



En la portada, arriba, un equipo formidable transita por un camino del occidente de Asturias (foto: D Ramos), y abajo, dos lobos adultos se desplazan al amanecer por el borde de un acebal, León (foto: AFG).

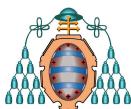
En la contraportada, un aspecto del ambiente áspero y salvaje que habitan ambas especies en el occidente de la Cordillera Cantábrica (foto: AFG).



Alberto Fernández Gil

Oviedo 2013

COMPORTAMIENTO Y CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS EN AMBIENTES HUMANIZADOS.  
OSOS Y LOBOS EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA



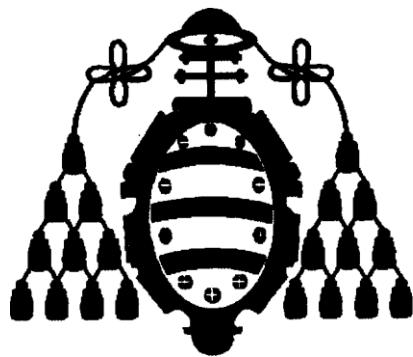
UNIVERSIDAD DE OVIEDO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
DE ORGANISMOS Y SISTEMAS

## COMPORTAMIENTO Y CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS EN AMBIENTES HUMANIZADOS. OSOS Y LOBOS EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA

Tesis Doctoral



Alberto Fernández Gil  
Oviedo 2013



UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas

Programa de Doctorado: “Biología aplicada a la sostenibilidad de recursos naturales”  
(Mención de calidad)

**“Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes  
humanizados. Osos y lobos en la Cordillera Cantábrica”**

*“Behavior and conservation of large carnivores in human-dominated  
landscapes. Brown bears and wolves in the Cantabrian Mountains”*

**TESIS DOCTORAL**

Alberto Fernández Gil

Oviedo 2013





UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Vicerrectorado  
de Internacionalización y PostgradoCENTRO INTERNACIONAL  
DE POSTGRADO  
CAMPUS DE EXCELENCIA  
INTERNACIONAL

## AUTORIZACIÓN PARA LA PRESENTACIÓN DE TESIS DOCTORAL

Año Académico: 2012/2013

## 1.- Datos personales del autor de la Tesis

Apellidos: FERNANDEZ GIL	Nombre: ALBERTO
DNI/Pasaporte/NIE: .....	Correo electrónico: albertofg@ebd.csic.es

## 2.- Datos académicos

Programa de Doctorado cursado:

Biología aplicada a la sostenibilidad de recursos naturales (Mención de Calidad)

Órgano responsable:

BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS

Departamento/Instituto en el que presenta la Tesis Doctoral:

BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS

## Título definitivo de la Tesis

Español: Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados. Osos y lobos en la Cordillera Cantábrica.	Inglés: Behavior and conservation of large carnivores in human-dominated landscapes. Brown bears and wolves in the Cantabrian Mountains.
Rama de conocimiento: CIENCIAS	

## 3.- Autorización del Director/es y Tutor de la Tesis

D.: QUEVEDO DE ANTA, MARIO	DNI/Pasaporte/NIE: .....
Departamento/Instituto/Institución: BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS	
D.: NAVES CIENFUEGOS, JAVIER	DNI/Pasaporte/NIE: .....
Departamento/Instituto/Institución: ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA-CO	

Autoriza la presentación de la tesis doctoral en cumplimiento de lo establecido en el Art.29.1 del Reglamento de los Estudios de Doctorado, aprobado por el Consejo de Gobierno, en su sesión del día 21 de julio de 2011 (BOPA del 25 de agosto de 2011)

Oviedo, 11 de Febrero de 2013

Dirctor/es de la Tesis

Fdo.: Mario Quevedo de Anta

Fdo.: Javier Naves Cienfuegos

SR. DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS





UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Vicerrectorado  
de Internacionalización y PostgradoCENTRO INTERNACIONAL  
DE POSTGRADO  
CAMPUS DE EXCELENCIA  
INTERNACIONAL

## RESOLUCIÓN DE PRESENTACIÓN DE TESIS DOCTORAL

Año Académico: 2012/2013

<b>1.- Datos personales del autor de la Tesis</b>		
Apellidos: FERNANDEZ GIL	Nombre: ALBERTO	
DNI/Pasaporte/NIE:	Teléfono:	Correo electrónico: albertofg@ebd.csis.es

<b>2.- Datos académicos</b>	
Programa de Doctorado cursado: Biología aplicada a la sostenibilidad de recursos naturales (Mención de Calidad)	
Órgano responsable: BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS	
Departamento/Instituto en el que presenta la Tesis Doctoral: BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS	
<b>Título definitivo de la Tesis</b>	
Español: Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados. Osos y lobos en la Cordillera Cantábrica.	Inglés: Behavior and conservation of large carnivores in human-dominated landscapes. Brown bears and wolves in the Cantabrian Mountains.
Rama de conocimiento: CIENCIAS	
Señale si procede:	
<input type="checkbox"/> Mención Internacional	
<input type="checkbox"/> Idioma de presentación de la Tesis distinto al español	
<input type="checkbox"/> Presentación como compendio de publicaciones	

<b>3.-Autorización del Presidente/a de la Comisión Académica / Director/a del Departamento</b>	
D.: JOSÉ MANUEL RICO ORDÁS	
Departamento: BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS	

**Resolución**

El Departamento BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS en su reunión de fecha 14 de Febrero de 2013, acordó la presentación de la tesis doctoral a la Comisión de Doctorado, previa comprobación de que la tesis presentada y la documentación que la acompaña cumplen con la normativa vigente, según lo establecido en el Art.29.5 del Reglamento de los Estudios de Doctorado, aprobado por el Consejo de Gobierno, en su sesión del día 21 de julio de 2011 (BOPA del 25 de agosto de 2011)

Además, informa:

Favorable      Desfavorable

- |                                                 |                          |                          |
|-------------------------------------------------|--------------------------|--------------------------|
| Mención Internacional                           | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> |
| Idioma                                          | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> |
| Presentación como<br>compendio de publicaciones | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> |



UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Vicerrectorado  
de Internacionalización y Postgrado



CENTRO INTERNACIONAL  
DE POSTGRADO  
CAMPUS DE EXCELENCIA  
INTERNACIONAL

## Justificación

FOR-MAT-VOA-012

Oviedo, 14 de Febrero de 2013

Director de Departamento BIOLOGIA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS  
  
Fdo.: JOSE MANUEL RICO ORDÁS

Contra la presente resolución podrá interponer recurso de alzada ante el Excmo. Sr. Rector Magfco. de esta Universidad en el plazo de un mes a contar desde el siguiente a la recepción de la presente resolución, de acuerdo con lo previsto en el artículo 114 de la Ley 30/92, de 26 de noviembre, del Régimen Jurídico de las Administraciones Públicas y Procedimiento Administrativo Común (B.O.E. de 27 de noviembre), modificada por la Ley 4/1999, de 13 de enero (B.O.E. de 14 de enero)

SRA. PRESIDENTA DEL CENTRO INTERNACIONAL DE POSTGRADO



## RESUMEN DEL CONTENIDO DE TESIS DOCTORAL

### 1.- Título de la Tesis

Español: Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados. Osos y lobos en la Cordillera Cantábrica.	Inglés: Behavior and conservation of large carnivores in human-dominated landscapes. Brown bears and wolves in the Cantabrian Mountains.
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

### 2.- Autor

Nombre: ALBERTO FERNANDEZ GIL

Programa de Doctorado: Biología aplicada a la sostenibilidad de recursos naturales (Mención de Calidad)

Órgano responsable: BIOLOGÍA DE ORGANISMOS Y SISTEMAS

### RESUMEN (en español)

Los grandes carnívoros tienen efectos notables en la estructura de las comunidades por su condición de especies clave. Al tiempo, como predadores apicales tienen una capacidad limitada de compensar altas tasas de mortalidad, lo que resulta en vulnerabilidad crónica en áreas humanizadas. Osos pardos *Ursus arctos* y lobos *Canis lupus* ocupan en la Cordillera Cantábrica un gradiente de paisajes humanizados y naturales. En un contexto de biología de conservación y mediante el estudio del comportamiento y la historia natural, los objetivos fueron: 1) describir sistemas de celo y estrategias reproductivas de los osos cantábricos; 2) desarrollar métodos para estimar abundancia y monitorizar las poblaciones de osos y lobos; 3) describir los hábitos tróficos de los osos y analizar cambios a lo largo del tiempo; y 4) analizar situaciones de conflicto por daños en ambas especies y los efectos de la gestión en su conservación.

Los osos en celo ( $N = 23$  episodios) utilizaron hábitats peculiares y usaron áreas concretas de forma recurrente a lo largo de los años, con frecuentes episodios de celos múltiples. A su vez, clasificamos nueve casos de muerte de crías como infanticidios sexuales. Las concentraciones en áreas recurrentes parecen relacionadas con la intención de confundir paternidades para evitar infanticidios sexuales. Además, los patrones de celo y la frecuencia de infanticidios condicionan los métodos para estimar abundancia y pueden confundir índices de monitoreo. Con un muestreo sistemático por observación directa exploramos factores que pudieran afectar a la detección de osos. Se obtuvieron índices de presencia: 14 positivos (con osos vistos) cada 100 intentos; y de abundancia: 19 osos no dependientes cada 100 intentos. Estos índices permiten evaluar tendencias: sería necesario un esfuerzo de 50 intentos de observación por año para detectar un declive del 20% en 10 años. El método es aplicable a otras poblaciones de osos y de grandes mamíferos que viven en ambientes montañosos. Analizamos 239 observaciones estivales de lobos en lugares de reunión (meseta del Duero) y 184 registros de grupos en invierno (Cordillera Cantábrica) para explorar efectos de factores sobre el número de ejemplares detectados. Encontramos efecto de esfuerzo de muestreo en verano. Sin embargo, no encontramos efectos de esfuerzo, método o cobertura de nieve en invierno, estimando un declive del 30% en el tamaño medio de grupo: 4,4 ejemplares en Noviembre a 3,1 en Abril. Se precisan 15 registros/invierno para detectar un cambio del 30% en 10 años con una potencia del 90%. Analizamos 1500 heces de osos (1974-2004) y encontramos diferencias entre zonas y cambios en el tiempo en el uso de ciertos alimentos, señalados por incrementos en los coeficientes de variación. Durante el periodo de hiperfagia encontramos una relación positiva de índices climáticos con el uso de alimentos de tipo meridional y negativa con los de tipo boreal y



templado, lo que indica efecto de factores globales. Hubo diferencias entre zonas y en el tiempo en algunos tipos de alimento relacionadas con factores locales (ganado). Los alimentos de tipo boreal y templado mostraron declives en uso y se vieron más afectados por factores locales que los de tipo meridional. Encontramos efectos de factores demográficos y ecológicos en el nivel de daños de osos en Asturias y demográficos en el caso de los lobos: más lobos muertos en controles supusieron más daños. El reflejo en los medios fue desproporcionado entre especies y en la misma especie entre zonas. Las noticias tuvieron un fuerte efecto en el número de lobos muertos en controles. La gestión no se basó en criterios objetivos y tuvo efectos contrapesados en los daños. En ambientes humanizados, la flexibilidad etológica y ecológica de estas especies y la peculiar interacción con los humanos condicionan su estudio y las medidas de gestión, notablemente de las situaciones de conflicto, con importantes consecuencias en su conservación.

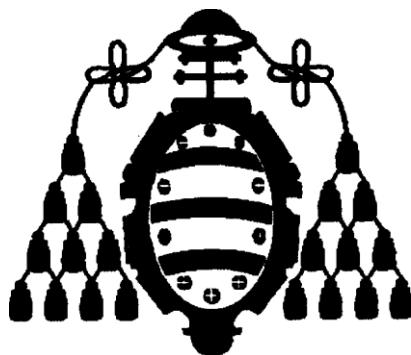
#### RESUMEN (en Inglés)

Large carnivores are often keystone species that largely influence interactions among other species and community structure. Yet as apex predators their populations are chronically vulnerable in human-dominated landscapes because they cannot compensate high mortality rates. Brown bears *Ursus arctos* and wolves *Canis lupus* living in the Cantabrian Mountains range through a continuum of modified to semi-natural habitats. To approach their conservation biology we studied behavior and natural history with the following objectives: 1) describe the mating system and reproductive strategies in brown bears; 2) develop specific methods to monitor bear and wolf abundance; 3) analyze bear trophic behavior and dynamics; 4) analyze conflict scenarios by damages from bears and wolves and discuss management actions for conservation. Mating bears ( $N = 23$  events) used distinct habitats and certain areas were repeatedly used throughout the years, often engaging in mating events with more than two adults at a time. We identified nine events of cub mortality as sexually selected infanticides. Promiscuity and mating areas might be a strategy of females to confound paternity and thus avoid infanticide. Moreover, mating patterns condition the methods to estimate abundance and infanticide rates may bias monitoring indexes. We used systematic surveys by direct observations to explore factors affecting bear detection. We derived an index of bear presence of 14 positive out of 100 attempts, and an index of abundance of 19 non-dependent bears out of 100 attempts. These indices shall allow monitoring abundance: a survey effort of 50 attempts per year would be required to detect a 20% decline over 10 years. The procedure could be used in other bear populations, and also in populations of large mammals living in mountain landscapes. To explore factors affecting estimates of wolf pack size, we analyzed 239 summer observations at rendezvous-sites in the Duero basin, and 184 winter records of packs in the Cantabrian Mountains. We found that survey effort affected summer estimates, whereas effort, survey method or snow cover did not affect winter estimates. In winter, pack size declined 30% through the season, from 4.4 individuals in November to 3.1 in April. Power analyses indicated that 15 records per winter would permit detecting a 30% change in pack size over 10 years. By analyzing 1500 bear scats (period 1974-2000) we found that bears changed their food habits in space and time, the latter indicated by increments in coefficients of variation. During hyperphagia, we found a positive relationship between climatic indices and use of southern type food items, whereas relationship was negative with boreal and temperate types, indicating that global factors (climatic) affected the diet of



bears. Differences in the use of some food items between zones were also related to local factors (e.g. abundance of livestock). Use of boreal and temperate food types showed a decline during the study period and was more affected by local factors than southern food types. Both ecological and demographic factors affected the amount of bear damages to beehives; in the case of wolves, management-related demographic factors affected damages to livestock in a counter-expected manner: more wolves killed in lethal control operations resulted in higher number of damages. Number of news on damages reflected in mass media was not proportional between species, neither within a single species among areas. Media coverage showed a strong correlation to the number of wolves killed in management actions. Lethal control was not based in available objective criteria, and did not result in reduced damages. In human-dominated landscapes, the ecological and behavioral plasticity of bears and wolves and their peculiar relationship with humans, condition their study and complicate their management, especially some conflict-related scenarios, arguably affecting also their conservation.





UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas

Programa de Doctorado: “Biología aplicada a la sostenibilidad de recursos naturales”  
(Mención de calidad)

**“Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes  
humanizados. Osos y lobos en la Cordillera Cantábrica”**

*“Behavior and conservation of large carnivores in human-dominated  
landscapes. Brown bears and wolves in the Cantabrian Mountains”*

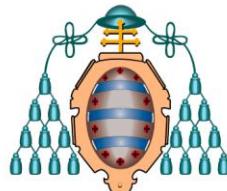
**TESIS DOCTORAL**

Alberto Fernández Gil

Oviedo 2013



La investigación presentada en esta Tesis Doctoral se ha desarrollado en el Departamento de Biología de Organismos y Sistemas de la Universidad de Oviedo, y en el Departamento de Biología de la Conservación de la Estación Biológica de Doñana (Consejo Superior de Investigaciones Científicas)



UNIVERSIDAD DE OVIEDO

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas  
(Universidad de Oviedo)



Departamento de Biología de la Conservación  
(EBD-CSIC)

Una parte de los trabajos presentados en esta Tesis Doctoral se han desarrollado bajo la cobertura de los siguientes Proyectos y Convenios:

- Fremd F+E 0302 UFZ-CSIC
- Plan Nacional de I+D+I BOS2001-2391-CO2-02 (Ministerio de Educación y Ciencia)
- Proyectos de Investigación sobre el Oso Pardo 2004-2007 y 2008-2010 (Estación Biológica de Doñana (CSIC) – Principado de Asturias
- Proyectos del Plan Nacional CGL/BOS2009-07301 y 2012-35931 ambos cofinanciados con fondos FEDER



*[...] those able to see the pageant of evolution can be expected to value its theater, the wilderness, or its outstanding achievement, the grizzly.*

*Only the mountain has lived long enough to listen objectively to the howl of a wolf. Those unable to decipher the hidden meaning know nevertheless that it is there, for it is felt in all wolf country, and distinguishes that country from all other land.*

*ALDO LEOPOLD*

(A Sand County Almanac, 1949)



## ***CONTENIDOS. ÍNDICE***

<b><u>RESUMEN / ABSTRACT</u></b>	<b>2</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>4</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>6</b>
<b><u>INTRODUCCIÓN</u></b>	<b>8</b>
<b>OSOS Y LOBOS: LA IMPORTANCIA DE LOS GRANDES CARNÍVOROS EN LOS ECOSISTEMAS</b>	<b>10</b>
<b>PECULIARIDADES DEL ESTUDIO DE GRANDES CARNÍVOROS EN AMBIENTES HUMANIZADOS</b>	<b>12</b>
<b>LA BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN COMO MARCO DE ESTUDIO</b>	<b>15</b>
<b>HISTORIA NATURAL Y COMPORTAMIENTO COMO HERRAMIENTAS</b>	<b>16</b>
<b><u>OBJETIVOS GENERALES</u></b>	<b>18</b>
<b>COMPORTAMIENTO Y SISTEMAS DE CELO DE GRANDES CARNÍVOROS QUE SOBREVIVEN EN PEQUEÑAS POBLACIONES</b>	<b>20</b>
<b>ABUNDANCIA Y MONITOREO DE POBLACIONES DE GRANDES CARNÍVOROS</b>	<b>22</b>
<b>ECOLOGÍA TRÓFICA DE GRANDES CARNÍVOROS Y SITUACIONES DE CONFLICTO EN AMBIENTES HUMANIZADOS</b>	<b>23</b>
<b><u>ÁREAS DE ESTUDIO, POBLACIONES Y MÉTODOS GENERALES</u></b>	<b>26</b>
<b>LA CORDILLERA CANTÁBRICA Y LA MESETA DEL DUERO</b>	<b>28</b>
<b>POBLACIÓN DE OSOS PARDOS DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA</b>	<b>31</b>
<b>POBLACIÓN DE LOBOS DEL NOROESTE IBÉRICO</b>	<b>32</b>
<b>MÉTODOS GENERALES</b>	<b>34</b>
<b><u>RESULTADOS</u></b>	<b>36</b>
<b><u>CAPÍTULO 1. COMPORTAMIENTO DE CELO DE LOS OSOS PARDOS EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA / MATING BEHAVIOR OF BROWN BEARS IN THE CANTABRIAN MOUNTAINS</u></b>	<b>38</b>
<b><u>CAPÍTULO 2. INFANTICIDIO SEXUAL EN UNA POBLACIÓN AMENAZADA DE OSOS PARDOS / SEXUALLY SELECTED INFANTICIDE IN AN ENDANGERED POPULATION OF BROWN BEARS</u></b>	<b>54</b>
<b><u>CAPÍTULO 3. ABUNDANCIA Y MONITOREO POR OBSERVACIÓN DIRECTA DE UNA POBLACIÓN DE OSOS /ABUNDANCE AND MONITORING OF A BROWN BEAR POPULATION USING DIRECT OBSERVATIONS</u></b>	<b>82</b>

<b>CAPÍTULO 4. EL COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LOS LOBOS CONDICIONA LAS ESTIMAS DE TAMAÑO DE GRUPO / SOCIAL BEHAVIOR OF WOLVES AFFECTS PACK SIZE ESTIMATION</b>	<b>108</b>
<b>CAPÍTULO 5. CAMBIOS A LO LARGO DEL TIEMPO EN LOS HÁBITOS TRÓFICOS DE LOS OSOS CANTÁBRICOS / A LONG-TERM STUDY OF THE FEEDING HABITS OF CANTABRIAN BROWN BEARS</b>	<b>134</b>
<b>CAPÍTULO 6. FACTORES QUE AFECTAN A LOS CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LOS HÁBITOS TRÓFICOS DE LOS OSOS CANTÁBRICOS / FACTORS AFFECTING THE LONG-TERM TRENDS OF BROWN BEAR FOOD HABITS IN THE CANTABRIAN MOUNTAINS</b>	<b>162</b>
<b>CAPÍTULO 7. SITUACIONES DE CONFLICTO EN EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS: LOS DAÑOS DE OSOS Y LOBOS EN ASTURIAS / CONFLICT SCENARIOS IN MANAGEMENT AND CONSERVATION OF LARGE CARNIVORES: DAMAGES BY BROWN BEARS AND WOLVES IN ASTURIAS</b>	<b>188</b>
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>218</b>
LOS GRANDES CARNÍVOROS EN AMBIENTES HUMANIZADOS	220
PLASTICIDAD ETOLÓGICA Y CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS EN AMBIENTES HUMANIZADOS	223
COMPORTAMIENTOS DE CELO Y ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS	225
ABUNDANCIA Y MONITOREO: LA IMPORTANCIA DEL COMPORTAMIENTO Y LA ECOLOGÍA DE LAS POBLACIONES LOCALES	227
PRESENCIA DE GRANDES CARNÍVOROS EN ÁREAS HUMANIZADAS: SITUACIONES DE CONFLICTO	229
COMPORTAMIENTOS SOCIALES: ¿QUÉ SE ESTÁ PERDIENDO?	237
LA CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS EN AMBIENTES HUMANIZADOS: FUNCIONALIDAD Y ÁREAS NATURALES	239
INVESTIGACIÓN, DIVULGACIÓN Y CONSERVACIÓN	242
<b>BIBLIOGRAFÍA GENERAL</b>	<b>246</b>
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>260</b>
<b>EPÍLOGO</b>	<b>266</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>272</b>

## **RESUMEN / ABSTRACT**

---



## Resumen

Los grandes carnívoros tienen efectos notables en la estructura de las comunidades por su condición de especies clave. Al tiempo, como predadores apicales tienen una capacidad limitada de compensar altas tasas de mortalidad, lo que resulta en vulnerabilidad crónica en áreas humanizadas.

Osos pardos *Ursus arctos* y lobos *Canis lupus* ocupan en la Cordillera Cantábrica un gradiente de paisajes humanizados y naturales. En un contexto de biología de conservación y mediante el estudio del comportamiento y la historia natural, los objetivos fueron: 1) describir sistemas de celo y estrategias reproductivas de los osos cantábricos; 2) desarrollar métodos para estimar abundancia y monitorizar las poblaciones de osos y lobos; 3) describir los hábitos tróficos de los osos y analizar cambios a lo largo del tiempo; y 4) analizar situaciones de conflicto por daños en ambas especies y los efectos de la gestión en su conservación.

Los osos en celo ( $N = 23$  episodios) utilizaron hábitats peculiares y usaron áreas concretas de forma recurrente a lo largo de los años, con frecuentes episodios de celos múltiples. A su vez, clasificamos nueve casos de muerte de crías como infanticidios sexuales. Las concentraciones en áreas recurrentes parecen relacionadas con la intención de confundir paternidades para evitar infanticidios sexuales. Además, los patrones de celo y la frecuencia de infanticidios condicionan los métodos para estimar abundancia y pueden confundir índices de monitoreo.

Con un muestreo sistemático por observación directa exploramos factores que pudieran afectar a la detección de osos. Se obtuvieron índices de presencia: 14 positivos (con osos vistos) cada 100 intentos; y de abundancia: 19 osos no dependientes cada 100 intentos. Estos índices permiten evaluar tendencias: sería necesario un esfuerzo de 50 intentos de observación por año para detectar un declive del 20% en 10 años. El método es aplicable a otras poblaciones de osos y de grandes mamíferos que vivan en ambientes montañosos.

Analizamos 239 observaciones estivales de lobos en lugares de reunión (meseta del Duero) y 184 registros de grupos en invierno (Cordillera Cantábrica) para explorar efectos de factores sobre el número de ejemplares detectados. Encontramos efecto de esfuerzo de muestreo en verano. Sin embargo, no encontramos efectos de esfuerzo, método o cobertura de nieve en invierno, estimando un declive del 30% en el tamaño medio de grupo: 4,4 ejemplares en

Noviembre a 3,1 en Abril. Se precisan 15 registros/invierno para detectar un cambio del 30% en 10 años con una potencia del 90%.

Analizamos 1500 heces de osos (1974-2004) y encontramos diferencias entre zonas y cambios en el tiempo en el uso de ciertos alimentos, señalados por incrementos en los coeficientes de variación. Durante el periodo de hiperfagia encontramos una relación positiva de índices climáticos con el uso de alimentos de tipo meridional y negativa con los de tipo boreal y templado, lo que indica efecto de factores globales. Hubo diferencias entre zonas y en el tiempo en algunos tipos de alimento relacionadas con factores locales (ganado). Los alimentos de tipo boreal y templado mostraron declives en uso y se vieron más afectados por factores locales que los de tipo meridional.

Encontramos efectos de factores demográficos y ecológicos en el nivel de daños de osos en Asturias y demográficos en el caso de los lobos: más lobos muertos en controles supusieron más daños. El reflejo en los medios fue desproporcionado entre especies y en la misma especie entre zonas. Las noticias tuvieron un fuerte efecto en el número de lobos muertos en controles. La gestión no se basó en criterios objetivos y tuvo efectos contra-esperados en los daños.

En ambientes humanizados, la flexibilidad etológica y ecológica de estas especies y la peculiar interacción con los humanos condicionan su estudio y las medidas de gestión, notablemente de las situaciones de conflicto, con importantes consecuencias en su conservación.

## Abstract

Large carnivores are often keystone species that largely influence interactions among other species and community structure. Yet as apex predators their populations are chronically vulnerable in human-dominated landscapes because they cannot compensate high mortality rates.

Brown bears *Ursus arctos* and wolves *Canis lupus* living in the Cantabrian Mountains range through a continuum of modified to semi-natural habitats. To approach their conservation biology we studied behavior and natural history with the following objectives: 1) describe the mating system and reproductive strategies in brown bears; 2) develop specific methods to monitor bear and wolf abundance; 3) analyze bear trophic behavior and dynamics; 4) analyze conflict scenarios by damages from bears and wolves and discuss management actions for conservation.

Mating bears ( $N = 23$  events) used distinct habitats and certain areas were repeatedly used throughout the years, often engaging in mating events with more than two adults at a time. We identified nine events of cub mortality as sexually selected infanticides. Promiscuity and mating areas might be a strategy of females to confound paternity and thus avoid infanticide. Moreover, mating patterns condition the methods to estimate abundance and infanticide rates may bias monitoring indexes.

We used systematic surveys by direct observations to explore factors affecting bear detection. We derived an index of bear presence of 14 positive out of 100 attempts, and an index of abundance of 19 non-dependent bears out of 100 attempts. These indices shall allow monitoring abundance: a survey effort of 50 attempts per year would be required to detect a 20% decline over 10 years. The procedure could be used in other bear populations, and also in populations of large mammals living in mountain landscapes.

To explore factors affecting estimates of wolf pack size, we analyzed 239 summer observations at rendezvous-sites in the Duero basin, and 184 winter records of packs in the Cantabrian Mountains. We found that survey effort affected summer estimates, whereas effort, survey method or snow cover did not affect winter estimates. In winter, pack size declined 30% through the season, from 4.4 individuals in November to 3.1 in April. Power

analyses indicated that 15 records per winter would permit detecting a 30% change in pack size over 10 years.

By analyzing 1500 bear scats (period 1974-2000) we found that bears changed their food habits in space and time, the latter indicated by increments in coefficients of variation. During hyperphagia, we found a positive relationship between climatic indices and use of southern type food items, whereas relationship was negative with boreal and temperate types, indicating that global factors (climatic) affected the diet of bears. Differences in the use of some food items between zones were also related to local factors (e.g. abundance of livestock). Use of boreal and temperate food types showed a decline during the study period and was more affected by local factors than southern food types.

Both ecological and demographic factors affected the amount of bear damages to beehives; in the case of wolves, management-related demographic factors affected damages to livestock in a counter-expected manner: more wolves killed in lethal control operations resulted in higher number of damages. Number of news on damages reflected in mass media was not proportional between species, neither within a single species among areas. Media coverage showed a strong correlation to the number of wolves killed in management actions. Lethal control was not based in available objective criteria, and did not result in reduced damages.

In human-dominated landscapes, the ecological and behavioral plasticity of bears and wolves and their peculiar relationship with humans, condition their study and complicate their management, especially some conflict-related scenarios, arguably affecting also their conservation.

# **INTRODUCCIÓN**

---



## **Osos y lobos: la importancia de los grandes carnívoros en los ecosistemas**

De proscritos y perseguidos durante siglos con el fin de exterminarlos (Stolzenburg 2008), los predadores han recuperado un cierto aprecio de la sociedad gracias al estudio de su formidable papel en la conservación de la diversidad biológica y en el funcionamiento de los ecosistemas (Gittleman *et al.* 2001, Ray *et al.* 2005, Terborgh *et al.* 2010). El origen de este cambio fue anunciado por las visiones de Elton (1927) y de Leopold *et al.* (1947), entre otros, y más técnicamente ante las evidencias de la importancia de la predación en las comunidades (Paine 1966). Evidencias que llegan tras la controvertida hipótesis seminal de Hairston *et al.* (1960) sobre las razones por las que mundo es verde (*green world hypothesis*), y que ha sido revisada y actualizada más recientemente (Steneck 2005, Terborgh 2005). Las dificultades de probar el efecto de la predación en los ecosistemas son inherentes a las dificultades intrínsecas de estudiar a los propios predadores (escasez, escalas de tiempo), pero en las últimas décadas se ha acumulado un monumental cuerpo empírico y teórico sobre efectos complejos y a menudo no lineales de regulación desde las escalas superiores de las redes tróficas, los llamados *top-down effects*, y efectos letales y no letales de la predación (ver Bowyer *et al.* 2005, Peckarsky *et al.* 2008, Terborgh & Estes 2010).

Paradójicamente, muchos de estos efectos han sido detectados y evaluados una vez que los predadores fueron exterminados o severamente reducidos de los ecosistemas y fueron evidentes los efectos en cascada en las redes tróficas, casi siempre con empobrecimientos severos de los propios ecosistemas (Ripple & Beschta 2007 a y b, Terborgh & Estes 2010, Estes *et al.* 2011, entre otros). Además, entre los poderosos efectos no directos más llamativos, no relacionados con la propia fuerza selectiva del acto de predación, cabe destacar aquellos producidos por la mera presencia de los predadores en un sistema, lo que se ha dado en llamar, de forma brillante, la *ecología del miedo* (Ripple & Beschta 2004, Preisser *et al.* 2005, Berger 2008, Preisser & Bolnick 2008), y el efecto del incremento en las densidades de predadores más pequeños ante la ausencia de los grandes (el llamado *mesopredator release*, ver Palomares *et al.* 1995, Crooks & Soulé 1999).

Entre los predadores, los grandes carnívoros tienen algunas características que los hacen candidatos a ser foco de atención en Biología de la Conservación: 1) la mayoría están

amenazados en mayor o menor grado: por definición y de forma natural son escasos (Lindeman 1942, Colinvaux 1979), aunque en la mayoría de los casos la amenaza proviene no tanto de su rareza inherente sino de las actividades humanas (Cardillo *et al.* 2004); 2) muchos de ellos son especies clave (*keystone species*), es decir, su efecto es mucho mayor que el cabe esperar de su abundancia (Paine 1980, Simberloff 1998), y su escasez o ausencia puede desembocar en efectos indirectos en las redes tróficas; 3) muchos de ellos son predadores apicales (*apex predators*), es decir, no tienen predadores naturales aparte del hombre (Carbone & Gittleman 2002); por tanto no están adaptados a sufrir predación significativa, por lo que la caza o los controles severos suelen suponer declives de población y pueden conducir a alteraciones de los patrones de comportamiento a corto y largo plazo (Swenson *et al.* 1997, Swenson 1999, Ordiz *et al.* 2012) y; 4) muchos se ven envueltos en situaciones de *conflicto* con intereses humanos, por daños o riesgos, percibidos o reales, por lo que su conservación supone retos y compromisos particularmente difíciles (Fascione *et al.* 2004, Woodroffe *et al.* 2005). Por último, la presencia de grandes carnívoros en un paisaje tiene, y desde luego ha tenido, profundos efectos psicológicos y culturales en los humanos (y que afectan también a su conservación), aspectos que han sido expuestos de manera formidable por Quammen (2003).

Por otro lado, la presencia de una comunidad de grandes carnívoros en un ecosistema supone una compleja red de relaciones de competencia y efectos sutiles sobre las poblaciones de presas y en definitiva sobre toda la comunidad (ver por ejemplo revisión de Woodroffe & Ginsberg 2005, Mills 2005). En el caso de los osos, además, hay aspectos apenas intuidos de su potencial papel como dispersante de algunas especies vegetales claves en dichos sistemas (Willson 1993, Traveset & Willson 1997, McConkey & Galetti 1999). Las comunidades o los gremios de grandes carnívoros aún persisten en algunas zonas de casi todos los continentes, aunque en Europa sólo quedan vestigios del esplendor pasado de la comunidad de grandes carnívoros, esplendor dilapidado por el dominio ubicuo de los humanos en el viejo continente. En Europa occidental sólo osos pardos y lobos (y algunos linces reintroducidos) sobreviven en unas pocas poblaciones pequeñas en ambientes humanizados, y en muy pocos de esos paisajes dichas especies están presentes en condiciones de tener un papel en el funcionamiento de los ecosistemas (Linnell *et al.* 2005). Una de esas zonas es la Cordillera Cantábrica, lo que confiere al ecosistema cantábrico un papel formidable en la conservación de los ambientes y ecosistemas de Europa meridional (en gran parte humanizados pero que

contienen áreas naturales y semi-naturales) y transfiere a sus ciudadanos una responsabilidad única en el tiempo. La conservación demográfica y funcional de las poblaciones de estas dos especies en simpatría, y por tanto formando una comunidad de mega-carnívoros, contiene, además, el reto de conocer sus peculiares respuestas demográficas y de comportamiento en ambientes humanizados (reto del que probablemente depende en buena parte su conservación).

### ***Peculiaridades del estudio de grandes carnívoros en ambientes humanizados***

Las pequeñas poblaciones suelen estar aisladas y son, por ello, muy vulnerables y objetivos prioritarios de conservación. Aunque la estocasticidad ambiental y demográfica compromete en general la persistencia de pequeñas poblaciones (Lande 1988), en el caso de los grandes carnívoros son generalmente procesos determinísticos (independientes de la densidad, como la mortalidad por causas humanas) los que conducen el declive de poblaciones locales (Woodroffe & Ginsberg 1998, 2000). Por ello la conservación de poblaciones en ambientes humanizados supone retos particulares, y no sólo de su estudio. Tales retos son de tipo científico, pero también cultural y emocional, entre otros, pero muy especialmente de tipo moral (Schaller 2007).

Los grandes carnívoros son en general esquivos y lo son aún más los que viven en zonas humanizadas, sometidos a presión y molestias por actividades humanas aunque muchas de sus poblaciones estén actualmente protegidas y no sean sometidas a caza recreativa (Woodroffe 2000). La combinación de su naturaleza elusiva y habitar paisajes humanizados hace que tanto los ejemplares como las poblaciones sean muy difíciles de estudiar. Las dificultades se refieren tanto a aspectos básicos de su ecología (abundancia, demografía), como a su comportamiento, sociabilidad, hábitos tróficos y respuestas a perturbaciones, por citar sólo algunos (Frank & Woodroffe 2001). Por ello, el acceso a tamaños de muestra aceptables y el lapso temporal necesario para adquirirlas son casi inabordables para los estándares académicos actuales, aunque a menudo los resultados de trabajos a largo plazo son espectaculares (e.g. McLaren & Peterson 1994, Post et al. 1999). Muchas poblaciones de grandes carnívoros se encuentran amenazadas, pero su propia biología e historia natural

disuade a menudo a la academia (por razones de producción competitiva) de abordar estudios sobre ellas, por lo que no es de extrañar que los grandes carnívoros se encuentren entre los grupos animales más necesitados de medidas de conservación basadas en información científica (Gittleman *et al.* 2001). Uno de los aspectos más importantes en biología de conservación, y al tiempo más escurridizos por dificultades logísticas y metodológicas, son las estimas de abundancia y el monitoreo de las poblaciones.

### *Abundancia y monitoreo de poblaciones vulnerables de grandes carnívoros*

Conocer la abundancia de las poblaciones animales es un objetivo básico en ecología (Krebs 2009). Sin embargo es un objetivo esquivo, como lo prueba la ingente cantidad de material publicado, tanto sobre los diseños y análisis de muestreo (Thompson *et al.* 1998, Green & Plotkin 2007, Long *et al.* 2008) como sobre alguna de las características que atormentan a quienes se ocupan en estimar abundancias: la probabilidad de detección y los factores que la afectan (Anderson 2001, Buckland *et al.* 2001, MacKenzie & Kendall 2002, MacKenzie *et al.* 2005, pero ver Welsh *et al.* 2013). Los factores que afectan a la detectabilidad de los ejemplares son múltiples, algunos claramente metodológicos (esfuerzo, distancia, observador) y otros más ecológicos (características del hábitat) o comportamentales (sociabilidad estacional, épocas de celo, comportamiento trófico) (Clark & Bjørnstad 2004, Long *et al.* 2008).

En el caso de pequeñas poblaciones amenazadas, las estimas rigurosas de abundancia y la posibilidad de aplicar procedimientos de monitoreo son aspectos críticos de cara a detectar a tiempo cambios que puedan requerir medidas de conservación (Cunningham & Lindenmayer 2005, Maxwell & Jennings 2005). Los niveles de incertidumbre, tanto en las estimas de abundancia como en la capacidad de detectar cambios, son mucho más importantes en las pequeñas poblaciones, donde diferencias en unos pocos individuos supone una proporción más importante de la población que en las grandes (MacKenzie *et al.* 2005, Joseph *et al.* 2006).

En el caso de los grandes carnívoros, a menudo los individuos que viven en ambientes humanizados suelen ser más esquivos, por tanto menos detectables (o con mayores diferencias entre individuos) lo que dificulta aún más la tarea (Gompper *et al.* 2006). Además,

la aplicación de los propios métodos de muestreo y los conteos pueden estar muy condicionados por las características peculiares de comportamiento y de hábitat de las poblaciones locales, lo que exige a menudo desarrollar procedimiento particulares en cada caso. Esta necesidad real choca a menudo con la exigencia extendida por parte de la academia de buscar patrones y aplicaciones generales, dificultando con frecuencia la descripción de situaciones particulares, esto es, la importante variabilidad local (Caro 1998). En el caso de los grandes carnívoros que viven en ambientes humanizados, a menudo sus particulares estados de amenaza y conservación dependen y se ven afectados por las circunstancias peculiares del espacio físico en que sobreviven, pero también del espacio social y político (Schaller 1994, Redpath *et al.* 2012), que a su vez dibujan las denominadas situaciones de conflicto generadas por y para su conservación.

### *Las situaciones de conflicto*

Los grandes carnívoros son percibidos por los humanos como seres muy peculiares (Kruuk 2002, Quammen 2003) lo que condiciona nuestra relación con ellos, incluido el lenguaje utilizado para definir dichas relaciones y notablemente las llamadas situaciones de conflicto (Knight 2000, Peterson *et al.* 2010). Situaciones en las que se ven envueltas todas las pequeñas poblaciones de grandes carnívoros que sobreviven en ambientes humanizados y desde luego todas las de Europa meridional y occidental. La bibliografía técnica y científica ha considerado como situaciones de conflicto aquellas en las que la presencia de vida silvestre afecta a las propiedades humanas (al generar daños a ganado o cultivos) o implica riesgos para las personas (Woodroffe *et al.* 2005, Loveridge *et al.* 2010). A pesar de la evidente asimetría en la descripción del escenario, no es frecuente reconocer el carácter antropocéntrico de la propia acepción de *conflicto* (Knight 2000) y su frecuente retórica de confrontación (daños, compensaciones, control letal; ver más adelante en discusión).

En la práctica, todas las situaciones de conflicto presentan componentes objetivas (abundancia de carnívoros, cuantía de pérdidas por daños) y otras subjetivas (percepciones, valores, creencias, cultura) que a menudo complican y dificultan los cuadros de diagnósticos de tales situaciones (Graham *et al.* 2004, Frank *et al.* 2005, Cavalcanti *et al.* 2010).

Las situaciones de conflicto y sus consecuencias (control letal de ejemplares, furtivismo), conducen a incrementos de las tasas de mortalidad incluso en aquellas poblaciones que se encuentran protegidas (Treves & Naughton-Treves 2005). Las consecuencias pueden ser muy graves desde el punto de vista demográfico: la pérdida de pocos ejemplares puede resultar dramática para la conservación de pequeñas poblaciones. Comprender las componentes biológicas del conflicto y diferenciarlas de las componentes subjetivas es tarea de la biología de la conservación, que ha de informar de su diagnóstico y de potenciales medidas de conservación (Cavalcanti *et al.* 2010, Redpath *et al.* 2012).

### ***La Biología de la Conservación como marco de estudio***

Como disciplina de crisis (Soulé 1985)<sup>1</sup>, la biología de la conservación integra diversas disciplinas (historia natural, etología, ecología, demografía, biología molecular, entre muchas otras) para lograr sus objetivos, a saber, el diagnóstico de los factores y causas que afectan a especies, poblaciones y ecosistemas con problemas debido a las actividades humanas, y tal diagnóstico es la base imprescindible de eventuales medidas de conservación (Soulé 1985, Noss *et al.* 2012). Pero además de estas peculiaridades respecto a otras disciplinas más otodoxas -desde un punto de vista académico- la Biología de la Conservación puede implicar además un compromiso de parte, una actitud moral por parte de sus practicantes para con sus sujetos de estudio (Frank & Woodroffe 2001). De hecho, la investigación para conservación está específicamente motivada por la premisa ética del aprecio por la vida no humana, aunque esta dimensión ha sido pocas veces discutida (Vucetich & Nelson 2007). Este dilema (conocimiento objetivo y compromiso, ver Rubenstein 1998) se resuelve, al menos en parte, por la urgente necesidad de conocer para conservar lo que la propia actividad humana ha deteriorado, y está por esta causa seriamente amenazado de desaparecer. Y aún sin llegar a desaparecer, el deterioro supone empobrecimiento y vulnerabilidad, tanto para los ecosistemas como para los propios humanos (Bekoff & Bexell 2010, Estes *et al.* 2011).

---

1. *Conservation biology differs from most other biological sciences in one important way: it is often a crisis discipline. Its relation to biology, particularly ecology, is analogous to that of surgery to physiology and war to political science (en: Soulé 1985).*

En cualquier caso, el método científico se revela como instrumento clave para establecer diagnósticos, tanto del estado de las poblaciones como de las causas de su declive (Rubenstein 1998, Tellería 1999). Y para acertar en los diagnósticos sobre los factores de amenaza son precisos métodos de monitoreo rigurosos, no sólo de las poblaciones sino de los factores de riesgo, prácticamente siempre asociados a las actividades humanas en el caso de los carnívoros (Woodroffe 2000). Las recientes evidencias del importante papel que los grandes carnívoros pueden jugar en la dinámica y los procesos de los ecosistemas y que afectan a su resistencia, los justifica como sujetos de estudio de la Biología de la Conservación por partida doble (Terborgh & Estes 2010, Estes *et al.* 2011). La necesidad de conservar todas las poblaciones que han llegado a nuestros días (y restaurar las perdidas allá donde sea posible) conlleva estudiar su comportamiento, ecología y biología en situaciones muy diferentes y sujetas a rápidos cambios, que pueden ser notables en ambientes humanizados.

### ***Historia Natural y comportamiento como herramientas***

La importancia de la historia natural (entendida como una descripción multidisciplinar de la naturaleza) para la conservación ha sido recientemente evaluada y revisados sus argumentos, tras vivir un periodo de ostracismo (Dayton 2003, Schmidly 2005). Estos autores reivindican su carácter y valor académico, y al mismo tiempo la dotan de un componente estético y emocional, a pesar de haber caído en desgracia como disciplina científica en la segunda mitad del siglo XX (y predicha su desaparición ya en el ámbito académico desde finales del XIX), hasta el punto de que fue considerada más como un arte que como ciencia y como tal tomada con condescendencia por algunos científicos (Peters 1980). Este declive tiene algo de moda irrelevante o discusión estrecha (cuyas causas se deben, al menos en parte, a una cierta tecnofilia, *sensu* Greene 1986) sobre todo a partir del momento en que se intenta crear unidad interdisciplinaria en la biología a través de lo que se ha llamado la síntesis evolutiva (*Evolutionary Synthesis*) y más aún teniendo en cuenta que hasta Darwin fue considerado un naturalista (gigante, eso sí), tal y como ha recordado Mayr (2004). En cualquier caso, la importancia actual del estudio de la Historia Natural como disciplina científica y su interés para la conservación está fuera de duda, a pesar de que sigue siendo poco valorada por la propia academia, muy competitiva (Dayton 2003).

Por otro lado, ha existido también una sorprendente falta de contacto entre el estudio del comportamiento y su aplicación en biología de conservación, carencia que se ha tratado de suplir en la última década con compendios de trabajos que se han esforzado por unir ambas disciplinas (e.g. Caro 1998, Gosling & Sutherland 2000, Festa-Bianchet & Appollonio 2003, entre otros). Entre las razones de este llamativo desencuentro se ha citado la percepción de que la biología de la conservación no es una ciencia académica rigurosa, la separación cultural entre los practicantes de ambas disciplinas (el estudio del comportamiento en universidades e instituciones académicas y los practicantes de conservación en instituciones de otro tipo), el origen de los fondos destinados a ambas, un simple desfase histórico (ambas son disciplinas nuevas y no hay tradición de combinarlas), y por último la dificultad técnica de combinarlas: los etólogos se interesan por individuos y procesos evolutivos y los biólogos de la conservación por ecología de poblaciones a menudo sin incorporar variabilidad individual (para más detalles de esta discusión, ver Gosling & Sutherland 2000).

En definitiva, el estudio del comportamiento y la práctica de la conservación tienen mucho que ofrecerse mutuamente. Así por ejemplo, el estudio de los sistemas de celo, de selección sexual y de elección de pareja, de la sociabilidad y de la comunicación, de las historias vitales, de la migración y de la dispersión, de los patrones de actividad, de los comportamientos tróficos, de predación y anti-predatorios y de las respuestas a perturbaciones, entre otros, aportan a menudo información muy valiosa para informar sobre la conservación de poblaciones amenazadas (Sutherland 1998, Buchholz 2007, Caro 1999, 2007, Angeloni *et al.* 2008). Además, las poblaciones locales pueden presentar patrones de comportamiento peculiares que condicionan el diseño y aplicación de procedimientos de muestreo particulares a cada caso.

Por su parte, en lo que se refiere al estudio de pequeñas poblaciones, como es nuestro caso, las respuestas individuales de comportamiento tienen una importancia proporcional mucho más alta que en grandes poblaciones (Durrell 2000, Bolnick *et al.* 2003), lo que unido a una cierta flexibilidad de comportamiento de las especies aquí tratadas (quizá la otra cara de la misma moneda, junto a las respuestas individuales) puede ayudar a entender que sólo éstas hayan persistido hasta nuestros días y otras se han extinguido en tiempos recientes (linces eurasiáticos) o históricos (grandes felinos). Y puede ser una garantía de su persistencia futura, no exenta de riesgos y conflictos como discutiremos más adelante.

## **OBJETIVOS GENERALES**

---



Los objetivos de este trabajo, que se detallan a continuación, se sitúan en un contexto de pequeñas poblaciones de grandes carnívoros, osos *Ursus arctos* y lobos *Canis lupus*, que viven en ambientes humanizados en el noroeste ibérico. Los ejemplares de esas poblaciones presentan características peculiares de comportamiento -en sentido amplio: celos, sociabilidad, comportamiento trófico- debido a las concretas condiciones de los hábitats que ocupan. Las poblaciones de osos y de lobos estudiadas en esta tesis son vulnerables, aunque en distinto grado (los osos muy amenazados) pero de ambas existen severas carencias de conocimiento en cuanto a estimas de abundancia y monitoreo. Por último, ambas poblaciones generan o se ven envueltas en situaciones de conflicto crónicas, aunque variables en tiempo y espacio, al tiempo que sufren, también en distinta medida, de las consecuencias derivadas del manejo de tales situaciones. En líneas generales, historia natural y comportamiento son las herramientas principales para informar y establecer diagnósticos sobre el estado de conservación de las poblaciones de osos y lobos estudiadas en este trabajo (Figura 1, modificado de Caro 1998).

### ***Comportamiento y sistemas de celo de grandes carnívoros que sobreviven en pequeñas poblaciones***

Los sistemas de celo (poligamia, poliandria y monogamia y sus grados entre esas opciones) afectan al tamaño de la población efectiva y al éxito reproductivo diferencial entre sexos, y son aspectos de la historia natural de una especie pertinentes para su conservación (Berger 1996, Caro 1998). Las estrategias reproductivas, en sentido amplio, determinan la dinámica de las poblaciones. Así, no hay reproducción sin elección de pareja y cortejo previos; si estos fallan, lo hace también el evento reproductivo. Las estrategias varían entre especies, pero a menudo, también entre poblaciones de una misma especie (Caro 1998, 2007). Las respuestas individuales juegan un papel relativo muy importante en pequeñas poblaciones, y algunos comportamientos pueden estar influidos por mecanismos de denso-dependencia, como es el caso del grado de poligamia o el infanticidio sexual en osos pardos (McLellan 1994, Swenson *et al.* 1997). Al tiempo, los patrones espaciales y temporales de la actividad reproductiva



## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

### HISTORIA NATURAL

### COMPORTAMIENTO



Figura 1

Aportaciones a la biología de la conservación mediante el estudio de la historia natural y el comportamiento de osos y lobos tratados en los capítulos de esta tesis.  
Adaptado de Caro (1998): Behavioral Ecology and Conservation Biology (Oxford University Press).

De izquierda a derecha: un oso joven se alimenta de escuernacabras en la Montaña Palentina; truébanos visitados por un oso en Cangas del Narcea; un episodio de celo a finales de abril en Somiedo;

Restos de un equino, reclamado como daño, consumido por lobos y buitres leonados en Proaza; loba lactante muerta en Zamora; un grupo de lobos se alimenta de una carroña en la cordillera Cantábrica burgalesa (fotos: AFG).

tienen implicaciones en conservación cuando se trata de poblaciones amenazadas, y más cuando habitan paisajes humanizados por lo que supone de riesgos de mortalidad añadidos por las actividades humanas (Woodroffe 2000, Woodroffe & Gingsberg 2000).

Hemos descrito comportamientos de celo en los osos pardos de la Cordillera Cantábrica, así como algunas características del hábitat en relación a otros individuos no reproductores (Capítulo 1). Por otro lado, discutimos si los casos de infanticidio registrados en la Cordillera Cantábrica se ajustan a los criterios de infanticidio sexual (Capítulo 2). Trataremos de interpretar este comportamiento (paradigma de conflicto de selección sexual) a la luz de los comportamientos de celo en los osos cantábricos, y de las características del hábitat humanizado que ocupa esta población.

### ***Abundancia y monitoreo de poblaciones de grandes carnívoros***

Como se ha señalado antes, tanto las peculiares características de comportamiento de los ejemplares en las poblaciones locales, como el hecho de habitar ambientes humanizados, afectan necesariamente a la detectabilidad de los ejemplares, lo que supone a menudo incremento en la heterogeneidad de detección. Por ello, las peculiaridades han de ser tenidas en cuenta en los diseños de muestreo y análisis de los datos para estimar abundancia, lo que a menudo supone mayores complejidades para alcanzar un objetivo a priori tan simple como es un conteo (MacKenzie *et al.* 2005, Long *et al.* 2008). A su vez, el monitoreo, entendido como seguimiento a lo largo del tiempo de métricas de abundancia de poblaciones (y también de procesos ecológicos), es básico en biología de la conservación (Nichols & Williams 2006).

Ante la ausencia de estimas sistemáticas de abundancia de la amenazada población cantábrica de osos pardos (existe disponible PVA y análisis de tendencias, pero basados en índices de una parte de la población, ver Wiegand *et al.* 1998, Palomero *et al.* 2007, Fernández-Gil *et al.* 2010), pretendemos desarrollar y aplicar un método de muestreo que explore factores de heterogeneidad metodológica y biológica en la detección, de cara a obtener un índice de abundancia y evaluar la incertidumbre de detectar cambios a largo plazo en la población (Capítulo 3).

La situación de la población ibérica de lobos, en cuanto al conocimiento de su abundancia y monitoreo es incluso más precario (Naves 2010). No existen estimas rigurosas de tamaño medio de grupo, un parámetro básico que condiciona la abundancia en una especie con alta sociabilidad y comportamientos cooperativos (Fuller *et al.* 2003), pero que paradójicamente se gestiona en base a estimaciones vagas, a menudo sobrevaloradas, del tamaño medio de grupo. Dado que la gestión incluye medidas como la caza recreativa y el control letal de individuos -justificadas principalmente por situaciones de conflicto generado por los daños, pero no sólo-, las estimas de abundancia han de ser rigurosas para detectar cambios demográficos serios, como declives a corto y medio plazo y reducción de la población efectiva, entre otros; en una especie en la que, además, los efectos demográficos suelen ir acompañados de otros en la estructura y el comportamiento de los individuos y los grupos, con efectos potenciales, a su vez, en el funcionamiento del ecosistema debido a su condición de especie clave (Ripple & Beschta 2005, Estes *et al.* 2011). En este trabajo (Capítulo 4) queremos explorar y analizar el efecto de factores comportamentales (biología reproductiva y grado de sociabilidad estacional) y metodológicos (esfuerzo, época) que condicionan los conteos y las estimas del tamaño de grupo, al tiempo que discutimos su aplicación a ésta y otras poblaciones de lobos que viven en ambientes humanizados.

### ***Ecología trófica de grandes carnívoros y situaciones de conflicto en ambientes humanizados***

La disponibilidad y el uso de recursos tróficos son factores importantes que afectan a la abundancia y a la distribución de las especies, condicionadas además por factores determinísticos, independientes de la densidad, como la mortalidad por causas humanas (Woodroffe & Ginsberg 2000). En el caso de poblaciones de mamíferos en general, y de grandes carnívoros en particular, conocer sus hábitos tróficos es crucial para inferir algunos de los factores que conducen la dinámica de sus poblaciones (McNab 1980).

Los osos pardos son uno de los pocos grandes carnívoros que obtienen buena parte de la energía requerida para sus funciones vitales de materia vegetal, y su dieta suele consistir en una variada mezcla de alimentos de origen vegetal y animal (Welch *et al.* 1997, Swenson *et*

*al.* 1999), aunque apenas se han descrito patrones temporales de cambio en los hábitos tróficos. Hemos estudiado los patrones temporales en el uso de algunos tipos de alimentos importantes para los osos cantábricos (Capítulo 5) y discutimos sobre su utilidad como monitoreo de una parte clave de su ecología. Además, tratamos de relacionar tales cambios con factores globales (climáticos) y locales (actividades humanas en el hábitat de los osos) para informar sobre medidas de conservación de esta población amenazada (Capítulo 6).

Por otro lado, los hábitos tróficos de los individuos de poblaciones de grandes carnívoros que viven en áreas humanizadas, suelen incluir el uso de algunas fuentes de alimentos que no existen o son muy escasas en ambientes más naturales. Pero su uso genera casi siempre situaciones de lo que se ha dado en llamar *conflicto* con los humanos, por cuanto los humanos son -o se comportan como- propietarios de tales fuentes, ya sea ganado, cultivos o especies silvestres consideradas como cinegéticas (Woodroffe *et al.* 2005). Estas poblaciones de grandes carnívoros son más vulnerables que las que habitan en áreas más salvajes o naturales, por lo que conocer las componentes de las situaciones de conflicto es clave para su conservación (Redpath *et al.* 2012).

Hemos explorado algunas componentes ecológicas y subjetivas tras las situaciones de conflicto generadas por la predación por parte de osos y lobos sobre colmenares y ganado, respectivamente, en Asturias, en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica (Capítulo 7) y discutido algunas de las medidas de gestión aplicadas actualmente para minimizar el conflicto, en cuanto a su fundamento objetivo y a sus efectos en la conservación de las poblaciones afectadas.



*La observación directa y el estudio de los hábitos alimenticios de los osos cantábricos han sido la base para desarrollar los capítulos 1,3, 5 y 6 de este trabajo. Un macho adulto en época de celo se alimenta de herbáceas al borde de un piornal en Somiedo, en abril de 2005 (fotos: AFG).*

## **ÁREAS DE ESTUDIO, POBLACIONES Y MÉTODOS GENERALES**

---



*Las observaciones directas en verano e invierno y los rastros en nieve han permitido evaluar la detectabilidad de los lobos que componen los grupos en dos áreas en distintas estaciones (capítulo 4).*

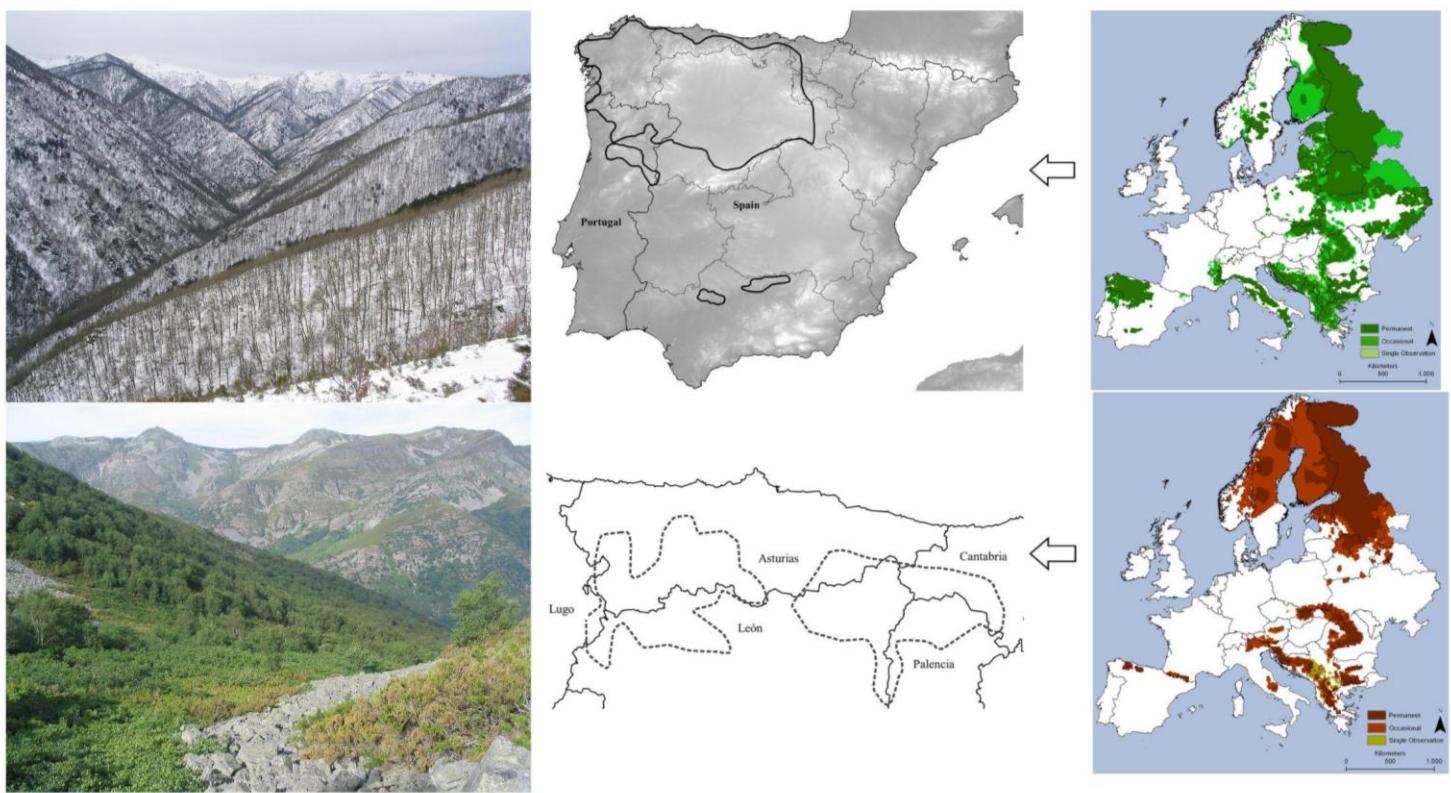
*a) Contando el número de ejemplares de un grupo en el centro de Asturias, diciembre de 2007; b) los rastros de un grupo de dos lobos en Proaza, febrero de 2008; c) La dispersión de recursos predecibles espacialmente puede conducir a menor cohesión invernal de los ejemplares en el grupo en la meseta del Duero: un lobo joven se desplaza en solitario por un paisaje de Tierra de Campos de Palencia, en febrero de 2012, ante la lejana indiferencia de un grupo de avutardas (fotos: AFG).*

## ***La Cordillera Cantábrica y la meseta del Duero***

La Cordillera Cantábrica es un sistema montañoso situado paralelo a la costa atlántica del noroccidente de la Península Ibérica, que discurre en sentido este-oeste a lo largo de unos 300 km de longitud, con altitudes máximas de hasta 2648 m.s.n.m. (Figura 2). Las altitudes medias y las pendientes presentan gradientes acusados entre las vertientes norte y sur (700 m y 34% frente a 1300 y 21% en umbría y solana, respectivamente) y la cercanía oceánica crea asimismo fuertes diferencias en precipitación entre el norte (900-1900 mm anuales) y sombra de lluvia en el sur (400-700 mm), y mayores coberturas forestales en la vertiente norte (medias conjuntas del 25% - 30%). Los tipos de bosque dominantes son hayedos (*Fagus sylvatica*), varios tipos de robledales y encinares (*Quercus petraea*, *Q. robur*, *Q. pyrenaica*, *Q. rotundifolia*), abedulares (*Betula alba*) y castaños (*Castanea sativa*) con sotobosques y formaciones de avellanos (*Corylus avellana*), acebos (*Ilex aquifolium*), escuerncabras (*Rhamnus alpina*) y varias especies de cerezos y endrinos (*Prunus* spp.), mezclados en una compleja matriz de pastizales y matorrales de piornos, escobas y brezos (*Cytisus scoparius*, *C. purgans*, *C. cantabrica*, *Genista florida*, *G. obtusirramea*, *Erica arborea*, *E. aragonensis*, entre otros). En el piso subalpino, entre 1600 y 2300 m.s.n.m. donde las condiciones climáticas limitan la cobertura arbórea, dominan matorrales de brecina (*Calluna vulgaris*), arandaneras (*Vaccinium myrtillus* y *V. uliginosum*), gayubares (*Arctostaphylos uva-ursi*) y enebrales (*Juniperus communis*), en función de la naturaleza mayoritariamente silícea o caliza del sustrato.

Osos y lobos componen la comunidad de mega-carnívoros y junto a las águilas reales *Aquila chrysaetos* conforman el gremio de predadores clave apicales. Y constituyen, con los buitres leonados *Gyps fulvus* la comunidad de consumidores apicales (sensu Estes *et al.* 2011) situados en el extremo de la cadena trófica. El resto de la comunidad de grandes vertebrados está formada por cuatro especies de artiodáctilos distribuidos a lo largo de toda la cadena montañosa: corzos *Capreolus capreolus*, jabalíes *Sus scrofa*, rebecos *Rupicapra pyrenaica* y ciervos *Cervus elaphus*, y presencia puntual por reintroducción reciente de cabra montés *Capra pyrenaica*. Los lobos de la Cordillera Cantábrica se alimentan de ungulados silvestres

## Áreas de estudio, poblaciones y métodos generales



**Figura 2**

Áreas estudio de la Cordillera Cantábrica y la meseta del Duero en el ámbito de las distribuciones europeas e ibéricas de osos y lobos. La imágenes muestran hábitats ocupados por ambas especies, variando desde áreas naturales hasta otras notablemente humanizadas.

Margen izquierdo, desde arriba: cabecera de Muniellos (Cangas del Narcea); cabecera de Degaña y Alto Sil en Valdeprado; vertiente oeste de la sierra de Híjar, en la Montaña Palentina; sierras del Gorrión y Mostallar, en Quirós y Proaza; Sierra de la Cabra en Somiedo (fotos: AFG). Pié de página: aspecto del hábitat de los lobos en Tierra de Campos (foto: Carlos M. Martín).



Áreas de distribución en Europa:  
[ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/carnivores/](http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/carnivores/)

y de ganado, con mayor frecuencia de los primeros (Fernández-Gil 2004, Barja 2009), mientras que los hábitos tróficos de los osos se describen en los Capítulos 5 y 6 de esta tesis. La comunidad de meso-carnívoros cuenta con especies de las familias *Felidae*, *Viverridae*, *Canidae* y *Mustelidae*, con mayor abundancia de especies de ésta última (gatos monteses, ginetas, zorros, martas, garduñas, comadrejas, armiños, turones, tejones y nutrias). A su vez, existen algunos mamíferos endémicos (liebre de piornal, desmán, además del rebeco cantábrico, subespecie *parva*) y rica avifauna forestal y de montaña: urogallos y perdices pardillas, culebreras y alimoches, picos negros y medianos, chovas y treparriscos, acentores y gorriones alpinos.

La densidad de población humana en las zonas rurales de montaña es 12 y 6 habitantes/ km<sup>2</sup> en las mitades occidental y oriental de la Cordillera, respectivamente (Reques 1993). El uso más extendido es la ganadería (con predominio de vacuno) y localmente hay actividad forestal, minera y turística o recreativa (caza, esquí, senderismo, entre otras), provocando en algunos casos fuertes impactos locales (sobre todo la minería a cielo abierto y las estaciones de esquí). Una reciente red de pesadas infraestructuras de transporte (autovías, proyecto en marcha de tren de alta velocidad) cruza el centro de la Cordillera y la construye por autovías en todo su perímetro.

Una pequeña parte de este trabajo (algunos datos sobre grupos de lobos analizados en el Capítulo 4) se ha desarrollado en los páramos y la meseta del Duero (Fig. 2), donde fluyen casi todas las aguas de la vertiente sur de la Cordillera Cantábrica. Es una zona de perfil plano, situada a una altitud media de unos 850 m.s.n.m, con temperaturas medias anuales de 10-12°C y precipitación media anual de 450-650 mm. La cobertura forestal es muy baja, apenas del 10% y compuesta mayoritariamente de bosquetes de encinares y robledales (*Quercus* spp.), algunos pinares (*Pinus* spp.) y repoblaciones y cultivos de coníferas. Los matorrales y pastizales naturales son escasos y a menudo están integrados en los fragmentos forestales o en laderas sin cultivos. La comunidad de ungulados silvestres es limitada, tanto en diversidad como en abundancia (corzos y jabalíes) pero existe una importante comunidad de aves esteparias, dotando a la zona de un alto valor de conservación (Díaz *et al.* 2001). La agricultura y en menor medida la ganadería extensiva (recientemente también intensiva en granjas) son los usos principales y configuran un paisaje muy modificado, aunque con baja densidad de población, unos 10 habitantes/ km<sup>2</sup> (Alcalde 1998). En este paisaje habita un núcleo de lobos que se alimenta fundamentalmente de recursos de origen humano (carroñas de

ganado extensivo, desechos de granjas) pero también de origen natural: *Lagomorpha*, pequeños carnívoros, algunos artiodáctilos silvestres y microtinos, sobre todo *Microtus arvalis* en años de picos demográficos (Cuesta *et al.* 1991, Barrientos 1997). Aunque la humanización del paisaje es antigua, en los últimos tiempos algunas pesadas infraestructuras de transporte (TAV, autovías) y la construcción de parques eólicos afectando a los escasos rodales de bosque natural que suponen refugio crítico (por ejemplo los Montes Torozos, entre Valladolid y Palencia), van a tener sin duda consecuencias en la fragmentación de las poblaciones de vertebrados y en la viabilidad de algunas de ellas, notablemente en mamíferos como el lobo.

### **Población de osos pardos de la Cordillera Cantábrica**

La población de osos de la Cordillera Cantábrica es una de las más amenazadas del mundo (Zedrosser *et al.* 2001) con apenas 200 ejemplares y con severas limitaciones de hábitat debido a humanización de los ecosistemas, como por ejemplo una escasa cobertura forestal de apenas el 30%, la menor de las poblaciones europeas (Wiegand *et al.* 1998, Naves *et al.* 2003). Esta población cuenta con la peculiaridad genética de pertenecer al linaje descrito más antiguo de todas las poblaciones de osos pardos en Eurasia y de ser la única existente en la actualidad de dicho linaje (Taberlet & Boubet 1994).

Los osos ocupan el eje axial de la cordillera de este a oeste en un área de unos 7.000 km<sup>2</sup> con dos sub-poblaciones (Naves *et al.* 2003), aunque en los últimos años hay evidencias de movimiento de ejemplares y cierto intercambio genético entre ambas (Pérez *et al.* 2009 y 2010) (ver distribución de los osos cantábricos en Figura 1 de Capítulo 3, por ejemplo). El tamaño de la subpoblación occidental, la más numerosa, fue estimado mediante un análisis de viabilidad de población usando las series de osas con crías entre 1982 y 1995 en unos 60 ejemplares y tendencia decreciente en ese periodo debido sobre todo a mortalidad de adultos y subadultos (Wiegand *et al.* 1998). En periodos más recientes, la serie de osas con crías ha mostrado incremento (Palomero *et al.* 2007) y se ha estimado su abundancia reciente mediante procedimientos de captura y recaptura (MCR) por genotipado de muestras fecales y pelos y por un muestreo sistemático mediante observación directa (Pérez *et al.* en

preparación; Capítulo 3 de esta tesis). Ambas estimas coinciden en los números, unos 200 ejemplares en la población occidental (unos 20 ejemplares en la oriental por análisis genéticos), aunque el reciente movimiento de ejemplares entre las poblaciones y el intercambio genético, si bien limitado, quizá aconsejen considerar la población como única. La distribución de la población, al menos en lo que se refiere a los núcleos de reproducción, apenas ha cambiado en las últimas décadas (Naves *et al.* 2003, Palomero *et al.* 2007) por lo que sigue considerándose muy amenazada.

Por su parte, el análisis de la tendencia de esta población sigue siendo una de las carencias más notables para el diagnóstico rápido de los cambios y limita por tanto la adopción de medidas de conservación en situaciones de urgencia o crisis demográficas (ver Wiegand *et al.* 1998, Clevenger & Purroy 1996, Palomero *et al.* 2007, Fernández-Gil *et al.* 2010).

### ***Población de lobos del noroeste ibérico***

La población noroccidental ibérica de lobos ocupa unos 140.000 km<sup>2</sup> y es una de las más importantes desde un punto de vista numérico de Europa occidental. Está compartida por España y Portugal (85% y 15% del área de distribución, respectivamente). Se ha estimado que la población está compuesta por unos 300 grupos<sup>2</sup>, lo que supondría algo más de 2000 ejemplares; no obstante, diversas dificultades metodológicas impiden estimas precisas (Álvares *et al.* 2005). Dichas dificultades residen, sobre todo y entre otras (ver Naves 2010), en carencias de estimas rigurosas del tamaño de grupo (ver detalles en Capítulo 4 de esta tesis), de las que se derivan deficiencias en la gestión de la población (ver Capítulo 7 de esta tesis), ejecutada principalmente mediante caza deportiva y controles de población mediante control letal de ejemplares (a través de los programas de actuación de los Planes de Gestión del Lobo de Asturias, Castilla y León, Galicia y Álava). De hecho, la ausencia de estimas rigurosas de tamaño de grupo y en definitiva de abundancia de la población está suponiendo que la extracción y ejecución de ejemplares tenga efectos desconocidos en la dinámica de la población, al no disponer tampoco de estimas de tasas de mortalidad.

---

2. Consideramos grupo a la unidad social básica en lobos, compuesta por una pareja y otros individuos, habitualmente en un rango de 2-15, siguiendo a Mech & Boitani (2003). Ver Capítulo 4.

En cuanto a la distribución, ocupa hábitats de muy distinta estructura, complejidad y naturalidad, desde muy modificados por humanización histórica (meseta del Duero) hasta relativamente naturales en la Cordillera Cantábrica (sobre naturalidad en el ámbito cantábrico, ver Palop 2011, Quevedo *et al.* 2012). La distribución de los lobos ibéricos y de las áreas de estudio aparece en la Figura 1 del Capítulo 4 de esta tesis. La tendencia, tanto espacial como demográfica, es mal conocida, aunque se asume que en la década de los años 90 aumentó un 20% en área de distribución respecto a la década de los 70 (Álvares *et al.* 2005). En cualquier caso, uno de los condicionantes más severos para conocer la dinámica de esta población es la ausencia de estimas de abundancia rigurosas y métodos de monitoreo (por no hablar de tasas de supervivencia u otros parámetros demográficos, ver Naves 2010), lo que condiciona la posibilidad de conocer aspectos básicos de su ecología así como importantes efectos potenciales sobre el ecosistema por su condición de especie clave.

Tampoco existen evaluaciones de su viabilidad demográfica aunque hay disponibles algunos análisis genéticos sobre aislamiento y tamaño de población efectiva (Sastre *et al.* 2010) y también sobre el grado de hibridación con perros (Sundqvist *et al.* 2008, Godinho *et al.* 2011), que no parece un problema grave de conservación en la actualidad. Sobre la situación taxonómica de los lobos ibéricos, fue establecida la subespecie *signatus* por Cabrera (1914), pero en la actualidad no está aceptada y los lobos ibéricos se incluyen en la subespecie nominal (Nowak 2003).

Por último, la presencia de lobos en ambientes humanizados supone situaciones casi crónicas de conflicto con el hombre que se desarrollan en un paisaje no sólo físico, sino político (Graham *et al.* 2004 y ver Capítulo 7 de esta tesis). Tales situaciones están explícitamente reconocidas por los Planes de Gestión en vigor en España (Asturias, Castilla y León, Galicia) que tienen como objetivo conservar poblaciones viables. Conocer las componentes biológicas, económicas y sociales de las situaciones de conflicto (Frank *et al.* 2005, Redpath *et al.* 2012) a menudo supone la diferencia entre alcanzar una situación de coexistencia (un objetivo de conservación) o persistir en dichas situaciones de forma crónica que con frecuencia conllevan la extirpación completa o funcional de poblaciones amenazadas (Woodroffe *et al.* 2005).

## **Métodos generales**

Buena parte de los trabajos que se exponen en esta tesis se han basado en observación directa de individuos para describir pautas de comportamiento de celo y estrategias reproductivas, obtener estimas de abundancia, evaluar el efecto de factores metodológicos y de comportamiento sobre la detección de ejemplares, y estimar tamaño de grupo en el caso de los lobos (Capítulos 1, 3 y 4). La observación directa continúa siendo la herramienta insustituible para acercarnos a conocer pautas de comportamiento en las relaciones intraespecíficas, por ejemplo entre sexos en situaciones de celo, entre madres y cachorros o entre ejemplares de un mismo grupo. Los patrones peculiares descritos para las poblaciones estudiadas tienen sin duda repercusiones en las estrategias reproductivas o en la demografía, y en definitiva en la dinámica de las poblaciones.

El análisis de excrementos recogidos en el campo ha sido la fuente de los datos considerados en los Capítulos 5 y 6 para describir patrones espaciales y temporales de los hábitos tróficos de los osos. En el caso de los lobos, también se ha tenido en cuenta una revisión de trabajos que describen los hábitos tróficos de la población cantábrica (Fernández-Gil 2004) para discutir sobre los factores que pueden afectar a la predación sobre ganado (Capítulo 7).

En dos trabajos (Capítulos 2 y 7) se han analizado bases de datos públicas de diversa índole. En el Capítulo 2, de cara a interpretar y discutir la existencia de infanticidio sexual en los osos cantábricos, se revisaron también los archivos oficiales de fichas de observaciones de osos cumplimentadas mayoritariamente por las Guarderías Rurales, así como decenas de informes inéditos en manos de las administraciones responsables de la conservación de los osos (Principado de Asturias, Junta de Castilla y León, Xunta de Galicia y Gobierno de Cantabria). Buena parte de estos datos se refieren a observaciones directas de osos y especialmente de osas con crías, cuyas series han sido también utilizadas en el Capítulo 7. En este capítulo se utilizaron estadísticas oficiales de daños (fuente: Principado de Asturias) y los datos públicos sobre abundancia de lobos (en este caso, estima anual de grupos) y de lobos muertos en controles oficiales en Asturias, además de series de datos sobre ungulados muertos en caza deportiva (fuente: Principado de Asturias) y de abundancia de ganado (fuente: SADEI, [www.sadei.es](http://www.sadei.es)).

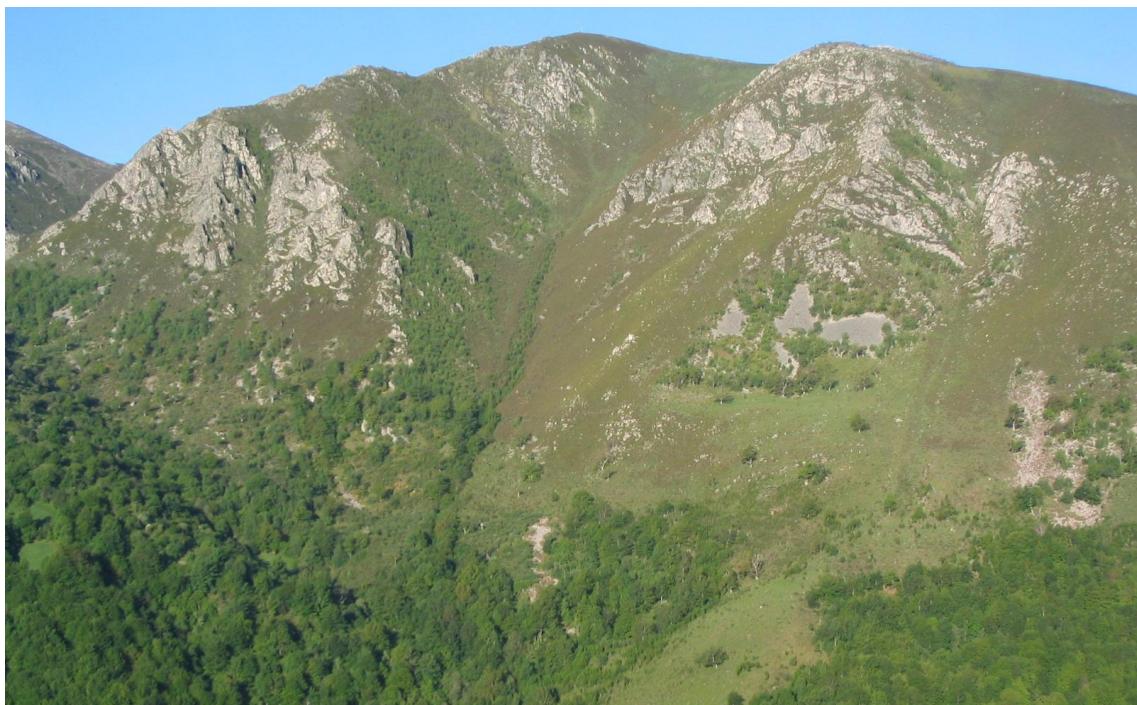
Entre los métodos estadísticos de análisis utilizados en buena parte de los trabajos que componen esta memoria de tesis, destacamos los análisis de regresión univariados y

multivariados mediante modelos lineales generalizados (GLM: Capítulos 5 y 6) y modelos mixtos (GLMM: Capítulos 3, 4 y 7), por su utilidad para analizar distribuciones no normales de las variables respuesta, como los conteos, y explorar el efecto de factores fijos y aleatorios (ver Bolker *et al.* 2008). Se han utilizado análisis de componentes principales (PCA) como un procedimiento de reducción de datos ante muchos tipos de alimentos (Capítulo 5), modelos aditivos (GAM) para explorar relaciones no lineales entre variables (Capítulo 6) y simulaciones de Monte Carlo (Gibbs & Ene 2010) para estimar la potencia para detectar tendencias (Capítulos 3 y 4).

## **RESULTADOS**

---

(\*) Una parte de los materiales expuestos en los capítulos 1, 5 y 6 han sido publicados en *Wildlife Biology* 12(4): 367-373; *Journal of Mammalogy* 87(5): 899-908; y *Environmental Conservation* 33(4):1-9



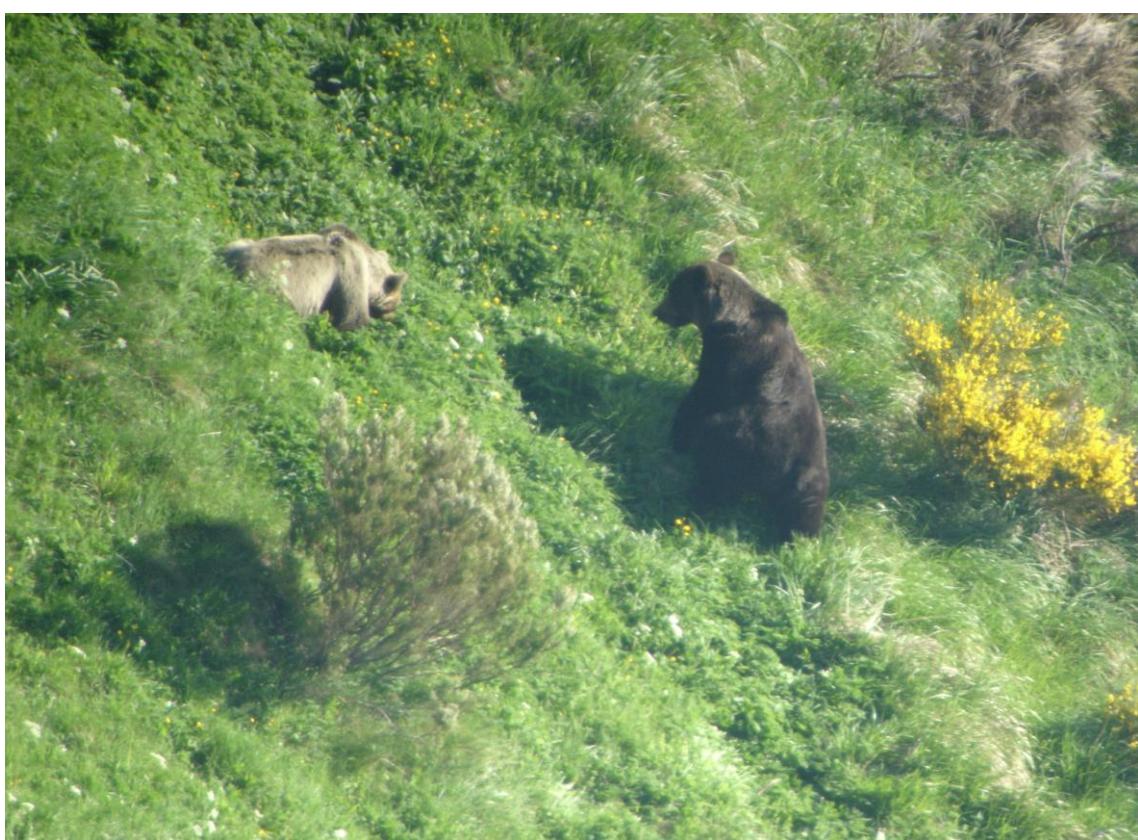
a) Los osos utilizaron en la Cordillera Cantábrica algunas zonas durante la época de celo de forma recurrente a lo largo de los años. En la imagen una de esas zonas en el Parque Natural de Somiedo en mayo de 2003. Desde que se tomó esta foto, la zona ha sido arrasada por incendios en varias ocasiones, la última en 2012, por lo que es improbable que los osos la usen en los próximos años (foto: AFG); b) Los osos en celo utilizaron zonas con mayor cobertura de matorrales comparado con las utilizadas por otros osos en la misma época. En la imagen, una pareja en celo (la hembra a la derecha) en una zona de piornales en Somiedo, abril de 2005 (fotos: AFG).

## **CAPÍTULO 1**

### ***COMPORTAMIENTO DE CELO DE LOS OSOS PARDOS EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA***

### **MATING BEHAVIOR OF BROWN BEARS IN THE CANTABRIAN MOUNTAINS**

---



La proporción de celos múltiples (más de dos adultos al tiempo) parece elevada en la Cordillera Cantábrica respecto a otras zonas: a) Dos hembras y un macho en un episodio de celo en Proaza, abril de 2012 (foto: AFG); b) Un macho busca la atención de una hembra mientras ésta se alimenta en una riega con umbelíferas en una ladera de matorral, Cangas del Narcea, mayo de 2005 (foto: D Ramos).

## ***COMPORTAMIENTO DE CELO DE LOS OSOS PARDOS EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA***

### ***RESUMEN***

*Con objeto de describir algunos patrones de comportamientos de celo, entre 1988 y 2004 obtuvimos y analizamos 297 observaciones directas de osos en la Cordillera Cantábrica, a lo largo de todo el ciclo anual, incluida la época de hibernación. Del total de observaciones, 23 incluyeron comportamientos de celo, que tuvieron lugar entre el 17 de abril y el 12 de junio, aunque la mayoría (83%) ocurrieron entre la segunda semana de mayo y la primera de junio. Se observaron un total de 12 eventos de cópulas, la mayoría de ellas en mayo (N = 9).*

*Estas observaciones indican que el celo comienza antes en la población cantábrica de osos que en otras poblaciones eurasiáticas o americanas. Además, los osos en situaciones de celo mostraron mayor actividad diurna cuando el tiempo atmosférico fue lluvioso o con cielos cubiertos en comparación con otros osos que no estaban en situaciones de celo en las mismas épocas.*

*Durante el celo los osos utilizaron con más frecuencia zonas con mayor cobertura de matorral y menos de bosque y pastizales, comparado con otros osos en la misma época. Algunas zonas de celo fueron utilizadas repetidamente a lo largo de varias primaveras, situación previamente descrita sólo en una localidad canadiense. En algunos casos se concentraron varias parejas simultáneamente: al menos siete ejemplares -tres hembras y cuatro machos- en un periodo de 24 horas en una de las zonas.*

*La utilización recurrente de áreas de celo y un aparente alto grado de promiscuidad en la población cantábrica (en el 30% de los episodios de celo estaban presentes más de dos adultos) parecen indicar comportamientos de celo peculiares. Las razones de estos comportamientos pueden ser tratar de contrarrestar un potencial efecto Allee o confundir paternidades por parte de las hembras ante tasas relativamente altas de infanticidio sexual, que pueden estar afectadas por factores independientes de la densidad (altas tasas de mortalidad adulta), o denso-dependientes (mayor proporción de hembras primíparas reproduciéndose en una población en incremento).*



**MATING BEHAVIOR OF BROWN BEARS IN THE CANTABRIAN MOUNTAINS*****Introduction***

Any animal population fate is explicitly linked to demographic features such as reproduction and mortality (Begon & Mortimer 1986, Stearns 1992, Naves, Wiegand, Revilla & Delibes 2003). To be successful, reproduction demands the temporal optimisation of gamete production, courtship activities, production of embryos and rearing of young, in relation to the seasonal availability of environmental resources (Lack 1954). Also, in sexual species male and female must synchronize their cycles and find each other at the suitable place and time (e.g. Bronson 1989, Clutton-Brock 1989, Dahle & Swenson 2003a). On the other hand, courtship and breeding activities usually imply increasing risks, as animals become less cautious and make themselves easier to be detected. For all these reasons, reproductive strategies and mating systems, including the spatial and temporal patterns of breeding activities, are considered important scientific topics with conservation implications in the case of endangered species (Reed & Shine 2002, Brashares 2003, Morrow & Pitcher 2003).

The brown or grizzly bear (*Ursus arctos*) is the most widespread bear in the world. Formerly it had an almost continuous Holarctic distribution in Europe, Asia and North America, ranging from northern arctic tundra to dry southern desert habitats; at present this range is fragmented and reduced, especially in Europe (Swenson, Gerstl, Dahle & Zedrosser 2000). Plasticity has been considered one characteristic of brown bear mating behaviour (Herrero & Hamer 1977, LeFranc, Moss, Patnode & Sugg 1987). However, there are few published reports on courtship and mating activities of free-ranging brown bears and most of them correspond to observations of grizzly bears in North America (Herrero & Hamer 1977, Brady & Hamer 1992, Hamer & Herrero 1990, Murie 1985, Craighead & Mitchell 1982, Craighead, Sumner & Mitchell 1995). The only instances in Eurasia correspond to the former Soviet Union (Vaisfeld & Chestin 1993) and one record in the Cantabrian Mountains of northern Spain (Clevenger, Purroy & Sáenz de Buruaga 1992). In spite of this, some behavioural aspects of mating systems only can be properly known and evaluated by direct observation of breeding individuals during the mating season.

Based on direct observations of free-ranging bears, in this paper we describe the period of the year, the weather conditions and the habitat used by courting and mating bears in the Cantabrian Mountains. The Cantabrian brown bear population is the most western and one of the smallest in Europe, highly threatened with extinction (Wiegand, Naves, Stephan & Fernández-Gil 1998, Swenson *et al.* 2000). A more complete knowledge of the breeding biology of this small and isolated population will be useful for a better understanding of the biology of the species, but also to help in the implementation of suitable conservation measures, for the bears and for their habitat (see Dayton 2003).

Usually bears in Europe mate between mid-May and early July (Swenson *et al.* 2000) but the period of copulations could be affected by physiological and climatic conditions (Tumanov 1998). Given the low latitude and corresponding warm climatic conditions of the Cantabrian Mountains, we suspect that breeding dates could be advanced here with respect to more northern localities. Also, brown bears of some populations in North America seem to choose small mating areas in unproductive summit ridges above the treeline (Hamer & Herrero 1990, Brady & Hamer 1992). Here we also test the hypotheses that habitat and weather conditions for breeding activity of Cantabrian bears will be different from those chosen by non-breeding bears in the same period. Finally, we will describe the reiterative use by bears in subsequent breeding seasons (different years) of definite mating locations. To our knowledge, only Hamer & Herrero (1990) have suggested the existence of durable mating areas in which bears met for courtship behaviour in two or more different years.

## **Study area and methods**

The Cantabrian Mountains run east-west along the Atlantic coast in northern Spain, with a maximum elevation of 2,648 m above sea level and average elevations and gradients of north- and south-facing slopes of 700 m and 34% and 1,300 m and 21%, respectively. Proximity to the ocean and the geographic orientation of the chain result in high rainfall (about 900-1,900 mm per year) on the north-facing slopes and a rain shadow (400-700 mm) on southern slopes. Forest cover is more varied on north-facing slopes, with oak (*Quercus petraea*, *Q. pyrenaica*, and *Q. rotundifolia*), beech (*Fagus sylvatica*), birch (*Betula alba*), and chesnut (*Castanea sativa*) trees, whereas oak forest dominated in the south-facing slopes. In all, forests cover

around 25% of the landscape (the lowest value for all the bear ranges in Europe) and is interspersed in a matrix of grasslands and shrub (*Cytisus scoparius*, *C. purgans*, *C. cantabrica*, *Erica aragonensis*, *E. arborea*, *Genista florida*, *G. obtusirramea* and *Calluna vulgaris*). A subalpine shrub (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Juniperus communis*, *Arctostaphylos uva-ursi*) predominates above 1,700-2,300 m, where climatic conditions prevent forest growth.

The Cantabrian bear population includes about 80-90 individuals in two subpopulations (western and eastern) separated by physical barriers (e.g., motorways and railways) and unsuitable habitat (Palomero, Fernández & Naves 1997, Naves *et al.* 2003). Human densities are 12.1 and 6.1 inhabitants / km<sup>2</sup> for the western and eastern nuclei, respectively. The main economic activity is livestock production, mainly cattle, but mining, tourism, hunting, agriculture and timber harvest are of local importance.

From 1988 to 2004 we made 297 non-systematic direct observations of free-ranging bears throughout the whole year, with observations in every month (Figure 1). All observations, but one, were made directly by the authors and exclusively in the western subpopulation, which includes 6-9 females with cubs each year (Wiegand *et al.* 1998). All but one were made using spotting scopes, usually at a distance of 0.8-2.0 km, and bears were followed until weather, light or vegetation cover permitted. Only observations that lasted more than ten minutes were considered. We assigned to breeding behaviour all the records including adult male-female close interactions (following close behind, play, genital smelling, physical contact, mutual rubbing) and attempts of copulation, successful or not. The sex of each individual was inferred from its physical characteristics and behaviour. Lone bears, juvenile groups and females with cubs or yearlings were considered as non-breeding bears.

For each observation we registered the place, the date, the hour and the duration of the sighting, the weather conditions, the habitat characteristics and the behaviour of bears, noting the time devoted to different activities (e.g., feeding, travel, resting). We classified our weather observations into 4 classes: fog, rain, overcast and cloudless. We compared weather conditions when breeding bears were observed with a random sample of observations of non-breeding bears in the same period (mid April – mid June) and the same years. Sightings of breeding bears in a given mating area during one season were considered a different event when the number of participants varied. The term “individual bears” indicates individuals

identified by their physical characteristics or neck marks, present in a given mating area in one season.

Habitat analysis was made on the basis of a grid of 0.5x 0.5 km squares, from a GIS database (Consejería de Medio Ambiente, Principado de Asturias) which is a thematic cartography (vegetation, human infrastructures, geomorphologic) composed of Arc-Info vectorial layers and based on the Spanish National Topographic Map 1:25,000. Most of it is derived from orthophotos (scale 1:25,000), completed with aerial pictures (ranging from 1:18,000 to 1:33,000 scales), and fine-tuned with field observations. The polygons were delimited at a resolution of 25x25 m. At the original vegetation layer 138 vegetation classes were distinguished. To obtain topographic information (slope and elevation) we built a digital elevation model (DEM) with a cell size of 125 m from digital elevation contours (50 m elevation interval). We calculated the average values of elevation and slope from 16 topography data points at each cell of the original grid (0.5x0.5 km).

We measured the following variables, using a GIS: paved roads (meters per cell), average altitude (meters above sea level), average slope (%), brushwood cover (%), forest cover (%), grassland cover (%) and rocky outcrops cover (%). We compare habitat features of cells used by bears in breeding behaviour ( $n = 15$ ) and those of cells used by other bears not concerned in breeding attempts in the same period (mid April to mid June) ( $n = 31$ ). For comparison we also described the average habitat values for a polygon including all observations ( $n = 1561$  cells), in a core area of 390 km<sup>2</sup> of the total occupied range of around 3,700 km<sup>2</sup> of the western population (Naves *et al.* 2003).

Comparisons of means were made by using the Mann-Whitney U-test. Significance was taken as  $P < 0.05$

## Results

Twenty-three observations (7.7% of the total) registered between 1993 and 2004 (no breeding events were observed between 1988 and 1992) could be assigned to breeding behaviour. All of them occurred between April 17 and June 12, but 83% (19 of 23) occurred in just one month, between the second week of May and the first week of June. Matings ( $n=12$ ) took place between April 25 and June 12, with nine in May, one in April and two in June (Figure

1 and Table 1). In two occasions we were able to see two copulations of the same individuals during a single observation. Copulation length varied between 3 and 50 minutes and averaged 17 minutes (see Table 1).

*Table 1. Dates, durable mating areas, weather conditions and effective time of observation from events (n=23) of bears with breeding behavior in the western Cantabrian bear Range.*

Date	Durable mating areas	Weather	Copulation length (')	Observation length (')
April 17, 2001		fog		20
April 25, 1999	1	fog, rain	11	47
April 27, 1999	1	fog		19
May 10, 1993	1	fog, rain	50	158
May 12, 1993	1	fog, rain	35	122
May 13, 1993	1	fog, rain	10; 5	153
May 14, 2001		rain		25
May 16, 1994	2	rain	25; 3	72
May 18, 2000	3	fog	5	55
May 18, 2004		rain	19	205
May 19, 1998	2	cloudless		12
May 20, 2004		overcast		56
May 22, 2002		fog, rain		55
May 23, 1995	2	overcast		50
May 25, 2000	3	fog, rain		47
May 26, 1999		cloudless		21
May 26, 2000	3	rain		175
May 31, 1994	3	fog	6	78
June 1, 2001		cloudless		25
June 3, 1999	3	overcast		58
June 6, 1995	3	fog		16
June 7, 1996	3	cloudless	4	83
June 12, 2001		overcast	30	90

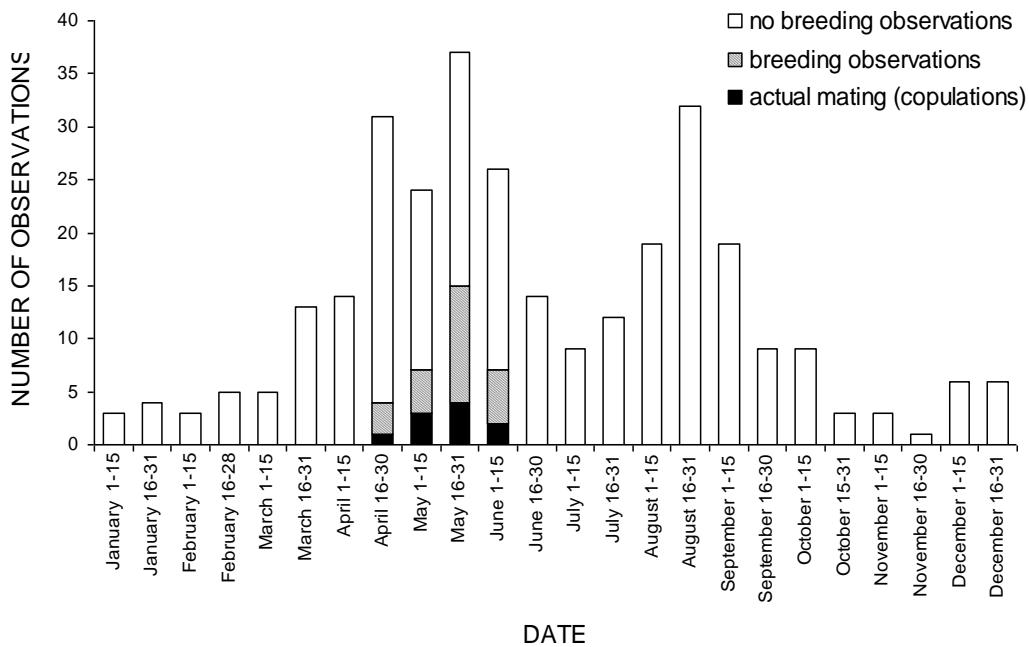


Figure 1. Date distribution of 297 direct observations on bears in the western Cantabrians, including those concerning breeding behavior ( $n=23$ ) and actual mating ( $n=10$ ).

The sky was cloudless only in four of 23 (17.4%) days in which bears in breeding behaviour were observed, compared with ten (43.5%) of 23 observations of no breeding bears with cloudless sky. The differences was marginally significant (Chi-square = 3.70;  $p=0.055$ ).

Breeding behaviour was observed in cells with less forest and grassland and more brushwood than cells used during the same period by non-breeding bears, but the differences tended to be only marginally significant (Table 2). In relation to the whole available habitat, breeding and non-breeding bears seemed to prefer areas with more rocky outcrops, less grassland and less roads (Table 2).

Regarding the observations of feeding activity in breeding vs. non-breeding bears, we found significant differences: 46 breeding bears devoted a mean 9.6% of time to feeding, but 52 non-breeding bears at the same period devoted to feed a mean of 40.0%; ( $P<0.001$ , Mann-Whitney U-test; authors, unpubl. data).

We observed breeding behaviour in three places in different years (areas 1, 2 and 3 in Table 1, with observations in 2, 3 and 5 years respectively). We have considered these three locations as “durable mating areas” (*sensu* Hamer & Herrero 1990). Breeding bears in mating area 1 were observed in 1993 and 1999 in an area less than 4 ha; in area 2 in 1994, 1995 and 1998 in an area of 2.4 ha, and in area 3 in 1994, 1995, 1996, 1999 and 2000, in an area of 125 ha. As our data come from casual observations and the effort of field research was not evenly distributed through time, we do not know if breeding occurred in other years in the same areas. Moreover, breeding activity may extend over several weeks, so it is possible to miss or overlook mating bears, even when looking for them. For instance, we have not recorded evidence of use of area 1 by mating bears (but for other bears) after 1999, even while searching for it several times each year. Nevertheless, we obtained indirect evidence of use in other years (in June 2003 we recorded a track set of two bears, probably male and female, within 1 km of area 1). Similarly, in May 1998 we recorded tracks of a pair in area 3.

Further, mating events with more than two adults involved seem more frequent in the Cantabrian Range (30% of the cases; 7 in 23 events) than elsewhere in North America (Pearson 1975, Hamer & Herrero 1990, Brady & Hamer 1992) or Eurasia (Vaisfeld & Chestin 1993).

*Table 2. Comparison of habitat variables (means and SD) between breeding (n=15) and non-breeding (n=31) cells (0.5x 0.5 km). The values for the study area enclose all observations (n= 1,561).*

				% cover (0.25 km <sup>2</sup> ) <sup>1</sup>			
	Roads (m/0.25 km <sup>2</sup> )	Elevation (m)	Slope (%)	brushwood	Forest	Grassland	Rocky outcrops
Breeding cells	4 (17)	1,213 (255)	58 (17)	63.2 (27.1)	25.8 (25.5)	1.2 (4.2)	28.4 (26.1)
No breeding cells	120 (254)	1,255 (275)	61 (19)	46.7 (28.7)	37.0 (25.1)	5.8 (11.1)	21.1 (16.1)
P values <sup>2</sup>	0.22	0.82	0.78	0.068	0.146	0.036	0.542
Study area	228 (388)	1,278 (285)	58 (26)	51.1 (32.0)	33.2 (30.1)	11.2 (18.1)	8.7 (14.9)

<sup>1</sup> Rocky outcrops data were measured from geomorphologic map; brushwood, forest and grassland were measured from vegetation map

<sup>2</sup> Mann-Whitney U-t

## **Discussion**

To compare our results with those obtained in other areas, we considered the breeding season as either the period when copulations occur or when consorting and breeding displays are observed (LeFranc *et al.* 1987). The breeding season of European brown bears is thought to occur between mid-May and early July (Swenson *et al.* 2000). A compendium by LeFranc *et al.* (1987) refers to 20 studies in which dates of the breeding season are reported in North America. The beginning takes place in April (2 cases), May (15) and June (3), whereas the end occurs in June (2), July (11) and August (2). Extreme dates in North America are April 21 and August 12. In Sweden, Dahle & Swenson (2003b) recorded the mating season (defined as the period when radiomarked males and females were seen together) between early May and mid July, but over 75% (n=50) occurred between mid May and early June. According to our prediction, from these data and some others in the literature (Pearson 1975, Murie 1985, Craighead & Mitchell 1982, Vaisfeld & Chestin 1993) breeding takes place earlier in the Cantabrian Mountains than elsewhere, though the only previously published date for the eastern Cantabrian nucleus was in late June and early July (Clevenger *et al.* 1992). Because the period of copulation could be regulated by the physiological condition of bears and climatic conditions (Tumanov 1998) (though one is probably an effect of the other), benign climatic conditions at low latitudes (probably related to a shorter hibernation period; see Naves & Palomero 1993, Naves, Fernández-Gil & Delibes 2001) could explain an early breeding season in the Cantabrian range.

Some breeding activity of bears likely occurs at night, but our observations were made only under daylight. From our data on weather conditions, it appears that bears are less prone to copulate, at least by daytime, when the sky is cloudless. We have not found any report about a potential relation between weather conditions and breeding activity elsewhere in the literature. This preference could be related to the shy behaviour of these breeding bears inhabiting a highly humanized landscape. The observed greater breeding activity during “bad” weather could be an adaptive decision by bears in order to prevent human disturbance during the risky breeding period. In fact, human related mortality is the most important factor affecting bear demography in the western Cantabrian subpopulation (Wiegand *et al.* 1998,

Naves *et al.* 2003). Nevertheless, we have not found significant differences between breeding vs. non-breeding bears regarding distances to paved roads, the only metric of human disturbance we used (Table 2).

The apparent increased use of brushwood (and decreased of forests and grassland) by bears while breeding could favour the meeting of mating bears, while keeping away other bears that eat grasses and forbs in grassland habitats at the same period or remain inside forest. We found significant differences between breeding and non-breeding bears in time devoted to feeding, and several authors have noted a similar decrease of feeding activity by bears involved in mating activities. For example, Hetchel (in Lefranc *et al.* 1987) reported a dramatic drop in feeding from 60% to less than 10%, and Phillips (in Lefranc *et al.* 1987) noted that mating bears devote only 6.7% of the time to feeding. Also Herrero & Hamer (1977) noted a reduction of food intake by a mating pair. On the other hand, Hamer & Herrero (1990) and Brady & Hamer (1992) described courting areas in the Canadian Rockies as summit ridges in the subalpine zone with low abundance of food resources. However, other studies reported that breeding bears select areas with abundant foraging resources (see compendium by LeFranc *et al.* 1987). The selection of the spatial grain ( $0.25 \text{ km}^2$ ) was imposed by the GIS data availability. However, habitat selection by breeding bears could operate at finer scales. So, we can not exclude that breeding areas are chosen by some other non-structural habitat characteristics, for instance the spatial overlap of home ranges.

To our knowledge, the existence of one discrete location in which bears met for courtship behaviour during two subsequent seasons has been proposed in only one area, the southern Rocky Mountains (Hamer & Herrero 1990). However, the repeated use of the same mating areas in subsequent years seems to be moderately frequent in the western Cantabrian Mountains. It is well known that small populations of solitary animals spread over a large area could have a reduced breeding success, because it becomes difficult for widely dispersed individuals to find a mate (this is an aspect of the “Allee effect”, which postulates that the *per capita* birth rate declines at low densities; Allee, Emerson, Park, Park & Schmidt 1949; see Stephens & Sutherland 1999). Berec, Boukal & Berec (2001) have looked in detail at dynamical consequences of explicitly modelled sexual reproduction in a single-species population, and showed that sufficiently sparse populations will go extinct due to the Allee effect arising via mate shortage. Hence, in small and fragmented bear populations, such as that of Cantabrian Mountains, the selection of durable areas to mate could be advantageous to

counteract the Allee effect, and would make the meeting of individuals of both sexes easier during the breeding season. In our study area these discrete mating places are used in the same year, simultaneously or successively, by more than one pair of bears, as several instances of multiple mating attempts were observed, including females copulating (or attempting to copulate) with several males, and males trying to copulate with several females (authors, unpubl. data). This finding contrast with the mating area described by Hamer & Herrero (1990), in which only a pair of bears was involved. Our results could imply a high degree of polygamy and the existence of tenuous bonds between breeding bears, suggesting that the use of small and durable areas to mate might be only a part of a complex mating system of bears in our study area.

Our findings have important implications for the conservation management of the critically endangered Cantabrian bears and maybe also for other small and isolated European bear populations. Although more studies on breeding strategies and behaviour are needed, it seems that in our study area breeding habitat could be defined and delineated and the discrete mating areas (less than 125 ha) used by several adult bears in subsequent years probably could be identified. We recorded up to 7 different adult individuals in a 24 h period in the same mating area (number 3), the greatest known concentration of adult bears in the Cantabrians, where less than a hundred individuals survive (Palomero *et al.* 1997). Hence, these places should be considered as critical areas in the life cycle of bears, in a similar way as denning places or some important feeding areas. Tourism is quickly growing in the Cantabrian Range, mainly as a summer activity but also during the spring, and it is an important disturbance source for bears (Naves *et al.* 2001). So, tourism and other human activities (such as hunting and livestock production) should be regulated in these areas during the mating period, and the human access through paved or unpaved roads should be limited. Obviously, because mating areas could change their location or disappear through time, a continuous and careful monitoring is needed.

## References

- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Begon, M. & Mortimer, M. (1986). *Population ecology. A unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 2nd edition, 220 pp.
- Berec, L., Boukal, D.S. & Berec, M. (2001). Linking the Allee effect, sexual reproduction and temperature-dependent sex determination via spatial dynamics. *American Naturalist* 157:217-230.
- Brady, K.S. & Hamer, S. (1992). Use of a summit mating area by a pair of courting grizzly bears, *Ursus arctos*, in Waterton Lakes National Park, Alberta. *Canadian Field Naturalist* 106: 519-520.
- Brashares, J. (2003). Ecological, behavioral, and life-history correlates of mammal extinctions in West Africa. *Conservation Biology* 17: 733-743.
- Bronson, F.H. (1989). *Mammalian reproductive biology*. The University of Chicago Press, Chicago. U.S. 325 pp.
- Clevenger, A.P., Purroy, F.J. & Sáenz de Buruaga, M. (1992). Copulation of wild european brown bears (*Ursus arctos*) with comments on the breeding behavior of one adult male. *Mammalia* 56: 3-8.
- Clutton-Brock, T.H. (1989). Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 236, 339-372.
- Craighead, J.J. & Mitchell, J.A. (1982). *The Grizzly Bear*. In: Chapman, J.A. & Feldhamer, G.A. (Eds.); *Wild Mammals of North America*. The John Hopkins University Press, pp: 515-554.
- Craighead, J.J., Sumner, J.S. & Mitchell, J.A. (1995). *The Grizzly Bears of Yellowstone. Their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959-1992*. Island Press, Covelo, CA, U.S. 533 pp.
- Dahle, B. & Swenson, J.E. (2003a). Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos*. *Journal of Animal Ecology* 72: 660-667.
- Dahle, B. & Swenson, J.E. (2003b). Family breakup in brown bears: are young forced to leave? *Journal of Mammalogy* 84 (2): 536-540.
- Dayton, P.K. (2003). The importance of the Natural Sciences to Conservation. *The American Naturalist* 162: 1-13.
- Hamer, D. & Herrero, S. (1990). Courtship and use of mating areas by grizzly bears in the Front Ranges of Banff National Park, Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 68: 2695-2697.
- Herrero, S. & Hamer, D. (1977). Courtship and copulation of a pair of grizzly bears, with comments on reproductive plasticity and strategy. *Journal of Mammalogy* 58: 441-444.
- Lack, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford.

- LeFranc, M.N., Moss, M.B., Patnode, K.A. & Sugg, W.C. (1987). *Grizzly Bear Compendium*. Interagency Grizzly Bear Committee.
- Morrow, E.H. & Pitcher, T.E. (2003). Sexual selection and the risk of extinction in birds. *Proceedings Royal Society of London. Ser. B* 270: 1793-1800.
- Murie, A. (1985). *The Grizzlies of Mount McKinley*. University of Washington Press.
- Naves, J. & Palomero, G. (1993). Ecología de la hibernación del oso en la Cordillera Cantábrica. In: Naves, J. & Palomero, G. (Eds.); *El oso pardo (Ursus arctos) en España. Colección técnica, ICONA, Madrid*, pp. 147-181.
- Naves, J., Fernández-Gil, A. & Delibes, M. (2001). Effects of recreation activities on a brown bear family group in Spain. *Ursus* 12: 135-139.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. & Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology* 17: 1276-1289.
- Palomero, G., Fernández, A. & Naves, J. (1997). Reproductive rates of brown bears in the Cantabrian Mountains, Spain. *International Conference on Bear Research and Management* 9: 129-132.
- Pearson, A. M. (1975). The northern interior grizzly bear Ursus arctos L. *Canadian Wildlife Service Report Series*, Nº 34.
- Reed, R.N. & Shine, R. (2002). Lying in wait for extinction: ecological correlates of extinction risk among Australian snakes. *Conservation Biology* 16: 451- 461
- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford. 249 pp.
- Stephens, P.A. & Sutherland, W.J. (1999). Consequences of the Allee effect for behavior, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 401-405.
- Swenson, J.E., Gerstl, N., Dahle, B. & Zedrosser, A. (2000). *Action Plan for the Conservation of the Brown bear in Europe (Ursus arctos)*. Nature and environment 114 Series. Council of Europe Publishing, Strasbourg, 69 pp.
- Tumanov, I.L. (1998). Reproductive characteristics of captive European brown bears and growth rates of their cubs in Russia. *Ursus* 10: 63-65.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández-Gil, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (Ursus arctos) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Monographs* 68: 539-570.
- Vaisfeld, M.A., & Chestin, I.E. (1993). *Bears. Distribution, Ecology, Use and Protection. Game animals of Russia and adjacent countries and their environment*. Nauka, Moscow.

## **CAPÍTULO 2**

### ***INFANTICIDIO SEXUAL EN UNA POBLACIÓN***

### ***AMENAZADA DE OSOS PARDOS***

### **SEXUALLY SELECTED INFANTICIDE IN AN ENDANGERED POPULATION OF BROWN BEARS**

---

(\*) El capítulo 2 (infanticidio sexual en una población amenazada de osos pardos) está compuesto de materiales parcialmente utilizados en un artículo que fue publicado en 2010 por la revista *Animal Behaviour* 79: 521-527, y que ha sido retirado (“retracted”) con la acusación inicial de apropiación de datos, plagio y ocultación de autoría (“misappropriated data, plagiarism and concealed authorship) y cuya retirada se ha mantenido cambiando secuencialmente las acusaciones, como ausencia de cita apropiada (“without proper cross-referencing”) y fallo de citar apropiadamente la fuente de datos original (“failure to appropriately cite the original data source”), referidas al libro OSAS (Palomero et al. 2007). Los materiales incluidos en el capítulo 2 recogen la referencia a ese libro, ya citado en el primer manuscrito sometido a la revista, y las fuentes públicas de datos e informes consultadas para el trabajo. La Norwegian University of Life Sciences y el Comité de Ética del CSIC han presentado sendas quejas por la retirada del artículo ante el Committee on Publication Ethics ([www.publicationethics.org](http://www.publicationethics.org)).



a) Un macho adulto a punto de liquidar a una de las crías de una camada de tres, a pesar de la vigorosa y agresiva defensa de la hembra. El macho acabará finalmente con la camada completa . Caso nº 2 en tabla 1 del Capítulo 2 (foto: C Granda); b) Cadáver de cría (hembra) recogida dos días después de observado un episodio de infanticidio en Degaña en junio de 2005. Caso nº 6 en tabla 1 del Capítulo 2 (foto: F Somoano); c) La alta proporción de celos múltiples en la Cordillera Cantábrica puede indicar alta promiscuidad, quizás una estrategia de las hembras para confundir paternidades y evitar infanticidio sexual. Un celo múltiple en Proaza, abril de 2012 (foto: AFG)



## ***INFANTICIDIO SEXUAL EN UNA POBLACIÓN AMENAZADA DE OSOS PARDOS***

### ***RESUMEN***

*En este trabajo revisamos información sobre crías de oso muertas por otros osos, contenida en las bases de datos de observaciones de campo de las administraciones públicas con competencias en su conservación (Asturias, Castilla y León, Cantabria y Galicia y de la administración central), así como necropsias e informes inéditos. Nueve episodios de muerte de crías por otros osos han podido ser clasificados como eventos de infanticidio sexual probables o confirmados, a la luz de los siguientes criterios:*

1. *El macho no es el padre de las crías muertas en el infanticidio.*
2. *La camada completa es eliminada para que la hembra entre de nuevo en celo.*
3. *Los infanticidios ocurren en época de celo, no en otras épocas en las que no darían lugar a un nuevo celo de la hembra.*
4. *La muerte de las crías no supone predación, esto es, no es con fines tróficos.*

*Por razones inherentes al trabajo de campo, no en todos los casos se obtuvieron evidencias de todos los criterios. En uno de los casos de infanticidio en la Cordillera Cantábrica se pudo confirmar, mediante genotipado de las muestras recogidas en el lugar del evento y análisis del parentesco, que el macho no era el padre de las crías muertas. En seis casos fue eliminada la camada completa. Además, en dos casos la hembra afectada por el infanticidio produjo crías al año siguiente a sufrir la pérdida completa de la camada por infanticidio. En siete casos se recogieron restos de crías matadas que no habían sido consumidas o sólo lo fueron parcialmente, excluyendo así la predación con fines tróficos como causa de las muertes.*

*Algunos factores independientes de la densidad pueden favorecer o aumentar la frecuencia de infanticidio sexual, como por ejemplo, elevada mortalidad de adultos. También por factores relacionados con el hábitat, como escasa capacidad de segregación de las hembras con crías de primer año por carencia de hábitat disponible y/o por desplazamiento de los grupos familiares derivados de la actividad humana en las zonas de cría. Estos factores pueden provocar altas tasas de infanticidio sexual que a su vez tendrían consecuencias importantes en la dinámica de la misma. La alta frecuencia relativa de infanticidio sexual en*

*la población cantábrica de osos parece relacionada con los peculiares patrones de celo descritos: áreas de celo y agrupaciones de adultos, probablemente una estrategia de las hembras para confundir paternidades y evitar infanticidios, en un claro ejemplo de conflicto sexual. Además, cambios en la frecuencia de infanticidios sexuales a lo largo del tiempo pueden confundir algunos índices de monitoreo de la población.*

***SEXUALLY SELECTED INFANTICIDE IN AN ENDANGERED POPULATION OF BROWN BEARS***

***Introduction***

Behaviour and behavioural ecology have a relevant role in the conservation of biodiversity (e.g. Clemmons & Buchholz 1997; Sutherland 1998; Caro 1999). Recently, several links between behaviour and conservation biology have been identified, including mating and breeding systems, specific habitat choice for different activities, ontogeny constraints, predator-avoidance behaviour and movement ecology (Caro 2007). Our aim is to emphasize the relationship of another type of behaviour, the controversial sexually selected infanticide (hereafter SSI) in solitary carnivores, with the monitoring and conservation of endangered populations, using as a model the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains (north Spain).

Infanticide, the killing by con-specifics of (usually) unrelated offspring, has been documented in over a hundred species of mammals (Ebensperger 1998; Agrell *et al.* 1998). Initially, infanticide was considered to be a pathological behaviour, but now it is recognized as an adaptive behaviour that may increase the fitness of the perpetrator (Hrdy 1979; Hausfater & Hrdy 1984). Adults of both sexes can kill unrelated young to exploit them as a food resource (i.e. cannibalism or intraspecific predation). Infanticide by females has been widely documented in mammals (e.g. Wolff 1993; Agrell *et al.* 1998); females could benefit from killing conspecifics' offspring by reducing competition (present or future) for resources. The killing of unrelated young by males in order to obtain a mating opportunity with the victimized female, i.e. SSI, seems to be common in mammals when a) young are vulnerable and b) the loss of offspring results in the mother returning to estrous quickly (van Noordwijk & van Schaik 2000). Together with primates, carnivores seem to be the most likely candidates among mammals to exhibit SSI (Packer & Pusey 1984). In spite of some controversy (e.g. Miller 1990; Miller *et al.* 2003; McLellan 2005), the occurrence of SSI in brown bears seems well documented (Swenson *et al.* 1997, 2001a; Swenson 2003; Bellemain *et al.* 2006). Here, we rely on several infanticidal events reported in the highly endangered brown bear

population of the Cantabrian Mountains (North Spain) to discuss the compatibility of these observations with SSI.

Previous discussions about the occurrence, frequency and demographic effects of SSI in brown bears have been hampered by the absence of observations on infanticides or other events of cub mortality. As a consequence, factors influencing cub survival are poorly understood, despite much literature discussing the variables related with the topic. Adult sex-ratio, bear density, adult male density, carrying capacity, food shortage, dispersion and social structure, and population management (hunted or not) are among such variables (McLellan 1994; Swenson *et al.* 1997, 2001a; Miller *et al.* 2003; Zedrosser *et al.* 2009). Also, adult female bear counterstrategies to avoid infanticide (e.g. home range reduction and habitat segregation) have been considered in the context of this discussion (Wielgus & Bunnell 1994; 1995; Miller *et al.* 1997; Haroldson *et al.* 2002; Dahle & Swenson 2003a, b). Further, promiscuity to confound paternity (Bellemain *et al.* 2006), which is apparently common in some Cantabrian areas (Fernández-Gil *et al.* 2006), has been argued.

In this study we examine evidences of infanticide in the light of the requirements of sexual infanticide and discuss its significance as a cub mortality factor in the Cantabrian Range. We also discuss the effect of the loss of entire litters due to presumed sexual infanticide on the main index used for analyzing trends in the Cantabrian Mountains population, i.e. the annual count of females with cubs of the year (Wiegand *et al.* 1998; Palomero *et al.* 2007a). This highlights the importance of behavioural studies for population monitoring and conservation (Caro 2007; Angeloni *et al.* 2008).

### ***The Cantabrian bear population and data sources***

The Cantabrian brown bear population includes about 100 individuals (Servheen *et al.* 1999; Zedrosser *et al.* 2001) in two populations (western and eastern) and could be the last remnant of the oldest genetic brown bear maternal lineage in Eurasia (Taberlet & Bouvet 1994; Swenson *et al.* 2000). Detailed descriptions of the study area can be found in Naves *et al.* (2003) and Fernández-Gil *et al.* (2006). The Cantabrian Mountains offer opportunities for direct observations of bears, because of the lowest proportion of forest among all the bear ranges in Europe (about 30%) in a rugged landscape, which allows long-distance visibility

from suitable points on the opposite slopes (Fernandez-Gil *et al.* 2006). In fact, direct observation of females with cubs of the year is a major monitoring method in this population (Wiegand *et al.* 1998; Ordiz *et al.* 2007; Palomero *et al.* 2007a). Close monitoring of family groups is a conservation goal of the Cantabrian Brown Bear Conservation Strategy (Ministry of Environment of Spain 2001). Females with cubs of the year are counted through direct observation in the western subpopulation of the Cantabrian area, whereas looking for tracks of family groups is the most common method used in the more flat and forested eastern subpopulation (Palomero *et al.* 2007a). Bear locations and other data are detailed in forms and unpublished reports from the Regional Agencies with management responsibility for wildlife in Spain. Bear forms, filled mainly by federal and regional rangers, include name of observer, date and location of a bear record (direct observation, track sets, scats, other bear sign), details on behaviour (in the case of direct observation), number of individuals, whether they are females with cubs, and measurements of track prints.

To identify potential SSI events, we reviewed available bear records in data sets and forms, unpublished reports, and necropsy reports of dead cubs from the environmental agencies (Principado de Asturias, Junta de Castilla y León, Diputación de Cantabria, Xunta de Galicia and Ministerio de Medio Ambiente; see Appendix 1 and 2 for details). Also, we interviewed at least one of the direct observers in each event. One of the events was filmed by C. Granda (wildlife ranger with Principado de Asturias), who provided the footage for description and analysis of bear behaviour. When two adult bears and any cub were observed, we assumed that the larger bear was the male because adult male European brown bears are on average twice as big as females in spring (Swenson *et al.* 2007).

The relation of bear infanticides analysed in this study have been described and discussed in Palomero *et al.* (2007b, 2011).

## ***Confirmed and probable cases of sexually selected infanticide***

Main data sources of the events analysed in this study for requirements matching SSI appear in Appendix 1 and 2. The data used in this study have been obtained independently from Palomero *et al.* (2007b, 2011), so details of descriptions differ in certain points.

We distinguished between confirmed or probable according to the following criteria:

Confirmed when: a) At least one cub was observed to be killed by a big bear (likely a male) in the presence of the mother; dead cub remains were collected at the site (two cases); or b) Actual killing was not observed, but two adult bears were seen acting aggressively and dead cub remains with severe injuries were collected at the site (two cases).

Probable when: c) Remains of killed cub(s) were collected and adult bears (at least one of them being the mother of the cubs) or their sign (tracks) were observed at the site (three cases); or d) After being observed accompanied by young cubs, the adult female was seen acting aggressively towards another adult bear (likely male) and the cubs were never seen again (two cases). Nine infanticide events have been detected since 1996 (eight during 2000-2008). Four of them were deemed confirmed, and five probable (Table 1).

One event (No. 2 in Table 1) was filmed by wildlife ranger C. Granda. An adult female and three cubs of the year were chased by a big bear (likely an adult male) that killed all three cubs, in spite of the vigorous defence by the mother. After the first cub

*Table 1. Confirmed and probable cases of infanticide in Cantabrian brown bears, NW Spain (Cases 1-8: western population; Case 9: eastern population). For criteria, see details in the text. M ad: known or judged to be an adult male.*

No.	date	nº cubs with F	nº cubs lost	nº cubs retrieved	criterium	killer
1	1996 06 10	1	all	1	confirmed (b)	unkn Ad
2	2000 06 15	3	all	3	confirmed (a)	M ad
3	2001 05 26	2	all	none	probable (d)	M ad
4	2004 06 03	2	all	none	probable (d)	unkn
5	2005 06 01	>1	>1	1	confirmed (b)	M ad
6	2005 06 03	2	all	1	confirmed (a)	M ad
7	2006 05 25	3	all	1	probable (c)	unkn
8	2007 04 28	>1	>1	1	probable (c)	unkn
9	2008 06 08	2	>1	1	probable (c)	M ad

was killed, the mother with the two remaining cubs outran the male briefly. A few minutes later, the male found the family again and sequentially killed the remaining cubs. Two days later, the carcasses of all three cubs were found in the area.

In event No. 6 (Table 1), the rangers who had observed the killing of one cub obtained samples at the infanticide site, including the dead cub and 11 bear faeces. Genetic analyses performed on these samples and results were described in Domínguez *et al.* (2009). Eighteen microsatellite loci and the sex marker SRY were amplified using polymerase chain reaction as described in Pérez *et al.* (2009). The 18 loci allowed to identify an individual unambiguously ( $P_{ID} = 3.28E-09$  and  $P_{ID-sibs} = 1.16E-04$ ). A set of 39 genotypes from the western subpopulation of the Cantabrian brown bear (Pérez *et al.* 2009), including the individuals identified at the site of the infanticide, was used to determine the relatedness between individuals. Domínguez *et al.* (2009) determined parentage using PARENTE (Cercueil, *et al.* 2002) and Kinship 1.3.1 (Goodnight & Queller 1999). Four individuals were identified, 3 females (including a dead cub) and 1 male. The probability of the only male detected and probable perpetrator, to be the father of the victim was very low (< 0.005), even if the mother was not known; if the mother was any of the identified individuals, the probability was null.

All the cases occurred between 28 April and 15 June, the mating period of Cantabrian brown bears (Clevenger *et al.* 1992; Fernández-Gil *et al.* 2006). Evidence to consider most or all the observed infanticide events as SSI is strong. In spite of many observations of females with cubs in other periods of the year, no infanticide was observed outside the mating season, thus supporting a basic premise of SSI, i.e. the perpetrator kills the cubs to mate with the female. Another basic premise, i.e. the perpetrator was not the father of the killed cubs, was documented in case No. 6 with genetic samples. At least in two other cases (3 and 4), the victimized female (recognized by her natural markings) mated after the infanticide, as she produced cubs the following year, meeting another basic premise of SSI, although it was not possible to investigate whether the infanticidal males fathered the female's next litters. In order to obtain sexual access to the female, the killing of the entire litter is essential. In four of nine cases (1, 2, 3 and 4) the entire litter was lost; in two cases (6 and 7) it was probable, because the mothers were observed leaving the area alone, and in three other cases (5, 8 and 9) it could not be determined. The infanticide events spanned a period of 12 years and distances of up to 300 km. Although we cannot exclude the possibility that the reported events involve a single male, that sounds remote taking into account the time length and distances, in

two subpopulations with almost no contact between them (Pérez *et al.* 2009).

### ***Mortality rates of cubs and infanticide in brown bear populations***

Cub mortality rates in brown bear populations ranges between 4%-66% in North America and Europe (Table 2). Most studies (9 of 11 in North America and 2 of 3 in Europe) show mortality rates > 20%. The rate in the Cantabrian population (0.40) is quite close to the mean (0.34), pooling the data from Table 2 (N = 1,353 cubs).

*Table 2. Mean cub mortality rates from 11 brown bear populations (study areas) in North America, and 3 populations in Europe. Sample size (N) refers to cubs.*

Study area	Mortality rate	Sample size (N)	Study Period
<b>N America</b>			
Northern Continental Divide (Montana) <sup>1</sup>	0.10	62	1969-1991
Flathead (British Columbia-Montana) <sup>2</sup>	0.15	81	1978-2000
Banff National Park (Alberta) <sup>3</sup>	0.21	53	1994-2002
Swan Mountains (Montana) <sup>4</sup>	0.23	28	1987-1996
Yellowknife (Northwest Territories) <sup>5</sup>	0.26	57	1995-1999
McNeil Sanctuary (Alaska) <sup>6</sup>	0.31	120	1978-1991
Yellowstone (Montana-Wyoming-Idaho) <sup>7</sup>	0.36	137	1983-2001
Southcentral Alaska <sup>8</sup>	0.37	167	1980-1996
Black Lake (Alaska) <sup>8</sup>	0.43	107	1988-1996
Denali National Park (Alaska) <sup>8</sup>	0.66	88	1991-1998
Katmai National Park (Alaska) <sup>8</sup>	0.66	99	1989-1996
<b>Europe</b>			
N Sweden <sup>9</sup>	0.04	78	1988-1998
Central Sweden-SE Norway <sup>9</sup>	0.35	126	1988-1998
Cantabrian Mountains <sup>10</sup>	0.40	150	1982-1991

<sup>1</sup>Aune *et al.* (1994); <sup>2</sup> McLellan (2005); <sup>3</sup> Garshelis *et al.* (2005); <sup>4</sup>Mace & Waller (1998); <sup>5</sup>McLoughlin *et al.* (2003); <sup>6</sup>Seller & Aumiller (1994); <sup>7</sup>Schwartz *et al.* (2005); <sup>8</sup>Miller *et al.* (2003); <sup>9</sup>Swenson *et al.* (2001a); <sup>10</sup> Wiegand *et al.* (1998)

Assuming that the current annual counts of females with cubs of the year (hereafter *Fcub*) are accurate (Wiegand *et al.* 1998; Palomero *et al.* 2007a, but see Fernández-Gil *et al.* 2010), during 1996-2005 a minimum of 10 to 20% of the annual litters suffered infanticide (confirmed and probable) in the years with recorded cases. In that period, 6 litters suffered

infanticide from a total of 75 *Fcub* estimated, and 11 cubs were lost due to infanticide from a total of 137 detected (so a minimum of 8% of cubs were lost by infanticide; *Fcub* data came from federal and regional Agencies bear data bases and authors' unpublished data).

The known mortality rate of cubs by infanticide in our study seems to be lower than that recorded in central Scandinavia, where the total mortality rate of cubs, most of which is presumed to be caused by infanticide, is about 40-50% (Swenson 2003; Zedrosser *et al.* 2009). However, our data are underestimates, because we do not know the fates of entire litters that could have been lost, as bears have not been radio tracked in the Cantabrian Mountains since 1998. Nevertheless, cubs are not usually radio-tagged, so causes of mortality are particularly poorly known in most populations (Miller *et al.* 2003; Garshelis *et al.* 2005; Swenson *et al.* 2001a). However, we found that known and suspected infanticide was responsible of at least 20% of the total cub mortality in the Cantabrian Mountains (see Wiegand *et al.* 1998).

### ***Infanticide of bear cubs: SSI or predation?***

Infanticide has been reported or suggested in many brown bear populations, but whether or not such infanticide is SSI or predation has caused controversy (Swenson *et al.* 1997; Miller *et al.* 2003; McLellan 2005). For some authors infanticide in brown bears is a foraging strategy rather than a mating one (Craighead *et al.* 1995). Among the published events of intra-specific killing in brown bear populations (Table 3), the killer was a male in a high proportion of cases when the sex was known (85% in North America and 96% in Europe). This proportion was 65% and 100% respectively when considering only cubs as victims. Again, cubs have not been usually radio-tagged so the sample for this age class could be underrepresented, whereas adult females could be overrepresented. In the Cantabrian Range, all known intra-specific killing events were on cubs (Tables 1 and 3) and when the perpetrator was seen, it was confirmed or judged to be an adult male. There is strong evidence that one infanticide event (case No. 2 in Table 1) was SSI due to the behaviour of the male and because the cubs were not consumed, so predation could be excluded. Other authors also found that killed cubs were not usually consumed (McLellan 2005).

We have also investigated the sex of predatory bears killing roe deer (*Capreolus capreolus*), red deer (*Cervus elaphus*) and southern chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Cantabrian

Range. Of thirteen cases reported between April and September, 7 were predation events carried out by adult female bears with cubs or yearlings, 5 by bears assumed to be males, and one by a bear of unknown sex (data from Rangers bear forms, Palomero *et al.* 2007b, and authors' unpublished data); 9 cases involved fawns, and 4 involved adults (2 roe deer and 2 red deer). Thus, the pattern was one of more female bears attacking and killing ungulates, but bears killing cubs were judged to be males. The literature also suggests that medium-size prey such as fawns of ungulates are often killed by females (Reynolds *et al.* 1987), although other studies do not find differences among sexes (Ballard *et al.* 1981; Boertje *et al.* 1988; Mattson 1997). Nevertheless, there may be some bias, e.g. because males might supplant females on a kill and the true perpetrator might be difficult to identify (Reynolds *et al.* 1987, Boertje *et al.* 1988). This also suggests that the infanticidal events we discussed here were SSI.

*Table 3. Documented age and sex classes of victims and perpetrators of intra-specific killing of brown bears from studies in North America and Europe. Sample size (N) refers to individual bears. All known victims in the Cantabrian Mountains (N = 16) were cubs.*

Victim	Killer						total
	adult female	adult male	unknown adult	subadult male	unknown male	unknown	
<b>N America<sup>1</sup></b>							
Adult female		16		1	2	7	26
Adult male		3				2	5
Subadult female		2				1	3
Subadult male		3				2	5
Unknown subadult		4					4
Yearling	1	4				3	8
Cubs	7	13	4			12	36
Total	8	45	4	1	2	27	87
<b>Europe<sup>2,3,4,5</sup></b>							
Adult female			2				2
Adult male							
Subadult female							
Subadult male						4	4
Unknown subadult							
Yearling	1	2				7	10
Cubs		23	2			5	30
Total	1	27	3			15	46

<sup>1</sup>McLellan (2005; N=87); <sup>2</sup>Swenson *et al.* (2001b; N=14); <sup>3</sup>Bellemain *et al.* (2006; N=15);

<sup>4</sup>Cantabrian Mountains (N=16); <sup>5</sup>Gărlea (1999; N=1)

### ***SSI and bear conservation***

SSI may have an important impact on the endangered brown bear population in the Cantabrian Mountains, due to its small size, fragmented habitat, the influence of humans, and the relatively high mortality rates (Naves *et al.* 2001, 2003). These factors are common for most endangered bear populations (Zedrosser *et al.* 2001). It is possible that small and fragmented populations with a potentially high probability of unequal sex ratio are more prone to SSI (McLellan 2005). Our study population typically has 5 to 10 females breeding each year, based on the annual counts of females with cubs. Thus in a given year, there might be very few available estrous females in some areas and competition for mating among males would likely be high. The proportion of forest in the Cantabrian Mountains is the lowest among the areas where bears exist in Europe; at the same time, human density (up to 12 inhabitants/sq. km) is among the highest. The scarcity of suitable undisturbed habitat (Naves *et al.* 2003) and the high level of human disturbance could influence the ability of female bears to avoid SSI in the Cantabrian range by segregating from other bears during the mating season, a strategy observed elsewhere (see Introduction).

Also, SSI might be more common in populations with primiparity at younger ages, because young females are more prone to lose their offspring to SSI (Zedrosser *et al.* 2004; Zedrosser *et al.* 2009), perhaps even more in a still endangered, but currently increasing population (Palomero *et al.* 2007a). In addition, high adult mortality rates in the Cantabrian Mountains, at least in the recent past (Naves *et al.* 1999), could lead to a high proportion of potentially infanticide males moving into areas where they had not fathered young (Swenson *et al.* 1997, 2001a), thus increasing the vulnerability of females with cubs.

The occurrence of infanticide affects population dynamics (Swenson *et al.* 1997; Wielgus & Bunnell 2000; McLellan 2005), especially considering that SSI might be involved in brown bear population regulation mechanisms (Ordiz *et al.* 2008). For instance, the interval between consecutive litters is an essential reproductive parameter determining brown bear population growth rates (Eberhardt *et al.* 1994). So increased litter intervals between weaned litters (a more descriptive demographic parameter than interbirth interval, see Kovach *et al.* 2006) may influence population growth, for example if high rates of SSI occur (Swenson *et al.*

1997, 2001a). At the same time, SSI may confound managers relying on annual counts of *Fcub* to estimate the demographic population trends. The annual counts of *Fcub* is the main index to estimate population trends in Cantabrian bears (Wiegand *et al.* 1998, Palomero *et al.* 2007a). Using this index (*Fcub*), Palomero *et al.* (2007a) reported that the western bear population in the Cantabrian Mountains was recovering (*Fcub* increasing at 7.5% annually). However, when we removed infanticide events in Table 1 (four cases) from the annual counts of *Fcub* for the period 1994-2004 (Palomero *et al.* 2007a) and performed a generalized linear model (GLM) fit with the “corrected” number of *Fcub* of the year as a response variable, with Poisson error distribution and a natural log link function, the observed *Fcub* trend of 0.069 (SE = 0.04) was not significant (p = 0.59). Thus, the occurrence of SSI may contribute to the false impression of a population increase while actually hiding a reduction in recruitment.

### ***Concluding remarks***

We believe that SSI in brown bears should be considered proved at the Cantabrian Range, and this phenomenon exemplifies the interactions between animal behaviour and conservation. The endangered status of the Cantabrian bears, together with the conditions promoting it (low population size, reduced suitable habitat, high human density) may fuel SSI, which may affect population size negatively, but at the same time mask these effects, when measured by observations of *Fcub*. These kinds of feedbacks are typical of a vortex of extinction (Lande 1993) and could apply to many other small and endangered populations, which deserves careful attention by corresponding scientists and managers.



*Las carencias o limitaciones en la calidad de ciertos hábitats, notablemente el subalpino, puede reducir la capacidad de las hembras con crías para segregarse de los machos en los primeros momentos tras la salida de aquellas de la osera, y puede favorecer por tanto la frecuencia de infanticidio sexual.*

*Una hembra y sus dos crías acaban de asomarse por primera vez a la osera excavada bajo la nieve en el subalpino cantábrico occidental (foto: D Ramos).*

*Appendix 1. Summary of data sources used for analyze requirements of SSI of infanticide events in Table 1.*

	Region	Date	Cubs retrieved	Interviewed observer <sup>1</sup>	# Rangers Forms	Other reports <sup>2</sup>	Observations
Event 1	Castilla y León	1996 06 10	1	J.J. Rodríguez (FOP)		University of Zaragoza (Necropsy)	
Event 2	Asturias	2000 06 15	3	C. Granda (Ranger Asturias)	7	Principado de Asturias (report); GEMAP-Ministry of Environment-FOP (report); National Museum of Natural Sciences (genetic analysis); Fundación Oso de Asturias-Principado de Asturias (report)	
Event 3	Asturias	2001 05 26	none	J. Sánchez (Ranger Asturias)	22	EBD-CSIC-Principado de Asturias-Junta de Castilla y León-Xunta de Galicia-Diputación Regional de Cantabria-Ministerio Medio Ambiente (report)	
Event 4	Asturias	2004 06 03	none	J. Martí (Private person)	9	EBD-CSIC-Principado de Asturias (report)	2 bear forms signed jointly by Asturias Rangers and FOP personnel
Event 5	Castilla y León	2005 06 01	1	M. Pérez (Private person)		Dpto. Biología Funcional. University of Oviedo / Junta de Castilla y León (genetic analysis)	
Event 6	Asturias	2005 06 03	1	F. Somoano (Ranger Asturias)	5	SERIDA-Principado de Asturias (Necropsy); Dpto. Biología Funcional. University of Oviedo (genetic analysis)	1 bear form signed jointly by Asturias Rangers and FOP personnel
Event 7	Castilla y León	2006 05 25	1	L. Fernández (FOP-Junta de Castilla y León)	4		Bear forms in Administration data set signed as "Patrulla Oso Alto Sil" (FOP-Junta de Castilla y León)
Event 8	Asturias	2007 04 28	1	A. González (Ranger Asturias)		SERIDA-Principado de Asturias (Necropsy); Principado de Asturias-FOP (report)	Report signed jointly by Asturias Rangers and FOP personnel
Event 9	Castilla y León	2008 06 08	1			Junta de Castilla y León Report signed by Agentes Ambientales and Patrulla Osera FOP-Junta de Castilla y León; samples retrieval Acts; LFSV (toxicology); CRAS- Junta de Castilla y León (Necropsy)	

(1) In some cases other observers may be present at the scene (see details in Appendix 2); in event 9 there was not direct observer of the case (details in Report by Junta de Castilla y León referred in Appendix 2); (2) Other documents available in public archives.

*Appendix 2. Sources in data sets, bear forms, unpublished reports, genetic analyses and necropsy reports used for analyze requirements of SSI of infanticide events in Table 1 (see also Appendix 1).*

<b>Event 1; 10 junio 1996; Valle del Sil (León); confirmed; 1 cub retrieved</b>						
<b>PDF</b>	<b>date</b>	<b>observation /details</b>	<b>observer /author</b>	<b>institution</b>	<b>Source Type (Date sets/ Reports)</b>	<b>comments</b>
1	?	restos cría-necropsia	Daniel Fernández de Luco; Christian Gortázar	Facultad de Veterinaria-Universidad de Zaragoza	Informe Necropsia	Anatomía patológica y toma de muestras
<b>Event 2; 15 junio 2000; Valle del Ibias (Asturias); confirmed; 3 cubs retrieved</b>						
<b>PDF</b>	<b>date</b>	<b>observation /details</b>	<b>observer /author</b>	<b>institution</b>	<b>Source Type (Date sets/ Reports)</b>	<b>comments</b>
1	01/05/2000	osa con al menos 1 cría	Carlos Granda	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
2	09/06/2000	osa 3 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
3	11/06/2000	osa 3 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
4	11/06/2000	osa 3 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha: "acompañantes: G. Palomero, C. Formentí"
5	13/06/2000	osa 3 crías	Miguel Fdez. Otero; Carlos Granda; Santos Señas	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
6	14/06/2000	osa 3 crías	Miguel Fdez. Otero; Carlos Granda; Santos Señas	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
7	15/06/2000	osa 3 crias; macho mata 3 crías; Infanticidio	Carlos Granda	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha: "acompañantes: José Luis de Benito (llegó a las 17: 30)"; Video "Informe sobre el avistamiento de una osa con tres crías en los alrededores de Fondos de Vega. Degaña"
8	15/06/2000	osa 3 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Informe	
9	??/12/2000	osa 3 crias; macho mata 3 crías; Infanticidio	A. Serrano, J. Herrero y G. Palomero	Informe GEMAP-Ministerio Medio Ambiente- Fundación Oso Pardo (FOP)	Informe	"Programa de supervivencia de osas con crías en la Cordillera Cantábrica. Memoria Final" GEMAP-M. Medio Ambiente- Fundación Oso Pardo
10	??/??/2000	descripcion infanticidio	F. Ballesteros et al.	Consejería de Medio Ambiente. Principado de Asturias. Fundacion Oso Asturias	Informe	"Censo de osas con crías en Asturias 1999-2000"
11	??/11/2000	análisis genético macho	I. Doadrio et al.	Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC	Informe	"Estudio genético de las poblaciones españolas de oso pardo"

**Event 3; 26 mayo 2001; Valle de Somiedo (Asturias); probable; no cubs retrieved**

<i>PDF</i>	<i>date</i>	<i>observation /details</i>	<i>observer /author</i>	<i>institution</i>	<i>Source Type (Date sets/ Reports)</i>	<i>comments</i>
1	08/05/2001	osa con 2 crías	Alberto Toyos	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
2	08/05/2001	osa con 2 crías	Jesús Sánchez; César Alvarez; Eladio Cano; Alberto Toyos	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha: "acompañantes: Fundación Oso Pardo"
3	08/05/2001	osa con 2 crías	Miguel Fdez. Otero; Carlos Granda; Santos Señas	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
4	09/05/2001	osa con 2 crías	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha: "acompañantes Patrulla Oso"
5	09/05/2001	osa con 2 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
6	10/05/2001	osa con 2 crías	Jesús Sánchez	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha: "acompañantes: Cristino Ruano; Miguel Fdez. Otero"
7	10/05/2001	osa con 2 crías	Jesús Sánchez	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
8	10/05/2001	osa con 2 crías	Patrulla Oso	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha: "acompañantes: Jesus Sanchez; Cristino Ruano - Por la mañana"
9	11/05/2001	osa con 2 crías	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
10	11/05/2001	osa con 2 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
11	12/05/2001	osa con 2 crías	Santos Señas; Carlos Granda	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
12	13/05/2001	osa con 2 crías	Santos Señas; Carlos Granda	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
13	20/05/2001	osa con 2 crías	Jesús Sánchez; Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
14	21/05/2001	osa con 2 crías	Adrián Vigil; Jesús Sánchez; Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
15	22/05/2001	osa con 2 crías	Santos Señas	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
16	23/05/2001	osa con 2 crías	Santos Señas	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
17	23/05/2001	osa con 2 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
18	26/05/2001	2 osos adultos persiguiéndose	Jesús Sánchez	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Estadillo Esperas Principado de Asturias;	en entrevista: "probable infanticidio"
19	06/05/2002	misma osa con 2 crias (año siguiente)	Jesús Sánchez, Carlos Francisco	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
20	06/05/2002	misma osa con 2 crias (año siguiente)	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
21	07/05/2002	misma osa con 2 crias	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	

		(año siguiente)				
22	07/05/2002	misma osa con 2 crías (año siguiente)	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
23	??/??/2004	osa con 2 crías	A. Fernández Gil et al.	Estación Biológica Doñana (EBD/CSIC)	Informe	"Base de datos de localizaciones de osas con crías en el núcleo occidental de osos cantábricos. 1982-2002". Informe EBD/CSIC-Principado de Asturias-Junta de Castilla y León, Xunta de Galicia; Diputación Regional de Cantabria; Ministerio Medio Ambiente

**Event 4; 3 junio 2004; Valle de Somiedo (Asturias); probable; no cubs retrieved**

<i>PDF</i>	<i>date</i>	<i>observation /details</i>	<i>observer / author</i>	<i>institution</i>	<i>Source Type (Date sets/ Reports)</i>	<i>comments</i>
1	13/05/2004	osa con 2 crías	Jesus Sánchez, Elvira González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	En la Ficha también "Elvira Gonzalez-FOP"
2	14/05/2004	osa sale osera (no se ven crías)	Susana F. San Narciso	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
3	15/05/2004	osa con 2 crías	Jesus Sánchez; Antonio Glez; Elvira González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Ppdo de Asturias	En la Ficha también "Elvira Gonzalez-FOP"
4	01/06/2004	osa con 2 crías	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
5	02/06/2004	osa con 2 crías	Antonio González	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
6	10/05/2005	misma osa con 2 crías (año siguiente)	Jorge Martí	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
7	11/05/2005	misma osa con 2 crías (año siguiente)	Antonio González; Carlos J. Francisco	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
8	15/08/2005	misma osa con 2 crías (año siguiente)	Antonio González; Carlos J. Francisco	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
9	18/08/2005	misma osa con 2 crías (año siguiente)	Antonio González; Carlos J. Francisco	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
10	??/11/2007	misma osa con 2 crías (año siguiente)	A. Fernández Gil y J. Naves	Estación Biológica Doñana (EBD/CSIC)	Informe	"Conteo de osas con crías del año 2004 y 2005". EBD/CSIC-Ppado de Asturias.

**Event 5; 1 junio 2005; Valle del Sil (León); confirmed; 1 cub retrieved**

<i>PDF</i>	<i>date</i>	<i>observation /details</i>	<i>observer /author</i>	<i>institution</i>	<i>Source Type (Date sets/ Reports)</i>	<i>comments</i>
1	??/12/2007	Muestras análisis genéticos	T. Pérez y A. Domínguez	Dpto. Biol. Funcional; Universidad de Oviedo. Junta de Castilla y León	Informe	"Relación de Muestras relacionadas con casos de depredación genotipadas"

**Event 6; 3 junio 2005; Valle del Ibias (Asturias); confirmed; 1 cub retrieved**

<i>PDF</i>	<i>date</i>	<i>observation /details</i>	<i>observer /author</i>	<i>institution</i>	<i>Source Type (Date sets/ Reports)</i>	<i>comments</i>
1	26/05/2005	osa quizás 2 crías	Fernando Somoano	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
2	27/05/2005	osa con 2 crías	Fernando Somoano	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
3	01/06/2005	osa con 2 crías	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
4	03/06/2005	macho mata 1 cría; osa abandona zona sola; probable infanticidio	Fernando Somoano, Adrián (FOP Narcea)	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	en la Ficha tambien "Adrian FOP Narcea"
5	03/06/2005	osa sola	Miguel Fdez. Otero	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Fichas Principado de Asturias	
6	05/06/2005	restos cría	J.M. Prieto	SERIDA, Principado de Asturias	Acta recogida de entrega de muestras	Recolectores "Guardas Principado y FOP"
7	28/06/2005	Necropsia	José Miguel Prieto; Alberto Espí	SERIDA, Principado de Asturias	Informe	Informe 095/2005
8	??/02/2009	Muestras y análisis genéticos	A. Domínguez et al.	Dpto. Biol. Funcional; Universidad de Oviedo	Informe	"Análisis genético de muestras de oso pardo recogidas en Degaña en junio de 2005 ante un caso de infanticidio"

**Event 7; 25 mayo 2006; Valle del Sil (León); probable; 1 cub retrieved**

<i>PDF</i>	<i>date</i>	<i>observation /details</i>	<i>observer /author</i>	<i>institution</i>	<i>Source Type (Date sets/ Reports)</i>	<i>comments</i>
1	23/05/2006	osa con 3 crias	Patrulla oso Alto Sil	Junta Castilla y León - Fundación Oso Pardo (FOP)	Fichas Junta Castilla y León	
2	25/05/2006	osa sola agitada; probable infanticidio	Patrulla oso Alto Sil	Junta Castilla y León- Fundación Oso Pardo (FOP)	Fichas Junta Castilla y León	
3	26/05/2006	osa sola	Patrulla oso Alto Sil	Junta Castilla y León - Fundación Oso Pardo (FOP)	Fichas Junta Castilla y León	
4	27/05/2006	osa sola; restos 1 cría-recogida; otros indicios	Patrulla oso Alto Sil	Junta Castilla y León - Fundación Oso Pardo (FOP)	Fichas Junta Castilla y León	

**Event 8; 28 abril 2007; Valle del Somiedo (Asturias); probable; 1 cub retrieved**

<i>PDF</i>	<i>date</i>	<i>observation /details</i>	<i>observer /author</i>	<i>institution</i>	<i>Source Type (Date sets/ Reports)</i>	<i>comments</i>
------------	-------------	-----------------------------	-------------------------	--------------------	-----------------------------------------	-----------------

Reports)						
1	28/04/2007	oso adulto con cría muerta; otro oso adulto; restos cría-recogida; probable infanticidio	Antonio González; Soraya García	Guardería Rural. Ppdo.Asturias	Informe	"Informe sobre depredación de un osezno en la Peña de la Mochada de Gúa (Somiedo)"
2	28/05/2007	Restos cría-necropsia	José Miguel Prieto; Alberto Espí	SERIDA. Principado de Asturias	Informe	Informe 097/2007

**Event 9; 8 de junio de 2008; La Pernía (Palencia); probable; 1 cub retrieved**

PDF	date	observation /details	observer /author	institution	Source Type (Date sets/ Reports)	comments
1	08/06/2008	Restos cría-recogido; otros indicios; infanticidio probable	Agentes Ambientales 0433 y 0431 de la Junta de Castilla y León; C. Rueda, A. Ibáñez y A. Ruiz de Gocegui, Patrulla Oso (FOP-Junta de Castilla y León)	Informe Jefe Servicio Territorial Medio Ambiente, Junta Castilla y León	Informe	Levantamiento de cadáver y entrevista a observador particular F.J. Calvo.
2	10/06/2008	Acta entrega muestras CRAS	Centro Rec.Animales Silvestres(CRAS) Burgos	Consej. Medio Ambiente, Junta Castilla y León	Acta Informe	
3	19/06/2008	Acta entrega muestras LFVS	Mauro Hernández	Consejería de Medio Ambiente, Junta Castilla y León	Acta Informe	
4	07/07/2008	Acta remision muestras	Olga Esther Alarcia	CRAS Burgos, Junta de castilla y León	Acta Informe	"Remisión muestras de un oso pardo ( <i>Ursus arctos</i> ) al Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid"
5	??/??/??	Restos cría-necropsia	Olga Esther Alarcia	CRAS Burgos-Junta de Castilla y León	Informe	"Informe veterinario de Necropsia de un ejemplar de osos pardo ( <i>Ursus actos</i> ) encontrado muerto en la localidad de la Pernia, provincia de Palencia. N° registro CRAS 08-549"
6	03/07/2008	Restos cría-toxicología	Mauro Hernández	Laboratorio Forense Vida Silvestre	Informe	"Informe sobre el análisis toxicológico de las muestras del ejemplar de oso pardo encontrado muerto en el término municipal de la Pernia (Palencia) en junio de 2008"



## **References**

- Angeloni, L., Schlaepfer, M.A., Lawler, J.J. & Crooks, K.R. (2008). A reassessment of the interface between conservation and behaviour. *Animal Behaviour*, 75, 731-737.
- Agrell, J., Wolff, J.O. & Ylönen, H. (1998). Counter-strategies to infanticide in mammals: costs and consequences. *Oikos*, 83, 507-517.
- Aune, K.E., Mace, R.D., & Carney, D.W. (1994). The reproductive biology of female grizzly bears in the Northern Continental Divide Ecosystem with supplemental data from the Yellowstone Ecosystem. *Int. Conf. Bear Res. and Management*, 9(1), 451-458.
- Ballard, W. B., Spraker, T.H. & Taylor, K.P. (1981). Causes of neonatal moose calf mortality in southcentral Alaska. *Journal of Wildlife Management*, 45, 335-342.
- Bellemain, E., Swenson, J.E. & Taberlet, P. (2006). Mating strategies in relation to Sexually Selected Infanticide in a non-social carnivore: the brown bear. *Ethology*, 112, 238-246.
- Boertje, R.D., Gasaway, W.C., Grangaard, D.V. & Kelleyhouse, D.G. (1988). Predation on moose and caribou by radio-collared grizzly bears in east central Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2492-2499.
- Caro, T. (1999). The behaviour-conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 366-369.
- Caro, T. (2007). Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 8, 394-400.
- Cercueil, A., Bellemain, E. & Manel, S. (2002). PARENTE: a software package for parentage analysis. *Journal of Heredity*, 93, 458-459.
- Clemons, J.R. & Buchholz, R. (1997). *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*, Cambridge University Press.
- Clevenger, A.P., Purroy, F.J. & Sáenz de Buruaga, M. (1992). Copulation of wild european brown bears (*Ursus arctos*) with comments on the breeding behavior of one adult male. *Mammalia*, 56, 3-8.
- Craighead, J.J., Craighead, D.J., Sumner, S. & Mitchell, J.A. (1995). *The grizzly bears of Yellowstone; their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959-1992*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Dahle, B., & Swenson, J.E. (2003a). Home ranges in adult Scandinavian brown bears *Ursus arctos*: effect of population density, mass, sex, reproductive status and habitat type. *Journal of Zoology*, 260, 329-335.
- Dahle, B. & Swenson, J.E. (2003b). Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears (*Ursus arctos*). *Journal of Animal Ecology*, 72, 660-667.
- Domínguez, A., Pérez, T., Vázquez, J.F., Albornoz, J. & Corao, A. (2009). Análisis genético de muestras de oso pardo recogidas en Degaña en Junio de 2005 ante un caso de infanticidio. Laboratorio de Genética de Poblaciones, Departamento de Biología Funcional. Universidad de Oviedo. Unpublished report, 6 pp.

- Ebensperger, L.A. (1998). Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Review*, 73, 321-346.
- Eberhardt, L. L., Blanchard, B.M. & Knight, R.R. (1994). Population trend of the Yellowstone grizzly bear as estimated from reproductive and survival rates. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 360–363.
- Fernández-Gil, A., Naves, J. & Delibes, M. (2006). Courtship of brown bears Ursus arctos in northern Spain: phenology, weather, habitat and durable mating areas. *Wildlife Biology*, 12, 367-373.
- Fernández-Gil, A., Ordiz, A. & Naves, J. (2010). Are Cantabrian Brown Bears Recovering? *Ursus*, 21(1): 121-124.
- Gârlea, D. (1999). A case of intraspecific predation in the brown bear in Romania. *Abstracts From the International Conference on Bear Research and Management*, 12 (European session, Romania), 37.
- Garshelis, D. L., Gibeau, M.L. & Herrero, S. (2005). Grizzly bear demographics in and around Banff National Park and Kananaskis Country, Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 69, 277-297.
- Goodnight, K.F. & Queller, D.C. (1999). Computer software for performing likelihood tests of pedigree relationship using genetic markers. *Molecular Ecology*, 8, 1231-1234.
- Haroldson, M., Ternent, M., Gunther, K. & Schwartz, C. (2002). Grizzly bear denning chronology and movements in the greater Yellowstone ecosystem. *Ursus*, 13, 29–37.
- Hausfater, G. & Hrdy, S.B. (Ed.). (1984). *Infanticide –comparative and evolutionary perspectives*. Aldine Publication Co. New York, USA.
- Hrdy, S.B. (1979). *The langurs of Abu: female and male strategies of reproduction*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. USA.
- Kovach, S.D., Collins, G.H., Hinkes, M.T. & Denton, J.W. (2006). Reproduction and survival of brown bears in southwest Alaska, USA. *Ursus*, 17, 16-29.
- Lande, R. (1993). Risk of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *American Naturalist*, 142, 911.
- Mace, R.D., & Waller, J.S. (1998). Demography and population trend of grizzly bears in the Swan Mountains, Montana. *Conservation Biology*, 12, 1005-1016.
- Mattson, D.J. (1997). Use of ungulates by Yellowstone grizzly bears Ursus arctos. *Biological Conservation*, 81, 161–171.
- McLellan, B.N. (1994). Density-dependent population regulation of brown bears. In: *Density-dependent population regulation of black, brown and polar bears* (Ed. by M. Taylor), pp. 15-24. *International Conference on Bear Research and Management, Monograph Series No. 3*.
- McLellan, B.N. (2005). Sexually selected infanticide in grizzly bears: the effects of hunting on cub survival. *Ursus*, 16, 141-156.
- McLoughlin, P.D., Taylor, M.K., Cluff, H.D., Gau, R.J., Mulders, R., Case, R.L., Boutin, S., & Messier, F. (2003). Demography of barren-ground grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 294-301.
- Miller, S.D. (1990). Impact of increased bear hunting on survivorship of young bears. *Wildlife Society Bulletin*, 18, 462-467.

- Miller, S.D., Sellers, R.A. & Keay, J.A. (2003). Effects of hunting on brown bear cub survival and litter size in Alaska. *Ursus*, 14, 130-152.
- Miller, S., White, G., Sellers, R., Reynolds, H., Schoen, J., Titus, K., Barnes, V., Smith, R.B., Nelson, R.R., Ballard, W.B. & Schwartz, C.C. (1997). Brown and black bear density estimation in Alaska using radio telemetry and replicated mark-resight techniques. *Wildlife Monographs*, 133.
- Ministerio de Medio Ambiente de España. (2001). *Estrategia para la Conservación del Oso Pardo Cantábrico*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, Spain.
- Naves, J., Wiegand, T., Fernández-Gil, A. & Stephan, T. (1999). Riesgo de extinción del oso pardo cantábrico. La población occidental. Fundación Oso de Asturias. 284 pp.
- Naves, J., Fernández-Gil, A. & Delibes, M. (2001). Effects of recreation activities on a brown bear family group in Spain. *Ursus*, 12, 135-139.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. & Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology*, 17, 1276-1289.
- Ordiz, A., Rodríguez, C., Naves, J., Fernández-Gil, A., Huber, D., Kazcensky, P., Mertens, A., Mertzanis, Y., Mustoni, A., Palazón, S., Quenette, P.Y., Rauer, G., Rodríguez, C. & Swenson, J.E. (2007). Distance-based criteria to identify minimum number of brown bear female with cubs in Europe. *Ursus*, 18, 158-167.
- Ordiz, A., Stoer, O-G., Swenson, J.E., Kojola, I. & Bischof, R. (2008). Distance-dependent effect of the nearest neighbour: spatiotemporal patterns in brown bear reproduction. *Ecology*, 89, 3317-3335.
- Packer, A. & A.E. Pusey, A.E. (1984). Infanticide in carnivores. In: *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives* (Ed. by G. Hausfater & S.B. Hrdy), pp. 32-42. Aldine de Gruyter, New York.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Nores, C., Blanco, J.C., Herrero, J. & García-Serrano, A. (2007a). Trends in number and distribution of brown bear females with cubs-of-the-year in the Cantabrian Mountains, Spain. *Ursus*, 18, 145-157.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Blanco, J.C., García-Serrano, A., Herrero, J. & Nores, C. (2007b). Osas. *El comportamiento de las osas y sus crías en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo, Fundación Biodiversidad, Madrid.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Blanco, J.C., García-Serrano, A., Herrero, J. & Nores, C. (2011). Osas. *El comportamiento de las osas y sus crías en la Cordillera Cantábrica. Segunda edición*. Fundación Oso Pardo, Fundación Biodiversidad, Madrid.
- Pérez, T., Vázquez, F., Naves, J., Fernández-Gil, A., Corao, A., Albornoz, J. & Domínguez, A. (2009). Non-invasive genetic study of the endangered Cantabrian brown bear (*Ursus arctos*). *Conservation Genetics*, 10, 291-301.
- Reynolds, H.V. III & Garner, G.W. (1987). Patterns of grizzly bear predation on caribou in northern Alaska. In: *Int. Conf. Bear Res. and Management*, 7, 59-67.
- Schwartz, C.C., Haroldson, M.A. & Cherry, S. (2005). Survival of cub and yearling grizzly bears in the Greater Yellowstone Ecosystem, 1983-2001. In: *Temporal, spatial, and environmental influences on the demographics of grizzly bears in the Greater Yellowstone Ecosystem*. (Ed. by

- C.C. Schwartz, M.A. Haroldson, G.C. White, R.B. Harris, S. Cherry, K.A. Keating, D. Moody, and C. Servheen), pp. 69-87. *Wildlife Monographs*, 161.
- Seller, R.A. & Aumiller, L.D. (1994). Brown bear population characteristics at McNeil River, Alaska. *Int. Conf. Bear Res. and Management*, 9(1), 283-293.
- Servheen, C., Herrero, S. & Peyton, B. (Compilers). (1999). *Bears: Status Survey and Conservation Action Plan*. SSC Bear and Polar Bear Specialists Groups. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 309 pp.
- Sutherland, W.J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour*, 56, 801-809.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Söderberg, A., Bjärvall, A., Franzén, R. & Wabakken, P. (1997). Infanticide caused by hunting of male bears. *Nature*, 386, 450-451.
- Swenson, J.E., Gersl, C.N., Dahle, B. & Zedrosser, A. (Ed.). (2000). *Action Plan for Conservation of the Brown Bear (*Ursus arctos*) in Europe*. WWF. Council of Europe. Strasbourg.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Brunberg, S. & Segeström, P. (2001a). Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. *Ursus*, 12, 69-80.
- Swenson, J.E., Dahle, B. & Sandegren, F. (2001b). Intraspecific predation in Scandinavian brown bears older than cubs-of-the-year. *Ursus*, 12, 81-92.
- Swenson, J.E. (2003). Implications of Sexually Selected Infanticide for the hunting of large carnivores. In: *Animal behavior and wildlife conservation*. (Ed. by M. Festa-Bianchet & M. Appollonio), pp. 171-189. Island Press.
- Swenson, J.E., Adamič, M., Huber, D. & Stokke, S. (2007). Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. *Oecologia*, 153, 37-47.
- Taberlet, P. & Bouvet, P. (1994). Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London - B. Biological Sciences*, 255, 195-200.
- Van Noordwijk, M.A. & van Schaik, C.P. (2000). Reproductive patterns in mammals: adaptations against infanticide? In: *Infanticide by Males and its Implications* (Ed. by C.P. van Schaik & C.H. Jansen), pp. 322-360. Cambridge University Press.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández-Gil, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Monographs*, 68, 539-570.
- Wielgus, R.B. & Bunnell, F.L. (1994). Sexual Segregation and Female Grizzly Bear Avoidance of Males. *Journal of Wildlife Management*, 58, 405-413.
- Wielgus, R.B. & Bunnell, F.L. (1995). Test and hypotheses of sexual segregation in grizzly bears. *Journal of Wildlife Management*, 59, 552-560.
- Wielgus, R.B. & Bunnell, F.L. (2000). Possible negative effects of adult male mortality on female grizzly bear reproduction. *Biological Conservation*, 93, 145-154
- Wolf, J. O. (1993). Why are female small mammals territorial? *Oikos*, 68, 364-370.
- Zedrosser, A., Dahle, B., Swenson, J. E. & Gersl, N. (2001). Status and management of the brown bear in Europe. *Ursus*, 12, 9-20.

Zedrosser, A., Rauer, G. & Kruckenhauser, L. (2004). Early primiparity in brown bears. *Acta Theriologica*, 49, 427-432.

Zedrosser, A., Dahle, B., Støen, O-G. & Swenson, J.E. (2009). The effects of primiparity on reproductive performance in the brown bear. *Oecologia*, 160, 847-854.



Para estimar abundancia con el método del capítulo 3 se han excluido de los índices a los ejemplares dependientes, esto es, crías de primer y segundo año acompañando a sus madres: a) Una hembra y dos crías de segundo año en Asturias , febrero de 2011; b) A partir de junio la detectabilidad de los ejemplares se reduce significativamente, coincidiendo con el inicio de hiperfagia: un adulto se encarama a un cerezo en Asturias (fotos: D Ramos).

## **CAPÍTULO 3**

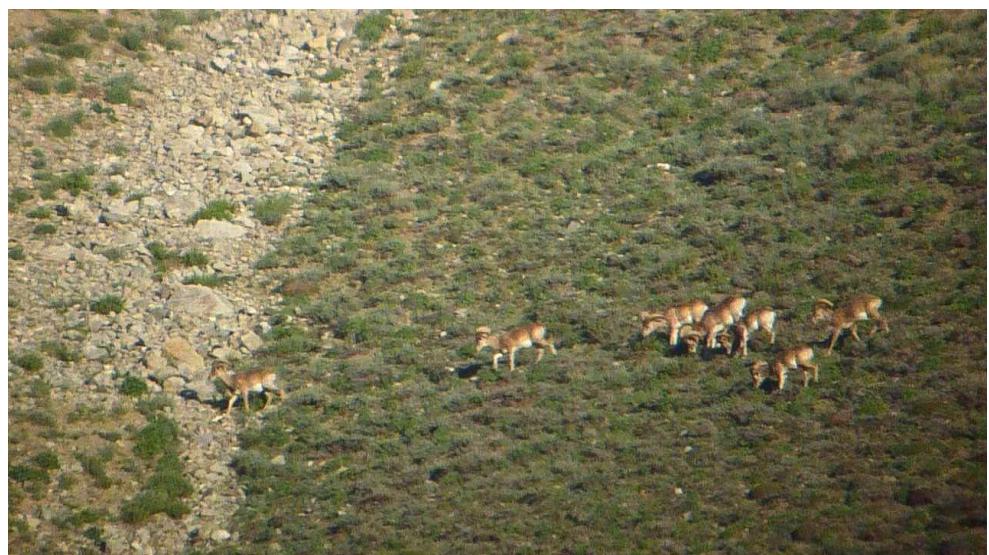
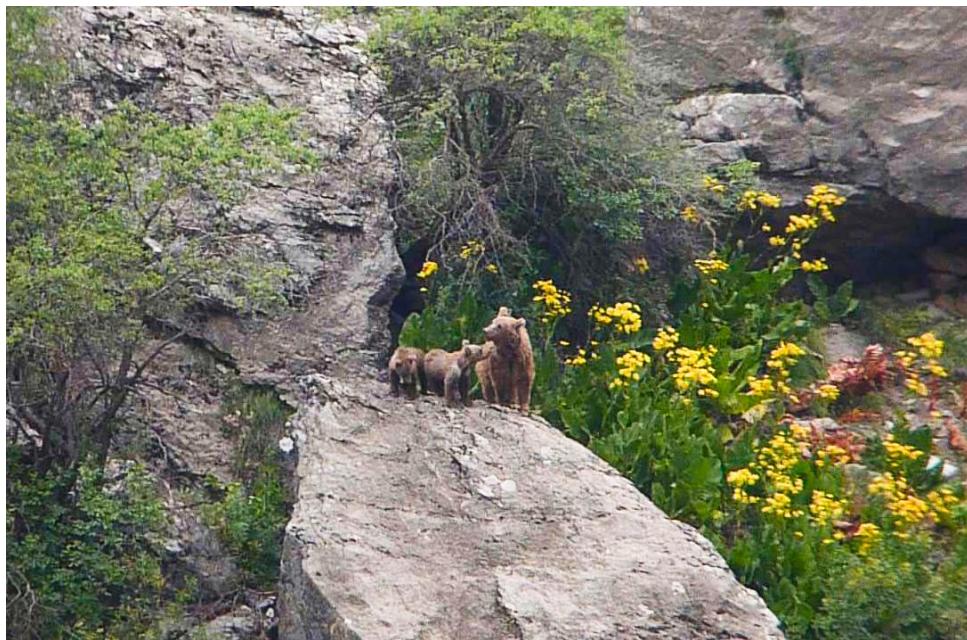
***ABUNDANCIA Y MONITOREO POR OBSERVACIÓN***

***DIRECTA DE UNA POBLACIÓN DE OSOS***

**ABUNDANCE AND MONITORING OF A BROWN BEAR**

**POPULATION USING DIRECT OBSERVATIONS**

---



El método desarrollado en el capítulo 3 para estimar abundancia de osos en la Cordillera Cantábrica y el seguimiento de su población puede ser aplicado a otras pequeñas y fragmentadas poblaciones de osos y de ungulados de montaña amenazados: a) Una hembra y dos crías del año , de la forma *Ursus arctos isabellinus*, en Darvaz Pamir, Tajikistan, en junio de 2012; b) Uriales *Ovis vignei vignei*, en Wakhan, Hindu Kush, Afganistan, en julio de 2012.; c) JNC escruta las laderas en busca de ibices, argalis y fieras en el Trans-Altai Gobi de Mongolia, en julio de 2008 (fotos: AFG).

## **ABUNDANCIA Y MONITOREO POR OBSERVACIÓN DIRECTA DE UNA POBLACIÓN DE OSOS**

### **RESUMEN**

*Hemos llevado a cabo un muestreo sistemático, logísticamente simple, basado en observaciones directas de osos en la Cordillera Cantábrica. El objetivo básico fue estimar abundancia y evaluar las posibilidades del método aplicado al monitoreo de la población, explorando algunos factores importantes que podrían afectar a la detección de los ejemplares, entendida en nuestro caso como presencia observada.*

*Entre dichos factores, algunos fueron claramente metodológicos (esfuerzo de muestreo, distancia, superficie de muestreo) y otros más ambientales o ecológicos pero con efectos en el desarrollo del muestreo (año, época, hora del día, cobertura de bosque y de roquedo).*

*El muestreo cubrió un área de 457 km<sup>2</sup> desde 69 puntos de observación, repetidos 5 veces cada año (quincenalmente en primavera, entre mediados de abril y finales de junio) a lo largo de tres años, coincidiendo con la época de celo e inicio de hiperfagia, y se obtuvieron 82 contactos visuales de osos (100 osos observados, excluidas crías de primer y segundo año dependientes de sus madres) en 762 intentos de observación. Nuestros resultados mostraron que se observan menos osos en los intentos matutinos que en los vespertinos; así mismo, la probabilidad de observación disminuye en la segunda mitad de junio. Estos resultados están relacionados con aspectos comportamentales (época de celo) y de ecología trófica (inicio de hiperfagia) pero también con aspectos metodológicos (horarios y épocas de muestreo). Una vez excluidas las fuentes de heterogeneidad por los factores explorados, obtuvimos un índice de presencia de 0,14 medido como la probabilidad de observar un ejemplar. Es decir, vimos osos en 14 intentos de cada 100. A su vez, estimamos un índice de abundancia de 0,19 lo que equivale a 19 osos no dependientes<sup>3</sup> observados por cada 100 intentos. Ambos índices pueden ser usados y comparados para detectar cambios en la población en futuras*

---

<sup>3</sup>. Denominamos osos no dependientes a los que no son crías de primer o segundo año que acompañan a sus madres. Ver detalles en el desarrollo del Capítulo 3.

*estimaciones. La potencia estadística del método indica que un esfuerzo de campo de 50 intentos al año bastaría para detectar un descenso de la población de un 20% en 10 años.*

*Tras excluir la heterogeneidad metodológica de los factores explorados y una vez estimada la potencia para detectar cambios, podemos afirmar que el método, simple y logísticamente abordable, es útil como procedimiento de monitoreo de esta población. Argumentamos que el método es aplicable a otras poblaciones de osos o de grandes mamíferos, cuya historia natural se conozca con cierto detalle y habiten ambientes que permitan observación directa, como por ejemplo ungulados de montaña.*

**ABUNDANCE AND MONITORING OF A BROWN BEAR POPULATION USING DIRECT OBSERVATIONS*****Introduction***

Correct monitoring - the repeated assessment of status of some quantity - is particularly important for endangered populations, which often require management actions (Maxwell & Jennings 2005; Joseph *et al.* 2006). Without sound estimates of population status and trends, any management or even mere listing decisions would be uncertain and potentially controversial. Large, elusive mammals, which in principle show higher extinction risk than smaller fauna (Cardillo *et al.* 2005; Turvey & Fritz 2011) may be increasingly in need of that regular status assessment under growing human pressure. However, obtaining such estimates for large mammals is also logically demanding. Their typically low population densities imply that point- or transect-based surveys would yield sparse data that limit the robustness of result, and prevent the application of techniques based on distance to observe, or rates of encounter (Thompson, White & Gowan 1998; MacKenzie *et al.* 2005; Green & Plotkin 2007). Nevertheless, evaluating or exploring detection probabilities have been considered a need when looking for estimates of abundance (MacKenzie & Kendall 2002).

Brown bears *Ursus arctos* are large mammals that roam through large territories in low densities. The species includes several endangered populations in areas with moderate human impact, which require reliable population estimates to guide management actions. To date, estimates of bear population size were provided by CMR of radio-tagged animals (e.g., Miller *et al.* 1997). More recently, adaptation of the CMR model to use individual data from DNA analysis (Bellemain *et al.* 2005; Kendall *et al.* 2009) yielded less logically-demanding but still expensive estimates of population size. Bear population estimates have also been obtained using various indices, such as direct counts of females with cubs of the year (hereafter *Fcub*, Eberhardt & Knight 1996), assuming *Fcub* are fixed proportion of the population. Nevertheless, the use of *Fcub* as proxy to population size has been cautioned (Harris *et al.* 2007), especially in very small populations (Brodie & Gibeau 2007).

In the Cantabrian Mountains of NW Spain lives an isolated, endangered brown bear population (Zedrosser *et al.* 2001); the number of individuals is low and habitat availability is

severely limited by development (Wiegand *et al.* 1998; Naves *et al.* 2003). Empirical data on the size and trend of the Cantabrian bear population are scarce; past estimates have been based on surveys of signs of presence (Clevenger & Purroy 1996), and on opportunistic observations of *Fcub*. The latter approach suggested an increase in population size from the period 1982-1995 to 2004 (Palomero *et al.* 2007). Nevertheless, no population estimate has been based on a systematic sampling design.

It has been suggested that low population density and elusive behavior could hinder a widespread use of observational data, particularly for carnivores (MacKay *et al.* 2008). However, direct observational data can still be used under an adequate survey design, to obtain important data on the natural history of species (e.g. Dayton 2003). In this study we evaluate the use of direct observations in systematic surveys to obtain relatively simple, no intrusive indices of bear population density and size. We used fixed vantage points, which are common in rugged terrains like the Cantabrian Mountains and have been used in previous studies of bear behavior (e.g., Fernández-Gil, Naves & Delibes 2006). We studied main sources of variance in observed bear presence -both biological and methodological- that could affect the monitoring of the population. We also discussed the generalization of our procedure to other populations of large mammals inhabiting landscapes that offer similar possibilities.

## **Methods**

### *Study area*

The Cantabrian Mountains (NW Spain) are the least forested landscape currently occupied by brown bears in Europe (less than 30% of forest cover remains). The range runs east-west along the Atlantic coast of NW Spain (Fig. 1), with maximum elevations of 2,648 m a.s.l. Beech, oak, birch and chestnut forests are interspersed with pastures and shrubs of broom, heather and bilberry. Shrubland usually dominates montane and subalpine levels (Naves *et al.* 2003; Fernández-Gil, Naves & Delibes 2006).

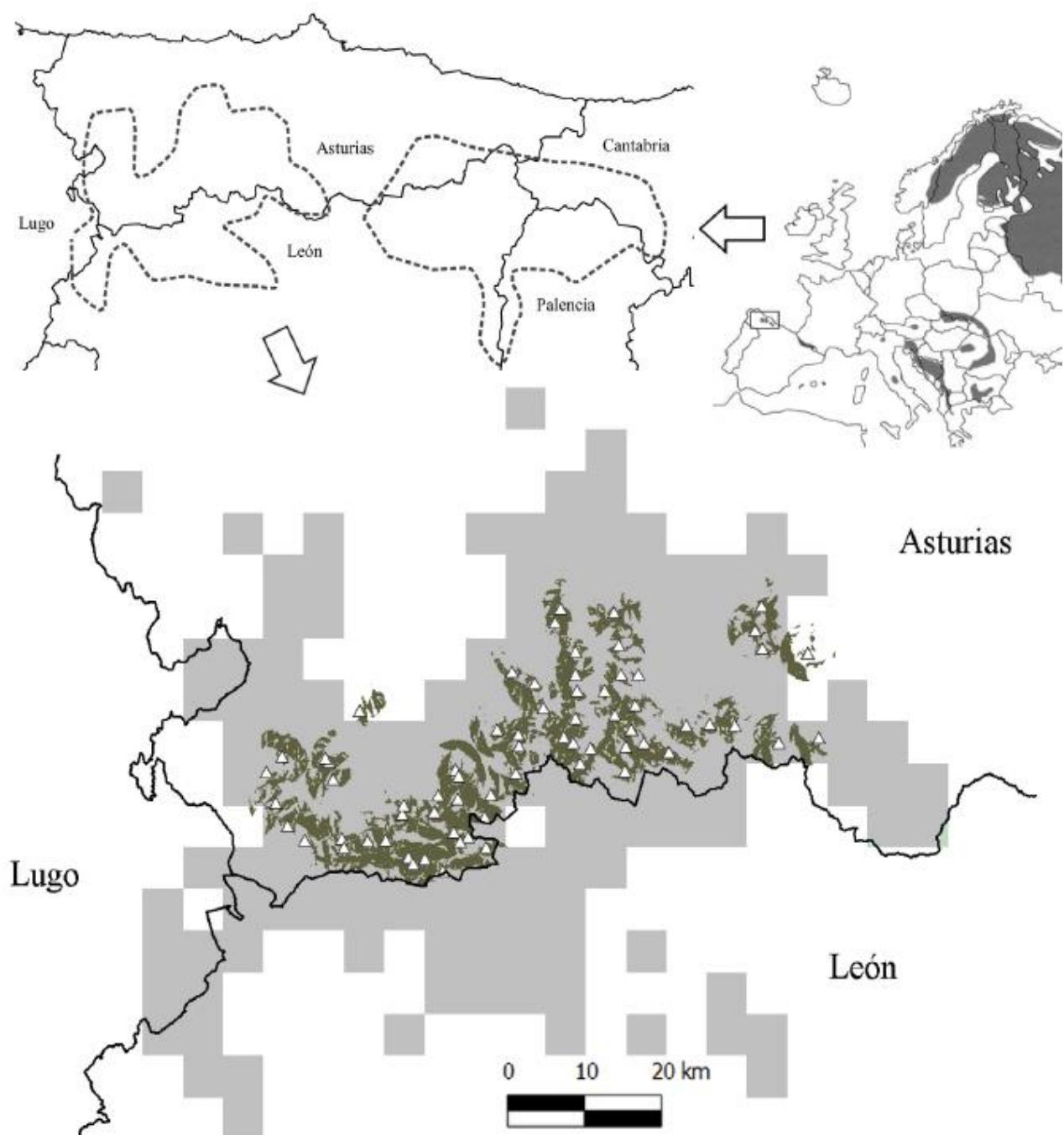


Figure 1. Areas surveyed (dark grey) from fixed stations (triangles,  $N = 69$ ) in the western range (light grey grid) of the Cantabrian brown bear population.

### *Sampling design*

We did systematic field surveys in the area of occupancy of the western subpopulation of Cantabrian brown bears, between April 15 to June 30, in years 2005, 2006 and 2007. We chose this period to homogenize the chance of observing bears according to previous studies: 1) in mid-April all bears including females with newborn cubs have already left their winter dens (Ordiz *et al.* 2007); 2) the period April 15 to June 30 largely avoids the hyperphagia season, usually beginning in late June to early July with the ripening of fleshy fruits (Naves *et al.* 2006), when Cantabrian bears intensely use resources that may vary widely in availability between years; and 3) the period includes the mating season, which runs mid-April to late June in the Cantabrian Mountains (Fernández-Gil, Naves & Delibes 2006), providing higher consistency of bear behavior.

We established observation stations ( $N = 69$ ) along the east-west axis of the study area (Fig. 1), to include 1) the present-day altitudinal range of bears (400-2,000 m a.s.l.), and 2) the whole range of bear habitat in the Cantabrian Mountains, from low-altitude holm oak forest to subalpine shrubland. From each station, an observer scanned the terrain with binoculars and spotting scopes (20 - 60  $\times$ ), either immediately after dawn or a few hours before dusk because of the mainly crepuscular behavior of Cantabrian bears (Clevenger & Purroy 1991). We surveyed from each station up to five times per year, in fortnightly periods: 16-30 April (*visit 1*), 1-15 May (*visit 2*), 16-31 May (*visit 3*), 1-15 June (*visit 4*) and 16-30 June (*visit 5*). We recorded total survey time, weather and visibility conditions in each observation attempt. We discarded those attempts with poor visibility and/or duration of less than 60 minutes.

In those attempts that resulted in bear observations -henceforth referred to as positive attempts- we recorded time to detection, number of bears, number of different observations in one attempt (more than one observation of unrelated bears in a single attempt, referred to as different *contacts*), the duration of bear observation, location and behavior of bears (mating, feeding, travelling or other). We also recorded whether the observation corresponded to females with cubs (offspring in their first year, *Fcub*) or yearlings (offspring in their second year, *Fyear*), no-dependent juveniles, mating adults, and other bears of unknown age or sex.

### Data analysis

The surface area covered from each station was estimated in GRASS GIS 6.4 from a digital elevation model (30 m grid, METI/NASA ASTER Global DEM). We also used GIS to estimate the cover extent of bare rock and forested habitats.

The maximum distance from observers to a potential bear sighting was established at 3.4 km, in order to avoid overlap between the areas surveyed from stations; this 3.4 km threshold meant discarding two bear observations *a posteriori*, i.e., 2% of contacts with bears.

Data independence was explored with spatial autocorrelation analysis of presences (positive attempts) for each year (Moran's *I* correlogram, Sawada 1999). We evaluated the effect of several variables (Table 1) on observed bear presence and bear counts via generalized linear mixed models (GLMM, Bolker *et al.* 2008); those GLMMs accounted for the random variability associated to survey station and observer. Some variables were chosen to represent the role of habitat in the ease of observing bears (e.g. *rock* and *forest*), whereas others were directly related to survey effort and conditions (*time*, *surface*, *distance*). We modeled observed bear presences with a binomial model (logit link function). We used the best candidate model to exclude heterogeneity from the dataset, thereby obtaining a reduced, *non-heterogeneity* dataset; the latter excluded those attempts that drove significant effects of variables on observed bear presence. We then modeled counts of no-dependent bears (all bears excluding dependent offspring, either cubs or yearlings), *Fcub* and mating events with Poisson models (log link function) fitted to the *non-heterogeneity* dataset, to evaluate whether those observations showed distinct or additional heterogeneity from observed bear presences. We used Akaike Information Criterion (AIC) and AIC weight (AIC<sub>w</sub>) for model selection (Burnham & Anderson 2004). Statistical analyses were performed in *R* 2.14 (R Development Core Team 2009).

Table 1. Explanatory variables considered in models of observed bear presences and counts

Variable	Description
ampm	Observation attempts conducted at dawn or dusk
time	Duration of attempt (hours)
surface	Surface area covered from each station ( $\text{km}^2$ )
distance	Distance from stations to the center of survey area (m)
year	Each of three studied years (categorical)
visit	Each of five subperiods between April 15 and June 30 (categorical)
forest	Extent of forested habitat in each survey area (ha)
rock	Extent of bare rock or scree in each survey area (ha)
station, observer	Combination of station ID and observer ID, entered as random factor

### Indices and power analyses

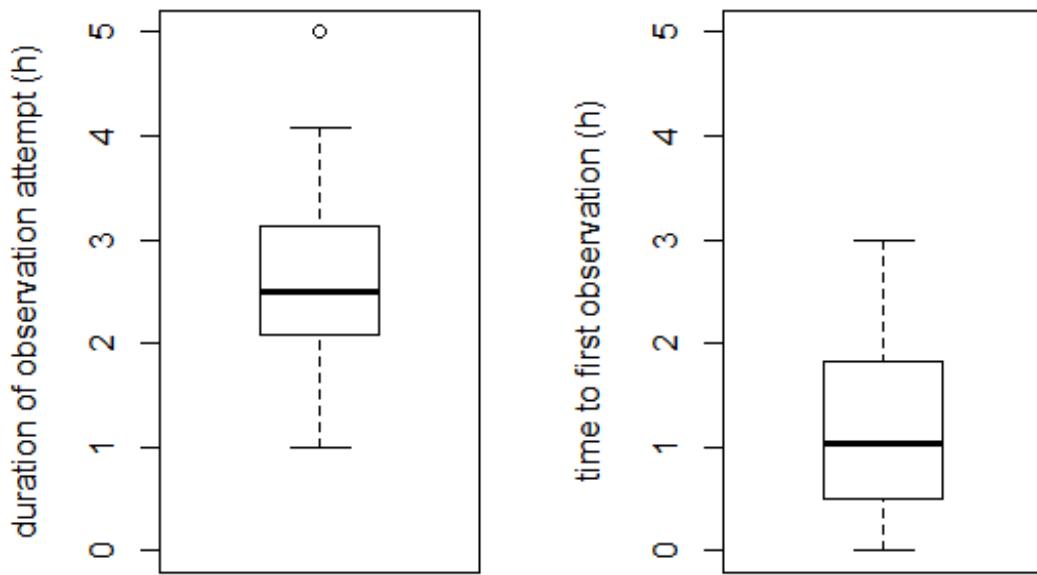
We used the *non-heterogeneity* dataset to obtain indices of bear presence and of bear abundance, once variance associated to the survey design was minimized. Those indices are the proportion of positive attempts  $P_{obs}$ , and the number of no-dependent bears counted with a given survey effort  $P_{ab}$ , and could therefore be used to monitor the status of the population over time. To evaluate the statistical power of these indices to detect population trends using a monitoring scheme similar to ours, we used software MONITOR 11.0 (Gibs & Ene 2010), which uses randomization to simulate monitoring data based on the defined sampling scheme. The program was set to iterate 10,000 times at  $\alpha = 0.1$ , and the target was set to detect a 20% decline in 10 years with a power level of 0.90, a broad interpretation of IUCN guidelines for endangered populations (IUCN 2011).

## Results

### Bear observations

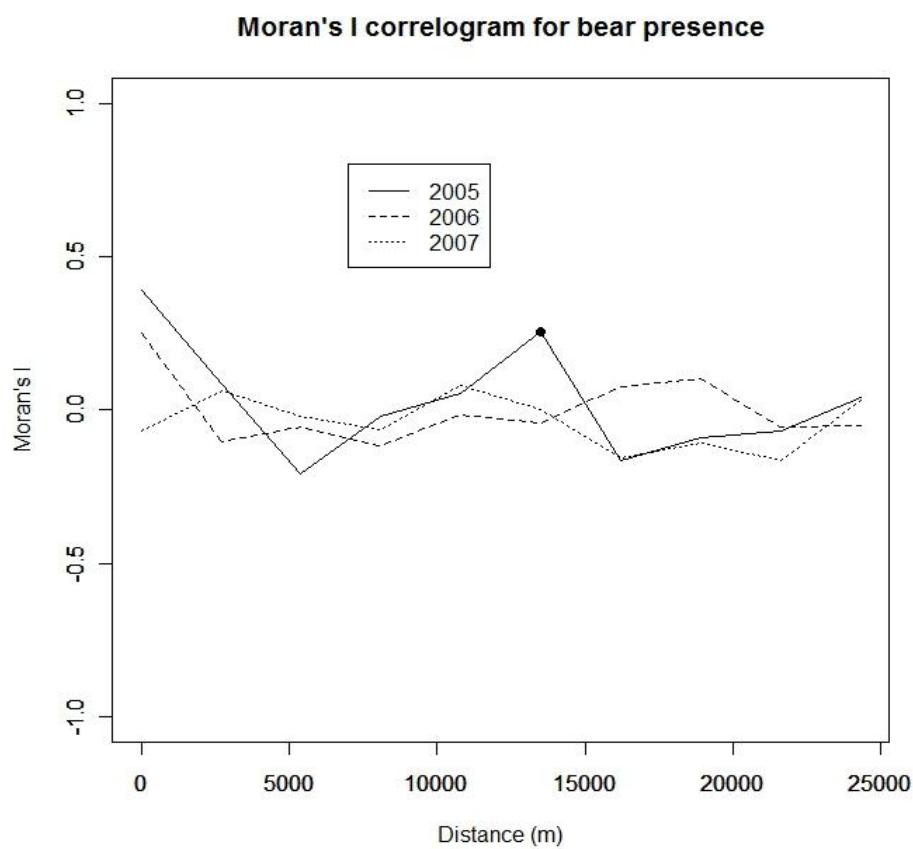
The area scanned per survey (Appendix 1) averaged  $335 \text{ km}^2$  (range 172 to  $436 \text{ km}^2$ ), i.e., 73% of the potential survey area (Fig. 1). The average surface area of terrain scanned from each station was  $6.6 \pm 2.7 \text{ km}^2$  (mean  $\pm$  SD). We conducted 762 valid observation attempts, averaging 254 attempts per year (Appendix 1); the median duration of attempts was 150 minutes (range 60 – 300 min, Fig. 2).

We obtained 70 positive attempts, i.e., an average percentage of positive attempts of 9% (range 0 to 15%,  $P_{obs}$ , Appendix 1) for the whole study period. In those positive attempts, we saw 100 no-dependent bears in 82 contacts (in eleven positive attempts we saw several unrelated bears). Positive attempts also included 14 events of mating behavior, 10 *Fcub* and eight *Fyear* (Appendix 1). The median time to see a bear in positive attempts was 64 minutes (range 1 - 180), and more than 75% of those bear observations took place within the 1<sup>st</sup> quartile of the duration of attempts (Fig. 2).

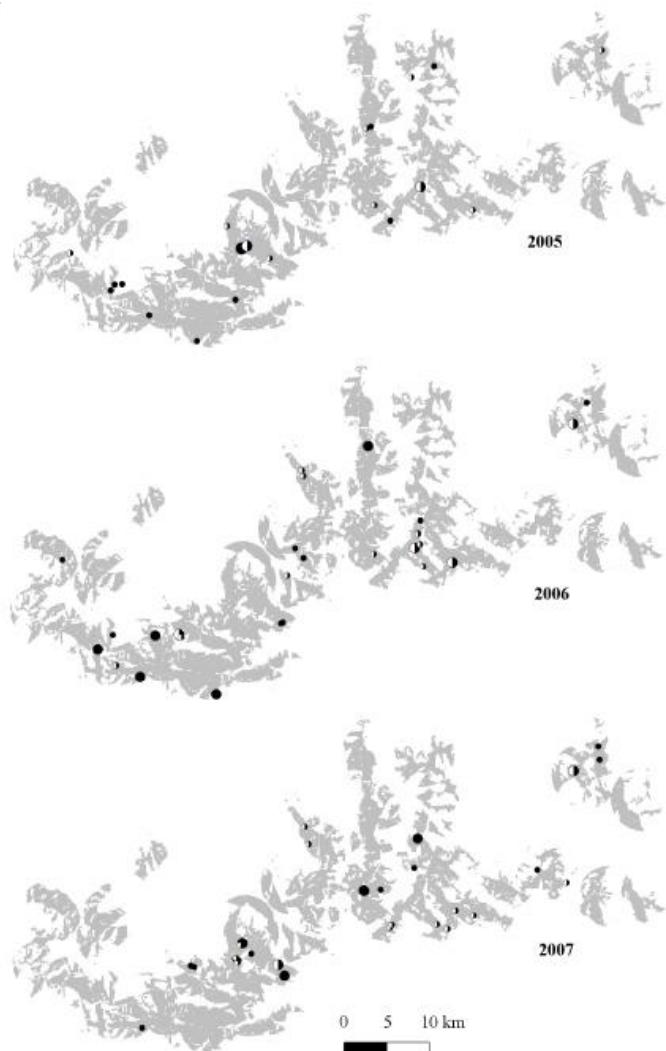


*Figure 2. Boxplots of duration of observation attempts (left) and time to first bear observation (right). Boxes indicate the interquartile range of the data (i.e., 75<sup>th</sup> percentile–25<sup>th</sup> percentile) and the position of the median; error bars extend to non-outlier data within 1.5 times the interquartile range.*

The distance from observers to bears ranged from 343 m to 3,400 m (the fixed threshold of maximum distance). Data on bear presence showed negligible spatial autocorrelation. Significant autocorrelation between positive attempts appeared only once, and at more than 10 km, (Fig. 3). The distribution of bear observations over the study area varied notably between years (Fig. 4), even though the proportion of positive attempts remained very similar among years (Appendix 1).



*Figure 3. Spatial correlation (Moran's I correlogram) of bear presence in the surveyed areas, built with data from the 3rd visit of each year, and lag distance equal to the mean nearest neighbor distance between sites (2700m). Dot indicates significant correlation at  $\alpha = 0.05$*



5

*Figure 4. Spatial distribution of bear observations. Number of no-dependent bears (single individual, smaller symbol; 2 or more individuals, larger symbol) observed in survey areas (grey) during morning (am, half-solid symbol) and evening (pm, solid symbol) attempts, in spring 2005, 2006 and 2007.*

### *Models of bear observations*

Table 2 shows model selection procedure, and candidate models of observed bear presence fitted to the entire dataset. The best candidate model (Table 3) included factors *ampm* and *visit*, indicating that observed presences were more likely at dusk, and less likely along the 5<sup>th</sup> visit. Factor *time* showed a nearly significant p-value ( $\alpha = 0.064$ ), indicating that bear observation was somewhat more likely in longer attempts; we kept *time* in the best model because its removal did not improve AIC. Other factors like *year*, *surface*, *distance*, *rock* or

*forest* did not appear to influence observed bear presence, and were accordingly removed in model selection.

We used the results of the best candidate model of observed bear presence to exclude heterogeneity from the dataset (*am* and fifth visit data; N=258, Appendix 2); as expected, the factors included in the best candidate model showed no significant effect when fitted to the *non-heterogeneity* dataset ( $\chi^2_4 = 5.7, p = 0.23$ ).

We then followed a similar model selection procedure to evaluate factors affecting counts of no-dependent bears, *Fcub* and mating events in the *non-heterogeneity* dataset (N=258, Poisson GLMM, log link function). The duration of attempts (*time*) was the only factor that showed any effect on the counts of no-dependent bears, albeit slight and only marginally significant (parameter  $\pm$  SE:  $0.010 \pm 0.005$ , P-value = 0.054). No factor showed a significant effect on observed *Fcub* or mating events, although these results could be affected by low sample size.

*Table 2. Candidate models (GLMM, family binomial, logit link), and model selection procedure with factors potentially affecting observed presence of bears in the surveyed areas (N = 762). In all models a combination of station and observer was entered as single random factor. AIC is Akaike Information Criterion; ΔAIC is the difference between best model (lowest AIC) and each candidate model; AIC<sub>w</sub> is the weighted AIC, which represents the likelihood of a model relative to the pool of candidate models.*

ID	Model	Removed factor	AIC	ΔAIC	AIC <sub>w</sub>
full model	forest + rock + distance + surface + year + time + visit + ampm	year	465.8	8.5	0.006
	forest + rock + distance +surface + time + visit + ampm	surface	462.3	5	0.035
	forest + rock + distance + time + visit + ampm	distance	460.3	3	0.095
	forest + rock + time + visit + ampm	forest	459.0	1.7	0.182
	rock + time + visit + ampm	rock	458.3	1	0.258
best model	time + visit + ampm		457.3	0	0.425

### Indices and power analyses

The proportion of positive attempts in the *non-heterogeneity* dataset,  $P_{obs}$ , was  $0.14 \pm 0.07$  (mean  $\pm$  SD), whereas  $P_{ab}$  was  $0.19 \pm 0.10$  (mean  $\pm$  SD). The latter index is interpreted as 19 no-dependent bears seen on average per 100 observation attempts.

The overall proportion of *Fcub* in the population (total number of no-dependent bears) was 0.10, and the overall proportion of mating females (at least one mating female in each mating event) was 0.20; the low sample size in both cases prevents calculating variability between years or surveys.

Power analyses run in MONITOR 11.0 showed that the method would require a survey effort of 50 attempts per year to detect with a power of 0.90 a 20% decline over 10 years in the index of bear presence  $P_{obs}$ ; in the case of  $P_{ab}$  the required survey effort is 59 per year. Such level of survey effort is approximately one fifth of the effort included in our study (Appendix 1). Relaxing survey effort to six instances over the 10 year series, i.e., surveying every second year except for the first two consecutive years yielded a required effort of 70 and 77 attempts per year for  $P_{obs}$  and  $P_{ab}$ , respectively.

*Table 3. Parameters and significance of fixed effects in the best candidate model of observed bear presence (GLMM, binomial error distribution, logit link function, N=762).*

Factor	Parameter $\pm$ SE	z value	P-value
Intercept	-3.97 $\pm$ 0.74	-5.32	<0.001
time	0.010 $\pm$ 0.004	1.85	0.064
ampm	0.71 $\pm$ 0.31	2.31	0.021*
visit 2	-0.19 $\pm$ 0.40	-0.48	0.632
visit 3	-0.20 $\pm$ 0.41	-0.49	0.623
visit 4	-0.10 $\pm$ 0.40	-0.26	0.796
visit 5	-1.45 $\pm$ 0.63	-2.32	0.021*

## **Discussion**

### *The need for simple monitoring procedures*

Populations of large elusive mammals, often endangered and always vulnerable, lack in most cases baseline data on their trends. Such paucity of data clouds our view of the threats, and hampers our capacity to quickly react to population declines and evaluate management actions. We designed and evaluated a relatively simple, unintrusive method to survey populations of large elusive mammals, with low cost in terms of budget, logistics and personnel effort. Our approach, based on observations spread over repeated, systematic surveys, may be applied in long-term monitoring schemes that seek to detect relevant population trends. Key aspects of our proposal include evaluating several sources of heterogeneity on observed presence in an initial survey, and controlling for them to derive indices of presence and abundance. These indices would then act as the monitoring objective in subsequent years.

We do not suggest that simpler surveys like ours could replace more sophisticated monitoring techniques like, for instance, capture-mark-recapture census with DNA data (e.g., Kendall *et al.* 2009). Those are highly valuable in conservation biology because they allow obtaining unbiased estimates of population. However, their inherent budgetary and logistical difficulties limit their regular use and leaves gaps in datasets; those gaps may be filled by simpler indices of presence or abundance obtained on a regular basis. Arguably, an ideal monitoring program for large mammals should include a combination of both approaches: an annual or biannual survey based on direct observation, and intensive CMR estimates of population size obtained over longer time periods (e.g. every five to ten years).

In addition, we stress the potential role of natural history and behavioral studies for conserving endangered populations, especially when the information they provide can be used in the design and interpretation of monitoring programs (Dayton 2003; Schmidly 2005; Caro 2007; Angeloni *et al.* 2008; Long *et al.* 2008).

### Accounting for heterogeneity

To be robust, a survey based on direct observation must be designed specifically for target species and landscape. There are behavioral, ecological and methodological factors that could affect observed presence and the robustness of any index derived from it. To design such a survey, it is first important to minimize heterogeneity of observed presences, adjusting the survey to the period of most consistent behavior of the focal species. That was actually our goal when we decided to survey for bears between denning and hyperphagia periods, i.e. leaving out some other periods of particularly variable behavior.

Even so, we found heterogeneity in our study period, with less observed presences in the last visit (in the second half of June), compared to earlier ones. We observed most mating events in May (71%), and none of them during the last visit (Table 2). This result was expected based on previous studies (Fernández-Gil *et al.* 2006), and suggests that the onset of hyperphagia, which matches the ripening of *Prunus spp.* berries and other resources found within forest and shrub cover (Naves *et al.* 2006; Rodríguez *et al.* 2007) – renders bears less observable.

In addition, we saw bears more often in evening attempts. This bias may be related to human-avoidance behavior, which likely affects daily activity patterns of bears in those populations more affected by human development (Clevenger & Purroy 1991; Naves, Fernández-Gil & Delibes 2001; Kaczensky *et al.* 2006). Nonetheless, we cannot put forward any obvious explanation for differences between morning and evening within the overall crepuscular activity pattern of southern European brown bears.

We did not find an effect of the year of study in observed bear presence or abundance (Table 2). This result is relevant for robust long-term monitoring. Still, it is worth noting that although the overall number of observed presences was similar, there were substantial changes in the spatial distribution of bears observed among years (Fig. 3b). Also, we did not find effects of factors potentially related to bear visibility (e.g. *rock* and *forest*) on observed presences. We interpret this result as consequence of bear behavior and ecology in the surveyed period: bears use more often open areas during the mating season (Fernández-Gil, Naves & Delibes 2006).

The factors considered in our study did not explain the variability of observations of *Fcub* or mating adults. This is an unexpected result because reported *Fcub* avoidance of males during

mating season (e.g., Wielgus & Bunnel 1994) could render *Fcub* less visible. In the case of adult males, they should be more visible than females because of their larger home ranges (Dahle & Swenson 2003a), but those differences could be somewhat diluted during the mating season (Dahle & Swenson 2003b). Nonetheless, these results should be taken with caution due low sample size.

We found that the number of observed mating events and *Fcub* varied notably between our study years, although without temporal correlation between them. Such variability is consistent with the natural history of the species (Schwartz *et al.* 2006), because the number of observed mating events could indicate the proportion of females available for mating in a given year. In brown bears, a species with average inter-birth interval of at least two years, high proportions of females with cubs imply fewer females available for mating; that fluctuation could affect also population dynamics via differential age-related survival rates, for example affecting the incidence of sexual infanticides (Swenson *et al.* 1997).

#### *The statistical power of indices to detect declines*

We used the counts of bears in positive attempts as an index of abundance. However, the use of indices of abundance is not free of controversy, and they should not be assumed to represent population density or size without robust estimates of detection probability (e.g., Anderson 2001). That is an obvious shortcoming, easily circumvented by clearly stating that indices are monitoring tools, and limiting speculative interpretations of actual population size. Indeed, indices have been widely used or suggested as tools in monitoring (Hochachcka *et al.* 2000, Slade & Blair 2000, Long *et al.* 2008). We follow a similar reasoning to provide relative bear densities (Appendix 2), another possible outcome of surveys like ours. Although these estimates are consistent with published densities of brown bears in middle and low latitudes in Europe - most of which are guess estimates (Zedrosser *et al.* 2001) - they should not be interpreted in terms of absolute densities. The latter require good estimates of the probability of detection (*sensu* Buckland *et al.* 2001) and of the actual range of the studied population. Nevertheless, if probability of detection cannot be precisely estimated, but is presumed to be less than one, site occupancy rates can be obtained (MacKenzie *et al.* 2002). We designed surveys accounting for local habitat features and the biology of the focal species (mating season, hyperphagia), and surveyed several times per year along three consecutive

years. Thus, our probabilities of observing bears (detected presences) follow the reasoning of occupancy rates given by MacKenzie *et al.* (2002).

Estimates of the statistical power of the indices showed that the suggested approach could be used to detect population declines with relative ease: survey efforts of about 50 attempts per year, or about 70 every second year, could detect a 20% decline over 10 years (see however critics of power analyses in e.g., Seavy & Reynolds 2007). Nonetheless, initial surveys that evaluate which factors affect observations and estimate statistical power should probably include stronger efforts; we invested a survey effort about five times higher. It should also be noted that our method is probably less suited to detect population increases than declines, because the former may occur by range expansion at the periphery, without detectable change in the surveyed areas. Nevertheless, the ability to reliably detect population declines remains a primary goal for populations of concern.

### *Generalization to populations and species*

Direct observations have been used to count bears in other populations in Europe and Asia, although without explicitly exploring the factors that affect observed abundance. It is the case of the endangered populations of brown bear in Italian Abruzzo range (Ciucci & Boitani 2008, Gervasi *et al.* 2008), and in mountain ranges of central Asia like Caucasus, Alborz, Pamir, Tien-Shan, Altai, Karakoram, Hindu Kush and Himalaya (Chestin *et al.* 1992, Vaisfeld & Chestin 1993, Nawaz 2007, Nezami & Farhadinia 2011). Therefore, our method could be used to improve monitoring of many populations of brown bears given that particular features of the natural history and behavior of the concerned population are considered in sampling design and in applying the field protocols.

Our approach can be used also to monitor populations of other large mammals in landscapes that allow direct observation from vantage points, provided that survey design takes into account the natural history of the target populations and landscape-related methodology. This is the case of many mountain ungulates, for which estimates of abundance by direct observation is often the only feasible method (see Schaller 1997, Largo *et al.* 2008). In fact, the conservation status of many populations of Caprinae has been assessed by direct observation (see compilation by Shackleton 1997), although in most cases without controlling

for the factors that affect their robustness and power. Our simple approach could be applied to many populations of mountain ungulates to assess their conservation status and to monitor them over time. Controlling for species-specific behavior and natural history (e.g. mating or birth seasons, temporal aggregations) and for any bias introduced by the sampling procedures will provide more robust indices of population status at a reduced cost.

## Appendix 1

*Summary of observation attempts (N = 762). Surface: total area surveyed looking for bears (in km<sup>2</sup>). (+) refers to attempts with bear(s) observed. All ages: total number of bears observed, including cubs and yearlings. Indeps: number of no-dependent bears, excluding not weaned cubs and yearlings. Fcub: number of females with first spring cubs. Fyear: number of females with yearlings. Mating: number of observations including at least one pair of adult bears engaged in mating behavior. Contacts: number of unrelated bears observed within a single attempt. Pobs: proportion of positive attempts (at least one bear observed).*

Year	Visit	Surface	Attempts	(+)	All ages	Indeps	Fcub	Fyear	Mating	Contacts	Pobs
2005	1	250	40	6	12	8	0	2	0	8	0.15
	2	315	48	4	5	5	0	0	1	4	0.08
	3	315	47	5	10	6	2	0	2	5	0.11
	4	258	43	4	8	5	2	0	0	4	0.09
	5	172	26	1	1	1	0	0	0	1	0.04
2006	1	384	59	7	13	9	0	2	1	8	0.12
	2	343	51	4	8	5	1	0	1	4	0.08
	3	371	56	7	18	14	2	0	3	10	0.13
	4	405	61	5	7	7	0	0	1	5	0.08
	5	271	39	0	0	0	0	0	0	0	0.00
2007	1	367	55	4	11	6	1	2	1	5	0.07
	2	436	66	8	16	14	0	1	4	9	0.12
	3	342	51	4	12	7	1	1	0	6	0.08
	4	377	57	8	13	10	1	0	0	10	0.14
	5	415	63	3	3	3	0	0	0	3	0.05

## Appendix 2

*Summary of observation attempts in the non-heterogeneity dataset ( $N = 258$ ), after excluding factors affecting observed presences (am and fifth visit data). Surface: total area scanned for bears (in  $\text{km}^2$ ). All ages: total number of bears observed, including cubs and yearlings. Indeps: number of no-dependent bears, excluding not weaned cubs and yearlings. Fcub: number of females with first spring cubs. Fyear: number of females with yearlings. Mating: number of observations than included a pair of adult bears engaged in mating behavior.  $P_{\text{obs}}$ : index of presence; proportion of positive attempts (at least one bear observed).  $P_{\text{ab}}$ : index of abundance, number of no-dependent bears times observation attempts. D: number of no-dependent bears times the surveyed area.*

Year	Visit	Surface	Attempts	All ages	Indeps	Fcub	Fyear	Mating	$P_{\text{obs}}$	$P_{\text{ab}}$	D
2005	1	91	15	7	5	0	1	0	0.27	0.33	5.49
	2	118	19	1	1	0	0	0	0.05	0.05	0.85
	3	101	19	6	4	1	0	2	0.16	0.21	3.96
	4	83	15	3	1	1	0	0	0.07	0.07	1.20
2006	1	140	23	8	6	0	1	1	0.22	0.26	4.29
	2	108	18	6	3	1	0	1	0.11	0.17	2.78
	3	128	21	6	4	1	0	1	0.10	0.19	3.13
	4	165	25	6	6	0	0	1	0.16	0.24	3.64
2007	1	163	25	9	5	1	1	1	0.12	0.20	3.07
	2	174	28	12	10	0	1	3	0.21	0.36	5.75
	3	163	27	1	1	0	0	0	0.04	0.04	0.61
	4	154	23	3	3	0	0	0	0.13	0.13	1.95

## References

- Anderson, D.R. (2001). *The need to get the basic right in wildlife field studies*. *Wildlife Society Bulletin*, 29, 1294-1297.
- Angeloni, L., Schlaepfer, M.A., Lawler, J.J. & Crooks, K.R. (2008). A reassessment of the interface between conservation and behaviour. *Animal Behaviour*, 75, 731-737.
- Bellemain, E., Swenson, J.E., Tallmon, D.A., Brungberg, S. & Taberlet, P. (2005). Estimating population size of elusive animals using DNA from hunter-collected faeces: comparing four methods for brown bears. *Conservation Biology*, 19, 150–161.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H. & White, J.-S. S. (2008). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (3), 127-135.
- Brodie, J.F. & Gibeau, M.L. (2007). Brown bear population trends from demographic and monitoring-based estimators. *Ursus*, 18, 137-144.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. & Thomas, L. (2001). *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Burnham, K. P., Anderson, D.R., 2004. Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33 (2), 261-304.
- Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O.R.P., Sechrest, W., Orme, C.D.L. & Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309, 1239.
- Caro, T. (2007). Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology and Evolution*, 22 (8), 394-400.
- Chestin, I. E., Gubar, Y. P., Sokolov, V. E. & Lobachev, V. S. (1992). The brown bear (*Ursus arctos*) in the USSR: numbers, hunting and systematics. *Ann. Zool. Fennici*, 29, 57-68.
- Ciucci, P. & Boitani, L. (2008). The Apennine brown bear: A critical review of its status and conservation problems. *Ursus*, 19(2), 130–145.
- Clevenger, A. P. & Purroy, F.J. (1991). *Ecología del oso pardo en España. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 155 pp.*
- Clevenger, A. P. & Purroy, F.J. (1996). Sign surveys for estimating trend of a remnant brown bear *Ursus arctos* population in northern Spain. *Wildlife Biology*, 2 (4), 275-281.
- Dahle, B. & Swenson, J. E. (2003a). Home ranges in adult Scandinavian brown bears *Ursus arctos*: effect of population density, mass, sex, reproductive status and habitat type. *Journal of Zoology*, 260, 329-335.
- Dahle, B. & Swenson, J.E. (2003b). Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears (*Ursus arctos*). *Journal of Animal Ecology*, 72, 660-667.
- Dayton, P.K. (2003). The importance of the Natural Sciences to Conservation. *The American Naturalist*, 162 (1), 1-13.

- Eberhardt, L.L. & Knight, R.R. (1996). How many grizzlies in Yellowstone? *Journal of Wildlife Management*, 60, 416-421.
- Fernández-Gil, A., Naves, J. & Delibes, M. (2006). Courtship of brown bears *Ursus arctos* in northern Spain: phenology, weather, habitat and durable mating areas. *Wildlife Biology*, 12 (4), 367-373.
- Gervasi, V., Ciucci, P., Boulanger, J., Posillico, M., Sulli, C., Focardi, S., Randi, E. & Boitani, L. (2008). A preliminary estimate of the Apennine brown bear population size based on hair-snag sampling and multiple data source mark-recapture Huggins models. *Ursus*, 19(2), 105-121.
- Gibbs, J. P. & Ene, E. (2010). Program Monitor: Estimating the statistical power of ecological monitoring programs. Version 11.0.0 ([ww.esf.edu/efb/gibbs/monitor/](http://www.esf.edu/efb/gibbs/monitor/)).
- Green, L. & Plotkin, J.B. (2007). A statistical theory for sampling species abundances. *Ecology Letters*, 10, 1-9.
- Harris, R.B., White, G.C., Schwartz, C.C. & Haroldson, M.A. (2007). Population growth of Yellowstone grizzly bears: uncertainty and future monitoring. *Ursus*, 18 (2), 168-178.
- Hochachka, W.M., Martin, K., Doyle, F. & Krebs, C.J. (2000). Monitoring vertebrate populations using observational data. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 521-529.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee., 2011. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 9.0. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Downloadable from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>
- Joseph, L.N., Field, S., Wilcox, C. & Possingham, H.P. (2006). Presence-Absence versus Abundance Data for Monitoring Threatened Species. *Conservation Biology*, 20 (6), 1679-1687.
- Kaczensky, P., Huber, D., Knauer, F., Roth, H., Wagner, A. & Kusak, J. (2006). Activity patterns of brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia and Croatia. *Journal of Zoology*, 269, 474-485.
- Kendall, K., Stetz, J.B., Boulanger, J., MacLeod, A.C., Paetkau, D. & White, G.C. (2009). Demography and Genetic Structure of a Recovering Grizzly Bear Population. *Journal of Wildlife Management*, 73(1), 3-16.
- Largo, E., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Toigo, C., Bassano, B., Cortot, H., Farny, G., Lequette, B., Gauthier, D. & Martinot, J.-P. (2008). Can ground counts reliably monitor ibex *Capra ibex* populations? *Wildlife Biology*, 14(4), 489-499.
- Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, A.J. & Ray, J.C. (2008). Noninvasive Survey Methods for Carnivores. Island Press, Covelo, CA, USA.
- MacKay, P., Zielinski, W.J., Long, R.A. & Ray, J.C. (2008). Noninvasive research and carnivore conservation. Noninvasive survey methods for carnivores (eds. R.A. Long, P. MacKay, W.J. Zielinski & J.C. Ray), pp. 1-7. Island Press.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A. & Langtimm, C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248-2255.
- MacKenzie, D.I. & Kendall, W. (2002). How should detection probability be incorporated into estimates of relative abundance? *Ecology*, 83 (9), 2387-2393.

- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Sutton, N., Kawanishi, K. & Bailey, L.L. (2005). Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly. *Ecology*, 86(5), 1101-1113.
- Maxwell, D. & Jennings, S. (2005). Power of monitoring programmes to detect decline and recovery of rare and vulnerable fish. *Journal of Applied Ecology*, 42, 25-37.
- Miller, S.D., White, G.C., Sellers, R.A., Reynolds, H.V., Schoen, J.W., Titus, K., Barnes, V.G., Smith, R.B., Nelson, R.R., Ballard, W.B. & Schwartz, C.C. (1997). Brown and black bear density estimation in Alaska using radiotelemetry and replicated mark-resight techniques. *Wildlife Monographs*, 133, 1-55.
- Naves, J., Fernández-Gil, A. & Delibes, M. (2001). Effects of recreation activities on a brown bear family group in Spain. *Ursus*, 12, 135-139.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. & Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology*, 17(5), 1276-1289.
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Rodríguez, C. & Delibes, M. (2006). Brown bear food habits at the border of its range: A long-term study. *Journal of Mammalogy*, 87, 899-908.
- Nawaz, A. (2007). Status of the brown bear in Pakistan. *Ursus*, 18 (1), 89-100.
- Nezami, B. & Farhadinia, M.S. (2011). Litter sizes of brown bears in the Central Alborz Protected Area, Iran. *Ursus*, 22(2), 167-171.
- Ordiz, A., Rodríguez, C., Naves, J., Fernández-Gil, A., Huber, D., Kazcensky, P., Mertens, A., Mertzanis, Y., Mustoni, A., Palazón, S., Quenette P.-Y., Rauer, G. & Swenson, J.E. (2007). Distance-based criteria to identify minimum number of brown bear female with cubs in Europe. *Ursus*, 18, 158-167.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Nores, C., Blanco, J.C., Herrero, J. & García-Serrano, A. (2007). Trends in number and distribution of brown bear females with cubs-of-the-year in the Cantabrian Mountains, Spain. *Ursus*, 18 (2), 145-157.
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org> [accessed 20 December 2009]
- Rodríguez, C., Naves, J., Fernández-Gil, A., Obeso, J.R. & Delibes, M. (2007). Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation*, 33, 1-9.
- Sawada, M. (1999). ROOKCASE: an Excel 97/2000 Visual Basic (VB) add-in for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 80, 231-234.
- Schaller, G.B. (1977). Mountain Monarchs. Wild sheep and goats of the Himalaya. University of Chicago Press, Chicago, 425 pp.
- Schmidly, D.J. (2005). What it means to be a naturalist and the future of Natural History at American Universities. *Journal of Mammalogy*, 86(3), 449-456.
- Schwartz, C.C., Haroldson, M.A., White, G.C., Harris, R.B., Cherry, S., Keating, K.A., Moody, D. & Servheen, C. (2006). Temporal, Spatial, and Environmental Influences on the Demographics of Grizzly Bears in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Wildlife Monographs*, 161, 1-68.

- Seavy, N.E. & Reynolds, M.H. (2007). Is statistical power to detect trends a good assessment of population monitoring? *Biological Conservation*, 140, 187-191.
- Shackleton, D.M. (ed.) & the IUCN/SSC Caprinae Specialist Group., (1997). *Wild sheep and goats and their relatives. Status Survey and Conservation Action Plan for Caprinae*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 390 + vii pp.
- Slade, N.A. & Blair, S.M. (2000). An empirical test of using counts of individuals captured as indices of population size. *Journal of Mammalogy*, 81, 1035-1045.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Söderberg, A., Bjärvall, A., Franzén, R. & Wabakken, P. (1997). Infanticide caused by hunting of male bears. *Nature*, 386, 450-451.
- Thompson, W.L., White, G.C. & Gowan, C. (1998). *Monitoring vertebrate populations*. Academic Press, New York, USA.
- Turvey, S.T. & Fritz, S.A. (2011). The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2564-2576.
- Vaisfeld, M.A. & Chestin, I.E. (1993). *Bears. Distribution, Ecology, Use and Protection. Game animals of Russia and adjacent countries and their environment*. Nauka, Moscow. 519 pp.
- Wielgus, R.B. & Bunnell, F.L. (1994). Sexual Segregation and Female Grizzly Bear Avoidance of Males. *Journal of Wildlife Management*, 58, 405-413.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández-Gil, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Monographs*, 68 (4), 539-570.
- Zedrosser, A., Dahle, B., Swenson, J.E. & Gerstl, C.N. (2001). Status and management of the Brown Bear in Europe. *Ursus*, 12, 9-20.

## **CAPÍTULO 4**

***EL COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LOS LOBOS***

***CONDICIONA LAS ESTIMAS DE TAMAÑO DE GRUPO***

**SOCIAL BEHAVIOR OF WOLVES AFFECTS PACK**

**SIZE ESTIMATION**

---



*En verano los lobos muestran un comportamiento y una ecología espacial muy similar en casi todas las poblaciones del mundo: se desplazan y cazan en solitario o en pequeñas partidas y vuelven a intervalos irregulares a alimentar a los cachorros en los lugares de reunión : a) un lobo ártico *Canis lupus arctos*, Nunavut, Canadá, julio de 1995; b) un lobo de Asia Central *Canis lupus chanco*, en Alichur Pamir, Tadjikistán, junio de 2012; c) un lobo ibérico de la subespecie nominal, en Teverga, Asturias, agosto de 2012 (fotos: AFG).*

*d) Los cachorros de lobo se mantienen en los lugares de reunión, a los que acuden los adultos a alimentarlos, hasta que tienen unos cinco meses: una hembra acaba de regurgitar alimento a unos cachorros crecidos a primeros de octubre, 2012, Cordillera Cantábrica oriental. (foto: AFG).*



**EL COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LOS LOBOS CONDICIONA LAS ESTIMAS DE TAMAÑO DE GRUPO**

**RESUMEN**

Apenas se dispone de información empírica sobre el tamaño de grupo y de cómo varía estacionalmente para la población de lobos que se distribuye por el noroeste de la Península Ibérica, a pesar de la importancia de este parámetro demográfico y de la importancia de la población ibérica en el contexto europeo. En este trabajo hemos explorado la relación existente entre el número de ejemplares detectados y factores metodológicos y comportamentales. Nuestra hipótesis inicial es que el comportamiento afecta a la cohesión de los ejemplares en el grupo y ésta, a su vez, a la probabilidad de observarlos. Analizamos el número de ejemplares observados o detectados (variable respuesta) en función de variables de esfuerzo (número de observaciones sobre el mismo grupo en una estación), temporales (estación del año), de comportamiento por clases de edad (cachorros y adultos), ambientales (cobertura de nieve), de método (directa versus rastros en nieve) y de fenología (fecha de observación).

En verano (239 observaciones directas en la meseta del Duero en lugares de reunión; julio-octubre) encontramos un fuerte influencia del esfuerzo de muestreo en el número acumulado de ejemplares observados: se requieren al menos 2 observaciones sobre cachorros y al menos 3 sobre adultos para ver el máximo de ejemplares detectados por grupo a lo largo de observaciones sucesivas, lo que dificulta la obtención de estimas en esa estación. Una vez excluida la heterogeneidad por factores metodológicos, estimamos un promedio de 4,1 ( $\pm$  1,6) cachorros y 3,0 ( $\pm$  1,3) adultos por grupo en verano en la meseta del Duero, y no encontramos diferencias a lo largo de la estación. Sin embargo, en invierno (184 datos: observaciones directas y rastros en nieve de grupos de lobos; noviembre-abril) no encontramos efectos apreciables debidos a esfuerzo de muestreo, a método o a variables ambientales (cobertura de nieve). El tamaño medio de grupo (sensu travelling pack) en la Cordillera Cantábrica se redujo un 30% a lo largo del invierno: de 4,4 ejemplares (3,9-5,1; CI95%) en noviembre, hasta 3,1 (2,3-4,0) en abril.

*Hemos estimado que un esfuerzo de muestreo que obtenga 12 datos del número de cachorros por grupo en verano (es decir, un total de 24 observaciones, ya que se precisan dos por grupo) permitiría detectar un cambio del parámetro del 30% en 10 años; el esfuerzo ha de ser mayor para detectar un cambio equivalente en el número de adultos por grupo (15 datos, lo que supone un total de 45 observaciones, ya que se precisan tres por grupo). En invierno se precisan 15 datos cada invierno (uno por grupo) a lo largo de 10 años para detectar cambios del 30% con una potencia del 90%.*

*Tener en cuenta estos resultados en las estimas de abundancia de la población debería dar como resultado una gestión más racional de una población que incluye extracción por caza y controles de población mediante control letal de ejemplares, extracciones que se han basado en estimas de tamaño medio de grupo no sistemáticas y, a menudo, sobrevaloradas. El método parece fácilmente aplicable a ésta y otras poblaciones de lobos para obtener datos empíricos sobre tamaño de grupo y es factible monitorizar el parámetro con un esfuerzo anual relativamente bajo.*

## ***SOCIAL BEHAVIOR OF WOLVES AFFECTS PACK SIZE ESTIMATION***

### ***Introduction***

The conservation of large carnivores in human dominated landscapes is always a very difficult task because the environmental requirements needed for their long term conservation come into conflict with those of local people due to predation damages (Woodroffe 2000). The long-term conservation of these species may be hampered if the short-term management of the conflict is based on poor population data. Estimating population size, density and trends for large carnivores usually involves important logistic efforts and constraints, due to their elusiveness and low densities (Miller *et al.* 1997, Karanth & Nichols 2002). Additionally, their social and individual behaviour may condition the methodological approaches available to gather basic data on population size (Gese 2001, Long *et al.* 2008). Wolves (*Canis lupus*) are a good example of such challenging species. They are territorial and usually only one high ranked pair breeds each year within each social group or pack. Territory area and pack size, influenced by food availability and survival rates, are key drivers of abundance in most wolf populations (Hayes & Harestad 2000, Fuller *et al.* 2003). The number of individuals building a pack varies widely with food availability and survival rates, ranging from 2 to 15 individuals (Mech & Boitani 2003). Wolves show substantial differences in social behaviour among seasons. In summer, adults hunt and bring food for dependent pups, which remain at so-called rendezvous-sites (Paquet & Carbyn 2003). Radio-tracking studies showed that in summer the pack does not necessarily hunt together, whereas in winter pack cohesion is greater (Peterson *et al.* 1984, Fuller 1991, Metz *et al.* 2011).

The abundance of wolves have been often calculated from an estimate of average pack size in winter, multiplied by the number of packs detected in a given area; sometimes also solitary individuals are included in the estimates (Fuller *et al.* 2003). The size of a pack follows the species' reproductive cycle, peaking in early summer with the addition of pups and decreasing to a minimum in early spring (Peterson *et al.* 1984, Hayes & Harestad 2000). Winter pack size is affected by reproduction success in the previous breeding season, the survival rate of pups and adults and by dispersal rate (Harrington *et al.* 1983, Fuller *et al.* 2003). Conversely, average pack size in summer is more difficult to obtain and therefore it is

not commonly used to estimate wolf density or population size. Nevertheless, summer data on litter size and survival of pups are important to understand pack size and population dynamics (Keith 1983, Peterson *et al.* 1984, Fuller & Snow 1988, Patterson *et al.* 2004).

Many wolf populations are either managed as game or subject to lethal control of population size because they come into conflict with human interests and properties, i.e. predation on livestock. Additionally, in many countries the species is covered by some level of protection aiming at its long-term conservation. Therefore, thorough estimates of population size are needed on a yearly basis to inform and evaluate the effects of control and hunting (Rutledge *et al.* 2010, Creel & Rotella 2010). The Iberian Peninsula (Spain and Portugal), holds an important population of wolves in Europe. The species is listed as endangered in Portugal (Cabral *et al.* 2005) and near threatened in Spain (Blanco *et al.* 2007). The main method used to estimate the size of the population have been counts of packs multiplied by average observed wolf pack size as reported from the literature or some ad hoc values and after assuming low variability in space and time (Álvares *et al.* 2005). The methodological difficulties of estimating the number of packs present has been discussed, including its uncertainties (Llaneza & Blanco 2005, Blanco & Cortés 2012). In contrast, estimations of pack size are less reliable because there has been no evaluation of the factors affecting their robustness and variability (e.g., Barrientos 2000, Llaneza *et al.* 2009). Therefore, the long-term conservation of the species and, simultaneously, the proper management of the conflict may be hampered if sound estimates of pack size and an understanding of its variability are not available.

In this study we aimed to analyse how variations in pack cohesion affect the number of individuals observed in a pack. We hypothesized that factors affecting such as seasonal spatial behaviour and those related to survey effort, would substantially affect the detection of individuals and thus affect the observed pack size. Our goals were 1): to explore how date, age class, effort, method and snow cover affected the number of individuals observed in a pack; 2): to estimate the observed pack size for both winter (November – April) and summer (July – October) in two areas after controlling for the methodological factors introducing heterogeneity in the counts; and 3) estimate power to detect changes in the observed pack size. Finally, we discuss on the reliability of this approach for monitoring wolf populations.

## Methods

We studied two areas within the north-western Iberian wolf population (Figure 1): the Duero basin plateau and the Cantabrian Mountains (Spain), representing a very broad range of the environmental range where the species is present. These areas show different physiographic and ecological features that limit the seasons when the surveys can be performed and also condition the spatial ecology and thus also cohesion of wolves within a pack (Fuller *et al.* 2003). Following Mech & Boitani (2003) and Fuller *et al.* (2003) we considered a pack as a group of at least two wolves.

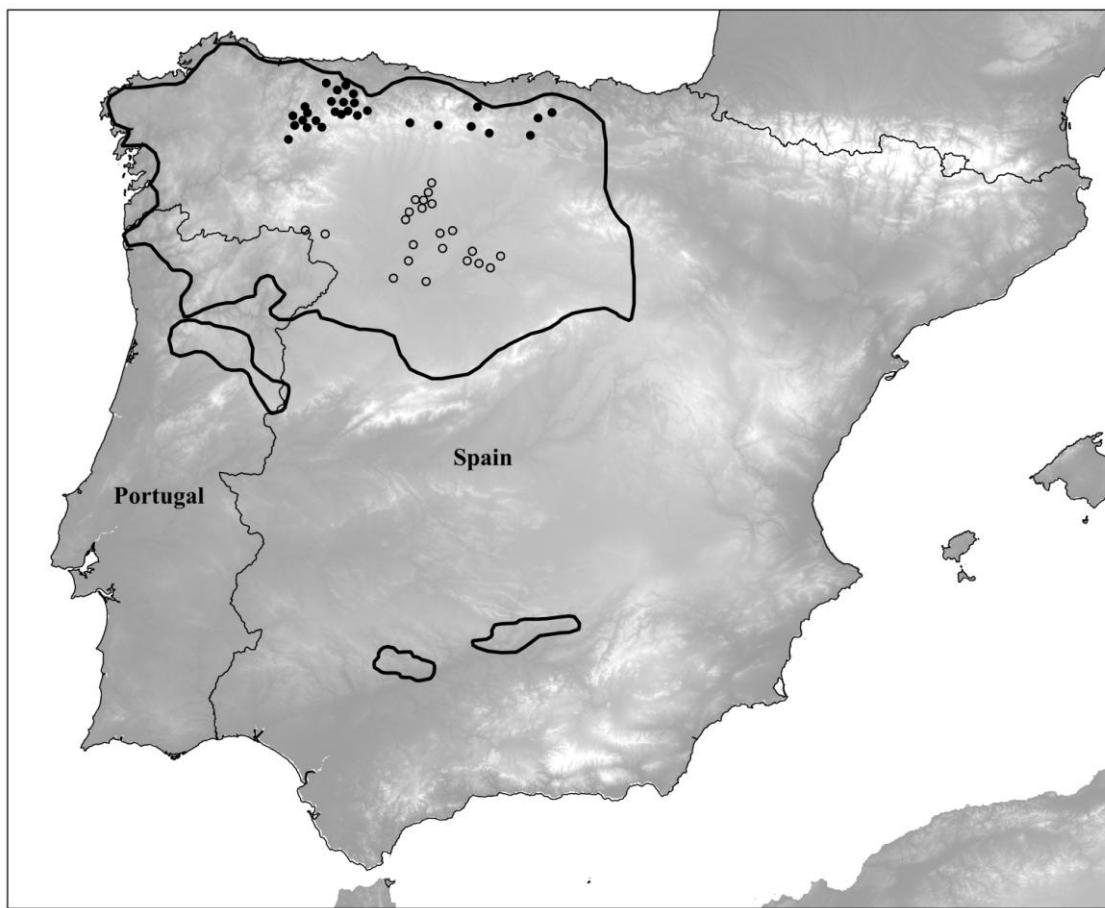


Figure 1. Summer (white dots, Duero basin) and winter (black dots, Cantabrian Mountains) locations of packs in this study within the North-Western Iberian wolf population. Solid line contains the distribution of wolves in Spain and Portugal (from Álvares *et al.* 2005).

### *Winter surveys*

Winter surveys were conducted along the main ridge of the Cantabrian Mountains (Fig. 1), an area of Atlantic climate where frequent –although irregular– winter snow cover and mountainous topography permitted snow-tracking and direct observations from vantage points. The average annual precipitation ranges between 1,300 and 1,800 mm at 1,500 m.a.s.l; with an average annual temperature of 8°C (Ramil-Rego *et al.* 1998). Wolf packs negotiate winter landscapes with a variable and fast changing snow cover during most of the season. Deciduous forest (mainly beech *Fagus sylvatica*, birch *Betula alba* and oaks *Quercus spp.*) cover around 30% of the landscape in a matrix of shrubs (*Erica spp.*, *Genista spp.*) and grazing meadows. Extensive livestock, several hundred thousand heads, mainly cattle, are raised in a seasonal pattern of available pasturelands depending on altitude. Wolves feed on wild and domestic ungulates, with higher prevalence of the former (Fernández-Gil 2004, Barja 2009). Wild prey includes wild boar (*Sus scrofa*), roe deer (*Capreolus capreolus*), Cantabrian chamois (*Rupicapra parva*) and red deer (*Cervus elaphus*). Livestock and smaller prey are seasonally and locally used by wolves.

In the winters (November through April) of 1987 to 2009 (23 winters) two observers surveyed from vantage points with spotting scopes, in areas previously known to be frequented by packs. We collected data on travelling packs (*sensu* Messier 1985, Ballard *et al.* 1995), i.e., the number of wolves travelling together in winter (Schmidt *et al.* 2008). We also looked for track sets ( $\geq 2$  wolves) on snow in the same areas. We followed track sets for at least 1 km until we could determine a consistent number of individuals. Commonly we found urine, scats and scratch markings indicative of resident wolves. In the analyses we used only those direct winter observations of travelling wolves ( $\geq 2$  individuals) that lasted at least 10 minutes. During such time, marking behaviour, e.g. raised leg urination (Peterson *et al.* 2002) was commonly witnessed. Shorter observations of moving or hunting packs and observations of resting wolves (in our study area, some or all wolves in a pack look for concealment at bush cover for resting) were not used. Similarly, we discarded snow-tracking records that did not yield a consistent count – usually because of poor snow conditions. We assumed that these requisites set to include direct observations and snow tracking data in the analyses were equivalent (Mech and Boitani 2003, Frame *et al.* 2004).

In winter, data were assigned to a given pack based on their locations because we only surveyed specific, accessible localities known to be used consistently by wolves. Indeed, we have not used the term territory with its spatial and ecological meaning (Mech & Boitani 2003), but only as the location with presence of a pack each winter.

Snow cover was measured in the approximate centre of pack locations each winter as average monthly proportion of terrain covered by snow in  $0.1^\circ$  cells (aprox.  $10 \times 10$  km squares; available data from 2000 to 2010, NASA Earth Observations 2011). We did not use snow depth as a potential factor affecting cohesion of individuals within a pack (Fuller 1991) because data were not available.

### *Summer surveys*

Summer surveys were conducted in the Duero plateau, an area of continental Mediterranean climate (average annual precipitation about 550 mm at 850 m.a.s.l. and average annual temperature of  $10^\circ\text{C}$ ) and sparse forest cover below 10% of oak species (*Quercus* spp.) in a cultural landscape where sheep herds forage extensively during the day and are kept in enclosures during the night. Wolves in this area feed mainly on carrion, offal from farms and Lagomorpha (*Lepus granatensis*, *Oryctolagus cuniculus*), with minor contributions of wild ungulates (wild boar and roe deer).

We used part of the descriptive raw data provided by Barrientos (2000), which lapsed from 1986 to 1999, discarding the surveys performed in areas with different vegetation located in the mountains at the edge of the plateau. Additionally, we used new data from 1999 to 2002. In total, we were able to obtain consistent data covering from 1990 to 2002 (13 summers). A single observer (LMB) conducted the surveys at rendezvous sites after detecting signs of intense use, e.g. heavily used trails with tracks and scats. Data were obtained via direct observations with a spotting scope, from vantage points at dawn or dusk, usually from  $\geq 2$  km of the rendezvous to avoid disturbing wolf behaviour (Barrientos 2000).

In the analyses we used only those summer observations when pups and/or adults were observed at the rendezvous sites, from July to October. In the Iberian Peninsula, pups are usually born in late May, and remain inside the den for up to five weeks (Vilá *et al.* 1995, Packard 2003); hence, we assumed that before July the pups are hard to observe. Beyond

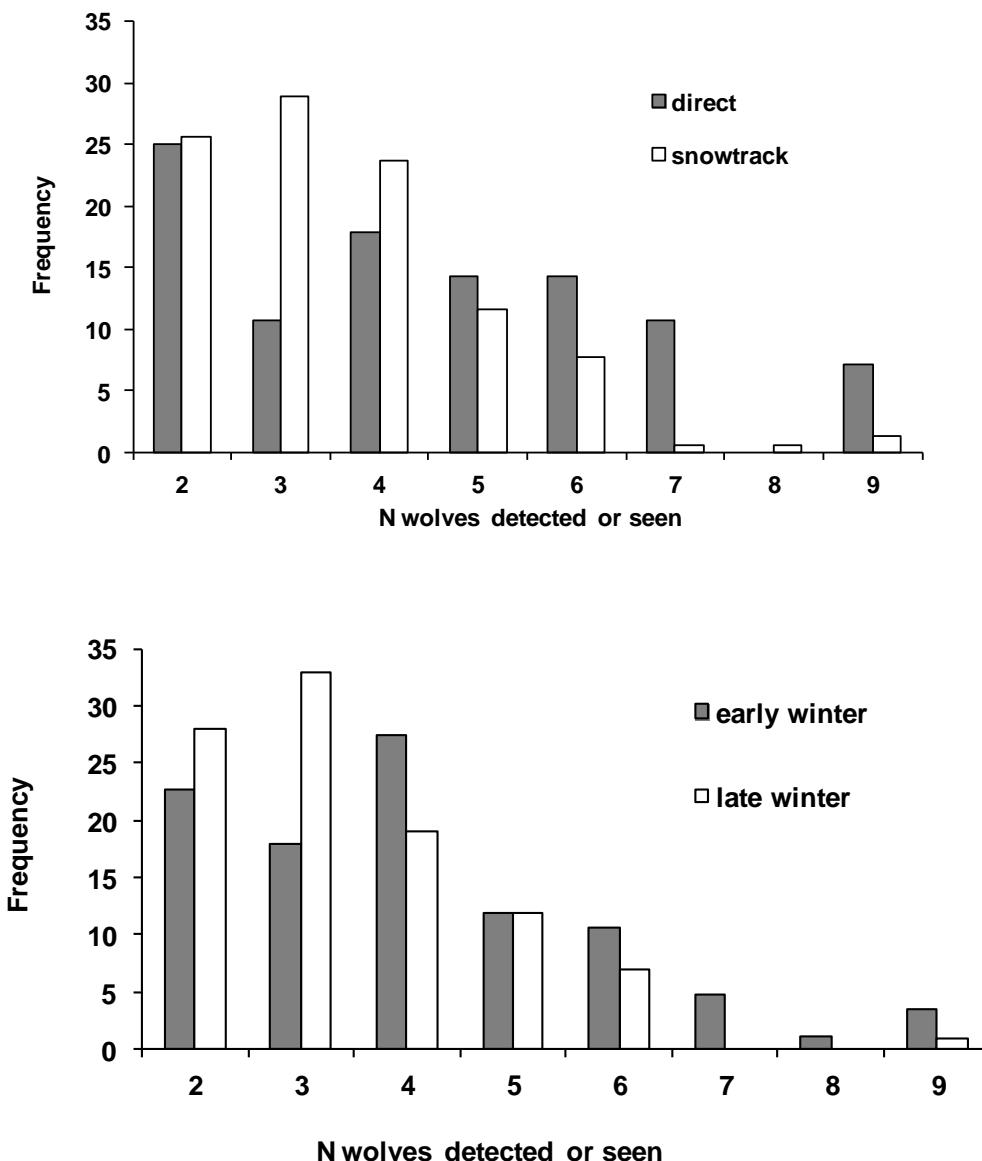
mid-October, pups may travel with the adults, so rendezvous are either abandoned or used solely as daily resting spots. In the analyses we considered two age classes in summer (pups, i.e. younger than 6 months old; and adults, i.e. older than 1 year) because of their different behaviour and movements during summer.

### *Data Analysis*

We analysed both summer and winter data using generalized linear mixed models including pack locality and year as random effects (GLMM, Poisson error distributions). For summer data we fitted separate models for pups and adults because of the aforementioned differential use of rendezvous sites.

First we sought to determine whether methodological factors affected the cumulative maximum number of individuals detected in a given pack-season. The factors considered were: the number of subsequent valid observation sessions per pack (a proxy to survey effort) and month. In the analyses of winter pack size we also considered the method (direct observations vs. snow-tracking data) and snow cover. Second, to estimate an average pack size in each site-season, we reduced the dataset to remove the effect of significant methodological factors (see Results), then compared the null and best models with *F* test (at  $\alpha = 0.05$ ) until we could not further detect the effects (the intercepts of the final models were used as estimator of group size). We evaluated the power to detect a 30% change (threshold 0.90,  $\alpha = 0.05$ ) in average pack size during 10 years of monitoring using program MONITOR 11.0.0 (Gibbs & Ene 2010), following IUCN the guidelines on monitoring vulnerable species and populations for using the red list categories and criteria.

We used Akaike Information Criteria (AIC) and AIC weight ( $AIC_w$ ) for model selection. Statistical analyses were performed in *R* (R Development Core Team 2009, versions 2.10.0 and 2.13.0).



*Figure 2. a) Frequency distribution of numbers of wolves per pack in each direct observation ( $N = 28$ ) and detected in snow-track sets ( $N = 156$ ) in the Cantabrian Mountains along the studied period; b) Frequency distribution of wolves detected/observed per pack (combined both methods: direct observation and snow-tracking) in early winter data (November, December and January;  $N = 84$  data) and late winter (February, March and April;  $N = 100$ ).*

## **Results**

### *Winter observations and factors affecting the counts*

We analysed 156 snow-tracking records and 28 direct observations in 29 localities (N=184 valid data) in the period 1987-2009, along the Cantabrian Mountains (Figure 1). Most data (96%) were gathered between 900 and 1.700 m a.s.l. We obtained between one and five valid data per pack each winter, either by snow-tracking or direct observations. The number of wolves seen or detected in a single event, either by direct observation or by snow-tracking, ranged between 2 and 9 individuals; the range remained similar between early and late winter (Figure 2a, b). Overall frequency of twos was 23% in early winter (November-January) and 28% in late winter (February-April) (Fig. 3b). Average snow cover in November-April in the study area was  $20.6\% \pm 15.4$ , although it varied greatly among years (range 3.1% - 55.6%, N = 1,914 data from 2000 to 2010, between 730-1,700 m a.s.l.). Average monthly snow cover was low in April ( $3.9\% \pm 4.9$ ) and November ( $11.7\% \pm 10.4$ ) and peaked in January ( $30.1\% \pm 18.3$ ) and February ( $28.1\% \pm 21.3$ ).

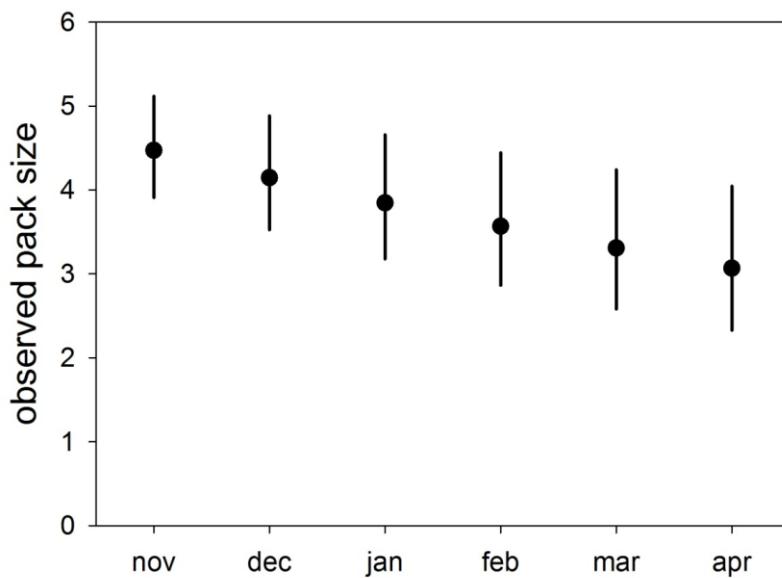
We fit models on the cumulative maximum number of individuals detected in each pack-winter as response variable, and found no significant effects of the considered factors (number of observations per pack, month, method). Since we only had data of snow cover for eleven winters (2000-2010), we fit additional models with a smaller dataset (N = 107) and snow cover as an additional factor. Again, we did not find any significant effects of the considered factors on the cumulative maximum number of individuals detected.

### *Winter pack size and power to detect changes*

Given the lack of significant effect of the factors above, we estimated average pack size in winter from the first record of each pack and winter (N = 118). Average pack size was  $3.8 \pm 1.6$ . We also explored the effect of date (month) along the winter on the actual number of wolves observed (N = 184), and found a strong effect (Table 4). We used that model to

estimate monthly average pack size, which declined from 4.4 (3.9-5.1, CI95%) in November to 3.1 (2.3-4.0, CI95%) in April (Figure 3).

We estimated that observations of 15 packs (one valid data per pack-winter) are needed each winter to detect a 30% change over 10 years in the average winter pack size with a power of 0.9.



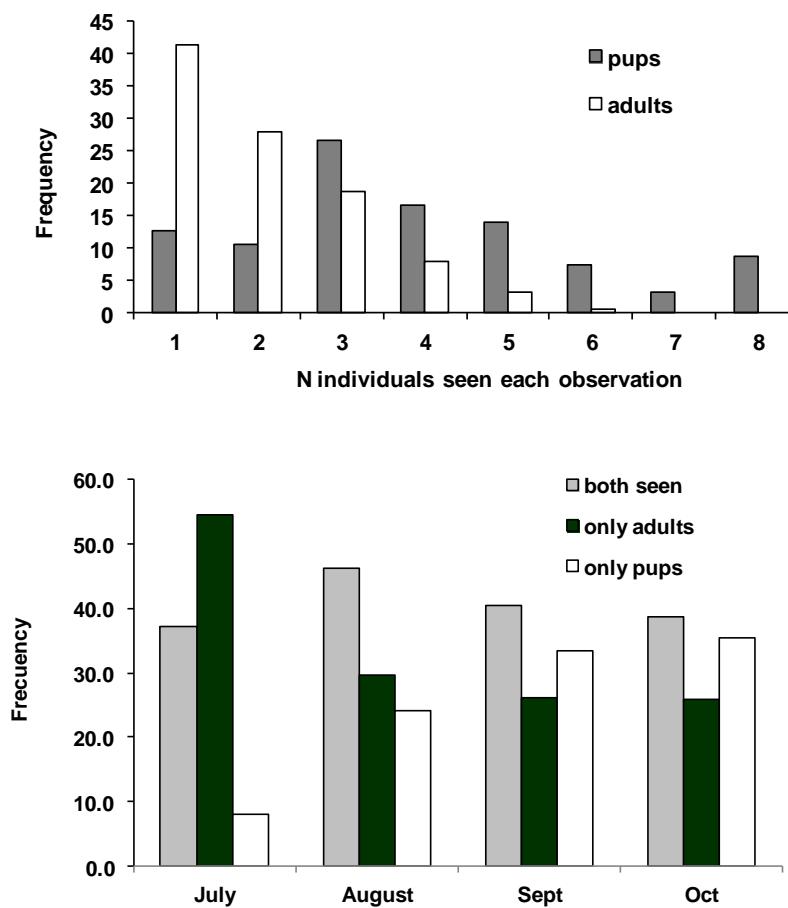
*Figure 3. Mean number of individuals per pack between November and April by including the effect of date (month) on the actual number of wolves seen or detected per pack in winter (model parameters in Table 4). Dots are monthly averages and lines are lower and upper CI95% as estimated from the model.*

### *Summer observations and factors affecting the counts*

We used 186 observation sessions of adults and 150 observations sessions of pups at rendezvous sites between July and October in the period 1989-2002. We assigned those observations to 47 summer-packs, in 22 localities (Figure 1). For each pack and season the number of subsequent sessions varied between one and sixteen for both, pups and adults, thus resulting in a variable number of observation sessions per pack and summer (i.e. sampling effort). In 15 cases (summer-pack) we obtained a single observation of a litter because either the pack left the rendezvous site and was not relocated, or the whole litter was lost. The largest observed pack consisted of 6 adults and 8 pups, whereas the smallest one included

only one adult and one pup (Figure 4a). In any single observation session we sometimes observed only adults, only pups, but often both together. The relative frequencies of adults only/pups only observations changed notably throughout the season (Figure 4b).

In summer, best models for both adults and pups identified that the number of subsequent observation sessions per pack was the main factor explaining the number of cumulative individuals observed at rendezvous sites (Tables 1 and 2). In fact, best and null models were different ( $F$  test,  $p < 0.05$ ) in both cases. The effect of date (month) and its interaction with effort have no relevant effects on the cumulative number of detected individuals.



*Figure 4. a)* Frequency distribution of number of pups ( $N = 150$  observations) and adults ( $N = 186$ ) seen in each observation event at rendez-vous sites in summer (July–October);  
*b)* Frequency of observing only adults ( $N = 87$  data), only pups ( $N = 53$ ) and both seen ( $N = 99$ ) in observations at rendez-vous sites.

**Table 1.** Selection procedure of candidate models for observed detection of adults and pups in summer at rendezvous sites (GLMM, Poisson error distribution,  $N = 186$  and  $N = 150$  observation events for adults and pups, respectively). Response variables were accumulated maximum number of pups or adults seen in subsequent observation sessions within a pack-summer. Fixed factors considered are ordinal number of observation session within each pack-summer (*n.observation*), and month, either as continuous variable (*ordinal*) or as factor. We show Akaike Information Criterion (AIC), difference between best model (lowest AIC) and each candidate model ( $\Delta\text{AIC}$ ), and weighted AIC (wAIC). In all models a code identifying the pack locality and the year (specific summer = July -October) was used as random factor.

Models	Adults			Pups		
	AIC	$\Delta\text{AIC}$	wAIC	AIC	$\Delta\text{AIC}$	wAIC
Null model	108.1	13.3	0.001	88.1	7.7	0.009
N.observation	94.8	0	0.415	80.4	0	0.437
N.observation x month.ord	95.8	1	0.252	81.8	0.7	0.308
N.observation + month.ord	95.9	1.1	0.239	82.3	1.9	0.169
N.observation + month.factor	98.8	4	0.056	86.1	5.7	0.025
N.observation x month.factor	99.8	5	0.034	85.1	4.7	0.042
Month .ord	104.9	10.1	0.003	87.9	7.5	0.010

**Table 2.** Parameter estimates for the best models of observed detection of adults and pups in summer at rendezvous-sites (see Table 1).

	Estimate	SE	P
<b>ADULTS</b>			
Intercept	0.839	0.076	<0.001
N.observation	0.061	0.014	<0.001
<b>PUPS</b>			
Intercept	1.280	0.075	<0.001
N. observation	0.040	0.012	<0.001

### Summer pack size and power to detect changes

We excluded the effect of methodological factors, in this case the number of subsequent observations in a given pack-season, by progressively removing subsequent observations and comparing each resulting model with the null model of summer detection. We found that at least two observations are needed to obtain the maximum number of pups in a given summer-

pack, and at least three observations for determining the maximum number of adults (Table 3). We then estimated the average number of pups and adults from the accumulated number obtained in the second and third observations, respectively, in each pack ( $N = 26$  packs with data for pups;  $N = 28$  for adults). Resulting averages were  $4.1 \pm 1.6$  and  $3.0 \pm 1.3$  ( $\pm SD$ ) for pups and adults, respectively. We also explored the effect of month on the actual number of adults and pups in each observation session in summer (not the accumulated maximum number as before), after excluding the effect of methodological factors ( $N = 110$  observations of pups; 105 of adults), and did not find any significant effect (Table 4).

We estimated that data from 12 different packs per year are required to detect a 30% change in the number of pups at rendezvous over 10 years. Similarly, data from 15 packs per year are required to detect an equivalent change in the number of adults at rendezvous sites. Note that two observations of pups and three of adults are required to obtain consistent numbers (see above). Hence, the required survey effort was 24 observation sessions of pups (two per pack), and 45 valid observation sessions of adults (three per pack).

*Table 3. Step by step procedure to exclude methodological effects (effort = number of subsequent observation sessions within a pack-summer) in models for summer observed detection (adults and pups) in Tables 1 and 2, until best and null models were not different. We show AIC values of subsequent models and significance level (P) of ANOVA F test among models.*

n.observation	Pups				Adults			
	N	AIC model	AIC null	P	N	AIC model	AIC null	P
All sessions included	150	80.4	88.1	<0.001	186	94.8	108.1	<0.001
1st session excluded	110	48.1	49.5	> 0.05	143	65.4	68.6	0.02
2nd session excluded					105	47.5	48.3	> 0.05

*Table 4. Parameter estimates of the models (GLMM, Poisson error distribution) evaluating the effect of month along the season on the actual number of adults and pups seen in summer at rendezvous sites, and the actual number of wolves per pack in winter (direct observations and snow-tracking).*

	N	Estimate	SE	Z value	P
<b>SUMMER</b>					
Adults	105				
<i>intercept</i>		0.172	1.180	0.145	0.884
<i>month</i>		-0.089	0.146	-0.609	0.542
Pups	110				
<i>intercept</i>		-0.045	0.989	-0.046	0.963
<i>month</i>		-0.030	0.118	-0.25	0.802
<b>WINTER</b>					
	184				
<i>intercept</i>		1.573	0.110	14.783	<0.001
<i>month</i>		-0.075	0.029	-2.654	0.008

## **Discussion**

### *Counting wolves*

The estimation of pack size in wolves seems to be a task as elusive as the species itself. This parameter is one of the key metrics governing wolf population changes (Fuller *et al.* 2003). Numbers vary widely between different packs in the same site and also during the same season. We estimated wolf pack size in two contrasting study areas, each in a different season. Traditionally pack size has been estimated in winter aided by the presence of snow and by the stronger cohesiveness of the pack, as we did in the mountain range. We show that in areas without snow and with good visibility pack size can be estimated in summer at rendezvous sites, albeit with a higher effort. We estimated an average observed pack size of 7.1 individuals in summer in the Duero drainage. However, an estimate of average pack size in this season should also consider that not all packs breed successfully in a given year (Mitchell *et al.* 2008). Non-breeding or unsuccessful packs may be a substantial proportion of the population, up to 15% in protected areas without extraction (e.g., Denali National Park, Alaska, Mech *et al.* 1998). Assuming optimistically the same percentage in our study area, which is subject to poaching, harvest as game and lethal control, observed summer pack size would be about 6.5 individuals.

In winter, average observed pack size in the Cantabrian Mountains was about four individuals, although the decline throughout the season was remarkable. In contrast to summer, this estimate included also packs that did not breed, or whose pups did not survive. Arguably, our winter estimate of average pack size is a minimum figure, equivalent to the *travelling pack* or *number of wolves travelling together* concepts (*sensu* Messier 1985, Dale *et al.* 1995, Schmidt *et al.* 2008). Winter pack sizes estimated in North America are often larger than in Europe, although average values below five individuals are not uncommon in North America as well (e.g. Messier 1985, Marquard-Petersen 2009, Miller & Reintjes 1995). Our estimate for the Cantabrian Mts. is consistent with most European winter estimates, which put average pack size around four individuals (Okarma *et al.* 1998, Apollonio *et al.* 2004, Jedrzejewski *et al.* 2007, Nowak *et al.* 2008, Marucco & McIntire 2010).

The detected decline in pack size throughout winter may be explained by mortality and dispersal. Previous studies have shown that human-related mortality may cause marked declines over the winter. In Białowieża Forest, hunting mortality caused a pack size decline from 4.0 individuals in late autumn to 2.3 in late winter (Jedrzejewska *et al.* 1996), while Smietana & Wajda (1997) considered that declines of 29% over winter in Poland were due to human-caused mortality. Alternatively, a temporary decline in pack cohesion over winter could be caused by late winter separation of alfa pairs from the pack at the onset of the mating season. However, we found remarkably similar frequencies of twos observed in early and late winter (23% and 28%, respectively).

Wolf literature has often reported that snow cover and depth are major abiotic factors shaping wolf-prey relationship, and likely conditioning pack cohesion (Peterson *et al.* 1984, Fuller 1991, Bobek *et al.* 1992, Gula 2004). Therefore, snow cover at the time of survey could be another methodological factor affecting estimates. However, we did not find a significant effect of snow cover on observed pack size. Hence, the importance of snow cover to wolves may be context-dependent. In our study area, which is mountainous but shows a mild climate compared to better known wolf populations, wolves and their prey live and negotiate rugged landscapes in a large altitudinal range, where snow cover is largely inconstant and varies widely among altitudes and exposures.

Most if not all wolf populations along the Holarctic range of the species show similar behaviour while attending pups at rendezvous sites; pack members hunt or travel alone and in small parties, and attend the pups at rendezvous sites at irregular and variable intervals of time (Mech & Boitani 2003). We found that estimates of summer pack size at rendezvous were dependent on survey effort, a result consistent with the mentioned irregularity of attendance by adults. In winter, previous studies show that wolves in packs usually travel and hunt together (Mech & Boitani 2003). However, this behaviour may be also context dependent, explained by the dispersion of food resources, with more unpredictable resources favouring higher pack cohesion. That is our interpretation of lack of effect of survey effort on estimates of pack size in our winter study area in the Cantabrian Mountains, where wolves prey mostly on wild ungulates, a highly heterogeneous resource. In contrast, many packs in the Duero basin feed mostly on farm offal and bone yards (Cuesta *et al.* 1991, Barrientos 1997), which are more predictable in space, perhaps leading to lower winter pack cohesion.

Our estimation of power to detect changes in pack size suggests that winter estimates in the Cantabrian Mountains are a robust metric. Indeed, it has been suggested that winter pack size, and its variations, can be considered as a suitable parameter to understand the demographic changes of the Iberian wolf populations (Naves 2010). We suggest that our method can be applied to many other areas inhabited by wolves, once context-dependent factors have been controlled for, as is the case of the Duero basin, a flat agricultural area extensively used by people. Nevertheless, the metrics on average observed pack size presented in this study should be considered minimum numbers because the lack of tagged or individually recognizable animals prevented evaluation of individual detection rates. However, we did explore some factors commonly affecting detection, like effort, method and season (Long *et al.* 2008). Our approach essentially suggests a procedure to estimate a key metric in wolf population dynamics with a repeatable and affordable method which should be incorporated into the monitoring program of the species.

### *Conserving wolves versus managing a conflict*

Harvesting of wolf populations may be super-additive (Creel & Rotella 2010), and consequences on wolf demography and social structure should be expected, especially when packs are small and most adults are breeders. Also, harvesting has consequences beyond population size, affecting the behaviour of individuals (Haber 1996, Gehring *et al.* 2003, Rutledge *et al.* 2010).

Management plans in the Iberian Peninsula range from lethal population control in some Spanish regions (Asturias, Galicia), as game species in others (Castilla y León), to strict protection in Portugal. Despite the lack of proper wolf census in Spain, and the uncertainties associated to current methods to estimate population size (Blanco & Cortés 2012) and to monitor their populations (Naves 2010), more than 100 wolves are legally killed every year according to managing agencies, and many more are illegally (e.g. Blanco *et al.* 1992). Indeed, most harvest quotas and lethal control programs in Spain are being established considering average observed pack size well above the metrics we have found in our study (technical committees of Asturias and Castilla y León Management Plans, Decree 155/2002 and Decree 28/2008, respectively). Furthermore, those management plans obviate the need to obtain field estimates of pack size, focusing monitoring only on the number of groups present.

Our results on wolf pack size indicate that a more conservative approach should be taken to the management of Iberian wolves, whose effective population size could be very low (Sastre *et al.* 2011). To conserve the Iberian and other vulnerable wolf populations there is a need to manage the short term conflict that predation on livestock may create with the local population, by obtaining and using empirical information on pack size, among other important parameters, obtained within a well-defined monitoring program, and to get rid of conventional wisdom and political pressure that reflect heavily on current management practices.



*En invierno, la cohesión entre los lobos de un grupo parece depender sobre todo de la dispersión de los recursos. En el caso de que sean impredecibles (por ejemplo, ungulados silvestres) los ejemplares habrán de mantenerse cohesionados la mayor parte del tiempo: tres lobos, de un grupo de cinco, en un paisaje cantábrico en época de celo, marzo de 2013 (foto: AFG).*

## References

- Álvares, F., Barroso, I., Blanco, J.C., Correia, J., Cortés, Y., Costa, G., Llaneza, L., Moreira, L., Nascimento, J., Palacios, V., Petrucci-Fonseca, F., Pimenta, V., Roque, S. & Santos, E. (2005). *Wolf status and conservation in the Iberian Peninsula*. Pp: 66-67. Abstracts of Frontiers of Wolf Recovery, 1-4 October 2005. International Wolf Center, Colorado Springs, Colorado.
- Apollonio, M., Mattioli, L., Scandura, M., Mauri, L., Gazzola, A. & Avanzinelli, E. (2004). *Wolves in the Casentinesi Forests: insights for wolf conservation in Italy from a protected area with rich wild prey community*. *Biological Conservation*, 120: 249-260.
- Ballard, W.B., Mcnay, M.E., Gardner, C.L. & Reid, D.J. (1995). *Use of line-intercept track sampling for estimating wolf densities*. Pp: 469-480. In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H., Seip, D.R. (eds). *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta, Canada.
- Barja, I. (2009). *Prey and prey-age preference by the Iberian wolf Canis lupus signatus in a multiple-prey ecosystem*. *Wildlife Biology*, 15: 147-154.
- Barrientos, L.M. (2000). *Tamaño y composición de diferentes grupos de lobos en Castilla y León*. *Galemys*, 12: 249-256.
- Barrientos, L.M. (1997). *El lobo en la llanura cerealista castellana*. *Quercus*, 139: 14-17.
- Blanco, J.C., Cuesta, L. & Reig, S. (1992). *Distribution, status and conservation problems of the wolf Canis lupus in Spain*. *Biological Conservation*, 60: 73-80.
- Blanco, J.C., Sáenz de Buruaga, M. & Llaneza, L. (2007). *Canis lupus Linnaeus 1758*. Ficha Libro Rojo. Pp: 275-276. In: L. J. Palomo, J. Gisbert y J. C. Blanco (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad -SECEM- SECEMU, Madrid.
- Blanco, J.C. & Cortés, Y. (2012). *Surveying wolves without snow: a critical review of the methods used in Spain*. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*; doi:10.4404/hystrix-23.1-4670
- Bobek, B., Perzanowski, K. & Smietana, W. (1992). *The influence of snow cover on wolf Canis lupus and red deer Cervus elaphus relationship in Bieszczady Mountains*. Pp: 341-348. In: Bobek, B., Perzanowski, K., Regelin, W. (eds.). *Global trends in wildlife management*. Trnas. 10 th IUGB Congress. S. wiat Press, Krakow, Polonia.
- Cabral, M. J., Almeida, J., Almeida, P. R., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N. & Oliveira, M. E. (2005). *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal: Peixes Dulciaquícolas e Migradores, Anfíbios, Répteis, Aves e Mamíferos..* 660 pp. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa. Portugal.
- Creel, S. & Rotella, J.J. (2010). *Meta-Analysis of relationships between human offtake, total mortality and population dynamics of gray wolves (Canis lupus)*. *PlosOne*, 5(9): 1-7.
- Cuesta, L., Bárcena, F., Palacios, F. & Reig, S. (1991). *The trophic ecology of the Iberian wolf (Canis lupus signatus Cabrera, 1907). A new analysis of stomach's data*. *Mammalia*, 55: 239-254.

- Dale, B.W., Adams, L.G. & Bowyer, R.T. (1995). Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the Arctic National Park, Alaska. Pp: 223-230. In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H., Seip, D.R. (eds). *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta, Canada.
- Fernández-Gil, A. (2004). Sobre los hábitos alimenticios en la Cordillera Cantábrica del lobo (*Canis lupus*). *Locustella* 2: 24-37 (<http://www.locustella.org/revista/02/pdf/02>)
- Fuller, T.K. (1991). Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Canadian Journal of Zoology*, 69:283- 287.
- Fuller, T.K., Snow, W.J. (1988). Estimating wolf densities from radiotelemetry data. *Wildlife Society Bulletin*, 16: 367-370.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. (2003). Wolf population dynamics. Pp: 161-191. In: Mech, L.D., Boitani, L. (eds.). *Wolves: behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Frame, P.F., Hik, D.S., Cluff, H.D. & Paquet, P.C. (2004). Long Foraging Movement of a Denning Tundra Wolf. *Arctic*, 57(2): 196-203.
- Gese, E.M. (2001). Monitoring of terrestrial carnivore populations. Pp: 372-396. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D., Wayne, R.K., (eds.). *Carnivore Conservation. Conservation Biology 5*, Cambridge University Press.
- Gehring, T.M., Kohn, B.E., Gehring, J.L. & Anderson, E.M. (2003). Limits to plasticity in gray wolf, *Canis lupus*, pack structure: Conservation implications for recovering populations. *Canadian Field Naturalist*, 117(3): 419-423
- Gibbs, J. P. & Ene, E. (2010). Program Monitor: Estimating the statistical power of ecological monitoring programs. Version 11.0.0 ([ww.esf.edu/efb/gibbs/monitor/](http://www.esf.edu/efb/gibbs/monitor/))
- Gula, R. (2004). Influence of snow cover on wolf *Canis lupus* predation patterns in Bieszczady Mountains, Poland. *Wildlife Biology*, 10: 17-23.
- Haber, G.C. (1996). Biological, Conservation and Ethical Implications of Exploiting and Controlling Wolves. *Conservation Biology*, 10(4): 1068-1081.
- Harrington, F.H., Mech, L.D. & Fritts, S.H. (1983). Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13 (1):19-26
- Hayes, R.D. & Harestad, A.S. (2000). Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology*, 78(1): 36-48
- Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Bunevich, A.N., Milkowski, 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.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B. & Kowalczyk, R. (2007). Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography*, 30: 66-76.
- Karanth, K.U. & Nichlos, J.D. (2002). *Monitoring Tigers and Their Prey: a manual for researchers, managers and conservationists in tropical Asia*. Centre for Wildlife Studies. WWF, USGS, Wildlife Conservation Society.

- Keith, L.B. (1983). Population dynamics of wolves. Pp: 66-77. In: Carbyn, L.N. (ed). *Wolves in Canada and Alaska*. Canadian Wildlife Service, Report Series Nº 45.
- Llaneza, L. & Blanco, J.C. (2005). Situación del lobo (*Canis lupus L.*) en Castilla y León. Evolución de sus poblaciones. *Galemys*, 17: 15-28.
- Llaneza, L., Herrador, R., García, V.M. & Callejo, A. (2009). Seguimiento estival e invernal de lobos en los Ancares lucenses. *Galemys*, 21: 217-231.
- Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, A.J. & Ray, J.C. (2008). *Noninvasive Survey Methods for Carnivores*. Island Press, Covelo, CA, USA.
- Marquard-Petersen, U. (2009). Abundance, social organization, and population trend of the arctic wolf in north and east Greenland during 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology*, 87: 895-901.
- Marucco, F. & McIntire, E.J.B. (2010). Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: wolves in the Italian Alps. *Journal of Applied Ecology*, 47: 789-798.
- Mech, L.D., Adams, L.G., Meier, T.J., Burch, J.W. & Dale, B.D. (1998). *The wolves of Denali*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA.
- Mech, L.D. & Boitani, L. (2003). Wolf social ecology. Pp: 1-34. In : Mech, L.D., Boitani, L. (eds.). *Wolves: behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Messier, F. (1985). Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1068-1077.
- Metz, M.C., Vucetich, J.A., Smith, D.W., Stahler, D.R. & Peterson, R.O. (2011). Effect of Sociality and Season on Gray Wolf (*Canis lupus*) Foraging Behavior: Implications for Estimating Summer Kill Rate. *PlosOne*, 6(3): 1-10.
- Miller, F.L. & Reintjes, F.D. (1995). Wolf-sightings on the Canadian Arctic Islands. *Arctic*, 48 (4): 313-323.
- Miller, S.D., White, G.C., Sellers, R.A., Reynolds, H.V., Schoen, J.W., Titus, K., Barnes, V.G., Smith, R.B., Nelson, R.R., Ballard, W.B. & Schwartz, C.C. (1997). Brown and black bear density estimation in Alaska using radiotelemetry and replicated mark-resight techniques. *Wildlife Monographs*, 133: 1-55.
- Mitchell, M.S., Ausband, D.E., Sime, C.A., Bangs, E.E., Gude, J.A., Jimenez, M.D., Mack, C.M., Meier, T.J., Nadeau, M.S. & Smith, D.W. (2008). Estimation of Successful Breeding Pairs for Wolves in the Northern Rocky Mountains, USA. *Journal of Wildlife Management*, 72(4):881-891.
- Naves, J. (2010). Propuestas para el monitoreo de las poblaciones de lobos en la Península Ibérica. Pp: 175-199. In: Fernández-Gil, A., Álvares, F., Vilá, C., Ordiz, A. (eds). *Los lobos de la Península Ibérica. Propuestas para el diagnóstico de sus poblaciones*. ASCEL, Palencia.
- NASA Earth Observations (NEO), Snow Cover (1 month - Terra/MODIS)  
<http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/> [retrieved: 30/11/2011]
- Nowak, S., Myslajek, R.W. & Jedrzejewska, B. (2008). Density and demography of wolf, *Canis lupus* population in the western-most part of the Polish Carpathian Mountains, 1996-2003. *Folia Zoologica*, 57(4): 392-402.

- Okarma, H., Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Sniezko, S., Bunevich, A.N. & Jedrzejewska, B. (1998). Home ranges of wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland, compared with other Eurasian populations. *Journal of Mammalogy*, 79(3): 842-852.
- Packard, J.M. (2003). Wolf Behavior: Reproductive, Social and Intelligent. Pp: 35-65. In: Mech, L.D. Boitani, L. (eds.). *Wolves: behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Paquet, P. & Carbyn, L. (2003). Gray wolf *Canis lupus* and Allies. Pp: 482-510. In: Feldhamer, G. A., Thompson, B.C., Chapman, J.A. (eds.). *Mammals of North America: biology, management and conservation*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Patterson, B.R., Quinn, N.W.S., Becker, E.F. & Meier, D.B. (2004). Estimating Wolf Densities in Forested Areas Using Network Sampling of Tracks in Snow. *Wildlife Society Bulletin*, 32 (3): 938-947.
- Peterson, R.O., Woolington, J.D. & Bailey, T.N. (1984). *The wolves of the Kenai Peninsula, Alaska*. Wildlife Monographs, No. 88, 52 pp.
- Peterson, R. O., Jacobs, A.K., Drummer, T.D., Mech, L.D. & Smith, D.W. (2002). Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology*, 80(8): 1405-1412.
- Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Gutián, M. & Gómez-Orellana, L. (1998). Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecology*, 138: 41-62.
- Rutledge, L.Y., Patterson, B.R., Mills, K.J., Loveless, K.M., Murray, D.L. & White, B.N. (2010). Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs. *Biological Conservation*, 143: 332–339.
- R Development Core Team. (2009). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sastre, N., Vilà, C., Salinas, M., Bologov, V.V., Urios, V., Sánchez, A., Francino, O. & Ramírez, O. (2011). Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations. *Conservation Genetics*, DOI 10.1007/s10592-010-0177-6
- Smietana, W. & Wajda, J. (1997). Wolf numbers changes in Bieszczady National Park, Poland. *Acta Theriologica*, 42(3): 241-252.
- Schmidt, K., Jedrzejewski, W., Theuerkauf, J., Kowalczyk, R., Okarma, H. & Jedrzejewska, B. (2008). Reproductive behaviour of wild-living wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Journal of Ethology*, 26(1): 69-78.
- Vilà, C., Urios, V. & Castroviejo, J. (1995). Observations on the daily activity patterns in the Iberian wolf. Pp: 335-340. In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H., Seip, D.R. (eds). *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta, Canada.
- Woodroffe, R. (2000). Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation* 3: 165-173.



a) Graminoides y herbáceas son consumidas por los osos en todas las épocas del año, pero de forma muy importante en invierno y primavera, a menudo en riegas y bordes de piornales y brezales: una hembra y tres crías de segundo año se alimentan al borde de un piornal en el occidente de Asturias, marzo de 2011; b) A partir de junio los osos inician el periodo de hipergagia en la Cordillera Cantábrica, con frecuencia a base de frutos de *Prunus*: un osezno de unos seis meses de edad desarrolla sus habilidades trepadoras en un cerezo en el occidente de Asturias (fotos: D Ramos).

## **CAPÍTULO 5**

### ***CAMBIOS A LO LARGO DEL TIEMPO EN LOS HÁBITOS TRÓFICOS DE LOS OSOS CANTÁBRICOS.***

### **A LONG-TERM STUDY OF THE FEEDING HABITS OF CANTABRIAN BROWN BEARS**

---



*Los excrementos son una fuente inagotable de datos para conocer la ecología de los carnívoros. El análisis de una serie temporal larga ha permitido detectar cambios en el uso que los osos hicieron de algunos tipos de alimentos. Excrementos con restos de castañas, bellotas y herbáceas, Somiedo, Asturias (fotos: AFG).*

## CAMBIOS A LO LARGO DEL TIEMPO EN LOS HÁBITOS TRÓFICOS DE LOS OSOS CANTÁBRICOS

### RESUMEN

Analizamos 1500 excrementos de osos recogidos a lo largo de la Cordillera Cantábrica en el periodo 1974-2004 en las épocas definidas por su significado biológico para la especie: celo (abril-junio), hiperfagia (julio-noviembre) e invierno (diciembre-marzo) en tres zonas (oriental, central y occidental).

Algo más de 100 taxa fueron identificados en la dieta (25 de bayas y frutos carnosos, 7 de frutos secos, 60 de herbáceas y graminoides y 30 de especies animales, incluyendo vertebrados e invertebrados).

En invierno los osos se alimentaron sobre todo de frutos secos y herbáceas, en la época de celo lo hicieron de graminoides y herbáceas y durante hiperfagia<sup>4</sup> de bayas, frutos carnosos y secos, con materia animal consumida en todas las épocas. Encontramos diferencias en la dieta entre tres zonas o núcleos poblacionales (oriental, central y occidental) y exploramos la variación interanual de algunos tipos de alimentos que afectaron a las estimas de consumo de los mismos. De esta forma, encontramos que a medida que incrementamos años en la muestra se incrementaba el Coeficiente de Variación de algunos tipos de alimentos (por ejemplo *Vaccinium*, *Rhamnus*, *Corylus*), pero no de otros (*Prunus*, *Malus*, *Castanea*, graminoides, materia animal), sugiriendo que existen cambios direccionales a lo largo del tiempo que no hubiesen sido encontrados ni descritos con series temporales más cortas. Además, dichos patrones temporales indicaron cambios, bien en el uso del hábitat o en el propio hábitat, debido probablemente a cambios en la disponibilidad de recursos, ya sea por abundancia o por accesibilidad, y en ambos casos, al menos en parte, debidos a factores antropogénicos. Se evidencia por tanto el enorme interés del monitoreo, no sólo de la población sino de sus hábitos alimenticios en esta población amenazada de osos.

---

4. La hiperfagia es el periodo dedicado a la acumulación de reservas durante verano y otoño (en sentido amplio) antes de la hibernación (ver detalles en el desarrollo del Capítulo 5).



**A LONG-TERM STUDY OF THE FEEDING HABITS OF CANTABRIAN BROWN BEARS****Introduction**

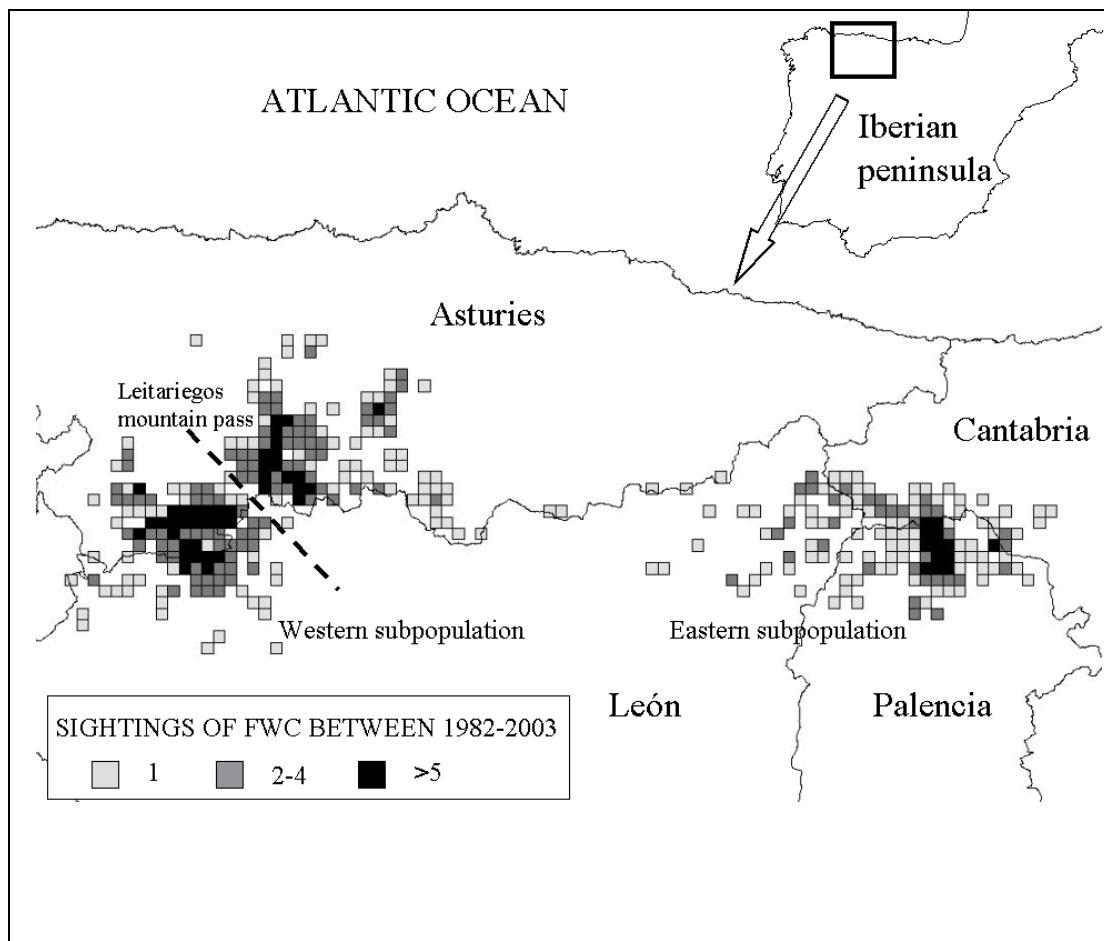
The brown bear is one of the few large-bodied monogastric animals that obtain most of their energetic requirements from vegetal matter. This forces bears to spend a high proportion of their daily activity in feeding (LeFranc *et al.* 1987; Stelmack & Dean 1986). In addition, due to winter hibernation, bears must accumulate sufficient fat layers to fuel metabolic and reproductive costs during denning. Thus, food habits are pivotal in Brown bear ecology and behavior (Gende & Quinn 2004; Swenson *et al.* 1999; Welch *et al.* 1997). However, few studies have addressed the importance of diet composition for management and conservation (but see Clevenger *et al.* 1992; Craighead *et al.* 1995; Hilderbrand *et al.* 1999).

In the Cantabrian Mountains of Northern Spain lives a remnant population of brown bears (Fig. 1). This population is considered threatened by the IUCN (Servheen *et al.* 1999), and categorized as critically endangered in the Spanish Red List of Endangered Mammals (Naves & Fernández-Gil 2003). The distribution range is fragmented into two subpopulations with an estimated population size of 50-65 individuals in the West, and 20-25 in the East (Clevenger *et al.* 1992; Naves & Palomero 1993; Wiegand *et al.* 1998). The eastern subpopulation mainly occupies south-facing slopes of suboptimal natural habitat and relatively low human impact; whereas, the western subpopulation occurs mainly on north-facing slopes with high human impact but otherwise good natural quality (Naves *et al.* 2003; Wiegand *et al.* 1998). In the western subpopulation, the reduction of human-induced mortality has been identified as the keystone for the population recovery (Servheen *et al.* 1999; Wiegand *et al.* 1998), but some food items (beehives, livestock, and orchards) bring bears increasingly into conflicts with humans (Clevenger *et al.* 1992; Mattson *et al.* 1991; see also Huygens *et al.* 2003). Thus, the documentation of food habits is essential for effective management policies.

We studied brown bear food habits by analyzing 1500 feces collected in the Cantabrian Mountains between September 1974 and May 2004. Although Clevenger *et al.* (1992) already discussed this topic; they mainly focused on the eastern subpopulation while the larger western subpopulation remained almost unattended (but see Braña *et al.* 1977, 1988; Garzón & Palacios 1979). In addition, past analyses only covered short time periods (<5 years). To our knowledge, this is the first study to analyze long-term food habits in any

Eurasian Brown bear population. This long term study not only allows to detect sporadic use of rare food items (Craighead *et al.* 1995; Mattson *et al.* 1991), but also to include supra-annual schedules of mast producers that involve both high and low annual seed productions (Herrera *et al.* 1998).

Our goals were 1) to describe brown bear food habits in the Cantabrian population on the basis of a long-term data series; 2) to investigate whether food habits differ among different areas within the population; 3) to assess the role played by the high trophic plasticity of brown bears in our estimates and diet descriptions, and 4), to evaluate how additional years of diet data influence the variation of the single diet item estimates.



*Figure 1. Distribution range of brown bears in the Cantabrian Mountains. The three study areas were delineated based on habitat features and the sightings of female with cubs (FWC) based on a grid of 2.5 x 2.5 km.*

## Materials and Methods

### Study Area

Our study area includes the entire range of the Cantabrian Mountains in the northwestern Iberian Peninsula (Fig. 1). These mountains run east west along the Atlantic coast, with a maximum elevation of 2648 m and average elevations and gradients of north- and south-facing slopes of 700 m and 34% slope, and 1300 m and 21% slope, respectively. The chain's proximity to the ocean and the geographic orientation results in high rainfall on the north-facing slopes and a rain shadow on the southern slopes (average annual rainfall of 900–1900 mm Vs 400–700 mm). This mountain range contains the largest portion of the remnant Atlantic deciduous forest on the Iberian Peninsula and constitutes the southernmost boundary of this system (García *et al.* 2005; Polunin & Walters 1985).

Woodland cover is more varied on north-facing slopes, with oaks (*Quercus petraea*, *Q. pyrenaica*, and *Q. rotundifolia*), beech (*Fagus sylvatica*), birch (*Betula alba*), and chestnut trees (*Castanea sativa*); whereas the south-facing forests are dominated by deciduous durmast oak (*Q. petraea*, *Q. pyrenaica*) and beech. Above 1700–2300 m, climatic conditions prevent forest growth, and sub alpine shrubs (*Juniperus communis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Arctostaphylos uva-ursi*) dominate. Stands of *Erica* spp., *Cytisus* spp., *Genista* spp. and *Calluna vulgaris* are also common at this altitude. Human densities are 12.1 and 6.1 inhabitants/km<sup>2</sup> for the western and eastern bear subpopulations respectively (Reques 1993). We distinguish between three local study areas: central, western, and eastern. We subdivided the western subpopulation in a central and a western area because the Leitariegos Mountain Pass (Asturias/León Provinces) acts as a natural barrier and creates a 10 Km-wide bottleneck (see Figure 1). There, roads, ski runs, and a concentration of villages largely inhibit bear movements between the two areas. In addition, west of the constriction, limestone almost disappears and forest cover is higher than east of the constriction (45% Vs 35%), as is the percentage of oak-forest cover (13% Vs 6% respectively).

### Feces Collection and Analyses

We collected 1500 feces between 1974 and 2004 with varying intensity. Most of the collections (90 %) were gathered between 1980-1987 and 1994-2002. In the first period, feces were collected during randomly distributed treks within the Brown bear Cantabrian range that aimed to allocate both daily beds and denning sites. In the second period, feces were mostly collected during systematic surveys by the Brown Bear Monitoring Program. This consisted of approximate 3h long transects across 2.5 Km UTM squares where bear signs were seasonally accounted as an index of presence/absence of the species in the study area. Feces sporadically collected by other researchers and experienced rangers were also included. In both periods neither radio-tracked bears, nor places of reported bear activity were used, so sample biases due to these effects are irrelevant. Feces were either air-dried or frozen before they were dissected over a tray identifying (without mesh screening) all diet items to the finest taxonomic resolution possible. We avoid mesh screening because some foods (mainly forbs and some fleshy fruits) are easily identifiable if a soft dissection was employed but modified and even destroyed by mesh screening. In addition, some small food items such as ants tend to be misquantified with mesh screening. Food items were identified by using mammal hair keys (Dziurdzik 1973; Falu *et al.* 1980; Teerink 1991) and botanical collections of fruits, seeds, and histological sections (University of Oviedo). After dissection, the percent volume of each item in the scat was visually estimated. This estimation was standardized among different observers by the senior author to minimize potential effects on the results.

In our analyses, we relied on phenological periods rather than on calendar months. We assumed that foraging begins (and also vegetation growth) when bears leave their winter den in early spring. This period is characterized by low food intake (hypophagia) and coincides with estrus and mating season (Mattson *et al.* 1991). As summer progresses, ambient conditions become drier and fleshy fruits start to ripen in late June-early July. The bears' food intake increases markedly, allowing them to gain weight until they enter a den for hibernation in November-December (Craighead & Mitchell 1982; LeFranc 1987). These three periods were called 1) Mating season: April through June; 2) Hyperphagia: July through November; and 3) Winter: December through March. We described diet composition by summarizing the frequency of occurrence of each diet item and its percent volume for each area and season.

In order to simplify both diet descriptions and analyses, and to allow for the comparison with other brown bear diet studies, we tallied food items into four major groups by 19 taxa (Table 1; see also Appendix 1).

*Table 1. Seasonal frequency of occurrence and mean percent volume (between parenthesis) of food items. Summarizing groups are in bold. The numbers between square brackets indicate the number of species/taxa included within them (see Appendix 1). Asterisks identify those food items included in the analyses. When available, digestibility (D) is also included as % of dry matter (see Pritchard and Robbins 1990).*

FOOD ITEMS	D	WINTER	MATING	HYPERPHAGIA
Herbs [65]		24(22.4)	76(65.7)	29.2(13.6)
*Forbs [34]	45	12.2(5.2)	58.7(45.4)	14.1(6.7)
*Graminoids [18]	-	24.4(17.3)	38.8(20.3)	19.8(7)
Fleshy fruits [25]		9.8(5)	5.8(2.3)	58(42.4)
Arbutus [1]	-	0.5(0.3)	-	1.1(0.5)
Arctostaphylos [1]	-	-	-	0.1(0.0)
Crataegus [1]	-	-	-	1.9(0.8)
Frangula [1]	-	0.5(0.4)	-	1.9(1.5)
*Malus [2]	-	6.8(2.5)	1.1(0.2)	13.8(7.6)
*Prunus [4]	-	0(0)	1.4(1.1)	10.9(6.8)
*Rhamnus [1]	-	0(0)	-	10(7.3)
Rosa [1]	-	2(1.6)	-	1(0.5)
*Rubus [3]	-	-	1.9(0.8)	7.9(3.1)
*Sorbus [2]	-	-	-	5.6(2.7)
*Vaccinium [2]	65	0.5(0.2)	0.6(0.1)	16.4(11.3)
Other	-	-	0.8(0.1)	0.5(0.2)
Dry fruits[7]		72.7(66.8)	22.2(17.8)	41.6(31.6)
*Castanea [1]	-	13.7(11.8)	0.8(0.6)	8.4(7)
*Corylus [1]	-	3.4(2.9)	-	11.9(6.4)
*Fagus [1]	-	11.7(9.5)	5.3(3.8)	3(2.3)
*Quercus [3]	-	49.3(42.6)	16.3(13.4)	21.6(16)
Animal		15.6(4.2)	36(13.7)	29.8(11.4)
*Insects [13]	-	4.9(1.1)	18.6(4.4)	16.5(4.5)
*Vertebrates [19]	94	10.7(3)	19.4(9.3)	15.2(6.9)
SAMPLE SIZE		205	361	934

*Table 2. Seasonal mean percent volume and Coefficient of Variation (CV) of food items in two of the study areas. Differences among years in the relative contribution of any item to diet (tested by running GLMs where the factor year was considered as explanatory variable) were noted by \*. For more clarity, contributions below 3% were substituted by t (trace). Numbers between parentheses following sample size indicates the number of data years.*

AREA	WINTER				MATING				HYPERPHAGIA			
	CENTRAL		WESTERN		CENTRAL		WESTERN		CENTRAL		WESTERN	
ITEM	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV
Graminoids	40.17	0.7*	-		22.5	1.3*	20.04	0.55	10.03	0.8*	3.22	0.19
Forbs	9.25	0.97	-		53.16	0.5*	55.61	0.6*	6.47	0.8*	4.46	0.65
Rhamnus	-		-		-		-		12.83	0.9*	t	
Sorbus	-		-		-		-		t		t	
Rubus	-		-		-		-		3.27	1.2*	3.34	1.26
Prunus	-		-		3.19	1.38	-		6.23	1*	10.18	0.9*
Malus	10.06	2.1*	t		t		-		6.86	1.3*	-	
Vaccinium	-		t		t		t		9.73	1.5*	23.21	0.6*
Castanea	11.11	1.7*	17.61	1.4*	t		t		4.68	1.7*	-	
Quercus	12.20	1.5*	38.27	1*	t		7.47	1.66	11.11	1.6*	25.00	0.9*
Fagus	7.92	2.1*	33.44	1.7*	5.52	1.6*	-		3.49	2.9*	-	
Corylus	-		4.37	1.7*	-		-		7.18	1.5*	6.88	0.34
Vertebrates	t		t		10.63	1.3*	11.50	1.5*	8.78	0.54	6.73	0.58
Insects	t		-		3.14	1.25	-		3.83	0.80	8.00	1.4*
SAMPLE	62(5)		76(3)		165(7)		92(5)		531(10)		191(5)	

For a general description of brown bear diet in the Cantabrian range, and for statistical analyses where we were able to correct for different sample sizes, we used the entire sample. For season and area-specific descriptions (Table 2), we only used data years with  $\geq 20$  scats for hyperphagia and  $\geq 8$  scats for the simpler diets of mating and winter. To obtain these minimums for each season, we chose the year with the highest sample and calculated the contribution to the diet of each of the major food groups (Table 1) on the basis of one scat, two, three, and so on, chosen in random order and repeated this process nine times. We calculated the coefficient of variation (CV) of the ten runs for each simulated sample size and minimum sample sizes were set when the CV for all food groups were below 1. This area-specific description was not conducted for the eastern area due to the more scattered and opportunistic sampling scheme.

### *Statistical Analyses*

We ran Generalized Linear Models (GLMs) to investigate the differences in brown bear diet between our study areas. We used the presence/absence of major (above 3% of total volume in each season) food items in each scat as response (dependent) variables, and area (western, central, or eastern) as explanatory variable. Since we focused on the presence/absence of food items, traces may potentially be analyzed equal than a food constituting a substantial portion of the scat. To avoid this, we only considered food items that occurred at a volume > 9%. We built GLM models with S-Plus (Professional, release 2) using a binomial function for errors and a logit link. For comparing levels within a factor, we selected the contrast treatment option, where the first level is assigned the value 0 (aliased with intercept) and then other levels measure the change from the first level. Since the relative importance of each food varied among seasons ( $P$  values < 0.001 for all food items except for insects;  $P = 0.03$ , and vertebrates;  $P = 0.01$ ). We ran separate sets of GLMs for the mating, hyperphagia, and winter season.

Due to the high number of food items present in the hyperphagic diet of the central area, we used Principal Component Analysis (PCA) as a data reduction method. PCA was with the ten most common food items (a higher number of items caused ill-conditioned results). The objective of PCA, besides reducing the number of independent variables, was to identify those items that tend to occur together and those that tend to occur separately.

## **Results**

More than a hundred taxa (25 species of berries and fleshy fruit, 7 dry fruit species and more than 60 species of green vegetal matter and about 30 animal species) were identified as food items for brown bears in the Cantabrian Range (Appendix 1). Half of the sample showed monodiets, and in 79% of the feces, a single food item represented more than 75% of the total volume.

### Diet of winter season

Rough field conditions and lower bear activity due to winter dormancy caused a smaller sample size for this season. Hard mast was the most important food supply during winter for Cantabrian bears, together with grasses and sedges (Table 1). The consumption of almost all winter foods differed between areas (Table 3); chestnuts were absent in the eastern area, and hazelnuts (*Corylus avellana*) were only present in the west. Graminoids were the most important and constant winter food for bears in the central area, while they are almost absent in the west (Table 2). There, bears mainly fed on acorns, and beechnuts, although the last showed a high interannual variation in its contribution to winter diet. The relative importance of both beechnuts and apples in the central area also changed markedly from year to year (Table 2).

*Table 3. Models that considered Area as explanatory variable for major food items occurrence during winter. The contribution to diet of each item is also showed as frequency of occurrence and % of total volume (between parentheses) in the period. Parameters estimates with  $\pm$  SE, and % of explained deviance are only provided for significant models.*

Item	Contribution to diet	Intercept	Central Area	Western Area	Eastern Area	Chi	P	Expl. deviance
Quercus	49% (43)	-0.9 $\pm$ 0.2	biased	1.3 $\pm$ 0.3	1.3 $\pm$ 0.4	19.56	<0.0001	7%
Graminoids	24% (17)	-0.3 $\pm$ 0.2	biased	-2.2 $\pm$ 0.5	-1.9 $\pm$ 0.6	34.63	<0.0001	16%
Castanea	14% (12)	-2.7 $\pm$ 0.5	biased	1.3 $\pm$ 0.5	0.1 $\pm$ 0.9	8.75	0.01	6%
Fagus	12% (10)	-	-	-	-	2.19	0.33	-
Forbs	12% (5)	-1.6 $\pm$ 0.3	biased	-2.3 $\pm$ 0.8	-0.6 $\pm$ 0.7	13.47	0.001	11%
Vertebrates	11% (3)	-	-	-	-	2.1	0.35	-
Corylus	3% (3)		Absent	Present	Absent			

### Diet of mating season

In this period, Cantabrian bears mainly fed on forbs and graminoids, but also on animal matter, and acorns and beechnuts crops from the previous fall (Table 1). Occurrence of forbs, beechnuts and acorns differed between areas (Table 4). Area-specific descriptions (Table 2) showed that forbs were the most important and constant food item for bears both in the central and western areas. Graminoids were also consumed with low interannual fluctuations in the western area, but more irregularly in the central one. Among overwintering dry fruits, western

bears fed on acorns, while central bears fed on beechnuts. Both showed a high interannual variation in their consumption. Vertebrates were consumed most frequently during this period; however, the CV values for vertebrates suggest high interannual fluctuations.

*Table 4. Models that considered Area as explanatory variable for major food items occurrence during the mating period. The contribution to diet of each item is also showed as frequency of occurrence and % of total volume (between parentheses) in the period. Parameters estimates with  $\pm$  SE, and % of explained deviance are only provided for significant models.*

Item	Contribution to diet	Intercept	Central Area	Western Area	Eastern Area	Chi	P	Expl. deviance
Forbs	59% (45)	0.6 $\pm$ 0.2	biased	-0.1 $\pm$ 0.2	-2.8 $\pm$ 0.5	60.81	<0.001	12%
Graminoids	39% (20)	-	-	-	-	3.0	0.22	-
Vertebrates	19% (9)	-	-	-	-	0.79	0.67	-
Insects	19% (4)	-	-	-	-	3.1	0.21	-
Quercus	16% (13)	-3.4 $\pm$ 0.4	biased	1.0 $\pm$ 0.5	4.2 $\pm$ 0.5	115.2	<0.001	37%
Fagus	5% (4)	-2.4 $\pm$ 0.3	biased	-1.7 $\pm$ 0.8	-7.8 $\pm$ 13	12.9	0.002	9%

*Table 5. Models that considered Area as explanatory variable for major food items occurrence during the hyperphagia period. The contribution to diet of each item is also showed as frequency of occurrence and % of total volume (between parentheses) in the period. Parameters estimates with  $\pm$  SE, and % of explained deviance are only provided for significant models.*

Item	Contribution to diet	Intercept	Central Area	Western Area	Eastern Area	Chi	P	Expl. deviance
Quercus	22% (16)	-1.8 $\pm$ 0.1	biased	0.9 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.2	36.25	<0.0001	4%
Graminoids	20% (7)	-1.9 $\pm$ 0.1	biased	-0.3 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.3	10.95	0.004	1.5%
Vaccinium	16% (11)	-2.4 $\pm$ 0.1	biased	1.6 $\pm$ 0.2	-0.2 $\pm$ 0.4	66.19	<0.0001	9%
Insects	16% (4)	-	-	-	-	1.39	0.50	-
Vertebrates	15% (7)	-	-	-	-	2.65	0.27	-
Malus	14% (7)	-1.9 $\pm$ 0.1	biased	-1.5 $\pm$ 0.4	0.3 $\pm$ 0.3	27.87	<0.0001	5%
Forbs	14% (7)	-2.2 $\pm$ 0.1	biased	-0.1 $\pm$ 0.3	1.0 $\pm$ 0.3	12.38	0.002	2%
Corylus	12% (6)	-2.4 $\pm$ 0.1	biased	0.5 $\pm$ 0.2	-2.2 $\pm$ 0.9	16.47	0.0003	3%
Prunus	11% (7)	-2.4 $\pm$ 0.1	biased	0.5 $\pm$ 0.2	-6.8 $\pm$ 6.1	24.76	<0.0001	4%
Rhamnus	10% (7)	-1.9 $\pm$ 0.1	biased	-3.6 $\pm$ 0.9	-0.2 $\pm$ 0.4	47.69	<0.0001	8%
Castanea	8% (7)	-2.0 $\pm$ 0.1	biased	-1.9 $\pm$ 0.5	-7.2 $\pm$ 6	45.17	<0.0001	9%

### Diet of Hyperphagia Period

Berries, fleshy fruits and dry fruits constituted the bulk of the diet; although, bears also consumed herbaceous plants and animal matter (Table 1). Among fleshy fruits, only blackberries (*Rubus* spp.), and *Sorbus* fruits were consumed in similar proportions in all three areas (Table 5). Bilberries (*Vaccinium* spp.) were more frequently consumed in the western area, where *R. alpina* fruits were absent. Apples (*Malus* spp.) were more frequently consumed in the central and eastern areas (Table 5). Among dry fruits, acorns were consumed less in the central area than in the other two areas. Chestnuts were rarely consumed in the west during this period. No differences among areas were found in the consumption of animal matter during the hyperphagia period (Table 5).

Some of the documented differences among areas are due to the sparser eastern area, where bears almost lacked several food items (cherries, hazelnuts, and chestnuts) that were common in the other areas. They also consumed a higher proportion of graminoids and forbs (16%, and 14% of total volume, respectively.  $n = 98$  scats).

Area-specific description (Table 2) showed that the diet of the western area was characterized by three predominant food items that ripen sequentially: cherries are replaced by bilberries at mid-summer, which are substituted by acorns at the end of this season. These three items comprised more than a half of the hyperphagia diet in the western area and showed a relatively low inter-annual variation. They were complemented with herbs, animal matter, and other fleshy and dry fruits; but all in volume proportions <10%.

As compared to the other two areas, the central area showed the most diverse, complex, and fluctuating diet. In fact, no single item (neither hard nor soft mast) comprised >13% of total volume in the hyperphagia period, and the majority of items showed high values of CV (Table 2). When PCA was used on the 10 most common food items, they were grouped in three components that accounted for 34%, 21%, and 15% of the variance, respectively (Fig. 2). PC1 grouped foods from lowlands (mainly apples, chestnuts, and cherries) at negative loadings, and foods from uplands (graminoids, bilberry, and Alpine buckthorn) at positive loadings. PC2 described groups in accordance with the use of forested areas. Dry fruits from forests (acorns and hazelnuts) appeared at negative loadings; while vertebrates, bilberries, and *Rhamnus* fruits appeared at positive ones, and they mainly occur (at least the last two) in open

shrublands. PC3 described the important contribution of herbs to brown bear diet, as both graminoids and forbs (negative loadings) were the main drivers of this third factor (Fig. 2).

Profiting from our long-term data series, we calculated the accumulated value of the CV for each food item by including data-years in a step-wise fashion. For apples, cherries, insects, and chestnuts, the CV decreased with additional data-years (Fig. 3). However, this was not a general pattern and for many food items (forbs, graminoids, *Quercus*, and vertebrates), the CV remained the same regardless of the number of data-years used. For several food items (hazelnuts, bilberries, *Rhamnus* fruits, and beechnuts) the CV actually increased when adding additional data-years (Fig. 3).

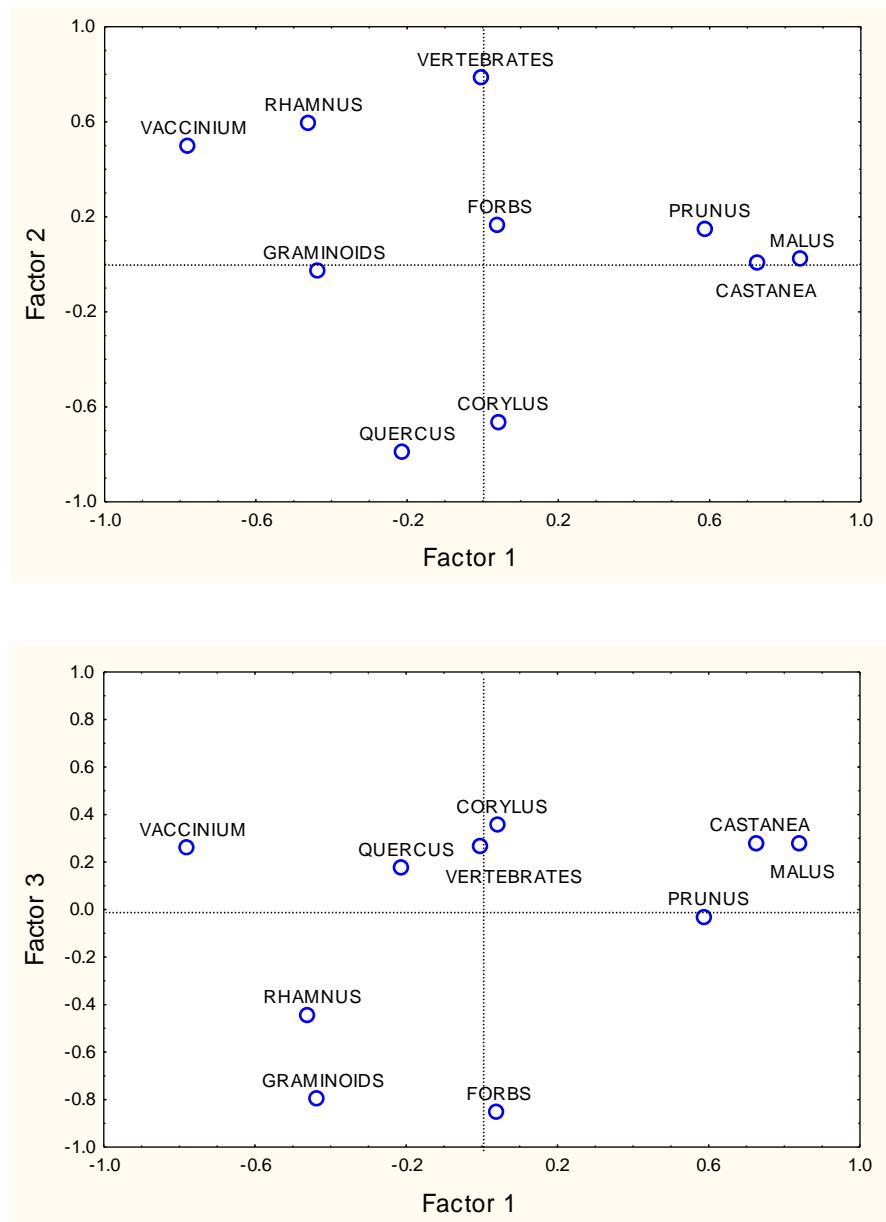


Figure 2. PCA graphs. On top: Factor 1 against Factor 2. On bottom: Factor 1 against Factor 3. Factor 1 grouped foods from uplands (Vaccinium, Rhamnus and graminoids) at negative loadings, and foods from lowlands (Prunus, Malus, Castanea) at positive ones. Factor 2 grouped foods from forested areas (Corylus, Quercus) at negative loadings and foods from open areas (Vaccinium, Rhamnus) at positive ones. Factor 3 accounted for the important contribution of herbs (negative loadings) to brown bear diet.

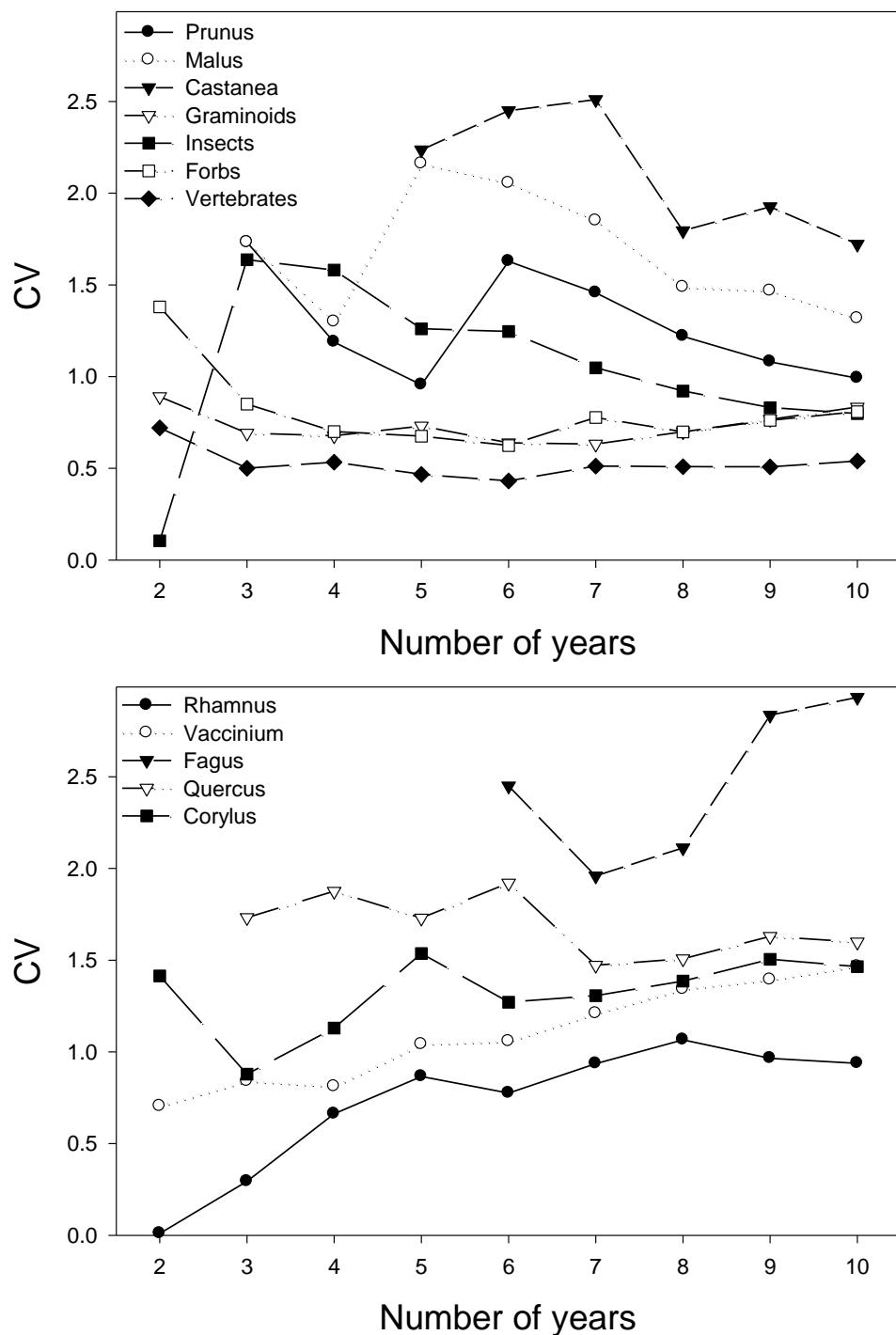


Figure 3. Accumulated value of the coefficient of variation (CV) for each food item over a ten year period for the central study area during the hyperphagic season. Note that some foods are not consumed at the beginning, but they are incorporated upon appearance.

## **Discussion**

Brown bears in the Cantabrian Mountains, like in the rest of Europe, showed omnivorous food habits with a high proportion of vegetal matter in their diet. Our results highlight the importance of both acorns and bilberries as essential food items for brown bears. Thus, oak forests and heath-like formations of clumped bilberry shrubs should receive high conservation priorities as critical foraging habitats for this endangered species. Managers should restrict domestic ungulates (feeding on both the plant and their fruits) from accessing these bilberry formations. Additionally, mountain tourism, which negatively impacts bears (Naves *et al.* 2001; White *et al.* 1999), should be restricted during late summer/early autumn when bears are heavily using these areas. We also suggest a greater effort to limit hunting drives (especially during autumn and winter) and to avoid forestry actions in old-growth oak forests.

The joint occurrence of acorns and bilberries in the brown bear diet is rarely documented. Those populations feeding on mast items from deciduous forests (mainly Eurasian populations below 50°N, and extinct North American Populations; Brown 1985 in Jacoby *et al.* 1999) seldom consumed fruits from *Vaccinium* ssp. (Berducou *et al.* 1983; Cicnjac *et al.* 1987; Fabbri 1987; Frackowiak and Gula 1992; Mertzanis 1992; Ohdachi and Aoi 1987; Vaisfeld & Chestin 1993). On the contrary, the notable proportion of Mediterranean food items (e.g. *Arbutus unedo*, *Castanea sativa*, *Quercus rotundifolia*) found in the Cantabrian bear's diet is similar to those found in other southern European populations: Abruzzos (Italy), former Yugoslavia, and Greece (Cicnjac *et al.* 1987; Fabbri 1987; Mertzanis 1992). Interestingly, the Cantabrian population is the only known group to feed on both Mediterranean and boreal foods.

In summary, at the south-western border of the Brown bear's Eurasian range, its food habits are characterized by a high diversity of food items (with substantial contribution of Rosaceae fruits to diet) that included Mediterranean, temperate, and relict-boreal species. Whether this high trophic diversity is the result of a low foraging efficiency (Pyke *et al.* 1984), or an optimized response to different availability of multiple food items constitutes an interesting question for further study.

Although these findings are applicable to the entire Cantabrian range, each of the study areas showed significant differences. Acorns constituted the bulk of the winter diet for the Cantabrian Brown bear population. However, bears in the central area also consumed a high

proportion of low-energy items such as graminoids (although their apparent predominance is caused by the low digestibility of these foods; see Hewitt & Robbins 1996; Pritchard & Robbins 1990). Even taking this into account, the contribution of graminoids to the diet is high in this area. This observation was surprising since acorns provide much more energy than graminoids (Craighead *et al.* 1995; Grodzinski & Sawicka-Kapusta 1970), and foraging cost is probably lower. A possible explanation is a lower availability due to competition with other consumers, reflected in the high herbivore density in the central area (Obeso & Bañuelos 2003). Free ranging livestock, and wild ungulates, especially wild boar (*Sus scrofa*) could cause a fast depletion of acorns during fall and early winter forcing bears to feed on graminoids when acorns become scarce.

Beechnuts also constitute an important food supply, especially since beech forest cover is higher than oak forest cover (ratio around 3:1, García *et al.* 2005). However, beech usually fails to produce fruit, with periods of up to 4 consecutive years of mast failure (Clevenger *et al.* 1992). This could explain the low contribution of this item to the total diet, and also why we were not able to find differences among areas for the winter season.

During the mating season, bears mostly fed on herbaceous plants, but also on overwintering acorns. In fact, acorns constituted a high proportion of the eastern subpopulation's diet (63% of volume;  $n = 57$  scats). This could be explained by the deeper snow cover characteristic of several parts of this area. This prevents mast eaters (not only bears, but also wild boars *Sus scrofa*, Red deer *Cervus elaphus*, free-ranging livestock, squirrels *Sciurus vulgaris*, Rodentia, Corvidae *Corvus* spp., and Pigeons *Columba palumbus*) to access acorns during winter. When snow melts in spring, acorns become available for brown bears in the eastern area. However, in the western and central areas, winter cover may have been sufficiently less to allow other mast eaters (especially abundant in the central area, see above) access to the acorns during winter (see Shimano & Masuzawa 1995 for similar effects of snow cover on seed preservation).

Hyperphagia diet was the most complex and diverse, and it has major implications on bear ecology and behavior (Craighead *et al.* 1995; LeFranc 1987). As many as 13 food items contributed to hyperphagic diet of bears in the central area, but their relative importance changed from year to year. PCA indicated that these inter-annual differences may be due to different habitat selection, which is probably driven by food availability. Bears can mostly

feed on cherries, apples and chestnuts at lowlands; but they can also feed on bilberries, and *Rhamnus* fruits at uplands. At middle altitudes, bears were able to obtain a third feeding option (acorns and hazelnuts) from forests (Figure 3).

Clevenger *et al.* (1992) documented that the Brown bear's diet in the eastern subpopulation was less diverse than in other parts of the Cantabrian range. Despite the importance of hyperphagia diet in gaining fat before denning, bears in this subpopulation consume a high proportion of low-energy items such as graminoids and forbs. This probably constrains the amount of fat bears can accumulate, and thus limits the time they can spend denning and the number of cubs females can produce and rear (see Bunnell & Tait 1981; Rogers 1987). This supports a previous work that characterized this area by its lower natural suitability for the brown bear (Naves *et al.* 2003). Other authors have also suggested the potential influence of feeding conditions during hyperphagia in denning, documenting a higher number of non-hibernating bears during years of low food availability (Vaisfeld & Chestin 1993). Conversely, there is a constant presence of high-quality food items in the diet of the western area almost annually, supporting the higher natural quality of the habitat also stressed by Naves *et al.* (2003).

The differences in diet composition among the study areas (Tables 2 to 5) highlighted the importance of considering local scales (brown bear population nuclei) when studying diets at wide geographical ranges. Besides their implications for diet description (see Tables 1 and 2), these differences have enormous interest for Brown bear management, since each of the studied areas belongs to a different protected area (within the regional and national reserve network). Each of them is then responsible for proposing, designing, and implementing its own management actions. For instance, our results suggest that improving feeding conditions for bears should constitute a priority for managers of the central and eastern areas, while such kind of management seems to be not necessary in the western area.

Many diet studies have assumed (explicitly or implicitly) that diet is an unchanging component of animal ecology. In fact, some efforts exist to calculate the number of necessary years to make account for inter-annual fluctuations of the diet. However this only makes sense if the annual contributions of a food item fluctuate around a mean, and thus the more data-years are available, the more robust the estimate becomes (low CV). However, long-term studies have suggested that environmental fluctuations and land use changes could result in

long-term oscillations in diet composition (Mattson *et al.* 1991). Our ten-year data set suggests long-term trends in the availability or use of some diet items, particularly for soft, and dry fruits, except those involved in supra annual schedules of highly fluctuating seed production (mainly acorns and beechnuts; Herrera *et al.* 1998) that would require additional study. Because conclusions drawn from many studies of brown bear food habits are often relevant for management (see Craighead *et al.* 1995), the results of this study indicate that 1) assessing local differences in food habits could be of enormous interest when populations are spatially structured, and each of the subpopulations (or nuclei) could be managed following different criteria, mainly because of their peculiarities, but also because of administrative reasons; and 2) it is necessary to incorporate diet studies in monitoring protocols for some endangered populations. Diet studies constitute a valuable tool to detect changes in habitat at a scale that may not be apparent solely with habitat monitoring. Directional changes in food habits during a certain time period may provide important cues to design and implement management actions, and/or to evaluate actions already in progress. Our results suggest that these changes are occurring in the Cantabrian range, probably as the Brown bears respond to changing food availability, or as a consequence of changes in foraging habitat selection (perhaps due to anthropogenic factors). It remains a challenge to investigate which environmental changes have occurred during the last decades in this range that could explain these changes in diet, as well as to assess their potential effects on the brown bear population from both the nutritional and the conservation point of view.

*Appendix 1. Results of our scat analyses at the highest taxonomic resolution. Each food item appeared with its absolute frequency of occurrence. For summarizing categories, this frequency accounts for both identified and unidentified taxa. Brown bear also appeared as a food item because we found substantial contribution of bear's hair to scat composition; although, we cannot ascertain the origin of such hairs (i.e. whether they correspond to real consumption or not). Asterisks noted those food item that were sometimes possible to determine at the species level on the basis of field observations when collected (*Quercus* ssp.), or the presence of characteristic leaves in the scat (*Vaccinium uliginosum*). Nonetheless this was made sporadically, and thus all acorns were considered as *Quercus* sp., and all bilberries were conferred to *V. myrtillus* (the main species in the study area).*

ITEM	Occurrence	ITEM	Occurrence
Domestic mammals	85	Birds	8
Equus caballus	9	Phasianidae	2
Bos taurus	26	Gallus domestica	1
Capra hircus	13	Passeriformes	2
Ovis aries	1	Hymenoptera (Formicidae)	138
Sus domesticus	1	Campoctus sp.	1
Wild Artiodactyla	61	Dendrolasius sp.	1
Capreolus capreolus	45	Formica pratensis	3
Cervus elaphus	2	Formica rufa	3
Rupicapra pyrenaica	5	Formica sp	8
Sus scrofa	1	Lasius sp.	1
Small mammals	14	Myrmica sp.	1
Rodentia	4	Hymenoptera	19
Apodemus sp.	1	Apis mellifera	17
Microtidae	2	Coleoptera	18
Arvicola terrestris	3	Carabidae	8
Microtus lusitanicus	1	unidentified (larvae)	10
Soricidae	1	Orthoptera	2
Crocidura sp.	1	Acrididae	1
Erinaceus europaeus	1	Ensifera	1
Carnivora	5	Lepidoptera	1
Canis lupus	2	unidentified (larvae)	1
Meles meles	1	Opistophora	1
Ursus arctos	2	Lumbricus sp.	1

## Appendix I. (Cont.)

ITEM	Occurrence	ITEM	Occurrence
Herbs		Fleshy fruits	
Forbs	369	Arbutus unedo	11
<i>Achillea millefolium</i>	1	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	1
<i>Actaea spicata</i>	1	<i>Ficus carica</i>	1
<i>Anchusa officinalis</i>	1	<i>Hedera helix</i>	1
<i>Apiaceae</i>	1	<i>Ilex aquifolium</i>	1
<i>Asteraceae</i>	1	<i>Malus</i> sp	139
<i>Cardamine pratensis</i>	1	<i>Malus sylvestris</i>	5
<i>Cardus</i> sp.	1	<i>Malus domestica</i>	1
<i>Cariofilaceae</i>	1	<i>Pyrus communis</i>	2
<i>Centaurea</i> sp.	1	<i>Prunus</i> sp	64
<i>Centranthus</i> sp.	1	<i>Prunus persica</i>	6
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	36	<i>Prunus avium</i>	29
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	2	<i>Prunus domestica</i>	2
<i>Echium</i> sp	1	<i>Prunus spinosa</i>	6
<i>Euphorbia hyberna</i>	1	<i>Rhamnus alpina</i>	93
<i>Galium</i> sp.	1	<i>Rosa</i> sp	12
<i>Helianthemum canum</i>	1	<i>Rosa canina</i>	1
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	<i>Rubus fructicosus</i>	3
<i>Heracleum spondylium</i>	81	<i>Rubus idaeus</i>	1
<i>Lithodora difusa</i>	3	<i>Rubus</i> sp	70
<i>Meum athamanticum</i>	27	<i>Rubus ulmifolius</i>	7
<i>Pimpinella</i> sp.	2	<i>Sorbus aucuparia</i>	17
<i>Plantago lanceolata</i>	1	<i>Sorbus aria</i>	12
<i>Plantago</i> sp.	2	<i>Sorbus</i> sp.	23
<i>Polystichum</i> sp.	1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	156
<i>Potentilla montana</i>	2	<i>Vaccinium uliginosum</i> *	
<i>Sanguisorba minor</i>	4	<i>Viburnum lantana</i>	2
<i>Scrophularia</i> sp.	1	Dry fruits	
<i>Sedum anglicum</i>	2	<i>Castanea sativa</i>	109
<i>Stachys officinalis</i>	2	<i>Corylus avellana</i>	118
<i>Stellaria uliginosa</i>	1	<i>Fagus sylvatica</i>	71
<i>Teucrium chamaedrys</i>	1	<i>Quercus</i> sp.	362
<i>Teucrium scorodonia</i>	1	<i>Quercus petraea</i> *	
<i>Thymus</i> sp.	1	<i>Quercus pyrenaica</i> *	
<i>Trifolium</i> sp.	5	<i>Quercus rotundifolia</i> *	
<i>Typha</i> sp.	2	<i>Ulmus</i> sp.	2
<i>Vicia sepium</i>	1		

## Appendix I. (Cont.)

ITEM	Occurrence	ITEM	Occurrence
Graminoids	375	Leaves, stems, buds, and sprouts	19
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	<i>Crataegus monogyna</i>	2
<i>Avenula pubescens</i>	2	<i>Daboecia cantabrica</i>	1
<i>Avenula sp.</i>	2	<i>Fagus sylvatica</i> (b)	6
<i>Avenula sulcata</i>	6	<i>Frangula alnus</i>	2
<i>Avenula vasconica</i>	3	<i>Genista hispanica</i>	1
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	<i>Quercus petraea</i> (b) *	1
<i>Bromus racemosus</i>	4	Rosaceae	1
<i>Carex sylvatica</i>	1	<i>Salix</i> sp. (flowers)	3
<i>Cynosurus cristatus</i>	1	<i>Sorbus torminalis</i> (l)	1
<i>Dactylis glomerata</i>	11	<i>Ulex europaeus</i>	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	11	Cryptogams	24
<i>Festuca sp.</i>	10	Mushrooms	7
<i>Festuca ovina</i>	1	Lichens	3
<i>Festuca rubra</i>	15	<i>Cladonia</i> sp	1
<i>Holcus lanatus</i>	2	<i>Nephroma laevigatum</i>	1
<i>Holcus mollis</i>	3	Mosses	7
<i>Juncus</i> sp.	2	Ferns	2
<i>Luzula</i> sp.	4	<i>Pteridium aquilinum</i>	2
<i>Luzula sylvatica</i>	13	Tubers and roots	
<i>Poa nemoralis</i>	1	<i>Bromus</i> sp	2
<i>Poa pratensis</i>	3	<i>Cardamine pratensis</i>	1
<i>Poa</i> sp.	1	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	1
		<i>Luzula sylvatica</i>	1
		<i>Solanum tuberosum</i>	2
		Legums	
		<i>Cytisus multiflorus</i>	1
		<i>Cytisus scoparius</i>	1
		<i>Genista</i> sp	2
		<i>Genista florida</i>	1
		<i>Genista hispanica</i>	2
		Grain	9
		<i>Zea mays</i>	7
		<i>Hordeum vulgare</i>	2
		Others	2
		Bark, wood	2

## References

- Berducou, C., C. Faliu, & J. Barrat. (1983). *The food habits of the brown bear in the national park of the Pyrenees (France) as revealed by faeces analysis*. Acta Zoologica Fennica 174: 153-156.
- Braña, F., C. del Campo & C. Lastra. (1977). *Sobre el oso pardo en la Cordillera Cantábrica*. Acta Biologica Montana 1: 91-101.
- Braña, F., J. Naves & G. Palomero. (1988). *Hábitos alimenticios y configuración de la dieta del oso pardo (*Ursus arctos L.*) en la Cordillera Cantábrica*. Acta Biologica Montana 2: 27-38.
- Bunnell, F. L. & D. E. N. Tait. (1981). *Population dynamics of bears: implications.in Dynamics of large mammal populations* (C. W. Fowler and T. D. Smith, eds.). Wiley, New York.
- Cienjac, L., D. Huber, H.U. Roth, R. Ruff & Z. Vinovrski. (1987). *Food habits of brown bear in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. International Conference on Bear Research and Management 7*: 221-226.
- Clevenger, A. P., F. J. Purroy & M. R. Pelton. (1992). *Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains, Spain*. Journal of Mammalogy 73:415-421.
- Craighead, J. J., J. S. Sumner & J. A. Mitchell. (1995). *Food habits and feeding behavior of the grizzly bear population. The Grizzly Bears of Yellowstone. Their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959-1992*. Island Press, Washington, D.C.
- Craighead, J. J. & J. A. Mitchell. (1982). *The Grizzly Bear. Wild Mammals of North America*. The John Hopkins University Press. pp: 515-554.
- Dziurdzik, B. (1973). *Key to the identification of hairs of mammals from Poland*. Acta Zoologica Cracoviensis 18: 73-92.
- Fabbri, M. (1987). *Le abitudini alimentari dell'orso bruno nel Parco Nazionale d'abruzzo. Tessi di Laurea*, Universita di Parma.
- Faliu, L., Y. Lignereux & J. Barrat. (1980). *Identification des poils de mammifères pyrénéens*. Doñana Acta Vertebrata 7: 125-212.
- Frackowiak, W. & R. Gula. (1992). *The autumn and spring diet of brown bear Ursus arctos in the Bieszczady Mountains of Poland*. Acta theriologica 37: 339-344.
- García, D., Quevedo, M., Obeso, J. R. & Abajo, A. (2005). *Fragmentation patterns and protection of montane forest in the Cantabrian range (NW Spain)*. Forest Ecology and Management 208: 29-43.
- Garzón, P. & F. Palacios. (1979). *Datos preliminares sobre la alimentación del oso pardo (*Ursus arctos pyrenaicus*, Fischer, 1899) en la Cordillera Cantábrica*. Boletín de la Estación Central de Ecología 8:61-68.
- Gende, S.M. & T.P. Quinn. (2004). *The relative importance of prey density and social dominance in determining energy intake by bears feeding on Pacific salmon*. Canadian Journal of Zoology 82: 75-85.

- Grodzinski, W. & K. Sawicka-Kapusta. (1970). Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21:52-58.
- Herrera, C. M., P. Jordano, J. Guitián & A. Traveset. (1998). Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- Hewitt, D.G. & C. T. Robbins. (1996). Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis. *Wildlife Society Bulletin* 24: 547-550.
- Hilderbrand, G. V., C. C. Schwartz, C. T. Robbins, M. E. Jacoby, T. A. Hanley, S. M. Arthur & C. Servheen (1999). The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears. *Canadian Journal of Zoology* 77:132-138.
- Huygens, O. C., T. miyashita, B. dahle, M. carr, S. izumiyyama, T. sugawara & H. hayashi. (2003). Diet and feeding habits of Asiatic black bears in the Northern Japanese Alps. *Ursus* 14:236-245.
- Jacoby, M. E., G. V. Hilderbrand, C. Servheen, C. C. Schwartz, S. M. Arthur, T. A. Hanley, C. T. Robbins & R. Michener. (1999). Trophic relations of brown and black bears in several western north american ecosystems. *Journal of Wildlife Management* 63:921-929.
- LeFranc, M. N., M. B. Moss, K. A. Patnode, & W.C. Sugg (eds.). (1987). *Grizzly Bear Compendium*. Interagency Grizzly Bear Committee, Washington, D.C.
- Mattson, D. J., B. M. Blanchard & R. R. Knight RR. (1991). Food habits of Yellowstone grizzly bears, 1977-1987. *Canadian Journal of Zoology* 69:1619-1629.
- Mertzanis, G. (1992). Biogeography and ecology of brown bears in Greece. Conservation of space and habitat of a sub-population in the Pinde. PhD thesis, University of Montpellier, Montpellier (France).
- Naves, J. & A. Fernández-Gil. (2003). *Ursus arctos Linnaeus, 1758. Pp. 282-285 in Atlas de los mamíferos terrestres de España* (L.J. Palomo and J. Gisbert eds.) Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid
- Naves, J., A. Fernandez-Gil & M. Delibes. (2001). Effects of recreation activities on a brown bear family group in Spain. *Ursus* 12: 135-140.
- Naves, J. & G. Palomero. (1993). *El Oso pardo en España*. Colección técnica ICONA, Madrid.
- Naves, J., T. Wiegand, E. Revilla & M. Delibes. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of Brown Bears in Northern Spain. *Conservation Biology* 17:1276-1289.
- Obeso, J. R. & M. J. Bañuelos. (2003). *El Urogallo (Tetrao urogallus cantabricus) en la Cordillera Cantábrica*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Ohdachi, S. & T. Aoi. (1987). Food habits of brown bears in Hokkaido, Japan. *International Conference on Bear Research and Management* 7: 215-220.
- Palomero, G. (1993). Apuntes sobre la ecología de una osa con crías en Palencia. Pp. 105-121 in *El Oso pardo en España* (J. Naves and G. Palomero eds.). Colección técnica ICONA, Madrid.
- Polunin, O. & M. Walters. (1985). *A guide to the vegetation of Britain and Europe*. Oxford University Press, Oxford.

- Pritchard, G. T. & C. T. Robbins. (1990). Digestive and metabolic efficiencies of grizzly and black bears. *Canadian Journal of Zoology* 68: 1645-1651.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal Foraging Theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575.
- Reques, P. (1993). *Antropogeografía del área de distribución del oso pardo en la Cordillera Cantábrica*. Pp. 223-264 in *El oso pardo (Ursus arctos) en España* (J Naves and G. Palomero eds.). Colección técnica. ICONA, Madrid.
- Rogers, L. L. (1987). Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 97:1-72.
- Servheen, C., S. Herrero & B. Peyton (compilers). (1999). *Bears: Status survey and conservation action plan*. IUCN.
- Shimano, K & T. Masuzawa. (1995). Comparison of seed preservation of *Fagus crenata* Blume. under different snow conditions. *Journal of the Japanese Forestry Society* 77: 79-82.
- Stelmock, J. J. & F. C. Dean. (1986). Brown bear activity and habitat use, Denali National Park - 1980. *International Conference on Bear Research and Management* 6: 155-167.
- Swenson, J.E., A. Jansson, R. Riig & F. Sandegren. (1999). Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. *Canadian Journal of Zoology* 77: 551-561.
- Teerink, B. J. (1991). *Atlas and identification key hair of West-European mammals*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Vaisfeld, M. A. & I. E. Chestin. (1993). *Bears. Brown bear, Polar bear, Asian Black bear. Distribution, ecology, use and protection*. World Society for the protection of Animals. Russian Academy of Sciences. Moscow.
- Welch, C. A., J. Keay, K. C. Kendall & C. T. Robbins. (1997). Constraints on frugivory by bears. *Ecology* 78:1105-1119.
- White Jr., D., K. C. Kendall & H. D. Picton. (1999). Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears. *Wildlife Society Bulletin* 27: 146-151.
- Wiegand, T., J. Naves, T. Stephan & A. Fernández-Gil. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Monographs* 68:539-570.



En algunas zonas los osos han reducido el uso de alimentos de tipo templado y boreal, notablemente arándano *Vaccinium spp.*, más afectados por factores locales (como abundancia de ganado), que los de tipo meridional. Incluso en las escasas zonas donde el pastoreo no está permitido, el vacuno usa las arandaneras del subalpino con profusión, como en este caso en la reserva de Cebolleo, en el Parque Natural de Somiedo, donde también se observa el severo efecto del sobrepastoreo en el piso montano, septiembre de 2005 (fotos: AFG).

## **CAPÍTULO 6.**

### ***FACTORES QUE AFECTAN A LOS CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LOS HÁBITOS TRÓFICOS DE LOS OSOS CANTÁBRICOS.***

### **FACTORS AFFECTING THE LONG-TERM TRENDS OF BROWN BEAR FOOD HABITS IN THE CANTABRIAN MOUNTAINS**

---



Algunas formaciones escasas pero muy importantes en época de hiperfagia, como las de *Rhamnus alpina* son vulnerables a factores de origen humano por proximidad a usos ganaderos o de otro tipo, como estas de la Montaña Palentina. Abajo, un joven oso se alimenta de frutos de *Rhamnus* en Palencia, agosto de 2010 (fotos: AFG).

## **FACTORES QUE AFECTAN A LOS CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LOS HÁBITOS TRÓFICOS DE LOS OSOS CANTÁBRICOS**

### **RESUMEN**

Analizamos una serie de datos del periodo 1974-2003, incluyendo una muestra de excrementos de oso pardo ( $N = 934$ ) durante el periodo de hiperfagia (julio-noviembre) a lo largo de toda la Cordillera Cantábrica, de los que la mayor parte ( $N = 834$ ) lo fueron en dos zonas (central: Somiedo, y occidental: Narcea). El objetivo es explorar el efecto de factores globales (calentamiento climático, valores similares a las dos zonas) y locales (competidores tróficos y actividades humanas, con valores diferentes entre las dos zonas) en los cambios detectados en los hábitos tróficos de los osos a lo largo del tiempo.

Encontramos una tendencia significativa positiva en algunos índices climáticos (temperaturas) y también en el consumo de algunos tipos de alimento en el conjunto de la Cordillera (*Prunus*). También relaciones positivas entre los índices climáticos (temperaturas y NAO) y la contribución de algunos tipos de alimento en la dieta (*Prunus*, vertebrados), pero negativas en otros casos (*graminoides*, *Quercus*), lo que indica el efecto de factores globales en el uso que los osos hicieron de algunos tipos de alimentos. Por otro lado, el consumo de algunos alimentos de tipo boreal (*Vaccinium*) mostró tendencias decrecientes en dos zonas estudiadas al principio de la época de hiperfagia, pero no al final de dicha época en la zona que presentó menor densidad de competidores (sobre todo ganado), lo que muestra la contribución de factores tanto globales como locales en el uso de ciertos tipos de alimentos, muy importantes en el conjunto de la dieta. En general los alimentos de tipo boreal y templado mostraron tendencia decreciente en la contribución de la dieta mientras que los de tipo meridional aumentaron; al tiempo, los primeros (*Vaccinium*, *graminoides*) se vieron más afectados por factores locales (presión de herbívoros, sobre todo domésticos), que los segundos (*Prunus*, *Rubus*).

Aunque los resultados de este trabajo presentan limitaciones inherentes por carencia de datos sobre disponibilidad real de algunos tipos de alimentos, las consecuencias de conservación derivadas (protección de formaciones con *Vaccinium* de herbivoría excesiva por ganado) son importantes para esta población amenazada en un paisaje humanizado.



**FACTORS AFFECTING THE LONG-TERM TRENDS OF BROWN BEAR FOOD HABITS IN  
THE CANTABRIAN MOUNTAINS**

***Introduction***

Global environmental conditions are changing at an unprecedented rate (IPCC 2001), causing modifications in the distribution ranges of species, both latitudinal (Parmesan *et al.* 1999) and altitudinal (Peñuelas & Boada 2003), changes in phenology (Peñuelas & Filella 2001), subsequent mistimed ecological processes (Visser *et al.* 1998), and concomitant losses in biodiversity (Pimm *et al.* 1995; Thomas 2004), among other consequences. The effects of climate change are especially dramatic for relict, endangered populations, because of their comparatively fewer opportunities to escape from climate change (Thomas *et al.* 2004) or the lower genetic flow that would allow them to cope with this change (Jump & Peñuelas 2005). Nonetheless, these impressive effects of recent climate change (local extinctions, range displacements) are the result of a cumulative set of less apparent responses of ecological processes (e.g. reduced fecundity; Hampe 2005), also sensitive to this change that have received much less attention. In addition, studies investigating the responses of populations to recent climate change are strongly biased towards expanding edges of population ranges, despite the key role played by populations at the contracting edge in the maintenance of biodiversity (Hampe & Petit 2005). The performance of contracting edge populations under modern climate change is one of the main topics where development of research and conservation measures is particularly necessary (Hampe & Petit 2005).

In this study, we focus on the brown bear *Ursus arctos* in the Cantabrian Mountains of North-western Spain, the current south-westernmost boundary of the species range, where it still survives as a small population (around 100 individuals; Servheen *et al.* 1999) relegated to most inaccessible slopes and constrained by both natural and human factors (Wiegand *et al.* 1998; Naves *et al.* 2003). This mountain range contains the largest portion of the remnant Atlantic deciduous forests on the Iberian peninsula, also representing the southernmost boundary of this system in western Europe (Polunin & Walters 1985), and characterized by highly fragmented forest patches of relatively low cover (García *et al.* 2005).

We investigate the existence of temporal trends in the consumption of the bear's primary foods in the Cantabrian range in 1974-2003, the period of more acute recent climate warming (Peñuelas & Filella 2001). Our overall aim is to identify which of these trends could be explained by recent changes in climate. Because of the strong seasonal variation in the bear's food habits (Mattson *et al.* 1991; Craighead *et al.* 1995; Naves *et al.* 2006), we focused the study on the hyperphagia period, when bears strongly depend on feeding conditions for fat gaining before winter dormancy (see Lefranc 1987; Mattson *et al.* 1991; Craighead *et al.* 1995). In the Cantabrian population the hyperphagia season begins in early July, after courtship (Fernández-Gil *et al.* 2006), and it lasts until mid November when, at least pregnant females, enter the den relying on their fat reserves not only for their own survival but also for gestation development, birth of cubs, and early lactation (Craighead & Mitchell 1982; LeFranc *et al.* 1987).

### *Main hypothesis*

Vegetation is sensitive to recent climate warming, especially at boundary areas, where forest patches of relict temperate species are progressively isolated, suffering declines in recruitment and fruit production (Peñuelas & Boada 2003; Hampe 2005). Bears are highly herbivorous (up to 89% of total diet volume; Clevenger *et al.* 1992; J. Naves *et al.* 2006), and they need high amounts of food to fulfil their energy requirements (Welch *et al.* 1997). Because they are also able to quickly respond to changes in food availability (Mattson *et al.* 1991; Craighead *et al.* 1995; Naves *et al.* 2006), long-term changes in diet composition could be expected because climate change could have different effects on each plant species in the diet of brown bears. These changes could be predicted on the basis of the biogeography of vegetation in the area, with relict boreal and temperate species expected to shift towards higher altitudes, and to be replaced by Mediterranean (southern) species (Peñuelas & Boada 2003).

### *Alternative hypotheses and predictions*

Not only recent climate warming, but many other factors able to cause significant changes in food availability or accessibility across a certain time period should be considered as potential

predictors of diet trends. Therefore, we also consider that bears can shift their diet as a consequence of interspecific competition, and thus a potential effect of changes in the local abundance of competitors (wild ungulates and free ranging livestock) on bears' food habits should be expected. In addition, since shifts in the patterns of habitat use by bears could also influence diet composition, drivers of these changes, such as tourism pressure or forestry action, will also be considered. To account for these potential influences we investigated brown bear food habits in two different areas within the Cantabrian range where both the relative importance of these local factors and their temporal trends are different. Their impact on diet composition is also expected to be different.

If factors impacting the entire study range, such as climate warming, play the major role in brown bear food habits, we could predict: (1) a decreasing contribution of those food items negatively influenced by increasing temperatures, and (2) similar diet trends for the two areas considered, as well as for any others within the Cantabrian range. Conversely, if local factors, such as competitors or tourism activities, play the major role on brown bear food habits, the two areas here considered should differ in their diet trends. In the case of competitors, since they only share a part of their diet with the brown bear, the higher the population of competitors, the lower the expected contribution of shared food items to the bear's diet. If both local and global factors govern changes in brown bear food habits, the interaction between them (synergic or antagonistic) will determine the patterns of change in the relative contribution of each food item to diet.

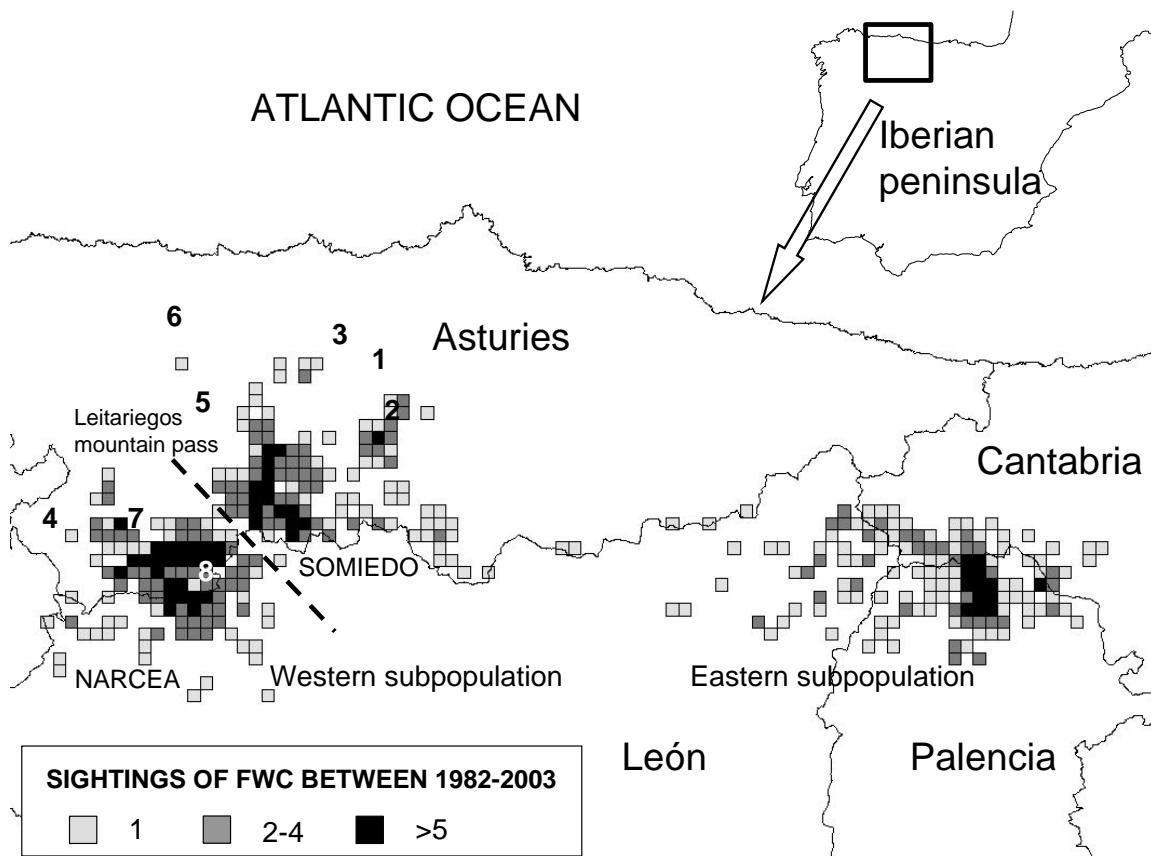
We will discuss how changes in brown bear's food habits should influence the aims and practices of the conservation efforts oriented to avoid the extinction of this relict and highly endangered population, and how potential changes in food availability may influence other species of special conservation concern also occurring in the Cantabrian range.

## **Study Area and Methods**

### *Study Area*

The Cantabrian Mountains of North-western Spain run east west along the Atlantic coast, with a maximum elevation of 2648 m (Fig. 1). The chain's proximity to the ocean and the geographic orientation result in high rainfall on north-facing slopes and a rain shadow on southern slopes (average annual rainfall of 900–1900 mm vs 400–700 mm). Woodland cover is varied, with beech *Fagus sylvatica*, oak (predominantly *Quercus petraea*, but also *Q. pyrenaica*, and *Q. ilex*), and chestnut trees *Castanea sativa*. Above 1700–2300 m, climatic conditions prevent forest growth, and sub-alpine shrubs (e.g. *Calluna vulgaris*, *Erica* spp., *Vaccinium* spp.) dominate (see Naves *et al.* 2006 for more details). The Cantabrian brown bear population has two subpopulations: eastern and western (Wiegand *et al.* 1998; Naves *et al.* 2003). We focused our work on the latter, because sample size in the former was inadequate for this study. We subdivided the western subpopulation into western core area (hereafter Narcea) and central core area (hereafter Somiedo) because the Leitariegos Mountain Pass (Asturias/León Provinces) acts as a natural barrier. In this Mountain pass roads, ski runs, a surface mine and a concentration of villages inhibit bear movement between the two areas (Figura 1). In addition, west of the constriction limestone almost disappears and forest cover is higher than east of the constriction (45% in Narcea vs 35% in Somiedo) as is the percentage of oak-forest cover (13% in Narcea vs 6% in Somiedo). In Somiedo both livestock farming (i.e. potential competition) and tourism are important economic activities (Naves *et al.* 2001), while in Narcea mining is the main local industry.

No new highways, ski resorts, or mines, big reforestations or timber harvestings have occurred during the study period.



*Figure 1. Distribution of Brown Bears in the Cantabrian Mountains. The study areas (Somiedo, and Narcea) were delineated based on habitat features and the sightings of female with cubs (FWC) based on a grid of 2.5 x 2.5 km. Names of provinces, and the location of the Leitariegos Mountain pass are also provided. The location of weather stations where meteorological data were obtained is indicated by the numbers used as identifiers (ID) in Table 1.*

### Feces Collection and Analyses

We collected 934 feces in the whole Cantabrian range between 1974 and 2003, with 836 from the two core areas under study. All of them belong to the hyperphagic period of bears (July–November, inclusive). Most of the feces (90 %) were gathered in the periods 1980–1987 and 1994–2002, during systematic surveys delivered for the study and monitoring of the population. Feces were stored frozen before they were analysed over a tray identifying all diet items to the finest taxonomic resolution possible. The % volume of each food item in the scat was visually estimated (more details in Naves *et al.* 2006).

### Climate indicators

To account for the potential effect of recent climate change on brown bear food habits (through its influence on vegetation), we used as climate indicators the winter North Atlantic Oscillation (NAO) index, recently extended as a proxy of annual weather conditions in Europe (Ottersen *et al.* 2001; Rodríguez & Bustamante 2003). This index is associated with a north-south oriented bipolar structure in the pressure over the Atlantic Ocean that affects the transport and convergence of atmospheric moisture in western European areas, with positive NAO values related to a decrease in moisture conditions, and negative values associated with more humid conditions (Hurrell & van Loon 1997), especially during winter (Vicente-Serrano & Heredia-Laclaustra 2004). We also considered the mean temperature during two periods influencing vegetation growth: from January to August and from April to August (see Koenig & Knops 2000). Since vegetation can respond to weather conditions with a certain delay, especially for fruit production (Koenig & Knops 2000), we also considered values from the previous year of both winter NAO index, and mean annual temperatures. We gathered temperature information from the *Zardain* weather station because it is located at a similar distance from the two study areas (Fig. 1), and it has the same number of year-data for all temperature variables (Table 1).

### Temporal trends in local factors

Wild and domestic ungulates consume resources such as grasses, forbs, fleshy and dry fruits, which are important for bears. We gathered information about ungulate densities, and their temporal trends across the study period. For domestic ungulates (goats, sheep, cattle, and horses), we used data from the Department of Agriculture of the Asturias govern (see Obeso & Bañuelos 2003). Densities of wild ungulates (Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica*, red deer *Cervus elaphus*, roe deer *Capreolus capreolus*, and wild boar *Sus scrofa*) were obtained from game censuses conducted by rangers of the Asturias govern (unpublished reports). Since this information was available on a county basis, we considered only ungulate densities in the counties (Degaña -included in Narcea area- and Somiedo) whose whole surface was included in the brown bear's range. In order to make the competition pressure played by different sized ungulates more comparable, we transformed individual densities into biomass densities using the mean body mass values provided by different authors (Llaneza 1996; Jedrzejewski *et al.* 2002).

In Somiedo, a Natural Park was created in 1988 producing an increasing number of visitors (six fold between 1990 and 1998; Naves *et al.* 2001). Although we have no data on the annual number of visitors to Narcea, a Natural Park was created there only some months before our study concluded (December 2002), and the low development of tourism services in the area suggest a lower tourism pressure than in Somiedo.

*Table 1. Temporal trends of mean temperature values in different weather stations in the Cantabrian brown bear range. We show the value of the slope, and the significance of the correlation between year and temperature. ns = not significant; \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ . Altitude (in m.a.s.l.), and working period of each station is also given. For each station, we also included the identifier (ID) used in Fig. 1. Because weather data showed some gaps, the number of data years available for each of the temperature variables (which included different months) varied, with the annual temperature being more influenced by these gaps than the temperature between April and August.*

ID	Name	Elevation	Period	Number of years-data	Annual Temp.	Temp. Jan-Aug	Temp Apr-Aug
1	Grado	60	1943-2004	54-57	0.4***	0.4***	0.3***
2	Proaza	195	1971-2001	25-30	0.2 ns	0.2***	0.1 ns
3	Fenigonte	260	1983-2003	15-21	0.7**	1***	0.7**
4	San Antolin	309	1969-2003	20-28	0.3*	0.4***	0.4*
5	Arganza	320	1970-2003	29-32	-0.4*	-0.3***	-0.3 ns
6	Zardaín	410	1968-2004	36	0.4***	0.5***	0.5***
7	Moal	610	1974-2003	22-28	0.3 ns	0.4***	0.3 ns
8	Coto Cortés	1350	1977-1998	16-22	0.6*	0.9***	0.9*

### Statistical Analyses

We ran Generalized Linear Models (GLMs) (McCullagh & Nelder 1989) to investigate temporal trends in the most important food items (above 3% of total volume). As response variable we considered the quotient between the absolute frequency of yearly occurrence of each item (the number of feces where the item was present in a substantive portion -above 9% of scat volume-) and the number of feces collected each year (thus allowing for sample size correction). As effect variables we considered the year (as continuous variable), the winter NAO index values, and the above explained values of temperature during the study period. Apart from cattle, only data about wild boar density in Somiedo were enough (see results) to use them as an explanatory variable of the annual contribution of those food items consumed by both competitors and brown bear (graminoids and forbs for cattle, and acorns for wild boars; Anduix 2001). Because *V. myrtillus* occurs from sea level to above 2000 m (Fernández-Calvo & Obeso 2004), the buffering effect of altitude on temperature could be masking the impact of temperature on this species and on its fruit consumers (*V. myrtillus* at lower altitudes are expected to be more sensitive to climate warming than at higher altitudes). At lower altitudes, they also ripen earlier than at higher altitudes, and thus, we built separate models for the occurrence of *Vaccinium* fruits in brown bear's diet in July-August (early), and September-October (late). We built GLM models with SAS V.9. We used a binomial function for errors and a logit link. We corrected data for over-dispersion when necessary. Since curvilinear trends in the frequency of occurrence of each diet item should be expected along our long time series, we explored non-linear relationships for no significant linear models by using Generalized Additive Models (GAMs). GAMs are a further generalization of GLM models that allow for the use of scatter plot smoothers to model non-linear relationships between response and explanatory variables. We fitted cubic smoothing splines with 3 degrees of freedom (Hastie & Tibshirani 1990) to variable year with the GAM procedure of S-plus.

## Results

### Temporal trends of global and local variables

The selected temperature variables have increased over time in 7 of 8 weather stations implied (Table 1). This is in accordance with increasing trends found in Western Europe for both temperature and values of the winter NAO index (Hurrell & Van Loon 1997; Peñuelas & Filella 2001. See also Osborn & Briffa 2006 for evidence in the whole Northern hemisphere).

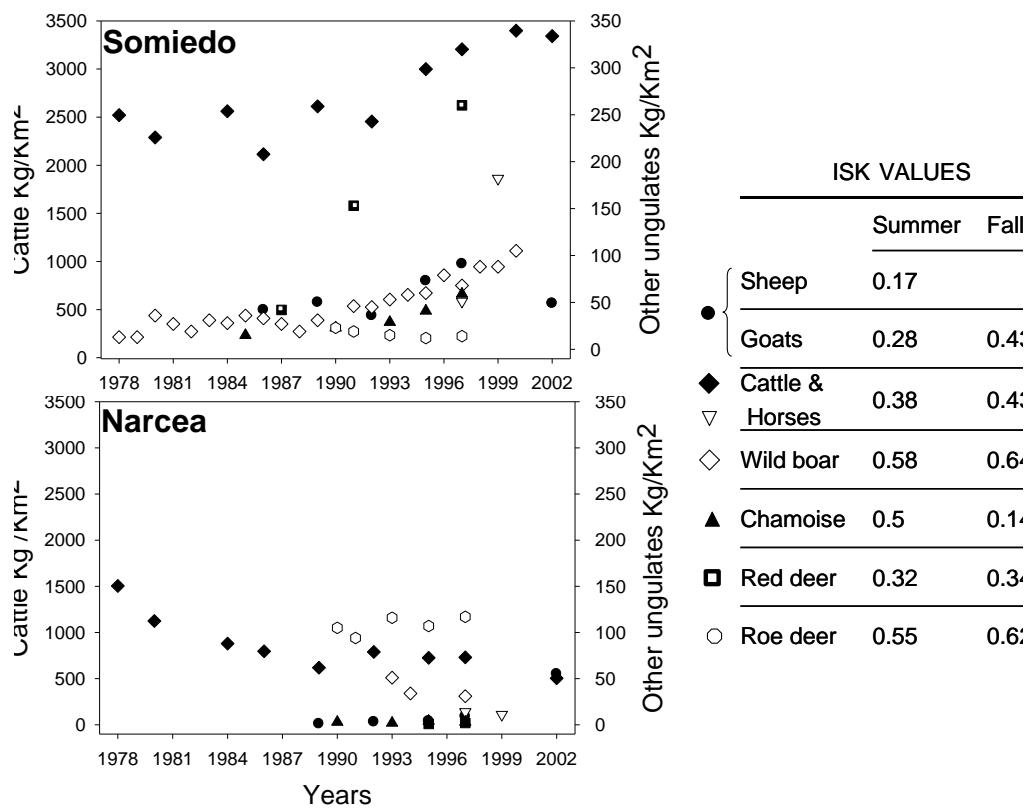
Cattle were the main domestic ungulate in both areas, but their density was much higher in Somiedo than in Narcea (Fig. 2). Cattle density increased over time in Somiedo (slope coefficient of the linear model = 0.02;  $F = 21.3$ ;  $p = 0.002$ ), but decreased in Narcea (slope = -0.04;  $F = 24.6$ ;  $p = 0.002$ ). Among wild ungulates, the red deer was most important in Somiedo, but was almost absent in Narcea. Wild boars were also abundant in both areas. They have increased in Somiedo (slope = 0.07;  $F = 78.4$ ;  $p < 0.001$ ) but not in Narcea (see Fig. 2). In Narcea, roe deer constituted the main wild ungulate. It was the only case of an ungulate species showing higher densities in Narcea than in Somiedo (Fig. 2). In summary, potential competitors were much more abundant in Somiedo (where their densities have increased) than in Narcea (where their densities have decreased).

### Brown bear diet trends and explanatory ability of global and local factors

Berries, fleshy fruits and dry fruits constituted the bulk of Cantabrian bear's diet during the hyperphagia season. The annual contribution to diet of some food items have shown significant temporal changes (Table 2); being the increasing consumption of *Prunus* fruits common for the two areas here considered (Table 2). In addition, the contribution of vertebrates to brown bear diet has also increased in Narcea, where the relative importance of acorns (*Quercus* spp.) has diminished. In Somiedo, bears have increased the consumption of blackberries (*Rubus* spp.), but diminished the consumption of bilberries (*Vaccinium* spp.) and graminoids. Models built for early bilberries showed negative trends in both study areas (Table 3), while models for late bilberries showed different temporal trends in Somiedo (negative) than in Narcea (positive). Although we found no linear temporal trends in diet either for *Quercus* or for *Castanea* in Somiedo, GAM analyses showed a u-shaped trend, with

a minimum around year 1987 in the consumption of *Castanea*, and a peak of *Quercus* consumption around year 1994. These patterns were described by third degree splines (Fig.3).

Both temperature values and the winter NAO index explained the annual consumption of many food items in the whole Cantabrian range, although values of the winter NAO index showed weaker explanatory ability than temperature (Table 4). We found a positive association between temperature and consumption of *Prunus* fruits throughout the entire Cantabrian range, which was concomitant with the increasing temporal trend found for this item in the two study areas. Conversely, trends in the consumption of other food, though showing patterns according to weather models (decreasing consumption of acorns, and graminoids) were only detected in one of the study areas. We found no significant relationship between the density of competitors (see Fig. 2) and the contribution to brown bear diet of those food items that competitors also consume.



*Figure 2. Ungulate densities across the study period in the two study areas. Y axes on the left of each plot correspond to cattle density and Y axes on the right correspond to densities of the remaining ungulates (both wild and domestic). Diet overlap between the brown bear and these ungulates during the hyperphagia season is indicated by the Kulzynski similarity index (ISK) calculated by Anduix (2001) on the basis of a bibliometric study. Higher values of the index indicate higher diet overlaps.*

**Table 2.** Estimates of GLM models built for the relationship between the occurrence of major food items during the hyperphagia period in the two study areas ( $n = 836$ ) and the year (as continuous variable). The relative importance of each food item is indicated by the % of diet volume. ns = not significant; \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ . For significant models, parameter estimates are also provided.

ITEM	SOMIEDO			NARCEA		
	% of diet volume	Parameter Estimate	Significance	% of diet volume	Parameter Estimate	Significance
Malus	13%	ns	ns	<3%		
Quercus	12%	ns	ns	23%	- 0.07	**
Rhamnus	10%	ns	ns	<3%		
Castanea	10%	ns	ns	<3%		
Corylus	9%	ns	ns	8%	ns	ns
Graminoids	7%	-0.07	**	4%	ns	ns
Vertebrates	7%	ns	ns	7%	+0.07	**
Vaccinium	6%	-0.13	**	25%	ns	ns
Prunus	6%	+0.1	*	10%	+0.2	***
Forbs	6%	ns	ns	6%	ns	ns
Insects	4%	ns	ns	5%	ns	ns
Rubus	4%	+0.11	*	<3%		
Sorbus	3%	ns	ns	<3%		

**Table 3.** GLM models built for early (July-August), and late (September-October) consumption of Vaccinium fruits. Interaction between area and year was negligible in the first model ( $\text{Chi} = 0.23$ ;  $p = 0.63$ ). The scale parameter was estimated by the square root of deviance/df.

Response Variable	Explanatory variables		Parameter estimate	S.E.	Chi	p	% of explained deviance
EARLY	Area	Intercept	151.88	66.9			
		Somiedo	Aliased	Aliased	14.6	0.004	34%
	Year	Narcea	1.44	0.52			
LATE IN SOMIEDO	Year	Intercept	-0.08	0.03	5.63	0.02	
			312.6	123			
LATE IN NARCEA	Year	Intercept	-0.16	0.06	7.9	0.005	38%
			142.1	47.7			
			0.07	0.02	10.3	0.001	42%

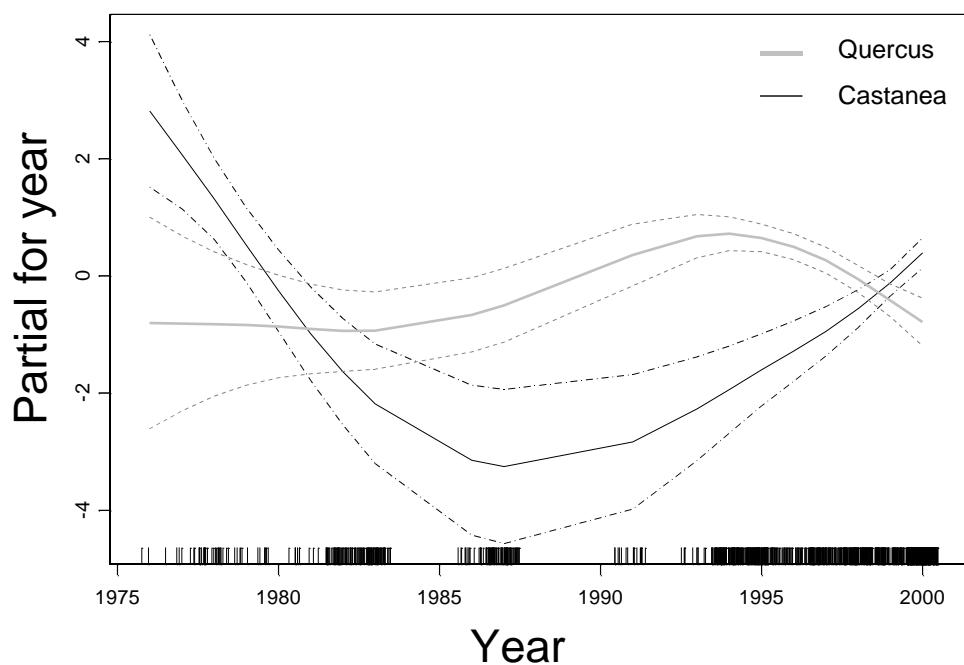


Figure 3. Temporal trends of *Castanea* and *Quercus* fruits in Somiedo. Third degree splines were fitted to variable year. Broken lines indicate the SE of the mean. The rugplot on the x-axes indicates the density of data points.

Table 4. Relationships between annual contribution of food items to brown bear diet throughout the entire Cantabrian range ( $n = 934$  feces), and global climate indicators. The sign (between parentheses) and significance of these relationships are provided. The contribution to diet of each food item is expressed as percent of total volume. ns = not significant;  $\dagger p < 0.1$ ;  $*$   $p < 0.05$ ;  $** p < 0.01$ ;  $*** p < 0.001$ .

Item	% of diet volume	Previous year Average Temp.	Temp. Jan-Aug	Temp. Koenig	Winter NAO	Previous year Winter NAO
Quercus	16%	(-)*	ns	ns	ns	(-)†
Vaccinium	11%	ns	ns	ns	ns	ns
Malus	7%	(+)†	ns	ns	ns	ns
Rhamnus	7%	ns	ns	ns	ns	ns
Graminoids	7%	(-)†	(-)*	(-)**	(-)**	ns
Castanea	7%	ns	ns	ns	(+)†	ns
Vertebrates	7%	(+)**	(+)**	(+)*	ns	ns
Prunus	7%	(+)**	(+)**	(+)**	ns	ns
Forbs	7%	(-)†	(-)*	(-)**	ns	ns
Corylus	6%	ns	(+)**	(+)**	ns	ns
Insects	4%	ns	(+)†	ns	ns	ns
Rubus	3%	ns	ns	ns	ns	(-)**
Sorbus	3%	ns	ns	ns	ns	(+)†

## **Discussion**

Several directional changes in brown bear food habits occurred in the Cantabrian range during the period 1974-2003, and our results suggest that both global and local factors may be responsible for part of these changes. Nonetheless, before any interpretation of our results, we should be aware of several shortcomings inherent to our study. (1) although brown bears are sensitive to changes in food availability because of their high energy requirements and essentially frugivorous diet during hyperphagia (Welch 1997), we have no direct measurements regarding food availability, or plant phenology, and thus our recommendations concerning these topics should be corroborated by field investigations. (2) Although climate change or local factors may determine trends in some food items, the relative contribution to diet of others may secondarily increase or decrease simply as a consequence of these trends, and subsequent compensations of nutritional balance. For instance, if climate change produces declining availability of an optimal alpine fruit (e.g. *Vaccinium*), this decline could force bears to forage at lower altitudes where they simply cannot feed on other alpine foods (e.g. graminoids). (3) Similar to other studies dealing with endangered populations, our results are based on a limited sample size, a limited time interval, and only two replicates where the potential effect of recent climate change on brown bear food habits has been studied.

However, effects of recent climate change on vegetation exist in other areas of Northern Spain, where several plant species have shown marked changes in the phenology of leaf unfolding, flowering, fruiting, or leaf fall (Peñuelas *et al.* 2002). Our results suggest that warming temperatures (see Table 1) may determine changes in food habits of Cantabrian brown bears through its effect on plant distribution and phenology. Interestingly, Peñuelas *et al.* (2002) demonstrated that some *Prunus* spp. are among the most sensitive to increasing temperatures, showing advances in fruiting of up to 25 days. *Prunus* fruits are some of the earliest in ripening (Eriksson & Ehrlén 1991), so if an advance in fruiting has occurred in the Cantabrian range, bears may select these fruits to enrich the late spring-early summer diet mainly based on forbs and graminoids (Clevenger *et al.* 1992; Naves *et al.* 2006). Increasing temperatures also encourage the spread of *Prunus* species to previously unoccupied areas in central Europe (Sukkup & Wurzel 2003). Thus, the earlier and/or higher availability of

*Prunus* fruits caused by recent climate warming constitutes a plausible explanation for the positive relationship between temperature and contribution to diet of *Prunus*, as well as for the increasing consumption of this item by bears in two areas with different local anthropogenic constraints (Table 2).

In addition, several studies have documented the harmful effects of temperature warming on different features of *Vaccinium myrtillus* fitness (Ögren 1996; Taulavuori *et al.* 1998; Tolvanen & Taulavuori 1998; Beerling 1999). In the Cantabrian range, this effect was only apparent for early *Vaccinium* fruits (at lower altitudes), which showed a negative trend over time in Somiedo and Narcea (Table 3). On the other hand, late consumption of *Vaccinium* fruits (September-October) seems to be less influenced by temperature warming and was probably governed by local factors, as indicated by the existence of opposite temporal diet trends in the two study areas (Table 3), and the subsequent lack of significant climate models for the entire Cantabrian range (Table 4).

The climate-related hypothesis was speculative for the remaining food items showing temporal trends, primarily because these trends differed between the two study areas, but also because there are few previous studies supporting reasonable hypotheses on the response of these species to recent climate warming. For instance, the consumption of acorns showed different temporal trends in the two study areas. They clearly decline in Narcea, but only during recent years in Somiedo (Fig. 3). Fruit production of *Quercus* species are particularly complex (Herrera *et al.* 1998), and consumption trends of acorns are not comparable between the two study areas because two deciduous oak species: *Quercus petraea*, and *Q. pyrenaica* occurred in Narcea, while an additional evergreen Mediterranean oak species occurred in Somiedo: *Q. ilex*, for which an advance of fruiting has been documented in NE Spain (Peñuelas *et al.* 2002). This additional species and the consequences of its potential advance in fruiting could explain the more complex pattern found in Somiedo for acorns (see Fig. 3). Bears in this area also consumed *Castanea* fruits at this time, following a temporal trend that, to some extent, could be considered as complementary to acorn consumption. Thus, different responses of these synchronous items to climate may also be behind these diet trends, although further studies on factors influencing fruit production in both *Quercus* and *Castanea*, and probably a longer time series are needed.

Recent climate warming thus seems to explain part of the documented changes in brown bear food habits, although local factors are important to understand why many of these changes differed between the two study areas. For instance, the increasing consumption of late *Vaccinium* fruits in Narcea (Table 3) could be explained by the lower herbivore pressure in this area, its higher average altitudes (7% vs 3% of core areas above 1700m) that makes available an additional bilberry species (*Vaccinium uliginosum*), and the declining trend found for acorns (that may have forced bears to extend the period they are feeding on *Vaccinium* fruits). In Somiedo, the higher density of competitors, and the positive relationship between herbivore pressure and altitude (Fernández-Calvo & Obeso 2004) have played the major role in explaining the negative trend found for late *Vaccinium* fruits in this area. Ungulate densities in Somiedo (wild plus domestic = 4011 kg/km<sup>2</sup>) doubled those recorded in the eastern brown bear subpopulation (1892 kg/km<sup>2</sup>; Purroy *et al.* 1988; Clevenger *et al.* 1992), and they were much higher than those reported in a primeval forest in Poland (612 kg wild ungulates/km<sup>2</sup>; Jedrzejewski *et al.* 2002). Ungulate density in Somiedo was also higher than that reported by Ripple & Beschta (2004) in the area with the highest ungulate density of Yellowstone (around 1500 kg/km<sup>2</sup> using the qualitative “Ungulate biomass index” provided by Fuller (1989), and considering the mean biomass of a European red deer equivalent to that of the similar sized American caribou). This information is relevant because it is considered that the Yellowstone area supports some of the highest native ungulate densities in North America (Mattson 1997), and it could be used as a reference to compare with ungulate densities recorded in Somiedo. It is also of interest to highlight that densities of free-ranging domestic ungulates in Somiedo are one order of magnitude above those of wild ungulates (Fig. 2), and should be considered as important competitors for brown bears.

The high densities of competitors in Somiedo may explain why decreasing food items in this area are mainly upland grazed items (graminoids, and *Vaccinium*), while bears increasingly consumed *Prunus* and *Rubus* fruits, which are less influenced by herbivore pressure (at least the former), and occur at valley bottoms. This change from upland to lowland foods may also be explained by other local factors such as mountain tourism and other outdoor recreational activities, which have increased in the Somiedo area (Naves *et al.* 2001). These activities negatively impact bears (White *et al.* 1999; Naves *et al.* 2001) and may increase use of more sheltered forest patches and river basins with *Prunus* and *Rubus* fruits and avoid open areas (Naves *et al.* 2001) where graminoids and *Vaccinium* shrubs occur.

Brown bear food habits depend on food availability and on trade-offs imposed by nutritional and energetic constraints (Welch *et al.* 1997; Rode & Robbins 2000). The decreasing trend found in the consumption of acorns in Narcea may have diminished the protein intake from plant material (Grodzinski & Sawicka-Kapusta 1970; Jordano 1995). The food items showing increasing trends in Somiedo were also characterized by lower protein contents than decreasing food items (Craighead *et al.* 1995; Jordano 1995; Welch *et al.* 1997). As previously stressed by different authors, this kind of fruit-based diet is characterized by high carbohydrate, but low protein content (Welch *et al.* 1997; Rode & Robbins 2000), which may pose difficulties for Cantabrian brown bears in their accumulation of sufficient layers of fat before winter dormancy.

Our results highlight that the effects of global warming on ecosystems can be complex, with interactions between global and local factors that finally determine not only the availability of resources, but also the use of space, time, and the nutritional balance of species. Because of this complexity, we should be prudent in respect to oversimplified assumptions on the effects of global warming on ecological processes and biodiversity.

### *Conservation implications*

Although it is not possible to prevent changes in food availability driven by climate warming, management actions should be adopted to minimize their predicted effects on the population. We documented how bears have diminished the consumption of *Vaccinium* fruits at low altitudes as a potential response of this species to recent climate warming. Since this food item has proved to be highly attractive to brown bears wherever it occurs (LeFranc *et al.* 1987), heath-like formations of clumped *Vaccinium* shrubs at high altitude may be critical foraging habitats for this endangered population and should receive higher conservation priorities.

Local factors such as grazing or tourism pressure can be more directly managed, as they are the most plausible causes of some diet trends observed in Somiedo. Cattle herds have increased in the last two decades (Fig. 2) probably reducing food availability for bears (Anduix 2001). Thus, future habitat management within the brown bear range should include more control on cattle numbers (ideally a reduction), and/or shortening the period of the range use. Our proposals include the protection of critical foraging areas with restrictive access to some activities such as hunting, tourism, forestry actions and livestock grazing. Due to recent changes in brown bear food habits, conservation efforts should also consider that bears

currently seem to forage more frequently at low altitudes and on plant material poorer in protein. Because the majority of human activities occur at low altitudes, there is more probability of bear-human encounters and a higher proportion of bears accidentally involved in hunting activities such as driving hunts and illegal snares, mainly driven towards wild boars. At the same time, the increasing need for rich protein food items could augment the probability of attacks both on livestock and on beehives, which could change the currently positive attitude that people show towards brown bears (see also Kaczensky *et al.* 2004), especially if encounters trigger aggressive bear behaviour. In addition, if economic interests of local population are threatened (for instance, when compensation of bear damage is delayed) *in situ* brown bear conservation may become problematic. Finally, a small increase in mortality driven by these changes will make brown bear populations in the Cantabrian range more likely to decline, since adult and sub-adult female mortality have been identified as key factors in the population dynamic (Wiegand *et al.* 1998).

Working as a flagship and umbrella species (Meffe *et al.* 1994), these conservation proposals made for the brown bear are also valid for many other endangered species in the Cantabrian range like the highly endangered Cantabrian capercaillie *Tetrao urogallus cantabricus* that also depends on *Vaccinium* fruits (Storch 1993; Rodríguez & Obeso 2000).

## References

- Anduix, X. (2001). *Trophic relationships among wild and domestic ungulates and the brown bear in the Somiedo Natural Park (Asturias, Spain)*. Master's thesis. UFR Sciences et Techniques. Université François Rabelais, Tours, France. [In Spanish]
- Beerling, D.J. (1999). Long-term responses of boreal vegetation to global change: an experimental and modelling investigation. *Global Change Biology* 5: 55-74.
- Clevenger, A.P., Purroy, F.J. & Pelton, M.R. (1992). Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains, Spain. *Journal of Mammalogy* 73: 415-421.
- Craighead, J.J. & Mitchell, J.A. (1982). *The grizzly bear*. In: *Wild mammals of North America*, pp. 515-554. Maryland, USA: John Hopkins University Press.
- Craighead, J.J., Sumner, J.S. & Mitchell, J.A. (1995). Food habits and feeding behavior of the grizzly bear population. In: *The Grizzly Bears of Yellowstone. Their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959-1992*, pp. 233-276. Washington, D.C., USA: Island Press.
- Eriksson, O. & Ehrlén, J. (1991). Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants. *Oecologia* 86: 463-470.
- Fernández-Calvo, I.C. & Obeso, J.R. (2004). Growth, nutrient content, fruit production and herbivory in bilberry *Vaccinium myrtillus L.* along an altitudinal gradient. *Forestry* 77: 213-223.
- Fernández-Gil, A., Naves, J. & Delibes, M. (2006). Courtship of brown bears *Ursus arctos* in northern Spain: phenology, weather, habitat and durable mating areas. *Wildlife Biology* (in press).
- Fuller, T.K. (1989). Population dynamics of wolves in North central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1-41.
- García, D., Quevedo, M., Obeso, J.R. & Abajo, A. (2005). Fragmentation patterns and protection of montane forest in the Cantabrian range (NW Spain). *Forest Ecology and Management* 208: 29-43.
- Grodzinski, W. & Sawicka-Kapusta, K. (1970). Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21: 52-58.
- Hampe, A. (2005). Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia* 143: 377-386.
- Hampe, A. & Petit, R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990). *Generalized Additive Models*. London, UK: Chapman & Hall.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Guitián, J. & Traveset, A. (1998). Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- Hurrel, J.W. & van Loon, H. (1997). Decadal variations in climate associated with the North Atlantic Oscillation. *Climate Change* 36: 1085-1093.

- IPCC. (2001). *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge, UK: Intergovernmental panel on Climate Change.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. & Szymura, L. (2002). Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza primeval forest (Poland). *Ecology* 83: 1341-1356.
- Jordano, P. (1995). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.
- Jump, A.S. & Penuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8 1010-1020.
- Kaczensky, P., Blazic, M. & Gossow, H. (2004). Public attitudes towards brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia. *Biological Conservation* 118: 661-674.
- Koenig, W.D. & Knops, M.H. (2000). Patterns of annual seed production by Northern Hemisphere trees: A global perspective. *American Naturalist* 155: 59-69.
- Le Franc, M.N., Moss, M.B., Patnode, K.A. & Sugg, W.C. (1987). *Grizzly Bear Compendium*. Washington, D.C., USA: Interagency Grizzly Bear Committee.
- LLaneza, L. (1996). Prey selection and food habits of Iberian wolfs (*Canis lupus*)in Somiedo Natural park. Master's thesis, Universidad de Oviedo, Oviedo, Spain. [In Spanish]
- Mattson, D.J. (1997). Use of ungulates by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos*. *Biological Conservation* 81: 161-177.
- Mattson, D.J., Blanchard, B.M. & Knight, R.R. (1991). Food habits of Yellowstone grizzly bears, 1977-1987. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1619-1629.
- McCullagh, P., & Nelder, J.A. (1983). *Generalised linear modelling*. London, UK:Chapman and Hall.
- Meffe, G.K., Carroll, C.R. & Contributors (1994). *Principles of Conservation Biology*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates.
- Naves, J., Fernández-Gil, A. & Delibes, M. (2001). Effects of recreation activities on a brown bear family group in Spain. *Ursus* 12: 135-140.
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Rodriguez, C. & Delibes, M. (2006). Brown bear food habits at the border of its range: a long-term study. *Journal of Mammalogy* (in press).
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. & Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of Brown Bears in Northern Spain. *Conservation Biology* 17: 1276-1289.
- Obeso, J. R. & Bañuelos, M. J. (2003). The Caipercaille (*Tetrao urogallus cantabricus*) in the Cantabrian Mountains. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente. [In Spanish]
- Ögren, E. (1996). Premature dehardening in *Vaccinium myrtillus* during a mild winter: A cause for winter dieback? *Functional Ecology* 10: 724-732.
- Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P.C. & Stenseth, N.C. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128: 1-14.
- Parmesan, C., Rydholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Tomas, J.A. & Warren, M. (1999) Poleward

- shifts in geographical ranges of butterfly species with regional warming. Nature 399: 579-583.*
- Peñuelas, J. & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). Global Change Biology 9: 131-140.*
- Peñuelas, J. & Filella, I. (2001) Responses to a warming world. Science 294: 793-795.*
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas, P. (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. Global Change Biology 8: 531-544.*
- Pimm, S.I., Russel, G.J., Gittelman, J.L. & Brooks, T.M. (1995). The future of biodiversity. Science 269: 347.*
- Polunin, O. & Walters, M. (1985). A guide to the vegetation of Britain and Europe. Oxford, UK: Oxford University Press.*
- Purroy, F.J., Clevenger, A.P., Costa, L. & Saenz de Buruaga, M. (1988). Demography of big mammals (wild boar, roe deer, red deer, wolf and bear) in the National Hunting Reserve of Riaño: analysis of predation and influence on livestock. Biología Ambiental 1: 375-387. [In Spanish]*
- Ripple, W. J. & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? Bioscience 54: 755-766.*
- Rode, K.D. & Robbins, C.T. (2000). Why bears consume mixed diets during fruit abundance. Canadian Journal of Zoology 78: 1640-1645.*
- Rodriguez, C. & Bustamante, J. (2003). The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? Journal of Animal Ecology 72: 793-810.*
- Rodríguez, E. & Obeso, J.R. (2000). Diet of the Cantabrian capercaillie: geographic variation and energetic content. Ardeola 47: 77-83.*
- Servheen, C., Herrero, S. & Peyton, B. (1999). Bears: Status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland, and Cambridge, U.K.: International Union for Conservation of Nature and Nature Resources.*
- Storch, I. (1993). Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: Is bilberry important? Oecologia 95(2): 257-265.*
- Osborn, T.J. & Briffa, K.R. (2006). The spatial extent of 20th-Century warmth in the context of the past 1200 years. Science 311: 841-844.*
- Sukopp, H. & Wurzel, A. (2003). The effect of climate change on the vegetation of central european cities. Urban habitats 1: 66-86*
- Taulavuori, K., Laine, K., Taulavuori, E., Pakonen, T. & Saari, E. (1998). Accelerated dehardening in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) induced by a small elevation in air temperature. Environmental pollution 98: 91-95.*
- Thomas, C.D., Cameron, G.N., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. Nature 427: 145-148.*
- Tolvanen, A. & Taulavuori, K. (1998). Timing of deacclimation affects the ability to recover from simulated winter herbivory. Plant Ecology 135: 9-12.*

- Vicente-Serrano, S.M. & Heredia-Lastra, A. (2004). NAO influence on NDVI trends in the Iberian Peninsula (1982-2000). *International Journal of Remote Sensing* 25: 2871-2879.
- Visser, M.E., Van Noordwijk, A.J., Tinbergen, J.M. & Lessells, C.M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1867-1870.
- Welch, C.A., Keay, J., Kendall, K.C. & Robbins, C.T. (1997). Constraints on frugivory by bears. *Ecology* 78: 1105-1119.
- White Jr, D., Kendall, K.C. & Picton, H.D. (1999). Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears. *Wildlife Society Bulletin* 27: 146-151.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández-Gil, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs* 68: 539-570.



La administración asturiana compensa todos los daños verificados de osos y lobos en su territorio. A partir de ahí, una importante medida de gestión en el caso de los osos es favorecer la implantación de medidas preventivas como cierres y pastores eléctricos para proteger colmenares; en el caso de los lobos la principal medida de gestión es el control de población: a) un oso al borde de un colmenar protegido en el occidente de Asturias, junio de 2007 (foto: A Ramos-Principado de Asturias); b) un joven lobo abatido en el Parque Nacional de Picos de Europa en una operación de control poblacional (foto: R Portas).

## **CAPÍTULO 7**

### ***SITUACIONES DE CONFLICTO EN EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS: LOS DAÑOS DE OSOS Y LOBOS EN ASTURIAS***

### **CONFlict SCENARIOS IN MANAGEMENT AND CONSERVATION OF LARGE CARNIVORES: DAMAGES BY BROWN BEARS AND WOLVES IN ASTURIAS**

---



Algunos factores potencialmente muy importantes en los niveles de daños por grandes carnívoros sobre ganado y colmenares, como los relacionados con medidas de manejo y preventivas (cierres, pastores, perros, estacionalidad, otros cuidados) no han sido incorporados en nuestros análisis por no disponer de datos.

Un oso transporta cuadros tras atacar un colmenar y aspecto de colmenares, atacados o no, con varios niveles de protección, Asturias occidental (fotos: A Ramos-Pdo de Asturias y J Naves).



## **SITUACIONES DE CONFLICTO EN EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN DE GRANDES CARNÍVOROS: LOS DAÑOS DE OSOS Y LOBOS EN ASTURIAS**

### **RESUMEN**

*Exploramos factores ecológicos (demográficos y ambientales) que pueden afectar a las tasas de predación sobre colmenas y ganado por parte de osos y lobos, respectivamente, en Asturias en el periodo 1990-2008 (osos) y 2002-2010 (lobos). Utilizamos las estadísticas de daños oficiales de la administración gestora de los daños que producen osos y lobos sobre colmenas, frutales y ganado como fuentes de datos para los análisis. No se analizaron variables relacionados con el manejo del ganado o de los colmenares por carecer de métricas sobre esos factores.*

*En el caso de los osos hemos encontrado un fuerte efecto de factores demográficos: número de osas con crías del año anterior y número de osas con crías del año, quizá relacionados con necesidades de proteínas por ejemplares juveniles. También efectos de factores ambientales, probablemente relacionados con disponibilidad interanual de algunos tipos de alimentos. En el caso de los lobos hemos encontrado efectos de factores demográficos: número de grupos y número de lobos muertos, tanto en el año en curso como en el año anterior, pero en este caso de forma contra-esperada: más lobos muertos, más daños. Especulamos que este último efecto esté relacionado con desestructura de los grupos.*

*Por otro lado, sobre la hipótesis de que el volumen de los daños (euros pagados en concepto de indemnización) ha de ser reflejado proporcionalmente en los medios de comunicación, entre especies y en la misma especie en tiempo y espacio, hemos explorado la relación entre daños y noticias (diario escrito *La Nueva España*, periodo 2004-2010) y encontramos que la relación daños lobo frente a daños oso fue 5:1, mientras que la relación noticias de daños de lobo frente a noticias de daños de oso fue de 30:1. De las siete zonas en que se divide la gestión del lobo en Asturias (según el Plan de Gestión en Asturias), resulta destacable que la zona que acumuló la mayor parte de las noticias de daños de lobo (41%) en Asturias, se vio afectada por el 5% de los daños.*

*Por último, exploramos el efecto de los criterios que a priori, por mandato legal del Plan de Gestión, justifican el control letal de ejemplares (población de lobos, volumen de daños y conflicto social, este último medido como noticias en los medios de comunicación) y encontramos un fuerte efecto de noticias pero no de población ni de daños en el número de lobos abatidos cada año por controles.*

*Dada la componente no objetiva de las noticias de daños de lobo y el efecto que tuvo en los controles, concluimos que la gestión de los lobos está muy condicionada por factores subjetivos o externos a la propia magnitud del denominado conflicto por daños. Algunas de las medidas aplicadas (control letal) tuvieron efectos contra-esperados en la gestión y consecuencias desconocidas (aunque previsiblemente muy negativas) en la conservación de la población de lobos.*

## ***CONFLICT SCENARIOS IN MANAGEMENT AND CONSERVATION OF LARGE CARNIVORES: DAMAGES BY BROWN BEARS AND WOLVES IN ASTURIAS***

### ***Introduction***

Large carnivores are naturally scarce and many populations are currently threatened or endangered (Weber & Rabinowitz 1996, Gittleman & Gompper 2001), usually due to anthropogenic factors (Woodroffe 2000 & 2001, Cardillo *et al.* 2004). Many small populations of large carnivores survive in human-dominated landscapes, with their viability severely constrained by habitat loss and high mortality rates. Human pressure is often linked to the so-called *conflict* between large carnivores and human interests (Gittleman *et al.* 2001, Woodroffe *et al.* 2005), commonly associated to damage to properties (e.g. livestock and beehives), competition for game and physical threat to humans (Treves & Karanth 2003, Kleiven *et al.* 2004). The coexistence of human societies with large carnivores must improve if threatened carnivore populations are to survive (Treves & Naughton-Treves 1999, Sillero-Zubiri & Laurenson 2001).

Facts and subjective human perceptions are often mixed in conflict situations (e.g. Fascione *et al.* 2004, Woodroffe *et al.* 2005). Indeed, terms describing “conflict” instead of “wildlife-human interactions” are charged with anthropocentric values and are prone to condition human attitudes (Knight 2000, Peterson *et al.* 2010). Conservation itself, as an attitude or an action, is perceived to be in conflict with some human activities, so diagnosis of conflict scenarios for management and conservation should be informed by both ecological and social sciences (Redpath *et al.* 2012).

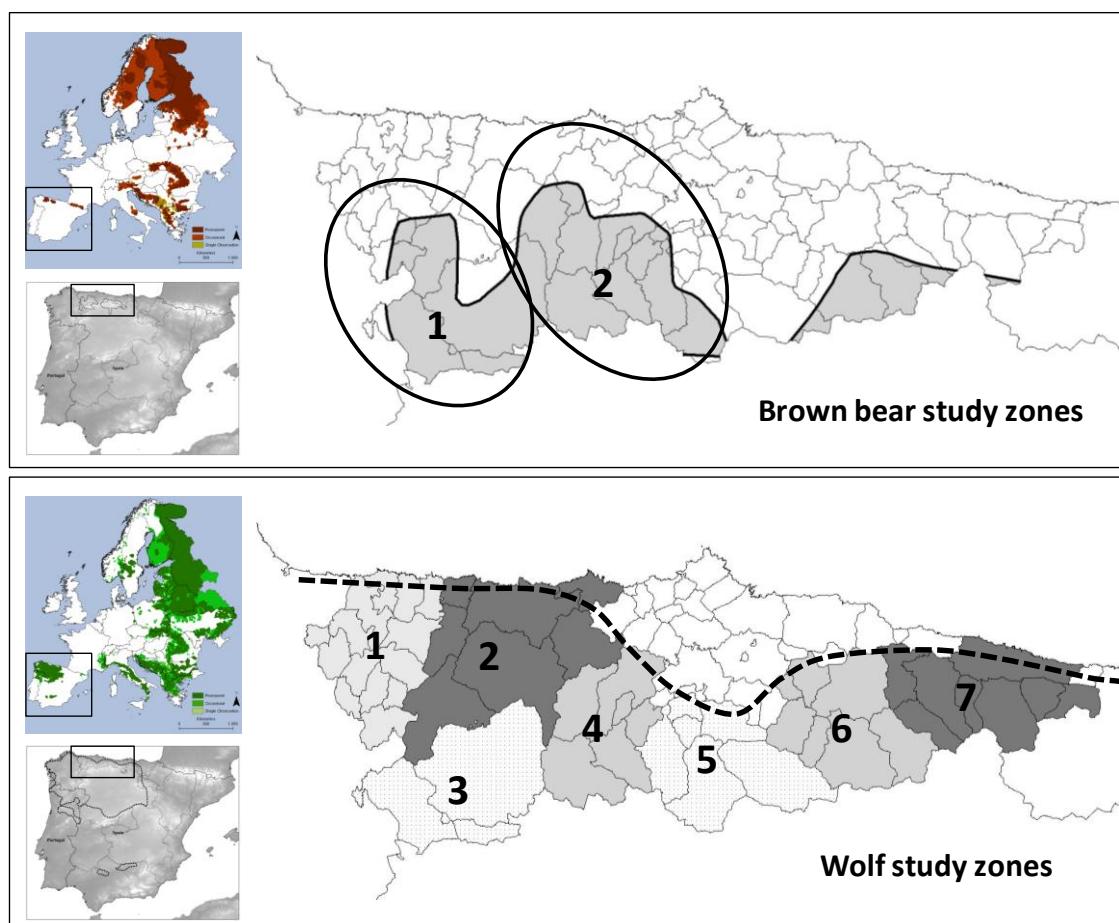
Regarding large carnivores, few studies have aimed at separating the role of subjective human perceptions, which are commonly related to personal values within a cultural and socioeconomic context, from the actual intensity of the conflict as defined by the economic cost of the damages and its relationship with the demography and behavior of the predators (Frank *et al.* 2005, Cavalcanti *et al.* 2010; see also Montag 2003). Further, when two or more large carnivore species are sympatric, subjective components lead to even more complex scenarios and particularly complicate diagnosis (Frank *et al.* 2005, Roskaft *et al.* 2007). In such contexts, most managers and conservation practitioners agree that objective and

subjective components must be understood if the conflict is to be turned into a coexistence situation (Treves & Naughton-Treves 1999, Woodroffe *et al.* 2005). For example, alleged damages are commonly used by stakeholders to claim for severe control and even local extirpation of carnivore populations (Naughton-Treves *et al.* 2003, Sillero-Zubiri *et al.* 2007). Lethal control is actually a primary tool in management of most conflict situations (Treves & Naughton-Treves 2005) implicitly assuming that carnivore abundance is a key driver of the amount of damages and the related social conflict.

Conflict with people is a widespread and often severe feature of most European populations of brown bears (*Ursus arctos*) and wolves (*Canis lupus*) (Kaczensky 1999, Montag 2003), which can hinder the functional recovery of their populations (Linnell *et al.* 2005). In the Cantabrian Mountains, northwest Spain, sympatric populations of wolves and brown bears constitute the south-western edge of these species in Europe. Importantly for their long-term viability, both populations are isolated from other European populations. This mountain range is quite humanized, so conflict situations appear to be chronic but highly variable both on temporal and spatial scale (Blanco *et al.* 1992, Clevenger *et al.* 1994, García-Gaona 1995). The conflict is commonly manifested by damages to domestic livestock, mostly by wolves, and to beehives by bears. Currently, around 200 bears survive in the Cantabrian population after an increase in the last decades (Wiegand *et al.* 1998, authors' unpublished data), while ~300 packs of wolves inhabit the northwest Iberian Peninsula (Álvares *et al.* 2005). The Cantabrian bear population is considered as critically endangered (Servheen *et al.* 1999, Zedrosser *et al.* 2001), while the northwest Iberian wolf population is considered as near threatened in Spain (Blanco *et al.* 2007) and endangered in Portugal (Cabral *et al.* 2005). Wolves are managed regionally under varying hunting regimes in part of their range in Spain and are subject to lethal control because of alleged damages to livestock in virtually all regions. Wolves are protected in Portugal since 1988 (Law 88/90).

Most of the Cantabrian bears and around 30 packs of wolves roam in Asturias autonomous region, northwest Spain (Fig. 1). The region manages bears and wolves according to a Bear Recovery Plan (hereafter BRP: Decree 9/2002) and a Wolf Management Plan (WMP: Decree 155/2002). Both plans include economic compensations for damages caused by each species, recognize the existence of a conflict with the rural inhabitants and aim for future coexistence. The explicit goal of the BRP is “to exclude the risk of extinction of the population, favoring an increase in the number of bears and of their distribution, within the limitations inherent to

coexistence with rural communities and their economic development" (translated from Spanish). The main goal of the WMP is the "conservation of a population level that warrants its viability, making it compatible with the adequate development of agricultural and domestic stock exploitations and with the desired social acceptance in the rural landscape of Asturias". The main management tools of WMP are damage compensation and annual wolf lethal control programs meant to minimize damages and social conflict. The main criteria to set the annually variable level of lethal control are: a) wolf population level measured as number of packs; b) trend and amount of damages; and c) degree of social conflict (article 7.3.a, WMP). Nevertheless, the criteria are not quantitatively set to establish control levels and even the last one –social conflict- is not clearly defined.



*Figure 1. Study area in Asturias (Cantabrian Mountains, Spain) showing two zones considered for analyses of bear's data (following Naves et al. 2006), and seven zones (following Asturias Management Plan) used in analyses of wolf's data.*

We analyzed ecological data that could be related with the amount of damages, and economic data (cost of damages). We tried to define a map of the conflict context thorough ecological science, following Redpath *et al.* (2012), to inform diagnosis and to disentangle the relationship between actual data and human perceptions of the conflict. Our specific goals were: 1) to explore whether ecological factors, either demographic (i.e. abundance of predators) or related to available food resources were correlated with the actual amount of damages caused by bears and wolves; 2) to explore the level of conflict for each species by analyzing the relation between cost of damages and its impact in the public media; and 3) to evaluate the main management action on the wolf population (i.e. lethal control) after exploring the relation between control levels and the criteria that should justify them, i.e. wolf population size, cost of damages and level of social conflict.

## **Methods**

### *Study area*

Asturias ( $10,000 \text{ km}^2$ ) lies on the northern slopes of the Cantabrian Mountains (Fig. 1), which holds an average density of 12 inhabitants/  $\text{km}^2$  (Reques 1993). Main human activity is stockbreeding (mainly bovine; also horses, sheep and goats; hereafter livestock). Livestock is free ranging most of the year, with occasional vigilance by shepherds. Other activities include forestry, mining, hunting, trekking and skiing. A high speed railway and several motorways bisect and surround the mountain range. Natural vegetation up to subalpine levels reaching 2,500 m a.s.l. includes deciduous forests (beech *Fagus sylvatica*, oak *Quercus spp.*, birch *Betula alba* and chestnut *Castanea sativa*), shrubs (mainly *Erica spp.*), pastures and bare rock (see Naves *et al.* 2003 for further details). We considered seven zones for analyses on wolves, following the division defined by the regional administration for wolf management, and two zones for bear analyses (Fig. 1), following Naves *et al.* (2006) and Rodríguez *et al.* (2007).

### *Data on compensation schemes and damages*

Compensations of bear and wolf damages are paid in by the public administration after a field verification procedure performed by regional rangers. We obtained annual, official statistics on damages from the public regional administration (Principado de Asturias). Each accepted claim included the number of affected livestock heads, beehives or fruit trees, and specified the amount of money paid as compensation. We analyzed data for 1990-2008 (bears) and 2002-2010 (wolves).

### *Bears' data*

Annual counts of females with cubs of the year (hereafter *Fcub*) since 1982 are the unique available demographic metric for the bear population in Asturias. *Fcub* has been used to perform a Population Viability Analysis (Wiegand *et al.* 1998) and to monitor population trend (Palomero *et al.* 2007). We used the *Fcub* series as a demographic surrogate, yet recognizing its constraints for small populations (Brodie & Gibeau 2007, Fernández-Gil *et al.* 2010). Temporal food patterns and trophic ecology of Cantabrian brown bears are better described (e.g. Naves *et al.* 2006, Rodríguez *et al.* 2007).

### *Wolves' data*

Annual estimations on the number of packs are the main population metric for wolves in Asturias. Wolves are not considered a game species in the region, but they are subject to annual population control. Thus, official statistics on legally-killed wolves are available. Control is based on the explicit assumption that a higher number of killed wolves should lead to lower predation on livestock and should minimize conflict. Annual quotas are approved by administrative resolutions that were issued at least once per year. Wolves in the Cantabrian Range rely on wild ungulates (roe deer *Capreolus capreolus*, wild boar *Sus scrofa*, red deer *Cervus elaphus* and chamois *Rupicapra pyrenaica*) and on livestock, usually with a higher prevalence of the former (Cuesta *et al.* 1991, Llaneza *et al.* 1996, Fernández-Gil 2004, Barja 2009). Annual data on free-ranging livestock within wolf range in Asturias is available (<http://www.sadei.com>), and official data on wild ungulates hunted every season was provided by Asturias' regional administration.

### *Ecological factors related with damages*

Regarding bears, we used the number of used beehives in validated events in a given zone and year as response variable and annual *Fcub* in each zone as demographic surrogate. We speculated that when natural resources become scarce, bears would tend to rely on human-related foods. Thus, a higher numbers of used beehives would be correlated with a higher number of used domestic fruit trees and higher biomass consumed in damages to livestock (See Appendix 1 for a description of variables). Thus, we hypothesized that the number of beehives used would be positively correlated with the number of *Fcub* and with use on fruit trees and livestock.

Regarding wolves, we used the number of heads attacked in a given zone and year as response variable. We also considered as potentially explanatory variables the following factors: a) packs in a given zone and year; b) wolves legally killed by lethal control the given year and the year before; c) sport-hunted ungulates the previous season; and d) free-ranging livestock. We hypothesized that the number of damages would be positively correlated with the numbers of packs, with numbers of ungulates hunted the previous season and with heads of livestock; and negatively correlated with the number of wolves killed in the previous year. Wolves killed throughout the year would have explanatory character if most of them were killed prior to damages (thus, negatively correlated: more wolves killed, less damages). If most wolves were killed after damages along the calendar year, the factor would not have explanatory character.

### *Actual damages versus impact in the media*

We searched for a potential relation between the cost of damages attributed to both predators, estimated as the amount of money paid for compensation in verified cases, and the number of news on damages reported in mass media, used as a proxy of conflict. We hypothesized that actual incidence (cost in *Euros*) would be proportionally covered by news on each species, i.e. in years or zones with more damages there would be more news on damages. We revised the leading regional newspaper in Asturias (*La Nueva España*, 355,000 daily readers), and searched for the keywords *bears* (“osos”) and *wolves* (“lobos”) in their library (<http://www.lne.es/servicios/hemeroteca>). We selected news on damages for 2004-2010, the

time period with digital archives. We used the number of news on damages as response variable and the cost (*Euros*) in verified damages as potential explanatory variable.

### *Lethal wolf control correlates with legal criteria*

We searched for a potential relation between the number of wolves legally killed every year in a given zone (response variable) and the WMP criteria: 1) wolf population (number of packs by year and zone); 2) amount of damages (*Euros* paid for verified damages) by year and zone; and 3) social conflict (i.e. number of news on damages by year and zone). We analyzed the period with available data (2006-2009).

### *Statistical analysis*

We initially searched for trends in the factors considered for the whole study area, fitting generalized linear models (hereafter GLM) with *year* as explanatory variable (GLM, negative binomial error distribution). We then fitted generalized mixed models (hereafter GLMM, Bolker *et al.* 2008) on the different response variables with *zone* as random factor. Models were fitted with Poisson error distributions (*log* link function) or negative binomial error distribution (*logit* link function) (Crawley 2007, Ver Hoef & Boveng 2007). We performed model selection using Akaike Information Criteria (AIC), the difference between best model (lowest AIC) and each candidate model ( $\Delta\text{AIC}$ ), and AIC weight ( $\text{AIC}_w$ ) (Burnham and Anderson 2004, Burnham *et al.* 2011). Analyses were performed in R 2.14.0 (R Development Core Team 2009) and SAS (SAS institute 2003, version 9.2).

## **Results**

Regarding bears, the annual number of used beehives ( $250 \pm 237$ ; average  $\pm$  SD) showed an increasing trend during the study period (see Appendix). The annual number of *Fcub* ( $8.3 \pm 3.2$ ) also increased along time. The number of used fruit trees also showed a positive trend, whereas biomass of livestock in damages showed no increase. Annual cost of verified damages ( $127,203 \pm 39,769$  Euros) also showed a positive trend. The number of news on damages by bears was just  $3 \pm 1.3$  per year and prevented analysis for trends. There are no official numbers of beehives in Asturias to estimate the proportion affected by bear attacks.

Regarding wolves, the annual number of attacked heads ( $2,951 \pm 458$ ) showed a positive trend (see Appendix). Neither the annual number of packs ( $29 \pm 5$ ) nor the annually killed wolves ( $15 \pm 7$ ) showed any trend along the studied period. The number of annually sport-hunted ungulates ( $7,976 \pm 1,011$ ) increased along the studied period. The annual amount of money paid in compensation for wolves' damages ( $691,498 \pm 201,687$  Euros) also increased, while the annual number of news on damages ( $91 \pm 26$ ) showed a negative trend along the study period. The average percentage of free-ranging livestock affected by wolf predation in Asturias in 2003-2010 was very low ( $0.69 \pm 0.14\%$ ). We analyzed the frequency distribution of killed wolves and the heads attacked along the calendar year with a sample having data on month ( $N = 101$  wolves, period 2002-2010;  $N = 13,194$  heads attacked, period 2007-2010). Most wolves (55%) were killed between February and May, while most heads (54%) were attacked between April and August (Figure 2). Thus, we considered that wolves killed during any current year would have potential explanatory character.

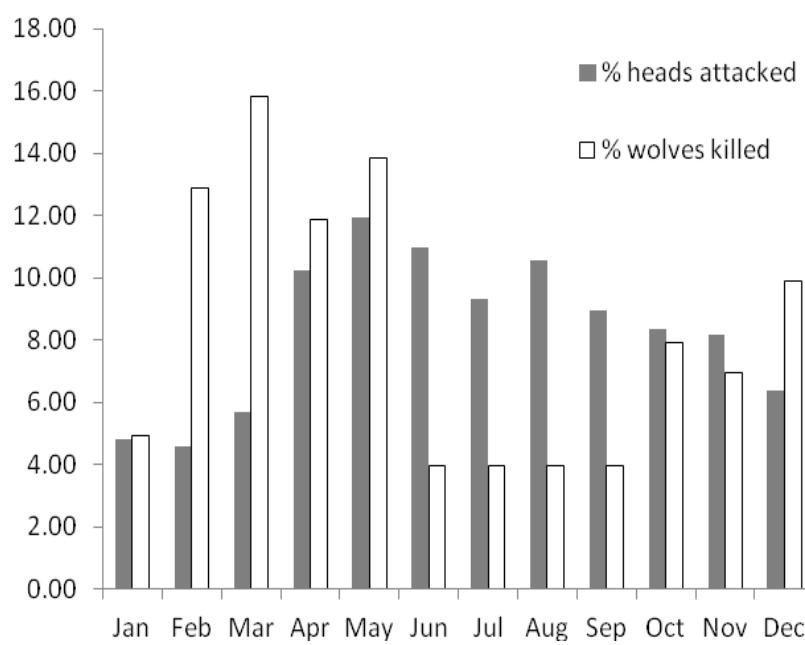


Figure 2. Frequency of monthly distribution of wolves killed in lethal control operations ( $N = 101$  wolves, period 2002-2010) and heads attacked ( $N = 13,194$ , period 2007-2010).

### *Ecological factors related with damages*

The number of beehives used by bears in any given zone and year was mostly related to demographic variables ( $F_{cub}$  of the previous year) and to *year*. Used fruit trees were also retained in the second model (Table 1), and models with  $\Delta AIC \leq 2$  included both demographic surrogates and those potentially related with availability of food resources.

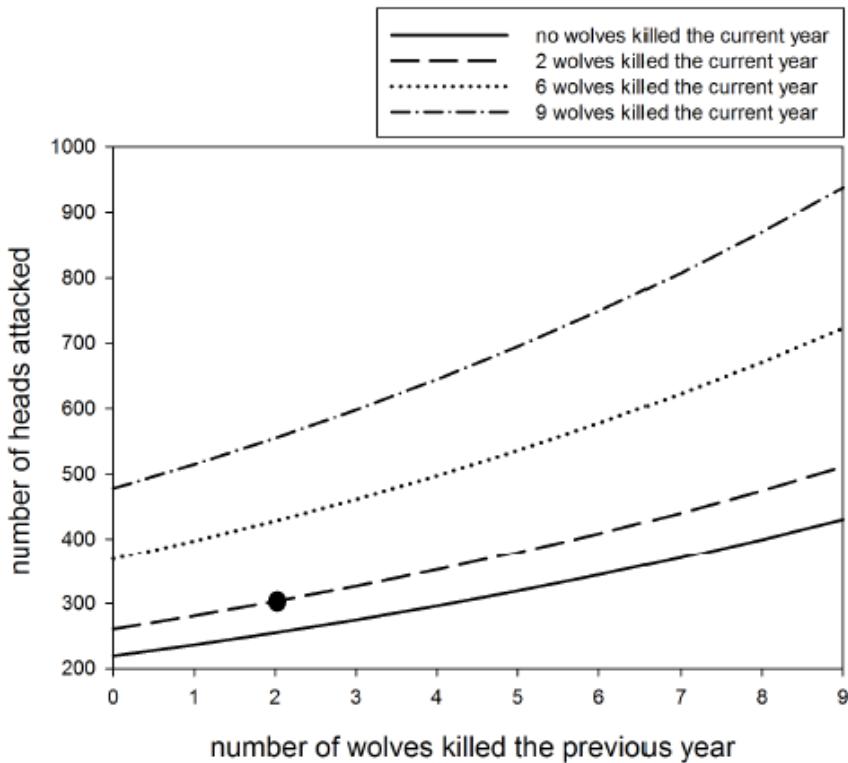
The number of heads attacked by wolves in any given zone and year was positively related to the number of packs in the given year and, interestingly, to the numbers of wolves killed the given year and the previous year (Table 2, Fig. 3). Food-related variables (hunted ungulates and livestock), were not retained in most explanatory models.

*Table 1. Candidate models (GLMM, negative binomial error distribution, zone as random factor, N = 36; 18 years, two zones) with considered variables (see Appendix, and including year as continuous variable) to explore for ecological factors behind damages caused by bears (beehives attacked as response variable) in Asturias in 1991-2008. Akaike Information Criterion (AIC), difference between best model (lowest AIC) and each candidate model ( $\Delta AIC$ ), and AIC weights ( $AIC_w$ ) are shown.*

Response variable: beehives attacked	AIC	$\Delta AIC$	$AIC_w$
Null	411.5	17.3	0
$F_{cub} + F_{cub-1} + \text{biomass} + \text{fruit} + \text{year}$	399.6	5.4	0.02
$F_{cub} + F_{cub-1} + \text{fruit} + \text{year}$	397.6	3.4	0.06
$F_{cub-1} + \text{fruit} + \text{year}$	396	1.8	0.14
$F_{cub-1} + \text{year}$	394.2	0	0.35
$F_{cub-1} + \text{year} + \text{biomass}$	396.2	2	0.13
$F_{cub-1} + F_{cub} + \text{year}$	395.7	1.5	0.16
$F_{cub-1}$	401.7	7.5	0.008
Year	396.6	2.4	0.1
	estimate	SE	p
$F_{cub-1}$	0.271	0.124	0.037
Year	0.135	0.041	0.003

**Table 2.** Candidate models (GLMM, negative binomial error distribution, zone as random factor,  $N = 56$ ; 8 years, 7 zones) with considered variables (see Appendix, and including year as continuous variable) to explore for ecological factors behind damages caused by wolves (heads attacked as response variable) in Asturias in 2003-2010. Akaike Information Criterion (AIC), difference between best model (lowest AIC) and each candidate model ( $\Delta\text{AIC}$ ), and AIC weights ( $\text{AIC}_w$ ) are shown.

Response variable: heads attacked	AIC	$\Delta\text{AIC}$	$\text{AIC}_w$
Null	733.1	25	0.0001
Packs + wdc + year + ungulates + heads	718	9.9	0.006
Packs + wdc + year + heads	717.4	9.3	0.009
Packs + wdc + year	716.7	8.6	0.01
Packs + wdc	716.6	8.5	0.01
Packs + wdc + wdc-1	708.1	0	0.95
	estimate	SE	p
Packs	0.061	0.034	0.08
wdc	0.086	0.02	0.001
wdc-1	0.074	0.02	0.001



**Figure 3.** Effects of factors that affected the number of heads attacked by wolves each year and zone (parameters of best model in Table 2). Lines showed numbers of attacked heads of livestock with different numbers of wolves killed the previous and the current year. Depicted levels are within the actual ranges in the data set. Filled circle show average number of wolves killed and heads attacked per year and zone.

### *Actual incidence and media coverage of damages*

Comparative results showed that the relation between actual damages by wolves and damages by bears (cost in Euros) was 5:1, while the relation between news on wolves' damages and news on bears' damages was 30:1. The average annual number of all news (including damages) on each species showed an equal 1:1 ratio:  $125 \pm 32$  news on wolves,  $116 \pm 29$  on bears. The cost per verified damage averaged 505 Euros for bears and 339 Euros for wolves. The low number of news on bear damages impeded any analysis per zone. There was no relation between news on damages (response) and actual damages by bears (cost in Euros).

Regarding wolves, we did not find any significant relation between the number of news on damages by wolves and the cost of the damages in *Euros*, which was analyzed per zone for 2005-2009, but the number of news was correlated with attacked heads ( $p < 0.05$ ). Nevertheless, we found a negative relationship between the number of news on wolves damages and the amount paid in Asturias in 2004-2010 (GLM, Poisson error distribution,  $N = 7$  years,  $p < 0.001$ ). There was also a negative relation between news on damages and attacked heads in Asturias ( $p < 0.001$ ). A strong zone effect seemed counter-intuitive; for example, only 5% of wolves' damages occurred in zone 7, which however generated 41% of the news on damages in the whole region (see Fig. 4).

### *Wolf lethal control criteria*

The annual number of killed wolves per zone in 2006-2009 (average = 2 individuals/ zone/year; range = 0 – 11) was positively related to the number of news on damages per zone in the media ( $\beta = 0.053$ ; SE = 0.018), and also with damages cost ( $\beta = 0.0007$ ; SE = 0.0002), (Table 3, Fig. 5). The number of packs per zone (average = 4; range = 1- 8) was also retained in the second plausible model.

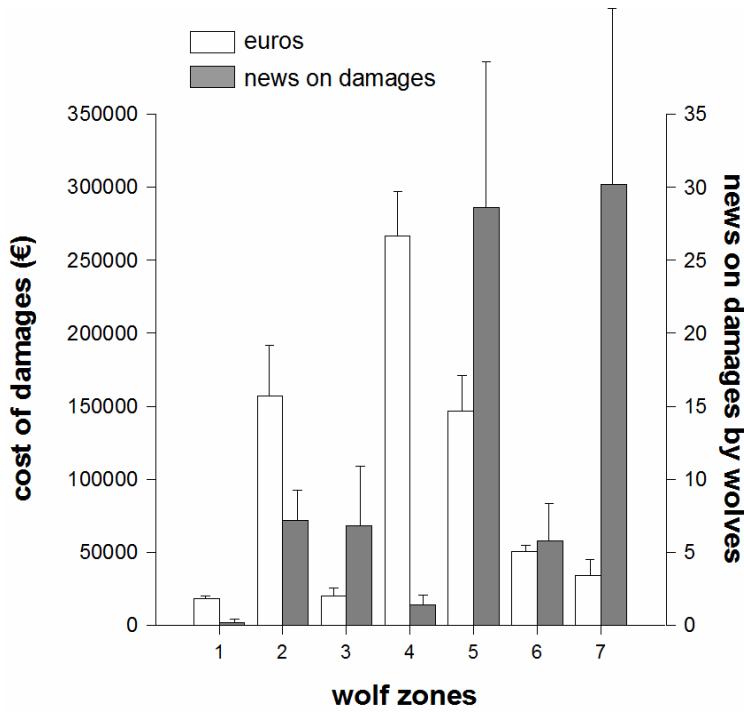


Figure 4. Annual cost (€) of damages and annual number of news on damages by wolves (period 2005-2009) in seven zones considered in this study (see Fig. 1). (Mean values + standard errors are represented).

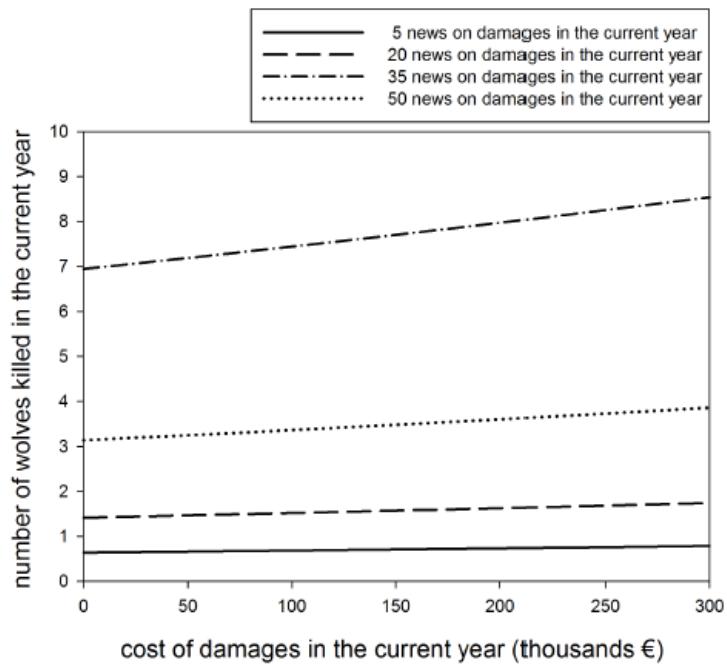


Figure 5. Effects of factors that affected the number of wolves killed in control operations in a year per zone (parameters of best model in Table 3). Lines showed numbers of wolves killed with different levels of news on damages appeared in the media. Depicted levels are within the actual ranges in the data set.

**Table 3.** Models (GLMM, negative binomial error distribution, zone as random factor,  $N = 28$ ; 4 years, seven zones) to explore the effects of mandated criteria to execute wolves (response variable) in 2006-2009 in Asturias. Independent variables are packs (number of wolf packs in a given year), cost of damages by wolves (in Euros), and number of news on damages by wolves in the media. Akaike Information Criterion (AIC), difference between best model (lowest AIC) and each candidate model ( $\Delta\text{AIC}$ ), and AIC weights ( $\text{AIC}_w$ ) are shown.

response variable: wolves killed control	AIC	$\Delta\text{AIC}$	$\text{AIC}_w$
Null	110.7	9.7	0
Packs + euros.damages + news.damages	102.7	1.7	0.27
Euros.damages + news.damages	101	0	0.63
Euros.damages x news.damages	105.4	4.4	0.07
News.damages	109.4	8.4	0.009
Euros.damages	110.7	9.7	0.005
Packs	112.4	11.4	0.002
	Estimate	SE	p
Euros.damages	0.0007	0.0002	0.006
News.damages	0.053	0.018	0.008

## **Discussion**

Factors related to human-large carnivores conflicts are major obstacles for the conservation and recovery of threatened populations (Gittleman *et al.* 2001, Woodroffe *et al.* 2005). Many large carnivore populations are endangered and most mortality is human-caused (Woodroffe and Ginsberg 1998). Besides, some carnivore populations are currently increasing, both in Europe (Enserink & Vogel 2006) and North America (Bruskotter & Shelby 2010), and some people living in re-colonizing areas oppose their recovery. Therefore, disentangling the relative importance of ecological, economical and socio-cultural factors involved in human-carnivore interactions seems essential to facilitate coexistence (Frank *et al.* 2005, Redpath *et al.* 2012).

### *Ecological factors behind damages*

We found that demographic- and food-related surrogates affected the level of bear damages. In humanized habitats, bears may shift to anthropogenic resources when natural ones are scarce, but this possibility promotes conflict and has conservation implications. In the Cantabrian population, years with low availability of food had higher bear mortality rates (Wiegand *et al.* 1998, Naves *et al.* 1999). Years with less food promote that bears roam widely, favouring contact with humans (Mattson *et al.* 1992). The correlation between use of beehives and of fruit trees suggests scarcity of some natural food, leading bears to search for alternative foods, which can be human-related. The fact that *Fcub* numbers in the previous year was explanatory of beehives use may reflect that more bears in an area increase the use of food, but also that juvenile bears' dietary requirements promote the increased use of beehives as a source of protein (Mowat & Heard 2006).

The numbers of wolf packs and of wolves killed in the given and the previous year were the main explanatory variables of wolf predation on livestock. Although the explanatory character of wolves killed in any given year on the number of heads attacked in such year is dubious (we cannot use the data on month in models because of limited sample size), most wolves seem to be killed before most of the predation on livestock are suffered (Fig. 2). However, the more wolves killed in a year and zone, the more damages the next year, thus

reflecting that lethal control, as performed in our study area, is not only failing to prevent damages, but actually has a counter-expected effect that increases them (Fig. 3). It has been shown elsewhere that lethal control does not necessarily prevent depredation on livestock (Harper *et al.* 2007, Krofel *et al.* 2011), and may even have negative effects (e.g. Treves 2009, Wallach *et al.* 2009). Although lethal control and harvest of wolves and other social species have been usually considered in mere numerical terms, e.g. to estimate annual harvest rates, behavioral effects can also disrupt the social integrity and organization of groups (Haber 1996, Wallach *et al.* 2009, Tuyttens & Macdonald 2000, Treves 2009). Lethal control reduces the number of wolves in a population and can derive to higher number of smaller packs after social disruption (Haber 1996, Wallach *et al.* 2009). The combined effects of factors found in this study could mean that number of wolves was not the driving factor behind damages, but wolf-prey dynamics are complex (e.g. Fuller 1989, Jedrzejewski *et al.* 2002, Vucetich *et al.* 2002) and deserve further research in areas where damages are a conflictive issue that threatens carnivore populations.

Availability of wild prey has been identified as an important factor behind carnivore predation on livestock (Dahle *et al.* 1998, Meriggi & Lovari 1996, Polisar *et al.* 2003). Abundance of wild prey may avert predation and thus conflict, but metrics are rarely available (Graham *et al.* 2004). Furthermore, presence of non-attended livestock could increase predation by wolves even when wild prey is available (Morehouse & Boyce 2011). We miss accurate data on abundance of natural prey in our area and the surrogate used in this study showed no effect on the number of damages. Actual numbers of available stock did not show any effect either, maybe because of its large abundance in all zones and years (almost 500,000 heads are roaming in the region annually; see Appendix).

### *Objective components, social perceptions and conflict media coverage*

Economic compensation of damages to livestock is a widespread measure to increase social acceptance of large carnivores (Naughton-Treves *et al.* 2003, Treves *et al.* 2009). Thus, statistics on compensations can be considered as an objective component of the degree of a conflict, although the loss of expected future profit is also a cost to be considered. However, stockbreeders in our study area have annually received subsidies for every head from the Common Agricultural Policy (CAP) of the European Union, and were plus-subsidized when raising livestock in protected areas (e.g. Natura 2000, European Habitats Directive

92/43/CEE) to compensate them from large carnivore-related nuisances. That is, raising stock must be compatible with, among other wildlife and habitat protection, bear and wolf conservation, which are included in the Directive. All verified damages are paid in our study area (around 85% of claimed damages), so that budgetary costs for livestock holders are kept at a minimum. Given the procedures and rationale of subsidies and the social complexities of ex-post compensations schemes (e.g. Agarwala *et al.* 2010, Boitani *et al.* 2010), we used compensation paid with public funding as the most objective measure of the damages.

Furthermore, social perception and multiple other factors (e.g. cultural values, political or group interests) in conflict scenarios commonly intermingle with objective components and may confuse diagnosis (Bulte & Rondeau 2005, Agarwala *et al.* 2010, Lescureux & Linnell 2010). We did not find the actual incidence of damages (cost in *Euros*) correlated with the number of published news on damages, which suggests that other, likely subjective components, are involved. Then, social sciences should also be used to accurately diagnosis and map conflict scenarios (Redpath *et al.* 2012).

The strong differences in media coverage on bear and wolf damages suggested a kind of *good guy, bad boy* scenario. Wolves caused 5 times more damages than bears, but news on wolves' damages were published 30 times more than news on bear damages. Complex perceptions could be widespread when several large predators are sympatric (Schwartz *et al.* 2003, Frank *et al.* 2005, Roskraft *et al.* 2007, Lescureux & Linnell 2010), but remain undetected when only one of the existing species is studied (Kaczensky 1999, Karlsson & Sjostrom 2007).

Regarding the strong variation found in this study for each species among zones or periods, political and management issues in some protected areas may provide plausible explanations. Zone 7, including Picos de Europa National Park (Fig. 1 and 4), generated 41% of the news on wolves' damages in Asturias, but –paradoxically- it suffered 5% of the damages. News would not only be linked with herders, but with lobby interests that are pressing the Park and regional administration. This case illustrates the importance of subjective factors to feed conflict situations, and therefore highlight that must be comprehended, in addition to ecological and economical variables, to attend and eventually alleviate the conflict.

### *Caveats and factors not considered in the analyses*

Regarding damages, we used the official statistics as actual predation events, although some damages may not be true because of fraud, abuse or honest error in verification procedures. This actually occurs in Spain (Talegón and Gayol 2010) and elsewhere (Misra 1997, Fourli 1999, Montag 2003). Regarding wolves demography, we have used official mortality data, which underestimates the illegal killing of wolves that annually affects the population (authors' unpublished data).

Other objective components could play even greater roles in the levels of damages, such as those related to livestock husbandry. Size of the exploitation, livestock species and age, habitats used by stock and techniques to avoid or minimize losses (dogs, corrals, etc.), have been commonly considered key factors to understand predation and minimize losses on livestock worldwide (Ogada *et al.* 2003, Polisar *et al.* 2003, Woodroffe *et al.* 2005, Gazzola *et al.* 2007, Macdonald and Loveridge 2010). Such kind of variables reveals more accurately the vulnerability of livestock against predation than mere numbers of available heads, but metrics were unavailable for us.

### *A priori rationale versus current scenario of wolf control*

A main finding was that wolf lethal control had a counter-expected effect on wolf predation on livestock, and that cost of damages was not correlated with their reflection in the media. Given the mandated criteria to establish annual lethal control of wolves in Asturias, control should probably be informed by actual costs of damages, but this was not the case. News in the media was the main factor determining the numbers of wolves killed. Media coverage has been considered a factor potentially affecting perception of risks by the public regarding large carnivores (Gore *et al.* 2005), i.e. showing that conflict roots and resolution does not necessarily lie just in ecological grounds.

### *Management and conservation implications*

Brown bears in the Cantabrian Mountains are critically endangered, although numbers have improved recently, coinciding with an increase of damages to beehives. The positive trend and large variance of damages are larger than the demographic increase, suggesting that a moderate increase in population size may derive in largely increasing conflict; a few more

bears in a quite humanized landscape may promote more human-bear interactions. Endangered large carnivore populations living in humanized landscapes face situations heavily constrained by scarcity of habitat (Linnell *et al.* 2001, Naves *et al.* 2003, Treves & Karanth 2003), where damages to human properties easily increase when the population begins to recover. Such a scenario can hinder further recovery in the long term.

Regarding wolf management, lethal control failed to reduce damages and even caused their increase, urging to the implementation of new management options. Among them, improving wild prey availability and livestock handling techniques (or simply recovering the traditional techniques that have been mostly abandoned) had been usually alleged as the cheapest, most rationale and conservation oriented measures (Ogada *et al.* 2003, Polisar *et al.* 2003, Karamanlidis *et al.* 2011). Because we did not find an effect of ungulate availability on wolf damages, livestock management for preventing damages seems to be the key issue also in our study area. Lethal population control operations do not seem acceptable in the current situation. Adaptive management scenarios must include quantitative criteria and evaluation to justify control and minimize, reduce and avoid extinction risks (Chapron *et al.* 2003). Only solitary or specific individuals should be targeted for control operations to avoid social disruption and further demographic effects on wolf packs (Brainerd *et al.* 2006). Evaluating the effects of control on group structure and dynamics to avoid counter-expected results on damages and ecosystem functioning should secure further research.

Large carnivores' role in the ecosystems is a rationale for their conservation (Hebblewhite *et al.* 2005), but unfortunately the situation in Spain is far away from that recognition and large carnivores management is biased by subjective factors. Predation by wolves is not a main cause of livestock mortality in Asturias, but it is readily magnified in the mass media, which also occurs elsewhere (Bangs *et al.* 2005). The situation must be reversed to promote not only the conservation of wolves and bears, but also the ecological role they can play in ecosystems (e.g. Ale and Whelan 2008, Soulé *et al.* 2003; Soulé *et al.* 2005 among many others).

**Appendix. Description of variables considered for analyses in this study.** Ungulates include sport-hunted roe deer, red deer, wild boar and chamois per year and zone. Heads of livestock includes sheep, goats, cows and horses. Average and variance ( $SD$  = standard deviation) are given for the periods with data for each variable ( $N$  = number of years). Euros are the cost of damages in each species. News on damages reflects those that appeared in the leader newspaper. Trend in each considered factor was given by exponential growth rates ( $EGR$ ) and error ( $SE$  = standard error) with year as explanatory variable.

Variables	Description	average	SD	period (N)	EGR	SE	p
<b>BEARS</b>							
<i>Beehives attacked</i>	Response: No. beehives attacked in verified damages	250	237	1991-2008 (18)	0.19	0.03	< 0.001
<i>Fcub</i>	No. female bears with cubs in current year	8.3	3.2	1991-2008 (18)	0.06	0.01	< 0.001
<i>Fcub-1</i>	No. female bears with cubs in the previous year	7.9	2.7	1990-2007 (18)	0.05	0.01	0.002
<i>Fruit</i>	No. fruit trees attacked by bears in current year	105	85	1991-2008 (18)	0.09	0.03	0.004
<i>Biomass</i>	biomass of stock in verified damages by bears (kg)	3693	883	1991-2008 (18)	-0.01	0.01	NS
<i>Euros damages</i>	Cost in euros of verified damages by bears	127203	39769	2003-2010 (8)	0.09	0.03	0.01
<i>News damages</i>	News on damages by bears	3	1.3	2004-2010 (7)	0.05	0.11	NS
<b>WOLVES</b>							
<i>Heads attacked</i>	Response: No. heads attacked in verified damages	2951	458	2003-2010 (8)	0.05	0.01	< 0.001
<i>Packs</i>	No. wolf packs confirmed in the current year	29	5	2003-2010 (8)	0.006	0.03	NS
<i>wdc</i>	No. wolves killed by lethal control current year	15	7	2003-2010 (8)	0.03	0.06	NS
<i>wdc-1</i>	No. wolves killed by lethal control previous year	13	7	2002-2009 (8)	0.03	0.06	NS
<i>Ungulates</i>	No. ungulates hunted in previous season in wolf range	7976	1011	2003-2010 (8)	0.04	0.008	< 0.001
<i>Heads available</i>	No. heads of livestock in wolf range	423079	29136	2003-2010 (8)	-0.02	0.006	< 0.001
<i>Euros damages</i>	Cost in euros of verified damages by wolves	691498	201687	2003-2010 (8)	0.104	0.01	< 0.001
<i>News damages</i>	News on damages by wolves	91	26	2004-2010 (7)	-0.12	0.02	< 0.001

## References

- Agarwala, M., Kumar, S., Treves, A. & Naughton-Treves, L. (2010). Paying for wolves in Solapur, India and Wisconsin, USA: Comparing compensation rules and practice to understand the goals and politics of wolf conservation. *Biological Conservation*, 143(12): 2945-2955.
- Ale, S.B. & Whelan , C.J. (2008). Reappraisal of the role of big, fierce predators! *Biodiversity and Conservation*, 17(4): 685-690.
- Álvares, F., Barroso, I., Blanco, J.C., Correia, J., Cortés, Y., Costa, G., Llaneza, L., Moreira, L., Nascimento, J., Palacios, V., Petrucci-Fonseca, F., Pimenta, V., Roque, S. & Santos, E. (2005). Wolf status and conservation in the Iberian Peninsula. Pp: 66-67. In: Abstracts of Frontiers of Wolf Recovery, 1-4 October 2005. International Wolf Center, Colorado Springs, Colorado.
- Bangs, E.E., Fontaine, J.A., Jiménez, M.D., Meier, T.J., Bradley, E.E., Niemeyer, C.C., Smith, D.W., Mack, C.M. & Asher, V. (2005). Managing wolf-human conflicts in the northwestern United States. Pp: 340-356. In: Woodroffe et al. (Eds). *People and Wildlife: conflict or coexistence?*. Conservation Biology 9. Cambridge University Press.
- Barja, I. (2009). Prey and prey-age preference by the Iberian wolf *Canis lupus signatus* in a multiple-prey ecosystem. *Wildlife Biology*, 15: 147-154
- Blanco, J.C., Cuesta, L. & Reig, S. (1992). Distribution, status and conservation problems of the wolf *Canis lupus* in Spain. *Biological Conservation*, 60: 73-80
- Blanco, J.C. (2003). Wolf Damage Compensation Schemes in Spain. *Carnivore Damage Prevention News*, No. 6: 7-9
- Blanco, J.C., Sáenz de Buruaga, M. & Llaneza, L. (2007). *Canis lupus Linnaeus 1758. Ficha Libro Rojo*. Pp: 275-276. In: L. J. Palomo, J. Gisbert y J. C. Blanco (Eds). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad -SECEM- SECEMU*, Madrid.
- Boitani, L., Ciucci, P. & Raganella-Pelliccioni, E. (2010). Ex-post compensation payments for wolf predation on livestock in Italy: a tool for conservation? *Wildlife Research*, 37(8): 722-730.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H. & White, J-S. S. (2008). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (3): 127-135
- Brainerd, S.M., Andrén, H., Bangs, E.E., Bradly, E.H., Fontaine, J.A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jiménez, M.D., Jozwiak, E.A., Liberg, O., Mack, C.C., Meier, T.J., Niemeyer, C.C., Pedersen, H.C., Sand, H., Schultz, R.N., Smith, D.W., Wabakken, P. & Wydeven, A.P. (2006). The Effects of Breeder Loss on Wolves. *The Journal of Wildlife Management*, 72(1): 89-98
- Brodie, J.F. & Gibeau, M.L. (2007). Brown bear population trends from demographic and monitoring-based estimators. *Ursus*, 18:137-144.
- Bruskotter, J. & Shelby, L.B. (2010). Human dimensions of large carnivore conservation and management: Introduction to the special issue. *Human Dimensions of Wildlife*, 15: 311-314.

- Bulte, E. H. & Rondeau, D. (2005). Research and Management Viewpoint: Why compensating wildlife damages may be bad for conservation. *The Journal of Wildlife Management*, 69(1): 14-19.
- Burnham, K. P. & Anderson, D.R. (2004). Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2): 261-304.
- Burnham, K. P., Anderson, D.R. & Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65: 23–35
- Cabral, M.J., Almeida, J., Almeida, P.R., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Oliveira, M.E., Palmeirim, J.M., Queiroz, A.I., Rogado, L. & Santos-Reis, M. (Eds) (2005). *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Instituto da Conservac,a˜o da Natureza, Lisboa.
- Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J.L., Bielby, J. & Mace, G.M. (2004). Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS biology*, 2(7): 909-914.
- Cavalcanti, S.M.C., Marchini, S., Zimmermann, A., Gese, E.M. & Macdonald, D.W. (2010). Jaguars, livestock, and people in Brazil: realities and perceptions behind the conflict. Pp: 383-402. In: *The biology and conservation of wild felids*, D. Macdonald & A. Loveridge (Eds.). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Chapron, G., Legendre, S., Ferrière, R., Clobert, J. & Haight, R.G. (2003). Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *C. R. Biologies*, 326: 575–587
- Clevenger, A. P., Campos, M. A. & Hartasánchez, A. (1994). Brown bear *Ursus arctos* predation on livestock in the Cantabrian Mountains, Spain . *Acta Theriologica*, 39 (3): 267-278.
- Crawley, M.J. (2007). *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd. England. 942 pp.
- Cuesta, L., Bárcena, F., Palacios, F. & S. Reig, S. (1991). The trophic ecology of the Iberian Wolf (*Canis lupus signatus Cabrera, 1.907*). A new analysis of stomach's data. *Mammalia*, 55 (2): 239-254.
- Dahle, B., Sorensen, O.J., Wedul, E.H., Swenson, J.E. & Sandegren, F. (1998). The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildlife Biology*, 4: 147-158.
- Enserink, M. & Vogel, G. (2006). The carnivore comeback. *Science*, 314: 746-749.
- Fascione, N., Delach A. & Smith, M. (2004). *People and predators: From conflict to coexistence*. Island Press.
- Fernández-Gil, A. (2004). Sobre los hábitos alimenticios en la Cordillera Cantábrica del lobo (*Canis lupus*). *Locustella*, 2: 24-37 (<http://www.locustella.org/revista/02/pdf/02>)
- Fernández-Gil, A., Ordiz, A. & Naves, J. (2010). Are Cantabrian Brown Bears Recovering? *Ursus*, 21(1): 121-124.
- Fourli, M. (1999). Compensation for Damages caused by Bears and Wolves in the European Union. Life, European Commission.
- Frank, L.G., Woodroffe, R. & Ogada, M.O. (2005). People and predators in Laikipia district, Kenya. Pp: 286-304. In: *People and Wildlife. Conflict or Coexistence?*, Woodroffe, R., Thirdgood, S. & Rabinowitz, A. (Eds.). *Conservation Biology Series*, 9. Cambridge University Press.

- Fuller, K. (1989). *Population Dynamics of Wolves in North-Central Minnesota*. Wildlife Monographs No.105, 39pp.
- García-Gaona, J.F. (1995). Damages attributed to the brown bear in Spain: the case of Asturias. International Conference on Bear Research and Management, 9(2):97-105.
- Gazzola, A., Capitani, C., Mattioli, L., & Apollonio, M. (2007). Livestock damage and wolf presence. *Journal of Zoology*, 274(3): 261-269
- Gittleman, J. L. & Gompper, M.E. (2001). The risk of extinction--what you don't know will hurt you. *Science*, 291: 997-999.
- Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D.W. & Wayne, R.K. (Eds.) (2001). *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press.
- Gore, M. L., Siemer, W.F., Shanahan, J.E., Schuefle, D. & Decker, D.J. (2005). Effects on risk perception of media coverage of a black bear-related human fatality. *Wildlife Society Bulletin*, 33(2): 507-516.
- Graham, K., Beckerman, A.P. & Thirgood, S. (2004). Human-predator-prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation*, 122(2): 159-171.
- Haber , G.C. (1996). Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, 10: 1068–1081.
- Harper, E.K., Paul, W.J., Mech, L.D. & Weisberg, S. (2008). Effectiveness of Lethal, Directed Wolf Depredation Control in Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, 72(3): 778-784
- Harris, R.B., White, G.C., Schwartz, C.C. & Haroldson, M.A. (2007). Population growth of Yellowstone grizzly bears: uncertainty and future monitoring. *Ursus*, 18(2): 168-178.
- Hebblewhite, M., White, C., Nietvelt, C., McKenzie, J., Hurd, T.E., Fryxell, J.M., Bayley, S.E. & Paquet, P.C. (2005). Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86: 2135–2144.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. & Szymura, L. (2002). Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology*, 83(5): 1341-1356.
- Kaczensky, P. (1999). Large carnivore depredation on livestock in Europe. *Ursus*, 11: 59-71.
- Karamanlidis, A.A., Sanopoulos, A., Georgiadis, L. & Zedrosser, A. (2011). Structural and economic aspects of human-bear conflicts in Greece. *Ursus*, 22(2): 141-151.
- Karlsson, J. & Sjöström, M. (2007). Human attitudes towards wolves, a matter of distance. *Biological Conservation*, 137(4): 610-616.
- Kleiven, J., Bjerke, T. & Kaltenborn, B.P. (2004). Factors influencing the social acceptability of large carnivore behaviours. *Biodiversity and Conservation*, 13(9): 1647-1658.
- Knight, J. (2000). *Natural enemies: People-wildlife conflicts in anthropological perspective*. Routledge, London.
- Krofel, M., Černe, R. & Jerina, K. (2011). Effectiveness of wolf (*Canis lupus*) culling as a measure to reduce livestock depredations. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 95: 11-21.

La Nueva España (<http://www.lne.es/servicios/hemeroteca>) [accessed: November 2011]

- Lescureux, N. & Linnell, J.D.C. (2010). Knowledge and perceptions of Macedonian hunters and herders: The influence of species specific ecology of bears, wolves, and lynx. *Human Ecology*, 38(3): 389-399.
- Llaneza, L., Fernández-Gil, A. & Nores, C. (1996). Dieta del lobo en dos zonas de Asturias (España) que difieren en carga ganadera. *Doñana Acta Vertebrata*, 23 (2): 201-214.
- Linnell, J.D.C., Swenson, J.E. & Andersen, R. (2001) Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Animal Conservation*, 4: 345–349.
- Linnell, J. D. C., Promberger, C., Boitani, L., Swenson, J.E., Breitenmoser, U. & Andresen, R. (2005). The linkage between conservation strategies for large carnivores and biodiversity: the view from the "half-full" forests of Europe. Pp: 381-398. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J. (Eds.): *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington. D.C..
- Macdonald, D. W. & Loveridge, A.J. (2010). *Biology and conservation of wild felids*, Oxford University Press. 762 pp.
- Mattson, D.J., Blanchard, B.M., & Knight, R.R. (1992). Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark pine seed crops. *Journal of Wildlife Management*, 56(3): 432-442.
- Meriggi, A. & Lovari, S. (1996). A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology*, 33(6): 1561-1571.
- Mishra, C. (1997). Livestock depredation by large carnivores in the Indian trans-Himalaya: conflict perceptions and conservation prospects. *Environmental conservation*, 24(04): 338-343.
- Montag, J. (2003). Compensation and predator conservation: limitations of compensation. *Carnivore Damage Prevention News*, No. 6: 2-6
- Morehouse, A.T. & Boyce, M.S. (2011). From venison to beef: seasonal changes in Wolf diet composition in a livestock grazing area. *Frontiers in the Ecology and the Environment*, 9(8): 440-445
- Mowat, G. and D. C. Heard. 2006. Major components of grizzly bear diet across North America. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 473-489.
- Naves, J., Wiegand, T., Fernández-Gil, A. & Stephan, T. (1999). Riesgo de extinción del oso pardo cantábrico. La población occidental. Fundación Oso de Asturias. 284 pp.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. & Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology*, 17(5): 1276-1289.
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Rodríguez, C. & Delibes, M. (2006). Brown bear food habits at the border of its range: A long-term study. *Journal of Mammalogy*, 87 (5): 899-908.
- Naughton-Treves, L., Grossberg, R. & Treves, A. (2003). Paying for tolerance: rural citizens' attitudes toward wolf depredation and compensation. *Conservation Biology*, 17(6): 1500-1511.
- Ogada, M.O., Woodroffe, R., Oguge, N.O. & Frank, L.G. (2003). Limiting Depredation by African Carnivores: the Role of Livestock Husbandry. *Conservation Biology*, 17(6): 1521-1530

- Palomero, G., Ballesteros, F., Nores, C., Blanco, J.C., Herrero, J. & García-Serrano, A. (2007). Trends in number and distribution of brown bear females with cubs-of-the-year in the Cantabrian Mountains, Spain. *Ursus*, 18 (2): 145-157
- Peterson, M. N., Birckhead, J.L., Leong, J., Peterson, M.J. & Peterson, T.R. (2010). Rearticulating the myth of human-wildlife conflict. *Conservation Letters*, 3(2): 74-82.
- Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo, D., Farrell, L., Sunquist, M.E. & Eisenberg, J.F. (2003). Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation*, 109(2): 297-310.
- Redpath, S. M., Young, J., Evely, A., Adams, W.M., Sutherland, W.J., Whitehouse, A., Amar, A., Lambert, R.A., Linnell, J.D.C., Watt, A. & Gutiérrez, R.J. (2012). Understanding and managing conservation conflicts. *Trends in Ecology & Evolution*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.021>
- Reques, P. (1993). Antropogeografía del área de distribución del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp: 223–264. In J. Naves & G. Palomero (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España. Colección Técnica. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA)*, Madrid.
- Rodríguez, C., Naves, J., Fernández-Gil, A., Obeso, J.R. & Delibes, M. (2007). Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation*, 33 (4): 1-9
- Røskaft, E., Händel, B., Bjerke, T. & Kantelborn, B.P. (2007). Human attitudes towards large carnivores in Norway. *Wildlife Biology*, 13(2): 172-185.
- R Development Core Team, (2009). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Version 2.14.0
- SADEI. Sociedad Asturiana de Estudios Económicos e Industriales (<http://www.sadei.com>) [accessed: November 2011]
- SAS Institute. (2003). SAS version 9.2. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schwartz, C.C., Swenson, J.E. & Miller, S. (2003). Large carnivores, moose, and humans: a changing paradigm of predator management in the 21st century. *Alces*, 39: 41-63.
- Servheen, C., Herrero, S., Peyton, B., (compilers) & the IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialists Groups. (1999). *Bears: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 309 pp.
- Sillero-Zubiri, C. & Laurenson, M.K. (2001). Interactions between carnivores and local communities: conflict or co-existence? Pp: 282–312. In: J.L. Gittleman, S.M. Funk, D.W. Macdonald & R.K. Wayne (Eds.). *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sillero-Zubiri, C., Sukumar, R. & Treves, A. (2007). *Living with wildlife: the roots of conflict and the solutions. Key topics in conservation biology*. Blackwell Publishing, Oxford: 253-270.
- Soulé, M.E., Estes, J., Berger, J. & Martínez del Río, C. (2003). Ecological effectiveness: conservation goals for interactive species. *Conservation Biology*, 17(5), 1238-1250.
- Soulé, M.E., Estes, J., Miller, B. & Honnold, D.L. (2005). Strongly interacting species: conservation policy, management and ethics. *BioScience*, 55(2), 168-176.

- Talegón, J. & Gayol, X. (2010). *El uso de estadísticas de predación sobre ganado em la gestión y conservación del lobo em la Península Ibérica.* Pp: 117-135. In: Fernández-Gil, A., Álvares, F., Vilá, C. y Ordiz, A. (Eds.). *Los lobos de la Península Ibérica. Propuestas para el diagnóstico de sus poblaciones.* ASCEL, Palencia.
- Treves, A. & Naughton-Treves, L. (1999) Risk and opportunity for humans coexisting with large carnivores. *Journal of Human Evolution*, 36: 275–82.
- Treves, A. & Karanth, K. U. (2003). *Human-Carnivore Conflict and Perspectives on Carnivore Management Worldwide.* *Conservation Biology*, 17 (6): 1491–1499
- Treves, A. & Naughton-Treves, L. (2005) Evaluating lethal control in the management of human-wildlife conflict. Pp. 86–106. In: R.W. Woodroffe, S. Thirgood & A. Rabinowitz (Eds.), *People and Wildlife, Conflict or Coexistence?*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Treves, A. (2009). Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology*, 46:1350–1356.
- Treves, A., Jurewicz, R.L., Naughton-Treves, L. & Wilcove, D.S. (2009). The price of tolerance: Wolf damage payments after recovery. *Biodiversity and Conservation*, 18(14): 4003-4021.
- Tuyttens, F.A.M. & Macdonald, D.W. (2000) Consequences of social perturbation for wildlife management and conservation. Pp. 315–329. In: L.M. Gosling & W.J. Sutherland (Eds.). *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ver Hoef, J. M. & Boveng, P.L. (2007). Quasi-poisson vs. negative binomial regression: How should we model overdispersed count data? *Ecology*, 88(11): 2766-2772.
- Vucetich, J. A., Peterson, R.O. & Schaefer , C.L.(2002). The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology*, 83(11): 3003-3013.
- Wallach, A.D., Ritchie, E.G., Read, J. & O'Neill, A.J. (2009). More than mere numbers: the impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. *PLoS ONE* 4, e6861. doi:10.1371/journal.pone.0006861
- Weber, W. & Rabinowitz, A. (1996). A global perspective on large carnivore conservation. *Conservation Biology*, 10(4): 1046-1054.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández-Gil, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Monographs*, 68 (4): 539-570.
- Woodroffe, R. (2000). Predators and people: Using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3: 165–173.
- Woodroffe, R. (2001). Strategies for carnivore conservation: Lessons from contemporary extinctions. Pp. 61–92. In: Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK (Eds.). *Carnivore conservation*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. (2005). *People and Wildlife: Conflict or Coexistence?* Cambridge University Press. Cambridge.
- Zedrosser, A., Dahle, B., Swenson, J.E. & Gerstl, C.N. (2001). Status and management of the Brown Bear in Europe. *Ursus*, 12:9-20.



*La compleja sociabilidad cooperativa de los lobos no está exenta de tensiones: a) un macho alfa regaña a un cachorro ante los insistentes requerimientos de atención por parte de éste; b) Las relaciones de dominancia y jerarquías se muestran a edades tempranas en los lobos: tres cachorros socializan mientras desarrollan algunas de las pautas que manifestarán casi a diario a lo largo de su vida adulta (fotos: AFG).*



*c) Aunque considerados como carnívoros no-sociales (en realidad no-cooperativos), los osos socializan a menudo y los juegos son una de sus expresiones, manifestados prácticamente en todas las edades con distinta intensidad: dos osos juegan activamente en época de hiperfagia, agosto de 2010 (foto: D Ramos).*



## **DISCUSIÓN GENERAL**

---



## ***Los grandes carnívoros en ambientes humanizados***

La relación entre humanos y grandes carnívoros ha pasado desde fases de competencia directa con sociedades de cazadores-recolectores hasta las denominadas situaciones de conflicto más recientes, derivadas sobre todo por la predación a animales domésticos (Breitenmoser 1998; Woodroffe *et al.* 2005). Como consecuencia de esa cambiante y compleja relación histórica, una característica común a casi todas las poblaciones de grandes carnívoros que sobreviven actualmente en áreas humanizadas es su vulnerabilidad crónica (Cardillo *et al.* 2004). La mortalidad sufrida por causas humanas (caza, controles, furtivismo, accidentes) y la escasez de hábitats naturales, más seguros, limita la recuperación demográfica de las poblaciones y dificulta su conservación (Cardillo *et al.* 2005).

Pero, a pesar de su vulnerabilidad actual, no han sido los carnívoros los únicos ni quizá los mayores perdedores a lo largo de la historia reciente. Otros grupos han sufrido aún mayores regresiones y pérdidas de especies, en gran medida por causas humanas, en tiempos históricos (Turvey 2009, Turvey & Fritz 2011). En Europa se han perdido en los últimos pocos siglos más especies de herbívoros (uros, tarpanes, encebrados) que del orden *Carnivora*. También es el caso de la Península Ibérica y de la Cordillera Cantábrica en particular, donde en los últimos siglos se perdieron varias especies de bóvidos y cérvidos (aunque algunos se han reintroducido en el siglo XX) y recientemente sólo una especie de carnívoro, el lince eurasiático. A pesar de la escasez natural derivada de su posición trófica (Colinvaux 1979, Terborgh & Estes 2010), y de la obsesiva persecución sufrida (aunque esta obsesión puede ser relativamente reciente, ver Stolzenburg 2008), algunos grandes carnívoros han mantenido poblaciones exigüas en los ambientes humanizados del sur de Europa.

Los grandes carnívoros han asombrado e influido a las culturas humanas durante milenios, y lo siguen haciendo, incluso en aquellos lugares donde son realmente peligrosos (ver Quammen 2003). Siguen siendo fascinantes (Gingsberg 2001, Kruuk 2002) y quizá no han sido tan letales y conflictivos como los perciben algunos sectores sociales en estos tiempos post-industriales.

¿Por qué han persistido comparativamente mejor que otros grupos, a pesar de su crónica vulnerabilidad demográfica? Una menor hostilidad en tiempos históricos, y sobre todo cierta flexibilidad (comportamental, demográfica, ecológica, morfológica), pueden ser las claves que permitan comprender por qué han sobrevivido hasta el siglo XXI algunas especies de grandes carnívoros en ambientes humanizados.

Entre los grandes carnívoros, parecen más resistentes a riesgos de extinción aquellas especies que muestran flexibilidad en sus rasgos reproductivos, en la sociabilidad, en la dieta y en el comportamiento (Frank & Woodroffe 2001). Sin embargo, la resistencia viene aportada por disponer de una batería de tales rasgos y no sólo unos pocos. Por ejemplo, los licaones *Lycaon pictus* son muy eficaces en la caza, pero sus estrictas pautas comportamentales (relacionadas con la reproducción y la sociabilidad) y su baja eficiencia en las relaciones inter-específicas con otros grandes carnívoros (Creel *et al.* 2001) los hacen muy vulnerables ante los cambios, lo que ha contribuido a situarlos entre los grandes carnívoros más amenazados del mundo (Creel & Creel 2002).

Otras especies, sin embargo, notablemente osos pardos y lobos, parecen ser particularmente flexibles en cuanto a su comportamiento en comparación con otros grandes carnívoros. Una plasticidad que es extensible, o está relacionada, con su plasticidad morfológica y ecológica: no en vano, osos pardos y lobos son los dos grandes carnívoros con las mayores áreas actuales de distribución mundial (Nowak 2004) y prueba de su diversidad morfológica son las decenas de formas, razas y subespecies que se han descrito en el siglo XX, aunque la mayoría no están hoy aceptadas (Heptner & Naumov 1998, Nowak 2003).

En síntesis, los grandes carnívoros que persisten en ambientes humanizados se caracterizan por: 1) una cierta plasticidad (etológica, ecológica, morfológica); y 2) la singular interacción como grupo con los humanos (singularidad compartida con otros grandes predadores, ver Quammen 2003). Ambas características condicionan, por un lado su estudio, notablemente de su abundancia y monitoreo (los ambientes humanizados son heterogéneos y están sujetos a rápidos cambios), y por otro nuestra percepción, que se manifiesta de forma llamativa en las situaciones de conflicto (Knight 2000, Gittleman *et al.* 2001, Woodroffe *et al.* 2005). Y todo ello tiene importantes consecuencias en la gestión y en la conservación de sus poblaciones (Figura 3).

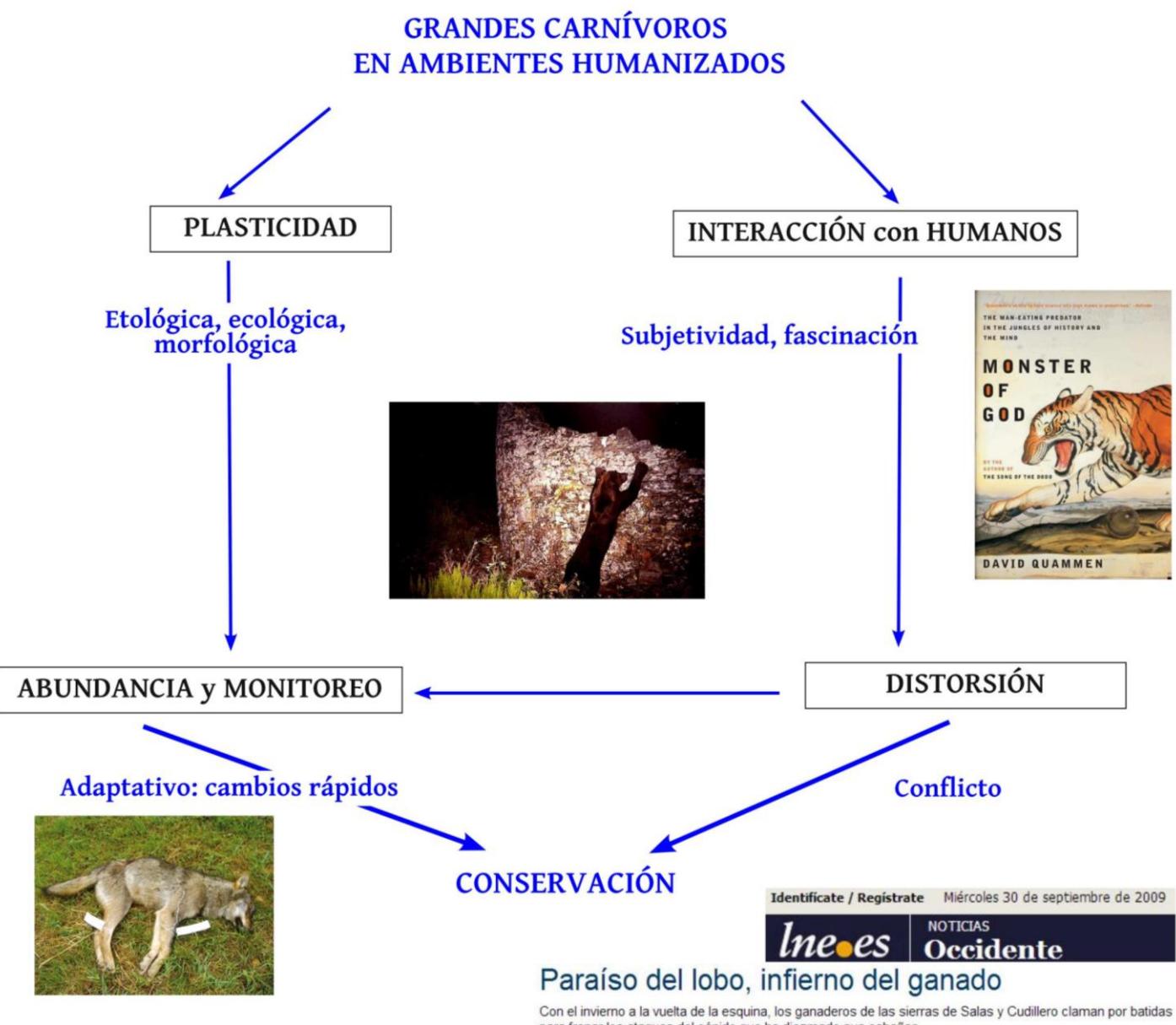


Figura 3

La flexibilidad ecológica y etológica de osos y lobos, unida a la peculiar interacción entre humanos y grandes carnívoros, condiciona la gestión y tiene importantes consecuencias en la conservación de sus poblaciones en ambientes humanizados.

Un oso adulto negocia la entrada a un cortín en Cangas del Narcea (foto: A. Ramos); un joven lobo abatido en controles de población en el Parque Nacional de Picos de Europa (foto: R. Portas); titulares del diario La Nueva España (Asturias); portada de *Monster of God* (D. Quammen)

## ***Plasticidad etológica y conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados***

La plasticidad etológica de algunas especies implica la capacidad de adoptar diferentes respuestas individuales a situaciones concretas (Caro 1998, Festa-Bianchet & Apollonio 2003) y las respuestas individuales pueden tener un efecto proporcionalmente muy importante en pequeñas poblaciones, aquellas sometidas en principio a un mayor riesgo de extinción (Caughley 1994), en caso de que aporten capacidad de adaptación a nuevas situaciones (de hábitat, de recursos, de persecución). No obstante, las diferencias de comportamiento entre individuos no alcanzan la misma magnitud en todas las especies; hay especies más flexibles que otras. Y aquellas especies más flexibles (ecológicamente, en comportamiento) son menos vulnerables a la extinción (Rossmanith *et al.* 2006, González-Suárez & Revilla 2012), incluyendo algunas especies de grandes carnívoros (Frank & Woodroffe 2001). En definitiva, las respuestas individuales de comportamiento y por tanto el valor específico de cada individuo son importantes para tener en cuenta la variabilidad aportada por los individuos en el diseño de estrategias de conservación (Caro 1999, Gosling & Sutherland 2000).

En este trabajo no hemos estudiado respuestas individuales a cambios en el entorno porque no hemos tenido acceso a ejemplares marcados. El objetivo ha sido describir algunos patrones mostrados por el conjunto de una población a las condiciones particulares del hábitat que ocupa, que incorpora los comportamientos de los individuos de una población concreta. Tales patrones han sido comparados con lo observado en otras poblaciones, han permitido diseñar y aplicar métodos para estimar abundancia y monitorizar sus poblaciones (y su ecología trófica, en el caso de los osos) y han sido analizados en el contexto de los conflictos derivados de su manejo y conservación. En este sentido, adaptarse a nuevas situaciones puede acarrear, en el caso de grandes carnívoros que viven en ambientes humanizados, un incremento de situaciones de conflictos y, por tanto, incrementos en las tasas de mortalidad.

Las aplicaciones que se deriven para su conservación son específicas de los contextos espacial y temporal en que se ha llevado a cabo este trabajo, pero también del contexto social, cultural o político, cuya importancia ha sido puesta de manifiesto en conservación en general (Redpath *et al.* 2012) y de grandes carnívoros en particular (Schaller 1994; ver Capítulo 7 de

esta tesis). Así y todo, apuntan ideas generales de cómo incorporar historia natural y comportamiento al monitoreo de las poblaciones locales y de las situaciones de conflicto derivadas de su presencia y conservación.

Las respuestas comportamentales ante riesgos pueden producirse rápidamente o de forma lenta (Ydenberg & Dill 1986, Cresswell 2008), y también en los grandes carnívoros la capacidad de adaptarse a medios humanizados puede manifestarse a distintas velocidades. Lentamente, como respuesta adaptativa a cambios estructurales progresivos en el hábitat o como efecto de persecución histórica (Swenson 1999). O de manera casi inmediata, derivada de la plasticidad en el comportamiento de los individuos y como respuesta a situaciones nuevas, como por ejemplo los riesgos producidos por la caza recreativa. En principio, los grandes carnívoros estarían poco capacitados para responder con comportamientos para evitar riesgos por predación, dada su condición de predadores apicales, pero algunas especies, y en concreto los osos pardos, son capaces de responder rápidamente a algunas situaciones (Ordiz *et al.* 2012). Y no sólo a riesgos, sino a recursos sin cambios llamativos estructurales del hábitat, por ejemplo por la aparición de fuentes de alimento antes inexistente: lobos a desechos de granjas en la meseta del Duero, o los osos a la apicultura moderna en la Cordillera Cantábrica (Cuesta *et al.* 1991, Capítulo 7 de esta tesis). Así, la flexibilidad ecológica y etológica han podido ser cualidades determinantes para que las poblaciones hayan conseguido persistir en ambientes humanizados modificando ciertas características como la agresividad, el tamaño corporal, el tamaño de grupo, o los ritmos diarios.

Surge entonces la pregunta: ¿Se han perdido de forma irreversible las características anteriores? Y si es así ¿Qué consecuencias tendrá para la capacidad de adaptación a nuevos cambios, es decir, para la conservación de las poblaciones a largo plazo? Para ciertas especies, algunas características perdidas en el curso de unas pocas generaciones pueden ser difíciles de recuperar, ya que hay diferencias inter-específicas en la calidad de flexibilidad: en comparación, algunas especies son capaces de recuperar comportamientos perdidos, mejor o más rápidamente que otras (Berger 2008).

La flexibilidad en el comportamiento (pero también ecológica y morfológica) de las especies tratadas en esta tesis, manifestada por ejemplo por su capacidad para adaptarse a situaciones nuevas de riesgo o para usar nuevas fuentes de alimento, les ha permitido ocupar áreas humanizadas, que pueden estar sujetas a cambios muy rápidos. Y la flexibilidad

comportamental puede manifestarse también en patrones peculiares de los sistemas de celo y de las estrategias reproductivas de las poblaciones locales, con importantes consecuencias en la dinámica de las mismas.

### ***Comportamientos de celo y estrategias reproductivas***

Algunos de los resultados de esta tesis muestran comportamientos de celo de los osos no descritos o infrecuentes en otras poblaciones: a) el uso repetido de *áreas de celo* donde se reúnen un llamativo número de adultos de ambos sexos (Capítulo 1); y b) alta frecuencia de infanticidio sexual (Capítulo 2).

Las agrupaciones de osos adultos en lugares concretos en años sucesivos sugieren mayor grado de sociabilidad que lo descrito por la bibliografía científica (Schwartz, Miller & Haroldson 2003, Swenson 2003, Bellemain *et al.* 2006). Aunque en este punto es preciso recordar que la distinción entre carnívoros sociales y solitarios es algo artificial, ya que todos los mamíferos muestran cierta sociabilidad (Leyhausen 1965, y ver discusión más adelante). Las agrupaciones de osos adultos en zonas de celo pueden interpretarse como una forma de contrarrestar las bajas densidades (efecto *Allee*) que en pequeñas poblaciones pueden desembocar en su desaparición (Allee *et al.* 1949, Berec *et al.* 2001).

Las agrupaciones han sido muy llamativas coincidiendo con un periodo de declive de la población seguido de un moderado incremento o estabilidad (1988-2004, periodo de estudio en el Capítulo 1 y que incluye el mínimo poblacional detectado, ver Wiegand *et al.* 1998, Naves *et al.* 1999, Palomero *et al.* 2007, Fernández-Gil *et al.* 2010). Sin embargo, no sabemos si las agrupaciones son tan llamativas (por ejemplo en términos de frecuencia de observaciones de celos múltiples respecto a simples, esto es, un macho y una hembra) en otras situaciones, por ejemplo de incremento poblacional, o si la frecuencia de casos de infanticidio sexual cambia a lo largo del tiempo. Así, parece interesante el monitoreo de los comportamientos de celo y su relación con la dinámica de esta población amenazada, ya sea de forma real o aparente (en el sentido de que puede sesgar algunos de los índices de monitoreo empleados, particularmente los números de hembras con crías del año; ver Fernández-Gil *et al.* 2010 y Capítulo 2). La oportunidad de monitorizar estos

comportamientos pone de relieve de nuevo la necesaria relación entre los estudios de comportamiento y la conservación de poblaciones amenazadas (Caro 1998, 2007).

Los infanticidios sexuales registrados en la población cantábrica de osos parecen poner de manifiesto que este comportamiento ocurre con mayor frecuencia que en otras poblaciones que viven en ambientes más naturales (McLellan 1994, Swenson *et al.* 1997). La elevada incidencia de los infanticidios puede deberse a las peculiares estructuras de edades en poblaciones pequeñas y sobre todo con altas tasas de mortalidad adulta (Wiegand *et al.* 1998). Como consecuencia, las poblaciones en ambientes humanizados pueden tener mayor abundancia relativa de potenciales infanticidas que las que habitan ambientes más naturales. Las peculiares adaptaciones a las situaciones locales (en este caso de la Cordillera Cantábrica), como por ejemplo la alta sociabilidad (y probablemente promiscuidad, tanto por machos como por hembras) descrita en época de celo, tiene como objetivo plausible por parte de las hembras la confusión de la paternidad para evitar eventuales infanticidios (Wolff & Macdonald 2003) y aumentar la eficacia reproductiva en el caso de los machos. Además, tanto los celos múltiples como los infanticidios sexuales pueden tener efectos en la dinámica de su población (Swenson *et al.* 1997, Wielgus & Bunnell 2000).

Es evidente la relación entre el hábitat (en sentido amplio: topografía, vegetación, y mayor riesgo de mortalidad en ambientes humanizados) y la dinámica de la población (Naves *et al.* 2003, Delibes *et al.* 2008). Los cambios en el hábitat pueden conducir a cambios en la dinámica de la población a través de mecanismos sutiles, por ejemplo afectando a los sistemas de celo, como se ha apuntado para la población pirenaica de quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* (Carrete *et al.* 2006). Sin embargo, también los cambios en la dinámica de la población puedan suponer cambios en las estrategias reproductivas (alta mortalidad de machos adultos puede conducir a mayores tasas de infanticidio sexual, Swenson *et al.* 1997), que a su vez incide en la dinámica de la población. Algunos resultados presentados en esta tesis pueden apuntar en esa dirección: ¿cambia la frecuencia de infanticidios sexuales y a su vez el grado de poligamia en función de cambios en la dinámica de la población? El conocimiento de la dinámica de una población es clave en biología de conservación y se deriva en gran medida del monitoreo, tanto de la abundancia como de las pautas de comportamiento.

## ***Abundancia y monitoreo: la importancia del comportamiento y la ecología de las poblaciones locales***

Las estimas de abundancia y el monitoreo de las poblaciones son cruciales en biología de la conservación porque permiten determinar el tamaño y la tendencia de las poblaciones de interés. Así mismo, el conocimiento del comportamiento de esas poblaciones locales permite adecuar el diseño de los muestreos (Caro 2007).

La mayoría de las poblaciones de grandes carnívoros comparten muchas características en cuanto a la logística de estudio con los osos y lobos del noroeste ibérico: 1) no hay una muestra suficiente de ejemplares marcados ni parece previsible contar con ellos en un futuro próximo; 2) las estimas de abundancia por marcaje genético apenas comienzan a estar disponibles y las dificultades logísticas para monitorizar las poblaciones son enormes (Kendall *et al.* 2009). Ante tales carencias, hemos tratado de aprovechar las ventajas que suponen algunas de las características locales de estas poblaciones y apoyándonos en el conocimiento previo de su comportamiento e historia natural, adecuar sistemas de monitoreo para medir abundancias y estimar la potencia del método. En este sentido, en los Capítulos 3 y 4 de esta tesis hemos seguido una aproximación de monitoreo concreto con una objetivo definido (*target monitoring*, siguiendo a Nichols & Williams 2006) frente a un monitoreo sin objetivo o hipótesis concretas a priori (*surveillance monitoring*, según los mismos autores). Sin embargo, y a pesar de las críticas a los seguimientos inespecíficos, estos también pueden dar sus frutos y no han de ser abolidos (Yoccoz *et al.* 2001, Nichols & Williams 2006). De hecho, los trabajos presentados en los Capítulos 5 y 6 de esta tesis son producto de un monitoreo inespecífico que da resultados interesantes.

En nuestro estudio de la fenología de celo de la población cantábrica de osos (Capítulo 1) y de su ecología trófica (Capítulo 5), conocer algunas particularidades de la población nos ha permitido diseñar muestreos específicos e interpretar la detectabilidad estacional de los ejemplares (Capítulo 3). En el caso de los lobos, el conocimiento de la biología reproductiva y de las variaciones en la sociabilidad estacional de los ejemplares ha sido la base para diseñar los muestreos y los análisis de los datos para estimar un parámetro clave: el tamaño de grupo (Capítulo 4).

Así, los trabajos expuestos en los Capítulos 3 y 4 son claros ejemplos de la relación entre el estudio del comportamiento y de la ecología de las poblaciones locales con la conservación de las mismas, en este caso a través de estimas de abundancia y monitoreo; y hemos considerado también como de interés de monitoreo a los patrones del comportamiento trófico de una población (Capítulos 5 y 6).

El nivel de monitoreo de las poblaciones puede variar enormemente, entre métricas sencillas de estima de abundancia hasta programas de recogida de información para elaborar modelos demográficos<sup>5</sup>, aunque todas ellas tienen sus limitaciones y ventajas en función de la complejidad y esfuerzos requeridos (ver Thompson *et al.* 1998, Anderson 2001 y compilación de Long *et al.* 2008 para el caso concreto de monitoreo de poblaciones de carnívoros). Entre las dificultades básicas para estimar abundancias se sitúa, quizá por encima de todas, la evaluación de las probabilidades de detección de los individuos, tan importante que a menudo se ha considerado una necesidad ineludible, aunque no siempre es posible en sentido estricto (Thompson *et al.* 1998, Buckland *et al.* 2001, Mackenzie & Kendall 2002, pero ver discusión en Welsh *et al.* 2013 sobre la necesidad de estimar probabilidades de detección). En los casos, muy frecuentes en la práctica, en los que no se puede estimar pero se espera que la probabilidad de detección sea menor que 1 se han desarrollado procedimientos que buscan obtener tasas de ocupación de las unidades de muestreo (e.g. Mackenzie *et al.* 2002, pero ver de nuevo Welsh *et al.* 2013). Una aproximación a este procedimiento ha sido desarrollada en el Capítulo 3 de esta tesis, adaptado además a las condiciones peculiares de comportamiento y ecología de la población cantábrica de osos.

Tanto si la probabilidad de detección puede ser conocida en sentido estricto como si no, conviene explorar factores que afectan a la detección de los ejemplares y en definitiva a los métodos para estimar abundancia; conviene además estimar la potencia de los métodos para detectar cambios en las poblaciones (Mackenzie & Kendall 2002, Maxwell & Jennings 2005). En nuestro caso, los dos trabajos en los que hemos estimado abundancia de osos y de lobos han incluido tanto una exploración de factores (ambientales y metodológicos) que pueden afectar a la detección, como una evaluación de la potencia para detectar declives en las métricas de abundancia consideradas (Capítulos 3 y 4). En ambos casos hemos tratado de

---

5. Aunque los modelos demográficos y los PVA son mucho más que monitoreo: son análisis de los factores y parámetros que conducen la dinámica de la población.

aplicar métodos que separen la variabilidad debida a aspectos puramente metodológicos (como esfuerzo o distancia) y comportamentales (como la estacionalidad del comportamiento de celo en osos o el grado de cohesión de los grupos de lobos) de la variabilidad en abundancia. De esta manera hemos tratado de separar los sesgos debidos a los factores metodológicos de la propia variabilidad ambiental (Staples *et al.* 2004).

En síntesis, los seguimientos se desarrollan en un contexto físico y temporal concreto: estudiamos poblaciones vulnerables de grandes carnívoros que habitan en ambientes humanizados, donde los cambios del entorno pueden inducir patrones de comportamiento, que condicionan a su vez los métodos de estimación y seguimiento de la abundancia. El desarrollo de métodos para cuantificar los cambios en el uso de los recursos por la población (en este caso recursos tróficos por los osos), ofrecen la posibilidad de relacionarlos a su vez con cambios globales y locales que afectan a la propia composición y calidad del hábitat (Naves *et al.* 2003 y ver Capítulos 5 y 6). Y enlazan con la posibilidad de analizar situaciones de conflicto generadas por la presencia de grandes carnívoros con intereses humanos y de cómo las situaciones varían a lo largo del tiempo en función de diversas componentes (Capítulo 7).

## ***Presencia de grandes carnívoros en áreas humanizadas: situaciones de conflicto***

### *¿Qué entendemos por conflicto?*

La literatura técnica y científica suele considerar como *conflicto* entre humanos y vida silvestre a ciertas situaciones o escenarios en las que los humanos se ven afectados por la presencia de fauna silvestre (y por grandes carnívoros en particular) al generar daños a propiedades, competencia por especies presa o situaciones de riesgo para las personas (Kleiven *et al.* 2004, Woodroffe *et al.* 2005). Como consecuencia, la persecución directa justificada por el conflicto (aunque a menudo la justificación puede tener argumentos endebles), suele tener efectos severos en la conservación de poblaciones de carnívoros (Woodroffe *et al.* 2005, Loveridge *et al.* 2010).

Paradójicamente (¿o no tanto?), se suelen excluir de la acepción de conflictos aquellas situaciones en las que se producen pérdidas por causas naturales (nevadas, despeñamientos, enfermedades), que a menudo son mucho más cuantiosas que las causadas por predación (Bangs *et al.* 2005), pero no están producidas por fieras, que en este caso serían *daños*. Tampoco suelen entrar en la categoría de conflictos los daños producidos en cultivos por micromamíferos o aves, por ejemplo. Aunque no es objetivo de esta tesis, sino más bien de la psicología o la sociología, la retórica usada en la interacción entre humanos y fieras está sin duda afectada por la singular interacción (que va desde la fascinación al odio) y que se ha comentado antes (Kruuk 2002, Quammen 2003). Una singularidad que tiene importantes consecuencias en la conservación de los grandes carnívoros por cuanto incluye componentes que afectan y, a menudo, conducen las medidas de gestión (con frecuencia letales).

Por otro lado, de la acepción de conflicto comúnmente utilizada se suelen excluir las múltiples actuaciones y comportamientos humanos que afectan a los grandes carnívoros, conduciendo a extinciones locales y fragmentación de hábitats y poblaciones. De hecho, el uso del término *conflicto* para definir y tratar situaciones problemáticas entre humanos y vida silvestre tiene un marcado carácter antropocéntrico (Knight 2000). Así, las acepciones de la Real Academia Española sobre conflicto incluyen *combate, lucha, pelea, enfrentamiento*, entre otras. Este antropocentrismo retórico condiciona la comprensión y la gestión de estas situaciones, dando a entender que existe simetría en el sufrimiento o las molestias entre los grandes carnívoros y los humanos; da a entender incorrectamente la existencia de un antagonismo consciente (Peterson *et al.* 2010), y conduce a menudo a una retórica beligerante y de confrontación.

De hecho, los escenarios del denominado *conflicto* entre carnívoros y humanos parecen en realidad situaciones de conflicto entre actitudes o acciones de distintos sectores de la sociedad. Entre ellas, la propia conservación de la naturaleza es una de las actitudes en colisión con otras, como el desarrollo basado en abuso de recursos naturales, intereses económicos o intolerancia sobre otras formas de vida, entre muchas otras (Redpath *et al.* 2012)

Así, se ha llamado mucho la atención sobre la importancia de tener en cuenta en los diagnósticos del conflicto aquellas componentes que han sido calificadas como subjetivas (valores, creencias, percepciones, cultura) y que condicionan y afectan a la propia comprensión del escenario (Frank *et al.* 2005, Cavalcanti *et al.* 2010, Redpath *et al.* 2012).

Tales componentes pueden condicionar nuestras percepciones de vecindad y de tolerancia, e hipotecar finalmente un objetivo de coexistencia.

Porque, si no es por esa compleja mezcla de hechos y suposiciones, ¿cómo se pasa tan rápido de un contexto de población amenazada a uno de superpoblación, a veces con cambios numéricos de sólo unas decenas o pocos cientos? Por ejemplo, hace 15 años apenas 100 osos eran muy pocos en la Cordillera Cantábrica y actualmente 200 osos pueden ser tantos que se ha llegado a sugerir su caza deportiva en un futuro próximo, o colisionan con actividades económicas en espacios protegidos; es el caso del conocido proyecto de estación de esquí en San Glorio. Los lobos han pasado de estar a punto de desaparecer en la década de los 70 a ser calificados actualmente como “en riesgo de superpoblación”<sup>6</sup> y se produce ese cambio de percepción con el paso de 100 a apenas 300 grupos en un par de décadas (Blanco *et al.* 1992, Álvares *et al.* 2005).

Se evidencian así las complejas dimensiones del llamado *conflicto* (sin duda un asunto clave en Biología de Conservación) cuando se ven afectadas pequeñas poblaciones de grandes carnívoros en ambientes humanizados: ligeras mejorías del estado de conservación de poblaciones vulnerables o amenazadas suponen incremento de contacto con humanos, pasando casi en un continuo de *muy pocos* a *demasiados*.

#### *Flexibilidad, habituación, comportamientos problemáticos*

Hemos argumentado que la plasticidad etológica reduce el riesgo de extinción porque permite adaptarse más rápidamente a situaciones nuevas o cambiantes del hábitat o de persecución humana (Frank & Woodroffe 2001), y aportamos evidencias de la misma tanto en osos como en lobos. Sin embargo, aunque la flexibilidad parece aportar ventajas, no está exenta de riesgos en ambientes humanizados.

Esos riesgos pasan, entre otros (además de los mayores riesgos de mortalidad), por la aparición de comportamientos de lo que se ha denominado como *habitación* a la presencia humana. Se refieren especialmente a la pérdida del miedo al hombre al desaparecer o

---

6. (*sic*), vocal de Federación Asturiana de Concejos, en Comité Consultivo del Plan de Gestión del Lobo en Asturias, 9 de octubre de 2012.

reducirse la persecución al tiempo que aumenta la presencia humana o al menos la frecuencia de contacto. No se incluyen en esta definición a la selección de comportamientos más asustadizos en situaciones de persecución (ver Swenson 1999). Entre los grandes carnívoros hay algunos ejemplos, como leones en Serengeti, tigres en la India ante la presencia de visitantes sobre elefantes, o lobos y osos en Denali y Yellowstone, entre otros. Y no sólo ocurre en carnívoros, sino con otros vertebrados (cetáceos, aves, ungulados).

En el caso de los osos pardos, se ha definido *habitación* como la pérdida de miedo a los humanos mediante la ausencia de acciones de fuerza negativas (McCullough 1982). Aunque ha habido algunos casos en la Cordillera Cantábrica de osos que podrían considerarse con comportamientos de habitación (aparentemente juveniles<sup>7</sup>), no sabemos que se hayan producido incidentes graves con humanos. En el caso de los lobos no conocemos ningún caso descrito en la Península Ibérica (y parecen poco frecuentes en el resto del mundo). Algunos casos de daños peculiares e infrecuentes por parte de osos en Asturias no pueden considerarse como *habitados* en sentido estricto, ya que esos ejemplares no se dejaban ver con facilidad. Sin embargo, su atrevimiento les llevó a romper portones de garajes y volcar contenedores de basuras dentro o en el entorno inmediato de algunos pueblos<sup>8</sup>. Sin embargo, estos comportamientos concretos, precisamente por infrecuentes, pueden deberse también a otro tipo de situaciones (sanitarias, tróficas) y no sólo por *habitación* a causas de pérdida de miedo.

Algunos comportamientos nuevos en osos (derivados de situaciones *nuevas*), son los llamados *condicionados* a fuentes de alimento de tipo humano (McCullough 1982). Poblaciones de multitud de especies de vertebrados están cada vez más condicionadas a los nuevos tipos de alimentos de origen humano: cigüeñas a vertederos, muchas especies de aves y mamíferos a cultivos, buitres a muladares. Como consecuencia, pueden surgir complejas situaciones de manejo y conservación: vulnerabilidad de poblaciones a epizootias, daños, controles de población, zoonosis, entre otras.

Otras situaciones de *conflicto* son las derivadas de episodios de *ataques* a personas por parte

---

7. Por ejemplo, en Villaux (Somiedo), Moal (Cangas del Narcea) y Cerredo (Degaña), todos ellos en Asturias.

8. En los concejos de Proaza y Quirós (Asturias) en 2005 y 2006.

de los grandes carnívoros. Si bien en nuestra zona de estudio los daños al ganado o apicultura suponen la inmensa mayoría de las situaciones de conflictos, existen algunos casos de ataques por osos a personas que pueden ser incluidas también en tales situaciones (Woodroffe *et al.* 2005, Quigley & Herrero 2005). En el caso de los ataques en el norte de Palencia en el núcleo oriental de osos (al menos cuatro episodios con contacto físico en la última década) la frecuencia de casos habría que relacionarla más con encuentros fortuitos entre humanos y osos en situaciones de riesgo (encames, junto a carroñas, celos) y por tanto pueden clasificarse como ataques *provocados* (aunque involuntariamente, por parte de los humanos) tal y como los definen Quigley & Herrero (2005). Las razones de la llamativa concentración de este tipo de episodios en una zona con muy baja densidad de osos puede estar más relacionada con la accesibilidad del hábitat osero por los humanos (Naves *et al.* 2003) que en patrones de comportamientos agresivos, condicionados o habituados por los osos locales.

Estos comportamientos (habituarios, condicionados, agresivos, entre otros) en grandes carnívoros y en osos en particular, han sido a menudo incluidos en la categoría de *problemáticos*, y como consecuencia, han dado lugar a los llamados *ejemplares problemáticos* que pueden portar tales comportamientos (ver Linnell *et al.* 1999, Swenson *et al.* 2000). Sin embargo, teniendo en cuenta que pueden ser producto de la capacidad de adaptarse a nuevas situaciones de hábitat en sentido amplio, la consideración de esos comportamientos como problemáticos parece más bien una retórica derivada de la percepción de las molestias o disturbios percibidos (ver Woodroffe *et al.* 2005), porque crean daños y además porque son potencialmente peligrosos.

### *El diagnóstico de las situaciones de conflicto*

Hemos argumentado que la retórica del conflicto (derivada de la singular interacción y percepción que los humanos tenemos de los grandes carnívoros) condiciona a menudo la comprensión de la situación y dificulta el diagnóstico. No es raro encontrar en los medios de comunicación enunciados del tipo “los ganaderos asturianos ya no pueden más; la situación es insoportable, hay lobos por todas partes”<sup>9</sup>, dando a entender que todo el colectivo de

---

9. *La Nueva España, en titulares, 19 de noviembre de 2012.*

ganaderos, el sector en su conjunto, parece al borde de la quiebra a causa de los daños. Sin embargo, cuando se aportan y manejan datos económicos de afección al sector, el panorama es muy diferente. Por ejemplo, en el Parque Nacional de Picos de Europa, el único en España con lobos residentes, se justifican controles de población de la especie por la evolución de la población y los daños al ganado que estarían afectando gravemente al sector pecuario. Sin embargo, informes elaborados bajo la dirección técnica del propio Parque reconocen que los daños de lobo (por ejemplo en 2008) afectaron al 0,3% de la cabaña ganadera y supusieron el 0,25% de los subsidios recibidos (8000 €/ganadero/año): 19.000 euros pagados por daños de lobo, frente a 7,5 millones percibidos en subsidios bajo la Política Agraria Comunitaria (PAC), buena parte (25%) en concepto de sostenibilidad y Red Natura 2000 (Rivas *et al.* 2011). Aún así, la dirección del PN de Picos de Europa justifica controles de población de lobos por la afección al sector ganadero pero más recientemente incluso por razones biológicas (ver más adelante).

El Capítulo 7 de esta tesis considera una componente inédita respecto a los otros capítulos, al incluir algunos factores relacionados con comportamientos humanos. Aunque su análisis entra más bien en el campo de las ciencias sociales, tales factores han de tenerse en cuenta en líneas generales en biología de la conservación, y en particular para diagnosticar situaciones de conflicto (Soulé 1985; Redpath *et al.* 2012). Y para ello es preciso desentrañar las componentes objetivas (los datos, ya sean demográficos o de costes) de las subjetivas. Por ejemplo, la gravedad del conflicto (medida objetivamente, por ejemplo en coste sobre renta) puede ser elevada en países o regiones que no cuentan con sistemas de atención o subsidios sociales, y donde la pérdida de unas pocas reses puede ser un grave perjuicio económico (Mishra *et al.* 2003, Ogada *et al.* 2003). En España (o en Europa), en cambio, sobre todo desde la aplicación de la PAC, la afección de los daños al sector es, desde un punto de vista económico, muy baja. Todos los ganaderos reciben subsidios basados en el número de cabezas de ganado, y tales subsidios aumentan notablemente en espacios protegidos (incluida Red Natura 2000). Además, en muchos casos, se pagan compensaciones por los daños sufridos, aunque la medida puede tener vagos efectos en la conservación de los grandes carnívoros (Boitani *et al.* 2010). Al tiempo, la percepción del conflicto y la polémica asociada puede tener que ver poco con los costes objetivos (ver Capítulo 7 de esta tesis).

Por otro lado, el diagnóstico de una situación de conflicto se hace aún más difícil cuando existen varios grandes carnívoros en simpatría en un determinado territorio. No hay muchos

análisis al respecto, pero sí algunos espectaculares: en Laikipia (Kenia), en una zona con tres grandes felinos y una hiena, la especie peor vista por los ganaderos era la que menos daños causaba con mucha diferencia, en este caso la hiena manchada (Frank *et al.* 2005); en cambio los felinos, comparativamente causantes de muchos más daños al ganado –e incluso con mayor riesgo a las personas– eran mejor aceptados y hasta se veía con buenos ojos el incremento de sus poblaciones. En la Cordillera Cantábrica, de las dos especies presentes, una de ellas acumula desproporcionadamente las iras reflejadas en los medios de comunicación (Capítulo 7), incluso en aquellos lugares donde los daños atribuidos a los lobos no llegan a la mitad, en coste económico, que las de los osos<sup>10</sup>. Podemos hablar de un escenario de *chico bueno* vs *chico malo*, que parece relativamente extendido en situaciones muy diferentes.

En el caso de Asturias, la mejor percepción relativa de los osos puede estar motivada por beneficios percibidos en turismo –aunque los lobos también los estarían dando en espacios protegidos, pero no se evidencian– o por otros factores culturales. Estas complejas percepciones se hacen muy evidentes cuando son analizadas las respuestas a varias especies simpátricas (Schwartz, Swenson & Miller 2003, Frank *et al.* 2005, Røskaft *et al.* 2007, Lescureux & Linnell 2010) pero no se detectan, evidentemente, cuando se analiza el conflicto generado por una de ellas (Kaczensky 1999, Karlsson & Sjöström 2007). Pero incluso dentro de la misma especie, la percepción puede ser dramáticamente diferente entre zonas separadas apenas unas decenas de kilómetros. Así, en Asturias, la zona del Parque Nacional de Picos de Europa y su entorno acumuló el 41% de las noticias de daños de lobo recogidas por el principal diario de la región, La Nueva España en el periodo 2005-2009, cuando en dicho periodo se produjeron en esa zona el 5% del total de daños de la región (ver detalles en Capítulo 7). Las razones de esta falta de correlación entre daños y conflicto hay que buscarlas sin duda en factores externos a la realidad objetiva de los lobos y de los daños, provocados por grupos de presión o sesgos derivados de intereses creados y su conducción hacia las administraciones locales y regionales (Rivas *et al.* 2012, Capítulo 7 de esta tesis).

---

10. Cangas del Narcea (Asturias) en febrero y junio de 2008, noticias en prensa escrita (LNE, El Comercio), en emisoras de radio (Onda Cero) y en RTPA, entre otras.

En cuanto a la percepción que los humanos tenemos de los osos, se ha llegado a hablar del excelente grado de convivencia entre osos y humanos en la Cordillera Cantábrica<sup>11</sup> (pero ver McCullough 1982 y sus críticas a la coexistencia pacífica). Sin embargo, tal excelencia no compete a los ejemplares de una población que está amenazada de desaparecer, sino es responsabilidad de la actitud de los humanos y su interés por conservar una población compuesta de vecinos formidables aunque a veces incómodos. La excelente convivencia entre osos y humanos ha supuesto, sólo en el siglo XX, la muerte de muchos cientos de osos a manos de los hombres en la Cordillera Cantábrica, y ninguna víctima humana a manos de los osos.

En un paisaje humanizado como la Cordillera Cantábrica, donde el hábitat disponible para grandes carnívoros como los osos es muy limitado (Naves *et al.* 2003), cualquier incremento del número de ejemplares necesariamente incrementará el contacto entre algunos osos y los humanos y sus haciendas; por tanto es muy probable un incremento del *conflicto* (Quigley & Herrero 2005). De hecho, en nuestro caso hemos encontrado que las tasas de incremento en los daños son muy superiores a las tasas de incremento de la población de osos (Capítulo 7). Las actitudes implican adaptar las actividades humanas a la presencia de los carnívoros: manejo responsable del ganado, colmenares y haciendas campesinas para evitar que los comportamientos de osos y lobos incrementen el incomodo de los humanos. Por ejemplo, el inadecuado manejo de los colmenares y las plantaciones de árboles frutales como alimento para los osos en el entorno de pueblos y aldeas, pueden incrementar los riesgos y los problemas, sobre todo en años con baja disponibilidad de alimentos más naturales (Naves *et al.* 1999, y ver Capítulos 5, 6 y 7 de esta tesis). Las mejores medidas para rebajar la posibilidad de contacto, y por tanto de conflicto, pasan por el manejo adecuado de las fuentes de alimento de origen humano (e.g. Swenson *et al.* 2000, Sato *et al.* 2004), es decir, por métodos de prevención. En el caso de las colmenas, por ejemplo, cercados y pastores eléctricos, entre otros; en el de ganado, manejo activo con pastores, perros o cercados nocturnos para recoger el ganado menor.

La casuística del conflicto se ve además complicada por la fluctuación de la disponibilidad de alimento natural. Bajas disponibilidades de alimentos naturales pueden conducir a un incremento

---

11. *Quercus* nº 271 (2008), tribuna en p. 90.

en el nivel de ataques por parte de algunos grandes carnívoros (Frank *et al.* 2005). Esto significa que la existencia de conflicto va a ser crónica en aquellas poblaciones cuyos hábitats están limitados por la expansión humana. En estos casos de poblaciones pequeñas, como es el caso en la Cordillera Cantábrica, el comportamiento de unos pocos ejemplares que se vean involucrados en situaciones de daños tiene además una importancia proporcional mucho mayor. Sin embargo este tipo de conflictos, más o menos recurrentes y por tanto previsibles en cierta manera (modelos climáticos y de hábitat), invitan a elaborar y disponer de medidas para mitigar su efecto. De nuevo hablamos de prevención y manejo de las fuentes de alimento a las que los ejemplares pueden recurrir y provocar situaciones de conflicto y de riesgos.

En síntesis, humanos y grandes carnívoros compiten por el espacio y por ciertos recursos, así que parece inevitable un cierto nivel de conflicto allá donde coexisten, sobre todo en ambientes humanizados como la Cordillera Cantábrica. En cualquier caso, el análisis y monitoreo de los conflictos y de los factores que los condicionan y afectan, ya sean objetivos (en sus vertientes económicas y biológicas: demográficas, etológicas, ecológicas), o subjetivos (con sus componentes sociológicas) parecen claves para lograr una situación de coexistencia (o de *tensa competencia*, por usar términos más biológicos). Desde luego un aumento del conocimiento y la tolerancia hacia los grandes carnívoros nos permitiría alejarnos de la agotadora y estéril retórica bélica del *conflicto*. Además, semejante retórica oscurece la percepción de un paisaje del que podemos estar perdiendo matices fascinantes.

### ***Comportamientos sociales: ¿qué se está perdiendo?***

En los últimos tiempos han aparecido nuevos campos de investigación del comportamiento animal que desafían y cuestionan el paradigma dominante -la competencia- que ha monopolizado los puntos de vista y las discusiones acerca de la evolución de los comportamientos sociales (Nowak 2006, Bekoff & Pierce 2009).

Aunque con frecuencia se ha distinguido entre carnívoros sociales y solitarios (o no sociales) esta discusión tiene algo de artefacto retórico si atendemos a lo apuntado por Leyhausen (1965), ya que todos los mamíferos muestran cierta sociabilidad. Otras distinciones podrían establecerse entre especies con comportamientos cooperativos (como los lobos) y los que no

los muestran (como es el caso de los osos). Además, algunas especies muestran una alta variabilidad en las estructuras sociales entre poblaciones -una nueva prueba de flexibilidad comportamental- que confunden la demarcación entre solitarios y cooperativos (Sandell 1989).

Algunas especies sociales y cooperativas (particularmente los lobos) muestran comportamientos descritos en la bibliografía académica como altruismo, empatía, cooperación y confianza, entre otros (Bekoff 2007, McGlynn 2010), comportamientos que parecen ir más allá del paradigma de la selección del cercano genéticamente (*kin selection*), como muchas especies eu-sociales parecen mostrar a los investigadores recientemente (Hardisty & Cassill 2010, pero ver Wilson 2005 y Foster *et al.* 2006). Además, y en algunos nuevos pasos sorprendentes (¿o no tanto?) la investigación de los comportamientos sociales están llevando a los etólogos cognitivos y a los biólogos evolutivos al campo de los comportamientos morales de los animales (Bekoff & Pierce 2009).

Aunque los osos pardos han sido descrito como carnívoros solitarios (aunque más bien sin comportamientos cooperativos como ya hemos apuntado, ver Sandell 1988), algunas agrupaciones llamativas (fuera de época de celo y de hiperfagia, que tienen motivos evidentes de uso de ciertos recursos) parecen indicar mayor sociabilidad, aún sin ser cooperativos, que lo conocido hasta ahora. Tales agrupaciones han sido descritas en osos polares y han sido interpretadas como episodios de sociabilidad (Derocher & Stirling 1990). La baja agresividad mostrada entre los machos adultos en época de celo en la Cordillera Cantábrica (Capítulo 1 de esta tesis y datos propios inéditos) contrasta con otras poblaciones (Craighead *et al.* 1995, Schwartz, Miller & Haroldson 2003) y pueden ser una muestra de una cierta capacidad de socializar. Las pequeñas diferencias en tamaños entre machos en Europa, al menos comparadas con las diferencias en Norte América (e.g. Swenson *et al.* 2007; y que puede ser también efecto de la caza, al eliminar a los más grandes y agresivos) da pie a especular que esa característica pueda potenciar algunas capacidades de comportamientos más sociales en los osos paleárticos.

En el caso de los lobos, las investigaciones sobre su comportamientos sociales muestran características de cooperación, altruismo y empatía que pueden acabar rompiendo los estereotipos que condicionan nuestra visión de esa especie (e incluso de la naturaleza en general, ver Bekoff & Pierce 2009). Aún más, la ruptura continuada de las complejas

estructuras sociales en especies muy sociales e inteligentes, como los lobos, mediante la intervención humana, generalmente por caza y control, a menudo sin apenas argumentos sino simplemente por tradición, deporte, o como medidas de *gestión* preventivas para evitar o minimizar el conflicto (e.g. Haber 1996, Wallach *et al.* 2009), es una consecuencia muy habitual de una gestión que se está convirtiendo en anacrónica e injustificada.

Además, a menudo ni siquiera el control y la caza consiguen los objetivos de minimizar los conflictos. De algunos resultados en el Capítulo 7 de esta tesis se desprende que la torpe gestión ejercida a través de control letal de la población de lobos puede estar teniendo efectos contrarios al objetivo de la medida de gestión (rebajar los daños). Y esto ocurre probablemente a causa de las complejas relaciones no lineales entre comportamiento, abundancia y tasas de predación (Treves 2009), mediatizado por efectos en la estructura social de los grupos de lobos y en la población objeto de controles. A medida que la investigación sobre la evolución de los comportamientos sociales avanza más allá de los límites estereotipados del antropocentrismo, incluso en el campo de la evolución, se hace evidente que precisamos de actitudes más humildes hacia los animales no humanos y muy especialmente hacia aquellos que cuestionan nuestro pensamiento, nuestras emociones e incluso nuestra moralidad.

Y sólo mediante estudios a largo plazo del comportamiento de las especies con cierto grado de sociabilidad (desde luego muy alto en los lobos, pero apreciable también en los osos) podremos detectar algunas cualidades de su plasticidad etológica, clave para entender la evolución de los comportamientos sociales, y quizás claves para comprender su resistencia.

### ***La conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados: funcionalidad y áreas naturales***

Discutir sobre la necesidad de conservar poblaciones de grandes carnívoros u otros taxones exigentes en ambientes humanizados no es trivial, ya que algunos hábitats semi-naturales y naturales en una matriz de paisajes humanizados es todo lo que queda en muchas zonas del planeta (Noss *et al.* 2012), incluida la Cordillera Cantábrica (e.g. Palop 2011, Quevedo *et al.*

2012). Podemos sintetizar en dos las necesidades para conservar grandes carnívoros en ambientes humanizados: a) minimizar las situaciones de conflicto entre su conservación y las presiones de las actividades humanas; y b) buenos sistemas de monitoreo de las poblaciones e identificación de los factores que conducen los cambios.

En Biología de la Conservación el objetivo urgente, a corto plazo, suele pasar por evitar que desaparezcan poblaciones; no obstante, el objetivo último es conseguir que las poblaciones tengan efectos en los procesos ecológicos (Estes *et al.* 2011), al tiempo que sean demográficamente viables (que no requieran de la intervención permanente del hombre para persistir). Porque en conservación importa tanto que las poblaciones persistan como que lo hagan tan inalteradas por los humanos como sea posible (Geist 2000).

La integración de los grandes carnívoros en los procesos ecológicos, su capacidad para influir en las redes tróficas y en la estructura de las comunidades, puede variar a lo largo del gradiente de humanización; así, en ambientes muy humanizados las actividades humanas parecen conducir mayoritariamente los procesos ecológicos, y en esas circunstancias es particularmente difícil evaluar el efecto de los grandes predadores (Linnell *et al.* 2005, Novaro & Walker 2005). Pero la conservación de los grandes carnívoros, y en general del papel ecológico de la predación, pasa por el objetivo irrenunciable de mantener poblaciones en áreas naturales (Mills 2005). Por ello, incluso en paisajes humanizados como los que dominan en Europa, pero aún con algunas poblaciones de grandes carnívoros y desde luego con áreas de relativa naturalidad, es preciso mantener el objetivo de conservar y recuperar áreas naturales.

¿Pero estamos dispuestos en Europa a dar los pasos necesarios para la recuperación demográfica y funcional de los grandes carnívoros? (ver Pyare & Berger 2003). Esa recuperación supone conservar y restaurar espacios más salvajes. Algunas voces expertas han sostenido en cambio que en Europa las poblaciones de grandes carnívoros deben mantenerse por debajo de su capacidad de carga<sup>12</sup>- dada la peculiar idiosincrasia del Viejo Continente (e.g. Linnell *et al.* 2005). Es ese un objetivo banal, ya que está conseguido y mantenido desde hace siglos; puede contener además una cierta carga de cinismo, vistas las exigencias del

---

12. L. Boitani, ponencia inaugural en III Congreso Ibérico del Lobo, Lugo, noviembre de 2012.

entorno occidental a otros países más pobres para que conserven poblaciones viables y funcionales de sus grandes carnívoros. Y contrasta además con las ambiciosas y arriesgadas propuestas de restauración ecológica y evolutiva procedentes de Norte América (Donlan *et al.* 2005, 2006); aunque algunas también desde Europa (ver Nilsen *et al.* 2007).

La conservación de los grandes carnívoros, y de los espacios salvajes que requieren, se sitúa posiblemente en el centro del pretendido conflicto de prioridades de conservación entre paisajes culturales y áreas naturales. En nuestras latitudes, la naturalidad de un paisaje es una cuestión de grado, desde aquellos esencialmente culturales (una campiña, por ejemplo) hasta los menos alterados, los más naturales (los subalpinos, entre otros). Los denominados paisajes culturales no son estáticos; cambian a medida que cambia la cultura humana y su intervención sobre la sucesión ecológica. Y dada la influencia actual del hombre sobre los ecosistemas, no van a dejar de existir; sólo cambiarán como cambian las referencias con las que evaluamos el estado de conservación de los sistemas o de las comunidades animales (Pauly 1995). Pero las áreas naturales son una necesidad para conservar los procesos evolutivos al margen de la interferencia de la tecnología y explotación humana. En los paisajes culturales, los humanos y sus plantas y animales domésticos -los cuales escapan además de los procesos evolutivos naturales- capitalizan buena parte de la producción primaria (Haberl *et al.* 2007), en detrimento de la conservación de la diversidad peculiar que aportan los sistemas naturales (cantábricos, por ejemplo) y de los propios procesos naturales no interferidos (Laurance 2010).

Los paisajes culturales son necesarios para las sociedades humanas actuales y tienen interés cultural, social y económico, incluso natural si los comparamos con paisajes urbanos o industriales, por ejemplo. Pero en las circunstancias actuales -7000 millones de humanos y creciendo (e.g. Barnosky *et al.* 2012)- la prioridad en cuanto a conservación ha de ser necesariamente las de las áreas naturales y su restauración allá donde sea posible (e.g. Blanco-Fontao *et al.* 2011, para el caso concreto de la Cordillera Cantábrica).

## **Investigación, divulgación y conservación**

El trabajo de los biólogos de la conservación es, parafraseando a Herman (en Schmidly 2005), conservar la belleza. Dicho de forma menos lírica y más académica, el objetivo es promover la conservación de procesos evolutivos naturales en sistemas poco interferidos por las actividades humanas, en una trama extendida de apropiación de los recursos por parte de los humanos (Sodhi & Ehrlich 2010). Por otro lado, la diferencia entre el compromiso de conservar ecosistemas completos, con poblaciones viables y funcionales de grandes carnívoros, frente a la mera conveniencia de preservar (o de tolerar) algunas poblaciones residuales es enorme (Ordiz 2010), a pesar de que una cierta complacencia al conseguir esto último pueda ocultar el drama de haber fracasado en lo primero.

En relación con esto, no podemos olvidar un aspecto psicológico que afecta a la percepción por parte de los humanos de los ecosistemas y su naturalidad: el síndrome del desplazamiento de referencias en la naturalidad del medio (*shifting baseline syndrome*), apuntado por Pauly (1995). Se debe al uso de la memoria reciente como punto de ajuste de las referencias de conservación, desplazando el umbral (hacia abajo) que cada generación percibe como conservación aceptable del medio ambiente a medida que éste se va empobreciendo.

Sin embargo, el riesgo del síndrome descrito se está quedando pequeño ante lo que parece uno nuevo y mucho más perverso. La biología de la conservación ha establecido como causas indudables de la pérdida de biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas a varias formas de intervención humana (y muy notablemente por su recorrido histórico o su expansión espacial, a la agricultura, la ganadería y el abuso forestal, ver Haberl *et al.* 2007) y trata de evaluar el efecto sobre especies o sistemas para proponer medidas de conservación o restauración. Sin embargo, en Europa, y particularmente en España, se está imponiendo la idea asombrosa de que la biodiversidad y los ecosistemas se deterioran, al parecer, por falta de actividad humana. Y se llega a esa idea a través de un abrupto camino plagado de argumentos opacos, sólo comprensibles, aparentemente, para iniciados<sup>13</sup>.

La confusión (voluntaria o no), y en definitiva la colisión, entre el mantenimiento de hábitats culturales (cuyo interés principal radica en seguridad y autonomía alimentaria, por ejemplo) y la conservación de hábitats naturales y procesos evolutivos poco o nada intervenidos por actividades humanas (objetivo de la biología de la conservación y origen del propio concepto y filosofía de conservación de la naturaleza) es reciente y se manifiesta en Europa como una

refinada forma de conservación, justificada por una cierta idiosincrasia europea (Linnell *et al.* 2005). A su vez, esta peculiar actitud ha derivado recientemente en nuestro país hacia la búsqueda (y al parecer hallazgo) de argumentos fabulosos. Por ejemplo, son absurdos los argumentos para justificar el caso de las recientes medidas de controles de población de lobos en el Parque Nacional de Picos de Europa por los supuestos desequilibrios causados por los lobos en las poblaciones de ungulados silvestres<sup>14</sup>, llevando a argumentar los controles por criterios biológicos<sup>15</sup>. Van contra el conocimiento científico sobre el decisivo papel de los predadores, y particularmente los lobos, en la resiliencia y funcionalidad de los ecosistemas (Estes *et al.* 2011). Su rarefacción puede conducir a efectos graves -a menudo indirectos- en los ecosistemas naturales; los controles de población no pueden por tanto ser argumentados o justificados con criterios científicos, es decir, biológicos.

Quizá estemos ante una variante del síndrome de Pauly o ante un nuevo síndrome más perverso aún no descrito, ya que puede estar conduciendo a un nuevo expolio de la naturaleza, esta vez bajo el amable y supuestamente responsable paraguas de la conservación de la naturaleza. En cualquier caso, parece un fracaso formidable, quizás no tanto de la investigación, pero sí de la trasmisión de sus conocimientos. Un fracaso que puede deberse a la interiorización de la comentada idiosincrasia europea como una forma de refinada diferencia, aunque vaya contra las evidencias empíricas, pero puede ser también una huída hacia delante ante el incomodo de ver el deterioro producido por las actividades humanas. En cualquier caso, el fracaso de transmitir el importante papel de la ciencia para la conservación se produce asistido por la carencia en Europa o en nuestro país (pero ver Félix Rodríguez de la Fuente, y Delibes 2001) de transmisores de conocimientos y de emoción sobre la

---

13. “En gran parte de la cordillera Cantábrica ha sido práctica habitual durante décadas la realización de quemas para eliminar la vegetación arbustiva y así crear pastos y favorecer la actividad ganadera. En la actualidad, la ausencia o disminución de los aprovechamientos de muchos de los pastos, por los cambios sufridos por la actividad ganadera, ha dado lugar al avance del matorral. Esta matorralización aumenta el riesgo de incendios con la consecuente pérdida de hábitat de especies presentes como el urogallo y el oso pardo cantábrico. Además, perjudica la estructura en mosaico requerida por el urogallo - en la que existe una alternancia de zonas de cobertura densa y otras más abiertas -, y puede llegar a debilitar especies de interés como el arándano.” (sic). En LIFE+ que incluye desbroces selectivos para mejora del hábitat del urogallo en la Cordillera Cantábrica; ver: [www.lifeurogallo.es](http://www.lifeurogallo.es).

14. (sic) director del Parque Nacional de Picos de Europa, in litt. 23 de agosto de 2012; y en “Informe al Patronato sobre los criterios de gestión del lobo en el PNPE” (14 de diciembre de 2012).

15. (sic) Consejera de Agroganadería y Recursos Autóctonos en comité gestión PNPE (11 de diciembre de 2012).

conservación de la naturaleza en general y de los grandes carnívoros en particular, del calibre de Lopez (1978, 1986), Matthiessen (1978), Quammen (2003) y Stolzenburg (2008) desde fuera del ámbito académico de la biología, pero también por biólogos profesionales como Schaller (1988, 1994, 2007), Peterson (2007) o Rabinowitz (2008), por citar sólo unos pocos notables.

En síntesis, es evidente que la biología de la conservación ha aportado en las últimas décadas un cuerpo ingente de información y evidencias sobre la importancia y los problemas de conservación de las poblaciones de grandes carnívoros. Pero, en caso de que las expertas opiniones de Vucetich & Peterson (2004) y Macdonald & Loveridge (2010) estén en lo cierto, la investigación por sí misma puede no haber influido directa o decisivamente en el cambio de percepción (que conduce a la tolerancia y de aquí a mayor respeto) que sí parece haber sido un factor decisivo para relajar la brutal persecución de antaño (Stolzenburg 2008). Así, la divulgación y comunicación de programas de investigación sobre casos y poblaciones concretas, por medio de un impacto educativo y de trasmisión de inspiración sobre el público general (Vucetich & Peterson 2004) ha podido ser el motor del cambio de percepción sobre los grandes carnívoros tras un periodo muy largo de oscuridad.

Que la investigación, la divulgación y la conservación vayan de la mano es una necesidad urgente en Europa, en España, y en la Cordillera Cantábrica en particular, si el objetivo es que las fieras sigan compartiendo con nosotros el paisaje y afectándolo con su presencia. Y ese es un objetivo irrenunciable.



*Los lobos parecen mantener una elevada cohesión invernal en el grupo en la Cordillera Cantábrica, un área en la que se alimentan mayoritariamente de ungulados silvestres. a) siete lobos se desplazan por un matorral de Calluna, octubre de 2012; b) dos adultos en celo en marzo de 2013 por un paisaje invernal cantábrico, apenas separados unos metros de los otros tres componentes del grupo, fuera de la imagen (fotos: AFG).*

## **BIBLIOGRAFÍA GENERAL**

---



*La relaciones entre los predadores-consumidores apicales (osos, lobos, águilas reales y buitres leonados) no son conocidas en el ámbito cantábrico, pero sin duda afectan a la mortalidad interespecífica, a las tasas de predación sobre ungulados (salvajes y domésticos) y a la competencia por algunos recursos como las carroñas.*

- a) Dos lobos atormentan a un oso mientras los lobeznos se mantienen ocultos en un brezal próximo, Asturias (fotos: A Ramos);  
b) Un oso vigila ante posibles riesgos o competidores por el uso de una carroña de vacuno, Asturias (foto: D Ramos); c) Un águila real atienda a sus dos pollitos en el norte de Burgos, donde los corzos son un recurso muy importante para las águilas y para los lobos (foto: AFG); d) Unos ciervos tratan de captar las intenciones de un lobo que se les aproxima por un pionral, Cantabria, septiembre de 2012 (foto: AFG);



e) Un lobo se alimenta de un ciervo recién matado, mientras buitres leonados y córvidos se mantienen a distancia prudente a la espera de ocuparse del cadáver, León, marzo de 2013 (foto: AFG).

## Bibliografía general

- Alcalde, G. (1998). *La Tierra de Campos Palentina*. Ediciones Calamo. Palencia.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Álvares, F., Barroso, I., Blanco, J.C., Correia, J., Cortés, Y., Costa, G., Llaneza, L., Moreira, L., Nascimento, J., Palacios, V., Petrucci-Fonseca, F., Pimenta, V., Roque, S., Santos, E. (2005). *Wolf status and conservation in the Iberian Peninsula*. Pp: 66-67. Abstracts of Frontiers of Wolf Recovery, 1-4 October 2005. International Wolf Center, Colorado Springs, Colorado.
- Anderson, D.R. (2001). *The need to get the basic right in wildlife field studies*. *Wildlife Society Bulletin*, 29: 1294-1297.
- Angeloni, L., Schlaepfer, M.A., Lawler, J.J. & Crooks, K.R. (2008). *A reassessment of the interface between conservation and behaviour*. *Animal Behaviour*, 75: 731-737.
- Bangs, E.E., Fontaine, J.A., Jiménez, M.D., Meier, T.J., Bradley, E.E., Niemeyer, C.C., Smith, D.W., Mack, C.M. & Asher, V. (2005). *Managing wolf-human conflicts in the northwestern United States*. Pp: 340-356. In: Woodroffe et al. (Eds). *People and Wildlife: conflict or coexistence?* Conservation Biology Series No. 9. Cambridge University Press.
- Barja, I. (2009). *Prey and prey-age preference by the Iberian wolf Canis lupus signatus in a multiple-prey ecosystem*. *Wildlife Biology*, 15: 147-154.
- Barnosky, A.D., Hadly E.A., Bascompte J., Berlow E.L., Brown J.H., Fortelius M., et al. (2012). *Approaching a state shift in Earth's biosphere*. *Nature*, 486: 52-58.
- Barrientos, L.M. (1997). *El lobo en la llanura cerealista castellana*. *Quercus*, 139: 14-17.
- Bellemain, E., Swenson, J.E. & Taberlet, P. (2006). *Mating strategies in relation to Sexually Selected Infanticide in a non-social carnivore: the brown bear*. *Ethology*, 112: 238-246.
- Bekoff, M. (2007). *The Emotional Lives of Animals: A Leading Scientist Explores Animal Joy, Sorrow, and Empathy—and Why They Matter*. New World Library, Novato, CA.
- Bekoff, M. & Pierce, J. (2009). *Wild justice: The moral lives of animals*. University of Chicago Press.
- Bekoff, M. & Bexell, S. (2010). *Ignoring nature: Why we do it, the dire consequences, and the need for a paradigm shift to save animals, habitats, and ourselves*. *Human Ecology Review*, 17(1): 71.
- Berec, L., Boukal, D.S. & Berec, M. (2001). *Linking the Allee effect, sexual reproduction and temperature-dependent sex determination via spatial dynamics*. *American Naturalist*, 157: 217-230.
- Berger, J. (1996). *Animal behaviour and plundered mammals: Is the study of mating systems a scientific luxury or a conservation necessity?* *Oikos*, 77: 207-216.
- Berger, J. (2008). *The Better to Eat You With. Fear in the Animal World*. University of Chicago Press.
- Blanco, J.C., Cuesta, L. & Reig, S. (1992). *Distribution, status and conservation problems of the wolf Canis lupus in Spain*. *Biological Conservation*, 60: 73-80

- Blanco-Fontao, B., Quevedo, M. & Obeso, J.R. (2011). Abandonment of traditional uses in mountain areas: typological thinking versus hard data in the Cantabrian Mountains (NW Spain). *Biodiversity and Conservation*, 20: 1133–1140.
- Boitani, L., Ciucci, P. & Raganella-Pelliccioni, E. (2010). Ex-post compensation payments for wolf predation on livestock in Italy: a tool for conservation? *Wildlife Research*, 37(8): 722-730.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H. & White, J.S. S. (2008). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (3): 127-135
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. et al. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161: 1–28
- Bowyer, R.T., Person, D.K. & Pierce, B.M. (2005). Detecting Top-Down versus Bottom-Up regulation of Ungulates by Large Carnivores: Implications for Conservation of Biodiversity. Pp: 342-360. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press.
- Breitenmoser, U. (1998). Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation*, 83(3): 279-289.
- Buchholz, R. (2007). Behavioural biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(8): 401-407.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. & Thomas, L. (2001). *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press.
- Cabrera, A. (1914). Fauna ibérica: Mamíferos. Junta para la ampliación de estudios e investigaciones científicas, Madrid.
- Carbone, C. & Gittleman, J. (2002). A Common Rule for the Scaling of Carnivore Density. *Science*, 295: 2273-2276.
- Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J.L., Bielby, J. & Mace, G.M. (2004). Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS biology*, 2(7): 909-914.
- Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O.R.P., Sechrest, W., Orme, C.D.L. & Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309: 1239.
- Caro, T. (Ed.). (1998). *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press.
- Caro, T. (1999). The behaviour–conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(9): 366-369.
- Caro, T. (2007). Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology and Evolution*, 22(8): 394-400.
- Carrete, M., Donázar, J.A., Margalida, A. & Bertrán, J. (2006). Linking ecology, behaviour and conservation: does habitat saturation change the mating system of bearded vultures? *Biology Letters*, 2(4): 624-627.
- Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63: 215–244.
- Cavalcanti, S.M.C., Marchini, S., Zimmermann, A., Gese, E.M. & Macdonald, D.W. (2010). Jaguars, livestock, and people in Brazil: realities and perceptions behind the conflict. Pp: 383-402. In:

- D. Macdonald & A. Loveridge (Eds.). The biology and conservation of wild felids. Oxford University Press, Oxford, UK.*
- Clark, J. S. & Bjørnstad, O.N. (2004). Population time series: process variability, observation errors, missing values, lags, and hidden states. Ecology, 85(11): 3140-3150.*
- Clevenger, A. P. & Purroy, F.J. (1996). Sign surveys for estimating trend of a remnant brown bear Ursus arctos population in northern Spain. Wildlife Biology, 2(4): 275-281.*
- Colinvaux, P. A. (1979). Why big fierce animals are rare: an ecologist's perspective, Princeton University Press.*
- Craighead, J.J., Sumner, J.S. & Mitchell, J.A. (1995). The Grizzly Bears of Yellowstone. Their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959-1992. Island Press.*
- Cresswell, W. (2008). Non lethal effects of predation in birds. Ibis, 150(1): 3-17.*
- Creel, S., Göran, S. & Creel, N. (2001). Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. Pp: 35-60. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. & Wayne, R.K. (Eds). Carnivore conservation. Conservation Biology Series, Vol. 5. Cambridge University Press.*
- Creel, S. & Creel, N.M. (2002). The African wild dog: behavior, ecology, and conservation. Princeton University Press.*
- Crooks, K.R. & Soulé, M.E. (1999). Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. Nature, 400: 563–566.*
- Cuesta, L., Bárcena, F., Palacios, F. & S. Reig, S. (1991). The trophic ecology of the Iberian Wolf (*Canis lupus signatus*, Cabrera 1907). A new analysis of stomach's data. Mammalia, 55 (2): 239-254.*
- Cunningham, R. B. & Lindenmayer, D.B. (2005). Modeling count data of rare species: some statistical issues. Ecology, 86(5): 1135-1142.*
- Dayton, P.K. (2003). The importance of the Natural Sciences to Conservation. The American Naturalist, 162 (1): 1-13.*
- Delibes, M. (2001). Vida: La naturaleza en peligro. Temas de hoy. Madrid.*
- Delibes, M., Ferreras, P. & Gaona, P. (2008). Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. Ecology Letters, 4(5): 401-403.*
- Derocher, A. E. & Stirling, I. (1990). Observations of aggregating behaviour in adult male polar bears (*Ursus maritimus*). Canadian Journal of Zoology, 68: 1390-1394.*
- Díaz, M., Illera, J.C. & Hedo, D. (2001). Strategic environmental assessment of plans and programs: a methodology for estimating effects on biodiversity. Environmental Management, 28(2): 267-279.*
- Donlan, J., Greene H.W., Berger J., Bock C.E., Bock J.H., Burney D.A., et al. (2005). Re-wilding North America. Nature, 436: 913-914.*
- Donlan, J.C., Berger J., Bock C.E., Bock J.H., Burney D.A., Estes J.A., et al. (2006). Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation. The American Naturalist, 168: 660–681.*

- Durrell, S. (2000). *Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications*. *Biological Reviews*, 75: 503–518.
- Elton, C.S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Estes, J. A., Terborgh, J. et al. (24 authors). (2011). *Trophic downgrading of planet earth*. *Science*, 333: 301-306.
- Fascione, N., Delach A. & Smith, M. (2004). *People and predators: From conflict to coexistence*. Island Press.
- Fernández-Gil, A. (2004). *Sobre los hábitos alimenticios en la Cordillera Cantábrica del lobo (Canis lupus)*. Locustella, 2: 24-37. (<http://www.locustella.org/revista/02/pdf/02>).
- Fernández-Gil, A., Ordiz, A. & Naves, J. (2010). Are Cantabrian Brown Bears Recovering? *Ursus*, 21(1): 121-124.
- Festa-Bianchet, M. & Apollonio, M. (Eds.). (2003). *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Island Press.
- Frank, L. G. & Woodroffe, R. (2001). *Behavior of carnivores in exploited and controlled populations*. Pp: 419–442. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. & Wayne, R.K. (Eds). *Carnivore conservation. Conservation Biology Series*, Vol. 5. Cambridge University Press.
- Frank, L.G., Woodroffe, R. & Ogada, M.O. (2005). *People and predators in Laikipia district, Kenya*. Pp: 286-304. In: Woodroffe, R., Thirdgood, S. & Rabinowitz, A. (Eds.). *People and Wildlife. Conflict or Coexistence? Conservation Biology Series*, Vol. 9. Cambridge University Press.
- Foster, K. R., Wenseleers, T. & Ratnieks, F.L.W. (2006). *Kin selection is the key to altruism*. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(2): 57-60.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. (2003). *Wolf population dynamics*. Pp: 161-191. In: Mech, L.D. & Boitani, L. (Eds.). *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press.
- Geist, V. (2000). *Under what system of wildlife management are ungulates least domesticated?* Pp: 310-319. In: Vrba, E. S. & G. B. Schaller (Eds.). *Antelopes, deer, and relatives: fossil record, behavioral ecology, systematics and conservation*. Yale University Press.
- Gibbs, J. P. & Ene, E. (2010). *Program Monitor: Estimating the statistical power of ecological monitoring programs*. Version 11.0.0 ([www.esf.edu/efb/gibbs/monitor/](http://www.esf.edu/efb/gibbs/monitor/))
- Ginsberg, J.R. (2001). *Setting priorities for carnivore conservation: what makes carnivores different?* Pp: 498-523. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. & Wayne, R.K. (Eds). *Carnivore conservation. Conservation Biology Series*, Vol. 5. Cambridge University Press.
- Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D. & Wayne, R.K. (Eds.). (2001). *Carnivore conservation*. *Conservation Biology Series*, Vol. 5. Cambridge University Press.
- Godinho, R., Llaneza, L. et al. (2011). *Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula*. *Molecular Ecology*, doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x
- Gompper, M. E., Kays, R.W., Ray, J.C., Lapoint, S.D., Bogan, D.A. & Cryan, J.R. (2006). *A comparison of noninvasive techniques to survey carnivore communities in northeastern North America*. *Wildlife Society Bulletin*, 34(4): 1142-1151.

- González-Suárez, M. & Revilla, E. (2012). Variability in life history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. *Ecology Letters*, 16(2): 246-251.
- Gosling, L. M. & Sutherland, W.J. (Eds.). (2000). *Behaviour and conservation. Conservation Biology Series No. 2*. Cambridge University Press.
- Graham, K., Beckerman, A.P. & Thirgood, S. (2004). Human–predator–prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation*, 122(2): 159-171.
- Greene, H. W. (1986). *Natural history and evolutionary biology*. Pp: 99–108. In: M. E. Feder & G. V. Lander (Eds.). *Predator–prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*. University of Chicago Press.
- Green, L. & Plotkin, J.B. (2007). A statistical theory for sampling species abundances. *Ecology Letters*, 10: 1-9.
- Haber, G.C. (1996). Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, 10: 1068–1081.
- Haberl, H., Erb, K.H. et al. (2007). Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(31): 12942-12947.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94: 421–425.
- Hardisty, B. E. & Cassill, D.L. (2010). Extending eusociality to include vertebrate family units. *Biology and Philosophy*, 25(3): 437-440.
- Heptner, V.G. & Naumov, N.P. (1998). *Mammals of the Soviet Union. Volume II*. Science Publishers, Inc. USA.
- Joseph, L.N., Field, S., Wilcox, C. & Possingham, H.P. (2006). Presence-Absence versus Abundance Data for Monitoring Threatened Species. *Conservation Biology*, 20 (6): 1679-1687.
- Kaczensky, P. (1999). Large carnivore depredation on livestock in Europe. *Ursus*, 11: 59-71.
- Karlsson, J. & Sjöström, M. (2007). Human attitudes towards wolves, a matter of distance. *Biological Conservation*, 137(4): 610-616.
- Kendall, K., Stetz, J.B., Boulanger, J., MacLeod, A.C., Paetkau, D. & White, G.C. (2009). Demography and Genetic Structure of a Recovering Grizzly Bear Population. *Journal of Wildlife Management*, 73(1): 3-16.
- Kleiven, J., Bjerke, T. & Kalterborn, B.P. (2004). Factors influencing the social acceptability of large carnivore behaviours. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1647-1658.
- Knight, J. (2000). *Natural enemies: People-wildlife conflicts in anthropological perspective*. Routledge, London.
- Krebs, C. J. (2009). *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin-Cummings Publishing Co.
- Kruuk, H. (2002). *Hunter and hunted: relationships between carnivores and people*. Cambridge University Press.
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455-1460.

- Laurance, W.F. (2010). *Habitat destruction: death by a thousand cuts.* Pp: 73–88. In: Sodhi, N. & Ehrlich, P.R. (Eds.). *Conservation Biology for All.* Oxford University Press.
- Leopold, A., Sowls, L.K., Spencer, D.L. (1947). A survey of over-populated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management*, 11: 162–183.
- Lescureux, N. & Linnell, J.D.C. (2010). Knowledge and perceptions of Macedonian hunters and herders: The influence of species specific ecology of bears, wolves, and lynx. *Human Ecology*, 38(3): 389-399.
- Leyhausen, P. (1965). The communal organization of solitary mammals. *Symp. Zool. Soc. London*, 14: 249-263
- Lindeman, R.L. (1942). The trophic dynamic aspects of ecology. *Ecology*, 23: 399–418.
- Linnell, J. D. C., Odden, J., Smith, M.E., Aanes, R. & Swenson, J.E. (1999). Large carnivores that kill livestock: do "problem individuals" really exist? *Wildlife Society Bulletin*, 27: 698-705.
- Linnell, J.D.C., Promberger,C., Boitani, L, Swenson, J.E, Breitenmoser, U. & Andersen, R. (2005). The linkage between conservation strategies for large carnivores and biodiversity: the view from the "half-full" forests of Europe. Pp: 381-399. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R., Berger J. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity.* Island Press.
- Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, A.J. & Ray, J.C. (2008). *Noninvasive Survey Methods for Carnivores.* Island Press.
- Lopez, B. H. (1978). *Of wolves and men.* Scribner, NY, USA.
- Lopez, B. H. (1986). *Arctic dreams: Imagination and desire in a northern landscape.* Scribner, NY, USA.
- Loveridge, A., Wang, S., Frank, L. & Seidensticker, J. (2010). People and wild felids: conservation of cats and management of conflicts. Pp: 161-195. In: Macdonald, D. W. & A. J. Loveridge (Eds.). *Biology and conservation of wild felids.* Oxford University Press Oxford.
- Macdonald, D. W. & Loveridge, A.J. (Eds.). (2010). *Biology and conservation of wild felids.* Oxford University Press.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A. & Langtimm, C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8): 2248-2255.
- MacKenzie, D.I. & Kendall, W. (2002). How should detection probability be incorporated into estimates of relative abundance? *Ecology*, 83(9): 2387-2393.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Sutton, N., Kawanishi, K. & Bailey, L.L. (2005). Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly. *Ecology*, 86(5): 1101-1113.
- Matthiessen, P. (1978). *The snow leopard.* Bantam Books.
- Maxwell, D. & Jennings, S. (2005). Power of monitoring programmes to detect decline and recovery of rare and vulnerable fish. *Journal of Applied Ecology*, 42: 25-37.
- Mayr, E. (2004). *What makes biology unique?* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McConkey, K. & Galetti, M. (1999). Seed dispersal by the sun bear *Helarctos malayanus* in Central Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 15(2): 237-241.

- McCullough, D.R. (1982). *Behavior, Bears and Humans*. *Wildlife Society Bulletin*, 10(1): 27-33.
- McGlynn, T. (2010) How Does Social Behavior Evolve? *Nature Education Knowledge*, 1(8): 33.
- McLaren, B. E. & Peterson, R.O. (1994). Wolves, moose, and tree-rings on Isle Royale. *Science*, 266: 1555-1558.
- McLellan, B.N. (1994). Density-dependent population regulation of brown bears. Pp: 15-24. In: Taylor, M. (Ed.). *Density-dependent population regulation of black, brown and polar bears. International Conference on Bear Research and Management, Monograph Series No. 3*.
- McNab, B. K. (1980). Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *American Naturalist*, 116(1-3): 106-124.
- Mech, L.D., Boitani, L. (2003). Wolf social ecology. Pp: 1-34. In: Mech, L.D. & Boitani, L. (Eds.). *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press.
- Mills, M.G.L. (2005). Large carnivores and biodiversity in African savanna ecosystems. Pp: 208-220. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R. & Berger J. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC. Island Press.
- Mishra, C., Allen, P., McCarthy, T., Madhusudan, M.D., Bayarjargal, A. & Prins, H.T. (2003). The role of incentive programs in conserving the snow leopard. *Conservation Biology*, 17(6): 1512-1520.
- Naves, J., Wiegand, T., Fernández-Gil, A. & Stephan, T. (1999). *Riesgo de extinción del oso pardo cantábrico. La población occidental*. Fundación Oso de Asturias. 284 pp.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. & Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology*, 17(5): 1276-1289.
- Naves, J. (2010). Propuestas para el monitoreo de las poblaciones de lobos en la Península Ibérica. Pp: 175-199. In: Fernández-Gil, A., Álvares, F., Vilá, C. & Ordiz, A. (Eds). *Los lobos de la Península Ibérica. Propuestas para el diagnóstico de sus poblaciones*. ASCEL, Palencia.
- Nichols, J. D. & Williams, B.K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(12): 668-673.
- Nilsen, E., Milner-Gulland, E., Schofield, L., Mysterud, A., Stenseth, N. & Coulson, T. (2007). Wolf reintroduction to Scotland: public attitudes and consequences for red deer management. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 995–1002.
- Noss, R. F., Dobson, A.P. et al. (13 authors). (2012). Bolder thinking for conservation. *Conservation Biology*, 26(1): 1-4.
- Novaro, A.J. & Walker, R.S. (2005). Human-induced changes in the effect of top carnivores on biodiversity in the Patagonian Steppe. Pp: 268-288. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck & R., Berger J. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC. Island Press.
- Nowak, R. M. (2003). Wolf evolution and taxonomy. Pp: 239-258. In: Mech, D. & L. Boitani (Eds.) *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press.
- Nowak, R. M. (2004). *Walker's Carnivores of the World*. Johns Hopkins University Press.
- Nowak, M.A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314: 1560-1563.

- Ogada, M.O., Woodroffe, R., Oguge, N.O. & Frank, L.G. (2003). *Limiting Depredation by African Carnivores: the Role of Livestock Husbandry*. *Conservation Biology*, 17(6): 1521-1530.
- Ordiz, A. (2010). *Reproductive patterns and human-influenced behaviour in brown bears. Implications for the conservation of large carnivores*. PhD Thesis. Norwegian University of Life Sciences.
- Ordiz, A., Støen, O.-G., Sæbø, S., Kindberg, J., Delibes, M. & Swenson, J.E. (2012). *Do bears know they are being hunted?* *Biological Conservation*, 152: 21–28.
- Paine, R.T. (1966). *Food web complexity and species diversity*. *The American Naturalist*, 100: 65–75.
- Paine, R.T. (1980). *Food webs, linkage interaction strength, and community infrastructure*. *Journal of Animal Ecology*, 49: 667–685.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P. & Delibes, M. (1995). *Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations – an example with lynx, mongooses, and rabbits*. *Conservation Biology*, 9: 295–305.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Nores, C., Blanco, J.C., Herrero, J. & García-Serrano, A. (2007). *Trends in number and distribution of brown bear females with cubs-of-the-year in the Cantabrian Mountains, Spain*. *Ursus*, 18 (2): 145-157.
- Palop, E. (2011). *¿Es realmente natural el paraíso? Cuantificando la naturalidad de los espacios naturales protegidos*. Máster en técnicas experimentales aplicadas al manejo y conservación de los recursos biológicos. Departamento BOS, Área de Ecología. Universidad de Oviedo.
- Pauly, D. (1995). *Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries*. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(10): 430.
- Peckarsky, B.L., Abrams, P.A., Bolnick, D.I., Dill, L.M., Grabowski, J.H., Luttbeg, B., et al. (2008). *Revisiting the classics: considering non-consumptive effects in textbook examples of predator - prey interactions*. *Ecology*, 89, 2416–2425.
- Pérez, T., Vázquez, F., Naves, J., Fernández-Gil, A., Corao, A., Albornoz, J., Domínguez, A. (2009). *Non-invasive genetic study of the endangered Cantabrian brown bear (*Ursus arctos*)*. *Conservation Genetics*, 10: 291-301.
- Pérez, T., Naves, J., Vázquez, F., Seijas, J., Corao, A., Albornoz, J., Domínguez, A. (2010). *Evidence for improved connectivity between Cantabrian brown bear subpopulations*. *Ursus*, 21: 104-108.
- Peters, R. H. (1980). *From natural history to ecology*. *Perspectives in Biology and Medicine*, 23: 191-203.
- Peterson, R. (2007). *The wolves of Isle Royale: a broken balance*. University of Michigan Press.
- Peterson, M. N., Birckhead, J.L., Leong, K., Peterson, M.J. & Peterson, T.R. (2010). *Rearticulating the myth of human–wildlife conflict*. *Conservation Letters*, 3(2): 74-82.
- Post, E., Peterson, R.O., et al. (1999). *Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate*. *Nature*, 401: 905-907.
- Preisser, E.L., Bolnick, D.I. & Benard, M.F. (2005). *Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions*. *Ecology*, 86: 501–509.
- Preisser, E.L. & Bolnick, D.I. (2008). *When Predators Don't Eat Their Prey: Nonconsumptive Predator Effects on Prey Dynamics*. *Ecology*, 89: 2414–2415.

- Pyare, S. & Berger, J. (2003). Beyond demography and delisting: ecological recovery for Yellowstone's grizzly bears and wolves. *Biological Conservation*, 113(1): 63-73.
- Quammen, D. (2003). *Monster of God: the man-eating predator in the jungles of history and the mind*. W.W. Norton.
- Quevedo, M., Palop, E. & Bañuelos, M.J. (2012). What is it that park protects? Searching for quantitative baselines of conservation status. *3rd European Congress of Conservation Biology*, Glasgow 2012.
- Quigley, H. & Herrero, S. (2005). Characterization and prevention of attacks on humans. Pp: 27-48. In: Woodroffe, R., Thirdgood, S. & Rabinowitz, A. (Eds.). *People and Wildlife. Conflict or Coexistence?* Cambridge University Press.
- Rabinowitz, A. (2008). *Life in the Valley of Death: The Fight to Save Tigers in a Land of Guns, Gold, and Greed*. Island Press.
- Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R. & Berger J. (Eds.). (2005). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC. Island Press.
- Redpath, S. M., Young, J., Evelyn, A., Adams, W.M., Sutherland, W.J., Whitehouse, A., Amar, A., Lambert, R.A., Linnell, J.D.C., Watt, A. & Gutiérrez, R.J. (2012). Understanding and managing conservation conflicts. *Trends in Ecology & Evolution*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.021>
- Reques, P. (1993). Antropogeografía del área de distribución del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp: 223-264. In: J Naves & G. Palomero (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. Colección técnica. ICONA, Madrid.
- Ripple, W. J. & Beschta, R.L. (2004). Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *BioScience*, 54(8): 755-766.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2005). Linking wolves and plants: Aldo Leopold on trophic cascades. *Bioscience*, 55: 613-621.
- Ripple, W. J. & Beschta, R.L. (2007a). Restoring Yellowstone's aspen with wolves. *Biological Conservation*, 138 (3-4): 514-519
- Ripple, W. J. & Beschta, R.L. (2007b). Hardwood tree decline following large carnivore loss on the Great Plains, USA. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(5): 241-246.
- Rivas, O., García, E.J., Palacios, V. & Llaneza, L. (2011). Aspectos sociales en la gestión y conservación del lobo en el Parque Nacional de Picos de Europa. ARENA-PN de Picos de Europa. Informe inédito, 150 pp.
- Rivas, O., Martín, M., Palacios, V., García, E.J. & Llaneza, L. (2012). Impacto mediático del lobo en el Parque Nacional de los Picos de Europa. Libro de resúmenes (p.78). III Congreso Ibérico del Lobo. Lugo, noviembre de 2012.
- Røskaft, E., Hänel, B., Bjerke, T. & Kantelborn, B.P. (2007). Human attitudes towards large carnivores in Norway. *Wildlife Biology*, 13(2): 172-185.
- Rossmannith, E., Grimm, V., Blaum, N. & Jeltsch, F. (2006). Behavioural flexibility in the mating system buffers population extinction: lessons from the lesser spotted woodpecker *Picoides minor*. *Journal of Animal Ecology*, 75: 540-548.

- Rubenstein, D. (1998). *Behavioral Ecology and Conservation Biology: On Balancing Science, Applications and Advocacy*. Pp: 527-553. In: T. Caro (Editor). *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press.
- Sandell, M. (1989). *The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores*. Pp: 164-182. In: Gittleman (Ed.). *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Cornell University Press.
- Sastre, N., Vilà, C. et al. (2010). *Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations*. *Conservation Genetics*, DOI 10.1007/s10592-010-0177-6
- Sato, Y., Aoi, T., Kaji, K. & Takatsuki, S. (2004). *Temporal changes in the population density and diet of brown bears in eastern Hokkaido, Japan*. *Mammal Study*, 29: 47-53
- Schaller, G.B. (1988). *Stones of silence. Journeys in the Himalayas*. University of Chicago Press.
- Schaller, G. B. (1994). *The last panda*. University of Chicago Press.
- Schaller, G. B. (2007). *A naturalist and other beasts: tales from a life in the Field*. Sierra Club Books.
- Schmidly, D.J. (2005). *What it means to be a naturalist and the future of Natural History at American Universities*. *Journal of Mammalogy*, 86(3): 449-456.
- Schwartz, C.C., Miller, S.D. & Haroldson, M.A. (2003). *Grizzly bear*. Pp: 556-586. In: G.A. Feldhamer, B.C. Thompson & J.A. Chapman (Eds.). *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second edition. John Hopkins University Press.
- Schwartz, C.C., Swenson, J.E. & Miller, S. (2003). *Large carnivores, moose, and humans: a changing paradigm of predator management in the 21st century*. *Alces*, 39: 41-63.
- Simberloff, D. (1998). *Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?* *Biological Conservation*, 83(3): 247-257.
- Sodhi, N. S. & Ehrlich, P.R. (2010). *Conservation biology for all*. Oxford University Press.
- Soulé, M. E. (1985). *What is conservation biology?* *BioScience*, 35(11): 727-734.
- Staples, D. F., Taper, M.L. & Dennis, B. (2004). *Estimating population trend and process variation for PVA in the presence of sampling error*. *Ecology*, 85(4): 923-929.
- Steneck, R.S. (2005). *An Ecological Context for the Role of Large Carnivores in Conserving Biodiversity*, pp: 9-32. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R. & Berger J. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC: Island Press.
- Stolzenburg, W. (2008). *Where the Wild Things Were: Life, Death, and Ecological Wreckage in a Land of Vanishing Predators*. Bloomsbury USA. 291 pp.
- Sundqvist, A-K. (2008). *Conservation genetics of wolves and their relationship with dogs*. PhD Acta Universitatis Upsaliensis. Uppsala University.
- Sutherland, W. J. (1998). *The importance of behavioural studies in conservation biology*. *Animal Behaviour*, 56(4): 801-809.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Soderberg, A., Bjarvall, A., Franzen, R. & Wabakken, P. (1997). *Infanticide caused by hunting of male bears*. *Nature*, 386: 450-451.
- Swenson, J.E. (1999). *Does hunting affect the behavior of brown bears in Eurasia?* *Ursus*, 11: 157-162.

- Swenson, J.E., Jansson, A., Riig, A. & Sandegren, F. (1999). Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 551-561.
- Swenson, J. E., Gerstlb, C.N., Dahle, B. & Zedrosser, A. (Eds.). (2000). *Action Plan for Conservation of the Brown Bear (*Ursus arctos*) in Europe*. WWF. Council of Europe. Strasbourg.
- Swenson, J.E. (2003). Implications of Sexually Selected Infanticide for the hunting of large carnivores. Pp: 171-189. In: M. Festa-Bianchet & M. Appollonio (Eds.). *Animal behavior and wildlife conservation*. Island Press.
- Swenson, J. E., Adamič, M., Huber, D. & Stokke, S. (2007). Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. *Oecologia*, 153(1): 37-47.
- Taberlet, P. & Bouvet, P. (1994). Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, 255: 195-200.
- Tellería, J. L. (1999). Biología de la Conservación: balance y perspectivas. *Ardeola*, 46(2): 239-248.
- Terborgh, J. (2005). *The Green World Hypothesis Revisited*, pp: 82-97. In: Ray, J.C., Redford, K.H., Steneck, R. & Berger J. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Washington, DC: Island Press.
- Terborgh, J., Holt, R. & Estes, J. (2010). Trophic cascades: what they are, how they work, and why they matter. Pages 1-18 in *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J. & Estes, J. (Eds.). Island Press.
- Terborgh, J. & Estes, J.A. (Eds.). (2010). *Trophic cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Island Press.
- Thompson, W.L., White, G.C. & Gowan, C. (1998). *Monitoring vertebrate populations*. Academic Press, New York, USA.
- Traveset, A. & Willson, M.F. (1997). Effect of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforests of southeast Alaska. *Oikos*, 80: 89-95.
- Treves, A. & Naughton-Treves, L. (2005) Evaluating lethal control in the management of human-wildlife conflict. Pp: 86–106. In: R.W. Woodroffe, S. Thirgood & A. Rabinowitz (Eds.). *People and Wildlife, Conflict or Coexistence?* Cambridge University Press.
- Treves, A. (2009). Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1350–1356.
- Turvey, S.T. (2009). Holocene mammal extinctions. Pp: 41-62. In: Turvey, S.T. (Ed.). *Holocene Extinctions*. Oxford University Press, USA.
- Turvey, S.T. & Fritz, S.A. (2011). The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2564–2576.
- Vucetich, J. A. & Peterson, R.O. (2004). Grey wolves—Isle Royale. Pp: 285-296. In: MacDonald, D.W. & Sillero-Zubiri, C. (Eds.) *Biology and Conservation of Wild Canids*. OUP Oxford.
- Vucetich, J. A. & Nelson, M.P. (2007). What are 60 warblers worth? Killing in the name of conservation. *Oikos*, 116(8): 1267-1278.

- Wallach, A.D., Ritchie, E.G., Read, J. & O'Neill, A.J. (2009). More than mere numbers: the impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. *PLoS ONE* 4, e6861. doi:10.1371/journal.pone.0006861
- Welch, C. A., Keay, J., Kendall, K.C. & Robbins, C.T. (1997). Constraints on frugivory by bears. *Ecology*, 78: 1105-1119.
- Welsh, A.H., Lindenmayer, D.B. & Donnelly, C.F. (2013). Fitting and Interpreting Occupancy Models. *PLoS ONE* 8(1): e52015. doi:10.1371/journal.pone.0052015
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández-Gil, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Monographs*, 68 (4): 539-570.
- Wielgus, R. B. & Burnell, F.L. (2000). Possible negative effects of adult male mortality on female grizzly bear reproduction. *Biological Conservation*, 93(2): 145-154.
- Willson, M. F. (1993). Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos*, 67: 159-176.
- Wilson, E.O. (2005). Kin selection as the key to altruism: its rise and fall. *Social Research*, 72(1): 159-166.
- Wolff, J. O. & Macdonald, D.W. (2003). Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(3): 127-134.
- Woodroffe, R. & Ginsberg, J.R. (1998). Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 280: 2126-2128.
- Woodroffe, R. (2000). Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3(2): 165-173.
- Woodroffe, R. & Ginsberg, J. (2000). Ranging behaviour and vulnerability to extinction in carnivores. Pp: 125-140. In: L. M. Gosling & W. J. Sutherland (Eds.). *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press.
- Woodroffe, R., Thirdgood, S. & Rabinowitz, A. (Eds.). (2005). *People and Wildlife. Conflict or Coexistence?* Cambridge University Press.
- Woodroffe, R. & Ginsberg, J. (2005). King of the beasts? Evidence for guild redundancy among large mammalian carnivores. Pp: 230-246. In: Ray et al. (Eds.). *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press.
- Ydenberg, R. & L. Dill, L. (1986). The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16: 229-249.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. & Boulinier, T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(8): 446-453
- Zedrosser, A., Dahle, B., Swenson, J.E. & Gerstl, C.N. (2001). Status and management of the Brown Bear in Europe. *Ursus*, 12: 9-20.

## **CONCLUSIONES**

---



(Foto: D Ramos)

## CONCLUSIONES

1. El estudio de la Historia Natural y del comportamiento de grandes carnívoros que viven en ambientes humanizados permite adecuar los diseños específicos de los métodos de monitoreo de sus poblaciones y de su ecología trófica.
2. El celo de los osos cantábricos presenta características no descritas en otras poblaciones, como uso recurrente de algunas zonas a lo largo de los años, alta frecuencia de celos múltiples y condiciones de hábitat peculiares.
3. Estas circunstancias exigen un esfuerzo de monitoreo y conservación de localidades críticas en las que se concentra un alto porcentaje de los ejemplares adultos de la población en un periodo decisivo de su ciclo biológico.
4. La alta frecuencia de infanticidio sexual en la población cantábrica de osos parece relacionada con los peculiares patrones de celo descritos: áreas de celo y agrupaciones de adultos, probablemente una estrategia de las hembras para confundir paternidad y evitar infanticidios, en un claro ejemplo de conflicto sexual. Además, la frecuencia cambiante de infanticidios sexuales puede confundir algunos índices de monitoreo de la población.
5. Un muestreo sistemático por observación directa permitió obtener índices de presencia (probabilidad de observar ejemplares: 0,14) y de abundancia (probabilidad de observar osos no-dependientes: 0,19) que pueden ser utilizados en el monitoreo de la población. Se estimó en 50 intentos por año el esfuerzo para detectar declives del 20% de la población en 10 años con una potencia del 90%.
6. El comportamiento social de los lobos, influido por su biología reproductiva y por su ecología trófica, implica mayores tasas de cohesión de los ejemplares en un grupo en invierno que en verano, lo que condiciona los métodos para obtener datos no sesgados de tamaño de grupo en cada estación.
7. El número de ejemplares observados por grupo en verano depende del esfuerzo de muestreo y dificulta la obtención de datos para estimar el parámetro en esa estación. Sin embargo, no encontramos efectos debidos a esfuerzo de muestreo, método o factores

ambientales (cobertura de nieve) sobre el número de ejemplares observados por grupo en invierno, por lo que esta época parece más adecuada para estimar tamaño de grupo.

8. Se detectó un declive del 30% a lo largo del invierno en el tamaño medio de grupo: de 4,4 ejemplares en noviembre hasta 3,1 en abril. Se estimó en 15 registros por invierno el esfuerzo para detectar un cambio del 30% a lo largo de 10 años con una potencia del 90%.
9. El análisis a largo plazo de los hábitos alimenticios de los osos reveló diferencias entre zonas y oscilaciones en el tiempo en el uso de ciertos alimentos, señalados por incrementos en los coeficientes de variación en algunos tipos de alimentos.
10. Se aprecian efectos globales (climáticos) y locales (actividades humanas) tras las tendencias detectadas en los hábitos tróficos de los osos cantábricos a lo largo del tiempo. Los alimentos de tipo boreal (p.e. *Vaccinium*) muestran tendencias decrecientes de uso (relación negativa con índices climáticos), y están muy afectados por factores locales. Mientras, los de tipo meridional (p.e. *Prunus*) muestra tendencia creciente (relación positiva con índices climáticos) y están menos afectados por factores locales.
11. Analizamos los daños de osos y lobos en Asturias y encontramos efectos de factores demográficos y ecológicos en el nivel de daños por osos y demográficos en el caso de los lobos, en este caso de forma contra-esperada: más lobos muertos en controles supusieron más daños.
12. El reflejo en los medios de comunicación fue desproporcionado entre especies (30 veces más noticias de daños de lobo que noticias de oso, frente a 5 veces más coste de daños de lobo) y en la misma especie: una zona con el 5% de daños de lobo acumuló el 41% de las noticias sobre daños.
13. El número de lobos muertos en controles tuvo mucha relación con el número de noticias y muy poca con el nivel de daños. Dado que el número de lobos matados en controles afectó positivamente al nivel de daños al año siguiente, se concluye que el reflejo en los medios afecta al nivel de daños de forma contra-esperada.
14. Se evidencia la necesidad de evaluar y monitorizar las medidas de gestión emprendidas para minimizar conflictos, ya que las propias medidas pueden producir efectos no

esperados tanto en los objetivos de gestión como en la conservación de las poblaciones de grandes carnívoros y en el funcionamiento de los sistemas.

15. En ambientes humanizados, la flexibilidad etológica y ecológica de las especies tratadas y la peculiar interacción con los humanos condicionan su estudio, (notablemente el monitoreo de sus poblaciones) y las medidas de gestión (sobre todo las relacionadas con situaciones de conflicto), de lo que se derivan importantes consecuencias en su conservación.



*En ambientes dominados por los usos humanos, como es el caso de la Cordillera Cantábrica, las escasas zonas dotadas de una cierta naturalidad habrían de ser tenidas como joyas valiosas. No obstante, a menudo son objeto de obras agresivas que, autocalificadas como mejoras de hábitat, se convierten en disparates de gestión. La propaganda conduce, finalmente, al esperpento (fotos: D Ramos).*



# **EPÍLOGO**

---



*Mi viejo tuvo por luminosa costumbre llevarnos al campo a mi hermano y a mí, desde que éramos unos mocosos, y estar allá todo el tiempo posible. Y lo hizo por un paisaje del que habían desaparecido los lobos apenas tres décadas antes. Recuerdo la emoción con la que nos contaba su, por entonces, única observación de un lobo salvaje (aunque 50 años después vería otro en el mismo lugar), siendo él niño y de cómo mi abuelo le disparó, afortunadamente sin consecuencias para el lobo, desde la ventana de su casa un día de invierno. Mientras recorríamos las montañas del norte de Burgos nos señalaba a menudo el oscuro y mágico lugar (mágico para mí, pero intuyo que también para él) donde habían capturado la última camada de la zona, el hayedo de Zarraquín, y a partir de entonces los lobos se diluyeron físicamente del paisaje (aunque no de la emoción). Algunas veces veíamos hacia el oeste unas montañas que más tarde supe que eran las sierras de Híjar, donde decían que aún había lobos e incluso osos, pero eso era entonces para mí apenas un mito y como mucho (o como poco) una ilusión fabulosa. Siendo adolescente tuve la fortuna de toparme con tipos que hablaban de lobos reales e incluso los estudiaban (Telle y Cartucho), y poco después con Javier, que trabajaba (milagro o tesón infinito) con osos reales. Empecé a frecuentar a biólogos que hacían lo que me pareció de niño una ocupación de leyenda. Por aquel tiempo vi mis primeros lobos en un páramo burgalés y poco después mi primer oso en las montañas palentinas (después han sido cientos de observaciones de ambas especies pero creo que con idéntico sobresalto y emoción que las primeras). A partir de entonces todo cambió, ya que osos y lobos dejaron de ser sólo leyendas y yo empecé a trabajar en su conservación (aunque esto pueda ser sólo una declaración de intenciones).*

*Y algunos años más tarde ocurrieron algunos hechos que parecían inimaginables poco antes. En las montañas de mi niñez, donde los lobos eran sujetos fantasmales de un pasado no muy lejano pero que a mí siempre me había parecido lejanísimo, los lobos reales aparecieron de nuevo, tensando el paisaje de una forma brutal y dándole una dimensión que poco antes no tenía por una razón obvia. Más tarde y ya trabajando con Javier sobre los osos de la Cordillera hemos sido testigos y cronistas del borde del abismo al que se asomaron los osos a mediados de los noventa y su vuelta, si no a lugares nuevos, sí en números que hacen intuir algunas posibilidades, aún oscuras pero menos siniestras.*

*Viene a cuento esta batallita para dar fe de que en el breve plazo de mi magra vida como naturalista hasta hoy, he sido testigo de sucesos inauditos (al menos lo era para mí pensar en esa perspectiva), como es el retorno a zonas o en número de ambas especies desde el borde real de los confines de su desaparición, aunque también tengo la impresión de que su conservación no estará nunca garantizada. Se ha escrito mucho de las razones de este retorno, desde la recuperación del hábitat (una razón objetiva) hasta los esfuerzos ingentes invertidos en los últimos años en conservación (más bienintencionada que verificable). Mi impresión, con la perspectiva del tiempo y de lo aprendido estos años, es que hay dos razones principales. Una es la recuperación natural del hábitat (creo que muy evidente en el caso de los lobos, pero también de los osos) por razones tan poco relacionadas con los esfuerzos de conservación como el éxodo rural y los cambios en las formas de vida de nuestras sociedades humanas. La otra, y quizá tan importante como la anterior si no más, es que la intolerancia se ha atenuado hacia estas especies (y hacia otras muchas), una intolerancia que ha permanecido incrustada en nuestra cultura durante generaciones, y en cuyo retroceso sí que considero que han tenido que ver, al menos en parte, algunos esfuerzos de conservación, germinados tras el milagro (no se me ocurre un término mejor) de que FRF haya existido en nuestro país. Creo que la aprensión, el miedo y la intolerancia hacia otras especies se pueden disipar después de haber sido incorporadas en nosotros por cierta cultura, y en ese proceso sí pueden jugar un papel muy importante la divulgación de conocimientos.*

*Aunque sigo siendo un devoto convencido de que la investigación es clave para la conservación, (separar las marañas que confunden las percepciones y las manías de los hechos reales es un fruto que se obtiene mediante el conocimiento), creo que la investigación no ha afectado notablemente, o de forma muy evidente, al retorno (relativo, pero retorno) de ambas especies en cuanto a números y zonas (no descubro nada nuevo, ver Vucetich y Peterson en la discusión de este trabajo). Sin embargo es evidente que hoy conocemos mucho más que hace apenas tres décadas sobre estos sujetos indomables que tensan los paisajes ibéricos del norte. Los biólogos que trabajamos en conservación podemos informar sobre aspectos y medidas que, razonablemente, puedan ayudar a su conservación (y espero que este trabajo sea una prueba, aunque muy humilde, de semejante pretensión).*

*Pero como en las novelas negras, y como en la vida misma, las cosas no se conducen como intuimos ni son lo que parecen, y en tiempos muy recientes algunas asombrosas actuaciones están teniendo lugar en el ámbito de la conservación. Entre las cosas que he aprendido durante estos años como naturalista y como biólogo profesional, una de las*

pocas (*y así ha de ser para quien trabaja con sujetos o sistemas sometidos a evolución y a cambio permanente*) sobre la que apenas caben dudas es que las formaciones naturales de plantas leñosas son componente clave y crítica del hábitat para los sujetos de este estudio y para muchos otros amenazadas en el ámbito cantábrico, y como he dicho, uno de los factores principales de su relativo retorno numérico y espacial. Sin embargo, desde instituciones y administraciones responsables de la conservación, se promueven, financian y ejecutan en los últimos años planes de destrucción de vegetación natural y se interfiere en sus procesos de regeneración, a los que se llama además, eufemísticamente, de “mejora del hábitat”, y que afectan a miles de hectáreas del hábitat de osos y gallos, por ejemplo (objetivos de tales “mejoras”), pero también de otras muchas especies, afectando además a suelos muy vulnerables como los del subalpino cantábrico. En lugar de aprovechar la contingencia (afortunada, aunque involuntaria) de la recuperación natural de formaciones y hábitats importantes debido a un menor uso de actividades humanas y celebrarlo como una bendición (y dedicar los recursos para otros menesteres de conservación con base objetiva), algunas instituciones se afanan, con obsceno esfuerzo financiero, a una supuesta restauración del hábitat, tras definir tales actuaciones con el invulnerable calificativo de “mejoras”. El título de una actividad como de mejora, aunque lo sea al margen de los conocimientos o de argumentos objetivos, la dota de un blindaje ante potenciales críticas (y conduce por ello a los críticos a la condición de parias o radicales por ir contra las mejoras, ya sean de hábitat de especies sensibles o de nuestro propio “desarrollo”). Las razones aducidas para llevar a cabo semejante esfuerzo son tan bienintencionadas como incomprensibles (para mí, dada mi condición de biólogo de la conservación) por lo que ando sumido entre la perplejidad y la frustración ante lo que considero un fracaso monumental de comunicación entre profesionales y responsables de la conservación. Otras opciones (el camino de la buena intención a la autocomplacencia es estrecho, y de aquí a la arrogancia apenas hay un paso) no son más amables, aunque reconozco que puedo tener problemas innatos para analizar y comprender tales u otras opciones. Sobre todo teniendo en cuenta que ese ejemplo no es una excepción, sino que el sinsentido va calándonos hasta los huesos. Así, se liquidan lobos para proteger la biodiversidad de los lugares que habitan, incluyendo espacios protegidos o se establecen planes de control preventivo de sus poblaciones, usando una retórica que suena más a xenofobia ambiental que a gestión de recursos naturales. También se matan cientos de cormoranes con el objetivo sorprendente de evitar el colapso de unos ríos triturados por vertidos, presas, encauzamientos, deforestación de riberas y por la graciosa afición deportiva de miles de

*aficionados a matar truchas y salmones. O se eliminan miles de toneladas de sotobosque y matorral para proteger al “bosque” de unas agresiones (los fuegos) que causamos nosotros y olvidando, al parecer, que lo que estamos llamando bosque es sólo un burdo sucedáneo al que vamos quitando los brazos, las piernas y en fin, toda su esencia. Al tiempo, se desfiguran para siempre las cuerdas de las montañas instalando en ellas parques eólicos industriales para salvar al planeta del cambio climático. Una violación estética pero también física, al destruir algunos de los suelos más vulnerables y críticos, por ejemplo, para la recogida y retención de agua en las cumbres de las montañas.*

*Es posible que sólo estamos dispuesto a llamar conservación a lo que nos interesa (por arrogancia, por dinero o por lo que sea), al margen completo del conocimiento y del sentido común. Algunos podrán aducir, con evidente sarcasmo, que los personajes de las oscuras alegorías de Hawthorne, escritas hace casi 200 años, tenían razón cuando sosténian que el conocimiento no sólo es inútil, sino nefasto. Quiero creer que aquellas alegorías no se adelantaban a su tiempo, aunque a veces lo parece, y sigo pensando que el conocimiento puede ayudarnos a enmendar errores, más que a agigantarlos. En cualquier caso, sean las razones que fueren, el camino iniciado recientemente por algunos influyentes actores de la conservación parece absurdo y siniestro y no augura nada bueno para las montañas cantábricas. Pero como el futuro no está escrito, confío en que los formidables sujetos que componen el plantel de fieras actuales en la Cordillera Cantábrica, cuyos antepasados ya habitaban estas montañas antes de que ningún humano moderno lo hiciera, sigan dando vueltas por aquí durante mucho tiempo, gracias o a pesar de nuestros esfuerzos.*

## **AGRADECIMIENTOS**

---



*Tras observar un celo múltiple, incluyendo cópulas y algunos heridos, el equipo se encuentra en disposición de discutir las complejas relaciones entre sistemas de celo, estrategias reproductivas e infanticidios sexuales en osos. De izquierda a derecha: DRF, MDC, JES, AOF, JNC y ERS, en Cangas del Narcea, mayo de 2008 (foto: AFG).*

*Un trabajo que incluye datos recogidos a lo largo de varias décadas necesariamente ha contado con la participación de muchas personas. Pero además, el grado de implicación de algunas trasciende con mucho de la mera colaboración y es apenas justo reconocer mi profundo agradecimiento.*

*Empezando por lo más evidente, los directores del trabajo no sólo han conducido, sino que son buenos amigos (creo que no es frecuente que así se recoja en una memoria de tesis) y han tenido el humor y el coraje de acoger a un estudiante poco ortodoxo y anacrónico (aunque como complemento, espero que con alguna virtud). Javier Naves es sin duda la persona de la que más he aprendido de osos (yo creo que es la más sabe de osos del mundo) y aún me sorprende cada día de su entusiasmo, a pesar de la tormenta de dificultades que supone estudiar a un gran carnívoro en nuestro país. Además, su capacidad para percibir cosas del mundo natural que permanecen ocultas o vetadas para la mayoría de los buenos naturalistas y de los investigadores es asombrosa. Pero sobre todo he tenido la suerte de recibir su amistad a lo largo de décadas. A Mario Quevedo le agradezco su coraje inagotable por transmitir y fomentar un compromiso por la investigación y su preocupación por la conservación, dos cualidades que suelen resultar en desasosiego por lo que vemos que ocurre, a menudo sin ningún sentido, en los paisajes cantábricos. Creo sinceramente que la presencia de Mario en una institución como la Universidad de Oviedo es un lujo por lo que supone de compromiso por la ciencia y por la conservación, y desde luego ha sido un lujo para mí contar con su codirección en este trabajo.*

*Con algunas de las personas con las que he trabajado en el campo he vivido esos momentos que anhelamos febrilmente aquellos a los que nos apasionan los grandes carnívoros. Con Juan Ángel de la Torre, Fernando Jubete, Damián Ramos, César Fernández, Andrés Ordiz, José Carral, Emilio de la Calzada, Luis M Barrientos, Fermín Urra, Miguel Rico, Pablo Perucha, Ernesto Díaz y Eduardo Álvarez, entre otros, he compartido lo más valioso y a la vez intangible para un naturalista de campo.*

*Durante estos años he sido acogido por dos instituciones científicas. La Estación Biológica de Doñana (CSIC) me ha contratado los últimos años en los que se ha*

*realizado este trabajo y he tenido la enorme fortuna de colaborar con Miguel Delibes y aprender de él. Miguel ha sido, además de maestro, un amigo formidable en situaciones profesionales y emocionales muy penosas para nuestro equipo y para él mismo. Eloy Revilla ha combinado su fabulosa capacidad mental y sus conocimientos de ecología con una generosidad permanente y una paciencia infinita para tratar de hacerme comprender cosas básicas, sin duda simples para él pero prodigiosas para mí. Y lo mismo debo decir de todo el grupo sureño que ha combinado humor, conocimientos y ánimo a lo largo de estos años: Jacinto Román, Javitxu Calzada, Carlos Rodríguez, Gema Ruiz, Carlines Gutiérrez, Sofía Conradi, Guyonne Janss, Miguelito Clavero y Paco Palomares.*

*La Universidad de Oviedo, desde el Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, y más recientemente desde la Unidad Mixta en Investigación de Biodiversidad me ha acogido físicamente y contratado intermitentemente. José Ramón Obeso, Mariajo Bañuelos, Mario Quevedo, David Álvarez, Julio Arrontes, Alfredo Nicieza y Florentino Braña me han ayudado de muchas maneras en estos años, y más recientemente, Paola Laiolo, Jordi Moyá, José M. Herrera y Fernando Taboada. A la banda de estudiantes y becarios, algunos ya doctores (Nacho Fernández-Calvo, Juan Iglesias, Joaquina Pato, Emilie Ploquin, Bea Blanco, Xurde, Gerardo, Nere Melguizo, María Morán, Amalia y Elia Palop) por soportar estoicamente algunas ásperas discusiones en el aula de becarios. Desde el BOS y fuera de él, Mariajo Bañuelos y Mario Quevedo han sido estupendos y animosos colegas, además de muy buenos amigos de los que he aprendido mucho (aunque apenas se note) sobre ecología y conservación.*

*Todas las administraciones de ámbito cantábrico pusieron sus datos de oso a disposición de nuestro equipo y la administración asturiana ha financiado proyectos de los que salieron algunos materiales de los trabajos que aquí se exponen. Entre sus gestores, José Félix García-Gaona facilitó el desarrollo de varios convenios con la EBD, Orencio Hernández hizo lo propio con el desarrollo del trabajo de campo y la participación de la Guardería Rural y Jaime Marcos ayudó en los últimos tiempos con el acceso a las bases de datos de osos y lobos. Entre los muchos guardas que nos han ayudado y han participado estos años quiero agradecer a Damián Ramos, Angel Nuño, Fernando Somoano, Antonio Ramos, Carlos Granda, Joaquín López y José M Carral por una implicación que trascendió de lo meramente profesional.*

*A Jon Swenson, un gigante de la investigación osera y persona dotada de una generosidad sin límite, le agradezco su siempre luminoso estado de ánimo y los muchos conocimientos que ha compartido con nosotros desde su dirección del Scandinavian*

*Brown Bear Project. Thorsten Wiegand facilitó, mediante un convenio de la UFZ de Leipzig con la EBD, el desarrollo de alguno de los capítulos.*

*Como he dicho antes, buena parte de este trabajo es cooperativo y como tal quiero agradecer la participación a los colaboradores de los capítulos: Javier Naves (colaborador en todos), Miguel Delibes (también en todos excepto del 4), Eloy Revilla (de los capítulos 3, 4 y 7), Andrés Ordiz (2, 4 y 7), Mario Quevedo (3 y 4) Carlos Rodríguez (5 y 6), Jon Swenson (2), Carlos Granda (2), Ángel Nuño (4), Luis M. Barrientos (4) y José Ramón Obeso (5). También la discusión general, y sobre todo lo relativo al llamado conflicto entre humanos y grandes carnívoros, se ha nutrido de discusiones con Javier Naves, Miguel Delibes, Eloy Revilla, Andrés Ordiz, Mario Quevedo y Damián Ramos, por lo que buena parte de las ideas expuestas son también suyas.*

*Se ha dicho que trabajar en conservación es, más que un trabajo o una profesión, una forma de vida, o un estado de la mente, sobre todo cuando se trata de conservar espacios salvajes (GB Schaller: wilderness is a state of mind) y casi se puede decir que un estado de ánimo (aunque a menudo de desazón). Tal estado de ánimo supone establecer ciertas complicidades con algunas personas que van moldeando nuestra percepción del mundo natural (y no sólo). Algunas personas a lo largo de estos años me parece que han compartido ese estado de ánimo, y muchas son además buenos amigos: Aitor Galarza, Juan Seijas, Arturo Ruano, Carlos del Valle, Rolando Rodríguez, Benito Fuertes, Fran de la Calzada, Miguel de Gabriel, David Álvarez, Tino García, Jorge Echegaray, Pilar Rodríguez, Kiti Pérez, Olga Sáez, Rubén Portas y Pablo Sierra.*

*Tengo que agradecer a José Luis Tellería muchas cosas y sobre todo haberme animado finalmente a acabar este trabajo, ayudado por la insistencia de Aitor. También agradecer el coraje de Chusa de Lope y de Carlos Sáez Royuela en los viejos tiempos, con quienes pude ver mis primeros lobos en los páramos burgaleses. Y ya en el último momento, Paloma Silva fue capaz de dar una forma presentable y adecuada a todos los materiales que componen esta memoria y Carlos del Valle ayudó con la edición de las fotos.*

*Algunas personas han sido extraordinariamente generosas con su tiempo y han contribuido mucho, sin que lo parezca y sin pretenderlo, a este trabajo: Juana y Fernando, Merce y Emilio, y Kiti y Damián, han acogido en sus casas interminables sobremesas sobre el tema inagotable, y lo han hecho con un ánimo a prueba de bombas.*

*Se supone que también hay vida más allá de la contemplación de la naturaleza (aunque a mí me cuesta aceptarlo) y por eso quizás también algunas personas, aún sin conocerme y sin saberlo, han podido afectar a mi estado mental y por tanto al desarrollo de este trabajo. Podría ser el caso, cada uno en su apartado artístico, de Elmore James o de Jack Daniels, aunque no estoy seguro del signo de su efecto (en términos netos espero que positivo, y de eso algo sabe Moncho, aka: fastusoso T-Bird).*

*Y sobre todo, quiero mostrar mi agradecimiento eterno a los genuinos gigantes de la paciencia y de la buena disposición. A Carmen por tantas cosas que sería absurdo poner sólo algunas aquí por escrito. Sin ella yo sería apenas un bacalao sin cabeza, como suele decir Javi. Y a mi vieja, que es la persona con el mejor humor que conozco del mundo, a pesar de haber escuchado miles de historias de bichos salvajes sin mostrar síntomas de cansancio ni de hartazgo. Este trabajo va dedicado a la memoria de mi viejo, que fue quien encendió en mí el fuego de una obsesión por los animales salvajes que es, según algunos colegas, una enfermedad incurable.*

*Finalmente, a los sujetos protagonistas de este humilde trabajo que sólo ha pretendido aprehender algo muy básico de sus portentosas vidas con el objetivo de ayudar a su conservación. Sin ellos, las montañas estarían vacías y para algunos de nosotros esta tierra aparecería yerma y sin sentido.*

