

Capítulo 21: CONSIDERACIONES EVOLUTIVAS EN LA GESTIÓN DE ESPECIES CINEGÉTICAS

Juan Carranza y Juan Gabriel Martínez

CÁTEDRA DE BIOLOGÍA Y ETOLOGÍA. FACULTAD DE VETERINARIA. UNIVERSIDAD DE EXTREMADURA.
10071-Cáceres. España. E-mail: carranza@unex.es

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. España. E-mail: jgmartin@goliat.ugr.es

La caza representa una importante actividad humana en la sociedad moderna con consecuencias directas sobre el curso evolutivo de las especies cinegéticas. Aunque la actividad básica de la caza es la extracción de individuos de las poblaciones, actualmente las especies cinegéticas son objeto de una profunda gestión con el objetivo de conseguir aumentar la productividad o mejorar la calidad de los trofeos. Las actuaciones de gestión pueden dirigirse directamente hacia las poblaciones cazadas o hacia el ecosistema en que se encuentran, y en ambos casos pueden tener influencia sobre los cambios genéticos en las poblaciones. Las poblaciones de especies cinegéticas pueden o no corresponderse con unidades ecológicas en función de su gestión, la cual además puede alterar aspectos de la dinámica poblacional como la densidad, la tasa de crecimiento, la proporción de sexos o la estructura de edades. Desde un punto de vista evolutivo la gestión cinegética puede afectar diversos parámetros genéticos. La variabilidad genética puede verse afectada a través de varios procesos: la mortalidad debida a caza puede ser diferente de la natural, potenciando el efecto de la deriva genética, y la gestión de las poblaciones puede interferir con procesos necesarios para el mantenimiento de la variabilidad, como el flujo génico, así como ocasionar que los tamaños efectivos de población sean muy reducidos. Todo esto puede ocasionar que muchas poblaciones cinegéticas sufran problemas de consanguinidad. La gestión puede también ocasionar modificaciones comportamentales con consecuencias en aspectos como las estrategias reproductivas de las especies cinegéticas. La introducción de individuos en terrenos cinegéticos puede tener importantes consecuencias ecológicas y evolutivas, como la transmisión de enfermedades o la hibridación. Finalmente, la gestión de la caza origina procesos de selección artificial cuando los individuos no son extraídos al azar respecto a su fenotipo. La gestión de poblaciones explotadas cinegéticamente debería estar basada en la sostenibilidad, lo cual significa no sólo preservar su abundancia sino también las características genéticas y los procesos evolutivos que las mantienen.

La caza y las especies cinegéticas

La actividad de la caza ha tenido un papel central en la evolución de nuestra propia especie. Probablemente por ello, el gusto por esa práctica ha permanecido hasta nuestros días aunque ya no suponga un beneficio adaptativo. La caza debe haber formado parte de la coevolución entre nuestra especie y sus presas, aunque en la actualidad es evidente que las relaciones entre el hombre y sus “presas” no se ajustan a lo que conocemos como un proceso de coevolución (ver Capítulo 12). Más bien, el hombre afecta a las poblaciones de caza provocando cambios tanto desde el punto de vista numérico como genético. Un cierto número de especies de aves y mamíferos han atraído la atención del hombre como especies cazables en la sociedad moderna. El curso evolutivo de estas especies puede verse marcado por esa elección.

Cuáles son las especies de caza

Originalmente las especies objeto de caza debieron ser las que se ajustaban a un tamaño de presa adecuado

para el depredador humano organizado en grupos cooperativos; quizás preferentemente grandes ungulados (Sahlins 1972). En tanto la presión cinegética era ejercida con el objetivo de conseguir un recurso alimenticio, es probable que su efecto selectivo fuese equivalente al ejercido por otros depredadores, actuando sobre los individuos más vulnerables. Es posible, sin embargo, como sugiere Hidalgo (1995), que las piezas de caza se utilizasen para manifestar una habilidad que podría proporcionar al cazador prestigio social y, sobre todo, ventajas en la competencia por las parejas sexuales. A partir de que la caza proporciona símbolos asociados al estatus social aparece el concepto de trofeo. El trofeo es una parte del animal que el cazador utiliza como indicador del mérito de su captura.

En las especies de caza menor el objetivo suele ser diferente. Se suele primar la calidad como recurso gastronómico, tanto en la caza primitiva como en la moderna. El objetivo perseguido en estos casos es más la cantidad de piezas que sus características individuales.

En la actualidad la catalogación de las especies como cinegéticas se encuentra sometida a las normativas de caza y conservación de la naturaleza. En el fondo persisten los mismos criterios básicos ya mencionados, pero una especie deja de ser cazable si la caza puede poner en peligro el mantenimiento de sus poblaciones, independientemente de que tradicionalmente fuese considerada como pieza de caza.

Explotación y gestión de las especies cinegéticas

La relación del hombre con las especies de caza puede consistir simplemente en la extracción de ejemplares, es decir, la caza. Esta era prácticamente la única actividad que se llevaba a cabo en tiempos históricos. Más recientemente, sin embargo, se ha aumentado la intervención del hombre sobre las especies de caza orientada no sólo a extraer individuos sino a favorecer su producción.

La extracción puede ser indiscriminada, es decir dirigida hacia cualquier tipo de individuo de la población sin criterio alguno. Este tipo de extracción es más frecuente sobre las especies de caza menor. El efecto inmediato es un aumento en la mortalidad general, especialmente la de individuos jóvenes e inexpertos (Lucio & Purroy 1995; Rocha & Hidalgo 2001).

En las especies de caza mayor, la extracción suele estar selectivamente dirigida hacia los animales portadores de trofeos, es decir los machos. Los caracteres sexuales secundarios de los machos de muchas especies se han desarrollado a lo largo de la evolución como indicadores fiables de buena condición física del portador, utilizados como señal en la competencia entre machos o en la elección de pareja por parte de las hembras (Andersson 1994). Estas estructuras, como los cuernos y astas de los ungulados, son muy sensibles a cualquier problema que afecte al estado general del organismo, por lo que se dice que son dependientes de la condición (Andersson 1994). La búsqueda de trofeos por parte de los cazadores, supone por tanto una presión orientada hacia un tipo de individuos que no son los más vulnerables sino todo lo contrario. En la medida en que esta presión sea muy fuerte, puede provocar una selección contraria a la selección sexual que produce el trofeo, y por estar relacionada con ella, una selección en contra de los ejemplares más vigorosos. El jabalí (*Sus scrofa*) es una excepción a esta norma, probablemente porque en el momento del lance resulta difícil distinguir el sexo del animal y se admite la caza sobre ambos, aunque son los machos los que portan trofeos. La caza sobre los machos supone un aumento en la mortalidad de éstos, provocando la desviación de la proporción de sexos poblacional hacia las hembras.

A medida que la caza va cobrando protagonismo como actividad económica en ciertas áreas, se favorece una intensificación de las actuaciones encaminadas a promoverla, dando origen a la gestión cinegética. La gestión puede perseguir como objetivo aumentar la densidad y productividad de las especies de caza, o mejorar la calidad de sus trofeos. Las actuaciones de gestión pueden

enfocarse hacia manejar el ecosistema con el fin de favorecer a las especies de caza, o hacia manejar directamente las poblaciones de caza. Ambos tipos de actuaciones pueden tener influencia sobre los cambios genéticos en las poblaciones.

Manejo del ecosistema

Los cambios en el ecosistema pueden ir encaminados en dos direcciones básicas: por un lado la transformación de los hábitats para aumentar la oferta de alimento, refugio, lugares de cría, etc., y por otro lado la eliminación de los depredadores. La teoría de selección natural (ver Capítulo 7) predice que los cambios en los factores ecológicos implican cambios en las presiones selectivas, ya sea en dirección o en intensidad, que deben traducirse en cambios evolutivos. Aunque estos cambios pueden ser predichos en teoría, lo cierto es que carecemos de evidencia empírica sobre ellos. Una razón puede ser la falta de investigación orientada hacia esta cuestión, pero además, existen dificultades reales para que se produzcan cambios detectables debido, por ejemplo, el poco tiempo transcurrido desde que las condiciones cambiaron o, de modo similar, a la falta de constancia en las condiciones impuestas por el manejo humano.

Un tipo de alteración del hábitat muy frecuente es el aclarado de las áreas de bosque y matorral, favoreciendo las áreas herbáceas. El predominio de las áreas abiertas favorece un mayor tamaño de grupo y un grado de poliginia más alto, como se ha descrito para el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*; Hirt 1977) o para el corzo (*Capreolus capreolus*; Andersen et al. 1998).

Una práctica común en la gestión cinegética es el suministro de comida en épocas de escasez. Al margen de consideraciones sobre la reducción en la presión selectiva que supone la escasez de comida, el alimento suplementario suele presentarse de acuerdo a un patrón de distribución espacial más acumulado que la comida natural. Esta distribución del alimento puede provocar la agregación espacial de los individuos. A su vez, la acumulación espacial de las hembras afecta al sistema de apareamiento, favoreciendo la poliginia. Experimentos realizados con el fin de analizar los cambios en el sistema de apareamiento del ciervo (*Cervus elaphus*) en condiciones de suplementación de alimento, han puesto de manifiesto que la concentración espacial de la comida provoca la agregación de las hembras, lo cual hace que los machos defiendan territorios en las zonas de alimentación en lugar de defender harenes móviles y aumenten su tasa de interacciones agresivas (Carranza et al. 1995). Además, al reunirse las hembras en grupos mayores, algunos machos consiguen grandes harenes aumentando la varianza en el tamaño de harén, lo cual puede estar relacionado con aumento en el grado de poliginia (Carranza et al. 1995; Sanchez-Prieto 2000). Estas circunstancias de manejo son por lo tanto apropiadas para favorecer el aumento intergeneracional en el nivel de consanguinidad así como los cambios genéticos aleatorios (deriva genética) debido a una disminución en el tamaño efectivo de población (ver más adelante).

Gestión y explotación de las poblaciones

Concepto de población y de unidad de gestión

Una población puede definirse de forma simple como un conjunto de individuos de la misma especie que ocupan un área determinada (Krebs 1986, Begon et al. 1988). La extensión de esta “área determinada” puede ser muy variable y arbitraria en su elección, dependiendo de la extensión geográfica de la especie en cuestión, de las características físicas del hábitat por el que se distribuye y de las cuestiones que queramos estudiar. A nivel de gestión, es razonable considerar como población al conjunto de individuos que potencialmente interactúan dentro del área sobre la que se quiere ejercer la gestión (cotos de caza, reservas o parques) a pesar de que en ocasiones las poblaciones gestionadas no se corresponden con poblaciones “reales”, es decir, con unidades ecológicas.

Se habla de unidad de gestión para referirse al área sobre la cual se aplica un determinado criterio de gestión. Una parte de una población natural no puede ser gestionada de modo independiente al resto de la población con la cual está en contacto e intercambiando genes, por lo que resulta evidente que la unidad de gestión ideal es aquella que se corresponde con los límites naturales de distribución de una población, es decir, lo que podríamos llamar unidad ecológica. En la práctica de la gestión cinegética lo más frecuente es que las unidades de gestión no coincidan con unidades ecológicas, principalmente debido a las limitaciones que impone la propiedad del suelo y las diferencias de criterio entre gestores de áreas vecinas. La intensificación de las prácticas de gestión cinegética suele acarrear conflictos entre gestores de terrenos colindantes. Por ejemplo, los animales pueden ser atraídos mediante alimento suplementario hacia la zona de caza, en detrimento de áreas vecinas. Igualmente, el mantenimiento de animales de cierta edad en el caso de la caza mayor para conseguir el desarrollo de buenos trofeos, puede no ser posible si las áreas vecinas no comparten el mismo criterio. La situación entre vecinos en este caso puede asemejarse a un juego de los planteados con frecuencia en teoría evolutiva, en el cual la única estrategia evolutivamente estable (ESS; ver Capítulo 16) consiste en abatir animales de la mínima edad permitida. Esto ha llevado a prácticas tales como los vallados cinegéticos, cuyo fin principal ha sido independizar artificialmente una subpoblación para que la gestión aplicada sobre ella, y naturalmente su aprovechamiento cinegético, no se vean condicionados por los manejos de áreas colindantes.

La gestión de especies cinegéticas puede incluir medidas que afecten directamente a individuos concretos, como la caza selectiva de individuos de características fenotípicas determinadas, o medidas dirigidas al conjunto de la población gestionada, como cambios estructurales del hábitat o el aporte de alimento suplementario. En cualquier caso, las medidas que se tomen tendrán al final un efecto en la población como conjunto aunque afecten de forma directa a los individuos, al repercutir en los elementos básicos que determinan las características de las

poblaciones, como el tamaño de población y su densidad, las tasas de mortalidad y reproducción.

Alteraciones en la estructura poblacional

La caza puede alterar la estructura poblacional. Este efecto es evidente cuando la caza actúa preferentemente sobre las clases de edad y sexo más vulnerables, como es frecuente en muchas especies de caza menor, o bien cuando actúa selectivamente sobre los machos portadores de trofeos, como suele ser la norma en la mayoría de las especies de caza mayor. En nuestro país, las normas que tradicionalmente han servido para preservar las especies de caza mayor prohibían abatir hembras y machos de un año (los varetos en el caso de los cérvidos). Este criterio ha propiciado poblaciones formadas mayoritariamente por hembras. No obstante, si el objetivo es conseguir trofeos, esta práctica no es adecuada ya que no permite que los machos alcancen la madurez necesaria. Cuando la caza se limita a los machos de edad madura, con plenitud de desarrollo de trofeo, el producto que se obtiene es de mayor valor desde el punto de vista cinegético, y las poblaciones presentan una proporción de sexos más equilibrada ya que se hace necesario mantener machos de distintas edades hasta la edad trofeo. Por supuesto, el mantenimiento de este tipo de pirámides de edad exige también la extracción selectiva de hembras. Estas actuaciones tendientes a conseguir trofeos son posibles sólo si la unidad de gestión goza de cierta autonomía respecto al entorno. Si no, ya hemos mencionado que la influencia de los vecinos puede desembocar fácilmente en la caza de todo lo permitido. Esto hace que las alteraciones en la estructura poblacional sean más evidentes en fincas sin malla cinegética incluidas en comarcas donde gestores vecinos actúan de modo independiente.

Las principales alteraciones esperables son por tanto la reducción en el número de machos respecto al de hembras y la disminución en la edad media de los machos. Dado que toda cría producida es hija de un macho y de una hembra, el mantenimiento de un exceso de hembras hace que el éxito reproductivo medio del sexo masculino sea mayor que el del femenino. Bajo estas condiciones ¿se podría esperar que la selección natural favoreciese en las hembras la estrategia consistente en producir más machos que hembras? La respuesta no es simple y requiere de varias consideraciones. Si el exceso de hembras se debiera a un sesgo hacia ese sexo al nacimiento, la selección favorecería a las productoras de machos (Fisher 1930). Sin embargo, si la existencia de un menor número de machos se debe a una mortalidad constantemente mayor en ellos, y asumiendo equilibrio de sexos al nacimiento, el éxito reproductivo medio de los individuos producidos de ambos sexos es el mismo. El de los machos sería simplemente más variable, desde cero en aquellos que han muerto prematuramente hasta muy alto en los dueños de harenes. Pero por otra parte, si la mortalidad en machos fuese variable dependiendo por ejemplo de las condiciones medioambientales, la selección podría favorecer que las hembras apostasen por producir un exceso de machos

cuando prevén condiciones ambientales por encima de la media, es decir mortalidad por debajo de la media, y dada la situación de desviación hacia hembras ya existente en la población de adultos. De hecho, en poblaciones de especies poligínicas en las que existe una mayor mortalidad de machos que de hembras, suelen darse ligeras desviaciones hacia machos en la proporción de sexos al nacimiento (Clutton-Brock y Iason 1986). La caza supone una fuente de mortalidad muy alta e independiente de las condiciones ambientales que afecta de modo casi constante al éxito de los machos, de modo que no parece posible que sea adaptativo apostar por producir un exceso de este sexo. Ahora bien, otra cuestión es cómo perciben las hembras la situación y ante qué circunstancias están preparadas para responder. Si a lo largo de su evolución la mortalidad ha fluctuado dependiente de las condiciones del medio, las hembras pueden haber sido seleccionadas para responder produciendo machos cuando exista escasez de éstos y las condiciones ambientales estén por encima de la media. Esta misma respuesta podría haber sido favorecida en el caso de que la escasez de machos se hubiera debido a la producción en exceso de hembras al nacimiento (equilibrio de Fisher). Es decir, bajo condiciones favorables, podríamos esperar que las hembras reaccionasen ante la escasez de machos produciéndolos en exceso, aunque esta estrategia pudiera no ser adaptativa en la situación actual de mortalidad debida a la caza. La aparición de un 70% de crías macho de ciervo para varias fincas en Extremadura en 1999 sugiere este tipo de interpretación (Carranza & Sánchez-Prieto 2000).

El predominio numérico de las hembras, junto con la escasa edad media de los machos puede favorecer el grado de poliginia, si pocos machos de mayor edad relativa son capaces de monopolizar a la mayor parte de las hembras de la población. El grado de poliginia se asocia como ya hemos mencionado al aumento intergeneracional del nivel de consanguinidad. De hecho, el nivel de consanguinidad en poblaciones de ciervo en fincas abiertas es mayor de lo esperable en condiciones naturales y, a pesar de que la migración de individuos no está interrumpida por mallas cinegéticas, el grado de consanguinidad no difiere del encontrado en fincas cerradas (Martínez et al. en prensa).

Dinámica poblacional: crecimiento y regulación de las poblaciones

Desde una perspectiva ecológica, las poblaciones pueden definirse básicamente a través del número de individuos que las componen (tamaño poblacional) y de su densidad, es decir el número de individuos existentes en un área determinada. La variable densidad refleja mejor las oportunidades de interacción entre los individuos o entre éstos y su medio. Dos poblaciones del mismo tamaño pero ocupando superficies muy diferentes exigen diferentes tipos de gestión. El tamaño y densidad de las poblaciones puede variar con el tiempo, variaciones que son naturales o que pueden ser inducidas por la gestión. El estudio de estos cambios es el estudio de la dinámica de las pobla-

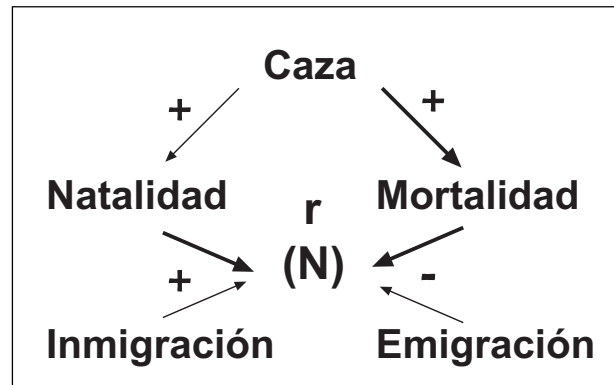


Figura 1. Factores demográficos que influyen en la tasa de crecimiento poblacional (r) y a través de ella en el tamaño de la población (N). El grosor de las flechas es indicativo de la intensidad relativa de cada tipo de relación. La actividad cinegética puede ejercer una influencia primaria negativa sobre la tasa de crecimiento a través de un aumento de la mortalidad, pero también positiva de forma indirecta a través de su acción sobre factores dependientes de la densidad.

ciones. El parámetro clave que describe la dinámica poblacional es la tasa de crecimiento (r) de las poblaciones, o el cambio en el número de individuos de una población en un período de tiempo determinado. Esta a su vez depende de cuatro parámetros básicos: la tasa de reproducción o natalidad, la tasa de mortalidad, la inmigración y la emigración (Fig. 1), o lo que es lo mismo el aporte de nuevos individuos (vía nacimientos o inmigración) versus la pérdida de individuos (a través de mortalidad o emigración). Si estas tasas fueran constantes en el tiempo llevarían a un crecimiento o decrecimiento exponencial de la población, que no son comunes en la naturaleza. Lo normal es que conforme el tamaño de la población aumenta, disminuya la tasa de natalidad y/o aumente la tasa de mortalidad, provocando una disminución en r que frena el crecimiento poblacional. La dinámica de las poblaciones naturales debería aproximarse más a una curva sigmoidea o logística, tendiendo a un valor asintótico máximo K , que puede interpretarse desde una perspectiva biológica como la capacidad de carga del medio. Las poblaciones naturales muestran patrones de crecimiento que se alejan en diferente grado de la curva logística, pero que reflejan unos límites a la tasa de crecimiento, tendiendo hacia un valor de K u oscilando alrededor de éste (Fig. 2).

Toda gestión poblacional debe intentar identificar y comprender qué factores regulan las poblaciones y cómo lo hacen. Estos en general pueden dividirse en factores intrínsecos, aquellos relacionados directamente con los individuos de la población, como la competencia por el espacio, el sistema de apareamiento, depredación, parasitismo, que suelen ser dependientes de la densidad, y factores extrínsecos, aquellos externos a la población que la influyen como la temperatura, el régimen de lluvias, hábitat, etc., y que pueden ser independientes de la densidad. La importancia relativa de ambos tipos de factores y su interacción en la regulación de las poblaciones es un tema muy discutido en ecología de poblaciones y parece

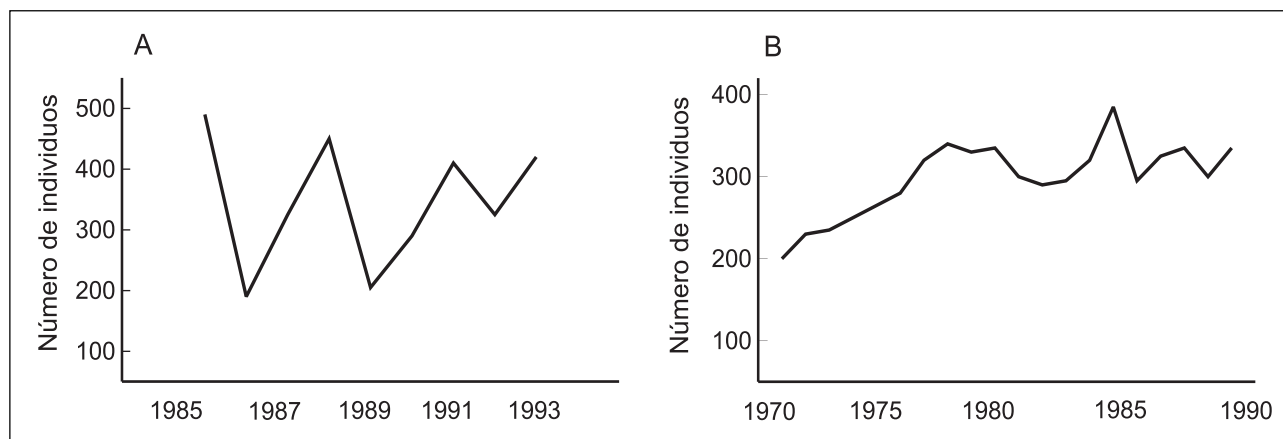


Figura 2. Evolución del tamaño poblacional de dos especies de ungulados, la oveja Soay (A) y el ciervo (B) en dos poblaciones insulares. Modificado de Clutton-Brock et al. (1997).

claro que depende en gran medida de la especie y el ambiente en cuestión.

La actividad cinegética puede ser uno de los factores que determinan la dinámica poblacional a través de su efecto primordial: aumentar la tasa de mortalidad de la población, al eliminar más individuos de los que mueren en condiciones naturales. La magnitud de este efecto en conjunto con los otros parámetros poblacionales determina si la tasa de crecimiento en poblaciones gestionadas cinegéticamente es positiva, negativa o nula. Existen casos bien documentados de extinción de especies o de su drástica reducción en número debido a la actividad cinegética excesiva. La caza excesiva produjo un descenso poblacional que puso al borde de la extinción al elefante marino *Mirounga angustirostris*, declive numérico que además afectó severamente a la variabilidad genética de la especie (Hoelzel et al. 1993).

Una cuestión habitual de discusión es que la depredación es uno de los factores fundamentales en la regulación de las poblaciones, y que frecuentemente las especies cinegéticas se encuentran libres de la presión de depredadores, por lo que podrían crecer sin control y afectar negativamente a otras especies silvestres, tanto de animales como de plantas (Montoya Oliver 1999). Esto convierte a la actividad cinegética en una herramienta fundamental para la regulación de estas poblaciones.

Recientes estudios a largo plazo de poblaciones de especies de ungulados en ambientes total o casi totalmente libres de depredadores naturales (de forma que el efecto de la predación sobre la tasa de mortalidad no existe o es despreciable), han demostrado la importancia tanto de los factores estocásticos como dependientes de la densidad en la regulación de las poblaciones (Saether 1997).

En el ciervo algunas causas de mortalidad son independientes de la densidad, como por ejemplo la temperatura invernal en áreas de la distribución de esta especie en el norte de Europa, pero otras muchas causas son dependientes de la densidad. Por ejemplo, la cantidad de comida que afecta tanto a la condición de las madres como a las crías es un factor cuyo efecto se agrava cuando la competencia intraespecífica es mayor en condiciones de alta

densidad (Clutton-Brock et al. 1985; Albon et al. 1987; Clutton-Brock et al. 1997).

También la tasa de natalidad, o fecundidad, puede estar controlada por factores dependientes e independientes de la densidad. Tanto en ovejas Soay (*Ovis aries*) como en el ciervo la edad de madurez de los individuos está positivamente correlacionada con la densidad poblacional, pero en ciervo además se ha mostrado que depende de condiciones climáticas (los días de nieve y la temperatura media de Abril, Clutton-Brock et al. 1997). Las hembras de ciervo presentan tasas de gestación más bajas a altas densidades que a bajas densidades, a la vez que la densidad retrasa la fecha de parto lo que aumenta las posibilidades de que las crías mueran (Clutton-Brock y Albon 1989). Los determinantes del éxito reproductor en ciervo son diferentes para machos y hembras; mientras el éxito reproductor total de una hembra está influido por la densidad y la temperatura primaveral en el año de su nacimiento en poblaciones del norte de Europa, el de los machos depende de su peso al nacer independientemente de los otros factores (Kruuk et al. 1999).

La actividad cinegética puede actuar manteniendo los niveles poblacionales en una determinada densidad. En este sentido tiene a la vez un efecto en reducir la actuación de los factores dependientes de la densidad, pero no afecta a los estocásticos o independientes de la densidad. Por lo tanto, para evitar que la mortalidad sea excesiva y la tasa de crecimiento sea negativa, el nivel de presión cinegética debe regularse constantemente en función de la situación poblacional. En suma, no se puede pretender que la actividad cinegética reemplace el papel de la depredación sin tener en cuenta los factores tanto dependientes como independientes de la densidad que regulan las poblaciones naturalmente.

Sin embargo, y dado el predominante papel de los factores dependientes de la densidad en la regulación de las poblaciones, son frecuentes los ejemplos en que la actividad cinegética puede ser beneficiosa tanto para la dinámica poblacional como para el ecosistema. Por ejemplo, las áreas donde la caza mantiene densidades moderadas del ciervo de cola blanca en Estados Unidos, son aquellas

en las que los individuos tienen una mejor condición física y una mayor fertilidad, y a la vez ejercen un menor impacto sobre la vegetación natural (Swihart et al. 1998).

Con frecuencia la gestión cinagética no sólo consiste en la retirada (cacería) de ejemplares sino también en la introducción de más individuos (ver más abajo) o la toma de medidas para que la supervivencia de las crías se maximice, de forma que su efecto es el de aumentar el tamaño de población. Esto puede ser negativo a dos niveles: por un lado al provocar los fenómenos dependientes de la densidad antes mencionados, y por otro, aunque relacionado, al comprometer la capacidad de regeneración natural de la vegetación con un exceso de forrajeo; si la vegetación natural no se regenera bien la capacidad de los ecosistemas para mantener las poblaciones cinagéticas disminuye. El efecto negativo del exceso de densidad puede darse no sólo a nivel de la tasa de crecimiento poblacional sino también en las características fenotípicas de los organismos, entre ellas el desarrollo de los trofeos: la densidad afecta negativamente la longitud y el peso de las cuernas en ciervo (Clutton-Brock y Albon 1989), mientras que en *Ovis canadensis* influye negativamente en el crecimiento y tamaño de los cuernos de los machos, probablemente debido a una intensa competencia intraespecífica durante sus primeros años de vida (Jorgenson et al. 1998).

La gestión cinagética y sus efectos sobre los parámetros poblacionales relevantes desde el punto de vista evolutivo

Aunque a corto plazo la gestión provoca cambios en factores ecológicos, tanto del medio como poblacionales, a medio y largo plazo esos factores influyen en el modo en que se producen los cambios genéticos de las poblaciones. Una población se caracteriza genéticamente por las proporciones de cada uno de los diferentes genotipos posibles para cada locus de los que componen el acervo génico de la especie (Falconer 1989, Hartl y Clark 1997). El manejo humano sobre el hábitat y sobre las propias poblaciones puede hacer cambiar estas proporciones.

Una forma de referirse a la constitución genética de una población es medir su grado de variabilidad genética. Los individuos que constituyen las poblaciones no son idénticos, sino que varían genéticamente. Esta variabilidad heredable es el material base sobre el que actúan los agentes responsables del proceso evolutivo. La variabilidad genética introduce un importante matiz en la caracterización de las poblaciones, que con similares parámetros ecológicos (tamaño, densidad, etc.) pueden poseer grados diferentes de variabilidad genética. La diversidad genética es fundamental ante la necesidad de responder a cambios ambientales o presiones selectivas como parásitos o depredadores, estando aceptado que una población diversa es mejor y más rápida en su proceso de adaptación al medio que una poco diversa.

En última instancia, el nivel de diversidad de una población debe explicarse como el resultado opuesto de los procesos de pérdidas y ganancias de variabilidad. Esta

puede perderse activamente, a través de selección natural, o de forma pasiva, a través de deriva genética. La deriva es un resultado del tamaño finito de las poblaciones y un caso particular de lo que se conoce generalmente como error de muestreo: las frecuencias alélicas varían de una generación a otra porque los gametos que forman la siguiente generación son sólo una muestra de todos los alelos presentes en la generación anterior (ver Capítulo 6). Cuanto menor sea el tamaño de la población más probable es que las frecuencias alélicas difieran en los dos grupos. La deriva en sí misma puede ser responsable de la fijación o pérdida de alelos en poblaciones de tamaño reducido, provocando cambios no adaptativos en la constitución genética de las poblaciones, en contraposición a la selección natural que favorece o elimina variantes genéticas en función de su eficacia biológica.

La selección y la deriva provocan una pérdida de diversidad que sólo puede contrarrestarse mediante dos procesos: la mutación y el flujo génico. La mutación, es decir la aparición de nuevas variantes genéticas, tiene un efecto importante pero muy lento en las poblaciones, al ser las tasas de mutación muy bajas. El flujo génico introduce cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones a través del flujo o migración de individuos entre poblaciones. Desde esta perspectiva el flujo génico puede considerarse la fuerza que compensa la pérdida de diversidad debida a la deriva.

Variabilidad genética

Hay varias formas de estimar la variabilidad genética de las poblaciones. La más usada es probablemente la heterocigosidad, definida como la frecuencia promedio de individuos heterocigotos en los loci estudiados. Hay evidencias a favor de una relación entre la heterocigosidad y atributos de las historias vitales de los organismos que pueden influir en la dinámica de las poblaciones. Por ejemplo, se han encontrado relaciones entre variabilidad genética y la probabilidad de extinción de las poblaciones (Newmann and Pilson 1997, Saccheri et al. 1998) o caracteres relacionados con la eficacia biológica de los individuos, como la supervivencia (Keller et al. 1994, Saccheri et al. 1998), la vulnerabilidad a parásitos (Coltman et al. 1999), el peso al nacer (Coulson et al. 1998, Coltman et al. 1998) o el éxito reproductor a lo largo de toda la vida (Keller 1998, Slate et al. 2000).

En una especie de foca, *Phoca vitulina*, el peso al nacer de las crías está relacionado con distintas variables como la edad de la madre o el sexo pero también con la heterocigosidad de los individuos. Además, las crías que sobrevivieron hasta el destete tenían un grado de heterocigosidad individual superior a las que murieron, independientemente de su peso al nacer (Figura 3, Coltman et al. 1998). En ovejas Soay los individuos con mayor grado de homocigosis son más susceptibles de ser infectados por parásitos intestinales y tienen menos probabilidades de sobrevivir durante el invierno (Coltman et al. 1999). En una población de ciervo de la isla de Rum en Escocia, la heterocigosidad está también relacionada con el peso

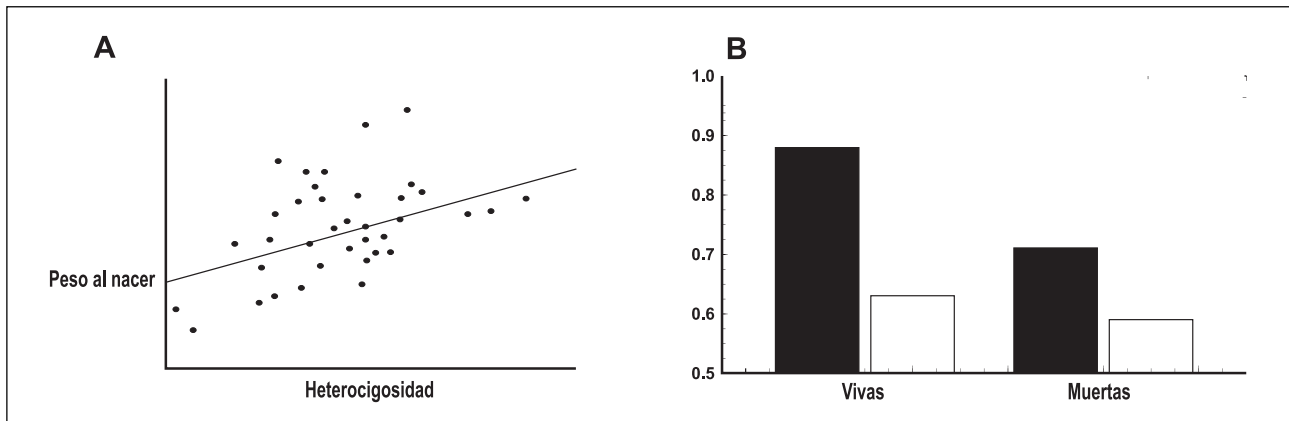


Figura 3. Relación entre la heterocigosidad y (A) el peso al nacer y (B) la tasa de supervivencia en crías de *Phoca vitulina*. Las barras negras y blancas en B corresponden a dos medidas diferentes de heterocigosidad. Modificado de Coltman et al. (1998).

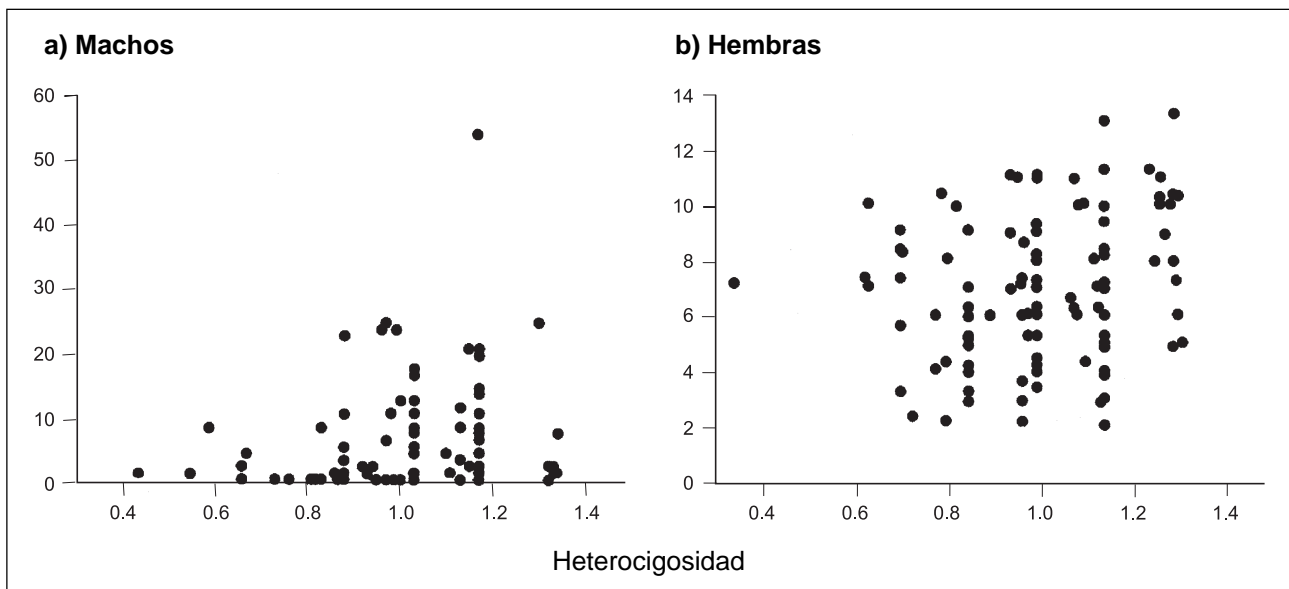


Figura 4. Éxito reproductor a lo largo de la vida en función de la heterocigosidad para machos y hembras de ciervo de la isla de Rum. Modificado de Slate et al. (2000).

al nacimiento, aunque este efecto está mediado por la temperatura en primavera, siendo sólo significativo con bajas temperaturas durante Abril (Coulson et al. 1998). En ciervo se ha demostrado además la existencia de una correlación entre el grado de heterocigosidad individual y el éxito reproductor de los individuos a lo largo de toda su vida (Slate et al. 2000, Figura 4), siendo este efecto independiente de las relaciones entre heterocigosidad y peso al nacer.

El principal efecto de la caza sobre la variabilidad genética de las poblaciones es a dos niveles. En primer lugar, la mortalidad producida por la caza es diferente de la mortalidad natural: una gran proporción de estas muertes son al azar respecto al genotipo del individuo, tanto más cuanto menos selectiva sea la modalidad de caza (por ejemplo las monterías de ciervos o jabalíes). Sin embargo, la mortalidad natural, debida a depredación o parasitismo suele eliminar a los individuos en peor condición física, algo que puede tener al menos en parte una base genética. Ya hemos visto cómo la mortalidad debida a pa-

rásitos intestinales en ovejas Soay elimina homocigotos con más probabilidad que heterocigotos. De hecho, uno de los mecanismos propuestos para explicar el mantenimiento de la variabilidad genética en poblaciones pequeñas y aisladas como las insulares es la ventaja selectiva de los heterocigotos (Pemberton et al. 1996). La eliminación de individuos de la población al azar supone una tasa de pérdida de variantes genéticas mayor a la esperable en condiciones naturales y puede poner en peligro el mantenimiento de niveles apropiados de variabilidad. En casos extremos, como el del elefante marino, las poblaciones actuales cuentan con niveles extremadamente bajos de variabilidad genética tanto a nivel de proteínas como de ADN mitocondrial debido a la eliminación indiscriminada y excesiva de individuos durante el siglo XIX, aunque la especie se ha recuperado numéricamente tras la prohibición de su caza (Hoelzel et al. 1993).

La caza selectiva de individuos también puede provocar pérdida de diversidad genética. En el ciervo se ha comprobado que la caza selectiva en contra de los indivi-

duos de peores características fenotípicas puede producir un cambio en las frecuencias alélicas entre poblaciones y eventualmente puede ocasionar la pérdida de alelos raros (Hartl et al. 1991).

En segundo lugar, la gestión cinegética puede reforzar de forma indirecta el efecto anterior, cuando tiene como consecuencia la creación de poblaciones de muy pequeño tamaño, como por ejemplo las fincas de caza mayor valladas. Del tamaño de población depende la magnitud de pérdida de variabilidad debida a deriva génica ya que la proporción de variación (medida como heterocigosidad H_t) que una población retiene transcurridas t generaciones viene dada por:

$$H_t / H_0 = [1 - 1/(2N_e)]^t \text{ (Falconer 1989);}$$

siendo H_0 la heterocigosidad inicial y N_e el tamaño efectivo de población. Como se deduce de la expresión, el grado de variabilidad genética retenida es directamente proporcional al tamaño efectivo de población, que no es exactamente lo mismo que el tamaño de censo, sino frecuentemente menor que éste, y depende entre otras cosas del sistema de apareamiento, la fecundidad y la proporción de sexos (Apéndice 1). Algunas de las medidas de gestión de poblaciones en peligro consisten en igualar la relación de sexos o la fecundidad como medios de aumentar N_e y reducir la pérdida de variabilidad genética. No existe sin embargo consenso acerca de cómo de grandes deben ser las poblaciones para retener su potencial evolutivo, variando las estimas de N_e mínima entre las decenas y los pocos miles de individuos (ver Frankham 1995).

Las poblaciones de ciervo en fincas de caza mayor en Extremadura son un buen ejemplo de lo discutido hasta ahora en este apartado: muchas de estas fincas soportan poblaciones muy pequeñas, de sólo unos centenares de individuos, y se ha comprobado usando marcadores genéticos (fragmentos hipervariables de ADN-microsatélites) que poseen niveles de variabilidad genética inferiores al de la población de ciervos del Parque Nacional de Doñana, donde se eliminó la caza hace varias décadas (Martínez et al. en prensa). Un cálculo de los tamaños efectivos de población en estas fincas basado en su composición genética, tamaño de censo y proporción de sexos pone de manifiesto que en muchas de ellas N_e no pasa de unas pocas decenas. En el mismo sentido, es decir, baja heterocigosidad y tamaño efectivo de población, apuntan datos provenientes de otras poblaciones pequeñas de ungulados, tanto basados en el análisis de proteínas (en ciervo, Lorenzini et al. 1998), como de marcadores RAPD (fincas cercadas de gamo, Scandura et al. 1998).

Consanguinidad

Conceptos relacionados con variabilidad genética y heterocigosidad son la consanguinidad y la endogamia. Ambos términos tienen un significado muy similar, pero consanguinidad se utiliza para referirse a la presencia en cromosomas homólogos de alelos idénticos procedentes de un antepasado común, mientras que endogamia hace referencia al apareamiento entre parientes. Las probabi-

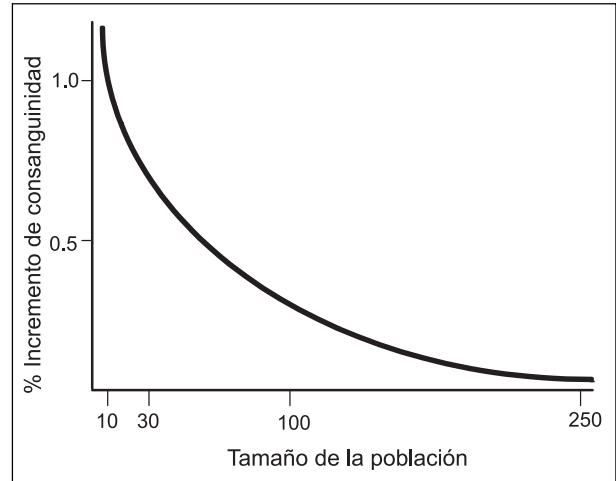


Figura 5. Relación entre el tamaño de la población y el aumento en el porcentaje de consanguinidad poblacional en cada generación, estimada para una población sexual panmíctica y con proporción de sexos 1:1.

lidades de que los alelos portados por los descendientes de un cruzamiento endogámico sean idénticos son mucho mayores que en un cruce entre individuos no emparentados, con el consiguiente efecto de aumento del grado de homocigosis y de la probabilidad de expresión de alelos deletéreos recesivos. Se acepta pues la existencia de una correlación negativa entre heterocigosidad y consanguinidad. Sin embargo para que se de consanguinidad no es necesario el cruce entre parientes cercanos. En poblaciones pequeñas una cierta consanguinidad es inevitable ya que los miembros de la población comparten antecesores comunes más o menos recientes, y la ascendencia común entre individuos que se reproducen constituye una forma de endogamia (Hartl y Clark 1997). Esto es de especial importancia en la gestión de poblaciones de reducido tamaño, ya que parejas formadas al azar están más emparentadas cuanto más pequeña sea la población (Falconer 1989). Algunos de los efectos negativos de la pérdida de heterocigosidad mencionados anteriormente son parcialmente debidos a la endogamia (p. ej. Saccheri et al. 1998, Coltman et al. 1999, Slate et al. 2000). El efecto negativo en la eficacia biológica de los individuos, resultante del aumento en la expresión de alelos deletéreos recesivos, se denomina depresión por consanguinidad (Falconer 1989) y está documentado sobre todo en situaciones de laboratorio (p. ej. Jiménez et al. 1994), pero también en poblaciones en cautividad (Rolán et al. 1998) y en poblaciones silvestres (ver referencias anteriores y Keller 1998).

Aunque el tamaño poblacional (tanto el de censo como el efectivo) y el grado de consanguinidad están claramente relacionados (ver Figura 5), hay otros factores determinantes del grado de consanguinidad que son de especial aplicación a especies cinegéticas como los ungulados: las proporciones de sexos no están equilibradas y además muchas de estas especies son poligínicas, es decir que pocos machos se reparten a las hembras de la población, lo que implica que el tamaño efectivo poblacional es más

pequeño que en casos de igualdad de proporciones de sexos y panmixia (ver Apéndice 1).

El coeficiente de consanguinidad poblacional, F_{is} (Avise 1994, Wright 1951, Apéndice 2) de las poblaciones de ciervo en fincas de caza en Extremadura es significativamente mayor que cero y mayor en promedio que el calculado para la población del Parque Nacional de Doñana (Martínez et al. en prensa). Los valores positivos de F_{is} representan déficit de heterocigotos debido a consanguinidad local y por lo tanto ponen de manifiesto de forma indirecta la existencia de cruzamientos entre individuos relacionados con el consiguiente aumento de homocigosidad en los individuos y el riesgo de que se pongan de manifiesto alelos deletéreos recesivos.

Flujo génico y estructura poblacional

En la actualidad se acepta que muchas especies existen como conjuntos de poblaciones conectadas en mayor o menor grado por procesos migratorios y de flujo génico (lo que se conoce en sentido amplio con el nombre de metapoblaciones), cuya magnitud es fundamental para entender la dinámica tanto de las poblaciones individuales como de la especie en conjunto. La tasa de flujo génico está relacionada con la estructura genética de las poblaciones, es decir el grado de diferenciación genética entre poblaciones de la misma especie (Apéndice 2). Esto es debido a que la deriva génica puede llevar, en ausencia de flujo génico, a la diferenciación genética y aislamiento de las poblaciones, mientras que el flujo génico actúa como fuerza cohesiva que mantiene una cierta uniformidad entre las poblaciones (Slatkin 1987). En poblaciones pequeñas, el flujo génico actúa como restaurador de la variabilidad que se va perdiendo debido a la deriva, pudiendo tener un importante papel en el mantenimiento de la variabilidad genética global de la especie. En metapoblaciones sujetas a fuertes fluctuaciones estocásticas de tamaño y variabilidad, unas poblaciones pueden actuar como fuentes de variabilidad que permitan recuperarse a las que sufren los procesos de pérdidas de variabilidad (por ejemplo Saccheri et al. 1998). Finalmente, el flujo génico puede tener un papel opuesto, limitando la posibilidad de adaptación a condiciones locales cuando la tasa de migración es mucho mayor que el coeficiente de selección (ver ejemplos en Storfer 1999).

El efecto que la actividad cinegética puede tener sobre la diferenciación genética de las poblaciones es a varios niveles, a través de diferentes tipos de procesos que facilitan de una forma u otra la subdivisión poblacional. En primer lugar la caza puede actuar como agente selectivo artificial favoreciendo la eliminación de determinados fenotipos. Como ya hemos citado anteriormente existen evidencias de que esta selección puede producir un cambio en las frecuencias alélicas entre poblaciones (Hartl et al. 1991). En segundo lugar la eliminación de individuos en números elevados y al azar respecto a sus genotipos puede intensificar la pérdida de variabilidad y los efectos de la deriva génica. Finalmente los usos humanos sobre las áreas de distribución de las poblaciones, o las delimitaciones

mediante mallas cinegéticas, pueden dificultar o eliminar el flujo génico entre poblaciones cercanas. Este es un aspecto de especial relevancia en el caso de las especies de caza mayor en España como ciervos o gamos. Estas especies se distribuyen por zonas de bosque mediterráneo, hábitat fragmentado en la mayoría de su extensión en virtud del uso del territorio, infraestructuras etc. Esto hace que muchas de las fincas de caza sean zonas discretas y relativamente bien delimitadas. Además de ello, y con el fin de independizar la gestión de los terrenos, en las últimas décadas se ha generalizado en muchas zonas de España el cercado de las fincas cinegéticas con vallas metálicas que impiden el paso de los grandes ungulados. Esto ha subdividido aún más las poblaciones, ya que las cercas impiden la dispersión de los juveniles y por lo tanto el flujo génico. Un estudio de la estructura genética de poblaciones de ciervo en Extremadura ha demostrado un valor positivo y significativamente diferente de cero de F_{st} (ver Apéndice 2) entre fincas valladas de la misma zona geográfica, y la ausencia de correlación entre similaridad genética y proximidad geográfica, lo que indica que las distintas fincas funcionan como poblaciones independientes a pesar de su cercanía, como resultado de la falta de flujo génico y probablemente otros factores (Martínez et al. en prensa). El caso del ciervo en la Península Ibérica no es el único ejemplo, otros trabajos también han mostrado la diferenciación genética de poblaciones cinegéticas aisladas (Lorenzini et al. 1998).

Como ya se ha discutido anteriormente estas poblaciones sin el efecto del flujo génico y con su pequeño tamaño están en serio peligro de perder diversidad alélica y heterocigosidad y aumentar su grado de consanguinidad. Aunque no existen pruebas de una conexión directa entre el grado medio de consanguinidad en una finca y la calidad de los individuos y sus trofeos, en algunos medios cinegéticos se alude a la necesidad de “renovación de sangre” en las fincas, sobre todo en las cercadas, como una forma de mejorar los trofeos (Montoya Oliver 1999). Para ello se introducen individuos de otras zonas, cuando quizás sería más apropiado permitir una restauración de los procesos naturales de flujo génico.

Modificaciones comportamentales con efectos evolutivos

La actividad relacionada con la caza puede provocar cambios comportamentales en las especies cinegéticas. Algunos de estos cambios están directamente relacionados con la caza de los individuos y otros con las medidas de gestión de las poblaciones o el hábitat. En el ciervo de cola blanca los individuos cambiaban su selección de hábitat en la época de caza con respecto al resto del año, evitando en lo posible las áreas relacionadas de alguna forma con la actividad cinegética, como carreteras o centros de actividad (Kilgo et al. 1998). Algo similar ocurre con algunas especies de aves acuáticas, que responden a las molestias ocasionadas por la actividad cinegética con cambios en los patrones espaciales y temporales de uso del hábitat (Madsen 1998).

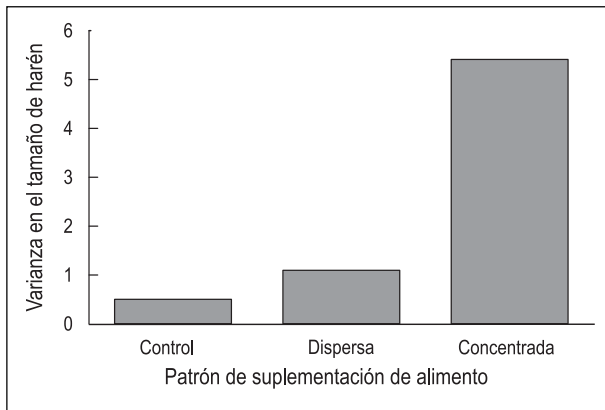


Figura 6. Varianza en el número de hembras conseguidas por macho con tres patrones diferentes de suplementación de alimento: control (sin suplementación de alimento), comida dispersa o comida concentrada. Modificado de Sánchez-Prieto (2000).

La gestión como tal también puede inducir cambios comportamentales de importantes consecuencias. En las fincas de caza mayor españolas es frecuente la suplementación de alimento para los ciervos en las épocas más desfavorables, que en nuestras latitudes corresponden al verano y comienzos de otoño, durante la época de celo. Se ha comprobado que esta práctica produce una modificación comportamental en los machos de ciervo. Al encontrarse el alimento concentrado en unos pocos sitios, las hembras se reúnen en estos lugares para alimentarse y los machos, en lugar de defender harenes de hembras como suele ser habitual, cambian su estrategia a la de defender aquellos territorios donde se concentran el alimento y las hembras (Carranza et al. 1995). Esta estrategia tiene dos consecuencias, una de relevancia para la actividad cinegética en sí y otra para la dinámica de las poblaciones. En primer lugar, el nivel de interacciones agresivas entre machos aumenta, es decir hay más persecuciones, luchas, etc., entre machos para monopolizar los territorios (Sánchez-Prieto 2000). Las luchas con frecuencia provocan la rotura de las cuernas, devaluando el valor de los trofeos, y además pueden debilitar seriamente algunos individuos lo cual afectará negativamente al desarrollo de la cuerna al año siguiente. En segundo lugar, y quizás más importante desde el punto de vista evolutivo, menos machos tienen acceso a un mayor número de hembras, es decir aumenta la varianza en el éxito reproductivo de los machos (Carranza et al. 1995, Sánchez-Prieto 2000, Figura 6), lo cual tiene como consecuencia la disminución del tamaño efectivo de población y puede facilitar los procesos de pérdida de variabilidad y endogamia (ver Apéndice 1).

Introducción de individuos

Es frecuente que los gestores de terrenos cinegéticos decidan introducir nuevos individuos en las poblaciones, bien para mantener el tamaño poblacional, o bien para mejorar su calidad genética. Esta práctica puede tener efectos a varios niveles:

a) A nivel ecológico las introducciones pueden ocasionar problemas sanitarios, al transmitir parásitos o variedades de éstos desconocidas en la zona receptora, lo cual puede tener el efecto contrario al deseado, es decir disminuir la tasa de crecimiento al aumentar la mortalidad debida a nuevas enfermedades (Cunningham 1996). Los individuos introducidos pueden no estar bien adaptados al medio en el que se introducen, si por ejemplo pertenecen a variedades o subespecies de zonas geográficas alejadas. En España se han introducido ciervos europeos en algunas zonas y se ha constatado su pobre adaptación a las condiciones locales, como la alimentación, el clima, etc. (Montoya Oliver 1999). También la mezcla de individuos de poblaciones de diferentes latitudes puede resultar en una fenología reproductora subóptima de consecuencias negativas para las crías debida por ejemplo a la adaptación de los individuos a diferentes fotoperíodos (Storfer 1999).

b) A nivel evolutivo el efecto de la introducción de individuos puede equipararse en principio con el del flujo génico, paliando la pérdida de diversidad alélica y el aumento de consanguinidad en poblaciones pequeñas y más o menos aisladas. Sin embargo tiene otros efectos potenciales: los procesos naturales de flujo génico suelen estar controlados por la distancia, de forma que en muchas poblaciones naturales se produce lo que se denomina aislamiento por distancia, es decir, las poblaciones se diferencian más unas de otras en función de lo alejadas que estén. Esto quiere decir que las poblaciones que intercambian más individuos son normalmente las más parecidas entre sí. Sin embargo, la introducción de individuos de zonas lejanas, a veces de diferentes razas o subespecies rompe este proceso y puede tener otros efectos, fundamentalmente limitar la posibilidad de adaptación local, si se rompen complejos génicos coadaptados, y facilitar un proceso denominado depresión por exogamia, opuesto a la depresión por consanguinidad, consistente en la pérdida de eficacia biológica debido a la hibridación de individuos provenientes de poblaciones excesivamente diferenciadas, como sería el caso de individuos de distintas subespecies (Rhymer y Simberloff 1996). En general, se puede decir que la probabilidad de aparición de depresión por exogamia, con las consiguientes consecuencias negativas para las especies, esta relacionada con la distancia genética o evolutiva entre los dos taxones que interactúan, que pueden ser poblaciones, razas, subespecies o especies.

Aunque no todos los híbridos son inferiores a los taxones "puros" desde un punto de vista adaptativo, se puede generalizar que la hibridación lleva emparejado un cierto grado de depresión por exogamia y, frecuentemente, la hibridación produce una mezcla de los acervos génicos de los dos taxones, lo cual se conoce como introgresión, y en algunos casos polución genética, contaminación genética, o asimilación. Estas mezclas genómicas tienen, cuando menos, el efecto de romper la integridad genética de la (sub)especie, raza o población de que se trate. Existen también ejemplos documentados de hibridación como una fuerza evolutiva constructiva,

ya que en algunos casos los híbridos resultan superiores a los individuos puros en diversos aspectos, lo que se conoce como vigor híbrido o heterosis, normalmente en casos en los que la diferenciación genética entre los taxones puros es pequeña (Rhymer y Simberloff 1996).

Las introducciones de individuos para su caza son en ocasiones masivas, por ejemplo en el caso de ánades reales en Norteamérica y diversas especies de peces en Norteamérica y Europa. En estos casos y en los anteriores el riesgo de hibridación es no sólo con individuos coespecíficos sino también con individuos de otras especies, provocando con frecuencia la mezcla de genomas que puede llevar a la desaparición de especies raras. Es el caso por ejemplo de la malvasía (*Oxyura leucocephala*) cuya identidad genética se ha visto peligrar debido a la hibridación con individuos de malvasía jamaicana (*O. jamaicensis*), aunque en este caso no introducidos sino escapados de poblaciones en cautividad. En ocasiones, procesos como la destrucción de hábitat o reintroducciones masivas (como en el caso de especies de peces sujetas a explotación) ponen en contacto poblaciones o al menos grandes números de individuos. Si una de las dos (sub)especies, razas o poblaciones presenta tamaños de censo mucho menor que la otra, el riesgo de la pérdida de identidad genética es grande (ver ejemplos en Rhymer y Simberloff 1996).

La hibridación de individuos de diferentes especies o subespecies puede ser un problema, especialmente para poblaciones pequeñas, incluso si no existe introgresión, es decir, si los genomas de ambas (sub)especies no se mezclan debido a que los híbridos son estériles. En estos casos la hibridación representa un esfuerzo reproductor perdido que compromete y dificulta la reproducción entre individuos "puros". Por ejemplo los visones americanos (*Mustela vison*) han sido introducidos en Europa, donde están poniendo en peligro a los visones europeos (*M. lutreola*) debido a que las hembras de la especie europea son frecuentemente cubiertas por machos de la especie americana, pero posteriormente los embriones se reabsorben y las hembras no dejan descendencia esa temporada (Rhymer y Simberloff 1996).

Los individuos introducidos pueden haber sido capturados en otras poblaciones silvestres o bien provenir de cría en cautividad. Esto último plantea un problema adicional. La cría en cautividad adolece con frecuencia de problemas genéticos, baja variabilidad genética y consanguinidad, debido a un número bajo de individuos fundadores, poblaciones pequeñas o selección por domesticación. Muchos autores creen que la introducción de estos animales en poblaciones silvestres conllevaría la importación de estos problemas genéticos y haría las introducciones inútiles. Aunque no en especies cinegéticas, sí que existe un buen número de ejemplos de la influencia desfavorable de la introducción de individuos criados en cautividad en poblaciones silvestres. En general, parece que sólo las introducciones de individuos provenientes de poblaciones silvestres tienen un porcentaje de éxito adecuado (Storfer 1999).

Podemos concluir diciendo que cuando se necesite reintroducir individuos en poblaciones depauperadas de-

mográfica y/o genéticamente, hay que prestar mucha atención a la procedencia de los individuos introducidos, ya que mezclar individuos de poblaciones diferentes puede tener efectos contrarios y a veces difíciles de predecir. Es decir, con el fin de paliar la pérdida de diversidad alélica y el efecto de la consanguinidad, podemos estar impidiendo o dificultando la adaptación local de la especie y homogeneizando las diferencias genéticas favorables existentes entre distintas poblaciones. Así, resulta más razonable desde un punto de vista evolutivo si hay que introducir ejemplares en una población cinegética, usar individuos de poblaciones cercanas, con historias evolutivas y condiciones ecológicas parecidas en lugar de individuos de distintas subespecies o de áreas muy alejadas, ya que desconocemos los efectos que esta hibridación puede tener en la población, y en cualquier caso puede suponer una pérdida de la identidad genética local.

Otro problema diferente, y fuera del alcance de lo discutido en este capítulo, es la introducción de especies exóticas para su explotación cinegética. Esta bien documentado cómo las especies exóticas pueden ser superiores en diversos aspectos (capacidad competitiva, tasa reproductora) a las nativas, de forma que pueden desplazar a las especies autóctonas y llevarlas a la desaparición.

Selección artificial sobre las especies de caza

La gestión de una población de caza mayor suele exigir la eliminación de un considerable número de ejemplares al margen de los abatidos en los lances cinegéticos. Es decir, además de los ejemplares trofeo, suele ser necesario eliminar hembras y ciertos machos defectuosos que supuestamente no llegarían a producir un buen trofeo. Cuando esta extracción de animales no se realiza al azar, se está introduciendo un factor de selección artificial en la población.

Las prácticas tradicionales de selección de machos de ciervo aconsejan eliminar a los portadores de ciertas características en la cuerna. En concreto se trata de favorecer aquellos parámetros que puntúan en los baremos de homologación de trofeos de caza, es decir, tamaño, grosor, número de puntas, etc. Se suele eliminar a los animales que, para lo que sería esperable según su edad, presentan serias limitaciones en estas variables. Una recomendación muy extendida es eliminar a los que muestran escasos desarrollos en la zona más distal de la cuerna, lo cual se interpreta como un síntoma de agotamiento en la capacidad de hacer crecer la cuerna.

La selección artificial realizada sobre características de la cuerna puede tener efecto en función de la heredabilidad de los rasgos considerados como criterio selectivo. Es importante matizar que aún si la heredabilidad es muy baja, los gestores estarían interesados en llevar a cabo este tipo de selección por sus efectos en la población actual. Es decir, eliminar los animales que muestran un desarrollo deficiente favorece el valor promedio de los trofeos existentes en un momento dado. En general, el efecto intergeneracional de esta selección ha sido puesto en duda

con frecuencia (ver p. ej. Clutton-Brock & Albon 1991). Una razón posible, además de la heredabilidad, es la falta de constancia en los criterios a lo largo del tiempo y de los diferentes gestores que intervienen en una población. Sin embargo, hay evidencia de que la caza selectiva produce cambios genéticos (Hartl et al. 1995), y que ciertas características de la cuerna son heredables y por tanto sensibles a la selección. En concreto, Hartl et al. (1995) demostraron que los portadores de determinados alelos desarrollan cuernas de mayor tamaño que la media a la edad subadulta aunque en la edad madura no llegan a portar grandes trofeos. Los portadores de otros alelos, en cambio, siguen un patrón de desarrollo diferente, produciendo trofeos pequeños a edad temprana pero resultando en los mayores trofeos a la edad madura (Hartl et al. 1995).

Bajo una perspectiva productiva, la selección artificial puede suponer una 'mejora' genética. Bajo un punto de vista evolutivo, por el contrario, la selección artificial es la causa del proceso conocido como domesticación. La domesticación suele llevar por una parte al favorecimiento de determinados rasgos que son considerados como deseables por el hombre. Pero también, al introducir una fuente de mortalidad (o reproducción diferencial) basada en criterios selectivos, se reduce la importancia relativa de la selección debida a otras causas. Simplemente la caza, actúa en esta misma dirección, haciendo que otras causas de mortalidad pasen a un segundo plano. La disminución de la intensidad de selección sobre un carácter conlleva aumento de la variabilidad y disminución de la adecuación de ese carácter al pico adaptativo. En otros términos, podríamos referirnos a este proceso como degeneración del conjunto de caracteres no sometidos a selección.

La selección artificial en las especies de caza se puede llevar a cabo mediante dos procedimientos que conviene diferenciar. Uno es el ya mencionado, consistente en la eliminación selectiva de individuos con características no deseables. Otro, mucho más potente, es la elección de los reproductores y su uso en una reproducción dirigida. Este segundo caso es el típico de las granjas cinegéticas. La diferencia fundamental entre ambos es la fuerza relativa de los dos tipos de selección, natural y artificial sobre el conjunto de la "población". En el caso de la eliminación de ciertos individuos, la selección natural puede continuar actuando sobre la población restante, de modo que los reproductores pueden haber estado sometidos a ella. En el segundo caso, los reproductores son elegidos por el criterio humano directamente, con lo cual la selección natural no participa en esta elección salvo en lo que pueda suponer la mortalidad previa a la edad reproductiva. Obviamente, la capacidad de modificación genética es muchísimo mayor cuando se usa este segundo modo de selección. La selección artificial es un proceso muy bien conocido (Craig 1981; Clutton-Brock 1987) y ha sido utilizado por el hombre para producir todas las razas y variedades de animales domésticos (Clutton-Brock 1987). Sus efectos están bien documentados, y suponen el desarrollo de ciertos tipos de rasgos ligados a los caracteres objeto de selección. Por ejemplo, en los mamíferos producto de la selección artificial son típicos los pelajes blan-

cos, la reducción del tamaño relativo del esplancocráneo, las orejas caídas y la disminución de la respuesta a estímulos sensoriales, entre otros (Craig 1981; Clutton-Brock 1987).

La selección artificial, y en particular la reproducción dirigida, es inadmisibles desde un punto de vista de conservación. La conservación implica mantener las características originales de una especie adaptada a un medio. "Construir" variedades cualquiera que sea el criterio que se utilice, es destruir el patrón original producido por selección natural.

En contra de estos argumentos se podría decir que la selección natural ya no actúa como antes lo hacía en las poblaciones de animales de caza. Sin embargo, las especies de caza en su ambiente natural están aún hoy sometidas en buena medida a los procesos de selección natural que han modelado su morfología y comportamiento. En lo que respecta a las especies de caza menor, siguen sometidas a la presión de diferentes fuerzas selectivas, incluida la acción de diversos depredadores (Lucio y Purroy 1992). En el caso de las de caza mayor, los grandes depredadores han desaparecido de muchas zonas; sin embargo, las principales fuerzas selectivas que han modelado los trofeos de caza en estas especies se incluyen en la selección sexual (Andersson 1994), la cual sigue actuando siempre que se permita la competencia natural entre los reproductores.

La gestión evolutivamente adecuada de las especies cinegéticas

Para finalizar el capítulo hay que destacar que la gestión de poblaciones explotadas regularmente como las cinegéticas, debería estar basada en la sostenibilidad de la población, lo que significa no sólo preservar su abundancia numérica, sino también sus características genéticas y los procesos evolutivos que la mantienen. De lo discutido anteriormente se pueden destacar una serie de medidas lógicas en la gestión poblacional. Por ejemplo, mantener un tamaño de población razonable y una proporción de sexos adecuada, que garantice un tamaño efectivo mínimo sin sobrepasar la capacidad de carga del medio y que maximice los niveles de heterocigosidad y/o diversidad alélica. Igualmente, evitar en lo posible la acumulación de consanguinidad en la población y respetar los procesos naturales de ganancia y pérdida de diversidad como el flujo génico o la selección. Para ello, la caracterización genética de las poblaciones debe ser un paso previo fundamental para la toma de decisiones en los programas de manejo compatible con su conservación.

Las especies cinegéticas forman parte de la fauna autóctona de una región y como tales son objeto de interés desde el punto de vista de la conservación. Su aprovechamiento económico como recurso natural debe ser compatible con su conservación, la cual hoy día no se entiende si no implica la preservación de los procesos evolutivos que mantienen la composición genética de las poblaciones.

Apéndices

Apéndice 1: Tamaño efectivo de población

El tamaño efectivo de una población real se refiere al tamaño de una población teórica e ideal (sin mutación, migración o selección y con apareamiento al azar) que tendría las mismas propiedades genéticas (como la varianza intergeneracional en las frecuencias alélicas debido a error de muestreo) de la población real (Avice 1994, Hartl y Clark 1997). Dicho de forma más sencilla, equivale al número efectivo de individuos reproductores (Avice 1994, Falconer 1989). El tamaño efectivo de población se estima que es casi siempre inferior al tamaño de censo (en promedio la relación N_e/N se ha estimado en 0.11, Frankham 1995) por diversos motivos, entre otros (Avice 1994):

a) sexos separados; en organismos con sexos separados $N_e = 4N_m N_f / (N_m + N_f)$, siendo N_m el número de machos y N_f el número de hembras. Si un sexo es más común que el otro ($N_m \neq N_f$) N_e siempre será menor que el tamaño de censo ($N_m + N_f$).

b) fluctuaciones en tamaño de censo; el tamaño efectivo debido a fluctuaciones en el tamaño de censo es la media armónica de la población a través de las generaciones. La media armónica está más cercana al menor que al mayor de una serie de números, por lo que N_e puede ser mucho más pequeña que la mayoría de los tamaños de censos para la población. En particular una corta pero severa reducción en el tamaño censal (un “cuello de botella”) tiene un gran efecto sobre N_e .

c) variación en el número de crías por evento reproductivo (fecundidad); incluso en poblaciones estables con el mismo número de machos y hembras unos individuos dejan más descendientes que otros. Solo si el número de descendientes sigue una distribución de Poisson de media y varianza 2, N_e será igual a N . Ya que normalmente la varianza excede el valor de la media, N_e será más pequeña que N . Esto es particularmente cierto para especies con fecundidades muy altas o sistemas de apareamiento polígamos.

Apéndice 2: Flujo génico y la estructura genética de las poblaciones

El flujo génico se expresa normalmente como la tasa de migración m , definida como la proporción de alelos en una población cada generación que es de origen externo. La mayoría de los métodos para estimar flujo génico permiten alcanzar solo una estima de Nm , el número absoluto de emigrantes intercambiados entre poblaciones por generación, donde N es el tamaño poblacional. Esta es una estima conveniente, ya que bajo la teoría neutral el nivel de divergencia entre poblaciones depende del número absoluto de emigrantes más que de las proporciones de individuos intercambiados.

Hay varias formas de estimar el valor de Nm (Avice 1994). Una de ellas es a partir de los estadísticos o índices F de Wright (1951). Estos describen la estructura genética poblacional como reducciones en heterocigosidad a un nivel dado de la jerarquía de poblaciones con respecto a otro nivel superior. Los tres estadísticos F_{is} , F_{it} y F_{st} son también llamados índices de fijación y se relacionan así $(1-F_{it}) = (1-F_{st})(1-F_{is})$. F_{is} se define como la correlación de alelos homólogos dentro de individuos con referencia a la subpoblación, y F_{it} como la correlación de alelos homólogos dentro de individuos con respecto a la población total. Ambos describen desviaciones de las frecuencias genotípicas esperables según el principio de Hardy-Weinberg, y por tanto valores positivos de F_{is} y F_{it} representan déficit de heterocigotos debido a endogamia local (F_{is}) o a endogamia local y subdivisión poblacional (F_{it}). Finalmente F_{st} puede definirse como la correlación de alelos homólogos dentro de una subpoblación con respecto a la población total, o la varianza de las frecuencias de alelos entre subpoblaciones, de forma que valores positivos de F_{st} indican diferenciación entre poblaciones. Este es pues el estadístico informativo para examinar el nivel medio de divergencia genética entre subpoblaciones y el que está relacionado inversamente con la tasa de flujo génico,

$$F_{st} = 1 / (1 + 4Nm), \text{ Wright (1951)}$$

puediendo estimarse la tasa de flujo génico a partir del valor de F_{st} .

Otros métodos para estimar Nm son el de los alelos privados (Slatkin 1985), que relaciona el número y la frecuencia de alelos que aparecen en una sola población (privados) con la tasa de intercambio génico entre poblaciones, o los basados en la filogenia de alelos, para los que es necesario conocer la filogenia de los alelos que se usan como marcadores en el estudio de la estructura poblacional.

Bibliografía

- ALBON, S.D., CLUTTON-BROCK, T.H., y GUINNESS, F.E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* 56: 69-81.
- ANDERSSON, M.A. (1994). *Sexual selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- AVISE, J.C. (1994). *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman and Hall, New York.
- BEGON, M., HAPER, J.L., y TOWNSEND, C.R. (1988). *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- CARRANZA, J. (2000). Environmental effects on the evolution of mating systems in endotherms. En: *Vertebrate Mating Systems* (Apollonio, M., Festa-Bianchet, M. & Mainardi, D. Eds). World Scientific, Singapore.
- CARRANZA, J. (1995). Female attraction by males versus sites in territorial rutting red deer. *Animal Behaviour*, 50, 445-453.
- CARRANZA, J., GARCÍA-MUÑOZ, A. J., y VARGAS, J. D. (1995). Experimental shifting from harem defence to territoriality in rutting red deer. *Animal Behaviour*, 49, 551-554.
- CARRANZA, J. y SÁNCHEZ-PRÍETO, C.B. (2000). Proporción de sexos al nacimiento en el ciervo en las fincas de caza. VIII Congreso Nacional y V Iberoamericano de Etología, Granada (España).
- CLUTTON-BROCK, J. (1987). *A Natural History of Domesticated Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CLUTTON-BROCK, T.H., MAJOR, M. y GUINNESS, F.E. (1985). Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology* 54: 831-846.
- CLUTTON-BROCK, T.H. y ALBON, S.D. (1989). *Red deer in the Highlands*. Oxford: BSP Professional Books.
- CLUTTON-BROCK, T.H. y IASON (1986) Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology* 61: 339-374.
- CLUTTON-BROCK, T.H., ILLIUS, A.W., WILSON, K., GRENFELL, B. T., MACCOLL, A. D. C., y ALBON, S. D. (1997). Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *American Naturalist*, 149, 195-219.
- COLTMAN, D.W., BOWEN, W.D. y WRIGHT, J.M. (1998). Birth weight and neonatal survival of harbour seal pups are positively correlated with genetic variation measured by microsatellites. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 803-809.
- COLTMAN, D.W., PILKINGTON, J.G., SMITH, J.A., y PEMBERTON, J. (1999). Parasite-mediated selection against inbred soay sheep in a free-living, island population. *Evolution*, 53(4), 1259-1267.
- COULSON, T.N., PEMBERTON, J.M., ALBON, S.D., BEAUMONT, M., MARSHALL, T.C., SLATE, J., GUINNESS, F.E., y CLUTTON-BROCK, T. H. (1998). Microsatellites reveal heterosis in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265 (1395), 489-495.
- CRAIG, J.V. (1981). *Domestic Animal Behaviour*. Prentice-Hall, New Jersey.
- CUNNINGHAM, A.A. (1996). Disease risks of wildlife translocations. *Conservation Biology*, 10, 349-353.
- FRANKHAM, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 29, 305-327.
- HARTL, D.L. y CLARK, A.G. (1997). *Principles of Population Genetics*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- HARTL, G.B., LANG, G., KLEIN, F. y WILLING, R. (1991). Relationships between allozymes, heterozygosity and morphological characters in red deer (*Cervus elaphus*), and the influence of selective hunting on allele frequency distributions. *Heredity* 66: 343-350.
- HARTL, G.B., KLEIN, F., WILLING, R., APOLLONIO, M. y LANG, G. (1995) Allozymes and the genetics of antler development in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology* 237: 83-100.
- HIDALGO DE TRUCIOS, S.J. (1995). Origen y evolución de los gustos cinegéticos. *Trofeo* 304: 32-36.
- JIMÉNEZ, J.A., HUGHES, K.A., ALAKS, G., GRAHAM, L. y LACY, R. C. (1994). An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science*, 266, 271-273.
- JORGENSEN, J.T., FESTA-BIANCHET, M., y WISHART, W.D. (1998). Effects of population density on horn development in bighorn rams. *Journal of Wildlife Management*, 62(3), 1011-1020.
- KELLER, L.F. (1998). Inbreeding and its fitness effects in an insular population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution*, 52(1), 240-250.
- KELLER, L.F., ARCESE, P., SMITH, J.N.M., HOCHACHKA, W.M., y STEARNS, S.C. (1994). Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature*, 372, 356-357.
- KILGO, J.C., LABISKY, R.F., y FRITZEN, D.E. (1998). Influences of hunting on the behaviour of White-Tailed Deer: implications for conservation of the Florida Panther. *Conservation Biology*, 12(6), 1359-1364.
- KREBS, C.J. (1986). *Ecología*. Ediciones Pirámide, S.A. Madrid.
- KRUUK, L.E.B., CLUTTON-BROCK, T.H., ROSE, K.E., y GUINNESS, F. E. (1999). Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266, 1655-1661.
- LORENZINI, R., MATTIOLI, S., y FICO, R. (1998). Allozyme variation in native red deer *Cervus elaphus* of Mesola Wood, Northern Italy - Implications for conservation. *Acta Theriologica*, S5, 63-74.
- LUCIO, A.I. y PURROY, F.J. (1992). Caza y conservación de aves en España. *Ardeola* 39(2): 85-98.
- MADSEN, J. (1998). Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. I. Baseline assessment of the disturbance effects of recreational activities. *Journal of Applied Ecology*, 35, 386-397.
- MARTÍNEZ, J.G., CARRANZA, J., FERNÁNDEZ, J.L. y SÁNCHEZ-PRÍETO, C.B. Genetic variation of red deer populations under hunting exploitation in South-Western Spain. *Journal of Wildlife Management*, En prensa.
- MONTOYA OLIVER, J.M. (1999). *El ciervo y el monte. Manejo y conservación (Cervus elaphus L.)*. Ediciones Munid-Presa. Madrid.
- NEWMAN, D. y PILSON, D. (1997). Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution*, 51(2), 354-362.
- PEMBERTON, J.M., SMITH, J.A., COULSON, T.N., MARSHALL, T.C., SLATE, J., PATERSON, S., ALBON, S.D., y CLUTTON-BROCK, T.H. (1996). The maintenance of genetic polymorphism in small island populations: large mammals in the Hebrides. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 351, 745-752.
- ROCHA, G. y HIDALGO DE TRUCIOS, S.J. (2001). *La tortola común: análisis de los factores que afectan a su estatus*. Publ. Univ. de Extremadura. 252 pp.
- ROLDAN, E.R.S., CASSINELLO, J., ABAIGAR, T. y GOMENDIO, M. (1998). Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 243-248.
- RHYMER, J.M. y SIMBERLOFF, D. (1996). Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 83-109.
- SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTELIUS, W. y HANSKI, I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392, 491-494.
- SAETHER, B.-E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(4), 143-149.
- SAHLINS, M. (1972). *Stone age economics*. Aldine, Chicago.
- SÁNCHEZ-PRÍETO, C.B. (2000). Efectos de la suplementación de alimento en el sistema de apareamiento del ciervo (*Cervus elaphus*). Memoria de licenciatura, Universidad de Extremadura.
- SCANDURA, M., TIEDEMANN, R., APOLLONIO, M., y HARTL, G. B. (1998). Genetic variation in an isolated Italian population of

- fallow deer *Dama dama* as revealed by Rapd PCR. *Acta Theriologica*, S5, 163-169.
- SLATE, J., KRUIK, L.E.B., MARSHALL, T.C., PEMBERTON, J.M. y CLUTTON-BROCK, T.H. (2000). Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1657-1662.
- SLATKIN, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236, 787-792.
- STORFER, A. (1999). Gene flow and endangered species translocations - a topic revisited. *Biological Conservation*, 87(2), 173-180.
- SWIHART, R.K., JR., H.P.W., EASTER-PILCHER, A.L., y DeNICOLA, A. J. (1998). Nutritional condition and fertility of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) from areas with contrasting histories of hunting. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1932-1941.
- WRIGHT, S. (1951). The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15, 323-354. ■

.....

Lecturas recomendadas

- (1) ALVARADO, E. et al. (eds.) 1991. *Manual de Ordenación y Gestión Cinegética*. IFEBA, Badajoz. Reúne las contribuciones de los diversos ponentes que participaron en unas jornadas sobre gestión cinegética. Válido como introducción a diversos aspectos de la gestión cinegética.
- (2) ARENAS, A. & PEREA, A. (eds.) 1993. *El ciervo en Sierra Morena*. Publicaciones Universidad de Córdoba. Colección de contribuciones sobre diferentes aspectos de la gestión del ciervo.
- (3) CARRANZA, J. 1999. *Aplicaciones de la Etología al manejo de las poblaciones de ciervo en el suroeste de la Península Ibérica: producción y conservación*. *Etología*. 7: 5-18. Un artículo extenso sobre la problemática del manejo de las poblaciones de ciervo en ambiente mediterráneo.