

LOS CARROÑEROS FACULTATIVOS Y LA CAZA MAYOR: ESTRATEGIA DE APROVECHAMIENTO DE CARROÑA POR EL JABALÍ (*Sus scrofa* LINNAEUS, 1758)

ISIDRO JOSÉ ESPADAS*, JOSÉ ANTONIO SÁNCHEZ-ZAPATA,
FRANCISCO BOTELLA & SERGIO EGUÍA

Departamento de Biología Aplicada, Universidad Miguel Hernández, Ctra. Beniel km 3,2,
33012 Orihuela, Alicante, España. (iespadas@umh.es)*

RESUMEN

En ausencia de depredadores, el ser humano, mediante la actividad cinegética, es el principal productor de carroña en los espacios naturales. Sin embargo, esta producción está sujeta a pulsos periódicos predecibles, que puede hacer que especies *a priori* menos adaptadas a la explotación del recurso, consuman puntualmente gran cantidad del mismo. En el presente estudio se ha analizado el patrón de consumo de carroña, procedente de la caza mayor, por parte del jabalí (*Sus scrofa*). Para ello se han monitoreado con cámaras de foto-trampeo los cadáveres de ungulados que su caza ha generado en espacios naturales con diferentes características, tanto en la actividad misma, como en la comunidad de potenciales consumidores. Se ha observado que el jabalí es uno de los principales carroñeros en el área de estudio, siendo más importante en aquellas áreas con ausencia de grandes carroñeros específicos. Además, en caso de agregar toda la carroña en un mismo lugar, pasa a ser el principal consumidor nocturno, por encima del zorro (*Vulpes vulpes*), que es el principal consumidor de carroñas dispersas. Esto muestra la capacidad adaptativa del jabalí, pues es capaz de explotar carroña con intensidad, recurso que a nivel global no se considera que forme una parte importante de su dieta. Además, su consumo se ve acentuado con el aumento en la predictibilidad del recurso, pudiendo llegar a ser localmente su principal consumidor.

Palabras Clave: cadáver, carroña, caza, estrategia de consumo, *Sus scrofa*.

ABSTRACT

The facultative scavengers and hunting: carcasses use by wild boar (Sus scrofa Linnaeus, 1758)

When predators are absent in natural areas, humans, through hunting, are the largest producers of carrion. However, this production is subject to periodic and predictable pulses, which can make species less adapted to the exploitation of the resource, consume more quantity of it. In this study we analysed the pattern of wild boar (*Sus scrofa*) consumption of carrion originated from game. We monitored the carcasses of hunted ungulates generated in natural areas with different management regime, habitat structure and scavengers community. We showed that the wild boar is one of the main carrion consumers in the study area, being more important

in those with no obligate scavengers. When we gathered all the carrion in one place, the wild boar became the main nocturne consumer, above the red fox (*Vulpes vulpes*), the main consumer of scattered carcasses. This shows the adaptive capacity of the wild boar, which is able to exploit carrion intensively, even that resource not globally considered an important part of its diet. Moreover, the carrion consumption by wild boar enhance with the increase in predictability of resource, can become this specie the main scavenger locally.

Key words: carcasses, carrion, consume patterns, hunting, *Sus scrofa*.

INTRODUCCIÓN

Durante las últimas décadas se ha producido un aumento relativamente rápido de las poblaciones de ungulados en Europa y particularmente en España (Brown *et al.* 2000, Potvin *et al.* 2003, Côté *et al.* 2004, Lozano *et al.* 2007, Acevedo & Cassinello 2008). Especies como el ciervo *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758, la cabra montés *Capra pyrenaica* Schinz, 1838 o el jabalí *Sus scrofa* Linnaeus, 1758, además de algunas especies introducidas como el arruí *Ammotragus lervia* (Pallas, 1777), han visto ampliada sus poblaciones y sus áreas de distribución durante los últimos años en la Península Ibérica (Fernández-Llario *et al.* 2003, Cassinello *et al.* 2004, Lozano *et al.* 2007, Acevedo & Cassinello 2008).

En ausencia de grandes depredadores, la actividad cinegética sobre los ungulados está considerada como una importante fuente de generación de carroña (Wilmers *et al.* 2003). Este recurso es aprovechado por un amplio número de vertebrados, por lo que se considera como un elemento ecológico clave en la definición de las dinámicas poblaciones, la estructura de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema (De Vault *et al.* 2003, Selva *et al.* 2004, Blázquez *et al.* 2008, Cortés-Avizanda *et al.* 2009).

Aunque se podría pensar que la actividad cinegética puede desarrollar las funciones de los grandes depredadores en aquellos lugares donde éstos han desaparecido, lo cierto es que provocan efectos diferentes, tanto sobre las poblaciones de ungulados como sobre la comunidad de carroñeros (Wilmers *et al.* 2003, Theuerkauf & Rouys 2008, Cortés-Avizanda *et al.* 2009, Proffitt *et al.* 2009). En cuanto a la producción de carroña, la actividad humana abandona mayor proporción de carne por res muerta, y los cadáveres están relativamente

agregados en el tiempo y el espacio, por lo que se trata de un recurso con elevada predictibilidad (Wilmers *et al.* 2003). Este hecho hace que se considere como un subsidio que tiene un pulso periódico (Anderson *et al.* 2008), en el que hay una época de bonanza en la que las especies con mayor capacidad de adaptación, como los carnívoros generalistas, explotarán intensamente este recurso (Wilmers *et al.* 2003, Cortés-Avizanda *et al.* 2009). Además, puede provocar efectos indirectos sobre otras especies, puesto que puede modificar las densidades de población de los consumidores o su distribución espacial aumentando la presión sobre las poblaciones de sus presas potenciales, desencadenando cambios poblacionales o conductuales en las mismas (Anderson *et al.* 2008, Gompper & Vanak 2008, Cortés-Avizanda *et al.* 2009). La presencia a largo plazo del recurso puede tener un efecto estabilizador sobre las fluctuaciones de la población, sobre todo de los consumidores generalistas (Holt & Barfield 2003, Anderson *et al.* 2008, Henden *et al.* 2010), conduciéndolas a nuevos equilibrios poblacionales.

La Península Ibérica está habitada por varias especies de carroñeros obligados o estrictos, como el buitre leonado *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783) o el quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* Linnaeus, 1758, y facultativos, como el zorro *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), el águila real *Aquila chrysaetos* Linnaeus, 1758 o el jabalí. La comunidad de carroñeros exhibe importantes variaciones geográficas relacionadas con la distribución de las grandes aves necrófagas, ausentes en algunos de los sistemas montañosos. En cambio, la comunidad de carroñeros facultativos, formada generalmente por depredadores generalistas, está ampliamente extendida ocupando, prácticamente, la totalidad de la Península Ibérica (Blanco 2006) y siendo, en caso de ausencia de los primeros, los principales consumidores potenciales de carroña (De Vault *et al.* 2003).

Entre los carroñeros facultativos, se encuentra el jabalí, que es uno de los ungulados más extendidos del mundo (Fernández-LLario *et al.* 2003). En la década de 1980, Tellería y Sáez-Royuela (1985) ya describieron el aumento que experimentó la especie en España, y que se ha consolidado durante los últimos años (Rosell y Herrero 2002). Este crecimiento poblacional ha dado lugar a diversos problemas tanto económicos, sobre todo en el sector agrícola, como ecológicos (Herrero *et al.* 2006, Keuling *et al.* 2008), de ahí el creciente interés de

su gestión. Además, debido a que posee una dieta generalista y con un marcado carácter oportunista (Schley & Roper 2003, Herrero *et al.* 2006), es capaz de establecer un amplio número de relaciones con las especies y comunidades de su entorno. Por otro lado, también se trata de una especie con un elevado interés cinegético, siendo muy explotada en ciertos lugares de España.

En este trabajo se estudia la estrategia de consumo de carroña por parte del jabalí en diferentes espacios naturales con diferencias en la estructura del hábitat, en las especies cazadas y en la comunidad de carroñeros. Se pretende explorar los patrones espaciales y temporales de consumo, así como las posibles interacciones con otras especies y su sentido. Además se evalúa experimentalmente, en uno de los espacios y durante una temporada de caza, la variación en el patrón de consumo por parte del jabalí cuando se altera la distribución espacial de las carroñas mediante su agregación.

De manera más específica predecimos que debido al comportamiento oportunista y generalista en la estrategia de alimentación del jabalí: a) éste utilizará una proporción importante de las carroñas disponibles; b) el consumo será menor en aquellas zonas con presencia de carroñeros especializados, ya que estos explotan el recurso más eficientemente y c) los recursos con una distribución espacial y temporal más predecible se explotarán más intensamente.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Este trabajo se ha desarrollado en varios espacios naturales españoles, que tienen distintas comunidades de carroñeros y de ungulados de montaña. En particular se ha llevado a cabo en el Valle de Arán (Lleida), la Reserva Regional de Caza de Sierra Espuña (Murcia), el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada) y el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén) (Figura 1).

Las mayores diferencias en la comunidad de carroñeros de los espacios naturales analizados, radican en la presencia de carroñeros obligados, en particular de grandes aves necrófagas. En el Valle de Arán y en la Sierra de Cazorla, existe una nutrida comunidad de grandes carroñeros estrictos, (buitre leonado,

quebrantahuesos y alimoche) además de carroñeros facultativos. En cambio, en Sierra Nevada y Sierra Espuña esta comunidad se compone únicamente de carroñeros facultativos con especies como el águila real, el zorro y el jabalí, y pequeñas aves necrófagas como el cuervo o la urraca, comunidades también presentes en los dos primeros espacios.



Figura 1. Situación de los diferentes espacios naturales donde se ha realizado el proyecto: Valle de Arán (1), Reserva Regional de Caza de Sierra Espuña (2), Parque Nacional de Sierra Nevada (3) y Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (4).

En cuanto a los ungulados silvestres, en el Valle de Arán, en general, se cazan cérvidos como el ciervo o el corzo *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). En Cazorla, las principales especies abatidas son el ciervo, la cabra montés, el gamo *Dama dama* (Linnaeus, 1758), y el muflón *Ovis orientalis* (Gmelin, 1774). En cuanto a Sierra Nevada, la principal especie es la cabra montés y en Sierra Espuña, el arruí. Además de estas especies, en todos los espacios naturales el jabalí es una especie cinegética.

Seguimiento de las carroñas

Para analizar la estrategia de consumo del jabalí, se realizó un monitoreo de las carroñas generadas durante la temporada de caza mayor (entre los meses de octubre y febrero) en los diferentes espacios, entre los años 2005 y 2007. En total, se monitorearon 99 carroñas, 22 en el Valle de Arán, 34 en Cazorla,

27 en Sierra Espuña y 16 en Sierra Nevada. Para este seguimiento se utilizaron cámaras automáticas con activación por movimiento (Bushnell Trail Scout 2.1 MP). Las cámaras fueron ubicadas en lugares poco visibles una vez fue cazada, localizada y fijada la carroña. Las cámaras fueron programadas para que realizaran una fotografía cada dos minutos, una vez activadas. Las imágenes realizadas proporcionaron información sobre las especies que se alimentaron de cada carroña, así como la fecha y hora en que lo hicieron.

Una vez colocadas, las cámaras fueron revisadas cada dos días para descargar las fotografías realizadas en ese periodo, evitando así la saturación de la tarjeta, y comprobar el estado de la carroña y los rastros de carroñeros en torno a ella. También se registraba la proporción del cadáver que había sido consumido durante los días transcurridos. En total, las carroñas fueron monitoreadas entre 2 y 12 días, siendo retirada la cámara una vez que se consideraba que la carroña había sido consumida prácticamente en su totalidad.

Para definir el patrón general del consumo del jabalí en las áreas de estudio se utilizó la presencia de la especie en las carroñas monitoreadas. Estos valores se relacionaron con la presencia de otras especies y con diferentes variables de la estructura del hábitat en el que se hallaba (cobertura arbórea, arbustiva, herbácea, de suelo desnudo y roca madre).

Punto de agregación de carroña

Se comparó el uso de la carroña por parte del jabalí en función de la agregación espacial de las mismas. Para ello, durante los meses de octubre y noviembre de 2007 se acumularon las carroñas generadas por la caza en la Reserva Regional de caza de Sierra Espuña, en un punto de agregación. Una vez localizados los cadáveres, fueron recogidos y transportados hasta la zona en que se simuló el muladar. En caso de que la inaccesibilidad al cadáver no hiciera viable su transporte, fue escondido para evitar la entrada de carroñeros. En total se acumularon, durante los 28 días que duró el estudio, 15 cadáveres, estimándose que se aportaron un total de 610 kg de carroña al muladar.

El punto de agregación de cadáveres fue monitoreado de la misma manera que las carroñas dispersas, mediante cámaras de foto-trampeo. En este caso, se

seleccionaron distintas variables indicadoras del consumo de carroña con el fin de poder evaluar y diferenciar patrones de consumo entre ambas estrategias de gestión. En particular, se utilizó el número de entradas por día de cada especie al muladar, el tiempo de permanencia en cada día y el número de fotografías diario. Se consideró como entradas distintas cuando entre dos fotogramas habían pasado más de 20 minutos.

Análisis estadístico

Para analizar la estrategia de consumo de carroña del jabalí en relación al hábitat, al consumo por parte de otras especies, así como el resto de factores descritos, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLMs; McCullagh & Nelder 1989). Para ello, se relacionó cada uno de los factores con la entrada del jabalí a la carroña (presencia:1; ausencia:0; función de enlace: logístico; distribución de error: binomial). Para la realización de los modelos y análisis se utilizó el programa R 2.7.1 (R-Project 2008).

Las diferencias entre el patrón de uso de carroña dispersas y del muladar por parte del jabalí fue analizado mediante la comparación del número de entradas, el tiempo de permanencia y el número de fotogramas obtenido para el jabalí en el punto de agregación con las obtenidas para cada variable en las carroñas dispersas. Tan sólo se tuvo en cuenta para realizar esta comparación los resultados obtenidos en Sierra Espuña durante la temporada de caza del 2005. Para todas las comparaciones se utilizó el test de U de Mann-Whitney (R.2.7.1., R-Project, 2008).

RESULTADOS

En total se registraron 15 especies de consumidores en toda el área de estudio. El jabalí fue la quinta especie que más carroñas visitó, al utilizar el 25,81% de las carroñas muestreadas, variando en función del espacio natural (del 9,52% en el Valle de Arán al 33,33% en Cazorla y Sierra Espuña) y es el segundo consumidor nocturno de carroña tras el zorro. Las especies que en más carroñas se han registrado han sido el zorro (54,35%), el buitre (42,27%), el cuervo (37,78%), y el águila real (34,44%) (Tabla 1).

TABLA 1
Porcentaje (%) de carroñas usadas por los consumidores observados en el total de las áreas de estudio.

Especie	Carroñas
Zorro	54,35
Buitre leonado	42,27
Cuervo	37,78
Águila Real	34,44
Jabalí	25,81
Corneja	20,88
Urraca	7,87
Garduña/marta	7,87
Arrendajo	7,69
Perro	6,59
Milano Real	3,03
Quebrantahuesos	2,2
Ratonero	2,02
Azor	1,02
Tejón	1,01

El consumo del jabalí estuvo condicionado por la estructura del hábitat, y en particular de la cobertura de matorral de la zona donde queda situada la carroña. Así, en el presente trabajo se ha encontrado un efecto positivo de la cobertura arbustiva y negativo de la cobertura herbácea del hábitat sobre la presencia de la especie en la carroña (Tabla 2). La composición de la comunidad de carroñeros en cada espacio natural también tiene efectos sobre el consumo de carroña por parte del jabalí. En particular, se ha encontrado un efecto negativo del buitre leonado sobre el aprovechamiento de las carroñas por parte del jabalí (Tabla 2).

Estrategia de consumo ante diferentes estrategias de gestión

El jabalí es un consumidor de carroña meramente nocturno, siendo mayor su actividad durante las horas centrales de la noche (Figura 2). Se ha observado una variación en el consumo derivado del grado de agregación espacial de las carroñas. Así, cuando los restos del arruí son abandonados en el lugar en el que se abatieron

(temporada de caza 2005, Sierra Espuña), se registró la entrada del jabalí en un tercio de las carroñas, siendo el tiempo de permanencia medio relativamente bajo (Tabla 3). En cambio, cuando el recurso fue agregado experimentalmente (temporada de caza 2007, Sierra Espuña), el jabalí permanece alimentándose de la carroña durante periodos más largos (U-Mann Whitney= 225, $P < 0,01$; Tabla 3), siendo mayor el consumo de carroña agregada prácticamente en todas las franjas horarias (Figura 2).

TABLA 2

Modelos lineales generalizados (regresión logística univariante) para la presencia de jabalí en las carroñas monitorizadas (n= 99; salvo en el caso del buitre en el que sólo se contabilizaron las de los espacios en que habita, n= 55) en relación con las variables de estructura de hábitat y con la presencia de otras especies en las carroñas. Se incluye el coeficiente del modelo (Coefic.), la desviación estándar del mismo (SE), la significación (P) y el porcentaje de desviación explicado (% explicado).

Variable	Coefic.	SE	P	% Explicado
Arborea	0,006	0,009	NS	
Arbustiva	0,027	0,013	<0,05	4,48
Herbácea	-0,303	0,014	<0,05	6,45
Suelo desnudo	<0,001	0,03	NS	
Roca madre	0,009	0,01	NS	
Buitre (n=55)	-1,986	0,767	<0,01	13,79
Zorro	0,659	0,501	NS	
Águila Real	0,746	0,496	NS	

TABLA 3

(a) Tiempo medio de permanencia (en minutos/entrada) y número de fotogramas de jabalí en las carroñas dispersas y agregadas, y valor y P del test U de Mann-Whitney realizado para analizar las diferencias observadas.

Variable	Dispersas	Agregadas	U	P
Tiempo de permanencia	2,5	38	227	<0,01
Nº de fotogramas	1,5	8	225	<0,01

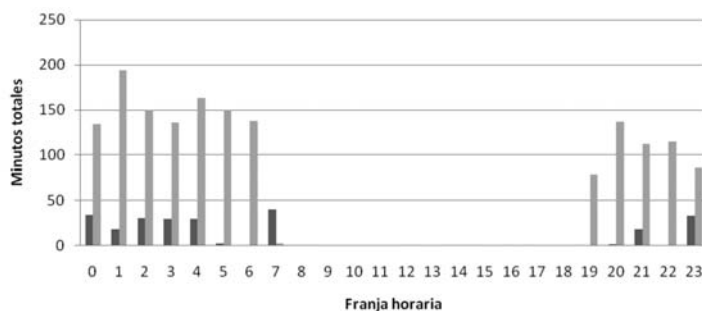


Figura 2. Tiempo (minutos) que permanece el jabalí en la carroña durante cada franja horaria en el caso de que se agreguen las carroñas (barras claras) o se deje la carroña dispersa (barras oscuras).

DISCUSIÓN

El jabalí ha sido descrito como una especie omnívora, si bien su dieta se compone principalmente de materia vegetal, que supone del 86% al 96% del volumen (Massei *et al.* 1996, Schley & Roper 2003, Herrero *et al.* 2006, Giménez-Anaya *et al.* 2008). Sin embargo, la materia animal también está presente en una elevada frecuencia, aunque en bajos volúmenes, pues en muchos casos apenas supone un 5% del volumen de la dieta, estando representados prácticamente todos los grupos, desde insectos a grandes mamíferos (Schley & Roper 2003; Herrero *et al.* 2006, Wilcox & Van Veuren 2009). En general, se asume que los grandes mamíferos son consumida por el jabalí en forma de carroña, siendo éste descrito, en varios estudios, como una especie carroñera facultativa (Herrero & Fernández de Luco 2002, Selva 2004, Selva & Fortuna 2007), aunque se considera que la carroña supone una parte muy pequeña de su dieta (Wilcox & Van Veuren, 2009). Sin embargo, en el presente estudio, el jabalí ha sido uno de los principales consumidores de carroña en gran parte de los espacios naturales estudiados, especialmente en los puntos de agregación.

Este hecho ilustra la gran capacidad adaptativa del jabalí, que es capaz de explotar intensamente recursos localmente abundantes, pero que a nivel general no se consideran como una parte importante de su dieta (Schley & Roper 2003). Esto es lo que ocurre en las áreas estudiadas, donde existe un gran aporte de

carroña procedente, principalmente, de la actividad cinegética. A diferencia de la originada por grandes depredadores, queda disponible gran parte de la carne del cadáver, existe una mayor predictibilidad espacio-temporal y se generan en mayor cantidad (Wilmers *et al.* 2003), puesto que se pretende cazar el mayor número de individuos posible, para lo que se procura mantener la densidades más elevadas de la especie presa (Putman & Staines 2004). Aunque se generan grandes cantidades de carroña, ésta se encuentra sometida a variaciones estacionales muy marcadas, siendo considerada en muchos casos como recursos sometidos a pulsos periódicos (Anderson *et al.* 2008, Yang *et al.* 2008). En estos casos, las especies potencialmente consumidoras del recurso experimentarán una respuesta numérica positiva ante el aumento del recurso, pudiendo provocar efectos a través de las cadenas tróficas sobre el resto de sus presas y consumidores (Ostfeld & Keesing 2000, Yang *et al.* 2008, Gompper & Vanak 2008). Además, es esperable que este efecto sea más patente en especies generalistas (Ostfeld & Keesing 2000, Anderson *et al.* 2008), debido a que son capaces de sustituir, al menos parcialmente, el recurso en las épocas en las que no se genera (Overington *et al.* 2008). Ello concuerda con los resultados del presente estudio, en el que el jabalí es uno de los principales consumidores de carroña. Sin embargo, en presencia de carroñeros especialistas, y en particular del buitre leonado, el consumo del jabalí desciende, a pesar de las características de producción de carroña. En este contexto, es el consumidor especializado en este recurso el que aprovechará en mayor medida el pulso de carroña generado por la actividad cinegética. La relación negativa entre el consumo de este recurso por parte del jabalí frente al que hace el buitre leonado, se ve acentuado debido a que el buitre consume prácticamente la totalidad del cadáver una vez que lo localiza.

Gracias a ello, también se puede entender en parte que el jabalí consuma mayor cantidad de carroña en aquellas zonas con mayor cobertura de arbustos y menor cobertura herbácea, pues estas condiciones hacen más complicada la localización de la misma desde el aire por los carroñeros estrictos. Sin embargo, este hecho también puede ser debido a que el jabalí frecuente aquellas zonas con mayor cobertura arbustiva. De hecho, varios estudios señalan que esta especie tiene mayores poblaciones en aquellas zonas con mayor productividad vegetal

(Melis *et al.* 2006), las cuales suelen corresponder con aquellas zonas con mayor cobertura vegetal. Por ello aumenta la probabilidad de que el jabalí encuentre la carroña, propiciando la relación positiva con las zonas de mayor cobertura arbustiva.

Diferencias ante el tipo de gestión de la carroña

Por otro lado, se ha analizado qué es lo que ocurre cuando, en ausencia de grandes carroñeros especialistas, se acumulan las carroñas en un comedero. Este estudio se realizó en el Parque Regional de Sierra Espuña, donde existe un aporte muy grande de este recurso (Sánchez-Zapata *et al.* 2007), durante la temporada de caza del 2007. En estas circunstancias, fueron tres las principales especies que explotaron el muladar, el águila real, el zorro y el propio jabalí. Esta última especie es la que visitó más tarde el muladar, sin embargo una vez que lo encontró lo explotó prácticamente durante todas las noches, permaneciendo largos periodos. De hecho, se convirtió en el principal consumidor nocturno de carroña, desplazando al zorro, que es la especie que en más carroñas entra cuando éstas permanecen dispersas.

Por tanto, se ha observado un cambio en el patrón de explotación de carroña por parte del jabalí al variar la gestión de la carroña. Así, es capaz de utilizar intensamente un recurso que generalmente ha sido descrito como minoritario o puntual en su dieta (Wilcox & Van Veuren 2009), pues se trata de una especie eminentemente herbívora (Schley & Roper 2003). De hecho, al acumular la carroña en un mismo punto, aumenta significativamente el tiempo de permanencia en la carroña del jabalí, respecto al que tiene en las carroñas dispersas. Además, también es reseñable que la frecuencia de entradas en el muladar es muy elevada, una vez que lo encuentra, frente a las entradas más puntuales observadas en las carroñas dispersas. Todo ello hace pensar que el consumo de carroña del jabalí se reduce a encuentros con la misma, salvo en el caso de que el recurso sea muy predecible o estable, en cuyo caso hace una búsqueda y uso activos del mismo. En estos casos puede llegar a ser el principal consumidor local, alterando el consumo de este recurso por el resto de especies, pudiendo llegar a desplazar a potenciales competidores.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección General del Medio Natural de la Junta de Andalucía, de la Región de Murcia y del Valle de Arán. A los celadores de caza y agentes forestales de todos de los espacios naturales en los que se ha desarrollado el estudio. Al Ministerio de Ciencia y Tecnología por el proyecto GGL2006-10689/BOS FEDER. A todos los compañeros que han colaborado en la realización del trabajo de campo. A los compañeros del departamento, que siempre han estado predispuestos a ayudar en el trabajo cuando hacía falta.

REFERENCIAS

- Acevedo P. & Cassinello J. 2008. Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: a critical review and research prospectus. *Mammal Review*, 39: 17-32.
- Anderson W.B., Wait D.A. & Stapp P. 2008. Resources from another place and time: Responses to pulses in a spatially subsidized system. *Ecology* 89: 660-670.
- Blázquez M., Sánchez-Zapara J.A., Botella F., Carrete M. y Eguía S. 2009. Spatio-temporal segregation of facultative avian scavengers at ungulate carcasses. *Acta Oecologica*, 35: 645-650.
- Brown T.L., Decker D.J., Riley S.J.W., Enck J., Lauber T.B., Curtis P.D. & Mattfeld G.F. 2000. The future of hunting as a mechanism to control white-tailed deer populations. *Wildlife Society Bulletin*, 28: 797-807.
- Cassinello J., Serrano E., Calabuig G. & Pérez J.M. 2004. Range expansion of an exotic ungulate (*Ammotragus lervia*) in southern Spain: ecological and conservation concerns. *Biodiversity and Conservation*, 13: 851-866.
- Cortés-Avizanda A., Selva N., Carrete M. y Donázar J. A. 2009. Effect of carrion resources on herbivore spatial distribution are mediated by facultative scavengers. *Basic and Applied Ecology*, 10: 265-272.
- Cote S.D., Rooney T.P., Tremblay J.P., Dussault C. & Waller D.M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 113-147.
- De Vault T.L., Rhodes Jr. O.E. & Shivik J.A. 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102: 225-234.
- Fernández-LLario P., Mateos-Quesada P., Silverio A. & Santos P. 2003. Habitat effects and shooting techniques on two wild boar (*Sus scrofa*) populations in Spain and Portugal. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 49: 120-129.
- Giménez-Anaya A., Herrero J., Rosell C., Couto S. & García-Serrano A. 2008. Food habits of Wild Boars (*Sus scrofa*) in a mediterranean coastal wetland. *Wetlands*, 28: 197-203.

- Gompper M.E. & Vanak A.T. 2008. Subsidized predators, landscapes of fear and disarticulated carnivore communities. *Animal Conservation*, 11: 13-14.
- Herrero J. & Fernández de Luco D. 2002. Wild boars in Uruguay: scavengers or predators? *Mammalia*, 69: 485-491.
- Herrero J., García-Serrano A., Couto S., Ortuño V.M. & García-González R. 2006. Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 245-250.
- Henden J.H., Ims R.A., Yoccoz N.G., Hellström P. & Angerbjörn A. 2010. Strength of asymmetric competition between predators in food webs ruled by fluctuating prey: the case of foxes in tundra. *Oikos*, 119: 27-34.
- Holt R.D. & Barfield M. 2003. Impacts of temporal variation on apparent competition and coexistence in open ecosystem. *Oikos*, 101: 49-58.
- Keuling O., Stier N. & Roth M. 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? *European Journal of Wildlife Research*, 54: 729-737.
- Lozano J., Virgós E., Cabezas-Díaz S. & Mangas J.G. 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 D.W. & Reynolds J.C. 2004. Red fox *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758. Least Concern. Pp: 129-136. En: C. Sillero-Zubiri, H. Hoffmann & D.W. Macdonald (eds). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs - Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN Publications Services Unit, Cambridge,
- Massei G., Genov P.V. & Staines B.W. 1996 Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. *Acta Theriologica*, 41: 307-320.
- Melis C., Szafranska P.A., Jędrzejewska B. & Bartoń K. 2006. Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *Journal of Biogeography*, 33: 803-811.
- McCullagh P. & Nelder J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. 2nd edition. Chapman & Hall, London.
- Ostfeld R.S. & Keesing F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystem. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 232-237.
- Overington S.E., Dubois F. & Lefebvre L. 2008. Food unpredictability drives both generalism and social foraging: a game theoretical model. *Behavioral Ecology*, 19: 836-841.
- 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. *Mammalian Biology*, 67: 137-146.
- Potvin F., Beaupré P. & Laprise G. 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: a 150 year process. *Ecoscience*, 10: 487-95.

- Putman R.J. & Staines B.W. 2004. Supplementary winter feeding of wild red deer *Cervus elaphus* in Europe and North America: justifications, feeding practice and effectiveness. *Mammal Review*, 34: 285-306.
- Proffitt K.M., Grigg J.L., Hamlin K.H. & Garrott R.A. 2009. Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioural responses to predation risk. *The Journal of Wildlife Management*, 73: 345-356.
- Rosell C. & Herrero J. *Sus scrofa*. Pp: 306-309. En: L.J. Palomo & J. Gisbert (eds). 2002. Atlas de los Mamíferos Terrestres de España. DGCN-SECEM-SECEMU. Madrid
- Sánchez-Zapata J.A., Eguía S. y Botella F. 2007. *Análisis del papel de las carroñas de Arruí (Ammotraegus lervia) en la comunidad de vertebrados del Parque Natural de Sierra Espuña: aplicaciones a la conservación*. Informe final. Informe técnico, Dirección General del Medio Natural, CARM, Murcia
- Schley L. & Roper T.J. 2003. Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, 33: 43-56.
- Selva N. 2004. *The role of scavenging oin the predator community of Bialowieza Primeval forest*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
- Selva N. & Fortuna M.A. 2007. The nested structure of a scavenger community. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, 274: 1101-1108.
- Selva N., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. & Wajrak A. 2005. Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1590-1601.
- Tellería J.L. & Sáez-Royuela C. 1985. Demographic evolution of wild boar (*Sus scrofa*) in Spain. *Mammalia*, 49: 97-101.
- Theuerkauf J. & Sophie R. 2008. Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieza Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 256: 1325-1332.
- Webbon C.C., Baker P.H. & Harris S. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox number in rural Britains. *Journal of Applied Ecology*, 41: 768-779.
- Wilcox J.T. & Van Veuren D.H. 2009. Wild Pigs as predators in oak woodlands of California. *Journal of Mammalogy*, 90: 114-118.
- Wilmers C.C., Stahler D.R., Crabtree R.L., Smith D.W. & Getz W.M. 2003. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone. *Ecology Letters*, 6: 996-1003.
- Yang L.H., Bastow J.L., Spence K.O. & Wright A.N. 2008. What can we learn from resources pulses? *Ecology*, 89: 621-634.

