




Conviviendo en el límite: El papel del solapamiento temporal entre depredador-presa en la coexistencia de mesocarnívoros en remanentes de bosques de ribera

Diego L. Fuentes-Lamas^{1,*} , Fernando Silla² , Jorge Sereno-Cadierno^{3,*} 

(1) Universidad de Salamanca. Patio de Escuelas, 1, 37008 Salamanca, España.

(2) Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca. Campus Unamuno. C/ Donantes de Sangre S/N, 37007 Salamanca, España.

(3) Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC-UCLM-CSIC-JCCM). Ronda de Toledo 12, 13005 Ciudad Real, España.

* Autores de correspondencia / Corresponding authors: J. Sereno-Cadierno [jserenocadierno@gmail.com]; D.L. Fuentes-Lamas [dieguf99@gmail.com]

> Recibido / Received: 30/09/2024 – Aceptado / Accepted: 04/03/2025

Cómo citar / How to cite: Fuentes-Lamas, D.L., Silla, F., Sereno-Cadierno, J. 2025. Conviviendo en el límite: El papel del solapamiento temporal entre depredador-presa en la coexistencia de mesocarnívoros en remanentes de bosques de ribera. *Ecosistemas* 34(1): 2880. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2880>

Conviviendo en el límite: El papel del solapamiento temporal entre depredador-presa en la coexistencia de mesocarnívoros en remanentes de bosques de ribera

Resumen: El uso de cámaras de fototrampeo es un método muy efectivo para la monitorización de comunidades de mesocarnívoros, permitiendo estudiar aspectos como los patrones de actividad, la ecología trófica o la coexistencia espacial. En este trabajo estudiamos la coexistencia de diferentes especies de mesocarnívoros presentes en un hábitat de bosque de ribera que funciona como refugio en una matriz agrícola intensiva, mediante datos de fototrampeo obtenidos entre mayo del 2021 y marzo del 2022. Estudiamos el solapamiento temporal entre las dos especies más abundantes de la comunidad, una generalista trófica (zorro; *Vulpes vulpes*) y una especialista facultativa (gineta; *Genetta genetta*) con una de sus presas potenciales más importantes (micromamíferos) a lo largo de todas las estaciones del año. El solapamiento temporal entre zorro y gineta fue moderado en todas las estaciones excepto en invierno mientras que el solapamiento con los micromamíferos fue más elevado para la gineta, especialmente en primavera y otoño, cuando estas presas tienen una mayor actividad. Los resultados sugieren que la coexistencia entre estas dos especies, que además comparten entorno con otras siete especies de carnívoros, sí puede estar mediada por la diferenciación en los patrones de actividad a lo largo del año, sugiriendo también una especialización en el nicho trófico para la gineta, que solapa más su actividad con los micromamíferos que el zorro.

Palabras clave: especialista facultativo; generalista; *Genetta genetta*; micromamíferos; patrones de actividad; segregación temporal; *Vulpes vulpes*

Co-living on the edge: The role of temporal overlap between predator and prey to explain coexistence between mesocarnivores in remnant riparian forests

Abstract: The use of camera traps is a very effective method for monitoring mesocarnivore communities, allowing to study aspects such as activity patterns, trophic ecology, and spatial coexistence. In this study, we examined the coexistence of two mesocarnivore species present in a riparian forest habitat that serves as a refuge in an intensive agricultural matrix, using camera trap data collected from May 2021 to March 2022. We studied the temporal overlap between the two most abundant species, a trophic generalist (the red fox; *Vulpes vulpes*) and a facultative specialist (the common genet; *Genetta genetta*), with one of their main potential preys (micromammals) throughout all seasons of the year. The temporal overlap between the fox and the genet was moderate in all seasons, except in winter, where it was significantly lower. The overlap with small mammals was higher for the genet, especially in spring and autumn, when they show greater activity. The results show that coexistence between these two species, which share the study area with seven more carnivores, could be possible due to the differences in activity patterns between them. Moreover, the higher overlap between common genet and micromammals suggests also a trophic niche differentiation that could help coexistence.

Keywords: facultative specialist; generalist; *Genetta genetta*; small mammals; activity patterns; temporal segregation; *Vulpes vulpes*

Introducción

En la península ibérica, la ausencia general de grandes carnívoros como el oso pardo (*Ursus arctos*), el lobo (*Canis lupus signatus*) o el lince ibérico (*Lynx pardinus*), especialmente en zonas degradadas, ha provocado un aumento de las poblaciones de mesocarnívoros (Monterroso et al. 2015; Jiménez et al. 2017, 2019; Burgos et al. 2023). Los mesocarnívoros son carnívoros

de talla intermedia (< 15 kg) que se encuentran más abajo en la cadena trófica y que pueden llegar a ejercer de depredadores apicales en ecosistemas carentes de grandes depredadores, siendo incapaz, sin embargo, de controlar la población de otros carnívoros (Roemer et al. 2009). Esto puede provocar un aumento de densidad poblacional por encima de lo habitual, al no existir dicha presión ejercida por los grandes depredadores que regule sus poblaciones, en un proceso conocido como “mesopredator release” (Soulé et al. 1988; Buskirk 1999; Prugh et al. 2009). El aumento de densidad de los mesocarnívoros va a suponer mayores dificultades en la coexistencia, especialmente entre especies de nichos similares. Normalmente, esta coexistencia está mediada por la diferenciación espacial, temporal o trófica de las especies implicadas (Hardin 1960). Sin embargo, cuando nos referimos a hábitats de dimensiones reducidas y con comunidades muy diversas, la diferenciación espacial es menos probable debido a que el espacio es limitado. En consecuencia, la diferenciación de nicho debería estar más relacionada con el ámbito trófico y temporal (Lucherini et al. 2009; Di Bitetti et al. 2009).

La diferenciación en el nicho temporal va a reflejarse principalmente en las diferencias entre los patrones de actividad. Estos, definidos como “secuencias adaptativas de rutinas diarias”, han sido modelados a lo largo de la evolución (Halle y Stenseth 2000), siendo regulados principalmente por ritmos circadianos endógenos (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Sin embargo, estos patrones también son susceptibles de sufrir pequeños cambios debido a factores externos, aportándoles cierta plasticidad (Zielinski 1986; Monterroso et al. 2013). Esta plasticidad permite a los depredadores adaptarse a las variaciones de las condiciones del hábitat, permitiéndoles, por ejemplo, solapar su actividad con la de sus potenciales presas (Brown et al. 2001; O’Connell et al. 2006; Foster et al. 2013; Azevedo et al. 2018), aunque eso conlleve coincidir temporalmente con otros depredadores. De esta forma, el ritmo de actividad de un depredador es el resultado de un compromiso entre un beneficio y un coste. Por un lado, los depredadores tratan de maximizar su actividad durante periodos de alta disponibilidad de presas y, por otro, evitan el riesgo de conflicto fruto de encuentros interespecíficos con competidores (Halle y Stenseth 2000; Santos et al. 2019).

Existen muchos factores externos que pueden influir en los patrones de actividad de las especies, como puede ser la presencia de otros depredadores (Garrote y Pérez de Ayala 2019), la presencia humana (Carter et al. 2015), o factores abióticos como la temperatura (Kronfeld-Schor y Dayan 2003) o la duración del día (Bennie et al. 2014), entre otros. En esta línea, la disponibilidad de recursos puede ser un factor clave para determinar los patrones temporales de actividad de los depredadores (Zhao et al. 2020). Los recursos disponibles en el hábitat, ya sea agua, alimento o refugio, varían a lo largo del año y las especies van a tener que adaptarse a su disponibilidad en cada una de las estaciones (Penido et al. 2017). Por tanto, la especialización trófica y la disponibilidad de presas serán factores determinantes en esta plasticidad en la actividad. Las especies que muestren preferencia por un tipo de presa concreto deberán presentar un mayor solapamiento con la actividad de estas que una especie más generalista, que puede explotar otro tipo de recursos tróficos y no necesitará ajustar tan estrechamente su actividad a la de sus presas (Monterroso et al. 2013; Burgos et al. 2023).

Aunque existen numerosos estudios sobre la actividad de los mesocarnívoros en la península ibérica (Barrull et al. 2013; Monterroso et al. 2014; Vilella et al. 2020; Burgos et al. 2023), aún quedan algunas cuestiones que explorar, especialmente en áreas humanizadas donde los remanentes de hábitats naturales pueden suponer auténticos refugios para algunas especies. En este sentido, los bosques de ribera son uno de los hábitats más importantes para los mesocarnívoros, especialmente en contextos agrícolas intensivos (Virgós 2001). Estos hábitats riparios suelen presentar una estructura lineal adyacente a sistemas acuáticos interiores (Malanson 1993; Naiman et al. 2010) y poseen un gran valor ecológico, ya que además de presentar una elevada biodiversidad (Sabo et al. 2005; Matos et al. 2009), cumplen funciones fundamentales actuando como corredores entre parches forestales (Hilty y Merenlender 2004), como proveedores de alimento (Matos et al. 2009), refugio (Virgós 2001) y sitios de descanso (Santos-Reis et al. 2005). Además, el efecto amortiguador del río en el microclima generado en torno a ellos supone un factor fundamental para especies termófilas como la gineta (Virgós 2001; Camps 2017). Por tanto, estos hábitats riparios son óptimos para los mesocarnívoros, ya que van a satisfacer las necesidades fundamentales para su supervivencia, y puede ser especialmente importante en contextos de matrices agrarias o altamente humanizadas (Virgós 2001; Santos et al. 2016).

En este estudio evaluamos la coexistencia de la gineta y el zorro en un bosque de ribera inmerso en un área altamente humanizada mediante el análisis de sus patrones de actividad y los de sus potenciales presas utilizando el fototrampeo. Nuestro objetivo es demostrar que la mayor especificidad trófica de la gineta por los micromamíferos y la mayor plasticidad ecológica del zorro permitirán su coexistencia en el área de estudio mediante la modificación de sus patrones de actividad en las distintas estaciones del año. De forma secundaria, buscamos definir la riqueza de la comunidad de carnívoros silvestres de la zona, que deberá ser elevada dada su condición de refugio en un entorno altamente modificado por la acción humana. Con todo esto, pretendemos aportar más información sobre alguno de los mecanismos de coexistencia dentro de las comunidades de mesocarnívoros mediante la diferenciación de sus patrones de actividad y la preferencia por sus potenciales presas a lo largo del año.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio fue un bosque de ribera adyacente a un tramo de 12 km del río Tormes a su paso por la provincia de Salamanca, en una zona agrícola intensiva de regadío (40°58'N, 5°28'W) (Fig. 1). La altitud media de este tramo es de 790 msnm. El clima es mediterráneo, con inviernos fríos y veranos calurosos. La temperatura media anual es de 12.5°C, con rangos de temperatura entre los -8°C y los 40.5°C. La precipitación media anual es de 400 mm (Agencia Estatal de Meteorología, estación Salamanca Aeropuerto, 2022). La vegetación del bosque de ribera está compuesta principalmente por especies de porte arbóreo como álamos (*Populus sp.*), fresnos (*Fraxinus angustifolia*), sauces (*Salix sp.*), alisos (*Alnus glutinosa*), y otras especies arbustivas entre las que destacan zarzamoras (*Rubus sp.*), rosales silvestres (*Rosa sp.*) y majuelos (*Crataegus monogyna*). El contexto circundante es una matriz agrícola intensiva de regadío (Fig. 1), siendo el cultivo principal el maíz (*Zea mays*).



Figura 1. Mapa del área de estudio al oeste de la provincia de Salamanca (España). Cada punto rojo representa una estación de muestreo.

Figure 1. Map of the study area in the west of the province of Salamanca (Spain). Each red dot represents a sampling station.

Muestreo

El estudio tuvo una duración de 320 días, entre mayo de 2021 y marzo de 2022, logrando así obtener información de las cuatro estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno). Para conocer los ritmos circadianos de las especies de mesocarnívoros en el área de estudio, se utilizaron cámaras de fototrampeo, un método no invasivo que permite obtener una gran cantidad de información acerca de la actividad de especies esquivas y/o nocturnas (Kays y Slauson 2008; O'Connell et al. 2011; Burton et al. 2015). Concretamente, se colocaron 10 cámaras Apeman H55 situadas a lo largo de la zona de estudio, separadas entre sí entre 700 y 1400 m (distancias basadas en limitaciones del área de estudio y limitaciones logísticas). Las estaciones se situaron en zonas con alta densidad de vegetación con señales claras de paso de mesocarnívoros (Kays y Slauson 2008; Rovero et al. 2013). En cada estación de muestreo se colocó una cámara en el tronco de un árbol, a una altura media de 40 cm del suelo, enfocando hacia un atrayente oloroso (descrito a continuación) colocado a 2 m de la cámara y activa las 24 horas del día. Las cámaras fueron configuradas para sacar 2 fotografías seguidas por cada detección.

Para aumentar la probabilidad de detección de las especies, se utilizaron latas de sardinas en aceite como atrayente oloroso (Ferreira-Rodríguez y Pombal 2019; Sebastián-González et al. 2020) al ser un atrayente efectivo, accesible y económico. Para su colocación, se realizaron perforaciones en la tapa de la lata para favorecer la atracción y esta se sujetó con bridas a un tronco o rama para evitar que las especies pudieran llevársela. Las cámaras se revisaron cada dos semanas y el atrayente fue reemplazado cada dos revisiones por uno nuevo. El esfuerzo de muestreo fue similar en primavera y otoño (460 y 479 cámaras-día respectivamente), pero fue mayor en verano (856 cámaras-día) y menor en invierno (329 cámaras-día).

Procesado de las muestras

Una vez obtenidas las imágenes de fototrampeo, estas fueron procesadas mediante el programa CameraBase (Tobler 2015). Para cada imagen se registró la especie, la hora y la fecha. Al sacarse dos fotografías por cada detección y pudiendo un mismo animal permanecer frente a la cámara durante un tiempo prolongado, hay riesgo de sobreestimar el número de eventos obtenidos. Por ello, se consideró como un único evento aquel que tenía lugar con 30 minutos de diferencia con el siguiente (Lucherini et al. 2009; Monterroso et al. 2013; Burton et al. 2015). Todos los análisis de este trabajo fueron realizados en R (R Core Team 2022) bajo la interfaz gráfica RStudio (RStudio Team 2022).

La duración del día (entendido como horas de luz disponibles en 24 horas) varía a lo largo del año, por lo que debe tenerse en cuenta esta variación para evitar un sesgo en los patrones de actividad (Vazquez et al. 2019). Para considerarlo en nuestro análisis, se transformaron los datos usando el paquete “activity” (Rowcliffe 2021) realizando una transformación de tiempo (*double average anchoring time transformation*), que tiene en cuenta el promedio de horas de salida y puesta del sol para cada periodo en el área de estudio (Vazquez et al. 2019).

Riqueza y abundancia relativa

A pesar de que el estudio se centra en las especies más abundantes, tuvimos en cuenta la riqueza total de la comunidad (i.e. número de especies) y utilizamos el Índice de Abundancia Relativa (RAI) como medida de abundancia relativa (O'Brien 2011), que tiene en cuenta el número de eventos obtenidos estandarizados por el esfuerzo de muestreo.

Análisis de patrones de actividad y solapamiento temporal

Los patrones de actividad fueron creados para cada estación del año a partir de los eventos independientes obtenidos en toda el área de estudio. Nos centramos en zorro, gineta y micromamíferos debido a que fueron las únicas especies de las cuales se obtuvieron eventos suficientes ($n \geq 10$ en todas las estaciones) para realizar los análisis. Por la naturaleza circular del tiempo, estos patrones de actividad fueron estimados de forma no paramétrica usando estimaciones de densidad de Kernel del paquete “overlap” (Ridout y Linkie 2009). Además, se realizaron comparaciones por pares para observar si existían o no diferencias significativas entre los patrones de actividad de cada especie a lo largo de las estaciones usando el test de Watson-Wheeler (Batschelet 1981) dentro del paquete “circular” (Agostinelli y Lund 2022). Para su representación se utilizó otro tipo de transformación (*equinoctial anchoring*) (Vazquez et al. 2019) que establece las horas de amanecer y anochecer a las 6:00 y a las 18:00, respectivamente, y por tanto permite representar patrones correspondientes a diferentes estaciones en un mismo gráfico, solventando el problema que supone las diferentes horas de salida y puesta de sol en cada una de las estaciones del año.

Respecto al solapamiento temporal, se comparó por una parte el solapamiento entre los propios mesocarnívoros, y por otro lado el solapamiento de la actividad de los mesocarnívoros con la de los micromamíferos. Para evaluar el solapamiento temporal entre las especies, se hicieron comparaciones por pares en todas las estaciones del año, comparando el coeficiente de solapamiento (Δ) (Ridout y Linkie 2009). Este coeficiente de solapamiento oscila entre los valores 0 (ausencia total de solapamiento) y 1 (máximo solapamiento posible). Para tamaños de muestra (i.e. n° de capturas independientes) menores de 75, se utilizó Δ_1 , mientras que para aquellas muestras mayores o iguales a 75, se utilizó Δ_4 (Meredith y Ridout 2021). Para intentar valorar los coeficientes de solapamiento de forma descriptiva, se consideraron 3 situaciones: “solapamiento elevado” aquel solapamiento cuyo coeficiente fuera mayor a 0.75 ($\Delta > 0.75$), “solapamiento moderado” ($0.50 < \Delta \leq 0.75$) y “solapamiento bajo” ($\Delta \leq 0.50$) siguiendo las recomendaciones de Monterroso et al. (2014). Para poder tener una medida de dispersión, se calculó para cada coeficiente de solapamiento un intervalo de confianza al 95% con un análisis de *bootstrap* con 10000 repeticiones. Tanto los coeficientes de solapamiento como sus respectivos intervalos de confianza fueron obtenidos con paquete “overlap” (Meredith y Ridout 2021). Finalmente, para observar si los patrones eran significativamente distintos entre las especies solapadas, se usó nuevamente el test de Watson-Wheeler (Batschelet 1981).

Resultados

Con un esfuerzo total de muestreo de 2124 cámaras trampa-día, se obtuvieron 1183 eventos independientes de ocho especies diferentes de mesocarnívoros: zorro (*Vulpes vulpes*) ($n=78.0 \pm 150.9$; media de detecciones por sitio \pm desviación típica) (56.11%), gineta (*Genetta genetta*) ($n=30.4 \pm 35.5$) (21.87%), garduña (*Martes foina*) ($n=4.5 \pm 9.2$) (3.24%), visón americano (*Neogale vison*) ($n=2.8 \pm 4.8$) (2.01%), tejón (*Meles meles*) ($n=1.3 \pm 1.6$) (0.93%), nutria (*Lutra lutra*) ($n=1.0 \pm 3.2$) (0.72%), turón (*Mustela putorius*) ($n=0.2 \pm 0.3$) (0.14%) y meloncillo (*Herpestes ichneumon*) ($n=0.1 \pm 0.3$) (0.07%), así como de un pequeño carnívoro, la comadreja (*Mustela nivalis*) ($< 0.05\%$) (Tabla A1 del Anexo). Las especies con los RAIs más altos fueron el zorro y la gineta (36.86 y 14.41 respectivamente), mientras que el resto de las especies muestran valores más bajos (Fig. 2). El valor de este índice para los micromamíferos fue de 15.25 (Fig. 2).

Centrándonos en el zorro y la gineta, ambas especies registraron una mayor tasa de captura (expresada como n° eventos/n° cámaras trampas-día) en verano (0.55 y 0.20, respectivamente) que, en el resto de las estaciones, mientras que invierno fue la época de menor tasa de captura (0.11 y 0.04, respectivamente) (Tabla A2 del Anexo). Respecto a las posibles especies presa, solo se tuvo en cuenta a los micromamíferos, siendo la especie predominante *Apodemus sylvaticus*. Se ha decidido tratar como “micromamíferos” en conjunto para ser conservadores frente a la posibilidad de aparición de individuos del género *Mus*, ya que muchas imágenes no permitieron la correcta identificación. De estos micromamíferos se obtuvieron 321 detecciones ($n=32.1 \pm 57.5$) (Tabla A1 del Anexo). El periodo con mayor tasa de captura fue el otoño (0.25), mientras que la de menor tasa fue verano (0.09) (Tabla A2 del Anexo).

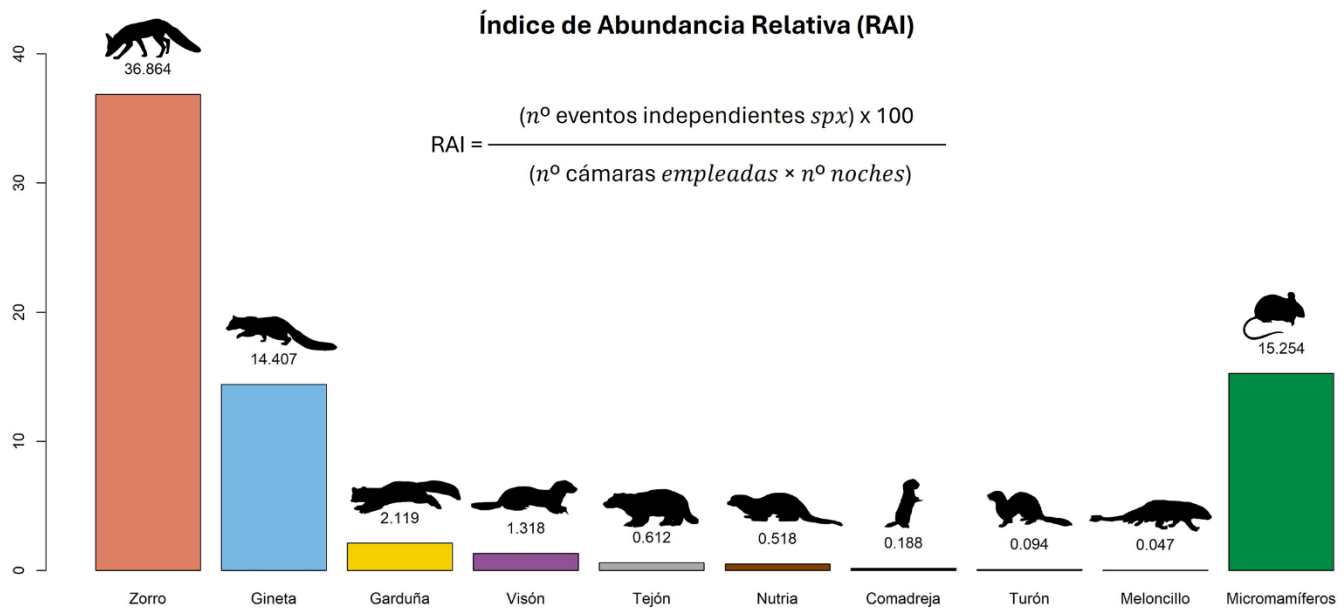


Figura 2. Índice de Abundancia Relativa (RAI) para las especies de mesocarnívoros y micromamíferos detectados durante el estudio.

Figure 2. Relative Abundance Index (RAI) for mesocarnivore and small mammal species detected during the study.

Patrones de actividad diaria

El zorro mostró un patrón bimodal en todas las estaciones, con dos picos principales de actividad después del amanecer y del anochecer (excepto en invierno, que el primer pico se da justo antes del amanecer) (Fig. 3a). Muestra una actividad nocturna moderada y una baja actividad diurna, excepto en primavera. Al realizar comparaciones por pares, los test de Watson-Wheeler revelaron la existencia de diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los patrones de primavera y verano ($p = 0.004$) y entre primavera y otoño ($p = 0.01$) (Tabla 1).

La gineta mostró un patrón unimodal en algunas estaciones (primavera e invierno), mientras que fue bimodal en otras (verano y otoño) (Fig. 3b). La actividad se dio fundamentalmente durante la noche, aunque en los patrones bimodales encontramos picos de actividad antes del amanecer, pudiendo darse algo de actividad en las primeras horas del día. Los test de Watson-Wheeler revelaron que existen diferencias significativas entre los patrones de primavera e invierno ($p = 0.006$), así como entre verano e invierno ($p = 0.01$) y entre otoño e invierno ($p = 0.008$) (Tabla 1).

El patrón mostrado por los micromamíferos fue unimodal en todas las estaciones, mostrando el pico máximo de actividad a mitad de la noche, aunque este pico en otoño fue más temprano que en el resto de las estaciones (Fig. 3c). Los test de Watson-Wheeler no mostraron diferencias significativas entre ninguna de las estaciones del año (Tabla 1).

Tabla 1. Test Watson-Wheeler entre los patrones de actividad en las diferentes estaciones para cada especie. Pr: primavera; Ve: verano; Ot: otoño; In: invierno.

Table 1. Watson-Wheeler test between activity patterns in different seasons for each species. Pr: spring; Ve: summer; Ot: autumn; In: winter.

Estaciones	Zorro			Gineta			Micromamíferos		
	W	p	sig.	W	p	sig.	W	p	sig.
Pr-Ve	11.06	0.004	**	3.06	0.21		0.21	0.89	
Pr-Ot	8.07	0.01	*	1.01	0.60		2.94	0.23	
Pr-In	2.71	0.25		10.10	0.006	*	0.61	0.73	
Ve-Ot	0.92	0.63		1.49	0.47		2.54	0.28	
Ve-In	3.87	0.14		8.17	0.01	*	0.09	0.95	
Ot-In	5.02	0.08		9.66	0.008	**	2.93	0.23	
Todas	16.38	0.01	*	15.39	0.01	*	5.07	0.53	

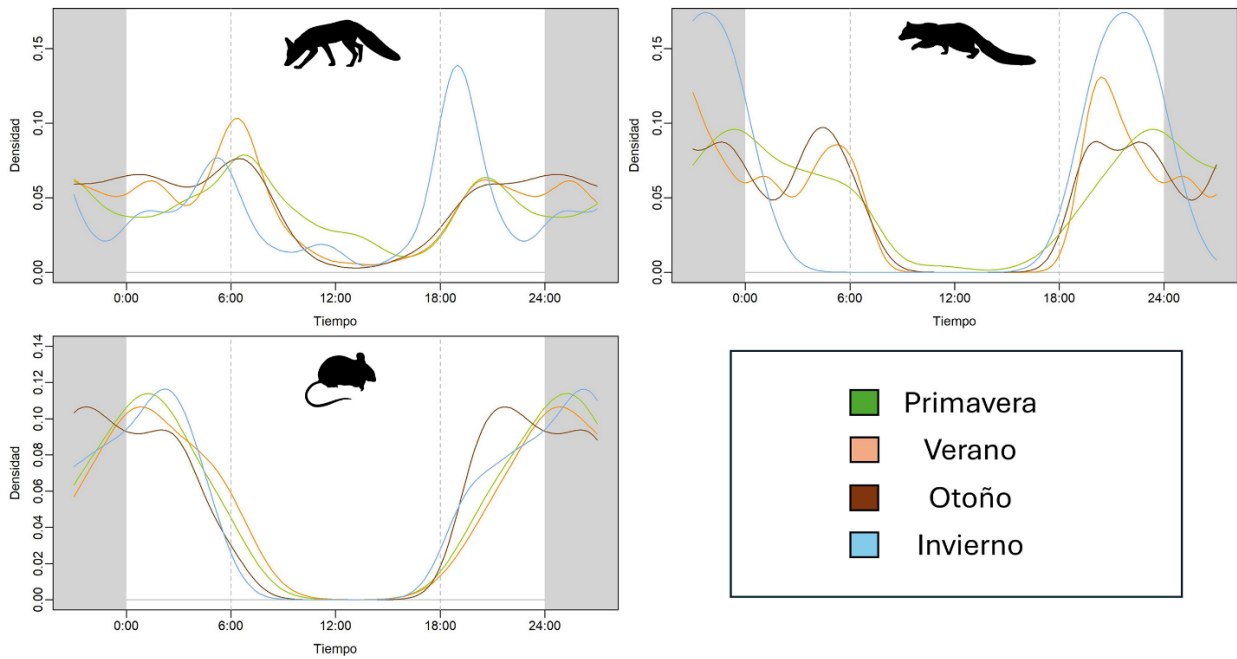


Figura 3. Patrones por estación. Los gráficos a, b y c representan los patrones de actividad de las especies en las diferentes estaciones: línea verde primavera, línea amarilla verano, línea marrón otoño y línea azul invierno.

Figure 3. Seasonal patterns. Graphs a, b, and c represent the activity patterns of the species in different seasons: green line for spring, yellow line for summer, brown line for autumn, and blue line for winter.

Solapamiento y segregación temporal

El solapamiento entre depredadores (**Fig. 4**) mostró que el zorro solapa de forma moderada con la gineta durante todo el año excepto en invierno, donde fue significativamente inferior ($\Delta_1=0.39$) (**Fig. 4d**). Los test de Watson-Wheeler mostraron la existencia de diferencias muy significativas entre los patrones de actividad del zorro y la gineta durante todo el año ($p<0.01$) excepto en otoño, donde no se encontraron diferencias (**Fig. 4**).

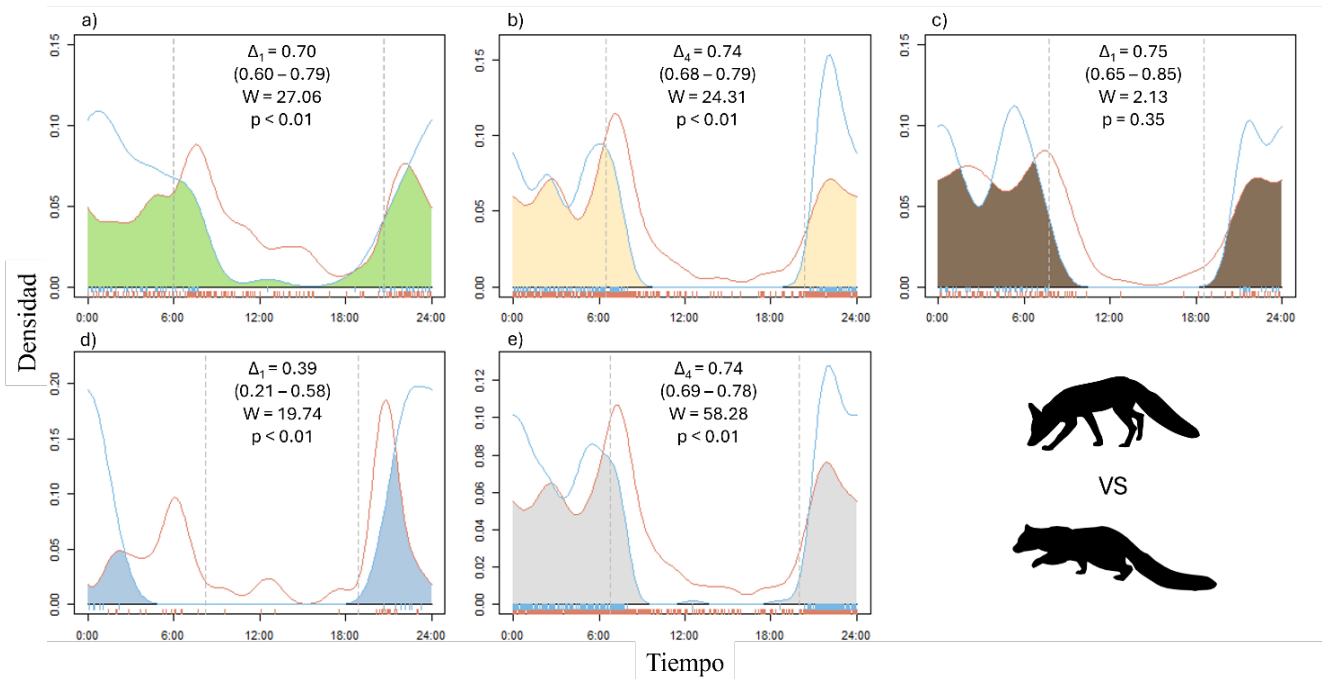


Figura 4. Solapamiento entre depredadores. El gráfico muestra el solapamiento en la actividad del zorro (línea naranja) y la gineta (línea azul) en primavera (a), verano (b), otoño (c), invierno (d) y el solapamiento anual (e).

Figure 4. Overlap between predators. The graph shows the overlap in activity between the fox (orange line) and the genet (blue line) in spring (a), summer (b), autumn (c), winter (d), and the annual overlap (e).

Respecto al solapamiento entre depredadores y presas, se observó que, en el caso del zorro, este fue menor en comparación con el de la gineta para todas las estaciones del año (Fig. 5). El solapamiento entre el zorro y los micromamíferos fue moderado ($\Delta=0.52-0.70$) en todas las estaciones. En el caso de la gineta, el solapamiento con los micromamíferos fue moderado en invierno ($\Delta_1=0.57$) y elevado en primavera, verano y otoño ($\Delta_1=0.85$, $\Delta_4=0.76$ y $\Delta_1=0.80$ respectivamente) (Fig. 5). El mayor valor de solapamiento para zorro-micromamíferos se dio en otoño ($\Delta_4=0.70$), mientras que, en el caso de la gineta, este se dio en primavera ($\Delta_1=0.85$), siendo muy similar al de otoño ($\Delta_1=0.80$). Los intervalos de confianza al 95% (Fig. 5) permitieron observar que no existieron diferencias estadísticamente significativas entre zorro-micromamíferos y gineta-micromamíferos en ninguna de las estaciones del año excepto en primavera, donde la gineta ($\Delta_1=0.85$, IC=0.73-0.95) presentó mayor solapamiento con los micromamíferos que el zorro ($\Delta_1=0.58$, IC=0.48-0.68). En el solapamiento anual, la gineta ($\Delta_4=0.81$, IC=0.75-0.87) presentó también un solapamiento significativamente mayor con los micromamíferos que el zorro ($\Delta_4=0.65$, IC=0.60-0.70).

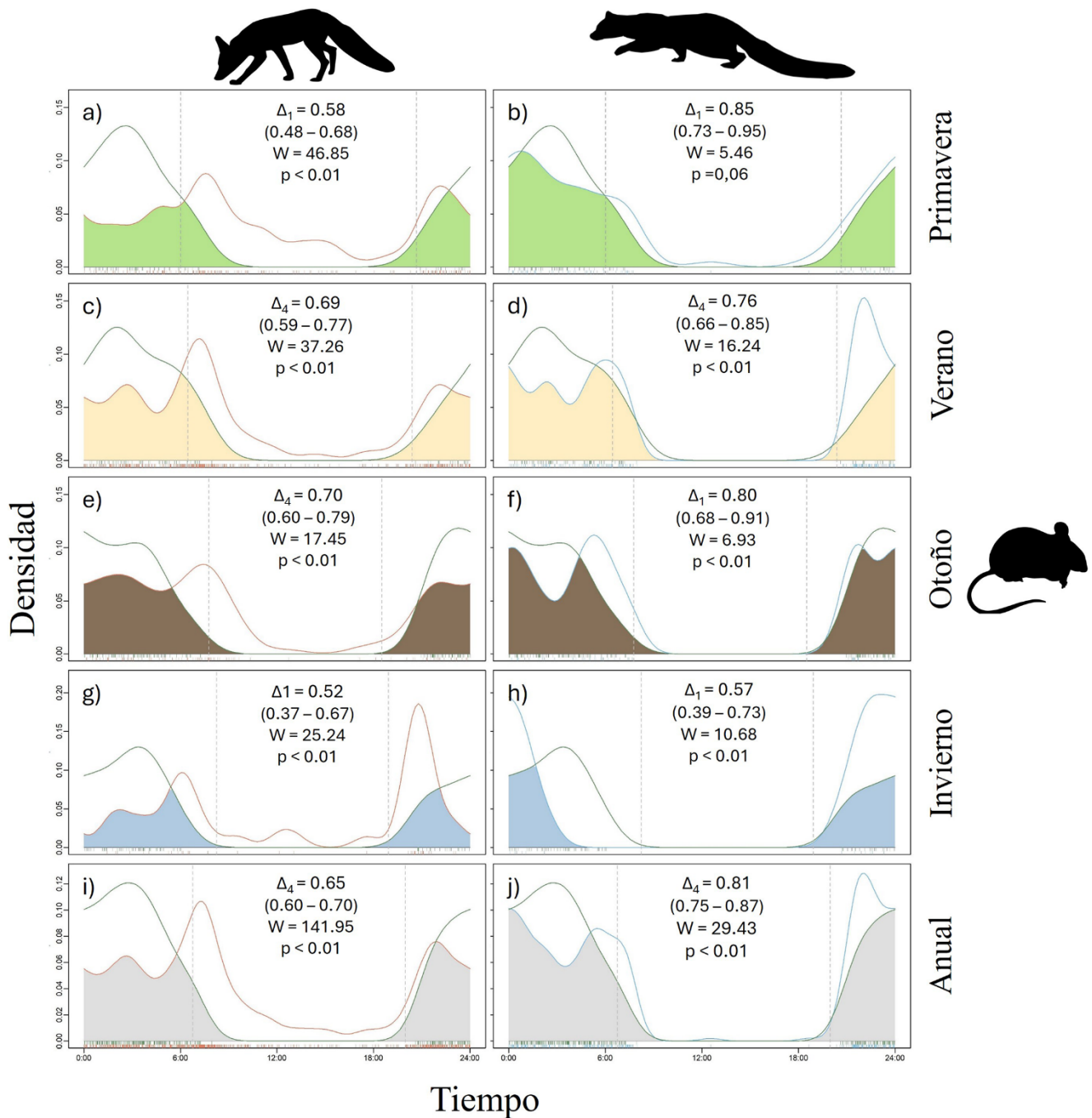


Figura 5. Solapamiento depredador-presa. La columna izquierda (a, c, e, g, i) muestra los gráficos de solapamiento del zorro con los micromamíferos y la columna de la derecha (b, d, f, h, j) el de la gineta. Las filas indican en que estación del año se está realizando el solapamiento.

Figure 5. Predator-prey overlap. The left column (a, c, e, g, i) shows the overlap graphs of the fox with the small mammals, while the right column (b, d, f, h, j) shows the overlap for the genet. The rows indicate the season in which the overlap is being analyzed.

Discusión

Encontramos que el área de estudio ha resultado ser una zona de gran riqueza de especies de carnívoros, siendo los más abundantes el zorro y la gineta. Los patrones de actividad del zorro y la gineta variaron a lo largo del año, afectando esto al grado de solapamiento de su actividad. Con respecto al solapamiento de los patrones entre depredadores y presas, observamos que existe un mayor solapamiento de los micromamíferos con la gineta que con el zorro, sugiriendo una mayor especificidad de la gineta a la hora de escoger a las presas.

Riqueza de la comunidad

En el área de estudio se han detectado 9 especies de carnívoros silvestres. Entre ellas, encontramos algunas especies relativamente comunes en casi todo el territorio peninsular (e. g. zorro, gineta, garduña, tejón) (Calzada 2007; Gortázar 2007; Reig 2007; Revilla et al. 2007). También se han detectado especies estrechamente relacionadas con los hábitats riparios (e. g. visón americano, nutria) (Zuberogoitia et al. 2006; Ruiz-Olmo 2017) También se han detectado otras especies más raras para el contexto como el meloncillo, que se encuentra en expansión por a lo largo de la península ibérica (e.g. Descalzo et al. 2021) y cuya aparición añade una nueva celda UTM (10x10km) en su distribución; el turón, especie que parece encontrarse en declive en España (Croose et al. 2018); y la comadreja, de la que existen pocos datos actuales. El hecho de haber encontrado abundancias relativas bajas para algunas especies a priori comunes puede deberse al uso de un método atrayente poco eficaz en el caso del tejón (e. g. Miles et al. 2024) o a un mayor uso del río para desplazarse y alimentarse en el caso del visón americano o la nutria. La elevada riqueza de especies hallada podría relacionarse con el carácter casi relictico del bosque de ribera como medio menos alterado en el contexto agrícola intensivo, suponiendo un refugio para una gran cantidad de especies.

Patrones de actividad

De las dos especies para las que se estudiaron los patrones de actividad, el zorro fue la única que, aun mostrando una preferencia nocturna y crepuscular, mostró una actividad notable durante el día. Esto concuerda con otros estudios donde se ha observado también esta actividad diurna (Cavallini y Lovari 1991; Travaini et al. 1993; Monterroso et al. 2014), reflejo del carácter generalista del zorro, que puede modular su patrón de actividad para explotar más eficientemente los recursos (Ables 1969; Cavallini y Lovari 1991; Díaz-Ruiz 2015). Además, esta especie mostró un patrón multimodal con diferencias significativas entre las diferentes estaciones que pueden estar relacionadas con períodos clave del ciclo anual como los cuidados parentales (patrón un poco más constante, con picos menos marcados en primavera) o el período invernal de celo en el que exista más actividad diurna (Barrul y Mate 2015).

Respecto a la gineta, esta mostró patrones principalmente nocturnos durante todas las estaciones, con una mayor actividad en general en la primera mitad del periodo nocturno, coincidiendo con otros trabajos (e. g. Palomares y Delibes 2000; Camps 2008). Al igual que en el caso del zorro, los patrones fueron variables a lo largo del año, aunque encontrando solamente diferencias significativas entre invierno (patrón marcadamente unimodal con el pico de actividad durante la primera mitad de la noche) y el resto de las estaciones (patrones bimodales o unimodales con mayor actividad durante la segunda mitad de la noche). Este hecho puede estar relacionado con que la duración de la noche altera el momento de inicio y fin de la actividad de esta especie, por lo que, a menos horas de luz disponibles, más nocturno será su comportamiento (Camps 2015), como puede observarse en el invierno. A esto hay que añadir el menor número de capturas durante este periodo. En general la gineta presenta patrones más estables que el zorro a lo largo de todo el año, coincidiendo estos con los patrones de actividad de los micromamíferos, lo que concuerda con su especialización en la captura estas presas. Este hecho ya ha sido reportado en otros trabajos (Camps 2015), incluso cuando existe una competencia a priori más directa que en nuestro caso, con especies de nicho trófico similar como la garduña (Vilella et al. 2020), o se da una presión por parte de un depredador apical (Burgos et al. 2023).

Solapamiento entre mesocarnívoros

En cuanto al solapamiento entre los patrones de actividad de zorro y gineta, este es moderado en todas las estaciones excepto en invierno, cuando solapan de forma significativamente menor. Una posible explicación, en consonancia con los argumentos que explican los patrones individuales de las especies, podría ser que, en invierno, al haber menos horas de luz y menos recursos disponibles, el zorro se arriesga a tener una mayor actividad diurna dedicada a explotar otros recursos o a la búsqueda de pareja (Servín et al. 1991; Monterroso et al. 2014). En cambio, la gineta, eminentemente nocturna, tiene más disponibilidad de horas de noche en esta época (Monterroso et al. 2013). La existencia de un menor solapamiento en invierno concuerda también con trabajos recientes y comunidades de carnívoros similares (Vilella et al. 2020). No obstante, de acuerdo con nuestros resultados existen diferencias significativas entre sus patrones de actividad en todas las estaciones del año excepto en otoño. Esto puede deberse a que, pese a que el solapamiento es elevado, los picos máximos de actividad están desplazados, haciendo que los patrones de actividad sean distintos. En general los resultados apoyan otros trabajos realizados en la península ibérica (Camps 2008; Barrull et al. 2013; Vilella et al. 2020). Por lo tanto, aunque exista solapamiento durante gran parte del año, los picos máximos de actividad difieren entre la mayoría de las estaciones, pudiendo ello contribuir a la coexistencia de ambas especies en el área de estudio.

Solapamiento con presas

El solapamiento entre la gineta y los micromamíferos fue mayor en primavera y en otoño que en el caso del zorro con estos. Estas diferencias podrían deberse a cambios en la dieta por cambios en la disponibilidad de recursos (Verdade et al. 2011), ya que en estas estaciones se concentra la actividad de micromamíferos en ambientes mediterráneos (Sánchez-González et al.

2016; Torre et al. 2018). Por lo tanto, la gineta explotará mejor que el zorro este recurso, al ser una especie especialista facultativa de micromamíferos (Virgós et al. 1999; Camps 2015). Un caso muy similar se ha reportado recientemente en Vilella y colaboradores (2020), donde el solapamiento de la gineta con los micromamíferos es prácticamente constante en los dos períodos estudiados (primavera-verano y otoño-invierno) y disminuye notablemente para el zorro en primavera-verano. Burgos y colaboradores (2023) también muestran un solapamiento alto entre la gineta y micromamíferos dentro y fuera de la época de cría. En el caso del zorro, este podría presentar un comportamiento más frugívoro en otoño, lo que evitaría el posible conflicto con la gineta en la competencia por los recursos tróficos y podría alimentarse de presas más grandes como liebres en primavera, teniendo en cuenta las necesidades de las crías durante los cuidados parentales (Barrull y Mate 2015). Esto es quizá más evidente en otoño, donde el solapamiento temporal es elevado y sus patrones de actividad son muy similares. Recurriendo a los datos anuales, el solapamiento del zorro con los micromamíferos es significativamente menor que el de la gineta con estos. Por lo tanto, la especialización trófica de la gineta sí que parece ser un medio que permite la coexistencia entre estas dos especies en el área de estudio.

Aun así, cabe resaltar que el solapamiento que se da entre el zorro con los micromamíferos es igualmente alto y más o menos constante a lo largo del año, coincidiendo con otros estudios (Vilella et al. 2020; Monterroso et al. 2013), donde se encuentra una alta sincronización de los ritmos de actividad de diferentes especies de mesocarnívoros con micromamíferos, sugiriendo que en las especies con una alimentación más generalista (i.e. zorro), estos micromamíferos pueden también constituir una parte importante de su dieta cuando este recurso abunda.

De acuerdo con nuestros resultados, los ambientes riparios juegan un papel fundamental como refugios de diversidad para los mesocarnívoros, en un contexto donde la alteración humana es intensa, como son los campos de regadíos intensivos. Además, encontramos que los ritmos de actividad de las dos especies de mesocarnívoros más comunes en el área (el zorro y la gineta) y de micromamíferos como potenciales presas, encontramos evidencias de una coexistencia parcialmente basada en la variabilidad de los patrones de actividad anuales y estacionales. El solapamiento de los patrones de actividad entre la gineta y los micromamíferos es mayor que el existente entre el zorro y los micromamíferos, especialmente en primavera y otoño, cuando estos últimos muestran una mayor actividad. La variación de los patrones de actividad entre zorro y gineta a lo largo de las estaciones, así como con sus presas, puede estar contribuyendo a la coexistencia de estas especies en el área de estudio. Estudios que contemplen de forma más precisa más dimensiones que afecten al nicho de estos dos mesocarnívoros (estudios de análisis de dieta o de solapamiento espacial) contribuirán a un mejor entendimiento de la coexistencia entre ellas.

Contribución de los autores

Diego L. Fuentes-Lamas: Análisis formal, escritura – borrador original, escritura – revisión y edición, investigación, software y visualización. Fernando Silla: escritura - revisión y edición, supervisión. Jorge Sereno-Cadierno: Conceptualización, análisis formal, escritura - revisión y edición, metodología y supervisión, software y visualización.

Disponibilidad de los datos

Los datos originales de este trabajo están disponibles en el siguiente repositorio; Sereno-Cadierno, Jorge (2025). raw camera trap data for obtaining activity patterns. figshare. Dataset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.28524494.v1>.

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Xosé Pardavila aportó en un primer momento ideas sobre el diseño de muestreo y la conceptualización del experimento. César Llanos-Guerrero participó en algunas jornadas de campo. A Daniel Saldaña, al que le encantaba saber de todo y le habría encantado saber los resultados de este trabajo. A María Belén Lamas-Marcos y a Lorenzo Fuentes-de-Antonio, por el apoyo logístico, sin el cual no hubiera sido posible desarrollar este trabajo. A Inés María de-Dios-Franco, por su apoyo constante durante la realización trabajo, tanto en el campo como fuera de este. A los dos revisorxs anónimxs que ayudaron a mejorar este trabajo sustancialmente.

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Ables, E.D. 1969. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *The Journal of Wildlife Management* 145-153. <https://doi.org/10.2307/3799662>
- Agostinelli, C., Lund, U. 2022. *R package 'circular': Circular Statistics* (version 0.4-94). Available at: <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>.
- Azevedo, F.C., Lemos, F.G., Freitas-Junior, M.C., Rocha, D.G., Azevedo, F.C.C. 2018. Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at Southeastern Brazil. *Journal of Zoology* 305, 246–255. <https://doi.org/10.1111/jzo.12558>
- Barrull, J., Mate, I. 2015. *El zorro*. Tundra Ediciones, Almenara, Castellón, España.
- Barrull, J., Mate, I., Ruiz-Olmo, J., Casanovas, J.G., Gosálbez, J., 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* 79, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.11.004>
- Batschelet, E. 1981. *Circular statistics in biology*. Academic Press, New York, NY, USA.

- Bennie, J.J., Duffy, J.P., Inger, R., Gaston, K.J. 2014. Biogeography of time partitioning in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38), 13727-13732. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216063110>
- Brown, J.S., Kotler, B.P., Bouskila, A. 2001. Ecology of fear: Foraging games between predators and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* 38, 17.
- Burgos, T., Salesa, J., Fedriani, J.M., Escribano-Ávila, G., Jiménez, J., Krofel, M., et al. 2023. Top-down and bottom-up effects modulate species co-existence in a context of top predator restoration. *Scientific Reports* 13(1), 4170. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-31105-w>
- Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E., Boutin, S. 2015. REVIEW: Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology* 52(3), 675-685. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12432>
- Buskirk, S.W. 1999. Mesocarnivores of Yellowstone. In: Clark, T.W., Curlee A.P., Minta, S.C., Kareiva, P. (ed.), *Carnivores in ecosystems: the Yellowstone experience*, pp. 165-187. Yale University Press. New Haven, CT, USA.
- Calzada, J. 2007. *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758). Pp. 330-332. En: Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C. (eds.). *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad. SECEM-SECEMU, Madrid, España. 586 pp.
- Camps, D. 2008. Activity patterns of adult common genets *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758) in northeastern Spain. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos* 20(1), 47-60. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2008.1.A2>
- Camps, D. 2015. *La gineta*. *Monografías Zoológicas*, Serie Ibérica, vol. 2. Tundra Ediciones, Almenara, Castellón, España.
- Camps, D. 2017. Jineteta – *Genetta genetta*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. [Recurso en línea, Accedido el 21/10/2024]. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <https://www.vertebradosibericos.org/mamiferos/gengen.html>
- Carter, N., Jasny, M., Gurung, B., Liu, J. 2015. Impacts of people and tigers on leopard spatiotemporal activity patterns in a global biodiversity hotspot. *Global Ecology and Conservation* 3, 149-162. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.11.013>
- Cavallini, P., Lovari, S. 1991. Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Zoology* 223(2), 323-339. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04768.x>
- Croose, E., Duckworth, J.W., Ruetter, S., Skumatov, D.V., Kolesnikov, V.V., Saveljev, A.P. 2018. A review of the status of the Western polecat *Mustela putorius*: a neglected and declining species? *Mammalia* 82(6), 550-564. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0092>
- Descalzo, E., Ruiz, F.D., Delibes-Mateos, M., Salgado, I., Jauregui, M.M., Soliño, M., et al. 2021. Update of the Egyptian mongoose (*Herpestes ichneumon*) distribution in Spain. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos*, 33(1), 29-38. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2021.A4>
- Di Bitetti, M.S., Di Blanco, Y.E., Pereira, J.A., Paviolo, A., Pérez, I.J. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cercopithecus thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90(2), 479-490. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-113.1>
- Díaz-Ruiz, F., Caro, J., Delibes-Mateos, M., Arroyo, B., Ferreras, P. 2015. Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: prey availability, human disturbance or habitat structure? *Journal of Zoology* 298(2), 128-138. <https://doi.org/10.1111/jzo.12294>
- Ferreira-Rodríguez, N., Pombal, M.A. 2019. Bait effectiveness in camera trap studies in the Iberian Peninsula. *Mammal Research* 64(2), 155-164. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-00414-1>
- Foster, V.C., Sarmento, P., Sollmann, R., Tôrres, N., Jácomo, A.T., Negrões, N., Fonseca, C., et al. 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica* 45(3), 373-379. <https://doi.org/10.1111/btp.12021>
- Garrote, G., Pérez de Ayala, R. 2019. Spatial segregation between Iberian lynx and other carnivores. *Animal biodiversity and conservation* 42(2), 347-354. <https://doi.org/10.32800/abc.2019.42.0347>
- Gortázar, C. 2007. *Vulpes vulpes*. Zorro. En: Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*, pp. 277-279. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, España.
- Halle, S., Stenseth, N.C. (Eds.). 2000. *Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach; with 11 Tables* (Vol. 141). Springer Science & Business Media. Berlin, Heidelberg, Dordrecht y Nueva York.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science* 131(3409), 1292-1297. <https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>
- Hilty, J.A., Merenlender, A.M. 2004. Use of riparian corridors and vineyards by mammalian predators in northern California. *Conservation Biology* 18(1), 126-135. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00225.x>
- Jiménez, J., Nuñez-Arjona, J.C., Rueda, C., González, L.M., García-Domínguez, F., Muñoz-Igualada, J., López-Bao, J.V. 2017. Estimating carnivore community structures. *Scientific Reports* 7(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/srep41036>
- Jiménez, J., Nuñez-Arjona, J.C., Mougeot, F., Ferreras, P., González, L.M., García-Domínguez, F., et al. 2019. Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biological Conservation* 238, 108234. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108234>
- Kays, R.W., Slauson, K.M. 2008. Remote cameras. In: Ray, J., Mackay, P., Long, R.A. (eds.), *Noninvasive survey methods for carnivores*, pp. 110-140. Island Press. Washington, DC, USA.
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 34(1), 153-181. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>
- Lucherini, M., Reppucci, J.I., Walker, R.S., Villalba, M.L., Wursten, A., Gallardo, G., Iriarte, A., et al. 2009. Activity Pattern Segregation of Carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90(6), 1404-1409. <http://www.jstor.org/stable/27755147>
- Malanson, G.P. 1993. *Riparian landscapes*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565434>
- Matos, H.M., Santos, M.J., Palomares, F., Santos-Reis, M. 2009. Does riparian habitat condition influence mammalian carnivore abundance in Mediterranean ecosystems? *Biodiversity and Conservation* 18(2), 373-386. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9493-2>
- Meredith, M., Ridout, M. 2021. *Package 'overlap'*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.overlap>
- Miles, V., Woodroffe, R., Donnelly, C.A., Brotherton, P.N., Ham, C., Astley, K., Aurélio, J. 2024. Evaluating camera-based methods for estimating badger (*Meles meles*) density: Implications for wildlife management. *Ecological Solutions and Evidence* 5(3), e12378. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12378>
- Monterroso, P., Alves, P.C., Ferreras, P. 2013. Catch me if you can: diel activity patterns of mammalian prey and predators. *Ethology* 119(12), 1044-1056. <https://doi.org/10.1111/eth.12156>
- Monterroso, P., Alves, P.C., Ferreras, P. 2014. Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68(9), 1403-1417. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1748-1>
- Monterroso, P., Alves, P.C., Ferreras, P. 2015. Ecological interactions and species coexistence in Iberian mesocarnivore communities—extended summary and main results. *Galemys, Spanish J Mammal* 27, 47-57. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2015.A6>

- Naiman, R.J., Decamps, H., McClain, M.E. 2010. *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. Academic Press, Burlington, VT, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-663315-3.X5000-X>
- O'Brien, T.G. 2011. Abundance, Density and Relative Abundance: A Conceptual Framework. In: O'Connell, A.F., Nichols, J.D., Karanth, K.U. (eds) *Camera Traps in Animal Ecology*, pp. 71-96 Springer, Tokyo. https://doi.org/10.1007/978-4-431-99495-4_6
- O'Connell, A.F., Talancy, N.W., Bailey, L.L., Sauer, J.R., Cook, R., Gilbert, A.T. 2006. Estimating site occupancy and detection probability parameters for meso- and large mammals in a coastal ecosystem. *Journal of Wildlife Management* 70, 1625–1633. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[1625:ESOADP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[1625:ESOADP]2.0.CO;2)
- O'Connell, A.F., Nichols J.D., Ullas Karanth K. 2011. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-4-431-99495-4>
- Palomares, F., Delibes, M. 2000. Mongooses, civets and genets - carnivores in southern latitudes. In: Halle, S., Stenseth, N.C. (eds.), *Activity Patterns in Small Mammals. An Ecological Approach*, pp. 119-130. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_8
- Penido, G., Astete, S., Jácomo, A.T.A., Sollmann, R., Tôrres, N., Silveira, L., Filho, J.M. 2017. Mesocarnivore activity patterns in the semiarid Caatinga: Limited by the harsh environment or affected by interspecific interactions? *Journal of Mammalogy* 98, 1732–1740. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx119>
- Prugh, L.R., Stoner, C.J., Epps, C.W., Bean, W.T., Ripple, W.J., Laliberte, A.S., Brashares, J.S. 2009. The rise of the mesopredator. *Bioscience* 59(9), 779-791.
- R Core Team 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>.
- Reig, S. 2007. *Martes foina* Erxleben, 1777. En: Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C. (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*, pp. 305 – 307. Dirección General de Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, España.
- Revilla, E., Casanovas, J.G., Virgós, E. 2007. *Meles meles* (Linnaeus, 1758). En: Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los mamíferos de España*, pp. 308-311. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, España. 586 pp.
- Ridout, M.S., Linkie, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 14(3), 322-337. <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- Roemer, G.W., Gompper, M.E., Van Valkenburgh, B. 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience* 59(2), 165-173. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.2.9>
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., Meek, P. 2013. " Which camera trap type and how many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(2):148-156. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.2-8789>
- Rowcliffe, M. 2021. *activity: Animal Activity Statistics*. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=activity>
- RStudio Team 2022. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA, USA. Available at: <http://www.rstudio.com/>.
- Ruiz-Olmo, J. 2017 Nutria – *Lutra lutra*. En: López, P., Martín, J. (Eds.). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. [Recurso en línea, Accedido el 21/10/2024]. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <https://www.vertebradosibericos.org/mamiferos/lutlut.html> .
- Sabo, J.L., Sponseller, R., Dixon, M., Gade, K., Harms, T., Heffernan, J., et al. 2005. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology*, 86(1), 56-62. <https://doi.org/10.1890/04-0668>
- Sánchez-González, B., Navarro-Castilla, A., Hernández, M.C., Barja, I. 2016. Ratón de campo – *Apodemus sylvaticus*. En: López, P., Martín, J. (Eds.). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. [Recurso en línea, Accedido el 02/03/2025]. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible en: <https://www.vertebradosibericos.org/mamiferos/aposyl.html> .
- Santos, M.J., Rosalino, L.M., Matos, H.M., Santos-Reis, M. 2016. Riparian ecosystem configuration influences mesocarnivores presence in Mediterranean landscapes. *European Journal of Wildlife Research* 62, 251–261. <https://doi.org/10.1007/s10344-016-0984-2>
- Santos, F., Carbone, C., Wearn, O.R., Rowcliffe, J.M., Espinosa, S., Lima, M.G.M., Ahumada, J.A., et al. 2019. Prey availability and temporal partitioning modulate felid coexistence in Neotropical forests. *PLoS one* 14(3), e0213671. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213671>
- Santos-Reis, M., Santos, M.J., Lourenço, S., Marques, J.T., Pereira, I., Pinto, B. 2005. Relationships between stone martens, genets and cork oak woodlands in Portugal. In: Harrison, D.J., Fuller, A.K., Proulx, G. (eds.), *Martens and fishers (Martes) in human-altered environments*, pp. 147-172. Springer, Boston, MA, USA. https://doi.org/10.1007/0-387-22691-5_7
- Sebastián-González, E., Morales-Reyes, Z., Naves-Alegre, L., Durá Alemañ, C.J., Gonçalves Lima, L., Machado Lima, L., Sánchez-Zapata, J.A. 2020. Which bait should I use? Insights from a camera trap study in a highly diverse cerrado forest. *European Journal of Wildlife Research* 66(6), 1-8. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01439-1>
- Servín, J., Rau, J.R., Delibes, M. 1991. Activity pattern of the red fox *Vulpes vulpes* in Doñana, SW Spain. *Acta Theriologica* 36(3-4), 369-373. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.91-39>
- Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Wrights, J., Sorice, M., Hill, S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2(1), 75-92. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1988.tb00337.x>
- Tobler, M.W. 2015. *Camera base version 1.7*. <http://www.atrrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>.
- Torre, I., Raspall, A., Arrizabalaga, A., Díaz, M. 2018. Weasel (*Mustela nivalis*) decline in NE Spain: prey or land use change? *Mammal Research* 63(4), 501-505. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0388-7>
- Travaini, A., Aldama, J.J., Delibes, M. 1993. Home range and activity patterns of red fox *Vulpes vulpes* breeding females. *Acta Theriologica* 38(4):427-434. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.93-33>
- Vazquez, C., Rowcliffe, J.M., Spelstra, K., Jansen, P.A. 2019. Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: Time transformations using day length. *Methods in Ecology and Evolution* 10(12), 2057-2066. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13290>
- Verdade, L.M., Rosalino, L.M., Gheler-Costa, C., Pedroso, N.M., Lyra-Jorge, M.C. 2011. Adaptation of mesocarnivores (Mammalia: Carnivora) to agricultural landscapes of Mediterranean Europe and southeastern Brazil: a trophic perspective. In: Rosalino, L.M., Gheler-Costa, C. (eds.), *Middle-Sized Carnivores in Agricultural Landscapes*, pp. 1-38. Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, NY, USA.
- Vilella, M., Ferrandiz-Rovira, M., Sayol, F. 2020. Coexistence of predators in time: Effects of season and prey availability on species activity within a Mediterranean carnivore guild. *Ecology and evolution* 10(20), 11408-11422. <https://doi.org/10.1002/ece3.6778>
- Virgós, E. 2001. Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity & Conservation* 10(7), 1039-1049. <https://doi.org/10.1023/A:1016684428664>

- Virgos, E., Llorente, M., Cortesa, Y. 1999. Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet: a literature review. *Mammal Review* 29(2), 117–126. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.1999.00041.x>
- Zhao, G., Yang, H., Xie, B., Gong, Y., Ge, J., Feng, L. 2020. Spatio-temporal coexistence of sympatric mesocarnivores with a single apex carnivore in a fine-scale landscape. *Global Ecology and Conservation* 21, 11. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00897>
- Zielinski, W.J. 1986. Circadian rhythms of small carnivores and the effect of restricted feeding on daily activity. *Physiology & behavior* 38(5), 613-620. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(86\)90254-4](https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90254-4)
- Zuberogoitia, I., Zabala, J., Martínez, J.A. 2006. Diurnal activity and observations of the hunting and ranging behaviour of the American mink (*Mustela vison*)/Activité diurne et observations du comportement de chasse et habitat du vison d'Amerique (*Mustela vison*). *Mammalia* 70(3-4), 310-312. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2006.046>

Anexo / Appendix

Tabla A1. Número de eventos obtenidos de cada especie en cada una de las estaciones del año y sus totales.

Table A1. Number of events obtained for each species in each season of the year and their totals.

Especies	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total
Mesocarnívoros					
Zorro	173	473	98	36	780
Gineta	70	172	48	14	304
Garduña	19	11	9	6	45
Visón americano	8	13	2	5	28
Tejón	3	5	1	4	13
Nutria	4	3	3	0	10
Turón	0	1	1	0	2
Meloncillo	1	0	0	0	1
Comadreja	1	3	0	0	4
Presas					
Micromamíferos	58	77	122	64	321

Tabla A2. Tasa de captura (expresada como n° eventos/n° cámaras trampas-día) de las especies objetivo de estudio en cada una de las estaciones del año y en todo el año.

Table A2. Capture rate (expressed as number of events/number of camera trap-days) of the target species studied in each season of the year and for the entire year.

Especies	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Anual
Mesocarnívoros					
Zorro	0.376	0.552	0.204	0.109	0.367
Gineta	0.152	0.201	0.100	0.042	0.143
Presas					
Micromamíferos	0.126	0.089	0.255	0.194	0.151