

# Los carroñeros exóticos reemplazan a los nativos fuera de un área protegida en Madagascar

Adrián Colino-Barea<sup>1,2\*</sup>, Lola Fernández-Multigner<sup>1</sup> , José Antonio Sánchez-Zapata<sup>2</sup> , Esther Sebastián-González<sup>3,4</sup> 

- (1) Organismal and Evolutionary Biology Research Program, Universidad de Helsinki. Fabianinkatu 33, 00100 Helsinki, Finlandia.
- (2) Departamento de Biología Aplicada, Universidad Miguel Hernández. Avda. Universidad, s/n. Edf. Vinalopó, 03202 Elche, Alicante, España.
- (3) Departamento de Ecología, Universidad de Alicante. Carr. de San Vicente del Raspeig, s/n, 03690 San Vicente del Raspeig, Alicante, España.
- (4) Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio "Ramón Margalef", Universidad de Alicante. Carr. de San Vicente del Raspeig, s/n, 03690 San Vicente del Raspeig, Alicante, España.

\* Autor de correspondencia / Corresponding author: Adrián Colino-Barea [acolinob@gmail.com]

> Recibido / Received: 06/08/2024 – Aceptado / Accepted: 27/01/2025

**Cómo citar / How to cite:** Colino-Barea, A., Fernández-Multigner, L., Sánchez-Zapata, J.A., Sebastián-González, E. 2025. Los carroñeros exóticos reemplazan a los nativos fuera de un área protegida en Madagascar. *Ecosistemas* 34(1): 2832. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2832>

## Los carroñeros exóticos reemplazan a los nativos fuera de un área protegida en Madagascar

**Resumen:** Los bosques lluviosos de Madagascar presentan elevados niveles de biodiversidad y endemismo, pero enfrentan numerosos impactos que amenazan sus comunidades biológicas. Existen procesos ecológicos poco estudiados en estos ecosistemas como el consumo de carroña (i.e., carne en descomposición) en una isla que carece de carroñeros obligados. En este trabajo estudiamos el efecto del tipo de hábitat, tipo de carroña y grado de protección en la comunidad de carroñeros vertebrados de Madagascar. Instalamos treinta carroñas pequeñas (~50 g) de carne y pescado en zonas de bosque primario y secundario dentro y fuera del Parque Nacional de Ranomafana, y las muestreamos mediante técnicas de fototrampeo durante 24 h. Detectamos tres especies endémicas, la civeta de Madagascar (*Fossa fossana*), la mangosta de cola anillada (*Galidia elegans*) y, por primera vez, la rata de cola de penacho (*Eliurus* sp.) y dos especies introducidas, el gato (*Felis catus*) y la rata negra (*Rattus rattus*) haciendo uso trófico de la carroña. La composición del hábitat y el régimen de protección influyeron en la presencia de especies nativas y exóticas, pero no en la abundancia, riqueza o tiempo de detección de la carroña. Todas las especies detectadas en el bosque primario fueron nativas y endémicas, frente al 57 % en bosque secundario. Fuera del área protegida se detectaron únicamente especies invasoras, quedando las nativas y endémicas restringidas al parque. La protección del hábitat y la antropización parecen jugar un papel clave en la presencia de especies invasoras en la comunidad de vertebrados consumidores de carroña de Madagascar.

**Palabras clave:** consumo de carroña; especies invasoras; Eupleridae; fototrampeo; Nesomyinae

## Exotic scavengers replace native ones outside a protected area in Madagascar

**Abstract:** Madagascar rainforests exhibit very high levels of biodiversity and endemism but face numerous impacts that jeopardize their biological communities. Some ecological processes are deeply understudied in these ecosystems, such as scavenging (i.e., consumption of decaying meat) on an island lacking obligate scavengers. This work addressed the effect that habitat type, carcass type and land protection have on the scavenger community in Madagascar. For this approach, thirty small carcasses (~50 g) were installed in areas of primary and secondary forest within and around Ranomafana National Park and were monitored using photo-trapping techniques over 24 h. The cameras detected three endemic species, the Malagasy civet (*Fossa fossana*), the ring-tailed vontsira (*Galidia elegans*) and, for the first time, the tufted-tailed rat (*Eliurus* sp.), and two introduced species, the cat (*Felis catus*) and the black rat (*Rattus rattus*) making trophic use of carcasses. Habitat composition and land protection influenced the presence of native and exotic species within the scavenger community, but not species richness, abundance or carcass detection time. All species detected in primary forest were native and endemic, whereas to only 57 % of those detected in secondary forest. We only registered invasive species outside the protected area, while native, endemic species were restricted within the park borders. Habitat protection and anthropization may play a key role in the presence of invasive species in the community of scavenger vertebrates in Madagascar.

**Keywords:** Eupleridae; invasive species; Nesomyinae; photo-trapping; scavenging

## Introducción

El consumo de carroña es un importante proceso ecológico mediado por organismos pertenecientes a numerosos linajes, desde microbios hasta artrópodos y vertebrados. Se calcula que este proceso supone el 45 % de las interacciones tróficas a nivel global (Wilson y Wolkovich 2011), por lo que es relevante en la estabilidad de cadenas tróficas (Rooney et al. 2006), la

transferencia de nutrientes y energía entre ecosistemas (Muehlbauer et al. 2014; Orihuela-Torres et al. 2022), e incluso, la regulación de plagas y enfermedades (Beasley et al. 2015). El proceso de remoción o consumo de carroña de los ecosistemas está especialmente mediado por vertebrados necrófagos (i.e., consumidores de animales muertos) debido a su gran capacidad de consumo y su eficiencia, y porque además son capaces de transportar la biomasa en el espacio (DeVault et al. 2003). Según la proporción de la carroña dentro de la dieta de cada especie y sus adaptaciones fisiológicas, se conocen dos tipos de vertebrados carroñeros. Por un lado, los carroñeros facultativos son consumidores de cadáveres en distinto grado, capaces de subsistir con otras fuentes de alimentación. Por otro lado, los carroñeros obligados presentan una dieta principalmente necrófaga, y están representados en los ecosistemas terrestres únicamente por los buitres (familias *Accipitridae* y *Cathartidae*) (Ruxton y Houston 2004).

El consumo de carroña facultativo es la principal vía de consumo de carroñas en muchas regiones del mundo, especialmente en aquellas carentes de carroñeros obligados (Inagaki et al. 2022). De hecho, está extendido entre la mayoría de mamíferos depredadores y numerosas aves y reptiles, y se ha registrado en diversas especies de otros clados como una estrategia oportunista (Sebastián-González et al. 2023). Otras regiones son desfavorables para muchas especies de buitres, que dependen de la visión para detectar carroñas (Selva et al. 2019), como los densos bosques tropicales. Sin embargo, la cobertura arbórea no determina la capacidad de detectar carroñas mediante el olfato (Wenting et al. 2022), por lo que los carroñeros facultativos son los principales consumidores de cadáveres en los bosques tropicales del Viejo Mundo, ya que los buitres de esta región no poseen un sentido del olfato desarrollado (Selva et al. 2019).

A pesar del reciente aumento en el número de estudios sobre el consumo de carroña por vertebrados, hay un gran desconocimiento en cuanto al papel como carroñeros de numerosas especies (Sebastián-González et al. 2023). Esta cuestión es especialmente notoria en regiones poco estudiadas con fauna endémica, donde la comunidad de carroñeros y su función en el ecosistema son virtualmente desconocidas. Este es el caso de Madagascar, que presenta una fauna única, con altos niveles de endemidad (Goodman y Benstead 2005), pero sin estudios relativos a su comunidad de carroñeros. La actividad humana ha ocasionado la introducción de varios mamíferos carnívoros y omnívoros en Madagascar, con efectos notorios sobre la fauna local (Farris et al. 2015; Rasambainarivo et al. 2017). Además, los bosques en Madagascar presentan una de las mayores tasas de deforestación del mundo (Harris et al. 2021), y la mitad de las especies de vertebrados en Madagascar se encuentran en peligro de extinción, en gran medida por la pérdida y modificación de su hábitat (Ralimanana et al. 2022). El vacío de estudio sobre la diversidad y comunidad de carroñeros y la dificultad de acceso a áreas remotas impiden conocer el estado de este proceso ecológico en la isla. Sin embargo, la pérdida de carroñeros y la introducción de especies exóticas puede alterar enormemente los patrones de consumo de carroña, tal y como ha ocurrido en otros lugares del mundo. Por ejemplo, la presencia de perros asilvestrados disminuye el número de eventos de consumo de carroña por especies nativas (e.g., Monar-Barragán et al. 2023), lo que puede alargar la permanencia de las carroñas en el medio y ralentizar la recirculación de nutrientes. En definitiva, los posibles problemas de conservación sobre las especies carroñeras podrían desencadenar efectos en cascada sobre la biodiversidad local y sobre el servicio ecosistémico que el consumo de carroña proporciona (Olson et al. 2011).

El presente estudio tiene como objetivo caracterizar la comunidad de carroñeros en un bosque lluvioso de Madagascar y sus áreas antropizadas aledañas. Mediante el uso de cámaras de fototrampéo con cebo (Gerber et al. 2011), se busca identificar la comunidad de especies de carroñeros vertebrados, evaluando el papel de las especies nativas e introducidas en la isla en este proceso ecológico. Queremos comparar la comunidad de carroñeros (riqueza y abundancia) y los patrones de consumo de carroña (tiempo de detección) en dos tipos de bosque (primario y secundario) usando dos tipos de carroña (carne y pescado) dentro y fuera de un área protegida. Esperamos una mayor presencia de especies nativas y endémicas en zonas mejor conservadas, frente al área no protegida, donde esperamos una mayor presencia de especies exóticas. Además, esperamos que los tiempos de detección sean más cortos en las zonas más conservadas, ya que en ellas esperamos que las comunidades de carroñeros nativos sean más diversas. Alternativamente, también podemos esperar que la densidad de carroñeros no nativos sea elevada en zonas antropizadas y que los tiempos de detección sean por lo tanto menores.

## Material y métodos

El estudio se llevó a cabo en el bosque tropical de Ranomafana, en el sureste de Madagascar (21°16' S, 47°25' E). El Parque Nacional de Ranomafana (PN Ranomafana, a partir de aquí) protege una parte de este bosque (aproximadamente 400 km<sup>2</sup>), con un rango altitudinal entre 650 y 1250 msnm. El área protegida es cruzada por una carretera nacional y varias aldeas. El impacto humano está asociado con un gradiente de vegetación dentro y fuera del parque, desde bosques primarios con estratos arbóreos de 25-30 m sin especies dominantes y con presencia de los géneros *Dalbergia* o *Diospyros*, hasta áreas abiertas convertidas en plantaciones de bananas, yuca y campos de arroz, pasando por bosques dominados por árboles exóticos de los géneros *Eucalyptus* o *Psidium* (Turk 1996).

Los *Eupleridae*, endémicos de la isla, componen la familia de mamíferos carnívoros más amenazada y menos estudiada a nivel global (Brooke et al. 2014). La isla cuenta con otros mamíferos endémicos incluyendo cinco familias de lémures (superfamilia *Lemuroidea*), una familia de afroterios (*Tenrecidae*) y una subfamilia de roedores (*Nesomyinae*) (Burgin et al. 2020). Dentro de las aves, la isla carece de buitres, aunque sí presenta especies de familias típicamente carroñeras, como 16 rapaces diurnas (familias *Accipitridae* y *Falconidae*) y un córvido (familia *Corvidae*) (Del Hoyo y Collar 2016).

Se escogieron 30 puntos de estudio: 10 en bosque primario con dosel arbóreo de 25-30 m de altura, sin especies claramente dominantes y sin grandes impactos evidentes en la estructura arbórea, todos ellos dentro del PN Ranomafana por la ausencia de este hábitat fuera del mismo; y 20 (10 de ellos dentro y 10 de ellos fuera del PN Ranomafana) en bosque secundario dominado por los géneros *Weinmannia* y *Tambourissa* con sotobosque, presencia de claros de bosque, plantas oportunistas como lianas o

bambús, estratos arbustivos y herbáceos bien desarrollados y especies vegetales introducidas. Los puntos se han escogido de manera aleatoria para representar equitativamente los hábitats y los regímenes de protección, en todo caso alejados al menos 60 m entre sí y al menos 5 m de la red de caminos y carreteras, y atendiendo a cuestiones de accesibilidad y seguridad.

Durante tres semanas en noviembre de 2023, se instaló entre las 10:00 AM y las 12:00 AM una pequeña carroña en cada punto consistente en un pescado (N = 10 carroñas) o un trozo de carne de pollo o ternera (N = 20 carroñas) de 50 g, anclado a la base de un tronco o a una estaca con lianas para evitar su desplazamiento por macroinvertebrados carroñeros. Los vertebrados carroñeros fueron registrados mediante una cámara de fototrampeo Browning BTC-6HD-MXP activada por movimiento colocada a 1.5 m de la carroña, que registró vídeos de 30 s con un intervalo de 30 s entre ellos, usados para identificar la fauna que visita y se alimenta de la carroña durante las primeras 24 h tras su instalación.

Los archivos de fototrampeo han sido utilizados para medir variables de la comunidad de carroñeros y su función ecosistémica. Se ha contabilizado el número de especies (riqueza) y de individuos diferentes (abundancia) que han visitado y consumido en cada carroña, distinguiendo entre especies nativas e introducidas. Además, se ha anotado el tiempo transcurrido desde la instalación de la carroña hasta la primera visita de un vertebrado consumidor de carroña (tiempo de detección). Usando la función *glm* del paquete *stats* del software estadístico R (v4.4.2, [R Core Team 2021](#)) realizamos modelos lineales generalizados (GLM), mediante los cuales se comparó el tiempo de la primera detección, la riqueza de especies y la abundancia de carroñeros entre tres variables predictoras: el tipo de bosque (primario y secundario), el régimen de protección del suelo (dentro y fuera del PN Ranomafana) y el tipo de carroña (carne o pescado). Se modeló usando una distribución normal para tiempo de detección y una distribución de Poisson para abundancia y riqueza, usando en todos los casos un solo predictor. La significancia de las variables se identificó usando el p-valor.

## Resultados

Siete especies de mamíferos fueron detectadas en los puntos de carroñas durante las primeras 24 h. Entre ellas se cuentan dos especies de carnívoros endémicos, la civeta de Madagascar (*Fossa fossana*) y la mangosta de cola anillada (*Galidia elegans*); un carnívoro introducido, el gato (*Felis catus*); dos roedores endémicos, la rata de cola de penacho (*Eliurus* sp.) y la rata de bosque (*Nesomys* sp.); y dos roedores introducidos, la rata negra (*Rattus rattus*) y el ratón casero (*Mus musculus*) ([Fig. 1](#)). De estas especies, al menos los tres carnívoros y la rata negra consumieron carroña mientras que la rata de cola de penacho hizo un uso trófico indeterminado de la carroña, sin poder asegurar si consumió la carroña o invertebrados que estaban sobre la carroña. Durante la primera noche tras su instalación, las carroñas fueron visitadas por una media de 0.60 individuos pertenecientes a 0.57 especies diferentes ([Tabla 1](#) y [2](#)). Las especies endémicas fueron detectadas únicamente dentro del PN Ranomafana, por lo que fuera solamente se han detectado especies exóticas. Además, en el bosque primario solamente se detectaron especies de carroñeros endémicas ([Fig. 2](#)).

Dentro de la familia *Eupleridae*, se han recogido evidencias de necrofagia en las dos especies registradas. La civeta de Madagascar se alimentó de carroña en dos puntos del bosque primario y en uno del bosque secundario, en todos los casos en solitario y durante la noche. La mangosta de cola anillada se detectó alimentándose de carroña en un punto en bosque primario y dos en bosque secundario. Se recoge un registro en bosque primario de dos ejemplares comiendo juntos de día, otro en bosque secundario de dos ejemplares de noche, y un registro en bosque primario de un individuo aparentemente solitario por la noche. Ambas especies fueron las primeras en detectar las carroñas en las que han sido registradas en todos los puntos en los que aparecieron. Además, no hubo ninguna carroña visitada por las dos especies.

Se registraron al menos dos taxones de la subfamilia endémica de roedores *Nesomyinae*. Individuos del género *Eliurus*, conocidos como ratas de cola de penacho, visitaron una carroña en el bosque primario y dos en bosque secundario, siempre en solitario y de noche. De ellas, se recogió evidencia de consumo en dos casos, alimentándose de material recogido directamente en la carroña, sin poder diferenciar si el uso trófico de carroña es directo (consumo de carroña) o indirecto (invertebrados carroñeros). Del género *Nesomys*, se recogió un registro en bosque primario y dos en bosque secundario, en todos los casos individuos en solitario que visitaron el área circundante a la carroña y de los que no se obtuvo evidencia de consumo de carroña. En el bosque primario, repetidas visitas sucedieron de día y de noche a una elevación de 1077 msnm, lo que indica que se pueda tratar de la rata de bosque roja (*N. rufus*). Los dos registros en el bosque secundario (948 y 930 msnm respectivamente) se dieron de noche y en la zona de solapamiento entre esta especie y la rata de bosque de Audebert (*N. audeberti*) ([Soarimalala y Goodman 2011](#)).

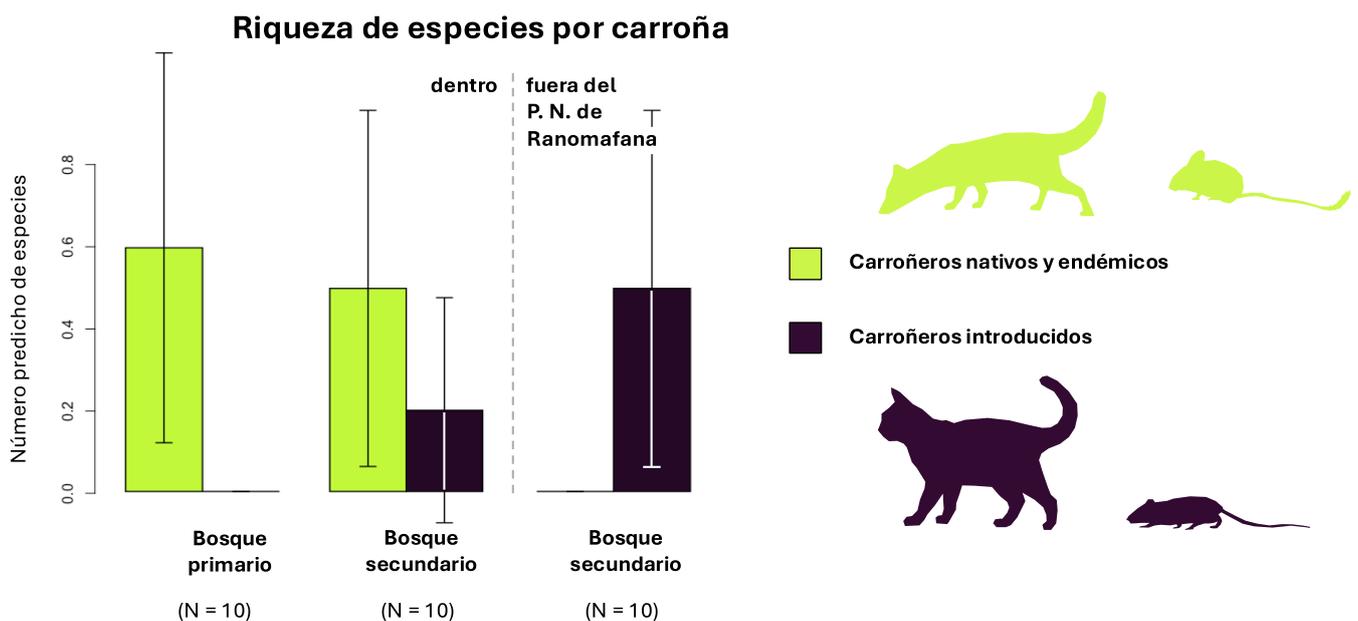
Entre los carroñeros exóticos, se registró un gato consumiendo carroña en un punto de bosque secundario fuera del PN Ranomafana durante la noche, siendo la única especie que visitó dicha carroña. Entre los roedores, la rata negra se alimentó de carroña en cuatro puntos en bosque secundario: dos dentro y dos fuera del PN Ranomafana, siendo así la única especie introducida detectada en las carroñas en el área protegida. Todos los registros son de individuos solitarios durante la noche, en carroñas visitadas también por ratas de bosque, ratas de cola de penacho y mangostas de cola anillada. Adicionalmente, un ratón casero se detectó alrededor de un punto de carroña en bosque secundario fuera del PN Ranomafana, pero no se obtiene evidencia de uso de la carroña.

Los valores de riqueza y abundancia totales y tiempo de detección de las carroñas en Madagascar no variaron significativamente entre tipos de carroña utilizados, hábitats o regímenes de protección. Sin embargo, analizando la comunidad de carroñeros endémicos e introducidos por separado, se han obtenido diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en los valores de riqueza y abundancia de especies introducidas según el régimen de protección del suelo ([Tabla 3](#)).



**Figura 1.** Ejemplos de especies detectadas por las cámaras de fototrampeo haciendo uso trófico de la carroña durante el muestreo en el PN Ranomafana y alrededores. **a)** Mangosta de cola anillada *Galidia elegans*, endémica de Madagascar y consumidora de carroña. **b)** Civeta de Madagascar *Fossa fossana*, endémica de Madagascar y consumidora de carroña. **c)** Rata de cola de penacho *Eliurus* sp., endémica de Madagascar cuyo uso trófico sobre la carroña es indeterminado. **d)** Rata negra *Rattus rattus*, introducida y consumidora de carroña. **e)** Gato *Felis catus*, introducido y consumidor de carroña.

**Figure 1.** Examples of species detected by trail cameras feeding on carcasses during survey in Ranomafana National Park and neighboring areas. **a)** Ring-tailed vontsira *Galidia elegans*, endemic to Madagascar and scavenger. **b)** Malagasy civet *Fossa fossana*, endemic to Madagascar and scavenger. **c)** Tufted-tailed rat *Eliurus* sp., endemic to Madagascar whose consumption on the carcass is undetermined. **d)** Black rat *Rattus rattus* introduced and scavenger. **e)** Cat *Felis catus*, introduced and scavenger.



**Figura 2.** Valores predichos por GLM de riqueza de especies endémicas e introducidas en Madagascar en bosque primario y secundario dentro y fuera del PN Ranomafana.

**Figure 2.** GLM predicted values of richness of endemic and introduced species in primary and secondary forest both inside and outside Ranomafana National Park.

**Tabla 1.** Riquezas, abundancias y tiempo de primera detección de carroña totales y según el régimen de protección del suelo.**Table 1.** Richness, abundance and time of first detection of carcass overall and according to land protection level.

|                              | a) Muestreo total |         |    | b) Dentro del área protegida |            |    | c) Fuera del área protegida |        |    |
|------------------------------|-------------------|---------|----|------------------------------|------------|----|-----------------------------|--------|----|
|                              | Media ± SD        | Rango   | n  | Media ± SD                   | Rango      | n  | Media ± SD                  | Rango  | n  |
| Riqueza total                | 0.57 ± 0.77       | 0-3     | 30 | 0.65 ± 0.88                  | 0-3        | 20 | 0.40 ± 0.52                 | 0-1    | 10 |
| Abundancia total             | 0.60 ± 0.81       | 0-3     | 30 | 0.70 ± 0.92                  | 0-3        | 20 | 0.40 ± 0.52                 | 0-1    | 10 |
| Riqueza spp. endémicas       | 0.37 ± 0.62       | 0-2     | 30 | 0.55 ± 0.69                  | 0-2        | 20 | 0 ± 0                       | 0      | 10 |
| Abundancia spp. endémicas    | 0.40 ± 0.68       | 0-2     | 30 | 0.60 ± 0.75                  | 0-2        | 20 | 0 ± 0                       | 0      | 10 |
| Riqueza spp. introducidas    | 0.17 ± 0.38       | 0-1     | 30 | 0.10 ± 0.31                  | 0-1        | 20 | 0.30 ± 0.48                 | 0-1    | 10 |
| Abundancia spp. introducidas | 0.17 ± 0.38       | 0-1     | 30 | 0.10 ± 0.31                  | 0-1        | 20 | 0.30 ± 0.48                 | 0-1    | 10 |
| Tiempo de detección (h)      | 8.33 ± 5.11       | 3-19.60 | 30 | 9.02 ± 5.81                  | 3.90-19.50 | 20 | 6.77 ± 3.14                 | 3-9.72 | 10 |

**Tabla 2.** Riquezas, abundancias y tiempo de primera detección de carroña según el tipo de hábitat.**Table 2.** Richness, abundance and time of first detection of carcass according to habitat type.

|                              | d) En bosque primario |         |    | e) En bosque secundario |         |    |
|------------------------------|-----------------------|---------|----|-------------------------|---------|----|
|                              | Media ± SD            | Rango   | n  | Media ± SD              | Rango   | n  |
| Riqueza total                | 0.60 ± 0.70           | 0-2     | 10 | 0.55 ± 0.83             | 0-3     | 20 |
| Abundancia total             | 0.70 ± 0.82           | 0-2     | 10 | 0.55 ± 0.83             | 0-3     | 20 |
| Riqueza spp. endémicas       | 0.60 ± 0.70           | 0-2     | 10 | 0.25 ± 0.55             | 0-2     | 20 |
| Abundancia spp. endémicas    | 0.70 ± 0.82           | 0-2     | 10 | 0.30 ± 0.73             | 0-3     | 20 |
| Riqueza spp. introducidas    | 0 ± 0                 | 0       | 10 | 0.35 ± 0.49             | 0-1     | 20 |
| Abundancia spp. introducidas | 0 ± 0                 | 0       | 10 | 0.35 ± 0.49             | 0-1     | 20 |
| Tiempo de detección (h)      | 8.97 ± 6.38           | 4-19.60 | 10 | 7.93 ± 4.58             | 3-17.60 | 20 |

**Tabla 3.** Valores estadísticos obtenidos mediante GLM de la comunidad de carroñeros en PN Ranomafana.**Table 3.** GLM statistical values of the scavenger community in Ranomafana National Park.

|                              | Nivel de protección del suelo<br>(dentro vs. fuera del PN<br>Ranomafana) |        | Tipo de hábitat (bosque<br>primario vs. secundario) |      | Tipo de cebo utilizado<br>(carroña de carne vs.<br>pescado) |      |
|------------------------------|--|--------|---|------|---|------|
|                              | Coef.  | p      | Coef.   | p    | Coef.   | p    |
| Riqueza total                | 0.49   | 0.40   | -0.09   | 0.86 | 0.09  | 0.86 |
| Riqueza spp. introducidas    | -2.20  | 0.03 * | 18.95   | 1    | -18.95  | 1    |
| Riqueza spp. endémicas       | 18.70  | 1      | -0.88   | 0.15 | 0.88  | 0.15 |
| Abundancia total             | 0.56   | 0.32   | -0.24   | 0.62 | 0.24  | 0.62 |
| Abundancia spp. introducidas | -2.20  | 0.03 * | 18.95   | 1    | -18.95  | 1    |
| Abundancia spp. endémicas    | 18.87  | 1      | -0.85   | 0.13 | 0.85  | 0.13 |
| Tiempo de detección          | 0.22   | 0.55   | 0.08  | 0.83 | 0.08  | 0.83 |

## Discusión

Este trabajo supone la primera aproximación reciente al conocimiento de la diversidad de carroñeros vertebrados en Madagascar. La comunidad de carroñeros dentro y alrededor del PN Ranomafana está compuesta por mesomamíferos carnívoros y micromamíferos, sin registros de aves o reptiles necrófagos durante las primeras 24 h tras la instalación de las carroñas. Entre estos mamíferos se cuentan especies introducidas e invasoras en Madagascar, detectados tanto fuera como dentro del PN Ranomafana.

Debido a los hábitos esquivos de los carnívoros endémicos de Madagascar (familia *Eupleridae*), los estudios de dieta han estado tradicionalmente basados en el análisis de heces (Hawkins y Racey 2008) o del contenido de estómagos (Rand 1935), impidiendo determinar si existe o no necrofagia. Sin embargo, el uso de cámaras de fototrampeo ha permitido registrar seis especies de carnívoros como necrófagos en el PN Ranomafana, incluyendo cuatro miembros de la familia *Eupleridae*: la mangosta de cola anillada, la civeta de Madagascar, el fosa (*Cryptoprocta ferox*) y la mangosta de franjas anchas (*Galidictis fasciata*), las tres últimas clasificadas como vulnerables (IUCN 2024); y dos especies introducidas: la civeta enana (*Viverricula indica*) y el perro (*Canis familiaris*) (Gerber et al. 2010). Los resultados del presente muestreo amplían la lista de especies que explotan las carroñas en la región en tres especies, incluyendo una especie endémica, la rata de cola de penacho, y dos introducidas: el gato y la rata negra.

Este trabajo ha abordado solamente las primeras 24 h tras la aparición de la carroña para un total de 30 carroñas de pequeño tamaño. Diversas especies de vertebrados carroñeros conocidos en el área no han sido detectadas en este muestreo. Si bien los resultados del muestreo sugieren que existe un reemplazo de vertebrados carroñeros introducidos sobre los nativos fuera del área protegida sin diferencias significativas en el tiempo de detección de carroña, las limitaciones del muestreo hacen que estos resultados no sean concluyentes. Sugerimos que futuros muestreos se extiendan por periodos de tiempo mayores y se centren en patrones de consumo y de competencia interespecífica.

La comunidad de carroñeros nativos en el PN Ranomafana incluye como mínimo las cuatro especies endémicas de carnívoros de la familia *Eupleridae* presentes en el parque. Además, algunas especies de tenrec (familia *Tenrecidae*) complementan su dieta con cadáveres de vertebrados (Soarimalala y Goodman 2011). Entre las especies introducidas, actualmente existe evidencia de consumo directo de carroña en el PN Ranomafana por parte de la civeta enana, el perro, el gato y la rata negra. Un ratón casero detectado en un punto de carroña de este muestreo no ha consumido, pero al ser un conocido consumidor de carroña (Carr et al. 1981) es esperable que forme parte de la comunidad carroñeros de Madagascar. Además, una especie introducida no detectada en el muestreo, el potamóquero de río (*Potamochoerus larvatus*), es seguramente consumidor de carroña en el PN Ranomafana, dada su presencia en el área (Beaudrot et al. 2018) y sus hábitos carroñeros en su distribución nativa (Meijaard et al. 2011).

El conocimiento sobre la dieta de los mamíferos endémicos de Madagascar es limitado. La dieta de los roedores endémicos de la isla (subfamilia *Nesomyinae*) está fundamentalmente compuesta por semillas y otros materiales vegetales (Goodman y Schütz 2003; Goodman y Monadjem 2017), adaptando su dieta a los alimentos disponibles durante las distintas estaciones (Soarimalala y Goodman 2011). El registro de dos individuos de ratas de cola de penacho utilizando la carroña como recurso alimentario en este muestreo por primera vez revela la falta de conocimiento sobre la dieta de este grupo. Aunque no se puede extraer del material obtenido si la alimentación se ha dado sobre macroinvertebrados carroñeros o sobre la misma carroña, es evidente que la rata de cola de penacho puede explotar fuentes de proteína animal y que utiliza las carroñas como fuente de alimentación. Por otro lado, la presencia repetida de diferentes ratas de bosque junto a varias carroñas apunta a que estos roedores se podrían beneficiar también de la carroña, consumiéndola directamente o alimentándose de invertebrados carroñeros.

Este estudio ha encontrado diferencias en la comunidad de carroñeros según el régimen de protección y el estado de sucesión del bosque. Este hecho puede deberse a diferencias en los requerimientos del hábitat de cada especie, problemas de conservación de las especies nativas, y competencia entre especies nativas e invasoras. Los carnívoros introducidos compiten por recursos en tiempo y espacio con las especies de carnívoros endémicos de Madagascar (Farris et al. 2017). Por otro lado, los roedores endémicos registrados en este muestreo podrían presentar alta probabilidad de competencia con la rata negra debido a sus similares características ecológicas (Miljutin y Lehtonen 2008). En este muestreo hemos detectado solapamiento en la misma carroña de rata negra con ratas de bosque, ratas de cola de penacho y mangostas de cola anillada. Debido a estos antecedentes, los lugares donde detectamos que hay superposición entre nativas y exóticas (bosque secundario dentro de zonas protegidas) y donde no detectamos especies nativas (zonas no protegidas) deberían ser prioritarios para estudiar si existe realmente competencia y reemplazo mediante muestreos a mayor escala.

Concretamente, la rata negra ha sido la especie detectada en un mayor número de carroñas, en bosque secundario tanto fuera como dentro del PN Ranomafana, coincidiendo con una rata de cola de penacho en una carroña. La rata negra es el roedor introducido más ampliamente distribuido en Madagascar, ocupando desde ambientes urbanos hasta bosques primarios (Goodman 1995). Esta especie presenta parásitos potencialmente nocivos para la fauna local que han supuesto la extinción de roedores endémicos en otros ecosistemas insulares (Rasambainarivo y Goodman 2019). Su presencia ya ha desplazado a especies de roedores endémicas en diversas áreas de Madagascar (Amori y Clout 2003). La problemática de los roedores introducidos es particularmente compleja en la isla, dada la alta adaptabilidad al hábitat de la rata negra, así como las dificultades de implementar métodos de control efectivos que no afecten a los roedores endémicos (Goodman 1995).

Por otro lado, el gato ha sido el único carnívoro introducido detectado en este muestreo. En los bosques de algunas regiones de Madagascar existen poblaciones de "gatos de bosque" feral establecidas hace varios siglos (Sauther et al. 2020), aunque este no parece ser el caso en el PN Ranomafana a la luz de la ausencia de "gatos de bosque" en estudios anteriores (Gerber et al. 2010) y la única presencia de un ejemplar doméstico en este muestreo. Pese a que este único registro pueda suponer un nivel

de presión por competencia de consumo de carroña limitado, estudiar el papel en las redes tróficas en la isla de esta y otras especies introducidas es primordial en el contexto de la ecología de la carroña en Madagascar.

La destrucción y pérdida del hábitat es una de las mayores causas de amenaza a la biodiversidad en Madagascar (Ralimanana et al. 2022). En el área de bosque mejor conservada dentro del PN Ranomafana se han registrado únicamente carroñeros de especies nativas y endémicas. Las áreas protegidas de Madagascar juegan un papel importante en la conservación del hábitat (Eklund et al. 2016), y diferentes vertebrados nativos se encargan de consumir carroña dentro de ellas. Sin embargo, en esta primera aproximación encontramos una comunidad de carroñeros en áreas no protegidas compuesta únicamente por especies invasoras, indicando que la antropización podría tener un efecto importante en el ensamblaje de la comunidad de carroñeros. El estudio de las comunidades de carroñeros y su respuesta a cambios en el hábitat en Madagascar es fundamental para dilucidar las claves de este proceso ecológico en la isla y determinar las especies que participan en él, entre las que se cuentan varias bajo categoría de amenaza global (IUCN 2024).

## Contribuciones de los autores

Adrián Colino-Barea: Conceptualization, Data Curation, Writing. Lola Fernández-Multigner: Methodology. José Antonio Sánchez-Zapata: Supervision, Writing – Review and Editing. Esther Sebastián-González: Conceptualization, Formal analysis, Supervision, Writing – Review and Editing.

## Disponibilidad de los datos

Los datos de este estudio se encuentran disponibles en el repositorio digital Figshare [https://figshare.com/projects/Los\\_carro\\_eros\\_ex\\_ticos\\_reemplazan\\_a\\_los\\_nativos\\_fuera\\_de\\_un\\_rea\\_protegida\\_en\\_Madagascar/242333](https://figshare.com/projects/Los_carro_eros_ex_ticos_reemplazan_a_los_nativos_fuera_de_un_rea_protegida_en_Madagascar/242333) (Colino-Barea et al. 2025).

## Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

A Mar Cabeza y Eric M. Temba por el apoyo logístico. A Miharisoa Caren y el equipo de guías de Centre ValBio por su valiosa asistencia durante las campañas de campo y su ayuda en la identificación de especies. ESG ha sido financiada por las ayudas RYC2019-027216-I y CNS2023-144791 del Ministerio de Ciencia y Universidades (MCIN/AEI /10.13039/501100011033) y por El FSE invierte en tu futuro.

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

## Referencias

- Amori, G., Clout, M. 2003. Rodents on Islands: A Conservation Challenge. In: Singleton, G.R., Hinds, L.A., Krebs, C.J., Spratt, D.M. (Eds.), *Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management*, pp. 62-68. Australian Centre for International Agriculture Research, Canberra, Australia.
- Beasley, J.C., Olson, Z.H., DeVault, T.L. 2015. Ecological Role of Vertebrate Scavengers. En: Benbow, M.E., Tomberlin, J.K., Tarone, A.M. (Eds.), *Carrion Ecology, Evolution, and Their Applications*, pp. 122-143. CSC Press, Boca Raton, Florida, Estados Unidos. <https://doi.org/10.1201/b18819-9>
- Beaudrot, L., Acevedo, M., Lessard, J., Sheil, D., Larney, E., Wright, P., Ahumada, J. 2018. Distributional shifts in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation* 228: 252-258. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.016>
- Brooke, Z.M., Bielby, J., Nambiar, K., Carbone, C. 2014. Correlates of research effort in carnivores: body size, range size and diet matter. *PLoS One* 9(4): e93195. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093195>
- Burgin, C.J., Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Lacher, T.E., Sechrest, W. 2020. *Illustrated Checklist of the Mammals of the World* (Vols. 1–2). Lynx, Barcelona, España.
- Carr, W.J., Schwartz, D., Chism, E., Thomas, B. 1981. A natural food aversion in Norway rats and in house mice. *Behavioral and Neural Biology* 31: 314-323. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(81\)91349-2](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(81)91349-2)
- Del Hoyo, J., Collar, N.J. 2016. *Illustrated Checklist of the Birds of the World* (Vols. 1–2). Lynx, Barcelona, España.
- DeVault, T.L., Rhodes, O.E., Shivik, J.A. 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* 102(2): 225-234. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12378.x>
- Eklund, J., Blanchet, F.G., Nyman, J., Rocha, R., Virtanen, T., Cabeza, M. 2016. Contrasting spatial and temporal trends of protected area effectiveness in mitigating deforestation in Madagascar. *Biological Conservation* 203: 290-297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.033>
- Farris, Z.J., Golden, C.D., Karpanty, S., Murphy, A., Stauffer, D., Ratelolahy, F., Andrianjakarivelo, V., et al. 2015. Hunting, exotic carnivores, and habitat loss: Anthropogenic effects on a native carnivore community, Madagascar. *PLoS One* 10(9): e0136456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136456>
- Farris, Z.J., Kelly, M.J., Karpanty, S., Murphy, A., Ratelolahy, F., Andrianjakarivelo, V., Holmes, C. 2017. The times they are a changin': Multi-year surveys reveal exotics replace native carnivores at a Madagascar rainforest site. *Biological Conservation* 206: 320-328. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.025>
- Gerber, B.D., Karpanty, S.M., Crawford, C., Kotschwar, M., Randrianantenaina, J. 2010. An assessment of carnivore relative abundance and density in the eastern rainforests of Madagascar using remotely-triggered camera traps. *Oryx* 44(2): 219-222. <https://doi.org/10.1017/s0030605309991037>
- Gerber, B.D., Karpanty, S.M., Kelly, M.J. 2011. Evaluating the potential biases in carnivore capture–recapture studies associated with the use of lure and varying density estimation techniques using photographic-sampling data of the Malagasy civet. *Population Ecology* 54(1): 43-54. <https://doi.org/10.1007/s10144-011-0276-3>

- Goodman, S.M. 1995. *Rattus* on Madagascar and the dilemma of protecting the endemic rodent fauna. *Conservation Biology* 9(2): 450-453. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020450.x>
- Goodman, S.M., Schütz, H. 2003. Specimen evidence of the continued existence of the Malagasy rodent *Nesomys lambertoni* (Muridae: Nesomyinae). *Mammalia* 67(3): 445-468. <https://doi.org/10.1515/mamm.2003.67.3.445>
- Goodman, S.M., Benstead, J.P. 2005. Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. *Oryx* 39(1): 73-77. <https://doi.org/10.1017/s0030605305000128>
- Goodman, S., Monadjem, A. 2017. Family Nesomyidae. In: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., Lacher, T.E. (Eds.) *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 7. Rodents II*. Lynx, Barcelona, España.
- Harris, N.L., Gibbs, D.A., Baccini, A., Birdsey, R.A., De Bruin, S., Farina, M., Fatoyinbo, L., et al. 2021. Global maps of twenty-first century forest carbon fluxes. *Nature Climate Change* 11(3), 234-240. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-00976-6>
- Hawkins, C.E., Racey, P.A. 2008. Food habits of an endangered carnivore, *Cryptoprocta ferox*, in the dry deciduous forests of western Madagascar. *Journal of Mammalogy* 89(1), 64-74. <https://doi.org/10.1644/06-mamm-a-366.1>
- Inagaki, A., Allen, M.L., Maruyama, T., Yamazaki, K., Tochigi, K., Naganuma, T., Koike, S. 2022. Carcass detection and consumption by facultative scavengers in forest ecosystem highlights the value of their ecosystem services. *Scientific Reports* 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20465-4>
- IUCN. 2024. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1*. <https://www.iucnredlist.org>.
- Meijaard, E., D'Huart, J.P., Oliver, W. 2011. Family Suidae. In: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World* (Vol. 2). Lynx.
- Miljutin, A., Lehtonen, J.T. 2008. Probability of competition between introduced and native rodents in Madagascar: An estimation based on morphological traits. *Estonian Journal of Ecology*, 57(2), 133. <https://doi.org/10.3176/eco.2008.2.05>
- Monar-Barragán, H.P., Araújo, E.E., Restrepo-Cardona, J.S., Kohn, S., Paredes-Bracho, A., Vargas, F.H. 2023. Impacts of free-ranging dogs on a community of vertebrate scavengers in a High Andean ecosystem. *Tropical Conservation Science*, 16(1). <https://doi.org/10.1177/19400829231218409>
- Muehlbauer, J.D., Collins, S.F., Doyle, M.W., Tockner, K. 2014. How wide is a stream? Spatial extent of the potential "stream signature" in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* 95(1): 44-55. <https://doi.org/10.1890/12-1628.1>
- Olson, Z.H., Beasley, J.C., DeVault, T.L., Rhodes, O.E. 2011. Scavenger community response to the removal of a dominant scavenger. *Oikos* 121(1): 77-84. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19771.x>
- Orihuela-Torres, A., Pérez-García, J.M., Sánchez-Zapata, J.A., Botella, F. Sebastián-González, E. 2022. Scavenger guild and consumption patterns of an invasive alien fish species in a Mediterranean wetland. *Ecology and Evolution* 12, e9133. <https://doi.org/10.1002/ece3.9133>
- R Core Team. 2021. *R: A language and environment for statistical computing*, Version (4.4.2). R Foundation for Statistical Computing, <https://www.R-project.org/>
- Ralimanana, H., Perrigo, A.L., Smith, R.J., Borrell, J.S., Faurby, S., Rajaonah, M.T., Randriamboavonjy, et al. 2022. Madagascar's extraordinary biodiversity: Threats and opportunities. *Science* 378(6623). <https://doi.org/10.1126/science.adf1466>
- Rand, A.L. 1935. On the habits of some Madagascar mammals. *Journal of Mammalogy* 16(2): 89-104. <https://doi.org/10.2307/1374353>
- Rasambainarivo, F., Farris, Z.J., Andrianalindah, H., Parker, P.G. 2017. Interactions between carnivores in Madagascar and the risk of disease transmission. *Ecohealth* 14(4): 691-703. <https://doi.org/10.1007/s10393-017-1280-7>
- Rasambainarivo, F., Goodman, S.M. 2019. Disease risk to endemic animals from introduced species on Madagascar. In: Miller, R.E., Lamberski, N., Calle, P.P. (Eds.), *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine Current Therapy* (Vol. 9), pp. 292-297. <https://doi.org/10.1016/b978-0-323-55228-8.00043-6>
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269. <https://doi.org/10.1038/nature04887>
- Ruxton, G.D., Houston, D.C. 2004. Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology* 228: 431-436. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.02.005>
- Sauther, M.L., Bertolini, F., Dollar, L.J., Pomerantz, J., Alves, P.C., Gandolfi, B., Kurushima, J.D., et al. 2020. Taxonomic identification of Madagascar's free-ranging "forest cats". *Conservation Genetics* 21(3): 443-451. <https://doi.org/10.1007/s10592-020-01261-x>
- Sebastián-González, E., Morant, M., Moleón, M., Redondo, D., Morales-Reyes, Z., Pascual-Rico, R., Sánchez-Zapata, J.A., et al. 2023. The underestimated role of carrion in diet studies. *Global Ecology and Biogeography* 32: 1302-1310. <https://doi.org/10.1111/geb.13707>
- Selva, N., Moleón, M., Sebastián-González, E., DeVault, T.L., Quaggiotto, M.M., Bailey, D.M., et al. 2019. Vertebrate Scavenging Communities. In: Olea, P.P., Mateo-Tomás, P., Sánchez-Zapata, J.A. (Eds.), *Carrion Ecology and Management*, pp. 122-143. Springer, Ciudad Real, España. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-16501-7\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-16501-7_4)
- Soarimalala, V., Goodman, S.M. 2011. *Les Petits Mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo, Madagascar.
- Turk, R.D. 1997. *Survey and species - screening trials of indigenous trees from the vicinity of Ranomafana National Park, Madagascar* [Tesis de doctorado]. North Carolina State University.
- Wenting, E., Rinzema, S.C.Y., Langevelde, F. 2022. Functional differences in scavenger communities and the speed of carcass decomposition. *Ecology and Evolution* 12(2). <https://doi.org/10.1002/ece3.8576>
- Wilson, E.E., Wolkovich, E.M. 2011. Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology Evolution* 26(3): 129-135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.011>