

ECOLOGIA TROFICA DEL LINCE IBERICO EN DOÑANA DURANTE UN PERIODO SECO

JUAN F. BELTRAN* Y MIGUEL DELIBES

Estación Biológica de Doñana. Apdo 1056. E-41080 Sevilla

* *Dirección actual: Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Texas A&I University, Campus Box 218, Kingsville, TX, 78363, EEUU*

RESUMEN

A partir del análisis de 209 excrementos de lince ibérico recogidos entre febrero de 1983 y septiembre de 1984, en la Reserva Biológica de Doñana, se analiza la alimentación de esta especie y se compara con los datos recogidos por Delibes (1980) entre 1973 y 1976. En ambos periodos los resultados son muy similares, tanto en conjunto como analizados por estaciones. Se observa que el conejo mantiene su papel de presa básica (representando el 70,1 % del total de apariciones de especies en los excrementos en 1983-84, frente al 73,5 % en 1973-1976), incrementándose la presencia de presas alternativas como los micromamíferos y aves, fundamentalmente ánzares (28 apariciones en 1983-1984 y no detectados, en cambio, en 1973-1976). Las pequeñas variaciones en la dieta parecen resultar de cambios en la disponibilidad de presas, motivados por la sequía del invierno 1982-1983 y la desaparición de algunos modos de uso tradicional del materral (quemadas y rozas). Los resultados confirman la especialización trófica del lince ibérico, pero al mismo tiempo muestran la existencia de cierta flexibilidad para adaptarse a cambios en su medio, lo que puede ser trascendental para la conservación de la especie.

Palabras clave: Anzar gris, Doñana, ecología trófica, lince ibérico, sequía.

ABSTRACT

Feeding ecology of Iberian lynx in Doñana during a drought period

We report on Iberian lynx food habits from February 1983 to September 1984, as determined by analysis of 209 scats collected throughout Doñana Biological Reserve. Overall, food habits were similar to those reported by Delibes (1980), confirming the key role of rabbits in the lynx diet (1983-1984: 70.1 %, and 73.5 % ten years before, both expressed as frequency of occurrence computed from the total of species found in faeces). Nevertheless, we also note an increase in the occurrence of alternative prey such as small mammals and wildfowl, mainly greylag geese (28 occurrences in 1983-1984, none in 1973-1976). We explain these food habits shifts as responses to changes in prey availability caused by (a) the severe drought of winter 1982-83, and (b) changes in traditional patterns of land use. The implications of this trophic plasticity on both the Iberian lynx ecology and conservation policies are discussed.

Key words: Doñana, drought, food habits, greylag goose, Iberian lynx.

INTRODUCCION

Las especies de nicho trófico reducido (especialistas), en contraposición a las de nicho trófico amplio (generalistas), tienen reducidas sus posibilidades de adaptación a los rápidos cambios ambientales que habitualmente provoca la actividad humana, lo que las lleva con frecuencia al borde de la extinción (Margalef 1980, Soulé 1987). Un análisis detallado de las respuestas tróficas de una especie a cambios espaciales o temporales en la disponibilidad de alimento debería permitir inferir sus posibilidades de adaptación a ambientes inestables (Tester 1987), y en cierto modo sus posibilidades de supervivencia. Además, el conocimiento de los requerimientos tróficos de una especie es una información prioritaria para diseñar estrategias de gestión adecuadas (Thompson 1989).

El lince ibérico (*Felis pardina*) es un felido amenazado (IUCN 1986, Jackson 1990) de cuya biología se desconocen aún aspectos importantes (véase revisión en Beltrán 1987), aunque habitualmente es considerado un predador especialista, dependiente de su presa básica: el conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*). En apoyo de esta hipótesis se citan varias evidencias indirectas. De un lado, distintos estudios apuntan la escasa variación geográfica en la dieta del lince ibérico (Delibes et al. 1975, Delibes 1980, Palma 1980, Aymerich 1982). Por otro lado, en Doñana, Delibes (1980), a partir del análisis de 1537 excrementos recolectados en dos periodos anuales (de febrero de 1973 a febrero de 1974, y de octubre de 1975 a octubre de 1976), encuentra que la diversidad trófica mensual del lince está correlacionada negativamente con la frecuencia del conejo en la dieta. Recientemente, Aldama y Delibes (1990) han estimado que el contenido energético de un conejo es suficiente para compensar los requerimientos energéticos diarios de un lince ibérico adulto; este tipo de concordancia ha sido propuesta como indicio de especialización en predadores (Bozinovic y Medel 1988). En un contexto completamente diferente, Kurtén (1968) y Werdelin (1981) han planteado igualmente que la evolución reciente del lince ibérico debe considerarse como una adaptación a la predación sobre el conejo, especialización que parece contrastar con la plasticidad trófica observada en especies del género *Lynx* (McCord y Cardoza 1982, Litvaitis et al. 1984, Anderson 1987, Delibes e Hiraldo 1987).

En este trabajo analizamos la alimentación del lince en Doñana durante el período 1983-1984, comparándola con la observada diez años antes por Delibes (1980). En este plazo, según distintos autores, tanto los lince como los conejos se habrían hecho más escasos (Rau et al. 1985, Delibes 1987), mientras que las poblaciones de otras presas potencialmente alternativas, como el ánsar gris (*Anser anser*) y algunos micromamíferos, habrían aumentado (Amat 1986, Kufner y Moreno 1989). Conocer el grado

de utilización de estas presas alternativas por los lince es muy importante de cara a la conservación de la especie, tanto más en la actualidad cuando enfermedades potencialmente catastróficas (B.D. Cooke com. pers.) como la neumonía hemorrágico vírica (NHV), amenazan a las ya menguadas poblaciones de conejos de Doñana. Este estudio forma parte de un trabajo más amplio sobre la ecología poblacional del lince ibérico en Doñana (Beltrán et al. 1991).

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El trabajo de campo se realizó en la Reserva Biológica de Doñana (RBD) y sus alrededores inmediatos. Este área de 70 km², bajo protección integral desde 1964, está situada en la margen derecha de la desembocadura del Río Guadalquivir (37° N, 6° 30' O) e incluida dentro de los límites del Parque Nacional de Doñana. Tres unidades ambientales componen el paisaje: la marisma, que se inunda con las lluvias otoñales y normalmente permanece con agua hasta mayo-junio, el matorral sobre arenas estabilizadas, con distinta cobertura y composición dependiendo de la proximidad de la capa freática, y las dunas vivas (Allier et al. 1974, Rogers y Myers 1980). El clima es mediterráneo, con influencia atlántica (Amat et al. 1979). La precipitación anual media ronda los 525 mm (período 1973-1985, Observatorio de Los Mimbres, Huelva), aunque con la impredecibilidad característica de este clima, tanto interanualmente (rango período 1973-1985: 317-820, 5 mm), como en su repartición intra-anual. En este contexto, los años 1983 y 1984 deben ser considerados años secos, mientras que el período 1973-1976, en conjunto, estaría más próximo a la media de la zona (Fig. 1).

Entre febrero de 1983 y septiembre de 1984, se recogieron 209 excrementos de lince ibérico, correspondientes en su mayoría a individuos que estaban siendo radio-rastreados (Beltrán 1988). Las muestras se agruparon por trimestres que tienden a coincidir con las estaciones del calendario: primavera (de marzo a mayo), verano (de junio a agosto), otoño (de septiembre a noviembre) e invierno (de diciembre a febrero). Además, estos períodos se corresponderían aproximadamente con intervalos biológicamente significativos en el ciclo vital del lince en el área de estudio: nacimiento de los cachorros, crianza, independencia de los juveniles, y celo (obs. pers.). Los excrementos se disgregaron y analizaron utilizando los procedimientos habituales (Delibes 1980).

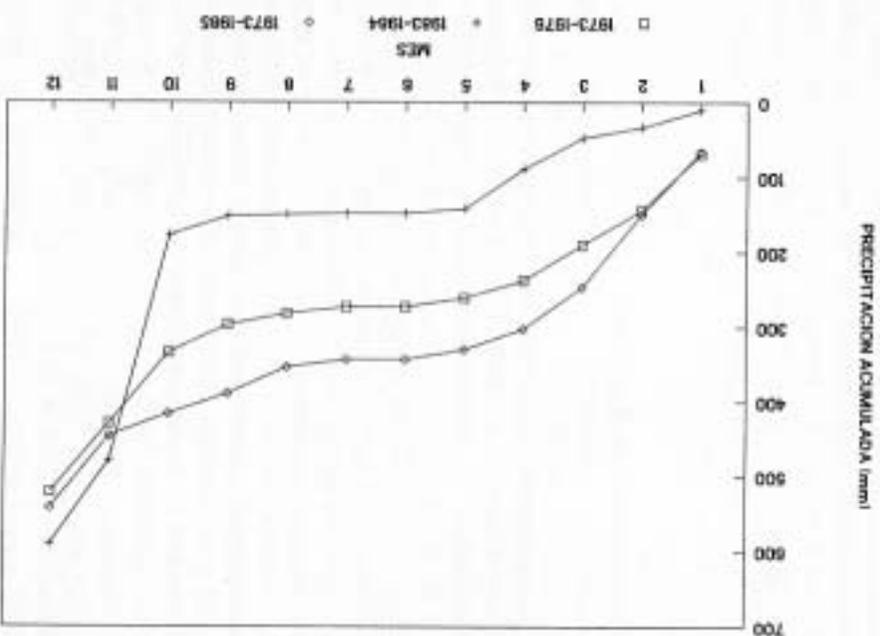


Figura 1. Precipitación mensual acumulada media durante el período de estudio (1983-1984, cruces), comparada con la media observada diez años antes (1973-1976, cuadrados) y con el patrón de precipitación del área de estudio (período 1973-1985, rombos).

Mean cumulative monthly rainfall observed during the study period (1983-1984, rods) in comparison with the mean cumulative monthly rainfall observed approximately ten years before (1973-1976, squares), and with Thrainfall pattern e in the study area (1973-1985, diamonds).

Los datos de Delibes (1980) fueron reanalizados, adaptándolos a los mismos trimestres. Se reconocieron cinco categorías de presas: conejos, cérvidos (ciervo y gamo), otros mamíferos (liebres y roedores), anátidas (patos y gansos) y otras aves (perdices, passeriformes, y no identificadas). Los restos vegetales, escibalos y coleópteros coprófagos hallados en los excrementos no han sido considerados como alimento del lince.

Los resultados se han presentado como porcentaje de aparición de cada tipo de presa, $P(i)$, donde:

$$P(i) = [N(i)/N] \cdot 100 \quad (i = 1-5)$$

siendo $N(i)$ el número de excrementos en que está presente la categoría de presa i y N el número total de excrementos analizados. Las frecuencias de aparición de cada categoría de presas en el total de muestras se han comparado mediante pruebas de contingencia (Wells y King 1980). La diversidad trófica se ha expresado según el índice de Shannon-Weaver (modificado, Delibes 1980).

RESULTADOS

Durante el período 1983-84, el conejo ha sido la principal presa del lince, suponiendo el 70,1 % del total de apariciones en excrementos (Tabla 1). Le siguen las anátidas, el grupo de otras aves, que incluye las no identificadas, el grupo de otros mamíferos y los cérvidos. Estos porcentajes son, en general, similares a los correspondientes al período 1973-1976 (Tabla 1). Aparecen, no obstante, diferencias significativas entre los dos períodos en los grupos de otros mamíferos ($\chi^2 = 8,97$, $p = 0,004$), y otras aves ($\chi^2 = 19,76$, $p < 0,001$), ambos más frecuentes en 1983-1984 que en 1973-1976. En el primer caso, el aumento es debido casi exclusivamente al grupo de los micromamíferos, mientras que en el segundo caso el mayor porcentaje se debe a las aves no identificadas y a perdices rojas (sobre todo en primavera, cuando las diferencias entre ambos años han sido más importantes: $\chi^2 = 33,94$, $p < 0,001$). Es destacable la presencia de restos de ánsar gris en un 13,4 % de los excrementos de lince recogidos durante 1983-1984, ya que esta especie no fue detectada en las muestras del período 1973-1976, contribuyendo, en cambio, mayoritariamente al grupo de anátidas en 1983-1984.

Estacionalmente, ambos períodos mantienen el mismo patrón de dominancia del conejo. Así, las diferencias registradas en 1973-1976 entre la alimentación de primavera y verano ($\chi^2 = 6,97$, $p = 0,009$) y entre la de otoño e invierno ($\chi^2 = 18,51$, $p < 0,001$), aparecen también en 1983-1984, si bien con un nivel de significación menor ($\chi^2 = 3,36$, $p = 0,10$, y $\chi^2 = 3,61$, $p = 0,09$,

respectivamente); no se observaron diferencias significativas entre verano y otoño ni entre invierno y primavera en ninguno de los dos períodos. Asimismo, en ambos casos los máximos anuales ocurren en septiembre y noviembre, coincidiendo con los valores mínimos en la diversidad trófica (Tabla 1). En las restantes categorías tróficas, el patrón estacional no fue consistente, aunque se mantuvo en algunos casos; por ejemplo, el decremento de las anátidas entre primavera y verano de 1973-1976 ($\chi^2 = 20,44$, $p < 0,001$), y 1983-1984 ($\chi^2 = 4,09$, $p = 0,06$), o su incremento de otoño a invierno ($\chi^2 = 5,48$, $p = 0,02$, y $\chi^2 = 16,56$, $p < 0,001$, en las muestras de 1973-1976 y 1983-1984, respectivamente).

TABLA 1

Comparación de la dieta del lince ibérico en Doñana en dos períodos: 1973-1976 (datos de Delibes 1980) y 1983-1984 (este estudio). La contribución de cada categoría de presas ha sido expresada como porcentaje de aparición sobre el total de presas/estación. Entre paréntesis se muestra el número de excrementos analizados en cada período. La diversidad trófica ha sido calculada según el índice de Shannon-Weaver (modificado)

Iberian lynx food habits in Doñana during two periods: 1973-1976 (data from Delibes 1980), and 1983-1984 (this study). The role of each prey category (rabbits, deer, other mammals, ducks, and other birds) has been expressed as percentage of occurrence computed from the total of prey/season. Number of lynx scats analyzed (in brackets) and trophic diversity (Shannon-Weaver index, modified) are also indicated for each period

	Marzo-Junio		Junio-Agosto		Sept.-Nov.		Dic.-Febr.		Anual	
	73-76	83-84	73-76	83-84	73-76	83-84	73-76	83-84	73-76	83-84
	(459)	(79)	(310)	(27)	(372)	(50)	(396)	(53)	(1537)	(209)
Conejos	67,9	62,5	79,7	87,1	82,6	87,3	67,9	61,6	73,5	70,1
Cérvidos	1,9	0,9	1,1	3,2	4,1	0,0	10,4	4,1	4,3	1,8
Otros mamíferos	2,7	5,4	1,4	3,2	2,6	5,4	4,3	8,2	2,8	5,9
Anátidas	23,6	14,3	13,6	3,2	7,4	0,0	11,2	20,5	14,7	11,8
Otras aves	3,9	17,0	4,2	3,2	3,3	7,3	6,2	5,5	4,5	10,3
Diversidad	0,367	0,463	0,301	0,245	0,300	0,203	0,457	0,486	0,384	0,423

DISCUSION

Los resultados obtenidos muestran una llamativa similitud entre los dos períodos de estudio, tanto en conjunto como analizados estacionalmente. El papel del conejo en la alimentación del lince ha permanecido prác-

ticamente constante entre 1973 y 1984, lo que confirma el carácter de especialista trófico de este felido y su dependencia del conejo como presa básica. Ello sugiere que cualquier impacto, positivo o negativo, sobre las poblaciones de conejos tendría una repercusión numérica, más que funcional (cf. Delibes 1980), en la población de linces de Doñana. De hecho, la disminución de linces en el área entre 1973 y 1984, detectada por diversos autores (Rau et al. 1985), sería probablemente una respuesta numérica a la relativa escasez de conejos, motivada tanto por la mixomatosis como por la escasez de pastizales, la competencia con los superabundantes ungulados y, tal vez, el incremento poblacional de algunos predadores generalistas, que al consumir conejos harían mayor la competencia difusa sobre *Felis pardina* (Delibes 1987). En el mismo sentido, la información disponible apunta que la incidencia de la neumonía hemorrágico-vírica de los conejos (NHV) podría resultar muy negativa para la supervivencia del lince en Doñana; pero también que prácticas de manejo que permitieran incrementar la densidad de conejos podrían ser, en cambio, muy beneficiosas.

No obstante, en los diez años que separan este estudio del de Delibes (1980) se observa también una respuesta funcional en la dieta, típica de predadores generalistas, lo que indica una cierta flexibilidad trófica por parte del lince ibérico. Quizá el cambio más notable sea el papel asumido en su dieta por el ánsar gris, no apreciado hace unos lustros y relativamente importante ahora durante la estación invernal. La respuesta trófica del lince sin duda se debe a una mayor disponibilidad de esta especie presa, explicada por factores tales como: (a) el espectacular incremento en la abundancia de ánsares invernantes en las marismas del Guadalquivir (de 25.000 ejemplares censados en 1973 a más de 85.000 en 1984), que ha motivado el uso de hábitats marginales (Amat 1986), siendo más accesibles para el lince, y (b) fundamentalmente, la sequía de 1983, culminación de un período seco más largo (Granados 1987), que no sólo ha debilitado a los ánsares y les ha hecho visitar con más frecuencia los pastizales perimarismeños donde caza el lince, sino que incluso ha permitido el acceso de éste a la marisma (Beltrán 1988).

Ciertas características (peso corporal, disponibilidad, gregarismo) del ánsar gris hacen de él una presa alternativa muy adecuada, solapándose en este papel con los cérvidos (Beltrán et al. 1985). El peso medio de un ánsar adulto es 2,8-3,5 kg (Cramp y Simmons 1977), aunque pesos de hasta 4 kg son relativamente comunes en el área (obs. pers.). Una mayor disponibilidad de ánsares tiene gran relevancia para algunos ejemplares de lince ibérico que campean en el ecotono marisma-matorral; durante el invierno de 1983, algunos de estos individuos han sido observados tratando de cazar ánsares casi cotidianamente (autores, inédito). En este sentido, Partridge y Green (1985) han señalado la importancia de la variación individual en la dieta

como un mecanismo que permitiría una mejor utilización de los recursos disponibles e incrementar así el nivel de equilibrio de la población.

Con respecto al incremento del papel de los micromamíferos, Kufner y Moreno (1989) han observado un significativo aumento en la abundancia de *Apodemus sylvaticus* en la Reserva Biológica de Doñana, que atribuyen a la desaparición de las prácticas tradicionales de manejo de la vegetación (quemadas, rozas, etc.), lo que habría favorecido el aumento de biotopos de mayor cobertura (matorral de monte blanco, y matorral de monte negro o brezal; Allier et al. 1974). Estos biotopos son precisamente los que presentan mayores densidades de *Apodemus*, *Eliomys* y *Rattus* (Kufner 1986), sobre todo en otoño-invierno, que es cuando tienen un papel más relevante en la dieta del lince.

En conclusión, los resultados obtenidos confirman el carácter de especialista trófico del lince ibérico, lo que hace depender en buena medida su conservación a medio plazo de la disponibilidad de conejos. Al mismo tiempo, sin embargo, prueban que el lince es capaz de orientar ocasionalmente su predación sobre presas alternativas adecuadas, en particular ánsares, de manera que en caso de necesidad (p. ej., si durante un breve lapso temporal los conejos se rarificaran en exceso tras una epidemia de NHV) se podría tratar de proporcionar a los linceas, artificialmente, una alimentación complementaria.

AGRADECIMIENTOS

M. Mañez, J.R. Rau, y R. Laffitte colaboraron en la recogida de excrementos, y F. Holgado, C. Vilá y V. Urios nos adelantaron muchísimo el trabajo de análisis de su contenido. J.F. Beltrán ha disfrutado de una beca predoctoral del C.S.I.C. y una de Formación de Personal Informático de la Consejería de Educación y Ciencia de la Junta de Andalucía, y es becario posdoctoral del C.S.I.C. El estudio forma parte de proyectos financiados por el C.S.I.C., la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica (subproyecto 944) y la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (PB87-0405).

BIBLIOGRAFIA

- ALDAMA, J.J. y M. DELIBES (1990). Some preliminary results on rabbit energy utilization by the Spanish lynx. *Doñana Acta Vert.* 17: 116-122.
- ALLIER, C., F. GONZALEZ-BERNALDEZ y L. RAMIREZ-DIAZ (1974). *Mapa ecológico. Reserva Biológica de Doñana*. División de Ciencias del C.S.I.C., Estación Biológica de Doñana, Sevilla.

- AMAT, J.A. (1986). Numerical trends, habitat use, and activity of greylag geese wintering in southwestern Spain. *Wildfowl* 37: 35-45.
- AMAT, J.A., C. MONTES DEL OLMO, L. RAMIREZ-DIAZ y A. TORRES MARTINEZ (1979). Parque Nacional de Doñana. *Mapa ecológico*. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- ANDERSON, E.M. (1987). A critical review and annotated bibliography of literature on the bobcat. Colorado Division of Wildlife, Spec. Rep. No. 62.
- AYMERICH, M. (1982). Étude comparative des régimes du lynx pardelle (*Lynx pardina* Temminck, 1824) et du chat sauvage (*Felis silvestris* Schreber, 1777) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia* 46: 515-521.
- BELTRAN, J.F. (1987). *Base bibliográfica de Especies Amenazadas. El lince ibérico*. Agencia del Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- (1988). *Ecología y conducta espacio-temporal del lince ibérico (Lynx pardina Temminck, 1824) en el Parque Nacional de Doñana*. Tesis doctoral, Univ. Sevilla.
- BELTRAN, J.F., C. SAN JOSÉ, M. DELIBES y F. BRAZA (1985). An analysis of the Iberian lynx predation upon Fallow deer in the Coto Doñana, SW Spain. Pp. 961-967 en Crombrughe, S.A. (ed.). *Transactions of the XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists*. Ministry of Agriculture, Brussels.
- BELTRAN, J.F., J.J. ALDAMA y M. DELIBES (1991). Ecology of the Iberian lynx in Doñana. En prensa, en Bobek, B. (ed.). *Trans. XVIIIth Congr. Int. Union Game Biologists*, Krakow.
- BOZINOVIC, F. y R.G. MEDEL (1988). Body size, energetics and foraging mode of raptors in central Chile: an inference. *Oecologia (Berl.)* 75: 456-458.
- CRAMP, S. y K.E.L. SIMMONS (eds.) (1977). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol. I. Oxford Univ. Press, Oxford.
- DELIBES, M. (1980). El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vert.* 7: 1-128.
- (1987). Futuro de la gestión de los espacios naturales protegidos: el caso del Parque Nacional de Doñana. Pp. 83-88 en *El Futuro de la Gestión de los Recursos Renovables en España*. C.S.I.C., Madrid.
- DELIBES, M., F. PALACIOS, J. GARZON y J. CASTROVIEJO (1975). Notes sur l'alimentation et la biologie du lynx pardelle, *Lynx pardina* (Temminck, 1824) en Espagne. *Mammalia* 39: 387-393.
- DELIBES, M. y F. HIRALDO (1987). Food habits of the bobcat in two habitats of the Southern Chihuahuan desert. *Southwest. Nat.* 32: 457-461.
- GRANADOS, M. (1987). *Transformaciones históricas de los ecosistemas del Parque Nacional de Doñana*. Tesis doctoral, Univ. Sevilla.
- IUCN (1986). *1986. IUCN Red list of Threatened Animals*. IUCN, Gland.
- JACKSON, P. (1990). CITES 1989. *Cat. News* 12: 23-24.
- KUPNER, M.B. (1986). *Tamaño, actividad, densidad relativa y preferencia de hábitat de los pequeños y medianos mamíferos de Doñana, como factores condicionantes de su tasa de depredación*. Tesis doctoral. Univ. Autónoma de Madrid.

- KUPNER, M.B. y S. MORENO (1989). Abundancia y amplitud de los desplazamientos de *Apodemus sylvaticus* en cuatro biotopos de Doñana que difieren en cobertura vegetal. *Doñana Acta Vert.* 16: 179-181.
- KURTÉN, B. (1968). *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicolson, London.
- LITVAITIS, J., C.L. STEVENS y W.W. MAUTZ (1984). Age, sex, and weight of bobcat in relation to winter diet. *J. Wildl. Manage.* 48: 632-635.
- MARGALEF, R. (1980). *Ecología*. Omega, Barcelona.
- MCCORD, C.M. y J.E. CARDOZA (1982). Bobcat and lynx. Pp. 728-766 en Chapman, J.A. y G.A. Feldhamer (eds.). *Wild Mammals of North America*. John Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- PALMA, L.A. (1980). Sobre distribuição, ecología y conservação do linco ibérico em Portugal. Pp. 569-586 en Castroviejo, J. (ed.). *Actas I Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados*, La Rábida.
- PARTRIDGE, L. y P. GREEN (1985). Intraspecific feeding specializations and population dynamics. Pp. 207-226 en Sibly, R.M. y R.H. Smith (eds.). *Behavioural Ecology. Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- RAU, J.R., J.F. BELTRAN y M. DELIBES (1985). Can the increase of fox density explain the decrease in lynx numbers at Doñana?. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 40: 145-150.
- ROGERS, P.M. y K. MYERS (1980). Animal distributions, landscape classification and wildlife management, Coto Doñana, Spain. *J. Appl. Ecol.* 17: 545-565.
- SOULÉ, M.E. (ed.) (1987). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- TESTER, J.R. (1987). Changes in daily activity rhythms of some free-ranging animals in Minnesota. *Can. Field Nat.* 101: 13-21.
- THOMPSON, N. (1989). Linking energy balance to survival in mule deer: development and test of a simulation model. *Wildl. Monogr.* 101: 1-39.
- WELLS, H. y J.L. King (1980). A general "exact test" for NxM contingency tables. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.* 79: 65-77.
- WERDELIN, L. (1981). The evolution of lynxes. *Ann. Zool. Fennici* 18: 37-71.

Recibido 25 may. 1990; revisado 1 abr. 1991; aceptado 15 abr. 1991.