

**PAPEL DE LA NECROFAGIA EN LA
COMUNIDAD DE PREDADORES DEL BOSQUE
PRIMIGENIO DE BIAŁOWIEŻA (POLONIA)**

TESIS DOCTORAL

Nuria Selva Fernández

2004

173

133

27-07-04

P.D. Ray Vassini



Facultad de Biología
Biblioteca

TD
J92

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para que mi
Tesis Doctoral

Papel del conejo en la comunidad de
predadores del bosque primigenio de
Biatorwiza (Polonia)

Sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Tipo de usuarios.
- Otros términos.

Firmado:

Sevilla, a 6 de octubre de 2005

0-10729744

Mammal Research Institute
Polish Academy of Sciences

Dpto. Fisiología y Biología Animal
Universidad de Sevilla
BIBLIOTECA

TESIS DOCTORAL

**PAPEL DE LA NECROFAGIA EN LA COMUNIDAD DE
PREDADORES DEL BOSQUE PRIMIGENIO DE BIAŁOWIEŻA
(POLONIA)**

Memoria presentada para optar al grado de Doctora por

Nuria Selva Fernández



El Doctorando

V^oB^o de los Directores



Prof. Dr. Bogumiła Jędrzejewska



Prof. Dr. Włodzimierz Jędrzejewski

V^oB^o de la Tutora



Dr. Pilar Nieto Rubio

A Lina, Ramón y Adam

Porque después de todo he comprendido
Que lo que el árbol tiene de florido
Vive de lo que tiene sepultado

Francisco Luis Bernárdez

INDICE

AGRADECIMIENTOS	vi
1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCION	3
3. AREA DE ESTUDIO	12
4. LA COMUNIDAD ANIMAL: UNGULADOS, GRANDES PREDADORES Y CARROÑEROS	14
5. MATERIAL Y METODOS	16
5.1. BUSQUEDA Y REGISTRO DE CADAVERES	16
5.2. SEGUIMIENTO DE CADAVERES	16
5.3. ESTIMACION DEL APORTE DE CADAVERES DE UNGULADOS	18
5.3.1. Censos de cadáveres en parcelas	18
5.3.2. Estimación de la biomasa de ungulados disponible para los carroñeros	20
5.4. FRECUENCIA DE UTILIZACION DEL CADAVER Y FACTORES RELACIONADOS	21
5.4.1. Identificación de los carroñeros en los cadáveres e índices de su frecuencia de carroñeo	21
5.4.2. Tipos de cadáveres	22
5.4.3. Utilización estacional de los cadáveres	23

5.4.4. Influencia de las condiciones meteorológicas	25
5.4.5. Análisis del hábitat	26
5.4.6. Gremios de carroñeros.....	27
5.5. CONSUMO DE CADAVERES	28
5.5.1. Biomasa del cadáver consumida por el carroñero	28
5.5.2. Tiempo y tasa de consumo del cadáver	29
5.6. OBSERVACIONES DE LOS CARROÑEROS	
ALIMENTANDOSE DE LOS CADAVERES	31
5.6.1. Descubrimiento del cadáver y orden de llegada	31
5.6.2. Observaciones directas de los carroñeros en los cadáveres.....	32
5.6.3. Patrones diarios de actividad de los principales carroñeros en la utilización del cadáver	33
5.6.4. Interacciones en los cadáveres.....	34
6. RESULTADOS.....	36
6.1. ORIGEN Y SUMINISTRO DE CADAVERES DE	
UNGULADOS	36
6.1.1. Índice de abundancia de cadáveres: composición de especies, variación espacial y temporal.....	36
6.1.2. Origen de los cadáveres de ungulados.....	38
6.1.3. Densidad anual y suministro de cadáveres de ungulados.....	40
6.2. FRECUENCIA DE CARROÑEO	41
6.2.1. Especies de carroñeros y su frecuencia de carroñeo.....	41
6.2.2. Factores extrínsecos que afectaron la frecuencia de carroñeo. 42	
6.2.2.1. Características de los cadáveres.....	42
6.2.2.2. Variación temporal en la utilización del cadáver	44
6.2.2.3. Condiciones meteorológicas.....	46
6.2.2.4. Hábitat.....	48
6.2.3. Estructura del gremio de carroñeros	49
6.3. CONSUMO DE CADAVERES POR LOS CARROÑEROS.....	50

6.3.1. Consumo de cadáveres de varios tipos y especies	50
6.3.2. Factores que afectan al consumo de cadáveres de ungulados por los carroñeros.....	52
6.3.3. Variación temporal en la tasa diaria de consumo de cadáveres	54
6.4. COMPORTAMIENTO DE LOS CARROÑEROS EN LOS CADAVERES	55
6.4.1. Eficiencia de carroñeo y secuencia de llegada a los cadáveres	55
6.4.2. Patrones de actividad diaria y explotación del cadáver por los carroñeros	56
6.4.3. Interacciones y jerarquías interespecíficas.....	59
6.4.4. Partición del cadáver y procesos de facilitación	63
7. DISCUSION	65
7.1. CADAVERES DE UNGULADOS: UN RECURSO DIVERSO Y PREVISIBLE	65
7.2. EL CONSUMO DE CADAVERES DE UNGULADOS POR LA COMUNIDAD DE CARROÑEROS – COMPARACION CON OTROS RECURSOS ALIMENTICIOS.....	69
7.3. ADAPTACIONES DE LOS CARROÑEROS EN BOSQUES TEMPLADOS	72
7.4. EL GREMIO DE CARROÑEROS: MECANISMOS DE SEGREGACION	77
7.4.1. Mecanismos de comportamiento.....	77
7.4.2. Segregación temporal.....	80
7.4.3. Segregación espacial	81
7.4.4. El reparto del alimento	82
7.4.5. Condiciones atmosféricas.....	84

7.4.6. ¿Gremio estructurado u oportunista?.....	86
8. CONCLUSIONES	88
9. REFERENCIAS	91

AGRADECIMIENTOS

Durante estos años, siempre soñé que un día escribiría los agradecimientos de mi tesis, lo que supondría que estaba prácticamente terminada. Ahora ese momento ha llegado y no se muy bien por donde empezar. Habéis sido muchos los que me habéis apoyado este tiempo, de muy distinta forma, en momentos no poco difíciles. Sin vosotros este trabajo nunca habría visto la luz. A todos vosotros GRACIAS. Ahora se cierra un capítulo importante de mi vida y comienza otro, del que espero también seáis mi motor principal.

Agradezco al Ministerio Español de Asuntos Exteriores la concesión de tres becas de investigación en el Mammal Research Institute de Białowieża (Academia Polaca de Ciencias), y al Ministerio Polaco de Educación y Ciencia el pago de las mismas. Especialmente quiero agradecer a Grzegorz Sobociński, agregado cultural de la embajada polaca en Madrid, que defendiera mi candidatura a capa y espada, a pesar de ser poco típica y de repetir tres veces. Posteriormente recibí caída del cielo una ayuda a proyectos de la Sociedad Zoológica de Ginebra. Agradezco a Maxime Pastore, presidente de la misma, su confianza en mi y en mis carroñas, y a Alain Rouss, la feliz ocurrencia de ponernos en contacto. En la última etapa de redacción de la tesis, disfruté de un contrato en el Mammal Research Institute financiado por el proyecto Bioter de la Comisión Europea, gracias a Jan Marek Wójcik, director del centro. Durante los últimos seis meses, me beneficié de una beca Marie Curie Training Site en el Department of Ecological Modelling del UFZ-Centre for Environmental Research en Leipzig (Alemania). Gracias a ella, pude compaginar la corrección y finalización de la tesis con el aprendizaje sobre modelos ecológicos. En la Estación Biológica de Doñana (CSIC) canalicé mis primeras inquietudes como estudiante. Agradezco a Pedro Jordano, Xim Cerdá, Miguel Delibes, Ramón Soriguer, Andy Green y Paco Palomares la firma de innumerables cartas de recomendación para otras tantas

innumerables becas. Dorota Burska facilitó los certificados de un (entonces falso) perfecto conocimiento del idioma polaco. Jan Marcin Węśławski y su convicción de que los noruegos (por motivos que aún desconozco) financiarían mi investigación sirvió de motor de arranque para mi estudio.

Sin embargo, durante este tiempo, hubo también periodos duros, sin financiación, en los que pude 'sobrevivir' gracias al apoyo de mis padres, Ramón y Lina, y de mi compañero, Adam Wajrak. Ellos además financiaron gran parte del material que necesitaba. Mis padres me regalaron un todoterreno y un portátil con los programas (¡por fin!) en español. Adam invirtió su premio Pulitzer en el equipo para realizar observaciones a distancia. El periódico "Gazeta Wyborcza" me abasteció de carretes de fotos y realizó el revelado y escaneado de las mismas, así como algunas fotocopias. Juliusz Rawicz, editor del periódico, pagó sin pensarlo las cámaras automáticas. Gracias Julek por ser como eres. Fred Laudet y Philippe Fosse también hicieron aportaciones a mi proyecto, de un gran valor sobre todo moral. De la compañía "Alpinus" obtuve alguna ropa de campo para el invierno.

Gracias a todo el personal del Mammal Research Institute en Białowieża por acogerme y por el apoyo logístico. Agradezco a mis directores, Bogumiła Jędrzejewska y Włodzimierz Jędrzejewski, no sólo su dirección, sino también su confianza en mí para realizar un proyecto considerado casi imposible y su apoyo en momentos decisivos. También agradezco la confianza de los directores que ha tenido el instituto. Zdzisław Pucek me aceptó en momentos difíciles para el centro y estuvo siempre pendiente de mí. Jan Marek Wójcik accedió a mis peticiones siempre que pudo; su insistencia en que acabara y el interés con el que siguió el desarrollo de mi tesis fueron fundamentales. Gracias a Henryk Okarma aterricé en el bosque primigenio; él metió en mi cabeza la idea de trabajar con cadáveres y carroñeros, y me brindó su amistad. Mis compañeros de grupo colaboraron aportando ideas, conocimientos... y también muchas carroñas: Andrzej Zalewski, Karol Zub, Stanisław Śnieżko, Luczyna Szymura, Irek Ruczyński, Gienek Bujko, Jörn Theuerkauf, Sophie Rouss, Paweł Kordecki, Krzysztof Schmidt, Małgorzata Krasińska, Rafał Kowalczyk, Romek Gula y Romek Kozak. Włodzimierz Lickiewicz construyó el trípode para pesar los cadáveres. Ula Moszczyńska, Małgosa Rychlyk, Iwona Ruczyńska y Małgosa me facilitaron la búsqueda

bibliográfica. Agradezco a Tomek Samojlik la preparación de las siluetas de aves y su buena disposición. A todos los demás (Małgosa & Tomek, Kasia, Elwira, Annia, sąsiada...) les agradezco su ayuda y los buenos ratos.

Me gustaría expresar mi agradecimiento a otras instituciones que, de alguna forma, han facilitado el desarrollo del trabajo. La dirección del Parque Nacional de Białowieża (Czesław Okołów, Józef Popiel y Bogdan Jarosewicz) proporcionó los permisos necesarios. Zbigniew Krasiński facilitó información sobre carroñas de bisonte. Andrzej Karczewski me informó siempre que pudo sobre cadáveres hallados. Olimpia Pabian y Małgosia Buszko del Centro de Educación Ambiental, pusieron a mi disposición el equipo y material que pude necesitar. Los Distritos Forestales de Białowieża (Wojciech Niedzielski), Hajnówka (Jerzy Ługowoj) y Brówsz (Waldemar Sieradzki) concedieron los permisos para realizar el trabajo y proporcionaron datos. Tengo que agradecer de forma especial a Tomek Werkowski, quien facilitó mucha información sobre presas de lobo y lince, suministró mucha carroña y estuvo dispuesto a ayudarme en todo momento. Piotrek Szlachciuk también proporcionó localizaciones de carroña, no sin antes hacerse de rogar un poco.

Agradezco a Pilar Nieto que accediera a ser mi tutora en la Universidad y que se preocupara de mí y me asesorara. Especialmente estoy en deuda con Joaquín Deaño, de la secretaría del Dpto. de Fisiología y Biología Animal, por su gran eficacia y por facilitarme enormemente las gestiones y el odioso papeleo, tarea nada fácil cuando una está lejos. Sin él hubiera estado perdida. Mi querida amiga Lola Galindo me matriculó en Tercer Ciclo. Jon Swenson y Jacek Goszczynski aceptaron gustosamente evaluar el borrador de mi tesis. Las discusiones con Andrzej Zalewski, José María Fedriani, Xim Cerdá, Pedro Jordano y Ricardo Rodríguez-Estrella fueron realmente enriquecedoras. A Andrzej Zalewski, José María Fedriani, Pedro Jordano y Néstor Fernández les agradezco enormemente su asesoramiento en cuestiones estadísticas. José María Fedriani revisó además el borrador de la tesis y aportó excelentes comentarios.

Los últimos meses de la tesis en Leipzig han sido especialmente intensos. Agradezco a todos mis compañeros del Department of Ecological Modelling del UFZ el buen ambiente y disposición, así como las enormes facilidades de trabajo. En especial quiero agradecer a Stephanie Kramer, Tamara Munkemüller, Néstor

Fernández, Emily Nicholson (Emmy baby mate) y Miguel Angel Fortuna su cercanía y comprensión en los últimos momentos.

Sin duda alguna, la parte que con más cariño recuerdo de esta historia son los buenos amigos que he hecho entre carroña y carroña. Muchos de ellos vinieron desde muy lejos sólo para ayudarme, sin ni siquiera conocerme: David Badstuber, Dani Bergman, Rosa Carrera, David 'el niño', Marieke Euwe, Nina Farwag, Holger Gruß, Andreas Marten, Tomek Müller, Tamara Munkemüller, Declan O'Mahony, Julien Perrot, Jana Petermann, Sascha Rösner, Martin Steverding, Helen Trotman, Martin van de Loo, Simone Vos, Wouter de Vries, Darius Weber, Laurent Willenegger, Stuart D'Wood, the Grand brothers (Christian y Paco), Aquilino y 'el perdido'. A Tomek Müller y Sascha Rösner me une no sólo una gran amistad, sino también muchos buenos y malos momentos compartidos, una pasión común por los cuervos y varios trabajos conjuntos, que espero sean muchos más. Otros que estaban cerca, también me brindaron su ayuda, como Krzysztof Gabiec, 'Prezes' y otros muchos estudiantes de la Escuela Forestal de Białowieża, pero muy especialmente Arek Błach. Mis buenos amigos, que estaban lejos, me apoyaron en la distancia y me hicieron sentir en casa en mis siempre cortas visitas a Sevilla: las dos Rosas, Curro, Lola, Braulio, Luis, Pedro, Paula, Molina, Rocío, Xim, Perico, Manolillo, Cani, Flori, Gori y David. A Rosa 'la Antonia' nunca podré agradecerle lo suficiente su constante apoyo, las vivencias compartidas y que viviera mi tesis y preocupaciones tan intensamente como si fueran suyas.

Muchas personas hicieron que mi adaptación (física y cultural) a las condiciones polacas fuera rápida. Durante mi primer invierno en Białowieża, Piotrek y Beata Jachowicz se encargaron de mantener la casa que compartíamos a temperaturas estivales andaluzas. Les agradezco su buen humor, su amistad y que me recibieran con el plato listo cuando llegaba del campo. En la siguiente casa, Janek Buszko, el casero, construyó rápidamente el baño y se preocupó de que hubiera siempre leña de la que tirar. Halina Zub me brindó su amistad, me sacó de muchísimos apuros y me hizo muchas coladas en su lavadora. En el centro de salud, Mariola atendió siempre con una sonrisa mis percances laborales. En la aldea de Teremiski tuve la inmensa suerte de encontrar a la familia Poleszuk, los vecinos más adorables y serviciales que uno pueda imaginar. Con ellos siempre

me sentí respaldada, cosa que se agradece enormemente cuando se vive en un sitio tan aislado. Gracias Ela, gracias Marek por vuestro cariño. La tía Luda (Ciocia Luda) me abasteció cada año de cientos de conservas hechas por ella para que sobreviviera el invierno. A Leszek Szumarski ‘Człowiek Lasu’ (hombre del bosque), furtivo y filósofo local, le agradezco su simpatía, cariño, imaginación y, sobre todo sus fantásticas e increíbles historias que, a veces, me hicieron sentir en Macondo.

Eugeniusz Pugacewicz fue la primera persona que se brindó a ayudarme en el campo; con él aprendí a localizar los nidos de cuervo. Agradezco a Jerzy Desselberger que me permitiera el uso de sus siluetas animales. Piotr Daszkiewicz me facilitó mucha bibliografía desde el MNHN en París. Ania Biała, de Gazeta Wyborcza, siempre estuvo a punto para ayudarme con las fotografías. Janusz Korbel, Tomek Müller y, sobre todo, Adam Wajrak realizaron algunas de las fotos que se incluyen en la tesis.

Quiero también agradecer a mis tres perros, Joe ‘Misiu’, Trapo y Antonia la enorme compañía que me han hecho, además de la posibilidad de practicar el español. Antonia además, aprendió ella sola a encontrar cadáveres, presas de lobo principalmente, y fue de una gran ayuda. Gracias al bosque de Białowieża por existir, por ser tan maravilloso y darme tantas satisfacciones. Descubrirte poco a poco ha sido una de las experiencias más bonitas. Confío en que sigas existiendo como hasta ahora por mucho tiempo y otros puedan disfrutarte.

Sin lugar a dudas, las personas a las que estoy más agradecida son mis padres y Adam. Adam estuvo a mi lado en todo momento. Participó en el desarrollo del proyecto, en el trabajo de campo y me allanó el camino siempre que pudo. Su empuje, ayuda incondicional y confianza en mí han sido decisivas. Esta tesis es también en parte suya. A mis padres les debo todo. Siempre me animaron a realizar mis sueños y se implicaron en mi historia. Soportaron estoicamente nuestra separación y me dieron todo el apoyo del mundo. Nadie va a vivir este momento de ver mi tesis acabada con mayor felicidad que ellos. ¡Va por vosotros!

1. RESUMEN

Aunque el carroñeo es un fenómeno frecuente y la mayoría de los predadores son carroñeros facultativos, se sabe poco acerca la disponibilidad de la carroña y el uso que la comunidad de predadores hace del recurso carroñera en los bosques templados. Este estudio se realizó en el Bosque Primigenio de Bialowieza (Este de Polonia), uno de los bosques templados mejor preservados de Europa. Entre los inviernos de 1997/98 a 2001/02 hice el seguimiento de 214 cadáveres (193 de ungulados y 21 de especies no unguladas) de un total de 224 cadáveres registrados. El seguimiento consistió en inspecciones sistemáticas en las que se registraron las especies carroñeras que se habían estado alimentando del cadáver, el peso del cadáver y se describió la utilización por parte de los carroñeros. Se realizaron observaciones directas del comportamiento de los carroñeros en 21 cadáveres (934 horas). Tres censos anuales de cadáveres fueron llevados a cabo al final del invierno en 15 parcelas que cubrían un total de casi 8 km². Los cadáveres de ciervo y de jabalí fueron los más abundantes. Como media, 1.8 cadáveres de ungulados/km² estuvieron disponibles cada año para los carroñeros. La predación por parte del lobo y la enfermedad/hambre fueron los principales proveedores de carroña de ungulados. El suministro anual de carroña ungulada fue bastante constante, como media 89 kg/km². De estos, los carroñeros consumieron realmente 75 kg/km² de carroña de ungulados cada año. Los cadáveres de ungulados fueron consumidos a una tasa media de 2.5 kg/día, teniendo las presas de grandes predadores los índices más altos de consumo. La tasa diaria de consumo de cadáveres aumentó a medida que el invierno avanzaba. La duración de los cadáveres fue altamente variable, desde 1 día hasta más de 3 meses. Treinta y seis especies de aves y mamíferos utilizaron los cadáveres, principalmente durante el invierno. Las especies carroñeras más importantes y sus frecuencias medias de carroñeo fueron: el cuervo (*Corvus corax*) (52%), el zorro (*Vulpes vulpes*) (33%), el perro mapache (*Nyctereutes procyonoides*) (18%), el arrendajo (*Garrulus glandarius*) (18%), el ratonero (*Buteo buteo*) (13%), el lobo (*Canis lupus*) (10%), el pigargo (*Haliaeetus albicilla*) (9%), la marta (*Martes martes*) (9%), el jabalí (*Sus scrofa*) (9%), y los páridos (*Parus major*) y (*P. caeruleus*). Los bandos de cuervos y los lobos fueron los principales responsables de las tasas de consumo más rápido de cadáveres. Los carroñeros seleccionaron los cadáveres en relación a su origen (predación por lobo o lince, enfermedad/hambre, caza) y el hábitat de la localización del cadáver. Las condiciones atmosféricas afectaron al carroñeo en la mayoría de las especies. El gremio de carroñeros fue altamente eficiente localizando

cadáveres, especialmente los cuervos y los arrendajos. En los principales carroñeros se observó un patrón diferencial en la utilización de cadáveres. La jerarquía interespecífica en los cadáveres estuvo basada en parte en el tamaño corporal de las especies carroñeras. Las agresiones, aunque generalmente fueron evitadas, fueron más frecuentes entre individuos de la especie subordinada. Se observaron procesos de inhibición y de facilitación entre miembros del gremio. Los cadáveres de ungulados fueron un recurso alimenticio predecible y crucial; y jugaron un papel esencial para la comunidad de predadores en invierno.

2. INTRODUCCIÓN

A pesar de que el carroñeo es un fenómeno extendido entre las comunidades de vertebrados – en realidad en cierta medida casi todos los predadores se pueden considerar carroñeros–, este proceso ha recibido relativamente poca atención, sobre todo en la zona templada. De Vault et al. (2003) en su revisión reciente atribuyen la histórica falta de estudios sobre el carroñeo a la aversión humana hacia la materia animal muerta y a la dificultad a la hora de cuantificar con exactitud el material ingerido como carroña en la dieta de los animales. Debido a ello, este fenómeno se contempla, por lo general, como una curiosidad de la conducta más que como un proceso importante en el ecosistema. Los carroñeros vertebrados, junto con los microbios y artrópodos descomponedores de la materia animal, juegan un papel fundamental al acelerar el flujo de nutrientes a otros componentes de la red trófica y al diseminar dichos nutrientes sobre un área más extensa (Putman 1978^a, b, Braack 1987, Towne 2000). Además, contribuyen al debilitamiento de posibles focos de enfermedades infecciosas que constituyen los animales que han muerto por tales causas, algunos vertebrados carroñeros muestran adaptaciones morfológicas para ello en algunos casos (Schlatter et al. 1978, Blount et al. 2003). La competencia entre carroñeros vertebrados y descomponedores es especialmente intensa en climas cálidos y se piensa que los microbios han desarrollado estrategias de descomposición como mecanismo competitivo contra organismos mayores (Janzen 1977, DeVault et al. 2004).

Es posible que el carroñeo fuera común en el Pleistoceno cuando la megafauna era abundante (Martín 1989, Ruxton & Houston 2003), incluso entre los primeros homínidos, los cuales, según algunas teorías, eran mejores carroñeros que cazadores (Blumenschine & Cavallo 1992). Más tarde, cuando los cadáveres empezaron a escasear, la irregularidad temporal en la disponibilidad de carroña debió impedir en la mayoría de los vertebrados la evolución hacia una estricta especialización para el carroñeo (De Vault et al. 2003). Como resultado, los carroñeros estrictos son poco comunes; sólo los buitres muestran estilos de vida basados en el uso de cadáveres (Ruxton & Houston 2004). En los últimos tiempos, ningún reptil o mamífero ha evolucionado en un carroñero obligatorio. Sin embargo, el carroñero facultativo es bastante común. Algunos vertebrados, como las hienas *Hyaenidae*, son carroñeros bien conocidos (e.g. Kruuk 1972a); otros como el zorro *Vulpes vulpes* (Henry 1977), el lobo *Canis lupus* (Forbes & Theberge 1992), el glotón *Gulo gulo* (Magoun 1987), los osos

(Mattson 1997) y las águilas (DellaSala et al. 1989, Watson et al. 1992 a) suelen también carroñear frecuentemente, mientras que otras especies lo hacen sólo ocasionalmente como en el caso del azor *Accipiter gentilis* (Squires 1995), la nutria europea *Lutra lutra* (O'Sullivan et al. 1992) y los pájaros carpinteros (Servin et al. 2001).

La ausencia de carroñeros estrictos en las latitudes del norte podría explicar en parte la falta de estudios sobre el carroñeo en regiones frías. La mayoría de los estudios se han llevado a cabo en África (Attwell 1963, Kruuk 1967, 1972 a, Schaller 1972, Huston 1974, 1975, Anderson & Horwitz 1979, Richardson 1980), en el sur de Europa (Álvarez et al. 1976, Hiraldo et al. 1991) y en Centro y Sudamérica (Hernández et al. 1987, Wallace & Temple 1987, Houston 1988, Gómez et al. 1994, Travaini et al. 1998), donde existen especies de carroñeros especializados. Sin embargo, la mayoría de los estudios se han centrado en las aves carroñeras, en especies estrictamente carroñeras estricto o tratan el carroñeo solamente como un aspecto más de la ecología de una especie dada de mamífero.

Aunque numerosos estudios demuestran que los carroñeros facultativos son muy eficientes al aprovechar los cadáveres de animales como roedores (Mullen & Pitelka 1972, Simonetti et al. 1984, De Vault & Rhodes 2002) o aves (Hiraldo et al. 1991, Kostecke et al. 2001, Bumann & Stauffer 2002) los ungulados constituyen el grueso del suministro de carroña en los ecosistemas, y las adaptaciones de los carroñeros, cuando existen, están dirigidas hacia un aprovechamiento eficiente de los ungulados muertos. La presencia de carroñeros estrictos en algunas áreas como la sabana africana se ha explicado gracias a la muy elevada biomasa de ungulados (y por lo tanto elevado aporte de cadáveres); a la riqueza de la comunidad de ungulados, algunos de ellos tan grandes que no pueden ser predados; y a los hábitos migratorios de algunos ungulados, lo cual evita que las poblaciones de sus predadores alcancen niveles elevados que llegasen a tener un impacto considerable en la población de ungulados (Houston 1979). Aunque en las latitudes septentrionales sólo existen carroñeros facultativos, algunos ecosistemas como los bosques templados pueden mantener también una población de ungulados diversa y abundante (Jedrzejewska et al. 1994, Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998) y, por lo tanto, potencialmente una importante comunidad de carroñeros facultativo. Los grupos de carroñeros han sido descritos en varios tipos de cadáveres: liebres *Lepus europaeus* (Travaini et al. 1998), gansos comunes *Anser anser* (Hiraldo et al. 1991), pollos domésticos (Houston 1988), canguros

(Read & Wilson 2004), salmón *Salmo salar* y *Oncorhynchus spp.* (Knight & Knight 1983, Knight & Anderson 1990, Skagen et al.1991, Hewson 1985, 1995), y otros peces (Lemon 1991). Varios estudios se centran en los carroñeros en cadáveres de ungulados: alce *Alces alces* y caribú *Rangifer tarandus* (Magoun 1976), ciervo *Cervus elaphus* y gamo *Dama dama* (Álvarez et al. 1976), bisonte europeo *Bison bonasus* (Selva et al. 2003), ganado doméstico (Hewson 1984, Hernández et al.1987, Wallace & Temple 1987, Vogeley 1999), y varias especies de ungulados africanos salvajes (Kruuk 1967, Shaller 1972, Houston 1974). De estos estudios, sólo los llevados a cabo en África incluyen cadáveres de ungulados que fueron matadas por grandes predadores.

Originariamente, en los bosques templados europeos, y tomando como ejemplo el Bosque Primigenio de Bialowieza (este de Polonia), había dos causas principales de mortalidad que abastecían a los carroñeros de ungulados muertos: los grandes predadores (lobo *Canis lupus*, lince *Lynx lynx*, y oso pardo *Ursus arctos*) y las muertes por causas naturales (hambre, enfermedad, parásitos). Hoy en día, se debe añadir la mortalidad causada por el hombre. Los grandes predadores suministran constantemente a los carroñeros con los restos de sus presas (recurso constante). Además, las muertes naturales abastecen generosamente a los carroñeros de cadáveres intactos de ungulados, sobre todo en invierno (recurso puntual). En el Bosque Primigenio de Bialowieza una manada de lobos mata, por término medio, un ungulado cada dos días (Jedrzejewski et al. 2002), y un lince cada 5.4 días (Okarma et al. 1997). La tasa de predación es bastante constante a lo largo del año aunque puede variar dependiendo de algunos factores como por ejemplo la cobertura de nieve o el tamaño de la manada (Huggard 1993, Jedrzejewski et al. 2002). Ocasionalmente puede haber excedentes de predación (Kruuk 1972b, Bjärvall & Nilsson 1976). La aparición en pulsos de cadáveres ungulados no sólo ocurre al final del invierno (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998) sino también cíclicamente. A las abundantes cosechas de bellotas en el Bosque Primigenio de Bialowieza, que tienen lugar a intervalos de 6-9 años (Pucek et al. 1993), les sigue un rápido incremento de la población de jabalí *Sus scrofa*. En los años de elevada producción de bellotas, el jabalí sobrevive bien a la estación fría y su reproducción es muy alta durante la primavera siguiente. Sin embargo, mueren masivamente al invierno próximo, cuando los robles no dan frutos. Los inviernos duros también pueden causar mortandades masivas de ungulados (Cabón 1958, Okarma et al. 1995). Muchos ecosistemas terrestres están influenciados por recursos puntuales o en pulsos, lo que afecta a su vez en gran medida la dinámica de la comunidad (Ostfeld &

Keesing 2000, Stapp & Polis 2003). El aporte de carroña aparece con frecuencia de manera repentina como por ejemplo las epizootias (Cliplef & Wobeser 1993), el salmón que va a deshojar (Levy 1997, Willson et al. 1998), las ballenas baradas (Rose & Polis 1998) y las manadas migratorias de ungulados africanos (Houston 1979). Los factores climáticos, como las escasas lluvias y las olas de calor en áreas de clima cálido (Coe 1978, Read & Wilson 2004) o los duros inviernos en las regiones del norte (Clutton-Brock & Albon 1982, Okarma et al. 1995) juegan un papel principal como desencadenantes de la aparición de pulsos de carroña de ungulados. Sólo algunos estudios en Yellowstone (Houston 1978, Gese et al. 1996 a, Wilmers et al. 2003a), en la sabana africana (Houston 1974, 1979) y en el bosque Neotropical (Houston 1996) han proporcionado algunas estimaciones sobre el suministro de carroña de ungulados. Esta falta general de información acerca de la disponibilidad de carroña es otra de las razones por las cuales su papel en los ecosistemas no está muy claro.

Los cadáveres son considerados efímeros (puesto que su punto final es el agotamiento del recurso en sí mismo), raras e impredecibles en lo que se refiere a su disponibilidad y localización (e.g. Braack 1987, Schoenly & Reid 1987, Heinrich 1988). Sin embargo, algunos parches ricos en cadáveres son relativamente predecibles en tiempo y espacio, como los gansos invernantes (Hiraldo et al. 1991), el salmón que va a deshojar (Skagen et al. 1991, Hewson 1995), las crías y jóvenes en las colonias de focas (Skinner et al. 1995), y también la carroña generada por el hombre como por ejemplo los desechos de la pesca (Hudson & Furness 1988) o los muladares (Donázar 1992, Serrano 1999). En el caso del suministro de cadáveres de ungulados esta definición es siempre aplicable. Es un recurso muy variado, dependiendo de la riqueza de la comunidad de ungulados y del diverso origen de los cadáveres (Foto 1). Las presas de los lobos son normalmente animales grandes (la mayoría ciervos), consumidos rápidamente y casi por completo por una manada en unas horas. Los restos que quedan para los carroñeros incluyen generalmente las vísceras (principalmente estómago e intestinos), piel, huesos grandes (sobre todo el cráneo, las patas y la espina dorsal) y algo de carne. Estos restos se distinguen muy bien en la nieve, ya que aparecen totalmente esparcidos y la nieve cubierta de sangre. Los lobos vuelven con frecuencia a visitar a su presa (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). Por el contrario, los lince viven en solitario y puede alimentarse de una sola presa (principalmente corzo (*Capreolus capreolus*) y ciervos jóvenes) durante varios días. Los lince guardan y protegen a sus presas de los carroñeros, a veces empleando sofisticados métodos para camuflarlos

(Jedrzejewski et al. 1993 a) (Foto 1). Los ungulados muertos (principalmente jabalí) aparecen como cadáveres intactos, por lo general localizados en lugares algo ocultos. Los ungulados son cazados en el Bosque Primigenio de Bialowieza a lo largo de casi todo el año. Los cazadores desechan las vísceras de los animales cazados en el bosque y, en ocasiones, el cuerpo entero del animal, con excepción de algunas partes (por ejemplo, la cabeza) o con partes abiertas.

El análisis de las dietas de los predadores y las observaciones esporádicas en el Bosque Primigenio de Bialowieza mostraron que 14 especies de predadores consumen carroña de ungulados (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). En las regiones de clima templado del hemisferio norte, numerosas aves y mamíferos dependen de los cadáveres durante periodos críticos (por ejemplo, en los inviernos duros, en la época de migración) tales como la marta (*Martes martes*) (Jedrzejewski et al. 1993b, Zalewski et al. 1995), el zorro (Cederlund & Lindström 1983, Jedrzejewski & Jedrzejewska 1992), el perro mapache (*Nyctereutes procyonoides*) (Viro & Mikkola 1981, Kauhala et al. 1993, Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998), el glotón (Magoun 1987), el oso pardo (Green et al. 1997), el ratonero calzado (*Buteo lagopus*) (Watson 1986), el cuervo *Corvus corax* (Newton et al. 1982, Ratcliffe 1997), el milano real (*Milvus milvus*) (Heredia et al. 1991, Serrano 1999) y varias especies de águila (Applegate et al. 1987, Watson et al. 1992 a, 1993). En estas regiones de clima frío, los cadáveres de ungulados son fundamentales como recurso alimenticio alternativa cuando la presa básica no está disponible (Houston 1998, Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998, Sidorovich et al. 2000). La disponibilidad de cadáveres puede aumentar la densidad de individuos reproductores en especies carroñeras (Angerbjörn et al. 1991, Watson et al. 1992b), mejorar su supervivencia (Tennerfeldt et al. 1994, Helander 1985, Serrano 1999), aumentar el número de crías, así como su supervivencia y potencial reproductivo (Richner 1992, Crabtree & Sheldon 1999), y asegurar una población adulta estable (Terrasse 1985, Brown 1990). El uso de la carroña como alimento suplementario durante periodos de escasez de presas puede tener un impacto considerable en las dinámicas de las poblaciones de predadores y sus presas (DeVault et al. 2003, Roth 2003). Es más, las interacciones tróficas a través del carroñeo facultativo pueden representar “weak links” en las cadenas alimenticias. Estudios recientes sugieren que las weak links son importantes a la hora de proporcionar estabilidad y mejorar la persistencia de la comunidad (McCann et al. 1998, Neutel et al. 2002). Por otra parte, los parches de recursos alimenticios efímeros sostienen una mayor diversidad que otros recursos

(Beaver 1977, Atkinson & Shorrocks 1981, Kouki & Hanski 1995, Woodcock et al. 2002). Por ejemplo, Sikes (1994) muestra como la presencia de cadáveres de ungulados aumentó enormemente la abundancia y la riqueza de especies de escarabajos en el hábitat. Los cadáveres de ungulados también aumentaron la heterogeneidad de las comunidades animales en zonas de pasto (Towne 2000).

En relación a los gremios de carroñeros, Hutchinson (1959) estableció un nuevo enfoque para el conocimiento de la estructura y organización de la comunidad y asumió que el reparto de recursos similares por parte de un grupo de especies es normal en la naturaleza porque “una organización trófica compleja es más estable que una más simple”. Su teoría del nicho y del equilibrio dinámico fue el punto de partida de numerosos estudios sobre la estructura de las comunidades (e.g. Cody & Diamond 1975, Pianka 1980). La ecología clásica de comunidades implica que las comunidades se constituyen a partir de grupos de especies que comparten similitudes, bien ecológicas o filogenéticas. El término “gremio”, definido como “un grupo de especies que aprovechan los mismos tipos de recursos medioambientales de un modo similar”, sin tener en cuenta la posición taxonómica de las especies agrupadas, fue acuñado por Root (1967). Los gremios representan “los pilares básicos” o las unidades fundamentales de las comunidades (Simberloff & Dayan 1991). El concepto de gremio ha sido ampliamente discutido, sobre todo su uso como “grupo funcional” o “ensamble”, así como los tipos de gremios y los criterios de los investigadores para definirlo (Jasick 1981, Simberloff & Dayan 1991, Wilson 1999, Wilson & Roxburgh 2001, Blondel 2003).

La definición de gremio implica que las relaciones entre sus miembros se ven modeladas por la competencia por los recursos limitados. Según Pianka (1980), los gremios representarían “arenas de competición interespecífica intensa”, con fuertes interacciones entre los miembros del gremio, pero más débiles entre miembros de diferentes gremios. Se reconocen dos tipos de competencia: (1) por interferencia o competencia directa, por ejemplo las interacciones agresivas, la predación intragremial, y (2) por explotación o competencia difusa, derivadas de la dependencia compartida de las especies competidoras por un recurso limitado. La competencia es considerada como la fuerza principal que da forma a la estructura de comunidades y gremios (e.g. MacArthur & Levins 1964, MacArthur & Wilson 1967, Shoener 1974, Cody & Diamond 1975). Pero incluso cuando la competencia existe, ésta es extraordinariamente difícil de demostrar, en parte como resultado de una competencia en el pasado (Connell

1980, MacNally 1983, Simberloff & Dylan 1991, Krafjord 2000, Bonesi et al. 2004), y en parte porque primero se tiene que demostrar que el recurso es limitante (Milne 1961). La mayoría de los estudios sobre la estructura de los gremios han probado la existencia de la competencia describiendo el solapamiento de recursos entre los miembros del gremio en varias dimensiones (e.g. Pinka 1973, Jaksic et al. 1981, Marti et al. 1993, Fedriani et al. 1999, 2000). Sin embargo, un índice de solapamiento dado entre dos especies dice poco acerca de la verdadera competencia existente entre ellas. Por otra parte, el solapamiento real del nicho (y la competencia) varía según la disponibilidad de recursos (épocas buenas y malas) y de la densidad de las poblaciones de los consumidores (Wiens 1993, Jaksic et al. 1993, Bonesi et al. 2004), y debe ser también función de la dominancia social (Morse 1974). Estudios recientes muestran que el mutualismo puede fomentar la coexistencia de competidores y reducir o eliminar los efectos de la reducción de los nichos (Bruno et al. 2003, Schmitt & Holbrook 2003). Por lo tanto, la estructura gremial de las comunidades y ensambles puede variar temporalmente (Jaksic 1981) y se debe considerar dinámica (Marti et al. 1993).

Las especies con solapamiento de nichos presentan adaptaciones para maximizar su eficacia en el uso de los recursos y minimizar los conflictos (Braack 1987). Dado que la coexistencia de competidores es posible mediante el reparto de los recursos, cómo se dividen estos recursos es un tópico del gremio. De hecho, el concepto de gremio se refiere originariamente a los mecanismos de recursos compartidos por las especies en un contexto competitivo (Blondel 2003). Los diferentes modos de usar un recurso, – según Schoener (1974) principalmente en relación al alimento, el hábitat y el tiempo –, pueden reducir, aunque no necesariamente eliminar, la competencia. Mecanismos comportamentales, tales como el evitarse, parecen ser componentes importantes en el reparto del nicho entre dominantes y subordinados (Morse 1974). Es más, la competencia interespecífica puede no ser la fuerza gobernante de la estructura gremial; hay otros factores que juegan un papel importante en la determinación de la comunidad (Haila 1982, Feeley 2003), como por ejemplo la variabilidad medioambiental (Wiens 1977), la predación (Connell 1975), el mutualismo competitivo (Levine 1976) y la facilitación (Bruno et al. 2003), factores históricos de colonización (Price & Morin 2004), o incluso el azar (Simberloff 1982). Por otra parte, la competencia intraespecífica es con frecuencia más intensa que la interespecífica en varios órdenes de magnitud (Schroeder & Ronsenzweig 1975). Por lo tanto, es necesario un enfoque multidisciplinar para mejorar el conocimiento de las estructuras gremiales (e.g. Ricklefs

& Schluter 1993). El reparto de recursos del que dependen los gremios es a menudo importante para el funcionamiento del ecosistema (Blondel 2003) y representa uno de los mecanismos estabilizadores de la diversidad de especies (Chesson 2000). Debido a que siempre es ventajoso para cualquiera de las partes en una interacción competitiva evitarse mutuamente siempre que sea posible, se supone que la competencia fomenta el uso de diferentes recursos y, de ahí, que genere diversidad ecológica (Pianka 1976, 1980).

El gremio de carroñeros del Parque Primigenio de Bialowieza fue definido como el grupo de vertebrados que utilizaron cadáveres de ungulados; y el carroñeo, siguiendo a Wilton (1986), como el hecho de alimentarse de cadáveres de cualquier ungulado por parte de vertebrados vivos que no participaron en la captura de ese ungulado. La estructura de los gremios de carroñeros se ha investigado normalmente buscando pruebas de la competencia, siguiendo una aproximación del comportamiento (e.g. Wallace & Temple 1987) o morfológica (e.g. Hertel 1994), o ambas (e.g. Kruuk 1967). En escasas ocasiones un estudio ha incluido información acerca de la división del recurso carroña en varias dimensiones, tales como el hábitat (Lemon 1991) o el tiempo (Magoun 1976). Una tendencia común en los estudios sobre gremios de carroñeros es que las especies que forman el gremio eran definidas a priori por los investigadores (normalmente buitres y otras aves carroñeras). Por lo general, se han excluido los mamíferos carroñeros debido a las dificultades en observarlos y, por lo tanto, recopilar datos suficientes. También resultan a menudo excluidos los carroñeros esporádicos, ya que no se han llevado a cabo estudios sobre carroñeo a largo plazo, incluyendo diferentes estaciones y años. Por último, otra posible limitación en los estudios sobre gremios de carroñeros es el uso generalizado de cadáveres expuestos artificialmente o cebos (con frecuencia abiertos por los investigadores), en lugar de cadáveres “naturales” (e.g. Wallace & Temple 1987). Por último, nunca se ha estudiado a fondo el proceso del carroñeo en la zona templada de Europa.

Las principales hipótesis fueron que los cadáveres de ungulados (1) son un recurso constante y predecible, (2) son un alimento crucial en el invierno para la comunidad de predadores, y (3) son aprovechados diferencialmente por un gremio organizado cuyos miembros poseen adaptaciones para la explotación de los mismos. Los principales objetivos de este estudio fueron reconocer la importancia del carroñeo en los bosques templados, ampliar el conocimiento existente sobre su relevancia en la estructura de la comunidad y, por último, proporcionar información acerca del papel del

carroñeo en el mantenimiento de la diversidad y estabilidad en el ecosistema. Los objetivos específicos fueron determinar:

1. El aporte anual de cadáveres de ungulados provenientes de diferentes orígenes (muertes naturales, caza, predación), y la biomasa anual de carroña de ungulados disponible para los carroñeros;
2. Las especies que utilizan los cadáveres, sobre todo aves y mamíferos, en particular las principales especies carroñeras;
3. Los factores que afectan al uso diferencial de cadáveres por parte de las principales especies de carroñeros;
4. Las tasas de consumo de varios tipos de cadáveres de ungulados por parte de los carroñeros y los factores que las influyen;
5. Las adaptaciones y la eficacia de los carroñeros para localizar cadáveres de ungulados;
6. Las interacciones entre los carroñeros en los cadáveres, la jerarquía dominante y la estructuración del gremio; y
7. Los mecanismos de reparto del recurso y la coexistencia entre los carroñeros.

3. ÁREA DE ESTUDIO

El Bosque Primigenio de Bialowieza (= BPB, aprox. 1450 km²) se encuentra en la frontera entre Polonia y Bielorrusia. Representa el bosque mejor protegido de su tamaño y es un ejemplo típico de los bosques europeos de clima templado (Foto 2). Además de ser grande y estar poco poblado (2-3 personas/km²), BPB está conectado con otras extensiones grandes de bosque (Fig. 1). El estudio se ha llevado a cabo en la parte polaca del bosque (52° 30' -53°N, 23° 30' -24° 15'E, aprox. 600 km²), la cual comprende un área protegida, el Parque Nacional de Bialowieza (100 km²), y el bosque explotado comercialmente (480 km²) (Fig. 2). En la parte explotada, se talan los árboles, se hace reforestación y se permite la caza, y está dividida en tres Distritos Forestales. Se explota comercialmente desde 1915 y el manejo se hace por medio de pequeños claros, zonas selectivas de tala de grandes árboles y zonas de reforestación. El área protegida comprende la Reserva Estricta (47.5 km²) donde no se permite ni la tala de madera ni la caza desde su creación en 1921. En la década de los 70 fue declarada por la UNESCO Reserva del Hombre y de la Biosfera y Patrimonio de la Humanidad. Protege los bosques de mayor valor, la mayoría de los cuales nunca han sido talados (130 años de edad media) y ha sufrido muy poco el impacto humano. En toda la parte polaca del BPB sólo hay cinco carreteras de asfalto con una longitud total de 50 km accesibles a vehículos públicos. El bosque se divide en compartimentos (1066 x 1066) separados por finas líneas que van de S-N y de O-E.

Como muestran los primeros documentos escritos, el BPB fue protegido como cazadero real de los reyes polacos y duques lituanos desde el siglo XV hasta finales del siglo XVIII. Más tarde, bajo la ocupación rusa (siglo XIX), se convirtió en coto de caza de los zares. Durante este periodo, el número de ungulados se incrementó deliberadamente debido a la introducción de especies exóticas, al control de los grandes predadores y a la alimentación suplementaria en invierno. El bosque sufrió el peor deterioro durante el siglo XX. Las dos guerras mundiales tuvieron efectos desastrosos en el BPB: las especies cinegéticas nativas se vieron diezmadas, el bisonte europeo fue exterminado, y comenzó la explotación industrial de madera. En 1945 el bosque fue dividido por la frontera polaco-soviética. Se salvó al bisonte europeo de la extinción y se pusieron en libertad a los primeros individuos en 1952 (Krasinski 1967). Otras especies recobraron su estatus y la densidad de individuos. Desde 1981 las partes polacas y bielorrusas del bosques fueron separadas por una alambrada de 2.5 m de

altura construida por los soviéticos a lo largo de toda la frontera de su estado. Los ungulados ya no pueden atravesar la frontera, aunque se sabe que los linces y los lobos pueden hacerlo.

A pesar del hecho de que el terreno en Bialowieza es bastante llano (135-202 m sobre el nivel del mar) y carece de rasgos fisiográficos espectaculares, el bosque está organizado en tipos distintivos, básicamente el bosque caducifolio, el bosque mixto, el bosque de coníferas y los bosques húmedos en zonas pantanosas. La asociación vegetal más característica es la de robles-tilos-carpes (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Carpinus betulus*), que también incluye arces (*Acer platanoides*) y abetos (*Picea abies*) que crecen en suelos podzólico marrón (Foto 2). Los suelos secos de arena están ocupados por bosques de coníferas y conífero-mixto dominados por pinos (*Pinus silvestris*) y abetos mezclados con robles. Las zonas húmedas de aguas estancadas están ocupadas por el aliso negro (*Alnus glutinosa*). En los alrededores de los pequeños ríos y arroyos del bosque crecen los bosques de alisos y fresnos (*Fraxinus excelsior*), mezclados con olmos (*Ulmus glabra*). Las únicas áreas abiertas dentro del bosque (4% de la parte polaca del bosque) incluyen zonas de juncos (*Phragmites spp.*) en valles de pequeños ríos (0.1-1 km de ancho) y varios claros donde se sitúan pueblos pequeños. Se puede encontrar información detallada acerca de la vegetación en Falinski (1986).

El clima del BPB es de transición entre continental y atlántico, imponiéndose el continental. En la zona de clima templado de Europa, el factor organizador del ambiente es la estacionalidad; se distinguen claramente una marcada estación fría (1 de noviembre– 31 de marzo) y una cálida (1 de abril – 31 de octubre). Las temperaturas medias de los meses de enero y julio durante el periodo de estudio (inviernos 1997/98-2001/02) fueron de -1.4°C y 19.7°C, respectivamente. La temperatura mínima diaria registrada fue de -21°C y la máxima fue de 29°C. La media de las precipitaciones anuales ascendió a 578 mm. La cobertura de nieve persistió de 60 a 96 días, una media de 74 días, y la máxima profundidad alcanzada comprendía entre los 13-37 cm.

4. LA COMUNIDAD ANIMAL: UNGULADOS, GRANDES PREDADORES Y CARROÑEROS.

La comunidad de ungulados del BPB comprende cinco especies: el bisonte europeo, el alce, el ciervo, el corzo y el jabalí. Solamente el bisonte europeo es una especie protegida, y su población se mantiene estable (250-300 individuos en la parte polaca) debido a la caza selectiva de animales. Los cadáveres de algunos bisontes sacrificados que no son adecuados para el consumo humano, suelen ser expuestos deliberadamente por los guardas forestales para que los consuman los carroñeros, normalmente en claros dentro del bosque y a menudo en la marisma de Czerlon (Fig. 2). Las otras cuatro especies se cazan en la zona explotada pero no en el Parque Nacional. Los ungulados más abundantes son los que más se cazan: el ciervo, el corzo y el jabalí. El alce es tan escaso (menos de 20 individuos en todo el área de estudio) que ya no se caza. En los siglos XIX y XX en el BPB, la densidad de ungulados en el invierno varió de < 2 individuos/km² debido a la sobreexplotación, a más de 14 individuos/km² debido a la sobreprotección (Jedrzejewska et al. 1997). Por lo general, la densidad de ungulados es mucho más alta en el Parque Nacional (Jedrzejewska et al. 1994). A principio de los 90, la administración forestal inició una intensa campaña para reducir el número de ungulados para, así, “proteger” las repoblaciones forestales, y la densidad de ungulados disminuyó 2-3 veces (Jedrzejewski et al. 2000). Durante el periodo de estudio, la densidad de las tres principales especies de ungulados fue de 6.2 individuos/km² en invierno (Jedrzejewski et al. 2002). La densidad media en el invierno de cada especie entre 1997/98 y 1999/00 se obtuvo a partir de los censos llevados a cabo al final del invierno por parte de la Administración Forestal y del Parque Nacional (para más detalles ver Jedrzejewska et al. 1994, 1997) (Tabla 1).

El gremio de los grandes predadores, que se empobreció en el siglo XIX debido a la exterminación del oso pardo, comprende actualmente al lobo y al lince. Durante los últimos 150 años, el número de predadores se ha visto sujeto a diferentes cambios incluyendo exterminaciones temporales debido al control de los mismos. El número de lince ha permanecido relativamente estable desde 1970, al igual que la de lobos desde 1980 (Jedrzejewska et al. 1996, Jedrzejewski et al. 1996). Se les ha protegido en la parte polaca desde 1989. De 1996 a 1999, durante un estudio de radioseguimiento, el recuento en el invierno fue de tres a cuatro manadas de lobos con un total de 15 a 18 individuos en el área estudiada (media de 4.4 lobos por manada) (Jedrzejewski et al. 2002). Un estudio previo en la década de los 90 mostró que el

territorio típico de los lobos cubría de 100 a 300 km² y la densidad era de 2-2.6 lobos/100 km² (Okarma et al. 1998). La cifra de lobos permaneció bastante estable durante el periodo de estudio (W. Jedrzejewski com. pers.). De 1991 a 1996, la densidad del lince adultos fue de una media de 2.9 lince/100 km² (Okarma et al. 1997). El territorio de los lince cubría de 50 a 170 km² dependiendo del sexo y de la edad y de la época del año (Schmidt et al. 1997). Sus números también se mantuvieron estables durante el periodo de estudio llegando a 20 individuos en el bosque (K. Schmidt com. Pers.). La Tabla 1 resume la densidad media de ungulados, grandes predadores y carroñeros.

La comunidad animal del BPB es muy rica. Se encontraron cuarenta especies de rapaces y carnívoros durante el siglo XX; 29 durante la última década, los cuales ocupan hábitats naturales. De estos, sólo 17 especies están presentes en invierno. Estudios anteriores basados en el análisis de las dietas, el rastreo en la nieve y observaciones indicaron que 14 especies de predadores carroñeaban cadáveres de ungulados (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). La Tabla 1 incluye la densidad de las principales especies de carroñeros (excluyendo carroñeros esporádicos) recogida durante el presente estudio. No todas las especies carroñeras son residentes durante todo el año o pueden ser potencialmente carroñeros durante el año entero. Los tejones y perros mapaches tienen largos periodos de inactividad en el invierno. Parte de la población de ratoneros emigra durante el invierno, mientras que el pigargo habita el bosque exclusivamente en invierno. Las cornejas cenicientas no son comunes y crían muy irregularmente. Se puede encontrar más información acerca de la comunidad de vertebrados en Jedrzejewska & Jedrzejewski (1998).

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 BÚSQUEDA Y REGISTRO DE CADÁVERES

El trabajo de campo se llevó a cabo entre el invierno de 1997/98 y el invierno de 2001/02 (desde diciembre 1997 hasta abril 2002). La información acerca de los cadáveres de ungulados se obtuvo de diferentes fuentes. El presente estudio se realizó en colaboración con un proyecto de investigación sobre la tasa de predación de lobos en el BPB durante 1996-1999 (Jedrzejewski et al. 2002). Las sesiones continuas de radioseguimiento, combinadas con el rastreo en la nieve y la búsqueda de presas proporcionaron muchas de las presas de lobos, así como animales que los lobos carroñearon. Además, con la ayuda de voluntarios, dirigí rastreos independientes de lince y lobos en la nieve para así encontrar sus presas. Información acerca de los animales muertos, presas o posibles localizaciones de cadáveres fue facilitada a través del personal forestal, cazadores, gente local y personal científico, quienes encontraron los cadáveres durante el trabajo de campo u otra actividad en el bosque. A veces, utilicé la ayuda de mi perra adiestrada para la búsqueda de cadáveres, sobre todo en el periodo en el que no había nieve. Se obtuvieron también algunos cadáveres de animales abatidos por cazadores.

Se registraron durante el periodo de estudio un total de 203 cadáveres de ungulados y 21 de no-ungulados. Cuando se localizaba un cadáver, se tomaba nota de la especie, sexo y edad y se determinaba la causa de la muerte y la fecha estimada de la misma (a veces incluso la hora) con una precisión razonable. También se anotaba la localización exacta y la descripción del estado del cadáver y de las partes consumidas.

5.2. SEGUIMIENTO DE CADÁVERES

Se hizo el seguimiento de un total de 214 cadáveres frescos (193 ungulados y 21 no-ungulados) en inspecciones sistemáticas (N= 1784) durante el periodo de estudio (Fig. 3). La muestra incluía cuerpos enteros de ungulados: 17 bisontes, 3 alces, 75 ciervos, 7 corzos y 42 jabalíes (Fig. 4, Tabla 2). Se controlaron 47 cadáveres en la estación cálida (1 abril- 31 octubre) y 168 en la estación fría (1 noviembre- 31 marzo). Durante cada inspección registré las especies de aves y mamíferos que habían visitado los cadáveres basándome en observaciones directas, huellas en la nieve y otras señales (heces, excrementos, plumas, letrinas y señales acústicas). Se consideró que una especie había estado presente si se la había visto o si había alguna señal de ella en los cadáveres.

Durante cada visita, se recolectaban todos los excrementos y señales de los carroñeros y se barría sobre la superficie de la nieve para limpiar las huellas. En los periodos sin nieve, se araba el suelo alrededor del cadáver y se esparcía alrededor de ellos arena, fango y excrementos de bisontes para obtener huellas de los carroñeros. Cuando era posible, se registró el número de individuos contando las aves observados o, en el caso de los mamíferos, se estimó aproximadamente mediante huellas y rastros en la nieve. Sin embargo, en la mayoría de los casos, no fue posible determinar exactamente si las huellas y rastros de los mamíferos correspondieron a individuos diferentes o al mismo que visitó el cadáver repetidamente.

Si el estado del cadáver había cambiado desde la inspección anterior se pesaba con la ayuda de un trípode, cadenas, y una balanza. Se utilizaron varios tipos de balanza (hasta 10, 25, 100 y 250 kg), todas con precisión de hasta un kilo. Se pesaron todos los cadáveres menos los de bisonte, cuyo peso se tomó al final del seguimiento. Los cadáveres se limpiaron de nieve antes de pesarlos. Cuando había cadáveres desarticulados, las partes que faltaban se buscaban en los alrededores y se pesaban también. Se estimaba visualmente la proporción del cadáver consumida por los carroñeros y se describía con detalle la utilización del cadáver. Durante la inspección, se tomaban fotos del cadáver para documentar el proceso de explotación. El seguimiento terminaba sólo cuando quedaban huesos limpios de carne.

De media, cada cadáver se inspeccionó 8 veces con un máximo de 47 inspecciones a los cadáveres de larga duración y un mínimo de 1 a los que eran rápidamente consumidos. El intervalo medio de tiempo entre visitas consecutivas fue de 4.6 días ($DE \pm 7.9$). Los cadáveres se inspeccionaban con más frecuencia en las primeras fases de utilización (diariamente o cada dos días) mientras que las visitas a los cadáveres viejos se repetían a intervalos mayores de tiempos. Se intentó hacer lo más corto posible el tiempo de inspección para minimizar las posibles molestias. Todas las inspecciones tuvieron lugar en 607 días diferentes. Los datos climatológicos se obtuvieron de la estación meteorológica de Bialowieza e incluían la temperatura media diaria ($^{\circ}C$), la cubierta media de nieve (cm) y las precipitaciones diarias (mm).

5.3. ESTIMACIÓN DEL APORTE DE CADÁVERES DE UNGULADOS

5.3.1. Censos de cadáveres en parcelas

Los censos de los cadáveres de ungulados se llevaron a cabo una vez al año en 1998, 1999 y 2000 en 15 parcelas de muestreo, cada una con un tamaño de 0.53 km² (500m x 1066 m), tomando las coordenadas del parque como referencia. El área total muestreada cada año fue de alrededor de 8 km² (1.4% del área total del bosque). El estudio se llevó a cabo a principios de abril, después del pico de mortalidad de ungulados en el invierno, y cuando la visibilidad era buena, la vegetación sólo acababa de comenzar a crecer y la nieve se había derretido. Las parcelas estaban separadas espacialmente e incluían todo tipo de hábitats (Fig.2). Durante el censo, cinco personas, alineadas y con 25 m de separación, anduvieron en la misma dirección y buscaron restos de cadáveres en una distancia de 12.5 m a cada lado. Cada observador mantenía el contacto visual con sus vecinos más cercanos (se usaron chalecos reflectantes) mientras que andaban lentamente en paralelo los unos a los otros. Cada parcela estaba dividida en 4 áreas adyacentes (125m x 1066m) rastreadas, cada una, por una fila de observadores. En muestrear cada parcela se tardaban unas 4 horas. Se anduvieron un total de 21.3 km en cada parcela para buscar cadáveres lo que hacía un total de 320 km andados cada año en todas las parcelas. Cuando se encontraba cualquier indicio de la presencia de un cadáver, la fila se paraba, los observadores marcaban su posición y se llevaba a cabo una búsqueda más detallada en los alrededores para conseguir tantos restos como fuera posible.

Se registraban la especie, la edad, el sexo (cuando era posible), los restos encontrados y la posición del cadáver encontrado dentro de la parcela. Se estimaban la especie y el sexo basándose en los restos de pelo y en rasgos anatómicos mientras que la edad se estimaba en relación al uso de los dientes de la mandíbula inferior (Lochman 1987). Cuando no se encontraba la mandíbula se utilizaban otras características anatómicas para determinar si era un individuo joven o un adulto. La causa de la muerte no se anotaba ya que sólo se podía determinar con fiabilidad en animales recientemente muertos. Sólo los cadáveres de ungulados que llevaban menos de un año en el bosque, es decir, ungulados que murieron entre el muestreo actual y el muestreo del año anterior, se tuvieron en cuenta para estimar la abundancia anual de cadáveres. A menos que hubiera pruebas claras que indicaran lo contrario, se consideraba que todos los

restos encontrados de una especie de ungulado (incluso los esparcidos alrededor) pertenecían al mismo individuo y se contaba como un solo cadáver.

Para comprobar la precisión del método, llevé a cabo seis censos en lugares donde yo (pero no el resto de observadores) conocía la localización de un cadáver que llevaba menos de un año en el campo. Todos los cadáveres fueron detectados por los observadores en las pruebas. Los cadáveres incluidos en los censos incluían las presas de lobo y linco, animales muertos por enfermedad o malnutrición, animales abatidos y abandonados y animales heridos por disparos, pero no animales cazados, cuyos cuerpos se sacaban normalmente del bosque. Los datos de densidad de cadáveres obtenidos en los censos representaban el número mínimo de cadáveres de ungulados. La distribución de cadáveres de ungulados se investigó usando el índice de dispersión y el coeficiente estandarizado de dispersión de Morisita (Krebs 1989).

La información acerca de la estructura de la edad y las especies de árboles en las 15 parcelas de muestreo se obtuvo de las oficinas centrales del Parque Nacional de Bialowieza y de los Distritos Forestales locales (datos tomados del Inventario Forestal y del Plan de Gestión redactados en 1991). La composición de las especies arbóreas de las parcelas (8 km²), mostrada como porcentaje del área total cubierta por bosque dominado por una especie dada, fue estadísticamente similar a la del bosque entero (572 km²) (test G, $G = 3$, $df = 7$, $p > 0.75$). Por lo tanto, se puede considerar que las parcelas son representativas de todo el bosque (Fig.5). Para investigar la posible influencia de las diferentes características del hábitat en la abundancia de cadáveres de ungulados se llevaron a cabo varios análisis de regresión múltiple. Se examinaron las relaciones significativas entre las variables indicativas de la abundancia de cadáveres (número de cadáveres de ungulados, de ciervos y de jabalíes encontrados en cada parcela durante el muestreo de 3 años; la biomasa media de ungulados muertos por parcela) y variables independientes indicativas de algunas características del bosque (% del área de la parcela cubierta por bosque de roble-tilo-carpe, de coníferas, caducifolio, % bosques de más de 100 y 120 años, y edad media del bosque de la parcela). Para estos análisis, se calcularon la edad y la composición de las especies de árboles en cada parcela para todos los grupos. Se utilizaron las transformaciones del arcoseno y de la raíz cuadrada.

5.3.2. Estimación de la biomasa de ungulados disponible para los carroñeros

Los datos de la densidad de la comunidad viva de ungulados se obtuvieron de los censos llevados a cabo (para la explicación del método ver Jedrzejewska et al. 1994) cada año en la parte comercial del bosque y cada dos años en el Parque Nacional (Kossak 1998, 1999, 2000, Jedrzejewska et al. 2001). El personal forestal proporcionó los datos sobre la edad y el sexo de 371 ungulados que se encontraron muertos en el periodo de 1997/98-2001/02, incluyendo 271 ciervos, 46 corzos y 54 jabalíes, para la comparación con la estructura de edad/sexo de la población viva de ungulados (Okarma et al. 1995, Kossak 1998, 1999, 2000). La biomasa de los ungulados muertos se calculó utilizando la media de las masas corporales que se detallan en la Tabla 3. La masa corporal aplicada a los cadáveres de ungulados cuya edad y/o sexo no pudo ser estimada se estimó mediante el peso medio correspondiente a la estructura de la población viva. (Okarma et al. 1995, Kossak 1998, 1999, 2000). Fui capaz de determinar la causa de la muerte en 199 de los 203 cadáveres de ungulados entre los inviernos de 1997/98-2001/02. Entre los animales cazados se incluían tanto las vísceras desechadas (N=55) como los cadáveres enteros abandonados por los cazadores (N=24). El suministro anual de cadáveres de cada especie de ungulados se calculó en base a la densidad de cadáveres (datos de los muestreos de parcelas) y a la contribución de los principales factores de mortalidad, tanto por causa natural como debidos al hombre, para cada especie de ungulados. Estos factores principales de mortalidad (predación por lobos y lince, muertes por enfermedad/inanición y caza) constituyeron los suministradores más importantes de cadáveres. La caza proporcionó cuerpos enteros (por lo tanto contabilizados durante los censos de cadáveres) sólo en los casos de animales heridos y cadáveres abandonados de animales abatidos. Sólo se incluyeron estos tipos de cadáveres en la estimación del suministro anual de cadáveres procedentes de actividades cinegéticas.

La biomasa disponible para los carroñeros de una presa de lobo o lince se calculó utilizando la masa corporal media de la presa y el consumo medio (%) por parte de los predadores para cada especie de ungulado según Jedrzejewski et al. (2000, 2002) para presas de lobos y según Okarma et al. (1997) para presas de lince. La masa corporal media del ciervo y del corzo cazados por lince se calculó a partir de la estructura de sexo/edad de la muestra de ciervo o corzo predados (Okarma et al. 1997) y de la masa corporal media mostrada en la Tabla 3. La biomasa abandonada a los

carroñeros procedente de los ungulados muertos por enfermedad/hambre y caza se consideró igual a las masas corporales en la Tabla 2.

Los cazadores normalmente desechaban las vísceras y destripaban a los animales. Las oficinas centrales de los Distritos Forestales proporcionaron información sobre las cuotas anuales de caza para el ciervo, el corzo y el jabalí. Las cifras de bisontes sacrificados y muertos fueron facilitadas amablemente desde el proyecto de seguimiento del bisonte por Dr. Malgorzata Krasinska (Instituto de Investigación del Mamíferos) y por Dr. Zbigniew Krasinski (Parque Nacional de Bialowieza). El aporte de carroña procedente de las vísceras de ungulados se calculó para cada especie de ungulado a partir del número de animales cazados cada año y el peso medio de sus vísceras (promediado según la edad y el sexo de los cupos de caza). Como los carroñeros no consumen normalmente el contenido del estómago y de los intestinos, su peso se sustrajo del total del peso de las vísceras. El contenido del estómago y de los intestinos representó aproximadamente el 56% del peso total fresco (datos propios obtenidos de un ciervo macho adulto y de un jabalí hembra de 3 años). Para cada especie, el peso de las vísceras y órganos internos se calculó para adultos y jóvenes, a veces también en machos y hembras, siguiendo estudios anteriores (Tabla 4). Para obtener el peso total de los restos desechados para cada edad y sexo, añadí la mitad del peso de los órganos internos al peso del estómago y de los intestinos sin el contenido del rumen (ya que los cazadores abandonaban al azar todos o partes de los órganos en el bosque). Los órganos internos del corzo y del bisonte nunca se desechaban, así que no se añadieron al peso. El peso medio de los sobrantes desechados se calculaba entonces según la estructura de la cuota de caza (Tabla 4). La pequeña población de alce no se cazó durante 1997/98-2001/02.

5.4. FRECUENCIA DE UTILIZACIÓN DEL CADÁVER Y FACTORES RELACIONADOS

5.4.1. Identificación de los carroñeros en los cadáveres e índices de su frecuencia de carroñeo

Se emplearon dos medidas para caracterizar el uso por parte de cada especie de carroñero de los 214 cadáveres observados: (1) el porcentaje de cadáveres visitados por una especie dada de carroñero, y (2) la *frecuencia de carroñeo*, es decir el porcentaje de

inspecciones realizadas en cada cadáver en la que la especie de carroñero fue registrada. Esto reflejó con qué frecuencia la especie utilizó el cadáver en relación al periodo de tiempo que el cadáver estuvo potencialmente disponible (medido indirectamente por el número de inspecciones realizadas por el observador), es decir durante el periodo completo de explotación del cadáver. La *frecuencia media de carroñeo* fue la media para todos los cadáveres. Para cada cadáver, se contó el *número total de especies carroñeras* registradas, así como la *actividad carroñera total*, definida como la suma de las frecuencias de carroñeo de todas las especies registradas. Ambas medidas incluyeron a las especies carroñeras no identificadas.

Las visitas de los dos grandes predadores, el lobo y el lince, a sus propias presas se excluyeron de los cálculos. En el caso del tejón, el cual está inactivo en invierno, y del pigargo, el cual está ausente en la estación cálida del área de estudio, las frecuencias de carroñeo se calcularon adicionalmente para el periodo de actividad/presencia de dichas especies en el BPB. El periodo en el cual el pigargo podía carroñear potencialmente iba desde el 1 de noviembre al 31 de marzo, ya que la primera y la última fecha que se registraron en el área de estudio fueron el 7 de noviembre de 1998 y el 16 de marzo de 1999 respectivamente. La hibernación de los tejones dura, de media, desde el 15 de noviembre al 15 de febrero (Kowalczyk 2001). Sin embargo, para hacer posible la comparación con las otras especies carroñeras, se utilizaron en el análisis la proporción de cadáveres encontrados y la frecuencia de carroñeo de ambas especies durante todo el año. Las musarañas y los ratones se incluyeron en la categoría “Micromamíferos” ya que sus señales (huellas y heces) no podían ser identificadas normalmente con precisión. La categoría “Pequeños passeriformes” corresponde principalmente a páridos, pero también otros pequeños passeriformes que se alimentan de larvas en los cadáveres.

5.4.2 Tipos de cadáveres

Los cadáveres observados se dividieron en 6 categorías según su origen (Tabla 2, Foto 3). Las *presas de lobo y lince* se refieren a presas frescas de ambos predadores y consisten frecuentemente en restos. Los *ungulados muertos* incluyen animales que habían muerto por enfermedad, inanición o frío. En el comienzo del proceso, eran siempre cadáveres intactos que estaban de algún modo ocultos. *Cazados y otros* incluía, sobre todo, animales cazados y sacrificados los cuales se exponían más tarde, así como

heridos, cazados furtivamente, atropellados, ahogados, matados por perros y después abandonados, ungulados domésticos muertos y después expuestos, y de muerte desconocida. Al igual que los animales muertos, eran cadáveres completos pero normalmente los cuerpos no estaban intactos, es decir la cabeza, la piel, las vísceras y/o algunas otras partes estaban ya abiertas a los carroñeros. Con frecuencia se exponían en áreas abiertas frecuentadas por cazadores. Los restos de animales de caza o sacrificados que consistían, sobre todo, en intestinos, vísceras, pero también otros restos tales como piel, pezuñas y huesos, fueron clasificados como *vísceras de ungulados*. A diferencia de las categorías anteriores, que tienen en cuenta la carroña de ungulados, *no-ungulados* se refiere, sobre todo, a carnívoros muertos. Incluía 7 perros mapaches, 6 zorros, 4 perros domésticos, 1 tejón, 1 lobo, 1 liebre y un pollo doméstico (Tabla 2).

Para investigar las preferencias de los carroñeros en relación con el origen de los cadáveres y con las especies, se calculó el índice de selectividad de Ivlev (D), modificado por Jacobs (1974), de la siguiente manera:

$$D = \frac{(r - p)}{(r + p - 2rp)} \quad (1)$$

donde r es la proporción (fracción) de una categoría dada de cadáver respecto al número total de visitas a los cadáveres por parte de la especie carroñera en cuestión, y p es la proporción de esa categoría de cadáver dentro del número total de inspecciones realizadas a los cadáveres. Para comprobar las preferencias de los carroñeros con respecto a las especies de ungulados sólo se tuvieron en cuenta a los cadáveres de ungulados más abundantes (ciervo, jabalí y bisonte).

El test G para la homogeneidad de porcentajes se utilizó para examinar las diferencias entre las categorías de cadáveres en cuanto a la proporción de los cadáveres carroñeados y a la frecuencia de carroñeo de los principales carroñeros. Se examinaron las diferencias en el número total de especies carroñeras que visitaron varios tipos de cadáveres mediante los tests de Kruskal-Wallis y U de Mann-Whitney.

5.4.3. Utilización estacional de los cadáveres

Para investigar la variación estacional en el uso de los cadáveres por parte de las principales especies de carroñeros, los datos de todas las inspecciones de cadáveres (N=1784) se dividieron en periodos bimestrales: octubre-noviembre (N=255

inspecciones), diciembre-enero (N=557), febrero-marzo (N=671), abril-mayo (N=176), junio-julio (N=42) y agosto-septiembre (N=83). La frecuencia de carroñeo de una especie durante cada periodo se presentó como el porcentaje de inspecciones positivas, es decir, la proporción de inspecciones en las que se registró una especie dada de carroñero respecto al número total de inspecciones a cadáveres realizadas en ese periodo bimestral. Se siguió el mismo procedimiento para investigar la variación temporal en el número medio de cuervos observados en los cadáveres y en el número medio de especies carroñeras que los visitaron, así como para comparar la frecuencia de carroñeo de las principales especies durante la estación fría (N=1391 inspecciones) versus la estación cálida (N=393). Los datos obtenidos en las inspecciones entre el 1 de noviembre y el 31 de marzo se incluyeron en la estación fría y los obtenidos entre el 1 de abril y el 31 de octubre en la estación cálida. Se utilizaron el test G para la homogeneidad de porcentajes y la ANOVA para examinar las diferencias entre los periodos o estaciones en las frecuencias de carroñeo y en el número de cuervos y especies carroñeras, respectivamente.

La variación temporal en la frecuencia de carroñeo de las especies y en el número de especies carroñeras a lo largo del proceso de explotación de los cadáveres se representó gráficamente. La fecha de la muerte del animal o la exposición del cadáver se consideró como el día-cadáver 0. A cada inspección se le asignó un número de día-cadáver coincidiendo con el número de días transcurridos desde la muerte/exposición. Para cada especie carroñera, se agruparon los datos (presencia/ausencia) de las inspecciones pertenecientes al mismo día-cadáver y la frecuencia de carroñeo se calculó (como porcentaje de inspecciones positivas) para cada día-cadáver. Se siguió el mismo procedimiento para mostrar la variación en la frecuencia de carroñeo en los diferentes tipos de cadáveres (ungulados muertos, cazados y otros y presas de lobos) a lo largo del proceso de explotación. Como los cadáveres de larga duración no fueron numerosos, los para los días-cadáver mayores de 50, los datos de los días-cadáver fueron agrupados, así como la frecuencia de carroñeo calculada para ese intervalo de tiempo. Para mostrar el patrón temporal más probable de utilización del cadáver, los datos del diagrama de puntos (frecuencia de carroñeo en relación al día-cadáver) se calcularon mediante el método de la Distancia Mínima Cuadrada usando el programa Statistica 6.0.

Los cadáveres se dividieron en 5 categorías según su *tiempo de utilización*: hasta 15 días (N=86 cadáveres), 1 mes (N=36), 2 meses (N=39), 3 meses (N=29) y hasta más de 3 meses (N=24). El tiempo de utilización del cadáver corresponde al

periodo entre la muerte del animal o la exposición del cadáver y la fecha de la última inspección realizada. El número de especies carroñeras registradas y la actividad total de carroñeo se compararon entre las categorías de cadáveres mediante el test de Kruskal-Wallis y la ANOVA de una vía, respectivamente.

5.4.4. Influencia de las condiciones meteorológicas

Para cada inspección, la ausencia/presencia de los principales carroñeros se hizo corresponder con un valor de la temperatura media diaria (°C), la cubierta de nieve (cm) y las precipitaciones (mm). Para mostrar gráficamente la variación en la frecuencia de carroñeo bajo diferentes condiciones meteorológicas, se agruparon los datos de las inspecciones en varias categorías de cubierta de nieve, temperatura, y precipitación. En 154 inspecciones los cadáveres estaban completamente cubiertos por la nieve. Calculé la frecuencia de carroñeo de los principales carroñeros en esos días y en el resto de las inspecciones. El número de las especies carroñeras que visitaron un cadáver se correlacionó (Coeficiente de Spearman) con los valores medios de las variables climáticas (todas las inspecciones juntas). Las diferencias significativas de estas variables en relación con el número de especies se examinaron mediante el test de Kruskal-Wallis.

Usé modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) para evaluar los efectos de las condiciones meteorológicas y del porcentaje del cadáver consumido en la presencia de una especie carroñera dada en el cadáver (McCullagh & Nelder 1989). Los GLMMs son una extensión de los modelos lineales generalizados GLMS que permiten modelar la covarianza de los efectos aleatorios. Como se llevaron a cabo varias inspecciones para cada cadáver, el cadáver se consideró como un factor aleatorio en el GLMM. Así se controlaron los efectos potencialmente importantes del cadáver en sí sobre la presencia de un carroñero dado. Se realizaron análisis para cada especie carroñera y se consideraron sólo los cadáveres visitados al menos una vez por la especie en cuestión. Esto evitó la inclusión de cadáveres no disponibles para las especies debido a su localización, a la época del año, etc. La presencia de cada especie carroñera en un cadáver se ajustó usando errores binomiales y la función logit, como función de la porción de cadáver consumido (reescalado desde 0 a 9), de la temperatura media diaria, de la cubierta de nieve, y de la precipitación (efectos fijos). El análisis estadístico se

llevó a cabo usando el macro GLIMMIX para la versión 8.02 del programa SAS System.

5.4.5. Análisis del hábitat

El hábitat donde se localizaron los cadáveres se dividió en bosque y áreas abiertas. Se calculó el índice de selectividad de Ivlev para cada carroñero principal como en la Expresión (1), donde r fue la proporción (fracción) de cadáveres en cada tipo de hábitat respecto al número total de cadáveres visitados por una especie carroñera dada y p es la proporción de cadáveres en cada tipo de hábitat respecto al número total de cadáveres controlados.

Se llevó a cabo un análisis detallado de las localizaciones de los 103 cadáveres. Se excluyeron las localizaciones de cadáveres no-ungulados ya que, por lo general, los carnívoros los evitan. Al seleccionar las localizaciones de cadáveres para los análisis del hábitat, intenté obtener una muestra representativa de todos los tipos de hábitat y de la estructura del bosque. Para evitar perturbar a los carroñeros en el proceso de utilización del cadáver, el trabajo de campo se llevó a cabo 1-3 años después del seguimiento del cadáver y aproximadamente en la misma fecha en la que se realizó el control. Las localizaciones de los cadáveres se marcaron en un mapa y las distancias se midieron con la versión 5.5 del programa MapInfo. Identifiqué cinco variables que representaban el paisaje en el cual se localizaron los cadáveres (Tabla 5). Se consideró que el macrohábitat afectó al carroñeo a través de las especies especialistas en hábitat. Se distinguieron cinco tipos de macrohábitats, usando el mapa del BPB de vegetación de Kwiatkowski (1994) como referencia: (1) bosque de roble-tilo-carpe, (2) bosque mixto, (3) bosque de coníferas, (4) bosques de alisos y galería, y (5) valles, prados y claros. Se supuso que la proximidad de los cadáveres a carreteras y pueblos beneficiaría a las especies relacionadas con el hombre y disuadiría a aquellas más sensibles a la presencia humana. La distancia de los cadáveres al agua debió afectar al carroñeo por especies relacionadas con medios húmedos (e.g. el perro mapache). La proximidad al borde del bosque o de áreas abiertas pudo influir a que las especies carroñeras que evitaron cualquiera de esos hábitats.

Las variables que representan los atributos locales (Tabla 5) se midieron en parcelas circulares (11.3 m de radio) de 0.04-ha (400 m²) centradas en las localizaciones iniciales de los cadáveres (la mayoría de los cadáveres fueron posteriormente

arrastrados por los carroñeros). La cobertura arbórea, que afecta principalmente a las aves carroñeras, se midió con un densiómetro casero en las 4 direcciones del emplazamiento del cadáver. El promedio de DAP de los árboles (diámetro a la altura del pecho) se tomó como medida indirecta de la edad del bosque; se asignó el valor cero a las localizaciones con árboles muy jóvenes ($DBH < 10$ cm) y áreas abiertas. El grado de cobertura de arbusto y la proporción de arbustos de coníferas, normalmente matorral de abeto, proporciona refugio y protección a los mamíferos carroñeros de tamaño medio. Finalmente, la distancia desde el cadáver al árbol más cercano es importante para las especies que escapan a los árboles, tales como la marta.

Una primera comparación univariante entre los cadáveres con y sin una especie dada de carroñero presente se realizó utilizando el test U de Mann-Whitney y, para la variable categórica de “Macrohábitat”, el test G. Se realizó también un análisis de regresión logística para examinar el efecto de las variables del hábitat sobre la presencia de las especies carroñeras en los cadáveres. El análisis de regresión logística investiga la relación entre una variable dependiente binaria (ausencia/presencia de una especie carroñera) y variables explicativas (características del hábitat). La bondad de ajuste se evaluó usando el método de máxima verosimilitud $-2 \log$, el cual tiene una distribución chi-cuadrado bajo una hipótesis nula, y siguiendo con precisión la tabla de clasificación. La capacidad predictiva del modelo se confirmó a través de la asociación de las probabilidades esperadas y las respuestas observadas. Para cada especie carroñera, se realizaron dos regresiones logísticas utilizando el SPSS 10, para una escala local y de paisaje. El uso de un cadáver por una especie dada puede estar afectado por las características del hábitat en sólo una escala, en ambas o en ninguna. La variable categórica “Macrohábitat” se reescaló en 4 variables, representando cada una un tipo de hábitat, y tomando como referencia la última categoría (valles, prados y claros).

5.4.6 Gremios de carroñeros

Para investigar la estructura del gremio de carroñeros se realizó un análisis de clusters de los principales carroñeros (con la excepción de los perros callejeros). Se construyó una matriz de similaridad con las variables que parecían ser las más importantes en la selección de cadáveres por parte de los carroñeros. Se incluyó la frecuencia de carroñeo y la proporción de cadáveres visitados por los principales carroñeros en las presas de lobos, presas de lince, animales muertos, cadáveres de verano, cadáveres de invierno,

cadáveres localizados en el bosque y cadáveres localizados en las áreas abiertas. El tipo de agrupamiento que se llevó a cabo se hizo por el método unweighted pair-group methods with arithmetic average (UPGMA) en SPSS 10. La medida de disimilaridad usada fue el chi-cuadrado, apropiado para los datos de conteo y frecuencia. Como todas las variables se expresaron en las mismas unidades (%), sus valores no se estandarizaron. Se construyó un primer dendograma utilizando la proporción de cadáveres visitados de varios tipos y un segundo con la frecuencia de carroñeo. El valor mínimo para determinar la identificación del gremio fue fijado en 0.50. Este valor de probabilidad ha sido tomado con frecuencia como umbral en los estudios de estructuración de gremios (e.g. Jaksic & Delibes 1993, Marti et al. 1993).

5.5. CONSUMO DE CADÁVERES

5.5.1. Biomasa del cadáver consumida por los carroñeros

La biomasa del cadáver consumida por los carroñeros (entre las inspecciones consecutivas y el total) se calculó en base a las pérdidas de peso de los cadáveres medidas entre las inspecciones. Cuando algún cadáver no se pudo pesar (e.g. cadáveres de bisonte), la biomasa consumida se calculó a partir de la estimación visual de la proporción consumida, de la masa corporal inicial estimada para la correspondiente edad/sexo de las especies de ungulados, y fotografías documentales. Las masas corporales para las distintas clases de edad/sexo de las especies de ungulados se tomaron de las fuentes listadas en la Tabla 3 y de Szulc et al. (1971), Bobek et al. (1992), Jedrzejewski et al. (2002), W. Jedrzejewski (datos no publicados) y datos propios. Aunque algunos carroñeros (arrendajos, jabalíes) comían a veces parte de los contenidos del rumen, la mayoría quedaba sin consumir. Por lo tanto, el contenido del peso del rumen (calculado a partir de las fuentes anteriores, Tablas 3 y 4, y datos propios) se sustrajo, en los casos necesarios, de la biomasa del cadáver consumida. También se hicieron correcciones en el caso de las partes (con una porción importante no comestible, e.g. patas) arrastradas por los carroñeros durante el proceso de explotación del cadáver y que no se encontraron posteriormente. El peso de esas partes no comestibles del esqueleto que habían desaparecido se consideró como el peso final de las partes y restos similares pertenecientes al mismo cadáver o a otro cadáver de la misma edad/sexo de la misma especie de ungulado en la fase final de consumo.

La *biomasa del cadáver disponible* para los carroñeros era la diferencia entre el peso inicial y final del cadáver. Cuando era necesario, se corrigió el peso final del cadáver para el contenido del rumen y las partes desaparecidas. Se consideraron como peso y estado inicial del cadáver aquellos en el momento de la muerte, de la exposición, o después de haber sido cazado, consumido y abandonado (temporal o definitivamente) por lobos y linceos. En el caso de las presas de los depredadores, consideré el peso como el registrado al encontrarlas o en la primera inspección. Aunque todas las presas incluidas en el análisis eran frescas, no fue posible afirmar con total seguridad qué porción de la presa fue consumida por el predador y por el carroñero en el periodo anterior al descubrimiento de la presa por parte del observador. Por razones similares, el estado del cadáver tomado como inicial era el registrado en el momento del descubrimiento. La biomasa del cadáver consumida entre inspecciones consecutivas se calculó de la misma manera. Fue imposible diferenciar la biomasa consumida por los carroñeros y por los predadores en las visitas posteriores de éstos últimos a sus presas.

5.5.2. Tiempo y tasa de consumo del cadáver

Hice la distinción entre *tiempo de utilización del cadáver* (utilizado para los cálculos de la frecuencia de carroñeo) y *tiempo de consumo del cadáver*. Fue difícil determinar en qué momento los carroñeros dejaban de utilizar el cadáver. Algunos carroñeros fueron observados visitando cadáveres muy viejos (marcándolos, royendo huesos), incluso un año después de estar muertos y ser consumidos. El *tiempo de consumo del cadáver* (en días) se definió como el tiempo transcurrido desde la muerte del animal o la exposición del cadáver y la fecha de inspección donde (a) el estado del cadáver no había cambiado desde la última visita, no había sido movido ni consumido, y además (b) todas o la mayoría de las partes comestibles (carne, vísceras, piel) habían sido ya comidas. La fecha de la muerte o de exposición se podía saber o deducir con una precisión razonable.

La *tasa media de consumo del cadáver* (kg consumidos por día) se definió como la biomasa del cadáver disponible para los carroñeros (i.e. comestible) dividida entre el tiempo de consumo del cadáver. La *tasa de consumo diaria de un cadáver* (kg) se definió como la biomasa del cadáver consumida en un día determinado durante el proceso de explotación del cadáver y se calculó como se explica a continuación. La tasa de consumo de un cadáver por parte de los carroñeros se calculó para cada periodo de

tiempo comprendido entre dos inspecciones consecutivas dividiendo la biomasa consumida durante ese tiempo entre el número de días transcurridos entre dichas inspecciones. Así, la tasa de consumo para cada uno de los días dentro del periodo comprendido entre las inspecciones se consideró la misma.

El tamaño de muestra de los cadáveres utilizados en el análisis estadístico variaba ya que los valores de ciertas variables no estaban siempre disponibles para todos los cadáveres de ungulados: N=144 para el análisis del tiempo de consumo, N=136 para el análisis de la tasa media de consumo del cadáver, y N=128 para el análisis del consumo diario del cadáver. Las diferencias significativas entre el tiempo y la tasa media de consumo del cadáver entre cadáveres de distintos tipos y especies se evaluaron mediante el test de Kruskal-Wallis. Algunos análisis se realizaron con y sin cadáveres de bisontes, ya que nunca son predados por grandes carnívoros y poseen características únicas. Para el análisis de regresión múltiple, se consideró el 1 de noviembre como el primer día de invierno, coincidiendo con el comienzo de la estación fría. Se investigó la relación entre el tiempo de consumo (después de transformarlo cuadráticamente) de los 143 cadáveres de ungulados y varios factores relacionados con las características del cadáver: tipo de cadáver (cifrado según la apertura del cadáver, 1-ungulados muertos, 2-cazados, 3-presas de predadores); especies de cadáveres (1-cérvidos, 2- jabalíes, 3-bisontes); peso inicial del cadáver; fecha de la muerte/exposición (expresado como día de invierno); y localización del cadáver (bosque vs. zonas abiertas). Se comprobaron las correlaciones de Spearman entre el tiempo de consumo del cadáver y varios factores relacionados con el carroñeo. Estas variables estaban relacionadas con todos los carroñeros (actividad total de carroñeo y número de especies carroñeras) y con aquellas especies carroñeras que actuaban en grupo (cuervo, lobo y jabalí), las cuales podían ser responsables de las tasas de consumo de cadáveres más elevadas (número de visitas en las que se alimentaron, frecuencia de carroñeo, y número de individuos observados). Se investigaron los efectos de estas variables en la tasa media de consumo (transformada logarítmicamente) de los 140 cadáveres de ungulados con los modelos de regresión múltiple utilizando el criterio de información de Aikake (AIC). El peso de Aikake (ω) es la probabilidad de que un modelo dado sea el mejor modelo en la serie (Anderson et al. 2000). Se investigó (datos juntos) la variación temporal en el consumo diario de los diferentes tipos de cadáveres a lo largo del proceso de explotación del cadáver y en relación con el día de invierno. Se examinaron las diferencias entre la tasa diaria de consumo por parte de los carroñeros en relación a la temperatura media diaria (°C)

(media de dos días, el de la inspección y el anterior), a las precipitaciones (mm), y a la cubierta de nieve (cm) mediante los tests de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (datos en común).

5.6. OBSERVACIONES DE LOS CARROÑEROS ALIMENTÁNDOSE DE LOS CADÁVERES

5.6.1. Descubrimiento del cadáver y orden de llegada

La eficiencia de las principales especies carroñeras en descubrir un cadáver se calculó con el análisis del tiempo de supervivencia (Muenchow 1986, Pyke & Thompson 1986). La eficiencia de las especies carroñeras se expresó como el tiempo transcurrido en encontrar una determinada proporción de los cadáveres y como la probabilidad de descubrir un cadáver en un momento dado después de la muerte/ exposición del cadáver. El tiempo de supervivencia de un cadáver fue el tiempo que transcurrió hasta ser descubierto por un carroñero. Las curvas de probabilidad de supervivencia de un cadáver para cada especie carroñera se generaron mediante el método del producto-límite de Kaplan-Meier con el programa de Statistica 6.0. Se controlaron todos los cadáveres de ungulados observados hasta su total consumo y así no hubo datos censurados. Sólo se incluyeron en el análisis los cadáveres de ungulados frescos encontrados dentro de los 3 días posteriores a la muerte/exposición (N=99). De éstos, los cadáveres no descubiertos por la especie carroñera analizada se excluyeron debido a que otros factores (tipo de hábitat, tipo de cadáver o periodos inactivos de la especie) podrían hacer que los cadáveres no estuvieran disponibles a la especie. En el caso del lobo, sólo se incluyeron en el análisis los cadáveres carroñeados y no las presas. El test Cox-F se utilizó para examinar las diferencias entre el tiempo de supervivencia de los cadáveres en el bosque vs. en las áreas abiertas, los cadáveres disponibles en la estación fría vs. en la cálida, y las presas de lobos vs. los ungulados que no son presas de lobos.

La secuencia de las llegadas de los carroñeros a los cadáveres se analizó en la muestra de 99 cadáveres frescos de ungulados, según los registros de las especies carroñeras nuevas que habían localizado el cadáver en las inspecciones consecutivas. Si se registraba más de una especie en la misma inspección, se les asignaba el mismo orden de llegada. A la siguiente especie en llegar se le asignaba el orden $n+1$, siendo n el número de especies ya registradas. Se combinaron la tercera y posteriores llegadas.

5.6.2 Observaciones directas de los carroñeros en los cadáveres

Se observaron un total de 21 cadáveres de ungulados (16 ungulados salvajes: 6 ciervos, 6 jabalíes y 4 bisontes, así como 1 vaca, 1 tejón y 3 pilas de vísceras de ungulados) durante largos periodos para investigar el comportamiento de los carroñeros en los cadáveres. Cinco cadáveres correspondían a presas de lobos; el resto eran animales cazados que habían sido expuestos posteriormente. Se localizaron siete cadáveres en el bosque y 14 en las áreas abiertas. Las observaciones tuvieron lugar entre los inviernos de 1997/98 y del 2001/02. Se realizaron desde un escondite camuflado con una ventana de espejo de un solo sentido posicionada al menos a 30 m del cadáver. Se utilizaron también como escondite, cuando fue posible, las torres de caza en el bosque. Las observaciones de día empezaban antes del amanecer y terminaban después del anochecer para evitar perturbar a las aves carroñeras. Debido a algunas dificultades con las observaciones nocturnas y la posible influencia de los observadores en la presencia de mamíferos, se desarrolló un segundo método para llevar a cabo observaciones por control remoto. Tres cadáveres de ungulados se observaron con este segundo método. Consistió en una cámara de vigilancia con luces infrarrojas colocada cerca del cadáver (camuflada o sujeta en alto a un árbol), conectada mediante un cable a una pantalla de televisión localizada a 500 m. Tanto la cámara como la luz infrarroja podían ser encendidas y apagadas por el observador desde una distancia de 500 m y ser recargadas con baterías de coche. El equipo y el observador estaban ocultos en una tienda camuflada; siempre que era posible se utilizaron las casas y construcciones existentes.

Las observaciones duraron un total de 934 h 15 min. De éstas, 641 h 45 min se llevaron a cabo durante el día y 293 h 30 min durante la noche. La mayoría de las observaciones tuvieron lugar en el periodo frío (724 h 35 min) más que en el cálido (209 h 40 min), cuando los carroñeros visitaban con menos frecuencia los cadáveres. Se llevaron a cabo un total de 113 sesiones de una duración media 8 h 16 min ($DE \pm 2h 50$ min), normalmente durante las primeras etapas del proceso de explotación del cadáver. Se observaron los cadáveres localizados en las áreas abiertas durante 283 h 40 min y aquellos localizados en el bosque durante 650h 35 min.

Durante las observaciones se tomaron los siguientes datos:

(1) Llegadas y partidas de todos los individuos que se acercaban al cadáver.

Cuando una bandada de cuervos estaba presente era imposible registrar el

tiempo de llegada y partida de cada individuo. En este caso, se aplicó el método de muestreo focal de animales (Altmann 1974) para cuervos: se elegía arbitrariamente un cuervo de la bandada y se registraban sus horas de llegada y partida.

- (2) A intervalos de 5 min, el observador registraba las especies y el número de individuos que estaban presentes y que se alimentaban del cadáver siguiendo el método de scan sampling (Altmann 1974). Se realizaron un total de 11260 escaneados, de los cuales 8734 se hicieron durante la estación fría.
- (3) Durante los 5 minutos que había entre los escaneados consecutivos, el observador registraba las interacciones agresivas entre los individuos de una misma especie y de diferentes especies *ad libitum* (Altmann 1974). Las interacciones agresivas incluían ataques directos, peleas, picotazos (incluyendo picoteos de los cuervos en las colas de los rapaces) y robo de comida. Se anotaron también otros comportamientos especiales, tales como el hecho de partir con comida para esconderla. Se describieron las partes del cadáver de las cuales se alimentaban los carroñeros.

5.6.3. Patrones diarios de actividad de los principales carroñeros en la utilización del cadáver

Los patrones de actividad diaria de las principales especies carroñeras en los cadáveres se calcularon en base a su presencia durante los escaneados. Sólo se incluyeron los datos de las observaciones del invierno (N=8734 scans). Los escaneados se agruparon en periodos de 2 horas. La actividad total en cada periodo de 2 horas para cada carroñero se calculó en base a la proporción de escaneados con la especie en análisis presente en los cadáveres (todos los datos en común).

La *frecuencia de carroñeo diaria* de una especie dada en los cadáveres se calculó como la proporción de escaneados con la especie presente respecto al número total de escaneados (todos los datos en común). Representa un índice relativo de la presencia en los cadáveres de una especie dada a lo largo de un día. La proporción de *tiempo que un carroñero pasa alimentándose* de un cadáver se calculó como el porcentaje de escaneados en los que la especie en cuestión se alimentó con respecto al número total de escaneados con la especie presente. La *duración media de una sola*

visita de una especie carroñera dada al cadáver se calculó como el tiempo medio entre las llegadas al cadáver y sus correspondientes partidas. La duración media de los periodos de alimentación se calculó a partir de la duración media de una sola visita y la proporción de tiempo empleado en alimentarse, y luego se comparó con las masas corporales de las aves carroñeras. El *número medio relativo de visitas diarias* de una especie carroñera dada a un cadáver se calculó en base al tiempo medio pasado en el cadáver por día (considerando 1440 minutos en un día y la frecuencia de carroñeo diaria de la especie) y la duración media de una sola visita de la siguiente manera:

$$\text{Número de visitas por día} = \frac{1440 \times \text{frecuencia de carroñeo diario}}{\frac{100}{\text{duración media de una visita}}} \quad (2)$$

5.6.4. Interacciones en los cadáveres

Se utilizó el porcentaje de escaneados con 1, 2, 3, 4 o más individuos de la misma especie alimentándose juntos de un mismo cadáver con respecto al número total de exploraciones en las especies presentes para investigar las interacciones intraespecíficas en los cadáveres. Las interacciones interespecíficas se analizaron en base al número total de observaciones con 2 especies diferentes presentes que también se alimentaban del cadáver que se registraron durante las observaciones continuas de los carroñeros en los cadáveres (N=75) y durante el seguimiento de los cadáveres (N=273). Para determinar la jerarquía entre las especies carroñeras, se registraron las interacciones agresivas *ad libitum* (N=1139), indicando las especies que habían iniciado el ataque y las que los habían recibido. Se calculó un índice de agresividad para cada especie con respecto a los conespecíficos y a los individuos de otras especies dividiendo el número de ataques intraespecíficos e interespecíficos, respectivamente, entre el número total de ataques iniciados por la especie. Las jerarquías interespecíficas se determinaron también en base al desplazamiento pasivo (N=161), es decir una especie abandonando el cadáver antes de la llegada de una especie dominante o una especie aproximándose al cadáver después de que la dominante hubiera partido, sin que ninguna agresión tuviera lugar. El intervalo máximo de tiempo considerado entre el estímulo (acercamiento/abandono del dominante) y la respuesta (abandono/acercamiento del subdominante) fue de 5 minutos.

Los procesos de facilitación entre las diferentes especies de carroñeros fueron investigados también en los cadáveres controlados, sobre todo en las especies capaz de abrir cadáveres tales como lobos, y entre las especies frecuentemente asociadas a los cadáveres. El papel de los lobos para el resto del gremio se estudió en 12 cadáveres de bisontes, y en 8 cadáveres de ciervos y corzos adultos (7 ciervos y 1 corzo) los cuales estaban intactos o parcialmente consumidos. Los datos de la explotación de cadáveres de bisontes ya se han publicado (Selva et al. 2003). Entre los cadáveres de cérvidos había 4 presas de lobos, parcialmente consumidas y visitadas más tarde por los lobos, 1 presa de lince abandonada, 2 ciervos abatidos y después expuestos, y un ciervo muerto. Los datos sobre la presencia de carroñeros en la primera inspección de presas de lobos fueron excluidos. Se compararon la frecuencia de carroñeo por parte de las principales especies en inspecciones durante las que el lobo también se alimentó y en inspecciones en las que no (número de inspecciones N=303 para el bisonte, N=90 para cérvidos).

El papel de los bandos de cuervos como señal que siguen las especies carroñeras menos eficientes, pero con frecuencia observadas asociadas a los cuervos (pigargos, ratoneros, arrendajos), se calculó mediante el análisis de regresión logística. La variable dependiente fue la presencia/ausencia de las especies rapaces en la muestra de cadáveres controlados. Las variables explicativas consideradas fueron la presencia/ausencia de cuervos en el cadáver y el número máximo de cuervos observados. Para el pigargo, sólo se incluyeron los datos de los cadáveres del invierno. También se investigó la competencia de las especies observadas juntas con mayor frecuencia. Se realizó el análisis de regresión para examinar la influencia del número de cuervos y del número de conespecíficos en el tiempo que pasaban en los cadáveres el pigargo, el ratonero y el arrendajo. La masa corporal media de los carroñeros se tomó de Jedrzejewska & Jedrzejewski (1998) y Cramp (1998).

6. RESULTADOS

6.1. ORIGEN Y SUMINISTRO DE CADÁVERES DE UNGULADOS

6.1.1. Índice de abundancia de cadáveres: composición de especies, variación espacial y temporal

Se encontraron un total de 44 cadáveres de ungulados durante los 3 años del estudio en las 15 parcelas de muestreo (Tabla 6). Como se esperaba, los cadáveres más numerosos fueron los del ciervo y jabalí. Las proporciones de cadáveres de cada especie de ungulados reflejó su contribución a la comunidad viva (test G para la homogeneidad de porcentajes $G=5.8$, $df=4$, $p > 0.1$) (Fig. 6). Los porcentajes de cada especie respecto al número total de cadáveres de ungulados fue proporcional a sus porcentajes en la comunidad viva ($r=0.93$, $p=0.02$, $n=5$).

A treinta y cinco (81%) de los 44 cadáveres de ungulados registrados en las parcelas se les pudo asignar con fiabilidad una edad (jóven o adulto): 15 ciervos (6 jóvenes, 9 adultos), 15 jabalíes (9 jóvenes, 6 adultos), 4 corzos (2 jóvenes, 2 adultos) y 1 alce adulto. La Tabla 7 muestra el número de cadáveres de jóvenes (≤ 1 año para el corzo, ≤ 2 años para el jabalí) y adultos pertenecientes a las principales especies de ungulados encontradas por el personal forestal y los cazadores (inviernos de 1997/98-2001/02). La mortalidad entre ciervos de diferente edad/sexo no fue significativamente diferente de sus proporciones en la población viva (test G para la homogeneidad de porcentajes, $G=5.866$, $df=2$, $p > 0.05$). La mortalidad afectó al corzo y al jabalí de manera no proporcional a la estructura de edad/sexo ($G=11.874$, $df=2$, $p < 0.005$ y $G=26.590$, $df=1$, $p < 0.001$, respectivamente). Los corzos jóvenes y los jabalíes adultos estuvieron representados entre los cadáveres menos de lo esperado ($G=8.518$, $df=1$, $p < 0.005$ y $G=18.477$, $df=1$, $p < 0.001$, respectivamente), mientras que ocurría lo contrario con los juveniles de jabalí ($G=8.114$, $df=1$, $p < 0.005$). Setenta y tres por ciento de los jabalíes encontrados muertos durante el periodo de estudio eran jóvenes.

Entre los cadáveres de no-ungulados encontrados en los 3 años de estudio en las parcelas hubo 3 perros mapache, 6 liebres y 45 aves (los más numerosos eran restos de arrendajo, 37% de las aves encontradas). Como no representan un suministro importante de cadáveres para los carroñeros, no se les incluyó en los cálculos posteriores.

El número de cadáveres de ungulados, en total y de cada especie principal, fue estadísticamente similar en el bosque virgen y en el comercial (test de la U de Mann-Whitney, $n_1=3$, $n_2=12$, $U > 18$, $p > 0.3$ para todos los casos).

El análisis de regresión simple reveló que el 78% de la variación en el número de cadáveres de jabalí (después de la transformación de la raíz cuadrada) encontrados en una parcela durante los tres años de estudio fue explicado por el porcentaje del área de la parcela cubierta por grupos forestales mayores de 120 años (Fig.7).

$$N \text{ CADÁVERES DE JABALÍ} = 0.96 + 0.011 (\% \text{ BOSQUE} > 120 \text{ AÑOS})$$

$$N=15, R^2=78\%, p=0.0006$$

No se encontraron otras relaciones significativas entre las variables indicativas de la abundancia de cadáveres y aquellas relacionadas con las características del bosque. En gran parte, las parcelas con mayor porcentaje de área cubierta por el rico bosque de roble-tilo-carpe tuvieron una abundancia mayor de cadáveres de ciervos, jabalíes y ungulados en general, mientras que el patrón opuesto se observó en cadáveres de corzos (Fig.8). Las parcelas con escasez de cadáveres de ciervos (se encontró un total de 0 a 1 cadáver de ciervo durante los tres años de estudio) tenían un área significativamente más pequeña cubierta por bosque de roble-tilo-carpe que aquellas parcelas donde abundaban los cadáveres de ciervos (≥ 2 cadáveres de ciervo) (test de la U de Mann-Whitney, $U=45$, $n_1=10$, $n_2=5$, $p=0.013$). No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje del área de la parcela cubierta por bosque de roble-tilo-carpe con respecto a la escasez y abundancia de corzos, jabalíes y cadáveres de todo tipo de ungulados (test de la U de Mann-Whitney, $U=25$, 32 y 42 , respectivamente, $p > 0.1$ en todos los casos) (Fig.8).

La distribución de cadáveres de ungulados durante el periodo de estudio fue aleatoria. El número de ungulados muertos que se encontraron en las 45 parcelas de muestreo durante los tres años del estudio (datos en común) siguieron una distribución de Poisson (test de Kolmogorov-Smirnov para la bondad de ajuste, $D=0.0348$, $Z=0.234$, $p=1000$). El índice de dispersión (varianza/media) fue de 0.93, cerca del valor de 1, lo que indica una distribución de Poisson y aleatoria también (test del índice de

dispersión, $\chi^2=60.48$, $df=44$, $p>0.5$). Se indicó también la distribución aleatoria de cadáveres mediante el coeficiente de dispersión estándar Morisita ($I_p=-0.064$).

El suministro de cadáveres de ungulados fue bastante constante durante los inviernos de 1997/98 a 1999/00 (Tablas 6 y 8). El número de cadáveres encontrados en las parcelas de muestreo no varió significativamente entre esos años (test de Kruskal-Wallis, $H=2.838$, $df=2$, $p=0.650$). Solamente el número de cadáveres de jabalí mostró alguna variación entre años (rango: 2-8), aunque no estadísticamente significativa (test de Kruskal-Wallis, $H=2.838$, $df=2$, $p=0.242$). El suministro de cadáveres de ciervo fue casi el mismo cada año (test de Kruskal-Wallis, $H=0.192$, $df=2$, $p=0.909$).

En términos de biomasa, el suministro de ungulados muertos también fue constante a lo largo del estudio (Tabla 8). Sólo se tuvieron en cuenta las especies más numerosas (ciervos, corzos y jabalíes) para analizar la variación de la biomasa de ungulados muertos entre años. Se excluyeron al bisonte y al alce del análisis debido a su gran tamaño corporal y porque, debido al escaso número, la aparición de un cadáver así en una parcela es un hecho excepcional. La biomasa de los ungulados muertos encontrados en las parcelas no varió entre años (test de Kruskal-Wallis, $H=0.674$, $df=2$, $p=0.714$). La biomasa media de ungulados muertos de las principales especies por km^2 fue de 129 kg, 101 kg y 143 kg en 1998, 1999 y 2000, respectivamente; la media de todo el periodo fue de 124 kg ($DE \pm 21.4$) (Tabla 8). Esta cifra debe ser considerada como la biomasa de ungulados muertos disponible para depredadores-carroñeros tanto como presa como carroña.

Los cadáveres de ungulados fueron más abundantes durante la estación fría (1 noviembre-31 marzo). El ochenta y dos por ciento de los ungulados registrados que habían muerto por causas naturales, incluida la predación ($N=101$), se dio en ese periodo. Como se esperaba, las muertes causadas por el hambre o por enfermedades ($N=25$) ocurrieron en el periodo frío (80% de los casos). Esas muertes se incrementaron en el transcurso del invierno (Fig. 9). Entre los cadáveres de ungulados observados, el 53% estuvo disponible en invierno, el 25% en primavera, el 6% en verano y el 16% en otoño.

6.1.2. Origen de los cadáveres de ungulados

Las principales causas de mortalidad que afectaron a la comunidad de ungulados fueron la predación (38%), la caza (39%) y enfermedades/malnutrición (12%) (Tabla 9). La

muerte por causas naturales incluyó la predación por lobos y linces, la muerte por enfermedad y malnutrición, y accidentes como ahogamiento debajo del hielo roto. Las otras causas de mortalidad estuvieron relacionadas con el hombre: caza y selección, caza furtiva, predación por parte de perros callejeros y accidentes de tráfico. Los ciervos se vieron afectados principalmente por la predación por lobos (65%) seguido de la caza (22%), mientras que los corzos sufrieron principalmente la predación por lince (60%). Los jabalíes y bisontes se vieron afectados principalmente por la caza/sacrificio (55% y 69%, respectivamente) y por enfermedades/inanición (25% y 20%, respectivamente), y fueron también las principales víctimas de los accidentes de tráfico. La predación de los lobos afectó a la pequeña población de alce (Tabla 9). La caza furtiva, los perros callejeros y los atropellos no fueron fuentes importantes para el suministro de cadáveres.

La selectividad de los principales factores de mortalidad ($\geq 10\%$ de contribución a la mortalidad total) hacia las diferentes especies de ungulados se muestra en la Fig.10. Se utilizó el test G para la homogeneidad de porcentajes para detectar diferencias significativas en la contribución de cada especie en la comunidad viva y en la muestra de cadáveres controlados pertenecientes a una categoría de mortalidad determinada (comparación por parejas). La proporción de animales cazados, sacrificados y heridos fue similar a la de la población excepto para los bisontes y los corzos, los cuales fueron cazados en mayor o menor medida, respectivamente, de lo esperado en relación a su porcentaje en la comunidad viva. Los lobos elegían con frecuencia a los ciervos y apresaban significativamente menos de lo esperado a los bisontes, a los corzos y a los jabalíes. Los linces preferían a los corzos y evitaban a los bisontes y a los jabalíes. Los bisontes y los jabalíes se vieron significativamente afectados por las enfermedades y por el hambre, mientras que los ciervos y los corzos murieron menos de lo esperado por malnutrición (Fig.10).

Los datos sobre la mortalidad de los ungulados en el BPB disponibles a partir de varios estudios se muestran en la Tabla 10. Algunos estudios tratan sólo las causas de muerte natural (predación de lobos y linces, y muertes por enfermedad, hambre o causas desconocidas) mientras que otros incluyen también las muertes causadas por la caza. Para hacer posible las comparaciones futuras entre este y anteriores estudios se han calculado por separado la contribución de los factores por muerte natural y por el resto de causas de mortalidad en la Tabla 10.

6.1.3. Densidad anual y suministro de cadáveres de ungulados

El número de cadáveres de ungulados encontrados en cada parcela de muestreo durante 1998-2000 se muestra en la Tabla 8. El número máximo de cadáveres encontrados en una parcela fue de 3. El número de cadáveres de ciervos (la presa principal de los lobos en el BPB) fue casi el mismo cada año. La media de cadáveres de ungulados por parcela varió entre los 0.73 ($DE_{\pm 0.70}$) cadáveres en 1999 a los 1.13 ($DE_{\pm 1.13}$) en el 2000; la media de cadáveres de ungulados encontrados anualmente por parcela durante el estudio fue de 0.98 ($DE_{\pm 0.214}$). La densidad de cadáveres de ungulados fue 2.0, 1.4 y 2.1 cadáveres por km^2 en 1998, 1999 y 2000, respectivamente, resultando una media de 1.8 ($DE_{\pm 0.40}$) cadáveres/ km^2 por año (Tabla 8). Esto correspondió a una media de 0.5 cadáveres de ungulados encontrados por cada 10 km recorridos. La biomasa cruda de ungulados muertos equivalente, disponible como presa o carroña, se calculó también por parcela y año. El valor medio de la biomasa de cadáver de ungulados calculado durante los tres años de estudio fue de 82 kg ($DE_{\pm 31.2}$) por parcela y 153 kg ($DE_{\pm 58.5}$) por km^2 , disponibles como presa y carroña. Asumiendo una tasa constante de muertes naturales a lo largo del año, al menos 1 cadáver de ungulado aparece por día en cada 200 km^2 .

Se calculó la densidad media anual de ungulados muertos durante el periodo de estudio (Tabla 11). Un total de 183 ungulados por cada 100 km^2 estuvieron disponibles para los carroñeros cada año, lo que equivale a 1047 ungulados muertos en todo el bosque. El tipo más abundante de cadáver fue el del ciervo matado por los lobos (69 cadáveres/100 km^2 al año), seguido del jabalí muerto por enfermedad/hambre y por caza (32 y 31 cadáveres/100 km^2 al año, respectivamente), y el del corzo matado por lince (19 cadáveres/100 km^2 al año). Los principales factores de mortalidad produjeron alrededor de 80 kg de carroña de ungulados al año por km^2 disponible para los carroñeros. Los grandes predadores, las enfermedades y el hambre y la caza produjeron también cantidades similares de biomasa de ungulados muertos cada año. La mayoría de la biomasa de cadáveres, tanto la disponible como la consumida, se encontró en los ciervos matados por lobos. La contribución de cada especie de ungulado a la biomasa total de ungulados muertos disponible para los carroñeros fue de: ciervo 44%, jabalí 30%, bisonte 20%, alce 5% y corzo 1%. En el BPB los lobos y los lince mataron una media anual de 3.47 ungulados/ km^2 , lo que constituyó 130 kg/ km^2 de biomasa cruda (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). Por lo tanto, considerando que los grandes

predadores dejaron alrededor de 25 kg/km² a los carroñeros (Tabla 11), alrededor del 20 % de la biomasa cruda de los ungulados predados se hace disponible para los carroñeros.

Debido al importante papel de la mortalidad causada por el hombre (sobre todo la caza y el sacrificio) en la mortalidad total de ungulados (Tabla 9), se esperó un suministro considerable de carroña procedente de las vísceras desechadas. La Tabla 12 muestra la caza anual de cada especie de ungulado, con la media para el periodo de 1997/98-2001/02, y la biomasa correspondiente de carroña de ungulados disponible para los carroñeros. Se produjeron cerca de 4700 kg de carroña de ungulados procedentes de los intestinos desechados (equivalente a 8 kg/km²) en las actividades cinegéticas. Dado el conservativo peso aplicado, se debe considerar esta cifra como un mínimo.

En total, tanto la mortalidad por causas naturales como la causada por el hombre abastecieron a los carroñeros con casi 89 kg de carroña de ungulados por km² y año en el BPB. Considerando que la biomasa cruda de ungulados vivos en el BPB es 994 kg y 1157 kg por km² al final del invierno y en verano, respectivamente (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998), sobre el 7-9 % de la biomasa de ungulados se hace disponible para los carroñeros cada año.

6.2. FRECUENCIA DE CARROÑEO

6.2.1. Especies de carroñeros y su frecuencia de carroñeo

Al menos 36 especies, incluyendo 22 aves y 14 especies de mamíferos, se registraron utilizando cadáveres en el BPB entre los inviernos de 1997/98 y 2001/02 (Tabla 13). Las Tablas 14 y 15 clasifican las especies carroñeras según la proporción de cadáveres visitados y su frecuencia de carroñeo. Los cuervos y los zorros fueron los carroñeros principales. Se dividió a la comunidad carroñera en carroñeros principales, los cuales visitaron más del 10% de los cadáveres, carroñeros menores, los cuales visitaron entre el 10 y el 1%, y carroñeros esporádicos, presentes en menos del 1 % de los cadáveres observados (Tabla 14). La frecuencia de carroñeo de todas las especies aumentó cuando se consideró exclusivamente a los cadáveres de ungulados (Tabla 15). Tanto la proporción de cadáveres encontrados por el pigargo como su frecuencia de carroñeo aumentaron cuando se consideró sólo la estación fría, es decir, el periodo en el que la

especie está presente en el BPB. Por el contrario, los valores del tejón permanecieron bastante similares. El diez por ciento de los cadáveres observados fueron utilizados por personas; el dos por ciento de los mismos para el consumo de carne, el resto eran cráneos con cuernas. Debido a la falta de nieve y/o a señales poco claras, no fui capaz de identificar las especies, como término medio, en el 2% y 1.7% de las inspecciones a todos los cadáveres y a los cadáveres de ungulados, respectivamente (Tablas 14 y 15).

Los cuervos fueron la especie más gregaria (Tabla 16). Se observaron hasta 60 individuos juntos en un cadáver, el tamaño medio de los bandos de cuervos observados fue de 6. También se alimentaban normalmente en grupo los carboneros comunes, y otros 2 córvidos, el arrendajo y la urraca. Las rapaces tendían a alimentarse más bien en solitario, aunque a veces se observaron hasta 4 individuos en el mismo cadáver (Tabla 16, Foto 4). Los carnívoros de tamaño medio tendían a carroñear en solitario y sólo los perros mapache se alimentaron alguna vez en parejas. Los lobos y los jabalíes visitaron los cadáveres en grupos.

6.2.2 Factores extrínsecos que afectaron la frecuencia de carroñeo

6.2.2.1 Características de los cadáveres

El origen del cadáver (predación, muerte natural o caza) influyó en la proporción de cadáveres utilizados por una especie de carroñero dada y también en la frecuencia de visitas de los carroñeros. Excepto los cuervos, que consumen una gran parte de todo tipo de cadáveres, en lo que respecta al resto de las especies carroñeras, la proporción de cadáveres utilizados varió significativamente según el tipo de cadáver (Tabla 17). La intensidad de explotación de los cadáveres de diferentes tipos fue significativamente diferente para todas las especies carroñeras, excepto para los carboneros comunes, perros mapache y perros callejeros, cuyas frecuencias de carroñeo fueron parecidas en todos los tipos de cadáveres (Tabla 18). Aunque los cuervos y zorros descubrían y utilizaban intensamente cualquier tipo de cadáver, ambas especies parecían preferir las presas de lobos. Más del 85% de las presas de lobos fueron visitadas por cuervos y zorros. La marta prefería las presas de los predadores, seleccionando con frecuencia la presa de lobos. Los lobos mostraron una fuerte tendencia a visitar sus antiguas presas (Tablas 17, 18 y 19). Aunque los cuervos y los zorros descubrían la mayoría de las presas de lince, no solieron volver a visitarlas. Los arrendajos fueron los mejores

descubridores de las presas de lince. Los jabalíes consumían frecuentemente las presas de los lince mostrando una fuerte preferencia por las presas de los predadores y evitando animales muertos. Los carboneros comunes consumían con más frecuencia las presas de lince que otro tipo de cadáveres. Por lo contrario, los ratoneros y los lobos evitaban las presas de los lince (Tablas 17, 18 y 19). El ratonero y el pigargo preferían animales cazados. Los perros callejeros mostraban preferencia por los matados por el hombre, es decir cazados y vísceras de ungulados, y evitaban todo lo posible las presas de los lobos. Se registró el patrón opuesto para la marta y el lobo, los cuales seleccionaban negativamente las vísceras de ungulados. La mayoría de las especies carroñeras evitaban consumir en cierta medida animales muertos, sobre todo los pigargos y los carboneros comunes. Todos los mamíferos evitaron los cadáveres de los no-ungulados (principalmente los de los carnívoros), con la excepción del perro mapache. Los perros mapache consumían todo tipo de cadáveres sin ninguna preferencia (tablas 17, 18 y 19).

Por lo general, los carroñeros visitaron una mayor proporción de cadáveres de bisontes y ciervos que de jabalíes (Tabla 20). La proporción de cadáveres de cada especie de ungulados visitada por los carroñeros fue significativamente diferente, sobre todo en el caso de jabalíes y lobos. Los lobos encontraron la mayoría de los cadáveres de bisontes, a los cuales preferían, mientras que los jabalíes evitaban los cadáveres de sus conoespecíficos (Tabla 20). El cuervo, el carbonero común, el zorro y el perro mapache consumían proporciones parecidas de cadáveres de cualquier especie de ungulados. El ratonero, el pigargo y el perro callejero descubrían bisontes más frecuentemente que cualquier otro cadáver, mientras que el arrendajo y la marta visitaban más los cadáveres de ciervos. Solamente el arrendajo, la marta, el jabalí y el lobo visitaron los cadáveres de las tres especies de ungulados con una frecuencia significativamente diferente (Tabla 21). Los lobos consumían con frecuencia los cadáveres de bisontes, mientras que los arrendajos, las martas y los jabalíes hacían más uso de los cadáveres de ciervo. Tanto los lobos como los jabalíes evitaban los cadáveres de jabalí (Tablas 21, 22). La marta y el arrendajo seleccionaban negativamente los cadáveres de bisontes. Las martas y los jabalíes seleccionaban positivamente los cadáveres de ciervo, mientras que los ratoneros preferían los de bisonte. (Tabla 22).

El número máximo de especies carroñeras registradas en un cadáver fue 12. De media, 4.6 especies ($DE \pm 2.63$) visitaron cada cadáver. La media de especies que visitaron un solo cadáver en la estación fría fue 5 ($DE \pm 2.7$) y 3 ($DE \pm 2.0$) en el periodo

cálido. El número de especies carroñeras registradas en los cadáveres de diferentes orígenes difirió significativamente (test de Kruskal-Wallis, $H=24.60$, $df=5$, $p<0.001$) (Fig.11). Los animales cazados tenían la media mayor seguidos de las presas de los linces y los lobos. Las vísceras de los ungulados eran visitadas de media por un número menor de especies. El número de especies carroñeras era significativamente diferente entre varios tipos de cadáveres (test de la U de Mann-Whitney, U de 274.5 a 1135, $p<0.05$ para todos los casos) (Fig.11). Aunque los cadáveres de bisonte eran visitados por más especies que los de jabalí y ciervo, no se encontraron diferencias estadísticas en el número de especies registradas en los cadáveres de varias especies de ungulados (Fig. 12).

6.6.2.2. Variación temporal en la utilización del cadáver

La mayoría de los carroñeros consumían los cadáveres principalmente durante la estación fría, a excepción del perro mapache que carroñeó significativamente más durante el periodo cálido (Tabla 23). La frecuencia de carroñeo de los lobos, jabalíes y perros callejeros fue estadísticamente similar en ambas estaciones. Por lo general, tanto los carroñeros menores como los esporádicos hicieron más uso de los cadáveres en el periodo frío (Tabla 23).

Al final del invierno (febrero-marzo) se dió el número más alto de especies carroñeras que visitaban a los cadáveres, dándose el menor número en el verano (junio-julio). Las diferencias entre los periodos bimestrales fueron significativas (ANOVA , $F_{5,1778} = 21.05$, $p<0.005$) (Fig.13). Las frecuencias de carroñeo de los principales carroñeros fueron significativamente diferentes entre los periodos bimestrales (test G para la homogeneidad de porcentajes, G de 63.08 a 20.22, $p< 0.01$ en todos los casos), excepto para el jabalí, el carbonero común y el perro mapache, cuyas frecuencias permanecieron bastantes constantes a lo largo del año. Sin embargo, las tres especies aún carroñearon más frecuentemente en el invierno. El número de cuervos registrado en los cadáveres siguió el mismo patrón que su frecuencia de carroñeo, siendo también significativamente diferente entre los distintos periodos (ANOVA, $F_{5,535} = 3.82$, $p<0.005$). Los cuervos carroñearon mucho durante los meses más fríos, decreciendo repentinamente su uso de cadáveres al llegar la primavera y permaneciendo baja su frecuencia de carroñeo durante el verano (Fig.13). Los pigargos carroñeaban

exclusivamente en el invierno, alcanzando su máximo en diciembre-enero, el periodo más frío. Los arrendajos disminuyeron progresivamente su frecuencia de carroñeo desde el otoño hasta comienzos de la primavera. El ratonero carroñeó la mayor parte del tiempo en febrero-marzo, al final del invierno, y antes de la época de cría. El zorro y la marta siguieron un patrón de utilización del cadáver similar al de los cuervos. La frecuencia de carroñeo del zorro alcanzó su punto más alto al final del invierno, mientras que la marta carroñeó intensivamente de diciembre a marzo (Fig.13). Los lobos hicieron más uso de los cadáveres en abril-mayo, cuando nacen sus cachorros, manteniendo también una alta frecuencia de carroñeo en junio-julio y en febrero-marzo. Los perros mapache mostraron un patrón opuesto al de los otros carroñeros. Carroñeaban, sobre todo, en la estación cálida, alcanzando su máximo en agosto-septiembre y octubre-noviembre, antes de su periodo de inactividad invernal (Fig.13).

La frecuencia de carroñeo de la mayoría de los carroñeros también varió a lo largo del proceso de consumo del cadáver. Aunque el número medio de especies carroñeras que utilizó los cadáveres fue bastante constante en los primeros dos meses de existencia del cadáver, disminuyendo luego con el tiempo, la correlación con el día-cadáver no fue significativa ($r_s = -0.12, p= 0.309$). La frecuencia de carroñeo del cuervo, el pigargo, el tejón, el carbonero común, y el jabalí tendió a disminuir a lo largo del proceso de explotación del cadáver (r_s de -0.41 a $-0.48, p < 0.01$ en todos los casos) (Fig.14). Sin embargo, los zorros aumentaron lentamente su frecuencia de visitas desde el principio del proceso ($r_s = 0.31, p < 0.05$). Los perros mapache también aumentaron sus visitas inicialmente, aunque más tarde disminuyeron rápidamente la utilización de los cadáveres viejos ($r_s = -0.27, p < 0.05$). El ratonero y el lobo visitaron los cadáveres viejos con más frecuencia ($r_s = 0.25$ y 0.70 , respectivamente, $p < 0.05$ en ambos casos). Los perros callejeros y las martas mostraron una frecuencia de carroñeo constante no correlacionada con el día-cadáver ($r_s = 0.19$ y -0.10 , respectivamente, $p > 0.1$ en ambos casos). El número de cuervos observados en un cadáver no estuvo correlacionado con los días transcurridos desde la muerte o la exposición del cadáver ($r_s = -0.06, p = 0.647$) (Fig. 14). Las frecuencias de carroñeo durante el consumo del cadáver no fueron siempre las mismas entre los diferentes tipos de cadáveres (Fig. 15). La variación temporal de la explotación del cadáver por parte del cuervo, del arrendajo, del ratonero, de la marta y del lobo difería de un tipo de cadáver a otro. Por lo general, el uso de las

presas de lobos por parte de los carroñeros disminuyó de manera exponencial con el tiempo, excepto para el zorro, la marta y el jabalí. El patrón temporal de carroñeo en animales muertos aumentó primero lentamente y después disminuyó. Las frecuencias de carroñeo en animales cazados fueron mayores que en los muertos, siguiendo un patrón similar aunque menos pronunciado (Fig. 15).

Cuanto mayor fue el tiempo de explotación mayor fue el número de especies carroñeras observadas (Fig.16); las diferencias entre las distintas categorías de los cadáveres fueron estadísticamente significantes (test de Kruskal-Wallis, $H=28.45$, $df=4$, $p<0.001$). Sin embargo, la actividad total de carroñeo no varió significativamente entre los cadáveres que tenían un tiempo de utilización diferente por parte de los carroñeros (ANOVA, $F_{4,209} = 1.752$, $p=0.14$) (Fig.16).

6.6.2.3. Condiciones meteorológicas

Las frecuencias de carroñeo de los principales carroñeros se vieron afectadas por la temperatura media diaria y la cubierta de nieve, mientras que las precipitaciones tuvieron efectos insignificantes. A temperaturas altas todas las especies exhibieron bajas frecuencias de carroñeo a excepción del perro mapache (Fig.17). Sin embargo, el rango de temperatura preferido fue diferente para cada especie. El carbonero común, el zorro y la marta aumentaron gradualmente el carroñeo a temperaturas bajas. La utilización de cadáveres por parte de los cuervos y los ratoneros alcanzó su pico más alto a temperaturas alrededor de 0°C. La mayoría de las aves carroñeras, a excepción de los páridos, redujeron el uso de cadáveres a temperaturas muy bajas (< -15°C). El pigargo carroñeó muy constantemente a temperaturas invernales (<5°C). El carroñeo de los lobos y los jabalíes no dependió de las temperaturas diarias. El número de cuervos observados en los cadáveres más bajo fue a temperaturas muy cálidas y muy frías (Fig. 17).

Los efectos de la cubierta de nieve en la utilización de cadáveres también fueron importantes para algunas especies (Fig.18). Cuando la profundidad de la capa de nieve aumentó, los arrendajos y los carboneros comunes aumentaron gradualmente su consumo de cadáveres. Cuando los cadáveres estuvieron completamente cubiertos por la nieve (N=154 inspecciones), todas las especies disminuyeron su carroñeo excepto el arrendajo (30% vs. 20%) y el carbonero común (5% vs. 3%), que fueron registrados con

mayor frecuencia. La marta, el perro mapache y el ratonero no carroñearon cuando la cubierta de nieve fue mayor de 25 cm. Por el contrario, el jabalí aumentó repentinamente su uso de carroñas cuando la nieve alcanzó su máxima profundidad (Fig.18). Los zorros y los cuervos disminuyeron gradualmente el consumo de cadáveres cuanta más profunda fue la capa de nieve. El pigargo, el lobo y el perro callejero no se vieron afectados por el espesor de la cubierta de nieve. Sin embargo, los lobos no carroñearon cuando la nieve alcanzó mayores profundidades, mientras que el carroñeo de los pigargos alcanzó su pico precisamente entonces. El perro mapache fue la única especie que carroñeo la mayor parte del tiempo en ausencia de nieve. El número de cuervos observados en los cadáveres no dependió de la cubierta de nieve (Fig.18).

Los análisis de GLMM revelaron que el efecto aleatorio del cadáver fue significativo en la presencia de todos los carroñeros ($p < 0.03$ para todas las especies). Después de haber controlado este efecto, un número de efectos fijos influenció significativamente la asistencia a los cadáveres por parte de las especies carroñeras (Tablas 24). La temperatura media diaria afectó al carroñeo de cuervos, arrendajos, zorros, martas y perros mapache. Menos en el perro mapache, la tendencia general fue el aumento del carroñeo a temperaturas más bajas. La cubierta de nieve influyó en las visitas a los cadáveres por parte de los cuervos, arrendajos, carboneros comunes y perros mapache. La cubierta de nieve profunda hizo difícil el carroñeo de cuervos y perros mapache pero favoreció el de los carboneros comunes y los arrendajos (Tabla 24). Las precipitaciones tuvieron un efecto significativo sólo para la marta y el jabalí; ambos disminuyeron su uso de cadáveres con las altas precipitaciones. La proporción de cadáver consumida afectó significativamente a todas las especies menos al arrendajo, al carbonero común, y al ratonero. Los cuervos y los pigargos estuvieron presentes en un cadáver con mayor probabilidad cuando sólo algunas partes habían sido consumidas. Por lo contrario, los principales mamíferos carroñeros (el zorro, la marta, el perro mapache, el jabalí y el lobo) tendieron a visitar los cadáveres que habían sido consumidos antes (Tabla 24).

La temperatura media y la cubierta media de nieve fue significativamente distinta en inspecciones en las que se registraron un número diferente de especies carroñeras (test de Kruskal-Wallis, $H = 62.53$ y 56.65 respectivamente, $df = 8$, $p < 0.001$ en ambos casos). El número de especies carroñeras registradas estuvo correlacionado con la temperatura media, la precipitación media y la cubierta media de nieve (Fig.19). En término medio, el número de especies carroñeras aumentó a temperaturas más bajas,

cuando la profundidad de la nieve fue mayor y cuando las precipitaciones fueron más bajas (Fig.19).

6.6.2.4. Hábitat

El cuervo, el zorro y el perro mapache carroñearon de igual forma en el bosque y en hábitats abiertos (Tabla 25). Las especies que preferían los cadáveres localizados en el bosque fueron el arrendajo, el carbonero común y el jabalí. Los lobos parecían usar las áreas abiertas más frecuentemente para carroñear. Las dos principales rapaces carroñeras, el ratonero y el pigargo, seleccionaron positivamente cadáveres localizados en las áreas abiertas (Tabla 25, Foto 5). Algunos carroñeros esporádicos mostraron preferencias claras; por ejemplo, las urracas y las cornejas cenicientas eran observadas siempre en claros o valles abiertos cercanos a los pueblos.

Los atributos del paisaje relacionados con el tipo de hábitat y la distancia hasta el borde del bosque o áreas abiertas parecían ser los más importantes para todos los carroñeros (Tabla 26). Las distancias al agua, las carreteras y los pueblos fueron significativas para algunas especies. La presencia de los lobos y los jabalíes en los cadáveres no estuvo relacionada con ninguna característica del paisaje (Tabla 26). El análisis de regresión logística demostró que ninguno de los atributos del paisaje fue explicativo de la presencia de cuervos, carboneros comunes, zorros, jabalíes y perros mapache. La distancia al agua estuvo próxima a la significación a la hora de predecir la presencia de perros mapache. La probabilidad de que los arrendajos visitaran un cadáver aumentó con la distancia al borde. Como los arrendajos prefieren el bosque, cuanto mayor es la distancia desde el cadáver a las áreas abiertas (o al borde del bosque) mayor es la probabilidad de que sea visitado por arrendajos (Tablas 25, 27). El tipo de macrohábitat fue un buen predictor de la presencia de ratoneros, pigargos y martas en los cadáveres. Fue menos probable que las rapaces se alimentaran de un cadáver en cualquier tipo de bosque que en las áreas abiertas; los hábitats con la probabilidad más baja de encontrar ratoneros y pigargos en los cadáveres fueron los bosques de coníferas puras y los de alisos y galería, respectivamente (Tabla 27). Por lo contrario, las martas visitaran cadáveres localizados en cualquier tipo de bosque con mayor probabilidad que en áreas abiertas (Foto 5). Esta probabilidad fue más alta en el bosque mixto y de coníferas puras y más baja en el de alisos y galería. Las martas visitaron significativamente con más frecuencia los cadáveres localizados a mayor distancia de las áreas abiertas (Tabla 26). La distancia al agua influyó en la presencia de los lobos en

los cadáveres. Como se esperaba, la probabilidad de que los perros callejeros visitaran un cadáver disminuyó significativamente con el aumento de la distancia a los pueblos (Tabla 27).

En general, los atributos locales de las localizaciones de los cadáveres afectaron significativamente al carroñeo de los arrendajos, ratoneros, pigargos, martas y perros callejeros (Tabla 28). El análisis de regresión logística reveló que ninguna de las características locales fueron buenos predictores de la presencia del cuervo, del carbonero común, del lobo, del jabalí o de los perros callejeros en los cadáveres (Tabla 29). La probabilidad de que los arrendajos visitaran un cadáver aumentó con el número de árboles en el lugar del cadáver. Las variables relacionadas con la visibilidad del cadáver (número de árboles, la cubierta arbórea y de arbustos) afectaron a la presencia de las rapaces. Los ratoneros y pigargos encontraron con menor frecuencia los cadáveres en terrenos con un mayor cobertura arbórea y mayor número de árboles, respectivamente, y con una mayor cubierta arbustiva en ambos casos (Tabla 29). La utilización de cadáveres por parte de los cánidos de mediano tamaño dependió de la cubierta arbustiva. La presencia de los zorros y los perros mapaches en los cadáveres fue más probable en los terrenos con una menor y una mayor cobertura de arbustos, respectivamente. Las martas se registraron con mayor frecuencia en cadáveres situados en bosques más antiguos (DBH más elevada) y con una mayor proporción de arbusto de coníferas (Tabla 29).

6.2.3. Estructura del gremio de carroñeros

Los dos análisis de clusters llevados a cabo para caracterizar a los miembros del gremio produjeron resultados similares (Fig.20). Se agruparon al cuervo y al zorro en el gremio de carroñeros de presas de lobos. Tuvieron en común el número más elevado de presas de lobos visitadas y la frecuencia más alta de carroñeo en general. El gremio de carroñeros de presas de lince se formó con tres especies: el arrendajo, el carbonero común, y el jabalí. Todos prefirieron los cadáveres localizados en el bosque. El “núcleo” del gremio comprendía al arrendajo y al jabalí, los cuales seleccionaron con frecuencia las presas de los lince. El ratonero y el pigargo, que carroñean normalmente en áreas abiertas, formaban otro grupo. Los tres predadores que no fueron asignados a ninguno de los gremios anteriores fueron el lobo, el perro mapache y la marta. El lobo, el único gran predador, evitó las presas de lince y usó carroña tanto en invierno como

en verano. Se puede considerar a la marta como un especialista de hábitats forestales que visitó las presas del lobo y lince con una probabilidad similar. El perro mapache fue la única especie que carroñeó con más frecuencia en verano y sin ninguna preferencia clara por ningún tipo de cadáver (Fig.20 A).

En el segundo análisis de clusters, la marta se unió al gremio de carroñeros de presas de lince para formar el gremio forestal (Fig. 20B). Sus miembros visitaron con más intensidad los cadáveres localizados en el bosque y matados por lince (también por lobos en el caso de las martas), y evitaron los animales muertos. El cuervo y el zorro formaron el núcleo del gremio carroñero de presas de lobos. El ratonero se asoció a ellos debido su compartida alta frecuencia de carroñeo en las áreas abiertas. El perro mapache, el pigargo y el lobo no pudieron ser asignados a ninguno de los gremios. Los pigargos no carroñearon nunca durante el verano (están ausentes del área de estudio) y utilizaron con mayor frecuencia los cadáveres localizados en las áreas abiertas (Fig.20B).

6.3 CONSUMO DE CADÁVERES POR LOS CARROÑEROS

6.3.1. Consumo de cadáveres de varios tipos y especies

Los cadáveres de ungulados de diferente edad/sexo y especies proporcionaron cantidades diferentes de carroña para los carroñeros (Tabla 30). En todas las especies de ungulados, la proporción de biomasa potencialmente disponible para los carroñeros excedió el 75% de la masa corporal del ungulado. El jabalí, con el rumen y los huesos más pequeños, tuvo, por lo general, una fracción comestible mayor de masa corporal (Tabla 30). En la Tabla 31 aparece la lista de la biomasa media de cadáver (kg) disponible para los carroñeros en relación al tipo de cadáver. El tiempo medio que requirieron los carroñeros para consumir un cadáver fue muy variable, yendo desde 1 día en jabalíes jóvenes matados por lobos hasta más de 3 meses en el caso de cadáveres de bisonte (Tabla 31, Foto 6). El valor medio para todos los cadáveres de ungulados (N=144) alcanzó los 36 días ($DE\pm 39$), y 27 días ($DE\pm 27$) cuando los cadáveres grandes y de larga duración de bisonte fueron excluidos de los cálculos (N=128).

El peso medio inicial del cadáver y la biomasa disponible para carroñeros fueron también bastante diferentes entre los distintos tipos de cadáver, las especies de ungulados y las clases de edad-sexo; en general, los valores más bajos fueron los de las

presas de predadores (Tabla 31). Según la estructura de especies y edad/sexo de los ungulados matados por los lobos (Jedrzejewski et al. 2000, 2002), una sola presa de lobo proporciona a los carroñeros una media de 23 kg. Esto significa que, ya que el tamaño medio de la presa del lobo es de 67.2 kg (Jedrzejewski et al. 2002), alrededor del 34% de la biomasa de un ungulado matado por lobos está disponible para los carroñeros. Basándome en los datos presentados por Okarma et al. (1997) sobre la estructura de las presas de linces, estimé que una presa de lince podía suministrar cerca de 16 kg a los carroñeros, equivalente al 54% de la biomasa del ungulado muerto. Un ungulado cazado produciría de media 63 kg para los carroñeros (basado en la estructura de las cuotas de caza) y un ungulado muerto por causas naturales 119 kg (estructura de Okarma et al. 1995 y datos propios).

La tasa media de consumo de un cadáver (kg/día) para todos los cadáveres de ungulados (N=136) fue de una media de 2.5 kg/día ($DE \pm 2.80$). Varió desde casi cero, en las presas consumidas casi por completo por los lobos o en los cadáveres de carnívoros, hasta más de 37 kg/día en las grandes pilas de vísceras de bisonte (Tabla 31). La “diversidad” de cadáveres en los bosques templados fue muy alta. Por tanto, el tiempo y la tasa de consumo del cadáver mostraron una amplia variedad (Fig.21).

Tanto el tiempo medio como la tasa media de consumo de cadáveres de ungulados fueron significativamente diferente entre las distintas especies de ungulados (test de Kruskal-Wallis, N=144, $H=45.88$, $df=4$, $p<0.0001$ para el tiempo de consumo; N=136, $H=40.25$, $df=4$, $p<0.0001$ para la tasa de consumo). Los cadáveres de bisonte fueron los más duraderos, seguidos de los del jabalí, mientras que los cadáveres de cérvidos fueron consumidos en el periodo de tiempo más corto (Foto 6). Entre los cérvidos, cuanto menor fue la especie menor fue el tiempo de consumo. En general, los cadáveres de las especies de más tamaño presentaron una tasa de consumo más alta, siendo el jabalí la especie consumida a ritmos más bajos (Fig. 22).

El tiempo de consumo fue significativamente diferente entre cadáveres de diferente origen, incluso cuando se excluyeron a los cadáveres de bisonte del análisis (test de Kruskal-Wallis, N=144, $H=65.34$, $df=3$, $p<0.001$ con los cadáveres de bisonte incluidos; N=128, $H=49.13$, $df=3$, $p<0.0001$ con los cadáveres de bisonte excluidos). Las presas de lobos y linces fueron consumidas en el tiempo más corto, mientras que los ungulados muertos fueron los que más duraron (Fig.23). El tiempo que los carroñeros tardaban en consumir ungulados cazados y ungulados muertos era bastante similar. La tasa de consumo de un cadáver por parte de los carroñeros fue la más baja en los

ungulados muertos y la más alta en las presas de los predadores, sobre todo en la de los lobos. Sin embargo, las diferencias fueron sólo estadísticamente significativas en la muestra donde se excluía a los cadáveres de bisonte, ya que los cadáveres de bisonte eran consumidos a altas tasas (test de Kruskal-Wallis, $N=136$, $H=4.50$, $df=3$, $p>0.2$ con cadáveres de bisonte incluidos; $N=120$, $H=15.61$, $df=3$, $p>0.002$ con cadáveres de bisonte excluidos) (Fig.23).

6.3.2. Factores que afectan al consumo de cadáveres de ungulados por los carroñeros

Como reveló el análisis de regresión múltiple, los factores abióticos más importantes que afectaron significativamente al tiempo de consumo de cadáveres de ungulados (TIEMPO) fueron el peso inicial del cadáver (PESO), el tipo de cadáver (TIPO) y la fecha de muerte / exposición (DÍA DE INVIERNO) ($F_{3,139} = 67.265$, $p<0.0001$). La ecuación de regresión fue la siguiente:

$$\text{TIEMPO}^{1/2} = 8.768 + 0.011 \text{ PESO} - 1.692 \text{ TIPO} - 0.005 \text{ DÍA DE INVIERNO}$$

El peso inicial del cadáver estuvo positivamente correlacionado con el tiempo de consumo, siendo los cadáveres de mayor peso los consumidos durante periodos más largos (Fig.24). El tipo de cadáver (cifrado según la apertura del cadáver) y la fecha de exposición estuvieron negativamente correlacionados con el tiempo de consumo. Los cadáveres más abiertos se consumían en periodos de tiempo más corto, mientras que los intactos, como los de los ungulados muertos, duraban más. El tiempo se acortaba cuanto más tarde se producía la muerte / exposición, es decir con el avance del invierno. Estos tres factores explicaron el 58% de la variación observada en el tiempo que los carroñeros tardaban en consumir un cadáver. Las correlaciones cuadradas semiparciales (Tabachnik & Fidell 1983) se calcularon para cada variable independiente para mostrar su contribución a la variación total explicada. Lo más importante fue el peso inicial del cadáver ($sr^2 = 0.438$), seguido de cerca por el tipo de cadáver ($sr^2 = 0.407$), y después la fecha de muerte / exposición ($sr^2 = 0.125$).

De las variables relacionadas con el carroñeo, sólo el número total de especies carroñeras y el número de visitas del lobo registradas en un cadáver estaban

correlacionadas significativamente con el tiempo de consumo del cadáver (Fig.25). Los cadáveres de larga duración eran descubiertos por más especies carroñeras ($r_s = 0.35$, $p < 0.0001$) y visitados con más frecuencia por los lobos ($r_s = 0.31$, $p < 0.0005$).

La relación entre la tasa de consumo del cadáver (kg/día) y varias variables independientes, conectadas con los parámetros de carroñeo de todos o casi todos los carroñeros más importantes (en términos de consumo del cadáver), fue comprobada mediante un análisis de regresión múltiple (Tabla 32). El mejor modelo de la serie fue seleccionado siguiendo el Criterio de Información de Aikake (AIC). La frecuencia de carroñeo del lobo (WS), la actividad total de carroñeo (SA), y el índice de cuervos (RI- frecuencia de carroñeo del cuervo multiplicado por el número medio de cuervos observados) tuvieron efectos significativos en la tasa media de consumo del cadáver (RCC) ($F_{3,132} = 15.851$, $p < 0.00001$). La ecuación de regresión fue la siguiente:

$$\log \text{RCC} = 0.458 + 1.091 \text{ WS} + 0.142 \text{ SA} + 0.021 \text{ RI}$$

Estos factores fueron los responsables del 25% de la variación observada en la tasa de consumo. Todos ellos estuvieron positivamente correlacionados con la tasa de consumo del cadáver. Las visitas por lobos fueron el factor principal responsable de las altas tasas de consumo. Sólo su frecuencia de carroñeo explicó el 18 % de la variación observada en la tasa de consumo de los cadáveres (Tabla 32) y la correlación cuadrada semiparcial fue también alta ($sr^2 = 0.41$). La actividad total de carroñeo ($sr^2 = 0.18$) y el índice de cuervos ($sr^2 = 0.13$) tuvieron un efecto más débil en la tasa de consumo del cadáver.

Se investigó el efecto de las tres variables meteorológicas (temperatura media diaria, cubierta de nieve y precipitaciones) en el consumo diario de cadáveres. La temperatura ambiente tuvo una influencia significativa en la tasa diaria de consumo del cadáver (Fig. 26). En el invierno, el consumo diario de cadáveres de ungulados alcanzó su pico más alto en el rango de temperaturas alrededor de 0°C, disminuyendo progresivamente a temperaturas más bajas y más altas. Las tasas de consumo diarias aumentaron repentinamente a temperaturas bajas extremas ($\leq -15^\circ\text{C}$) y a temperaturas moderadamente cálidas ($\geq 15^\circ\text{C}$) (Fig.26). Las diferencias entre las tasas diarias de consumo de cadáveres dependiendo de las clases de temperaturas fueron significativas (test de Kruskal-Wallis, $N=4628$, $H=153.86$, $df=9$, $p < 0.001$). La tasa diaria de consumo

de cadáveres disminuyó suavemente con el incremento de las precipitaciones, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas (test de Kruskal-Wallis, $N=4628$, $H=0.744$, $df=4$, $p>0.9$).

6.3.3. Variación temporal en la tasa diaria de consumo de cadáveres

La tasa de consumo de cadáveres (kg/día) varió a través del proceso de explotación (kg) y su patrón temporal fue bastante diferente entre los distintos tipos de cadáver (Fig.28). Las tasas diarias de consumo de presas de predadores por parte de los carroñeros fueron las más altas y disminuyeron de manera exponencial con el tiempo. Las presas de lobos y linces fueron consumidas en las primeras fases a mayor velocidad y en periodos de tiempo más cortos que otros tipos de cadáveres. Las tasas diarias máximas de consumo por parte de los carroñeros se observaron con las vísceras de los ungulados, que fueron consumidas intensivamente en solo unos pocos días (Fig.28). Los ungulados cazados y muertos fueron consumidos a una velocidad menor; su consumo aumentó durante los primeros días después de la muerte / exposición, y después fue disminuyendo muy lentamente y a un ritmo constante durante periodos largos de tiempo. Ocasionalmente, la tasa diaria de consumo de ungulados cazados y muertos aumentó de repente en las fases más tardías, debido principalmente al carroñeo por parte de lobos en los cadáveres más viejos. Los cadáveres de carnívoros fueron consumidos a las tasas diarias más bajas y durante un periodo de tiempo muy largo, sobre todo considerando su pequeño tamaño en relación al resto de cadáveres de ungulados (Fig. 28). Los cadáveres de bisonte no se representaron en la Figura 28 ya que mostraron un patrón diferente al del resto de ungulados debido a su gran tamaño (Selva et al. 2003).

El consumo diario de cadáveres de ungulados varió también en relación al día de invierno, es decir con el avance del invierno (Fig.29). Las tasas más altas se observaron en verano, cuando las temperaturas cálidas favorecieron la presencia de insectos y microbios. En el invierno, los cadáveres fueron consumidos por los carroñeros vertebrados a una tasa más baja y bastante constante, siendo la más alta en enero-febrero, hacia el final de la estación fría. Las tasas de consumo de los cadáveres fueron generalmente las más bajas en primavera y otoño (Fig.29).

6.4. COMPORTAMIENTO DE LOS CARROÑEROS EN LOS CADÁVERES

6.4.1. Eficiencia de carroñeo y secuencia de llegada a los cadáveres

El análisis del tiempo de supervivencia del cadáver para los principales carroñeros dió la eficiencia de carroñeo de cada especie (Tabla 33, Fig.30). Los cuervos fueron los carroñeros más eficientes, descubriendo la mitad de los cadáveres en el primer día. Las siguientes especies más eficientes fueron el arrendajo, el pigargo, el zorro, el ratonero y el carbonero común. Este grupo encontró el 25% de los cadáveres en el primer día y les llevó de 2 a 3 días descubrir la mitad de los cadáveres (Tabla 33). El arrendajo, el pigargo y el zorro encontraron más del 80% de los cadáveres alrededor del sexto día (Fig.30, Tabla 34). Un grupo de carroñeros menos eficientes estuvo formado por perros callejeros, perros mapache, jabalíes y martas. Emplearon de 2 a 3 días para encontrar el 25% de los cadáveres y hasta 5 días en encontrar la mitad de ellos (Tabla 33). Necesitaron periodos más bien largos para detectar algunos cadáveres, y alrededor del sexto día sólo del 63 al 77% de los cadáveres fueron descubiertos (Fig.39, Tabla 34). Los lobos necesitaron más de 2 semanas para encontrar la mitad de los cadáveres y 1 mes para detectar el 75% de ellos (Tabla 33, Fig.30). A algunas especies, tales como el ratonero, el perro mapache y el jabalí, les llevó un largo periodo de tiempo encontrar algunos cadáveres (Fig.30).

Todos los cadáveres fueron encontrados por algún carroñero dentro de un periodo corto de tiempo, 1.3 días de media ($DE \pm 1.41$). El ochenta y seis por ciento de los cadáveres fueron descubiertos durante el segundo día por algún carroñero (Tabla 34). Los cadáveres localizados en el interior del bosque fueron encontrados por los carroñeros tan rápido como los localizados en las áreas abiertas (test de Cox-F, $N_1 = 69$, $N_2 = 30$, $F = 1.337$, $p = 0.102$). La supervivencia del cadáver fue similar en la estación fría y en la cálida (test de Cox-F, $N_1 = 84$, $N_2 = 15$, $F = 1.414$, $p = 0.132$). De media, a los carroñeros les llevó 1.2 días ($DE \pm 1.18$) descubrir una presa de lobo ($N = 55$), 1.4 días ($DE \pm 1.78$) localizar a un ungulado cazado ($N = 33$), 1.6 días ($DE \pm 1.19$) encontrar a una presa de lince ($N = 8$), y 2.7 días ($DE \pm 0.58$) encontrar a un ungulado que hubiera muerto por enfermedad o inanición ($N = 3$). No se encontraron diferencias significativas en el tiempo requerido por los carroñeros para encontrar presas de lobos y cadáveres no matados por los lobos (test de Cox-F, $N_1 = 55$, $N_2 = 44$, $F = 1.128$, $p = 0.279$).

La secuencia de llegadas al cadáver estuvo relacionada con la eficiencia de carroñeo, generalmente, los carroñeros más eficientes llegaron al principio (Fig.30). El orden de llegada no mostró una relación clara con la abundancia relativa de las especies. En la mayoría de los casos los cuervos llegaron primero (38% de las primeras llegadas), seguidos de los zorros (19% de las primeras llegadas). También se registraron normalmente como segundos en la secuencia de llegada a los zorros, los pigargos y los arrendajos. El jabalí, el perro mapache y la marta fueron pocas veces los primeros en llegar, llegando normalmente en las segundas y posteriores llegadas. Los lobos y otras especies registradas con menos frecuencia fueron los últimos en llegar a los cadáveres de ungulados (Fig.31).

6.4.2. Patrones de actividad diaria y explotación del cadáver por los carroñeros

Los cuervos fueron normalmente los primeros en llegar a los cadáveres en invierno, a veces, incluso antes del amanecer (Fig. 32). Aunque con menos frecuencia que los cuervos, los ratoneros y los azores llegaron también bastante temprano. A excepción del cuervo y del azor, a los cuales se les registró en algunas ocasiones alimentándose de un cadáver después de la puesta de sol, todas las aves carroñeras evitaron acudir a la carroña por la noche. En el invierno, la actividad de los cuervos en los cadáveres observados fue intensa a lo largo del día, disminuyendo al amanecer y al anoecer. Los arrendajos mostraron un patrón de actividad similar (Fig.32). Una cierta segregación temporal existió entre los córvidos y las rapaces. Los córvidos fueron los más madrugadores mientras que todas las rapaces tendieron a mostrarse más activas en las últimas horas, alcanzando el pico más alto justo antes o al atardecer. Los carboneros comunes también incrementaron su actividad en los cadáveres a lo largo del día.

La segregación temporal más clara en los cadáveres se observó entre las aves y los mamíferos carroñeros (Fig.32). Las marta y los zorros visitaron los cadáveres principalmente durante la noche. Comenzaron su actividad en los cadáveres justo antes o durante el atardecer, incrementando su actividad. La actividad del zorro en los cadáveres alcanzó su pico más alto antes de la media noche y la de la marta dos horas antes. Con frecuencia se observó a la marta en los cadáveres al final de la tarde, sobre todo en las horas anteriores a la puesta de sol (Fig.32). Se registró al jabalí carroñeando tanto durante el día como durante la noche; los perros callejeros también podían visitar los cadáveres a cualquier hora. Durante las observaciones de verano, sólo los cuervos, las águilas pomeranas y los jabalíes fueron observados de vez en cuando en los

cadáveres. Durante el periodo cálido, la actividad de los cuervos en los cadáveres se concentró principalmente en las primeras horas del día.

Las especies que se registraron con más frecuencia en los cadáveres durante las observaciones diarias se muestran en la Tabla 35; no siempre corresponden a aquellas especies con alta frecuencia de carroñeo durante el seguimiento de cadáveres (ver Tablas 14 y 15). Se observaron con más frecuencia a las aves carroñeras que a los mamíferos. Los cuervos fueron los carroñeros más comunes en los cadáveres a lo largo del día, estando presente en el 12.2% de los escaneados. Aunque el número de cuervos en los cadáveres fue altamente variable, en general fueron los carroñeros más numerosos, con una media de 35 visitas diarias a un cadáver. Sin embargo, sus visitas fueron cortas, de una duración media de casi cinco minutos (Fig.33). Las visitas en solitario a un cadáver por parte de una pareja de cuervos (1-2 individuos presentes) fueron más largas (N=284, 7 min. 19 seg. de media, DE \pm 6 min. 40 seg.) que las visitas de los cuervos inmaduros dentro de la bandada. (>2 individuos presentes) (N=628, 3 min. 55 seg. de media, DE \pm 4 min. 10 seg.). Las diferencias fueron significativamente altas (variables transformadas logarítmicamente; test t, $t = 9.939$, $df = 910$, $p < 0.000001$). La visita más larga registrada de un miembro de una pareja de cuervos a un cadáver duró 55 minutos, mientras que 25 minutos fue lo máximo registrado para un miembro inmaduro de una bandada. Aunque los cuervos se dedicaron principalmente a alimentarse (70% del tiempo presente), otras de sus actividades en los cadáveres consistían, sobre todo, en coger provisiones, jugar, bañarse en la nieve o limpiarse el plumage.

La frecuencia de carroñeo diaria del ratonero fue relativamente alta (Tabla 35). Los ratoneros visitaron los cadáveres una media de dos veces diarias, normalmente 1 individuo cada vez. Sin embargo, la duración de las visitas en solitario de los ratoneros fue significativamente más larga que las de los cuervos (test de la U de Mann-Whitney, $z = 10.074$, $p < 0.000001$) (Fig.33). Los ratoneros pasaban la mayor parte de su tiempo alimentándose (84% del tiempo presente). Los azores mostraron un patrón de carroñeo significativamente diferente al del resto (test U de Mann-Whitney, z de 3.008 a 7.342, $p < 0.003$ en todos los casos). Pasaron un periodo de tiempo extremadamente largo en los cadáveres, una media de 1h 28 min., con un máximo registrado de 5.5 horas en una sola visita. Esto contribuyó a que el azor tuviera una frecuencia de carroñeo diaria similar al del ratonero, un carroñero más frecuente y eficiente. Además, los azores se pasaron alimentándose aproximadamente sólo la mitad del tiempo (Tabla 35, Fig.33). El resto

del tiempo simplemente permanecían encima de los cadáveres y parecían vigilarlos. En cuanto a las otras rapaces, los pigargos visitaron los cadáveres de modo solitario, casi una vez al día. Eran las especies rapaces con una menor frecuencia de carroñeo diario (1.3%). De media, una única visita del pigargo duraba casi 27 minutos y era similar al tiempo que utilizaban el ratonero y la marta (test de la U de Mann-Whitney, $z = 1.255$ y 1.335 respectivamente, $p > 0.1$ en todos los casos) (Tabla 35, Fig. 33). En una ocasión, se observó a un águila pomerana sobre un cadáver durante 44 minutos.

Al contrario que las rapaces, las aves más pequeñas paseriformes dedicaban la mayor parte del tiempo alimentándose intensamente. Hacían más visitas al día y se ocupaban de los cadáveres en grupo. Los arrendajos se acercaban con bastante frecuencia a los cadáveres a lo largo del día. Por lo general visitaban los cadáveres en parejas, casi 6 veces al día. La duración media de una sola visita del arrendajo era de 6 min. 41 seg., similar tan sólo a las visitas del zorro (test de la U de Mann-Whitney, $z = 0.408$, $p > 0.6$). Los arrendajos dedicaban el 89% del tiempo que pasaban ante los cadáveres a la alimentación. Entre las aves carroñeras, los carboneros (el común y el herrerillo) tenían la frecuencia de carroñeo más baja. La duración media de una sola visita del carbonero era de 3 minutos, significativamente más corta que las visitas de otros carroñeros (test de la U de Mann-Whitney, z from 3.034 a 8.042, $p < 0.003$ en todos los casos). Los carboneros visitaban un cadáver 1.6 veces al día y durante las visitas sólo se alimentaron intensamente (Tabla 35, Fig. 33). En general, las aves carroñeras con más masa corporal tuvieron periodos de alimentación más largos que las especies más pequeñas (Fig. 34); la correlación fue marginalmente no significativa ($r_s = 0.71$, $p = 0.0713$).±

Las especies de mamíferos observadas con mayor frecuencia ante los cadáveres fueron la marta y el zorro, la marta fue la más frecuente. Las visitas de las martas eran mucho más largas (una media de 20 min. 38 seg.) que las de los zorros (una media de 6 min. 57 seg.) (test de la U de Mann-Whitney, $z = 2.918$, $p < 0.004$). Además la proporción de tiempo dedicado a la alimentación difería entre ambas especies. Los zorros eran extremadamente precavidos ante los cadáveres, acercándose a ellos cautelosamente y alimentándose pocas veces (18% del tiempo dedicado). A menudo abandonaban el lugar sin alimentarse o se llevaban un trozo de cadáver. Se observó que los perros callejeros y los jabalíes aparecían con menor frecuencia (frecuencias de carroñeo diario 0.6 y 0.12, respectivamente). La duración media de sus visitas era de 17 y 23 minutos respectivamente, alimentándose durante un 70% del tiempo de la visita.

Muchas de las especies registradas durante continuas observaciones fueron observadas aprovisionando comida. El aprovisionamiento de comida fue observado en el arrendajo, la urraca, el pigargo, el zorro y la marta. No fue posible averiguar si el alimento tomado del cadáver fue finalmente escondido o no, ya que los animales se perdieron de vista. Sin embargo, a excepción de una sola observación de un pigargo que probablemente sólo se llevó el trozo a otro lugar para comérselo, el resto de especies aprovisionadoras fue observado más de una vez llevándose comida. Las urracas eran las que guardaron alimento más frecuentemente, se observó un mínimo de 172 viajes para aprovisionar comida. Se observó a los arrendajos llevándose comida 7 veces, a los zorros 4 veces (una observación adicional durante el seguimiento de cadáveres) y a las martas dos veces.

6.4.3. Interacciones y jerarquías interespecíficas

Las especies más gregarias en los cadáveres fueron los córvidos (Fig. 35). Los cuervos no sólo acudían a los cadáveres en gran número, sino que además normalmente se alimentaban juntos. La relación media del número de urracas presente comparado con el número de urracas que se alimentaban era 1:0.6. El tamaño medio del grupo de cuervos que se alimentaban juntos era de 3.5 individuos ($DE \pm 3.19$), consistiendo el mayor grupo de 33 individuos. La mitad de los escaneados en los que se observaron cuervos alimentándose incluían 1-2 individuos carroñeando juntos; la otra mitad correspondió a grupos de ≥ 3 cuervos, implicando por lo tanto a más de una pareja y/o miembros de la bandada. Los arrendajos se reunían alrededor de los cadáveres en un número inferior que los cuervos, contando el mayor grupo observado con 7 individuos. Los arrendajos a menudo se alimentaban de modo solitario (57% observaciones); sólo el 23% de las observaciones incluyeron ≥ 3 arrendajos comiendo juntos (Fig. 35). El tamaño medio del grupo de arrendajos alimentándose era 1.7 individuos ($DE \pm 0.96$), y la razón entre arrendajos presentes y alimentándose era 1:0.8. Los carboneros eran también gregarios y el 36% de las exploraciones incluyeron ≥ 2 aves comiendo juntas. La proporción de carboneros alimentándose en relación al número presente era 1:1. Los herrerillos se alimentaban solos o junto con los carboneros comunes pacíficamente. La media del grupo de alimentación consistía en 1.4 carboneros ($DE \pm 0.68$).

Las rapaces normalmente se alimentaban de modo solitario, relacionándose rara vez con conespecíficos (Fig. 35). Entre estas, el ratonero fue la más tolerante con los

conespecíficos, alimentándose junto a otro ratonero en el 5% de los escaneados. Tan sólo una vez se registraron 3 ratoneros alimentándose juntos. La razón de ratoneros alimentándose en relación al número de presentes era 1:0.8. El azor estuvo siempre presente y se alimentó solo. Algunas veces, los pigargos acudieron al cadáver con otra águila (12 escaneados), pero nunca se alimentaron juntos. La razón entre el número de individuos alimentándose y el número de presentes era 1:0.7 en el caso de los pigargos.

El cuervo fue el carroñero que se relacionaba más a menudo con otras especies ante los cadáveres (Fig. 36, Foto 7). Fueron observados frecuentemente tanto acudiendo como alimentándose junto a otros carroñeros. Las asociaciones más comunes fueron cuervos – pigargos y cuervos–ratonero. Se observaron también cuervos y arrendajos en los cadáveres, pero en pocas ocasiones se les grabó alimentándose juntos. Las interacciones entre aves y mamíferos carroñeros eran raras, siendo la más frecuente de ellas las decuervo–zorro (Fig. 36). En general, los cadáveres eran monopolizados por una sola especie. Sólo el 2% de los scans implicaban 2 especies juntas en los cadáveres. En el 1% de los scans se observaron 2 especies alimentándose juntas. Sólo en raras ocasiones se observó a 3 especies simultáneamente durante las observaciones directas de cadáveres.

Se observaron interacciones agresivas en los cadáveres, principalmente entre aves carroñeras (Tabla 36). Los carboneros nunca fueron registrados iniciando un ataque, ni siquiera hacia los conespecíficos, y rara vez fueron atacados. Los cuervos llevaron a cabo el mayor número de acciones agresivas. Los córvidos dirigían la mayoría de las agresiones hacia individuos de su misma especie. El índice de agresividad intraespecífica era muy alto en los cuervos y arrendajos. Los arrendajos sólo atacaban especies más pequeñas (carboneros), mientras que los cuervos iniciaban agresiones hacia todas las demás especies excepto hacia los arrendajos. El ratonero fue el mayor receptor de las agresiones interespecíficas por parte de los cuervos. El cuarenta y uno por ciento de las acciones agresivas de los cuervos hacia los ratoneros y los pigargos consistían en picotear la cola de las rapaces. Los pigargos eran atacados por los cuervos exclusivamente en presencia de las bandadas de cuervos. Sin embargo, las águilas se alimentaban pacíficamente con parejas de cuervos. Los ratoneros también recibían la mayoría de las agresiones (85%) por parte de grupos de cuervos. En contraste con los córvidos, las rapaces mostraban un bajo índice de agresividad intraespecífica. Las rapaces iniciaban la mayoría de los encuentros agresivos contra los cuervos y pocos hacia conespecíficos y otras especies rapaces. El azor pocas veces

estaba implicado en una interacción agresiva (Tabla 36). Otras agresiones observadas ante los cadáveres incluían a dos martas luchando, un jabalí atacando cuervos, un perro salvaje persiguiendo cuervos, y una pareja de cuervos echando a una marta de un cadáver sobrevolando sobre ella.

Ocasionalmente, las interacciones agresivas o competitivas en los cadáveres terminaron con la muerte de uno de los oponentes. Se observó dos veces a un azor matando arrendajos en los cadáveres. Un pigargo probablemente mató a un joven zorro en uno de los cadáveres observados; se documentaron águilas matando un perro mapache ante los cadáveres en BPB (H Okarma com. pers.) Algunos perros mapaches cayeron presa de los lobos (y a veces también de los perros salvajes) en BPB (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998); observé tal caso en una ocasión ante un ciervo que había sido cazado por los lobos.

En general, las agresiones intraespecíficas no fueron muy frecuentes (136 de 1139 registros). En la mayoría de las ocasiones si el ataque acabó con éxito o no fue una decisión bastante subjetiva. Por este motivo la proporción de ataques exitosos no fue utilizada para construir la jerarquía interespecífica. El dominio jerárquico entre especies se reflejó en desplazamientos pasivos o la evitación de especies dominantes, más que en una serie de desafíos y luchas (Tabla 37). Normalmente la especie subdominante abandonaba el lugar antes de la llegada de la dominante y se acercaba al cadáver una vez que la especie dominante había desaparecido. En algunos casos no había respuesta a la llegada o salida de una determinada especie, esto ocurrió específicamente con los siguientes carroñeros:

- (1) Cuervos, cuando un ratonero se acercaba (N = 18) y se iba (N = 11), y cuando un pigargo se acercaba (N = 7) y se iba (N = 4).
- (2) Ratoneros, cuando un cuervo se acercaba (N = 11) y se iba (N = 3).
- (3) El azor, cuando un cuervo se acercaba (N = 2).
- (4) El pigargo, cuando un cuervo se acercaba (N = 2).

Las especies más pequeñas de aves carroñeras fueron desplazadas por las más grandes. Los carboneros tenían el rango jerárquico más bajo, seguidos de los cuervos y los arrendajos. No hubo una clara jerarquía entre los cuervos y ratoneros, ni entre el ratonero y el azor. Los cuervos rara vez interaccionaban con un azor alimentándose y parecía en definitiva como si lo evitaran. La mayoría de sus contactos (10 observaciones) se limitaron a llamadas y a sobrevolar el cadáver lo por parte de los

cuervos cuando un azor se quedaba durante largos periodos. El pigargo era el ave más dominante; algunas veces el pigargo era perseguido en el aire sólo por lo cuervos después de abandonar el cadáver. No se obtuvo ningún dato sobre la relación de dominio entre los pigargos y carnívoros de tamaño medio, excepto por aquellos casos en que los pigargos causaron la muerte de alguno de ellos. Sin embargo, en general los mamíferos dominaron a las aves. La jerarquía entre mamíferos también parecía estar basada en el tamaño corporal. Se documentó en una ocasión a los zorros y los perros mapache alimentándose juntos sin mostrar ninguna agresión (T. Werkowski com. pers.). La figura 37 contiene un diagrama de las jerarquías de dominio entre las especies de carroñeros más comunes en los cadáveres.

Las interacciones competitivas ante los cadáveres fueron investigadas entre especies que con frecuencia acudían juntas: arrendajo – cuervo, ratonero – cuervo y pigargo – cuervo (Fig 36). Análisis de regresiones múltiples mostraron que la duración de las estancias de los arrendajos ante los cadáveres (TIEMPO DEL ARRENDAJO) no dependía del número de arrendajos que se alimentaban juntos sino en el número de cuervos presentes en los alrededores del cadáver (N CUERVOS PRESENTE). Los arrendajos acortaban sus visitas cuando el número de urracas incrementaba.

$$\log \text{TIEMPO DEL ARRENDAJO} = 1.853 - 0.298 \text{ N CUERVOS PRESENTE}$$

$$N = 254, R^2_{\text{adj}} = 8\%, p = 0.000002$$

El número de cuervos alimentándose (N CUERVOS ALIMENTÁNDOSE) afectaba significativamente a la cantidad de tiempo que los ratoneros dedicaban a los cadáveres (TIEMPO DEL RATONERO). Los ratoneros dedicaban periodos de tiempo más cortos a los cadáveres cuando el número de cuervos alimentándose junto a ellas incrementaba.

$$\log \text{TIEMPO DEL RATONERO} = 2.785 - 0.128 \text{ N CUERVOS ALIMENTÁNDOSE}$$

$$N = 88, R^2_{\text{adj}} = 8\%, p = 0.0049$$

En el caso de los pigargos, la especie dominante, el número de cuervos alimentándose junto a ellos no afectaba a la duración de sus visitas (N = 24, p = 0.942). Sólo las

cuervos intentaban robar comida, normalmente sin éxito alguno, de otras cuervos (N = 2 observaciones) y ratoneros (N = 8 observaciones).

6.4.4. Partición del cadáver y procesos de facilitación

Ninguno de los carroñeros mostró una aparente especialización a la hora de alimentarse de una parte específica del cadáver; todas las partes del cadáver fueron consumidas según estaban disponibles. Músculos y vísceras (incluyendo el estómago y los intestinos) eran las partes preferidas por todos los carroñeros, que consumieron las partes menos energéticas (pellejo, huesos) sólo cuando la carne y los órganos se agotaban (Foto 8). No se observaron aves carroñeras comiendo huesos. Sólo se observaron carboneros y arrendajos recogiendo pequeños trozos de carne esparcidos por el suelo alrededor del cadáver. Los mamíferos carroñeros eran los principales consumidores de huesos. Los grandes huesos sólo podían ser partidos por los lobos y los jabalíes. Los lobos eran la única especie que se observó royendo la epífisis de las extremidades óseas de grandes ungulados, principalmente de bisonte, para extraer la médula. En los cadáveres intactos de grandes ungulados que estaban muy congelados, los carnívoros de tamaño medio (principalmente zorros) consumían el morro, mientras que pequeñas y medianas aves carroñeras se comían usualmente los ojos. A excepción de la piel del bisonte, que sólo lo consumían los lobos, todos los carroñeros podían consumir la piel de los ungulados. Los carnívoros de tamaño medio, especialmente las martas, fueron frecuentemente observadas consumiendo piel cuando las otras partes estaban agotadas.

Los carroñeros tuvieron mayor dificultad en abrir cadáveres intactos durante el invierno, principalmente cuando estos estaban congelados hasta el punto de solidificación. Siete cadáveres de jabalí, con piel más gruesa que los cérvidos, permanecieron intactos hasta la llegada de la primavera, cuando la actividad microbacteriana y de los insectos ablandó los cuerpos. Sólo los lobos eran capaces de abrir los cadáveres de bisonte en el invierno, teniendo por lo tanto un importante efecto de facilitación para el resto de los carroñeros. Los cadáveres de cérvidos y de jabalíes también eran abiertos por otros carroñeros, principalmente por el ano y las partes bajas del vientre. Se documentó al pigargo, cuervo, el ratonero, el zorro, la marta y el perro mapache abriendo cadáveres. Además, los lobos a menudo facilitaban el acceso a cadáveres que estaban situados en lugares inaccesibles o escondidos, a otras especies.

Se observaron cinco de estos casos: 2 jabalíes ahogados en un río bajo el hielo; una presa de lince abandonada, camuflada y completamente cubierta de nieve; un jabalí que murió bajo una espesa cobertura de abetos, y un lobo muerto que yo escondí bajo palos y ramas. En todos los casos, los lobos sacaron los cuerpos intactos (del río o de posiciones ocultas).

Además, los lobos jugaban un importante papel facilitatorio en cadáveres de ungulados a los carroñeros mediante la provisión progresiva de acceso a otras especies (Fotos 6 y 8). Durante las visitas a los cadáveres de grandes ungulados en las se alimentaron, abrían nuevas partes y desencadenaron la actividad carroñera de otras especies. En los cadáveres de bisonte, los zorros, perros mapache, cuervos y ratoneros fueron observados con más frecuencia durante inspecciones en las que se registró también lobo alimentándose. Las diferencias eran significativas en el zorro (test de la G, $G = 16.57$, $df = 1$, $p < 0.01$) y en el perro mapache ($G = 6.23$, $df = 1$, $p < 0.025$). El mismo fenómeno se documentó en cadáveres de ciervo intactos, y parcialmente consumidos. El cuervos, el ratonero, el arrendajo, el zorro, la marta, el perro mapache y el jabalí visitaron más frecuentemente los cadáveres de ciervo cuando los lobos ya se habían alimentado de éstos. Las diferencias eran significativas en el cuervo (test de la G, $G = 7.69$, $df = 1$, $p < 0.01$), zorro ($G = 10.45$, $df = 1$, $p < 0.005$), perro mapache ($G = 6.34$, $df = 1$, $p < 0.025$), marta ($G = 12.67$, $df = 1$, $p < 0.001$) y jabalí ($G = 12.80$, $df = 1$, $p < 0.001$).

Las ruidosas bandadas de cuervos inmaduras también tenían un importante efecto de facilitación para otras aves carroñeras, especialmente para las rapaces. El número máximo de cuervos observados en los cadáveres explicaba el 71% de la variación en la presencia/ausencia de pigargos en los cadáveres. La probabilidad de que los pigargos visitaran un cadáver aumentaba significativamente cuando había un mayor número de cuervos (regresión logística, intercepto = - 1.085, $\beta = 0.074$, $SE = 0.017$, odd ratio = 1.077, modelo $\chi^2 = 30.103$, $df = 1$, $p < 0.0001$). El número de cuervos observados predecía también la presencia de ratoneros en los cadáveres, clasificando correctamente el 72% de los casos (intercepto = -1.154, $\beta = 0.114$, $SE = 0.023$, odd ratio = 1.120, modelo $\chi^2 = 54.794$, $df = 1$, $p < 0.0001$).

7. DISCUSIÓN

7.1. CADÁVERES DE UNGULADOS: UN RECURSO DIVERSO Y PREVISIBLE

Los principales contribuyentes al suministro anual de cadáveres fueron el ciervo y el jabalí, las especies de ungulados más abundantes en el BPB durante el periodo de estudio. El corzo, aun siendo una especie abundante, contribuía poco a la biomasa de cadáveres debido a su pequeño tamaño. Por el contrario, el bisonte tuvo una importante contribución, aun habiendo pocos cadáveres disponibles cada año. La cantidad de bisonte, y por lo tanto la biomasa anual total de cadáveres de ungulados disponible para los carroñeros, podía aumentar extraordinariamente con un manejo distinto de la población de bisontes, es decir dejando a los animales morir en el bosque en vez de eliminarlos, o no retirando del bosque los cuerpos de animales sacrificados. La estructura de las especies proveedoras de cadáveres varió según la estructura de la comunidad de ungulados vivos. El número de ungulados fue fuertemente reducido en 1991-96 en el BPB, siendo la caza notablemente menor desde 1996-97 (Kossak 1999). La drástica disminución de corzos (>4-veces) durante los 90 explica parcialmente el bajo número de cadáveres de corzo encontrados en relación con estudios previos (Okarma et al. 1995). Incluso la predación de corzo por el lobo ha disminuido hasta 6 veces (Jedrzejewski et al. 2002). Por lo tanto, el manejo de la caza, especialmente las reducciones no selectivas a gran escala, puede afectar directamente al flujo de recursos para los carroñeros. La abundancia de carroñeros puede tener correlación con la densidad potencial de cadáveres (ungulados vivos en este caso), tal y como Houston (1987) descubrió en los bosques neotropicales. De hecho, la densidad reproductora de cuervos, la especie más dependientes de carroña, ha disminuido en el BPB pasando de ser de 11 parejas/100 km² en 1985-87 (Pugazewicz 1997) a 7 parejas/ 100 km² en 2001 (Muller 2001). Se ha sugerido que la falta de cadáveres, debida en parte al exterminio del lobo en las áreas del norte, es un factor que ha contribuido a la disminución de la población del zorro polar *Alopex lagopus* (Hersteinsson et al. 1989, Linnell & Strand 2002). Recientemente, Roth (2002) ha mostrado la importancia de los cadáveres de focas cazadas por los osos polares (*Ursus maritimus*) en la dinámica poblacional del zorro polar.

Excepto en el caso del corzo, la contribución de los diferentes factores a la mortalidad de ungulados era básicamente la misma que en años anteriores (Jedrzejewski et al. 1992, Krasinski et al. 1994). Okarma et al. 1995). Debido a la reducción de ungulados, un mayor número de animales heridos fue observada por Okarma et al. (1995). Los autores también observaron una mayor contribución de la enfermedad y la inanición, especialmente en los cérvidos. Esto puede ser una consecuencia de la inclusión bajo esta categoría de muertes por causas desconocidas por parte de los autores, sobrestimando por lo tanto la mortalidad causada por enfermedad y hambre (e.g. animales malheridos y muertos posteriormente que se han evaluado como desconocidas o simplemente enfermedad). Como aparece en estudios previos (Jedrzejewski et al. 1992, Jedrzejewski et al. 1993 a, Okarma et al. 1995, Okarma et al. 1997, Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998, Jedrzejewski et al. 2000), el ciervo sufrió más la predación por parte del lobo, y el corzo más por parte del lince, mientras que los jabalíes eran principalmente afectados por la enfermedad/malnutrición (especialmente los jóvenes) y la caza.

Los cadáveres de ungulados se distribuyeron al azar en el BPB, probablemente debido a la homogeneidad del terreno, sin grandes unidades ecológicas físicamente definida (e.g. llanuras y montes), así como a los hábitos sedentarios (no migratorios) de la población de ungulados. Una pauta diferente de distribución de cadáveres ha sido observada en otras áreas, como Yellowstone (Houston 1978, Green et al. 1997 y Serengeti (Houston 1979). Las presas de los lobos están normalmente distribuidas al azar, incluso si la distribución de ungulados es agregada (Carbyn 1983). Una distribución agregada de cadáveres puede beneficiar a ciertas especies, especialmente a aquellas que son capaces de cubrir grandes áreas de forrajeo (Houston 1979, Wilmers et al. 2003 a), mientras que bajo una distribución uniforme, los cadáveres pueden estar disponibles para una gama más amplia de especies carroñeras, incluyendo aquellas que mantienen territorios de invierno. En general, los bosques más productivos (de hoja caduca y maduros) producían un mayor número de cadáveres. Curiosamente, se descubrió la misma relación en la comunidad de ungulados vivos, cuyas densidades estaban definidas por la disponibilidad de alimento (Jedrzejewska et al. 1994). Los cadáveres de una especie dada de ungulado parecían ser más abundantes en el hábitat preferido por la especie. En este sentido, la ‘borealización’ de los bosques caducifolios debida a la política forestales, que está disminuyendo su capacidad de carga para ciervos

y jabalíes (Jedrzejewska et al. 1994), podría tener consecuencias similares en el suministro de cadáveres de ungulados.

Los cadáveres de ungulados se mostraron como un recurso previsible, y su suministro anual, en términos de número de cadáveres (1.8 cadáveres/km²) y de biomasa (89 kg./km²), era casi la misma cada año. En los años en que se realizaban censos de cadáveres, los inviernos fueron suaves y la producción de bellotas fueron moderadas, así que no se esperaron grandes variaciones en la mortalidad de ungulados. Por esto y por el método empleado, los valores obtenidos pueden representar el aporte mínimo de cadáveres disponible para los carroñeros cada año. Los grandes predadores, si su población es estable, proveen a los carroñeros a lo largo de año. Curiosamente, el número de cadáveres de cérvidos proporcionados anualmente por los lobos era bastante similar al dato obtenido en un estudio telemétrico paralelo sobre la tasa de predación del lobo realizado por Jedrzejewski et al. (2002). Las muertes por enfermedad e inanición pueden ser más variables ya que están gobernadas por los años de producción masiva de bellotas y por las condiciones atmosféricas. Se registraron más de 2400 cadáveres de ungulados en el BPB durante el duro invierno de 1969/70 (Okarma et al. 1995), y se han observado muertes masivas de jabalíes (Cabón 1958, Milkowski 1970). Las densidades de los cadáveres pueden incrementar más de nueve veces bajo condiciones extremas invernales (Green et al. 1997). La variación en la provisión de cadáveres por muerte natural dentro de un mismo año es alta, aunque 'previsible' desde el punto de vista de un carroñero; ya que ésta aumenta generalmente hacia el final del invierno. El setenta y uno por ciento de los 179 cadáveres de ungulados encontrados en el BPB que murieron por enfermedad y hambre se registraron en Febrero-Marzo (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). En la sabana africana, la provisión de cadáveres alcanzó su punto máximo al final de la estación seca (Houston 1974). En las latitudes nórdicas, la disponibilidad de la carroña incrementaba a medida que avanzaba el invierno (Houston 1978, Gese et al. 1996a, Green et al. 1997), en relación a la reducción de las reservas de grasa de los ungulados (Okarma 1991, Jedrzejewski et al. 2002). La predación puede también incrementar cuando la presa es más vulnerable (debilitada, en inviernos de mucha nieve) (Peterson 1977, Jedrzejewski et al. 1992, 2002), y los cadáveres pueden no ser tan utilizados en su totalidad como cuando la caza es difícil (Mech & Frenzel 1971, Carbyn 1983). Las prácticas de caza proporcionaban carroña ungulada principalmente en otoño e invierno.

Los lobos eran los principales proveedores de carroña unglada para la comunidad carroñera, seguidos de la enfermedad/hambre y la caza. En Serengueti, sin embargo, la mayor parte de la provisión de cadáveres provenía de unglados que morían por otras causas que no eran la predación (Houston 1974). La manadas de lobos de tamaño mediano proporcionaron el mayor aporte al gremio carroñero en Yellowstone (Wilmers et al. 2003b). Además de proveer carroña, los lobos también reducían la variabilidad, dentro del mismo año y entre años, de la disponibilidad de la carroña, actuando así como una especie clave para la comunidad carroñera. La reintroducción del lobo en Yellowstone cambió el momento de aparición del recurso de carroña, pasando de aparecer repentinamente hacia el final del invierno a ser más constante a lo largo del año, manteniendo así una población de especies carroñeras más numerosa. Por el hecho de que los lobos matan durante todo el año y reducen el número de animales débiles o viejos, estos disminuyen la tardía y repentina llegada de carroña en el invierno (Wilmers et al. 2003b). Sin embargo, la comunidad carroñera no puede utilizar en su totalidad las excepcionales cantidades de carroña que aparecen repentinamente, que son finalmente consumidas por invertebrados (Coe 1978, Read & Wilson 2004). Por otra parte, los carroñeros consumieron una quinta parte de la biomasa de unglados cazados por grandes predadores. Las pérdidas atribuidas a los carroñeros pueden representar una importante limitación para los predadores, especialmente grandes felinos (Sunquist & Sunquist 1989), y pueden influenciar el tamaño del grupo de caza de los grandes predadores (Fanshawe & FitzGibbon 1993, Vucetich et al. 2004). El carroñeo de los cuervos reducía la cantidad de biomasa de presas disponible para ser consumida por el lobo, especialmente en el caso de manadas pequeñas (Hayes et al. 2000).

Para conseguir un cálculo más exacto de la biomasa consumida por los carroñeros, la Tabla 38 resume los datos obtenidos en este estudio sobre el suministro anual de cadáveres (ver Tabla 11) y la biomasa real consumida por carroñeros en los diferentes tipos de cadáveres (ver Tablas 30 y 31), utilizando información sobre la selección de presas y especies y la estructura de edad/sexo utilizada en otros estudios. Estos resultados son más conservadores que los que aparecen en la Tabla 11, ya que excluyen las partes no comestibles de los cadáveres, dando un total de casi 67 kg./km² consumidos realmente por los carroñeros cada año. Junto al aporte antropogénico de carroña derivado de desechos de tripas de animales cazados, la biomasa total de unglados consumidos realmente por los carroñeros en el BPB cada año asciende a 75 kg./km². Como ejemplo ilustrativo, dada la provisión anual de cadáveres observada, una

pareja de cuervos cuyo territorio ocupa 13 km² en el BPB (Muller 2001), tendría a su disposición un cadáver cada semana durante la estación fría, y cada dos semanas si se asume una provisión constante de cadáveres.

Las comparaciones de disponibilidad de cadáveres entre los escasos estudios disponibles son difíciles debido al uso de diferentes metodologías (Tabla 39). En latitudes nórdicas, sólo los estudios en Yellowstone han proporcionado algunos datos, la mayoría son recuentos de cadáveres en rutas de muestreo a lo largo de lugares donde se conocía la existencia de concentraciones de cadáveres. En la sabana africana, durante la estación húmeda los ungulados se concentran en las llanuras, y la provisión diaria de cadáveres era extremadamente elevada. Sin embargo, durante la estación seca, cuando sólo los ungulados residentes se quedaban, la densidad de cadáveres en las llanuras disminuyó (Tabla 39). De modo que, bajo las condiciones forestales y con ungulados residentes, como ocurre en el BPB, los valores obtenidos del área de estudio fueron mucho más altos que en Serengeti. En los ecosistemas transformados, como las áreas de ganadería intensiva, la provisión de cadáveres podría ser muy alta. En algunos casos, la provisión de carroña de animales cazados puede ser incluso más importante para los carroñeros que la de muertes naturales (e.g. los restos de caza de canguro) (Tabla 39).

En condiciones naturales, la 'diversidad' de cadáveres en los bosques templados puede ser alta, en términos de tamaño de los cadáveres, grado de abertura/exposición del cadáver y visibilidad. La figura 38 muestra una representación esquemática de las características de los principales suministros de cadáveres en los bosques templados europeos. Las presas de los predadores están muy dispersadas en tiempo y espacio. De modo inverso, los animales cazados tienen una distribución más local y están más concentradas en el tiempo. Las muertes naturales están más esparcidas, pero muy agregadas en el tiempo. Aparecen de modo repentino como un pulso al final del invierno, mientras que la provisión de carroña proporcionada por grandes predadores es un recurso bastante constante.

7.2. EL CONSUMO DE CADÁVERES DE UNGULADOS POR LA COMUNIDAD DE CARROÑEROS - COMPARACIÓN CON OTROS RECURSOS ALIMENTICIOS

Más de 30 especies de aves y mamíferos utilizaban la carroña en el BPB, un número considerable, comparable al total de especies consumidoras de roedores, la comida

básica para la comunidad de predadores. Se cree que el número de especies carroñeras es casi el mismo en Yellowstone (ver Wilmers et al. 2003b) e incluso en algunos ecosistemas africanos (Kruuk 1972 a, Houston 1979, Richardson 1980, Ellison 1990, Butler & du Troit 2002). Los gremios carroñeros de las regiones de clima frío tienen algunos miembros en común, como el cuervo o el zorro (Magoun 1976, Promberger 1992, Jobin et al. 2000, Wilmers et al. 2003a). El hecho de que especies no relacionadas en absoluto con el carroñeo, como las comadrejas, carboneros o pájaros carpinteros, consuman carroña puede ser también indicativo del papel esencial de los cadáveres en momentos cruciales.

Como la mayoría de los recursos alimenticios, el aporte de carroña de ungulados también sufre variaciones estacionales (Tabla 40). Es el recurso alimenticio más abundante durante el invierno en términos de biomasa, y también el más consumido, incluso más que los roedores. Los datos para otros recursos en la Tabla 40 representan la cantidad de presas potenciales; sin embargo, los datos sobre carroña de ungulados se acercan a la biomasa real consumida. Los datos de este estudio revelan que la carroña ungulada es el principal recurso alimenticio alternativo para toda la comunidad de predadores (Tabla 40), y apoyó su relevancia en latitudes nórdicas, ya reconocidas por otros autores (Houston 1978, Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998, Sidorovich et al. 2000). Su importancia yace en su momento de aparición, estando disponible cuando otros recursos no lo están o están casi agotados. Son los recursos alimenticios los que siguen una pauta temporal de abundancia opuesta a la de las presas vivas, como los roedores, aves, insectívoros y anfibios. Las densidades más bajas de presas pertenecientes a este grupo, registradas al final del invierno, coinciden con los niveles de consumo de cadáveres más altos. Debido a que en este periodo un mayor número de cadáveres está disponible, la cifra final puede dar un consumo total de carroña más alto por parte de la comunidad carroñera. En el BPB, en años de escasez de roedores, la provisión de cadáveres también incrementa, principalmente debido a la muerte masiva de jabalíes (Pucek et al. 1993, Okarma et al. 1995). La carroña de foca alimentó a los zorros polares en Canadá a densidades bajas de la población cíclica de lemmings (Roth 2003). Sin embargo, en Finlandia, se observó un patrón opuesto, y la mortalidad de ciervos era mayor durante los puntos máximos de micrófitos (Kaikusalo & Angerbjorn 1995). En la estación cálida, momento en que muchos tipos de alimento están disponibles, una parte considerable de la provisión de carroña es consumida por microbios e invertebrados, muchos de ellos son estrictamente dependientes de la

carroña en ciertas fases de sus vidas (Sises 1994). La importancia de los cadáveres de ungulados como alimento alternativo para los predadores parece incrementar hacia el norte, es decir hacia zonas donde las condiciones ambientales son más duras (e.g. Cederlund & Lindstrom 1983, Magoun 1987, Kaikusalo & Angerbjorn 1995, Pulliainen & Ollinmaki 1996).

La disminución del alimento básico durante el invierno forzaba a los medianos y pequeños predadores a alimentarse más a menudo de cadáveres de ungulados hacia el final de la estación fría. Al norte de Bielorrusia, durante los periodos más duros de finales de invierno y principio de primavera, todos los carnívoros generalistas consumían carroña de ungulados salvajes (Sidorovich et al. 2000). En el BPB, la proporción de roedores en la dieta de las martas disminuía a lo largo del invierno, mientras que su consumo de cadáveres ungulados incrementaba, alcanzando su máximo en Febrero (Jedrzejewski et al. 1993b). El incremento del carroñeo en invierno era la tendencia general en la mayoría de pequeños y medianos predadores, como corrobora los análisis de dietas (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). La disponibilidad de la carroña puede actuar como embudo de supervivencia que influye directamente en la forma física de los carroñeros (Marluff & Heinrich 1991), principalmente durante el invierno, cuando los nichos tróficos de los predadores generalistas son más limitados y solapan considerablemente (Sidorovich et al. 2000).

Las tasas de consumo de cadáveres de las especies carroñeras en regiones de clima templado son mucho más elavadas, por ejemplo un cadáver de 100 kg. fue consumido por los buitres en 30 minutos (Houston 1974), y las hienas consumieron 57 kg de un cadáver de ungulado en una noche (Henschel & Wilson 1988). El consumo diario de cadáveres disminuía con el tiempo, ya que los restos de pellejo y huesos son normalmente consumidos a un ritmo más lento (Henschel & Wilson 1988, Wilmers & Sthaler 2002). En el BPB, los cadáveres que duran menos, como las presas típicas de los lobos, son descubiertos y consumidos rápidamente, principalmente por los carroñeros más eficientes. Por el contrario, los cadáveres más duraderos también están disponibles para las especies menos eficientes y pueden representar un refugio alimenticio cuando las condiciones se vuelven más difíciles. Algunas especies como el oso pardo son muy dependientes de los cadáveres de larga duración (Green et al. 1997); la mayor parte de la energía que los osos requerían durante la estación no hibernal provenía de los cadáveres de las especies unguladas de tamaño corporal más grande (Mattson 1997).

Sólo los grupos de cuervos y lobos eran capaces de acelerar significativamente las tasas de consumo de los cadáveres, probablemente porque carroñean en grupo y poseen las mayores áreas de forrajeo. Las bandadas de cuervos se llevaban una media de 14 kg diarios de las presas de lobo simuladas en Canadá (Promberger 1992). Cuando estaban carroñeando, los lobos se llevaban un máximo de 68 kg/día de cadáver de bisonte (Selva et al. 2003), y una media de 10.6 kg de carroña diaria por manada (Jedrzejewski et al. 2002). Es sabido que la presencia de cadáveres altera el comportamiento territorial y de forrajeo, como se observa en los coyotes *Canis latrans* (Bekoff & Wells 1980, Hein & Andelt 1996, Switalski 2003, Kamler et al. 2004) y en las martas (A. Zalewski com.pers.).

7.3. ADAPTACIONES DE LOS CARROÑEROS EN BOSQUES TEMPLADOS

El gremio carroñero del BPB era relativamente eficiente localizando cadáveres de ungulados independientemente de la estación, hábitat o tipo de cadáver. La visibilidad de los cadáveres, en relación con los tipos de hábitat, no influía en la rapidez con que los carroñeros localizaban los cadáveres en los bosques de Norteamérica (Bumann & Stauffer 2002, De Vault & Rhodes 2002), pero sí le afectaba en las marismas de Camargue (Pain 1991). En otros estudios, los periodos de supervivencia de diferentes tipos de cadáveres eran altamente variables. Los cadáveres de roedores (Simonetti et al. 1984, De Vault & Rhodes 2002), aves pequeñas (Tobin & Dolbeer 1990, Linz et al. 1991, Kostecke et al. 2001) y gallos lira (Bumann & Stauffer 2002) tenían un periodo de supervivencia relativamente largo, mientras que los cadáveres de aves acuáticas situados en las zonas de concentración invernales eran descubiertos rápidamente (78-100% en 24 h) (Hiraldo et al. 1991, Peterson et al. 2001). Parece por lo tanto que la supervivencia de cadáveres está relacionado con el carácter previsible de la provisión de los mismos que, cuando es alta, puede favorecer la adquisición de adaptaciones evolutivas en las especies carroñeras para localizar los recursos alimenticios. Los gremios más eficientes incluyen especies de buitres, los únicos carroñeros obligatorios en el mundo, altamente adaptados para localizar cadáveres (Houston 1979). En África, Attwell (1963) y Kruuk (1972a) observaron buitres acudiendo inmediatamente a las presas de león y de hiena, respectivamente. En los bosques tropicales americanos, las auras (*Cathartes aura*), una especie con un sentido del olfato altamente desarrollado, encontró el 96% de los cadáveres experimentales en 3 días (Houston 1986). En las

regiones de clima más frío, los carroñeros también eran altamente eficientes (Mullen & Pitelka 1972, Magoun 1976).

Los carroñeros más eficientes en el BPB fueron los cuervos. Juegan en climas fríos un papel equivalente al de los buitres, siendo su eficiencia carroñera bastante comparable (e.g. Houston 1986). Los cuervos eran frecuentemente observados siguiendo a grandes predadores, como lobos (Mech 1970), osos polares (Tinbergen 1958, Gilchrist & Robertson 2000), y tigres siberianos (*Pantera tigris altaica*) (Matyushkin 1974) para alimentarse de sus presas. Un estudio reciente de Stahler et al. (2002) en Yellowstone ha demostrado que los cuervos se asocian con los lobos como estrategia de forrajeo en invierno. En este estudio, los cuervos descubrieron toda presa de lobo casi inmediatamente ya que típicamente seguían a los lobos antes de la matanza. Aunque los cuervos tuvieron menos éxito localizando cadáveres de presas no cazadas por lobos, su eficiencia como carroñeros seguía siendo alta (36% de los cadáveres experimentales descubiertos en la 1ª hora). En el BPB, los cuervos probablemente siguen la misma estrategia (en invierno estaban casi invariablemente presentes en cada presa fresca de lobo cuando era encontrada). Sin embargo, su tiempo exacto de detección de cadáveres no pudo ser estimado debido a la densa cobertura del bosque. Heinrich (1998) también registró cuervos como los primeros descubridores de la mayoría de los cebos artificiales. Siguiendo la misma estrategia, los cuervos con frecuencia se asocian con los cazadores (incluyendo los inuits) y con poblados humanos para alimentarse de desechos de animales cazados y de vertederos, respectivamente (Heinrich 1999, Gilchrist & Robertson 2000). En el BPB los cazadores a menudo han observado cuervos que eran atraídos por disparos. De manera similar son atraídos por los aullidos de lobo (Harrington 1978). Estas asociaciones con grandes predadores parece ser ventajosa para aves y mamíferos, especialmente en invierno.

La adaptación de comportamiento para el carroñeo más obvia la mostraron los cuervos (Foto 9). Sus mecanismos de forrajeo social, reclutamiento activo hacia los cadáveres, atracción local y compartimiento de información sobre la ubicación del alimento en los dormideros han sido ampliamente estudiados (e.g. Heinrich 1988, Marzluff & Heinrich 1991, Heinrich et al. 1993, 1994, Marzluff et al. 1996, Wright et al. 2003, ver revisión en Heinrich et al. 1999). Algunas especies de buitre adoptan estrategias similares (e.g. Rabenold 1987, Buckley 1996), lo que constituye un claro ejemplo de estrategias de forrajeo convergente. La ruidosa actividad de las bandadas de cuervos alrededor de los cadáveres indicó a otras especies la presencia de cadáveres. Por

el contrario, los cuervos en pareja se comportaban de modo bastante sigiloso cerca de los cadáveres, evitando llamadas (Heinrich 1990). Este comportamiento no es raro entre los descubridores de cadáveres; el chimango (*Milvago chimango*) a menudo se esconde de otras aves carroñeras (Travaini et al. 1998). Algunos datos sugieren que en el BPB, los pigargos y ratoneros siguen a las bandadas de cuervos hasta los cadáveres. De manera similar, el águila calva (*Haliaeetus leucocephalus*) parecen ser atraída hasta los cadáveres de salmón por grajillas (Knight & Knight 1983). Algunos buitres observan las actividades de otras especies de buitre que son más eficientes localizando alimento y que pueden guiarlos hasta los cadáveres, tanto en la sabana (Kruuk 1967) como en los bosques tropicales (Houston 1988). Se ha sugerido que algunas de estas especies de buitre son muy dependientes de otros buitres (a menudo de tamaño más pequeño) para localizar los cadáveres (Konig 1974, Houston 1988). Los córvidos más pequeños, como las grajillas o las urracas, ayudan a los buitres a descubrir cadáveres (Konig 1974, Prior & Weatherhead 1991, Vogley 1999). Los mamíferos también pueden decodificar el comportamiento de los carroñeros más eficientes para localizar cadáveres. Las hienas y los chacales reaccionan ante los buitres posándose corriendo hacia el lugar donde han descendido (Kruuk 1967). Tal parasitismo en la información por los mamíferos, aunque difícil de documentar en los densos bosques templados, es también probable que ocurra.

Entre los mamíferos, los zorros, que tienen un buen sentido del olfato, eran los más eficientes descubridores de cadáveres. En Finlandia, todo cadáver de corzo (con cerca de 1 semana de antigüedad) fue carroñado por los zorros (Cederlund & Lindstrom 1983), mientras que en Alaska los zorros eran aun más rápidos que los cuervos (1.25 vs. 2.0 días) (Magoun 1976). En el BPB los zorros comparten una estrategia similar con los cuervos y siguen la pista del lobo. Además, los zorros también buscan activamente cadáveres de jabalí visitando sus camas (alrededor de 3 al día), donde los animales enfermos y debilitados posiblemente perecen (Jedrzejewski & Jedrzejewska 1992). En Rusia oriental, se documentó que los zorros seguían a los tigres siberianos para alimentarse con sus presas (Matyushkin 1974), mientras que los coyotes de Norteamérica seguían a los lobos para carroñear en sus presas frescas (Paquet 1991, 1992, Switalski 2003).

En general, las aves carroñeras eran más eficientes que los mamíferos localizando cadáveres en el BPB, como se observa en otros gremios (sur de España, Hiraldo et al. 1991; Méjico, Hernandez et al. 1987; La Patagonia, Travaini et al. 1998; el bosque neotropical, Houston 1986, Gómez et al. 1994; la sabana africana, Houston

1979). La eficiencia carroñera estimada para cada especie se vio afectada su relativa abundancia. Consecuentemente, la eficiencia carroñera individual real de los pigargos, una especie rara en el BPB, podría ser incluso mayor. En contraste, los arrendajos y los carboneros comunes, ambos muy comunes que forrajean en grupo, podrían descubrir rápidamente cualquier cadáver situado en sus pequeñas áreas de búsqueda.

En las regiones de clima frío, las aves tienen un tiempo limitado para el forrajeo en el invierno debido a los cortos periodos diurnos, y la comida ha de ser localizada rápidamente. En la zona templada, las aves durante el invierno tienen que buscar comida en un entorno con temperaturas estresantes y pueden ajustar sus técnicas de forrajeo para ahorrar energía (Grubb 1975). Las aves carroñeras muestran un gran número de adaptaciones morfológicas y de comportamiento para el descubrimiento de cadáveres (Ruxton & Houston 2004). Los córvidos están entre los animales con mejor sentido de la vista (Dabrowska 1975). La considerable masa corporal de los cuervos sirve como amortiguador en periodos de hambruna (Heinrich 1990), mientras que los largos y eficientes intestinos de los pigargos les permiten sobrevivir más tiempo con menos comida (Halley 1998). Los cuervos, como otras aves de presa, especialmente los pigargos, pueden volar largas distancias a alta velocidad en su búsqueda de cadáveres sin mucho esfuerzo (Rattcliffe 1997, Mizera 1999). Los cuervos inmaduros fueron observados en dormideros temporales en las inmediaciones de grandes cadáveres en el BPB para reducir el gasto de energía derivado del viaje. En contraste, en invierno los mamíferos carroñeros tienen que moverse entre la nieve, lo cual es muy costoso en términos de gasto de energía. Bajo estas severas condiciones, algunos mamíferos carroñeros (e.g. los perros mapache) se vuelven inactivos (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998), mientras otros (e.g. la marta) pueden elegir lugares de descanso cerca de los cadáveres ungulados (Zalewski 2000).

El almacenamiento de comida es más común en regiones templadas y más altas latitudes, donde el entorno es más variable, y parece ser un fenómeno evolutivamente promovido por entornos competitivos (Roberts 1979, Smith & Reichman 1984). La comida almacenada puede influenciar la forma física de un individuo mediante el incremento del éxito reproductivo o su supervivencia durante periodos de escasez (Roberts 1979, Petit et al. 1989). En las aves, también ha sido descrito como una adaptación para aumentar las posibilidades de supervivencia, ya que las reservas óptimas de grasa de las aves son reguladas como un equilibrio entre el riesgo de muerte por hambre y la predación (Pravosudov & Lucas 2001). En BPB, las especies de aves y

mamíferos que fueron observadas más frecuentemente guardando alimento eran los cuervos y los zorros, que son a su vez los más frecuentes y eficientes carroñeros. Los córvidos están entre las pocas familias de aves que almacenan comida (Roberts 1979). El aprovisionamiento de comida es muy común entre los cuervos e implica complejos mecanismos competitivos para evitar 'chivatos' (Heinrich & Pepper 1998). Los cuervos dejan de almacenar carne cuando los cadáveres se congelan (Heinrich 1990). En este sentido, las estrategias de los cuervos para localizar cadáveres inmediatamente pueden estar orientadas a incrementar su consumo del cadáver y optimizar su parte del cadáver con intenso almacenamiento. En Alaska, durante el verano los cuervos también guardaron alimento frecuentemente, una vez cada 2.2 periodos de observaciones de cinco-min, pero muchos de las provisiones de cuervos fueron robadas por otros carroñeros (Magoun 1976). Los zorros casi invariablemente recuperaban trozos del cadáver siempre que eran observados cerca de los mismos en el BPB. Las provisiones de alimento parecen ser importantes para los zorros; estos pueden guardar comida incluso cuando están hambrientos como un modo de proteger su alimento de otros competidores o de incrementar el tiempo disponible para la búsqueda (Macdonald 1976).

Otra razón por la que el aprovisionamiento de alimento es un método más extendido entre carroñeros en latitudes más altas es la buena preservación de la carne en temperaturas invernales. Los cadáveres de invierno en climas fríos pueden persistir sin estropearse durante largos periodos, lo que permite a las especies con una baja eficiencia carroñera hacer también uso de los cadáveres. Esto puede explicar en parte por qué las adaptaciones de los carroñeros en regiones frías no siempre evolucionaron hacia el rápido descubrimiento y consumo de cadáveres como ocurrió en áreas más cálidas (e.g. la sabana africana), donde los cadáveres son rápidamente colonizados por los artrópodos y microbios (Braack 1987) o desecados, y entonces son de poco interés para los carroñeros (e.g. hienas, Gasaway et al. 1991).

7.4. EL GREMIO DE CARROÑEROS: MECANISMOS DE SEGREGACIÓN

7.4.1. Mecanismos de comportamiento

Hay varios mecanismos comportamentales a través de los cuales los efectos competitivos del solapamiento de recursos entre especies pueden ser modificados (Morse 1980, Waite 1984), y todos ellos fueron observados en el gremio carroñero de Bialowieza. Una especie puede: (1) explotar los cadáveres más eficientemente que otras especies; (2) evitar el uso de cadáveres (o usarlos de modo distinto) cuando otras especies están presentes; (3) agruparse para poder alimentarse en presencia de otras especies dominantes, sea por defensa activa o a través de la dilución de los efectos de la agresión; y (4) evitar el acceso a los recursos de especies subordinadas mediante la agresión.

El primer punto en lo que se refiere a la eficiencia carroñera y comportamiento de aprovisionamiento ha sido discutido en páginas anteriores. Existía cierto patrón de utilización secuencial de los cadáveres. En general, las especies dominantes llegaban más tarde que los carroñeros con un rango jerárquico inferior. Para algunas especies, ser los primeros en llegar a los cadáveres era el único modo de tener acceso a la comida o de alimentarse sin ser molestados. Ese era también el caso del chimango en un gremio carroñero de La Patagonia (Travaini et al. 1998), los grajillas americanas (*Corvus brachyrhynchos*) en Canadá (Prior & Waterhead 1991), los cuervos (*Corvus alvus*) en Bostwana (Vogeley 1999) y las auras en varios gremios de buitres (Norteamérica, Buckley 1996; Venezuela, Houston 1988; Andes, Wallace & Temple 1987).

En general, las especies subdominantes tendían a alimentarse más de modo gregario de los cadáveres (páridos, arrendajos, cuervos) en el BPB, en parte como estrategia de defensa contra los dominantes (Elgar 1989, Marzluff & Heinrich 1991). Como la alimentación en grupo requiere defender el alimento más frecuentemente de los conoespecíficos, los encuentros agonísticos eran más comunes en los carroñeros sociales. Por lo tanto, las especies subordinadas dirigían más agresiones hacia conoespecíficos. Parece bastante general en todos los gremios carroñeros que las agresiones intraespecíficas sean más frecuentes que las interespecíficas (Kruuk 1967, Houston 1988, Travaini et al. 1998, Vogeley 1999). En un gremio carroñero estructurado, se puede esperar que la competencia intraespecífica juegue un papel principal, ya que los procesos de evolución tienden a disminuir la competencia

interespecífica (MacNally 1983). En el BPB, como en otros gremios (e.g. Magoun 1976, Houston 1988, Heinrich 1988), la pauta permanente era la cesión del paso a la especie dominante por parte de las especies subdominantes. Heinrich (1998) también observó que los cuervos se alimentaban de cadáveres sin interaccionar. El comportamiento de espera en cola (los subordinados esperando su oportunidad de alimentarse hasta que los dominantes se han ido) ha sido descrito entre conespecíficos en buitres (Prior & Weatherhead 1991, Buckley 1996). Sin embargo, esta pauta no se observó en algunos gremios de aves carroñeras de África (e.g. Anderson & Horwitz 1979) donde aproximadamente el 50% de los encuentros agresivos se daban entre especies diferentes. Los encuentros agresivos entre especies con diferente rango jerárquico se daban en raras ocasiones en el gremio del BPB. El alto costo energético relativo de las agresiones directas o ataques (Wilson 1975) en invierno pueden estar relacionados con el bajo nivel de agresiones observadas.

El dominio dentro de cada especie de carroñeros parece estar relacionado al rango y la edad del animal (Wallace & Temple 1987, Marzluff & Heinrich 1991, Donazar et al. 1998), aunque otros factores como el tamaño corporal, la posesión previa del cadáver, el grado de hambre, las expectativas diarias de encontrar alimento y los costes y beneficios de encuentros agonísticos con conespecíficos pueden ser importantes. El hambre puede modificar las pautas de dominio (Hansen 1986, Garcelon 1990). Gese et al. (1996c) observó que los coyotes eran más tolerantes con los zorros en los cadáveres después de haberse alimentado y mientras descansaban saciados. En África, la cantidad de comida consumida por el carnívoro dominante también influenciaba enormemente su nivel de tolerancia hacia otros carnívoros en presencia de cadáveres (Kruuk 1972 a, Schaller 1972). La jerarquía interespecífica estaba relacionada con el tamaño corporal en algunos gremios de buitres y otras aves carroñeras (Hewson 1981, Hiraldo et al. 1991). La agresividad de algunas especies puede ser también importante para establecer una jerarquía (Prior & Waterhead 1991).

La alimentación simultánea de diferentes especies ante los cadáveres no era común, y el monopolio de cadáveres por una sola especie era el caso que se daba permanentemente. En los gremios carroñeros de latitudes bajas, que incluyen varias especies de buitre (Wallace & Temple 1987, Kruuk 1967, Houston 1975), la alimentación simultánea es frecuente; se ha observado la situación contraria en el sur de España (Hiraldo et al. 1991) y latitudes nórdicas (Magoun 1976, Hewson 1981). En los bosques templados, la jerarquía o dominio establecido parece ser un mecanismo que

consiste en dar prioridad a algunos individuos en el acceso a cadáveres, pero no en excluir subordinados de la alimentación. Además, como se observa en otras regiones frías (Magoun 1976), los cadáveres permanecían desatendidos por las especies durante periodos de tiempo relativamente largos.

Como se documenta en otros estudios (Magoun 1976, Prior & Weatherhead 1991, Gese et al. 1996 a), las especies o individuos dominantes se alimentaban durante más tiempo y sin interrupciones. Sin embargo, las visitas más largas de las especies dominantes no significa necesariamente que consuman más comida que los subordinados. Los subordinados podrían tener ritmos de alimentación más rápidos, posiblemente también como resultado de un mayor estado de hambruna (Prior & Weatherhead 1991). Las especies de bajo rango se quedaban menos tiempo en los cadáveres, pero realizaban más visitas y dedicaban la mayor parte del tiempo a alimentarse intensamente.

Los subordinados podían percibir a algunas de las especies dominantes como predadores potenciales. La predación entre miembros del mismo gremio es considerada un caso extremo de competencia por interferencia, y representa una de las evidencias más directas de competición interespecífica. Se observaron algunos casos en el gremio carroñero del BPB. Los registros de águilas que dan muerte a cánidos pequeños y medianos no son raros en la bibliografía (e.g. Mason 2000), así como observaciones de águilas dominando a estos cánidos en los cadáveres (Wells & Bekoff 1978, Bowen 1980). Se ha sugerido que la competencia entre el zorro y la marta es un caso de predación entre miembros de un mismo gremio (Lindstrom et al. 1995). La predación entre miembros del gremio puede beneficiar indirectamente a los competidores de la víctima, como se sugiere que ocurre con los lobos al favorecer a los zorros cuando matan coyotes (Dekker 1989).

En la mayoría de los gremios, la presencia de una especie o individuo dominante alteraba el comportamiento de carroñeo de los subordinados (e.g. Magoun 1976). Se sabe que las urracas reducen su ritmo de alimentación en presencia de dominantes (Makinstry & Knight 1993). Las grajillas americanas y los gaviones (*Larus glaucescens*) variaban su actividad alimenticia de modo inverso al número de dominantes presentes (Skagen et al. 1991); y la presencia de buitres negros (*Coragyps atratus*) acortaba las visitas de las auras (Buckley 1996). A través de la alimentación gregaria, los carroñeros subordinados (cuervos) podían reducir significativamente la duración de las visitas de especies pertenecientes al mismo rango jerárquico (ratoneros),

pero no las de los carroñeros que eran claramente más dominantes (pigargos). Kirk & Houston (1995) también observaron que el ritmo de alimentación de las auras residentes disminuía en respuesta al incremento del tamaño del grupo de migratorios (normalmente las dominantes), pero no cambiaba en presencia de los gallinazos rey (*Sarcorhamphus papa*) dominantes. Tales procesos de inhibición no fueron observados en gremios carroñeros menos estructurados (Travaini et al. 1998). Los datos sugieren que el dominio de especies de competición directa podrían suponer una ventaja adicional del agrupamiento de cuervos.

Las interacciones facilitatorias entre miembros del gremio del BPB eran frecuentes y es un proceso común en otros gremios carroñeros. En África, los buitres leonados esperaban a las hienas para poder alimentarse de animales de piel muy gruesa (Houston 1974) y en Norteamérica, sólo las águilas calvas podían abrir cadáveres de salmón (Skagen et al. 1991). El proceso de abertura de cadáveres de ovejas que llevaban a cabo los zorros y los tejones ayudaba a las aves carroñeras en Escocia (Hewson 1981, 1984). Del mismo modo, jabalíes y buitres facilitaban la alimentación de las urracas y milanos en el sur de España (Álvarez et al. 1976). En grandes cadáveres ungulados, los miembros facilitadores del gremio pueden actuar como especie clave, también haciendo accesibles partes del cadáver a otros carroñeros. Esto puede activar el carroñeo de otros miembros del gremio (Selva et al. 2003) y disminuir la competición entre ellos, permitiendo a más individuos alimentarse juntos (Álvarez et al. 1976). La facilitación parece ser más común en ambientes más duros (Bruno et al. 2003).

7.4.2. Segregación temporal

La heterogeneidad temporal puede tener un débil efecto estabilizador en la estructura del gremio, pero puede ser importante si se une a la heterogeneidad espacial (Chesson 1985, Durant 1998, Hampton 2004) y el reparto de comida (Kronfeld-Schor & Dayan 1999). De acuerdo con Schoener (1974), los predadores se segregan por tiempo de actividad más frecuentemente que otros grupos. El reparto temporal puede facilitar la coexistencia entre competidores (Kronfeld-Schor & Dayan 2003). En el BPB, había una clara segregación temporal entre aves y mamíferos carroñeros. Una secuencia establecida de llegadas a los cadáveres, sugiriendo una segregación temporal, ha sido observada también en algunos gremios de buitres (Kruuk 1967, Wallace & Temple 1987, Lemon 1991).

Los córvidos también solían ser los primeros en otros gremios carroñeros (Matyushkin 1974, Hernández et al. 1987, Skagen et al. 1991). Heinrich (1988) también observó bandos de cuervos llegando a los cebos al amanecer y partiendo de los dormideros de noche. Esto podría ser en parte una consecuencia de su rango subordinado, acudiendo a los cadáveres cuando las rapaces más dominantes estaban ausentes. En el caso de los cuervos, también podría ser que ellas han adaptado sus pautas de actividad a las de los lobos, que en el BPB mataban a la mayoría de sus presas dos horas antes de la salida del sol (Theuerkauf et al. 2003). En áreas agrícolas, donde los cuervos no dependían de los cadáveres de ungulados, no se descubrió ninguna pauta horaria distintiva en la alimentación del cuervo en invierno (Engel & Young 1992).

En general, los mamíferos eran más activos en los cadáveres de invierno por la noche. Se sabe que la marta y el zorro son animales nocturnos en el BPB (Zalewski 2001, R. Kowalczyk com.pers.). Sin embargo su actividad en los cadáveres alcanzaba el máximo en momentos diferentes del día. Los periodos de actividad de las martas en los cadáveres llegaban a su punto más alto en dos momentos, que correspondían con los datos obtenidos por Zalewski (2001) de individuos radioseguidos. Disminuían su actividad ante los cadáveres antes de que los zorros se volvieran más activos. Ambas especies son competidoras y se han registrado algunos casos de predación dentro del mismo gremio (Lindstrom et al. 1995). Así que tal segregación en sus pautas temporales ante los cadáveres era de esperar.

7.4.3. Segregación espacial

El papel clave de la heterogeneidad del hábitat en promover la coexistencia de especies se está reconociendo cada vez más (e.g. Chesson 1985, Palmer 2003, Hampton 2004). A menudo se ha sugerido que la segregación espacial es el principal mecanismo para la coexistencia de especies simpátricas, especialmente para los mamíferos con un elevado solapamiento del nicho (e.g. Voigt & Earle 1983, Dekker 1989, Koehler & Hornocker 1991, Durant 1998, Fedriani et al. 1999, Aunapuu & Oksanen 2003). La segregación espacial era un importante mecanismo de segregación entre miembros del gremio carroñero en el BPB. El uso de diferentes hábitats segregaba claramente a los osos pardos y negros consumidores de carroña en Yellowstone (Green et al. 1997).

Se sabe que la marta evita claros y áreas abiertas y selecciona bosques maduros, especialmente de coníferas (e.g. Storch et al. 1990, Brainerd & Rolstad 2002). Estas preferencias fueron observadas también en las martas del BPB mientras carroñeaban.

Un especialista en bosques similar era el arrendajo. Los arrendajos caen también presa de los azores muy a menudo (e.g., Jedrzejewski & Jedrzejewska 1998) en los cadáveres, como lo demuestran los casos observados. Por eso prefieren carroñear en bosques densos, lejos de las áreas abiertas.

Los cuervos y los zorros eran generalistas con respecto al hábitat y estaban bien adaptados para localizar cadáveres en todos los tipos de hábitat. En el BPB, se sugirió que el carroñeo era la actividad principal de los zorros en el bosque (Jedrzejewski & Jedrzejewska 1992). Los cuervos son conocidas por su eficiencia como descubridores de cadáveres tanto en el bosque (Heinrich 1988) como en los espacios abiertos (Magoun 1976). En cadáveres de gran tamaño, se encontró una segregación manifiesta entre parejas de cuervos y bandos, los grupos de cuervos explotaron los cadáveres situados en los claros (Selva et al. 2003). Otras aves carroñeras que forrajean en grupo (auras y cóndores (*Vultur gryphus*) mostraban una pauta de segregación similar (Kira & Houston 1995, Donázar et al. 1998). Las rapaces menos eficientes, el pigargo y el ratonero, acudían a cadáveres en espacios abiertos con más frecuencia. De modo similar, en los bosques tropicales, era más probable que los buitres negros menos eficientes llegaran antes a los cadáveres situados en espacios abiertos, pero la visibilidad de los cadáveres no afectó a su descubrimiento por los altamente eficientes auras en cualquier tipo de hábitat (Houston 1986, 1998, Lemon 1991). Un mayor riesgo de predación por los carnívoros podría explicar el bajo número de apariciones de rapaces en los lugares de densa cobertura arbustiva. Skagen et al. (1991) observó que las aves carroñeras, en particular las águilas calvas, mostraban una fuerte preferencia por lugares de alimentación lejanos a la vegetación. Por el contrario, los carnívoros de tamaño medio, parecían buscar densos arbustos para consumir la carroña (Bumann & Stauffer 2002) y cuando era posible se llevaban partes del cadáver dentro de los matorrales para consumirlos allí. El perro mapache, un animal lento y torpe que es normalmente cazado por predadores más grandes, acudía a los cadáveres de bisonte situados en el bosque con bastante más frecuencia que a los situados en áreas abiertas (Selva et al. 2003). Todas las especies salvajes de carroñeros evitaban los cadáveres situados cerca de los asentamientos humanos.

7.4.4. El reparto del alimento

La estructura de la comunidad (y del gremio) surge a partir del modo en que el alimento es repartido entre especies coexistentes, especialmente cuando éste es limitado (Wiens

1989, Marti et al. 1993). Los organismos compensan frecuentemente las similitudes en la utilización de hábitat con un uso diferencial de los recursos tróficos (Schoener 1974, Aunapuu & Oksanen 2003). Los predadores simpátricos pueden tener dietas totalmente diferentes, compartir alguna de las presa o consumir individuos de una misma especie pero de diferentes edades y sexo (e.g. Paquet 1992, Zalewski 1996, Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998, Fedriani et al. 1999). Debido a que el suministro de cadáveres es muy diverso en BPB, las especies carroñeras se segregaban en relación a los principales tipos de cadáveres.

Los ungulados muertos no resultaban especialmente atractivos a ninguna de las especies carroñeras. Esto podría ser debido en parte al riesgo de enfermedad y transmisión de parásitos. El carroñeo puede ser un modo de contagio de algunas enfermedades infecciosas. Sin embargo, las temperaturas frías y la larga duración de estos cadáveres en el invierno, pueden acortar la viabilidad del vector infeccioso (Ragg et al. 2000). El jabalí, que a menudo sufre enfermedades, evitaba alimentarse de conoespecíficos. Se documentaron a lobos y zorros rechazando el cadáver de un ciervo joven enfermo, pero carroñeando intensamente en cadáveres ‘sanos’ situados al lado (Mysterud et al. 1993). El riesgo de enfermedad no explica por completo los casos de cadáveres de jabalí que permanecieron intactos hasta la llegada de la primavera. Este hecho puede estar también relacionado con el exceso de cadáveres y la creciente disponibilidad de otros recursos tróficos durante ese tiempo. Las preferencias sobre los cadáveres de los carroñeros también estuvieron influenciadas por la especie de ungulado; los ejemplos más claros fueron los cadáveres de bisonte, los preferidos por los lobos (Selva et al. 2003). El tamaño de los cadáveres y las dificultades para abrirlos podrían influenciar las preferencias de los carroñeros, como Hewson (1981) también ha observado.

Las presas de los predadores, eran las preferidas por la mayoría de los carroñeros, pero el riesgo de predación influyó claramente la elección del cadáver. Los cuervos, zorros y martas seleccionaban las presas de los lobos, pero evitaban la custodiada presa de los lince. Se ha demostrado que los lince matan zorros y martas (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998, Okarma et al. 1997, Linnell et al. 1998, Palomares & Caro 1999, Jobin et al. 2000). Los zorros utilizaban las presas de los lince sólo cuando éstos las habían abandonado (Jobin et al. 2000). La menor presencia de cuervos y rapaces ante las presas de los lince podría estar más relacionada con un exitoso camuflaje de la presa. Para el lince, como para otros grandes felinos, los carroñeros

podrían suponer una limitación para la predación (Sunquist & Sunquist 1989). Los lince usarían todos los métodos, no sólo la custodia o el camuflaje (Jedrzejewski et al. 1993 a), pero también el esconder presas en los árboles (Cervený & Okarma 2002, A. Zalewski, com.pers.) para evitar a los carroñeros, de modo parecido al de los leopardos. Los carboneros y los arrendajos seleccionaban las presas de lince. Especialmente los arrendajos, con una memoria prodigiosa para recordar lugares, eran capaces de localizar de nuevo presas camufladas en los días que seguían a la utilización de cadáveres llevada a cabo por el predador huésped. Los jabalíes que carroñeaban en grupo, se podrían hacer con las presas de lince (Jedrzejewski et al. 1993 a). Los perros, a menudo cazados por los lobos en el BPB, evitaban especialmente sus presas.

El riesgo de transmisión de enfermedad podría explicar el hecho de que los carroñeros rechazaran cadáveres de carnívoros, especialmente los carnívoros de tamaño medio. El perro mapache era una excepción, y su canibalismo también ocurría en otras áreas (Kauhala et al. 1993). Los pigargos preferían los animales cazados. Los pigargos poseen amplias zonas de forrajeo y, de acuerdo con Wilmers et al. (2003 a), en Yellowstone estas especies son las mayores consumidoras de las presas de los cazadores, que están bastante agregadas en tiempo y espacio. En el BPB las actividades de caza se realizan a lo largo de casi todo el año y tienen lugar en todo el área comercial del bosque, especialmente en numerosos claros con torres de caza. Ya que encontrar carroña es bastante predecible en estos claros, las aves carroñeras las patrullan regularmente, especialmente los cuervos inmaduros y las águilas (Selva et al. 2003), que también explotaban las presas de los cazadores en Yellowstone (Wilmers et al. 2003 a).

7.4.5. Condiciones atmosféricas

La nieve tiene efectos complejos en el comportamiento y la ecología trófica de los predadores, tanto de las aves como de los mamíferos (Sonerud 1986, Nybo & Sonerud 1990, Huggard 1993, Jedrzejewski & Jedrzejewska 1993, Gese et al. 1996a,b, Mech et al. 2001, Jedrzejewski et al. 2002). De modo similar, las temperaturas invernales causan estrés térmico y obligan a los animales a adoptar diferentes estrategias para conservar energía (Grubb 1975, 1977, Zalewski 2000). La temperatura del aire era el principal factor que influenciaba la adquisición de cadáveres por los carroñeros (De Vault et al. 2004). Las pautas de carroñeo de las aves y los mamíferos eran claramente afectadas por las condiciones atmosféricas.

La marta era un buen ejemplo del uso diferencial de los cadáveres en relación a la temperatura y el gasto energético. Las martas no poseen adaptaciones morfológicas para los inviernos duros y por lo tanto pueden tener grandes gastos de energía en la termorregulación. En temperaturas frías, su estrategia es reducir su actividad e incrementar el consumo de alimento por unidad de tiempo, lo cual hacen cazando grandes presas o carroñeando cadáveres de ungulados (Zalewski 1997a, 2000). Además, las martas en el BPB a menudo eligen un sitio bien aislado, cercano a un cadáver de ungulado (Zalewski 1997a, b). Los zorros parecen mostrar una mayor actividad durante periodos fríos (Ables 1969), lo que puede llevar a un mayor número de encuentros con cadáveres. En Yellowstone, los coyotes también dedican más tiempo a alimentarse de los cadáveres a medida que las temperaturas mínimas bajan (Gese et al. 1996a). En lo que concierne a las aves carroñeras, las especies más pequeñas fueron más influenciadas por las bajas temperaturas debido a sus altos ritmos metabólicos (Lasiewski & Dawson 1967). Esto probablemente las forzó a consumir carne, una comida más energética. Las aves carroñeras de mayor tamaño disminuían su consumo de cadáveres cuando las temperaturas eran muy bajas, puede que debido a las dificultades de rasgar la carne de los cadáveres muy congelados. Por el mismo motivo, los cuervos dejaron de almacenar comida cuando la temperatura bajaba de cero grados, como Heinrich (1990) también ha observado.

La cobertura de nieve influenciaba el carroñeo de algunas especies, principalmente en relación a la disponibilidad de otros recursos alimenticios. La cobertura de nieve afectaba la detección, intentos de predación y tasa de capturas de roedores por los carnívoros (Gese et al. 1996b) y rapaces (Sonerud 1986). Sin embargo, los efectos de la nieve en la actividad carroñera no pudieron ser claramente evaluados, especialmente en las especies predatoras de roedores, debido a que no se dieron espesas capas de nieve durante el periodo de estudio, que nunca alcanzaron niveles críticos (cerca de 40 cm para carnívoros de tamaño medio en el BPB, Jedrzejewski & Jedrzejewska 1993). La actividad carroñera de los carnívoros de tamaño medio (e.g. perro mapache) puede ser influenciada también por los costes energéticos del desplazamiento en nieve profunda. La marta también disminuía su uso de cadáveres a medida que la capa de nieve aumentaba (Zalewski et al. 1995). Los coyotes en Yellowstone disminuían los viajes pero aumentaban el descanso y la alimentación en cadáveres a medida que la profundidad de la nieve aumentó (Gese et al. 1996 a). La tendencia general de las aves era dejar de carroñear cuando la capa de nieve fue muy

profunda. Las causas pudieran estar relacionadas con las dificultades de apartar la nieve de los cadáveres que estaban completamente cubiertos, y de recordar los lugares exactos de los restos cubiertos, especialmente en el caso de los cadáveres casi agotados. Los arrendajos eran la única especie capaz de recuperar partes de cadáveres que estaban bajo la nieve. Se sabe que los lobos aumentan el carroñeo cuando la nieve es menos profunda, en parte porque viajan distancias más largas y por el mayor número de encuentros de cadáveres (Huggard 1993). En el BPB, los lobos se desplazaban menos a medida que la capa de nieve crecía (Theuerkauf et al. 2003). En resumen, más especies carroñeaban con bajas temperaturas y nieve profunda, reflejando las necesidades energéticas y la menor disponibilidad de otros recursos alimenticios.

7.4.6. ¿Gremio estructurado u oportunista?

No hay un acuerdo general sobre si los gremios de carroñeros son estructurados (e.g. Wallace y Temple 1987) u oportunistas (e.g. Travaini et al. 1998). La falta de pautas metodológicas para establecer la estructura de de los gremios carroñeros ha dado como resultado la discusión por parte de los investigadores sobre esta cuestión basándose en los datos disponibles, normalmente con respecto a las pautas de comportamiento. De acuerdo con algunos autores (e.g. Root 1967, Pianka 1980), los gremios están normalmente estructurados de acuerdo con las interacciones competitivas, mientras otros han señalado que la competencia interespecífica no es necesariamente un prerrequisito para que surja una estructura gremial (Jaksic et al. 1993, Wiens 1993, Feeley 2003, ver los análisis de Jaksic 1981 y Blondel 2003). En el BPB, principalmente durante el invierno, el gremio de carroñeros se puede considerar relativamente estructurado, ya que los patrones de utilización de los cadáveres fueron bastante regulares, y numerosos mecanismos de reparto del recurso fueron observados. La jerarquía de dominio estaba bien establecida, por lo general sin agresiones, lo cual implicaría elevados costes energéticos en condiciones invernales. La evitación puede ser una parte importante del reparto entre dominantes y subordinados, y la selección favorecería que se eviten los individuos dominantes (Morse 1974).

Las interacciones agresivas tenían lugar principalmente entre conoespecíficos o especies con el mismo rango jerárquico, por lo general con tamaños corporales similares. Los diferentes mecanismos de segregación tenían lugar más claramente precisamente entre estas especies más claramente competidoras (e.g. el arrendajo y la urraca se segregan de acuerdo con el tipo de hábitat y cadáver, el cuervos y el ratonero y

el ratonero y el azor según el tiempo y el hábitat, y el perro mapache y el zorro de acuerdo con la estación y el tipo de cadáver). En la misma línea, Hertel (1994) en su estudio de los gremios de buitres sugirió una mayor segregación por hábitat entre especies del mismo tamaño. Factores distintos de la competencia interespecífica, por ejemplo la variabilidad del ambiente o la predación (predación dentro del mismo gremio en este caso), también jugaban un papel importante, como sugieren Wiens (1977), Connell (1980), Haila (1982) y Feeley (2003) para las comunidades. De acuerdo con Pianka (1973) y Simberloff (1982), cuatro factores principales moderaban la competición entre carroñeros, permitiendo la coexistencia: (1) componentes ambientales (condiciones atmosféricas, predadores), (2) hábitat, (3) tiempo, y (4) reparto del recurso. Si los cadáveres son un recurso limitado en invierno, todos los carroñeros son competidores potenciales, y diferentes modos de usar el recurso puede ser suficiente para reducir tanto la interferencia como la competencia por explotación o difusa (Simberloff & Dayan 1991). Curiosamente, las especies exóticas recientemente introducidas en el gremio, como el perro mapache, sufrieron la mayoría de los casos de predación dentro del mismo gremio y ‘cubrieron el vacío’ en el uso de cadáveres, siendo la principal especie que carroñeaban en la estación cálida y en cadáveres de no ungulados. La estructura del gremio ha de considerarse dinámica y puede ganar o perder miembros (Marti et al. 1993).

Los procesos de facilitación dentro del gremio eran comunes, y el mutualismo competitivo (Levine 1976) también podría tener lugar, ambos promueven la estructura del gremio y el ensamble de la comunidad. Algunos gremios de buitres en diferentes áreas geográficas constituyen un ejemplo típico de gremios convergentes (Hertel 1994); sin embargo, la similaridad entre las comunidades de carroñeros de latitudes nórdicas parece ser el resultado de una adaptación a las mismas condiciones ambientales más que a la convergencia evolutiva. El reparto de recursos del que depende el gremio de carroñeros del BPB es importante para entender el funcionamiento de la comunidad de predadores de los bosques templados, y puede generar diversidad ecológica. Como conclusión, muchos factores promovieron una explotación de los cadáveres de ungulados relativamente ordenada, principalmente durante el invierno, llevada a cabo por el gremio de carroñeros del BPB.

8. CONCLUSIONES

1. Los cadáveres más abundantes fueron los de las dos especies de ungulados más comunes en el Bosque de Białowieża, el ciervo y el jabalí. La depredación por lobo, las muertes naturales y la caza fueron las principales causas de mortalidad en la comunidad de ungulados. La disponibilidad media anual de cadáveres de ungulados para los carroñeros fue de 1.8 por km². Se encontraron más cadáveres en bosques caducifolios y maduros. Se observó una gran diversidad de tipos de cadáveres.
2. La depredación por lobo y las muertes naturales representaron las contribuciones más importantes al suministro anual de cadáveres. El aporte de carroña de ungulados fue relativamente constante durante el periodo de estudio. La disponibilidad anual media de biomasa de ungulados para los carroñeros fue de 89 kg por km². De éstos, 75 kg por km² fueron consumidos por los carroñeros. Las especies carroñera consumieron cerca del 20% de la biomasa cruda de ungulados cazados por los grandes predadores, y el 7-9% de la biomasa de ungulados vivos.
3. La carroña de ungulados fue el recurso alimenticio más abundante en términos de biomasa para la comunidad de depredadores carroñeros durante el invierno, la época más dura. La mayoría de las especies consumieron carroña en dicha estación. La tasa de consumo de cadáveres por parte de las especies carroñeras aumentó a medida que el invierno avanzaba y el alimento principal (roedores) se iba agotando.
4. El consumo medio diario de cadáveres fue de 2.5 kg por día, si bien la variabilidad observada fue alta. La tasa de consumo de presas de grandes predadores fue la más elevada, mientras que los animales muertos fueron consumidos a un ritmo más lento. Los cadáveres fueron consumidos más intensamente al principio del proceso de explotación. El tiempo medio que precisaron los carroñeros para consumir por completo un cadáver fue muy variable: desde 1 día para las presas de lobo, hasta más de 3 meses para los cadáveres de bisonte. Los cadáveres de larga duración, que abastecieron a los carroñeros durante largos periodos en invierno, fueron visitados por el mayor número de especies.

5. Más de 30 especies de aves y mamíferos utilizaron cadáveres de ungulados en el BPB. Las principales especies carroñeras fueron, en orden creciente: el cuervo, el zorro, el perro mapache, el lobo, el arrendajo, el jabalí, el ratonero, la marta, el pigargo, el carbonero y el herrerillo, y los perros asilvestrados. Algunas especies mostraron adaptaciones en su comportamiento relacionadas con el consumo de carroña. Las especies más eficientes en localizar cadáveres fueron el cuervo, el arrendajo, el pigargo y el zorro. Los cadáveres utilizados por bandos de cuervos y manadas de lobos desaparecieron más rápidamente.
6. Los carroñeros mostraron claras preferencias en relación al tipo de cadáver y al hábitat en el que los localizaban. Se identificaron gremios de carroñeros en base a ambos factores.
7. Las condiciones atmosféricas, principalmente la temperatura media diaria y la cobertura de nieve, afectaron a la utilización de los cadáveres por parte de los carroñeros.
8. La segregación temporal entre carroñeros también fue importante, y se observó una clara secuencia en el orden de llegada a los cadáveres. Además, las especies carroñeras utilizaron los cadáveres en distintos momentos del día.
9. La competencia intraespecífica entre carroñeros fue más intensa que la interespecífica. Las especies subordinadas dirigieron más agresiones hacia conespecíficos. La jerarquía interespecífica se relacionó, en parte, con el tamaño corporal. En general, las especies más grandes dominaron a las más pequeñas. En raras ocasiones se produjeron encuentros agresivos entre especies de diferente rango jerárquico. Se observaron algunos casos de predación intragremial. En general, los carroñeros evitaron las agresiones, probablemente debido a su alto coste energético, especialmente en invierno.
10. El consumo de cadáveres simultáneamente por varias especies no fue común y normalmente, los cadáveres estuvieron monopolizados por una sola especie. Las especies subordinadas llegaron primero a los cadáveres y tendieron a alimentarse de forma más gregaria. Hicieron visitas más cortas al cadáver, pero más frecuentes que las especies dominantes. También dedicaron la mayor parte del tiempo a alimentarse intensamente.
11. Se observaron procesos de inhibición y facilitación entre miembros del gremio. El gremio de carroñeros del Bosque Primigenio de Białowieża estuvo bien organizado, aunque no altamente estructurado. Se comprobó la existencia de

diversos mecanismos de segregación que moderaron la competencia entre las distintas especies carroñeras. Los cadáveres de ungulados representaron un recurso alimenticio esencial en invierno para la comunidad de predadores. Este estudio abre nuevas vías para profundizar en la investigación de la función de la carroña en los ecosistemas y en la estabilidad de las comunidades.

9. REFERENCIAS

- Ables, E.D. 1969. Activity studies of red foxes in Southern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 33: 145- 153.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-265.
- Alvarez, F., Arias de Reyna, L. & Hiraldo, F. 1976. Interactions among avian scavengers in southern Spain. *Ornis Scandinavica* 7: 215-226.
- Anderson, D.J. & Horwitz, R.T. 1979. Competitive interactions among vultures and their avian competitors. *Ibis* 121: 505-509.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P. & Thompson, W.L. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64: 912-923.
- Angerbjörn, A., Arvidson, B., Norén, E. & Strömberg, L. 1991. The effect of winter food on reproduction in the Arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 60: 705-714.
- Applegate, R.D., Berger, D.D., Cochran, W.W. & Raim, A.J. 1987. Observations of a radio-tagged golden eagle terminating fall migration. *Journal of Raptor Research* 21: 68-70.
- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 50: 461-471.
- Attwell, R.I.G. 1963. Some observations on feeding habits, behaviour and inter-relationships of Northern Rhodesian vultures. *The Ostrich* 34: 235-247.
- Aunapu, M. & Oksanen, T. 2003. Habitat selection of coexisting competitors: a study of small mustelids in northern Norway. *Evolutionary Ecology* 17: 371-392.
- Bekoff, M. & Wells, M.C. 1980. The social ecology of coyotes. *Scientific American* 242: 130-148.
- Björvall, A. & Nilsson, E. 1976. Surplus-killing of reindeer by wolves. *Journal of Mammalogy* 57: 585.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.
- Blount, J.D., Houston, D.C., Møller, A.P. & Wright, J. 2003. Do individual branches of immune defence correlate? A comparative case study of scavenging and non-scavenging birds. *Oikos* 102: 340-350.
- Blumenshine, R.J. & Cavallo, J.A. 1992. Scavenging and human evolution. *Scientific American*. 267: 70-76.
- Boarman, W.I. & Heinrich, B. 1999. Common Raven. In: Poole, A. (ed.). *The birds of North America*, 476. Academy of Natural Sciences, Washington D.C.
- Bobek, B., Morow, K., Perzanowski, K. & Kosobucka, M. 1992. The red deer (*Cervus elaphus*). Its ecology and management. Wydawnictwo Świat, Warsaw, Poland. (in Polish).
- Bonesi, L., Chanin, P. & Macdonald, D.W. 2004. Competition between Eurasian otter *Lutra lutra* and American mink *Mustela vison* probed by niche shift. *Oikos* 106: 19-26.
- Bowen, W.D. 1980. Coyote-golden eagle interactions at an ungulate carcass. *Journal of Mammalogy* 61: 376-377.

- Braack, L.E.O. 1987. Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical african woodland. *Oecologia* 72: 402-409.
- Brainerd, S.M. & Rolstad, J. 2002. Habitat selection by Eurasian pine martens *Martes martes* in managed forests of southern boreal Scandinavia. *Wildlife Biology* 8: 289- 297.
- Brown, C.J. 1990. An evaluation of supplementary feeding for Bearded Vultures and other avian scavengers in the Natal Drakensberg. *Lammergeyer* 41: 30-36.
- Brown, L.H. & Watson, A. 1964. The golden eagle in relation to its food supply. *Ibis* 106: 78-100.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119- 125.
- Buckley, N.J. 1996. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *Auk* 113: 473-488.
- Bumann, G.B. & Stauffer, D.F. 2002. Scavenging of ruffed grouse in the Appalachians: influences and implications. *Wildlife Society Bulletin* 30: 853-860.
- Butler, J.R.A. & du Toit, J.T. 2002. Diet of free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) in rural Zimbabwe: implications for wild scavengers on the periphery of wildlife reserves. *Animal Conservation* 5: 29-37.
- Caboń, K. 1958. Massive mortality of wild boar in Białowieża National Park in winter 1955/56. *Acta Theriologica* 2: 71-82. (in German).
- Carbyn, L.N. 1983. Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Wildlife Management* 47: 963-976.
- Cederlund, G. & Lindström, E. 1983. Effects of severe winters and fox predation on roe deer mortality. *Acta Theriologica* 28: 129-145.
- Červený, J. & Okarma, H. 2002. Caching prey in trees by Eurasian lynx. *Acta Theriologica* 47: 505-508.
- Chesson, P. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology* 123: 263-287
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343- 366.
- Clipef, D.J. & Wobeser, G. 1993. Observations on waterfowl carcasses during botulism epizootic. *Journal of Wildlife Diseases* 29: 8-14.
- Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. 1982. Winter mortality in red deer *Cervus elaphus*. *Journal of Zoology* 198: 515-519.
- Cody, M.L. & Diamond, J.M. 1975. Ecology and evolution of communities. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London.
- Coe, M. 1978. The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenia. *Journal of Arid Environments* 1: 71-86.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds.). Ecology and evolution of communities, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London. pp 460- 490.

- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131- 138.
- Crabtree, R.L. & Sheldon, J.W. 1999. The ecological role of coyotes on Yellowstone's northern range. *Yellowstone Science* 7: 15-23.
- Cramp, S. 1998. *The complete birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press. Oxford.
- Dąbrowska, B. 1975. Investigations on visual acuity of some corvine species. *Folia Biologica* 23: 311-332.
- Dekker, D. 1989. Population fluctuations and spatial relationships among wolves, *Canis lupus*, coyotes, *Canis latrans*, and red foxes, *Vulpes vulpes*, in Jasper National Park, Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 103: 261-264.
- DellaSala, D.A., Thomas, C.L. & Anthony, R.G. 1989. Use of domestic sheep carrion by bald eagles wintering in the Willamette valley, Oregon. *Northwest Science* 63: 104-108.
- DeVault, T.L. & Rhodes, O.E. 2002. Identification of vertebrate scavengers of small mammal carcasses in a forested landscape. *Acta Theriologica* 47: 185-192.
- DeVault, T.L., Rhodes, O.E. & Shivik, J.A. 2003. Scavenging by vertebrates: behavioural, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* 102: 225-234.
- DeVault, T.L., Brisbin, L. & Rhodes, O.E. 2004. Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Canadian Journal of Zoology* 82: 502-509.
- Donázar, J.A. 1992. Muladares y basureros en la biología y conservación de las aves en España. *Ardeola* 39: 29-40.
- Donázar, J.A., Travaini, A., Ceballos, O., Rodríguez, A., Delibes, M. & Hiraldo, F. 1998. Effects of sex-associated competitive asymmetries on foraging group structure and despotic distribution in Andean condors. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 55-65.
- Durant, S.M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology* 67: 370-386.
- Dzięciołowski, R. 1969. Weights of our lowland red deer. *Łowiec Polski* 19: 4. (in Polish)
- Dzięciołowski, R. 1970a. Foods of the red deer as determined by rumen content analyses. *Acta Theriologica* 15: 89-110.
- Dzięciołowski, R. 1970b. Relations between the age and size of red deer in Poland. *Acta Theriologica* 15: 253-268.
- Dzięciołowski, R. & Pielowski, Z. 1993. *The moose*. Wydawnictwo Anton 5, Warsaw. (in Polish).
- Elgar, M. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64: 13-33.
- Ellison, G.T.H. 1990. The effect of scavenger mutilation on insect succession at impala carcasses in southern Africa. *Journal of Zoology* 220: 679-688.
- Engel, K.A. & Young, L.S. 1992. Daily and seasonal activity patterns of common ravens in southwestern Idaho. *Wilson Bulletin* 104: 462-471.
- Faliński, J.B. 1986. *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

- Fanshawe, J.H. & Fitzgibbon, C.D. 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Animal Behaviour* 45: 479-490.
- Fedriani, J.M. & Palomares, F. & Delibes, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* 121: 138-148.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M. & York, E.C. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125: 258-270.
- Feeley, K. 2003. Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. *Oecologia* 137: 104-113.
- Forbes, G.J. & Theberge, J.B. 1992. Importance of scavenging on moose by wolves in Algonquin Park, Ontario. *Alces* 28: 235-241.
- Fruziński, B. 1992. The wild boar. Wydawnictwo Cedrus, Warsaw. (in Polish).
- Fruziński, B., Kałuziński, J. & Baksalary, J. 1982. Weight and body measurements of forest and field roe deer. *Acta Theriologica* 27: 479-488.
- Garcelon, D.K. 1990. Observations of aggressive interactions by bald eagles of known age and sex. *Condor* 92: 532-534.
- Gasaway, W.C., Mossestad, K.T. & Stander, P.E. 1991. Food acquisition by spotted hyaenas in Etosha National Park, Namibia: predation versus scavenging. *African Journal of Ecology* 29: 64-75.
- Gese, E.M., Ruff, R.L. & Crabtree, R.L. 1996a. Foraging ecology of coyotes *Canis latrans*: the influence of extrinsic factors and a dominance hierarchy. *Canadian Journal of Zoology* 74: 769-783.
- Gese, E.M., Ruff, R.L. & Crabtree, R.L. 1996b. Intrinsic and extrinsic factors influencing coyote predation of small mammals in Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Zoology* 74: 784-797.
- Gese, E.M., Stotts, T.E. & Grothe, S. 1996c. Interactions between coyotes and red foxes in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Mammalogy* 77: 377-382.
- Gilchrist, H.G. & Robertson, G.J. 2000. Observations of marine birds and mammals wintering at polynyas and ice edges in the Belcher Islands, Nunavut, Canada. *Arctic* 53: 61-68.
- Gómez, L.G., Houston, D.C., Cotton, P. & Tye, A. 1994. The role of greater yellow-headed vultures *Cathartes melambrotus* as scavengers in neotropical forest. *Ibis* 136: 193-196.
- Green, G.I., Mattson, D.J. & Peek, J.M. 1997. Spring feeding on ungulate carcasses by grizzly bears in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 61: 1040-1055.
- Grubb, T.C. 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor* 77: 175-182.
- Grubb, T.C. 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland: Horizontal adjustments. *Condor* 79: 271-274.
- Haila, Y. 1982. Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology. *Annales Zoologici Fennici* 19: 255-263.
- Halley, D.J. 1998. Golden and white-tailed eagles in Scotland and Norway. Coexistence, competition and degradation. *British Birds* 91: 171-179.
- Hampton, S.E. 2004. Habitat overlap of enemies: temporal patterns and the role of spatial complexity. *Oecologia* 138: 475-484.

- Hansen, A.J. 1986. Fighting behaviour in bald eagles: a test of game theory. *Ecology* 67: 787- 797.
- Harrington, F.H. 1978. Ravens attracted to wolf howling. *Condor* 80: 236-237.
- Hayes, R.D., Baer, A.M., Wotschikowsky, U. & Harestad, A.S. 2000. Kill rate by wolves on moose in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 78: 49-59.
- Hein, E.W. & Andelt, W.F. 1996. Coyote visitations to experimentally-placed deer carrion. *The Southwestern Naturalist* 41: 48-53.
- Heinrich, B. 1988. Winter foraging at carcasses by three sympatric corvids, with emphasis on recruitment by the raven, *Corvus corax*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 23: 141-156.
- Heinrich, B. 1990. Ravens in winter. Barrie & Jenkins, London.
- Heinrich, B. 1999. Mind of the raven. HarperCollins Publishers, New York.
- Heinrich, B., Marzluff, J.M. & Marzluff, C.S. 1993. Common ravens are attracted by appeasement calls of food discoverers when attacked. *Auk* 110: 247-254.
- Heinrich, B., Kaye, D., Knight, T. & Schaumburg, K. 1994. Dispersal and association among common ravens. *Condor* 96: 545-551.
- Heinrich, B. & Pepper, J.W. 1998. Influence of competitors on caching behavior in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour* 56: 1083-1090.
- Helander, B. 1985. Winter feeding as a management tool for white-tailed sea eagles in Sweden. In: Newton, I. & Chancellor, R.D. (eds.). *Conservation studies on raptors*. ICBP Technical Publication 5, pp 421-427.
- Henry, J.D. 1977. The use of urine marking in the scavenging behavior of the red fox *Vulpes vulpes*. *Behaviour* 61: 82-105.
- Henschel, J.R. & Tilson, R.L. 1988. How much does a spotted hyaena eat? Perspective from the Namib desert. *African Journal of Ecology* 26: 247- 255.
- Heredia, B., Alonso, J.C. & Hiraldo, F. 1991. Space and habitat use by red kites *Milvus milvus* during winter in the Guadalquivir marshes: a comparison between resident and wintering populations. *Ibis* 133: 374-381.
- Hernández, L., Rodríguez, R., Hiraldo, F. & Delibes, M. 1987. Caracterización del sistema de vertebrados necrófagos en la reserva de la biosfera de la Michilia, Durango (México). *Acta Zoológica Mexicana*. 22: 17-32.
- Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Frafjord, K. & Kaikusalo, A. 1989. The Arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems. *Biological Conservation* 49: 67-81.
- Hertel, F. 1994. Diversity in body size and feeding morphology within past and present vulture assemblages. *Ecology* 75: 1974- 1084.
- Hewson, R. 1981. Scavenging of mammal carcasses by birds in West Scotland. *Journal of Zoology* 194: 525-537.
- Hewson, R. 1984. Scavenging and predation upon sheep and lambs in west Scotland. *Journal of Applied Ecology* 21: 843-868.
- Hewson, R. 1985. Scavenging on salmon carcasses by birds. *Scottish Birds* 13: 179-182.
- Hewson, R. 1995. Use of salmonid carcasses by vertebrate scavengers. *Journal of Zoology* 235: 53-65.
- Hiraldo, F., Blanco, J.C. & Bustamante, J. 1991. Unspecialized exploitation of small carcasses by birds. *Bird Study* 38: 200-207.

- Houston, D.B. 1978. Elk as winter-spring food for carnivores in northern Yellowstone National Park. *Journal of Applied Ecology* 15: 653-661.
- Houston, D.C. 1974. The role of griffon vultures *Gyps africanus* and *Gyps ruppellii* as scavengers. *Journal of Zoology* 172: 35-46.
- Houston, D.C. 1975. Ecological isolation of African scavenging birds. *Ardea* 63: 55-64.
- Houston, D.C. 1979. The adaptations of scavengers. In: Sinclair, A.R.E. & Norton-Griffiths, M. (eds.). *Serengeti, dynamics of an ecosystem*. The University of Chicago Press, Chicago and London. pp 263-286.
- Houston, D.C. 1986. Scavenging efficiency of Turkey Vultures in tropical forest. *Condor* 88: 318-323.
- Houston, D.C. 1987. The effect of reduced mammal numbers on *Cathartes* vultures in Neotropical forests. *Biological Conservation* 41: 91-98.
- Houston, D.C. 1988. Competition for food between Neotropical vultures in forest. *Ibis* 130: 402-417.
- Hudson, A.V. & Furness, R.W. 1988. Utilization of discarded fish by scavenging seabirds behind whitefish trawlers in Shetland. *Journal of Zoology* 215: 151-166.
- Huggard, D.J. 1993. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *Journal of Wildlife Management* 57: 382-388.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why there are so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection; a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413-417.
- Jaksić, F.M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37: 397-400.
- Jaksić, F.M., Greene, H.W. & Yáñez, J.L. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- Jaksić, F.M., Feinsinger, P. & Jiménez, J.E. 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos* 67: 87-96.
- Janzen, D.H. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *American Naturalist* 111: 691-713.
- Jędrzejewska, B. & Jędrzejewski, W. 1998. Predation in vertebrate communities. *The Białowieża Primeval Forest as a case study*. Springer Verlag, Berlin.
- Jędrzejewska, B., Okarma, H., Jędrzejewski, W. & Miłkowski, L. 1994. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Applied Ecology* 31: 664-676.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Bunevich, A.N., Miłkowski, L. & Okarma, H. 1996. Population dynamics of wolves *Canis lupus* in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847-1993. *Mammal Review* 26: 103-126.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Bunevich, A.N., Miłkowski, L. & Krasieński, Z.A. 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th century. *Acta Theriologica* 42: 399-451.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Kowalczyk, R., Ruczyński, I. & Zalewski, A. 2001. Białowieża National Park Protection Plan, Mammals (except bison), Białowieża.
- Jędrzejewski, W. & Jędrzejewska, B. 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Białowieża National Park, Poland. *Ecography* 15: 212-220.

- Jędrzejewski, W. & Jędrzejewska, B. 1993. Predation on rodents in Białowieża Primeval Forest. *Ecography* 16: 47-64.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H. & Ruprecht, A.L. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia* 90: 27-36.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Miłkowski, L., Jędrzejewska, B. & Okarma, H. 1993a. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża forest) and the Palearctic viewpoints. *Acta Theriologica* 38: 385-403.
- Jędrzejewski, W., Zalewski, A. & Jędrzejewska, B. 1993b. Foraging by pine marten *Martes martes* in relation to food resources in Białowieża National Park, Poland. *Acta Theriologica* 38: 405-426.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Bunevich, A.N. & Miłkowski, L. 1996. Population dynamics (1869-1994), demography, and home range of the lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus). *Ecography* 19: 122-138.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Zub, K. & Musiani, M. 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 81: 197-212.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. & Szymura, L. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology* 83: 1341-1356.
- Jobin, A., Molinari, P. & Breitenmoser, U. 2000. Prey spectrum, prey preference and consumption rates of Eurasian Lynx in the Swiss Jura Mountains. *Acta Theriologica* 45: 243-252.
- Kaikusalo, A. & Angerbjörn, A. 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici* 32: 69-77.
- Kamler, J.F., Ballard, W.B., Gilliland, R.L. & Mote, K. 2004. Coyote (*Canis latrans*) movements relative to cattle (*Bos taurus*) carcass area. *Western North American Naturalist* 64: 53-58.
- Kauhala, K., Kaunisto, M. & Helle, E. 1993. Diet of the raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides* in Finland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 129-136.
- Kirk, D.A. & Houston, D.C. 1995. Social dominance in migrant and resident turkey vultures at carcasses: evidence for a despotic distribution? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 36: 323-332.
- Knight, S.K. & Anderson, D.P. 1990. Effects of supplemental feeding on an avian scavenging guild. *Wildlife Society Bulletin* 18: 388-394.
- Knight, S.K. & Knight, R.L. 1983. Aspects of food finding by wintering bald eagles. *Auk* 100: 477-484.
- Koehler, G.M. & Hornocker, M.G. 1991. Seasonal resource use among mountain lions, bobcats, and coyotes. *Journal of Mammalogy* 72: 391-396.
- König, C. 1974. On the behaviour of vultures on carcasses in Spain. *Journal für Ornithologie* 115: 289-320.
- Kossak, S. 1998. Report on the state of game in Białowieża Forest during the first quarter of the year 1998. Forest Research Institute, Białowieża. (in Polish).
- Kossak, S. 1999. Report on the state of game in Białowieża Forest during the first quarter of the year 1999. Forest Research Institute, Białowieża. (in Polish).

- Kossak, S. 2000. Report on the state of game in Białowieża Forest during the first quarter of the year 2000. Forest Research Institute, Białowieża. (in Polish).
- Kostecke, R.M., Linz, G.M. & Bleier, W.J. 2001. Survival of avian carcasses and photographic evidence of predators and scavengers. *Journal of Field Ornithology* 72: 439-447.
- Kouki, J. & Hanski, I. 1995. Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. *Oikos* 72: 223- 227.
- Kowalczyk, R. 2001. Factors affecting spatial organization of the population and activity of badger *Meles meles* in Białowieża Primeval Forest. Agricultural University of Warsaw, Warsaw. (in Polish).
- Kozło, P.G. 1975. Wild boar. Izdatelstvo Uradzhai, Minsk. (in Russian).
- Krafjord, K. 2000. Do arctic and red foxes compete for food? *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 350-359.
- Krasińska, M. 1988. Hybrids of European bison and domestic cattle. *Ossolineum, Prace Habilitacyjne*, Wrocław. (in Polish with English summary).
- Krasińska, M. & Krasiński, Z.A. 2000. Functioning of the European bison population in the Białowieża Primeval Forest. In: Balčiauskas, L. (ed.). *Proceedings of International Symposium on European bison*. University of Šiauliai, Šiauliai. pp 36-41.
- Krasińska, M. & Krasiński, Z.A. 2002. Body mass and measurements of the European bison during postnatal development. *Acta Theriologica* 47: 85-106.
- Krasiński, Z. 1967. Free living European bisons. *Acta Theriologica* 12: 391- 405.
- Krasiński, Z., Bunevich, A.N. & Krasińska, M. 1994. Characteristics of the European bison populations in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* 13: 25-67. (in Polish with English summary).
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. HarperCollins Publishers, New York.
- Kronfeld-Schor, N. & Dayan, T. 1999. The dietary basis for temporal partitioning: food habits of coexisting *Acomys* species. *Oecologia* 121: 123-128.
- Kronfeld-Schor, N. & Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 153-181.
- Kruuk, H. 1967. Competition for food between vultures in East Africa. *Ardea* 55: 171-193.
- Kruuk, H. 1972a. *The spotted hyena*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Kruuk, H. 1972b. Surplus killing by carnivores. *Journal of Zoology* 166: 233-244.
- Kwiatkowski, W. 1994. Vegetation landscapes of Białowieża Forest. *Phytocoenosis (Supplementum Cartographiae Geobotanicae)* 6 (NS): 35-88.
- Lasiewski, R.C. & Dawson, W.R. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69: 13-23.
- Lemon, W.C. 1991. Foraging behavior of a guild of Neotropical vultures. *Wilson Bulletin* 103: 698-702.
- Levine, S.H. 1976. Competitive interactions in ecosystems. *American Naturalist* 110: 903- 910.
- Levy, S. 1997. Pacific salmon bring it all back home. *Bioscience* 47: 657-660.
- Lindström, E.R., Brainerd, S.M., Helldin, J.O. & Overskaug, K. 1995. Pine marten-red fox interactions: a case of intraguild predation? *Annales Zoologici Fennici* 32: 123-130.

- Linnell, J.D., Odden, J., Pedersen, V. & Andersen, R. 1998. Records of intra-guild predation by Eurasian lynx, *Lynx lynx*. *Canadian Field-Naturalist* 112: 707-708.
- Linnell, J.D. & Strand, O. 2002. Do arctic foxes *Alopex lagopus* depend on kills made by large predators? *Wildlife Biology* 7: 69-75.
- Linz, G.M., Davis, J.E., Engeman, R.M., Otis, D.L. & Avery, M.L. 1991. Estimating survival of bird carcasses in cattail marshes. *Wildlife Society Bulletin* 19: 195-199.
- Lochman, J. 1987. Age determination in game animals. Państwowe Wydawnictwo Rolnice i Leśne, Warsaw. (in Polish).
- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 51: 1207- 1210.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Macdonald, D.W. 1976. Food caching by red foxes and some other carnivores. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 42: 170-185.
- MacNally, R.C. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64: 1646- 1652.
- Magoun, A. J. 1976. Summer scavenging activity in northeastern Alaska. M.S. thesis. University of Alaska, Fairbanks.
- Magoun, A.J. 1987. Summer and winter diets of wolverine, *Gulo gulo*, in Arctic Alaska. *Canadian Field-Naturalist* 101: 392-397.
- Marti, C.D., Steenhof, K., Kochert, M.N. & Marks, J.S. 1993. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. *Oikos* 67: 6- 18.
- Martin, P.S. 1989. Prehistoric overkill: the global model. In: Martin, P.S. & Klein, R.G. (eds.). *Quaternary extinctions*. University of Arizona Press, Tucson. pp 354-403.
- Marzluff, J.M. & Heinrich, B. 1991. Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging. *Animal Behaviour* 42: 755-770.
- Marzluff, J.M., Heinrich, B. & Marzluff, C.S. 1996. Raven roosts are mobile information centres. *Animal Behaviour* 51: 89-103.
- Mason, J.R. 2000. Golden eagle attacks and kills adult male coyote. *Journal of Raptor Research* 34: 244- 245.
- Mattson, D.J. 1997. Use of ungulates by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos*. *Biological Conservation* 81: 161-177.
- Matyushkin, E.N. 1974. Large carnivores and scavengers of the Middle Sikhote-Alin. *Bulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody (Otd. Biologii)* 79: 5-21. (in Russian with English summary).
- McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794- 798.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. *Generalized linear models*. 2nd edition. Chapman and Hall, London.
- McKinstry, M.C. & Knight, R.L. 1993. Foraging ecology of wintering black-billed magpies. *Auk* 110: 632-635.

- Mech, D. 1970. The wolf. Ecology and behaviour of an endangered species. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Mech, D.L. & Frenzel, L.D. 1971. Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota. North Central Forest Experiment Station. U.S. Forest Service Research Report NC- 52.
- Mech, L.D., Smith, D.W., Murphy, K.M. & MacNulty, D.R. 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *Journal of Wildlife Management* 65: 998- 1003.
- Miłkowski, L. 1970. Hunting in Białowieża Primeval Forest. Guide for hunters. Wydawnictwo Wojewódzki Ośrodek Informacji Turystycznej, Białystok. (in Polish).
- Miłkowski, L. & Wójcik, J. 1984. Structure of wild boar harvest in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriologica* 29: 337- 347.
- Milne, A. 1961. Definition of competition among animals. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 15: 44- 61.
- Mizera, T. 1999. The white-tailed eagle. *Monografie Przyrodnicze, 4*. Wydawnictwo Lubuskiego Klubu Przyrodników, Swiebodzin. (in Polish).
- Morse, D.H. 1974. Niche breadth as a function of social dominance. *American Naturalist* 108: 818-830.
- Morse, D.H. 1980. Behavioural mechanisms in ecology. Harvard University Press, Cambridge.
- Muenchow, G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67: 246-250.
- Mullen, D.A. & Pitelka, F.A. 1972. Efficiency of winter scavengers in the Arctic. *Arctic* 25: 225-231.
- Müller, T. 2001. Habitat requirements and nest site selection of the common raven (*Corvus corax* L.) in Białowieża Forest (Poland). M.S. thesis. Philipps-University of Marburg, Marburg.
- Mysterud, I., Mysterud, I. & Wikan, S. 1993. Wolf and foxes reject diseased reindeer calf. *Fauna Norvegica Series A* 14: 57-58.
- Neutel, A.M., Heesterbeek, J.A.P. & Ruiters, P.C. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296: 1120-1123.
- Newton, I., Davis, P.E. & Davis, J.E. 1982. Ravens and buzzards in relation to sheep-farming and forestry in Wales. *Journal of Applied Ecology* 19: 681-706.
- Nybo, J.O & Sonerud, G.A. 1990. Seasonal changes in diet of hawk owls *Surnia ulula*: importance of snow cover. *Ornis Fennica* 67: 45-51.
- O'Sullivan, W.M., Sleeman, D.P. & Murphy, D.M. 1992. Otters *Lutra lutra* feeding on carrion. *Irish Naturalist* 24: 140-143.
- Okarma, H. 1991. Marrow fat content, sex and age of red deer killed by wolves in winter in the Carpathian Mountains. *Holarctic Ecology* 14: 169-172.
- Okarma, H., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Krasieński, Z.A. & Miłkowski, L. 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 40: 197-217.
- Okarma, H., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Kowalczyk, R. & Jędrzejewska, B. 1997. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 42: 203-224.
- Okarma, H., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Śniezko, S., Bunevich, A.N. & Jędrzejewska, B. 1998. Home ranges of wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland, compared with other Eurasian populations. *Journal of Mammalogy* 79: 842- 852.

- Ostfeld, R.S. & Keesing, F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 232-237.
- Pain, D.J. 1991. Why are lead-poisoned waterfowl rarely seen? The disappearance of waterfowl carcasses in the Camargue, France. *Wildfowl* 42: 118- 122.
- Palmer, T.M. 2003. Spatial habitat heterogeneity influences competition and coexistence in an African acacia ant guild. *Ecology* 84: 2843-2855.
- Palomares, F. & Caro, T.M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492- 508.
- Paquet, P. 1991. Winter spatial relationships of wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Mammalogy* 72: 397-401.
- Paquet, P.C. 1992. Prey use strategies of sympatric wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Mammalogy* 73: 337-343.
- Peterson, C.A., Lee, S.L. & Elliott, J.E. 2001. Scavenging of waterfowl carcasses by birds in agricultural fields of British Columbia. *Journal of Field Ornithology* 72: 150- 159.
- Peterson, R.O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. U. S. National Park Service Scientific Monograph Series, 11.
- Petit, D.R., Petit, L.J. & Petit, K.E. 1989. Winter caching ecology of deciduous woodland birds and adaptations for protection of stored food. *Condor* 91: 766-776.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 1976. Competition and niche theory. In: May, R. (ed.). *Theoretical ecology, principles and applications*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp 114-141.
- Pianka, E.R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35: 194-201.
- Pielowski, Z. 1988. The roe deer. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warsaw. (in Polish).
- Pravosudov, V.V. & Lucas, J.R. 2001. Daily patterns of energy storage in food-caching birds under variable daily predation risk: a dynamic state variable model. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 50: 239-250.
- Price, J.E. & Morin, P. 2004. Colonization history determines alternate community states in a food web of intraguild predators. *Ecology* 85: 1017-1028.
- Prior, K.A. & Weatherhead, P.J. 1991. Competition at the carcass: opportunities for social foraging by turkey vultures in southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1550-1556.
- Promberger, C. 1992. Wolves and scavengers. M.S. thesis, University of Munich, Munich. (in German).
- Pucek, Z., Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B. & Pucek, M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica* 38: 199-232.
- Pugaczewicz, E. 1997. Breeding birds of Białowieża Forest. PTOP, Białowieża (in Polish with English summary).
- Pulliamin, E. & Ollinmäki, P. 1996. A long-term study of the winter food niche of the pine marten *Martes martes* in northern boreal Finland. *Acta Theriologica* 41: 337-352.
- Putman, R.J. 1978a. Patterns of carbon dioxide evolution from decaying carrion. *Oikos* 31: 47-57.

- Putman, R.J. 1978b. Flow of energy and organic matter from a carcass during decomposition. *Oikos* 31: 58-68.
- Pyke, D.A. & Thompson, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245.
- Rabenold, P.P. 1987. Recruitment to food in black vultures: evidence for following from communal roosts. *Animal Behaviour* 35: 1775-1785.
- Ragg, J.R., Mackintosh, C.G. & Moller, H. 2000. The scavenging behaviour of ferrets *Mustela furo*, feral cats *Felis domesticus*, possums *Trichosurus vulpecula*, hedgehogs *Erinaceus europaeus* and harrier hawks *Circus approximans* on pastoral farmland in New Zealand: Implications for bovine tuberculosis transmission. *New Zealand Veterinary Journal* 48: 166-175.
- Ratcliffe, D. 1997. *The Raven*. T & AD Poyser, London.
- Read, J.L. & Wilson, D. 2004. Scavengers and detritivores of kangaroo harvest offcuts in arid Australia. *Wildlife Research* 31: 51-56.
- Richardson, P.R.K. 1980. The natural removal of ungulate carcasses, and the adaptive features of the scavengers involved. M.S. thesis. University of Pretoria, Pretoria.
- Richner, H. 1992. The effect of extra food on fitness in breeding carrion crows. *Ecology* 73: 330-335.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Roberts, R.C. 1979. The evolution of avian food-storing behavior. *American Naturalist* 114: 418-438.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Rose, M.D. & Polis, G.A. 1998. The distribution and abundance of coyotes: the effects of allochthonous food subsidies from the sea. *Ecology* 79: 998-1007.
- Roth, J.D. 2003. Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 72: 668-676.
- Ruxton, G.D. & Houston, D.C. 2003. Could *Tyrannosaurus rex* have been a scavenger rather than a predator? An energetics approach. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 731-733.
- Ruxton, G.D. & Houston, D.C. 2004. Obligate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology* 228: 431-436.
- Schaller, G. 1972. *The Serengeti lion*. University of Chicago Press, Chicago.
- Schlatter, R., Reinhardt, G. & Burchard, L. 1978. Estudio del jote *Coragyps atratus foetens* Lichtenstein en Valdivia: etología carroñera y rol en la diseminación de agentes patógenos. *Archivos de Medicina Veterinaria* 10: 111-127.
- Schmidt, K., Jędrzejewski, W. & Okarma, H. 1997. Spatial organization and social relations in the Eurasian lynx population in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* 42: 289-312.
- Schmitt, R.J. & Holbrook, S.J. 2003. Mutualism can mediate competition and promote coexistence. *Ecology Letters* 6: 898-902.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

- Schoenly, K. & Reid, W. 1987. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete seres or a continuum of change? *Oecologia* 73: 192-202.
- Schroder, G.D. & Rosenzweig, M.L. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami*. *Oecologia* 19: 9- 28.
- Selva, N., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W. & Wajrak, A. 2003. Scavenging on European bison carcasses in Białowieża Primeval Forest (eastern Poland). *Ecoscience* 10: 303-311.
- Serrano, D. 1999. Dumps for dead livestock and the conservation of wintering red kites *Milvus milvus*. *Journal of Raptor Research* 33: 338-340.
- Servin, J., Lindsey, S.L. & Loiselle, B. A. 2001. Pileated woodpecker scavenges on a carcass in Missouri. *Wilson Bulletin* 113:249-250.
- Sidorovich, V.E., Polozov, A.G., Lauzhel, G.O. & Krasko, D.A. 2000. Dietary overlap among generalist carnivores in relation to the impact of the introduced raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* on native predators in northern Belarus. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 271-285.
- Sikes, D.S. 1994. Influences of ungulate carcasses on coleopteran communities in Yellowstone National Park, USA. M.S. thesis. Montana State University, Montana.
- Simberloff, D. 1982. The status of competition theory in ecology. *Annales Zoologici Fennici* 19: 241-253.
- Simberloff, D. & Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- Simonetti, J.A., Yáñez, J.L. & Fuentes, E.R. 1984. Efficiency of rodent scavengers in central Chile. *Mammalia* 48: 608-609.
- Skagen, S.K., Knight, R.L. & Orians, G.H. 1991. Human disturbance of an avian scavenging guild. *Ecological Applications* 1: 215-225.
- Skinner, J.D., van Aarde, R.J. & Goss, R.A. 1995. Space and resource use by brown hyenas *Hyaena brunnea* in the Namib desert. *Journal of Zoology* 237: 123-131.
- Smith, C.C. & Reichman, O.J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 329-351.
- Sonerud, G.A. 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. *Holarctic Ecology* 9: 33-47.
- Squires, J.R. 1995. Carrion use by northern goshawks. *Journal of Raptor Research* 29: 283.
- Stahler, D., Heinrich, B. & Smith, D. 2002. Common ravens, *Corvus corax*, preferentially associate with grey wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. *Animal Behaviour* 64: 283-290.
- Stapp, P. & Polis, G.A. 2003. Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos* 102: 111-123.
- Storch, I., Lindström, E. & Jounge, J. 1990. Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox. *Acta Theriologica* 35: 311-320.
- Sunquist, M.E. & Sunquist, F.C. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. In: Gittleman, J.L. (ed.). *Carnivore behaviour, ecology and evolution*. Chapman and Hall, London. pp 283-301.

- Switalski, A. 2003. Coyote foraging ecology and vigilance in response to gray wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Zoology* 81: 985-993.
- Szulc, M., Tropiło, J. & Krasieńska, M. 1971. Dressing percentage and utility value of the meat of European bison and domestic cattle hybrids. *Acta Theriologica* 32: 483-504.
- Tabachnik, B.G. & Fidell, L.S. 1983. Using multivariate statistics. Harper and Row, New York.
- Tannerfeldt, M., Angerbjörn, A. & Arvidson, B. 1994. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival- a field experiment. *Ecography* 17: 88-96.
- Terrasse, J.F. 1985. The effects of artificial feeding on griffon, bearded and Egyptian vultures in the Pyrenees. In: Newton, I. & Chancellor, R.D. (eds.). *Conservation studies on raptors*, ICBP Technical Publication 5. pp 429-430.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H., Ruczyński, I., Śniezko, S. & Gula, R. 2003. Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieża Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* 84: 243- 253.
- Tinbergen, N. 1958. *Curious naturalists*. Doubleday, New York.
- Tobin, M.E. & Dolbeer, R.A. 1990. Disappearance and recoverability of songbird carcasses in fruit orchards. *Journal of Field Ornithology* 61: 237- 242.
- Towne, E.G. 2000. Prairie vegetation and soil nutrient responses to ungulate carcasses. *Oecologia* 122: 232-239.
- Travaini, A., Donazar, J.A., Rodríguez, A., Ceballos, O., Funes, M., Delibes, M. & Hiraldo, F. 1998. Use of European hare *Lepus europaeus* carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia. *Journal of Zoology* 246: 175-181.
- Viro, P. & Mikkola, H. 1981. Food composition of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834, in Finland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 46: 20-26.
- Vogeley, W. 1999. Use of carcasses by Cape griffons *Gyps coprotheres* and food competition – observations at a vulture restaurant in south-eastern Botswana. *Der Ornithologische Beobachter* 96: 13-23. (in German).
- Voigt, D.R. & Earle, B.D. 1983. Avoidance of coyotes by red fox families. *Journal of Wildlife Management* 47: 852-857.
- Vucetich, J.A., Peterson, R.O. & Waite, T.A. 2004. Raven scavenging favours group foraging in wolves. *Animal Behaviour* 67: 1117-1126.
- Waite, R.K. 1984. Sympatric corvids. Effects of social behaviour, aggression and avoidance on feeding. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 15: 55-59.
- Wallace, M.P. & Temple, S.A. 1987. Competitive interactions within and between species in a guild of avian scavengers. *Auk* 104: 290-295.
- Watson, J., Leitch, A.F. & Broad, R.A. 1992a. The diet of the sea eagle *Haliaeetus albicilla* and golden eagle *Aquila chrysaetos* in western Scotlan. *Ibis* 134: 27-31.
- Watson, J., Rae, S.R. & Stillman, R. 1992b. Nesting density and breeding success of golden eagles in relation to food supply in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 61: 543-550.
- Watson, J., Leitch, A.F. & Rae, S.R. 1993. The diet of golden eagles *Aquila chrysaetos* in Scotland. *Ibis* 135: 387-393.

- Watson, J.W. 1986. Temporal fluctuations of rough-legged hawks during carrion abundance. *Raptor Research* 20: 42-43.
- Weiner, J. 1973. Dressing percentage, gross body composition and caloric values of the roe deer. *Acta Theriologica* 18: 209-222.
- Wells M.C. & Bekoff, M. 1978. Coyote-bald eagle interactions at carrion. *Journal of Mammalogy* 59: 886-887.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590-597.
- Wiens, J.A. 1989. *The ecology of bird communities, vol 1: Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 348-349.
- Willson, M.F., Gende, S.M. & Marston, B.H. 1998. Fishes and the forest. *Bioscience* 48: 455-462.
- Wilmers, C.C. & Stahler, D.R. 2002. Constraints on active-consumption rates in gray wolves, coyotes, and grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1256- 1261.
- Wilmers, C.C., Stahler, D.R., Crabtree, R.L., Smith, D.W. & Getz, W.M. 2003a. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter- killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters* 6: 996-1003.
- Wilmers, C.C., Crabtree, R.L., Smith, D.W., Murphy, K.M. & Getz, W.M. 2003b. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72: 909- 916.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Harvard.
- Wilson, J.B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507- 522.
- Wilson, J.B. & Roxburgh, S.H. 2001. Intrinsic guild structure: determination from competition experiments. *Oikos* 92: 189-192.
- Wilton, M.L. 1986. Scavenging and its possible effects upon predation- a selective review of literature. *Alces* 22: 155-180.
- Woodcock, B.A., Watt, A.D. & Leather, S.R. 2002. Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology* 71: 131-140.
- Wright, J., Stone, R.E. & Brown, N. 2003. Communal roosts as structured information centres in the raven, *Corvus corax*. *Journal of Animal Ecology* 72: 1003-1014.
- Zalewski, A. 1996. Choice of age classes of bank voles *Clethrionomys glareolus* by pine marten *Martes martes* and tawny owl *Strix aluco* in a deciduous forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Oecologica* 17: 233- 244.
- Zalewski, A. 1997a. Factors affecting selection of resting site type by pine marten in primeval deciduous forests (Białowieża National Park, Poland). *Acta Theriologica* 42: 271-288.
- Zalewski, A. 1997b. Patterns of resting site use by pine marten *Martes martes* in Białowieża National Park (Poland). *Acta Theriologica* 42: 153-168.
- Zalewski, A. 2000. Factors affecting the duration of activity by pine martens (*Martes martes*) in the Białowieża National Park, Poland. *Journal of Zoology* 251: 439-447.
- Zalewski, A. 2001. Seasonal and sexual variation in diel activity rhythms of pine marten *Martes martes* in the Białowieża National Park (Poland). *Acta Theriologica* 46: 295-304.

Zalewski, A., Jędrzejewski, W. & Jędrzejewska, B. 1995. Pine marten home ranges, numbers and predation on vertebrates in a deciduous forest (Białowieża National Park, Poland). *Annales Zoologici Fennici* 32: 131-144.

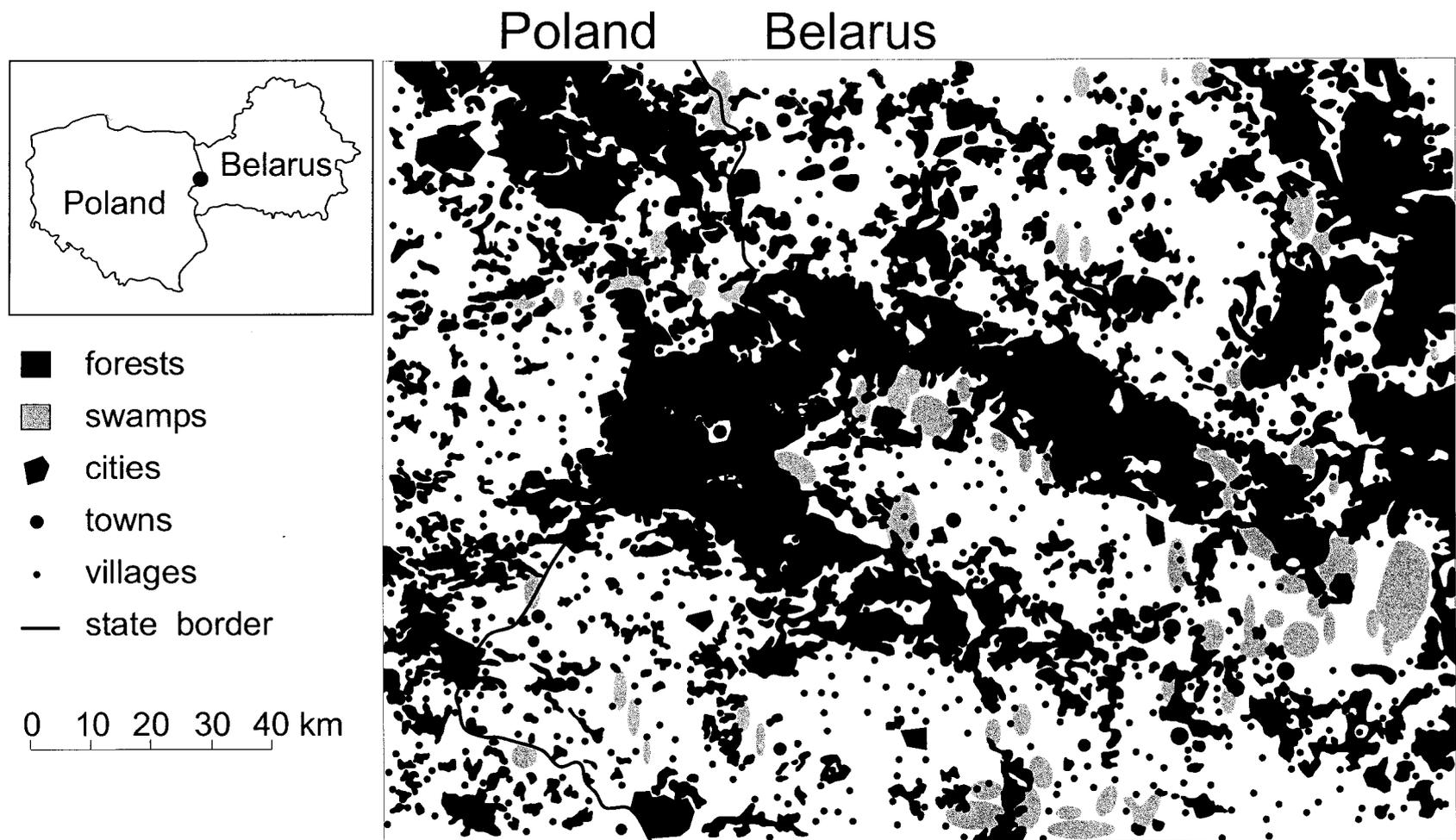


Figura 1. Localización del Bosque de Białowieża Forest entre las masas forestales del este de polonia y oeste de Bielorrusia (tomado de Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998).

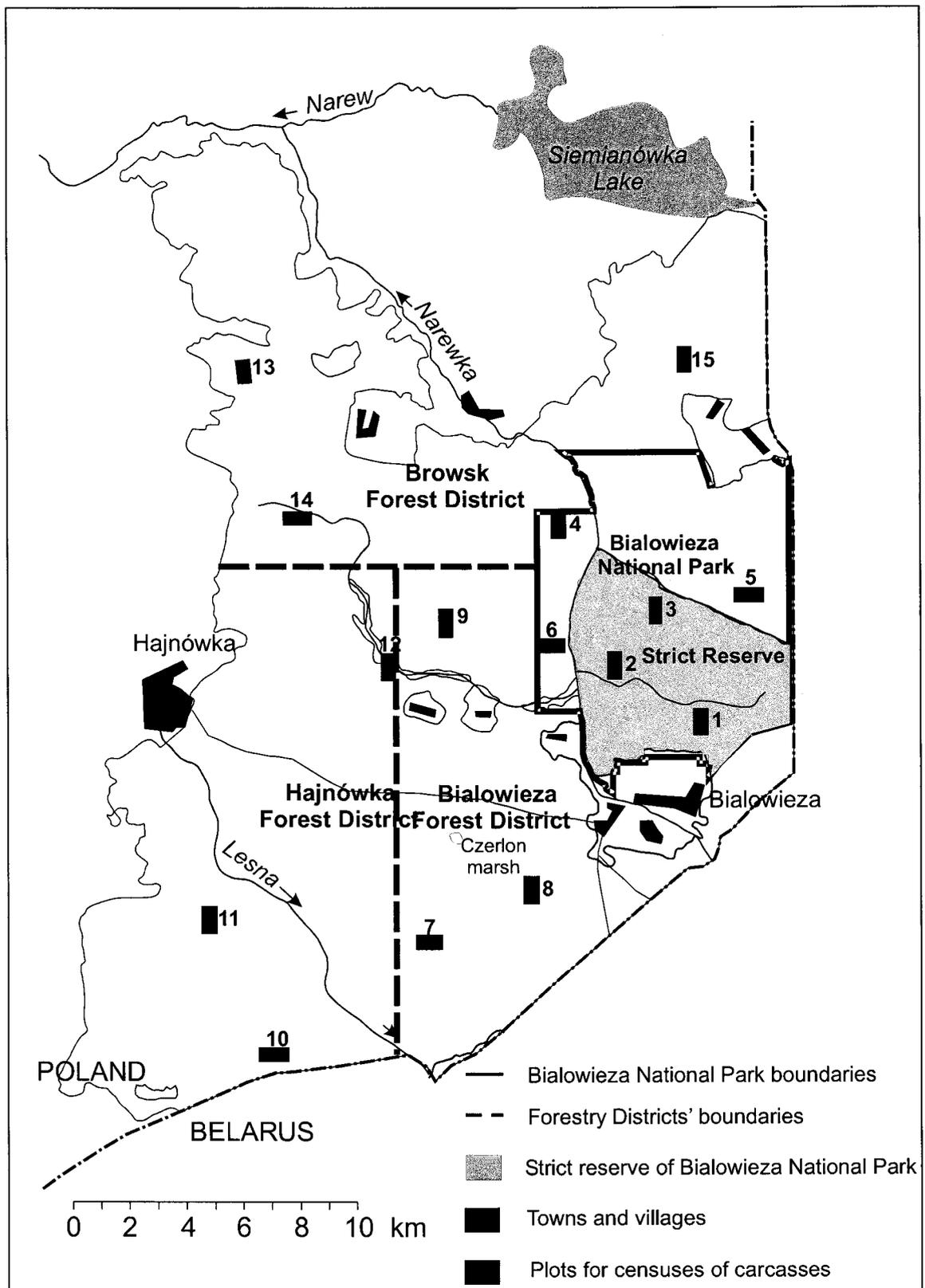


Figura 2. Mapa del área de estudio mostrando el Parque Nacional de Białowieża y la división en distritos forestales. Se indican las parcelas de muestreo en las que se realizaron los censos anuales de cadáveres de ungulados.

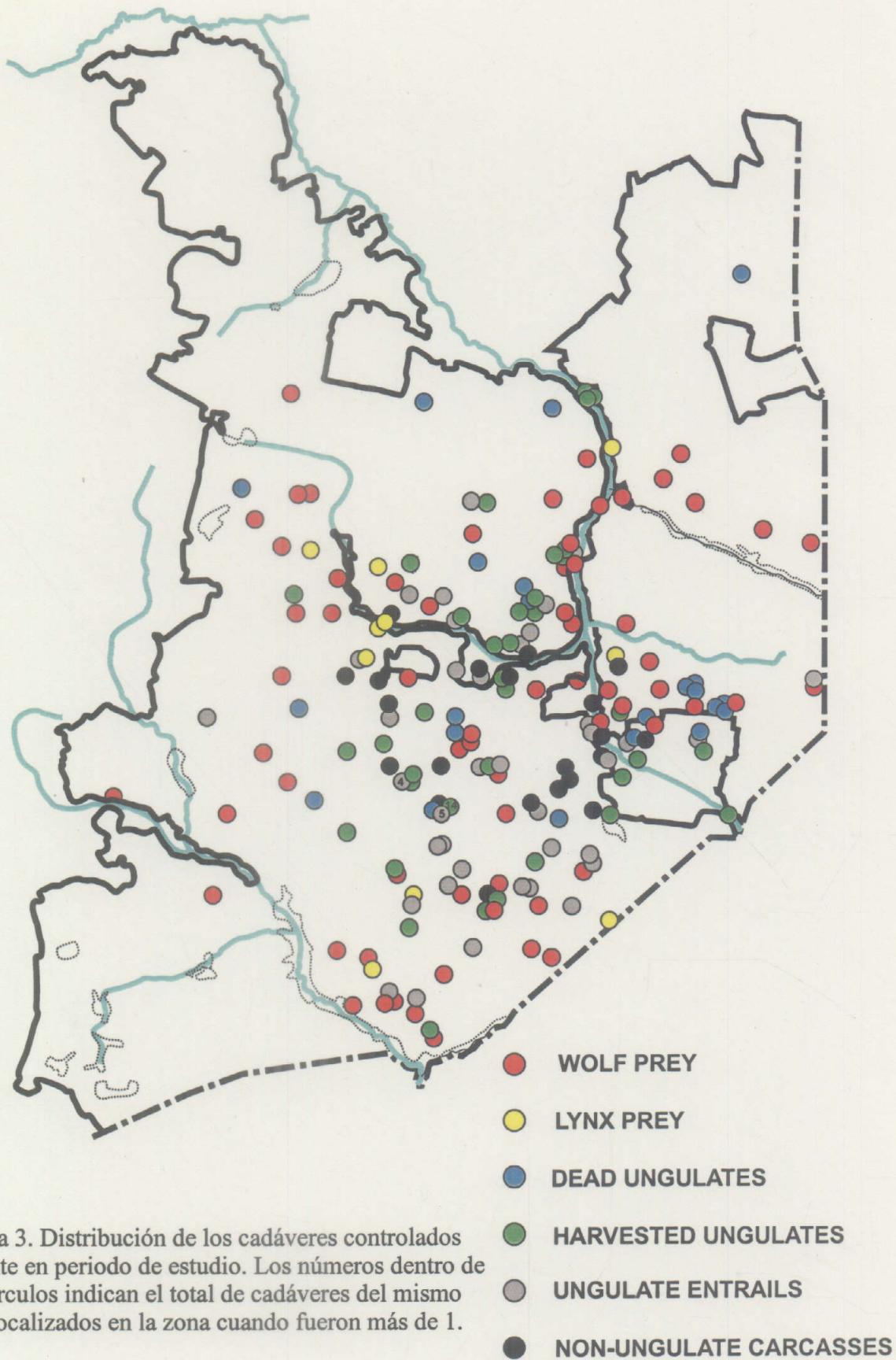


Figura 3. Distribución de los cadáveres controlados durante en periodo de estudio. Los números dentro de los círculos indican el total de cadáveres del mismo tipo localizados en la zona cuando fueron más de 1.

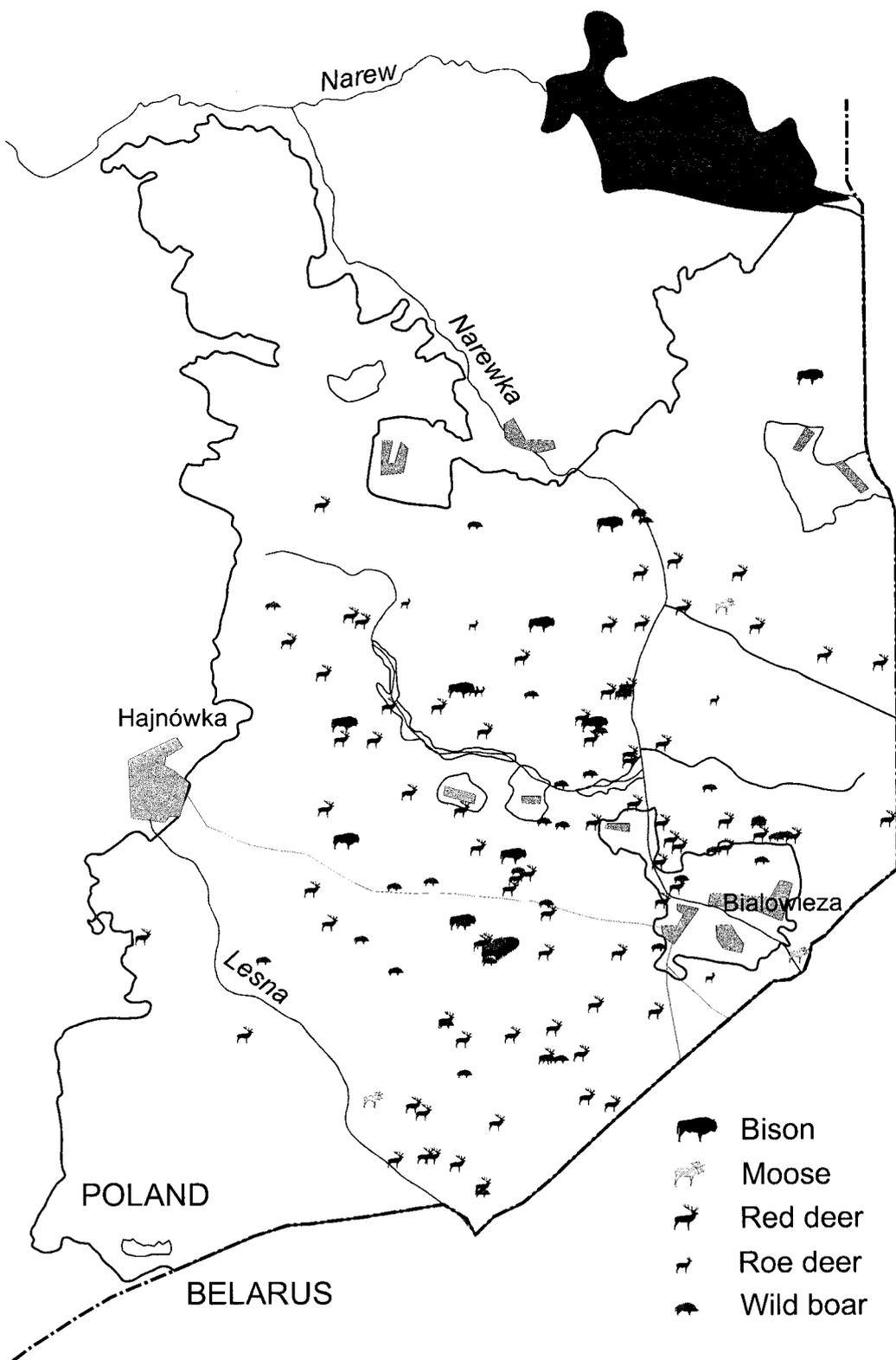
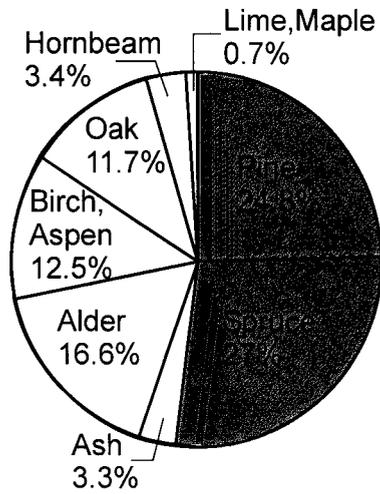


Figura 4. Localización de los cadáveres de ungulados (cuerpos completos) pertenecientes a distintas especies de ungulados, controlados durante el periodo de estudio.

BIALOWIEZA FOREST



SAMPLING PLOTS

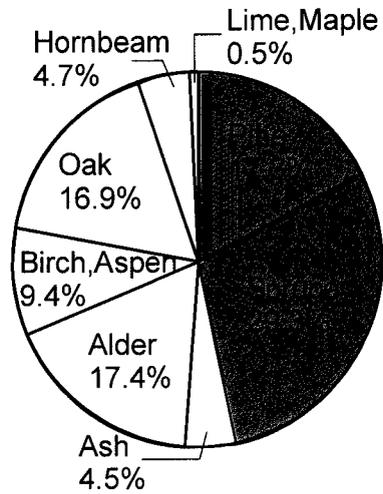


Figura 5. Composición de especies (mostrada como porcentaje del área cubierta por rodales dominados por una determinada especie de árbol) en las 15 parcelas de muestreo para censar cadáveres de ungulados y en el bosque de Bialowieza. Datos de las parcelas tomados del Inventario y Plan de Manejo Forestal de 1991. Datos de bosque de Bialowieza tomados de Jedrzejewska et al. (1994).

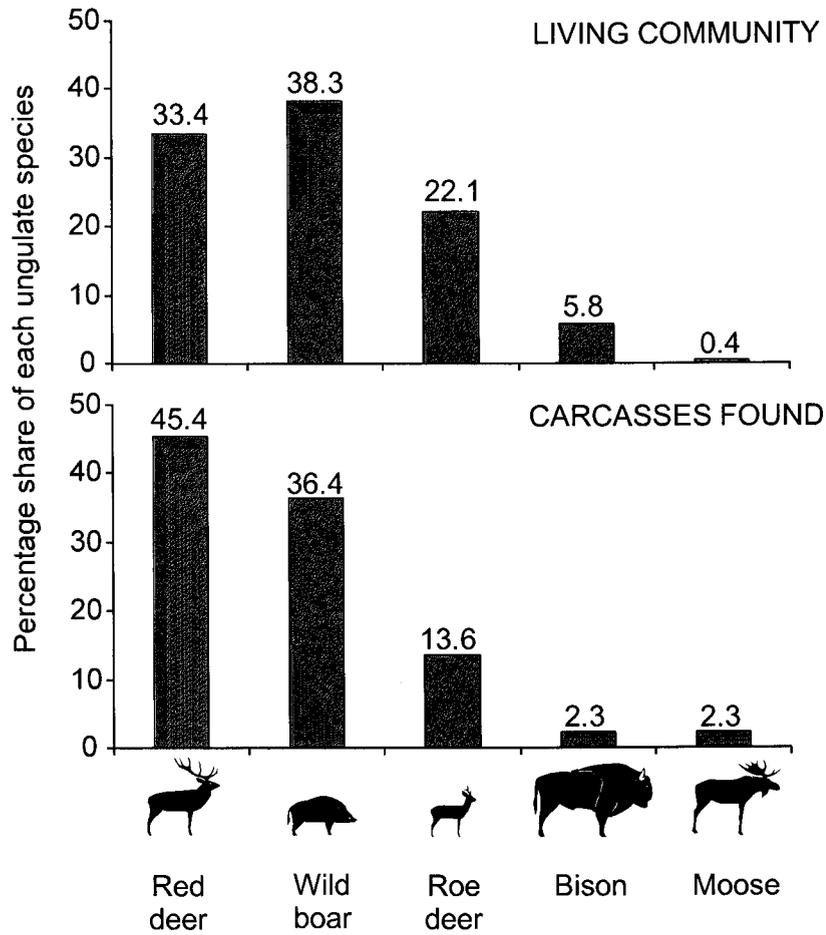


Figura 6. Estructura de especies de los cadáveres de ungulados encontrados durante los 3 años de censos en parcelas, en comparación con la estructura de la comunidad de ungulados vivos durante el mismo periodo (1998-2000). Datos de la comunidad viva obtenidos de censos guiados (Kossak 1998, 1999, 2000, Jedrzejewski et al. 2002).

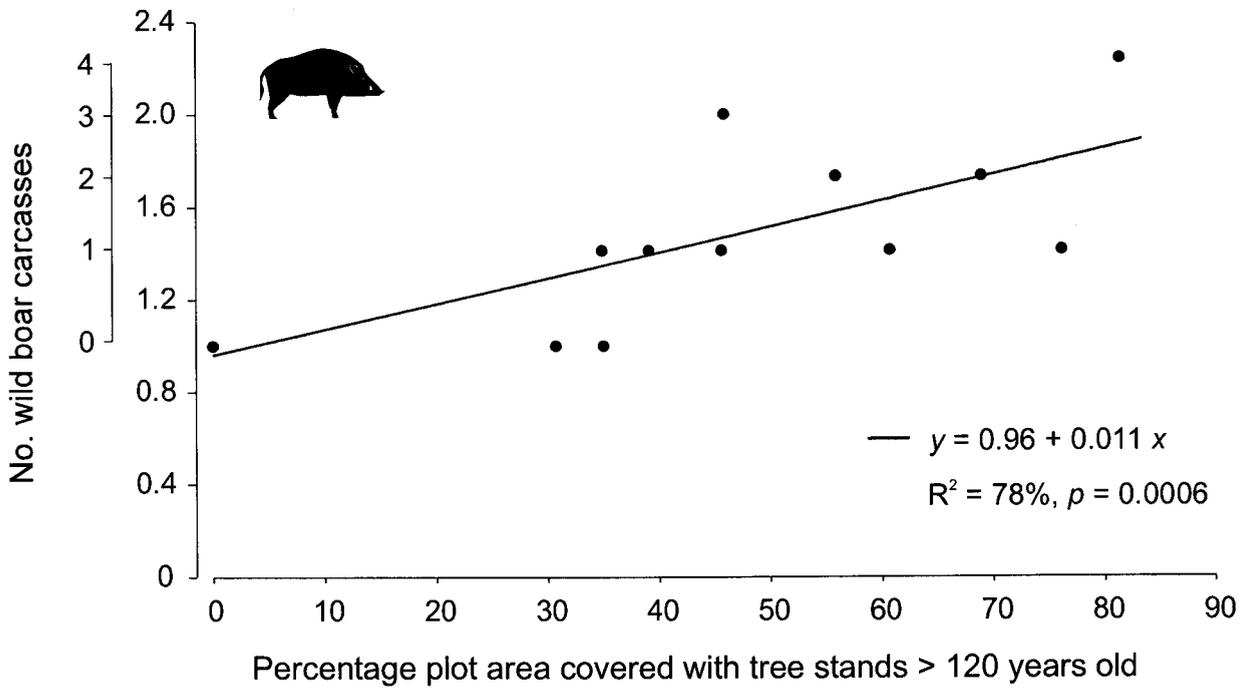


Figura 7. Número total de cadáveres de jabalí (transformados con la raíz cuadrada) encontrados en las 15 parcelas de muestreo durante los censos de 1998-2000 en relación al área de la parcela cubierta por rodales maduros (> 120 años). Los puntos indican los valores de de cada parcela. Se muestra un eje Y adicional con el número real de cadáveres de jabalí (valores sin transformar).

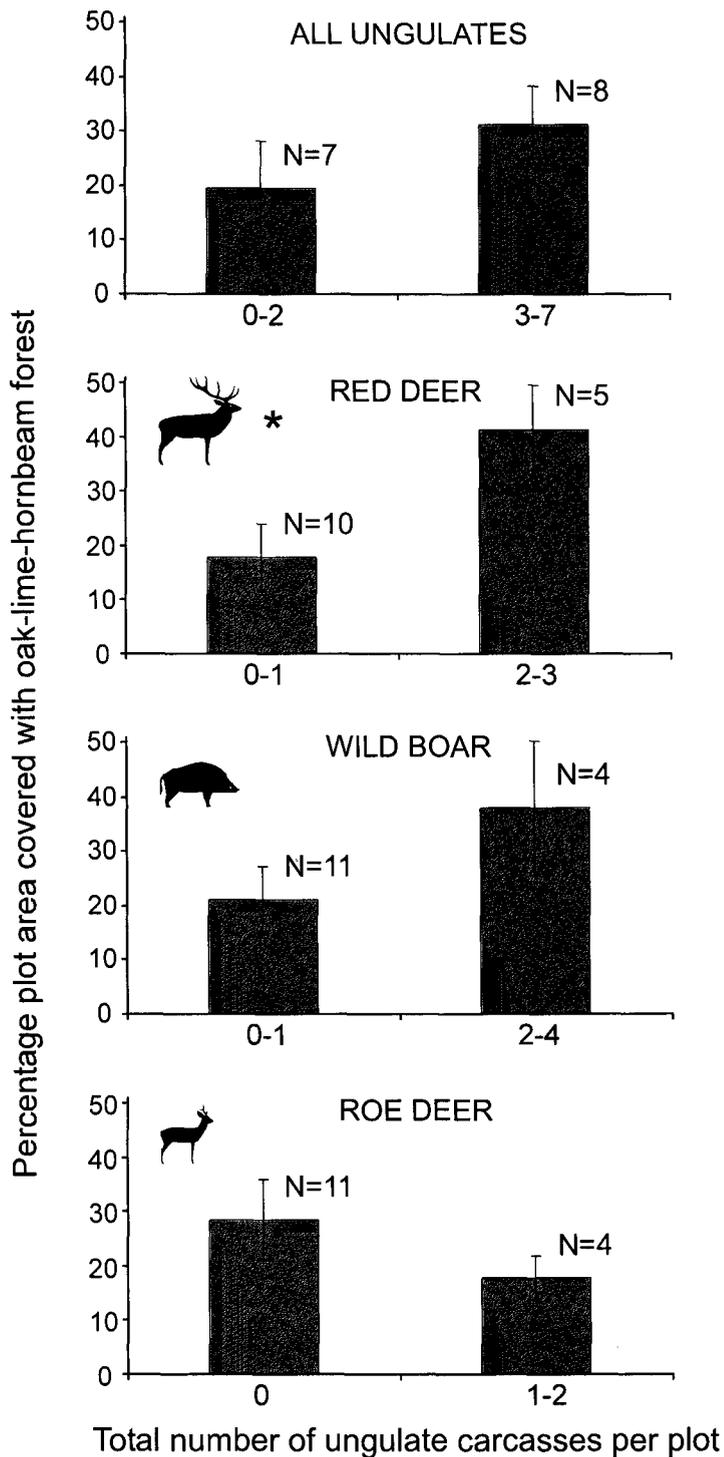


Figura 8. Porcentaje medio y desviación estándar del área cubierta por bosque de roble-tilo-carpe en parcelas con distinta abundancia de cadáveres (ciervo, jabalí, corzo y todos los ungulados) en el periodo 1998-2000 (todos los cadáveres agrupados para ese periodo). * $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-test).

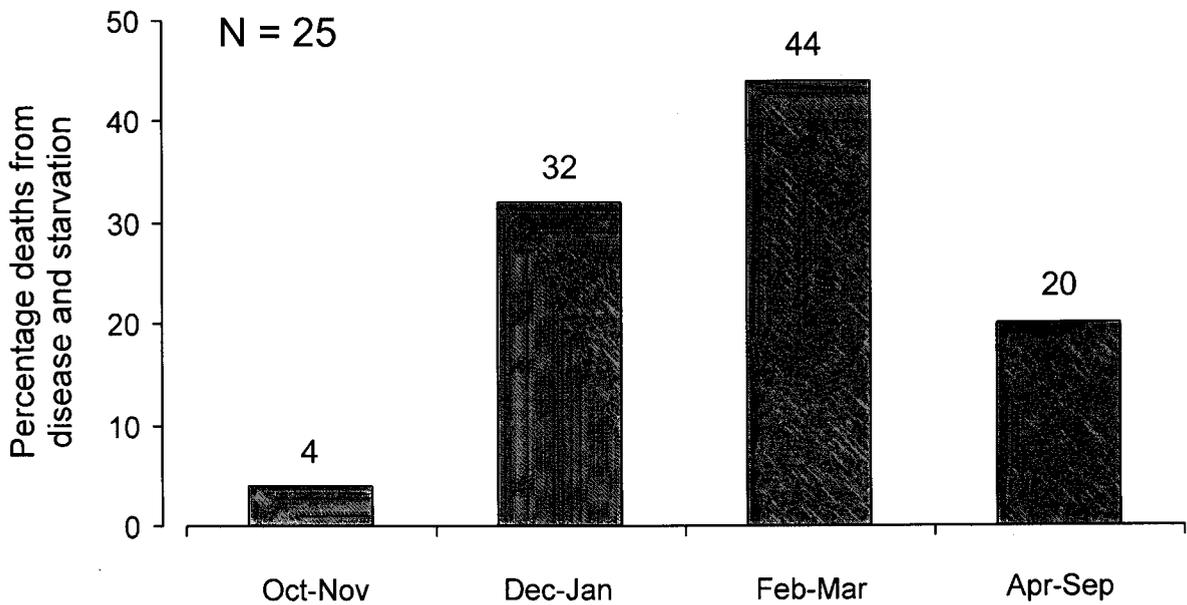


Figura 9. Variación bimensual en el suministro de ungulados muertos por enfermedad o malnutrición durante la época fría. Las barras indican la proporción de cadáveres en relación al número total de cadáveres registrados de ungulados muertos por enfermedad/inanición. Se agruparon las muertes ocurridas entre Abril y Septiembre.

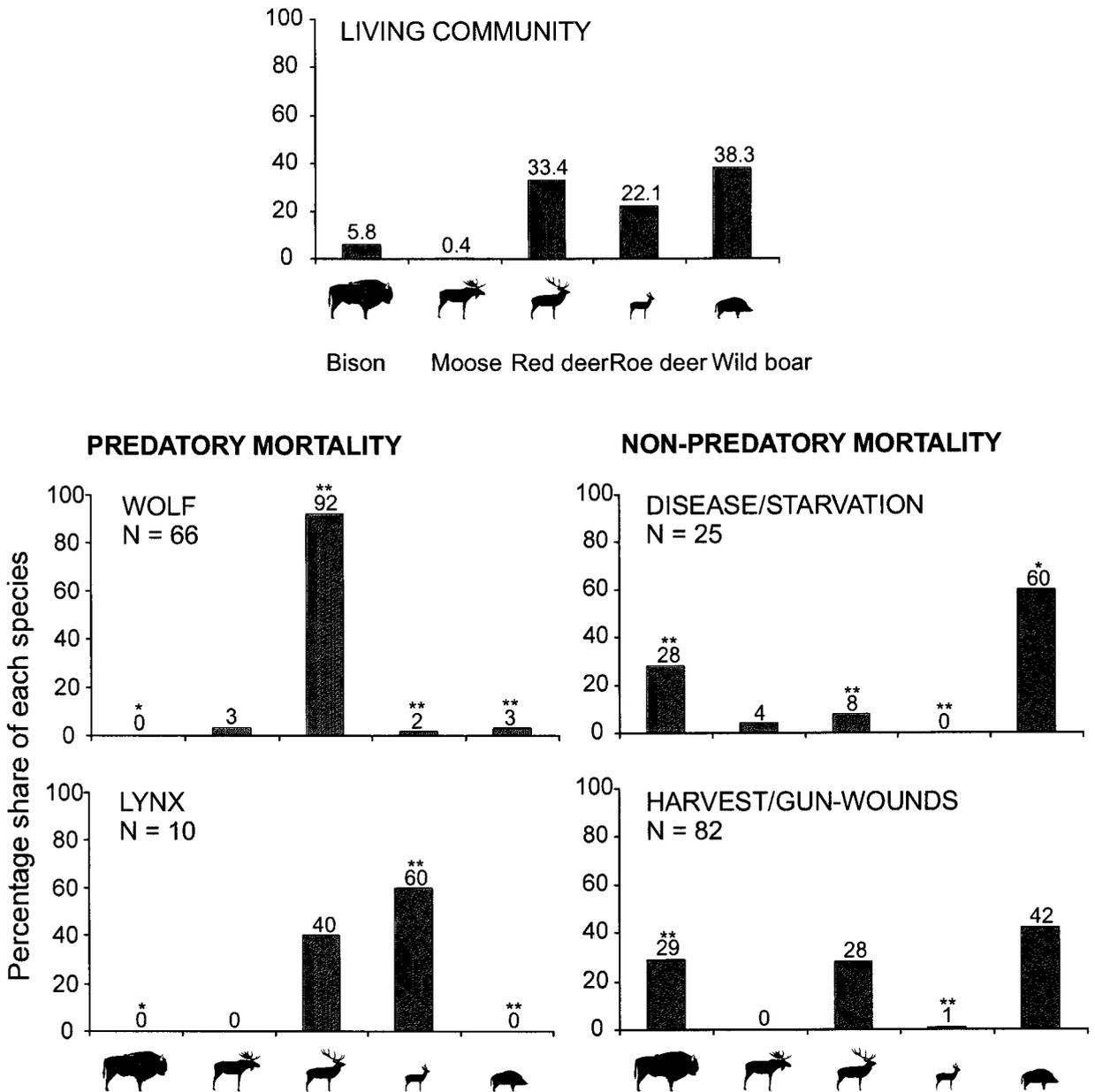
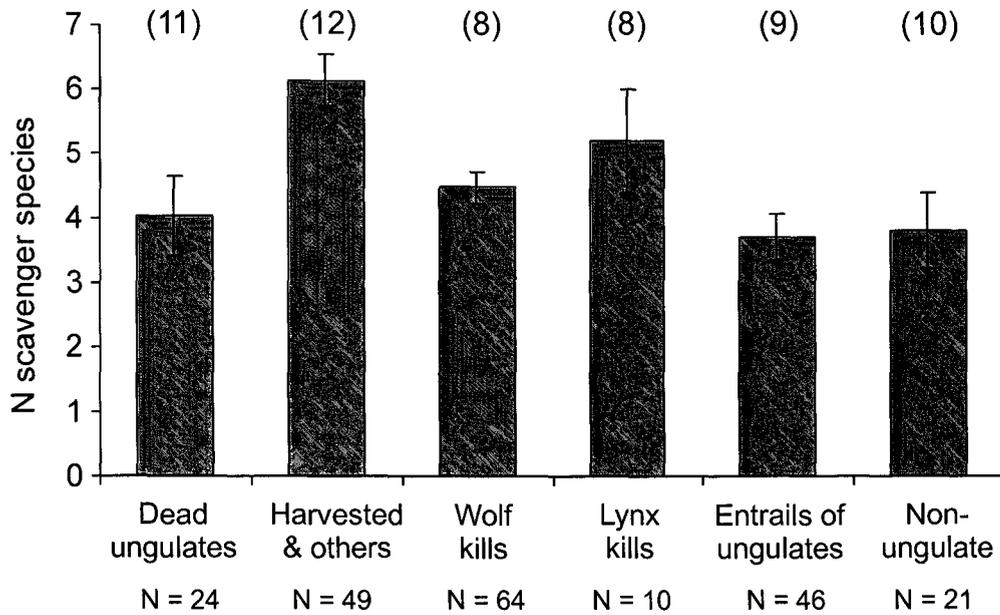


Figura 10. Selectividad de las causas de mortalidad más importantes ($\geq 10\%$ mortalidad total) hacia las distintas especies de ungulados. N - número de cadáveres de ungulados registrados bajo una causa de mortalidad determinada. Estructura de especies de la comunidad de ungulados vivos tomada de los censos guiados (Kossak 1998, 1999, 2000, Jedrzejewski et al. 2002). * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, (G-test).



Dead ungulates	*	NS	NS	NS	NS
Harvested & others		**	NS	***	**
Wolf kills			NS	*	NS
Lynx kills				NS	NS
Entrails of ungulates					NS

Figura 11. Número medio (\pm ES) de especies carroñeras registradas en cadáveres de distinto origen. Los valores máximos para cada tipo de cadáver aparecen entre paréntesis. N = número de cadáveres registrados. NS no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (Kruskal-Wallis test, $H = 24.60$, $p < 0.001$; Mann-Whitney U-test).

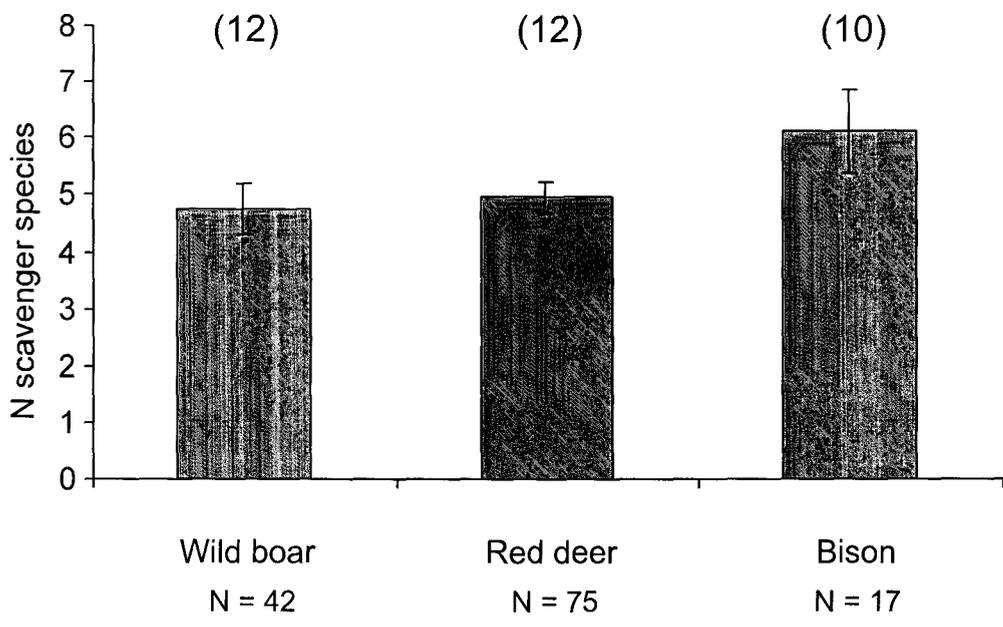
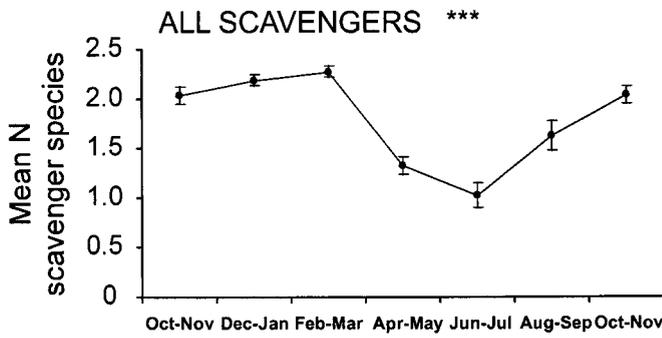
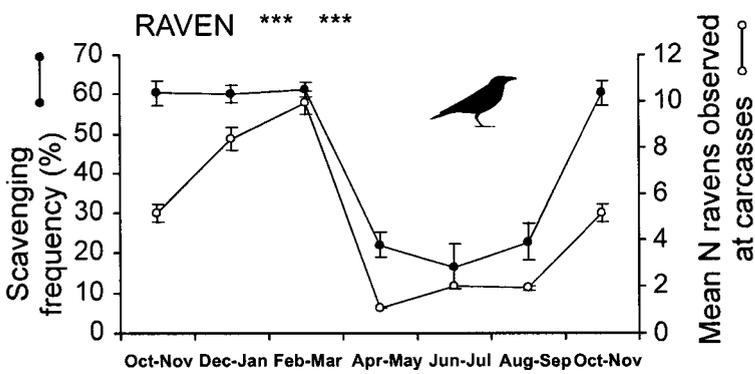


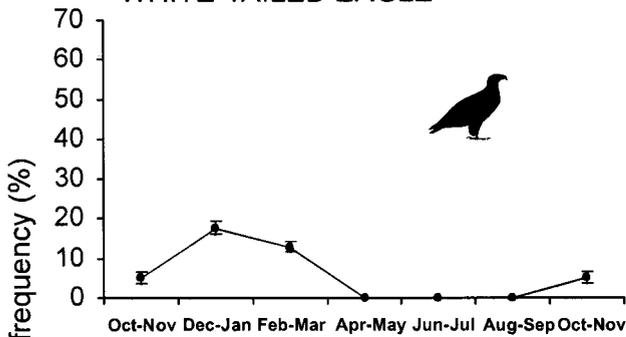
Figura 12. Número medio (\pm ES) de especies carroñeras registradas en cadáveres de distintas especies de ungulados. Valores máximos para cada especie de cadáver entre paréntesis. N = número de cadáveres controlados. (Kruskal-Wallis test, $H = 4.30$, $p > 0.1$; Mann-Whitney U-test).



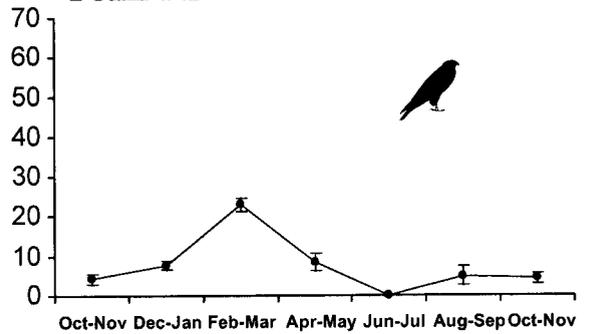
Bimonthly periods



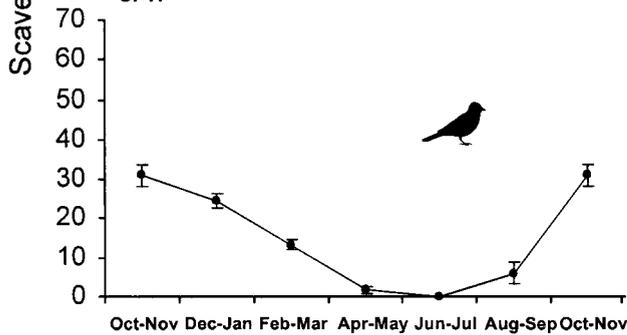
WHITE-TAILED EAGLE ***



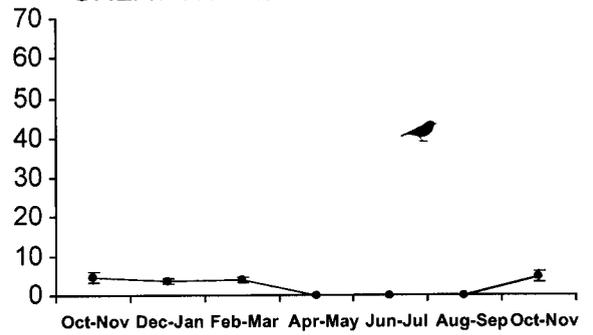
BUZZARD ***



JAY ***



GREAT TIT ns



Bimonthly periods

Bimonthly periods

Figura 13.- Continua en la página siguiente

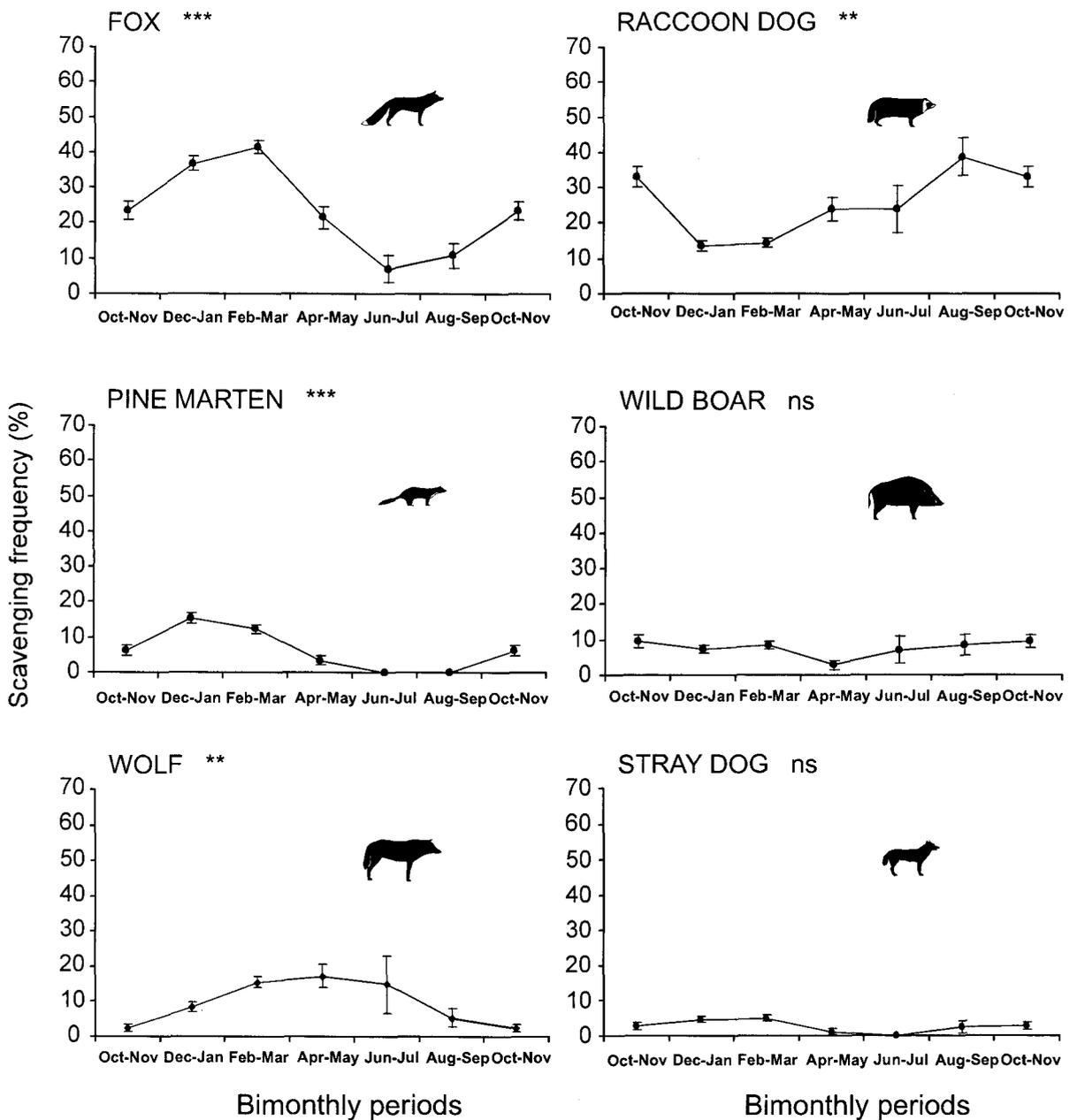


Figura 13. Variación bimensual en la frecuencia de carroñeo de las principales especies carroñeras y en el número medio de especies carroñeras y de cuervos observados en los cadáveres. Cada punto indica en porcentaje medio de inspecciones (\pm ES) realizadas en el periodo bimensual en las que se registró una determinada especie. (todos los datos agrupados). Los círculos blancos in la figura de los cuervos representan el número medio (\pm ES) de cuervos observados en los cadáveres en cada periodo bimensual. Significación estadística: ns no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (G-test para la homogeneidad de porcentajes y ANOVA; comparación de las frecuencias de carroñeo y del número de especies carroñeras y cuervos entre los distintos periodos bimensuales, respectivamente)

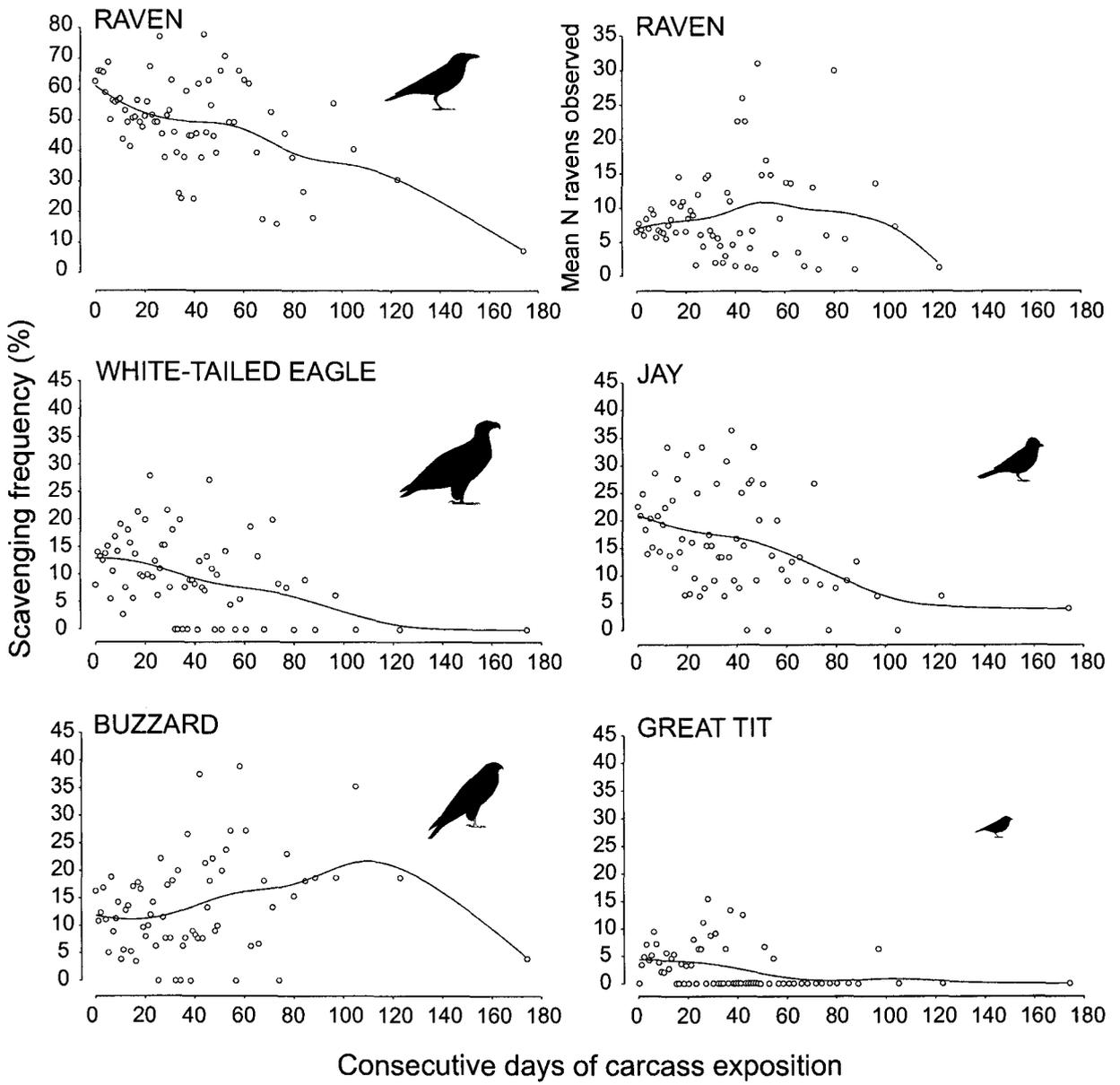


Figura 14.- Continua en la página siguiente

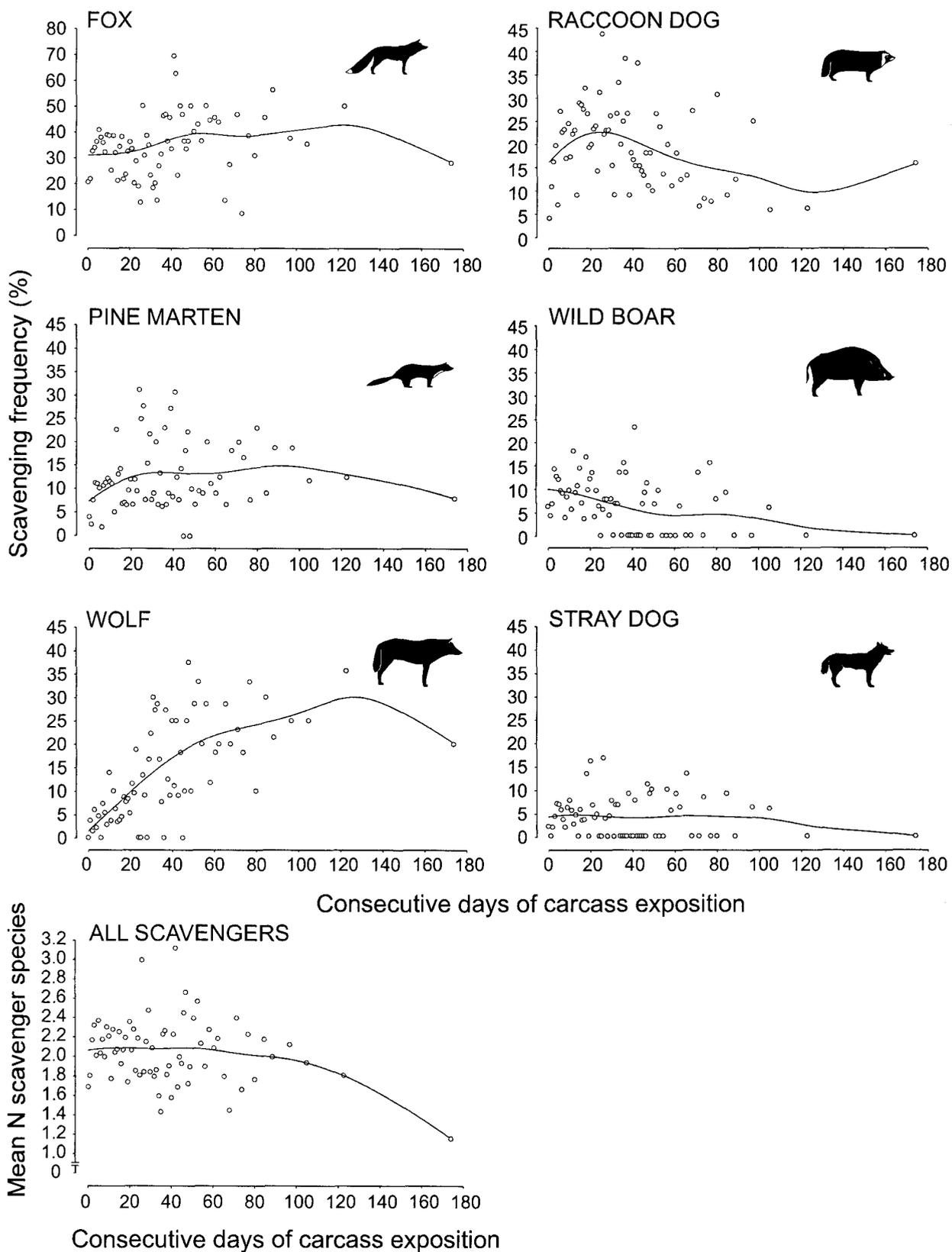


Figura 14. Frecuencia de carroñeo de las principales especies carroñeras (como porcentaje de inspecciones con una determinada especie registrada en cada día-cadáver) a lo largo del proceso de explotación del cadáver. La variación en el número medio de especies y de cuervos se representó en relación al número de días transcurridos desde la fecha en que murió el animal o el cadáver fue expuesto. Los datos del gráfico se suavizaron mediante el método de la distancia mínima cuadrada para mostrar el patrón más probable de utilización temporal de los cadáveres. La escala para el cuervo y el zorro es distinta.

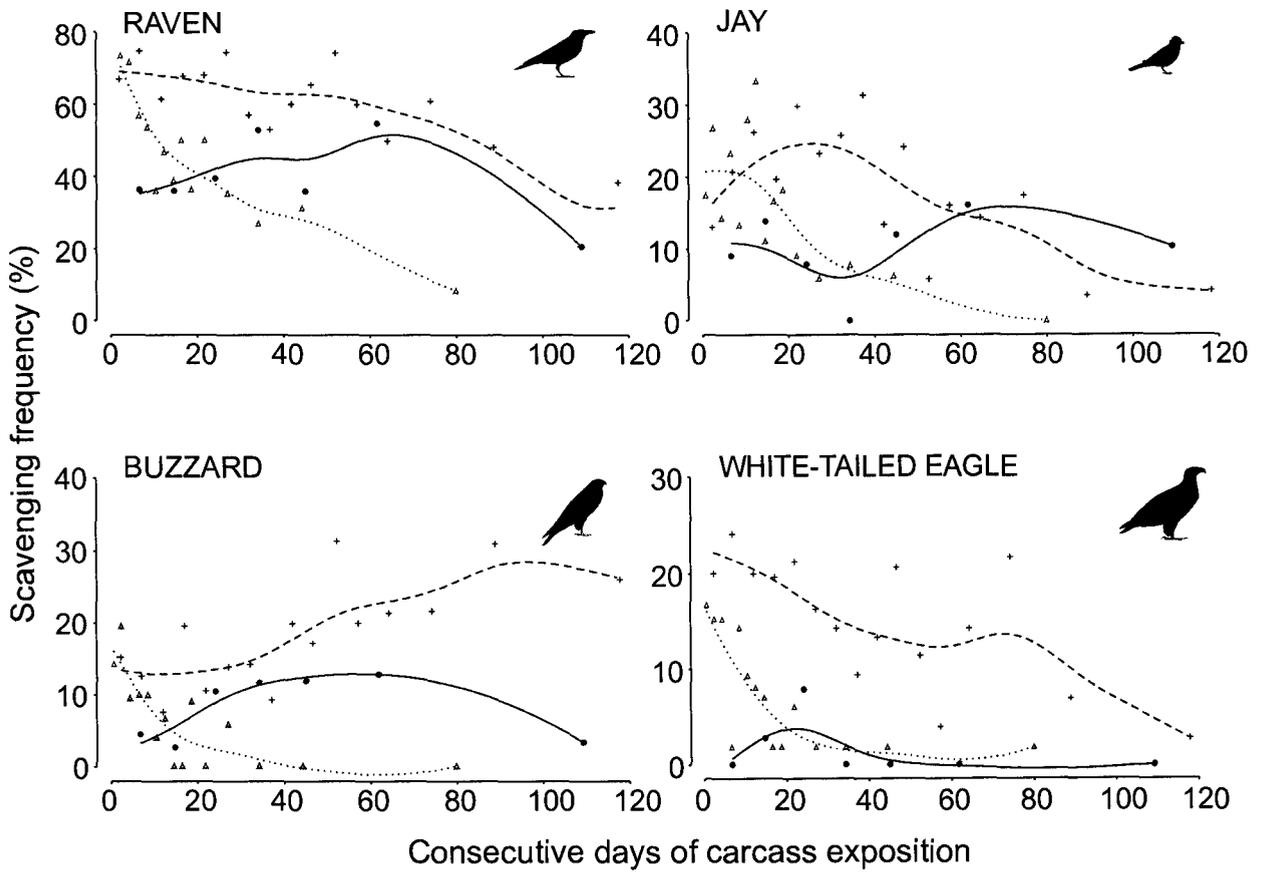
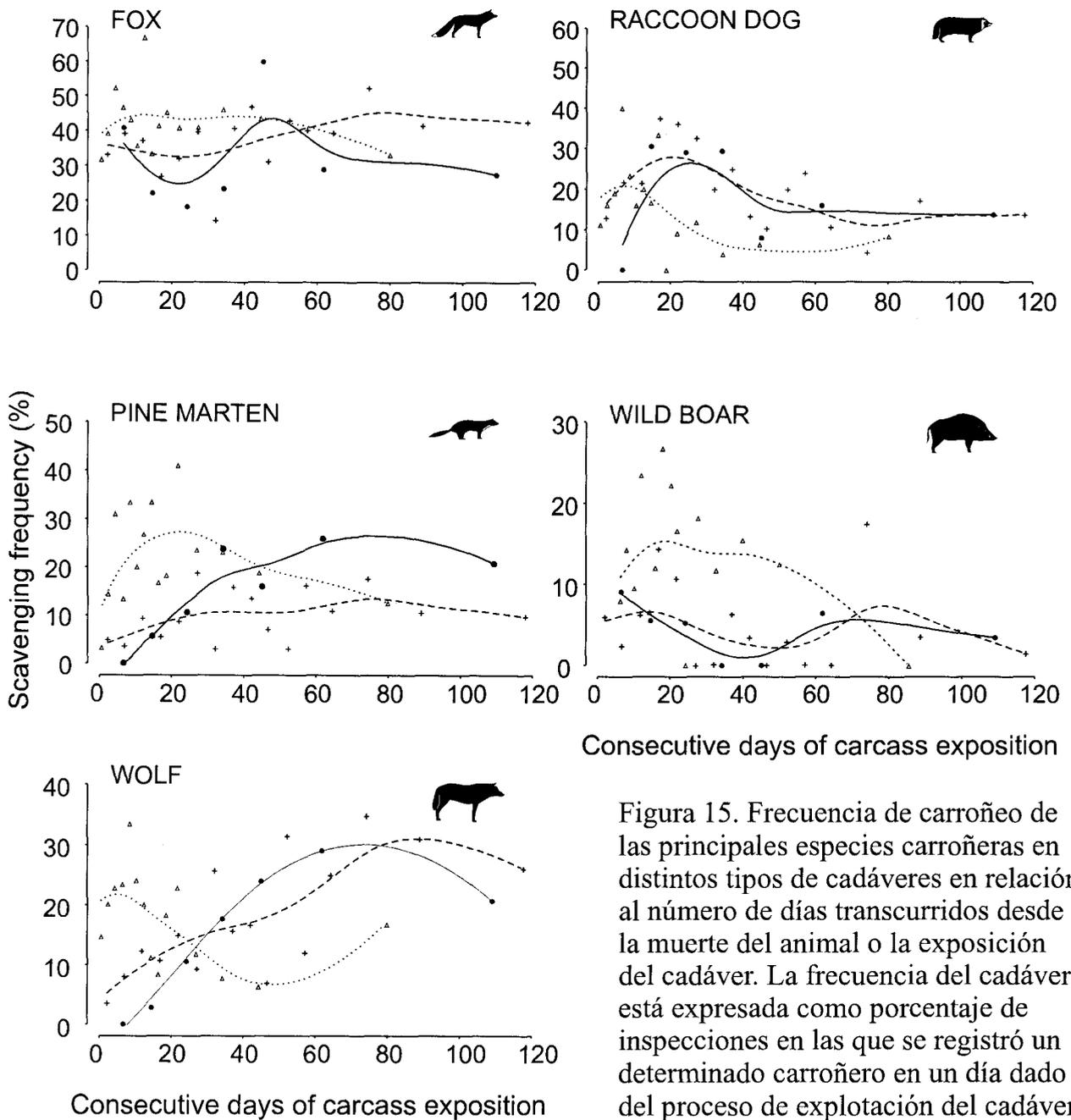


Figura 15.- Continua en la página siguiente



Consecutive days of carcass exposition

Figura 15. Frecuencia de carroñeo de las principales especies carroñeras en distintos tipos de cadáveres en relación al número de días transcurridos desde la muerte del animal o la exposición del cadáver. La frecuencia del cadáver está expresada como porcentaje de inspecciones en las que se registró un determinado carroñero en un día dado del proceso de explotación del cadáver. Tipos de cadáveres según su origen :

+ línea gruesa punteada. Datos del gráfico suavizados con el método de la distancia mínima cuadrada para mostrar el patrón más probable de utilización temporal del cadáver en distintos tipos de cadáveres.

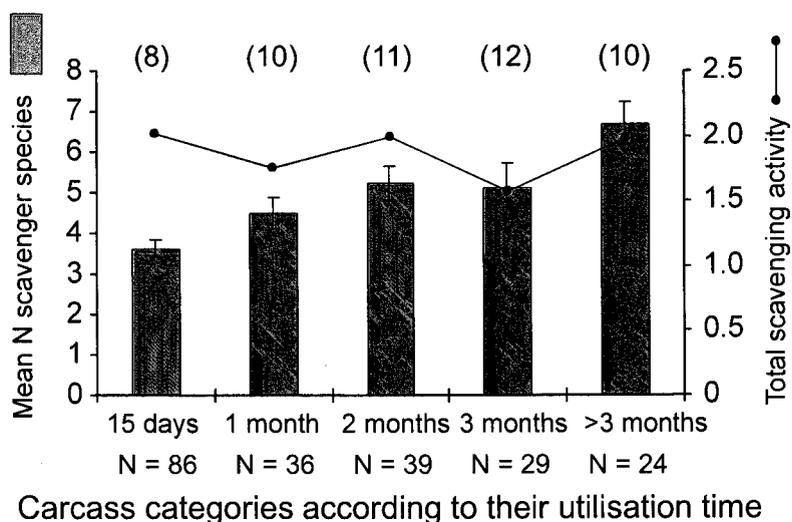


Figura 16. Número medio (\pm ES) de especies carroñeras y actividad carroñera total observada en cadáveres de distinto tipo según su tiempo de utilización por carroñeros: hasta 15 días, 1 mes, 2 meses, 3 meses y más de 3 meses. Número máximo de especies visitando un tipo de cadáver entre paréntesis. Actividad carroñera total como media de las sumas de las frecuencias de carroñeo de todas las especies registradas en cada cadáver. N = número de cadáveres controlados.

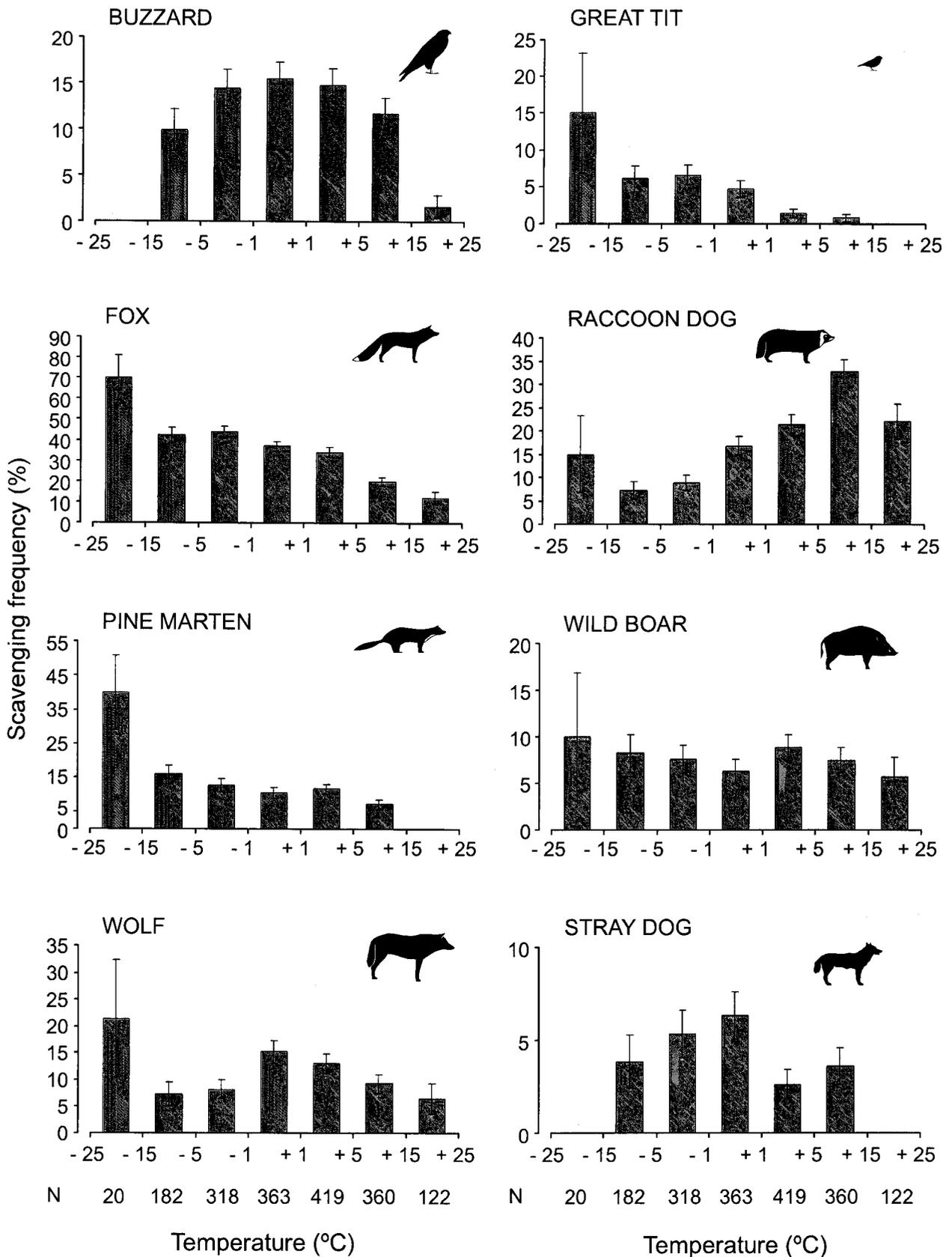


Figura 17. Frecuencia de carroñeo media (\pm ES) por parte de los principales carroñeros (como % de inspecciones dentro de un rango de temperatura con una especie dada de carroñero observada) y número medio (\pm ES) de cuervos observados en los cadáveres en relación a la temperatura media diaria (°C). N = número de inspecciones. Notar las escalas diferentes.

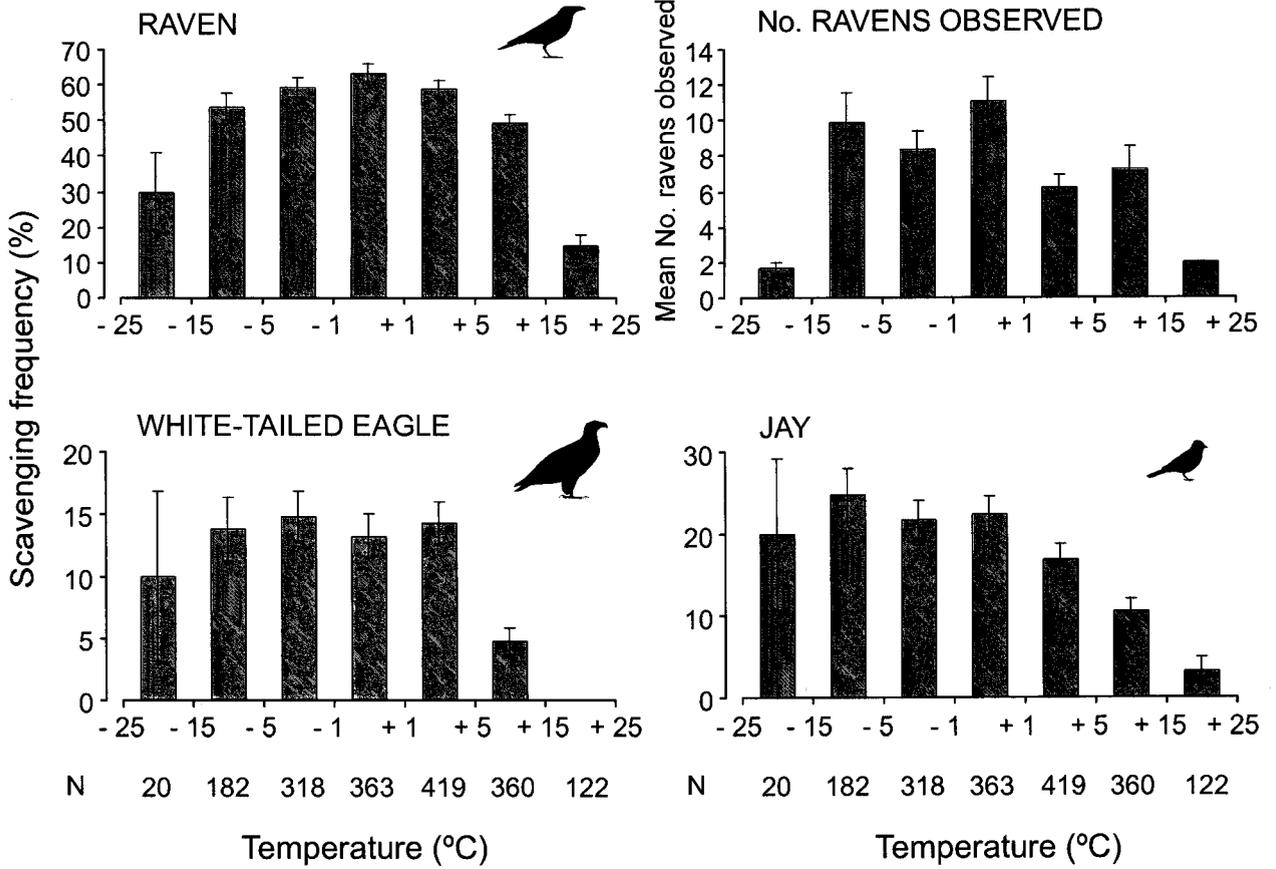


Figura 17.- Continua en la página siguiente

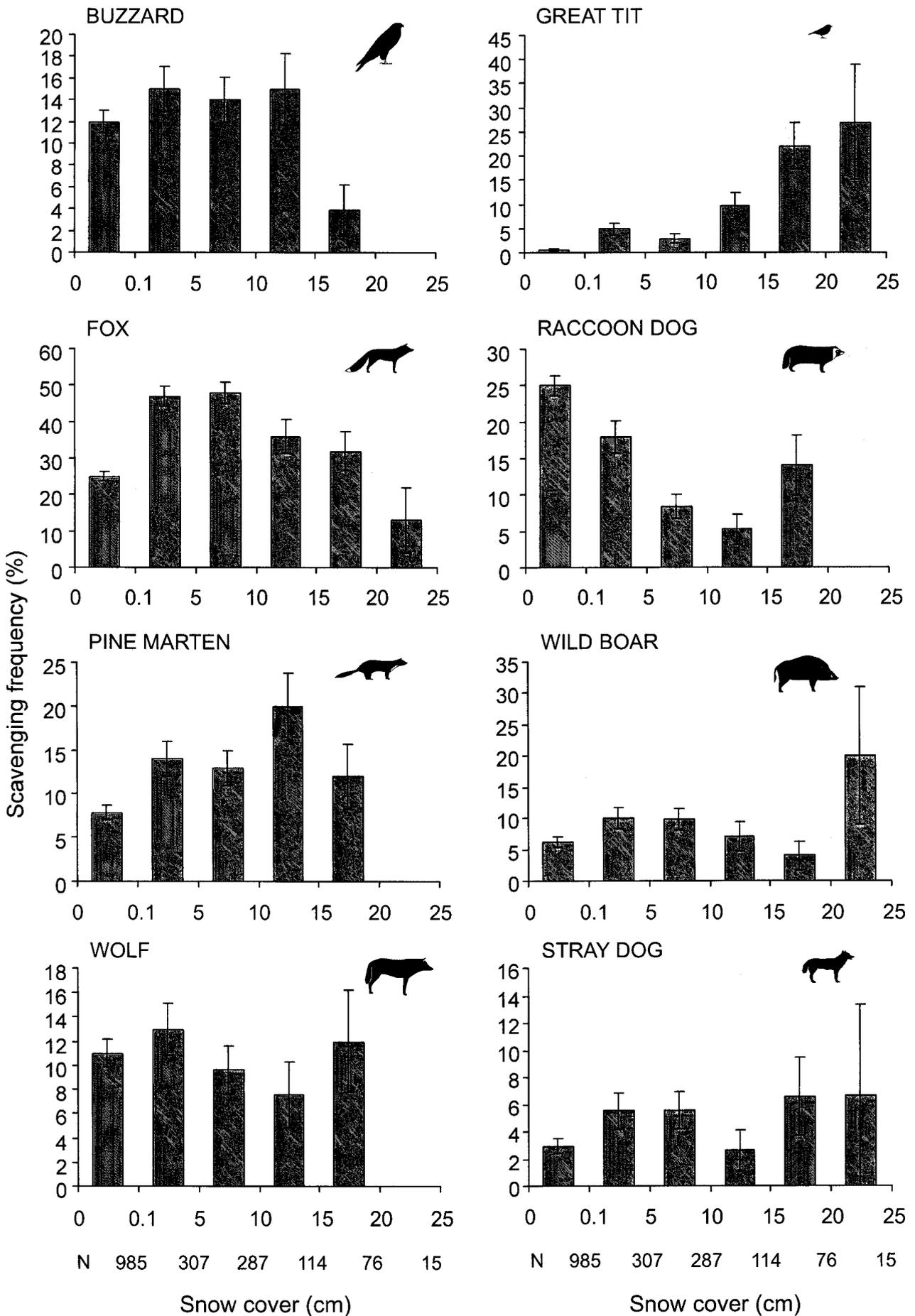


Figura 18. Frecuencia de carroñeo (\pm ES) de las principales especies carroñeras (como % de inspecciones dentro de un rango de cobertura de nieve con una especie dada observada) y número medio (\pm ES) de cuervos observados en los cadáveres en relación a la cubierta de nieve (cm). N = número de inspecciones. Notar las escalas diferentes.

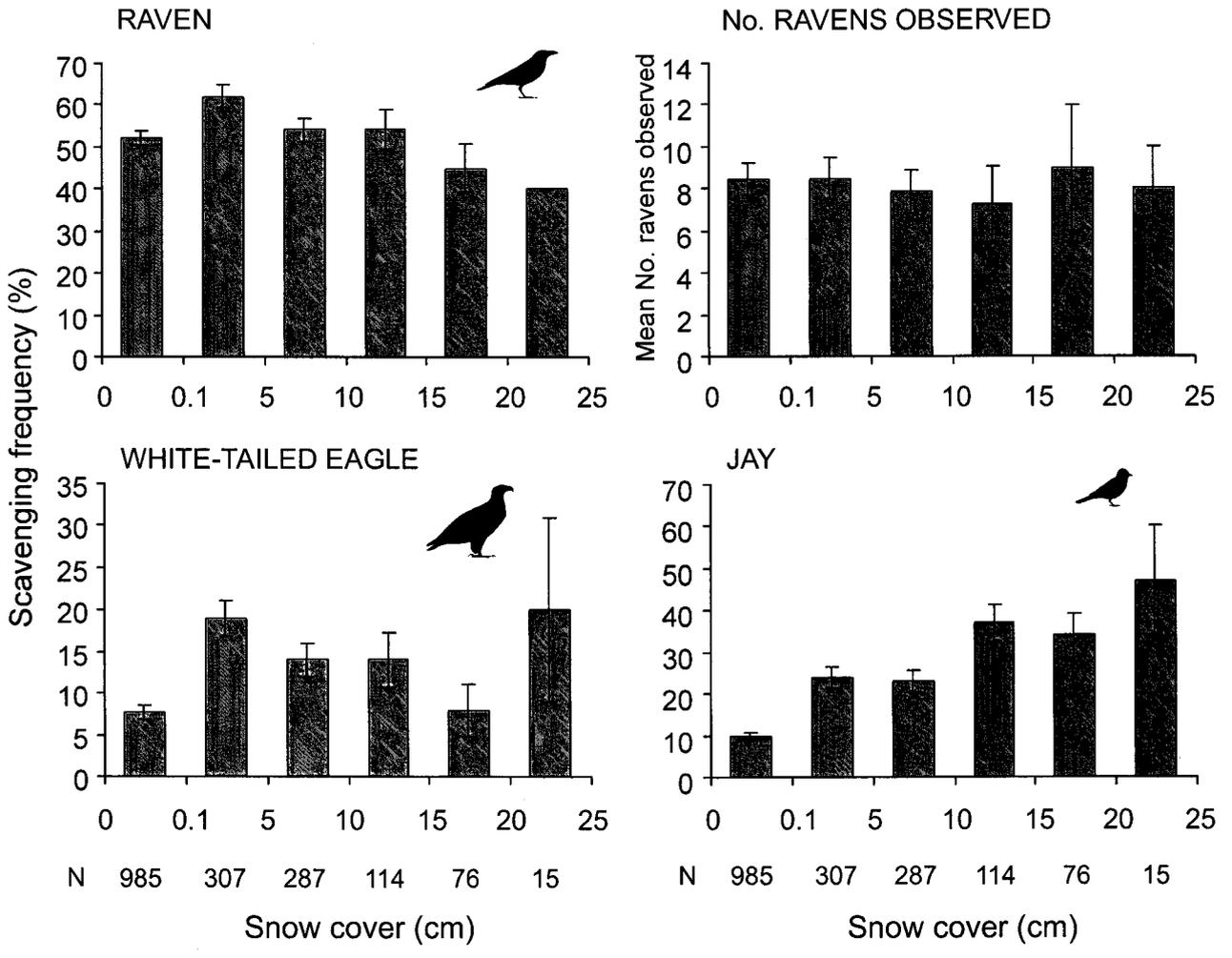


Figura 18.- Continua en la página siguiente

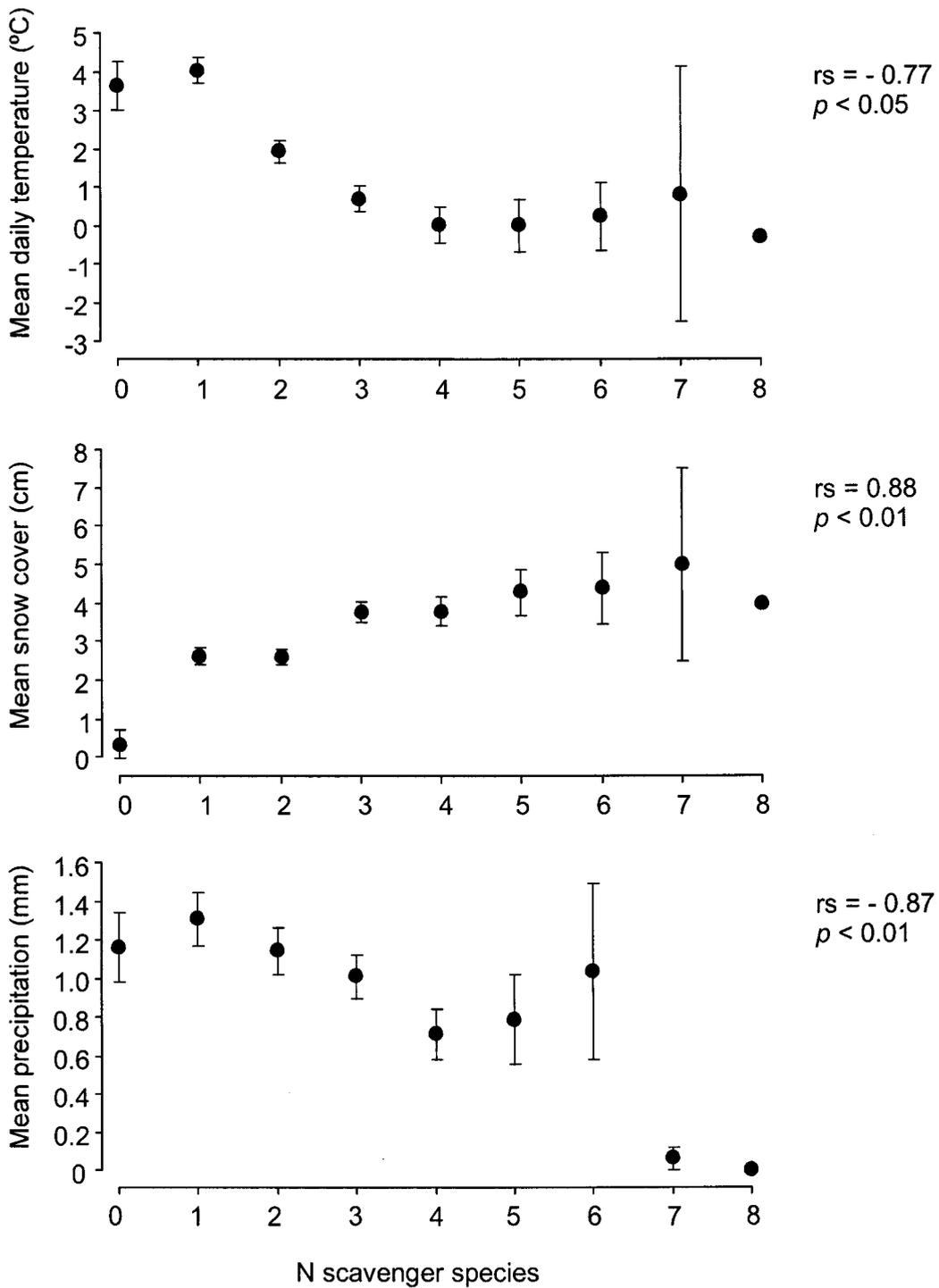


Figura 19. Correlaciones (coeficiente de Spearman) entre el número de especies carroñeras registrado y la temperatura media diaria (°C), cubierta de nieve media (cm) y precipitación media (mm). Los puntos representan los valores medios (\pm ES) de los parámetros meteorológicos para cada número de especies carroñeras registradas durante las inspecciones en los cadáveres.

Scavenging guilds

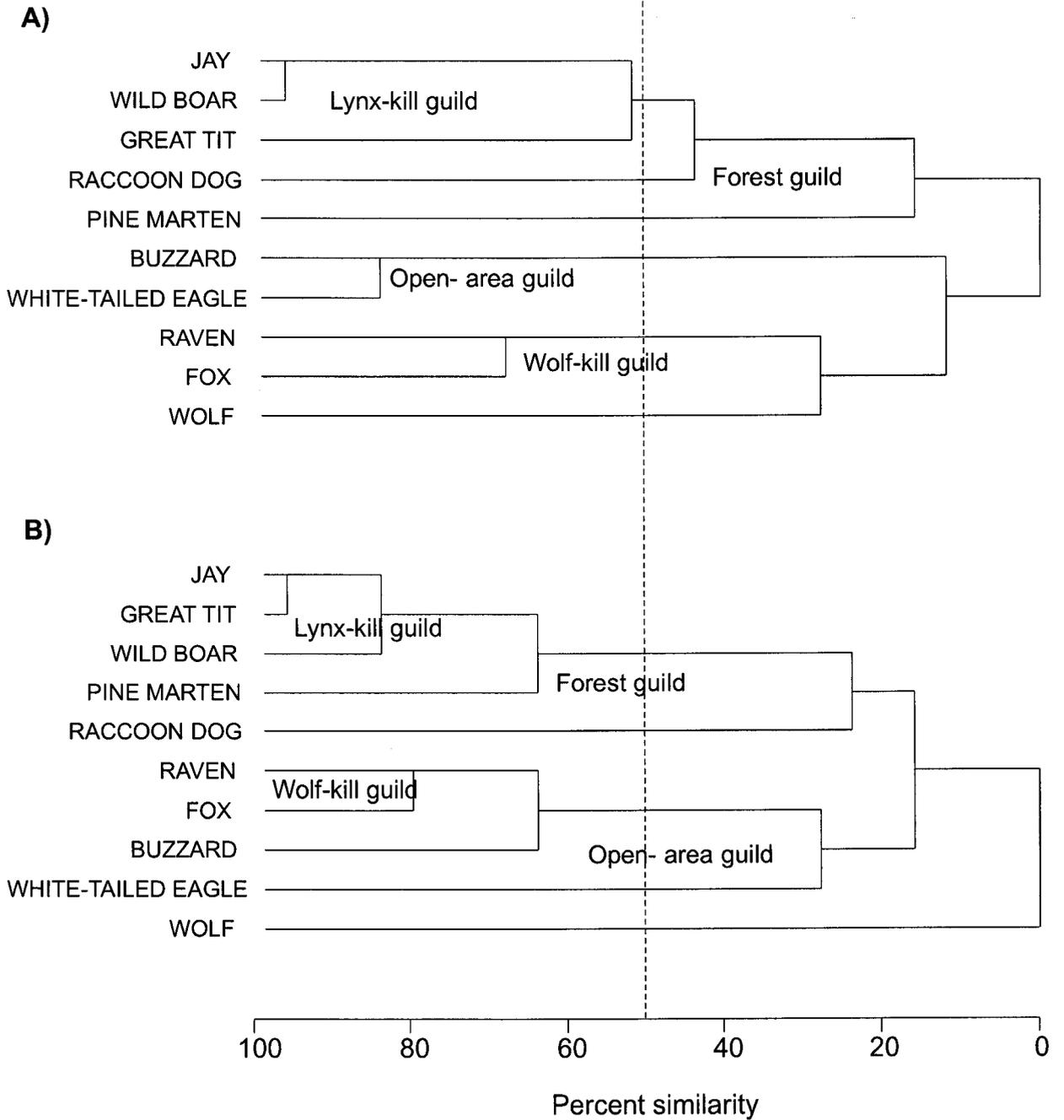
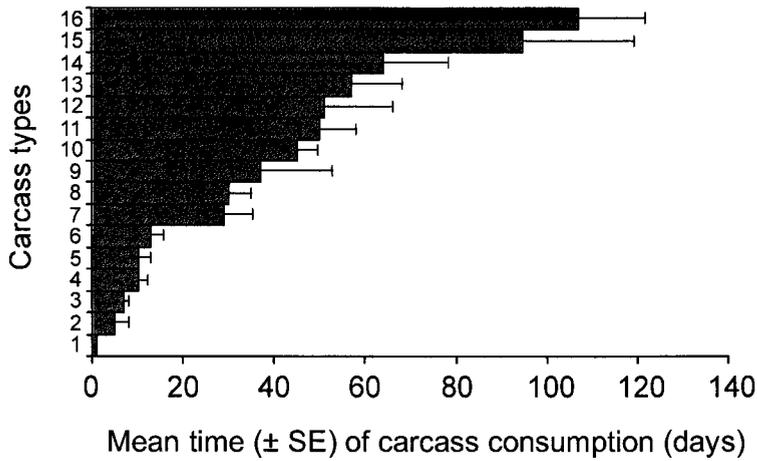


Figura 20. Clustering de las principales especies de carroñeros. El dendrograma está basado en el porcentaje de varios tipos de cadáveres visitados por un carroñero determinado. El dendrograma B está basado en el porcentaje medio de visitas a varios tipos de cadáveres por una especie determinada.



1. young wild boar killed by wolves
2. adult wild boar killed by wolves
3. young red deer killed by wolves
4. roe deer killed by lynx
5. red deer killed by lynx
6. female red deer killed by wolves
7. young wild boar harvested
8. male red deer killed by wolves
9. young red deer harvested
10. dead young wild boar
11. dead red deer
12. adult red deer harvested
13. adult wild boar harvested
14. dead adult wild boar
15. dead bison
16. bison harvested

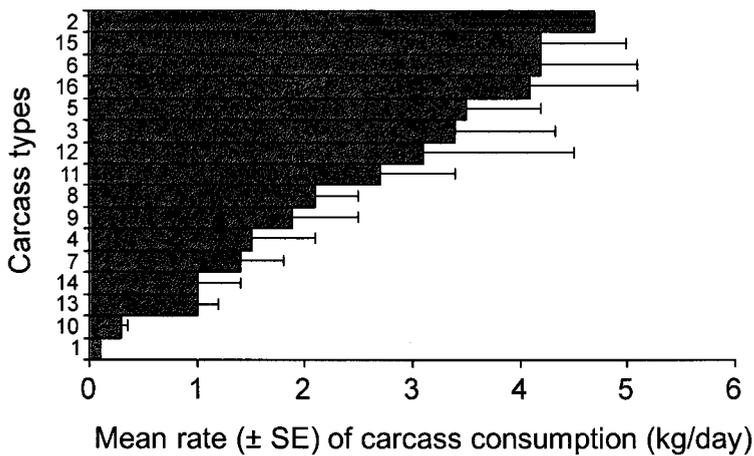
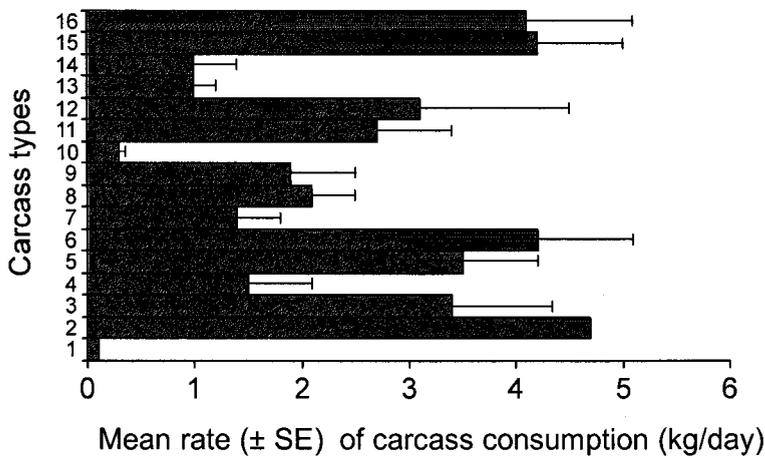


Figura 21. 'Diversidad' de cadáveres en bosques templados. Tiempo (días) y tasa (kg /día) (± ES) de consumo por carroñeros de cadáveres de ungulados de distinta especie, edad, sexo y origen (ver leyenda). En los dos últimos gráficos los tipos de cadáveres están ordenados de distinta forma para facilitar comparaciones.

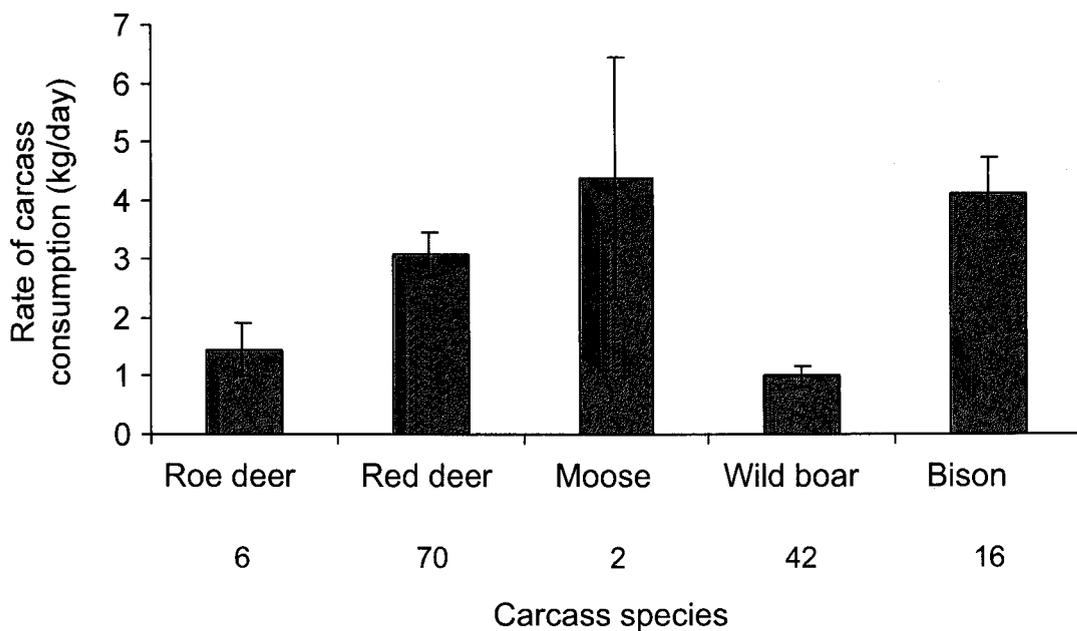
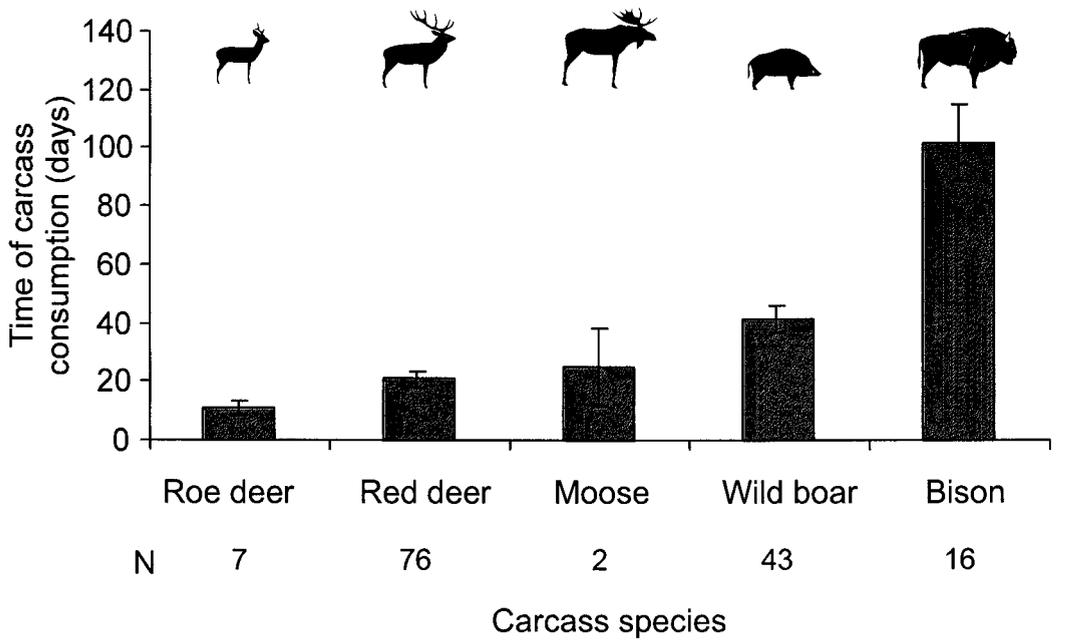


Figura 22. Tiempo (días) y tasa (kg/día) medios (\pm ES) de consumo de cadáveres por parte de carroñeros en cadáveres de distintas especies de ungulados. N = número de cadáveres.

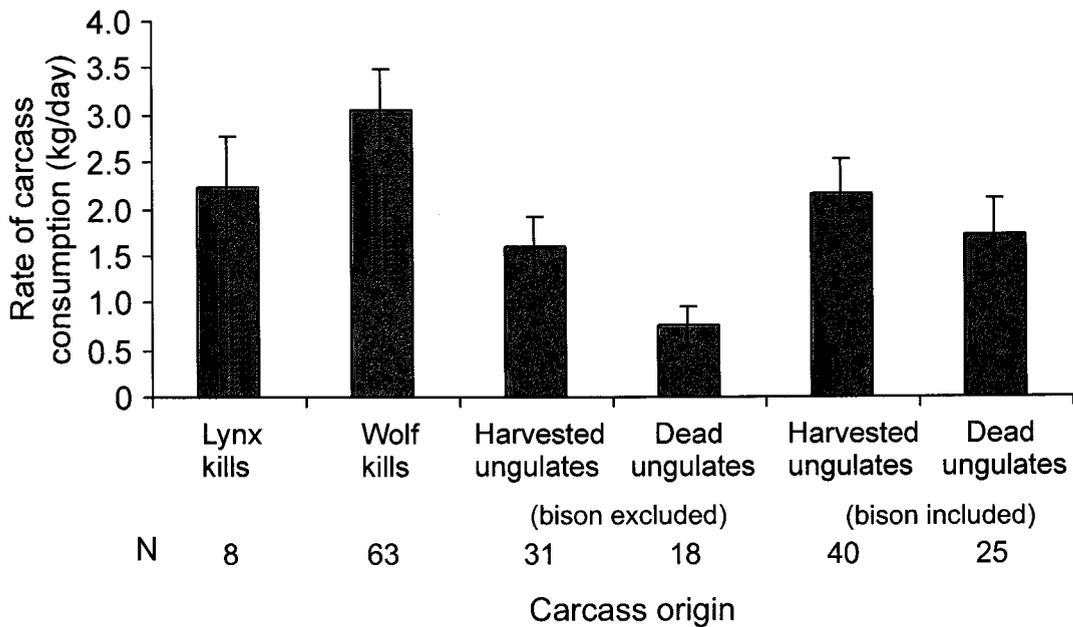
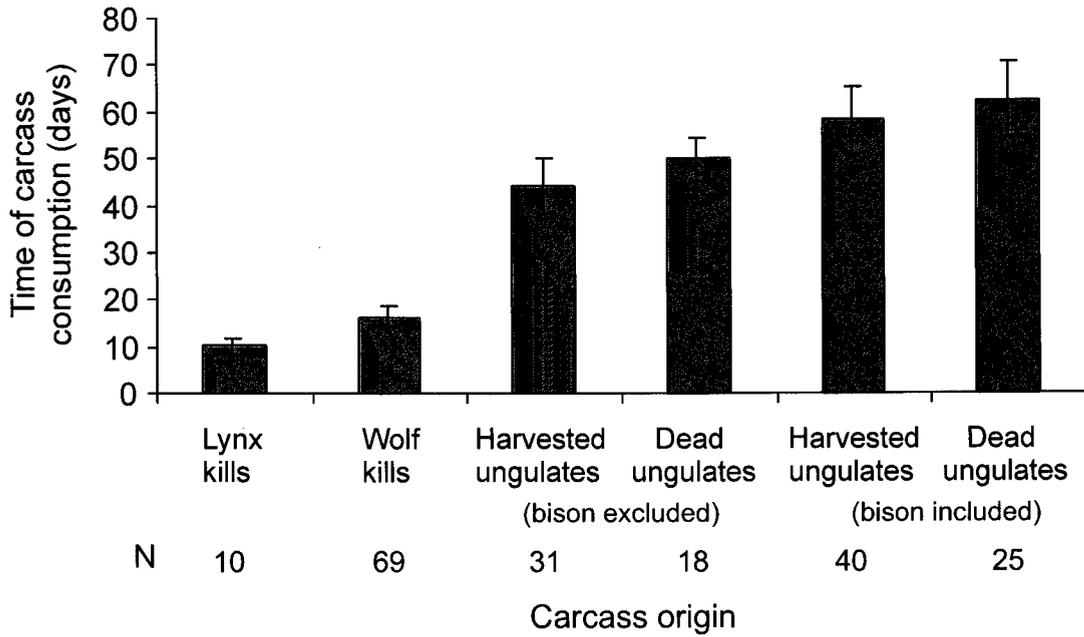


Figura 23. Tiempo (días) y tasa (kg/día) medios (\pm ES) de consumo de cadáveres por carroñeros en cadáveres de distinto origen. N = número de cadáveres.

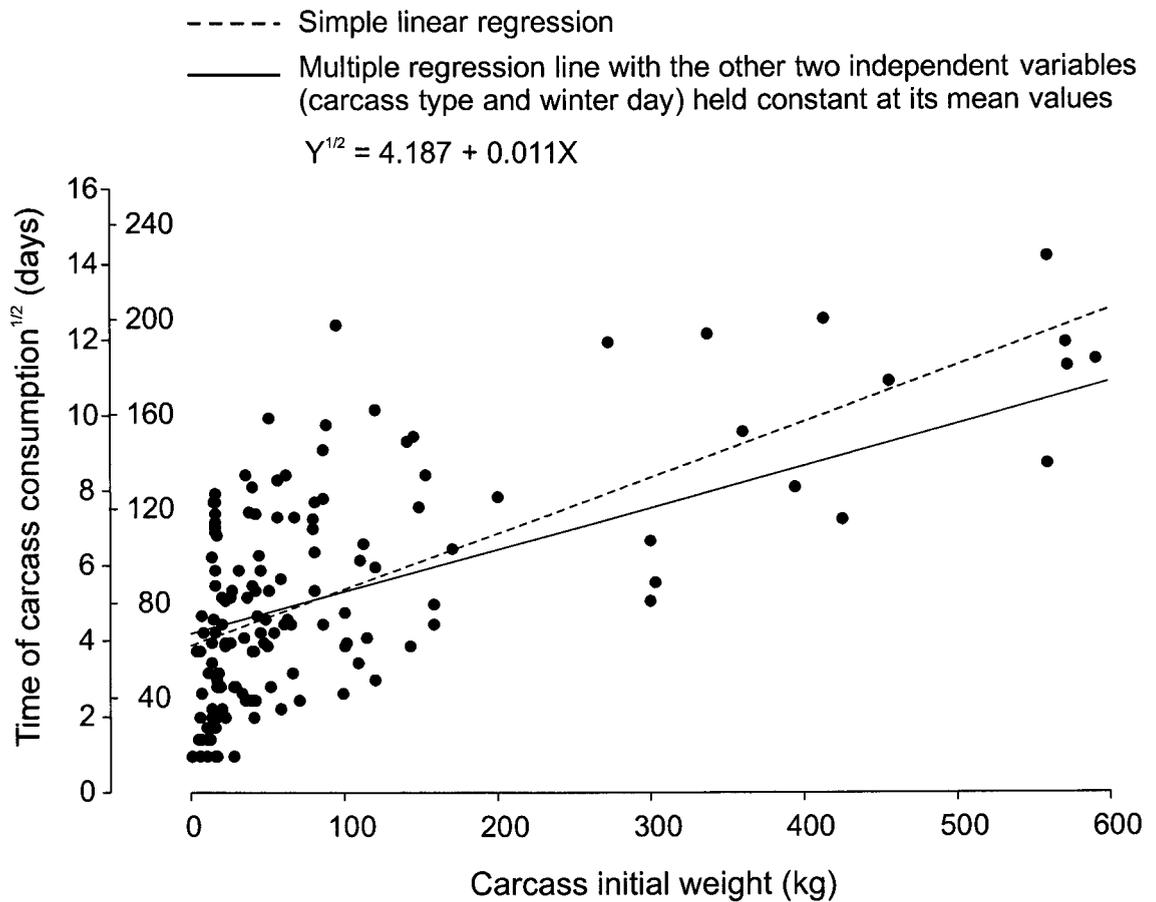


Figura 24. Tiempo de consumo de cadáveres por parte de carroñeros (días) en relación al peso inicial de los cadáveres (kg). La línea discontinua muestra la regresión lineal simple. La línea continua y la ecuación de regresión muestran la influencia de la biomasa inicial del cadáver con los efectos covariantes del tipo de cadáver y el día de invierno mantenidos a sus valores medios. Notar la escala adicional indicando el equivalente no transformado de la variable dependiente.

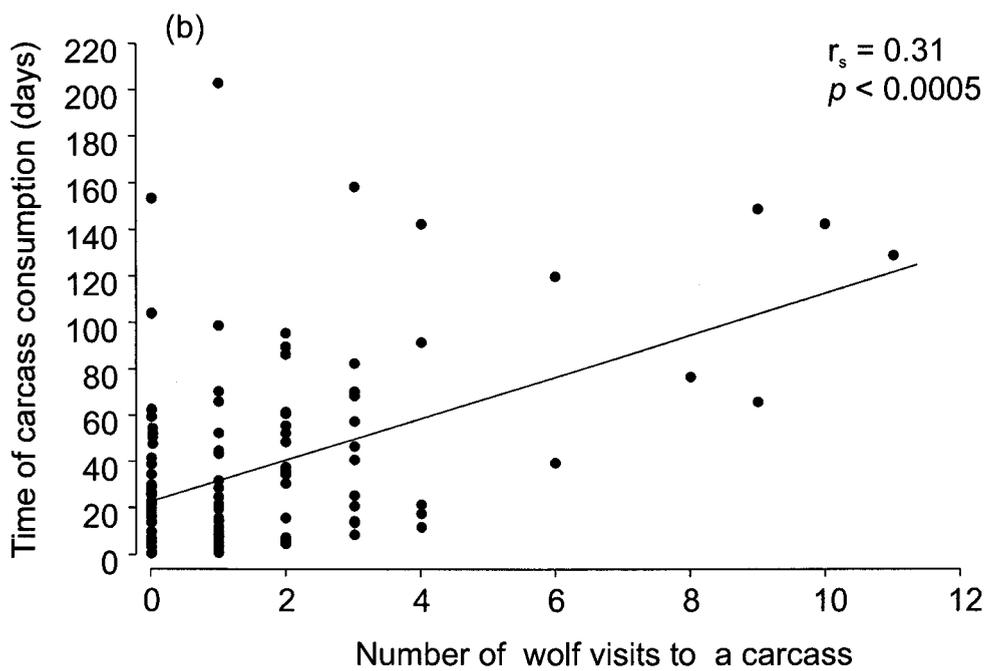
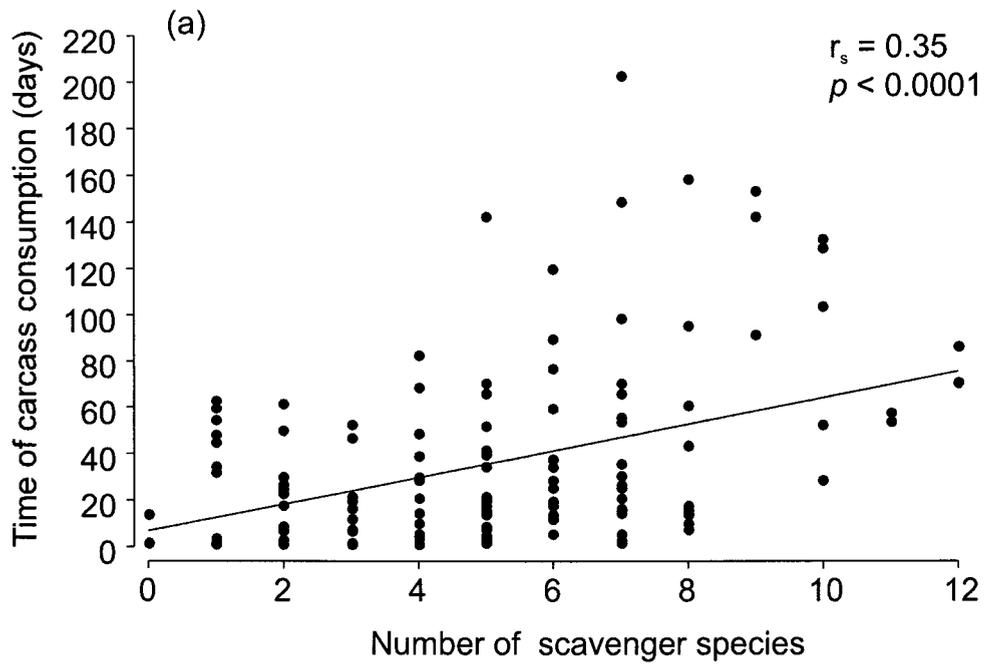


Figura 25. Correlaciones de Spearman entre el tiempo de consumo de los cadáveres (días) y (a) el número de especies carroñeras y (b) el número de visitas de lobos a los cadáveres.

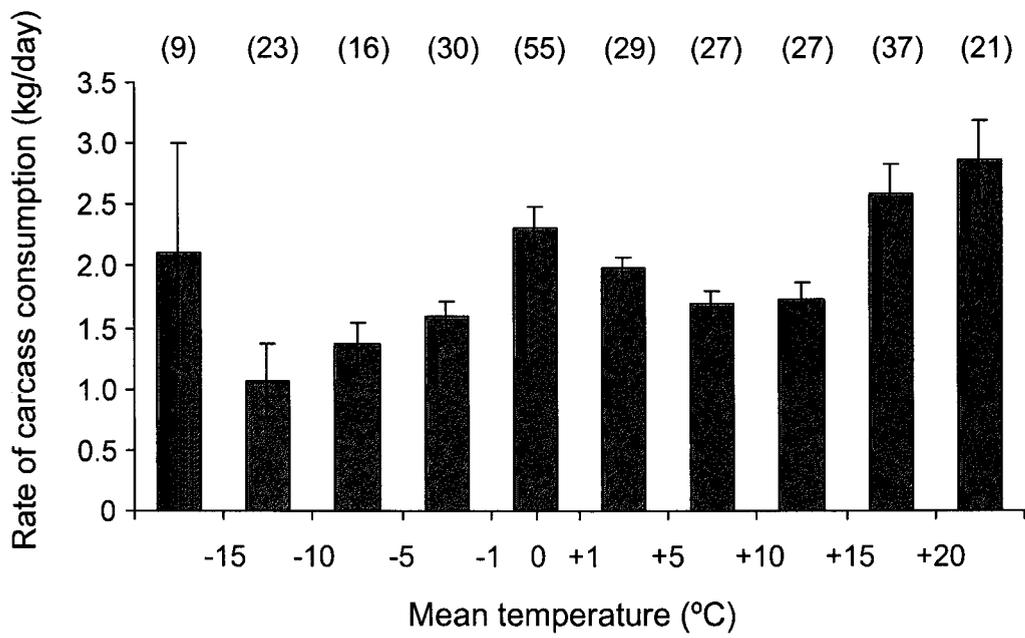


Figura 26. Consumo medio diario (\pm ES) (kg/día) de cadáveres de ungulados (N = 128) en relación a diferentes clases de temperatura (°C). Tasas máximas entre paréntesis.

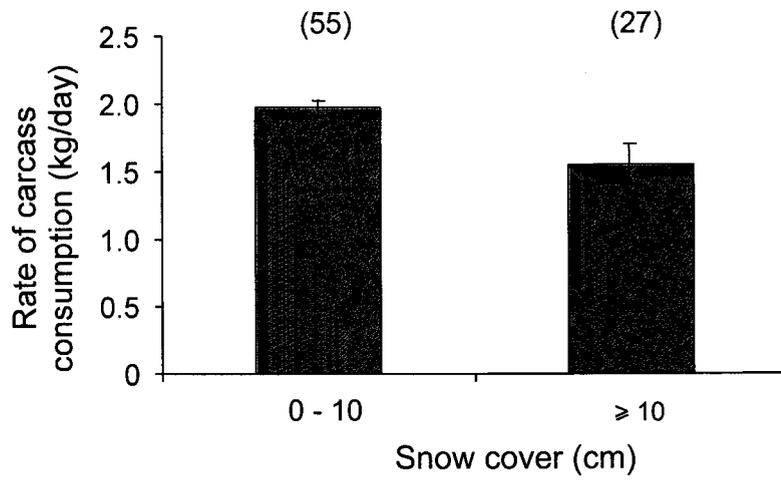


Figura 27. Consumo medio diario (\pm ES) (kg/día) de cadáveres de ungulados ($N = 128$) en relación a la cubierta de nieve (cm). Tasas máximas de consumo entre paréntesis.

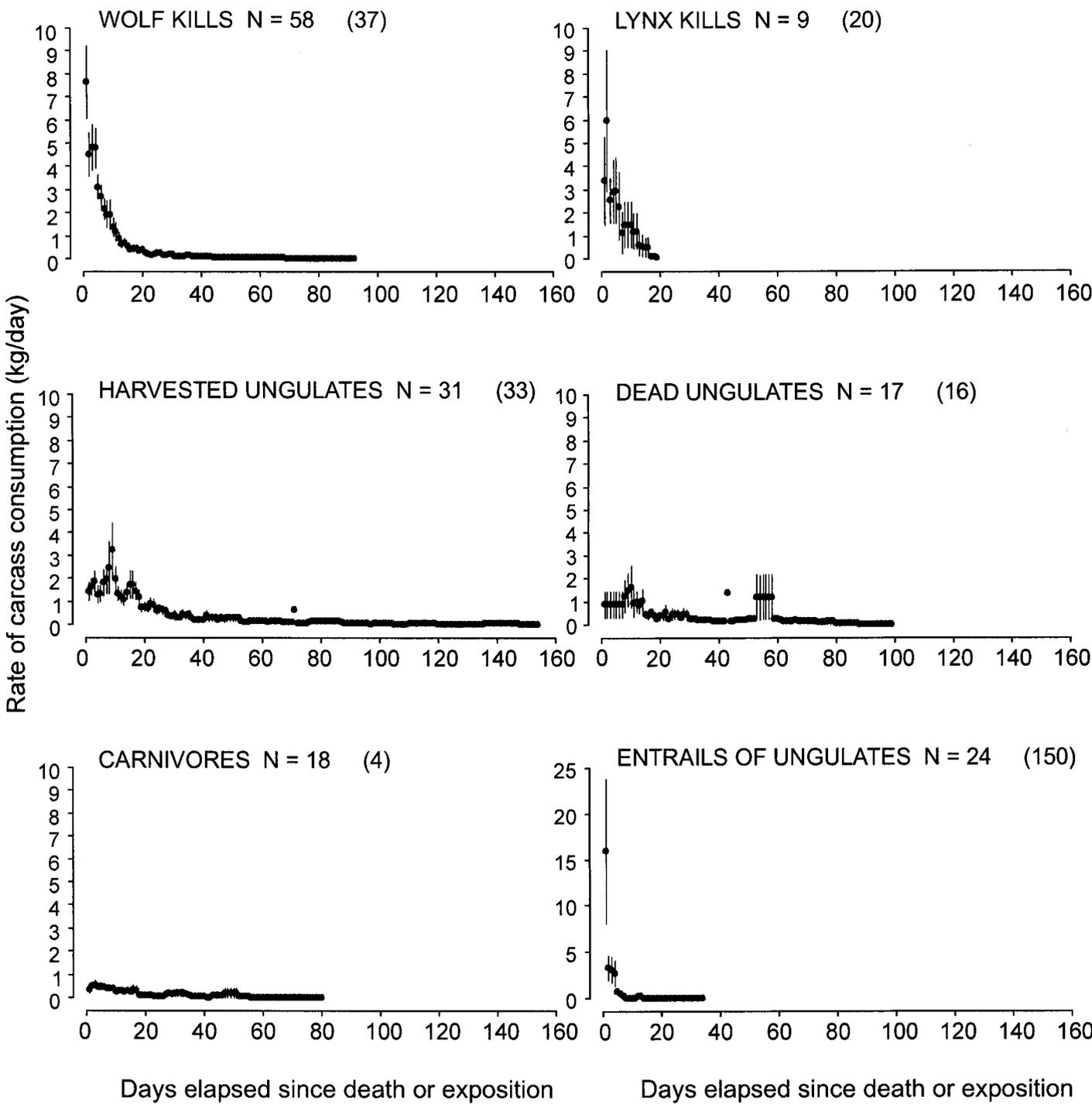


Figura 28. Patrón temporal en el consumo diario (kg) por los carroñeros de distintos tipos de cadáveres en relación al tiempo transcurrido desde que murió el animal o se expuso el cadáver. Los valores medios para (\pm ES) para cada día calculados para N cadáveres. Las tasas máximas de consumo se indican entre paréntesis. Notar la diferente escala para las vísceras de ungulados. Los cadáveres de trece bisontes, muertos y cazados, se han excluido.

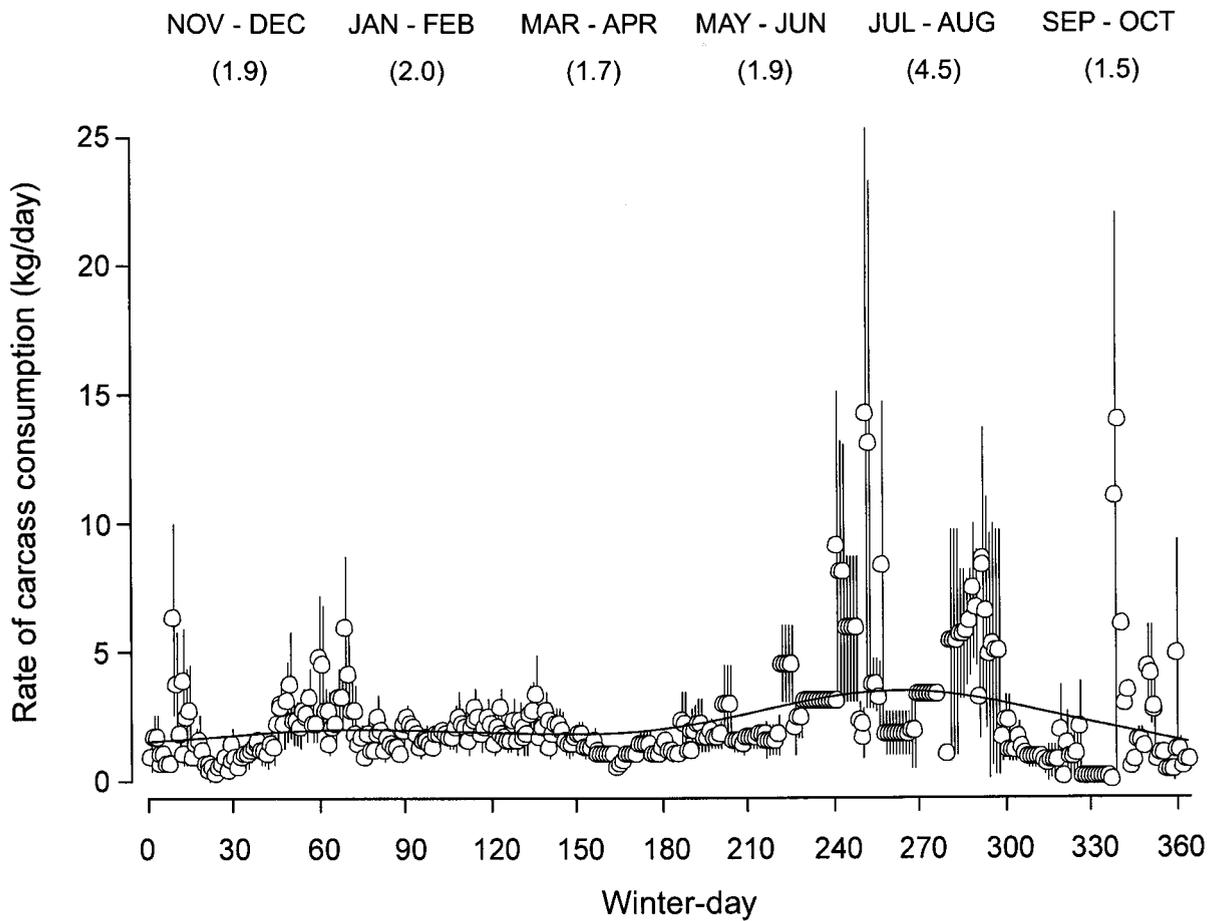


Figura 29. Variación temporal en el consumo diario de cadáveres (kg/ día) en relación al avance del invierno. (1 November = día de invierno 1). Los valores medios (\pm ES) de las tasas de consumo calculados para cada día de invierno para 128 cadáveres de ungulado. Valores medios bimensuales entre paréntesis. Datos del gráfico suavizados por el método de la distancia mínima cuadrada (línea continua).

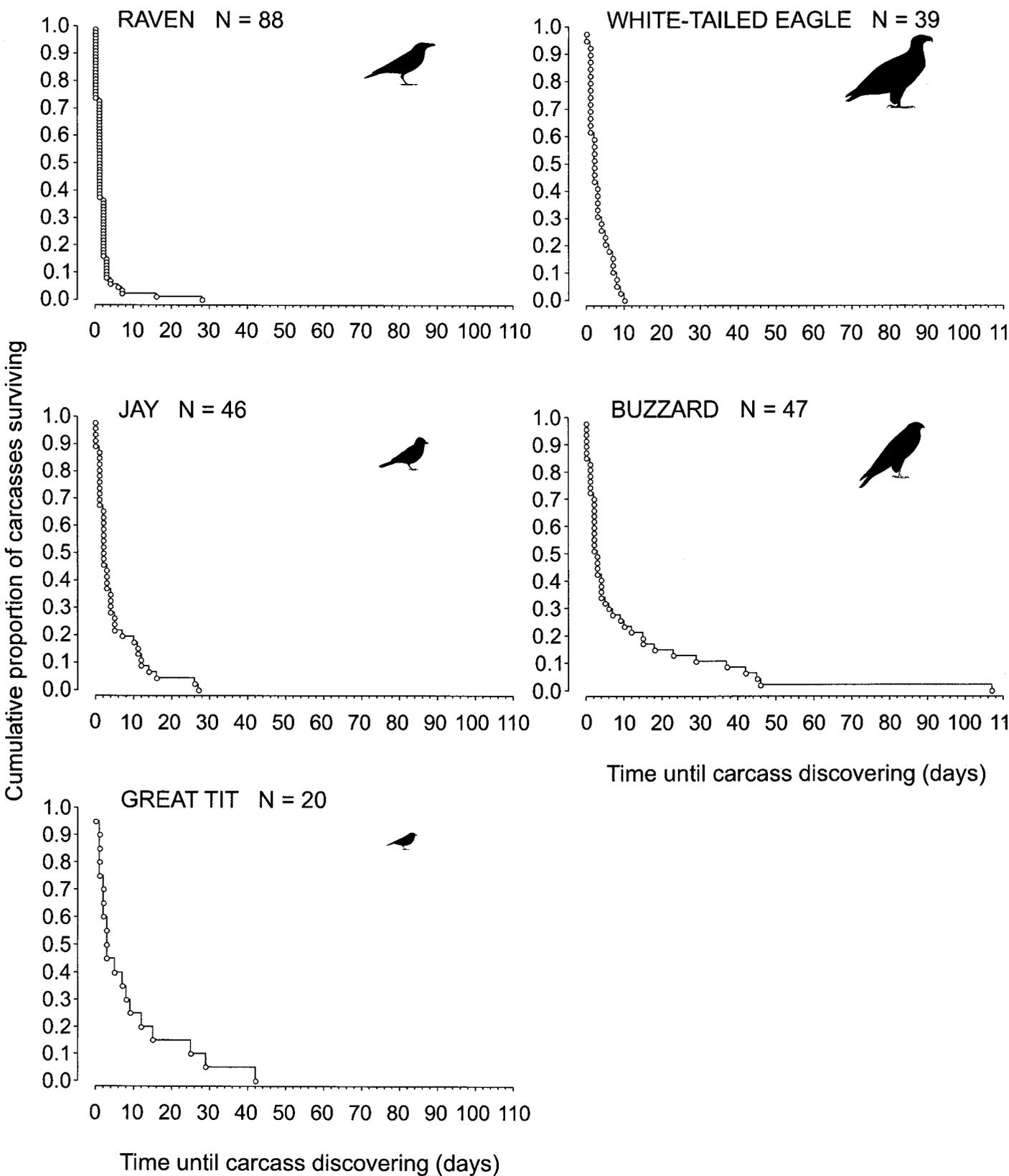


Figura 30.- Continua en la página siguiente

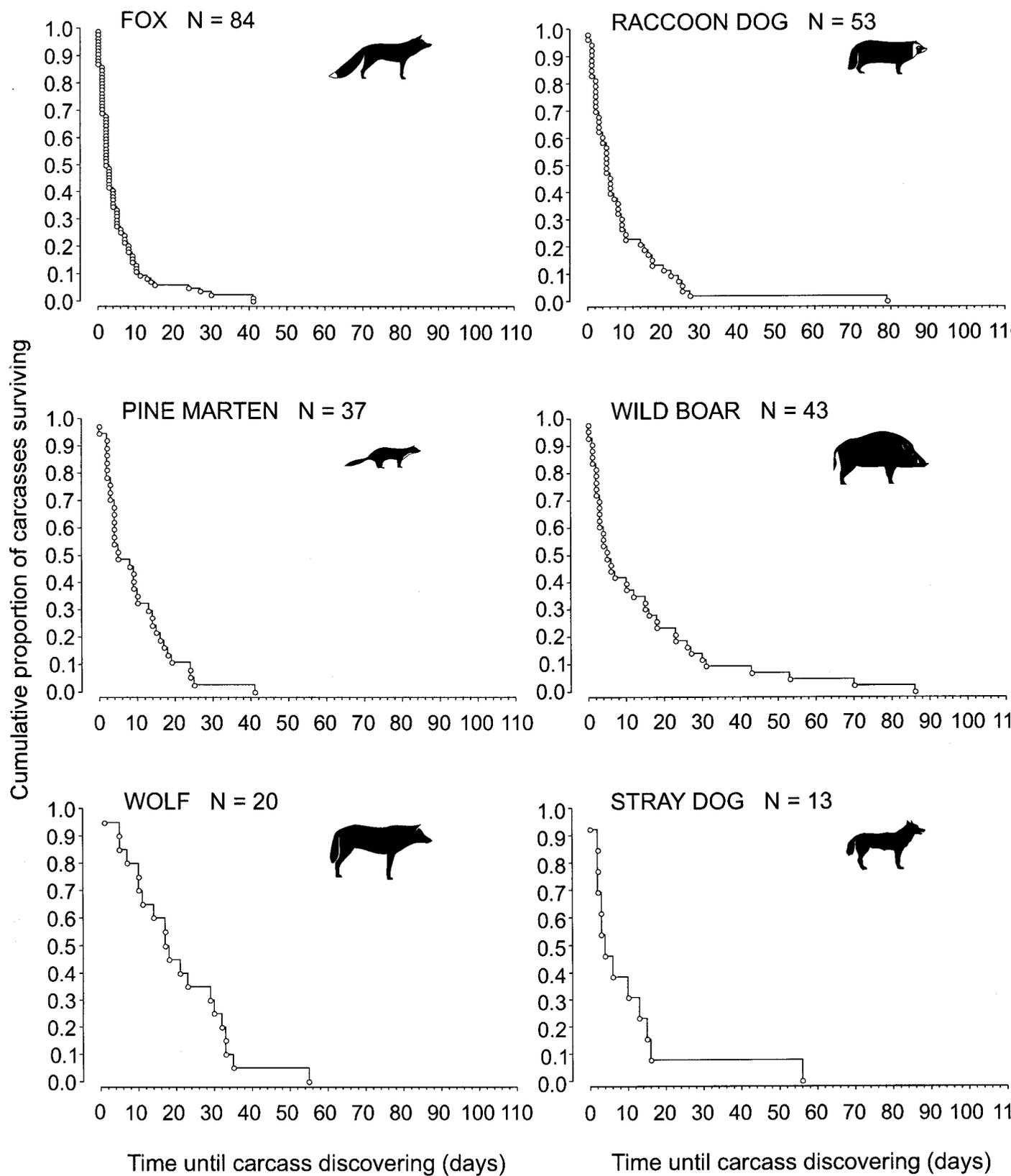


Figura 30. Funciones de supervivencia de cadáveres recientes de ungulados para cada una de las especies carroñeras. La probabilidad de que un cadáver no haya sido descubierto por un carroñero determinado se representa en relación al tiempo de supervivencia del cadáver (días), es decir, al número de días transcurridos desde la muerte/exposición (día 0) hasta el descubrimiento del cadáver. N = número de cadáveres de ungulados recientes visitados por un carroñero dado (cadáveres no visitados excluidos).

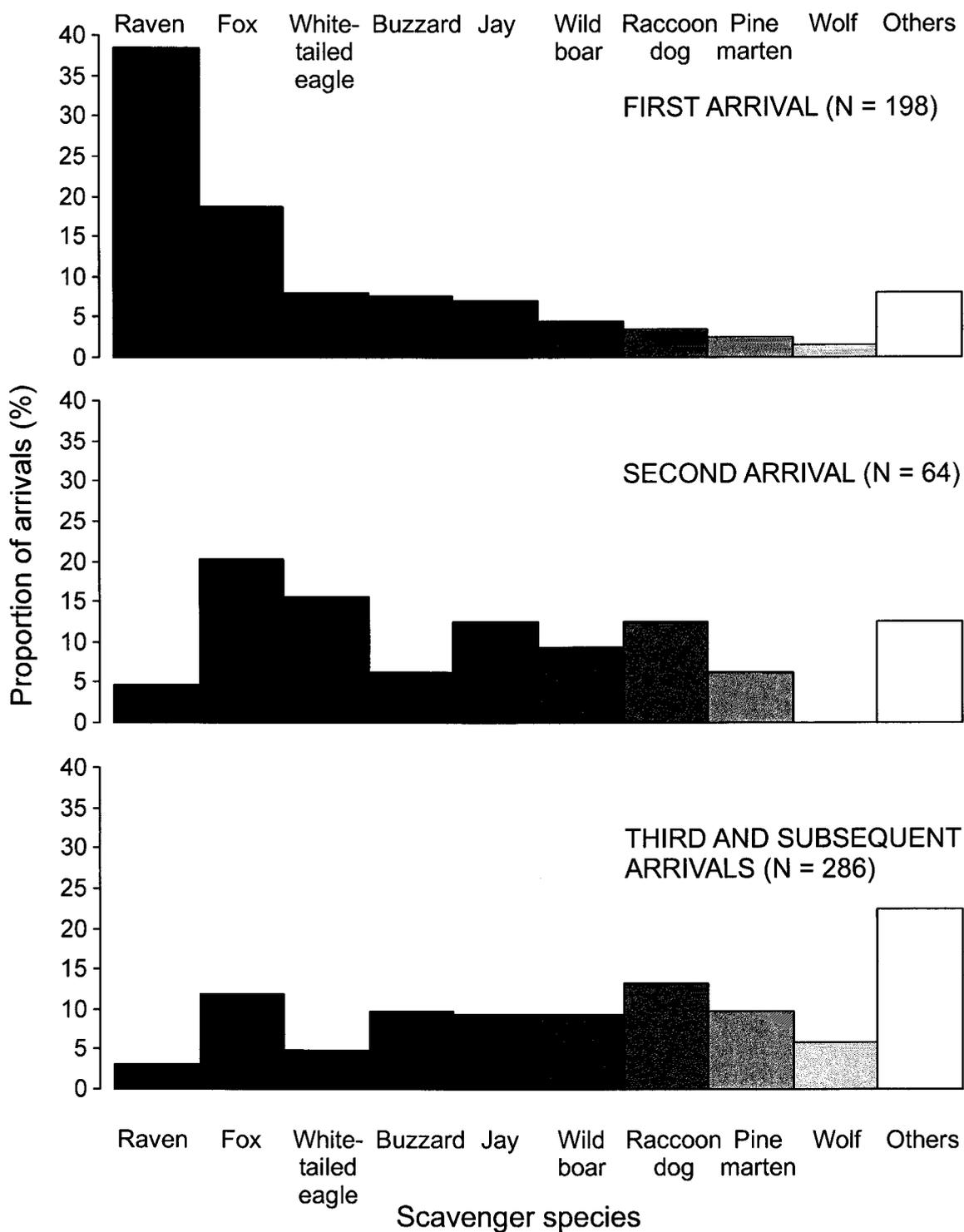
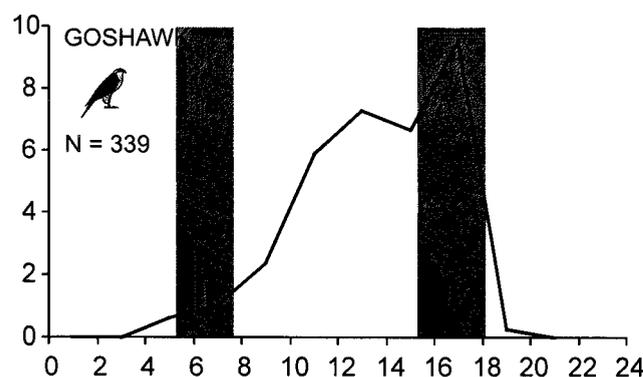
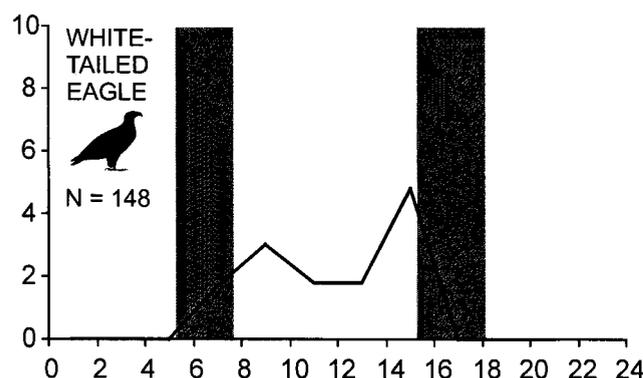
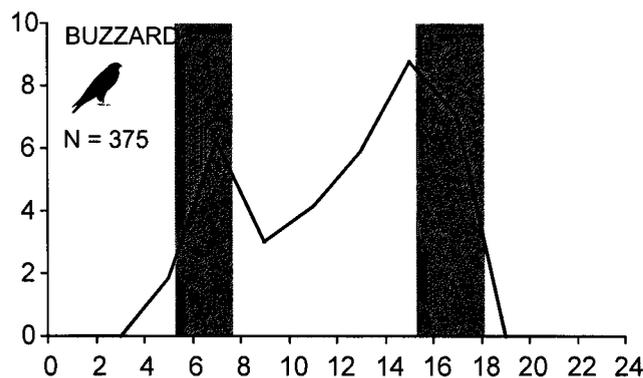
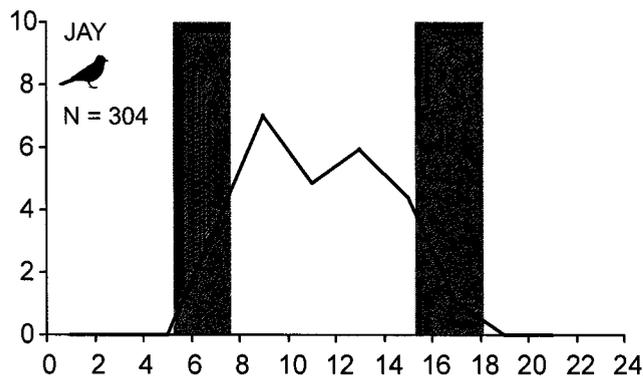
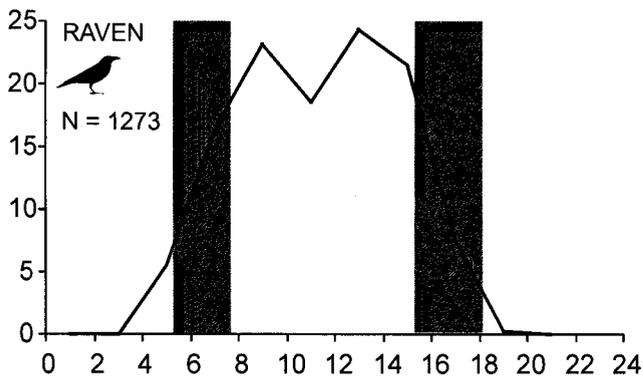
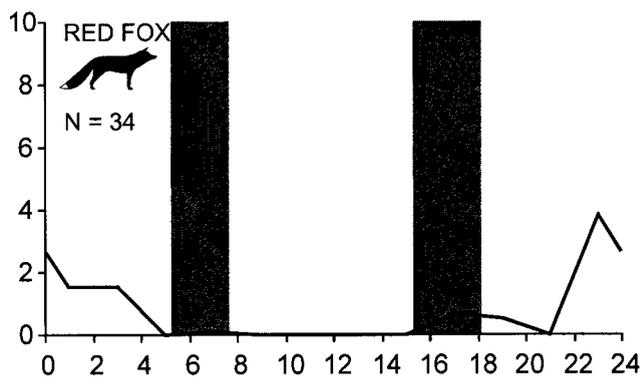
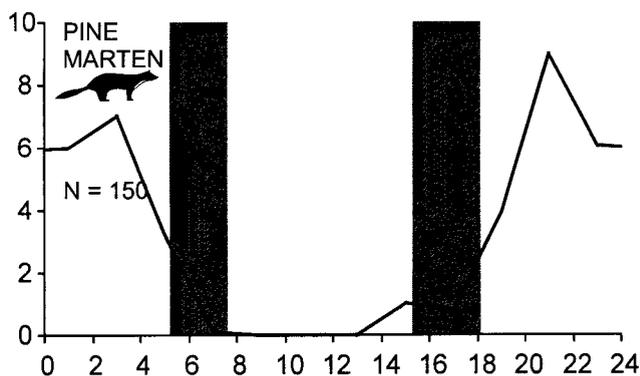


Figura 31. Secuencia de llegada a los cadáveres de ungulados recientes. Se indica la proporción de especies carroñeras (%) el la primera, segunda, y tercera y siguientes llegadas al cadáver.

Avian scavengers



Mammalian scavengers



↑ sunrise ↑ sunset
Hours

Percentage of scans with the species present

Figura 32. Patrones diarios de actividad de las principales especies carroñeras en cadáveres en la estación fría (N = 8734 escaneados). La actividad en periodos de 2-h se representa como porcentaje de escaneados (cada 5-min) con una especie dada observada. Las barras grises indican los periodos del amanecer y el atardecer a los largo de la estación fría. Notar la escala diferente para los cuervos. N = número de escaneados con una especie dada presente.

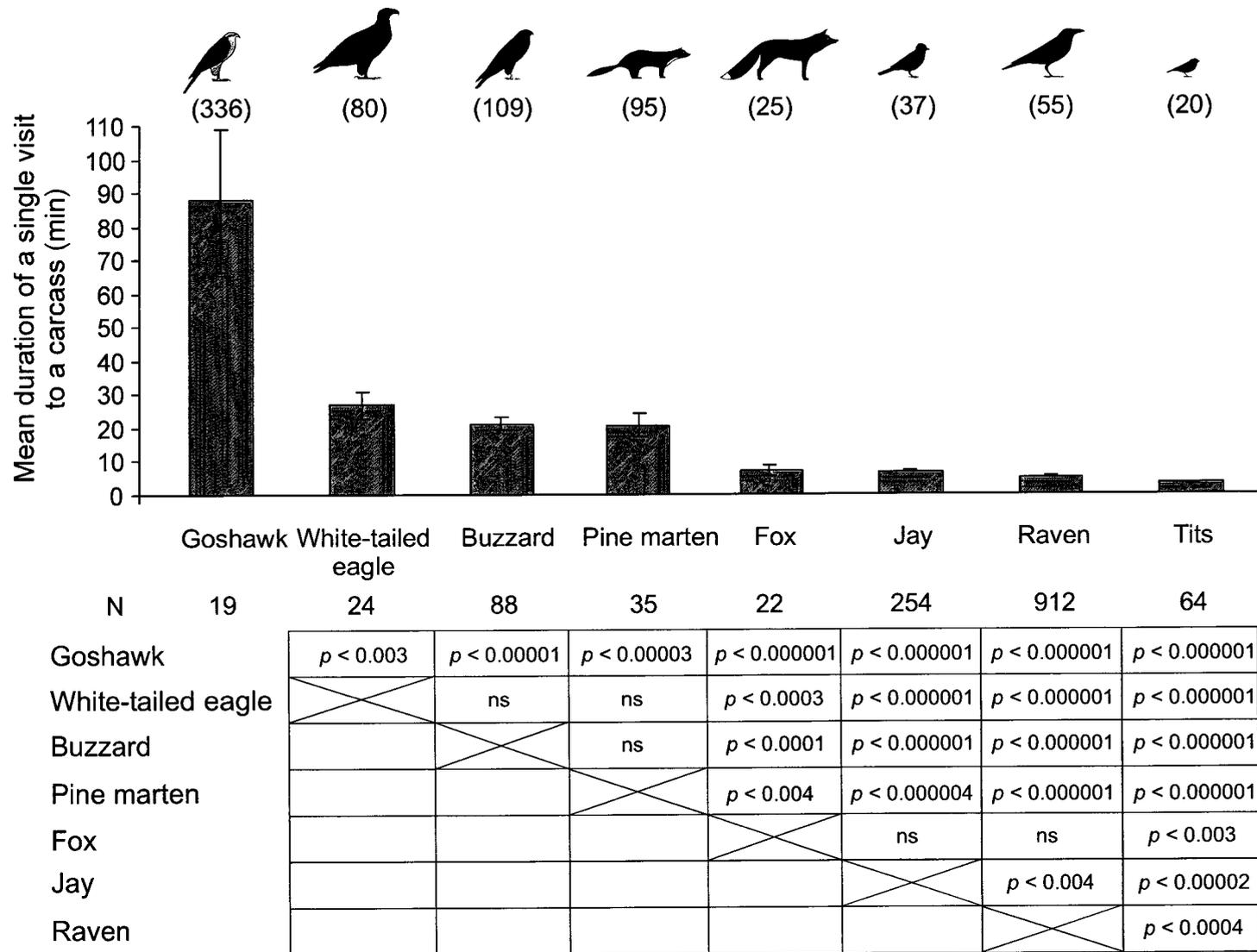


Figura 33. Duración media (\pm ES) de una sola visita a un cadáver (min) por las especies principales de carroñeros registradas durante las observaciones directas. Valores máximos entre paréntesis. N = número de periodos registrados. Se indican las diferencias significativas entre especies en el tiempo pasado en los cadáveres (Mann-Whitney U-test, ns = no significativo).

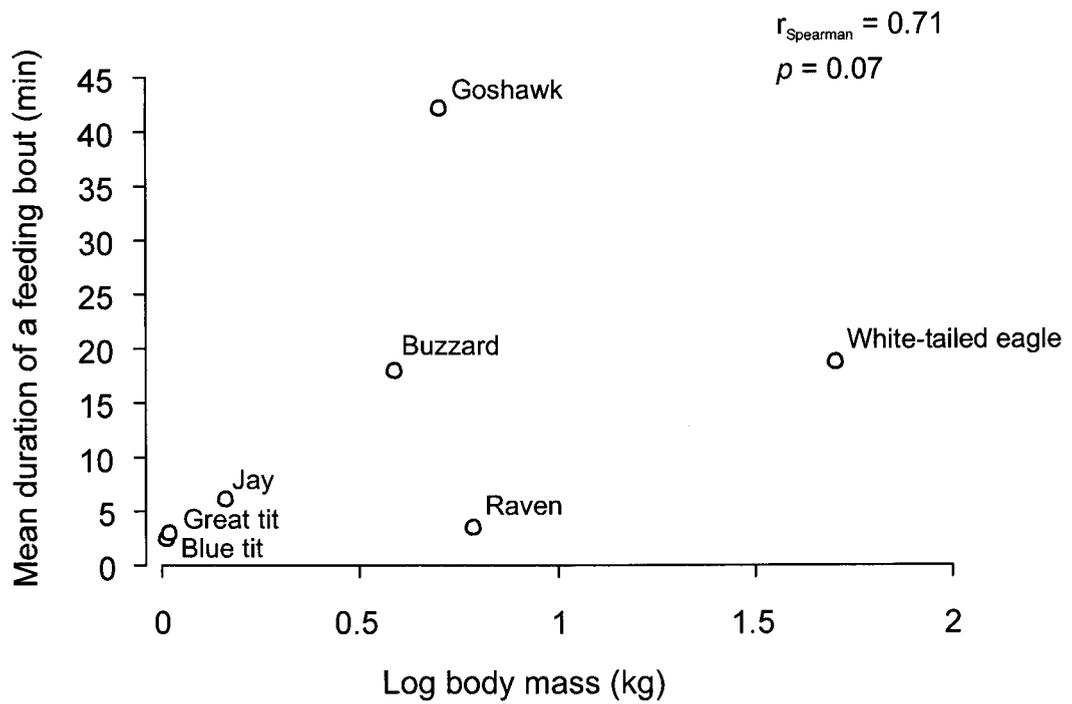


Figura 34. Relación entre el log de la masa corporal (kg) de las principales especies carroñeras (N = 7) y la duración media de los periodos de alimentación en los cadáveres, calculados a partir de la duración media de una sola visita y la proporción del tiempo pasado en el cadáver dedicado a la alimentación.

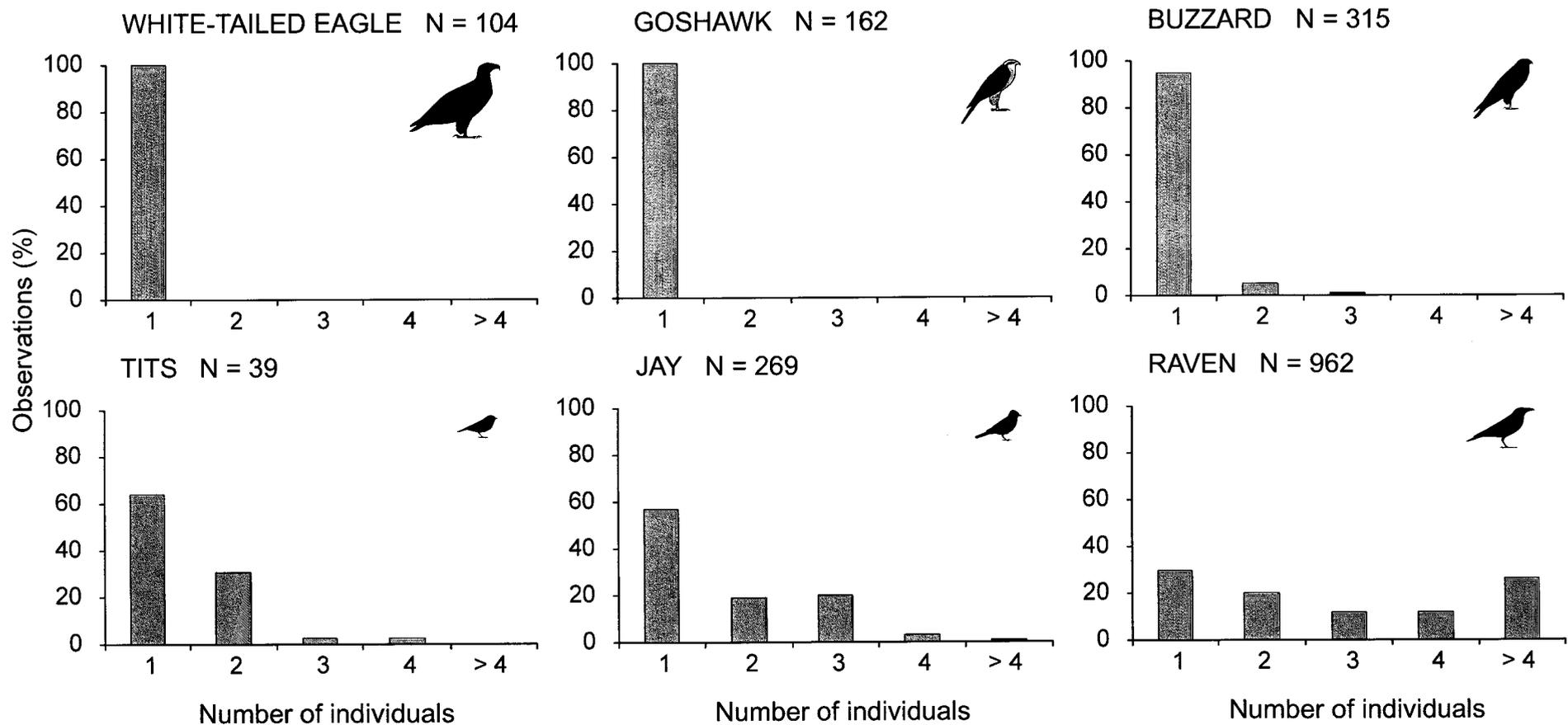


Figura 35. Interacciones interespecíficas en los cadáveres. Proporción de individuos de la misma especie observados alimentándose juntos, registrados durante las observaciones continuas, expresadas como porcentaje de escaneados. N = número de escaneados con la especie alimentándose.

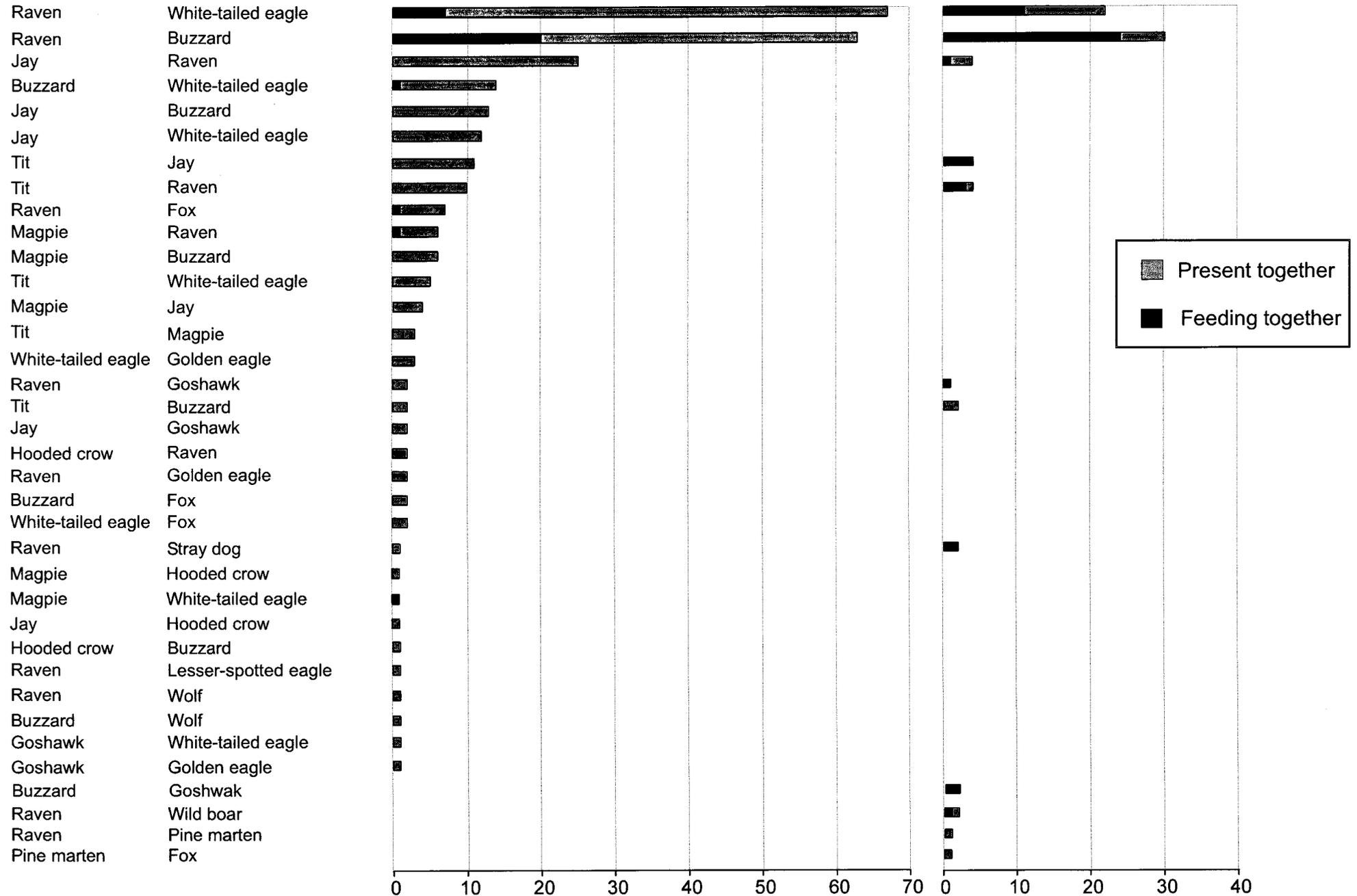


Figura 36. Interacciones interespecíficas en los cadáveres. Número de observaciones con dos especies presentes y alimentándose juntas de un cadáver, registradas durante las observaciones continuas de carroñeros en los cadáveres (N = 75) y durante el control de cadáveres (N = 273)

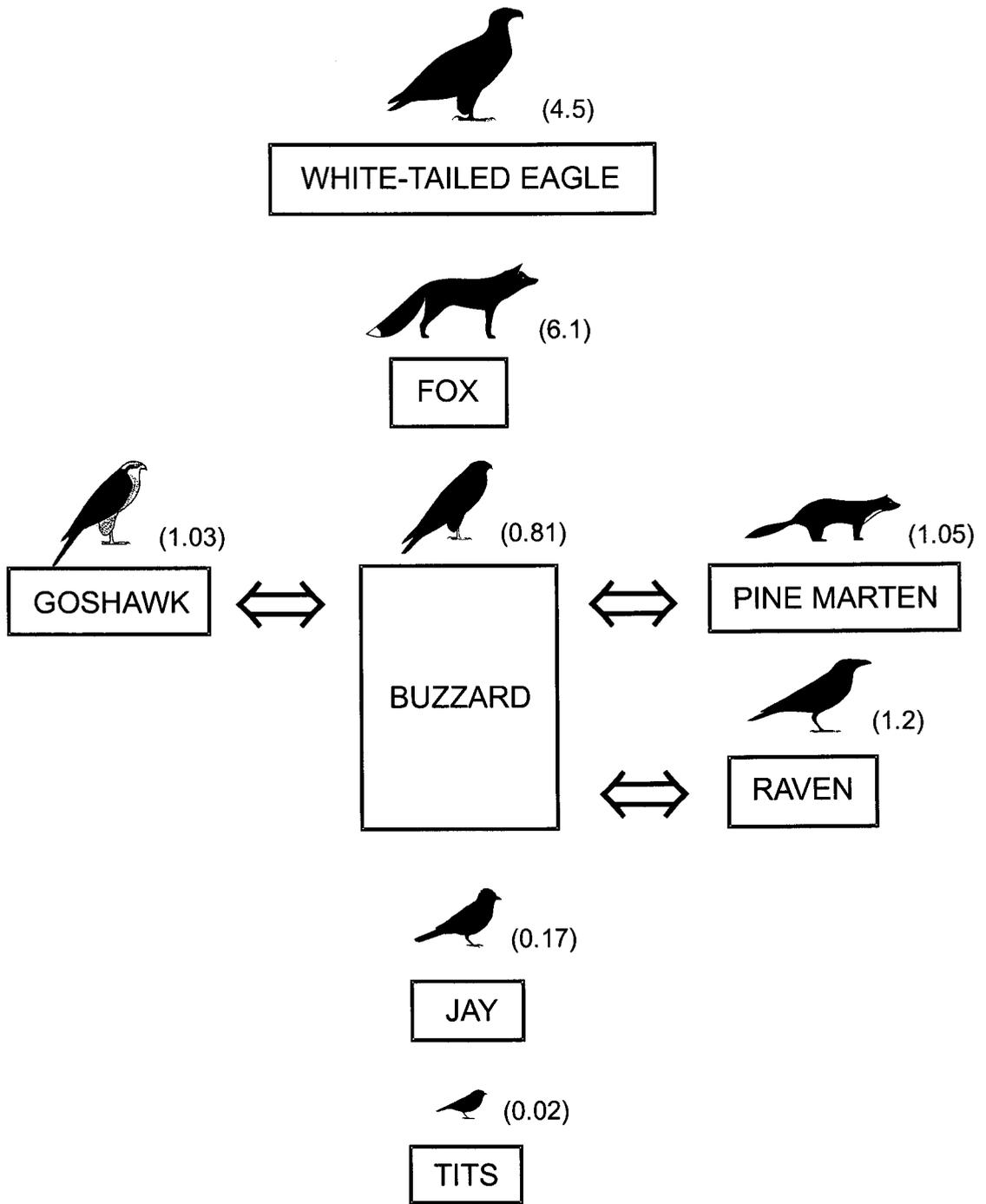


Figura 37. Representación esquemática de la jerarquía de dominancia en los cadáveres entre las principales especies de carroñeros. Las especies en el mismo rango jerárquico se localizan al mismo nivel. Las flechas indican falta de una relación clara de dominancia. Las masas corporales medias se dan entre paréntesis.

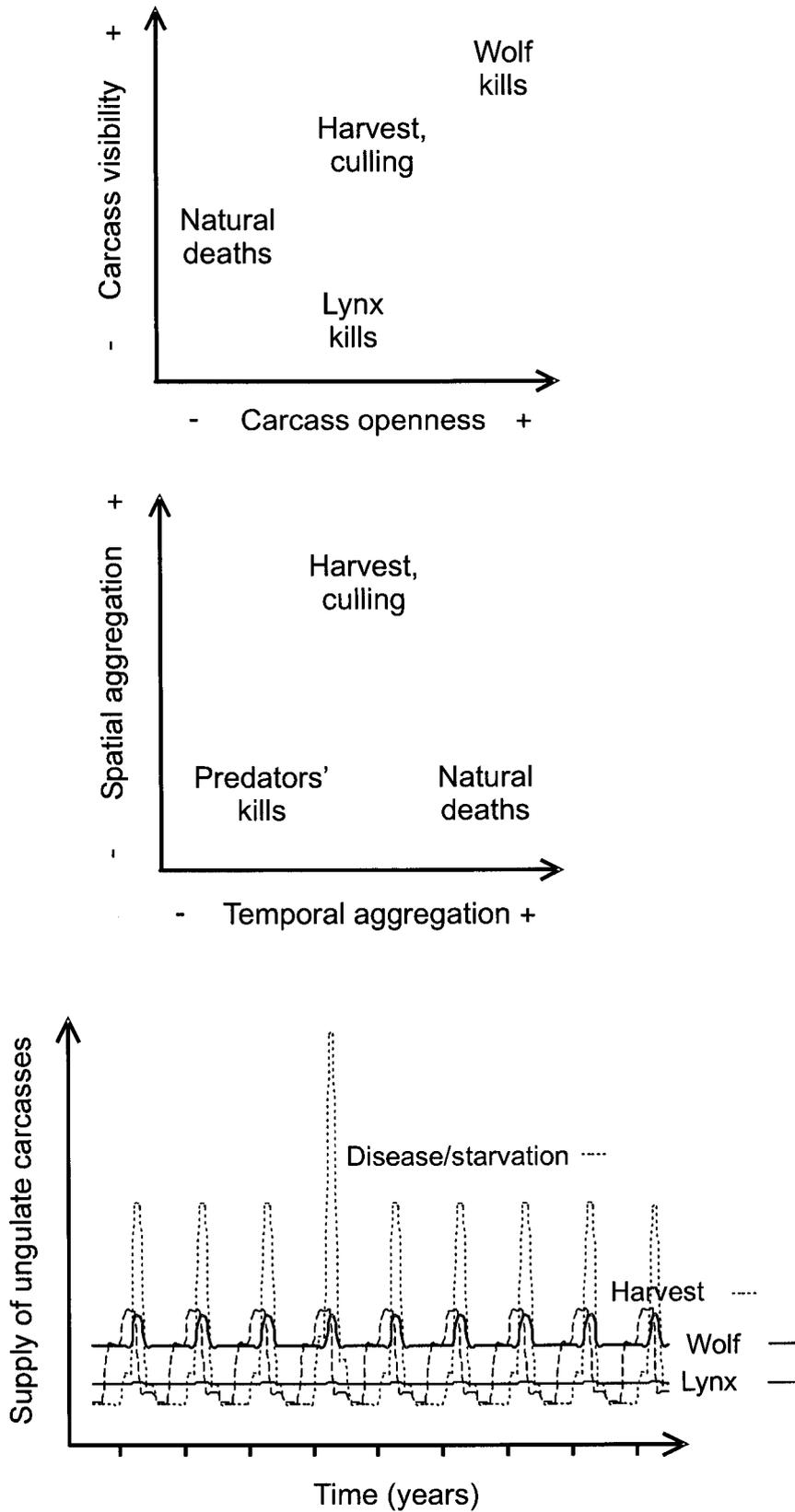


Figura 38. Representación esquemática resumiendo las características del suministro de cadáveres de ungulados de varios orígenes: predación por lobo y linxe, enfermedad/inanición y actividades cinegéticas.

Tabla 1. Densidad de ungulados, grandes predadores y principales especies carroñeras (micromamíferos y perros asilvestrados excluidos) en el Bosque Białowieża durante el periodo de estudio. Las densidades en invierno se dan para mamíferos, y las densidades en la época de cría para las aves (excepto para el pigargo). La densidad de linces incluye sólo individuos adultos. El número máximo de cuervos observados en un cadáver y en el dormitorio se indica entre paréntesis. La densidad de pigargos se estimó a partir del máximo número de individuos diferentes observados durante un mismo día. W – especie presente (y activa) en invierno, ver explicaciones en el texto. *también carroñero.

Species	Densities (N/10 km ²)	Present in winter	Source
UNGULATES			
Red deer <i>Cervus elaphus</i>	30.0	W	Kossak 1998, 1999, 2000, Jędrzejewska et al. 2001
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	19.9	W	“
Moose <i>Alces alces</i>	0.3	W	“
Wild boar <i>Sus scrofa</i> *	34.5	W	“
European bison <i>Bison bonasus</i>	5	W	Krasińska & Krasiński, 2000
LARGE PREDATORS			
Wolf <i>Canis lupus</i> *	0.23	W	Jędrzejewski et al. 2000, 2002, Okarma et al. 1998
Lynx <i>Lynx lynx</i> *	0.29	W	Okarma et al. 1997
MAIN SCAVENGERS			
Fox <i>Vulpes vulpes</i>	0.97	W	Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998
Raccoon dog <i>Nyctereutes procyonoides</i>	1.71	partly	“
Badger <i>Meles meles</i>	0.36	partly	“
Pine marten <i>Martes martes</i>	5.68	W	“
Weasel <i>Mustela nivalis</i>	18.4	W	“
Polecat <i>Mustela putorius</i>	4.38	W	“
Raven <i>Corvus corax</i>	1.4 (60)	W	Müller 2001, own data
Jay <i>Garrulus glandarius</i>	74.1	W	Pugacewicz 1997, Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998
Magpie <i>Pica pica</i>	0.8	W	Pugacewicz 1997
Hooded crow <i>Corvus corone cornix</i>	0.17	irregular	“
Buzzard <i>Buteo buteo</i>	13.5	partly	“
Goshawk <i>Accipiter gentilis</i>	2.4	W	“
White-tailed eagle <i>Haliaeetus albicilla</i>	0.07	only W	own data
Golden eagle <i>Aquila chrysaetos</i>	0.02	W	Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998, own data
Great tit <i>Parus major</i>	323	W	Pugacewicz 1997, Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998
Blue tit <i>Parus caeruleus</i>	218	W	“

Tabla 2. Tipos y número de cadavers controlados, clasificados de acuerdo a su origen y especie. Se indica también el número total de inspecciones realizadas a cadavers de cada categoría.

Carcass species	Carcass categories						TOTAL
	Dead	Harvested and others	Wolf kills	Lynx kills	Entrails of ungulates	Non-ungulate	
Red deer	2	9	60	4	-	-	75
Roe deer	-	1	-	6	-	-	7
Moose	-	1	2	-	-	-	3
Wild boar	15	25	2	-	-	-	42
Bison	7	10	-	-	-	-	17
Domestic ungulates	-	3	-	-	-	-	3
Carnivores	-	-	-	-	-	19	19
Other	-	-	-	-	46	2	48
TOTAL N	24	49	64	10	46	21	214
CARCASSES							
TOTAL N	198	693	407	63	222	201	1784
INSPECTIONS							

Tabla 3. Masa corporal media de cada clase de edad/sexo de las especies de ungulados utilizada para el cálculo de la biomasa de ungulados muertos. También se indica la masa media corporal de cada especie.

Species	Sex-age class	Body mass (kg)	Source of data
Red deer	yearling	67	Dzięciołowski 1969, 1970a, 1970b
	female	117	
	male	185	
	adult	140	
	all classes	120	
Roe deer	yearling	17	Fruziński et al. 1982, Weiner 1973, Pielowski 1988
	female	23	
	male	26	
	adult	24	
	all classes	22	
Moose	yearling	150	Dzięciołowski & Pielowski 1993
	female	275	
	male	330	
	adult	300	
	all classes	275	
Wild boar	1-year old	20	Kozło 1975, Miłkowski & Wójcik 1984, Fruziński 1992, own data
	2-year old	40	
	adult	80	
	young	28	
	all classes	38	
Bison	all classes	400	Krasińska 1988, Krasińska & Krasiński 2002.

Tabla 4. Peso medio de las vísceras dejadas por los cazadores , calculado según la estructura de la caza en el distrito forestal de Białowieża Forest District en 1997- 2000 y datos de estudios previos. * solo para jabalí.

Species	Harvest structure (%)			Mean weight of entrails without content (kg)	Source
	Yearling (< 50 kg)*	Adult (> 50 kg)*			
		Female	Male		
Red deer	9.5	49.4	41.1	12.2	Dzięciołowski 1970a
Roe deer	3	0	97	1.6	Weiner 1973
Wild boar	56.6	43.3		6.2	Kozło 1975, Miłkowski & Wójcik 1984
Bison	-	-	-	45	Szulc et al. 1971, Krasińska 1988

Tabla 5. Variables independientes incluidas en el análisis de regresión logística y con un efecto potencial sobre la ausencia/presencia de las especies carroñeras en los cadáveres. El primer grupo de variables incluye aquellas relacionadas con el paisaje, mientras que el segundo grupo incluye características locales relacionadas con la estructura del hábitat en la que se localizaron los cadáveres, medidas en parcelas circulares (0.04 ha).

Variables	Description	Type of variable (units)	Range
LANDSCAPE ATTRIBUTES			
MACROHABITAT	Type of habitat in which the carcass is located	categorical	1- 5
DISTANCE TO EDGE	Linear distance from the carcass to the edge of the nearest forest or open area	continuous (km)	0- 2.69
DISTANCE TO WATER BODIES	Linear distance from the carcass to the nearest river, stream or lake	continuous (km)	0- 4.80
DISTANCE TO ROADS	Linear distance from the carcass to the nearest asphalt or main forest roads	continuous (km)	0- 9.30
DISTANCE TO VILLAGE	Linear distance from the carcass to the centre of the closest village	continuous (km)	0- 8.16
LOCAL ATTRIBUTES			
NUMBER OF TREES	Number of trees in the plot with > 10 cm DBH	discrete	0- 58
MEAN DBH	Mean diameter of trees with > 10 cm DBH in the plot	continuous (cm)	0- 37.6
MEAN CANOPY COVER	Mean overstorey canopy cover at carcass point	continuous (%)	0- 98.8
SHRUBS COVER	Portion of the plot covered with shrubs and bushes	continuous (%)	0- 98
CONIFEROUS SHRUBS	Portion of the shrubs in the plot that are coniferous	continuous (%)	0- 100
DISTANCE TO TREE	Linear distance from the carcass centre to the closest tree > 10cm DBH	continuous (m)	0- 400

Tabla 6. Número de cadáveres de las 5 especies de ungulados, encontrados durante los censos de ungulados durante los tres años en parcelas (0.53 km²).

Year	Red deer	Roe deer	Moose	Wild boar	Bison	TOTAL
1998	7	1	1	6	1	16
1999	6	3	-	2	-	11
2000	7	2	-	8	-	17
TOTAL	20	6	1	16	1	44

Tabla 7. Número de cadáveres de ungulados de las tres especies principales de ungulados encontrados durante el periodo inviernos 1997/98-2001/02 por el personal forestal (N = 371). Se muestran los porcentajes de edad/sexo de los ungulados muertos en comparación con la estructura de la comunidad de ungulados vivos de cada especie. Los datos sobre la estructura edad/sexo de las poblaciones de ciervo y corzo tomados de Okarma et al. (1995); estructura de la población de jabalí tomada (1998, 1999, 2000). ** p < 0.005; *** p < 0.001 (G- test).

Species	Age/sex class	Percentage population structure	Percentage among carcasses of each species
Red deer	Juvenile	27	16.2
	Female	46	62.4
	Male	27	21.4
Roe deer	Juvenile	29	10.9**
	Female	46	65.2
	Male	25	23.9
Wild boar	Juvenile	52	85.2**
	Adult	48	14.8***

Tabla 8. Número de ungulados muertos (como presa o carroña) encontrados en las 15 parcelas de muestreo cada año y estimación de la biomasa equivalente disponible a predadores y carroñeros. Se indica el número total de cadavers para las parcelas y para todo el bosque, así como el valor medio por parcela y por km². Se incluyen los cadáveres de bisonte y alce encontrados en 1998.

Plot number	N ungulate carcasses found			Biomass of dead ungulates (kg)		
	1998	1999	2000	1998	1999	2000
1	2	-	1	207	-	67
2	2	2	3	160	87	160
3	1	-	-	20	-	-
4	3	-	1	607	-	120
5	-	-	1	-	-	140
6	-	1	1	-	67	80
7	1	1	3	140	185	117
8	1	1	3	28	23	177
9	3	-	2	468	-	140
10	1	1	-	40	140	-
11	1	1	-	38	117	-
12	-	2	1	-	84	23
13	1	1	1	22	22	120
14	-	-	-	-	-	-
15	-	1	-	-	80	-
TOTAL	16	11	17	1730	805	1144
MEAN	1.07	0.73	1.13	115.3	53.7	76.3
(SD)	(1.03)	(0.70)	(1.13)	(185.30)	(60.26)	(66.97)
RANGE	0-3	0-2	0-3	0-607	0-185	0-177
MEAN PER 1 km ²	2.0	1.4	2.1	216	101	143
MEAN PER 1 km ² AND YEAR		1.8			153	

Tabla 9. Número de cadavers de ungulados registrados y causas de mortalidad. Se indica la proporción de cada especie de ungulado en el total de ungulados muertos. Los guiones indican que no se encontraron cadáveres. La caza/sacrificio de animales incluye los cuerpos abandonados de animales cazados (entre paréntesis) y las vísceras dejadas en el bosque por los cazadores tras limpiar los animales abatidos.

Species	N carcasses	% among carcasses	Wolf	Lynx	Disease/starvation	Hunting/culling	Gun-wounds	Poaching	Stray dogs	Road-casualties	Drowning	Unknown
Red deer	94	46	61	4	2	21 (3)	2	-	1	1	-	2
Roe deer	10	5	1	6	-	1	-	-	-	1	-	1
Moose	4	2	2	-	1	-	-	-	-	-	1	-
Wild boar	60	30	2	-	15	33 (15)	1	-	-	5	3	1
Bison	35	17	-	-	7	23 (6)	1	2	-	2	-	-
Total carcasses	203	100	66	10	25	78 (24)	4	2	1	9	4	4

Tabla 10. Contribución de las distintas causas naturales de mortalidad (predación por lobo, predación por lince, enfermedad/inanición/desconocido) y de todas las causas de mortalidad (causas naturales y caza) al suministro total de cadáveres de las 5 especies de ungulados en el Bosque de Białowieża en varios estudios (A, B, C, D, E). La caza incluye animales heridos and, en este estudio, también a los animals abatidos y posteriormente abandonados por los cazadores. La muestra de cadaveres de cada especie empleada en cada estudio aparece indicada, así como el periodo de estudio. A.- Okarma et al. 1995, modificado. Datos de 1985/86 a 1993/94 (lobos y lince presentes eln el áread de estudio en densidades similares a las actuales, el severo invierno de 1969/70 a 1977/78 excluido). B.- Jędrzejewski et al. 1993a. Epocas frías de 1985-1992. C.- Jędrzejewski et al. 1992. Solo el Parque Nacional de Białowieża. Epocas frías de 1986/87- 1988/89. * predación por lince y lobo agrupadas. D.- este estudio. Cadáveres registrados desde el invierno de 1997/98 a la primavera de 2002. E.- Krasieński et al. 1994 (seguimiento de la población de bisontes 1960-1993) and Krasieński & Krasieńska, datos no publicados (1959-2000).

NATURAL MORTALITY FACTORS

	Red deer				Roe deer				Moose			Wild boar				Bison	
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	D	A	B	C	D	A, E	D
WOLF	65	66	94*	88	28	25	100*	12	25	27	67	20	11	13*	11	0	0
LYNX	8	9		6	34	37		75	0	0	0	0	1		0	0	0
DISEASE, STARVATION	26	25	6	6	38	38	0	13	75	73	33	80	88	87	89	100	100
N CARCASSES	513	436	50	69	379	264	4	8	16	11	3	335	379	62	18	51	7

ALL MORTALITY FACTORS (Natural and human-caused)

	Red deer		Roe deer		Moose		Wild boar		Bison	
	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D
WOLF	51	83	25	13	12	67	15	6	0	0
LYNX	7	5	30	75	0	0	0	0	0	0
DISEASE, STARVATION	21	5	33	12	36	33	58	47	100	50
HARVEST	21	7	12	0	52	0	27	47	0	50
N CARCASSES	649	74	465	34	430	8	51	14	33	3

Tabla 11. Estimación del suministro y biomasa anual de cadáveres de procedentes de las principales causas de mortalidad (predación por lobo y lince, muertes por inanición/enfermedad y animales heridos/cazados y abandonados) en el Bosque de Białowieża durante 1998-2000. El número medio de cadáveres encontrados en todas las parcelas (ca. 8 km²) por año se usó para calcular la densidad anual de cadáveres por cada 100 km². Los datos de mortalidad natural para cada especie de ungulado proceden de este estudio (ver Tabla 10). Los cálculos de biomasa disponible para los carroñeros de cada tipo de cadáver después: ¹ Jędrzejewski et al. (2002); ² Jędrzejewski et al. (2000); ³ Okarma et al. (1997); ⁴ datos propios, calculados según la estructura de la población, ver métodos.

	Red deer	Roe deer	Moose	Wild boar	Bison	All ungulates
ANNUAL DENSITY OF CARCASSES						
N carcasses/year in all plots	6.7	2.0	0.3	5.3	0.3	14.7
N carcasses/year/100 km ²	83	25	4	67	4	183
MORTALITY (%)						
Wolf	83	13	67	6	-	50
Lynx	5	75	-	-	-	7
Disease/starvation	5	12	33	47	50	22
Harvest	7	-	-	47	50	21
SUPPLY OF CARCASSES (N carcasses/100 km²)						
Wolf kills	69	3	3	4	-	92
Lynx kills	4	19	-	-	-	13
Dead from disease/starvation	4	3	1	32	2	40
Harvested	6	-	-	31	2	38
BIOMASS AVAILABLE TO SCAVENGERS PER UNGULATE CARCASS (kg)						
Wolf kills ^{1,2}	32.4	1.8	42.9	5.8	-	26
Lynx kills ^{3,4}	21.6	1.5	-	-	-	9
Dead from disease/starvation ⁴	120.0	22.0	275.0	38.0	400.0	71
Harvested ⁴	120.0	22.0	275.0	38.0	400.0	71
UNGULATE BIOMASS AVAILABLE TO SCAVENGERS PER YEAR (kg/100 km²)						
Wolf kills	2,236	5	129	23	-	2393
Lynx kills	86	29	-	-	-	115
Dead from disease/starvation	480	66	275	1216	800	2837
Harvested	720	-	-	1178	800	2698
TOTAL UNGULATE BIOMASS (kg/100 km²/year)						
	3522	100	404	2417	1600	8043

Tabla 12. Suministro de carroña anual procedente de las vísceras de ungulados cazados por año. El número de ungulados cazados fue promediado para el periodo entre los inviernos de 1997/98-2001/02. El peso de las vísceras incluye el estómago y los intestinos sin el contenido de los mismos más la mitad del peso de los órganos internos (excepto para corzo y bisonte, cuyos órganos nunca son desechados ver Tabla 3 y métodos); todos los valores están promediados según la estructura de las cuotas de caza de la especie.

Species	Mean annual harvest	Averaged weight of entrails without content (kg)	Annual ungulate carrion supply (kg)
Red deer	126	12.2	1537
Roe deer	29	1.6	46
Wild boar	292	6.2	1810
Bison	29	45	1305
TOTAL	476	-	4698

Tabla 13. Especies de aves y mamíferos observadas consumiendo carroña en el Bosque de Białowieża durante el periodo de estudio. * registradas en estudios previos (Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998).

Avian scavengers	Mammalian scavengers
Raven <i>Corvus corax</i>	Wolf <i>Canis lupus</i>
Hooded crow <i>Corvus corone cornix</i>	Red fox <i>Vulpes vulpes</i>
Jay <i>Garrulus glandarius</i>	Raccoon dog <i>Nyctereutes procyonoides</i>
Magpie <i>Pica pica</i>	Stray dog <i>Canis familiaris</i>
White-tailed eagle <i>Haliaeetus albicilla</i>	Pine marten <i>Martes martes</i>
Golden eagle <i>Aquila chrysaetos</i>	Badger <i>Meles meles</i>
Lesser-spotted eagle <i>Aquila pomarina</i>	Polecat <i>Mustela putorius</i>
Buzzard <i>Buteo buteo</i>	Weasel <i>Mustela nivalis</i>
Goshawk <i>Accipiter gentilis</i>	Stoat <i>Mustela erminea</i>
Sparrowhawk <i>Accipiter nisus</i>	Lynx <i>Lynx lynx</i>
Hobby <i>Falco subbuteo</i> *	Wild boar <i>Sus scrofa</i>
Tawny owl <i>Strix aluco</i> *	Red squirrel <i>Sciurus vulgaris</i>
Great tit <i>Parus major</i>	Rodents <i>Rodentia</i>
Blue tit <i>Parus caeruleus</i>	Shrews <i>Soricidae</i>
Crested tit <i>Parus cristatus</i>	
Nuthatch <i>Sitta europaea</i>	
Great-spotted woodpecker <i>Dendrocopos major</i>	
Yellowhammer <i>Emberiza citrinella</i>	
Chaffinch <i>Fringilla coelebs</i>	
Blackbird <i>Turdus merula</i>	
Robin <i>Erithacus rubecola</i>	
Starling <i>Sturnus vulgaris</i>	

Tabla 14. Especies de carroñeros registradas a lo largo del año en los cadáveres controlados. Se indican el porcentaje de cadáveres (N = 214) visitados por una especie dada, y la frecuencia media de carroñeo de cada especie (\pm DE), expresada como porcentaje medio de inspecciones a los cadáveres (n = 1784) con una determinada especie registrada. Las visitas de lobo y lince a sus propias presas se han excluido de los cálculos. “Micromamíferos” se refiere a musarañas y roedores. ^a Frecuencias de carroñeo del pigargo y el tejón, calculadas de acuerdo al periodo en que la especie está presente o activa, respectivamente en el Bosque Białowieża.

	SCAVENGER SPECIES	Percentage of carcasses scavenged upon (N = 214)	Mean scavenging frequency (% inspections) (n = 1784)	
		Mean	Mean	\pm SD
MAIN SCAVENGERS	Raven	80.8	52.2	34.85
	Fox	71.0	32.5	29.51
	Raccoon dog	46.7	17.5	25.94
	Jay	44.4	17.9	27.03
	Buzzard	38.8	12.5	20.95
	Wild boar	37.4	9.1	17.44
	Wolf	33.3	10.1	20.85
	Pine marten	27.6	9.0	18.35
	White-tailed eagle	27.1	9.3	19.37
		(38.9) ^a	(13.7) ^a	(22.08) ^a
	Small passerines (mainly tits)	19.6	4.8	13.34
Stray dog	11.7	3.3	11.23	
MINOR SCAVENGERS	Micromammals	7.0	0.9	4.78
	Magpie	4.7	2.2	11.62
	Badger	3.3	0.3	1.98
		(5.5) ^a	(0.6) ^a	(2.53) ^a
	Goshawk	3.3	0.3	1.96
	Lynx	2.5	0.5	3.75
	Polecat	2.3	0.7	5.59
	Hooded crow	1.9	0.4	2.94
	Golden eagle	1.9	0.1	1.01
Weasel	1.4	0.3	3.88	
SPORADIC SCAVENGERS	Squirrel	0.9	0.1	0.49
	Sparrowhawk	0.5	0.3	3.80
	Stoat	0.5	0.2	3.42
	Lesser-spotted eagle	0.5	0.1	1.44
	Great-spotted woodpecker	0.5	0.1	1.42
Non-identified birds	7.5	1.2	5.62	
Non-identified mammals	29.0	6.1	13.8	
Non-identified scavengers	9.3	2.0	9.19	

Tabla 15. Especies carroñeras registradas a lo largo del año en todos los cadáveres de ungulados muertos por causas naturales (depredación por lobo y lince y muertes por inanición/enfermedad) y causas relacionadas con el hombre (animales heridos y caza abandonada). Cadáveres de no-ungulados y vísceras de ungulados excluidas. Explicaciones de los índices de carroñeo y detalles como en la Tabla 14.

	SCAVENGER SPECIES	Percentage of carcasses	Mean scavenging frequency	
		scavenged upon	(% inspections)	
		(N = 141)	(n = 1334)	
		Mean	Mean	± SD
MAIN SCAVENGERS	Raven	83.7	52.9	33.14
	Fox	83.0	38.3	28.70
	Raccoon dog	49.7	17.6	25.52
	Wolf	47.4	13.8	22.26
	Jay	44.7	16.2	25.26
	Wild boar	41.8	10.7	19.49
	Buzzard	39.7	11.9	19.20
	Pine marten	34.0	10.9	18.64
	White-tailed eagle	30.5	9.9	19.33
	Small passerines (mainly tits)	(43.9) ^a 24.1	(14.6) ^a 6.3	(21.91) ^a 15.36
	Stray dog	12.8	3.6	12.38
	MINOR SCAVENGERS	Micromammals	8.5	1.0
Badger		4.3	0.4	2.31
Magpie		(6.7) ^a 3.6	(0.7) ^a 1.1	(2.88) ^a 6.30
Goshawk		3.6	0.2	1.02
Lynx		3.1	0.7	4.45
Polecat		2.8	0.7	6.02
Golden eagle		2.1	0.2	1.16
SPORADIC SCAVENGERS	Weasel	1.4	0.5	4.73
	Squirrel	1.4	0.1	0.60
	Stoat	0.7	0.3	4.21
	Lesser-spotted eagle	0.7	0.2	1.77
	Great-spotted woodpecker	0.7	0.2	1.75
	Hooded crow	0.7	0.0	0.50
	Sparrowhawk	0.0	0.0	-
Non-identified birds	6.5	1.2	5.35	
Non-identified mammals	31.9	5.3	9.99	
Non-identified scavengers	9.9	1.7	6.55	

Tabla 16. Número de individuos de varias especies de aves carroñeras observadas en los cadáveres, expresadas como media (\pm DE y rango) de los promedios observados en cada cadáver controlado.

¹ Alimentándose de larvas de insectos en la carroña. ² Alimentándose del contenido estomacal de un cadáver de jabalí.

BIRD SPECIES	<i>N</i> carcasses	<i>N</i> observations	N individuals observed		
			Mean	SD	Range
Raven	173	542	5.7	5.983	1-60
Jay	95	82	1.4	1.001	1-7
Buzzard	83	166	1.3	0.434	1-4
White-tailed eagle	58	139	1.3	0.461	1-4
Great tit	15	35	2.2	1.641	1-7
Magpie	10	14	1.5	0.708	1-3
Goshawk	7	8	1.1	0.378	1-2
Golden eagle	4	5	1.0	0	-
Hooded crow	4	3	1.0	0	-
Blue tit	2	2	1.0	0	-
Blackbird ¹	2	2	1.5	0.707	1-2
Great-spotted woodpecker	1	4	1	0	-
Lesser-spotted eagle	1	4	1.25	0	-
Yellowhammer ²	1	1	20.0	-	-
Crested tit ¹	1	1	3.0	-	-
Azure tit	1	1	1.0	-	-
Chaffinch ¹	1	1	1.0	-	-

Tabla 17. Porcentaje de cadáveres de distinto origen utilizados por las especies de carroñeros principales. Los datos representan el porcentaje de cadáveres de un cierto tipo visitados por una especie determinada. N = número de cadáveres controlados. Significación estadística: NS no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (G-test).

Scavenger species	Ungulate carcasses of various origin					Non-ungulate N = 21	Signif.	
	Dead N = 24	Harvested and others N = 49	Wolf kills N = 64	Lynx kills N = 10	Entrails of ungulates N = 46			
Avian scavengers	Raven	62.5	87.8	89.1	70.0	73.9	81.0	NS
	Jay	33.3	44.9	39.1	80.0	50.0	42.9	***
	Buzzard	20.8	61.2	32.8	30.0	28.3	52.4	***
	White-tailed eagle	8.3	46.9	25.0	30.0	19.6	23.8	***
	Great tit	12.5	24.5	10.9	20.0	4.4	14.3	**
Mammalian scavengers	Fox	83.3	81.6	85.9	60.0	54.3	28.6	***
	Raccoon dog	37.5	59.2	42.2	60.0	37.0	57.1	*
	Pine marten	25.0	26.5	40.6	50.0	13.0	14.3	***
	Wild boar	25.0	40.8	43.8	60.0	30.4	28.6	***
	Wolf	45.8	55.1	73.4	20.0	17.4	9.5	***
	Stray dog	12.5	22.4	6.3	20.0	10.9	0	***

Tabla 18. Frecuencia media de carroñeo de las principales especies de carroñeros en cadáveres de distinto origen. Los datos representan el porcentaje medio (\pm DE) de inspecciones con una especie determinada observada, promediado para todos los cadáveres de un cierto tipo. N = número de cadáveres controlados, n = número total de inspecciones a los cadáveres. Significación estadística: NS no-significativa, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (G-test).

Scavenger species	Ungulate carcasses of various origin					Non-ungulate N = 21 n = 201	Signif.	
	Dead N = 24 n = 198	Harvested and others N = 49 n = 693	Wolf kills N = 64 n = 407	Lynx kills N = 10 n = 63	Entrails of ungulates N = 46 n = 222			
Avian scavengers	Raven	35.7 (34.18)	58.2 (31.80)	58.6 (32.73)	31.5 (27.62)	50.4 (38.91)	51.0 (35.59)	*
	Jay	7.9 (15.02)	14.0 (22.24)	17.1 (28.09)	31.2 (29.91)	25.8 (32.74)	17.0 (25.35)	**
	Buzzard	6.5 (15.08)	20.3 (25.42)	10.1 (17.66)	6.7 (12.31)	10.8 (22.70)	15.5 (20.22)	*
	White-tailed eagle	1.4 (4.71)	15.4 (23.58)	8.3 (17.61)	11.9 (19.34)	9.0 (21.80)	7.2 (15.60)	*
	Great tit	0.7 (1.83)	3.5 (7.60)	4.1 (13.42)	7.1 (15.62)	0.8 (4.15)	0.8 (2.05)	NS
Mammalian scavengers	Fox	30.6 (23.14)	36.6 (29.61)	45.6 (30.64)	20.2 (22.50)	24.3 (26.40)	9.3 (20.45)	***
	Raccoon dog	13.7 (28.26)	20.2 (24.77)	15.8 (25.42)	18.6 (20.63)	17.4 (29.90)	20.6 (21.96)	NS
	Pine marten	6.7 (13.87)	8.9 (20.01)	15.4 (22.79)	12.0 (14.46)	4.3 (13.42)	1.1 (2.81)	**
	Wild boar	4.5 (11.12)	5.2 (12.19)	14.9 (23.89)	20.4 (19.17)	7.1 (13.60)	4.7 (9.84)	***
	Wolf	19.9 (32.44)	14.8 (20.15)	29.7 (30.62)	2.5 (6.36)	6.1 (17.66)	0.4 (1.42)	***
Stray dog	3.1 (10.82)	4.9 (13.56)	2.2 (10.48)	8.3 (18.00)	3.5 (10.36)	0 (0)	NS	

Tabla 19. Selección del tipo de cadáver por parte de los principales carroñeros. El número total de visitas a los cadáveres realizadas por cada carroñero, el porcentaje de visitas a distintos tipos de cadáveres por un carroñero determinado y el porcentaje de inspecciones realizadas por el observador a cada tipo de cadáver aparecen indicados. Ver métodos para la explicación del índice de selectividad de Ivlev's. Los valores en negrita indican una clara preferencia.

Carcass origin	Monitoring inspections by observer (%)	STRUCTURE OF VISITS TO CARCASSES BY EACH SCAVENGER SPECIES (%)										
		Raven	Jay	Buzzard	White-tailed eagle	Great tit	Fox	Raccoon dog	Pine marten	Wild boar	Wolf	Stray dog
Dead ungulates	11	8	7	7	2	5	10	11	15	7	13	7
Harvested & others	39	45	41	52	57	44	43	43	31	24	46	55
Wolf kills	23	23	21	15	16	29	29	19	42	38	33	10
Lynx kills	4	2	6	1	4	10	2	3	5	8	1	3
Entrails of ungulates	12	12	13	10	13	7	12	11	5	14	6	25
Non-ungulate carcasses	11	10	12	15	8	5	4	13	2	9	1	0
Total N visits to carcasses	1784	965	312	226	199	61	594	340	191	135	226	71
IVLEV'S SELECTIVITY INDEX												
Dead ungulates		-0.17	-0.24	-0.24	-0.72	-0.40	-0.05	0	0.18	-0.24	0.10	-0.24
Harvested & others		0.12	0.04	0.26	0.35	0.10	0.08	0.08	-0.18	-0.34	0.14	0.31
Wolf kills		0	-0.06	-0.26	-0.22	0.16	0.16	-0.12	0.42	0.35	0.25	-0.46
Lynx kills		-0.34	0.21	-0.61	0	0.46	-0.34	-0.15	0.12	0.35	-0.61	-0.15
Entrails of ungulates		0	0.05	-0.10	0.05	-0.29	0	-0.05	-0.44	0.09	-0.36	0.42
Non-ungulate carcasses		-0.05	0.05	0.18	-0.17	-0.40	-0.50	0.10	-0.72	-0.11	-0.85	-1

Tabla 20. Porcentaje de cadáveres de varias especies de ungulados visitados por los principales carroñeros. Sólo se incluyen cuerpos enteros de ungulados,; vísceras excluidas. N = número de cadáveres controlados. Se excluyeron las visitas de lobo y lince a sus propias presas. Valores de N para el lobo: bisonte =17; ciervo = 15; jabalí = 40. Significación estadística: NS no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (G-test).

		Ungulate carcasses of various species			Significance
Scavenger species		Red deer N = 75	Wild boar N = 42	Bison N = 17	
Avian scavengers	Raven	88.0	78.6	88.2	NS
	Jay	48.0	38.1	29.4	*
	Buzzard	36.0	38.1	58.8	*
	White-tailed eagle	30.7	26.2	52.9	**
	Great tit	16.0	14.3	23.5	NS
Mammalian scavengers	Fox	88.0	85.7	76.5	NS
	Raccoon dog	44.0	54.8	41.2	NS
	Pine marten	41.3	26.2	17.6	**
	Wild boar	50.7	16.7	58.8	***
	Wolf	40.0	32.5	94.1	***
	Stray dog	8.0	16.7	23.5	**

Tabla 21. Frecuencia media de carroñeo de los principales carroñeros en cadáveres de distintas especies de ungulados. Desviación estándar entre paréntesis. Sólo se incluyen cuerpos enteros de ungulados,; vísceras. N = número de cadáveres controlados, n = número total de inspecciones a los cadáveres. Se han excluido las visitas de lobo a sus propias presas. Npara el lobo: bisonte =17; ciervo = 15; jabalí = 40; npara el lobo: bisonte =302; ciervo = 170; jabalí = 403. Significación estadística: NS no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (G-test).

Scavenger species	Ungulate carcasses			Significance	
	Red deer N = 75 n = 559	Wild boar N = 42 n = 407	Bison N = 17 n = 302		
Avian scavengers	Raven	55.3 (32.42)	50.2 (35.31)	63.4 (29.36)	NS
	Jay	19.0 (27.53)	11.2 (18.57)	5.3 (10.96)	**
	Buzzard	9.9 (17.19)	14.1 (23.43)	16.2 (18.05)	NS
	White-tailed eagle	9.8 (17.85)	11.3 (24.81)	10.9 (13.06)	NS
	Great tit	4.5 (13.36)	1.9 (5.78)	2.6 (6.01)	NS
Mammalian scavengers	Fox	44.9 (30.05)	35.1 (28.07)	31.2 (20.96)	NS
	Raccoon dog	16.6 (24.55)	21.1 (30.02)	13.0 (22.85)	NS
	Pine marten	15.7 (22.71)	8.1 (18.80)	4.5 (13.30)	**
	Wild boar	15.3 (22.67)	3.0 (12.0)	7.0 (12.25)	**
	Wolf	8.2 (12.67)	8.4 (19.52)	40.2 (29.69)	***
	Stray dog	2.9 (11.29)	4.3 (14.15)	3.9 (9.71)	NS

Tabla 22. Selección de cadáveres de ungulados según la especie de ungulado por parte de los carroñeros. El número total de visitas a los cadáveres realizadas por cada especie de carroñero, el porcentaje de visitas a los cadáveres de las tres especies de ungulados por un carroñero determinado, y el porcentaje de inspecciones realizadas por el observador a cada especie de cadáver aparecen indicados. Sólo los cadáveres carroñeados y no las visitas a las presas propias se han considerado, en el caso del lobo. El porcentaje de inspecciones realizadas excluyendo las presas de lobo semuestra entre paréntesis. Ver los métodos para la explicación del índice de selectividad de Ivlev. Los valores en negrita indican una fuerte preferencia

Carcass species	Monitoring inspections by observer (%)	SPECIES STRUCTURE OF CARCASSES VISITED BY EACH SCAVENGER (%)										
		Raven	Jay	Buzzard	White-tailed eagle	Great tit	Fox	Raccoon dog	Pine marten	Wild boar	Wolf	Stray dog
Red deer	44.1 (19.4)	39.4	51.4	30.1	36.6	56.0	48.1	46.3	61.1	71.1	11.0	40.8
Wild boar	32.1 (46.1)	29.9	37.7	29.5	33.3	26.0	25.3	36.1	28.1	12.4	19.7	34.7
Bison	23.8 (34.5)	30.7	10.9	40.4	30.1	18.0	26.6	17.6	10.8	16.5	69.3	24.5
N visits to carcasses	1268 (875)	716	212	156	153	50	470	244	167	97	127	49
IVLEV'S SELECTIVITY INDEX												
Red deer		- 0.10	0.15	- 0.29	- 0.16	0.24	0.08	0.04	0.33	0.51	- 0.32	- 0.07
Wild boar		- 0.05	- 0.12	- 0.06	0.03	- 0.15	- 0.17	0.09	- 0.10	- 0.54	- 0.55	0.06
Bison		0.17	- 0.44	0.37	0.16	- 0.17	0.07	- 0.19	- 0.44	- 0.23	0.62	0.02

Tabla 23. Frecuencia de carroñeo, expresada como porcentaje de inspecciones con una especie dada de carroñero observada, en la época fría (N = 1391) y en la cálida (N = 393). Época fría: 1st Nov – 31st Mar; época cálida: 1st Apr – 31st Oct. N = número de inspecciones. En el caso de los grandes predadores, se excluyeron las visitas a las propias presas. Valores de N para lince: época fría N = 1331; época cálida N = 390. Valores de N para el lobo: época fría N = 1074; época cálida N = 303. Significación estadística: NS no-significativa, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (G-test). ^a Valores para el carbonero.

Scavenger species	Scavenging frequency (% inspections)		Significance	
	Cold season	Warm season		
	N = 1391	N = 393		
MAIN SCAVENGERS	Raven	61.0	29.3	***
	Fox	38.2	15.8	**
	Raccoon dog	15.9	30.3	*
	Jay	20.6	6.6	***
	Buzzard	14.7	5.3	*
	Wild boar	8.3	5.1	NS
	Wolf	11.1	10.6	NS
	Pine marten	13.1	2.3	**
	White-tailed eagle	14.3	0	***
	Small passerines (mainly tits)	4.5 (4.4) ^a	9.4 (0) ^a	NS (NS) ^a
	Stray dog	4.8	1.0	NS
MINOR SCAVENGERS	Micromammals	2.0	0.5	NS
	Magpie	1.5	0.3	NS
	Badger	1.2	0.6	NS
	Goshawk	0.4	0.5	NS
	Lynx	0.4	0	NS
	Polecat	0.5	0	NS
	Hooded crow	0.2	0.3	NS
	Golden eagle	0.4	0	NS
	Weasel	0.5	0	NS
SPORADIC SCAVENGERS	Squirrel	0.1	0.3	NS
	Sparrowhawk	0.1	0	NS
	Stoat	0.4	0	NS
	Lesser-spotted eagle	0	1.0	NS
	Great-spotted woodpecker	0.4	0	NS

Tabla 24. Efectos de la porción de cadáver consumido y las condiciones climáticas – temperatura media diaria (°C), cobertura de nieve media (cm) y precipitación media (mm)- en la presencia de las principales especies carroñeras on the presence of main scavenger species at carcasses. Generalized Linear Mixed Models were fitted using a binomial error distribution and a logit link function. N = number of inspections to carcasses which were encountered by a given scavenger at least once. Significant effects marked in bold.

Species	N	Fixed effect	Parameter estimate	SE	Type III tests		
					d.f.	χ^2	p
Raven	1589	Intercept	1.489	0.161			
		Mean temperature	-0.044	0.011	1	17.39	< 0.0001
		Snow cover	-0.047	0.013	1	12.50	0.0004
		Precipitation	-0.017	0.023	1	0.51	0.474
		% carcass consumed	-0.126	0.021	1	37.82	< 0.0001
White-tailed eagle	746	Intercept	-0.146	0.209			
		Mean temperature	0.007	0.018	1	0.15	0.670
		Snow cover	-0.006	0.018	1	0.12	0.725
		Precipitation	-0.087	0.047	1	3.50	0.061
		% carcass consumed	-0.142	0.031	1	21.12	< 0.0001
Jay	1008	Intercept	-0.967	0.196			
		Mean temperature	-0.030	0.015	1	3.90	0.048
		Snow cover	0.064	0.015	1	18.75	< 0.0001
		Precipitation	0.009	0.033	1	0.07	0.793
		% carcass consumed	0.004	0.026	1	0.03	0.872
Buzzard	944	Intercept	-1.057	0.196			
		Mean temperature	-0.009	0.015	1	0.31	0.579
		Snow cover	-0.034	0.019	1	3.26	0.071
		Precipitation	0.010	0.034	1	0.08	0.777
		% carcass consumed	0.024	0.028	1	0.75	0.386
Great tit	542	Intercept	-2.322	0.337			
		Mean temperature	0.025	0.020	1	1.49	0.222
		Snow cover	0.115	0.024	1	23.53	< 0.0001
		Precipitation	-0.042	0.048	1	0.77	0.382
		% carcass consumed	0.075	0.044	1	2.87	0.090
Fox	1515	Intercept	-0.682	0.139	1		
		Mean temperature	-0.062	0.010	1	37.46	< 0.0001
		Snow cover	-0.006	0.013	1	0.23	0.634
		Precipitation	-0.023	0.024	1	0.93	0.336
		% carcass consumed	0.082	0.020	1	17.38	< 0.0001

Tabla 25. Selección de habitat por los principales carroñeros. Se indica la proporción de cadáveres controlados en zonas abiertas y de bosque visitados por cada especie de carroñero, así como el número total de cadáveres visitados. Se excluyeron las presas propias en los cálculos para el lobo. Ver los métodos para la explicación del índice de selectividad de Ivlev. Los valores en negrita indican una fuerte selección.

Habitat	Monitored carcasses (%)	CARCASSES VISITED BY EACH SCAVENGER SPECIES (%)										
		Raven	Jay	Buzzard	White-tailed eagle	Great tit	Fox	Raccoon dog	Pine marten	Wild boar	Wolf	Stray dog
Open	32	36	23	54	57	24	34	28	3	23	46	64
Forest	68	64	77	46	43	76	66	72	97	77	54	36
N carcasses	214	173	95	83	58	29	152	100	59	80	50	25
IVLEV'S SELECTIVITY INDEX												
Open		0.09	- 0.22	0.43	0.48	- 0.20	0.05	- 0.10	- 0.88	- 0.24	0.29	0.58
Forest		- 0.09	0.22	- 0.43	- 0.48	0.20	- 0.05	0.10	0.88	0.24	- 0.29	- 0.58

Tabla 26. Valores medios (\pm SE) de las variables indicativas de los atributos del paisaje en las localizaciones de cadáveres (N = 103) en relación a la presencia/ausencia de un carroñero determinado. G-test (variable categórica Macrohabitat) y Mann-Whitney U-test para comparaciones: ns no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Las categorías de Macrohabitat fueron: valles y áreas abiertas, bosque caducifolio, bosque mixto, bosque de coníferas, y bosques de alisos y galería.

Landscape attributes	Scavenger species														
	Raven			Jay			Buzzard			White-tailed eagle			Great tit		
	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>
Macrohabitat			ns			*			**			**			ns
Distance to edge (km)	0.86 (0.17)	0.43 (0.06)	*	0.27 (0.07)	0.62 (0.09)	***	0.55 (0.10)	0.38 (0.08)	ns	0.56 (0.09)	0.31 (0.08)	*	0.39 (0.06)	0.72 (0.18)	ns
Distance to water bodies (km)	0.99 (0.31)	1.11 (0.09)	ns	1.12 (0.13)	1.09 (0.13)	ns	1.16 (0.15)	1.06 (0.11)	ns	0.97 (0.11)	1.31 (0.15)	ns	1.17 (0.11)	0.87 (0.16)	ns
Distance to road (km)	0.74 (0.22)	1.13 (0.12)	ns	1.23 (0.20)	1.0 (0.12)	ns	1.32 (0.23)	0.94 (0.08)	ns	0.96 (0.12)	1.35 (0.22)	*	1.17 (0.14)	0.90 (0.17)	ns
Distance to village (km)	1.98 (0.66)	2.70 (0.17)	ns	2.58 (0.26)	2.72 (0.22)	ns	2.77 (0.26)	2.56 (0.22)	ns	2.64 (0.23)	2.68 (0.23)	ns	2.49 (0.19)	3.27 (0.31)	*

Continúa en la página siguiente

Tabla 26.- continuación

Landscape attributes	Scavenger species																	
	Fox			Raccoon dog			Pine marten			Wild boar			Wolf			Stray dog		
	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>
Macrohabitat			ns			ns			***			ns			ns			*
Distance to edge (km)	0.43 (0.13)	0.46 (0.07)	ns	0.34 (0.09)	0.54 (0.08)	*	0.28 (0.07)	0.74 (0.11)	***	0.41 (0.09)	0.50 (0.09)	ns	0.42 (0.10)	0.29 (0.08)	ns	0.55 (0.08)	0.13 (0.04)	*
Distance to water bodies (km)	0.85 (0.22)	1.15 (0.10)	ns	1.33 (0.14)	0.96 (0.11)	*	1.23 (0.13)	0.91 (0.11)	ns	1.01 (0.12)	1.20 (0.13)	ns	0.81 (0.14)	1.57 (0.15)	***	1.16 (0.11)	0.90 (0.15)	ns
Distance to road (km)	0.81 (0.26)	1.16 (0.13)	ns	1.19 (0.23)	1.06 (0.11)	ns	1.08 (0.10)	1.16 (0.26)	ns	1.12 (0.11)	1.10 (0.20)	ns	0.75 (0.11)	1.11 (0.10)	*	1.15 (0.14)	0.97 (0.12)	ns
Distance to village (km)	2.13 (0.39)	2.75 (0.18)	ns	2.61 (0.27)	2.69 (0.21)	ns	2.32 (0.20)	3.20 (0.27)	*	2.77 (0.26)	2.54 (0.21)	ns	2.42 (0.34)	1.93 (0.14)	ns	3.08 (0.18)	1.17 (0.18)	***

Tabla 27. Síntesis de los modelos de regresión logística que predicen la probabilidad de encontrar una determinada especie de carroñero visitando un cadáver en relación a variables relacionadas con el paisaje donde se encuentra el cadáver. No se han incluido las especies con relaciones no significativas. La categoría “valles y zonas abiertas” de la variable “Macrohabitat” (categórica) se tomó como referencia. Macrohabitats 1: bosque caducifolio, 2: bosque mixto, 3: bosque de coníferas, 4: bosques de alisos y galería. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Species	Variabes	Parameter β	SE	Wald χ^2	df	p	Odd ratio	Model χ^2	df	Intercept	Concordance (%)
Jay	Distance to edge	1.141	0.439	6.75	1	0.009	3.131	9.05**	1	-0.330	68.9
Buzzard	Macrohabitat			14.13	4	0.007		16.61**	4	1.099	68.0
	Macrohabitat 1	-1.386	0.528	6.88	1	0.009	0.250				
	Macrohabitat 2	-0.251	0.781	0.10	1	0.748	0.778				
	Macrohabitat 3	-2.603	0.863	9.10	1	0.003	0.074				
	Macrohabitat 4	-1.386	0.652	4.52	1	0.033	0.250				
White-tailed eagle	Macrohabitat			11.83	4	0.019		13.56**	4	0.405	68.0
	Macrohabitat 1	-1.153	0.518	4.96	1	0.026	0.316				
	Macrohabitat 2	-1.792	0.854	4.40	1	0.036	0.167				
	Macrohabitat 3	-0.965	0.705	1.87	1	0.171	0.381				
	Macrohabitat 4	-2.197	0.829	7.02	1	0.008	0.111				
Pine marten	Macrohabitat			20.48	4	0.000		48.89***	4	-3.663	78.6
	Macrohabitat 1	4.099	1.084	14.30	1	0.000	60.252				
	Macrohabitat 2	4.511	1.225	13.55	1	0.000	90.968				
	Macrohabitat 3	5.167	1.279	16.32	1	0.000	175.438				
	Macrohabitat 4	3.075	1.156	7.08	1	0.008	21.659				
Wolf	Distance to water bodies	0.979	0.306	10.27	1	0.001	2.663	11.92**	1	-1.089	70.6
Stray dog	Distance to village	-1.372	0.348	15.58	1	0.000	0.254	33.03***	1	1.344	82.5

Tabla 28. Valores medios (\pm SE) de las variables indicativas de los atributos locales de los lugares en que se localizaron los cadáveres (N = 103) en relación a la presencia/ausencia de una determinada especie de carroñero. Mann-Whitney U-test para comparaciones: ns no-significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Local atributos	Scavenger species														
	Raven			Jay			Buzzard			White-tailed eagle			Great tit		
	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>
N trees	21.5 (\pm 5.6)	12.7 (\pm 1.3)	ns	9.2 (\pm 1.7)	16.8 (\pm 1.8)	**	17.6 (\pm 2.2)	9.8 (\pm 1.5)	**	16.5 (\pm 1.7)	8.4 (\pm 1.8)	**	12.1 (\pm 1.5)	17.6 (\pm 2.7)	ns
DBH (cm)	18.0 (\pm 4.1)	13.9 (\pm 1.2)	ns	10.5 (\pm 1.7)	17.4 (\pm 1.5)	**	17.7 (\pm 1.6)	11.3 (\pm 1.6)	*	15.8 (\pm 1.3)	11.7 (\pm 2.1)	ns	13.1 (\pm 1.3)	18.1 (\pm 2.4)	ns
Canopy cover (%)	33.7 (\pm 17.2)	21.4 (\pm 3.1)	ns	17.7 (\pm 4.6)	25.9 (\pm 4.0)	**	33.5 (\pm 5.3)	12.9 (\pm 3.1)	**	28.4 (\pm 4.4)	12.6 (\pm 3.3)	**	22.3 (\pm 3.6)	21.2 (\pm 5.8)	ns
Shrub cover (%)	49.7 (\pm 10.6)	18.4 (\pm 2.4)	**	16.7 (\pm 4.0)	23.3 (\pm 3.0)	**	27.7 (\pm 4.3)	14.1 (\pm 2.6)	**	27.0 (\pm 3.4)	9.90 (\pm 2.8)	***	19.6 (\pm 2.9)	22.5 (\pm 4.1)	ns
Coniferous shrubs (%)	23.7 (\pm 16.2)	12.9 (\pm 2.7)	ns	8.5 (\pm 2.7)	17.9 (\pm 4.3)	ns	22.3 (\pm 5.0)	6.5 (\pm 2.3)	**	15.9 (\pm 3.6)	10.0 (\pm 4.0)	*	15.1 (\pm 3.1)	7.8 (\pm 4.5)	ns
Distance to tree (m)	3.9 (\pm 2.0)	23.2 (\pm 5.1)	ns	20.6 (\pm 2.9)	23.3 (\pm 8.7)	**	10.1 (\pm 2.7)	31.8 (\pm 8.3)	**	22.5 (\pm 7.8)	21.4 (\pm 3.2)	ns	21.0 (\pm 3.9)	25.8 (\pm 18.0)	ns

Continúa en la página siguiente

Tabla 28.- continuación

Local attributes	Scavenger species																	
	Fox			Raccoon dog			Pine marten			Wild boar			Wolf			Stray dog		
	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>	absent	present	<i>p</i>
N trees	16.1 (± 3.4)	12.8 (± 1.4)	ns	12.1 (± 2.3)	14.1 (± 1.6)	ns	10.2 (± 1.8)	18.3 (± 1.5)	***	11.6 (± 1.8)	14.9 (± 1.9)	ns	11.4 (± 2.2)	10.4 (± 2.0)	ns	15.3 (± 1.5)	6.0 (± 1.8)	**
DBH (cm)	14.4 (± 2.5)	14.1 (± 1.3)	ns	11.6 (± 1.7)	15.9 (± 1.5)	ns	9.1 (± 1.4)	22.5 (± 1.3)	***	13.5 (± 1.9)	14.8 (± 1.5)	ns	13.0 (± 2.3)	11.3 (± 2.0)	ns	15.8 (± 1.3)	8.6 (± 2.4)	*
Canopy cover (%)	26.8 (± 8.5)	21.3 (± 3.3)	ns	14.5 (± 4.5)	27.1 (± 4.0)	*	16.5 (± 4.0)	31.3 (± 4.5)	***	20.9 (± 4.3)	23.3 (± 4.4)	ns	19.3 (± 5.5)	23.0 (± 5.4)	ns	25.3 (± 3.6)	10.9 (± 4.9)	*
Shrub cover (%)	42.1 (± 8.5)	16.5 (± 2.3)	**	12.7 (± 3.2)	25.2 (± 3.4)	**	15.7 (± 3.2)	27.6 (± 3.5)	***	19.5 (± 3.9)	20.9 (± 3.1)	ns	15.5 (± 3.8)	16.2 (± 3.7)	ns	22.0 (± 2.8)	13.9 (± 4.8)	*
Coniferous shrubs (%)	14.0 (± 4.8)	13.4 (± 3.0)	ns	15.6 (± 4.7)	12.2 (± 3.1)	ns	6.2 (± 2.2)	25.6 (± 5.6)	***	10.4 (± 3.1)	16.6 (± 4.3)	ns	6.6 (± 3.4)	10.8 (± 4.3)	ns	16.7 (± 3.3)	2.4 (± 2.2)	*
Distance to tree (m)	7.1 (± 1.8)	24.6 (± 5.6)	ns	26.2 (± 6.8)	19.3 (± 6.7)	*	33.0 (± 7.5)	4.1 (± 1.0)	***	24.6 (± 5.8)	19.5 (± 7.8)	ns	39.3 (± 14.1)	20.1 (± 3.5)	ns	14.4 (± 3.5)	48.9 (± 17.2)	**

Tabla 29. Síntesis de los modelos de regression logística que predicen la probabilidad de encontrar una determinada especie de carroñero visitando un cadáver en relación a variables relacionadas con atributos locales de la localización del cadáver. No se han incluido las especies con relaciones no significativas. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Species	Variables	Parameter β	SE	Wald χ^2	df	p	Odd ratio	Model χ^2	df	Intercept	Concordance (%)
Jay	N trees	0.048	0.017	7.79	1	0.005	1.049	8.85**	1	-0.472	68.0
Buzzard	Canopy cover (%)	-0.22	0.008	8.23	1	0.004	0.979	17.13***	2	1.099	69.9
	Shrub cover (%)	-0.020	0.009	4.92	1	0.027	0.980				
White-tailed eagle	N trees	-0.030	0.011	7.04	1	0.008	0.970	19.46***	2	0.637	69.9
	Shrub cover (%)	-0.041	0.019	4.98	1	0.026	0.959				
Fox	Shrub cover (%)	-0.034	0.010	10.61	1	0.001	0.967	11.38**	1	2.698	85.4
Raccoon dog	Shrub cover (%)	0.024	0.010	5.64	1	0.018	1.024	6.85**	1	-0.023	63.1
Pine marten	Mean DBH (cm)	0.125	0.029	18.39	1	0.000	1.133	41.22***	2	-2.865	78.6
	Coniferous shrubs (%)	0.021	0.010	4.48	1	0.034	1.021				

Tabla 30. Biomasa de los cadáveres de cada clase de edad/sexo de las distintas especies de ungulados (para una masa determinada). La biomasa no comestible incluye el contenido estomacal y los huesos; los calculos se basan en los pesos de restos de cadáveres totalmente consumidos y en estimas del peso fresco del contenido estomacal.

Species	Class	Mean body mass (kg)	Non-edible biomass (kg)	Fraction of edible biomass (%)
Red deer	male	170	35.5	79
	female	110	27.5	75
	young	63	14.5	77
Roe deer	all classes	22	3.5	84
Moose	all classes	275	52.0	81
Wild boar	adult	80	15.5	81
	young	15	3.0	80
Bison	all classes	400	85.0	79

Tabla 31. Tiempo medio de consumo (días), peso inicial del cadáver (kg), biomasa media disponible a los carroñeros (kg) y tasa media de consumo del cadáver (kg/días) para cadáveres de distintos tipos, especies, y clases de edad/sexo. La biomasa disponible a los carroñeros corresponde al peso inicial del cadáver, justo tras la muerte/exposición o tras ser encontrado (en el caso de las presas de grandes predadores), menos el peso de los huesos totalmente consumidos y el contenido estomacal, corregido para las partes no comestibles transportadas a otro lugar por los carroñeros. N_1 = número de cadáveres usados para estimar el tiempo de consumo y la biomasa del cadáver; N_2 = número de cadáveres usados para estimar la biomasa disponible a los carroñeros y la tasa de consumo de los cadáveres; excluye las presas de predadores totalmente consumidas en el momento de ser localizadas por el observador. Desviación estándar entre paréntesis. Especies: *C.e.*- *Cervus elaphus*; *C.c.*- *Capreolus capreolus*; *A.a.*- *Alces alces*; *S.s.*- *Sus scrofa*; *B.b.*- *Bison bonasus*.

Carcass type	Species	Class	N_1	Mean consumption time (days)	Mean initial carcass weight (kg)	Mean biomass available to scavengers (kg)	Mean rate of carcass consumption (kg/day)	N_2
Wolf kills	<i>C.e.</i>	young	21	7 (5)	19 (13)	11 (10)	3.4 (4.3)	21
		female	18	13 (12)	50 (37)	41 (28)	4.2 (3.4)	15
		male	23	30 (24)	67 (50)	51 (44)	2.1 (2.0)	21
	<i>A.a.</i>		2	25 (18)	110 (1)	83 (8)	4.4 (2.9)	2
	<i>S.s.</i>	young	3	1 (0)	0 (0)	0 (0)	0.1 (0)	3
		adult	2	5 (4)	28 (34)	37	4.7 (0)	1
Lynx kills	<i>C.c.</i>		6	10 (6)	13 (8)	11 (8)	1.5 (1.2)	5
	<i>C.e.</i>		4	10 (6)	48 (14)	29 (8)	3.5 (1.3)	3
Harvested and others	<i>C.c.</i>		1	16	22	21	1.3	1
	<i>C.e.</i>	young	2	37 (23)	71 (11)	55 (9)	1.7 (0.8)	2
		adult	6	51 (37)	113 (21)	84 (13)	3.1 (3.5)	6
	<i>S.s.</i>	young	10	29 (20)	26 (13)	22 (11)	1.4 (1.3)	10
		adult	12	57 (39)	57 (24)	46 (20)	1.0 (0.7)	12
	<i>B.b.</i>		9	107 (45)	408 (109)	332 (86)	4.1 (2.9)	9
Dead	<i>C.e.</i>	adult	2	50 (11)	159 (16)	128 (18)	2.7 (1.0)	2
	<i>S.s.</i>	young	12	45 (16)	17 (8)	14 (7)	0.3 (0.2)	12
		adult	4	64 (29)	63 (21)	50 (17)	1.0 (0.9)	4
	<i>B.b.</i>		7	95 (64)	418 (153)	316 (114)	4.2 (2.1)	7
Ungulate entrails	<i>C.c.</i> , <i>C.e</i> & <i>S.s.</i>		22	5 (6)	17 (10)	10 (6)	3.1 (2.0)	21
	<i>B.b.</i>		5	4 (1)	288 (66)	128 (27)	37.1 (13.9)	4
Carnivores			18	27 (23)	12 (11)	10 (9)	0.5 (0.3)	18

Tabla 32. Modelos obtenidos en la regresión múltiple de los efectos de la actividad carroñera total (SA), la frecuencia de carroñeo del lobo (WS) y el índice de cuervos (RI) en los cadáveres de ungulados (N = 136) en la tasa media de consumo de los cadáveres (RCC) (kg/día) por parte de los carroñeros (transformada logarítmicamente). K = número de parámetros estimados, R_{adj}^2 = coeficiente ajustado de regresión lineal o múltiple para cada modelo, AIC = Criterio de información de Aikake, ω_i = Peso del valor de Akaike, para la selección del mejor modelo. Cada modelo de regresión fue significativo $p < 0.01$.

Model	K	R_{adj}^2	p	AIC	ω_i
RCC = f (WS, SA, RI)	4	0.25	0.00001	239.02	0.573
RCC = f (SA, WS)	3	0.23	0.00001	240.04	0.345
RCC = f (WS, RI)	3	0.22	0.00001	243.10	0.075
RCC = f (WS)	2	0.18	0.00001	247.69	0.008
RCC = f (SA, RI)	3	0.08	0.002	264.82	0
RCC = f (SA)	2	0.06	0.003	266.64	0
RCC = f (RI)	2	0.05	0.006	268.54	0

Tabla 33. Resultados del análisis de supervivencia del cadáver (Kaplan-Meier product-limit), indicando el tiempo mediano requerido por cada especie de carroñero para descubrir una proporción determinada de cadáveres de ungulados (percentiles). Sólo se incluyeron cadáveres recientes (localizados en los 3 días posteriores a su muerte/exposición); se excluyeron las vísceras de ungulados y los cadáveres de no ungulados. La muestra de cadáveres para cada especie incluye solo aquellos cadáveres que fueron visitados por la especie al menos una vez (no se incluyen datos censurados). Día 0 = día de la muerte/exposición. Las especies aparecen ordenadas según su eficiencia de carroñeo.

Scavenger species	N fresh ungulate carcasses	Time required to find a given proportion of the ungulate carcasses (days)		
		25% carcasses	50% carcasses	75% carcasses
Raven	88	0.0	1.0	2.0
Jay	46	1.0	2.0	2.0
White-tailed eagle	39	1.0	2.0	4.25
Fox	84	1.0	2.0	6.0
Buzzard	47	1.0	2.5	9.25
Great tit	20	1.0	3.0	9.0
Stray dog	13	2.0	3.5	12.25
Raccoon dog	53	2.0	5.0	9.75
Wild boar	43	2.0	5.0	18.0
Pine marten	37	3.0	5.0	14.0
Wolf	20	10.0	17.0	30.0
Any scavenger	99	0.0	1.0	2.0

Tabla 34. Porcentaje de cadáveres de ungulados (\pm SE) descubiertos por un carroñero determinado en un periodo de tiempo dado (días). Explicaciones como en la Tabla 33.

Scavenger species	N carcasses	Cumulative percentage of carcasses scavenged						
		day 0	day 1	day 2	day 3	day 4	day 5	days 6-10
Raven	88	26 \pm 5	63 \pm 5	84 \pm 4	92 \pm 3	94 \pm 3	94 \pm 3	98 \pm 2
Jay	46	11 \pm 5	33 \pm 7	54 \pm 7	63 \pm 7	72 \pm 7	78 \pm 6	83 \pm 6
White-tailed eagle	39	5 \pm 4	39 \pm 8	51 \pm 8	64 \pm 7	74 \pm 7	80 \pm 7	100 \pm 0
Fox	84	13 \pm 4	31 \pm 5	50 \pm 6	58 \pm 5	66 \pm 5	73 \pm 5	89 \pm 3
Buzzard	47	15 \pm 5	28 \pm 7	49 \pm 7	57 \pm 7	66 \pm 7	68 \pm 7	77 \pm 6
Great tit	20	5 \pm 5	25 \pm 10	40 \pm 11	55 \pm 11	55 \pm 11	60 \pm 11	75 \pm 10
Stray dog	13	8 \pm 7	8 \pm 7	31 \pm 13	46 \pm 14	54 \pm 14	54 \pm 14	69 \pm 13
Raccoon dog	53	4 \pm 3	17 \pm 5	30 \pm 6	38 \pm 7	42 \pm 7	53 \pm 7	77 \pm 6
Wild boar	43	7 \pm 4	16 \pm 6	28 \pm 7	40 \pm 8	47 \pm 8	51 \pm 8	63 \pm 7
Pine marten	37	5 \pm 4	5 \pm 4	22 \pm 7	30 \pm 8	46 \pm 8	51 \pm 8	68 \pm 8
Wolf	20	0 \pm 0	5 \pm 5	5 \pm 5	5 \pm 5	5 \pm 5	15 \pm 8	30 \pm 10
Any scavenger	99	28 \pm 5	63 \pm 5	86 \pm 4	96 \pm 2	98 \pm 2	99 \pm 1	100 \pm 0

Tabla 35. Patrones de uso diario de los cadáveres por parte de las principales especies carroñeras, registradas durante las observaciones directas. El índice de presencia en el cadáver se indica a través de la frecuencia diaria de carroñeo, expresada como la proporción de escaneados con una especie determinada presente(%). La proporción relativa de tiempo dedicado por los carroñeros a la alimentación (%), el número medio de individuos de cada especie observados (\pm SD) juntos en el cadáver, y el número medio de visitas realizadas al cadáver al día aparecen indicados. N = 11260 escaneados.

Scavenger species	Daily scavenging frequency (%) (N scans present x 100/ total N scans)	Proportion of time feeding (%) (N scans feeding x 100/ N scans present)	Mean (\pm SD) N individuals present together	Mean N visits per day
Raven	12.2	70	4.2 (4.82)	35.3
Buzzard	3.3	84	1.1 (0.34)	2.3
Goshawk	3.0	48	1 (0)	0.5
Jay	2.7	89	1.8 (1.51)	5.8
White-tailed eagle	1.3	70	1.1 (0.27)	0.7
Pine marten	1.3	76	1 (0)	0.9
Tits	0.4	93	1.3 (0.75)	1.6
Fox	0.3	18	1 (0)	0.6

Tabla 36. Número de agresiones observadas entre las aves carroñeras en los cadáveres (N = 1139). La direccionalidad de las agresiones (entre paréntesis) se expresa como porcentaje de ataques iniciados por el agresor hacia otra especie. Se calculó un índice de agresividad intra e interespecífica dividiendo en número de agresiones hacia conoespecíficos y hacia individuos de otras especies, respectivamente, entre el total de agresiones.

RECEIVER	AGGRESSOR				
	Jay	Raven	Buzzard	Goshawk	White-tailed eagle
Tit	2 (9%)	1 (0%)	-	-	-
Jay	20 (91%)	-	-	-	-
Raven	-	975 (94%)	49 (89%)	-	18 (90%)
Buzzard	-	41 (4%)	5 (9%)	-	-
Goshawk	-	2 (0%)	1 (2%)	1 (100%)	-
White-tailed eagle	-	22 (2%)	-	-	2 (10%)
N observations	22 (100%)	1041 (100%)	55 (100%)	1 (100%)	20 (100%)
Index of interspecific aggressiveness	0.09	0.06	0.91	-	0.90
Index of intraspecific aggressiveness	0.91	0.94	0.09	-	0.10

Tabla 37. Desplazamiento pasivo entre las especies de carroñeros en los cadáveres (N = 161), expresadas como respuestas de una especie dada ante la aproximación (A) o el alejamiento (L) de otra especie del cadáver. Cada casilla indica el número total de registros (datos obtenidos de las observaciones y el control de cadáveres agrupados).

STIMULI		RESPONSE											
		Tit		Jay		Raven		Buzzard		Goshawk		Pine marten	
		A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L
Magpie	A												
	L	1											
Jay	A		6										
	L	11											
Raven	A		5		21								
	L	13		29			2						
Buzzard	A				3		4			2			
	L	3		4		2							
Goshawk	A				1		1		2				
	L					1		1					
W-tailed eagle	A				2		10		2		1		
	L	4		7		8	2						
Pine marten	A												
	L							1					
Fox	A				1		1		1				3
	L			1									
Stray dog	A						2						
	L			1		1							
Wolf	A						1		1				
	L					2		2					

Tabla 38. Estimación de la biomasa cruda consumida anualmente por los carroñeros por unidad de superficie (tras excluir las partes no comestibles). La densidad de cadáveres (cadáveres/km²) se tomó de la Tabla 11. Los cálculos se basan en: ¹Tabla 31, ²Jędrzejewski et al. 2000, ³Jędrzejewski et al. 2002, ⁴Okarma et al. 1997, ⁵Okarma et al. 1995, ⁶Tabla 30, ⁷Tabla 9, ⁸Datos de la Administración Forestal sobre la estructura de edad/sexo de las cuotas de caza, ⁹Tabla 12 y ¹⁰datos propios sobre la estructura de edades de jabalíes muertos.

	Red deer	Roe deer	Moose	Wild boar	Bison	All ungulates
SUPPLY OF CARCASSES (Ncarcasses/100 km²)						
Wolf kills	69	3	3	4	-	92
Lynx kills	4	19	-	-	-	13
Dead from disease/starvation	4	3	1	32	2	40
Harvested	6	-	-	31	2	38
BIOMASS ACTUALLY CONSUMED BY SCAVENGERS PER UNGULATE CARCASS (kg)						
Wolf kills	27 ^{1,2}	2 ⁴	83 ¹	12 ^{1,2}	-	23 ³
Lynx kills	29 ¹	11 ¹	-	-	-	16 ⁴
Dead from disease/starvation	84 ^{1,5,6}	19 ⁶	223 ⁶	24 ^{1,10}	316 ¹	119 ⁷
Harvested	81 ^{1,8}	21 ¹	-	32 ^{1,8}	332 ¹	63 ⁹
UNGULATE BIOMASS CONSUMED BY SCAVENGERS PER YEAR (kg/100 km²)						
Wolf kills	1863	5	249	48	-	2165
Lynx kills	116	209	-	-	-	325
Dead from disease/starvation	336	57	223	768	632	2016
Harvested	486	-	-	992	664	2142
TOTAL	2801	271	472	1808	1296	6648

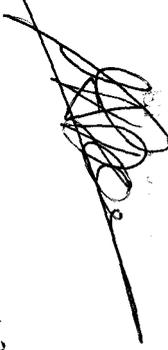
Tabla 39. Índice de disponibilidad de carroña obtenidos de otros estudios en bosques de latitudes septentrionales (Yellowstone y BPB), la sabana africana y ecosistemas transformados.

Study	Location	Index of carrion availability		Species	Period
		N carcasses	Biomass (kg)		
Houston 1978	Yellowstone	0.7-1.2 /km ²	69-104 kg/km ²	Red deer	Cold season
Gese et al. 1996a	“	-	13-63 kg/km ²	All ungulates	Cold season
Green et al. 1997	“	0.2-0.3/km walked	-	All ungulates	Cold season
Wilmers et al. 2003a	“	-	9 kg/ km ² (wolf) 22 kg/ km ² (hunters)	Red deer (wolf and hunter kills)	Cold season
Houston 1979	Serengeti	1/day every 33 km ²	-	All ungulates	Wet season (plains)
		1/day every 412 km ²	-		Wet season (woodlands)
		1/day every 300 km ²	-		Dry season (woodlands)
Brown & Watson 1964	Scottish Highlands	4/ km ²	264 kg/ km ²	Sheep and red deer	Annual
Newton et al. 1982	Pastoral land (Wales)	5 sheep and 45 lamb/ km ²	190 kg/ km ²	Sheep	Annual
Watson et al. 1992b	Scottish Highlands	-	1.8 kg/km walked	Sheep and red deer	Cold season
Donázar 1992	Spanish dumps	-	13 kg/day	Livestock	Annual
Butler & du Toit 2002	Rural Zimbabwe	6/ km ²	696 kg/ km ²	Domestic and wild ungulates	Annual
Read & Wilson 2004	South Australia	-	7 kg/ km ²	Kangaroo offcuts	Annual
This study	BPF	1.8 / km ² 0.5 /10 km walked 1/day every 200 km ²	89 kg/ km ²	All ungulates	Annual

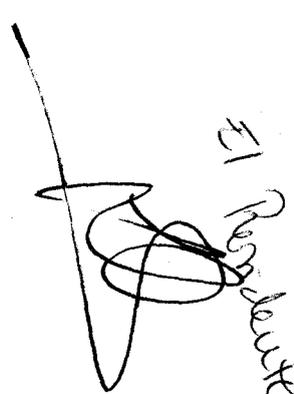
Tabla 40. Cambios estacionales en la biomasa de los principales recursos tróficos disponibles y biomasa total consumida por la comunidad de predadores carroñeros en el Bosque de Białowieża. Los datos sobre disponibilidad de carroña de ungulado provienen de este estudio (carroña disponible de la Tabla 11; ver capítulo 6.1.1 para la estructura estacional del suministro de cadáveres de ungulados; carroña realmente consumida de la Tabla 38); datos de otros recursos tróficos modificados de Jędrzejewska & Jędrzejewski (1998).

Group of prey	Standing crop of biomass (kg/km ²)				Annual biomass removed (kg/km ²)
	Spring	Summer	Autumn	Winter	Whole year
Forest rodents	27	90	167	40	180
Shrews	6	26	10	8	60
Amphibians	130	130	260	0	71
Birds	47	114	47	12	72
Ungulate carrion	21	5	16	47	75

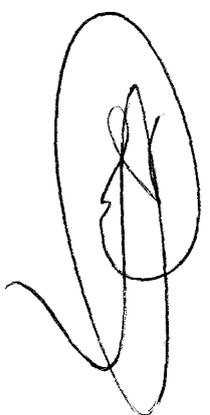
SE NUNCA SEUVA FUNDARER
PAPEL DE LA NEOLITARIA EN LA COMUNIDAD
DE PEDAGOGOS DE BAVE PURGENDO DE
ALABIAZAR (POLONIA) GRESAVERNE "CIN LAUDE"
PR UNANIMIDAD (5 VOTOS)
EN SU OBTENCION



El Presidente,



EN SU OBTENCION



Paul
Kline

