La vegetació és típicament mediterrània, però amb una certa influència submediterrània i eurosiberiana en determinats sectors. La vegetació nativa ha estat modificada des de fa molt temps i avui dia la zona és molt heterogènia, caracteritzada per un patró en mosaic de clapes de masses forestals de pi blanc (*Pinus halepensis* Mille i alzina (*Quercus ilex* L.) (37,4 % de la superfície total), intercalades amb matoll mediterrani (34,3%), dominat per coscoll (*Quercus coccifera* L.), bruc (*Erica arborea* L.), llentiscle (*Pistacia lentiscus* L.) i *Genista sp.*, amb cultius permanents (21,9%) rics en avellaners, ametllers, arbres fruiters, oliveres i altres, però sobretot vinyes. L'àrea inclou rius i embassaments (0,4%), vegetació de ribera (3,8%) i una extensa xarxa de camins i senders, camps de conreu abandonats i zones residencials (2,2%). La zona alberga una població animal important, amb una gran diversitat d'espècies que són d'interès per a la conservació. Els mamífers carnívors registrats a l'àrea d'estudi inclouen les següents espècies: guineu, fagina,



teixó, mostela *Mustela nivalis* L., 1766, turó *Mustela putorius* L., 1758, visó americà *Neovison vison* (Schreber, 1777), llúdriga *Lutra lutra* (L., 1758), geneta *Genetta genetta* (L., 1758), i gat salvatge *Felis silvestris* Schreber, 1775 (Barrull i Mate 2007a, Mate i Barrull 2010).

4.1.2.2. Captures amb càmera

Des de la tardor del 2006 a l'estiu de 2007 es va registrar l'activitat de les espècies mitjançant trampeig fotogràfic. Aquesta tècnica no invasiva s'ha aplicat amb èxit per recollir informació sobre espècies de carnívors evasives o nocturnes (Kays i Slauson 2008). Per assegurar una cobertura uniforme del territori, les estacions de mostreig es van distribuir seguint el criteri descrit per Long i Zielinski (2008): les 75 estacions de mostreig es van situar en zones accessibles pròximes a vèrtexs de quadrícules d'1 km de costat corresponents a una malla superposada a la zona d'estudi (Fig. 1). Durant tot l'estudi es van utilitzar cinc càmeres trampa digitals Bushnell Trail Scout 2.1 MP, dissenyades per captar l'activitat de la fauna de manera remota amb sensor d'infrarojos. Per garantir la representativitat espacial en el temps i evitar la possible dependència entre les observacions d'estacions adjacents, es van escollir 5 vèrtexs a l'atzar (no adjacents) i sense repetir l'emplaçament (en total 15 subgrups de 5 emplaçaments). Per assegurar la representativitat de la mostra a nivell global al PNMON i observar la presència de les espècies en les quadrícules, cada subgrup de càmeres es va mantenir actiu durant quinze dies consecutius.

Cada càmera es va instal·lar prop d'un camí, en considerar que els senders són els principals corredors pel desplaçament de les espècies estudiades (Libois i Waechter 1991, Cavallini 1994, Virgós 2001, Webbon *et al.* 2004). Es considera que els exemplars de carnívors que deambulen per una zona són capturats de manera fiable, en un mateix dia, tant per càmeres instal·lades a prop dels camins com per càmeres situades fora de camins (Rabinowitz i Nottingham 1986, Maffei *et al.* 2004, Harmsen 2006). Les càmeres es van col·locar a una alçada aproximada d'entre 30 i 50 cm, en punts favorables, i van ser programades per gravar la data i l'hora de cada imatge presa en Coordenades de Temps Universal (UTC). En el moment de la seva instal·lació, es va col·locar un esquer de sardines en oli davant de les càmeres. Encara que el reconeixement individual de teixons, guineus i fagines pot ser possible sota certes circumstàncies (lesions, marques i taques), en aquest estudi en cap cas es va intentar determinar la identitat individual dels exemplars fotografiats a causa del seu regular patró de pelatge. Per tant, les imatges preses amb un interval de temps superior a una hora es van assumir com contactes diferents (Lucherini *et al.* 2009). També s'assumeix que les altres espècies de mamífers presents a la zona, o no afecten o afecten per igual al comportament de pas per davant de les càmeres de les tres espècies estudiades.



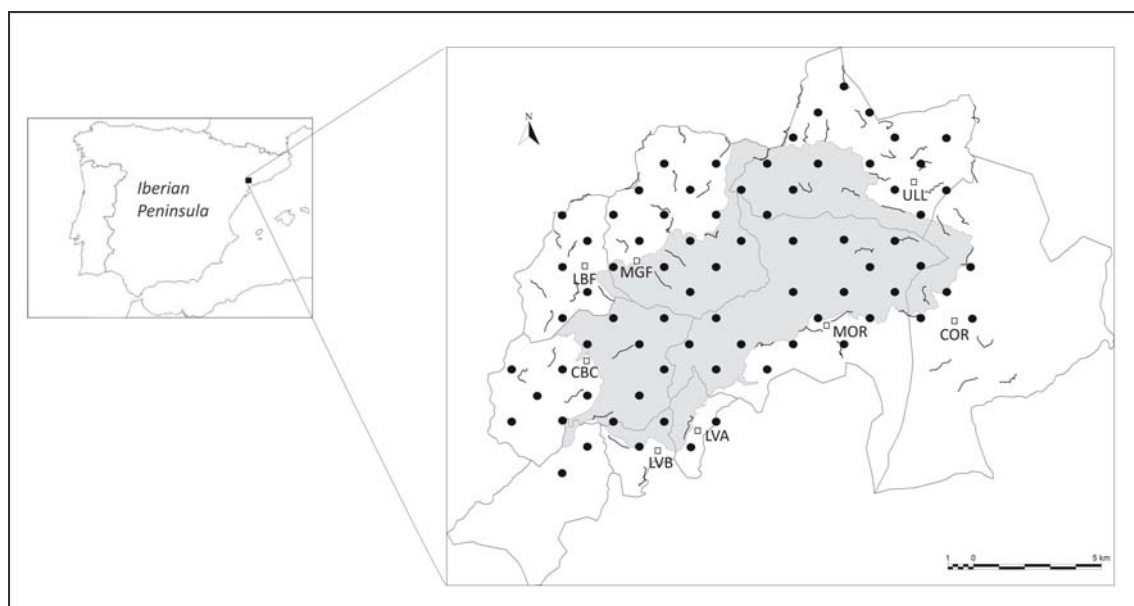


Figura 1. Localització del Parc Natural de la Serra de Montserrat (ombrejat en gris clar) i la seva àrea d'influència (àrees en blanc) en el nord-est de la Península Ibèrica. Les línies primes en negre indiquen els límits municipals, i les línies negres gruixudes els camins on es van recollir els excrements. Els punts negres indiquen les estacions de trampeig fotogràfic. Els quadrats blancs corresponen a la ubicació dels pobles: MOR (La Morera de Montserrat), LVA (La Vilella Alta), LVB (La Vilella Baixa), CBC (Cabacés), LBF (La Bisbal de Falset), MGF (Margalef), ULL (Ulldemolins) i COR (Cornudella de Montserrat).

4.1.2.3. Composició de la dieta

La composició de la dieta, expressada en percentatge de biomassa consumida en cadascuna de les categories alimentàries s'ha obtingut en base a l'anàlisi de les restes d'aliments no digerits presents en la femta. Tot i que la incorrecta identificació de la femta és una font de biaix (Davison *et al.* 2002), l'ús de la identificació genètica ha demostrat que rastrejadors experimentats poden assolir una taxa d'error en la identificació inferior al 5% de les mostres fecals recollides a l'atzar al camp (Güthlin *et al.* 2012). L'avantatge principal d'aquest mètode, àmpliament utilitzat en el cas dels carnívors, és que s'aconsegueix un gran nombre de mostres sense capturar o manipular animals (Litvaitis 2000). Amb representació homogènia dels diferents tipus d'hàbitat, es van escollir 60 camins d'1 km de longitud i una amplada regular d'aproximadament 4 m, separats entre ells almenys un quilòmetre per tal d'evitar o minimitzar els possibles problemes espacials de dependència entre observacions. Per a cada camí, els excrements es van recollir en cada estació de l'any (tardor, hivern, primavera i estiu) i en cadascun dels anys, des de setembre de 2008 fins agost de 2011 (720 rutes en total). A fi d'assegurar l'homogeneïtat i la repetibilitat en la recollida de mostres, els camins es van recórrer a la mateixa velocitat de pas pels dos mateixos rastrejadors i els excrements van ser eliminats de totes les rutes dues setmanes abans de la recol·lecció. Aquest



interval s'associa al temps màxim estimat de supervivència dels excrements no protegits dels mesocarnívors, abans que es puguin perdre degut a les inclemències del temps (Webbon *et al.* 2004). Els excrements de les diferents espècies van ser identificats per la grandària, forma i localització (Bang i Dahlstrøm 2007, Jędrzejewski i Sidorovich 2010). Excrements cilíndrics i agrupats (10-15 cm de llarg i 2-3 cm d'ample), de vegades fragmentats o en massa solta amorfa, dipositats en fosses oblongues (latrines) van ser assignats a teixó; excrement sempre sol, amb la forma de cilindre (8-10 cm de llarg i 1,5 -2 cm d'ample), amb una punta afilada i subdividit en 2-3 fragments va ser assignat a guineu; excrement sol (alguns cops agrupats) amb aparença tubular uniforme (8-10 cm de llarg i 1-1,2 cm d'ample), generalment amb forma corbada i afilada en un extrem, es va assignar a fagina. Aquesta caracterització permet discriminar la femta per espècie i no confondre-la amb la d'altres carnívors presents al PNMON. De forma excepcional, es van desestimar els excrements de dubtosa identificació.

Els continguts dels excrements van ser analitzats d'acord amb el mètode proposat per Barrientos i Virgós (2006). Després de remullar la femta en aigua durant 24 hores, es descomponen els excrements i les restes sòlides es classifiquen per grandària usant un raig d'aigua i un tamís (0,5 mm de malla). Les restes d'aliments van ser identificats en referència al material de les col·leccions de referència (llavors, plomes, cranis i ossos) dels propis investigadors i de la literatura (Teerink 1991, Roberts 1995, Harde i Severa 1998, Olmo 2006, Barrull *et al.* 2007, Fraigneau 2007). Característiques individuals (per exemple, cranis, dents, becs, èlitres, extremitats o llavors) es van utilitzar per determinar la font d'aliment. Per descriure la composició de la dieta, les restes de preses identificades es van agrupar en 7 categories alimentàries: (1) fruits i llavors, (2) invertebrats, (3) amfibis/rèptils, (4) aus, (5) petits mamífers, (6) conill i (7) carronya/brossa. La biomassa associada a cada tipus de presa de cada categoria alimentària es va estimar utilitzant la mitjana dels pesos de trenta unitats individuals recol·lectades prèviament en l'àrea d'estudi. Quan grans preses o carronya eren presents, es va assignar a aquestes categories la màxima biomassa que, en mitjana, és consumida en una ingestió: 250 g, 300 g i 150 g per teixó, guineu i fagina, respectivament (Henry *et al.* 1988, Libois i Waechter 1991, Barrull i Mate 2007b). Com la competència potencial, en termes de biomassa, podria ser diferent de la situació real en la natura, la biomassa de cada categoria alimentària va ser transformada en termes d'energia aplicant els coeficients mitjans extrets de la literatura (fruites/llavors: 60 kcal/100g, invertebrats: 424 kcal/100g, amfibis/rèptils: 144 kcal/100g, aus: 213 kcal/100g, petits mamífers: 203 kcal/100g, conill: 133 kcal/100g, i carronya/brossa: 213 kcal/100 g) (White 1988, Frye 1991, Dierenfeld *et al.* 2002).



4.1.2.4. Tractament estadístic

Per caracteritzar l'abundància relativa i l'ocupació de les espècies en el territori, s'han considerat les freqüències relatives d'observació agrupades per espècie i per estació de mostreig/espècie. Amb els valors de presència/absència obtinguts en les estacions de mostreig, s'ha calculat l'índex de similitud de Sorensen (S_s) (Sorensen 1948):

$$Ss_{i,j} = \frac{2a_{ij}}{2a_{ij} + b_{ij} + c_{ij}}$$

sent a_{ij} el nombre d'estacions de mostreig amb presència simultània de les dues espècies i i j , i b_{ij} i c_{ij} el nombre d'estacions de mostreig amb presència d'una única espècie. Aquest índex varia entre 0 (nul·la ocupació simultània del territori) i 1 (màxima ocupació simultània).

El contrast de l'efecte espècie (guineu, fagina, teixó), estació (tardor, hivern, primavera i estiu) i any (2008-2009, 2009-2010 i 2010-2011) en la dieta s'ha avaluat en base a la consideració d'un model lineal general de tres factors amb interacció. Amb respostes multivariants (freqüència relativa de biomassa i freqüència relativa en energia en les set categories alimentàries), el model MANOVA (resolt amb l'estadístic Lambda de Wilks amb transformació Anscombe en la variable resposta, per assegurar el compliment de les condicions de regularitat), s'ha utilitzat per identificar els factors i interaccions significatius, i per a cada categoria alimentària, el model ANOVA s'ha utilitzat per determinar la importància diferencial dels components de la dieta a cada espècie/estació. El solapament de nínxol tròfic s'ha obtingut calculant el complementari de la distància entre els histogrames de categoria tròfica per espècie (Schoener 1970):

$$DO_{i,j} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{c=1}^7 |dfr_i(c) - dfr_j(c)|$$

on $dfr_i(c)$ i $dfr_j(c)$ són les freqüències relatives de biomassa o energia de les espècies i i j (o entre anys i i j) en les categories alimentàries c ($c=1, \dots, 7$). Aquest índex varia entre 0 (solapament nul) i 1 (solapament total).

El patró d'activitat diària de les espècies s'ha obtingut considerant la freqüència relativa d'observació per espècie/hora (prenent com a referència l'hora inicial de captura): $afr_i(h)$ (freqüència relativa d'observació de l'espècie i en l'hora h , $h = 1, \dots, 24$). El contrast d'homogeneïtat entre els patrons d'activitat, anual i estacional, s'han realitzat amb el test Xi-quadrat. La forma del patró d'activitat es va obtenir amb el test d'unimodalitat de Hartigan. De forma paral·lela a la descrita en la dieta, el solapament entre les corbes d'activitat (patrons d'activitat, AO) s'ha obtingut en base a l'expressió:

$$AO_{i,j} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{h=1}^{24} |afr_i(h) - afr_j(h)|$$



Aquest índex també varia entre 0 (nul·la similitud en l'activitat) i 1 (màxima similitud en l'activitat).

La precisió en l'estimació dels solapaments en ocupació de l'espai i en activitat s'ha obtingut per mètodes de remostreig amb el programari d'estadística R versió 2.15.1. En concret, per als indicadors de solapament s'han obtingut els intervals de confiança *bootstrap* del 95% amb 10.000 repeticions: a) s'han generat 20.000 valors seguint una distribució multinomial, 10.000 centrats en l'ús de l'espai o l'activitat de la primera espècie i 10.000 centrats en l'ús de l'espai o l'activitat de la segona espècie; b) per a cadascuna de les rèpliques aparellades s'ha reproduït 10.000 vegades l'indicador de solapament en l'ús de l'espai o l'activitat; c) s'han ordenat (de menor a major) els 10.000 valors que reproduïxen l'indicador de solapament; i d) els límits inferior i superior de l'interval de confiança s'han associat als valor situats a les posicions 250 i 9.750, i, en conseqüència, la longitud del interval de confiança centrat en la mitjana s'ha obtingut per diferència de les posicions anteriors. Per obtenir la precisió en l'estimació del solapament en la dieta, s'ha considerat la informació que proporcionen les rèpliques dels tres anys. En concret, la longitud del interval de confiança s'ha avaluat en $\pm 1,96\sigma_{\text{solapament}}$

La elusió entre dues espècies s'ha associat a la variació en el temps mitjà de pas entre captures consecutives (diferència entre l'hora inici de l'observació i l'hora final de l'observació precedent) per l'efecte de la presència o el rastre d'olor de l'espècie predecessora. En conseqüència, el comportament d'una espècie es considera compatible amb el d'un competidor inferior/superior quan el temps mitjà de pas entre captures consecutives passant en segon lloc és significativament superior/inferior al que s'obté passant en primer lloc. L'estimació i la precisió del temps mitjà de pas entre captures creuades d'espècies (passant en primer lloc i passant en segon lloc) s'ha realitzat sobre la base de la consideració d'intervals de confiança, i la significació de les diferències s'ha obtingut amb el test t-Student. Per minimitzar l'efecte dels valors extrems, que no expliquin la interferència (associacions familiars, descans diürn, distorsions per activitats humanes ...), en ambdós casos s'han considerat estimacions robustes de la mitjana i de la desviació típica. Seguint el criteri descrit en Lenth (1989) i Salicrú *et al.* (2011), la mitjana s'ha estimat sobre la base del valor de la mediana i la desviació típica s'ha obtingut utilitzant la següent expressió: $\text{med}\{|t_i - \text{med}\{t_1, t_2, \dots, t_n\}|\} / 0,675$, on $\text{med}\{t_1, t_2, \dots, t_n\}$ és la mediana dels temps de pas t_1, t_2, \dots, t_n . La reducció en el temps de la intensitat del rastre (per presència) pot comportar que part dels temps de pas es vegi poc afectada quan es produeixen pocs contactes (per efecte de la densitat, entre d'altres). És aquest el motiu pel qual també s'ha contrastat el percentatge de temps de pas inferiors a 60 minuts, en captures creuades d'espècies (passant en primer lloc i passant en segon lloc). El contrast de



percentatges s'ha fet aplicant el test Z (la distribució del percentatge s'aproxima a la normal). Considerem que 60 minuts és el temps mitjà en que el rastre d'olor d'un mesocarnívor pot mantenir-se evident en el medi (Macdonald 1987), i, per tant, pot ser detectat per un altre mesocarnívor i exercir, o no, un efecte intimidatori sobre ell.

4.1.3. Resultats

L'ocupació de l'espai s'ha quantificat sobre la base de l'observació de 842 contactes diferents de les espècies objecte d'estudi: 177 de teixó (tardor: 41 captures, hivern: 36, primavera: 49, estiu: 51); 422 de guineu (tardor: 67 captures, hivern: 74, primavera: 134, estiu: 147); 243 de fagina (tardor: 48 captures, hivern: 55, primavera: 58, estiu: 82). A més, també s'han observat altres carnívors que no són objecte d'aquest estudi: 73 captures de geneta, 31 de gat domèstic i 20 de gos. Els resultats obtinguts han revelat la presència de, com a mínim, una de les espècies en 70 de les 75 estacions ($93 \pm 5,5\%$): en 57 estacions ($76 \pm 9,5\%$) es va observar la presència de les tres espècies, en 12 estacions ($16 \pm 8,0\%$) es va observar la presència de guineu i fagina, però no de teixó, i en 1 estació ($1 \pm 2,5\%$) es va observar la presència de fagina i teixó, però no de guineu. D'altra banda, la freqüència relativa d'observació de teixó, guineu i fagina (que associem a la seva abundància relativa) s'ajusta als percentatges 21%, 50% i 29% respectivament. Aquesta ocupació extensiva i simultània del territori també s'ha posat de manifest amb l'índex de similitud de Sorensen: $Ss_{\text{teixó,guineu}}=0,90\pm 0,06$; $Ss_{\text{teixó,fagina}}=0,91\pm 0,05$; i $Ss_{\text{guineu,fagina}}=0,99\pm 0,01$. D'altre banda, l'anàlisi de 8.175 excrements recollits i identificats al llarg dels camins, ha posat de manifest que en el 95% dels camins (57 dels 60) s'han trobat rastres de les tres espècies en, com a mínim, un dels mostratges, i únicament en el 5% dels camins (3 de 60) no s'ha trobat en cap ocasió rastres de teixó.

En relació amb la dieta, hem identificat i recollit al llarg dels camins 1.516 excrements de teixó (18,5%) (tardor 408, hivern 342, primavera 415, estiu 351); 4.764 excrements de guineu (58,3%) (tardor 1.107, hivern 1.301, primavera 1.075, estiu 1.281); 1.895 excrements de fagina (23,2%) (tardor 408, hivern 477, primavera 426, estiu 584); i 107 excrements van ser descartats, en no poder assegurar-ne la classificació. El resultat obtingut amb el model de resposta multivariant (MANOVA amb l'estadístic Lambda de Wilks) ha posat de manifest que el patró de consum de les categories alimentàries presenta diferències significatives per espècie ($p=0,0000$ per biomassa i per energia), per estacions ($p=0,0000$ per biomassa i per energia), i entre anys ($p=0,0190$ per biomassa i $p=0,0218$ per energia), i que la interacció espècie-estació és significativa ($p=0,0000$ per biomassa i $p=0,0001$ per energia). El menor solapament es produeix a l'hivern i a la primavera en les parelles teixó-guineu i teixó-fagina, i el major



solapament es produeix a l'estiu i a la tardor en la parella guineu-fagina. En termes de solapament mitjà, la parella guineu-fagina presenta major solapament que les altres dues (Taula 1).

Taula 1. Percentatge de solapament de dieta en biomassa (energia) per parells d'espècies (100·DO_{ij}) amb una precisió del 95% (Mf = fagina, Mm = teixó, Vv = guineu).

	Tardor	Hivern	Primavera	Estiu	ANUAL
Vv - Mf	80,7±18,2 (76,2±18,7)	64,8±10,4 (60,4±7,2)	53,5±5,6 (53,2±5,9)	86,5±5,6 (78,5±9,0)	71,4±8,5 (67,1±7,7)
Mm - Vv	62,0±20,0 (47,9±9,6)	49,3±8,7 (46,1±13,2)	28±13,1 (35,6±20,1)	71,1±4,9 (52,4±5,4)	52,6±7,7 (45,5±4,2)
Mm - Mf	61,6±10,8 (46,0±10,4)	42,8±3,5 (31,7±2,7)	28,4±10,0 (32,3±10,7)	68,7±6,4 (50,9±5,3)	50,4±5,2 (40,2±5,3)

En termes d'energia, l'anàlisi individualitzat en cadascuna de les categories alimentàries (ANOVA) ha revelat que teixó, guineu i fagina presenten un consum diferencial en totes elles. Per a fruits/llavors ($p=0,0000$), el contrast per parelles ha revelat diferències en teixó-guineu i teixó-fagina. Per a invertebrats ($p=0,0000$), les diferències s'han observat en les parelles teixó-guineu i teixó-fagina. Per a amfibis/rèptils ($p=0,0001$) i carronya/brossa ($p=0,0005$), les diferències s'han observat en les parelles teixó-guineu i guineu-fagina. Per a aus ($p=0,0000$), micromamífers ($p=0,0000$) i conill ($p=0,0000$) les diferències s'han observat en les tres parelles. Pel que fa a consums mitjans anuals, el teixó orienta la seva dieta a fruits/llavors (44,4%), invertebrats (28,0%) i carronya (19,3%), la guineu basa la seva alimentació en carronya (31,8%), micromamífers (25,1%), fruits/llavors (17,6%) i conills (14,5%), i la fagina centra l'atenció en micromamífers (35,6%), aus (19,8%) i fruits/llavors (17,1%) (Fig. 2). Aquest patró d'alimentació presenta gran estabilitat en el temps: el solapament mitjà de la dieta en el temps és de 86,9% en teixó, 81,1% en guineu i 85,1% en fagina.

En el període anual, el patró d'activitat diària, obtingut amb els registres de captura amb càmeres trampa, revela un alt grau de solapament en els temps d'activitat de les tres espècies. El teixó és l'espècie menys activa, registrant moviments entre les 19:00 i les 10:00, i concentrant el 92% de la seva activitat entre les 20:00 i les 6:00. La guineu és l'espècie més activa, registrant moviments durant tot el dia i concentrant el 89% de la seva activitat entre les 19:00 i les 8:00. La fagina és menys activa, registrant moviments entre les 17:00 i les 10:00, i concentrant el 91% de la seva activitat entre les 19:00 i les 6:00.



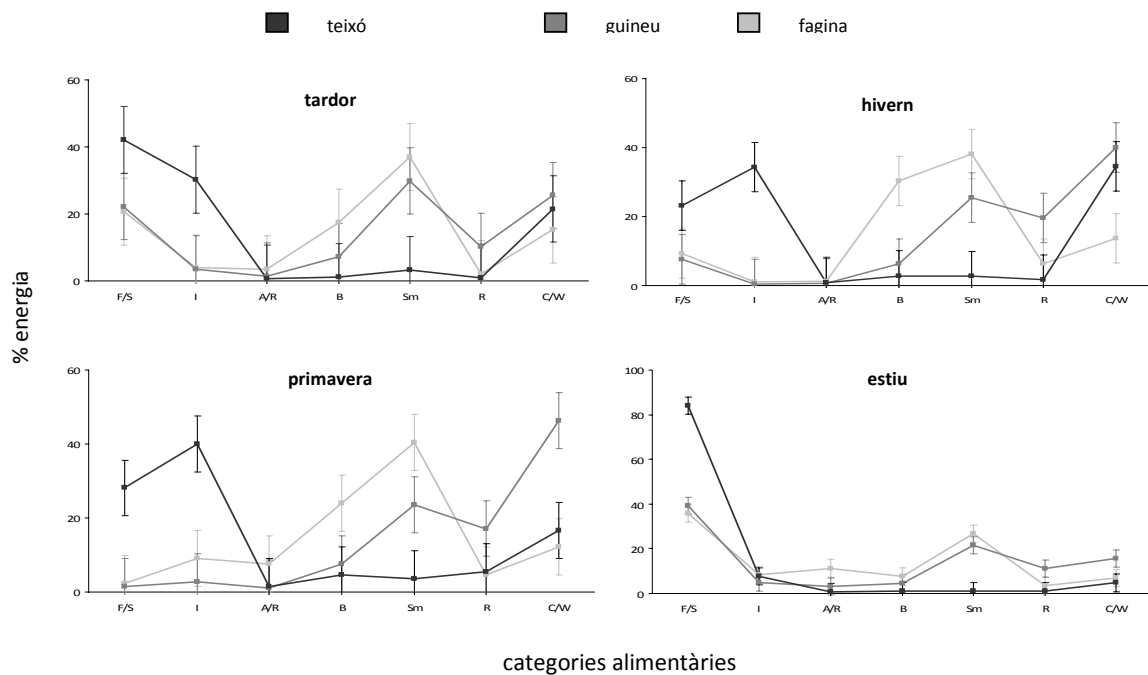


Figura 2. Patrons alimentaris (interval de confiança del 95%) per estacions per al teixó (*Meles meles*) (línia negra), la guineu (*Vulpes vulpes*) (línia gris fosc) i fagina (*Martes foina*) (línia gris clar). L'eix vertical representa l'energia mitjana consumida (com a percentatge) i l'eix horitzontal representa les categories alimentàries: F/S: fruits/llavors, I: invertebrats, A/R: amfibis/rèptils; B: aus; Sm: micromamífers; R: conill; i C/W: carronya/brossa.

Amb activitat semblant en horari, el test Xi-quadrat ha posat de manifest l'existència de diferències significatives en els patrons d'activitat a nivell anual ($p=0,0000$) i per estacions (tardor: $p=0,0117$; hivern: $p=0,0124$; primavera: $p=0,0025$; i estiu: $p=0,0261$). El menor solapament es produeix a la tardor per a les parelles teixó-guineu i guineu-fagina, i el major solapament es produeix a l'estiu per a les parelles teixó-fagina i guineu-fagina. En termes de solapament mitjà, la parella teixó-fagina presenta major solapament que les altres dues (Taula 2).

Taula 2. Percentatge de solapament de les corbes d'activitat per parells d'espècies ($100 \cdot AO_{ij}$) amb una precisió del 95% (Mf = fagina, Mm = teixó, Vv = guineu).

	Tardor	Hivern	Primavera	Estiu	ANUAL
Vv - Mf	52,7±13,1	64,7±12,7	72,3±11,6	69,1±9,6	73,1±6,5
Vv - Mm	57,1±13,6	61,7±13,4	64,1±10,9	67,9±10,9	71,5±6,5
Mf - Mm	67,6±14,5	77,5±13,6	61,5±14,7	78,2±11,5	84,9±7,2

El test d'unimodalitat de Hartigan i l'anàlisi dels gràfics d'activitat espècie/hora han posat de manifest el comportament diferencial en la intensitat de l'activitat de les espècies. El



teixó mostra una activitat contínua i unimodal a les estacions d'estiu ($p=0,1821$) i tardor ($p=0,0799$), mentre que a les estacions d'hivern ($p=0,0421$) i primavera ($p=0,0094$) presenta un desplaçament temporal en la intensitat de l'activitat. La guineu mostra una activitat contínua i bimodal en totes les estacions (tardor $p=0,0017$; hivern $p=0,0419$; primavera $p=0,0046$; i estiu $p=0,0013$). La fagina mostra una activitat continua i unimodal a la tardor ($p=0,1521$) i l'hivern ($p=0,0805$), mentre que a les estacions de primavera ($p=0,0082$) i estiu ($p=0,0056$) presenta un desplaçament en la intensitat de la activitat. El teixó redueix l'activitat entre la 1:00 i les 4:00 h a l'hivern, i entre les 23:00 i la 1:00 h a la primavera. La guineu redueix l'activitat entre les 2:00 i les 5:00 h a tardor i hivern, mentre que a primavera i estiu, l'activitat s'allarga en el temps i presenta un comportament irregular en el que se succeeixen fases de major i menor intensitat. La fagina redueix l'activitat entre les 1:00 i les 3:00 h a la primavera, i puntualment entre les 23:00 i les 24:00 h a l'estiu (Fig. 3).

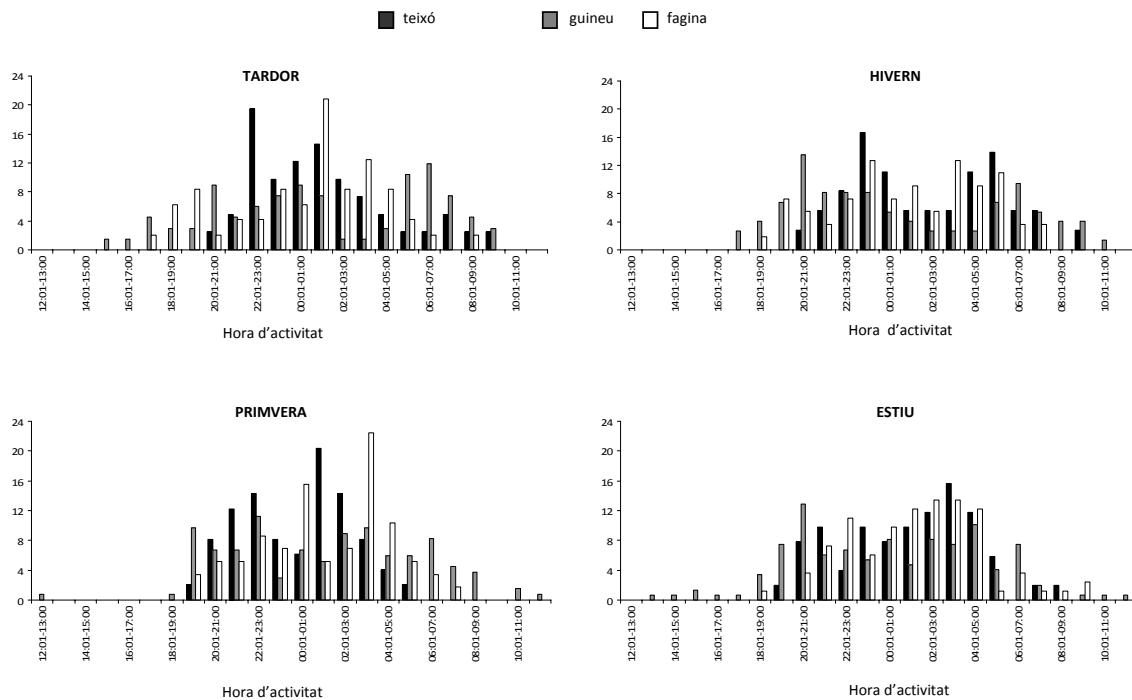


Figura 3. Distribució de freqüències de l'activitat horària, per estacions, de teixó (*Meles meles*), guineu (*Vulpes vulpes*) i fagina (*Martes foina*).

L'elusió interespecífica s'ha relacionat amb els intervals de pas en captures creuades: 69 captures per teixó-guineu; 64 captures per guineu-teixó; 43 captures per teixó-fagina; 54 captures per fagina-teixó; 126 captures per guineu-fagina; i 140 captures per fagina-guineu. Els resultats obtinguts en els contrast d'hipòtesis han posat de manifest que en tots els casos els



temps mitjans de pas i els percentatges en temps de pas inferiors a 60 minuts són desiguals entre parelles contraposades (teixó-guineu $p=0,0016$ en el test de medianes i $p=0,0026$ en el test de percentatges; teixó-fagina $p=0,0387$ en el test de medianes i $p=0,0002$ en el test de percentatges; i guineu-fagina $p=0,0000$ en el test de medianes i $p=0,0004$ en el test de percentatges). El teixó deixa menys temps mitjà de pas en les seves trobades amb els altres dos carnívors (guineu-teixó: 524 minuts i fagina-teixó: 716 minuts), que el que aquests deixen després del pas del teixó (teixó-guineu: 975 minuts i teixó-fagina: 1.058 minuts). El percentatge de temps de pas menor a 60 minuts és superior en el teixó (guineu-teixó: 10,9% i fagina-teixó: 18,5%), que el que deixen després de passar els altres carnívors (teixó-guineu: 0,0% i teixó-fagina: 0,0%). De manera semblant, la guineu fa el mateix amb la fagina en el temps mitjà de pas (fagina-guineu: 830 minuts i guineu-fagina: 1.334 minuts) i en el percentatge de temps de pas inferior a 60 minuts (fagina-guineu: 11,4% i guineu-fagina: 1,6%). La contraposició dels temps mitjans de pas per parelles es mostra a la Figura 4.

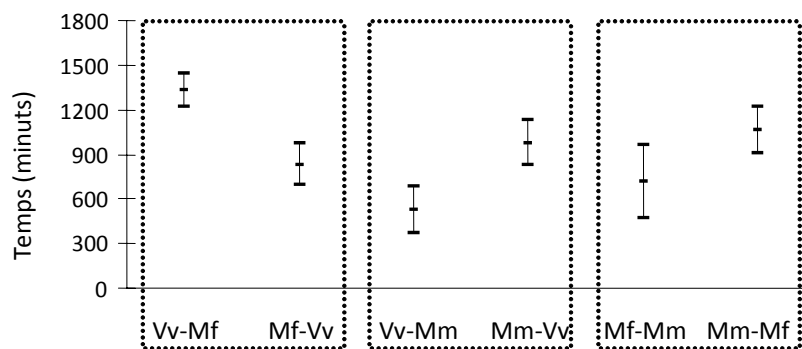


Figura 4. Mitjanes dels intervals de pas interespecífics després de la comparació creuada de les captures. La distribució dels intervals de temps es dona per a les sis combinacions de la primera captura a la segona captura (Mm= teixó, Vv = guineu, Mf = fagina). Les barres representen intervals de confiança del 95%.

4.1.4. Discussió

Els resultats obtinguts en el PNMON suggereixen la co-ocurrència espacial general de les tres espècies. Els resultats obtinguts amb càmera trampa han mostrat l'absència de les tres espècies en ubicacions no propícies pels carnívors, i l'ocupació simultània de l'espai en un elevat percentatge d'ubicacions en què s'ha observat la presència d'alguna de les espècies. L'anàlisi complementària amb femtes ha confirmat que, en hàbitats propícies, la no detecció d'alguna espècie és assignable a causes estocàstiques (pas fora de l'abast de la càmera, mort accidental, baixa densitat temporal, efecte de caça, ...). La co-ocurrència observada al PNMON



també ha estat descrita en altres indrets (Ozolins i Pilats 1995, Virgós 2001, Mangas *et al.* 2008, Beja *et al.* 2009)

Teixó, guineu i fagina comparteixen en gran mesura els recursos tròfics disponibles. El solapament més elevat a l'estiu i a la tardor s'explica per l'interès de les tres espècies en consumir el recurs d'origen vegetal, que és molt abundant i de fàcil accés (Rosalino i Santos-Reis 2001). La diferenciació en els comportaments de resposta es posa de manifest en la substitució parcial del recurs d'origen vegetal a les estacions en que aquest més escasseja i d'altres recursos es troben disponibles: carronya (restes de la temporada de caça), aus (migració), conills (incorporació d'exemplars joves), micromamífers (reclutament hivernal de la població) i insectes (estats larvals i l'aparició d'imagos). A l'hivern i la primavera, el teixó manté l'atenció en fruits/llavors, i incorpora insectes i carronya. En aquestes estacions, la guineu substitueix fruits/llavors per carronya i intensifica el consum de micromamífers i conills, i la fagina intensifica especialment el consum d'aus i micromamífers. La convergència en la dieta quan el recursos són abundants i la divergència quan aquests es redueixen s'explica per: i) els canvis en la disponibilitat dels recursos (Verdade *et al.* 2011), ii) la capacitat i l'habilitat diferencial de cada depredador (l'hàbit excavador del teixó afavoreix la cerca activa d'invertebrats, la agilitat de la guineu i la fagina els permet la captura de micromamífers, i la capacitat grimpadora de la fagina permet l'accés a les aus) (Biknevicius i van Valkenburgh 1996, Barrull i Mate 2007b, Posluszny *et al.* 2007, Roper 2010), iii) l'estratègia d'optimització alimentària de cada espècie (McNab 1989, Canova i Rosa 1993), que de manera especial es posa en relleu a la primavera per satisfer les necessitats alimentàries de les cries (López-Martín 2006, Randa *et al.* 2009), i iv) la necessitat de diferenciació per afavorir la coexistència (Donadio i Buskirk 2006, Barrientos i Virgós 2006). Encara que els patrons d'alimentació varien d'un lloc a un altre, depenent dels recursos disponibles, el comportament observat en el PNMON és assimilable a l'observat en altres entorns (Canova i Rosa 1993, Genovesi *et al.* 1996, Tuytens i Macdonald 2000, Posluszny *et al.* 2007).

Compartint activitat en una ampla franja horària, la intensitat en l'ús del temps presenta un comportament diferencial. El teixó presenta un patró d'activitat continu i unimodal en les estacions en què el recurs vegetal és més abundant (estiu i tardor); per contra, quan el recurs vegetal escasseja (hivern i primavera) el patró d'activitat presenta pics d'activitat desplaçats temporalment. El trencament de la unimodalitat en el patró d'activitat s'explica per la necessitat de descansar quan realitza llargs desplaçaments per aconseguir aliment (Mouches 1981). La guineu presenta un patró d'activitat amb pics d'activitat desplaçats temporalment en totes les estacions. La majoria dels autors coincideixen en afirmar que les guineus són principalment nocturnes durant totes les estacions de l'any, amb un



màxim d'activitat al començament de la nit i un altre a la matinada, i amb un període de descans entre ambdós (Artois 1989). Aquest ritme d'activitat també s'ha observat en altres espècies de cànids (Johnson i Franklin 1994, Lucherini *et al.* 2009) i, en general, s'ha relacionat amb periodicitats fisiològiques innates (Ables 1969), i amb adaptacions als ritmes d'activitat de les preses (Ables 1975, Boitani i Vinditti 1988) i a l'atenció de les cries quan aquestes són dependents (Artois 1989). La fagina presenta un patró d'activitat continu i unimodal a les estacions de tardor i hivern, mentre a les estacions de primavera i estiu, el patró d'activitat presenta pics d'activitat desplaçats temporalment. El trencament de la unimodalitat s'explica per la dedicació a la cura de les cries (la lactància i la cria), en les estacions en què la fagina té aquesta responsabilitat (Libois i Waechter 1991). La separació temporal o la intensitat diferencial en l'activitat són mecanismes que les espècies ecològicament similars poden utilitzar per reduir o evitar la competència i, en conseqüència, afavorir la coexistència (Tokeshi 1999, Kronfeld-Schor i Dayan 2003). Encara que els patrons d'activitat poden variar d'un lloc a un altre, a causa de diferències en condicions ambientals o la disponibilitat diferencial de recursos (Posillico *et al.* 1995, Sillero-Zubiri 2009, Roper 2010), els resultats obtinguts en el PNMON són, en gran mesura, comparables amb els obtinguts en altres estudis de característiques similars (Blanco 1986, Ferrari 1997, Genovesi *et al.* 1997).

Els temps de pas desiguals entre parelles contraposades suggereix que la fagina eludeix la interacció quan detecta el rastre olorós de les altres dues espècies. La seva menor grandària corporal li suposaria un desavantatge en trobades que podrien ser agressives (Rosenzweig 1966). En aquest sentit, hi han evidències de casos asimètrics d'interaccions agressives i de depredació intragremial de guineus i teixons sobre petits mustèlids (Mulder 1990, Lindström *et al.* 1995, Palomares i Caro 1999, Padial *et al.* 2002). De manera similar, la guineu va deixar més temps de pas quan la precedia un teixó, que no a l'inrevés. Probablement, la guineu frena la seva marxa quan detecta la presència del teixó per eludir la interacció. Les interaccions entre teixó i guineu poden ser agressives (Palomares i Caro 1999), veient-se afavorida sempre la primera espècie (Macdonald *et al.* 2004).

Els resultats obtinguts en el PNMON suggereixen la complementarietat en les dimensions de nínxol (Schoener 1974) quan els recursos disponibles escassegen, i que els comportaments de resposta són compatibles amb l'estructura jeràrquica dels carnívors (teixó: guineu: fagina). A l'estiu, amb solapaments elevats en els patrons de dieta i d'activitat, l'elusió temporal del competidor superior permet la utilització conjunta de les mateixes parcel·les. Amb menys recursos de fàcil accés a la tardor (encara que suficients), el manteniment del solapament alimentari es compensa amb l'elusió i la reducció en el solapament de l'activitat. A l'hivern i la primavera, guineu i fagina redueixen l'ús de les parcel·les ocupades pel teixó i



diferencien el seu interès alimentari. Amb variacions temporals en la disponibilitat de recursos, la diferenciació en el comportament de resposta afavoreix la separació de nínxol (Verdade *et al.* 2011). La relació observada en el contrast de solapament entre fagina i guineu (competidor superior amb qui té més solapament alimentari), i entre guineu i teixó és compatible amb la complementarietat en dimensions del nínxol (alimentació i activitat). A la seqüència estacional tardor: hivern: primavera, la reducció en el solapament alimentari es correspon amb el increment en el solapament d'activitat. La relació inversa en l'ordre dels solapaments no l'explica únicament la complementarietat de nínxol. El patró d'activitat està condicionat per més factors que no només per la cerca d'aliments, entre d'altres pels ja citats: la fisiologia de les espècies o l'adaptació als ritmes de les preses. A més, la variació temporal en el grau de competència també condiciona l'actuació dels mecanismes que la redueixen. Pel que fa a l'ordre d'importància de les dimensions de nínxol, els resultats obtinguts suggereixen que la dimensió alimentària és més rellevant que la dimensió activitat: i) els solapaments mitjans en la dieta són més baixos que els solapaments mitjans d'activitat; i, ii) les diferències en el patró d'activitat són parcialment atribuïbles a diferències en l'alimentació. Per altre part, l'elusió al competidor superior minimitza la conflictivitat quan els solapaments en les altres dimensions són elevats. L'organització i la dinàmica d'aquestes poblacions s'expliquen amb models no lineals que integren de manera complexa moltes components. Amb el desconeixement d'aquests models, les relacions que s'han posat de manifest en aquest treball contribueixen a la comprensió dels factors i dels mecanismes que regulen i/o condicionen l'estructuració intragremial. Per altre part, les aproximacions amb models de tendències permeten predir els canvis en l'abundància quan es modifiquen les condicions d'entorn o actua algun agent extern (Casanovas *et al.* 2012). En el passat, sense gaire coneixement d'aquestes relacions, és van prendre decisions desencertades per afavorir l'activitat cinegètica (Barrull *et al.* 2011). El control no selectiu de depredadors va afavorir la guineu, que és el principal consumidor d'espècies de caça menor (Prigioni *et al.* 2008), i a més, va reduir la població de teixons i fagines (Casanovas *et al.* 2012), que són espècies protegides. L'increment de la població de guineus es va deure fonamentalment a: i) la major taxa intrínseca de creixement; ii) la major facilitat per ocupar l'espai alliberat pels competidors; i iii) la menor competència en la consecució de recursos. Amb una major comprensió de la naturalesa de les interaccions i amb l'ajuda de models de tendències, nosaltres esperem que les accions de gestió i conservació siguin més efectives en el futur.



4.1.5. Agraïments

Aquest treball ha estat finançat en part pel projecte de recerca 2009 SGR 403, Departament d'Economia i Coneixement de la Generalitat de Catalunya.



4.1.6. Referències

- Ables ED. 1969. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 33: 145-153.
- Ables ED. 1975. Ecology of the red fox in North America. A: *The wild Canids. Their systematics, behavioral ecology and evolution* (Fox MW, ed.). pp. 216-236. Litton Educational Publishing, Washington.
- Amarasekare P. 2009. Competition and coexistence in animal communities. A: *The Princeton guide to ecology* (Levin SA, ed.). pp. 196-201. Princeton University Press, Princeton.
- Artois M. 1989. *Le renard roux (Vulpes vulpes, L., 1758)*. *Encyclopédie des Carnivores de France. Vol. 3*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Bang P, Dahlstrøm P. 2007. *Animal tracks and signs*. Oxford University Press, New York.
- Barrientos R, Virgós E. 2006. Reduction of potential food interference in two sympatric carnivores by sequential use of shared resources. *Acta Oecologica* 30: 107-116.
- Barrull J, Mate I. 2007a. *Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Diputació de Tarragona, Tarragona.
- Barrull J, Mate I. 2007b. *La guineu a Catalunya*. Agulla de Cultura Popular, Tarragona.
- Barrull J, Mate I, Soler J. 2007. *Atles dels amfibis i rèptils del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Barcelona.
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75: 363-369.
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55: 227-238.
- Biknevicius AR, van Valkenburgh B. 1996. Desing for killing: craniodental adaptations of predators. A: *Carnivore behavior, ecology, and evolution. Volume 2*. (Gittleman JL, ed.). pp. 393-428. Cornell University Press, Ithaca.
- Blanco JC. 1986. On the diet, size and use of home range and activity patterns of a red fox in Central Spain. *Acta Theriologica* 31: 547-556.
- Boitani L, Vinditti RM. 1988. *La volpe rosa*. Edagricole, Bologna.
- Brashares JS, Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW. 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release. A: *Trophic cascades: predators, preys, and the changing dynamics of nature* (Terborgh J, Estes JA, eds.). pp. 221-240. Island Press, Washington.
- Canova L, Rosa P. 1993. Badger *Meles meles* and fox *Vulpes vulpes* food in agricultural land in the western Po plain (Italy). *Hystrix (ns)* 5: 73-78.
- Casanovas JG, Barrull J, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo J, Gosàlbez J, Salicrú M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor released revisited. *Ecological Research* 27: 603-614.
- Cavallini P. 1994. Faeces count as an index of fox abundance. *Acta Theriologica* 39: 417-424.
- Chase JM, Leibold MA. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago University Press, Chicago.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Creel S, Spong G, Creel N. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 35-60. Cambridge University Press, Cambridge.
- Davison A, Birks JDS, Brookes RC, Braithwaite TC, Messenger JE. 2002. On the origin of faeces: morphological versus molecular methods for surveying rare



- carnivores from their scats. *Journal of Zoology* 257: 141-143.
- Dierenfeld ES, Alcorn HL, Jacobsen KL. 2002. *Nutrient composition of whole vertebrate prey (excluding fish) fed in zoos*. US Department of Agriculture, Agricultural Research Service, National Agricultural Library, Animal Welfare Information Center, Beltsville.
- Donadio E, Buskirk SW. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *American Naturalist* 167: 524-536.
- Ferrari N. 1997. *Eco-éthologie du blaireau européen (Meles meles L. 1758) dans le Jura suisse: comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine*. Tesi doctoral, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- Fraigneau C. 2007. *Reconnaître facilement les plumes*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Frye FL. 1991. *Reptile diseases: an atlas of care and treatment*. TFH Publishing Inc., Neptune City.
- Genovesi P, Secchi M, Boitani L. 1996. Diet of stone martens: an example of ecological flexibility. *Journal of Zoology* 238: 545-555.
- Genovesi P, Sinibaldi J, Boitani L. 1997. Spacing patterns and territoriality of the stone marten. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1966-1971.
- Güthlin D, Kröschel M, Küchenhoff H, Storch I. 2012. Faecal sampling along trails: a questionable standard for estimating red fox *Vulpes vulpes* abundance. *Wildlife Biology* 18: 374-382.
- Harde KW, Severa F. 1998. *A field guide in colour to beetles*. Blitz Editions, Leicester.
- Harmsen BJ. 2006. *The use of camera traps for estimating abundance and studying the ecology of jaguars (Panthera onca)*. Tesi doctoral, University of Southampton, Southampton.
- Henry C, Lafontaine L, Mouches A. 1988. *Le blaireau (Meles meles L., 1758)*. *Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 7*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Jędrzejewski W, Sidorovich V. 2010. *The art of tracking animals*. Mammal Research Institute Polish Academy of Science, Białowieża.
- Johnson WE, Franklin WL. 1994. Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1788-1793.
- Johnson WE, Eizirik E, Lento GM. 2001. The control, exploitation, and conservation of carnivores. A: *Carnivore conservation*. (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 196-219. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kays RW, Slauson KM. 2008. Remote cameras. A: *Noninvasive survey methods for Carnivores* (Long RA, MacKay P, Zielinski WJ, Ray JC, eds.). pp. 110-140. Island Press, Washington.
- Kronfeld-Schor N, Dayan T. 2003. Partitioning of time as ecological resource. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 153-181.
- Lenth RV. 1989. Quick and easy analysis of unreplicated factorials. *Technometrics* 31: 469-473.
- Libois R, Waechter A. 1991. *Le fouine (Martes foina Erxleben, 1777)*. *Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 10*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris.
- Lindström ER, Brainerd SM, Helldin JO, Overskaug K. 1995. Pine marten-red fox interactions: a case intraguild predation? *Annales Zoologici Fennici* 32: 123-130.
- Litvaitis JA. 2000. Investigating food habits of terrestrial vertebrates. A: *Research techniques in animal ecology. Controversies and consequences* (L. Boitani L, Fuller TK, eds.). pp. 165-190. Columbia University Press, New York.
- Long RA, Zielinski WJ. 2008. Designing effective noninvasive Carnivore surveys. A: *Noninvasive survey methods for Carnivores* (Long RA, MacKay P, Zielinski WJ, Ray JC, eds.). pp. 8-44. Island Press, Washington.
- López-Martín JM. 2006. Comparison of feeding behaviour between stone marten and common genet: living in coexistence. A: *Martes in carnivore communities* (Santos-Reis M, Birks JDS,



- O'Doherty EC, Proulx G, eds.). pp. 137-155. Alpha Wildlife Publications, Sherwood Park, Alberta.
- Lucherini M, Reppucci JI, Walter RS, Villalba ML, Wurstten A, Gallardo G, Iriarte A, Villalobos R, Perovic P. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90: 1404-1409.
- MacArthur RH, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Macdonald DW. 1987. *Runnig with the fox*. Unwin Hyman, London.
- Macdonald DW, Buesching CD, Stopka P, Henderson J, Ellwood SA, Baker SE. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 263: 385-392.
- Maffei L, Cuéllar E, Noss A. 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in Kaalya National Park. *Journal of Zoology, London* 262: 295-304.
- Mangas JG, Lozano J, Cabezas-Díaz S, Virgós E. 2008. The priority value of scrubland habitats for carnivore conservation in Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 17: 43-51.
- Mate I, Barrull J. 2010. Primera cita de visón americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) en el río Montsant (Tarragona). *Galemys* 22: 63-65.
- McNab BK. 1989. Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the order Carnivora. A: *Carnivore behavior, ecology, and evolution. Volume 1*. (Gittleman JL, ed.). pp. 335-354. Cornell University Press, Ithaca.
- Mouches A. 1981. *Éco-éthologie du blaireau européen Meles meles L.: stratégies d'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires*. Tesi doctoral, Univesité de Rennes I, Rennes.
- Mulder JL. 1990. The stoat *Mustela erminea* in the Duch dune region, its local extinction, and possible cause: the arrival of the red fox *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33: 1-21.
- Olmo JM. 2006. *Atlas dels ortòpters de Catalunya i llibre vermell*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Barcelona.
- Ozolins J, Pilats V. 1995. Distribution and status of small and medium-sized carnivores in Latvia. *Annales Zoologici Fennici* 32: 21-29.
- Padial JM, Ávila E, Gil-Sánchez JM. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology* 67: 137-146.
- Palomares F, Caro TM. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492-508.
- Posillico M, Serafini P, Lovari S. 1995. Activity patterns of the stone marten *Martes foina* Erxleben, 1777, in relation to some environmental factors. *Hystrix (ns)* 7: 79-97.
- Posluszny M, Pilot M, Goszczynski J, Gralak B. 2007. Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Annales Zoologici Fennici* 44: 269-284.
- Prigioni C, Balestrieri A, Remonti L, Cavada L. 2008. Differential use of food and habitat by sympatric carnivores in the eastern Italian Alps. *Italian Journal of Zoology* 75: 173-184.
- Rabinowitz AR, Nottingham G. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology, London* 210: 149-159.
- Randa LA, Cooper DM, Meserve PL, Yunker JA. 2009. Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance. *Journal of Mammalogy* 90: 594-603.
- Roberts MJ. 1995. *Field guide spiders of Britain and Northern Europe*. Harper Collins, London.
- Roper TJ. 2010. *Badger*. Collins, London.
- Rosalino LM, Santos-Reis M. 2001. Fruits and mesocarnivores in Mediterranean Europe. A: *Middle-sized carnivores in agricultural landscapes* (Rosalino LM, Gheler-Costa G, eds.). pp. 69-82. Nova Science Publishers, New York.



- Rosenzweig ML. 1966. Community structure in sympatric carnivora. *Journal of Mammalogy* 47: 602-612.
- Ruiz-Olmo J. 1988. El poblament dels grans mamífers a Catalunya.I. Carnívors: distribució i requeriments ambientals. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 58: 87-98.
- Salicrú M, Fleurent C, Armengol JM. 2011. Timetable-based operation in urban transport: run-time optimisation and improvements in the operating process. *Transportation Research Part A* 45: 721-740.
- Sillero-Zubiri C. 2009. Family Canidae (dogs). A: *Handbook of the Mammals of the world. Vol 1. Carnivores* (Wilson DE, Mittermeier RA, eds.). pp 352-446. Lynx Edicions, Barcelona.
- Schoener TW. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener TW. 2009. Ecological niche. A: *The Princeton guide to ecology* (Levin SA, ed.). pp 3-13. Princeton University Press, Princeton.
- Sorensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter (Copenhagen)* 5: 1-34.
- Teerink BJ. 1991. *Atlas and identification key hair of West-European Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tokeshi M. 1999. *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Oxford.
- Tuytens FAM, Macdonald DW. 2000. Consequences of social perturbation for wildlife management and conservation. A: *Behaviour and conservation* (Gosling ML, Sutherland WJ, eds.). pp 315-329. Cambridge University Press, Cambridge.
- Verdade LM, Rosalino LM, Gheler-Costa C, Pedrosa NM, Lyra-Jorge MC. 2011. Adaptation of mesocarnivores (Mammalia: Carnivora) to agricultural landscapes in Mediterranean Europe and southeastern Brazil: a trophic perspective. A: *Middle-sized carnivores in agricultural landscapes* (Rosalino LM, Gheler-Costa C, eds.). pp. 1-38. Nova Science Publishers, New York.
- 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.
- Webbon CC, Baker PJ, Harris S. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology* 41: 768-779.
- White J. 1988. *Basic wildlife rehabilitation*. International Wildlife Rehabilitation Council, Suisun.
- Woodroffe R. 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 61-92. Cambridge University Press, Cambridge.



"Si l'home vol matar el tigre, a això se li denomina esport. Si el tigre vol matar l'home, a això se li denomina bestialitat"

George Bernard Shaw



CAPÍTOL 4.2

**Selectivitat del control de mamífers
depredadors en àrees de caça gestionades:
un exemple en ambient mediterrani**

CAPÍTOL 4.2

Selectivitat del control de mamífers depredadors en àrees de caça gestionades: un exemple en ambient mediterrani

Joan Barrull¹, Isabel Mate¹, Jorge G. Casanovas², Miquel Salicrú³, Joaquim Gosàlbez¹

¹Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028-Barcelona, Spain.

²Biodesma, S.L., Madrid, Spain.

³Departament d'Estadística, Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028-Barcelona, Spain.

Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75 (4): 363–369. Doi: 10.1515/MAMM.2011.052



Resum

Durant les darreres dècades, el control de depredadors ha estat aplicat sovint a la gestió dels vedats privats de caça. Aquest estudi analitza els registres de captura enregistrats durant el control de depredadors dut a terme en zones amb gestió cinegètica, en un entorn mediterrani al nord-est de la Península Ibèrica, entre els anys 1991 i 1999. Es discuteix si el control de depredadors va complir els requeriments establerts per la legislació durant aquest període, i són avaluades l'eficàcia i la selectivitat dels mètodes emprats. Els resultats revelen que el control de depredadors no sempre va complir l'establert per la llei. Igualment, indiquen que els mètodes utilitzats no són selectius, ja que es van capturar espècies legalment protegides durant part del període d'estudi. Els resultats s'analitzen per tal d'establir un programa de maneig racional de les zones de caça i la conservació de les espècies.

Paraules clau: caixa trampa; carnívors; control de depredadors; gestió de caça; llaç.



4.2.1. Introducció

Les activitats humanes comporten la transformació del paisatge, la introducció i l'extinció d'espècies, i la fragmentació de l'hàbitat (Bright 1993, Malcom 1994, Santos i Tellería 1998). La gestió de la vida silvestre és favorable per a algunes espècies, però sovint va en detriment d'altres (Macdonald 1980, Johnson *et al.* 2001, Primack 2008). En general, s'ha produït un fort descens en les xifres de població d'animals en diversos grups taxonòmics, en especial en mamífers carnívors (Woodroffe 2001).

Els carnívors, degut al seu estatus dins de la cascada tròfica i com a elements integrants de la comunitat ecològica, són espècies clau en el funcionament dels ecosistemes (Estes 1995, 1996, Bueno 1996, Crooks *et al.* 2010). A més, alguns carnívors han despertat gran interès pel fet que: (a) són considerats com a espècies invasores (Boitani 2001), (b) causen pèrdues en conreus i ramaderia, (Sillero-Zubiri i Switzer, 2004), (c) poden afectar a espècies cinegètiques i amenaçades (Sinclair *et al.* 1998), i (d) també es consideren com a animals de caça (Johnson *et al.* 2001).

En qualsevol cas, el control de depredadors és àmpliament utilitzat en la gestió d'espècies de caça menor per tal de millorar l'èxit de la reproducció i la reducció de les taxes de mortalitat natural en les poblacions explotades (Whitfield *et al.* 2003, Sillero-Zubiri i Switzer 2004, Virgós i Travaini 2005). Des del punt de vista conservacionista, hi ha la preocupació que la matança generalitzada pugui ser perjudicial per a les poblacions de depredadors, especialment quan les espècies protegides són caçades il·legalment per protegir els interessos de la caça (Villafuerte *et al.* 1998). L'impacte del control sobre les poblacions de depredadors no es coneix gairebé, encara que hi ha evidència que el grau de selectivitat i eficàcia pot variar molt en relació amb les espècies objectiu (Hein i Andelt 1994). L'impacte del control de depredadors es complica encara més per diversos efectes indirectes, ja que l'eliminació d'algunes espècies pot beneficiar d'altres per mitjà d'una reducció de la depredació intragremial i de la competència pels recursos limitants (Palomares *et al.* 1995, Crooks *et al.* 2010). A més, el control de depredadors també pot crear embornals locals de població si les altes densitats de preses en les àrees de caça atrauen depredadors que posteriorment són sacrificats sistemàticament (Delibes-Mateo *et al.* 2008, Beja *et al.* 2009).

La caça del conill europeu *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758, i de la perdiu roja *Alectoris rufa* (Linnaeus, 1758) s'ha convertit en una activitat econòmica cada vegada més



important a Espanya, especialment a les zones rurals pobres on altres fonts d'ingressos són limitades (García 2008, Beja *et al.* 2009). Les poblacions d'aquestes dues espècies han disminuït a causa dels canvis en l'ús del sòl i de les malalties (Mena i Molera 1997, Mañosa 2004). Per tant, nous conflictes han sorgit entre els interessos cinegètics i la conservació dels depredadors de caça menor (Villafuerte *et al.* 1998, Duarte i Vargas 2001, Virgós i Travaini 2005). El sector conservacionista està molt preocupat per diversos factors, com ara l'increment en l'ús de mètodes de captura il·legals, el grau de sofriment dels animals que són capturats amb mètodes actualment aprovats o que seran autoritzats en el futur, i els potencials impactes sobre les poblacions de les espècies protegides (Lara 2008). Seguint aquesta tendència de preocupació en matèria de benestar animal, alguns estudis han intentat recentment avaluar els mètodes de captura, tradicionals i nous, utilitzant diferents tècniques experimentals (Muñoz-Igualada *et al.* 2008, 2010).

En el passat, la caça de depredadors a Espanya va ser fomentada per l'administració pública. A mitjans del segle XX, les *Juntas Provinciales de Extinción de Animales Dañinos y de Protección de la Caza*, van ser creades sota el patrocini del Ministeri d'Agricultura (Decret d'11 d'agost de 1953). Aquestes Junes recompensaven a la gent per lliurar-ne una part del cos o el cos sencer d'un animal considerat perjudicial. L'ús de verins, ceps i trampes va ser generalitzada (España 1985, Garrido 2008) i tots els mamífers depredadors i aus de presa van patir-ne les conseqüències (Gutiérrez 2005). En el darrer terç del segle passat, aquest suport administratiu i la consegüent massacre massiva s'acostava a la seva fi, almenys en termes legals. Malgrat l'enfocament conservacionista creixent a Espanya, el control de depredadors continua sent, però, una pràctica comuna de gestió cinegètica (Mena i Molera 1997, Herranz 2000, Vargas 2002, Barrull i Mate 2007, García 2008), i sovint l'única.

Des de la desaparició de les Junes, va ser promulgat tot un seguit de legislació reglamentària sobre l'activitat cinegètica. En molts casos es prohibia el control de depredadors i d'espècies oportunistes (caça i captura), però també es proporcionava un règim d'excepcions a la llei que permetia aixecar la prohibició quan fos probable que una espècie causés danys a l'agricultura, la caça, la pesca o a d'altres béns humans (Sánchez 1995, Bernard 2008). Es donava per suposat que el control era selectiu i que, en principi, només afectava les espècies caçades legalment. No obstant això, la selectivitat de les tècniques utilitzades per a aquest propòsit no havia estat rigorosament provada i, per tant, alguns autors han posat en dubte si aquests mètodes de control són veritablement selectius (Ruiz-Olmo 1992, Casanovas 1997, Duarte i Vargas 2001, Virgós i Travaini 2005).



Per tots aquests motius, el present estudi avalua si la pràctica del control de depredadors en el passat va ser, en efecte, selectiva, ja que podria haver suposat la caça i la captura d'espècies diferents de les espècies objectiu. Per això es van examinar els registres dels depredadors capturats entre 1991 i 1999 durant els períodes d'excepció a la província de Tarragona (Catalunya, Espanya), demarcació territorial on la recollida de les dades va ser suficientment rigorosa. En primer lloc, es va intentar mesurar l'eficàcia i avaluar-ne la selectivitat dels mètodes emprats per a la captura de l'espècie objectiu, la guineu (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), i d'altres carnívors per als quals la caça no estava autoritzada, si més no durant part del període de l'estudi. També es va avaluar si el control de depredadors dut a terme durant aquest període va complir estrictament els procediments legalment autoritzats, per tal d'aplicar els resultats de l'estudi a la gestió de les espècies. A més, cal destacar que les dades van ser recollides abans de l'aplicació de la Llei 42/2007 del Patrimoni Natural i Biodiversitat, la qual obre una nova perspectiva sobre aquest efecte.

4.2.2. Material i mètodes

L'àrea d'estudi se situa a la província de Tarragona, al sud de Catalunya (nord-est de la Península Ibèrica), entre els 40° 31' i 41° 35' N i entre els 0° 9' i 1° 38' E. En conjunt, el relleu és escarpat en tot el territori, excepte al delta de l'Ebre. La província està travessada per la Serralada Prelitoral, un sistema de serralades i massissos com el Montsant, la Llena i Prades. A l'extrem sud-oest, destaca el massís muntanyós dels Ports amb el seu punt més alt en el Caro (1.447 m). La hidrografia està gairebé totalment centrada en la part final del riu Ebre, encara que d'altres rius com el Gaià, el Francolí, el Siurana, el Montsant i el Canaleta també són importants. Amb una precipitació anual d'entre 500 i 700 mm, la vegetació i el clima són típicament mediterranis. La zona litoral, amb suaus hiverns (10 - 11 ° C) i estius (23 - 25 ° C), es distingeix de la zona interior, més alta, on els hiverns freds porten baixes temperatures (4 - 5 ° C) i els estius són calorosos i secs (26-30 ° C) (Sureda 1986). Els mamífers carnívors registrats en l'àrea d'estudi inclouen les següents espècies: la guineu, la mostela *Mustela nivalis* Linnaeus, 1756, el turó *Mustela putorius* Linnaeus, 1758, el visó americà *Neovison vison* (Schreber, 1777), la fagina *Martes foina* (Erleben, 1777), el teixó *Meles meles* (Linnaeus, 1758), la llúdriga europea *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758), la geneta *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758), i el gat salvatge *Felis silvestris* Schreber, 1775 (Ruiz-Olmo, 1990). La caça és una activitat social important a la província de Tarragona. En els últims anys, el seu pes econòmic s'ha incrementat amb el declivi de les economies rurals tradicionals. La regulació de la caça ha



canviat d'una temporada oberta tot l'any a mitjans de 1970, quan la gestió de caça no era practicada i l'accés a les zones de caça era sense restriccions, a la situació actual en què les associacions de caça gestionen la major part del territori, dividit en àrees privades de caça. El tipus de gestió i la intensitat de la caça menor són similars en tots els vedats privats de caça. Les pràctiques comunes inclouen l'alliberament d'espècies cinegètiques criades en granges i el control de depredadors. La perdiu roja, el conill, el tudó *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, la griva *Turdus viscivorus* Linnaeus, 1758 i el tord comú *Turdus philomelos* Brehm, 1831 són les principals espècies de caça menor, mentre que el senglar *Sus scrofa* Linnaeus 1758, és el principal animal de caça major.

El conjunt de dades que es va analitzar recull els registres de captura d'animals dipositats als Serveis Territorials del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya, amb seu a Tarragona. Es van examinar els documents que fan referència al període comprès entre 1991 i 1999. Durant aquest període, l'àrea d'estudi va abastar 317 Àrees Privades de Caça (APC) amb un total de 554.926 ha. La informació disponible no es trobava informatitzada i és fragmentària i heterogènia. Els documents solen incloure informació general sobre l'APC, la raó per la qual es demana un control de depredadors excepcional, la decisió presa per l'Administració, un llistat dels animals capturats i el mètode de control emprat. No hi ha informació sobre la identificació dels animals, i se suposa que totes les captures han estat declarades. Gairebé tots els anys l'autorització per capturar depredadors es va donar des del primer dia que comença la temporada de veda (primer diumenge de febrer) fins al 30 de juny. Es va comprovar si les espècies capturades reportades corresponien a depredadors 'legals' en relació amb les disposicions de les ordres aprovades per l'Administració Autonòmica, publicada en el Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya (DOGC), en cada moment donat (Taula 1).

Els mètodes de captura autoritzats van ser el llaç de doble topall i la caixa trampa. El llaç està proveït de dos topalls, un a 19 cm des de l'extrem, que impedeix que el parany es tanqui en una circumferència de mida menor o que es tanqui del tot, i l'altra a 65 cm del mateix extrem, que impedeix que s'obri en una circumferència més gran. La caixa trampa va ser dissenyada per capturar l'animal viu. Consisteix en una caixa rectangular amb marc de fusta cobert amb una malla de filferro. Les dimensions de la caixa trampa són 150 cm x 60 cm x 55 cm.



Taula 1. Ordres aprovades per l'Administració Autònoma i publicades en el Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya (DOGC).

Any d'autorització	Ordres	nº DOGC	Espècies objectiu	Àmbit d'aplicació
1990 – 1991	Ordre 11/07/ 1990	1320	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1991 – 1992	Ordre 26/07/ 1991	1475	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1992 – 1993	Ordre 01/07/ 1992	1618	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1993 – 1994	Ordre 05/07/ 1993	1770	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1994 – 1995	Ordre 11/07/ 1994	1923	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1995 – 1996	Ordre 17/07/ 1995	2081	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1996 – 1997	Ordre 16/07/ 1996	2234	guineu, teixó, visó americà	Tot Catalunya
1997 – 1998	Ordre 04/06/ 1997 Ordre 30/07/1997	2414 2448	guineu, teixó, visó americà, geneta	Teixó: només a Era Val d'Aran, la Garrotxa, el Ripollès, el Pla de l'Estany, el Gironès i la Selva. Geneta: només a la Garrotxa, l'Alt Empordà, la Selva, el Pla de l'Estany, el Gironès, el Baix Empordà i la Conca de Barberà.
1998 – 1999	Ordre 16/07/ 1998	2684	guineu, visó americà, geneta	Geneta: només a la Garrotxa, la Selva, el Pla de l'Estany, el Baix Empordà, Osona, l'Anoia i la Conca de Barberà.

En aquest estudi, la selectivitat del control de depredadors es defineix com la capacitat de capturar únicament les espècies objectiu, i l'eficàcia del control de depredadors es defineix com la capacitat d'efectuar captures (Herranz 2000). Per tal d'estimar l'eficàcia de captura, només van ser considerats aquells registres que indicaven clarament el mètode de control emprat. Les dades van ser organitzades en una taula de contingència i analitzades mitjançant el test d'independència de χ^2 . Totes les anàlisis es van calcular amb un nivell de significació $\alpha = 0,05$. Tots els càlculs es van realitzar amb el programari Statgraphics Statistical Graphics System, versió 4.1 (Statgraphics, Rockville, MD, EUA).

4.2.3. Resultats

La Taula 2 resumeix els resultats per a totes les APC que van rebre autoritzacions especials per al control de depredadors, així com l'extensió de la seva àrea territorial. Els percentatges es donen a partir del nombre total d'APC i del total de l'àrea de caça que



representen. Les dades referents al període de temps entre 1991 i 1994 provenen d'un únic document de síntesi sobre la qual no hi ha més informació disponible.

Taula 2. Nombre d'àrees privades de caça (APC) que van rebre autorització especial per al control de depredadors i àrea ocupada.

Any	Nombre d'autoritzacions	APC autoritzades respecte del total d'APC (%)	Àrea (ha)	Respecte a l'àrea total de les APC (%)
1991	56	17,7	-	-
1992	63	19,9	-	-
1993	42	13,2	-	-
1994	21	6,6	-	-
1995	76	23,9	-	-
1996	87	27,4	252.029	45,4
1997	82	25,9	232.594	41,9
1998	11	3,5	30.734	5,5
1999	46	14,5	129.551	23,3

Els registres disponibles a partir de 1995 només es refereixen a les APC de cinc municipis dels 76 que van rebre una autorització. En aquestes APC, 109 guineus i 37 teixons van ser capturats tots ells amb llaç de topall. Respecte a l'any 1996, només es va trobar correspondència referent a les sol·licituds d'autorització i les decisions preses a favor o en contra de cada cas, així com un resum que mostra que van ser atrapats 1.137 guineus i 6 teixons. La informació disponible a partir de 1997 mostra la captura de 1.297 guineus i 123 teixons, sense especificar si van ser capturats amb llaç o amb caixa trampa. El 1998, la correspondència indica que es va donar l'autorització excepcional per capturar depredadors a un nombre molt limitat d'APC i per només un curt període de temps, del 12 al 30 de juny. Durant aquest curt període de temps es va declarar la captura de 116 guineus, totes elles amb llaç amb topall, i cap teixó.

Durant el període d'excepció de 1999, els registres d'APC que van sol·licitar autorització per al control de depredadors són més detallats. Els informes dels registres de captures de depredadors indiquen un total de 542 guineus, 26 teixons, 1 visó americà, 6 genetetes, 25 gats i 72 gossos *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758. Els informes no especifiquen si els gats eren salvatges o domèstics. La Taula 3 mostra el nombre de captures durant el control de depredadors, desglossats per espècies i mètodes de captura. Cal assenyalar que totes les APC van utilitzar llaç amb topall i en el 23,3% d'elles també s'utilitzaren caixes trampa. Dels animals capturats, el 6,2% pertanyien a espècies protegides. En tots aquests documents s'afirma explícitament que només tres genetetes havien estat alliberades vives (7,1%). No



s'especifica la destinació de la resta dels animals. Els depredadors no protegits van ser eliminats.

De tots els animals capturats en caixa trampa, el 51,6% pertanyien a espècies protegides. Cap guineu va ser atrapada. Dels exemplars capturats amb llaç amb topall, 4% pertanyien a espècies protegides. Per tant, aquests resultats semblen indicar que cap mètode és selectiu, ja que tots dos tipus de paranys capturen carnívors independentment de l'espècie.

Taula 3. Nombre de captures classificades per espècie i per mètode de control en 1999.

	Caixa trampa	Llaç amb topall
Guineu	0	542
Teixó	0	26
Geneta	16	0
Visó americà	0	1
Gos	0	72
Gat	15	10

L'anàlisi de la taula de contingència posa de manifest les diferències estadísticament significatives en l'eficàcia entre els dispositius de captura ($\chi^2 = 543,71$, $p < 0,05$). En concret, el llaç de topall captura més guineus que ho fa la caixa trampa ($\chi^2 = 120,61$, $p < 0,05$), mentre que les caixes trampa capturen més gats ($\chi^2 = 170,90$, $p < 0,05$) i genetes ($\chi^2 = 321,91$, $p < 0,05$) que ho fa el llaç amb topall. La grandària de la mostra no és prou gran com per demostrar diferències significatives en l'eficàcia de captura entre els dos mètodes per als teixons ($\chi^2 = 0,43$, $p = 0,5128$ n.s.) o els gossos domèstics ($\chi^2 = 2,75$, $p = 0,0972$ n.s.). No obstant això, el fet que la caixa trampa no va capturar cap d'aquestes dues espècies suggereix una pobre eficàcia. El visó americà va ser exclòs de l'anàlisi, ja que només hi havia un registre disponible.

4.2.4. Discussió i conclusions

Les autoritzacions concedides per a les captures excepcionals de depredadors han fluctuat en el temps a la província de Tarragona durant els últims 20 anys. El 1998 es va limitar molt el control de depredadors i es van donar poques autoritzacions, coincidint amb l'execució de les ordres del 4 de juny i 30 de juliol de 1997. L'adaptació i el compliment de les normatives legals de nova creació, que eren més restrictives sobre les captures dels depredadors fora de la temporada de caça, van portar a un percentatge molt baix de les autoritzacions que es van emetre en comparació amb el nombre de sol·licituds i la superfície total d'APC de la província.



Els resultats de l'estudi, tot i tenir en compte que es tracta d'un seguiment local basat en una informació fragmentada, demostren que les caixes trampa eren un mètode escassament utilitzat, probablement a causa dels alts costos i el laboriós transport. Malgrat la petita mida de la mostra, cal assenyalar la nul·la captura de gossos domèstics o teixons en les caixes trampa, el que suggereix que aquests animals recelarien d'aquest tipus de mètode de captura.

No obstant això, les caixes trampa són eficaces en la captura de genetes i gats. Per tant, els resultats mostren que les caixes trampa no són ni eficaces ni selectives com a mètode de control de la guineu. Aquesta baixa selectivitat concorda amb de les explicacions discutides més recentment per Duarte i Vargas (2001) i Muñoz-Igualada *et al.* (2008). La captura d'espècies no objectiu per part de les caixes trampa podria ser contrarestada si els espècimens no sotmesos a control són alliberats sense dany després de la captura. No obstant això, l'alliberament de les captures no objectiu depèn de la disposició de la persona que obre el parany (Herranz 2000). Duarte i Vargas (2001), indiquen un alt percentatge d'eliminació passiva dels depredadors capturats, que es deixen morir als paranys.

L'ús de llaç amb topall va ser generalitzat a totes les APC, probablement perquè ofereix una sèrie d'avantatges, com ara el baix cost, la facilitat de transport i col·locació, i la possibilitat d'utilitzar-los de manera massiva. Amb aquest tipus de parany es va capturar el més alt nombre d'exemplars de la majoria de les espècies. Per exemple, es va capturar un gran nombre de guineus. No obstant això, a efectes del present treball es va considerar poc selectiu en el sentit que també va capturar espècies no objectiu, al menys durant una part del període d'estudi. Aquests resultats són consistents amb estudis actuals (Muñoz-Igualada *et al.* 2010). Sembla que l'eficàcia del llaç disminueix en intentar capturar carnívors de mida menor, ja que la disposició de l'extrem inferior de la llaçada a una distància de 20 cm del terra, dificulta la seva captura. Com en el cas de les caixes trampa, l'alta eficàcia de la captura del llaç amb topall pot ser contrarestada per l'alliberament sense dany dels espècimens d'espècies no objectiu. I aquí, de nou, els alliberaments també dependran de la persona que comprova el parany (Herranz 2000, García 2008). En molts casos, és pràcticament impossible alliberar els animals atrapats sense ser exposat el paranyer a greus lesions o sense causar danys corporals greus a l'animal (García 2008). A més, la mortalitat i les lesions causades pel llaç de topall durant la captura solen ser elevades (Leger *et al.* 1985, Blanco 1988, Proulx i Barret 1990, Herranz 2000, Muñoz-Igualada *et al.* 2010), i també en el cas dels nous dispositius de subjecció de cable



(Muñoz-Igualada *et al.* 2008). En el present estudi, el benestar animal no es va poder determinar, ni tan sols si els animals capturats van ser alliberats o sacrificats o si simplement ja eren morts en la majoria dels casos. Aquest problema ètic hauria d'haver-se tingut en consideració.

Estudis recents han tractat d'avaluar diferents mètodes de paranys com ara caixes trampa, i dispositius de cable com Collarum® (Wildlife Control Supplies, East Granby, CT, USA) i Bélisle® (Édouard Bélisle, Saint Veronique, PQ, Canada) en termes d'eficàcia, selectivitat, i danys a les guineus i als animals que no són objectiu (Muñoz-Igualada *et al.* 2008). Per a una descripció d'aquests mètodes veure García i Muñoz-Igualada (2008). Les dades presentades suggereixen que la selectivitat de Collarum® va ser superior a la de Bélisle®, i que el segon mètode és més selectiu que el sistema de caixes trampa, però el seu rendiment encara és molt baix. L'eficàcia mecànica de Bélisle® va ser major que la del dispositiu de captura Collarum®. No obstant això, fins i tot en zones on la guineu és abundant, cal més esforç per capturar proporcionalment menys animals. A més, els sistemes de captura més efectius no són els més selectius, i els animals atrapats també van patir lesions. Per tant, en l'actualitat, les qüestions de benestar animal en la selectivitat i la eficàcia dels mètodes de captura estan encara sense resoldre.

En general, tot i que la seva influència és variable (Blanco 1995), un control de depredadors selectiu i eficaç podria suposar, a curt termini, un efecte positiu sobre l'abundància de preses i el seu èxit reproductor (Tapper *et al.* 1996, Côté i Sutherland 1997). No obstant això, no sempre és així (Harris i Saunders 1993). En diverses ocasions, els mètodes de control de depredadors eliminen un alt percentatge d'espècies cinegètiques, precisament quan el que es pretén és la seva protecció (Herranz 2000). Aquests mètodes també tenen efectes negatius sobre la conservació de la biodiversitat, especialment quan la desaparició dels petits carnívors pot tenir un major efecte sobre l'ecosistema (Blanco 1995, Ferreras 2008, Beja *et al.* 2009). Són escassos els estudis sobre l'efecte real que té el control de depredadors sobre les poblacions de preses i, en especial, sobre l'estructuració de les pròpies comunitats de depredadors en ambients mediterranis (Casanovas 2005). L'existència de competència o depredació en les comunitats de carnívors, fa que la rarefacció o extinció d'algun d'ells (com el teixó, la fagina o la geneta), comporti canvis en la composició i l'estructura de la comunitat i, per tant, en la dinàmica de poblacions de les espècies presa (Palomares *et al.* 1995, Casanovas 2005, Caut *et al.* 2007, Trewby *et al.* 2008).



Si la guineu es troba en densitats molt properes a la capacitat de càrrega del medi, el seu control amb una mortalitat afegida és ineficaç si la pressió no es realitza en extenses zones i amb un esforç constant molt elevat en temps i recursos (Reynolds *et al.* 1993, López-Martín *et al.* 2007, García 2008). En aquestes circumstàncies, les extraccions per control es compensen mitjançant un augment de la productivitat de la guineu (Heydon i Reynolds 2000) i a través d'un augment de la immigració de guineus provinents d'excedents de zones protegides, sense control de depredadors o amb una pressió menor (Reynolds *et al.* 1993).

En conclusió, els nostres resultats mostren que, fa unes dècades, el control de depredadors va ser un dels procediments utilitzats per gestionar recursos cinegètics en determinades APC de la província de Tarragona. El mètode més utilitzat va ser el llaç amb topall, que va resultar eficaç però no selectiu, ja que captura espècies objectiu i espècies no objectiu. L'altre mètode utilitzat, la caixa trampa, a més de no ser eficaç, també s'ha trobat que no va ser selectiu. A més, la prohibició de captura d'espècies protegides, en el marc del règim d'excepcions en què el control de depredadors es va sol·licitar, no sempre va ser respectada. El control no selectiu de depredadors, a curt termini, elimina les guineus i altres carnívors per igual (Blanco 1995). No obstant això, com la guineu té molta més capacitat de recuperació (Blanco 1995) pot succeir un efecte paradoxal, ja que aquest control no només no redueix la densitat de guineus, sinó que, probablement, també l'augmenta en alguns casos (Macdonald 1980, Barrull 2009). El control de depredadors ha de ser una mesura científica, però no es pot convertir en costum. Per tant, els resultats d'aquest estudi s'han de considerar en el disseny d'estratègies òptimes per al control de depredadors, ja que si un control no selectiu s'aplica sense tenir en compte la complexitat d'interaccions intragremials, poden aparèixer efectes no desitjats en la gestió i la conservació de les espècies (Casanovas 2005).

4.2.5. Agraïments

Agraïm el Dr. J. Ruiz-Olmo els seus valuosos comentaris, que van millorar la qualitat del text original. També donem les gràcies a en P. Llopart per facilitar la consulta dels arxius en els Serveis Territorials del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya, a Tarragona. El nostre agraïment s'estén igualment a en J. Palet per proporcionar ajuda en la traducció del text a l'anglès, per la seva amistat i el seu suport constant amb el treball de camp.



4.2.6. Referències

- Barrull J. 2009. El control de predadores y su papel en la estructuración de una comunidad de carnívoros mediterráneos. A: *Resúmenes de las IX Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos* (Sáenz de Buruaga M, Palomo LJ, Fernández MC, eds.). pp. 21. SECEM, Málaga.
- Barrull J, Mate I. 2007. *La guineu a Catalunya*. Ed. Agulla de Cultura Popular, Tarragona.
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55: 227–238.
- Bernard J. 2008. Normativa española y europea sobre control de predadores. A: *Especialista en control de predadores* (Garrido JL, ed.). pp. 47-64. FEDENCA-Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo.
- Blanco JC. 1988. *Estudio ecológico del zorro, Vulpes vulpes, en la Sierra de Guadarrama*. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo, Oviedo.
- Blanco JC. 1995. Control de predadores en la gestión integrada de un territorio. A: *Predación, caza y vida silvestre* (Sala J, ed.). pp. 11-19. Fundació La Caixa i Aedos, Barcelona.
- Boitani L. 2001. Carnivore introductions and invasions: their success and management options. A: *Carnivore Conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 123-144. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bright P. 1993. Habitat fragmentation: problems and predictions for British mammals. *Mammal Review* 23: 101-111.
- Bueno, F. 1996. Importancia ecológica de los carnívoros. A: *Carnívoros. Evolución, Ecología y Conservación* (García-Perea R, Baquero RA, Fernández-Salvador R, Gisbert J, eds.). pp. 171 – 182. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Sociedad Española para la Conservación y el Estudio de los Mamíferos, Madrid.
- Casanovas JG. 1997. La SECEM ante el problema de la gestión de los carnívoros. *Galemys* 9 (2): 29-34.
- Casanovas JG. 2005. *Análisis de las relaciones especies-hábitat y efectos de la gestión cinegética sobre las poblaciones de carnívoros medianos en España central*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Caut S, Casanovas JG, Virgós E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: Modelling the competitor release effect. *Australian Ecology* 32: 858-868.
- Côté IM, Sutherland WJ. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation Biology* 11: 395-405.
- Crooks KR, Riley SPD, Gehrt SD, van Deelen TR. 2010. Community ecology of urban carnivores. A: *Urban carnivores, ecology, conflict and conservation* (Gehrt SD, Riley SPD, Cypher BL, eds.). pp. 185-198. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Delibes-Mateo M, Ferreras P, Villafuerte R. 2008. Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance and protected areas in central-southern Spain: why they do not match? *European Journal of Wildlife Research* 55: 65 – 69.
- Duarte J, Vargas JM. 2001. ¿Son selectivos los controles de depredadores en los cotos de caza? *Galemys* 13 (ne): 1-9.
- España J. 1985. *Caza de Alimañas*. Caza y Pesca. Madrid.
- Estes JA. 1995. Top-level carnivores and ecosystem effects: questions and approaches. A: *Linking species and ecosystems* (Jones CG, Lawton JH, eds.). pp. 151 – 158. Chapman and May, New York.
- Estes JA. 1996. Predators and ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin* 24: 390 – 396.



- Ferreras P. 2008. Funciones de la depredación en los sistemas naturales. A: *Especialista en control de predadores* (Garrido JL, ed.). pp. 65 – 77. FEDENCA-Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- García FJ. 2008. Control de predadores y conservación de la naturaleza. A: *Especialista en control de predadores*. (Garrido JL, ed.) pp. 33 – 45. FEDENCA-Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- García FM, Muñoz-Igualada J. 2008. Utilización de las trampas Collarum® y Bélisle® para la captura en vivo de zorros. A: *Especialista en control de predadores* (Garrido JL, ed.). pp. 211–221. FEDENCA-Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- Garrido JL. 2008. Especialistas en control de predadores. A: *Especialista en control de predadores* (Garrido JL, ed.). pp. 17 – 31. FEDENCA-Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- Gutiérrez V. 2005. *El lobo ibérico en Andalucía*. Fundación Gypaetus y Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Jaén.
- Harris S, Saunders G. 1993. The control of canid populations. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 441-464.
- Hein EW, Andelt WF. 1994. Evaluation of coyote attractants and an oral delivery device for chemical agents. *Wildlife Society Bulletin* 22: 651-655.
- Herranz J. 2000. *Efectos de la depredación y del control de depredadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251: 265-276.
- Johnson WE, Eizirik E, Lento GM. 2001. The control, exploitation, and conservation of carnivores. A: *Carnivore Conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 196-219. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lara J. 2008. Nuevos métodos de captura. Experiencia en Castilla y León. A: *Especialista en control de predadores* (Garrido JL, ed.). pp. 195–209. FEDENCA-Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- Leger F, Artois M, Stahl P. 1985. La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. *Acta Oecologica* 6: 287-302.
- López-Martín JM, Mañas S, López-Claessens S. 2007. Parámetros reproductivos y estructura de edad del zorro *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) en el NE de España: efectos del control de sus poblaciones. *Galemys* 19 (ne): 25-36.
- Macdonald DW. 1980. *Rabies and wildlife: a biologist's perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- Malcom JR. 1994. Edge effects in central Amazonian forest fragments. *Ecology* 72: 2438-2445.
- Mañosa S. 2004. Perdiu roja, *Alectoris rufa*. A: *Atles dels ocells nidificants de Catalunya 1999 – 2002* (Estrada J, Pedrocchi V, Brotons L, Herrando S, eds.). pp. 108 – 109. Lynx Edicions, Barcelona.
- Mena Y, Molera M. 1997. *Bases biológicas y gestión de especies cinegéticas en Andalucía*. Universidad de Córdoba, Córdoba.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, Lara J, González LM. 2008. Evaluation of cage-traps and cable restraint devices to capture red foxes in Spain. *Journal of Wildlife Management* 72: 830 – 836.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, González LM, Aranda A, Fernández M, Alves C. 2010. Traditional and new cable restraint systems to capture fox in central Spain. *Journal of Wildlife Management* 74: 181 – 187.
- Palomares F, Gaona P, Ferreras P, Delibes M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses and rabbits. *Conservation Biology* 9: 295-305.
- Primack RB. 2008. *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

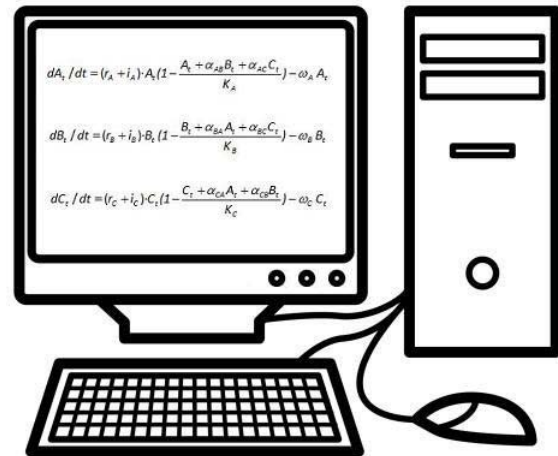


- Proulx G, Barret MW. 1990. Assessment of power snares to effectively kill red fox. *Wildlife Society Bulletin* 18 : 27-30.
- Reynolds JC, Goddard HN, Brockless MH. 1993. The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in southern England. *Gibier de Faune Sauvage* 10: 319-334.
- Ruiz-Olmo J. 1990. El poblament dels grans mamífers a Catalunya. I. Carnívors: Distribució i requeriments ambientals. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 58: 87-89.
- Ruiz-Olmo J. 1992. Noves dades sobre les causes de mortalitat d'origen antròpic dels carnívors al Vallès Oriental. *El medi natural del Vallès, III Col·loqui de Naturalistes Vallesans, Annals del CEEM* 3: 156-158.
- Sánchez A. 1995. Régimen legal para el control de predadores. A: *Predación, caza y vida silvestre* (Sala J, ed.). pp. 77-97. Fundació La Caixa i Aedos, Barcelona.
- Santos T, Tellería JL. 1998. *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*. Oficina Autónoma de Parques Nacionales, Madrid.
- Sillero-Zubiri C, Switzer D. 2004. Management of wild canids in human-dominated landscapes. A: *Canids: foxes, voves, jackals and dogs. Status Survey and Conservation Action Plan* (Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, eds.). pp. 257-266. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Cambridge.
- Sinclair ARE, Pech RP, Dickman CR, Hik D, Mahon P, Newsome AE. 1998. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology* 12: 564-575.
- Sureda V. 1986. *La climatologia*. Els llibres de la frontera, Sant Cugat del Vallès.
- Tapper SC, Potts GR, Brockless MH. 1996. The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *Journal of Applied Ecology* 33: 965-978.
- Trewby ID, Wilson GJ, Delahay RJ, Walker N, Young R, Davidson J, Cheeseman C, Robertson PA, Gorman ML, McDonald RA. 2008. Experimental evidence of competitive release in sympatric carnivores. *Biology Letters* 4: 170-172.
- Vargas JM. 2002. *Alerta cinegética. Reflexiones sobre el futuro de la caza en España*. Otero Ediciones, Málaga.
- Villafuerte R, Viñuela J, Blanco JC. 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. *Biological Conservation* 84: 181 – 188.
- Virgós E, Travaini A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475-3486.
- Whitfield DP, McLeod DRA, Watson J, Fielding AH, Haworth PF. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biological Conservation* 114: 157-163.
- Woodroffe R. 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. A: *Carnivore Conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 61-92. Cambridge University Press, Cambridge.



*“Si no ets capaç d’explicar a la teva àvia
en què consisteix el teu treball, en
realitat no l’entens ni tu mateix”*

Richard Feynman



CAPÍTOL 4.3

**Estructuració d’una comunitats de carnívors
pel control de depredadors: revisió de
l’alliberament de competidors**

CAPÍTOL 4.3

Estructuració d'una comunitats de carnívors pel control de depredadors: revisió de l'alliberament de competidors.

Jorge G. Casanovas¹, Joan Barrull², Isabel Mate², Juan M. Zorrilla³, Jordi Ruiz-Olmo⁴, Joaquim Gosàlbez², Miquel Salicrú⁵

¹Hidrobiología y Caza. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Forestales, Universidad Politécnica de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid.

²Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

³Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid.

⁴Direcció General de Medi Natural i Biodiversitat, Departament d'Agricultura, Caça, Pesca, Alimentació i Medi Natural, Generalitat de Catalunya, C/ Doctor Roux 80, 08017 Barcelona.

⁵Departament d'Estadística, Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

Casanovas JG, Barrull J, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo, Gosàlbez, Salicrú M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor release revisited. *Ecological Research* 27 (3): 603-614. Doi: 10.1007/s11284-012-0931-y



Resum

La manera tradicional de fer front als interessos de la caça sovint se centra en el control de depredadors. Aquest enfocament requereix d'un coneixement detallat de les respostes dels depredadors a la gestió cinegètica. Els mètodes de control poden ser no selectius i, per tant, potencialment poden tenir un impacte negatiu sobre les espècies depredadores no objectiu, afectant globalment al gremi dels carnívors. Per tal d'avaluar els riscos potencials associats amb el control de depredadors no selectiu en presència de competència intragremial, es va utilitzar el clàssic model de competència de Lotka-Volterra, però amb dos factors addicionals: un factor lineal per a la mortalitat deguda a la captura (mortalitat causada pel control de depredadors) i un factor d'ocupació de nínxol vacant associada amb la immigració. La simulació en un escenari amb tres espècies va revelar que una d'elles, la guineu *Vulpes vulpes*, que presenta una taxa més gran de creixement intrínsec, va mostrar un increment de la població fins i tot sota control moderat, mentre que la població de teixó *Meles meles*, amb una menor taxa de creixement intrínsec, es va reduir i, en alguns casos, fins i tot es pot arribar a extingir. Finalment, la fagina *Martes foina* va presentar una resposta diferencial, depenent de la intensitat i l'estratègia d'eliminació utilitzada. Aquest comportament és compatible amb els resultats observats en un ambient mediterrani sotmès a dos tipus de gestió de la caça: control no selectiu de depredadors (sacrifici) i no control. Per afavorir la gestió en àrees d'interès cinegètic o en reserves naturals amb espècies sensibles a la depredació hem obtingut els punts d'equilibri del model. La seva implementació en un full de càlcul ha de permetre al gestor predir (a grans trets) l'efecte de les accions objecte d'avaluació.*

Paraules clau: Control de depredadors, efecte alliberador de competidors, *Martes foina*, *Meles meles*, *Vulpes vulpes*.

* Les dues darreres frases del resum han estat modificades en relació a la publicació original en la revista *Ecological Research*, degut a un error tipogràfic.



4.3.1. Introducció

Diversos grups taxonòmics han mostrat una disminució de la població en les últimes dècades com a resultat de l'activitat humana (Primack 2008). Donades les característiques de la història de vida, de la mida corporal i els requeriments d'hàbitat de certs tàxons, alguns d'aquests són més susceptibles a factors com ara la destrucció de l'hàbitat i la sobreexplotació (Creel *et al.* 2001, Johnson *et al.* 2001). Moltes espècies de carnívors es troben actualment amenaçats per aquestes pertorbacions (Cardillo *et al.* 2004). D'altra banda, les espècies de petits carnívors atrauen un considerable interès a causa del seu potencial efecte sobre les poblacions de preses, les quals, al seu torn, són d'importància ecològica per la seva escassetat (Crooks *et al.* 2010). En les àrees d'interès cinegètic o en reserves naturals amb espècies sensibles a la depredació, un dels principals objectius de les estratègies de gestió és reduir la incidència de la depredació (Tapper *et al.* 1996). Les estratègies de reducció de depredadors s'utilitzen comunament per a aquesta finalitat (control de depredadors; Harris i Saunders 1993, Reynolds i Tapper 1996, Sillero Zubiri i Switzer 2004). Aquestes tècniques varien molt en el seu grau de selectivitat i l'eficàcia pel que fa a les espècies objectiu (Hein i Andelt 1994, Tapper *et al.* 1996). Desafortunadament, molts d'aquests mètodes no són selectius i afecten no només a les espècies considerades una plaga, sino també a d'altres d'interès per a la conservació (Herranz 2000, Duarte i Vargas 2001, Barrull *et al.* 2011). Un considerable esforç d'investigació s'ha dedicat a determinar els efectes del control de depredadors en les poblacions de preses en condicions ideals. En general, un control de depredadors eficaç millora l'abundància de preses (Reynolds i Tapper 1995). També hi ha molts exemples del paper influent de la depredació en el fet de la recuperació de les poblacions de preses després de dràstiques reduccions de població causades per altres factors (sequera, paràsits, etc; Keith 1983, Newsome *et al.* 1989). No obstant això, els efectes de les estratègies de gestió de control sobre poblacions de depredadors i l'estructuració de les comunitats no s'han abordat en profunditat (però veure Yoneda i Maekawa 1982, Harris i Saunders 1993, Reynolds *et al.* 1993). Encara que els efectes de control selectiu sobre les poblacions d'espècies objectiu són de rellevància ecològica (Yoneda i Maekawa 1982, Reynolds *et al.* 1993), els gestors de la vida silvestre se centren cada vegada més en mètodes de control no selectius implicant diverses espècies de carnívors. Abundants dades donen suport a aquesta idea; així, es produeixen interaccions interespecífiques en les comunitats de carnívors (per exemple, la depredació o la competència intragremial a través de l'explotació; Palomares i Caro 1999, Virgós i Travaini 2005, Donadio i Buskirk 2006, Ritchie i Johnson 2009). Algunes activitats, com l'explotació humana, causa l'extinció dels especialistes o depredadors més grans que actuen com a súper



depredadors i, per tant, afavoreixen l'augment de les comunitats d'espècies de petits depredadors o d'aquells amb un menor grau d'especialització (Palomares *et al.* 1995, Palomares i Caro 1999, Elmhagen i Rushton 2007, Crooks *et al.* 2010). Per tant, en afectar a diferents espècies d'una manera diferencial, els sistemes de gestió de depredadors tenen diversos efectes en les comunitats de depredadors i afecten indirectament a la intensitat de la depredació. Per tant, l'augment de petits carnívors generalistes degut a una disminució de la competència dels grans carnívors provoca efectes paradoxals, com ara una reducció de la diversitat i abundància d'espècies de caça o espècies d'interès per a la conservació. Aquest efecte és conegut com l'*efecte d'alliberament de mesodepredadors* (EAM) (Crooks i Soulé 1999, Brashares *et al.* 2010, Crooks *et al.* 2010). Donada la manca de dades de camp sobre aquest tema i la dificultat de la seva obtenció, una alternativa per a l'estudi dels possibles efectes de les tècniques de gestió dels depredadors i les interaccions interespecífiques en la composició de les comunitats de depredadors consisteix a desenvolupar models matemàtics simples que analitzen la dinàmica poblacional d'aquestes espècies utilitzant un nombre mínim de supòsits.

En aquest treball, es va estudiar la dinàmica poblacional d'una comunitat de tres espècies de depredadors de mida mitjana (guineu *Vulpes vulpes*, teixó *Meles meles* i fagina *Martes foina*) sotmesa a control no selectiu. Per a aquest propòsit, es va utilitzar un model teòric basat en l'anàlisi numèric d'equacions simples modificat des del model clàssic de competència de Lotka-Volterra (Begon *et al.* 1996); models similars també s'han utilitzat en altres contextos ecològics, com la parasitologia (Fenton i Brockhurst 2007). A més, es van comparar les prediccions del model amb sèries de dades que mostren la distribució de les tres espècies de depredadors en diverses àrees caracteritzades per diferents tipus d'ús del territori (de les zones amb control de depredadors intensiu fins a d'altres amb baixa incidència d'aquesta activitat). En general, aquest model senzill amb pocs paràmetres demostra ser més robust en observar les tendències on la informació és parcial i d'estimació incerta. Per exemple, els models espacials de l'ecologia teòrica general requereixen estimacions de molts factors i, per tant, són extremadament difícils de validar; els models en ecologia del paisatge no tenen un convincent marc teòric, i els models basats en la colonització de terrenys buits, que es caracteritzen per una dinàmica de metapoblació, també simplifiquen la realitat en suposar la distribució de les espècies en una xarxa de clapes d'hàbitats ben especificats; en altres paraules, aquests models discretitzen el continu de les distribucions de les poblacions en l'espai (Forman 1995, Kareiva i Wennergren 1995, Tilman i Kareiva 1997, Bascompte i Solé 1998, Hanski 1998).



4.3.2. Material i mètodes

4.3.2.1. Model matemàtic

Hi ha una manca de dades de camp apropiades que permetin parametritzar un model predictiu amb valors reals. Per tant, en nom de la generalització, es va optar per un model dinàmic, estudiat tant analíticament com numèricament. Per simplificar, hem basat el nostre estudi sobre el model clàssic de competència de Lotka-Volterra (Begon *et al.* 1996), però amb dos factors addicionals: un factor lineal de mortalitat de captura durant el control de depredadors, el qual representa el grau de no selectivitat, i un factor de càrrega per a l'espai de nínxol buit després de l'eliminació de depredadors, que està associat amb la immigració. En altres contextos s'han proposat models similars per a dues espècies, amb pocs paràmetres (Shorrocks i Begon 1975). La dinàmica de les tres poblacions competidores és descrita per un conjunt de tres equacions diferencials:

$$\left. \begin{aligned} dA_t / dt &= (r_A + i_A) \cdot A_t \left(1 - \frac{A_t + \alpha_{AB} B_t + \alpha_{AC} C_t}{K_A}\right) - \omega_A A_t \\ dB_t / dt &= (r_B + i_B) \cdot B_t \left(1 - \frac{B_t + \alpha_{BA} A_t + \alpha_{BC} C_t}{K_B}\right) - \omega_B B_t \\ dC_t / dt &= (r_C + i_C) \cdot C_t \left(1 - \frac{C_t + \alpha_{CA} A_t + \alpha_{CB} B_t}{K_C}\right) - \omega_C C_t \end{aligned} \right\} (1)$$

on A_t , B_t i C_t representen el nombre d'individus de guineus, fagines i teixons, respectivament, en el temps t . Les seves taxes de creixement poblacional instantani dependran de la taxa de creixement intrínsec de la guineu r_A , la fagina r_B i el teixó r_C , la capacitat de càrrega K_A , K_B i K_C , l'efecte de la competència interespecífica α_{AB} (fagina cap a guineu), α_{AC} (teixó cap a guineu), α_{BA} (guineu cap a fagina), α_{BC} (teixó cap a fagina), α_{CA} (guineu cap a teixó), α_{CB} (fagina cap a teixó), la taxa a la qual es controlen ω_A , ω_B i ω_C , i l'efecte de l'ocupació de l'espai nínxol buit a través de la immigració, i_A , i_B i i_C , que se solapa amb la taxa de creixement intrínsec. Aquest efecte de la immigració es pot entendre com a proporcional a la taxa d'eliminació i també als efectes de la proporcionalitat de la taxa de creixement, que està en el model clàssic de competència de Lotka-Volterra. A més, augmenta o disminueix d'acord a la capacitat de dispersió. El paràmetre ω es pot interpretar com la proporció de la població d'una determinada espècie que mor en un període t com a conseqüència del control no selectiu.

4.3.2.2. Estudi de simulació: descripció de l'escenari

El conjunt de valors dels paràmetres es va triar tenint en compte que hi havia dades d'observació disponibles per a cadascuna de les espècies incloses en el model i que aquests animals eren comuns a les àrees mediterrànies d'Europa.



Control no selectiu

Aquest tipus de control de depredadors es porta a terme regularment mitjançant llaços o caixes trampa, a més de l'ús incontrolat de paranys de subjecció corporal per part dels caçadors furtius. El cost unitari de cada dispositiu de captura és diferent i també ho és el seu ús i l'impacte sobre les espècies (Duarte i Vargas 2001, Barrull *et al.* 2011). Per tant, dues estructures bàsiques d'eliminació es van considerar: una simètrica ($\omega_A : \omega_B : \omega_C = \omega (1: 1: 1)$), en què la proporcionalitat al vector (1: 1: 1) pot interpretar-se com la situació proporcional de no selectivitat, i una asimètrica ($\omega_A : \omega_B : \omega_C = \omega (1: 0,4: 1)$), en què la proporcionalitat al vector (1: 0,4: 1) caracteritza una estratègia de control corresponent a un 85% llaços i a un 15% caixes trampa. Vuit diferents escenaris de simulació es van considerar per a cada estructura no selectiva: $\omega = 0$; $\omega = 0,1$; $\omega = 0,2$; $\omega = 0,3$; $\omega = 0,4$; $\omega = 0,5$; $\omega = 0,6$; $\omega = 0,7$. A més, dues estructures intermèdies també es van considerar per tal d'obtenir una millor comprensió de l'abast de l'efecte d'eliminació, (1: 0,6: 1) i (1: 0,8: 1), i aquests van ser avaluats sota condicions específiques.

Taxa intrínseca de creixement i immigració

Per a la guineu i el teixó, s'han considerat els valors de r calculats per Bright (1993) ($r_A = 1,1$ i $r_C = 0,46$, respectivament). Per a la fagina ($r_B = 0,62$), el valor corresponent es calcula amb l'equació descrita per Cole (1954), utilitzant dades d'història de vida de Libois i Waechter (1991). Per a aquesta taxa de creixement intrínsec, dos escenaris de simulació s'han tingut en compte: un sense immigració ($r_A + i_A, r_B + i_B, r_C + i_C = (r_A, r_B, r_C)$) i un altre amb immigració ($r_A + i_A, r_B + i_B, r_C + i_C = (r_A \cdot (1 + 0.6\omega_A), r_B \cdot (1 + 0.4\omega_B), r_C \cdot (1 + 0.5\omega_C))$). L'efecte de la immigració mitjana es va avaluar per al 50% de les extraccions, amb un augment o disminució de 10% d'acord amb la capacitat per a la dispersió de l'espècie.

Competència interespecífica

No hi ha dades quantitatives disponibles en l'actualitat amb les quals construir escenaris realistes. Per tant, dues estructures s'han tingut en compte: una simètrica ($\alpha_{AB}: \alpha_{AC}: \alpha_{BA}: \alpha_{BC}: \alpha_{CA}: \alpha_{CB} = \alpha (1: 1: 1: 1: 1: 1)$), en què els índexs del vectors de competència són proporcionals a (1: 1: 1: 1: 1: 1); i una altra d'asimètrica ($\alpha_{AB}: \alpha_{AC}: \alpha_{BA}: \alpha_{BC}: \alpha_{CA}: \alpha_{CB} = \alpha (1: 1,15: 1,1: 1,15: 0,70: 0,65)$), en la qual el índexs vectorials de competència són proporcionals a (1: 1,15: 1,1: 1,15: 0,70: 0,65). Els coeficients de proporcionalitat simètrics es van considerar per al bé de la simplicitat en absència d'informació fiable, mentre que una estructura asimètrica s'obté considerant els coeficients mitjans de superposició asimètrica en el nínxol



tròfic descrit per MacArthur i Levins (1967) i es van obtenir en l'àrea de la Serra de Montsant per als anys 2008 a 2010.

En ambdós casos, el vector del coeficient de proporcionalitat α_{AB} es va prendre com el valor de referència per al vector, i s'ha normalitzat a 1. Un plantejament asimètric és més realista (Palomares i Caro 1999, Donadio i Buskirk 2006), encara que el solapament asimètric de nínxol caracteritza parcialment la competència. Per a cada estructura de competència, cinc escenaris de simulació es van considerar: $\alpha = 0,1$; $\alpha = 0,3$; $\alpha = 0,5$; $\alpha = 0,7$; i $\alpha = 0,9$.

Capacitat de càrrega

Una capacitat de càrrega constant i idèntica va ser establerta per facilitar la interpretació dels resultats, i aquests es van ajustar a la zona d'estudi per tal d'obtenir un model simple ($K = 30$) (Hernández i Rodríguez 1995, Ruiz-Olmo 1995, Barrull i Mate 2007a).

Un programari específic en el llenguatge de programació C va ser dissenyat per realitzar simulacions numèriques basades en equacions matemàtiques del model. Un total de 1.920 anàlisis numèriques deterministes es van dur a terme, 640 per espècie i una per a cada combinació de paràmetres. El valor assolit per la població en l'equilibri per a cada combinació de paràmetres es va representar gràficament.

4.3.2.3. Àrea d'estudi

Aquest estudi es va dur a terme en un ambient que combina l'ús de terres agrícoles i no agrícoles, dins el Parc Natural de la Serra de Montsant. L'àrea considerada es troba a Catalunya (nord-est de la Península Ibèrica) ($41^{\circ}12'-41^{\circ}22'N$ i $0^{\circ}41'-0^{\circ}56'E$) (Fig. 1) i té una extensió aproximada de 28.840 hectàrees.

El seu relleu abrupte està format per conglomerats de l'oligocè, amb una alçada màxima de 1.163 m. La hidrografia es limita gairebé exclusivament als rius Siurana i Montsant. El clima és predominantment mediterrani, amb una temperatura mitjana anual de $11-14^{\circ}C$ i una precipitació anual de $450-600 l/m^2$ (Pascual 2007). La vegetació és típicament mediterrània, amb una influència sub-mediterrània i eurosiberiana en alguns sectors. En l'actualitat, les comunitats clímax (*Quercetum ilicis galloprovinciale*, *Quercetum rotundifoliae* i *Violo-Quercetum fagineae*) han estat substituïdes per altres tipus de vegetació secundària de caràcter escleròfil (*Erico-Thymelaeetum tinctoriae*, *Genisto-Cistetum clusii*, *Quercetum cocciferae*, *Violo-Quercetum fagineae buxetosum*, *Brachypodio-Aphyllanhetum*, *Salvi-Aphyllanhetum* i *Thero-Brachypodion*) (Molero 1976, Pascual 2007). L'àrea també inclou una extensa xarxa de camins i senders que connecten un mosaic de fèrtils terres baixes riques en conreus d'avellaners, ametllers, oliveres i altres arbres fruiters, però molt especialment vinyes



(Pascual 2002). Tota la zona és compatible amb una població d'animals significativa, amb una gran diversitat d'espècies d'interès per a la conservació (Barrull i Mate 2007b). Els mamífers carnívors registrats en l'àrea d'estudi inclouen les següents espècies: guineu, mostela *Mustela nivalis*, turó *Mustela putorius*, visó americà *Neovison vison*, fagina, teixó, llúdriga *Lutra lutra*, geneta *Genetta genetta* i gat salvatge *Felis silvestris* (Barrull i Mate 2007b, Mate i Barrull 2010). La caça d'espècies de caça menor com el conill *Oryctolagus cuniculus* i la perdiu roja *Alectoris rufa* sempre ha estat una important activitat social i econòmica de la zona, tot i haver canviat els règims de caça: de la caça oberta a mitjans de 1970 a la situació actual d'àrees de caça privades gestionades per associacions de caça.

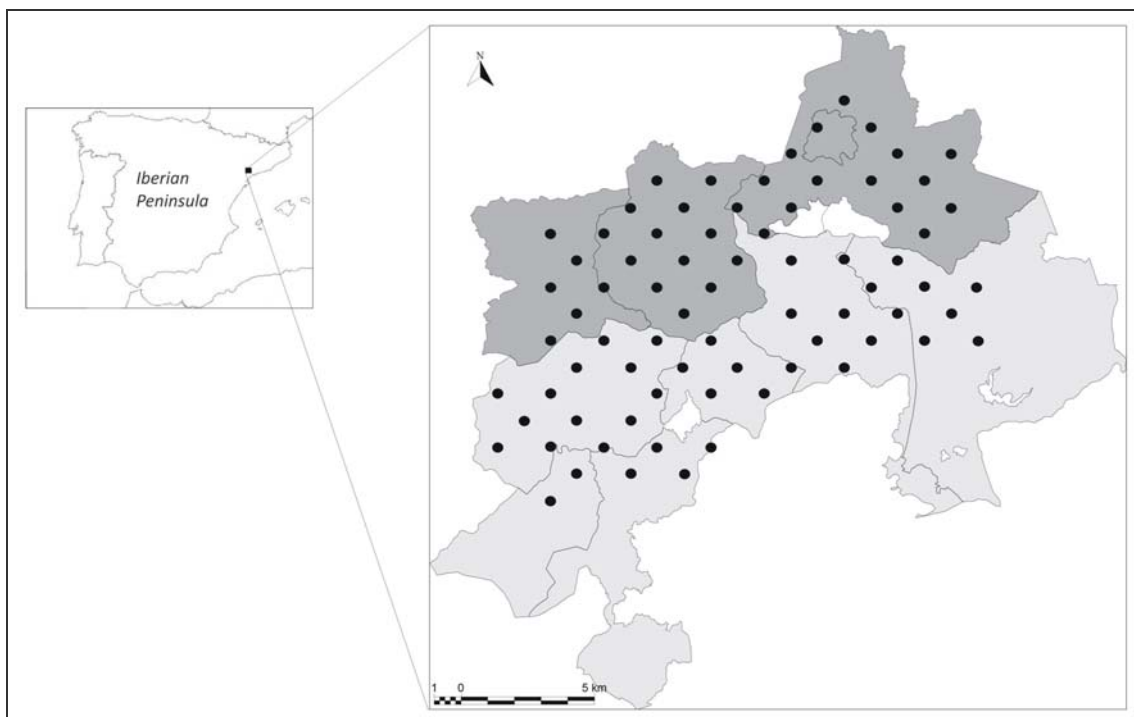


Figura 1. Localització de l'àrea d'estudi de la Serra de Montsant (Catalunya, Espanya) en la Península Ibèrica. Fins a la temporada de caça 2005–2006, l'àrea ombrejada en gris fosc representa les àrees privades de caça amb control no selectiu; l'àrea ombrejada en gris clar correspon a les àrees privades de caça sense control; les àrees en blanc dins de l'àrea d'estudi representen refugis de fauna o àrees sense gestió cinegètica; els punts indiquen les estacions de trampeig fotogràfic.

Encara que amb petites diferències, pel que fa als mètodes i la intensitat, en les estratègies de gestió de la caça menor, prevalien dos tipus principals de gestió: àrees privades de caça sense control de depredadors (APCs) i àrees privades de caça amb control de depredadors (APCc). En les APCs, l'estratègia de gestió va consistir, principalment, en l'alliberament de caça menor criada en granja (Barrull *et al.* 2011). El control de depredadors era inexistent o anecdòtic, i, per tant, els depredadors fàcilment van tolerar l'aplicació aïllada de mesures de control. En les APCc, entre les pràctiques comuns també s'inclouia l'alliberament



dels animals de caça criats en granja, però la gestió es va centrar especialment en el control de depredadors. No obstant això, la informació disponible rellevant és fragmentària, heterogènia i no informatitzada. Alguns dels documents i registres de captura, referents al període 1991-1999, van ser dipositats en els Serveis Territorials del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya, situat a Tarragona, però la informació oficial anterior a aquest període no està disponible (Barrull *et al.* 2011). D'acord amb els guardes de fauna i els caçadors, els depredadors han estat sacrificats durant dècades, i els mètodes de control han estat basats, en la seva majoria, en la utilització de llaços i caixes trapes. Les espècies sacrificades han inclòs guineus, teixons, genetes, fagines, gats assilvestrats *Felis silvestris f. catus*, gossos *Canis lupus f. familiaris*, garses *Pica pica* i algunes aus de presa.

Des de 1998, el control de depredadors es va veure severament limitat a tot Catalunya, coincidint amb l'execució de les ordres de 4 de juny i 30 de juliol de 1997, aprovades pel Govern Autònom i publicades en el Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya (Barrull *et al.* 2011). L'adaptació i compliment de les regulacions recentment establertes, més restrictives, sobre el control de depredadors després de la temporada de caça va reduir el nombre d'autoritzacions atorgades. No obstant això, no va ser fins a la temporada de caça 2005-2006 on absolutament cap tipus de control de depredadors va ser autoritzat en els vedats de caça inclosos en l'àrea d'estudi, un total de vuit APCs i cinc APCc, amb una extensió aproximada de 18.018 i 10.822 ha, respectivament. L'hàbitat és similar al llarg d'ambdues àrees i no es van observar diferències marcades en quant a grandària o ús del sòl (Taula 1).

4.3.2.4. Monitoratge dels depredadors: disseny i tractament estadístic

Des de la tardor del 2006 a l'estiu de 2007, l'activitat de les espècies va ser registrada mitjançant trampeig fotogràfic en 75 estacions de mostreig. Les estacions van ser distribuïdes de manera uniforme seguint un mètode de mostreig sistemàtic (Krebs 1999). Per assegurar una cobertura uniforme de l'àrea d'estudi, les estacions de mostreig van ser distribuïdes seguint els criteris exposats per Long i Zielinski (2008). Les estacions de mostreig es van col·locar en llocs accessibles prop dels vèrtexs d'unitats de mostra d'1 km², d'acord amb una quadrícula superposada en la zona d'estudi. La mida de la cel·la de la quadrícula es va establir en base a ocupació de l'espai vital i territorialitat en ambients mediterranis de les espècies estudiades (Blanco 1998). Aquest disseny dona la mostra més gran possible, subministra estimacions més precises que el mostreig aleatori simple, i satisfà la necessitat d'observacions independents unes de les altres (Morrison *et al.* 2008). Un total de 35 estacions es van ubicar en les APCc, mentre en les APCs n'hi havia 40 (Fig. 1). Es van utilitzar 5 càmeres trampa digitals



(Bushnell Trail Scout 2,1). Cada càmera es va col·locar al llarg d'un sender; com a senders van ser considerats les principals rutes de pas per les espècies estudiades (Libois i Waechter 1991, Cavallini 1994, Virgós 2001, Webbon *et al.* 2004). Les càmeres van ser situades en llocs apropiats a una alçada d'uns 30-50 cm, i es van programar per enregistrar la data i hora de cada foto presa. En cada estació de trampeig, la càmera va ser instal·lada i la ubicació es va péixer amb sardines enllanades en oli. Per tal de garantir la representativitat de la mostra per a l'àrea total d'estudi i per tal d'observar la presència d'espècies en les cel·les de la quadrícula, les càmeres van estar actives durant quinze dies consecutius. Les imatges preses amb un interval de més d'1 hora se suposa que mostren diferents individus (Lucherini *et al.* 2009). En cap cas es va tractar de determinar la identitat individual dels exemplars fotografiats. Per a cada espècie, els contactes absoluts es van calcular per caracteritzar quantitativament les dades experimentals relacionades amb l'abundància de les espècies en cada estació de mostreig. Es van obtenir 1.981 fotografies diferents de mamífers i aus, 842 de les quals van ser fotos diferents de les espècies objectiu. Aquestes consistien en 422 (50,1%) fotografies de guineu, 243 (28,9%) de fagina i 177 (21%) de teixó. El test U de Mann-Whitney amb un nivell de significació $\alpha = 0,05$ ens va permetre examinar les diferències en els efectes dels dos tipus de gestió en cadascuna de les tres espècies. Per completar l'anàlisi, es va realitzar un estudi descriptiu i es va fer un histograma de freqüències observades.

Taula 1. Diferències en la mida i composició de l'ús del territori entre les àrees privades de caça sense control (APCs) i les àrees privades de caça amb control no selectiu (APCc) en la Serra de Montsant (Catalunya, Espanya) en 2005-2006.

	APCs	APCc
Superfície total (ha)	18.018	10.822
Població humana (ind/ha)	0,11	0,10
Usos del territori (%)		
Bosc	36,77	38,07
Conreus permanents	21,86	22,01
Matollar mediterrani	35,23	33,35
Vegetació de ribera	3,26	4,28
Aigua (rius, rierols i embassaments)	0,53	0,28
Altres	2,35	2,01

Font: estadístiques publicades per l'Institut Català d'Estadística (IDESCAT, Generalitat de Catalunya)



4.3.3. Resultats

4.3.3.1. Resultats de la simulació

Les simulacions numèriques de les interaccions interespecífiques difereixen qualitativament entre les poblacions de depredadors. Segons el model, el teixó, que tenia la taxa de creixement intrínseca més baixa, va mostrar una disminució lineal de la població en resposta a les mesures de control, aconseguint l'extinció a un valor mitjà d'intensitat de control ($\omega \approx 0,5$) (vegeu Fig. 2i, j). Aquest comportament es va observar en totes les condicions experimentals: amb o sense immigració, amb competència simètrica i asimètrica, i amb control no selectiu proporcional i asimètric. El patró de comportament de la fagina és diferent i depèn de l'estructura d'extracció considerada. Per a la condició d'eliminació més asimètrica, es va assolir l'equilibri a prop de la meitat de la capacitat de càrrega ($K/2 = 15$), mentre que en condicions intermèdies d'asimetria en control de depredadors, l'equilibri s'acostava a valors significativament més baixos; amb el comportament d'extracció simètric, comparat respecte a l'observat en el teixó europeu, la població va disminuir en resposta a les mesures de control, arribant a l'extinció a un valor mitjà de la intensitat de control ($\omega \approx 0,6-0,7$) (veure Fig. 2f-h). El patró de comportament de la guineu difereix àmpliament de les altres dues espècies considerades. Quan l'estructura d'extracció era simètrica o intermèdia, la població tendia a establir-se en un valor proper a la meitat de la capacitat de càrrega ($K/2 = 15$), amb una lleugera disminució quan l'efecte de la immigració no es va considerar.

Quan l'estructura d'extracció va ser asimètrica, la població va disminuir en resposta a les mesures de control i es va establir en absència de competidors superiors (Fig. 2b-d). Dins d'aquest marc, és gairebé paradoxal que, amb estructures d'extracció intermèdies orientades a reduir la població de guineu i amb una intensitat de moderada a alta d'extracció de depredadors, la població de guineu es va mantenir estable o va augmentar, mentre que la població de fagina va disminuir i la població de teixó es va reduir significativament (o fins i tot va desaparèixer). Per tant, es podria esperar que la població de fagina es reduís encara més a causa de la capacitat de recuperació de la guineu i la seva condició com a competidor superior.

Finalment, la situació de forta competència ($\alpha=0,9$) i no extracció ($\omega=0$) mereix una menció especial. En aquest cas, amb una estructura de competència simètrica, el model suggereix que els recursos haurien de ser proporcionalment compartits, i, com a resultat, les tres espècies aconseguirien l'equilibri a un terç de la capacitat de càrrega. No obstant això, amb una estructura de competència asimètrica, el competidor superior ocuparia tot l'espai i utilitzaria tots els recursos, i, en conseqüència, seria el responsable de l'extinció de les altres dues espècies.



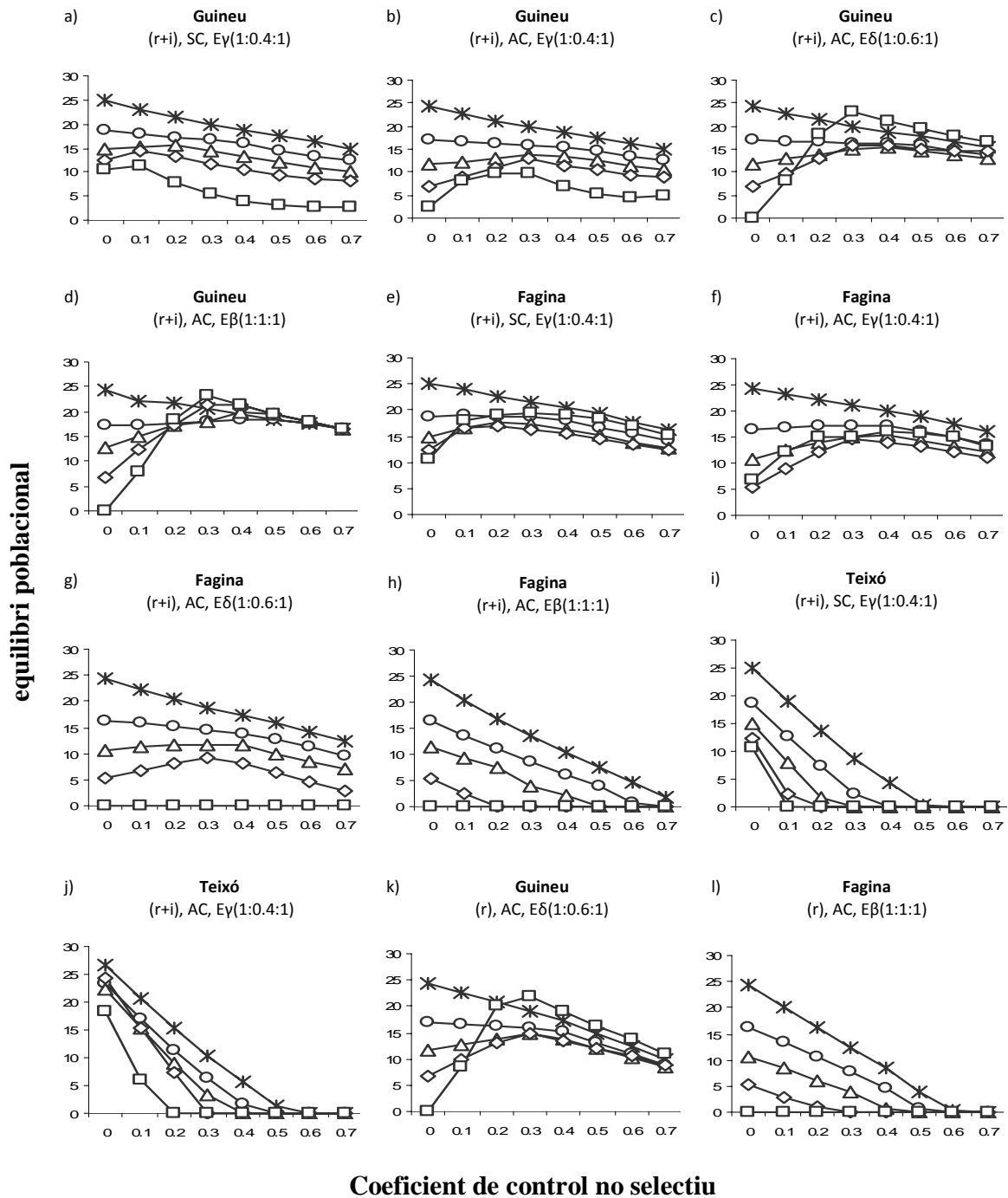


Figura 2. Funció dels coeficients de competència (α) que relacionen el valor per a poblacions en equilibri dinàmic d'acord amb el nivell de control no selectiu (ω). Símbols: asteriscs $\alpha=0,1$, cercles $\alpha=0,3$, triangles $\alpha=0,5$, rombes $\alpha=0,7$, quadrats $\alpha=0,9$, AC competència interespecífica asimètrica, SC competència interespecífica simètrica, (r) taxa intrínseca de creixement sense immigració, (r + i) taxa intrínseca de creixement amb immigració, E β eliminació simètrica (1:1:1), E γ eliminació asimètrica (1:0,4:1), E δ eliminació asimètrica (1:0,6:1)



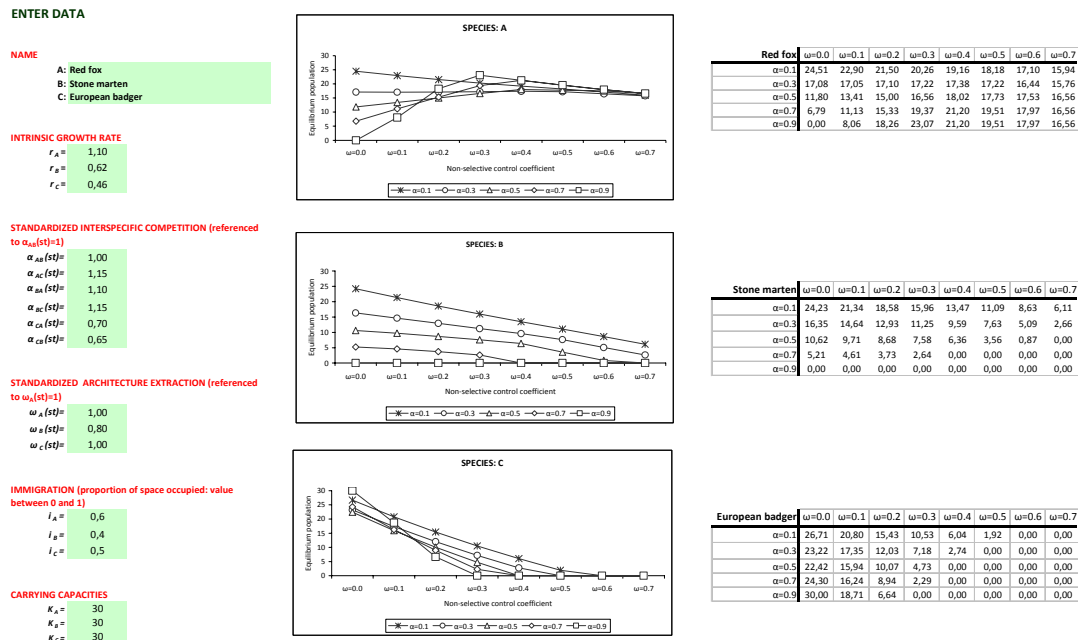


Figura 3. Entrada de dades i presentació dels resultats.

Per facilitar l'aplicació d'aquest model en la gestió de la caça, s'han obtingut i aplicat les equacions dels punts d'equilibri del model. Utilitzant el programa Mathematica 8.0, es van obtenir els punts d'equilibri del model per a tres poblacions coexistents i per l'extinció d'una o més poblacions (vegeu l'Apèndix). Les equacions implícites dels punts d'equilibri s'han aplicat en un full de càlcul (material suplementari, i <http://www.bioglim.com/equipopulation1.xls>). L'ús de taules dinàmiques ens va permetre combinar les equacions per a tres poblacions coexistents i per a l'extinció d'una o més poblacions; a més, la presentació de resultats en el full d'entrada de dades en facilita l'ús (vegeu la Fig. 3.). L'avaluació de situacions genèriques (en un programa conegut i fàcil d'usar) permetrà als gestors de fauna d'entendre millor els mecanismes que determinen els canvis en l'estructura de la comunitat i la composició. A més, l'ús de simulacions s'avaluarà l'eficàcia de possibles accions.

4.3.3.2. Prediccions del model teòric i consistència amb la gestió d'un escenari real

L'estructura de la competència fou asimètrica dins de la zona de la Serra de Montsant, i, fins la temporada 2005-2006, el control de depredadors va ser no selectiu, amb un grau intermedi d'asimetria (aproximadament 85 % de llaços, 15% de caixes trapes i un percentatge incontrolat de trapes utilitzades pels caçadors furtius). Suposant una moderada i desigual distribució de la intensitat d'eliminació, s'esperava que, sobre la base dels resultats de l'anàlisi numèrica, les següents prediccions es complirien: (1) és poc probable que es trobin diferències estadísticament significatives entre els nombres poblacionals de guineu en àrees subjectes a estratègies de control i en àrees lliures d'aquesta mesura, (2) assumint que



l'estratègia de control és espacialment variable, quan l'escenari es caracteritza per una competència molt elevada i amb control de depredadors, llavors la guineu mostrarà un pic màxim (degut a l'efecte de l'ocupació de l'espai de nínxol buit de teixons), (3) les zones amb control i no control són propenses a mostrar grans diferències en l'abundància de teixons i, en menor mesura, de fagines, i (4) la fagina i el teixó mostren una major abundància en àrees lliures de control no selectiu.

Taula 2. Mediane i desviacions estàndard per espècies, amb i sense control de depredadors, i p-valor en el contrast mitjançant el test U de Mann-Whitney (* denota significació estadística).

	Control		No control		Mann-Whitney
	Mediana	s	Mediana	s	p-valor
Guineu	5,00	5,22	5,00	2,49	0,2358
Fagina	2,00	1,31	4,00	2,88	0,0003*
Teixó	1,00	1,53	3,50	1,53	0,0000*

Totes les prediccions van ser corroborades per les dades de camp. L'anàlisi dels resultats obtinguts a partir de les 75 estacions de mostreig va revelar que l'abundància de guineu no va diferir significativament entre les àrees amb control i sense control de depredadors ($p = 0,2358$). La màxima abundància de guineus ($n = 19$) es va trobar en dues àrees en què el control de depredadors es va aplicar i va ser més gran que el màxim de població ($n = 11$) trobat en dues zones lliures d'aquesta pràctica de gestió. D'altra banda, les poblacions de teixó van mostrar una major diferència entre APCs i APCc ($p = 0,0000$): el control de depredadors redueix considerablement la població. De la mateixa manera, la població de fagines també va presentar diferències significatives ($p = 0,0003$) i es va reduir igualment pel control de depredadors. Els pics més alts de població per a la fagina i el teixó es van registrar a les APCs ($n = 12$ i $n = 8$, respectivament, enfront de $n = 5$ i $n = 3$ en les APCc, respectivament). Els resultats descriptius i una comparació de medianes basat en el test U de Mann-Whitney es donen a la Taula 2 i els histogrames de freqüència es poden veure a la Figura 4.

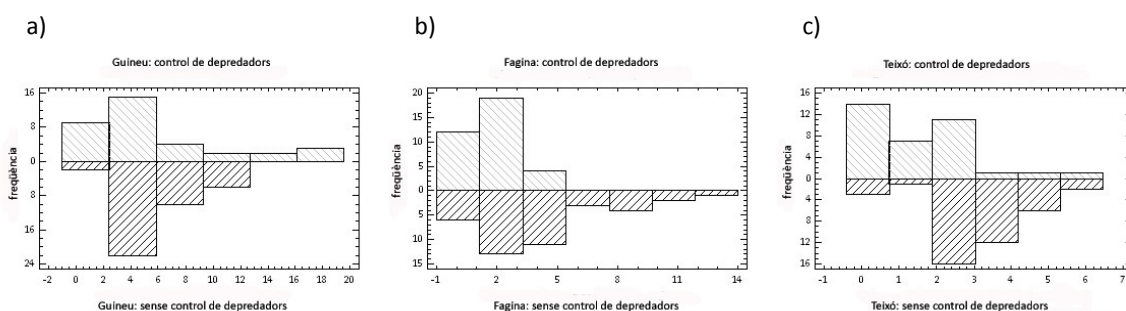


Figura 4. Histograma de freqüències observades amb i sense control de depredadors de: (a) guineu, (b) fagina, i (c) teixó.



4.3.4. Discussió

En un escenari amb tres espècies que coexisteixen però que competeixen, el clàssic model de competència de Lotka-Volterra amb dos factors addicionals (un factor d'extracció i un factor d'immigració) permet realitzar prediccions (en termes genèrics) dels efectes de la gestió humana en l'estructura d'una comunitat i la seva composició. Per quantificar aquest efecte i per identificar les relacions causals explicatives, un estudi de l'escenari es va dur a terme en una comunitat de petits carnívors al Parc Natural de la Serra de Montsant, formada per tres espècies: guineu, fagina i teixó. Els resultats indiquen que els factors més importants que afecten la dinàmica de població són la taxa de creixement intrínseca, i la intensitat i l'estructura d'extracció del depredador (en aquest cas, relacionada amb el percentatge de llaços i caixes trampes utilitzats durant el control, i amb les captures per caça furtiva).

La taxa de creixement intrínseca determina la recuperació de l'espècie, i el seu efecte apareix representat en la resposta diferencial de les poblacions de guineu i de teixó (fins i tot en la situació poc realista de competència simètrica) (veure Fig. 2a, b, i, j). En la majoria dels casos, mesures proporcionals de control eliminarien aquestes poblacions amb baixes taxes de creixement, i només les espècies amb altes taxes de creixement persistirien (en el nostre cas, la guineu), llevat que l'estratègia de control sigui molt intensa. No obstant això, les poblacions de guineu paradoxalment augmenten en resposta al control dirigit a reduir la població, a causa d'una taxa de reproducció més alta. Aquest efecte podria ser parcialment atribuïble a la possible ocupació de l'espai buit deixat pels competidors. D'altra banda, les conseqüències ecològiques d'un mecanisme com el que proposem podrien ser similars als produïts per l'EAM (Brashares *et al.* 2010), on la depredació en certes espècies de preses augmenta com a resultat d'un augment en la població de depredadors resistents al control. Malgrat que els carnívors superiors poden matar petits depredadors, l'elusió espacial i temporal, l'exclusió territorial, el canvi de comportament i la partició dels recursos són els mecanismes principals pels quals els depredadors dominants poden limitar les poblacions de mesodepredadors. En conseqüència, quan els carnívors dominants declinen o desapareixen, s'hipotetitza que es redueix la competència i la depredació, la qual cosa facilita un alliberament ecològic dels mesodepredadors subordinats. Al seu torn, alguns mesodepredadors poden esdevenir una amenaça de depredació sobre una varietat de poblacions de preses. Aquestes diferències són molt subtils, i es basen en el tipus de model utilitzat per tenir en compte l'efecte paradoxal observat, com ara "l'efecte d'alliberament de competidors" proposat per Casanovas (2005) i Caut *et al.* (2007), ja que, amb l'EAM clàssic, es tracta de models depredador-presa amb diversos nivell tròfics (Courchamp *et al.* 1999).



A més, la intensitat d'extracció i l'estructura d'extracció del depredador determinen significativament les respostes per al control de depredadors. La importància de l'estructura de la comunitat s'il·lustra mitjançant el comportament diferencial de la fagina depenent de les diferents condicions d'extracció (asimètrica, intermèdia i simètrica). Quan el control de depredadors es manté amb la mateixa intensitat i eficiència (eliminació proporcional), les poblacions de guineu i fagina mostren un comportament diferencial: el nombre d'efectius poblacionals de la guineu roman estable gràcies a una major taxa de creixement, mentre que la població de la fagina disminueix o desapareix. No obstant això, malgrat la seva baixa taxa de creixement intrínseca, la població de fagina és veu menys afectada per una estratègia d'extracció asimètrica i es manté estable (vegeu Fig. 2f-h). La intensitat de l'extracció de depredadors també és important. Com s'ha esmentat abans, baixes o moderades taxes d'extracció poden beneficiar a les espècies amb una major taxa de creixement intrínsec, i taxes de moderada a alta intensitat d'extracció no només accentuen aquest efecte, sinó que també redueixen les densitats de població de manera significativa. Si es perllonga en el temps, la intensitat l'extracció moderada, alta o en el límit superior pot provocar l'extinció de les espècies amb una taxa de creixement més baixa. De la mateixa manera, alguns estudis han proposat que aquestes pràctiques només són eficaces quan s'apliquen intensivament (Reynolds *et al.* 1993).

La competència intra i interespecífica juga un paper que és proporcional a la densitat de població. Per tant, l'efecte de la competència es redueix amb una intensitat d'extracció moderada o alta (Creel *et al.* 2001). Sota aquestes condicions, s'ha observat que els punts d'equilibri no difereixen significativament quan canvia l'estructura de la competència (simètrica i asimètrica), però tots els altres factors romanen constants (veure Fig. 2a, b, e, f, i, j).

Menció especial mereix l'efecte de la immigració. En el model considerat, les poblacions es distribueixen sobre una estructura parcial amb un patró de paisatge homogeni. Fent servir aquest enfocament, la immigració té poc impacte quan la intensitat d'extracció és moderada, en canvi, quan la intensitat d'extracció és intermèdia o alta, l'efecte de la immigració tendeix a anivellar les densitats de població en l'àrea de l'espai vital (Frank i Woodroffe 2001). Aquest efecte d'anivellament de la població es produeix a causa del fet que les poblacions no estan aïllades i els límits de la zona de caça són artificials. Dins d'aquest marc, quan l'extracció es manté al llarg del temps, la immigració només endarrerirà el fet (veure Fig. 2c, h, k, l).

L'objectiu fonamental del control de depredadors és aconseguir un increment efectiu de les poblacions d'espècies de presa que es considerin d'interès en relació amb la caça o la



conservació (Reynolds i Tapper 1996, Graham *et al.* 2005, Virgós i Travaini 2005). Les conseqüències ecològiques del control de depredadors dependran dels canvis en la composició i estructura de les comunitats de depredadors i de l'efecte d'aquestes sobre les interaccions intragremials i depredador-presa. No obstant això, ambdós tipus de canvis també semblen estar estretament relacionats entre si (Holt *et al.* 2010). A més, abundants evidències indiquen que els canvis significatius en la composició i estructura de les comunitats de depredadors condueixen a l'augment de la depredació de determinades espècies presa (Brashares *et al.* 2010).

Les nostres dades observacionals sobre gestió de la caça a l'àrea de la Serra de Montsant donen suport a la noció que els processos deterministes es produeixen dins d'una comunitat sotmesa al control no selectiu. Aquests processos tenen lloc a nivell local i podria, per tant, ser extrapolable a diferents tipus de paisatge. Fins on sabem, el control de depredadors no ha estat intensament aplicat o s'ha aplicat de manera uniforme en la zona (Barrull 2011, dades no publicades). En les àrees amb extracció de depredadors moderada i estructura intermèdia, les poblacions de fagina i teixó es van reduir notablement o van desaparèixer, mentre que la població de guineu es va mantenir estable, ja que té la major taxa de creixement. Les poblacions de guineus es van recuperar ràpidament, degut a la seva taxa de reproducció i l'absència de competidors. Paradoxalment, la població de guineu ha augmentat en nombre fins i tot més enllà del valor teòric de la població màxima en l'equilibri en presència de fagina i teixó, el que se suposa que ocorre en les APCs. En conseqüència, l'abandonament del control no selectiu en l'àrea de la Serra de Montsant s'espera que acceleri la recuperació de les poblacions de fagina i teixó i redueixi els efectius poblacionals de guineu a nivells similars als trobats en àrees subjectes al control de la població.

Els nostres resultats posen de relleu la importància de considerar les interaccions ecològiques entre els depredadors en el disseny d'una estratègia de control de depredadors òptima (vegeu també Courchamp *et al.* 1999). També mostren que la complexa xarxa d'interaccions entre els depredadors pot donar lloc a efectes no desitjats, com ara un augment de la població de l'espècie objectiu i l'eliminació de les espècies més sensibles que puguin ser d'interès per a la conservació (Virgós i Travaini 2005, Beja *et al.* 2009). Per tant, caldria considerar el marc en el qual es desenvolupen les estratègies de control (l'abundància i la diversitat dels depredadors), així com les tècniques aplicades, i no només l'eficàcia o selectivitat teòrica dels dispositius de captura (Linhart *et al.* 1986), i també diversos factors específics que influeixen en la selectivitat (perícia del paranyer, hàbitat en què les trampes són ubicades, comportament dels depredadors, etc.).



Per tal de facilitar la gestió dels depredadors en aquests ambients, s'han obtingut els punts d'equilibri del model i s'han implementat en un full de càlcul. La seva avaluació en situacions generals permetrà als gestors de fauna comprendre millor els mecanismes que determinen els canvis en l'estructura i la composició de la comunitat, així com avaluar l'eficàcia de possibles accions de gestió utilitzant simulacions. Els resultats obtinguts a partir d'aquest model s'han d'entendre en termes qualitatius, ja que la simplificació de la realitat, la informació parcial i la incertesa sobre les estimacions dels paràmetres obstaculitza la predicció precisa de l'abundància.

4.3.5. Agraïments

Volem agrair molt especialment a en J. Palet per la seva generosa ajuda durant la feina de camp, per les seves estimulants discussions i per la revisió constructiva del manuscrit, així com també als dos revisors anònims pels seus útils comentaris, que ens han ajudat a clarificar alguns dels punts presentats en la versió final del text.



4.3.6. Apèndix

Emprant el programari Mathematica 8.0, es van obtenir els punts d'equilibri del model per a tres poblacions coexistent, i per a l'extinció d'una o més poblacions.

A, B i C es mantenen estables

$$A = \frac{H_{ABC}(\alpha_{BC}\alpha_{CB} - 1) + H_{BAC}(\alpha_{AB} - \alpha_{AC}\alpha_{CB}) + H_{CAB}(\alpha_{AC} - \alpha_{AB}\alpha_{BC})}{S_{ABC}[\alpha_{AB}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + \alpha_{BC}\alpha_{CB} + \alpha_{AC}(\alpha_{CA} - \alpha_{BA}\alpha_{CB}) - 1]}$$

$$B = \frac{H_{BAC}(\alpha_{AC}\alpha_{CA} - 1) + H_{ABC}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + H_{CBA}(\alpha_{BC} - \alpha_{BA}\alpha_{AC})}{S_{ABC}[\alpha_{AB}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + \alpha_{BC}\alpha_{CB} + \alpha_{AC}(\alpha_{CA} - \alpha_{BA}\alpha_{CB}) - 1]}$$

$$C = \frac{H_{CBA}(\alpha_{AB}\alpha_{BA} - 1) + H_{ACB}(\alpha_{CA} - \alpha_{CB}\alpha_{BA}) + H_{BCA}(\alpha_{CB} - \alpha_{CA}\alpha_{AB})}{S_{ABC}[\alpha_{AB}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + \alpha_{BC}\alpha_{CB} + \alpha_{AC}(\alpha_{CA} - \alpha_{BA}\alpha_{CB}) - 1]}$$

on $H_{\tau\beta\gamma} = K_{\tau}(r_{\beta} + i_{\beta})(r_{\gamma} + i_{\gamma})(r_{\tau} + i_{\tau} - \omega_{\tau})$ i $S_{ABC} = (r_A + i_A)(r_B + i_B)(r_C + i_C)$

A i B es mantenen estables, C desapareix (C=0)

$$A = \frac{K_B(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B - \omega_B) \cdot \alpha_{AB} - K_A(r_B + i_B) \cdot (r_A + i_A - \omega_A)}{(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B) \cdot (\alpha_{AB}\alpha_{BA} - 1)}$$

$$B = \frac{K_A(r_B + i_B) \cdot (r_A + i_A - \omega_A) \cdot \alpha_{BA} - K_B(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B - \omega_B)}{(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B) \cdot (\alpha_{AB}\alpha_{BA} - 1)}$$

A i C es mantenen estables, B desapareix (B=0)

$$A = \frac{K_C(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C - \omega_C) \cdot \alpha_{AC} - K_A(r_C + i_C) \cdot (r_A + i_A - \omega_A)}{(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{AC}\alpha_{CA} - 1)}$$

$$C = \frac{K_A(r_C + i_C) \cdot (r_A + i_A - \omega_A) \cdot \alpha_{CA} - K_C(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C - \omega_C)}{(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{AC}\alpha_{CA} - 1)}$$

B i C es mantenen estables, A desapareix (A=0)

$$B = \frac{K_C(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C - \omega_C) \cdot \alpha_{BC} - K_B(r_C + i_C) \cdot (r_B + i_B - \omega_B)}{(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{BC}\alpha_{CB} - 1)}$$

$$C = \frac{K_B(r_C + i_C) \cdot (r_B + i_B - \omega_B) \cdot \alpha_{CB} - K_C(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C - \omega_C)}{(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{BC}\alpha_{CB} - 1)}$$



A és manté estable, B i C desapareixen (B=0, C=0)

$$A = \frac{K_A \cdot (r_A + i_A - \omega_A)}{(r_A + i_A)}$$

B és manté estable, A i C desapareixen (A=0, C=0)

$$B = \frac{K_B \cdot (r_B + i_B - \omega_B)}{(r_B + i_B)}$$

C és manté estable, A i B desapareixen (A=0, B=0)

$$C = \frac{K_C \cdot (r_C + i_C - \omega_C)}{(r_C + i_C)}$$

A, B i C desapareixen (A=0, B=0, C=0)



4.3.7. Referències

- Barrull J, Mate I. 2007a. *La guineu a Catalunya*. L'Agulla de Cultura Popular, Tarragona.
- Barrull J, Mate I. 2007b. *Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Diputació de Tarragona, Tarragona.
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75: 363-369.
- Bascompte J, Solé RV. 1998. *Modelling spatiotemporal dynamics in ecology*. Springer, New York.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1996. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Cambridge.
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55: 227-238.
- Blanco JC. 1998. *Mamíferos de España. I. Insectívoros, Quirópteros, Primates y Carnívoros de la península Ibérica, Baleares y Canarias*. Planeta, Barcelona.
- Brashares JS, Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW. 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release. A: *Trophic cascades: predators, preys, and the changing dynamics of nature* (Terborgh J, Estes JA, eds.). pp 221-240. Island Press, Washington.
- Bright PW. 1993. Habitat fragmentation-problems and predictions for British mammals. *Mammal Review* 23: 101-111.
- Cardillo M, 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: 909-914.
- Casanovas JG. 2005. *Análisis de las relaciones especies-habitat y efectos de la gestión cinegética sobre las poblaciones de carnívoros medianos en España central*. Tesi doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Caut S, Casanovas JG, Virgós E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Austral Ecology* 32: 858-868.
- Cavallini P. 1994. Faeces count as an index of fox abundance. *Acta Theriologica* 39: 417-424.
- Cole LC. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G. 1999. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68: 282-292.
- Creel S, Spong G, Creel N. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 35-60. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crooks KR, Soulé ME. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563-566.
- Crooks KR, Riley SP, Gehrt SD, Gosselink TE, van Deelen TR. 2010. Community ecology of urban carnivores. A: *Urban carnivores. Ecology, conflict, and conservation* (Gehrt SD, Riley PD, Cypher BL, eds.). pp. 185-196. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Donadio E, Buskirk S. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *American Naturalist* 167: 524-536.
- Duarte J, Vargas JM. 2001. ¿Son selectivos los controles de depredadores en los cotos de caza? *Galemys* 13 (ne): 1-9.
- Elmhagen B, Rushton SP. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-down? *Ecology Letters* 10: 197-206.
- Fenton A, Brockhurst MA. 2007. The role of specialist parasites in structuring host



- communities. *Ecological Research* 23: 795-804.
- Forman RTT. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10: 133-142.
- Frank LG, Woodroffe R. 2001. Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 419-442. Cambridge University Press, Cambridge.
- Graham K, Beckerman AP, Thirgood S. 2005. Human-predator-prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation* 122: 159-171.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Harris S, Saunders G. 1993. The control of canid populations. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 441-464.
- Hein EW, Andelt WF. 1994. Evaluation of coyote attractants and an oral delivery device for chemical agents. *Wildlife Society Bulletin* 22: 651-655.
- Hernández I, Rodríguez JD. 1995. Toixò Meles meles L., 1758. A: *Els grans Mamífers de Catalunya i Andorra* (Ruiz-Olmo J, Aguilar A, eds.). pp. 104- 108. Lynx Edicions, Barcelona.
- Herranz J. 2000. *Efectos de la depredación y del control de predadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Holt RD, Holdo RM, Frank van Veen FJ. 2010. Theoretical perspectives on trophic cascades: current trends and future directions. A: *Trophic cascades: predators, preys, and the changing dynamics of nature* (Terborgh J, Estes JA, eds.). pp. 301-318. Island Press, Washington.
- Johnson WE, Eizirik E, Lento GM. 2001. The control, exploitation, and conservation of carnivores. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 196-219. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kareiva P, Wennergren U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373: 299-302.
- Keith LB. 1983. Role of food in hare population cycles. *Oikos* 40: 385-395.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman, Menlo Park.
- Libois R, Waechter A. 1991. *Le fouine (Martes foina Erxleben, 1777)*. *Encyclopédie des carnivores de France, vol. 10*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris.
- Linhart SB, Dasch GJ, Male CB, Engeman RM. 1986. Efficiency of unpadding and padded steel foothold traps for capturing coyotes. *Wildlife Society Bulletin* 14: 212-218.
- Long RA, Zielinski WJ. 2008. Designing effective noninvasive Carnivore surveys. A: *Noninvasive survey methods for carnivores* (Long RA, MacKay P, Zielinski WJ, Ray JC, eds.). pp. 8-44. Island Press, Washington.
- Lucherini M, Reppucci JI, Walter RS, Villalba ML, Wurstten A, Gallardo G, Iriarte A, Villalobos R, Perovic P. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90: 1404-1409.
- MacArthur RH, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Mate I, Barrull J. 2010. Primera cita de visón americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) en el río Montsant (Tarragona). *Galemys* 22: 63-65.
- Molero J. 1976. *Estudio florístico y fitogeográfico de la Sierra de Montsant y su área de influencia*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Morrison ML, Block WN, Strickland MD, Collier BA, Peterson MJ. 2008. *Wildlife study design*. Springer, New York.
- Newsome AE, Parer I, Catling PC. 1989. Prolonged prey suppression by carnivores-predator removal experiments. *Oecologia* 78: 458-467.
- Palomares F, Caro TM. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492-508.
- Palomares F, Gaona P, Ferreras P, Delibes M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with

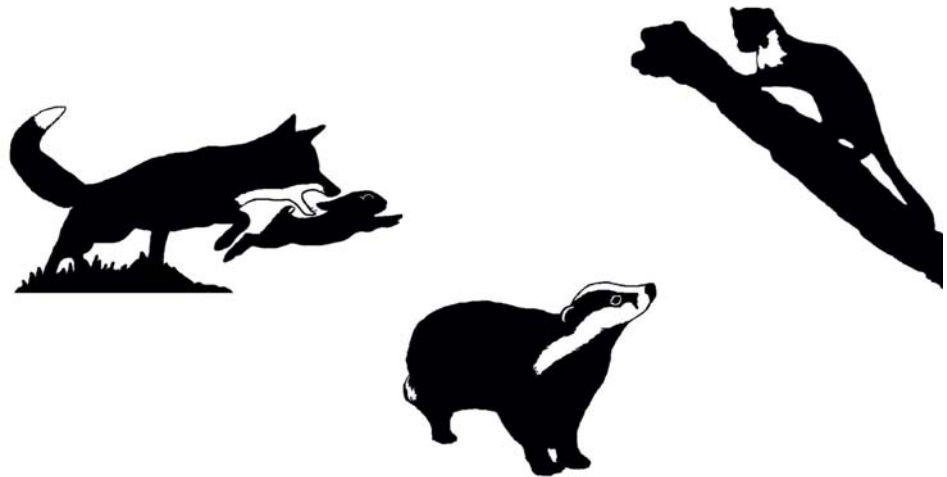


- lynx, mongooses and rabbits. *Conservation Biology* 9: 295-305.
- Pascual R. 2002. *Montserrat, patrimoni natural i paisatge*. Migdia Serveis Culturals, Albarca.
- Pascual R. 2007. *Flora de la Serra de Montsant. Vol 1*. Rafael Dalmau, Barcelona.
- Primack RB. 2008. *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Reynolds JC, Tapper SC. 1995. Predation by foxes *Vulpes vulpes* on brown hares *Lepus europaeus* in central southern England, and its potential on population growth. *Wildlife Biology* 1: 145-158.
- Reynolds JC, Tapper SC. 1996. Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review* 26: 127-156.
- Reynolds JC, Goddard HN, Brockless MH. 1993. The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in Southern England. *Gibier Faune Sauvage* 10: 319-334.
- Ritchie EG, Johnson CN. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982-998.
- Ruiz-Olmo J. 1995. Fagina o gorjablanc *Martes foina* Erxleben 1777. A: *Els grans Mamífers de Catalunya i Andorra* (Ruiz-Olmo J, Aguilar A, eds.). pp. 92-95. Lynx Edicions, Barcelona.
- Shorrocks B, Begon M. 1975. A model of competition. *Oecologia* 20: 363-367.
- Sillero-Zubiri C, Switzer D. 2004. Management of wild canids in human-dominated landscapes. A: *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and Conservation Action Plan* (Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, eds.). pp. 257-266. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland i Cambridge.
- Tapper SC, Potts GR, Brockless MH. 1996. The effects of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *Journal of Applied Ecology* 33: 965-978.
- Tilman D, Kareiva P. 1997. *Spatial ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- 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: 3475-3486.
- Webbon CC, Baker PJ, Harris S. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology* 41: 768-779.
- Yoneda M, Maekawa K. 1982. Effects of hunting on age structure and survival rates of red fox in eastern Hokkaido. *Journal of Wildlife Management* 46: 781-786.



“Res té sentit en biologia si no és sota el prisma de l’evolució”.

Theodosius Dobzhansky



CAPÍTOL 4.4

Resposta diferencial d’una comunitat de carnívors al control de depredadors: un estudi observacional espai-temporal

CAPÍTOL 4.4

Resposta diferencial d'una comunitat de carnívors al control de depredadors: un estudi observacional espai-temporal

J. Barrull¹, I. Mate¹, M. Salicrú², J. Palet², J. G. Casanovas³, J. Gosàlbez¹ & J. Ruiz-Olmo⁴

¹ Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

² Departament d'Estadística, Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

³ Department d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat Complutense de Madrid, C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid.

⁴ Direcció General de Medi Natural i Biodiversitat, Departament d'Agricultura, Caça, Pesca, Alimentació i Medi Natural, Generalitat de Catalunya, C/ Doctor Roux 80, 08017 Barcelona.

Barrull J, Mate I, Salicrú M, Palet J, Casanovas JG, Gosàlbez J, Ruiz-Olmo J. 2014. Differential response of a carnivore community to predator control: a spatio-temporal observational study.

Italian Journal of Zoology, 81 (2): 271-279. Doi: 10.1080/11250003.2014.893378



Resum

El control de depredadors és una eina emprada en àrees privades de caça i espais protegits per a minimitzar la pressió depredadora sobre les espècies més sensibles. Tot i la generalització del seu ús, són pocs els estudis previs sobre carnívors de mida mitjana, en els que se n'hagi avaluat la conveniència. Per omplir aquest buit, hem estudiat l'efecte del control en la composició d'una comunitat de carnívors formada per teixó, fagina i guineu en l'àrea de la Serra de Montsant (NE Península Ibèrica), i hem descrit la posterior dinàmica de recuperació per hàbitats (bosc, matollar i conreu) en el temps (tres anys), un cop el control s'ha aturat. Els resultats obtinguts han posat de manifest que el control no selectiu de depredadors s'ha mostrat inadequat per conciliar la conservació dels ecosistemes amb l'activitat de caça. En concret, ha augmentat la freqüència d'ocurrència de la guineu, que és el principal consumidor d'espècies de caça menor, i ha disminuït la freqüència d'ocurrència d'espècies protegides com ara fagina i teixó. Prenent com a referent les zones on no s'ha aplicat cap control, la recuperació o regressió en el temps s'ha relacionat amb l'evolució de la freqüència d'ocurrència en les zones amb control previ. Els resultats obtinguts han mostrat la recuperació de teixó (135% en tres anys) i fagina (285% en tres anys), i la regressió de guineu (-10% en tres anys) quan el control s'ha aturat. Per hàbitats, el teixó recupera en primera instància les parcel·les en les que predomina el conreu, segueixen les parcel·les amb predomini de matollar i, més lentament, les parcel·les boscoses. La fagina recupera primer les parcel·les amb predomini de bosc, i després les de matollar i conreu. Per contra, la guineu manté les parcel·les amb predomini de matollar i retrocedeix lleugerament en el bosc i en els conreus. Les preferències observades s'han relacionat amb la capacitat de satisfer les necessitats bàsiques d'alimentació, protecció i equilibri amb els competidors.

Paraules clau: Control de depredadors, dinàmica de recuperació, *Martes foina*, *Meles meles*, *Vulpes vulpes*.



4.4.1. Introducció

La reducció de la població d'algunes espècies de l'ordre Carnivora (Woodroffe 2001) i l'efecte sobre les espècies de granja, cinegètiques o amenaçades (Sillero-Zubiri i Switzer 2004) ha orientat històricament la gestió a minimitzar la pressió depredadora sobre les espècies sensibles en la major part de les àrees privades de caça i espais protegits (Whitfield *et al.* 2003). Per aconseguir aquest objectiu, s'utilitzen tècniques de control de depredadors (Reynolds i Tapper 1996), que, en general, impliquen una reducció en les poblacions d'aquests (Sillero-Zubiri i Switzer 2004) per tal d'augmentar l'abundància de les poblacions cinegètiques i el seu èxit reproductor (Graham *et al.* 2005, Beja *et al.* 2009). Encara que aquests objectius no sempre s'aconsegueixen (Heydon i Reynolds 2000a, 2000b, Virgós i Travaini 2005), els gestors de caça veuen el control de depredadors com una eina essencial en el manteniment o la millora de les poblacions de les espècies cinegètiques i en l'augment dels ingressos econòmics de les activitats relacionades (Reynolds i Tapper 1996, Delibes-Mateos *et al.* 2013). En general, l'efecte del control de depredadors varia en funció de la selectivitat, la intensitat, l'abast i la durada de l'extracció, i la biologia de les espècies implicades (Reynolds *et al.* 1993, Harding *et al.* 2001, Baker i Harris 2006, Duarte *et al.* 2012). Quan la pressió del control es manté en el temps, les interaccions multidireccionals que es produeixen poden ser explicades pels mecanismes de l'efecte d'alliberament del competidor (EAC) (Caut *et al.* 2007, Casanovas *et al.* 2012). Quan la pressió no es manté en el temps o abasta àrees reduïdes, els resultats solen ser molt limitats (Reynolds *et al.* 1993, Harding *et al.* 2001, McDonald i Harris 2002).

La recuperació dels carnívors, quan s'atura el control o desapareix la causa natural que ha provocat un descens poblacional, depèn de molts factors i varia enormement d'una espècie a una altra (Frank i Woodroffe 2001). Llops (Fritts i Mech 1981), lleons (Smuts 1978) i coiots (Beasom 1974) recolonitzen ràpidament les àrees buides, degut a la seva flexibilitat reproductiva i capacitat de dispersió (Frank i Woodroffe 2001). Per contra, amb una capacitat reproductora similar a nivell grupal, les hienes presenten una recuperació més lenta degut al marcat caràcter filopàtric de les femelles (Holekamp *et al.* 1993). Més encara, en els gossos salvatges africans, s'han observat majors taxes de recuperació en parcel·les pròximes a zones protegides amb alta densitat de població (Fanshawe *et al.* 1997, Mills i Hofer 1998). Malgrat aquestes clares diferències, el grau de recuperació no depèn només de la biologia de l'espècie. A més de les taxes intrínseques de creixement i de la immigració, la composició i la fisonomia dels diferents components del paisatge expliquen la resposta diferencial dels carnívors en l'ocupació de les parcel·les lliures (Bender *et al.* 2003, Mortelliti i Boitani 2008) i en el temps de recuperació (Fleishman *et al.* 2002). Molts paisatges són complexos mosaics composts per



hàbitats de característiques diferents. Alguns d'aquests compleixen els requeriments ecològics per assegurar l'eficàcia biològica de l'espècie, mentre d'altres més inhòspits tarden més en ser ocupats (Hanski 2009).

Són pocs els estudis previs sobre els carnívors de mida mitjana en què s'ha investigat el paper del control de depredadors en la composició i estructura de la comunitat (Beja *et al.* 2009), i, encara menys, en què s'ha descrit la posterior dinàmica de recuperació per hàbitats, un cop el control s'ha aturat. Per omplir aquest buit, es va estudiar l'efecte de control de depredadors no selectiu i la tendència poblacional en la recuperació per hàbitats en una comunitat de carnívors (teixó *Meles meles* Linnaeus, 1758, fagina *Martes foina* Erxleben, 1777 i guineu *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758,) en l'àrea de la Serra de Montsant (NE Península Ibèrica). Aquestes tres espècies viuen en simpatria en gran part de la seva distribució a la Península Ibèrica, on han estat ben estudiades (Gortázar 2007, Reig 2007, Revilla *et al.* 2007). Bàsicament són omnívores, nocturnes i crepusculars, i mostren una gran superposició en l'ús dels recursos (hàbitat i aliment) (Larivière i Jennings 2009, Sillero-Zubiri 2009). La taxa de creixement intrínseca de la guineu ($r = 1,1$) és més gran que la de teixó ($r = 0,46$) i la de la fagina ($r = 0,62$) (Casanovas *et al.* 2012). La capacitat de dispersió i de colonització de la guineu és superior a la del teixó i de la fagina (Blanco 1986, Libois i Waechter 1991, Ferrari 1997).

Per determinar l'efecte del control de depredadors, s'ha contrastat la freqüència d'ocurrència observada de les tres espècies, en àrees amb i sense mesures de control aplicades. Prenent com a referent l'àrea on no hi va haver control, la seqüència de recuperació o de regressió s'ha avaluat en el temps a l'àrea on hi va haver control previ. L'anàlisi detallat de la seqüència de recuperació en cada un dels hàbitats ens ha permès observar el comportament diferencial en els diferents components del mosaic del paisatge. Mitjançant indicadors naturals (excrements identificats en camins), és possible inferir l'increment o el descens en el nombre d'efectius de la població (Kruuk *et al.* 1980, Conner i Labisky 1985), i la major o menor ocupació o ús de l'espai (Heinemeyer *et al.* 2008). Amb aquesta informació obtinguda per mètodes no invasius és raonable esperar que després d'un període de control de depredadors no selectiu, el teixó i la fagina (amb menor taxa intrínseca de creixement i menor capacitat de dispersió) presentin una tendència poblacional compatible amb la disminució dels efectius poblacionals. Per contra, és d'esperar que la guineu (amb major taxa intrínseca de creixement i major capacitat de dispersió) presenti una tendència poblacional compatible amb l'increment dels efectius poblacionals. Amb pocs referents pel que fa a la recuperació dels hàbitats, és raonable esperar que la recuperació en els diferents components del mosaic del paisatge estigui relacionada amb les preferències d'hàbitat de cadascuna de les espècies.



4.4.2. Material i mètodes

4.4.2.1. Descripció de l'àrea d'estudi

L'àrea d'estudi va ser la Serra de Montsant, una cadena muntanyosa de Catalunya (NE d'Espanya, 41°12'-41°22'N, 0°41'-0°56'E), amb una superfície aproximada de 29.000 hectàrees. El relleu accidentat d'aquesta serralada es compon principalment de conglomerat de l'Oligocè. L'altitud oscil·la entre els 214 i els 1.163 m sobre el nivell del mar. La hidrografia se centra gairebé exclusivament en els rius Siurana i Montsant, amb un règim torrencial i una marcada estació seca. Predomina el clima mediterrani, amb una temperatura mitjana anual de 11°-14° C i una precipitació mitjana anual de 450-600 l/m². La vegetació és típicament mediterrània, però amb influències sub-mediterrània i eurosiberiana en alguns trams. La vegetació nativa es va modificar fa molt de temps i avui dia la zona és molt heterogènia, caracteritzada per un patró de mosaic de clapes de bosc de pi blanc (*Pinus halepensis* Mille), intercalats amb matollar mediterrani d'arbustos alts i roques, dominades pel coscoll (*Quercus coccifera* L.), els brucs (*Erica arborea* L.), la mata (*Pistacia lentiscus* L.) i la *Genista* sp., i amb conreus permanents rics en avellaners, ametllers, oliveres i arbres fruiters, però especialment en vinyes. A nivell global, la dimensió dels diferents hàbitats és disponible amb un alt grau de fiabilitat (IDESCAT, Generalitat de Catalunya, <http://www.idescat.cat>). L'àrea inclou rius i embassaments, vegetació de ribera i una extensa xarxa de camins i senders, camps de conreus abandonats i zones residencials (Taula I). La descomposició de les dimensions dels hàbitats en parcel·les individuals no és possible, atès a que el paisatge de la Serra de Montsant és molt fragmentat, les formes dels espais són extremadament irregulars i els diferents hàbitats s'entrellacen. En la zona també hi ha una important comunitat faunística, amb una gran diversitat d'espècies d'alt interès (Barrull i Mate 2007). Abans de la temporada de caça 2005-2006, dos tipus de gestió cinegètica es van identificar a l'àrea d'estudi: Àrees privades de caça sense control de depredadors (APCs) (18.018 ha), i àrees privades de caça amb control de depredadors (APCc) (10.822 ha), d'acord amb les estadístiques oficials (IDESCAT, Generalitat de Catalunya). Les dimensions de l'hàbitat van ser similars al llarg d'ambdues àrees i no es van observar diferències marcades quant al percentatge en l'ús del sòl (Taula I). En les APCs l'estratègia de gestió va consistir principalment en l'alliberament d'animals de caça menor criats en granja, perdius *Alectoris rufa* (Linnaeus, 1758) i conills *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758. El control de depredadors va ser inexistent o anecdòtic. En les APCc, entre les pràctiques comuns també s'inclou l'alliberament dels animals de caça criats en granja, però la gestió es va centrar especialment en el control de depredadors. No obstant això, la informació de què es



disposa és fragmentària i heterogènia, i no informatitzada. Alguns dels documents i registres de captura, que es refereixen als anys 1991 i 1999, van ser dipositats en els Serveis Territorials de la Generalitat de Catalunya, però la informació oficial anterior a aquest període no està disponible (Barrull *et al.* 2011). D'acord amb la informació proporcionada pels propietaris dels vedats de caça i els seus caçadors associats, els depredadors havien estat tradicionalment sacrificats durant dècades, i els mètodes de control es basaven principalment en llaços (aproximadament el 85%) i caixes trampa (aproximadament el 15%), així com un cert percentatge de paranys utilitzats per caçadors furtius, no controlats. Les espècies mortes incloïen teixons, fagines, guineus, genetes *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758), gats assilvestrats *Felis silvestris catus* Schreber, 1775, gossos *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758, garses *Pica pica* (Linnaeus, 1758), i algunes aus rapinyaires. A partir de la temporada 2005-2006 no es va autoritzar cap tipus de control de depredadors en la zona.

Taula I. Diferències en la mida i composició d'ús del territori entre les àrees privades de caça amb control no selectiu (APCc) i les àrees privades de caça sense control (APCs) a la Serra de Montsant, nord-est de la Península Ibèrica, en el període 2005-2006.

	APCc	APCs
Àrea total (ha)	10.822	18.018
Població (ind/ha)	0,10	0,11
Ús del territori (%)		
Rodals forestals	38,07	36,77
Mosaic d'arbustos alts, barreja d'arbres i roques	33,35	35,23
Terres conreades	22,01	21,86
Vegetació ripària	4,28	3,26
Aigua (rius i embasaments)	0,28	0,53
Altres	2,01	2,35

Font: estadístiques publicades per l'Institut Català d'Estadística (IDESCAT, Generalitat de Catalunya)

4.4.2.2. Estudi de camp: disseny experimental

Per comparar la freqüència d'ocurrència de les tres espècies, es van recollir excrements al camp i en latrines, al llarg de camins d'1 km de longitud i una amplada regular d'aproximadament 4 m. La totalitat de cada camí era inclosa dins d'un polígon dels definits al Mapa d'Hàbitats de l'Institut Cartogràfic de Catalunya, de l'any 2006 (fulls 417, 444 i 445). Per eludir o minimitzar potencials problemes de dependència espacial i temporal de les dades (Hurlbert 1984), la distància mínima entre camins va ser d'1 km, i es va seguir un ordre aleatori per examinar els camins, el mateix per estacions i any (Fig. 1).



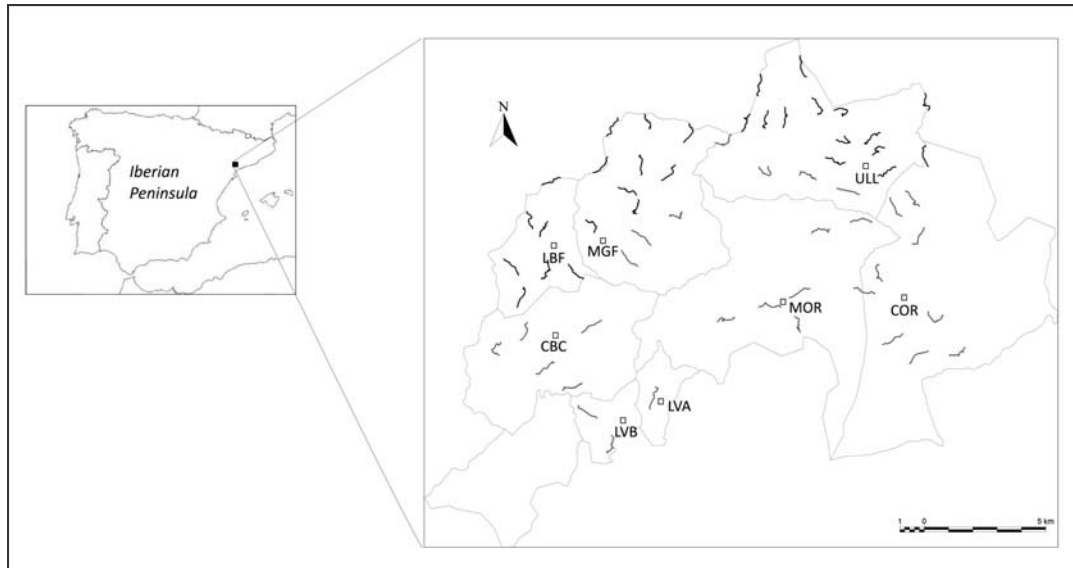


Figura 1. Ubicació de la Serra de Montsant i els seus municipis, al nord-est de la Península Ibèrica. Les línies grises indiquen els camins dels vedats privats de caça sense control on es van trobar els excrements. Les línies negres indiquen els camins dels vedats privats de caça amb control on es van trobar els excrements. Els quadrats blancs indiquen els pobles: MOR (La Morera de Montsant), LVA (La Vilella Alta), LVB (La Vilella Baixa), CBC (Cabacés), LBF (La Bisbal de Falset), MGF (Margalef), ULL (Ulldemolins) i COR (Cornudella de Montsant).

Per contrastar la freqüència d'ocurrència, es van avaluar 72 condicions experimentals: 3 anys (setembre 2008-agost 2009, setembre 2009-agost 2010 i setembre 2010-agost 2011), 4 estacions (tardor, hivern, primavera i estiu), 3 hàbitats (bosc, matollar i conreu) i 2 models de gestió (APCs i APCc). Per garantir la igualtat de representació de les condicions experimentals i el poder màxim en l'anàlisi, un nombre determinat de repeticions va ser assignat per a cada condició experimental (Norman i Streiner 2008). Per a cadascuna d'aquestes condicions, es van establir 10 rutes (720 rutes en total). Cada camí es va classificar dins l'hàbitat més predominant del polígon al que pertany i la seva assignació al model de gestió es va fer seguint la informació proporcionada pels Serveis Territorials del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya. Pel que fa a les estacions, es va considerar que la tardor comprèn els mesos de setembre, octubre i novembre; l'hivern els mesos de desembre, gener i febrer; la primavera els mesos de març, abril i maig; i l'estiu els mesos de juny, juliol i agost.

La freqüència d'ocurrència s'ha mostrat com un bon indicador per contrastar les tendències poblacionals. La utilització d'isòtops radioactius ha permès demostrar que en condicions comparables (les mateixes espècies, en els mateixos hàbitats i en els mateixos períodes de temps), els rastres fecals permeten inferir l'increment o el descens en el nombre d'efectius de la població, i la major o menor ocupació o ús de l'espai (Kruuk *et al.* 1980, Conner



i Labisky 1985, Heinemeyer *et al.* 2008). La recol·lecció d'excrements al llarg de camins és un mètode adequat per a la detecció de la presència de teixó (Virgós 2001b), fagina (Virgós 2001a) i guineu (Webbon *et al.* 2004). Per minimitzar els problemes associats amb l'ús de la deposició d'excrements com a mitjà d'ocupació espacial, els excrements van ser eliminats de totes les vies (dues setmanes abans de la recol·lecció de dades). Per tal d'assegurar la repetibilitat de les mesures, els camins es van monitoritzar a la mateixa velocitat de pas pels mateixos dos investigadors.

Els excrements de les diferents espècies van ser identificats per la grandària, forma i localització (Bang i Dahlstrøm 2007, Jędrzejewski i Sidorovich 2010). Els excrements cilíndrics i agrupats (10-15 cm de llarg i 2-3 cm d'amplada), de vegades fragmentats o en massa solta amorfa, dipositats en fosses oblongues (latrines) van ser assignats al teixó; un excrement sol (alguna vegada agrupat) amb aparença tubular uniforme (8-10 cm de llarg i 1-1,2 cm d'ample), generalment amb forma corbada i afilada en un extrem, es va assignar a la fagina; un excrement sempre sol, amb la forma d'un cilindre (8-10 cm de llarg i 1,5-2 cm d'ample), amb una punta afilada i dividit en 2-3 fragments, va ser assignat a la guineu. Aquesta caracterització permet discriminar les femtes per espècie i no confondre-les amb les d'altres carnívors presents a l'àrea d'estudi. De forma excepcional, es van desestimar els excrements de dubtosa identificació.

4.4.2.3. Anàlisi estadística

Per avaluar quantitativament la presència, s'han subdividit les rutes en cinc seccions de 200 m i s'ha determinat el nombre de seccions en les que s'ha observat la presència de l'espècie (Lozano *et al.* 2007). Per a cada espècie, la freqüència d'ocurrència així definida en cada ruta, pren valors entre 0 (absència de rastres en totes les seccions) i 5 (presència de rastres en totes les seccions). Per minimitzar problemes associats a les diferents taxes intraespecífiques de deposició d'excrements, un registre es va considerar positiu quan es va observar la presència d'almenys una mostra de l'espècie estudiada.

Per contrastar l'efecte de les condicions de gestió (control i no control), temps (seqüència de recuperació o regressió), hàbitat (components del mosaic del paisatge) i estació en la freqüència d'ocurrència, s'han considerat models lineals generals amb tres o quatre factors amb interaccions fins ordre tres. L'impacte del control de depredadors en cada una de les espècies s'ha determinat en base al contrast de les condicions de gestió amb les dades corresponents al primer any d'estudi (disseny de tres factors: el temps s'ha fixat en el primer any). La recuperació o regressió de les espècies en el temps s'ha determinat en base al



contrast de l'efecte temps en cada una de les condicions de gestió (disseny de tres factors: un amb les observacions corresponents a les APCs i l'altre amb les observacions corresponents a les APCc). Per a cada espècie i hàbitat, la seqüència de recuperació s'ha obtingut comparant l'evolució en els temps de la freqüència d'ocurrència en les dues condicions de gestió (disseny de tres factors: un per cada hàbitat). El contrast de freqüències d'ocurrència per estacions s'ha realitzat amb el disseny complet de quatre factors. La transformació proposada per Anscombe (1948) va ser considerada per aconseguir homoscedasticitat de variàncies:

$$TA = \arcsin \sqrt{\frac{FO + 3/8}{n + 3/4}}$$

on TA és la freqüència d'ocurrència transformada, FO és la freqüència d'ocurrència observada, i n és el nombre total d'observacions per cada ruta (en el nostre cas, $n=5$). Per altre part, la naturalesa balancejada dels dissenys proposats (mateix nombre de rèpliques per condició experimental en tots els casos) ens ha permès relaxar la condició de normalitat en els residus, quan s'ha escaigut, requerint únicament la condició d'unimodalitat (Peña 1994). Per evitar l'efecte distorsionador que podria comportar la diferent detectabilitat dels excrements en els hàbitats, i la diferent taxa de defecació interespecífica o intraespecífica en el temps, en tots els casos, s'han contrastat les freqüències d'ocurrència de la mateixa espècie, en els mateixos hàbitats i en el mateix període temporal. S'ha considerat un nivell de significació de $\alpha = 0.05$ pel contrastar la significació dels factors i les interaccions, i una confiança del 95% en els intervals de confiança obtinguts pel mètode LSD.

4.4.3. Resultats

En el punt de partida (primer any de l'estudi), el contrast de mitjanes en la freqüència d'ocurrència entre les zones amb i sense control de depredadors ha mostrat que pel teixó ($F=42,02$; $p=0,0000$) i la fagina ($F=137,52$; $p=0,0000$) la freqüència d'ocurrència és superior a la zona sense control. Per contra, la guineu ($F=5,14$; $p=0,0244$) presenta una major freqüència d'ocurrència a la zona amb control de depredadors.

L'anàlisi separat per zones (amb i sense control de depredadors), ha posat de manifest que durant els tres anys d'estudi, no hi va haver diferències significatives en la freqüència d'ocurrència de teixó ($F=0,83$; $p=0,4373$) i de guineu ($F=0,12$; $p=0,8849$) en les APCs. Per contra, es van observar diferències significatives en la freqüència d'ocurrència de teixó ($F= 18,76$; $p=0,0000$) i guineu ($F=6,29$; $p=0,0021$) en els APCc. L'increment percentual en la freqüència d'aparició (tercer any respecte primer any) s'ha avaluat en el 135% per al teixó i el descens percentual en la guineu s'ha avaluat en el 10%. D'altra banda, es van observar diferències



significatives en la freqüència d'aparició de fagina en les APCs ($F=21,32$; $p=0,0000$) i en les APCc ($F=106,47$; $p=0,0000$), amb un augment percentual de 45% i 330% respectivament.

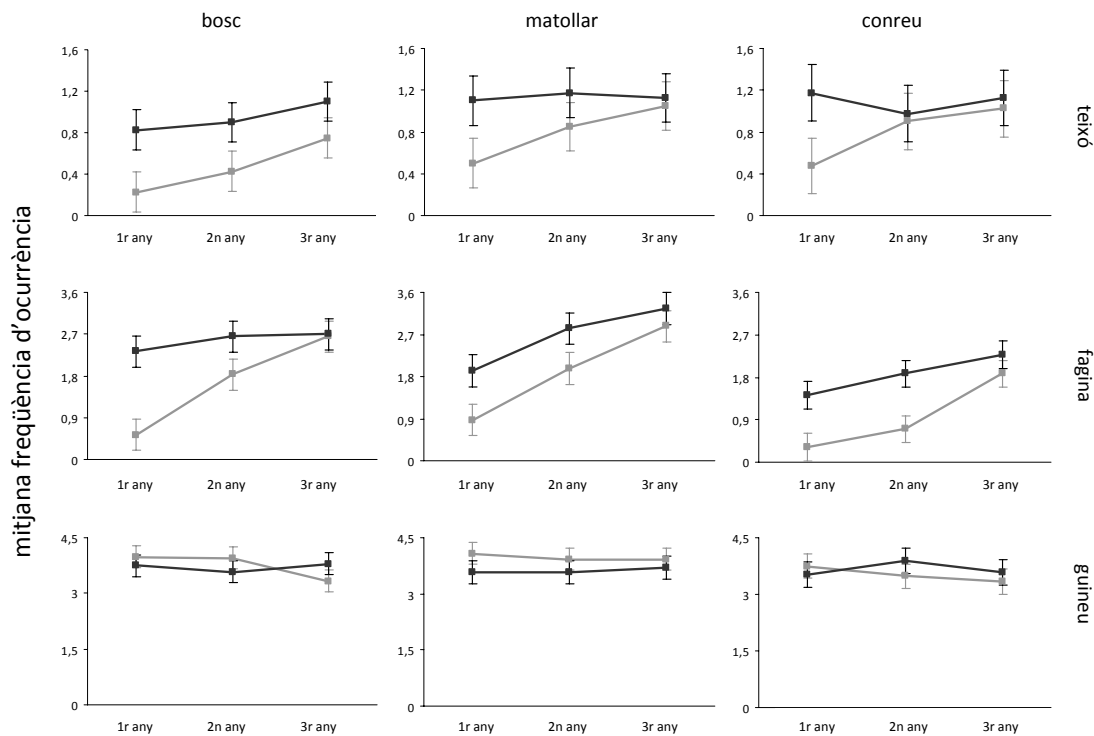


Figura 2. Evolució en el temps de la freqüència mitjana d'aparició en diferents hàbitats, per a dues condicions de gestió. Línia gris = Àrees privades de caça amb el control de depredadors. Línia negra = Àrees privades de caça sense control de depredadors. Les barres representen els intervals de confiança (95%) obtinguts pel mètode de LSD. 1r any = setembre 2008 fins a l'agost 2009, segon any = setembre 2009 a agost 2010, 3r any = setembre 2010 fins a l'agost 2011.

L'horitzó/referent que proporciona la zona APCs (condició sense control) i l'evolució en el temps de les freqüències d'ocurrència obtingudes a la zona APCc en els diferents hàbitats (Fig. 2) ha posat de manifest que, en primera instància, el teixó recupera la freqüència d'ocurrència de les parcel·les en les que predomina el conreu (92% el segon any), després recupera les parcel·les en les que predomina el matollar (72% el segon any i 93% el tercer any) i, amb més lentitud, recupera les parcel·les boscoses (27% el primer any, 47% el segon any i 68% el tercer any). Per a la fagina, la recuperació es produeix en primera instància a les parcel·les amb predomini de bosc (98% el tercer any), i després a les parcel·les amb predomini de matollar (69% el segon any i 88% el tercer any) i de conreu (37% el segon any i 82% el tercer any). Per contra, la guineu manté les parcel·les amb predomini de matollar (106% el tercer any) i retrocedeix lleugerament a les parcel·les amb predomini de bosc (110% el segon any i 88% el tercer any) i de conreu (90% el segon any i 93% el tercer any).



L'estació de l'any afecta significativament a la freqüència d'ocurrència de fagina ($F=12,52$; $p=0,0000$) i guineu ($F=4,57$; $p=0,0035$). Per al teixó les diferències observades no han resultat significatives ($F=1,75$; $p=0,1555$). De forma descriptiva el gradient estacional de la freqüència d'ocurrència disminueix en el següent ordre: estiu>primavera>hivern≈tardor per al teixó; estiu>primavera≈hivern>tardor per a la fagina; hivern>estiu≈tardor>primavera per a la guineu.

4.4.4. Discussió

El contrast de freqüències d'ocurrència a la Serra de Montsant, en el primer any d'estudi, ha posat de manifest que el control no selectiu de depredadors ha provocat un augment en la freqüència d'ocurrència de l'espècie més oportunista, la guineu, i una reducció de la fagina i del teixó. Les diferències observades en la freqüència d'ocurrència en les APCs i APCc són compatibles amb la resposta a l'extracció de les espècies en presència de competidors (Casanovas *et al.* 2012). Els resultats de l'estudi de simulació amb el model d'*efecte d'alliberament de competidors* van mostrar que els factors que més afecten la dinàmica de la població són la intensitat d'extracció i l'estructura d'extracció utilitzada, la taxa de creixement intrínsec i la immigració. D'acord amb aquest model, l'espècie amb major taxa de creixement i major capacitat de dispersió (en aquest cas, la guineu) manté o augmenta la seva abundància (ocupació de l'espai buit deixat pels competidors), mentre que les altres espècies amb menor taxa de creixement (en aquest cas, el teixó i la fagina) disminueixen els seus efectius poblacionals. L'augment moderat de la guineu en relació a la pèrdua de les altres espècies s'explica perquè aquesta és una espècie cinegètica a la que s'aplica un control selectiu (mort per trets) en els períodes hàbils de caça.

El referent/horitzó que proporciona la zona APCs, i la variació percentual en les freqüències d'ocurrència obtingudes a la zona APCc per a les diferents espècies en el temps, ha mostrat la recuperació del teixó i la fagina, i la regressió de la guineu. La recuperació de teixó i fagina s'explica en part per l'abandó de la pràctica de control, la major disponibilitat d'espai lliure i la menor competència intraespecífica en les APCc (Broekhuizen i Muskens 1984, Macdonald i Newman 2005). La regressió en el temps de la guineu és compatible amb la jerarquia competitiva dels mesocarnívors estudiats. S'ha observat que, quan les interaccions interespecífiques es tornen agressives, el teixó desplaça la guineu per la competència per interferència (Neal i Cheeseman 1996, Macdonald *et al.* 2004). Seguint amb el mateix argument, hi ha evidència de casos asimètrics d'interaccions agressives i de depredació intragremial en què, sota certes condicions, la guineu desplaça o depreda a la fagina



(Palomares i Caro 1999, Padial *et al.* 2002). Això, al seu torn, pot limitar la recuperació de les poblacions de fagina, com ja s'ha demostrat per a altres petits mustèlids (Mulder 1990, Lindström *et al.* 1995). A la Serra de Montsant, aquest fre a la recuperació de la fagina no s'aprecia, atès a que l'increment en la freqüència d'ocurrència de guineu en les APCc ha estat molt moderada.

Pel que fa a la recuperació de l'equilibri ambiental de referència de les APCs en els hàbitats, el teixó recupera en primera instància les parcel·les en les que predomina el conreu, segueixen les parcel·les amb predomini de matollar i, més lentament, les parcel·les boscoses. La preferència del teixó pel conreu es justifica perquè en aquest hàbitat troba la major part dels recursos alimentaris que necessita (Virgós *et al.* 2005). El matollar proporciona protecció, refugi i part de l'aliment (Molina-Vacas *et al.* 2009). La menor preferència en l'ús del bosc es pot explicar per l'escassetat de recursos tròfics que hi aconsegueix (Revilla *et al.* 2001). La fagina recupera en primera instància les parcel·les en les que predomina el bosc, i segueixen les parcel·les amb predomini de matollar i de conreu. La recuperació més ràpida del bosc es pot explicar per l'avantatge competitiu que li ofereix aquest entorn. La capacitat grimpadora que el diferencia dels altres mesocarnívors li permet l'accés a recursos tròfics i a refugis no accessibles a les altres dues espècies (Larivière i Jennings 2009). La notable recuperació de la fagina en tot tipus de parcel·les es pot relacionar amb la pràctica consecució de l'equilibri ambiental de referència de les APCc el tercer any. La guineu es manté lleugerament per damunt de l'equilibri ambiental de referència de les APCs a les parcel·les en les que predomina el matollar, i redueix lleugerament la freqüència d'ocurrència a les parcel·les amb predomini de conreu i de bosc. A la Serra de Montsant, la preferència en l'ús de matollar de les tres espècies és concordant amb d'altres estudis, en els que el matollar o mosaic de matollar (alts matolls, barreja d'arbres i roques abundants) es relaciona amb la garantia de refugi i menjar per als mesocarnívors (Mangas *et al.* 2008). El desplaçament parcial de la guineu a conreu i bosc és compatible amb la recuperació del teixó (competidor superior) i, en menor mesura, de la fagina (competidor inferior) en aquests hàbitats (Barrull *et al.* 2013).

L'efecte de l'estació de l'any varia amb la biologia de l'espècie. Les variacions s'expliquen principalment per la incorporació de la següent generació d'individus joves, la dispersió dels membres de la família, l'efecte de l'alimentació estacional, el sobre marcatge amb excrements pels mascles en els períodes d'aparellament, i les condicions climàtiques que canvien els seus hàbits de mobilitat (Henry *et al.* 1988, Artois 1989, Libois i Waechter 1991).

Els resultats obtinguts a la Serra de Montsant han posat de manifest que el control no selectiu de depredadors s'ha mostrat inadequat per conciliar la conservació dels ecosistemes



amb l'activitat de la caça. El control no selectiu afavoreix la guineu, que és el principal consumidor d'espècies de caça menor (Prigioni *et al.* 2008), i a més, redueix la població de teixons i fagines, que són espècies protegides. El control no selectiu ha proporcionat resultats contraris als desitjats. Per contra, sense control de depredadors, teixó i fagina es recuperen en el temps, i la guineu davalla. En conseqüència, per conservar la biodiversitat i aprofitar eficaçment els recursos cinegètics, és més adequat no aplicar mesures de control no selectiu de depredadors. Estudis recents han demostrat la selectivitat d'alguns mètodes de captura quan s'utilitzen models específics (Muñoz-Igualada *et al.* 2008, 2010) i quan els paranyers tenen la formació adequada (Duarte *et al.* 2012). L'ús de mètodes de control selectiu amb els dispositius de seguretat adequats, pot augmentar l'eficàcia i la selectivitat, a més d'ajudar a reduir la mortalitat i les lesions d'espècies objectiu i no objectiu (Frey *et al.* 2007, Duarte *et al.* 2012). Pel que fa a la recuperació per hàbitats després del control no selectiu, les preferències observades a la Serra de Montsant s'han relacionat amb la capacitat de satisfer les necessitats bàsiques d'alimentació, protecció i equilibri amb els competidors. El teixó, en el nivell més alt de la jerarquia, prioritza l'alimentació i la protecció. La fagina, en el nivell més baix de la jerarquia, prioritza en primera instància els elements que més el diferencien dels altres competidors. La guineu, en el nivell intermedi de la jerarquia, redueix els efectius en tots els hàbitats per efecte de la recuperació dels seus competidors. Les preferències en l'ús d'hàbitat senyalades, són compatibles amb la capacitat de satisfer les necessitats requerides (Virgós i Casanovas 1998, Virgós i García 2002).

4.4.5. Agraïments

Aquesta recerca ha estat finançada en part pel projecte 2009 SGR 403 del Departament d'Economia i Coneixement de la Generalitat de Catalunya.



4.4.6. Referències

- Anscombe FJ. 1948. The transformation of Poisson, binomial and negative-binomial data. *Biometrika* 35: 246-254.
- Artois M. 1989. *Le renard roux (Vulpes vulpes Linnaeus, 1758)*. *Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 3*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Baker PJ, Harris S. 2006. Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forest in Wales, UK? *European Journal Wildlife Research* 52: 99-108.
- Bang P, Dahlstrøm P. 2007. *Animal tracks and signs*. Oxford University Press, New York.
- Barrull J, Mate I. 2007. *Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Diputació de Tarragona, Tarragona.
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75: 363-369.
- Barrull J, Mate I, Ruiz-Olmo J, Gosàlbez J, Casanovas JG, Salicrú M. 2013. Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: an integrated study based on camera trapping and diet. *Mammalian Biology*. Doi: 10.1016/j.mammbio.2013.11.004. 79: 123-131.
- Beasom SL. 1974. Intensives short-term predator removal as a game management tool. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 39: 230-240.
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55: 227-238.
- Bender DJ, Tischendorf L, Fahrig L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscape. *Landscape Ecology* 18: 17-39.
- Blanco JC. 1986. On the diet, size and use of home range and activity patterns of a red fox in central Spain. *Acta Theriologica* 31: 547-556.
- Broekhuizen S, Muskens G. 1984. Wat is er met de steenmarter, *Martes foina* (Erleben, 1777) in Nederland aan de hand? *Lutra* 27: 261-273.
- Casanovas JG, Barrull J, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo J, Gosàlbez J, Salicrú, M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor released revisited. *Ecological Research* 27: 603-614.
- Caut S, Casanovas JG, Virgós E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Austral Ecology* 32: 858-868.
- Conner Mc, Labisky RF. 1985. Evaluation of radioisotope tagging for estimating abundance of raccoon populations. *Journal of Wildlife Management* 49: 326-332.
- Delibes-Mateos M, Díaz-Fernández S, Ferreras P, Viñuela J, Arroyo B. 2013. The role of economic and social factors driving predator control in small-game estates in Central Spain. *Ecology and Society* 18: 28.
- Duarte J, Farfán MA, Fa JE, Vargas JM. 2012. How effective and selective is traditional Red Fox snaring? *Galemys* 24: 1-11.
- Fanshawe JH, Ginsberg JR, Sillero-Zubiri C, Woodroffe R. 1997. The status and distribution of remaining wild dog populations. A: *The African wild dog: Status Survey and Conservation Action Plan* (Woodroffe R, Ginsberg J, Macdonald D, eds.). pp. 11-57. IUCN, Gland.
- Ferrari N. 1997. *Eco-éthologie du blaireau européen (Meles meles L, 1758) dans le Jura suisse: comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine*. Tesi doctoral, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- Fleishman E, Ray C, Sjögren-Gulve P, Boggs CL, Murphy DD. 2002. Assessing the roles of patch quality, area and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16: 706-713.
- Frank LG, Woodroffe R. 2001. Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. A: *Carnivore Conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, eds.). pp. 419-442. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frey SN, Conover MR, Cook G. 2007. Successful use of neck snares to live-capture red fox. *Human-Wildlife Conflicts* 1: 21 -23.



- Fritts SH, Mech D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 1-79.
- Gortázar C. 2007. *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758). A: *Atlas de los Mamíferos terrestres de España* (Palomo LJ, Gisbert J, eds.). pp. 277-279. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Graham K, Beckerman AP, Thirgood S. 2005. Human – predator – prey conflicts: ecological correlatos, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation* 122: 159-171.
- Hanski I. 2009. Metapopulations and spatial population processes. A: *The Princeton guide to ecology* (Levin S, ed.). pp. 177-185. Princeton University Press, Princeton.
- 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: 1114-1122.
- Heinemeyer KS, Ulizio TJ, Harrison RL. 2008. Natural sings: tracks and scats. A: *Noninvasive survey methods for Carnivores* (Long RA, MacKay P, Ray J, Zielinski W, eds.). pp. 45-74. Island Press, Washington.
- Henry C, Lafontaine L, Mouches A. 1988. *Le blaireau* (*Meles meles Linnaeus, 1758*). *Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 7*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000a. Fox (*Vulpes vulpes*) management in three contrasting regions of Britain, in relation to agricultural and sporting interests. *Journal of Zoology* 251: 237-252.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000b. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251: 265-276.
- Holekamp KE, Ogutu JO, Frank LG, Dublin HT, Smale L. 1993. Fission of spotted hyena clan: consequences of prolonged female absenteeism and causes of female emigration. *Ethology* 93: 285-299.
- Hurlbert SH. 1984. Pseudoreplication and the desing of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Jędrzejewski W, Sidorovich V. 2010. *The art of tracking animals*. Białowieża: Mammal Research Institute Polish Academy of Science.
- Kruuk H, Gorman M, Parrish T. 1980. The use of ⁶⁵Zn for estimating populations of carnivores. *Oikos* 34: 206-208.
- Larivière S, Jennings AP. 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives). A: *Handbook of the Mammals of the World. Vol 1. Carnivores* (Wilson DE, Mittermeier RA, eds.). pp. 564-656. Lynx Edicions, Barcelona.
- Libois R, Waechter A. 1991. *La fouine* (*Martes foina Erxleben, 1777*). *Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 10*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Lindström ER, Brainerd SM, Helldin JO, Overskaug K. 1995. Pine marten–red fox interctions: a case of intraguild predation? *Annales Zoologici Fennici* 32: 123-130.
- Lozano J, Virgós E, Cabezas-Díaz S, Mangas JG. 2007. Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat? *Biological Conservation* 138: 321-329.
- Macdonald DW, Buesching CD, Stopka P, Henderson J, Ellwood SA, Baker SE. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology* 263: 385-392.
- Macdonald D, Newman C. 2005. Flexibilidad ecológica en el tejón euroasiático: ganándose su camino hacia la sociabilidad. A: *Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos* (Virgós E, Revilla E, Mangas JG, Domingo-Roura X, eds.). pp. 173-196. SECEM, Málaga.
- Mangas JG, Lozano J, Cabezas-Díaz S, Virgós E. 2008. The priority value of scrubland habitats for carnivore conservation in Mediterranean ecosystems. *Biodiversity Conservation* 17: 43-51.
- McDonald RA, Harris S. 2002. Population biology of stoats *Mustela erminea* an weasels *Mustela nivalis* on game estates in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39: 793-805.
- Mills MGL, Hofer H. 1998. *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland.
- Molina-Vacas G, Bonet-Arbolí V, Rafart, E, Rodríguez-Teijeiro JD. 2009. Spatial ecology of European badger (*Meles meles*) in Mediterranean habitats of the



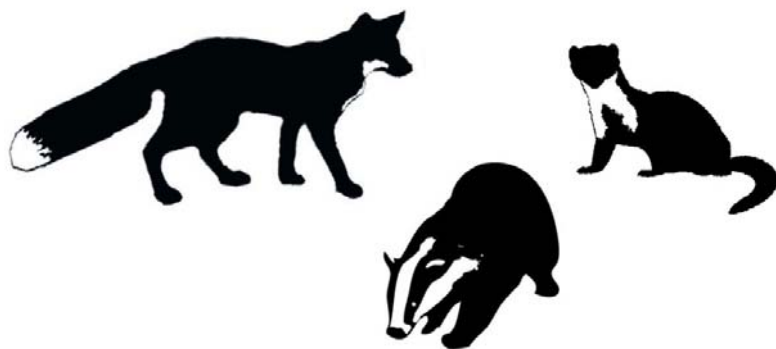
- North-Eastern Iberian Peninsula II : habitat selection. *Vie et Milieu* 59: 273-246.
- Mortelliti A, Boitani L. 2008. Interaction of food resources and landscape structure in determining the probability of patch use by carnivores in fragmented landscapes. *Landscape Ecology* 23: 285-298.
- Mulder JL. 1990. The stoat *Mustela erminea* in the Duch dune region, its local extinction, and possible cause: the arrival of the red fox *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33: 1-21.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, Lara J, González LM. 2008. Evaluation of cage-traps and cable restraint devices to capture red foxes in Spain. *Journal of Wildlife Management* 72: 830-836.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, González LM, Aranda A, Fernández M, Alves C. 2010. Traditional and new cable restraint systems to capture fox in central Spain. *Journal of Wildlife Management* 74: 181-187.
- Neal E, Cheeseman C. 1996. *Badgers*. T and A.D. Poyser, London.
- Norman GR, Streiner DL. 2008. *Biostatistics: The bare essentials*. Norman and Streiner, Ontario.
- Padial JM, Ávila E, Gil-Sánchez JM. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology* 67: 137-146.
- Palomares F, Caro TM. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492-508.
- Peña D. 1994. *Estadística. Modelos y Métodos. 2. Modelos lineales y series temporales*. Alianza Editorial, Madrid.
- Prigioni C, Balestrieri A, Remonti L, Cavada L. 2008. Differential use of food and habitat by sympatric carnivores in the eastern Italian Alps. *Italian Journal of Zoology* 75: 173-184.
- Reig S. 2007. *Martes foina* (Erxleben, 1777). A: *Atlas de los Mamíferos terrestres de España* (Palomo LJ, Gisbert J, eds.). pp. 305-307. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Revilla E, Palomares F, Fernández N. 2001. Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area. *Journal of Zoology* 255: 291-299.
- Revilla E, Casanovas JG, Virgós E. 2007. *Meles meles* (Linnaeus, 1758). A: *Atlas de los Mamíferos terrestres de España* (Palomo LJ, Gisbert J, eds.). pp. 308-311. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Reynolds JC, Goddard HN, Brockless MH. 1993. The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in southern England. *Gibier Faune Sauvage* 10: 319-334.
- Reynolds JC, Tapper SC. 1996. Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review* 26: 127-156.
- Sillero-Zubiri C. 2009. Family Canidae (dogs). A: *Handbook of the Mammals of the World*. Vol 1. Carnivores (Wilson DE, Mittermeier RA, eds.). pp. 352-446. Lynx Edicions, Barcelona.
- Sillero-Zubiri C, Switzer D. 2004. Management of Wild Canids in Human-Dominated Landscapes. A: *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status Survey and Conservation Action Plan* (Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, eds.). pp.257-266. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland and Cambridge.
- Smuts GL. 1978. Effects of population reduction on the travels and reproduction of lion in Kruger National Park. *Carnivore* 1: 61-72.
- Virgós E. 2001a. Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity and Conservation* 10: 1039-1049.
- Virgós E. 2001b. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation. *Journal of Biogeography* 28: 381-389.
- Virgós E, Casanovas JG. 1998. Distribution patterns of the stone marten (*Martes foina* Erxleben, 1777) in Mediterranean mountains of central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63: 193-199.
- Virgós E, García FJ. 2002. Patch occupancy by stone marten (*Martes foina*) in fragmented size, isolation and habitat structure. *Acta Oecologica* 23: 231-237.
- Virgós E, Revilla E, Mangas JG. 2005. Factores que determinan la distribución y abundancia del tejón (*Meles meles*) a escala regional. A: *Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos* (Virgós E, Revilla E,



- Mangas JG, Domingo-Roura X, eds.). pp. 149-172. SECEM, Málaga.
- Virgós E, Travaini A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475-3486.
- Webbon CC, Baker PJ, Harris S. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology* 41: 768-779.
- Whitfield DP, McLeod DRA, Watson J, Fielding AH, Haworth PF. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biological Conservation* 114: 157-163.
- Woodroffe R. 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK, eds.). pp. 61-92. Cambridge University Press, Cambridge.



5. DISCUSSIÓ GENERAL



5. DISCUSSIÓ GENERAL

En gestió i conservació resulta d'interès comprendre els mecanismes que regulen l'estructuració o condicionen la dinàmica de les comunitats. Amb la informació que proporcionen 842 fotografies de càmeres trampa i 8.175 excrements, hem estudiat els factors que afavoreixen la coexistència d'una comunitat de mesocarnívors formada per teixons, guineus i fagines. en un entorn agroforestal mediterrani de la Península Ibèrica. L'assemblatge d'aquesta comunitat s'ha relacionat amb la complementarietat en les dimensions de major interès del nínxol ecològic: l'espai, el temps i els recursos, i amb l'efecte elusió al competidor superior (Barrull *et al.* 2014a).

Teixons, guineus i fagines presenten una ocupació extensiva i simultània en l'entorn agroforestal de la Serra de Montsant (Barrull *et al.* 2014a), amb un nivell de simpatria anàleg a l'observat en altres indrets de la Península Ibèrica (Virgós 2001, Mangas *et al.* 2008, Beja *et al.* 2009). En els ecosistemes mediterranis les tres espècies tenen patrons similars de distribució (Gortázar 2007, Reig 2007, Revilla *et al.* 2007), i, en la major part d'Europa també superposen els seus rangs (Larivière i Jennings 2009, Sillero-Zubiri 2009).

En relació amb la seva alimentació, tant en termes de biomassa com d'energia, les tres espècies comparteixen els recursos tròfics disponibles i el seu patró d'alimentació presenta una gran estabilitat en el temps. Per consums mitjans anuals, l'ordre de prioritats en la dieta és el següent: fruits/llavors, invertebrats i carronya per al teixó; carronya, micromamífers, fruites/llavors i conills per a la guineu; i micromamífers, aus i fruites/llavors per a la fagina. Tot i compartir els recursos tròfics, presenten un consum diferencial estacional en les categories alimentàries. Durant l'estiu i la tardor, els fruits i les llavors, que són recursos molts abundants i de fàcil accés (Rosalino i Santos-Reis 2001, Pascual 2004), es converteixen en l'aliment principal de les tres espècies i és aleshores quan es dona un major solapament en el seu consum. Durant la primavera i l'hivern, l'activitat alimentària dels mesocarnívors es concentra cap a altres recursos assequibles, compensant així la reducció de la disponibilitat de l'aliment vegetal. Durant aquestes èpoques de l'any, el teixó segueix consumint fruites i llavors, però compensa la reducció incorporant insectes i carronya a la dieta; la guineu basa la seva dieta, fonamentalment, en el consum de carronya, seguit de micromamífers i conills; i en canvi, la fagina consumeix intensament aus i micromamífers. Els resultats obtinguts suggereixen la convergència en la dieta quan els recursos són abundants i la divergència quan aquests es redueixen (Barrull *et al.* 2014a). En termes generals, aquests resultats són compatibles amb als trobats en altres ambients mediterranis, on les dades disponibles suggereixen que les tres espècies mengen preferentment els recursos tròfics que tenen més a l'abast en cada hàbitat



(Rosalino *et al.* 2005, Barrull i Mate 2007, Reig 2007). La reducció en abundància dels recursos tròfics principals comporta que les espècies generalistes diversifiquin el comportament de resposta, ampliant o reduint l'amplitud de la dimensió del nínxol (Futuyma i Moreno 1988, West-Eberhard 1989). L'alteració dels patrons d'alimentació no pot ser reclamat com una certesa de la competència, però recolza la hipòtesi que el repartiment dels recursos alternatius afavoreix la coexistència (MacNally 1983).

Les tres espècies s'han mostrat com bàsicament nocturnes i crepusculars, amb una activitat contínua en una àmplia franja horària (Barrull *et al.* 2014a). Aquest comportament és similar a l'observat en d'altres zones de característiques similars (Henry *et al.* 1988, Artois 1989, Libois i Waechter 1991). Els resultats obtinguts a la Serra de Montsant han mostrat que la major diferenciació s'ha produït en la intensitat de l'ús dels temps. El teixó presenta un patró d'activitat unimodal durant l'estiu i la tardor, i mostra pics d'activitat desplaçats temporalment la resta de l'any. El comportament bimodal observat en el patró d'activitat quan el recurs vegetal escasseja, s'ha relacionat amb la necessitat de realitzar llargs desplaçaments, que li requereixen un descans (Mouches 1981, Blanco 1998), i amb la inversió que exigeix el tenir cura de les cries (Jefferies 1975, Stephens i Krebs 1986, Woodoffre i Macdonald 2000). La guineu té un patró d'activitat amb pics desplaçats temporalment en totes les èpoques de l'any. Aquest comportament és similar al d'altres cànids (Johnson i Franklin 1994, Almeida *et al.* 2004, Lucherini *et al.* 2009), i s'explica per les periodicitats fisiològiques innates (Ables 1969), per les adaptacions a les oscil·lacions de l'activitat de les preses (Ables 1975, Boitani i Vinditti 1988) i per la cura dels cadells quan aquests són dependents (Artois 1989). La fagina mostra un patró d'activitat unimodal a la tardor i l'hivern, mentre que a la primavera i l'estiu el patró d'activitat es dibuixa amb pics d'activitat desplaçats temporalment. El trencament de la unimodalitat s'explica per la dedicació a la cura de les cries (la lactància i la criança), en les estacions en què la fagina té aquesta responsabilitat (Libois i Waechter 1991, Blanco 1998, Macdonald i Barrett 2005). Aquestes diferències s'han relacionat amb la disponibilitat del recurs tròfic i amb la pròpia biologia de les espècies. La separació temporal i la intensitat diferencial en l'activitat són mecanismes que les espècies ecològicament similars poden utilitzar per reduir o evitar la competència per interferència i, en conseqüència, afavorir la coexistència (Tokeshi 1999, Kronfeld-Schor i Dayan 2003). Encara que els patrons d'activitat poden variar d'un lloc a un altre, a causa de diferències en condicions ambientals o la diferencial disponibilitat de recursos (Posillico *et al.* 1995, Sillero-Zubiri 2009, Roper 2010), els resultats obtinguts a la Serra de Montsant són, en gran mesura, comparables amb els obtinguts en altres estudis de característiques similars (Blanco 1986, Ferrari 1997, Genovesi *et al.* 1997).



La fagina eludeix la interacció quan detecta el rastre olorós de les altres dues espècies. La superior grandària del teixó i de la guineu suposaria un desavantatge potencial per a la fagina en possibles contactes que podrien esdevenir perillosos (Rosenzweig 1966), ja que hi han evidències de casos d'interaccions agressives i de depredació intragremial de guineus i teixons sobre petits mustèlids (Mulder 1990, Macdonald i Barrett 1995, Lindström et al. 1995, Palomares i Caro 1999, Padial *et al.* 2002). Tanmateix, la guineu dilata el temps de pas quan la precedeix un teixó; més que no a l'inrevés. La guineu eludeix la interacció amb el teixó frenant la seva marxa quan detecta la seva presència, perquè el contacte podria ser agressiu (Palomares i Caro 1999), veient-se afavorit sempre el teixó (Macdonald *et al.* 2004). L'elusió interespecífica és concordant amb l'estructura jeràrquica dels carnívors, teixó: guineu: fagina. En els carnívors, el comportament d'elusió per part del competidor inferior sembla comú (Scheinin *et al.* 2006). La seva eficàcia biològica és més alta si eviten al competidor superior (Sargeant *et al.* 1987, Harrison *et al.* 1989, Thurber *et al.* 1992), tot i que les interaccions entre dues espècies competidores potencials no sempre són agressives, especialment durant els períodes d'alta disponibilitat d'aliment (Theberge i Wedeles 1989, Paquet 1992, Gese *et al.* 1996).

Així doncs, amb una ocupació ampla i simultània del territori, i amb una activitat conjunta en una extensa franja horària, els mesocarnívors diferencien la seva estratègia en funció de la disponibilitat dels recursos i de l'elusió. A l'estiu, quan la fruita i les llavors són abundants i de fàcil accés, els solapaments en els patrons de la dieta i de l'activitat són elevats, i l'elusió temporal al competidor superior permet la utilització conjunta de les mateixes parcel·les. A la tardor, amb una reducció dels recursos tròfics de fàcil accés, tot i que suficients, el manteniment del solapament alimentari de les tres espècies es compensa amb l'elusió i la reducció en el solapament de l'activitat. A l'hivern i la primavera, en la guineu i la fagina, la diferenciació del comportament de resposta es posa de manifest amb la substitució parcial del recurs d'origen vegetal i la reducció de l'ús de parcel·les ocupades pel teixó. Sorprenentment, el consum d'aliment vegetal per part del teixó, a l'hivern i a la primavera, quan la disponibilitat del recurs és molt baixa, indica que la seva estratègia de recerca és seleccionar-lo favorablement i defensar les parcel·les on encara s'hi troba. Amb variacions temporals en la disponibilitat de recursos en la Serra de Montsant, la diferenciació en el comportament de resposta dels mesocarnívors afavoreix la separació de nínxol (Barrull et al. 2014a), procés que ha estat descrit en altres indrets (Barrientos i Virgós 2006, Verdade *et al.* 2011).

La relació observada en el solapament entre fagina i guineu, i entre guineu i teixó és compatible amb la complementarietat en les dimensions del nínxol (alimentació i activitat) (Schoener 1974). En la seqüència estacional tardor:hivern:primavera, la reducció en el



solapament alimentari es correspon amb l'increment en el solapament d'activitat. La relació inversa en l'ordre dels solapaments no l'explica únicament la complementarietat de nínxol. El patró d'activitat està condicionat, com ja s'ha explicat, per més factors que la recerca d'aliments (fisiologia de les espècies, adaptació als bioritmes de les preses, etc.). A més, la variació temporal en el grau de competència també condiciona l'actuació dels mecanismes que la redueixen per tal d'afavorir la coexistència. Així, l'estructuració i la coexistència requereixen ser explicades mitjançant la separació en l'ús dels recursos, i també amb la diferenciació en els comportaments de resposta d'altres dimensions que s'associen al nínxol ecològic (Tuytens i Macdonald 2000, Verdade *et al.* 2011). Jerarquitzant l'ordre d'importància d'aquestes dimensions de nínxol, els resultats obtinguts a la Serra de Montsant suggereixen que la dimensió alimentària és més rellevant que la dimensió de l'activitat perquè el solapament en la dieta és més baix que el solapament en l'activitat; a més, les diferències en el patró d'activitat són parcialment atribuïbles a la diferenciació en alimentació. Tanmateix, l'elusió al competidor superior minimitza les interaccions agressives/conflictives quan el solapament en les altres dimensions del nínxol és elevat. Aquest comportament és compatible amb les estratègies observades amb altres carnívors que viuen en simpatria (Fedriani *et al.* 2000, Barrientos i Virgós 2006, Scheinin *et al.* 2006).

Tradicionalment, els col·lectius relacionats amb les activitats cinegètiques consideraven al gremi dels mesocarnívors responsables de la poca productivitat de les espècies de caça menor en els vedats (Herranz 2000). Amb l'objectiu de reduir la població de determinades espècies de depredadors i, així, augmentar l'abundància d'espècies cinegètiques, els responsables dels vedats van dur a terme el control de depredadors (Barrull *et al.* 2011). Els diferents sistemes de captura utilitzats per al control de depredadors a la província de Tarragona, en un passat recent, van ser la caixa trampa (15%) i el llaç amb topall (85%) (Barrull *et al.* 2014b). La caixa trampa era un mètode molt poc utilitzat, probablement a causa del seu pes i de la dificultat de transport, així com del seu elevat cost (Herranz 2000, Barrull *et al.* 2011). La caixa trampa es va mostrar eficaç davant la captura de genetes i gats, i poc resolutive amb la de guineus, gossos domèstics i teixons. L'ús de llaç amb topall va tenir una forta implementació a tots els vedats, probablement perquè ofereix una sèrie d'avantatges, com ara el baix cost, la facilitat de transport i col·locació, i la possibilitat d'utilització de manera massiva (Herranz 2000, Barrull *et al.* 2011). El llaç amb topall es va mostrar eficaç en capturar un gran nombre de guineus, i gairebé totes les altres espècies. Aquests resultats són consistents amb els estudis actuals (Herranz 2000, Duarte i Vargas 2001, Díaz-Ruiz i Ferreras 2013). La selectivitat d'un determinat mètode de control és la mesura de la seva capacitat per capturar únicament aquelles espècies objectiu (International Organization for Standardization 1999), o



bé, per permetre, després de la seva captura, l'alliberament en perfecte estat de les espècies no subjectes a control (Beasom 1974), constituint la característica més valorada per tots el col·lectius implicats en la gestió cinegètica i en la conservació de la natura (Herranz 2000). En aquesta direcció, a la província de Tarragona les caixes trampa no van ser ni eficaces ni selectives com a mètode de control de guineu. Aquesta baixa selectivitat concorda amb treballs de temps més recents (Duarte i Vargas 2001, Herranz *et al.* 2008, Muñoz-Igualada *et al.* 2008). El llaç amb topall va ser poc selectiu en el sentit que també va capturar espècies protegides no objectiu, com els teixons. Aquests resultats són consistents amb els estudis actuals (Muñoz-Igualada *et al.* 2010, Díaz-Ruíz i Ferreras 2013). L'alt percentatge de captura i eliminació passiva d'espècies no objectiu per les caixes trampa, i la baixa selectivitat de la captura del llaç amb topall, podrien ser contrarestades si els espècimens protegits són alliberats sense dany després de la captura, tot depenent de la bona disposició del paranyer (Herranz 2000, Duarte i Vargas 2001, García 2008, Herranz *et al.* 2008, Duarte *et al.* 2012). En realitat, l'alliberament dels espècimens capturats esdevé una operació complicada si es vol dur a terme sense exposar el paranyer a serioses lesions o causar greus danys corporals a l'animal (García 2008). A més, la mortalitat i les lesions causades pel llaç de topall als animals durant la captura solen ser elevades (Leger *et al.* 1985, Blanco 1988, Proulx i Barret 1990, Herranz 2000, Muñoz-Igualada *et al.* 2010), el que també succeeix en el cas dels nous dispositius de subjecció de cable (Muñoz-Igualada *et al.* 2008).

L'objectiu fonamental del control de depredadors en la gestió cinegètica és augmentar l'èxit reproductiu de les espècies presa i reduir-ne les taxes de mortalitat, incrementant d'aquesta manera la productivitat del vedat (Díaz-Ruíz i Ferreras 2013). Però el supòsit de què en reduir l'abundància de depredadors augmentarà la de preses cinegètiques no sempre es compleix (Côté i Sutherland 1997, Henke i Bryant 1999). Tanmateix, les mesures de control de depredadors poden tenir efectes negatius. Virgós i Travaini (2005) van trobar una menor riquesa d'espècies de mesocarnívors en àrees del centre d'Espanya amb gestió cinegètica que en àrees sense aquesta gestió, assumint que aquesta diferència es devia a l'ús de mètodes no selectius de control de depredadors. Les actuacions concretes del control van afavorir la guineu, que és el principal consumidor d'espècies de caça menor (Díaz-Ruíz *et al.* 2013), i, a més, van reduir les poblacions d'espècies de carnívors protegits (Virgós i Travaini 2005).

L'activitat cinegètica ha incidit significativament en les comunitats de mesocarnívors en les últimes dècades. El control de depredadors s'ha emprat per reduir la pressió depredadora sobre les espècies més sensibles o de major interès. Tot i la generalització d'aquesta pràctica, són pocs els estudis previs sobre els carnívors de mida mitjana en els que s'hagi avaluat la seva conveniència. Per omplir aquest buit, s'ha avaluat l'efecte del control de



depredadors utilitzant el model de competència de Lotka-Volterra, però amb la incorporació de dos factors addicionals, l'extracció i la immigració. La simplificació de la realitat i l'estimació de paràmetres amb incertesa permet observar els efectes del control de depredadors en múltiples escenaris (tendències), però no predir de forma exacta les abundàncies. L'elaboració d'una aplicació de simulació en suport EXCEL permet als investigadors i als gestors de vida silvestre entendre millor els mecanismes que determinen els canvis en la composició i l'estructura de la comunitat, i avaluar l'eficàcia de les possibles accions de maneig utilitzant simulacions.

Els resultats obtinguts indiquen que els factors més importants que afecten la dinàmica de població són la taxa de creixement intrínseca, la intensitat i l'estructura d'extracció. La taxa de creixement intrínseca determina la recuperació de l'espècie, i el seu efecte es posa de manifest en la resposta diferencial de les poblacions. D'acord amb el model, el teixó, amb la taxa de creixement intrínseca més baixa, mostra una disminució de la població en resposta a les mesures de control, arribant a l'extinció amb valors mitjans en la intensitat del control. Aquest comportament es va observar per a totes les condicions experimentals: amb o sense immigració, amb competència simètrica i asimètrica, i amb estructura de control proporcional i asimètrica. La fagina, amb una taxa de creixement intrínseca intermèdia, mostra un patró de comportament diferent depenent de l'estructura d'extracció. Amb una estructura d'extracció simètrica i amb una intensitat de control mitjana la població disminueix o desapareix. Amb estructura d'extracció asimètrica (que captura la fagina en un percentatge molt inferior a les altres espècies) i forta intensitat de control l'equilibri s'assoleix prop de la meitat de la capacitat de càrrega, mentre que en condicions intermèdies d'asimetria en l'estructura d'extracció, l'equilibri s'acosta a valors significativament més baixos. El patró de comportament de la guineu, amb una taxa de creixement intrínseca més elevada, és diferent de les altres dues espècies. Quan l'estructura d'extracció és simètrica o intermèdia, la població tendeix a estabilitzar-se en un valor proper a la meitat de la capacitat de càrrega, amb una lleugera disminució quan l'efecte de la immigració no és considerada. Amb estructura d'extracció fortament asimètrica, la població disminueix en resposta a les mesures de control i s'estabilitza en absència del teixó. En aquesta direcció doncs, baixes o moderades taxes d'extracció poden beneficiar a les espècies amb una major taxa de creixement intrínsec; una alta intensitat d'extracció no només accentua aquest efecte, sinó que també redueix les densitats de població de manera significativa. Si es perllonga en el temps, la intensitat l'extracció moderada, alta o de límit superior pot provocar l'extinció de les espècies amb una taxa de creixement més baixa. Amb intensitats moderades d'extracció, l'efecte de la immigració és poc important, atès a que la població resident ocupa majoritàriament l'espai



alliberat. Amb intensitats d'extracció intermèdies o altes, la immigració permet recuperar parcialment els efectius poblacionals, i, quan l'extracció es manté al llarg del temps, la immigració només alentirà el procés d'extinció (Casanovas *et al.* 2012)

Així, doncs, amb actuacions orientades a reduir la població de guineu (estructures d'extracció intermèdies i intensitat d'extracció moderada o alta), és d'esperar que la població de guineu es mantingui estable o augmenti lleugerament, i que la població de fagina disminueixi i la població de teixó es redueixi significativament, o fins i tot desaparegui. Les conseqüències ecològiques podrien ser similars a les descrites per a l'*efecte alliberador de mesodepredadors* (Brashares *et al.* 2010, Crooks *et al.* 2010). Aquest procés assumeix que es produeixen fortes interaccions de dalt a baix (*top-down*, Borer i Gruner 2009) en la xarxa tròfica, i que els carnívors de mida mitjana tenen un major impacte en les poblacions de preses que els grans depredadors. L'*efecte alliberador de mesodepredadors* implica tant a les poblacions de carnívors i les de les seves preses, com a l'estructura de la comunitat en general (Brashares *et al.* 2010, Crooks *et al.* 2010, Letnic *et al.* 2012, Colman *et al.* 2014 i referències). Es tracta, doncs, d'un model depredador-presa (Courchamp *et al.* 1999), però en el nostre cas és un model d'interaccions competitives que justificaria l'ús d'una terminologia diferent per tenir en compte l'efecte paradoxal que s'ha posat de manifest. El procés descrit com *efecte d'alliberament de competidors* (Casanovas 2005, Caut *et al.* 2007, Casanovas *et al.* 2012), del qual hi ha evidències experimentals (Trewby *et al.* 2010), seria més indicat.

A la Serra de Montsant, la caça ha estat i és una important activitat social i econòmica. Abans de la temporada de caça 2005-2006, dos tipus de gestió cinegètica es van identificar a l'àrea d'estudi: àrees privades de caça sense control de depredadors (APCs) i àrees privades de caça amb control de depredadors (APCc). Amb intensitat de control moderada, l'estructura d'extracció era intermèdia (1:0,4:1), atès a què el control es realitzava amb caixes trampa (15%) i llaços amb topall (85%) (Barrull *et al.* 2014b). Els resultats observats són concordants amb els resultats obtinguts en els escenaris de simulació. El contrast de freqüències d'ocurrència, en el primer any d'estudi, va posar de manifest que el control va provocar un augment en la freqüència d'ocurrència de l'espècie més oportunista, la guineu, i una reducció de fagina i de teixó. La població de guineu va superar lleugerament el valor d'equilibri de referència de les àrees APCs amb presència de fagina i teixó. L'augment moderat, s'explica per l'acció dels caçadors en els períodes hàbils de caça (Marquès i Romeu 2002). En altres indrets i en altes densitats, la competència intraespecífica ha provocat que la guineu mostri una baixa productivitat, amb poques cries i gran nombre de femelles no reproductores (Harris i Smith 1987, Travaini 1994); contràriament, en poblacions amb densitats baixes, controlades amb mortalitat afegida, la productivitat és més elevada (Harris i Smith 1987, Heydon i Reynolds



2000). El control és ineficaç si la pressió no es realitza sobre grans àrees i amb un esforç constant important en temps i recursos (Lloyd 1980, Reynolds *et al.* 1993, López-Martín *et al.* 2007, García 2008). En aquest cas, l'extracció de guineus pel control es compensa mitjançant una gran capacitat de recuperació (Blanco 1995, Heydon i Reynolds 2000) i a través d'un augment de la immigració d'excedents de les zones protegides, sense control o amb una pressió menor (Reynolds *et al.* 1993). Paradoxalment, el control orientat a reduir la població de guineus aconsegueix l'efecte contrari: augmenta la seva població (Lloyd 1980, Macdonald 1980).

Prenent com a referent els vedats sense control, la variació percentual en el temps de les freqüències d'ocurrència obtingudes en els vedats amb control, ha posat de manifest la regressió de la guineu, i la recuperació del teixó i la fagina. Aquesta recuperació en tres anys (135% en teixó i 285% en fagina) s'explica, en part, per l'abandó de la pràctica de control, la major disponibilitat d'espai lliure i la menor competència intraespecífica en els vedats amb control previ (Broekhuizen i Muskens 1984, Macdonald i Newman 2005). La regressió en el mateix temps de la guineu (-10%) és compatible amb la jerarquia competitiva dels mesocarnívors estudiats. Les interaccions agressives entre teixó i guineu, aboquen a un desplaçament del cànid per la competència d'interferència (Neal i Cheeseman 1996, Macdonald *et al.* 2004), i, sota certes condicions, la guineu desplaça o depreda a la fagina (Palomares i Caro 1999, Padial *et al.* 2002). Aquest darrer fet pot frenar la recuperació de les poblacions de fagina, com ja s'ha demostrat per a d'altres petits mustèlids (Mulder 1990, Lindström *et al.* 1995). A la Serra de Montsant, aquest fre a la recuperació de la fagina no s'ha apreciat, atès que l'increment en la freqüència d'ocurrència de guineu en els vedats amb control ha estat força moderada (Barrull *et al.* 2014b).

Pel que fa referència a la recuperació per hàbitats, i sempre prenent com a referent l'equilibri ambiental dels vedats sense control, les tres espècies presenten un patró diferencial una vegada ha cessat el control. Les preferències observades s'han relacionat amb la capacitat de satisfer les necessitats bàsiques d'alimentació, protecció i equilibri amb els competidors. El teixó recupera primer les parcel·les de conreu, perquè en aquest hàbitat troba la major part dels recursos alimentaris que necessita (Virgós *et al.* 2005). Després recupera les de matollar perquè li proporcionen protecció, refugi i part de l'aliment (Virgós *et al.* 2005, Molina-Vacas *et al.* 2009). Més lentament, recupera les parcel·les boscoses; aquesta menor preferència en l'ús del bosc es pot explicar per l'escassetat de recursos tròfics que hi aconsegueix (Revilla *et al.* 2001). La fagina recupera en primer lloc les parcel·les boscoses, i després, amb més lentitud, les parcel·les amb predomini de matollar i de conreu. La recuperació més ràpida de les zones boscoses es justifica per l'avantatge competitiu que li ofereix aquest entorn. Les habilitats



grimpadores li permeten l'accés a refugis i recursos tròfics no accessibles per al teixó i la guineu (Virgós i Casanovas 1998, Larivière i Jennings 2009). La notable recuperació de la fagina en tot tipus de parcel·les es pot relacionar amb la pràctica consecució de l'equilibri ambiental de referència dels vedats sense control el tercer any. La guineu, un dels carnívors més ben adaptats a hàbitats molt diversos (Sillero-Zubiri 2009), es manté una mica per sobre de l'equilibri ambiental de referència a les parcel·les de matollar, i redueix lleugerament la freqüència d'ocurrència a les zones de conreu i de bosc. Les preferències observades a la Serra de Montsant per a les tres espècies de mesocarnívors en l'ús de matollar són concordants amb el que s'trobat en altres treballs, en què el matollar o el mosaic de matollar (matolls alts amb barreja d'arbres i roques abundants) es relaciona amb la garantia de recer, caus i aliment (Mangas *et al.* 2008). La substitució i el reemplaçament parcial de la guineu al conreu i al bosc concorda amb la recuperació del teixó (competidor superior) i, en menor mesura, de la fagina (competidor inferior) en aquests hàbitats. El teixó, en el nivell més alt de la jerarquia, mostra una marcada prioritat per l'alimentació i la protecció. La fagina, en el nivell més inferior de la jerarquia, dóna prioritat en primera instància als elements que més la diferencien dels altres competidors. La guineu, en el nivell intermedi de la jerarquia, redueix els efectius poblacionals en tots els hàbitats per efecte de la recuperació dels seus competidors (Barrull *et al.* 2014b). Les preferències en l'ús d'hàbitat assenyalades, són compatibles amb la capacitat de satisfer les necessitats requerides (Virgós i Casanovas 1998, Virgós i García 2002, Virgós *et al.* 2005, Barrull i Mate 2007d).

A la Serra de Montsant, l'efecte de l'estació de l'any varia amb la biologia de l'espècie. De forma descriptiva, el gradient estacional de la freqüència d'ocurrència disminueix per al teixó en el següent ordre: estiu > primavera > hivern ≈ tardor; per a la fagina: estiu > primavera ≈ hivern > tardor; i per a la guineu: hivern > estiu ≈ tardor > primavera. Les variacions es justifiquen per la incorporació de la següent generació d'individus joves, la dispersió dels membres familiars, l'efecte de l'estacionalitat de la dieta, el sobre marcatge amb excrements pels mascles en els períodes d'aparellament, i les condicions climàtiques que canvien els seus hàbits de mobilitat (Henry *et al.* 1988, Artois 1989, Libois i Waechter 1991).

Els resultats obtinguts han permès comprendre els mecanismes que regulen l'estructuració i condicionen la dinàmica de la comunitat de mesocarnívors de la Serra de Montsant. L'assemblatge d'aquesta comunitat s'ha relacionat amb la complementarietat en les dimensions de major interès del nínxol ecològic: l'espai, el temps i els recursos, i amb l'efecte elusió al competidor superior. El model relativament simple que s'ha desenvolupat en aquest treball permet: a) observar els efectes de les pertorbacions, i, en particular, del control de depredadors, en múltiples escenaris; b) en base a l'experimentació virtual, entendre millor



els mecanismes que determinen els canvis en la composició i la estructura de la comunitat; i c) avaluar l'eficàcia de les possibles accions de maneig, i, en conseqüència, evitar efectes no desitjats en la gestió i la conservació de les espècies. El control de depredadors ha estat i és objecte d'intensa discussió, en la que participen principalment els col·lectius relacionats amb la caça i amb la conservació de la natura. En aquest debat, els científics s'han manifestat amb opinions diferents, quan no contradictòries, degut a la complexitat de les relacions biològiques i a les implicacions socioeconòmiques, ètiques i conservacionistes que presenta la temàtica (Casanovas 1997, Herranz 2000, Virgós *et al.* 2010). En un intent per compaginar interessos, alguns autors suggereixen orientar la gestió a la protecció de les espècies presa, reduint de forma indirecta els efectes negatius de la depredació ("control de la depredació"). Pendent de contrastar de forma efectiva la seva eficiència, s'han proposat, entre d'altres, les següents accions: mantenir i recuperar els hàbitats adequats per a les espècies a protegir; disposar d'abeuradors i menjadores apropiats per a les espècies de caça menor; impedir l'accés de depredadors generalistes a fonts de sobrealimentació (abocadors, escombraries, canyets, despulles de caceres); evitar l'alliberament de gossos i gats domèstics a la natura; recuperar els grans depredadors per reequilibrar els ecosistemes, i reduir l'activitat cinegètica a poblacions naturals sostenibles (evitar la solta d'animals criats en granja) (Ferrerias 2008, Arroyo *et al.* 2013).



Referències

- Ables ED. 1969. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 33: 145–153.
- Ables ED. 1975. Ecology of the red fox in North America. A: *The wild Canids. Their systematics, behavioral ecology and evolution* (Fox MW, ed.). pp. 216–236. Litton Educational Publishing, Washington.
- Almeida AT, Silveira L, Felizola JA. 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology, London* 262: 99–106.
- Arroyo B, Delibes-Mateos M, Caro J, Estrada A, Mougeot F, Díaz-Fernández S, Casas F, Viñuela J. 2013. Efecto de la gestión para las especies de caza menor sobre la fauna no cinegética. *Ecosistemas* 22:27–32
- Artois M. 1989. *Le renard roux (Vulpes vulpes, L., 1758)*. *Encyclopédie des Carnivores de France. Vol. 3*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Barrientos R, Virgós E. 2006. Reduction of potential food interference in two sympatric carnivores by sequential use of shared resources. *Acta Oecologica* 30: 107–116.
- Barrull J, Mate I. 2007. *La guineu a Catalunya*. Agulla Cultura Popular, Tarragona.
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75: 363–369.
- Barrull J, Mate I, Ruiz-Olmo, Casanovas JG, Gosàlbez, Salicrú M. 2014a. Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: an integrated study based on camera trapping. *Mammalian Biology* 79: 123–131.
- Barrull J, Mate I, Salicrú M, Palet J, Casanovas JG, Gosàlbez J, Ruiz-Olmo J. 2014b. Differential response of a carnivore community to predator control: a spatio-temporal observational study. *Italian Journal of Zoology* 81: 271–279.
- Beasom SL. 1974. Selectivity of predator control techniques in South Texas. *Journal of Wildlife Management* 38: 837–844.
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in south-ern Portugal: conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55: 227–238.
- Blanco J.C. 1988. *Estudio ecológico del zorro, Vulpes vulpes, en la Sierra de Guadarrama*. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo, Oviedo.
- Blanco JC. 1995. Control de predadores en la gestión integrada de un territorio. A: *Predación, caza y vida silvestre* (Sala J, ed). pp. 11–19. Fundació La Caixa-Aedos, Barcelona.
- Blanco JC. 1998. *Mamíferos de España. I. Insectívoros, Quirópteros, Primates y Carnívoros de la Península Ibérica y Baleares y Canarias*. Planeta, Barcelona.
- Boitani L, Vinditti RM. 1988. *La volpe rosa*. Edagricole, Bologna.
- Borer ET, Gruner DS. 2009. Top-down and bottom-up regulation of communities. A: *The Princeton guide to ecology* (Levin SA, ed.). pp 296–304. Princeton University Press, Princeton.
- Brashares JS, Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW. 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release. A: *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature* (Terborgh J, Estes JA, eds.). pp 221–240. Island Press, Washington.
- Broekhuizen S, Muskens G. 1984. Wat is er met de steenmarter, *Martes foina* (Erleben, 1777) in Nederland aan de hand? *Lutra* 27:261–273.
- Casanovas JG. 1997. La SECEM ante el problema de la gestión de los carnívoros. *Galemys* 9 (2): 29–34.
- Casanovas JG. 2005. *Análisis de las relaciones especies-hábitat y efectos de la gestión cinegética sobre las poblaciones de carnívoros medianos en España central*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Casanovas JG, Barrull J, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo J, Gosàlbez J, Salicrú M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor released



- revisited. *Ecological Research* 27: 603–614.
- Caut S, Casanovas JG, Virgós E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Austral Ecology* 32: 858–868.
- Colman NJ, Gordon CE, Crowther MS, Letnic M. 2014. Lethal control of an apex predator has unintended cascading effects on forest mammal assemblages. *Proceedings of The Royal Society* 281. Doi:10.1098/rspb.2013.3094.
- Côté IM, Sutherland WJ. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation and Biology* 11: 395-405.
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G. 1999. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68:282–292.
- Creel S, Spong G, Creel N. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK, eds.). pp 35–60. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crooks KR, Riley SPD, Gehrt SD, Van Deelen TR. 2010. Community ecology of urban carnivores. A: *Urban carnivores. Ecology, conflict, and conservation* (Gehrt SD, Riley SPD, Cypher BL, eds.). pp. 185–198. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Díaz-Ruíz F, Ferreras P. 2013. Conocimiento científico sobre la gestión de depredadores generalistas en España: el caso del zorro (*Vulpes vulpes*) y la urraca (*Pica pica*). *Ecosistemas* 22: 40-47.
- Duarte J, Vargas JM. 2001. ¿Son selectivos los controles de depredadores en los cotos de caza? *Galemys* 13 (ne): 1–9.
- Duarte J, Farfán MA, Fa JE, Vargas JM. 2012. How effective and selective is traditional red fox snaring? *Galemys* 24: 1-11.
- Fedriani JM, Fuller T, Sauvajot RM, York E. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125: 258-270.
- Ferreras P. 2008. Funciones de la depredación en los sistemas naturales. A: *Especialista en control de depredadores* (Garrido JL, ed.). pp. 65-77. FEDENCA-Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo.
- Frank LG, Woodroffe R. 2001. Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. A: *Carnivore conservation* (Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK, eds.). pp 419–442. Cambridge University Press, Cambridge.
- Futuyma DJ, Moreno G. 1988. The evolution of ecological specialisation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 19: 207-233.
- García FJ. 2008. Control de depredadores y conservación de la naturaleza. A: *Especialista en control de depredadores* (Garrido JL, ed.). pp. 33 – 45. FEDENCA y Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- Gese EM, Stotts TE, Grothe S. 1996. Interactions between coyotes and red foxes in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Mammalogy* 77: 377-382.
- Gortázar C. 2007. *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758). Zorro. A: *Atlas y libro rojo de los mamíferos de España* (Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, eds.). pp. 277-279. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Harris S, Smith GC. 1987. Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *Journal of Applied Ecology* 24: 75-86.
- Harrison DJ, Bissonette JA, Sherburne JA. 1989. Spatial relationships between coyotes and red foxes in eastern Maine. *Journal of Wildlife Management* 53: 181-185.
- Henke SE, Bryant FC. 1999. Effects of coyote removal on the faunal community in western Texas. *Journal of Wildlife Management* 63: 1066-1081.
- Henry C, Lafontaine L, Mouches A, 1988. *Le blaireau* (Meles meles L., 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 7*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Herranz J. 2000. *Efectos de la depredación y del control de depredadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Herranz J, Suárez F, Guzmán, Yanes M, García FJ. Selectividad y efectividad de jaulas trampa para mamíferos en Castilla-La Mancha. A: *Especialista en control de depredadores* (Garrido JL, ed.). pp. 121-131. FEDENCA y Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions



- of Britain. *Journal of Zoology* 251: 265–276.
- International Organization for Standardization. 1999. *TC191. Animal (mammal) traps. Part 5, methods for testing restraining traps. International Standard ISO/DIS 10990–5*. International Organization for Standardization, Ginebra.
- Jefferies DJ. 1975. Different activity patterns of male and female badgers as shown by road mortality. *Journal of Zoology* 177: 505–506.
- Johnson WE, Franklin WL. 1994. Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1788–1793.
- Larivière S, Jennings AP. 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives). A: *Handbook of the mammals of the world. Vol 1. Carnivores* (Wilson DE, Mittermeier RA, eds.). pp. 564–656. Lynx Edicions, Barcelona.
- Leger F, Artois M, Stahl P. 1985. La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. *Acta Oecologica* 6: 287 – 302.
- Letic M, Ritchie EG, Dickman CR. 2012. Top predators as biodiversity regulators: the dingo *Canis lupus dingo* as a case study. *Biological Reviews* 87: 390–413.
- Libois R, Waechter A. 1991. *Le fouine (Martes foina Erxleben, 1777). Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 10*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris.
- Lindström ER, Brainerd SM, Helldin JO, Overskaug K. 1995. Pine marten–red fox interactions: a case intraguild predation? *Annales Zoologici Fennici* 32: 123–130.
- Lloyd HG. 1980. *The red fox*. BT Batsford Ltd., London.
- López-Martín JM, Mañas S, López-Claessens S. 2007. Parámetros reproductivos y estructura de edad del zorro *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) en el NE de España: efectos del control de sus poblaciones. *Galemys* 19 (ne): 25–36.
- Lucherini M, Reppucci JI, Walter RS, Villalba ML, Wurstten A, Gallardo G, Iriarte A, Villalobos R, Perovic P. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90: 1404–1409.
- Macdonald DW. 1980. *Rabies and wildlife: a biologist's perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- Macdonald D, Barrett P. 1995. *European mammals. Evolution and behaviour*. Harper Collins Publishers, London.
- Macdonald D, Barrett P. 2005. *Mammals of Britain and Europe*. Harper Collins Publishers, London.
- Macdonald D, Newman C. 2005. Flexibilidad ecológica en el tejón euroasiático: ganándose su camino hacia la sociabilidad. A: *Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos* (Virgós E, Revilla E, Mangas JG, Domingo-Roura X, eds.). pp. 173–196. SECEM, Málaga.
- Macdonald DW, Buesching CD, Stopka P, Henderson J, Ellwood SA, Baker SE. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 263: 385–392.
- MacNally RC. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64: 1646–1652.
- Mangas JG, Lozano J, Cabezas-Díaz S, Virgós E. 2008. The priority value of scrubland habitats for carnivore conservation in Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 17: 43–51.
- Marquès T, Romeu J. 2002. *Guia de caça. Tot el que cal saber per a caçar a Catalunya*. Pòrtic, Barcelona.
- Molina-Vacas G, Bonet-Arbolí V, Rafart E, Rodríguez-Teijeiro JD. 2009. Spatial ecology of European badger (*Meles meles*) in Mediterranean habitats of the North-Eastern Iberian Peninsula II: Habitat selection. *Vie et Milieu* 59: 273–246.
- Mouches A. 1981. *Éco-éthologie du blaireau européen Meles meles L.: stratégies d'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires*. Tesis doctoral, Université de Rennes I, Rennes.
- Mulder JL. 1990. The stoat *Mustela erminea* in the Dutch dune region, its local extinction, and possible cause: the arrival of the red fox *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33: 1–21.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, Lara J, González LM. 2008. Evaluation of cage-traps and cable restraint devices to capture red foxes in Spain. *Journal of Wildlife Management* 72: 830–836.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, González LM, Aranda A, Fernández M, Alves C. 2010. Traditional and new cable restraint systems to capture fox in



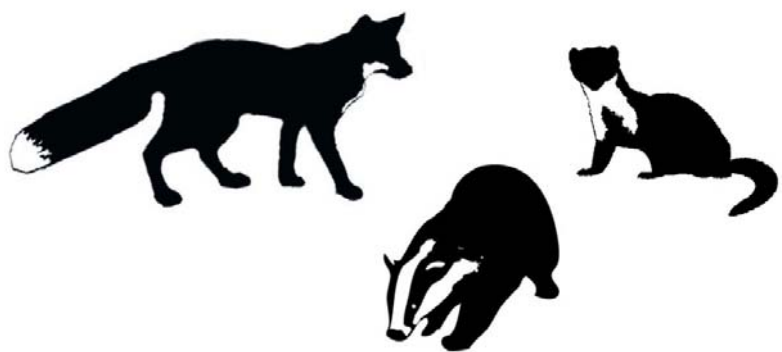
- central Spain. *Journal of Wildlife Management* 74: 181–187.
- Neal E, Cheeseman C. 1996. *Badgers*. T and A.D. Poyser, London.
- Padial JM, Ávila E, Gil-Sánchez JM. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology* 67: 137–146.
- Paquet PC. 1992. Prey use strategies of sympatric wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Mammalogy* 73: 337–343.
- Palomares F, Caro TM. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492–508.
- Pascual R. 2004. *Flora del Montsant. vol 1 i 2*. Rafael Dalmau Editor, Barcelona.
- Proulx G, Barret MW. 1990. Assessment of power snares to effectively kill red fox. *Wildlife Society Bulletin* 18: 27 – 30.
- Reig S. 2007. *Martes foina* (Erxleben, 1777). Garduña. A: *Atlas y libro rojo de los mamíferos de España* (Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, eds.). pp. 305–307. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Reynolds JC, Goddard HN, Brockless MH. 1993. The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in Southern England. *Gibier Faune Sauvage* 10: 319–334.
- Revilla E, Palomares F, Fernández N. 2001. Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area. *Journal of Zoology* 255: 291–299.
- Revilla E, Casanovas JG, Virgós E. 2007. *Meles meles* (Linnaeus, 1758). Tejón. A: *Atlas y libro rojo de los mamíferos de España* (Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, eds.). pp. 308–311. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Rosalino LM, Santos-Reis M. 2001. Fruits and mesocarnivores in Mediterranean Europe. A: *Middle-sized carnivores in agricultural landscapes* (Rosalino LM, Gheler-Costa G, eds.). pp. 69–82. Nova Science Publishers, New York.
- Rosalino LM, Loureiro F, Macdonald DW, Santos-Reis M. 2005. Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms. *Mammalian Biology* 70: 12–23.
- Rosenzweig ML. 1966. Community structure in sympatric carnivora. *Journal of Mammalogy* 47: 602–612.
- Sargeant AB, Allen SH, Hastings JO. 1987. Spatial relations between sympatric coyotes and red foxes in North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 51: 285–293.
- Scheinin S, Yom-Tov Y, Motro U, Geffen E. 2006. Behavioural responses of red foxes to an increase in the presence of golden jackals: a field experiment. *Animal Behaviour* 7: 577–584.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27–39.
- Sillero-Zubiri C, 2009. Family Canidae (dogs). A: *Handbook of the mammals of the world. Vol. 1. Carnivores* (Wilson DE, Mittermeier RA, eds). pp. 352–446. Lynx Edicions, Barcelona.
- Stephens DW, Krebs JR. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Theberge JB, Wedeles CHR. 1989. Prey selection and habitat partitioning in sympatric coyotes and red fox populations, southwest Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1285–1290.
- Thurber JM, Peterson RO, Woolington JD, Vucetich JA. 1992. Coyote coexistence with wolves in the Kenai Peninsula, alaska. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2494–2498.
- Travaini A. 1994. *Demografía de la población de zorros (Vulpes vulpes) del Parque Nacional de Doñana*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Trewby ID, Wilson GJ, Delahay RJ, Walker N, Young R, Davidson J, Cheeseman C, Robertson PA, Gorman ML, McDonald RA. 2008. Experimental evidence of competitive release in sympatric carnivores. *Biology Letters* 4: 170 – 172.
- Verdade LM, Rosalino LM, Gheler-Costa C, Pedrosa NM, Lyra-Jorge MC. 2011. Adaptation of mesocarnivores (Mammalia: Carnivora) to agricultural landscapes in Mediterranean Europe and southeastern Brazil: a trophic perspective. A: *Middle-sized carnivores in agricultural landscapes* (Rosalino LM, Gheler-Costa C, eds.). pp. 1–38. Nova Science Publishers, New York.
- 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, Casanovas JG. 1998. Distribution patterns of the stone marten (*Martes foina* Erxleben, 1777) in Mediterranean mountains of central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63: 193–199.
- Virgós E, García FJ. 2002. Patch occupancy by stone martens *Martes foina* in fragmented landscapes of central Spain: The role of fragment size, isolation and habitat structure. *Acta Oecologica* 23: 231–237.
- Virgós E, Travaini A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475–3486.
- Virgós E, Revilla E, Mangas JG. 2005. Factores que determinan la distribución y abundancia del tejón (*Meles meles*) a escala regional. A: *Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos* (Virgós E, Revilla E, Mangas JG, Domingo-Roura X, eds.). pp. 149–172. SECEM, Málaga.
- Virgós E, Lozano J, Mangas JG. 2010. El debate sobre el control de los depredadores. *Quercus* 292: 80–81.
- West-Eberhard MJ. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249–278.
- Woodroffe R, Macdonald DW. 2000. Helpers provide no detectable benefits in European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 250: 113–119.



6. CONCLUSIONS



6. CONCLUSIONS GENERALS

1.– En la Serra de Montsant, l'assemblatge de la comunitat de mesocarnívors s'explica per la complementarietat en les dimensions de major interès del nínxol ecològic: l'espai, el temps i l'alimentació, i en el comportament de resposta pel que fa a l'elusió al competidor superior.

2.– La disponibilitat de recursos tròfics condiona el comportament en la resta de dimensions. Amb abundant recurs d'origen vegetal a l'estiu, els solapaments en l'alimentació i en l'ús del temps són elevats, i l'elusió temporal al competidor superior permet la utilització conjunta de les parcel·les. A la tardor, amb menys fruits i llavors, el manteniment del solapament alimentari i la utilització conjunta de les parcel·les s'explica per la reducció en el solapament de l'activitat i en el manteniment de l'elusió al competidor superior. Durant l'hivern i primavera, la substitució parcial del recurs d'origen vegetal comporta la diversificació en les estratègies de recerca d'aliment, i, en conseqüència, la reducció en el solapament alimentari i en l'ús conjunt de les parcel·les.

3.– Els comportaments de resposta són compatibles amb l'estructura jeràrquica dels mesocarnívors, teixó : guineu : fagina. El teixó manté les parcel·les de conreu, els recursos de més fàcil accés i no mostra indicis d'elusió vers els altres mesocarnívors. Per contra, la guineu i la fagina desplacen de forma més significativa el comportament alimentari i mostren un comportament d'elusió vers el competidor superior.

4.– En el passat, a la província de Tarragona, el control de depredadors es va dur a terme amb intensitat de control moderada i una estructura d'extracció intermèdia (15% caixes trampa i 85% llaços amb topall, a més de l'ús incontrolat de paranys de subjecció corporal per part de furtius).

5.– Amb experimentació virtual, el model de competència de Lotka-Volterra, al qual s'han incorporat els factors extracció i immigració, ha permès predir els efectes del control de depredadors en múltiples escenaris. El model desenvolupat ha posat a l'abast dels gestors una eina útil per entendre millor els mecanismes que determinen els canvis en la composició i la estructura de la comunitat i avaluar l'eficàcia de les possibles accions de maneig.



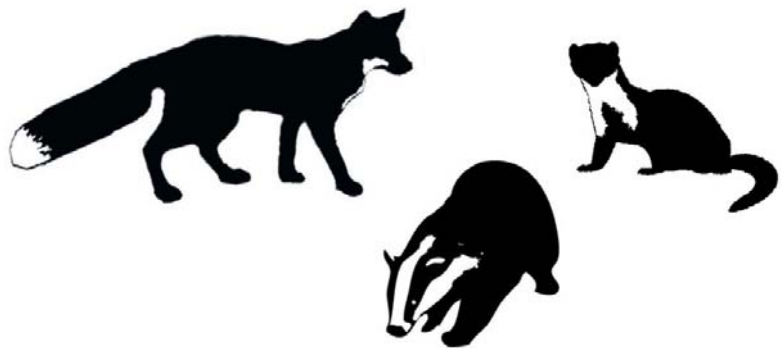
6.– A la Serra de Montsant, les dades observacionals estan en concordança amb les prediccions del model. Amb intensitat de control moderada i estructura d'extracció intermèdia, el teixó i la fagina van reduir notablement les poblacions, mentre que la població de la guineu va augmentar lleugerament.

7.– A la Serra de Montsant s'ha avaluat el procés de recuperació i de regressió de les espècies després de produir-se el control de depredadors. L'evolució de la freqüència d'ocurrència en un període de tres anys ha posat de manifest que el teixó recupera en primera instància les parcel·les de conreu, seguidament les parcel·les de matollar i per últim el bosc. La fagina, recupera primer les parcel·les de bosc, i després les de matollar i de conreu. Per contra, la guineu es manté a les parcel·les de matollar i retrocedeix lleugerament a les de bosc i de conreu. Les preferències observades s'han relacionat amb la capacitat de satisfer les necessitats bàsiques d'alimentació, protecció i equilibri amb les altres espècies gremials.



7. ANNEX

ARTICLES PUBLICATS





Original Investigation

Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: An integrated study based on camera trapping and diet

J. Barrull^{a,*}, I. Mate^a, J. Ruiz-Olmo^b, J.G. Casanovas^c, J. Gosàlbez^a, M. Salicrú^d

^a Department of Animal Biology, Faculty of Biology, University of Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona, Spain

^b General Directorate of Natural Environment and Biodiversity, Department of Agriculture, Livestock, Fisheries, Nourishment and Natural Environment, Generalitat of Catalonia, Doctor Roux 80, 08017 Barcelona, Spain

^c Hydrobiology and Game, Superior Technical School of Forestry Engineers, Polytechnic University of Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain

^d Department of Statistics, Faculty of Biology, University of Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 4 January 2013

Accepted 26 November 2013

by Adam John Munn.

Available online 4 December 2013

Keywords:

Martes foina

Meles meles

Vulpes vulpes

Carnivore assemblage

Coexistence mechanisms

ABSTRACT

To promote management and conservation, it is useful to identify the factors that determine species distribution and to understand the mechanisms that regulate the organization of species assemblages or influence the dynamics of communities. Using information provided by 842 camera-trap photos and 8175 scats, we studied the factors that favour the coexistence of European badgers (*Meles meles*), red foxes (*Vulpes vulpes*) and stone martens (*Martes foina*) in a Mediterranean, agroforestry environment in the Iberian Peninsula. With extensive, simultaneous occupation of the space, and simultaneous activity during a broad time period (basically nocturnal and crepuscular activity patterns), the carnivores displayed different strategies depending on the availability of resources. In summer when plant resources were abundant and easy to access, there was a high overlap in patterns of diet and activity, and the temporal avoidance of the superior competitor allowed joint use of the same plots. In autumn, when there were fewer resources (although still sufficient) that were harder to access, the maintenance of food overlap was compensated for by avoidance and a reduction in overlapping activity. In winter and spring, the differentiation in response behaviour was evident in the partial substitution of plant resources.

Differentiation in niche dimensions has been linked to complementarity, the differential needs and capacities of each species, and their biology. Differentiation in response behaviour was compatible with the hierarchical structure of the carnivores: European badger; red fox; stone marten. Knowledge of these factors and mechanisms increases our understanding and can help in the prediction of responses to disturbances. Consequently, it helps to improve management and conservation actions.

© 2013 Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde. Published by Elsevier GmbH. All rights reserved.

Introduction

Recognizing the factors that determine species distribution and understanding the mechanisms that regulate assemblage organization or influence the dynamics of communities is of interest for conservation and management (Johnson et al., 2001; Woodroffe, 2001). Knowledge of these factors and mechanisms can help establish the origin of communities, predict response to disturbances and set the thresholds of changes that may cause irreversible transitions or degradation (Creel et al., 2001). In terms of the organization,

interest is usually focused on the role of resource use by individuals (that is associated with the niche) and on assessing the existence, importance, extent, transience and contingency of interactions (Schoener, 2009; Brashares et al., 2010).

In a first approach, coexistence is associated with niche differentiation when populations are at high density and resources are limited. This classic niche theory approach predicts that two sufficiently similar species cannot coexist stably, due to the process of competitive exclusion (MacArthur and Levins, 1967). However, the reality is often more complex and the results of competition may be manifested through the coexistence of the two species that avoid overlap by changing the volume of the ecological space previously assigned to each (Chesson, 2000; Chase and Leibold, 2003). Competitive interactions, which are usually asymmetric, cause a reduction in resource levels, affect both species and, ultimately, can prevent access to the resource by an individual competitor (Amarasekare, 2009). Thus, structure and coexistence must be

* Corresponding author. Tel.: +34 934021451; fax: +34 934034426.

E-mail addresses: jbarrull@ub.edu, jbarrull.carnivores@gmail.com

(J. Barrull), isabel.mate@ub.edu (I. Mate), ajruiol@gencat.cat (J. Ruiz-Olmo), jgonzalez@biodesma.com (J.G. Casanovas), jgosalbez@ub.edu (J. Gosàlbez), msalicru@ub.edu (M. Salicrú).



explained by the separation of resource use and by differentiation in response behaviour when the same resources are used (Verdade et al., 2011). To provide satisfactory overall results, at least four of the dimensions that are associated with an ecological niche must be considered: natural enemies, space, time and resources (Chesson, 2000).

Within a framework of multidirectional interactions, in the present study we aimed to analyse some factors that influence the intraguild structure that regulates these relationships, in order to gain an understanding of the coexistence dynamics in a community of three carnivore species in a Mediterranean environment: European badger *Meles meles* L., 1758, red fox *Vulpes vulpes* L., 1758 and stone marten *Martes foina* Erxleben, 1777. Regarding the first niche dimension, large natural predators of red foxes, stone martens and European badgers disappeared from the study area centuries ago. Therefore, the wolf *Canis lupus* L., 1758, the brown bear *Ursus arctos* L., 1758, and the Eurasian lynx *Lynx lynx* (L., 1758) were not considered in the intraguild structure (Ruiz-Olmo, 1988). However, European badgers, red foxes, and stone martens currently coexist, and share the remaining niche dimensions.

For these shared niche dimensions, we carried out an integrated study in which we contrasted the behaviour of the three species in the following areas: (i) occupation of space and simultaneity of use, (ii) diet and trophic niche overlap, (iii) daily activity time pattern and the overlapping of activity curves, and (iv) avoidance effects at species level. For the study area, we hypothesized that when a space is occupied simultaneously, coexistence is explained by partial niche differentiation (food and time) and interspecific avoidance effects. In the food dimension, we focused on the observation of differential exploitation responses when the main resource was scarce. In the time dimension (activity), we were interested in determining whether there were differences in amplitude, intensity, or a combination of the two. We also expected niche separation and differentiation in response behaviour to be compatible with the hierarchical structure of the carnivores (European badger: red fox: stone marten) (Lindström et al., 1995; Padial et al., 2002; Macdonald et al., 2004).

Material and methods

Study area

The study was carried out in an environment that combines agricultural and non-agricultural land in the Serra de Montsant Natural Park and its area of influence (NPSM). The area lies in the region of Catalonia (NE Iberian Peninsula) (41°12'–41°22' N, 0°41'–0°56' E) and covers approximately 22,100 ha. Its steep relief is formed by Oligocene conglomerates, with a maximum height of 1163 m. The hydrography is dominated almost exclusively by the Montsant and Siurana Rivers. A Mediterranean climate predominates, with an annual mean temperature of 11–14°C and annual rainfall of 450–600 mm. The vegetation is typically Mediterranean, but with sub-Mediterranean and Euro-Siberian influences in some sections. The native vegetation was altered a long time ago and the area is now very heterogeneous. It is characterized by a mosaic pattern of patches of forest (Aleppo pine *Pinus halepensis* Mille and holm oak *Quercus ilex* L.) (37.4% of total surface), interspersed with Mediterranean scrubland (34.3%) dominated by kermes oak (*Quercus coccifera* L.), tree heath (*Erica arborea* L.), mastic (*Pistacia lentiscus* L.) and *Genista* sp., with permanent crops (21.9%) dominated by groves of hazel, almond, olive and fruit trees, and especially vineyards. The area includes streams and reservoirs (0.4%), riparian vegetation (3.8%) and an extensive network of paths and tracks, disused crop fields and residential areas (2.2%). The area supports a large animal population, with a considerable diversity of species that are of high

conservation interest. Carnivorous mammals reported in the study area include the following species: red fox, stone marten, European badger, weasel *Mustela nivalis* L., 1766, polecat *Mustela putorius* L., 1758, American mink *Neovison vison* (Schreber, 1777), European otter *Lutra lutra* (L., 1758), small-spotted genet *Genetta genetta* (L., 1758), and European wildcat *Felis silvestris* Schreber, 1775 (Barrull and Mate, 2007a; Mate and Barrull, 2010).

Camera trapping

From autumn 2006 to summer 2007, species activity was recorded using camera traps. This non-invasive technique has been used successfully to gather information about elusive and nocturnal carnivore species (Kays and Slauson, 2008). To ensure uniform coverage of the survey area, sample stations were distributed following the criteria described by Long and Zielinski (2008): 75 sample stations were placed in accessible sites near vertices of square sample units (1 km × 1 km) according to a grid overlaid on the study area (Fig. 1). During the study, five Bushnell Trail Scout 2.1 MP digital cameras, remotely triggered by an infrared sensor, recorded animal activity. To ensure that the samples were representative across the whole area and throughout the time period of the observations, and to avoid possible dependency between observations at adjacent sample stations, 5 non-adjacent vertices were selected at random, without repeating a location (a total of 15 subgroups of 5 places). To ensure the representativeness of the sample for the total area within the NPSM, and to observe the species present in the grid cells, every subgroup of cameras operated for fifteen consecutive days.

Each camera was placed along one of the main paths of the species that were studied (Libois and Waechter, 1991; Cavallini, 1994; Virgós, 2001; Webbon et al., 2004). Carnivores roaming in the area were assumed to be captured reliably on the same day by cameras located both along and off the paths (Rabinowitz and Nottingham, 1986; Maffei et al., 2004; Harmsen, 2006). Cameras were placed at appropriate sites at a height of 30–50 cm, and were programmed to record the date and time in Coordinated Universal Time (UTC) for every image taken. When the camera stations had been set up, the camera was focused and the location was baited with canned sardines in oil. In this study, the identification of individual badgers, foxes and martens was not attempted due to the regularity of their fur patterning, although this was possible under certain circumstances (injuries, marks and spots). Therefore, pictures separated by a time interval of at least an hour were assumed to be different events (Lucherini et al., 2009). Other mammal species in the area were assumed not to affect or to affect equally the frequency of detection of the three species assessed in this study.

Diet composition

The diet composition, expressed as the percentage of biomass consumed in each food category, was evaluated using the remains of undigested food present in scats. Although a source of bias is false identification of faeces (Davison et al., 2002), the use of genetic identification has shown that experienced surveyors can achieve a misidentification rate of less than 5% of faecal samples randomly collected in the field (Güthlin et al., 2012). The main advantage of this method, which is widely used in the case of carnivores, is that it yields considerable data without capturing or handling animals (Litvaitis, 2000). We selected 60 paths that were 1 km long and approximately 4 m wide and evenly represented the habitat types. Each path was separated from the next by at least one kilometre to avoid or minimize potential problems of spatially dependent data. Scats were collected from each path in each season (autumn, winter, spring and summer) every year from September 2008 to



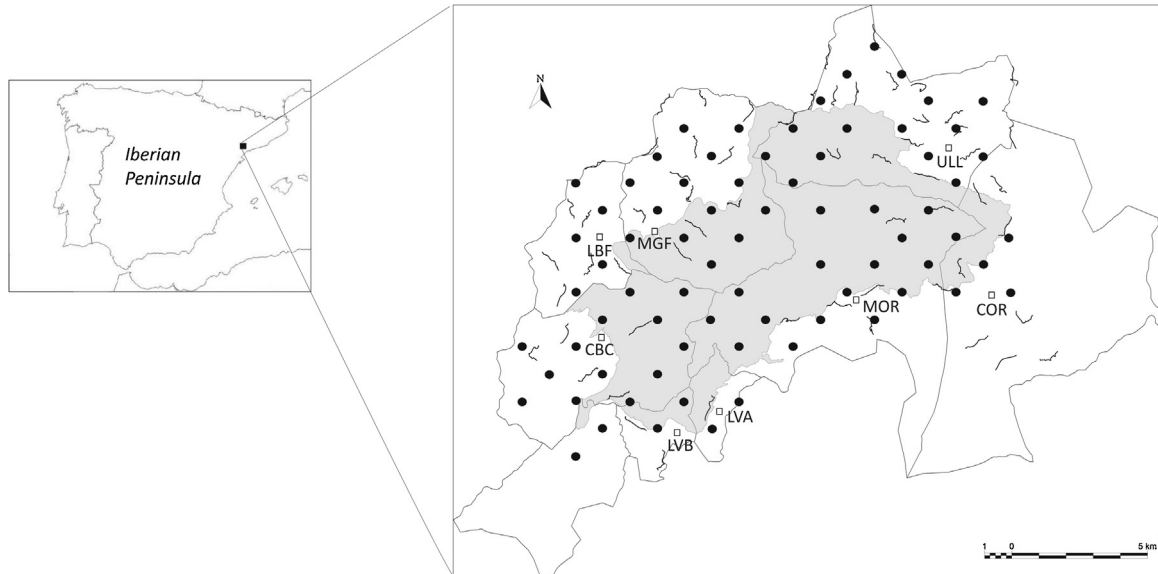


Fig. 1. Location of the Serra de Montsant Natural Park (light grey shading) and its area of influence (white areas) in the northeast of the Iberian Peninsula. The thin black lines indicate the boundaries of municipalities and the thick black lines indicate scat deposition paths. The black dots indicate camera trapping stations. The white squares indicate villages: MOR (La Morera de Montsant), LVA (La Vilella Alta), LVB (La Vilella Baixa), CBC (Cabacés), LBF (La Bisbal de Falset), MGF (Margalef), ULL (Ulldemolins) and COR (Cornudella de Montsant).

August 2011 (720 paths in total). In order to ensure the homogeneity and repeatability of the sampling, trails were followed at the same walking speed by the same two surveyors, and scats were cleared from all the paths two weeks before data collection. Two weeks is considered the maximum survival time before unprotected middle-sized carnivore scats may be lost due to inclement weather (Webbon et al., 2004). Scats from different species were identified by shape, size and location (Bang and Dahlström, 2007; Jędrzejewski and Sidorovich, 2010). Cylindrical and pooled scats (10–15 cm long and 2–3 cm wide), sometimes fragmented or amorphous loose mass, and scats left in oblong pits (latrines) were assigned to European badger; a single scat in the shape of a cylinder (8–10 cm long and 1.5–2 cm wide) with a pointed tip and divided into 2–3 fragments was assigned to red fox; a single scat (though sometime grouped) with a uniform tubular appearance (8–10 cm long and 1–1.2 cm wide), usually with a curved shape and tapered at one end, was assigned to stone marten. This characterization was used to discriminate the faeces by species and distinguish them from those of other carnivores present in the NPSM. Exceptionally, when the identification of a particular scat was uncertain, the scat was not included.

Scat contents were analysed according to the method proposed by Barrientos and Virgós (2006). After soaking the scats in water for 24 h, they were broken down and the solid remains were graded by size using a water jet and a sieve (0.5 mm mesh). Food remains were identified by reference to material from the surveyors' own reference collections (seeds, feathers, skulls and bones) and the literature (Teerink, 1991; Roberts, 1995; Harde and Severa, 1998; Olmo, 2006; Barrull et al., 2007; Fraigneau, 2007). Single characteristics (e.g. skulls, teeth, beaks, elytra, extremities or seeds) were used to determine the food source. To describe the diet composition, the identified remains were grouped into 7 food categories: (1) fruit/seeds, (2) invertebrates, (3) amphibians/reptiles, (4) birds, (5) small mammals, (6) rabbits, and (7) carrion/waste. The biomass associated with each type of prey in each food category was estimated using the mean of the weights from the data pertaining to thirty individual units previously collected in the study area. When large prey or carrion was present, we assigned the maximum biomass that is consumed on average in a single intake to these categories: 250 g, 300 g and 150 g for European badger, red fox and

stone marten, respectively (Henry et al., 1988; Libois and Waechter, 1991; Barrull and Mate, 2007b). As potential competition considered in biomass terms could be different from the real situation in nature, the biomass of each food category was converted to an energy value by applying mean value coefficients from the literature (fruit/seeds 60 kcal/100 g, invertebrates 424 kcal/100 g, amphibians/reptiles 144 kcal/100 g, birds 213 kcal/100 g, small mammals 203 kcal/100 g, rabbits 133 kcal/100 g, and carrion/waste 213 kcal/100 g) (White, 1988; Frye, 1991; Dierenfeld et al., 2002).

Statistical treatment

To characterize the relative abundance and occupancy of the species in the home range area, the relative frequencies of occurrence were determined by grouping species and sample station/species. With the values obtained for presence/absence from the sample stations, the Sorensen similarity index (Ss) (Sorensen, 1948) was calculated:

$$Ss_{i,j} = \frac{2a_{ij}}{2a_{ij} + b_{ij} + c_{ij}}$$

where a_{ij} represents the number of sample stations with the simultaneous presence of two species i and j , and b_{ij} and c_{ij} are the number of sample stations with the presence of only one species. This index varied between 0 (simultaneous non-occupancy of the area) and 1 (maximum simultaneous occupancy).

The contrast effect of species (European badger, red fox and stone marten), season (autumn, winter, spring and summer) and years (2008–2009, 2009–2010 and 2010–2011) on the diet was evaluated by considering a general linear model with interaction of the three factors. For the multivariate response (relative frequency of biomass and relative frequency of energy in the seven food categories), the MANOVA model (resolved with Wilks' Lambda statistic with an Anscombe transformation to the variable response, to ensure compliance with the conditions of regularity) was used to identify significant factors and interactions. For each food category, the ANOVA model was used to determine the differential importance of dietary components in each species/station. The trophic niche overlap was obtained by calculating the complementary



distances between the species' trophic category histograms (Schoener, 1970):

$$DO_{i,j} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{c=1}^7 |dfr_i(c) - dfr_j(c)|$$

where $dfr_i(c)$ and $dfr_j(c)$ are the relative frequency of biomass or energy of species i and j (or between years i and j) in food categories c ($c = 1, \dots, 7$). This index also varied between 0 (no overlap) and 1 (total overlap).

The daily activity time pattern for the species was obtained by considering the relative frequency of occurrence per species/hour (taking the time of the initial capture as reference): $afr_i(h)$ (relative frequency of occurrence of species i in hour of time h ($h = 1, \dots, 24$)). The homogeneity of patterns of annual and seasonal activity was assessed using the chi-square test. The shape of activity pattern was obtained with Hartigan's dip test for unimodality. In parallel to the equation used for diet, the overlap between the curves of activity (activity patterns, AO) was obtained from the following expression:

$$AO_{i,j} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{h=1}^{24} |afr_i(h) - afr_j(h)|$$

This index varied between 0 (no similarity of activity patterns) and 1 (maximum similarity of activity patterns). The accuracy of estimations of overlaps in activity and in the occupation of space was obtained by resampling methods using the statistical software R version 2.15.1. Specifically, we obtained 95% bootstrap confidence intervals with 10,000 replicates for the overlap indicators: (a) we generated 20,000 values using a multinomial distribution, 10,000 centred on the use of space or the activity in the first species and 10,000 centred on the use of space or the activity in the second species; (b) we reproduced 10,000 times the overlap indicator in the use of space or activity for each of the paired replica, (c) we ordered (from smallest to largest) 10,000 values reproducing the indicator overlap; and (d) the lower and upper limits of the confidence interval were associated with the value placed on the 250 and 9,750 positions, and consequently, the length of the confidence interval centred on the mean was obtained for the difference in the above positions. We considered the information provided from three years' replica, to get an accurate estimation of diet overlapping. In particular, the length of the confidence interval was evaluated at $\pm 1.96 \sigma_{\text{overlap}}$.

Avoidance between two species has been associated with variation in the mean time between consecutive captures (the difference between the initial time of the event and the final time of the previous event), due to the effects of the presence or the scent path of the predecessor species. Accordingly, the behaviour of one species was considered compatible with that of an inferior/superior competitor in the following case: the meantime between consecutive captures was significantly superior/inferior when the species appeared second to that obtained when the species appeared first. The estimation and accuracy of the mean time between captures through cross-comparison (appearing first and appearing second) was based on a consideration of confidence intervals, and the Student's t -test was used to calculate the significance of the differences. To minimize the effect of extreme values that do not explain interference (family associations, daytime rest, human activity distortions, etc.), robust estimates of the mean and standard deviation were considered. Following the criteria reported in Lenth (1989) and Salicrú et al. (2011), the median was used to estimate the mean, and the standard deviation was obtained using the following expression: $\text{med}_i\{|t_i - \text{med}\{t_1, t_2, \dots, t_n\}|\} / 0.675$, where $\text{med}\{t_1, t_2, \dots, t_n\}$ is the median of the time intervals t_1, t_2, \dots, t_n . A reduction in the intensity of a trace over time (by presence) may be related in part to the mean time between passing animals being little affected when there are few contacts (due to a density effect, amongst others). For this reason, we also compared the percentage of the low

mean times between passing animals (under 60 min) among captures by cross-comparison (animal appearing first and appearing second). Values were compared using the percentage test Z (the percentage distribution approach to normal distribution). We consider that 60 min is the mean time that a medium-sized carnivore scent trail can endure in the environment (Macdonald, 1987), be detected by another medium-sized carnivore and have an intimidating effect or not.

Results

Space occupancy was quantified in 842 different events: 177 (autumn 41 captures, winter 36, spring 49, summer 51) European badgers; 423 (autumn 67 captures, winter 74, spring 134, summer 148) red foxes; 243 (autumn 48 captures, winter 55, spring 58, summer 82) stone martens. In addition, other non-target carnivores were observed: 73 small-spotted genet; 31 domestic cats and 20 dogs. The results revealed that at least one species appeared at 70 of the 75 sample stations ($93 \pm 5.5\%$): all three species appeared at 57 sample stations ($76 \pm 9.5\%$), red foxes and stone martens appeared at 12 sample stations ($16 \pm 8\%$), and stone martens and badgers appeared at 1 sample station ($1 \pm 2.5\%$). The relative frequency of European badgers, red foxes and stone martens (which was associated with relative abundance) was adjusted to the percentages 21%, 50% and 29%, respectively. Extensive and simultaneous occurrence in the area was further demonstrated using Sorensen's similarity index: $Ss_{\text{badger,fox}} = 0.90 \pm 0.06$; $Ss_{\text{badger,marten}} = 0.91 \pm 0.05$; and $Ss_{\text{fox,marten}} = 0.99 \pm 0.01$. The analysis of 8,175 scats collected and identified along the trails showed that on 95% of paths (57 out of 60) tracks of the three species were found in at least one sampling, and on only 5% of paths (3 of 60) no signs of European badger were found.

In relation to diet, we identified and collected along the trails 1516 European badger scats (18.5%) (autumn 408 scats, winter 342, spring 415, summer 351); 4764 red fox scats (58.3%) (autumn 1107 scats, winter 1301, spring 1075, summer 1281); 1895 stone marten scats (23.2%) (autumn 408 scats, winter 477, spring 426, summer 584); and 107 scats were discarded as it was not possible to ensure correct identification. The results of the multivariate response model (MANOVA with Wilks' Lambda statistic) highlighted that the significance of differences in the consumption pattern of food categories by species ($p = 0.0000$ for biomass and energy), season ($p = 0.0000$ for biomass and energy), and year ($p = 0.0190$ for biomass and $p = 0.0218$ for energy), and the interaction season-species showed a significant difference ($p = 0.0000$ for biomass and $p = 0.0001$ for energy). In winter and spring, a smaller overlap occurred in the pairs European badger-red fox and European badger-stone marten, and in summer and autumn the largest overlap occurred in the pair red fox-stone marten. In terms of mean overlap, the pair red fox-stone marten had less overlap than the other two (Table 1).

In terms of energy, the individual analysis of each food category (ANOVA) revealed that European badger, red fox and stone marten had differential consumption in all categories. For fruit/seeds ($p = 0.0000$), contrast pairs revealed differences in European badger-red fox and European badger-stone marten. For invertebrates ($p = 0.0000$), differences were observed among pairs of European badger-red fox and European badger-stone marten. For amphibians/reptiles ($p = 0.0001$) and carrion/waste ($p = 0.0005$), differences were observed among pairs of European badger-red fox and red fox-stone marten. For birds ($p = 0.0000$), small mammals ($p = 0.0000$) and rabbits ($p = 0.0000$), differences were observed in three pairs. According to mean annual consumption, the diets were mainly comprised of the following: European badger: fruits/seeds (44.4%), invertebrates (28.0%) and carrion (19.3%); red fox: carrion



Table 1
Percentage of diet overlapping in biomass (energy) for pairs of species (100-DO_{ij}) with 95% precision (Mm = European badger, Vv = red fox, Mf = stone marten).

	Autumn	Winter	Spring	Summer	Annual
Vv–Mf	80.7 ± 18.2 (76.2 ± 18.7)	64.8 ± 10.4 (60.4 ± 7.2)	53.5 ± 5.6 (53.2 ± 5.9)	86.5 ± 5.6 (78.5 ± 9.0)	71.4 ± 8.5 (67.1 ± 7.7)
Mm–Vv	62.0 ± 20.0 (47.9 ± 9.6)	49.3 ± 8.7 (46.1 ± 13.2)	28 ± 13.1 (35.6 ± 20.1)	71.1 ± 4.9 (52.4 ± 5.4)	52.6 ± 7.7 (45.5 ± 4.2)
Mm–Mf	61.6 ± 10.8 (46.0 ± 10.4)	42.8 ± 3.5 (31.7 ± 2.7)	28.4 ± 10.0 (32.3 ± 10.7)	68.7 ± 6.4 (50.9 ± 5.3)	50.4 ± 5.2 (40.2 ± 5.3)

(31.8%), small mammals (25.1%), fruits/seeds (17.6%) and rabbits (14.5%); stone marten: small mammals (35.6%), birds (19.8%) and fruits/seeds (17.1%) (Fig. 2). The food pattern was highly stable over time: the mean overlaps in diet by species were evaluated at 86.85% in European badger, 81.09% in red fox and 85.07% in stone marten.

In the annual period, the daily activity pattern recorded by camera trapping revealed a large overlap in the activity times of the three species. European badgers were the least active, with movement recorded between 19:00 and 10:00, and 92% of their activity concentrated between 20:00 and 6:00. Red fox was the most active species, with movement throughout the day and 89% of their activity concentrated between 19:00 and 8:00. Stone martens were less active, with movement between 17:00 and 10:00, and 91% of their activity concentrated between 19:00 and 6:00.

With similar activity at times, the chi-square test revealed significant differences in the patterns of activity at annual ($p=0.0000$) and seasonal (autumn $p=0.0117$, winter $p=0.0124$, spring $p=0.0025$, and summer $p=0.0261$) levels. The smallest overlap in activity intensity occurred during autumn for the pairs European badger–red fox and red fox–stone marten and the highest during summer for the pairs European badger–stone marten and red fox–stone marten. The pair European badger–stone marten had a higher mean overlap than the other two pairs (Table 2).

The Hartigan’s dip test for unimodality and an analysis of the activity graphics by species/hour showed the different behaviour

of the species’ activity intensity. European badger showed a continuous and unimodal activity pattern from summer ($p=0.1821$) to autumn ($p=0.0799$), whereas from winter ($p=0.0421$) to spring ($p=0.0094$) there was a displacement of the activity intensity. Red fox exhibited a continuous and bimodal pattern of activity over the course of the year (autumn $p=0.0017$; winter $p=0.0419$; spring $p=0.0046$; and summer $p=0.0013$). Stone marten exhibited a continuous and unimodal pattern of activity from autumn ($p=0.1521$) to winter ($p=0.0805$), whereas from spring ($p=0.0082$) to summer ($p=0.0056$) there was a displacement of activity intensity. European badger activity decreased between 1:00 and 4:00 during winter, and between 23:00 and 1:00 during spring. Red fox activity decreased between 2:00 and 5:00 during autumn and winter, whereas from spring to summer there was an extension of the activity time and irregular behaviour that occurred in phases of higher and lower intensity. During the spring, stone marten activity decreased between 1:00 and 3:00, and during summer occasionally between 23:00 and 24:00 (Fig. 3).

Interspecific avoidance was associated with intervals in the cross-comparison of captures: 69 captures for European badger–red fox; 64 captures for red fox–European badger; 43 captures for European badger–stone marten; 54 captures for stone marten–European badger; 126 captures for red fox–stone marten; 140 captures for stone marten–red fox. The mean time intervals and the percentages of time intervals shorter than 60 min were

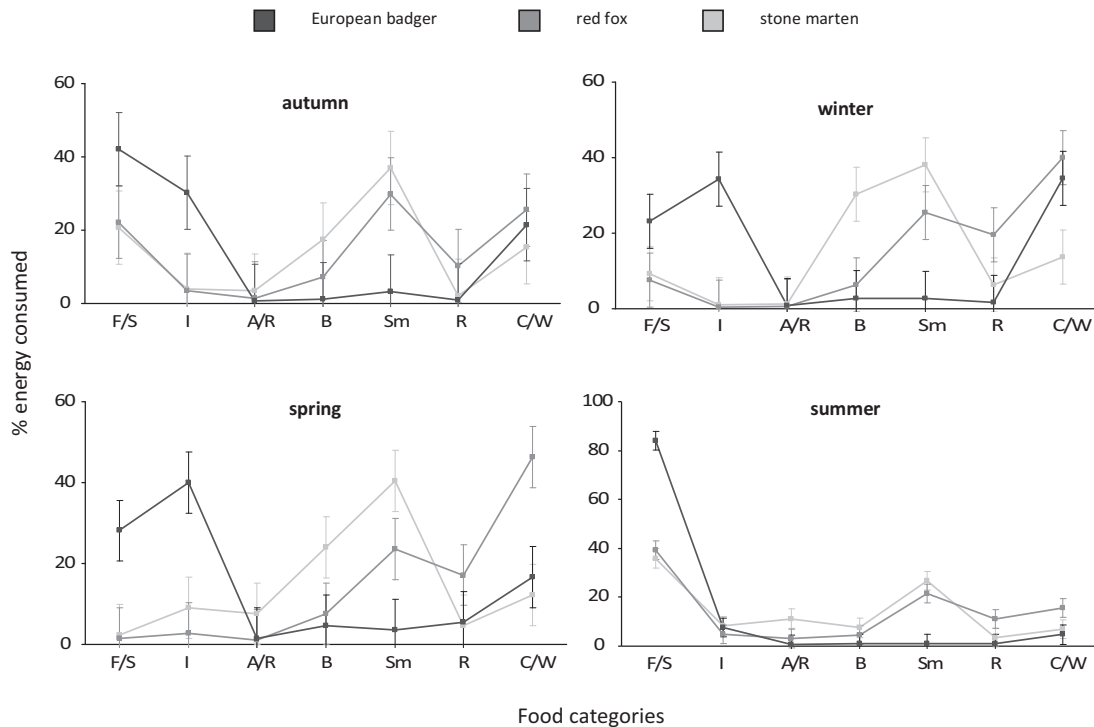
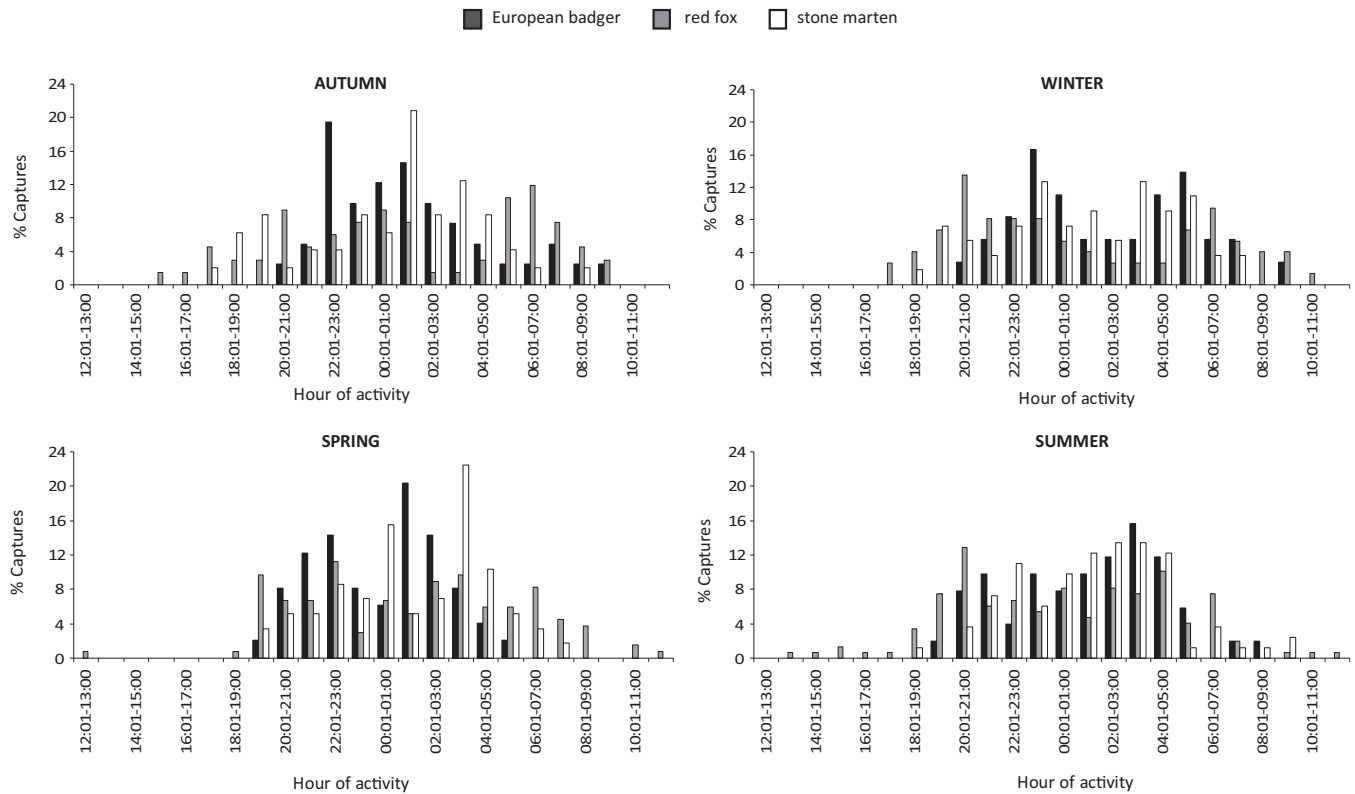


Fig. 2. Food patterns (with 95% confidence interval) by seasons for (*Meles meles*) European badger (black line), red fox (*Vulpes vulpes*) (dark gray line) and stone marten (*Martes foina*) (light gray line). The vertical axis represents the mean energy consumed (as a percentage) and the horizontal axis represents the food categories: F/S: fruit/seeds, I: invertebrates, A/R: amphibians/reptiles; B: birds; Sm: small mammals; R: rabbits; and C/W: carrion/waste.



Table 2Percentage of overlapping activity curves for pairs of species (100-AO_{ij}) with 95% precision (Mm = European badger, Vv = red fox, Mf = stone marten).

	Autumn	Winter	Spring	Summer	Annual
Vv–Mf	52.7 ± 13.1	64.7 ± 12.7	72.3 ± 11.6	69.1 ± 9.6	73.1 ± 6.5
Mm–Vv	57.1 ± 13.6	61.7 ± 13.4	64.1 ± 10.9	67.9 ± 10.9	71.5 ± 6.5
Mm–Mf	67.6 ± 14.5	77.5 ± 13.6	61.5 ± 14.7	78.2 ± 11.5	84.9 ± 7.2

**Fig. 3.** Frequency distribution of the hourly activity by seasons of European badgers (*Meles meles*), red foxes (*Vulpes vulpes*) and stone martens (*Martes foina*).

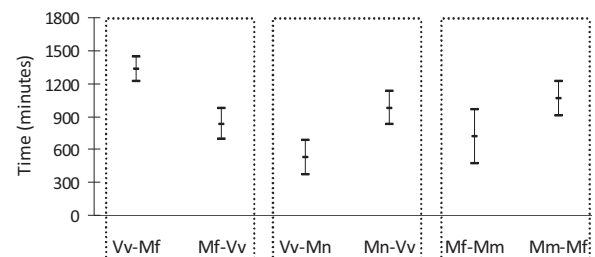
unequal when species were compared with each other (European badger–red fox $p=0.0016$ in the median test and $p=0.0026$ in the percentage test; European badger–stone marten $p=0.0387$ in the median test and $p=0.0002$ in the percentage test; and red fox–stone marten $p=0.0000$ in the median test and $p=0.0004$ in the percentage test). European badgers had a shorter mean time interval between their encounters with the other two carnivore species (red fox–European badger: 524 min and stone marten–European badger: 716 min), than the interval left by red fox and stone marten in the wake of the European badger (European badger–red fox: 975 min and European badger–stone marten: 1058 min). For time intervals lower than 60 min, the percentages was higher for the European badger (red fox–European badger: 10.9%, and stone marten–European badger: 18.5%) than those left in the wake of the European badger by the other carnivores (European badger–red fox: 0.0%, and European badger–stone marten: 0.0%). Similarly, the red fox behaved the same with regard to the stone marten in mean time interval stone marten–red fox: 830 min and red fox–stone marten: 1334 min), and in time intervals shorter than 60 min (stone marten–red fox: 11.4% and red fox–stone marten: 1.6%). The comparison of mean time intervals by species pairs is shown in Fig. 4.

Discussion

The results obtained in the NPSM suggest general spatial co-occurrence of the three species. The camera trap results showed the absence of the three species in locations that are not favourable

for carnivores and simultaneous occupation of the space in a high percentage of locations where species were observed. The complementary analysis with scats confirmed that stochastic causes (walking out of the scope of the camera trap, accidental death, low temporary density, the hunting effect, etc.) were responsible for the lack of detection of species in some of the favourable habitats. The co-occurrence observed in the NPSM has been described in other studies (Ozolins and Pilats, 1995; Virgós, 2001; Mangas et al., 2008; Beja et al., 2009).

European badger, red fox and stone marten largely shared the available food resources. The great overlap in summer and autumn can be explained by the interest of the three species in consuming

**Fig. 4.** Mean interspecific time intervals after cross-comparison of captures. The distribution of the time intervals is given for all six combinations of 1st capture to 2nd capture (Mm = European badger, Vv = red fox, Mf = stone marten). The bars represent 95% confidence intervals.

plant resources, which are highly abundant and easily accessible in these seasons (Rosalino and Santos-Reis, 2001). The differentiation in response behaviour is shown in the partial replacement of plant resources in seasons during which they are scarce and other resources are available, including carrion (remains from the hunting season), birds (migration), rabbits (incorporation of young specimens), small mammals (winter population recruitment) and insects (larval stages and the appearance of imagos). In winter and spring, the European badger eats mainly fruit/seeds, with the addition of invertebrates and carrion. In these seasons, the red fox replaces fruit/seeds with carrion and increases its consumption of small mammals and rabbits, and stone marten increases its consumption of birds and small mammals. Convergence in the diet when there are abundant resources and divergence when they are limited can be explained by: (i) changes in the availability of resources (Verdade et al., 2011); (ii) the capacity and differential ability of each predator (the burrowing habits of European badger promote the active search for invertebrates, the agility of the red fox and stone marten allows the capture of mammals, and the stone marten's climbing ability allows access to birds) (Biknevicius and Van Valkenburgh, 1996; Barrull and Mate, 2007b; Posluszny et al., 2007; Roper, 2010); (iii) the feeding strategy optimization of each species (McNab, 1989; Canova and Rosa 1993), which was especially evident in spring when cubs were being reared (López-Martín, 2006; Randa et al., 2009); and (iv) differences in needs that favour coexistence (Donadio and Buskirk, 2006; Barrientos and Virgós, 2006). Although patterns of consumption vary from one place to another, depending on the available resources, the behaviour observed in the NPSM is similar to that observed in other environments (Canova and Rosa 1993; Genovesi et al., 1996; Tuytens and Macdonald 2000; Posluszny et al., 2007).

With simultaneous activity within a broad time period, the use of time intensity presents differential behaviour. European badger shows a continuous and unimodal activity pattern in seasons when plant resources are more abundant (summer and autumn); however, the activity pattern shows peaks of activity temporarily displaced when plant resources are scarce (winter and spring). The breaking up of unimodality in the activity pattern is explained by the need to rest when long trips are made to get food (Mouches, 1981). Red fox presents an activity pattern with peaks of activity that are temporarily displaced in all seasons. Most authors agree that red foxes are primarily nocturnal during all seasons, with activity peaks at nightfall and sunrise, and a period of rest between the two peaks (Artois, 1989). This pace of activity has been observed in other species of canids (Johnson and Franklin, 1994; Lucherini et al., 2009). In general, it has been linked to innate physiological periodicity (Ables, 1969), to rhythms adapted to the activity of prey (Ables, 1975; Boitani and Vinditti, 1988), and the care of dependent offspring (Artois, 1989). Stone marten showed a continuous, unimodal activity pattern from autumn to winter, whereas from spring to summer the activity pattern displayed peaks of activity that were temporarily displaced. The breaking up of unimodality can be explained by caring for offspring (breastfeeding and breeding) in the seasons when the stone marten has this responsibility (Libois and Waechter, 1991). Temporal segregation and the differential intensity of activity are mechanisms that can be used by ecologically similar species to reduce or avoid competition, and accordingly to favour coexistence (Tokeshi, 1999; Kronfeld-Schor and Dayan, 2003). Although patterns of activity can vary from one place to another, due to differences in environmental conditions or the differential availability of resources (Posillico et al., 1995; Sillero-Zubiri, 2009; Roper, 2010), the results obtained in the NPSM are comparable with those of other studies with similar characteristics (Blanco, 1986; Ferrari, 1997; Genovesi et al., 1997).

Dissimilar time intervals between all the combinations of consecutive appearances of the predators suggest that stone martens avoided interaction when the odour paths from the other two predators were detected. Their smaller body size is presumably a disadvantage in aggressive encounters (Rosenzweig, 1966). In this respect, there is evidence of asymmetrical cases of aggressive interaction and intraguild predation by red foxes and European badgers on small mustelids (Mulder, 1990; Lindström et al., 1995; Palomares and Caro, 1999; Padial et al., 2002). Similarly, red foxes showed longer time intervals when preceded by European badgers, but not vice versa. Red foxes probably slow down their pace when they detect European badgers to avoid interaction. Interactions between European badgers and red foxes can be aggressive (Palomares and Caro, 1999), with the former species being dominant (Macdonald et al., 2004). In the NPSM, the results suggest complementarity in niche dimensions (Schoener, 1974) when available resources are scarce and that response behaviour is compatible with the hierarchical structure of the carnivores (European badger: red fox: stone marten). In summer, when there is a high overlap of diet and activity patterns, the temporal avoidance of the superior competitor enables simultaneous use of overlapping areas. In autumn, with fewer easily accessible resources (although still enough), avoidance and a reduction in species activity overlap enable the food overlap to be maintained. In winter and spring, red fox and stone marten reduce their use of plots occupied by European badger, and change their food interests. With seasonal variations in the availability of resources, the differences in responses behaviour favour niche separation (Verdade et al., 2011). The relationships observed in the overlap between red fox and stone marten (a superior competitor who has a higher food overlap), and between red fox and European badger are compatible with niche complementarity dimensions (diet and activity). In the seasonal sequence of autumn: winter: spring, the reduction in dietary overlap corresponds to an increase in the activity overlap. The inverse relationship in overlapping order is not only explained by niche complementarity. The pattern of activity is determined by more factors than the search for food, including: the physiology of the species or adaptation to the pace of prey. In addition, the temporal variation in the level of competition also affects the mechanisms of the actions that reduced it. The results suggest that the food dimension is more important than the activity dimension as (i) the means for the overlap in diet are lower than the means for the overlap in activity, and (ii) differences in the activity pattern are partially attributable to differences in diet. However, avoidance of the superior competitor minimizes conflict when the overlaps in the other dimensions are high. The organization and dynamics of the study populations are explained by non-linear models that integrate many components in a complex manner. Without reference to these models, the relationships revealed in this study contribute to understanding the factors and mechanisms that regulate and/or condition the intraguild structure. However, approaches that use trend models can predict changes in abundance when environmental conditions are modified or a foreign agent acts (Casanovas et al., 2012). In the past there was not enough knowledge about these relationships and unwise management decisions favoured hunting activity (Barrull et al., 2011). Nonselective control favours the red fox, which is the main consumer of small game species (Prigioni et al., 2008), and reduces the population of European badger and stone marten (Casanovas et al. 2012), which are protected species. The increase in the red fox population was due mainly to: (i) higher intrinsic growth rate, (ii) the greater ease of occupancy of the space vacated by competitors, and (iii) reduced competition in the pursuit of resources. With a greater understanding of the nature of the interactions and with the help of trend models, we hope that management and conservation actions will be more effective in the future.



Acknowledgement

This research was supported in part by the research project 2009 SGR 403 of the Generalitat de Catalunya's Departament d'Economia i Coneixement.

References

- Ables, E.D., 1969. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *J. Wildl. Manag.* 33, 145–153.
- Ables, E.D., 1975. Ecology of the red fox in North America. In: Fox, M.W. (Ed.), *The Wild Canids. Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*. Litton Educational Publishing, Washington, pp. 216–236.
- Amarasekare, P., 2009. Competition and coexistence in animal communities. In: Levin, S.A. (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp. 196–201.
- Artois, M., 1989. *Encyclopédie des Carnivores de France. Vol. 3. Le renard roux*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bourges.
- Bang, P., Dahlström, P., 2007. *Animal Tracks and Signs*. Oxford University Press, New York.
- Barrientos, R., Virgós, E., 2006. Reduction of potential food interference in two sympatric carnivores by sequential use of shared resources. *Acta Oecol.* 30 (1), 107–116.
- Barrull, J., Mate, I., 2007a. Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant. Diputació de Tarragona, Tarragona.
- Barrull, J., Mate, I., 2007b. La guineu a Catalunya. *Agulla de Cultura Popular*, Tarragona.
- Barrull, J., Mate, I., Soler, J., 2007. *Atles dels amfibis i rèptils del Parc Natural de la Serra de Montsant*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Barcelona.
- Barrull, J., Mate, I., Casanovas, J.G., Salicrú, M., Gosàlbez, J., 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75 (4), 363–369. <http://dx.doi.org/10.1515/MAMM.2011.052>.
- Beja, P., Gordinho, L., Reino, L., Loureiro, F., Santos-Reis, M., Borralho, R., 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *Eur. J. Wildl. Res.* 55, 227–238. <http://dx.doi.org/10.1007/s10344-008-0236-1>.
- Biknevicius, A.R., Van Valkenburgh, B., 1996. Desiring for killing: craniodental adaptations of predators. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, vol. 2. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 393–428.
- Blanco, J.C., 1986. On the diet, size and use of home range and activity patterns of a red fox in Central Spain. *Acta Theriol.* 31 (40), 547–556.
- Boitani, L., Vinditti, R.M., 1988. *La volpe rosa*. Edagricole, Bologna.
- Brashares, J.S., Prugh, L.R., Stoner, C.J., Epps, C.W., 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release. In: Terborgh, J., Estes, J.A. (Eds.), *Trophic Cascades: Predators, Preys, and the Changing Dynamics of Nature*. Island Press, Washington, pp. 221–240.
- Canova, L., Rosa, P., 1993. Badger *Meles meles* and fox *Vulpes vulpes* food in agricultural land in the western Po plain (Italy). *Hystrix (n.s.)* 5 (1–2), 73–78.
- Casanovas, J.G., Barrull, J., Mate, I., Zorrilla, J.M., Ruiz-Olmo, J., Gosàlbez, J., Salicrú, M., 2012. Shaping carnivore communities by predator control: competitor released revisited. *Ecol. Res.* 27 (3), 603–614. <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-012-0931-y>.
- Cavallini, P., 1994. Faeces count as an index of fox abundance. *Acta Theriol.* 39 (4), 417–424.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago University Press, Chicago.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Creel, S., Spong, G., Creel, N., 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D., Wayne, R.K. (Eds.), *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35–60.
- Davison, A., Birks, J.D.S., Brookes, R.C., Braithwaite, T.C., Messenger, J.E., 2002. On the origin of faeces: morphological versus molecular methods for surveying rare carnivores from their scats. *J. Zool.* 257, 141–143.
- Dierenfeld, E.S., Alcorn, H.L., Jacobsen, K.L., 2002. *Nutrient Composition of Whole Vertebrate Prey (Excluding Fish) Fed in Zoos*. US Department of Agriculture, Agricultural Research Service, National Agricultural Library, Animal Welfare Information Center, Beltsville.
- Donadio, E., Buskirk, S.W., 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *Am. Nat.* 167 (4), 524–536. <http://dx.doi.org/10.1086/501033>.
- Ferrari, N., (Ph.D. thesis) 1997. *Eco-éthologie du blaireau européen (Meles meles L. 1758) dans le Jura suisse: comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine*. Faculty of Science, University of Neuchâtel, Neuchâtel.
- Fraigneau, C., 2007. *Reconnaître facilement les plumes*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Frye, F.L., 1991. *Reptile Diseases An Atlas of Care and Treatment*. TFH Publishing, Inc., Neptune City.
- Genovesi, P., Secchi, M., Boitani, L., 1996. Diet of stone martens: an example of ecological flexibility. *J. Zool.* 238, 545–555. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05412.x>.
- Genovesi, P., Sinibaldi, J., Boitani, L., 1997. Spacing patterns and territoriality of the stone marten. *Can. J. Zool.* 75, 1966–1971. <http://dx.doi.org/10.1139/z97-828>.
- Güthlin, D., Kröschel, M., Küchenhoff, H., Storch, I., 2012. Faecal sampling along trails: a questionable standard for estimating red fox *Vulpes vulpes* abundance. *Wildl. Biol.* 18, 374–382. <http://dx.doi.org/10.2981/11-065>.
- Harde, K.W., Severa, F., 1998. *A Field Guide in Colour to Beetles*. Blitz Editions, Leicester.
- Harmsen, B.J., (Ph.D. thesis) 2006. *The Use of Camera Traps for Estimating Abundance and Studying the Ecology of Jaguars (Panthera onca)*. Department of Biology, University of Southampton, Southampton.
- Henry, C., Lafontaine, L., Mouches, A., 1988. *Le blaireau (Meles meles L., 1758)*. Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 7. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Bohallard.
- Jędrzejewski, W., Sidorovich, V., 2010. *The Art of Tracking Animals*. Mammal Research Institute Polish Academy of Science, Białowieża.
- Johnson, W.E., Franklin, W.L., 1994. Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Can. J. Zool.* 72, 1788–1793. <http://dx.doi.org/10.1139/z94-242>.
- Johnson, W.E., Eizirik, E., Lento, G.M., 2001. The control, exploitation, and conservation of carnivores. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D., Wayne, R.K. (Eds.), *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 196–219.
- Kays, R.W., Slauson, K.M., 2008. Remote cameras. In: Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, W.J., Ray, J.C. (Eds.), *Noninvasive Survey Methods for Carnivores*. Island Press, Washington, pp. 110–140.
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T., 2003. Partitioning of time as ecological resource. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34, 153–181. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>.
- Lenth, R.V., 1989. Quick and easy analysis of unreplicated factorials. *Technome* 31, 469–473.
- Libois, R., Waechter, A., 1991. *Le fouine (Martes foina Erxleben, 1777)*. Encyclopédie des Carnivores de France, vol. 10. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris.
- Lindström, E.R., Brainerd, S.M., Helldin, J.O., Overskaug, K., 1995. Pine marten–red fox interactions: a case intraguild predation? *Ann. Zool. Fenn.* 32, 123–130.
- Litvaitis, J.A., 2000. Investigating food habits of terrestrial vertebrates. In: Boitani, L., Fuller, T.K. (Eds.), *Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York, pp. 165–190.
- Long, R.A., Zielinski, W.J., 2008. Designing effective noninvasive carnivore surveys. In: Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, W.J., Ray, J.C. (Eds.), *Noninvasive Survey Methods for Carnivores*. Island Press, Washington, pp. 8–44.
- López-Martín, J.M., 2006. Comparison of feeding behaviour between stone marten and common genet: living in coexistence. In: Santos-Reis, M., Birks, J.D.S., O'Doherty, E.C., Proulx, G. (Eds.), *Martes in Carnivore Communities*. Alpha Wildlife Publications, Sherwood Park, Alberta, pp. 137–155.
- Lucherini, M., Reppucci, J.L., Walter, R.S., Villalba, M.L., Wursten, A., Gallardo, G., Iriarte, A., Villalobos, R., Perovic, P., 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *J. Mammal.* 90 (6), 1404–1409. <http://dx.doi.org/10.1644/09-MAMM-A-002R.1>.
- MacArthur, R.H., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377–385.
- Macdonald, D.W., 1987. *Runnig with the fox*. Unwin Hyman, London.
- Macdonald, D.W., Buesching, C.D., Stopka, P., Henderson, J., Ellwood, S.A., Baker, S.E., 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*). *J. Zool. (Lond.)* 263 (4), 385–392. <http://dx.doi.org/10.1017/S0952836904005400>.
- Maffei, L., Cuellar, E., Noss, A., 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in Kaalya National Park. *J. Zool. (Lond.)* 262 (3), 295–304. <http://dx.doi.org/10.1017/S0952836903004655>.
- Mangas, J.G., Lozano, J., Cabezas-Díaz, S., Virgós, E., 2008. The priority value of scrubland habitats for carnivore conservation in Mediterranean ecosystems. *Biodivers. Conserv.* 17, 43–51. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-007-9229-8>.
- Mate, I., Barrull, J., 2010. Primera cita de visón americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) en el río Montsant (Tarragona). *Galemys* 22, 63–65.
- McNab, B.K., 1989. Basal rate of metabolism, body size and food habits in the order Carnivora. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, vol. 1. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 335–354.
- Mouches, A., (Thèse de doctorat) 1981. *Éco-éthologie du blaireau européen Meles meles L.: stratégies d'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires*. Université de Rennes I, pp. 130.
- Mulder, J.L., 1990. The stoat *Mustela erminea* in the Duch dune region, its local extinction, and possible cause: the arrival of the red fox *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33, 1–21.
- Olmo, J.M., 2006. *Atles dels ortòpters de Catalunya i llibre vermell*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Barcelona.
- Ozolins, J., Pilats, V., 1995. Distribution and status of small and medium-sized carnivores in Latvia. *Ann. Zool. Fennici* 32, 21–29.
- Padial, J.M., Ávila, E., Gil-Sánchez, J.M., 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mamm. Biol. Z. Säugertierk* 67, 137–146.
- Palomares, F., Caro, T.M., 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am. Nat.* 153 (5), 492–508. <http://dx.doi.org/10.1086/303189>.
- Posillico, M., Serafini, P., Lovari, S., 1995. Activity patterns of the stone marten *Martes foina* Erxleben, 1777, in relation to some environmental factors. *Hystrix (n.s.)* 7 (1–2), 79–97.



- Posluszny, M., Pilot, M., Goszczynski, J., Gralak, B., 2007. Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Ann. Zool. Fennici* 44, 269–284.
- Prigioni, C., Balestrieri, A., Remonti, L., Cavada, L., 2008. Differential use of food and habitat by sympatric carnivores in the eastern Italian Alps. *Ital. J. Zool.* 75, 173–184. <http://dx.doi.org/10.1080/11250000701885521>.
- Rabinowitz, A.R., Nottingham, G., 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *J. Zool. (Lond.)* 210 (1), 149–159. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03627.x>.
- Randa, L.A., Cooper, D.M., Meserve, P.L., Yunger, J.A., 2009. Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance. *J. Mammal.* 90 (3), 594–603. <http://dx.doi.org/10.1644/08-MAMM-A-092R1.1>.
- Roberts, M.J., 1995. *Field Guide Spiders of Britain and Northern Europe*. Harper Collins, London.
- Roper, T.J., 2010. *Badger*. Collins, London.
- Rosalino, L.M., Santos-Reis, M., 2001. Fruits and mesocarnivores in Mediterranean Europe. In: Rosalino, L.M., Gheler-Costa, G. (Eds.), *Middle-Sized Carnivores in Agricultural Landscapes*. Nova Science Publishers, New York, pp. 69–82.
- Rosenzweig, M.L., 1966. Community structure in sympatric carnivora. *J. Mammal.* 47 (4), 602–612.
- Ruiz-Olmo, J., 1988. El poblament dels grans mamífers a Catalunya. I. Carnívors: Distribució i requeriments ambientals. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 58 (8), 87–98.
- Salicrú, M., Fleurent, C., Armengol, J.M., 2011. Timetable-based operation in urban transport: run-time optimisation and improvements in the operating process. *Transport. Res. A* 45, 721–740.
- Sillero-Zubiri, C., 2009. Family Canidae (dogs). In: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1. Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 352–446.
- Schoener, T.W., 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51 (3), 408–418. <http://dx.doi.org/10.2307/1935376>.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185 (4145), 27–39. <http://dx.doi.org/10.1126/science.185.4145.27>.
- Schoener, T.W., 2009. Ecological niche. In: Levin, S.A. (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 3–13.
- Sorensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kong. Danish Vidensk. Selsk. Biol. Skr. (Copenhagen)* 5, 1–34.
- Teerink, B.J., 1991. *Atlas and Identification Key Hair of West-European Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tokeshi, M., 1999. *Species Coexistence. Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, Oxford.
- Tuytens, F.A.M., Macdonald, D.W., 2000. Consequences of social perturbation for wildlife management and conservation. In: Gosling, M.L., Sutherland, W.J. (Eds.), *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 315–329.
- Verdade, L.M., Rosalino, L.M., Gheler-Costa, C., Pedrosa, N.M., Lyra-Jorge, M.C., 2011. Adaptation of mesocarnivores (Mammalia: Carnivora) to agricultural landscapes in Mediterranean Europe and southeastern Brazil: a trophic perspective. In: Rosalino, L.M., Gheler-Costa, C. (Eds.), *Middle-Sized Carnivores in Agricultural Landscapes*. Nova Science Publishers, New York, pp. 1–38.
- Virgós, E., 2001. Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodivers. Conserv.* 10 (7), 1039–1049. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1016684428664>.
- Webbon, C.C., Baker, P.J., Harris, S., 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *J. Appl. Ecol.* 41 (4), 768–779. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00930.x>.
- White, J., 1988. *Basic Wildlife Rehabilitation*. International Wildlife Rehabilitation Council, Suisun.
- Woodroffe, R., 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D., Wayne, R.K. (Eds.), *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 61–92.





Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment

Joan Barrull^{1,*}, Isabel Mate¹, Jorge G. Casanovas², Miquel Salicrú³ and Joaquim Gosàlbez¹

¹Department of Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain, e-mail: jbbarrull@ub.edu

²Biodesma, S.L., Madrid, Spain

³Department of Estadística, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain

*Corresponding author

Abstract

Predator control has frequently been applied in the management of private hunting areas in recent decades. This study analyzes capture records taken during predation control carried out in areas with hunting management, in a Mediterranean environment, in the northeast of the Iberian Peninsula between 1991 and 1999. Whether predator control complied with the law during this period is discussed, and the efficacy and selectivity of the methods are evaluated. Results reveal that predation control did not always comply with the law. They also indicate that the methods used were not selective, as they caught legally protected species during part of the study period. The results are examined with a view to establishing a rational management program for hunting areas and species conservation.

Keywords: box trap; carnivores; hunting management; predator control; snare.

Introduction

Human activities result in landscape transformation, species introduction and extinction, and habitat fragmentation (Bright 1993, Malcom 1994, Santos and Tellería 1998). Wildlife management is favorable to some species but detrimental to others (Macdonald 1980, Johnson et al. 2001, Primack 2008). Overall, there has been a sharp decrease in animal population numbers in several taxonomic groups, in particular carnivorous mammals (Woodroffe 2001). Carnivores, due to their status within the trophic cascade and as integrated elements of the ecological community, are keystone species in the performance of ecosystems (Estes 1995, 1996, Bueno 1996, Crooks et al. 2010). In addition, some carnivores are arousing great interest because: (a) they are regarded as invasive species (Boitani 2001); (b) they cause loss in crop and livestock-farming activities (Sillero-Zubiri and Switzer 2004);

(c) they can affect game and threatened species (Sinclair et al. 1998); (d) they are also considered as game animals (Johnson et al. 2001).

In any case, predator control is widely used in small-game management for improving reproduction success and reducing natural mortality rates in harvested populations (Whitfield et al. 2003, Sillero-Zubiri and Switzer 2004, Virgós and Travaini 2005). From the conservationist point of view, there is a concern that widespread culling may be detrimental to predator populations, particularly where protected species are killed illegally to protect hunting interests (Villafuerte et al. 1998). The impact of control on predator populations is poorly understood, though there is evidence that the degree of selectivity and efficacy may vary greatly in relation to the target species (Hein and Andelt 1994). The impact of predator control is further complicated by various indirect effects, since the removal of some species may benefit others through a reduction in intraguild predation and competition for limited resources (Palomares et al. 1995, Crooks et al. 2010). Additionally, predator control may also create local population sinks, if high prey densities in game areas attract predators which are later culled systematically (Delibes-Mateo et al. 2008, Beja et al. 2009).

Hunting for European rabbit *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758, and red-legged partridge *Alectoris rufa* (Linnaeus, 1758) has become an increasingly important economic activity in Spain, especially in poor rural areas where other sources of income are limited (García 2008, Beja et al. 2009). These populations have declined owing to changes in land use and diseases (Mena and Molera 1997, Mañosa 2004). Therefore, new conflicts have arisen between hunting interests and the conservation of small-game predators (Villafuerte et al. 1998, Duarte and Vargas 2001, Virgós and Travaini 2005). The conservationist sector is strongly concerned about various factors: the increase in the use of illegal capture methods, the degree of suffering when animals are caught with currently approved methods or those authorized in the future, and their potential impact on populations of protected species (Lara 2008). Following this trend in animal welfare, studies have recently attempted to evaluate traditional and new capture methods using different experimental techniques (Muñoz-Igualada et al. 2008, 2010).

In the past, predator hunting in Spain was fostered by public administration. In the mid-20th century the Provincial Boards for the Extinction of Harmful Animals and the Protection of Game (*Juntas Provinciales de Extinción de Animales Dañinos y Protección a la Caza*, in Spanish) were created under the patronage of the Ministry of Agriculture (Decree 11th of August, 1953). These boards rewarded people for bringing



in a body or body part of an animal which was considered harmful. The use of poison, snares and traps was widespread (España 1985, Garrido 2008) and all predatory mammals and birds of prey suffered the consequences (Gutiérrez 2005). This administrative support and resulting massive slaughter drew to an end, at least in legal terms, during the last third of the past century. Despite the growing conservationist focus in Spain, predation control is still a common hunting management practice (Mena and Molera 1997, Herranz 2001, Vargas 2002, Barrull and Mate 2007, García 2008), and frequently the only one.

Regulatory legislation has been enacted since then. In many cases it prohibited the control of predators and opportunistic species (hunting and trapping), but it also provided a regime of exceptions to the law that could lift the ban when a species was likely to cause damage to agriculture, hunting, fishing or other human property (Sánchez 1995, Bernard 2008). It was assumed that the control was selective and that in principle it affected only legally hunted species. However, the selectivity of the techniques used for this purpose had not been rigorously tested, and therefore some authors have questioned whether such methods of control are truly selective (Ruiz-Olmo 1992, Casanovas 1997, Duarte and Vargas 2001, Virgós and Travaini 2005).

For all these reasons, this study assesses whether predator control practice in the past was indeed selective, as it might have led to the hunting and trapping of species other than the target species in the control. To this end we examined the records of predators captured between 1991 and 1999, during the exception periods in the province of Tarragona (Catalonia, Spain), where data collection was sufficiently rigorous. First, we aimed to measure the efficacy and evaluate the selectivity of the methods used to capture the target species, red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), and other carnivores for which hunting was not authorized, at least for part of the study period. We also assessed whether the predator control carried out during this period strictly complied with the legally authorized procedures, with the aim of applying the results of the study to species management. In addition, we should mention that these data were collected before the enforcement of law 42/2007 on Natural Patrimony and Biodiversity, which opens a new perspective on this effect.

Materials and methods

The study area is situated in the province of Tarragona, in southern Catalonia, to the northeast of the Iberian Peninsula, between 40°31' and 41°35' N and between 0°9' and 1°38' E. On the whole, the relief is steep in all the territory except in the Ebro delta. The province is crossed by the Serralada Prelitoral, a system of mountain ranges and massifs like Montsant, Llena and Prades. At the southwest end the mountain massif of Els Ports stands out with the highest point of El Caro (1447 m). Hydrography is almost totally focused on the last part of the Ebro, although other rivers like Gaià, Francolí, Siurana, Montsant and Canaleta are also important.

With an annual rainfall of between 500 and 700 mm, vegetation and climate are typically Mediterranean. The littoral area with mild winters (10–11°C) and summers (23–25°C) is to be distinguished from the higher inland where cold winters bring low temperatures (4–5°C) and summers are hot and dry (26–30°C) (Sureda 1986). Carnivorous mammals reported in the study area include the following species: red fox, weasel *Mustela nivalis* Linnaeus, 1756, polecat *Mustela putorius* Linnaeus, 1758, American mink *Neovison vison* (Schreber, 1777), stone marten *Martes foina* (Erxleben, 1777), European badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758), European otter *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758), small-spotted genet *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758), and European wildcat *Felis silvestris* Schreber, 1775 (Ruiz-Olmo 1990). Hunting is an important social activity in the province of Tarragona. In last few years, its economic weight has increased with the decline of traditional rural economies. Hunting regulation has changed from a year-round open season in the mid 1970s, when game management was not practiced and access to hunting areas was unrestricted, to the present situation in which hunting associations manage most of the territory, which is divided into private hunting areas. The type of management and the intensity of small-game hunting are similar in all private hunting areas. Common practices include the release of farm-reared game and predator control. Red-legged partridge, European rabbit, woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, mistle thrush *Turdus viscivorus* Linnaeus, 1758 and song thrush *Turdus philomelos* Brehm, 1831 are the main small game species; whereas wild boar *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 is the main big game animal.

The dataset we examined gathers animal-capture records deposited at the Territorial Services of the Environment and Housing Department of the Generalitat of Catalonia located in Tarragona. Documents referring to the period between 1991 and 1999 were scrutinized. During this period, the study area comprised 317 Private Hunting Areas (PHA) with a total of 554,926 ha. The information available has not been computerized, and it is fragmentary and heterogeneous. Documents usually include general information about the PHA, the reason why an exceptional predator control is requested, the decision taken, a list of animals captured and the control method. There is no information about animal identification, and all captures were assumed to have been reported. In most years, authorization to capture predators was given from the first day the closed season began (first Sunday of February) until the 30th of June. It was checked whether the reported captured species corresponded to legal predator species by reference to the provisions in orders approved by the Autonomous Administration, published in the Official Gazette of the Government of Catalonia (DOG), at any given time (Table 1). Authorized capture methods were the double-stop snare and the cage trap. The snare is provided with two stops, one at 19 cm from the end which prevents the snare from closing completely, and another at 65 cm which prevents it from relaxing into a larger loop. The cage trap was designed to capture a live animal. It consists of a wood-framed rectangular box enclosed with wire mesh. Cage trap dimensions are 150 cm×60 cm×55 cm.



Table 1 Orders approved by the Autonomous Administration and published in the Official Gazette of the Government of Catalonia (DOGC).

Authorization year	Orders	n° DOGC	Target species	Application expanse
1990–1991	Order of July 11th, 1990	1320	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1991–1992	Order of July 26th, 1991	1475	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1992–1993	Order of July 1th, 1992	1618	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1993–1994	Order of July 5th, 1993	1770	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1994–1995	Order of July 11th, 1994	1923	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1995–1996	Order of July 17th, 1995	2081	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1996–1997	Order of July 16th, 1996	2234	Red fox, European badger, American mink	All Catalonia
1997–1998	Order of June 4th, 1997	2414	Red fox, European badger, American	European badger: only region Era Val d'Aran, Garrotxa, Ripollès, Pla de l'Estany, Gironès and Selva; small-spotted genet: only region Garrotxa, Alt Empordà, Selva, Pla de l'Estany, Gironès, Baix Empordà and Conca de Barberà
	Order of July 30th, 1997	2448	mink, small-spotted genet	
1998–1999	Order of July 16th, 1998	2684	Red fox, American mink, small-spotted genet	Small-spotted genet: only region Garrotxa, Selva, Pla de l'Estany, Baix Empordà, Osona, Anoia and Conca de Barberà

In the present study, selectivity of a predator control method is defined as the capacity to capture solely target species, and the efficacy of a predator control method as the capacity to effect captures (Herranz 2001). In order to estimate the efficacy of captures, only those records which clearly stated the control method were considered. Data are organized in a contingency table and tested by χ^2 -test of independence. All the analyses were calculated with a significance level $\alpha=0.05$. All calculations were performed in Statgraphics Statistical Graphics System, Version 4.1 (Statgraphics, Rockville, MD, USA) software.

Results

Table 2 summarizes the results for all the PHA which received special authorizations to control predators and their land area. Percentages are given from the total number of PHA and from the total of hunting area they represent. Data referring

to the period of time between 1991 and 1994 come from a sole summary document about which no more information is available.

Records available from 1995 only cover the PHA of five municipalities of the 76 which received an authorization. In these PHA, 109 red foxes and 37 European badgers were captured in a stop snare. With respect to year 1996, only correspondence was found referring to requests for authorization and the decisions taken in favor or against each case, as well as a summary showing that 1137 red foxes and six European badgers were snared. Information available from 1997 shows the capture of 1297 red foxes and 123 European badgers, without specifying whether they were snared or trapped in a cage. In 1998, correspondence indicates that an exceptional authorization to capture predators was given to a very limited number of PHA for only a short period of time, from the 12th until the 30th of June. No European badgers were harvested, but 116 red foxes caught in stop snares were reported.

Table 2 Number of private hunting areas (PHA) which received special authorizations for predator control and land area they occupy.

Year	Authorization numbers	APC authorized with regard to total HPA (%)	Area (ha)	With regard to total area of HPA (%)
1991	56	17.7	–	–
1992	63	19.9	–	–
1993	42	13.2	–	–
1994	21	6.6	–	–
1995	76	23.9	–	–
1996	87	27.4	252,029	45.4
1997	82	25.9	232,594	41.9
1998	11	3.5	30,734	5.5
1999	46	14.5	129,551	23.3



Table 3 Number of captures classified by species and by control method in 1999.

	Cage trap	Stop snare
Red fox	0	542
European badger	0	26
Small-spotted genet	16	0
American mink	0	1
Dog	0	72
Cat	15	10

During the exception period of 1999, records of PHA which requested authorization for predation control are more detailed. Predator capture reports indicate a total of 542 red foxes, 26 European badgers, one American mink, 16 small-spotted genet, 25 cats and 72 dogs *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758. Reports do not specify whether cats were wild or domestic. Table 3 shows the number of catches during predator control, broken down by species and capture methods. It is worth pointing out that all the PHA used snares and 23.3% also used cage traps. Of the captured animals, 6.2% belonged to protected species. In all these documents it was explicitly stated that only three small-spotted genets had been released alive (7.1%). The fate of the remaining animals is not stated. The rest of unprotected predators were killed.

Of all the animals captured in a cage trap, 51.6% belonged to protected species. No red fox was trapped. Of the specimens caught with a stop snare, 4% belonged to protected species. Therefore, these results would appear to indicate that neither method is selective, since they both trap carnivores irrespective of the species.

Contingency table analysis highlights significant differences in efficacy between capture devices ($\chi^2=543.71$; $p<0.05$). Specifically, stop snares take more red foxes than do cage traps ($\chi^2=120.61$; $p<0.05$), whereas cage traps take more cats ($\chi^2=170.90$; $p<0.05$) and small-spotted genets ($\chi^2=321.91$; $p<0.05$) than do stop snares. The sample size is not large enough to demonstrate significant differences in efficacy between the methods when capturing European badgers ($\chi^2=0.43$; $p=0.5128$ n.s.) or domestic dogs ($\chi^2=2.75$; $p=0.0972$ n.s.). However, the fact that the cage trap did not take either of these two species suggests poor efficacy. Minks were excluded from the analysis since there was only one available entry.

Discussion and conclusions

Authorizations issued for exceptional predator captures have fluctuated in the province of Tarragona during the past 20 years. In 1998, predator control was quite low and few authorizations were given, coinciding with the enforcement of the orders 4th of June and 30th of July of 1997. Adaptation to and compliance with the newly established legal regulations, which were more restrictive about predator captures outside the hunting season, led to a very low percentage of

authorizations being issued in comparison to the number of requests and the total land area of the PHA in the province.

The results of the present study, although based on fragmentary information from a register of local records, indicate that cage trapping is not widely used, probably because of high costs and laborious transportation. Despite the small sample size, no captures of domestic dogs or European badgers were reported in cage traps, which indicate that these animals may be wary of the capture method. However, cage traps are efficacious at capturing small-spotted genets and cats. Therefore, the results show that cage traps are neither efficacious nor selective as a fox-control method. This low selectivity tallies with the explanations discussed more recently by Duarte and Vargas (2001) and Muñoz-Igualada et al. (2008). Cage trap captures of non-target species could be counteracted if the specimens not liable to control are released without harm after capture. However, the release of non-target captures depends on the disposition of person who opens the trap (Herranz 2001). Duarte and Vargas (2001), indicate a high percentage of passive culling of predators that are left to die in the traps.

The use of stop snares was widespread in all the PHA, probably because it offers a number of advantages such as low cost, ease of transportation and setting, and the possibility of mass trapping. This type of snare caught the highest amount of specimens of most species. For example, it captured large numbers of red foxes. Nevertheless, for the purpose of the present study it was also found to be poorly selective, in part of the study period. These results are consistent with current studies (Muñoz-Igualada et al. 2010). It seems that snare traps are less efficient in the capture of small predators, since the loop is placed at a height of 20 cm above the ground. As in the case of cage traps, the high capture efficacy of stop snares can be counteracted by releasing those specimens of non-target species without harm. And here again, releases will also depend on the person who checks the trap (Herranz 2001, García 2008). In many cases, it is practically impossible to release trapped animals without being exposed to severe injuries or causing serious bodily harm to the animal (García 2008). Furthermore, mortality and injuries caused by stop snares during capture are usually high (Leger et al. 1985, Blanco 1988, Proulx and Barret 1990, Herranz 2001, Muñoz-Igualada et al. 2010), and also in the case of new cable restraint devices (Muñoz-Igualada et al. 2008). In the present study animal welfare could not be determined, nor even whether trapped animals were released or sacrificed, or whether they simply died, in most cases. This ethical issue should have been considered.

Recent studies have attempted to evaluate various trapping methods such as cage traps, and cable devices like Collarum® (Wildlife Control Supplies, East Granby, CT, USA) and Bélisle® (Edouard Belisle, Saint Veronique, PQ, Canada) in terms of efficacy, selectivity, and injury to foxes and non-target animals (Muñoz-Igualada et al. 2008). For a description of these methods see García and Muñoz-Igualada (2008). The data reported suggest that selectivity of the Collarum® was higher than the Bélisle®, and that the latter was more selective than the cage trap system; but still their performance was



very low. Mechanical efficacy of the Bélisle® was higher than that of the Collarum® capture device. However, even in areas where the fox is abundant greater efforts are needed to capture proportionately fewer animals. Besides, the most effective capture systems are not the most selective, and trapped animals also suffered injuries. Therefore, at present, animal welfare issues like selectivity and efficacy of trapping methods are still unresolved.

In general, in spite of the variable influence of predator control (Blanco 1995), selective and efficacious predator control may imply, in the short term, a positive effect on prey abundance and reproductive success (Tapper et al. 1996, Côté and Sutherland 1997). However, it is not always so (Harris and Saunders 1993). On several occasions, predator-control methods kill a high percentage of hunting species precisely when their protection is intended (Herranz 2001). Such methods also have negative effects on biodiversity conservation, especially when the disappearance of small carnivores may have a greater effect on the ecosystem (Blanco 1995, Ferreras 2008, Beja et al. 2009). Studies on the effects of predator control on prey communities are too few, and especially on the predator community structure in Mediterranean environments (Casanovas 2005). The existence of competition and predation within carnivore communities seems to make the rarefaction or extinction of some carnivore species (like the European badger, stone marten or small-spotted genet) lead to changes in the community composition and structure, and therefore in the population dynamics of the prey species (Palomares et al. 1995, Casanovas 2005, Caut et al. 2007, Trewby et al. 2008).

When red fox density is near the environmental carrying capacity, culling is inefficient if the control does not cover a large area, with a substantial expenditure of time and resources (Reynolds et al. 1993, López-Martín et al. 2007, García 2008). In such circumstances, control removals are compensated through an increase of red fox productivity (Heydon and Reynolds 2000) and through an increase in red fox immigration from surpluses in protected areas, with no, or less, predator control (Reynolds et al. 1993).

In conclusion, our results show that, a few decades ago, predator control was one of the procedures used to manage game resources in determinate PHA in the province of Tarragona. The most prevalent method was the stop snare, which proved efficacious but not selective, as it captured target and non-target species. The other method used, the cage trap, besides not being efficacious, was also found to be non-selective. In addition, the ban on capturing protected species, within the exceptions-regime framework under which predator control was requested, was not always respected. Non-selective predator control, in the short term, eliminates red foxes and other carnivores equally (Blanco 1995). Nevertheless, as the red fox has a much greater recovery capacity (Blanco 1995), a paradoxical effect may occur, since this control not only reduces red fox density but probably also increases it in some cases (Macdonald 1980, Barrull 2009). Predator control should be a scientific measure but not become the custom. Therefore, the results of the present study should be considered when designing optimal strategies for

predator control, because if a non-selective control is applied, without taking into account intra-guild interaction complexity, unwanted effects may emerge in species management and conservation (Casanovas 2005).

Acknowledgements

We are grateful to Dr. J. Ruiz-Olmo for his valuable comments, which improved the quality of the original text. We are also grateful to P. Llopart for facilitating the consultation of archives in the Territorial Services of the Environment and Housing Department of the Generalitat of Catalonia, in Tarragona. Our thanks are extended to J. Palet for providing help with the English translations, for his friendship and constant assistance in the field.

References

- Barrull, J. 2009. El control de predadores y su papel en la estructuración de una comunidad de carnívoros mediterráneos. In: (M. Sáenz de Buruaga, L.J. Palomo and M.C. Fernández, eds.) Resúmenes IX Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos. SECEM, Málaga, Spain. pp. 21.
- Barrull, J. and I. Mate. 2007. La guineu a Catalunya. Ed. Agulla de Cultura Popular, Tarragona. pp. 240.
- Beja, P., L. Gordinho, L. Reino, F. Loureiro, M. Santos-Reis and R. Borralho. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *Eur. J. Wildl. Res.* 55: 227–238.
- Bernard, J. 2008. Normativa española y europea sobre control de predadores. In: (J.L. Garrido, ed.) Especialista en control de predadores. FEDENCA and Escuela Española de Caza. Castillejo de Robledo, Spain. pp. 47–64.
- Blanco, J.C. 1988. Estudio ecológico del zorro, *Vulpes vulpes*, en la Sierra de Guadarrama. PhD Thesis, University of Oviedo, Oviedo, Spain.
- Blanco, J.C. 1995. Control de predadores en la gestión integrada de un territorio. In: (J. Sala, ed.) Predación, caza y vida silvestre. Fundació La Caixa y Aedos, Barcelona, Spain. pp. 11–19.
- Boitani, L. 2001. Carnivore introductions and invasions: their success and management options. In: (J.L. Gittleman, S.M. Funk, D. Macdonald and R.K. Wayne, eds.) Carnivore conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 123–144.
- Bright, P. 1993. Habitat fragmentation: problems and predictions for British mammals. *Mamm. Rev.* 23: 101–111.
- Bueno, F. 1996. Importancia ecológica de los carnívoros. In: (R. García-Perea, R.A. Baquero, R. Fernández-Salvador and J. Gisbert, eds.) Carnívoros. Evolución, Ecología y Conservación. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Sociedad Española para la Conservación y el Estudio de los Mamíferos, Madrid. pp. 171–182.
- Casanovas, J.G. 1997. La SECEM ante el problema de la gestión de los carnívoros. *Galemys* 9: 29–34.
- Casanovas, J.G. 2005. Análisis de las relaciones especies-hábitat y efectos de la gestión cinegética sobre las poblaciones de carnívoros medianos en España central. PhD Thesis, Complutense University of Madrid, Madrid, Spain.
- Caut, S., J.G. Casanovas, E. Virgós, J. Lozano, G.W. Witmer and F. Courchamp. 2007. Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Aust. Ecol.* 32: 858–868.



- Côté, I.M. and W.J. Sutherland. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conserv. Biol.* 11: 395–405.
- Crooks, K.R., S.P.D. Riley, S.D. Gehrt and T.R. Van Deelen. 2010. Community ecology of urban carnivores. In: (S.D. Gehrt, S.P.D. Riley and B.L. Cypher, eds.) *Urban carnivores. Ecology, conflict, and conservation*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. pp. 185–198.
- Delibes-Mateo, M., P. Ferreras and R. Villafuerte. 2008. Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance and protected areas in central-southern Spain: why they do not match? *Eur. J. Wildl. Res.* 55: 65–69.
- Duarte, J. and J.M. Vargas. 2001. ¿Son selectivos los controles de depredadores en los cotos de caza? *Galemys* 13 (n.e.): 1–9.
- España, J. 1985. *Caza de Alimañas*. Caza y Pesca, Madrid, Spain. pp. 279.
- Estes, J.A. 1995. Top-level carnivores and ecosystem effects: questions and approaches. In: (C.G. Jones and J.H. Lawton, eds.) *Linking species and ecosystems*. Chapman and May, New York, USA. pp. 151–158.
- Estes, J.A. 1996. Predators and ecosystem management. *Wildl. Soc. Bull.* 24: 390–396.
- Ferreras, P. 2008. Funciones de la depredación en los sistemas naturales. In: (J.L. Garrido, ed.) *Especialista en control de depredadores*. FEDENCA y Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo, Spain. pp. 65–77.
- García, F.J. 2008. Control de depredadores y conservación de la naturaleza. In: (J.L. Garrido, ed.) *Especialista en control de depredadores*. FEDENCA y Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo, Spain. pp. 33–45.
- García, F.M. and J. Muñoz-Igualada. 2008. Utilización de las trampas Collarum® y Belisle® para la captura in vivo de zorros. In: (J.L. Garrido, ed.) *Especialista en control de depredadores*. FEDENCA y Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo, Spain. pp. 211–221.
- Garrido, J.L. 2008. *Especialistas en control de depredadores*. In: (J.L. Garrido, ed.) *Especialista en control de depredadores*. FEDENCA and Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo, Spain. pp. 17–31.
- Gutiérrez, V. 2005. *El lobo ibérico en Andalucía*. Fundación Gypaetus and Junta de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Jaén, Spain. pp. 477.
- Harris, S. and G. Saunders. 1993. The control of canids populations. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 441–464.
- Hein, E.W. and W.F. Andelt. 1994. Evaluation of coyote attractants and an oral delivery device for chemical agents. *Wildl. Soc. Bull.* 22: 651–655.
- Herranz, J. 2001. *Efectos de la depredación y del control de depredadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha*. PhD Thesis, Autonoma University of Madrid, Madrid, Spain.
- Heydon, M.J. and J.C. Reynolds. 2000. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *J. Zool.* 251: 265–276.
- Johnson, W.E., E. Eizirik and G.M. Lento. 2001. The control, exploitation, and conservation of carnivores. In: (J.L. Gittleman, S.M. Funk, D. Macdonald and R.K. Wayne, eds.) *Carnivore conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 196–219.
- Lara, J. 2008. *Nuevos métodos de captura. Experiencia en Castilla y León*. In: (J.L. Garrido, ed.) *Especialista en control de depredadores*. FEDENCA y Escuela Española de Caza, Castillejo de Robledo, Spain. pp. 195–209.
- Leger, F., M. Artois and P. Stahl. 1985. La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. *Acta Oecol.* 6: 287–302.
- López-Martín, J.M., S. Mañas and S. López-Claessens. 2007. Parámetros reproductivos y estructura de edad del zorro *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) en el NE de España: efectos del control de sus poblaciones. *Galemys* 19 (n.e): 25–36.
- Macdonald, D.W. 1980. *Rabies and wildlife: a biologist's perspective*. Oxford University Press, Oxford. pp. 160.
- Malcom, J.R. 1994. Edge effects in central Amazonian forest fragments. *Ecology* 72: 2438–2445.
- Mañosa, S. 2004. Perdiu roja *Alectoris rufa*. In: (J. Estrada, V. Pedrocchi, L. Brotons and S. Herrando, eds.) *Atles dels ocells nidificants de Catalunya 1999–2002*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. pp. 108–109.
- Mena, Y. and M. Molera. 1997. *Bases biológicas y gestión de especies cinegéticas en Andalucía*. University of Córdoba, Córdoba, Spain. pp. 182.
- Muñoz-Igualada, J., J.A. Shivik, F.G. Domínguez, J. Lara and L.M. González. 2008. Evaluation of cage-traps and cable restraint devices to capture red foxes in Spain. *J. Wildl. Manag.* 72: 830–836.
- Muñoz-Igualada, J., J.A. Shivik, F.G. Domínguez, L.M. González, A. Aranda, M. Fernández and C. Alves. 2010. Traditional and new cable restraint systems to capture fox in central Spain. *J. Wildl. Mang.* 74: 181–187.
- Palomares, F., P. Gaona, P. Ferreras and M. Delibes. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with Lynx, Mongooses and Rabbits. *Conserv. Biol.* 9: 295–305.
- Primack, R.B. 2008. *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA. pp. 349.
- Proulx, G. and M.W. Barret. 1990. Assessment of power snares to effectively kill red fox. *Wildl. Soc. Bull.* 18: 27–30.
- Reynolds, J.C., H.N. Goddard and M.H. Brockless. 1993. The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in southern England. *Gib. Faun. Sauv.* 10: 319–334.
- Ruiz-Olmo, J. 1990. El poblament del grans mamífers a Catalunya. I. Carnívors: Distribució i requeriments ambientals. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 58: 87–89.
- Ruiz-Olmo, J. 1992. Noves dades sobre les causes de mortalitat d'origen antròpic dels carnívors al Vallès Oriental. *El Medi Natural del Vallès, III Col·loqui de Naturalistes Vallesans, Ann. CEEM* 3: 156–158.
- Sánchez, A. 1995. Régimen legal para el control de depredadores. In: (J. Sala, ed.) *Predación, caza y vida silvestre*. Fundació La Caixa and Aedos, Barcelona, Spain. pp. 77–97.
- Santos, T. and J.L. Tellería. 1998. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas. *Oficina Autónoma de Parques Nacionales, Madrid, Spain*. pp. 139.
- Sillero-Zubiri, C. and D. Switzer. 2004. Management of wild canids in human-dominated landscapes. In: (C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann and D.W. Macdonald, eds.) *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Cambridge, UK. pp. 257–266.
- Sinclair, A.R.E., R.P. Pech, C.R. Dickman, D. Hik, P. Mahon and A.E. Newsome. 1998. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conserv. Biol.* 12: 564–575.
- Sureda, V. 1986. *La climatología. Els llibres de la frontera*, Sant Cugat del Vallès, Spain. pp. 158.
- Tapper, S.C., G.R. Potts and M.H. Brockless. 1996. The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *J. Appl. Ecol.* 33: 965–978.
- Trewby, I.D., G.J. Wilson, R.J. Delahay, N. Walker, R. Young, J. Davidson, C. Cheeseman, P.A. Robertson, M.L. Gorman and R.A. McDonald. 2008. Experimental evidence of competitive release in sympatric carnivores. *Biol. Lett.* 4: 170–172.



- Vargas, J.M. 2002. Alerta cinegética. Reflexiones sobre el futuro de la caza en España. Otero Ediciones, Málaga, Spain. pp. 398.
- Villafuerte, R., J. Viñuela and J.C. Blanco. 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. *Biol. Conserv.* 84: 181–188.
- Virgós, E. and A. Travaini. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodivers. Conserv.* 14: 3475–3486.
- Whitfield, D.P., D.R.A. McLeod, J. Watson, A.H. Fielding and P.F. Haworth. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biol. Conserv.* 114: 157–163.
- Woodroffe, R. 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. In: (J.L. Gittleman, S.M. Funk, D. Macdonald and R.K. Wayne, eds.) *Carnivore conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 61–92.





Jorge G. Casanovas · Joan Barrull · Isabel Mate
Juan M. Zorrilla · Jordi Ruiz-Olmo · Joaquim Gosàlbez
Miquel Salicrú

Shaping carnivore communities by predator control: competitor release revisited

Received: 28 June 2011 / Accepted: 25 January 2012 / Published online: 22 February 2012
© The Ecological Society of Japan 2012

Abstract The traditional way to deal with hunting interests is often focused on predator control. This approach requires a detailed understanding of predator responses to game management. Control methods can be non-selective and, consequently, can potentially have a negative impact on non-target predator species, affecting carnivore guild. In order to assess the potential risks associated with non-selective predator control in the presence of intraguild competition, the classical Lotka–Volterra competition model was used, but with two additional factors: a linear factor for capture mortality (mortality caused by predator control) and a factor for vacated niche occupancy associated with immigration. Simulation in a scenario with three species

revealed that one of them, the red fox *Vulpes vulpes*, which presented the highest intrinsic growth rate, can show population increases even under moderate control, whereas the population of European badger *Meles meles*, with a lower intrinsic growth rate, was reduced and, in some cases, may even become extinct. Lastly, the stone marten *Martes foina* presented a differential response, depending on the removal intensity and strategy employed. This behaviour is compatible with the results observed in a Mediterranean environment subjected to two types of game management: non-selective predator control (culling) and no control. In areas with non-selective control and moderate predator removal, the red fox population remained stable, while the stone marten and the European badger populations reduced markedly or disappeared.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s11284-012-0931-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

J. G. Casanovas
Hydrobiology and Game, Superior Technical School
of Forestry Engineers, Polytechnic University of Madrid,
Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain

J. Barrull (✉) · I. Mate · J. Gosàlbez
Department of Animal Biology, Faculty of Biology,
University of Barcelona, Avda. Diagonal 643,
08028 Barcelona, Spain
E-mail: jbarrull@ub.edu

J. M. Zorrilla
Department Ecology, Faculty of Biology,
Universidad Complutense de Madrid,
C/José Antonio Novais 2, 28040 Madrid, Spain

M. Salicrú
Department of Statistics, Faculty of Biology,
University of Barcelona, Avda. Diagonal 643,
08028 Barcelona, Spain

J. Ruiz-Olmo
General Directorate of Natural Environment and Biodiversity,
Department of Agriculture, Livestock, Fisheries, Nourishment
and Natural Environment, Generalitat of Catalonia,
Doctor Roux 80, 08017 Barcelona, Spain

Keywords Competitor release effect · *Martes foina* ·
Meles meles · Predator control · *Vulpes vulpes*

Introduction

Several taxonomic groups have shown population declines in recent decades as a result of human activity (Primack 2008). Given the characteristics of the life history, body size and habitat requirements of certain taxa, they are more susceptible to factors such as habitat destruction and over-exploitation (Creel et al. 2001; Johnson et al. 2001). Many carnivore species are currently threatened by these disturbances (Cardillo et al. 2004). Moreover, small carnivore species attract considerable interest because of their potential effect on prey populations, which, in turn, are of ecological relevance because of their scarcity (Crooks et al. 2010). In areas of hunting interest or in natural reserves with predator-sensitive species, one of the main goals of management strategies is to reduce the incidence of predation (Tapper et al. 1996). Predator reduction strategies are commonly used for this purpose (predator control; Harris and Saunders 1993; Reynolds and Tapper 1996; Sillero-Zubiri and Switzer



2004). These techniques vary greatly in their degree of selectivity and effectiveness with regard to the target species (Hein and Andelt 1994; Tapper et al. 1996). Unfortunately, many of these methods are non-selective and affect not only the species considered a pest, but also others of conservation interest (Herranz 2000; Duarte and Vargas 2001; Barrull et al. 2011). Considerable research effort has been devoted to determining the effects of predator control on prey populations in ideal conditions. In general, effective predator control enhances the abundance of prey (Reynolds and Tapper 1995). There are also many examples of the influential role of predation in the failure of prey populations to recover after drastic population reductions caused by other factors (drought, parasites etc.; Keith 1983; Newsome et al. 1989). However, the effects of management control strategies on predator populations and community structures have not been addressed in depth (but see Yoneda and Maekawa 1982; Harris and Saunders 1993; Reynolds et al. 1993). Although the effects of selective control on target species populations are of ecological relevance (Yoneda and Maekawa 1982; Reynolds et al. 1993), wildlife managers are increasingly focusing on non-selective control methods involving various carnivore species. Abundant data support this notion; thus, interspecific interactions occur in carnivore communities (e.g. intraguild predation or competition through exploitation; Palomares and Caro 1999; Virgós and Travaini 2005; Donadio and Buskirk 2006; Ritchie and Johnson 2009). Some activities, such as human exploitation, cause the extinction of the specialist or larger predators which act as top-predators, and, thus, favour the increase of communities of smaller predator species or those with a lower degree of specialisation (Palomares et al. 1995; Palomares and Caro 1999; Elmhagen and Rushton 2007; Crooks et al. 2010). Therefore, by affecting various species in a differential manner, predator management systems have diverse effects on predator communities and indirectly affect predation intensity. Consequently, the increase in small generalist carnivores brought about by a decrease in competition from larger carnivores causes paradoxical effects, such as a reduction in the diversity and abundance of game species or species of conservation interest. This effect is known as the mesopredator release effect (MRE) (Crooks and Soulé 1999; Brashares et al. 2010; Crooks et al. 2010). Given the lack of field data on this topic and the difficulty involved in obtaining them, an alternative for studying the possible effects of predator management techniques and interspecific interactions on the composition of predator communities consists of developing simple mathematical models which analyse the population dynamics of these species using a minimum number of assumptions.

Here, we studied the population dynamics of a community of three species of medium-sized predators (red fox *Vulpes vulpes*, European badger *Meles meles* and stone marten *Martes foina*) subjected to non-selective control. For this purpose, we used a theoretical model based on the numerical analysis of simple mod-

fied equations from the classical Lotka–Volterra competition model (Begon et al. 1996); similar models have been used in other ecological contexts, such as parasitology (Fenton and Brockhurst 2007). In addition, we compared our model predictions with data series showing the distribution of the three predator species in various areas characterised by different types of land use (from areas with intensive predator control to others with low incidence of this activity). In general, this simple model with few parameters proved to be more robust when observing trends where information is partial and estimation uncertain. For example, spatial models of theoretical ecology usually require estimations of many factors and are, therefore, extremely difficult to validate; models in landscape ecology lack a convincing theoretical framework, and models based on the colonisation of vacant sites, which characterise metapopulation dynamics, also simplify reality by assuming that species distribute over a network of patches of well-specified habitat; in other words, they discretise the continuous space distribution of populations (Forman 1995; Kareiva and Wennergren 1995; Tilman and Kareiva 1997; Bascompte and Solé 1998; Hanski 1998).

Methods

Mathematical model

There is a lack of appropriate field data with which to parameterise a predictive model with true values. Therefore, for the sake of generalisation, we chose a dynamic model, studied both analytically and numerically. For simplicity, we based our study on the classical Lotka–Volterra competition model (Begon et al. 1996), but with two additional factors: a linear factor for capture mortality during predator control, which represents the degree of non-selectivity, and a load factor for empty niche space after predator removal, which is associated with immigration. Similar models for two species, with few parameters, have been proposed in other contexts (Shorrocks and Begon 1975). The dynamics of three competing populations is described by a set of three differential equations:

$$\left. \begin{aligned} dA_t/dt &= (r_A + i_A) \cdot A_t \left(1 - \frac{A_t + \alpha_{AB}B_t + \alpha_{AC}C_t}{K_A} \right) - \omega_A A_t \\ dB_t/dt &= (r_B + i_B) \cdot B_t \left(1 - \frac{B_t + \alpha_{BA}A_t + \alpha_{BC}C_t}{K_B} \right) - \omega_B B_t \\ dC_t/dt &= (r_C + i_C) \cdot C_t \left(1 - \frac{C_t + \alpha_{CA}A_t + \alpha_{CB}B_t}{K_C} \right) - \omega_C C_t \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

where A_t , B_t and C_t represent the number of red fox, stone marten and European badger individuals, respectively, at time t . Their instantaneous population growth rates depend upon the intrinsic growth rate of red fox r_A , stone marten r_B and European badger r_C , carrying



capacity K_A , K_B and K_C , the effect of interspecific competition α_{AB} (stone marten to red fox), α_{AC} (European badger to red fox), α_{BA} (red fox to stone marten), α_{BC} (European badger to stone marten), α_{CA} (red fox to European badger), α_{CB} (stone marten to European badger), the rate at which they are controlled ω_A , ω_B and ω_C , and the effect of vacated niche space occupancy through immigration, i_A , i_B and i_C , which overlaps with the intrinsic growth rate. This effect of immigration can be understood as being proportional to the removal rate and also to the effects of proportionality of the growth rate, which are contained in the classical Lotka–Volterra competition model. Furthermore, it increases or decreases according to dispersal capacity. The parameter ω can be interpreted as the proportion of the population of a given species that dies in a period t as a consequence of non-selective control.

Simulation study: scenario description

The set of parameter values was chosen taking into consideration that observational data were available for each of the species included in the model and that these animals were common to the Mediterranean areas of Europe.

Non-selective control

This type of predator control is carried out regularly using snares or cage traps, in addition to the uncontrolled use of body-gripping traps by poachers. The unit cost for each capture device is different and so is their use and impact on species (Duarte and Vargas 2001; Barrull et al. 2011). Therefore, two basic removal structures were considered: a symmetric one (ω_A : ω_B : ω_C) = $\omega(1$: 1: 1), in which proportionality to the vector (1: 1: 1) can be interpreted as the situation of proportional non-selectivity; and an asymmetric one (ω_A : ω_B : ω_C) = $\omega(1$: 0.4: 1), in which proportionality to the vector (1: 0.4: 1) characterises a control strategy corresponding to 85% snares and 15% cage traps. Eight different simulation scenarios were considered for each non-selective structure: $\omega = 0$; $\omega = 0.1$; $\omega = 0.2$; $\omega = 0.3$; $\omega = 0.4$; $\omega = 0.5$; $\omega = 0.6$; $\omega = 0.7$. In addition, two intermediate structures were also considered in order to gain a better understanding of the extent of the removal effect, (1: 0.6: 1) and (1: 0.8: 1), and these were evaluated under specific conditions.

Intrinsic growth rate and immigration

For the red fox and the European badger, the r values calculated by Bright (1993) ($r_A = 1.1$ and $r_C = 0.46$, respectively) were used. For the stone marten ($r_B = 0.62$), the corresponding value was calculated following the equation described by Cole (1954), using life history data from Libois and Waechter (1991). For this intrinsic

growth rate, two simulation scenarios were taken into account: one without immigration ($r_A + i_A$, $r_B + i_B$, $r_C + i_C$) = (r_A , r_B , r_C) and another one with immigration ($r_A + i_A$, $r_B + i_B$, $r_C + i_C$) = ($r_A \cdot (1 + 0.6\omega_A)$, $r_B \cdot (1 + 0.4\omega_B)$, $r_C \cdot (1 + 0.5\omega_C)$). The mean immigration effect was evaluated for 50% of removals, with an increase or decrease of 10% according to the species' capacity for dispersal.

Interspecific competition

No quantitative data are currently available with which to build realistic scenarios. Therefore, two structures were taken into consideration: a symmetric one (α_{AB} : α_{AC} : α_{BA} : α_{BC} : α_{CA} : α_{CB}) = $\alpha(1$: 1: 1: 1: 1: 1), in which vector competition indices are proportional to (1: 1: 1: 1: 1: 1); and another, asymmetric one (α_{AB} : α_{AC} : α_{BA} : α_{BC} : α_{CA} : α_{CB}) = $\alpha(1$: 1.15: 1.1: 1.15: 0.70: 0.65), in which the vector competition indices are proportional to (1: 1.15: 1.1: 1.15: 0.70: 0.65). Symmetric proportionality coefficients were considered for the sake of simplicity in the absence of reliable information, whereas an asymmetric structure was obtained considering the mean coefficients of asymmetric overlap in the trophic niche described by MacArthur and Levins (1967) and obtained in the Serra de Montsant area for the years 2008 to 2010.

In both cases, the coefficient α_{AB} of the proportionality vector was taken as the reference value for the vector and was standardised to 1. An asymmetric approach is more realistic (Palomares and Caro 1999; Donadio and Buskirk 2006), even though asymmetric niche overlap partially characterises competition. For each competition structure, five simulation scenarios were considered: $\alpha = 0.1$; $\alpha = 0.3$; $\alpha = 0.5$; $\alpha = 0.7$ and $\alpha = 0.9$.

Carrying capacities

Constant and identical carrying capacities were established to facilitate the interpretation of results, and these were adjusted to the study area in order to obtain a simple model ($K = 30$) (Hernández and Rodríguez 1995; Ruiz-Olmo 1995; Barrull and Mate 2007a).

Specific software in the C programming language was designed in order to perform numerical simulations based on the model's mathematical equations. A total of 1,920 deterministic numerical analyses were carried out, 640 per species and one for each combination of parameters. The value reached by the population in the equilibrium for each combination of parameters is represented graphically.

Study area

The present study was conducted in an environment that combines agricultural and non-agricultural land use within the Serra de Montsant Natural Park. The area



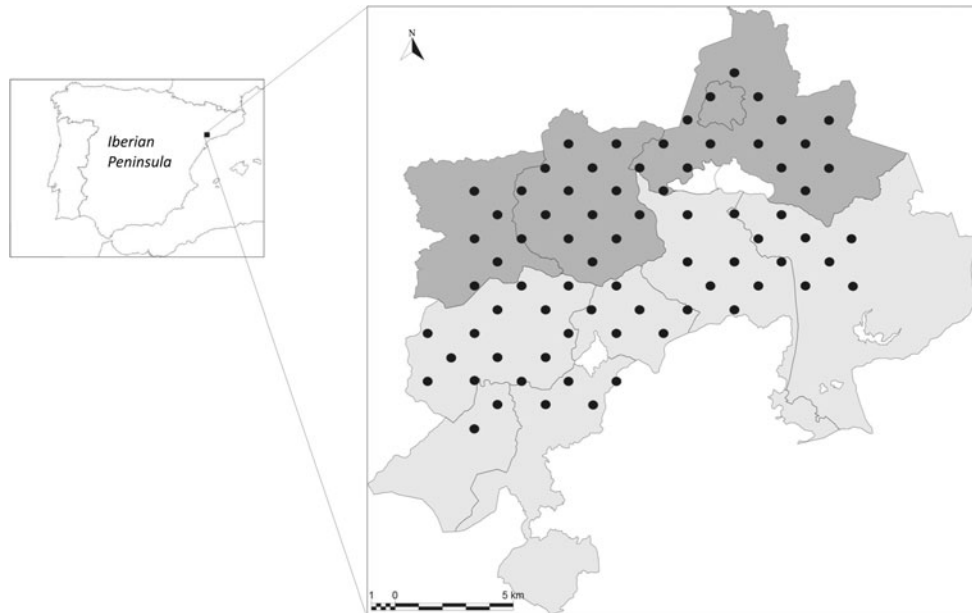


Fig. 1 The location of the Serra de Montsant study area (Catalonia, Spain) in the Iberian Peninsula. Until the 2005–2006 hunting season: *dark grey shading* represents private hunting areas with non-selective control; *light grey shading* corresponds to private

hunting areas without control; *white areas* inside the study area represent wildlife refuges or areas with no game management; the *dots* indicate camera trapping stations

considered is located in Catalonia (northeast Iberian Peninsula) ($41^{\circ}12'–41^{\circ}22' N$ and $0^{\circ}41'–0^{\circ}56' E$) (Fig. 1) and has an approximate extension of 28,840 ha. Its steep relief is formed by Oligocene conglomerates, with a maximum height of 1,163 m. Hydrography is almost exclusively limited to the Montsant and Siurana rivers. The climate is predominantly Mediterranean, with an annual mean temperature of $11–14^{\circ}C$ and an annual rainfall of $450–600 l/m^2$ (Pascual 2007). Vegetation is typically Mediterranean, with a sub-Mediterranean and Eurosiberian influence in some sectors. At present, climax communities (*Quercetum ilicis galloprovinciale*, *Quercetum rotundifoliae* and *Violo-Quercetum fagineae*) have been replaced by other secondary vegetation types of a sclerophyllous nature (*Erico-Thymelaetum tinctoriae*, *Genisto-Cistetum clusii*, *Quercetum cocciferae*, *Violo-Quercetum fagineae buxetosum*, *Brachypodio-Aphyllanhetum*, *Salvio-Aphyllanhetum* and *Thero-Brachypodion*) (Molero 1976; Pascual 2007). The area also includes an extensive network of paths and tracks connecting a patchwork of fertile lowland rich in groves of hazel, almond, olive and other fruit trees, but most especially in vineyards (Pascual 2002). The entire area supports a significant animal population, with a considerable diversity of species of high conservation interest (Barrull and Mate 2007b). Carnivorous mammals reported in the study area include the following species: red fox, weasel *Mustela nivalis*, polecat *Mustela putorius*, American mink *Neovison vison*, stone marten, European badger, European otter *Lutra lutra*, small-spotted genet *Genetta genetta* and European wildcat *Felis silvestris* (Barrull and Mate 2007b; Mate and Barrull 2010). The hunting of small game species such as

rabbit *Oryctolagus cuniculus* and red-legged partridges *Alectoris rufa* has always been a significant social and economic activity in the area, although hunting regimes have changed from open hunting in the mid 1970s to the current situation of private hunting areas managed by hunting associations.

Although small game management strategies differed regarding methods and intensity, two major types of game management prevailed: private hunting areas without predator control (PHAw) and private hunting areas with predator control (PHAc). In PHAw, the management strategy consisted mainly in releasing farm-bred small game (Barrull et al. 2011). Predation control was non-existent or anecdotal, and, thus, predators easily tolerated isolated implementation of control measures. In PHAc, common practices still included the release of farm-reared game animals but focused especially on predator control. However, the relevant information available is fragmentary, heterogeneous and not computerised. Some documents and capture records, referring to the period 1991–1999, have been deposited at the Territorial Services of the Environment and Housing Department of the Generalitat of Catalonia located in Tarragona, but official information previous to this period is not available (Barrull et al. 2011). According to gamekeepers and trappers, predators have been culled intensively for decades, and control methods have mostly been based on snares and cage traps. Sacrificed species have included red foxes, European badgers, small-spotted genets, stone martens, feral cats *Felis silvestris f. catus*, dogs *Canis lupus f. familiaris*, common magpies *Pica pica* and some birds of prey.



Table 1 Differences in size and land use composition between private hunting areas without control (PHAw) and private hunting areas with non-selective control (PHAc) in Serra de Montsant (Catalonia, Spain) in 2005–2006

	PHAw	PHAc
Total area (Ha)	18,018	10,822
Population (ind/Ha)	0.11	0.10
Land uses (%)		
Forest stands	36.77	38.07
Permanent crops	21.86	22.01
Mediterranean scrubland	35.23	33.35
Riparian vegetation	3.26	4.28
Water (streams and reservoirs)	0.53	0.28
Others	2.35	2.01

Data source: statistics published by the Catalan Institute of Statistics, Autonomous Government of Catalonia

From 1998, predator control was severely limited throughout Catalonia, coinciding with the enforcement of the Orders of the 4th of June and 30th of July 1997, approved by the Autonomous Government and published in the Official Gazette of the Government of Catalonia (Barrull et al. 2011). Adaptation to and compliance with the newly established, more restrictive, regulations concerning predator control after the hunting season reduced the number of authorisations granted. Nevertheless, it was not until the 2005–2006 hunting season that no kind of predator control at all was authorised within the hunting grounds contained in the study area, comprising a total of eight PHAw and five PHAc, with an approximate extension of 18,018 and 10,822 ha, respectively. Habitat is similar throughout in both areas and no marked differences were observed in terms of size or land use (Table 1).

Monitoring predators: design and statistical treatment

From autumn 2006 to summer 2007, species activity was recorded by camera trapping at 75 sampling stations. Stations were distributed uniformly following a systematic sampling method (Krebs 1999). To ensure uniform coverage of the study area, sample stations were distributed following the criteria described by Long and Zielinski (2008). Sample stations were placed on accessible sites near the vertices of 1-km² sample units, according to a grid overlaid on the study area. The size of the grid cell was established based on home range occupancy and territoriality in Mediterranean environments of the species studied (Blanco 1998). This design yielded the largest sample possible, provided more precise estimates than simple random sampling and satisfied the need for observations to be independent of one another (Morrison et al. 2008). A total of 35 stations were located in PHAc, while PHAw contained 40 (Fig. 1). We used five digital camera traps (Bushnell Trail Scout 2.1). Each camera was placed along a trail, as trails are considered to be the main routes of travel for the species

studied (Libois and Waechter 1991; Cavallini 1994; Virgós 2001; Webbon et al. 2004). Cameras were placed on appropriate sites at a height of about 30–50 cm, and were programmed to record the date and time of each picture taken. When setting up the camera station, the camera was aimed and the location was baited with canned sardines in oil. In order to ensure sample representativeness for the total study area and to observe species presence in the grid cells, cameras were active for fifteen consecutive days. Images taken with an interval longer than 1 h were assumed to show different individuals (Lucherini et al. 2009). In no case did we attempt to determine the individual identity of the specimens photographed. For each species, absolute contacts were calculated to quantitatively characterise the experimental data related to species abundance at each sampling station. We obtained 1,981 distinct photos of mammals and birds, 842 of which were distinct photos of the target species. These consisted of 422 (50.1%) photos of red foxes, 243 (28.9%) of stone martens and 177 (21%) of European badgers. A Mann–Whitney *U* test with a significance level $\alpha = 0.05$ allowed us to check differences in the effects of the two types of game management on each of the three species. To complete the analysis, we performed a descriptive study and constructed histograms of observed frequencies.

Results

Simulation results

The numerical simulations of the interspecific interactions differed qualitatively among the predator populations. According to the model, the European badger, which had the lowest intrinsic growth rate, showed a linear decrease in population in response to control measures, reaching extinction at a medium value for control intensity ($\omega \approx 0.5$) (see Fig. 2i, j). This behaviour was observed for all experimental conditions: with or without immigration, with symmetric and asymmetric competition, and with proportional and asymmetric non-selective control. The behavioural pattern of the stone marten was different and depended on the removal structure considered. For the most asymmetric removal condition, equilibrium was reached at close to half the carrying capacity ($K/2 = 15$), whereas in intermediate conditions of asymmetry in predator control, equilibrium neared significantly lower values, while with symmetric removal behaviour compared to that observed in the European badger, the population decreased in response to control measures, reaching extinction at a medium value for control intensity ($\omega \approx 0.6$ – 0.7) (see Fig. 2f–h). The behavioural pattern of the red fox differed widely from the other two species considered. When the removal structure was symmetric or intermediate, the population tended to stabilise at a value near to carrying capacity ($K/2 = 15$), with a slight decrease when the immigration effect was not considered. When



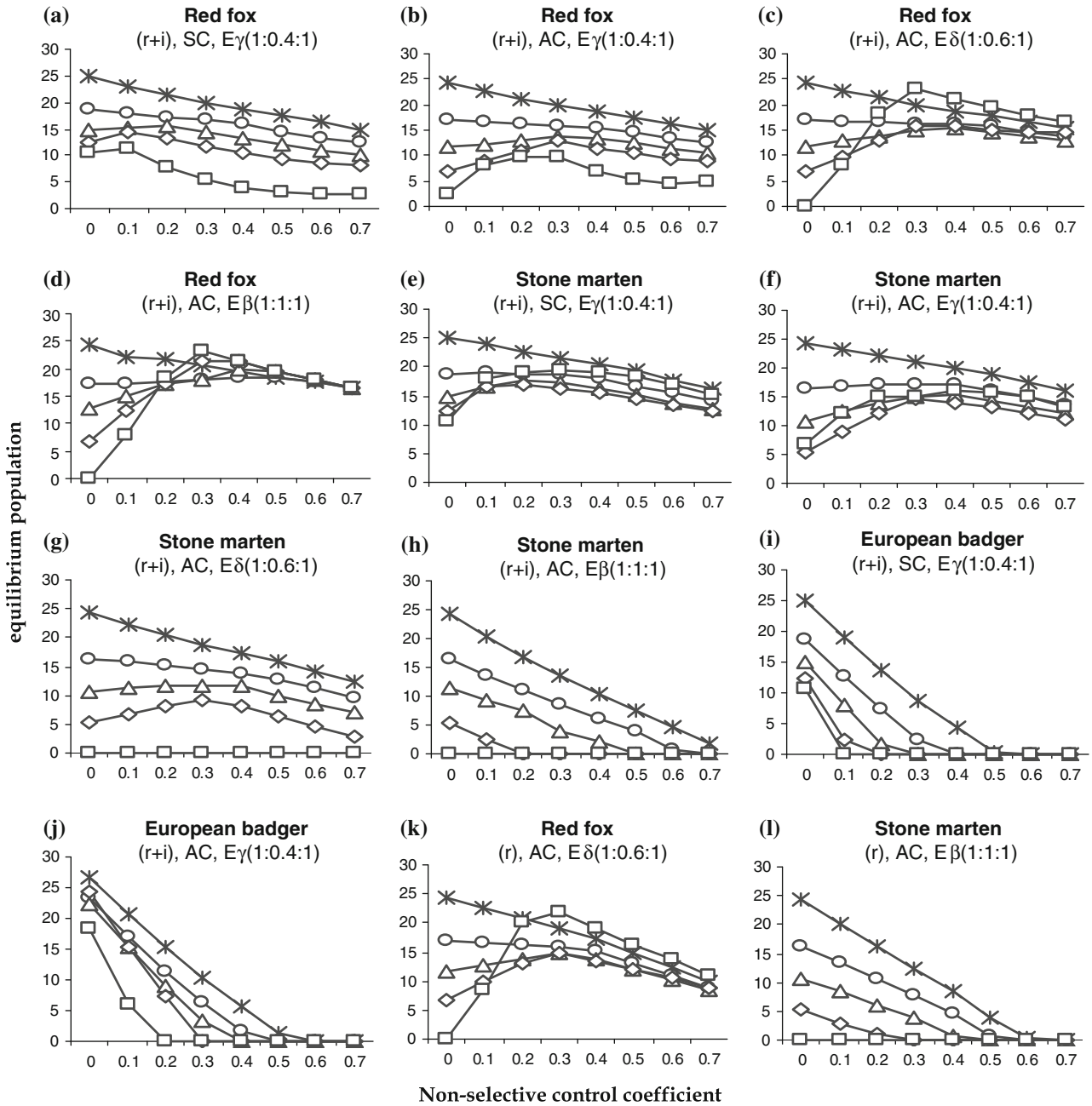


Fig. 2 Function of the competition coefficients (α) that relate the value for populations in dynamic equilibrium according to the level of non-selective control (ω). Symbols: *asterisks* $\alpha = 0.1$, *circles* $\alpha = 0.3$, *triangles* $\alpha = 0.5$, *rhombuses* $\alpha = 0.7$, *squares* $\alpha = 1.0$, AC asymmetrical interspecific competition, SC symmetrical inter-

specific competition, (r) intrinsic growth rate without immigration, (r + i) intrinsic growth rate with immigration, $E\beta$ symmetrical culling (1: 1: 1), $E\gamma$ asymmetrical culling (1: 0.4: 1), $E\delta$ asymmetrical culling (1: 0.6: 1)

the removal structure was asymmetric, the population decreased in response to control measures and stabilised in the absence of superior competitors (Fig. 2b–d). Within this framework, it is almost paradoxical that, with intermediate removal structures aimed at decreasing the red fox population and with a moderate to high intensity of predator removal, the red fox population remained stable or increased, while the stone marten

population decreased and the badger population dropped significantly (or even disappeared). Consequently, it could be expected that the stone marten population would be reduced still further due to the recovery capacity of the red fox and its status as a superior competitor.

Finally, the situation of strong competition ($\alpha = 0.9$) and non-removal ($\omega = 0$) deserves special mention. In



this case, with a symmetric competition structure, the model suggests that resources would be proportionally shared, and, as a result, the three species would reach equilibrium at a third of the carrying capacity. However, with an asymmetric competition structure, the superior competitor would occupy all the space and use all the resources, consequently causing the extinction of the other two species.

To facilitate the application of this model in hunting management, we have obtained and implemented the equations of the equilibrium points of the model. Using the Mathematica 8.0 program, the equilibrium points of the model were obtained for three coexisting populations and for the extinction of one or more populations (see the Appendix). The implicit equations of the equilibrium points have been implemented in a spreadsheet (see supplementary material and <http://www.bioglim.com/equipopulation1.xls>). The use of dynamic tables allowed us to combine the equations for three coexisting populations and for extinction of one or more populations; furthermore, the presentation of results in the data entry worksheet makes usage easy (see Fig. 3). The evaluation of generic situations (in a familiar and user-friendly software program) will enable wildlife managers to better understand the mechanisms which determine changes in the community structure and composition. Furthermore, the use of simulations will assess the effectiveness of possible actions.

Predictions of the theoretical model and consistency with a true management scenario

Competition structure is asymmetric within the Serra de Montsant area, and, during 2005–2006, predator control was non-selective, with an intermediate degree of asymmetry (approximately 85% snares, 15% cage traps and an uncontrolled percentage of body-gripping traps used by poachers). Assuming a moderate, unevenly distributed removal intensity, it was expected that, on the basis of the results of the numerical analysis, the following predictions would be fulfilled: (1) it is unlikely that statistically significant differences will be found between red fox population numbers in areas subjected to control strategies and those free of this measure; (2) assuming that the control strategy is spatially variable, when the scenario is characterised by very high competition and low control, then the red fox will show maximum peak population (due to the effect on the occupancy of niche space cleared of European badgers); (3) controlled and uncontrolled areas are likely to show large differences in the abundance of European badgers and, to a lesser extent, of stone martens; and (4) the stone marten and European badger will show greater abundance in areas free of non-selective control.

All the predictions were corroborated by field data. Analysis of the results obtained from the 75 sample stations revealed that red fox abundance did not differ

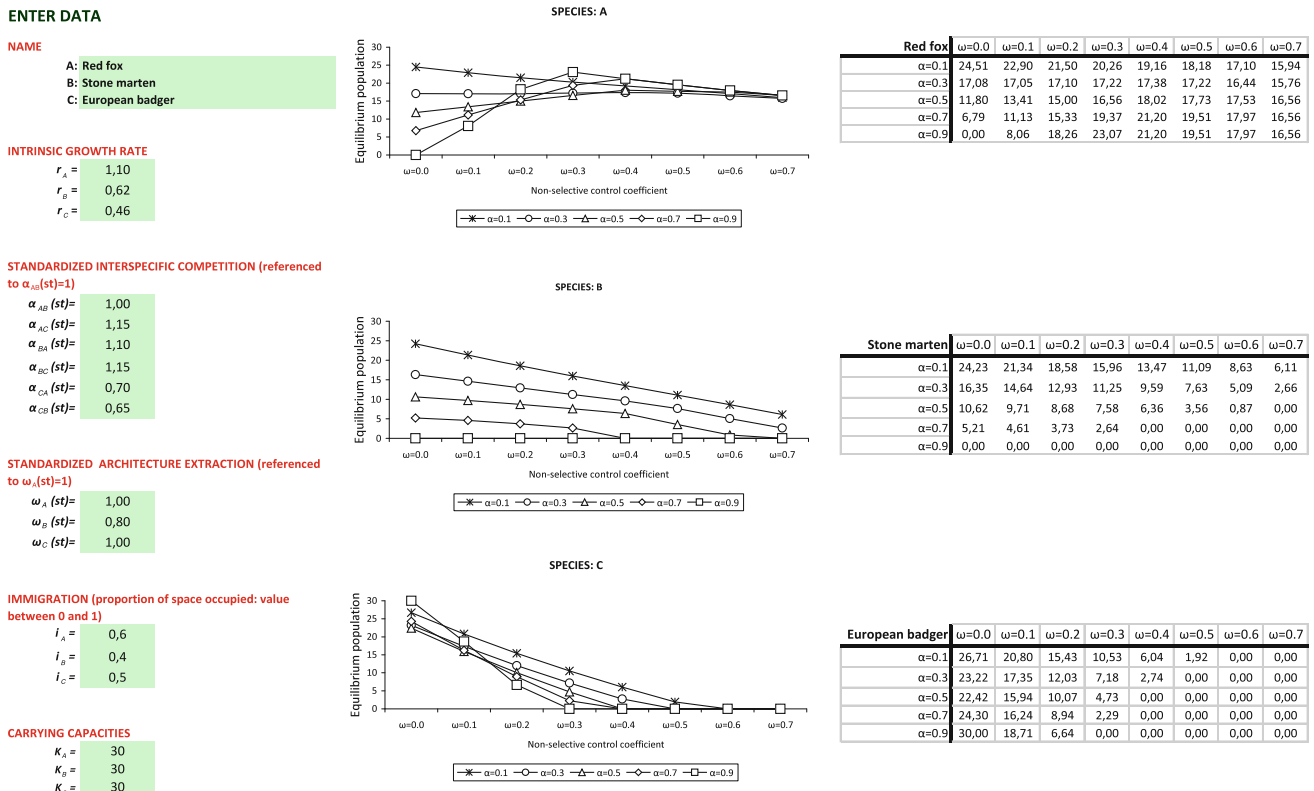


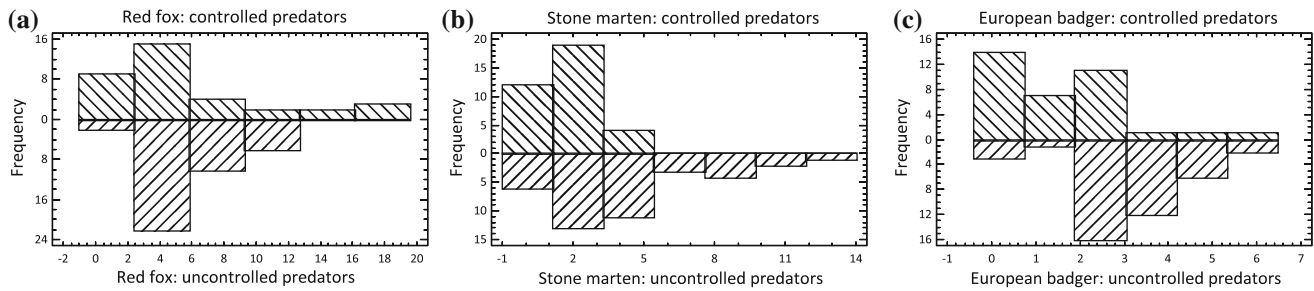
Fig. 3 Data entry and presentation of results



Table 2 Median and standard deviation by species, with and without predator control, and p -value in the Mann–Whitney U -test comparison

	Control		No control		Mann–Whitney p -value
	Median	s	Median	s	
Red fox	5.00	5.22	5.00	2.49	0.2358
Stone marten	2.00	1.31	4.00	2.88	0.0003*
European badger	1.00	1.53	3.50	1.53	0.0000*

*Statistical significance

**Fig. 4** Histogram of observed frequencies with and without predator control of red fox (a), stone marten (b) and European badgers (c)

significantly between areas with differential predator control ($p = 0.2358$). The maximum abundance of red foxes ($n = 19$) was found in two areas where predator control was implemented and was greater than the maximum population ($n = 11$) found in two areas free of management practices. On the other hand, European badger populations showed a greater difference between PHAw and PHAc ($p = 0.0000$): predator control reduced the population considerably. Similarly, the stone marten population also presented significant differences ($p = 0.0003$) and the population was also reduced by predation control. The highest population peaks for the stone marten and European badger were registered in PHAw ($n = 12$ and $n = 8$, respectively, vs. $n = 5$ and $n = 3$ in PHAc, respectively). Descriptive results and a median comparison based on Mann–Whitney's U -test are given in Table 2 and frequency histograms can be seen in Fig. 4.

Discussion

In a scenario with three coexisting but competing species, the classical Lotka–Volterra competition model with two additional factors (a removal and an immigration factor) allows predictions to be made (in generic terms) of the effect of human management on community structure and composition. In order to quantify this effect and to identify explanatory causal relationships, a scenario study was carried out of a small carnivore community in the Serra de Montsant Natural Park formed by three species: red fox, stone marten and European badger. The results indicate that the most significant factors affecting population dynamics are intrinsic growth rate and predator removal intensity and strategy (in this case, related to the percentage of snares

and cage traps used during control, and body-gripping devices during poaching).

The intrinsic growth rate determines species recovery, and its effect is depicted in the differential response of red fox and European badger populations (even in the unrealistic situation of symmetric competition) (see Fig. 2a, b, i, j). In most cases, proportional control measures would eliminate those populations with low rates of increase, and only those species with high rates of increase would persist (in our case, the red fox), unless the control strategy was very intense. However, red fox numbers paradoxically increase in response to control aimed at reducing the population, due to a higher reproduction rate. This effect could be partially attributable to the possible occupancy of the niche space vacated by competitors. Moreover, the ecological consequences of a mechanism such as the one we propose might be similar to those produced by the MRE (Brashares et al. 2010), where net predation on certain prey species increases as a result of an increase in the population of control-resistant predators. Although top carnivores will kill small predators, spatial and temporal avoidance, territorial shifting, behavioural exclusion and resource partitioning are primary mechanisms by which dominant predators can limit mesopredator populations. Consequently, as dominant carnivores decline or disappear, reduced competition and predation is hypothesised, facilitating an ecological release of subordinate mesopredators. In turn, some mesopredators may be predation threats to a variety of prey populations. These differences are very subtle, and are based on the type of model employed to account for the paradoxical effect observed, such as the “competitor release effect” proposed by Casanovas (2005) and Caut et al. (2007), since, with the classical MRE, we are dealing with predator–prey



models with various trophic levels (Courchamp et al. 1999).

Furthermore, predator removal intensity and strategy significantly determines responses to predator control. The importance of community structure is illustrated by the differential behaviour of the stone marten depending on the different removal conditions (asymmetric, intermediate and symmetric). When predator control is maintained with the same intensity and efficiency (proportional removal), red fox and stone marten populations display a differential behaviour: the red fox population size remains stable thanks to a higher growth rate, whereas the stone marten population decreases or disappears. However, in spite of its low intrinsic growth rate, the stone marten population is less affected by an asymmetric removal strategy and remains stable (see Fig. 2f–h). The intensity of predator removal is also important. As mentioned before, low or moderate removal rates benefit species with a higher intrinsic growth rate, and moderate to high removal intensity not only accentuates this effect but also lowers all population densities significantly. If prolonged over time, moderate, high or upper limit removal intensity can trigger extinction of those species with a lower growth rate. Similarly, some studies have proposed that these practices are effective only when applied intensively (Reynolds et al. 1993).

Intra- and interspecific competition plays a role that is proportional to population density. Therefore, the competition effect is reduced with moderate or high removal intensity (Creel et al. 2001). Under these conditions, it has been observed that equilibrium points do not differ significantly when (symmetric and asymmetric) competition structure changes but all other factors remain constant (see Fig. 2a, b, e, f, i, j).

Special mention should be made of the immigration effect. In the model considered, populations were distributed over a partial structure with a homogeneous landscape pattern.

Using this approach, immigration has little impact when removal intensity is moderate; in contrast, when removal intensity is intermediate or high, the immigration effect tends to level out population densities in the home range area (Frank and Woodroffe 2001). This population levelling effect is produced due to the fact that populations are not isolated and hunting area boundaries are artificial. Within this framework, when removal is sustained over time, immigration will only be delayed (see Fig. 2c, h, k, l).

The fundamental objective of predator control is to achieve an effective increase in the populations of prey species that are considered of interest with regard to hunting or conservation (Reynolds and Tapper 1996; Graham et al. 2005; Virgós and Travaini 2005). The ecological consequences of predator control will depend on changes in the composition and structure of the predator communities and the effect of these on intra-guild and predator–prey interactions. However, both types of change also appear to be intricately interrelated

(Holt et al. 2010). Moreover, abundant evidence indicates that significant changes in the composition and structure of predator communities lead to increased net predation of determined prey species (Brashares et al. 2010).

Our observational data on game management in the area of Serra de Montsant support the notion that deterministic processes occur within a community subjected to non-selective control. These processes take place locally and could, therefore, be extrapolated to different types of landscape. To our knowledge, predator control has not been intensely or uniformly applied in this area (Barrull 2011, unpublished data). In areas with moderate predator removal and intermediate structure, stone marten and European badger populations reduced markedly or disappeared, while the red fox population remained stable because it has the highest growth rate. Red fox populations recovered rapidly, due to their reproductive rate and the absence of competitors. Paradoxically, the red fox population has increased in number even beyond the theoretical value of maximum population at equilibrium in the presence of the stone marten and European badger, which is assumed to occur in PHAW. Consequently, the abandonment of non-selective control in the Serra de Montsant area is expected to speed the recovery of stone marten and European badger populations and reduce the red fox community to levels similar to those found in areas subjected to population control.

Our results highlight the importance of considering ecological interactions among predators when designing an optimal predator control strategy (see also Courchamp et al. 1999). They also show that the complex network of interactions among predators can lead to undesired effects, such as a population increase of the target species and the elimination of more sensitive species that might be of conservation interest (Virgós and Travaini 2005; Beja et al. 2009). The framework in which control strategies are developed should, therefore, be considered (abundance and diversity of predators), as well as the techniques applied, and not only the efficiency or theoretical selectivity of trapping devices (Linhart et al. 1986), but also a variety of specific factors that influence selectivity (expertise of the trapper, habitat in which the traps are set, behaviour of predators etc.).

In order to facilitate predator management in these environments, we have obtained the equilibrium points of the model and implemented them in a spreadsheet. Their evaluation in general situations will enable wildlife managers to better understand the mechanisms which determine changes in community structure and composition, and to assess the effectiveness of possible management actions using simulations. The results obtained from this model should be understood in qualitative terms, since simplification of reality, partial information and uncertainty about parameter estimations hinder accurate prediction of abundances.



Acknowledgements We are especially thankful to J. Palet for his generous assistance with the field work and for his stimulating discussions and constructive reviews of the manuscript, and to the two anonymous referees for their helpful comments, which helped to clarify many of the points presented in the final version.

Appendix

Using the Mathematica 8.0 program, the equilibrium points of the model were obtained for three coexisting populations and for the extinction of one or more populations.

A, *B* and *C* maintain stable:

$$A = \frac{H_{ABC}(\alpha_{BC}\alpha_{CB} - 1) + H_{BAC}(\alpha_{AB} - \alpha_{AC}\alpha_{CB}) + H_{CAB}(\alpha_{AC} - \alpha_{AB}\alpha_{BC})}{S_{ABC}[\alpha_{AB}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + \alpha_{BC}\alpha_{CB} + \alpha_{AC}(\alpha_{CA} - \alpha_{BA}\alpha_{CB}) - 1]}$$

$$B = \frac{H_{BAC}(\alpha_{AC}\alpha_{CA} - 1) + H_{ABC}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + H_{CBA}(\alpha_{BC} - \alpha_{BA}\alpha_{AC})}{S_{ABC}[\alpha_{AB}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + \alpha_{BC}\alpha_{CB} + \alpha_{AC}(\alpha_{CA} - \alpha_{BA}\alpha_{CB}) - 1]}$$

$$C = \frac{H_{CBA}(\alpha_{AB}\alpha_{BA} - 1) + H_{ACB}(\alpha_{CA} - \alpha_{CB}\alpha_{BA}) + H_{BCA}(\alpha_{CB} - \alpha_{CA}\alpha_{AB})}{S_{ABC}[\alpha_{AB}(\alpha_{BA} - \alpha_{BC}\alpha_{CA}) + \alpha_{BC}\alpha_{CB} + \alpha_{AC}(\alpha_{CA} - \alpha_{BA}\alpha_{CB}) - 1]}$$

where $H_{\tau\beta\gamma} = K_{\tau}(r_{\beta} + i_{\beta})(r_{\gamma} + i_{\gamma})(r_{\tau} + i_{\tau} - \omega_{\tau})_{\tau}$

and $S_{ABC} = (r_A + i_A)(r_B + i_B)(r_C + i_C)$

A and *B* maintain stable, *C* disappears ($C = 0$):

$$A = \frac{K_B(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B - \omega_B) \cdot \alpha_{AB} - K_A(r_B + i_B) \cdot (r_A + i_A - \omega_A)}{(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B) \cdot (\alpha_{AB}\alpha_{BA} - 1)}$$

$$B = \frac{K_A(r_B + i_B) \cdot (r_A + i_A - \omega_A) \cdot \alpha_{BA} - K_B(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B - \omega_B)}{(r_A + i_A) \cdot (r_B + i_B) \cdot (\alpha_{AB}\alpha_{BA} - 1)}$$

A and *C* maintain stable, *B* disappears ($B = 0$):

$$A = \frac{K_C(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C - \omega_C) \cdot \alpha_{AC} - K_A(r_C + i_C) \cdot (r_A + i_A - \omega_A)}{(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{AC}\alpha_{CA} - 1)}$$

$$C = \frac{K_A(r_C + i_C) \cdot (r_A + i_A - \omega_A) \cdot \alpha_{CA} - K_C(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C - \omega_C)}{(r_A + i_A) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{AC}\alpha_{CA} - 1)}$$

B and *C* maintain stable, *A* disappears ($A = 0$):

$$B = \frac{K_C(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C - \omega_C) \cdot \alpha_{BC} - K_B(r_C + i_C) \cdot (r_B + i_B - \omega_B)}{(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{BC}\alpha_{CB} - 1)}$$

$$C = \frac{K_B(r_C + i_C) \cdot (r_B + i_B - \omega_B) \cdot \alpha_{CB} - K_C(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C - \omega_C)}{(r_B + i_B) \cdot (r_C + i_C) \cdot (\alpha_{BC}\alpha_{CB} - 1)}$$

A maintains stable, *B* and *C* disappear ($B = 0$, $C = 0$):

$$A = \frac{K_A \cdot (r_A + i_A - \omega_A)}{(r_A + i_A)}$$

B maintains stable, *A* and *C* disappear ($A = 0$, $C = 0$):

$$B = \frac{K_B \cdot (r_B + i_B - \omega_B)}{(r_B + i_B)}$$

C maintains stable, *A* and *B* disappear ($A = 0$, $B = 0$):

$$C = \frac{K_C \cdot (r_C + i_C - \omega_C)}{(r_C + i_C)}$$

A, *B* and *C* disappear ($A = 0$, $B = 0$, $C = 0$).



References

- Barrull J, Mate I (2007a) La guineu a Catalunya, 1st edn. L'Agulla de Cultura Popular, Tarragona
- Barrull J, Mate I (2007b) Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant, 1st edn. Diputació de Tarragona, Tarragona
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosàlbez J (2011) Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: an example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75:363–369. doi:10.1515/MAMM.2011.052
- Bascompte J, Solé RV (1998) Modelling spatiotemporal dynamics in ecology, 1st edn. Springer, New York
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) Ecology: individuals, populations and communities, 3rd edn. Blackwell Science, Cambridge
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R (2009) Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: conservation implications. *Eur J Wildl Res* 55:227–238. doi:10.1007/s10344-008-0236-1
- Blanco JC (1998) Mamíferos de España. I. Insectívoros, Quirópteros, Primates y Carnívoros de la península Ibérica, Baleares y Canarias, 1st edn. Planeta, Barcelona
- Brashares JS, Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW (2010) Ecological and conservation implications of mesopredator release. In: Terborgh J, Estes JA (eds) Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington, pp 221–240
- Bright PW (1993) Habitat fragmentation—problems and predictions for British mammals. *Mammal Rev* 23:101–111
- Cardillo M, Purvis A, Sechrest W, Gittleman JL, Bielby J, Mace GM (2004) Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biol* 2(7):909–914. doi:10.1371/journal.pbio.0020197
- Casanovas JG (2005) Análisis de las relaciones especies-hábitat y efectos de la gestión cinegética sobre las poblaciones de carnívoros medianos en España central. Ph.D. thesis, Complutense University of Madrid, Madrid, Spain
- Caut S, Casanovas JG, Virgós E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F (2007) Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Aust Ecol* 32:858–868. doi:10.1111/j.1442-9993.2007.01770.x
- Cavallini P (1994) Faeces count as an index of fox abundance. *Acta Theriol* 39:417–424
- Cole LC (1954) The population consequences of life history phenomena. *Q Rev Biol* 29:103–137
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G (1999) Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *J Anim Ecol* 68:282–292
- Creel S, Spong G, Creel N (2001) Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. In: Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK (eds) Carnivore conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 35–60
- Crooks KR, Soulé ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563–566. doi:10.1038/23028
- Crooks KR, Riley SP, Gehrt SD, Gosselink TE, Van Deelen TR (2010) Community ecology of urban carnivores. In: Gehrt SD, Riley PD, Cypher BL (eds) Urban carnivores: ecology, conflict, and conservation. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp 185–196
- Donadio E, Buskirk S (2006) Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *Am Nat* 167:524–536. doi:10.1086/501033
- Duarte J, Vargas JM (2001) Son selectivos los controles de predadores en los cotos de caza? *Galemys* 13(s.n.):1–9
- Elmhagen B, Rushton SP (2007) Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecol Lett* 10:197–206. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.01010.x
- Fenton A, Brockhurst MA (2007) The role of specialist parasites in structuring host communities. *Ecol Res* 23:795–804. doi:10.1007/s11284-007-0440-6
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landsc Ecol* 10:133–142
- Frank LG, Woodroffe R (2001) Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. In: Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK (eds) Carnivore conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 419–442
- Graham K, Beckerman AP, Thirgood S (2005) Human–predator–prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biol Conserv* 122:159–171. doi:10.1016/j.biocon.2004.06.006
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41–49
- Harris S, Saunders G (1993) The control of canid populations. In: Proceedings of the 65th Symposium of the Zoological Society of London, London, pp 441–464
- Hein EW, Andelt WF (1994) Evaluation of coyote attractants and an oral delivery device for chemical agents. *Wildl Soc Bull* 22:651–655
- Hernández I, Rodríguez JD (1995) Toixò *Meles meles* L., 1758. In: Ruiz-Olmo J, Aguilar Á (eds) Els grans Mamífers de Catalunya i Andorra. Lynx Edicions, Barcelona, pp 104–108
- Herranz J (2000) Efectos de la depredación y del control de predadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha. Ph.D. thesis, Autonoma University of Madrid, Madrid, Spain
- Holt RD, Holdo RM, van Veen FJ (2010) Theoretical perspectives on trophic cascades: current trends and future directions. In: Terborgh J, Estes JA (eds) Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington, pp 301–318
- Johnson WE, Eizirik E, Lento GM (2001) The control, exploitation, and conservation of carnivores. In: Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK (eds) Carnivore conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 196–219
- Kareiva P, Wennergren U (1995) Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373:299–302
- Keith LB (1983) Role of food in hare population cycles. *Oikos* 40:385–395
- Krebs CJ (1999) Ecological methodology, 2nd edn. Addison Wesley Longman, Menlo Park
- Libois R, Waechter A (1991) La fouine (*Martes foina* Erxleben, 1777). Encyclopédie des carnivores de France, vol. 10, 1st edn. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris
- Linhart SB, Dasch GJ, Male CB, Engeman RM (1986) Efficiency of unpadding and padding steel foothold traps for capturing coyotes. *Wildl Soc Bull* 14:212–218
- Long RA, Zielinski WJ (2008) Designing effective noninvasive carnivore surveys. In: Long RA, MacKay P, Zielinski WJ, Ray JC (eds) Noninvasive survey methods for carnivores. Island Press, Washington, pp 8–44
- Lucherini M, Reppucci JI, Walker RS, Villalba ML, Wursten A, Gallardo G, Iriarte A, Villalobos R, Perovic P (2009) Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *J Mammal* 90:1404–1409
- MacArthur RH, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat* 101:377–385
- Mate I, Barrull J (2010) Primera cita de visón americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) en el río Montsant (Tarragona). *Galemys* 22:63–65
- Molero J (1976) Estudio florístico y fitogeográfico de la Sierra de Montsant y su área de influencia. Ph.D. thesis, University of Barcelona, Barcelona, Spain
- Morrison ML, Block WM, Strickland MD, Collier BA, Peterson MJ (2008) Wildlife study design, 2nd edn. Springer, New York
- Newsome AE, Parer I, Catling PC (1989) Prolonged prey suppression by carnivores—predator-removal experiments. *Oecologia* 78:458–467. doi:10.1007/BF00378734



- Palomares F, Caro TM (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am Nat* 153:492–508. doi:[10.1086/303189](https://doi.org/10.1086/303189)
- Palomares F, Gaona P, Ferreras P, Delibes M (1995) Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conserv Biol* 9:295–305. doi:[10.1046/j.1523-1739.1995.9020295.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020295.x)
- Pascual R (2002) *Montsant, patrimoni natural i paisatge*, 1st edn. Migdia Serveis Culturals, Albarca
- Pascual R (2007) *Flora de la Serra de Montsant*, 1st edn, vol 1. Rafael Dalmau, Barcelona
- Primack RB (2008) *A primer of conservation biology*, 4th edn. Sinauer Associates, Sunderland
- Reynolds JC, Tapper SC (1995) Predation by foxes *Vulpes vulpes* on brown hares *Lepus europaeus* in central southern England, and its potential impact on annual population growth. *Wildl Biol* 1:145–158
- Reynolds JC, Tapper SC (1996) Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Rev* 26:127–156. doi:[10.1111/j.1365-2907.1996.tb00150.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1996.tb00150.x)
- Reynolds JC, Goddard HN, Brockless MH (1993) The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in Southern England. *Gib Faune Sauv* 10:319–334
- Ritchie EG, Johnson CN (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol Lett* 12:982–998. doi:[10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x)
- Ruiz-Olmo J (1995) Fagina o gorjablanc *Martes foina* Erxleben 1777. In: Ruiz-Olmo J, Aguilar A (eds) *Els grans Mamífers de Catalunya i Andorra*. Lynx Edicions, Barcelona, pp 92–95
- Shorrocks B, Begon M (1975) A model of competition. *Oecologia* 20:363–367
- Sillero-Zubiri C, Switzer D (2004) Management of wild canids in human-dominated landscapes. In: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW (eds) *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, pp 257–266
- Tapper SC, Potts GR, Brockless MH (1996) The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix*. *J Appl Ecol* 33:965–978
- Tilman D, Kareiva P (1997) *Spatial ecology*, 1st edn. Princeton University Press, Princeton
- Virgós E (2001) Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodivers Conserv* 10:1039–1049
- Virgós E, Travaini A (2005) Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodivers Conserv* 14:3475–3486. doi:[10.1007/s10531-004-0823-8](https://doi.org/10.1007/s10531-004-0823-8)
- Webbon CC, Baker PJ, Harris S (2004) Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *J Appl Ecol* 41:768–779
- Yoneda M, Maekawa K (1982) Effects of hunting on age structure and survival rates of red fox in eastern Hokkaido. *J Wildl Manage* 46:781–786



Differential response of a carnivore community to predator control: a spatio-temporal observational study

J. BARRULL^{1*}, I. MATE¹, M. SALICRÚ², J. PALET², J. G. CASANOVAS³, J. GOSÁLBEZ¹, & J. RUIZ-OLMO⁴

¹Department of Animal Biology, Faculty of Biology, University of Barcelona, Barcelona, Spain, ²Department of Statistics, Faculty of Biology, University of Barcelona, Barcelona, Spain, ³Department of Ecology, Faculty of Biology, Complutense University of Madrid, Madrid, Spain, and ⁴Department of Agriculture, Livestock, Fisheries, Nourishment and Natural Environment, Generalitat of Catalonia, General Directorate of Natural Environment and Biodiversity, Barcelona, Spain

(Received 10 September 2012; accepted 5 February 2014)

Abstract

Predator control has historically shaped management towards minimising predator pressure on sensitive species in most hunting and protected areas. Despite widespread use, few studies of medium-sized carnivores have evaluated such control. To fill this void, we studied the effect of control on shaping a carnivore community consisting of European badgers *Meles meles* Linnaeus, 1758, stone martens *Martes foina* Erxleben, 1777 and red foxes *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758, in the Serra de Montsant area (NE Spain), and we report the recovery dynamics for different habitats (forest, scrubland and cultivated land) over time (3 years) when that control was halted. The results show that non-selective predator control is inadequate to reconcile the conservation of ecosystems with hunting. Specifically, it favours the frequency of occurrence of red foxes, which are the main consumer of small game species, and also reduces the frequency of occurrence of European badgers and stone martens, which are protected species. The recovery or regression sequence was observed over time in an area where there had previously been control, and was compared with the point of reference provided by an uncontrolled area. The results show the recovery of European badgers (135% over 3 years) and stone martens (285% over 3 years), and the regression of red foxes (−10% over 3 years) when control is halted. Monitoring the different habitats, European badgers recover first on cultivated land, then scrubland and more slowly in forest. Stone martens recover first in forest, and then scrubland and cultivated land. In contrast, red foxes maintain their numbers in scrubland, and decline slightly in forest and on cultivated land. The observed preferences have been associated with the capacity to meet basic needs of food, protection and balance with competitors.

Keywords: *Martes foina*, *Meles meles*, predator control, recovery dynamics, *Vulpes vulpes*

Introduction

The reduction in the population of some species of Carnivora (Woodroffe 2001) and the effect on other farmed, game or endangered species (Sillero-Zubiri & Switzer 2004) has historically shaped management strategies towards minimising predation pressure on sensitive species in most hunting and protected areas (Whitfield et al. 2003). To achieve this objective, predator control methods are used (Reynolds & Tapper 1996), which usually imply a reduction in predator populations (Sillero-Zubiri & Switzer 2004) in order to increase game abundance and reproductive success (Graham et al. 2005; Beja et al. 2009). Although these

aims are not always achieved (Heydon et al. 2000a, b; Virgós & Travaini 2005), game keepers see predator control as an essential tool in maintaining or enhancing game population sizes and increasing economic revenue from related activities (Reynolds & Tapper 1996; Delibes-Mateos et al. 2013). In general, the effect of predator control varies depending on the selectivity, intensity, scope and duration of the programme, and the biology of the species involved (Reynolds et al. 1993; Harding et al. 2001; Baker & Harris 2006; Duarte et al. 2012). When control is maintained over time, the interactions that occur can be explained by the mechanisms of the competitor release effect (Caut

*Correspondence: J. Barrull, Department of Animal Biology, Faculty of Biology, University of Barcelona. Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona, Spain. Tel: +34 934021451. Fax: +34 934034426. Email: jbarrull@ub.edu



et al. 2007; Casanovas et al. 2012). When the control is not maintained over time, or only covers small areas, the results are usually very limited (Reynolds et al. 1993; Harding et al. 2001; McDonald & Harris 2002).

When control is halted or the natural causes which led to a population decline disappear, carnivores' recovery depends on many factors and varies greatly from one species to another (Frank & Woodroffe 2001). Wolves (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), coyotes (*Canis latrans* Say, 1823) and lions (*Panthera leo* Linnaeus, 1758) readily move into vacated areas (Beasom 1974; Smuts 1978; Fritts & Mech 1981), and so are able to recolonise rapidly, due to their reproductive flexibility and dispersal ability (Frank & Woodroffe 2001). On the other hand, with a similar reproductive capacity at group level, hyaena recovery is extremely slow because females are extraordinarily philopatric (Holekamp et al. 1993). Furthermore, higher recovery rates have been observed in plots close to any high-density or protected African wild dog (*Lycan pictus* Temminck, 1820) populations (Fanshawe et al. 1997; Mills & Hofer 1998). Despite these clear differences, recovery rates are not solely dependent upon species biology. In addition to intrinsic growth rates and immigration, the composition and physiognomy of the various components of the landscape explain the differential response of carnivores to the use of vacated plots (Bender et al. 2003; Mortelliti & Boitani 2008) and recovery time (Fleishman et al. 2002). Most landscapes are complex mosaics of many kinds of habitat, some of which meet the ecological requirements to ensure the fitness of the species, whilst the most inhospitable take longer to be occupied (Hanski 2009).

Few prior studies on medium-sized carnivores have investigated the role of predator control in the shaping and composition of carnivore communities (Beja et al. 2009), and even fewer have described the habitat recovery dynamics when control is halted. To address this lack, we studied the effect of non-selective predator control on population trends in habitat recovery in a carnivore community, European badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758), stone marten *Martes foina* (Erxleben, 1777) and red fox *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758,) in the Serra de Montsant area (NE Iberian Peninsula). These three species live in sympatry throughout much of their distribution in the Iberian Peninsula, where they have been well studied (Gortázar 2008; Reig 2008; Revilla et al. 2008). They are basically omnivorous, nocturnal or crepuscular, and show a broad overlap in resource use (habitat and food) (Larivière & Jennings 2009; Sillero-Zubiri 2009). The intrinsic growth rate of the red fox ($r = 1.1$) is greater than that of the European badger ($r = 0.46$) or stone

marten ($r = 0.62$) (Casanovas et al. 2012). Red fox dispersal and colonisation ability is superior to that of European badger and stone marten (Blanco 1986; Libois & Waechter 1991; Ferrari 1997).

To determine the effect of predator control, we compared the frequency of occurrence of the three species in areas with and without control measures. The recovery or regression sequence was observed over time in an area where there had previously been control, and was compared with the point of reference provided by the uncontrolled area. Analysing recovery in each habitat allowed us to observe different behaviour in different parts of the landscape mosaic. With natural indicators (droppings identified on trails), it is possible to infer an increase or decrease in population numbers (Kruuk et al. 1980; Conner & Labisky 1985), and varying occupation or use of space (Heinemeyer et al. 2008). With this information obtained through non-invasive methods, it is reasonable to expect that after a period of non-selective predator control, the size of the European badger and stone marten populations (with lower intrinsic growth rate and lower dispersal capacity) would show a trend towards a decrease in number. However, we expected that red fox (with a higher intrinsic growth rate and remarkable dispersal abilities) would show a trend towards an increase in numbers. With few references regarding the recovery of habitats, it is also reasonable to expect that the recovery of the different components of the landscape mosaic is related to each species' habitat preferences.

Materials and methods

Study area: description

The study area was the Serra de Montsant, a mountain range in Catalonia (NE Spain, 41°12'–41°22'N, 0°41'–0°56'E), with an approximate area of 29,000 hectares. The rugged relief of this mountain range mainly consists of Oligocene conglomerate. The altitude ranges between 214 and 1163 m above sea level. Hydrological resources are centred almost entirely on the Montsant and Siurana rivers, with a torrential regime and a marked dry season. A Mediterranean climate prevails, with an average annual temperature of 11–14°C and an average annual rainfall of 450–600 L/m². The vegetation is typically Mediterranean, but with sub-Mediterranean and Euro-Siberian influences in some sections. The native vegetation was modified a long time ago and nowadays the area is very heterogeneous, characterised by a mosaic pattern of patches of forest, where Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mille) is interspersed with Mediterranean scrubland of tall shrubs



and rocks, dominated by kermes oak (*Quercus coccifera* L.), tree heath (*Erica arborea* L.), mastic (*Pistacia lentiscus* L.) and *Genista* sp., and there are permanent crops rich in groves of hazel, almond, olive and fruit trees, but especially vineyards. In global terms, habitat measurements are available with great reliability (IDESCAT, Generalitat of Catalonia, <http://www.idescat.cat>). The area includes streams and reservoirs, riparian vegetation and an extensive network of paths and tracks, disused crop fields and residential areas (Table I). Breakdown of measurements by individual plots is not possible, since the landscape of Serra de Montsant is very fragmented, with extremely irregular geological formations and intertwined habitats. The area also hosts an important faunal community, with a considerable diversity of high-interest species (Barrull & Mate 2007). Prior to the 2005–2006 hunting season, two types of hunting management were identified in the study area: Private Hunting Areas without predator control (PHAw) (18,018 ha) and Private Hunting Areas with predator control (PHAc) (10,822 ha), according to official statistics (Autonomous Government of Catalonia) (IDESCAT, Generalitat of Catalonia). Habitat was similar throughout both areas and no marked differences were observed in terms of percentage land use (Table I). In PHAw, the management strategy consisted mainly of releasing farm-bred small game such as red-legged partridge *Alectoris rufa* (Linnaeus, 1758) and rabbit *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758. Predation control was non-existent or anecdotal. In PHAc, common practices still included the release of farm-reared game animals but focused especially on predator control. However, the available information was fragmentary, heterogeneous and not computerised. Some documents and capture records,

referring to the period 1991 to 1999, were deposited at the Territorial Services of the Autonomous Government of Catalonia, but official information previous to this period was not available (Barrull et al. 2011). According to information provided by owners of the hunting areas and their trappers, predators had been culled for decades, and control methods were mostly based on snares (approximately 85%) and cage traps (approximately 15%), together with an uncontrolled percentage of body-gripping traps used by poachers. Culled species included European badgers, stone martens, red foxes, small-spotted genet *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758), feral cats *Felis silvestris catus* Schreber, 1775, dogs *Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758, black-billed magpies *Pica pica* Linnaeus, 1758 and some birds of prey. From the 2005–2006 hunting season onwards, no predator control of any kind was performed.

Field study: experimental design

To compare the frequency of occurrence of the three species, droppings in the field and from latrines were collected along trails 1 km in length with a regular width of approximately 4 m. The entire length of each trail is included in a plot defined in the Habitats Map of the Cartographic Institute of Catalonia (2006, pp. 417, 444, 445). To avoid or minimise potential problems of spatial and temporal dependence of the data (Hurlbert 1984), the minimum distance between trails was 1 km and trails were examined in a random order, the same for seasons and years (Figure 1).

To contrast the frequency of occurrence, we evaluated 72 experimental conditions: 3 years (September 2008–August 2009, September 2009–August 2010 and September 2010–August 2011), four seasons (autumn, winter, spring and summer), three habitats (forest, scrubland and cultivated land) and two management regimes (PHAw and PHAc). To ensure equal representation of the experimental conditions and maximum power in the analysis, a fixed number of repetitions was assigned for each experimental condition (Norman & Streiner 2008). For each of these conditions, 10 trails were established (720 trails in total). Each trail was classified according to the predominant habitat of the polygon to which it belonged. Trail management regimes were determined on the basis of information provided by the Regional Services of the Environment and Housing Department of the Autonomous Government of Catalonia. For the present study, autumn was defined as September, October and November, winter as December, January and February, spring as March, April and May, and summer as June, July and August.

Table I. Differences in size and land use composition between private hunting areas with non-selective control (PHAc) and private hunting areas without control (PHAw) in Serra de Montsant, northeast of the Iberian Peninsula, in 2005–2006.

	PHAc	PHAw
Total area (Ha)	10,822	18,018
Population (ind/Ha)	0.10	0.11
Land uses (%)		
Forest stands	38.07	36.77
Mosaic of tall shrubs, mixture of trees and rocks	33.35	35.23
Cultivated land	22.01	21.86
Riparian vegetation	4.28	3.26
Water (streams and reservoirs)	0.28	0.53
Others	2.01	2.35

Data source: statistics published by the Catalan Institute of Statistics, Autonomous Government of Catalonia (IDESCAT, Generalitat of Catalonia).



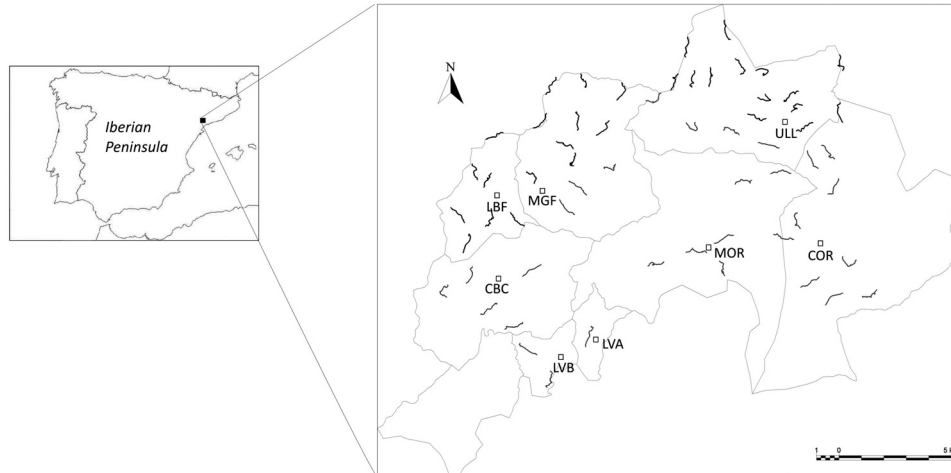


Figure 1. Location of the Serra de Montsant and its municipalities in the northeast of the Iberian Peninsula. The gray lines indicate the scat deposition paths of the Private Hunting Area without control. The black lines indicate scat deposition paths of the Private Hunting Area with control. The white squares indicate villages: MOR (La Morera de Montsant), LVA (La Vilella Alta), LVB (La Vilella Baixa), CBC (Cabacés), LBF (La Bisbal de Falset), MGF (Margalef), ULL (Ulldemolins) and COR (Cornudella de Montsant).

Frequency of occurrence has been shown to be a good indicator for comparing population trends. The use of radioactive isotopes has demonstrated that in comparable conditions (the same species, the same habitat and the same time periods), faecal signs can be used to infer increased or decreased population size and varying occupancy or use of the space (Kruuk et al. 1980; Conner & Labisky 1985; Heinemeyer et al. 2008). The collection of droppings along trails is a suitable method for detecting the presence of European badger (Virgós 2001b), stone marten (Virgós 2001a) and red fox (Webbon et al. 2004). To minimise problems associated with the use of scat deposition as a means of determining space occupation, droppings were cleared from all trails two weeks before data collection. To ensure repeatability of the measurements, the trails were monitored at the same speed by the same two researchers.

Scats from different species were identified by shape, size and location (Bang & Dahlström 2007; Jędrzejewski & Sidorovich 2010). Cylindrical and pooled scats (10–15 cm long and 2–3 cm wide), sometimes fragmented or forming a loose amorphous mass, and left in oblong pits (latrines) were assigned to European badger; a single scat (though sometimes grouped) with a uniform tubular appearance (8–10 cm long and 1–1.2 cm wide), usually with a curved shape and tapered at one end, was assigned to stone marten; a single cylindrical scat (8–10 cm long and 1.5–2 cm wide), with a pointed tip and divided into 2–3 fragments, was assigned to red fox. This characterisation enabled us to discriminate faeces by species and avoid confusing them with those of

other carnivores present in the study area. Exceptionally, when the identification of a particular scat was dubious, the scat was not included.

Statistical analysis

To quantitatively assess occurrence, each trail was divided into five 200-m sections, and the number of sections with observed occurrence of species was determined (Lozano et al. 2007). For each species, the frequency of occurrence thus defined on each trail was assigned values between 0 (no signs in any section) and 5 (presence of signs in all sections). To minimise problems associated with different intraspecific rates of faeces deposition, a record was considered positive when the presence of at least one sample of the study species was observed.

To contrast the effect of management conditions (control and non-control), time (sequence of recovery and regression), habitat (landscape features) and season on the frequency of occurrence, we used general linear models with third-order interaction of three- and four-level factors. The impact of predator control on each species was determined by contrasting management conditions with data corresponding to the first year of the study (design of three factors: the time was set at year 1). Regression or recovery of the species over time was determined by contrasting the effect of time on each of the management conditions (design of three factors: one corresponding to observations of PHAw, and the other corresponding to observations of PHAc). For each species, the habitat recovery sequence was obtained by comparing the evolution



over time of the frequency of occurrence under the two management conditions (design of three factors: one for each habitat). The contrast of frequencies of occurrence for seasons was carried out with a complete four-factor design. The transformation proposed by Anscombe (1948) was used to achieve homoscedasticity of variance:

$$TA = \arcsin \sqrt{\frac{FO + 3/8}{n + 3/4}} \quad (1)$$

where TA is the transformed frequency of occurrence, FO is the frequency of occurrence, and n is total number of observations per trail (in our case, $n = 5$). However, the balanced nature of the proposed designs (same number of replicates per experimental condition in all cases) made it possible to relax the normal condition of residuals where necessary, requiring only the unimodal condition (Peña 1994). To avoid a distorting effect that could lead to different detectability of droppings in habitats and different rates of interspecific and intraspecific defecation in time, the frequencies of occurrence of the same species, in the same habitat and for the same time period were contrasted in all cases. Findings were considered significant at $\alpha = 0.05$ for contrasting the significance of factors and interactions, and 95% confidence intervals were obtained by the least significant difference (LSD) method.

Results

At baseline (first year of the study), the contrast of means in the frequency of occurrence between areas with and without predator control showed that the frequency of occurrence of European badger ($F = 42.02$, $p = 0.0000$) and stone marten ($F = 137.52$, $p = 0.0000$) was greater in the area without control. However, red fox ($F = 5.14$, $p = 0.0244$) showed a greater frequency of occurrence in the area with predator control. A separate analysis of areas (with and without predator control) revealed that there were no significant differences over the 3 years of study in the frequency of occurrence of European badger ($F = 0.83$, $p = 0.4373$) or red fox ($F = 0.12$, $p = 0.8849$) in PHAw. However, there were significant differences in the frequency of occurrence of European badger ($F = 18.76$, $p = 0.0000$) and red fox ($F = 6.29$, $p = 0.0021$) in PHAc. As regards frequency of occurrence in the third year with respect to the first year, European badger percentage increase was 135% and fox percentage reduction was 10%. Moreover, differences were observed in the frequency of occurrence of

stone marten in PHAw ($F = 21.32$, $p = 0.0000$) and PHAc ($F = 106.47$, $p = 0.0000$), with a percentage increase of 45 and 330% respectively.

The reference point/horizon provided by the no-control area and the frequency of occurrence monitoring conducted in PHAc in different habitats (Figure 2) revealed firstly that European badger recovered frequency of occurrence in plots when cultivated land was dominant (92% second year); subsequently, it recovered plots where scrubland was dominant (72% second year and 93% third year), and, more slowly, it recovered plots where forest was dominant (27% first year, 47% second year and 68% third year). For stone marten, recovery occurred in the first instance in plots dominated by forest (98% third year), and then in plots dominated by scrubland (69% second year and 88% third year) and cultivated land (37% second year and 82% third year). In contrast, red fox maintained a presence in plots with a predominance of scrubland (106% third year) and slightly declined in plots with a predominance of forest (110% second year and 88% third year) and cultivated land (90% second year and 93% third year).

Season significantly affected the frequency of occurrence of stone marten ($F = 12.52$, $p = 0.0000$) and red fox ($F = 4.57$, $p = 0.0035$), but no significant differences in the frequency of occurrence of European badger ($F = 1.75$, $p = 0.1555$) according to season were observed. In a descriptive analysis, the seasonal gradient of frequency of occurrence decreased in the following order: summer > spring > winter \approx autumn for European badgers; summer > spring \approx winter > autumn for stone marten; winter > summer \approx autumn > spring for red fox.

Discussion

In the first year of study, a comparison of frequency of occurrence revealed that non-selective predator control resulted in an increased frequency of occurrence of the most opportunistic species, the red fox. In contrast, the frequency of occurrence of European badger and stone marten decreased. The observed differences between PHAw and PHAc in frequency of occurrence are consistent with the species response to removal in the presence of competitors (Casanovas et al. 2012). The results of the simulation study with the competitor release effect model have shown that the factors that most affect population dynamics are removal intensity and strategy employed, intrinsic growth rate and immigration. According to this model, the species with the highest growth rate and greatest capacity for dispersal (red



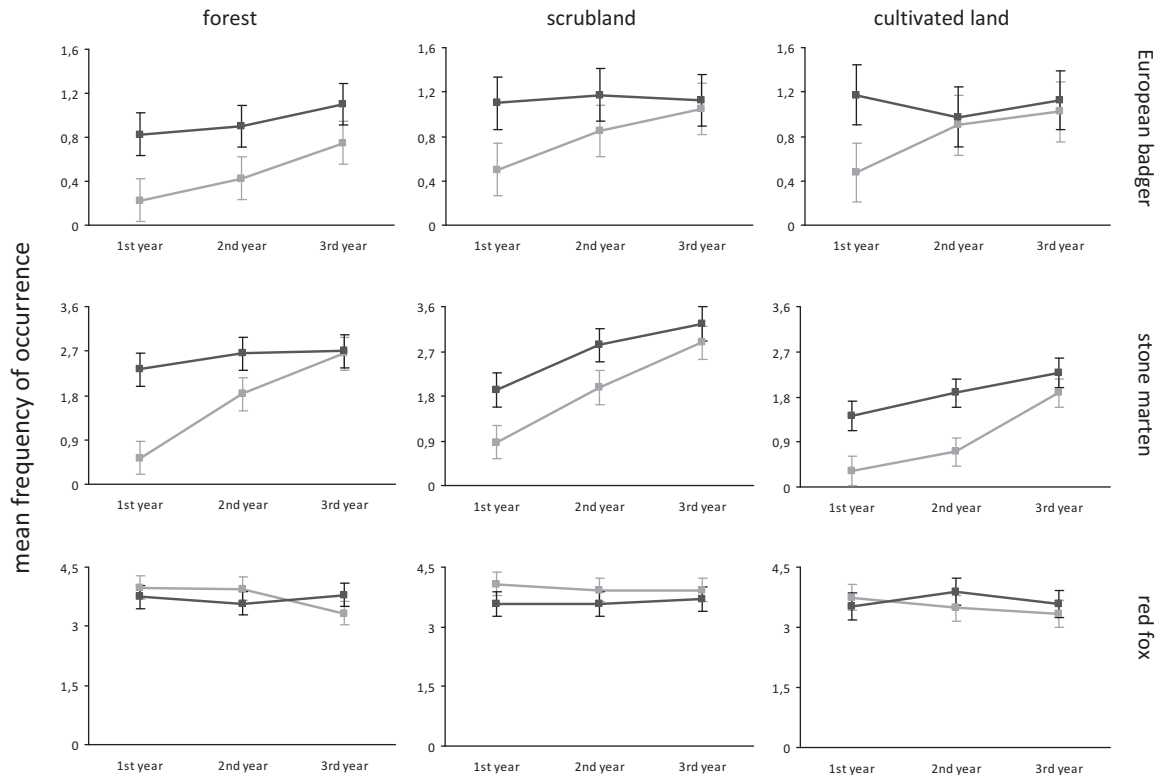


Figure 2. Evolution over time of the mean frequency of occurrence in different habitats, by two management conditions. Gray line = Private Hunting Areas with predator control. Black line = Private Hunting Areas without predator control. The bars represent 95% confidence intervals obtained by the method of least significant difference (LSD). 1st year = September 2008–August 2009, 2nd year = September 2009–August 2010, 3rd year = September 2010–August 2011.

fox) maintains or increases its abundance (occupancy of space vacated by competitors), while the other species with a lower growth rate (European badger and stone marten) reduce their numbers. The moderate increase of red fox, in relation to the loss of other species, is explained by the fact that it is a game species: shooting foxes as a control measure is legal during hunting seasons.

The reference point/horizon provided by PHAW, and the percentage change in the frequency of occurrence in the PHAc obtained for the different species over time showed recovery by European badger and stone marten, and regression by red fox. The recovery of European badger and stone marten can be partly explained by abandonment of a predator control strategy, the greater availability of vacated space and the lower intraspecific competition in PHAc (Broekhuizen & Muskens 1984; Macdonald & Newman 2005). The red fox regression over time is consistent with the competitive hierarchy of the medium-sized carnivores studied. It has been observed that when interspecific interactions become aggressive, European badger displaces red fox by interference competition (Neal & Cheeseman 1996;

Macdonald et al. 2004). Following the same argument, there is evidence of asymmetric cases of aggressive interactions and intraguild predation in which, under certain conditions, red fox displaces or preys on stone marten (Palomares & Caro 1999; Padial et al. 2002). This in turn may limit recovery of the stone marten population, as has already been proven for other small mustelids (Mulder 1990; Lindström et al. 1995). In the Serra de Montsant, this obstacle to the recovery of stone marten was not observed, because the increase in the frequency of occurrence of red fox in PHAc was very moderate.

Regarding the recovery of environmentally balanced habitats compared to the PHAW reference point, the European badger initially recovered the plots with a predominance of cultivated land, followed by plots with a predominance of scrubland and, more slowly, plots with a predominance of forest. The preference shown by the European badger for cultivated land can be explained in terms of the food resources that this habitat provides (Virgós et al. 2005). Scrubland, on the other hand, provides protection, refuge and some food (Molina-Vacas et al. 2009). The scarcity of food resources that forest



provides may explain the lower preference shown for the use of these environments (Revilla et al. 2001). Stone marten initially recovered plots with a predominance of forest, followed by those with a predominance of scrubland and cultivated land. This faster recovery of the forest can be explained by the competitive advantage this environment offers this species. The climbing ability of stone marten differentiates it from the other two species studied, allowing it to access resources unavailable to the two other medium-sized carnivores (Larivière & Jennings 2009). The remarkable recovery of stone marten in all types of plots can be related to the near return to the PHAw reference environmental balance in the third year. The red fox remained slightly above the PHAw reference environmental balance in the plots where scrubland was predominant, whereas frequency of occurrence in plots dominated by cultivated land and forest was slightly reduced. In the Serra de Montsant, the preference shown by the three species for the use of scrubland is consistent with other studies, where scrubland or mosaic of scrub (tall shrubs, mixture of trees and abundant rocks) provide refuge and food for medium-sized carnivores (Mangas et al. 2008). The partial displacement of the red fox from cultivated land and forest is compatible with the recovery of the European badger (top competitor) and, to a lesser extent, of the stone marten (lower competitor) in these habitats (Barrull et al. 2013).

The effect of seasonality varies with species biology. Variations are explained mainly by the incorporation of the next generation of young individuals, the dispersion of family members, the seasonality of food, surplus faecal marking by males in mating periods and the weather conditions, all of which change their mobility habits (Henry et al. 1988; Artois 1989; Libois & Waechter 1991).

The results obtained in the Serra de Montsant show that non-selective predator control has been inadequate to reconcile the conservation of ecosystems with hunting. Non-selective control favours the red fox, which is the main consumer of small game species (Prigioni et al. 2008), and also reduces the population of European badger and stone marten, which are protected species. Thus, non-selective control has yielded results contrary to those desired. However, without predator control, European badger and stone marten recover over time and red fox declines. Consequently, to conserve biodiversity and exploit hunting resources effectively, it is more appropriate not to implement non-selective predator control measures. Alternatively, recent studies have demonstrated the effectiveness of selective trapping methods in some cases, when using specific models (Muñoz-Igualada et al. 2008, 2010) and when trappers receive

proper training (Duarte et al. 2012). The use of trapping methods with adequate security devices can increase efficiency and selectivity, as well as help reduce mortality and injuries to target and non-target species (Frey et al. 2007; Duarte et al. 2012). The cost/benefit balance of this kind of selective control versus not performing control should improve management strategies. Regarding habitat recovery after non-selective control, the preferences observed in the Serra de Montsant are related to the ability to meet basic needs for food, shelter and competitor balance. The European badger occupies the highest level of the hierarchy as regards food and shelter. The stone marten occupies the lowest level of the hierarchy in the first instance, a characteristic that sets it apart from other competitors. The red fox occupies an intermediate level of the hierarchy, reducing numbers in all habitats as a result of the recovery of its competitors. The preferences observed in habitat use are consistent with the ability to satisfy basic needs (Virgós & Casanovas 1998; Virgós & Garcia 2002).

Acknowledgements

This research was supported in part by research project 2009 SGR 403, Departament d'Economia i Coneixement de la Generalitat de Catalunya.

References

- Anscombe FJ. 1948. The transformation of poisson, binomial and negative-binomial data. *Biometrika* 35:246–54. doi:10.1093/biomet/35.3-4.246.
- Artois M. 1989. Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). Encyclopédie des Carnivores de France. vol. 3. Paris: Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères.
- Baker PJ, Harris S. 2006. Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forests in Wales, UK? *European Journal of Wildlife Research* 52:99–108. doi:10.1007/s10344-005-0018-y.
- Bang P, Dahlström P. 2007. Animal tracks and signs. New York: Oxford University Press.
- Barrull J, Mate I. 2007. Fauna vertebrada del Parc Natural de la Serra de Montsant. Tarragona: Diputació de Tarragona.
- Barrull J, Mate I, Casanovas JG, Salicrú M, Gosálbez J. 2011. Selectivity of mammalian predator control in managed hunting areas: An example in a Mediterranean environment. *Mammalia* 75:363–369. doi:10.1515/MAMM.2011.052.
- Barrull J, Mate I, Ruiz-Olmo J, Casanovas J, Gosálbez JG, Salicrú M. 2013. Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: An integrated study based on camera trapping and diet. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* doi:10.1016/j.mambio.2013.11.004.
- Beasom SL. 1974. Intensives short-term predator removal as a game management tool. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 39:230–240.
- Beja P, Gordinho L, Reino L, Loureiro F, Santos-Reis M, Borralho R. 2009. Predator abundance in relation to small game management in southern Portugal: Conservation implications. *European Journal of Wildlife Research* 55:227–238. doi:10.1007/s10344-008-0236-1.



- Bender DJ, Tischendorf L, Fahrig L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscape. *Landscape Ecology* 18:17–39. doi:10.1023/A:1022937226820.
- Blanco JC. 1986. On the diet, size and use of home range and activity patterns of a red fox in central Spain. *Acta Theriologica* 31:547–556.
- Broekhuizen S, Muskens G. 1984. Wat is er met de steenmarter, *Martes foina* (Erxleben, 1777) in Nederland aan de hand?. *Lutra* 27:261–273.
- Casanovas JG, Barrull J, Mate I, Zorrilla JM, Ruiz-Olmo J, Gosálbez J, Salicrú M. 2012. Shaping carnivore communities by predator control: Competitor release revisited. *Ecological Research* 27:603–614. doi:10.1007/s11284-012-0931-y.
- Caut S, Casanovas JG, Virgós E, Lozano J, Witmer GW, Courchamp F. 2007. Rats dying for mice: Modelling the competitor release effect. *Austral Ecology* 32:858–868. doi:10.1111/j.1442-9993.2007.01770.x.
- Conner Mc, Labisky RF. 1985. Evaluation of radioisotope tagging for estimating abundance of raccoon populations. *The Journal of Wildlife Management* 49:326–332. doi:10.2307/3801525.
- Delibes-Mateos M, Díaz-Fernández S, Ferreras P, Viñuela J, Arroyo B. 2013. The role of economic and social factors driving predator control in small-game estates in central Spain. *Ecology and Society* 18:28. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-05367-18022810.5751/ES-05367-180228>.
- Duarte J, Farfán MA, Fa JE, Vargas JM. 2012. How effective and selective is traditional Red Fox snaring?. *Galemys* 24:1–11. doi:10.7325/Galemys.2012.A01.
- Fanshawe JH, Ginsberg JR, Sillero-Zubiri C, Woodroffe R. 1997. The status and distribution of remaining wild dog populations. In: Woodroffe R, Ginsberg J, Macdonald D, editors. *The African wild dog: Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland: IUCN. 11–57.
- Ferrari N. 1997. Eco-éthologie du blaireau européen (*Meles meles* L., 1758) dans le Jura suisse: comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine. Ph. D. Thesis. Neuchâtel, France: Neuchâtel University.
- Fleishman E, Ray C, Sjögren-Gulve P, Boggs CL, Murphy DD. 2002. Assessing the roles of patch quality, area and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16:706–716. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00539.x.
- Frank LG, Woodroffe R. 2001. Behaviour of carnivores in exploited and controlled populations. In: Gittleman JL, Funk SM, Macdonald D, Wayne RK, editors. *Carnivore conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 419–442.
- Frey SN, Conover MR, Cook G. 2007. Successful use of neck snares to live-capture red fox. *Human-Wildlife Conflicts* 1:21–23.
- Fritts SH, Mech D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80:1–79.
- Gortázar C. 2008. *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758). In: Palomo LJ, Gisbert J, editors. *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. 277–279.
- Graham K, Beckerman AP, Thirgood S. 2005. Human–predator–prey conflicts: Ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation* 122:159–171. doi:10.1016/j.biocon.2004.06.006.
- Hanski I. 2009. Metapopulations and spatial population processes. In: Levin S, editor. *The Princeton guide to ecology*. Princeton: Princeton University Press. 177–185.
- Harding EK, Doak DF, Albertson JD. 2001. Evaluating the effectiveness of predator control. The non-native red fox as a case study. *Conservation Biology* 15:1114–1122.
- Heinemeyer KS, Ulizio TJ, Harrison RL. 2008. Natural sings: Tracks and scats. In: Long RA, MacKay P, Ray J, Zielinski W, editors. *Noninvasive survey methods for carnivores*. Washington: Island Press. 45–74.
- Henry C, Lafontaine L, Mouches A. 1988. Le blaireau (*Meles meles* Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France*. vol. 7. Paris: Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000a. Fox (*Vulpes vulpes*) management in three contrasting regions of Britain, in relation to agricultural and sporting interests. *Journal of Zoology* 251:237–252. doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb00607.x.
- Heydon MJ, Reynolds JC. 2000b. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251:265–276. doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb00609.x.
- Holekamp KE, Ogutu JO, Dublin HT, Frank LG, Smale L. 1993. Fission of a spotted hyena clan: Consequences of prolonged female absenteeism and causes of female emigration. *Ethology* 93:285–299. doi:10.1111/j.1439-0310.1993.tb01210.x.
- Hurlbert SH. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187–211. doi:10.2307/1942661.
- Jędrzejewski W, Sidorovich V. 2010. The art of tracking animals. Białowieża: Mammal Research Institute Polish Academy of Science.
- Kruuk H, Gorman M, Parrish T. 1980. The use of ⁶⁵Zn for estimating populations of carnivores. *Oikos* 34:206–208. doi:10.2307/3544184.
- Larivière S, Jennings AP. 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives). In: Wilson DE, Mittermeir RA, editors. *Handbook of the mammals of the world*. Vol 1. Carnivores, Barcelona: Lynx Edicions. 564–656.
- Libois R, Waechter A. 1991. La fouine (*Martes foina* Erxleben, 1777). *Encyclopédie des Carnivores de France*. vol. 10. Paris: Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères.
- Lindström ER, Brainerd SM, Helldin JO, Overskaug K. 1995. Pine marten–red fox interactions: a case of intraguild predation?. *Annales Zoologici Fennici* 32:123–130.
- Lozano J, Virgós E, Cabezas-Díaz S, Mangas JG. 2007. Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat?. *Biological Conservation* 138:321–329. doi:10.1016/j.biocon.2007.04.027.
- Macdonald DW, Buesching CD, Stopka P, Henderson J, Ellwood SA, Baker SE. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: Red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology* 263:385–392. doi:10.1017/S0952836904005400.
- Macdonald D, Newman C. 2005. Flexibilidad ecológica en el tejón euroasiático: ganándose su camino hacia la sociabilidad. In: Virgós E, Revilla E, Mangas JG, Domingo-Roura X, editors. *Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos*. Málaga: SECEM. 173–196.
- Mangas JG, Lozano J, Cabezas-Díaz S, Virgós E. 2008. The priority value of scrubland habitats for carnivore conservation in Mediterranean ecosystems. *Biodiversity Conservation* 17:43–51. doi:10.1007/s10531-007-9229-8.
- McDonald RA, Harris S. 2002. Population biology of stoats *Mustela erminea* and weasels *Mustela nivalis* on game estates in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39:793–805. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00757.x.
- Mills MGL, Hofer H. 1998. Hyenas. Status survey and conservation action plan. Gland: IUCN.
- Molina-Vacas G, Bonet-Arbolí V, Rafart E, Rodríguez-Teijeiro JD. 2009. Spatial ecology of European badger (*Meles meles*) in



- Mediterranean habitats of the North-Eastern Iberian Peninsula II: Habitat selection. *Vie et Milieu* 59:273–246.
- Mortelliti A, Boitani L. 2008. Interaction of food resources and landscape structure in determining the probability of patch use by carnivores in fragmented landscapes. *Landscape Ecology* 23:285–298. doi:10.1007/s10980-007-9182-7.
- Mulder JL. 1990. The stoat *Mustela erminea* in the Duch dune region, its local extinction, and possible cause: The arrival of the red fox *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33:1–21.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, González LM, Aranda A, Fernández M, Alves C. 2010. Traditional and new cable restraint systems to capture fox in central Spain. *Journal of Wildlife Management* 74:181–187. doi:10.2193/2008-603.
- Muñoz-Igualada J, Shivik JA, Domínguez FG, Lara J, González LM. 2008. Evaluation of cage-traps and cable restraint devices to capture red foxes in Spain. *Journal of Wildlife Management* 72:830–836. doi:10.2193/2007-198.
- Neal E, Cheeseman C. 1996. Badgers. London: T and A.D. Poyser.
- Norman GR, Streiner DL. 2008. Biostatistics: The bare essentials. Ontario: Norman and Streiner.
- Padial JM, Ávila E, Sánchez JM. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 67:137–146. doi:10.1078/1616-5047-00021.
- Palomares F, Caro TM. 1999. Interspecific killing among Mammalian Carnivores. *The American Naturalist* 153:492–508. doi:10.1086/303189.
- Peña D. 1994. Estadística. Modelos y Métodos. 2. Modelos lineales y series temporales. Madrid: Alianza Editorial.
- Prigioni C, Balestrieri A, Remonti L, Cavada L. 2008. Differential use of food and habitat by sympatric carnivores in the eastern Italian Alps. *Italian Journal of Zoology* 75:173–184. doi:10.1080/11250000701885521.
- Reig S. 2008. *Martes foina* (Erxleben, 1777). In: Palomo LJ, Gisbert J, editors. Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. 305–307.
- Revilla E, Casanovas JG, Virgós E. 2008. *Meles meles* (Linnaeus, 1758). In: Palomo LJ, Gisbert J, editors. Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. pp. 308–311.
- Revilla E, Palomares F, Fernández N. 2001. Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area. *Journal of Zoology* 255:291–299. doi:10.1017/S0952836901001388.
- Reynolds JC, Goddard HN, Brockless MH. 1993. The impact of local fox (*Vulpes vulpes*) removal on fox populations at two sites in southern England. *Gibier Faune Sauvage* 10:319–334.
- Reynolds JC, Tapper SC. 1996. Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review* 26:127–155. doi:10.1111/j.1365-2907.1996.tb00150.x.
- Sillero-Zubiri C. 2009. Family Canidae (dogs). In: Wilson DE, Mittermeir RA, editors. Handbook of the mammals of the world Carnivores. Vol 1. Barcelona: Lynx Edicions. pp. 352–446.
- Sillero-Zubiri C, Switzer D. 2004. Management of wild canids in human-dominated landscapes. In: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editors. Canids: Foxes, wolves, jackals and dogs. status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland and Cambridge: IUCN/SSC Canid Specialist Group. 257–266.
- Smuts GL. 1978. Effects of population reduction on the travels and reproduction of lion in Kruger National Park. *Carnivore* 1:61–72.
- Virgós E. 2001a. Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity and Conservation* 10:1039–1049. doi:10.1023/A:1016684428664.
- Virgós E. 2001b. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: A test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation. *Journal of Biogeography* 28:381–389. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00552.x.
- Virgós E, Casanovas JG. 1998. Distribution patterns of the stone marten (*Martes foina* Erxleben, 1777) in Mediterranean mountains of central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63:193–199.
- Virgós E, García FJ. 2002. Patch occupancy by stone martens *Martes foina* in fragmented landscapes of central Spain: The role of fragment size, isolation and habitat structure. *Acta Oecologica* 23:231–237. doi:10.1016/S1146-609X(02)01142-6.
- Virgós E, Revilla E, Mangas JG. 2005. Factores que determinan la distribución y abundancia del tejón (*Meles meles*) a escala regional. In: Virgós E, Revilla E, Mangas JG, Domingo-Roura X, editors. Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos. Málaga: SECEM. 149–172.
- Virgós E, Travaini A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14:3475–3486. doi:10.1007/s10531-004-0823-8.
- Webbon CC, Baker PJ, Harris S. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology* 41:768–779. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00930.x.
- Whitfield DP, McLeod DRA, Watson J, Fielding AH, Haworth PF. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biological Conservation* 114:157–163. doi:10.1016/S0006-3207(03)00019-3.
- Woodroffe R. 2001. Strategies for carnivore conservation: Lessons from contemporary extinctions. In: Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK, editors. Carnivore conservation. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 61–92.



