Rupicapra pyrenaica Bonaparte, 1845

Francisco Javier Pérez-Barbería

The Macaulay Institute, Craigiebuckler, Aberdeen AB15 8QH, Scotland, United Kingdom

Ricardo García-González

Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC, Apdo. Correos 64, 22700 Jaca

Borja Palacios

Parque Nacional Picos de Europa, MIMARM, c/ Covadonga 43, 33550 Cangas de Onís, Asturias

Versión 28-10-2010

Versiones anteriores: 16-06-2004; 28-09-2004; 24-07-2008





Rebeco cantábrico en pelaje de verano (izquierda) y de invierno (derecha). Según Cabrera (1914).

Sistemática y distribución mundial del género

Clasificación taxonómica y distribución actual

El rebeco pertenece a la subfamilia Caprinae, dentro de la familia Bovidae. Las relaciones entre los distintos linajes de la subfamilia son todavía objeto de discusión (Hassanin y Douzery 1999). La clasificación taxonómica del genero *Rupicapra* ha sido también sometida a continua revisión. Linnaeus (1758) agrupaba al rebeco junto con las cabras, al observar similitudes tanto en cornamenta como en dentición, nombrándolo *Capra rupicapra*. Fue Blainville (1816) quien proporcionó género propio al rebeco (*Rupicapra rupicapra*); además estableció el orden de los Artiodáctilos tal como es aceptado hoy en día. Pero, incluso a este nivel, la sistemática no está definitivamente establecida, pues actualmente se propone que el orden pase a nombrarse Cetartiodáctilos al reunirse el orden de los Cetáceos y los Artiodáctilos (Price et al., 2005).

En cuanto a la clasificación de las poblaciones de *Rupicapra*, en 1845 Bonaparte describió al rebeco pirenaico, otorgándole un nombre específico propio (*Rupicapra pyrenaica*). En 1913 Lydekker agrupaba a todas las poblaciones de rebeco en una única especie *Rupicapra rupicapra*. Camerano, un año después, hacía referencia a tres especies diferentes: *R. pyrenaica*, en la península Ibérica, *R. ornata*, en los Apeninos y *R. rupicapra* en el resto de los sistemas montañosos de Eurasia. Couturier (1938) y Dolan (1963) aceptaban una única especie, *R. rupicapra*, con 10 subespecies distintas (Masini y Lovari, 1988).

En la actualidad, y atendiendo a datos morfológicos y de variabilidad para isoenzimas (enzimas codificados por distintos alelos de un gen, que se pueden distinguir por su movilidad electroforética) presentados por Lovari (1987) y por Nascetti et al. (1985), se reconocen un total de 10 subespecies agrupadas en dos especies, *Rupicapra pyrenaica* presente en el suroeste de Europa y *Rupicapra rupicapra* que se distribuye por el resto de Europa y en el Cáucaso. Cada una de las diez subespecies de rebeco está confinada en un sistema montañoso (Domínguez et al., 2009) (Figura 1).

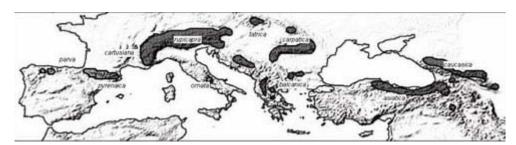


Figura 1. Distribución actual de las poblaciones de rebeco. En claro (península Ibérica y centro de Italia) las subespecies de *Rupicapra pyrenaica* y en oscuro las subespecies de *R. rupicapra*. Según Domínguez et al. (2009).

La especie *R. rupicapra* agrupa a un total de siete subespecies que corresponden a las poblaciones presentes en el centro y este de Europa. De oeste a este tendríamos las siguientes subespecies: *cartusiana* (macizo francés de La Chartreuse), *rupicapra* (Alpes, principal núcleo de la especie), *tatrica* (Montes Tatra), *carpatica* (en los Cárpatos), *balcanica* (Península Balcánica), *asiatica* (Turquía) y *caucasica* (Cáucaso). La especie *R. pyrenaica* agrupa a los rebecos del suroeste de Europa. Se distinguen las subespecies *parva* (Cordillera Cantábrica), *pyrenaica* (Pirineos) y *ornata* (Abruzzos).

Debate actual sobre su sistemática

La reconstrucción de las relaciones filogenéticas entre especies y/o sub-especies del género *Rupicapra* depende de los marcadores estudiados. Un estudio que usaba el citocromo b como marcador reveló que las dos especies propuestas (*Rupicapra rupicapra y Rupicapra pyrenaica*) eran no monofiléticas (Domínguez et al., 2009). Más recientemente se analizaron las secuencias de ADN de otras cuatro regiones mitocondriales (ND1, 12S, tRNApro y Control

Region) y de 20 marcadores nucleares (microsatélites) de todas las subespecies. Estos investigadores encontraron filogenias discordantes entre la información procedente de microsatélites y la procedente de ADN mitocondrial. Teniendo en cuenta la filogenia mitocondrial se formaban 3 linajes, Oeste, Central y Este, en desacuerdo con la clasificación taxonómica. Se estimó que hace 1,7 millones de años (hacia final del Plioceno y el principio del Pleistoceno) hubo una separación inicial en dos ramas. Oeste-Central por un lado y Este por otro, rápidamente seguida por la división de los linajes Oeste y Central. El linaje Oeste contenía haplotipos de la península Ibérica y de los Alpes occidentales, el linaje Central incluía haplotipos de los Apeninos y del macizo de Chartreuse y el linaje Este comprendía las poblaciones más orientales de los Alpes. La divergencia entre las poblaciones dentro de cada uno de estos linajes es reciente (< 0,5 millones de años). El análisis de microsatélites reveló diferencias entre cada par de subespecies formando tres grupos bien diferenciados (oeste, centro y este) con un marcado componente geográfico. Los agrupamientos no se correspondieron con los linajes mitocondriales sino que estaban más próximos a la clasificación taxonómica y morfológica. La subespecie ornata tiene una muy baja diversidad genética debido a recientes y drásticas reducciones en su tamaño poblacional. Las filogenias parcialmente discordantes obtenidas para ADN mitocondrial y microsatélites indican sucesos de hibridación entre diferentes linajes del área central de distribución (Rodríguez et al., 2010). Bajos niveles de variación genética en el marcador Mhc-DRB1 entre las subespecies R. p. pyrenaica y R. p. parva (Alvarez-Busto et al., 2007), sugiere que ambas podrían estar agrupadas bajo el mismo taxón, lo cual vuelve a indicar la discusión existente sobre la sistemática de este género.

Paleontología del género

Los primeros fósiles de la subfamilia Caprinae corresponden al Mioceno superior, hace unos 10 millones de años (Alcalá y Morales, 1997; Gentry, 2000). Al contrario que la mayoría de los bóvidos, el registro fósil de los caprínidos es relativamente pobre debido a los hábitats montañosos en que han evolucionado (Simpson 1945). La mayoría de los paleontólogos creen que los Caprini se originaron en Asia, pero Ropiquet y Hassanin (2005) consideran que su origen no está claro dado que la distribución de los caprínidos ha sido modificada de una forma muy importante durante el Pleistoceno, debido a las glaciaciones y grandes cambios climáticos que han tenido lugar.

Los fósiles de los parientes más próximos del rebeco son extremadamente raros y dispersos, aún en relación a otros caprínidos (Masini y Lovari, 1988). Por ello existen opiniones diversas y contradictorias sobre las relaciones filogenéticas entre las pocas formas vivientes y las muchas formas fósiles descritas. Se propuso que *Phachygazella grangeri*, que habitó el centro y sur de Asia a principios del Plioceno (hace unos 5 millones de años), pudo ser una forma de rupicaprínido próxima al ancestro del rebeco (Thenius y Hofer, 1960). Sin embargo, especies próximas como *Neotragocerus* en Norteamerica y *Myotragus* en las Islas Baleares ya se habían dispersado en el Plioceno temprano, posiblemente a partir de un ancestro del Mioceno (Masini y Lovari 1988).

Los escasos datos paleontológicos disponibles apuntan a que el género *Rupicapra* pertenecería, junto con el fósil europeo *Procamptoceras* y quizá el fósil norteafricano *Numidocapra*, a una rama filética ya diferente durante el periodo Villafranchiano (hace más de 2 millones de años) del resto de los rupicápridos (Gentry 1978). *Procamptoceras* puede haber sobrevivido en Europa del Este hasta el principio del Pleistoceno Medio, hace unos 800.000 años

Los primeros fósiles de *Rupicapra* propiamente dicho se hallaron en un yacimiento prehistórico del pirineo francés, el de la gruta de Caune d'Arago, cerca del pueblo de Tautavel y corresponden al Pleistoceno medio. La aparición de fósiles de *Rupicapra* después de un periodo en el que aparentemente no existían rupicápridos en la zona, sugiere una migración desde el este de Europa durante un periodo frío, pues sus fósiles se encuentran asociados a la fauna de climas fríos. Masini y Lovari (1988) sugieren que el rebeco, o su antecesor directo, puede haber alcanzado Europa durante el Pleistoceno medio o el Pleistoceno Inferior (hace, al menos, 800.000 años) y relacionan su migración con los grandes cambios en la fauna que

tuvieron lugar durante el Villafranchiano marcado por la llegada a Europa de olas de taxa procedentes de ambientes fríos o abiertos.

Los fósiles de Caune de l'Arago son del final de la glaciación de Mindel o principios del Riss (entre 400.000 y 350.000 años antes del presente, AP). En Pirineos, el suroeste de Francia, en Provenza, Alpes italianos, Apeninos y Hungría se han encontrado restos del periodo Riss (entre 300.000 y 130.000 años AP), lo que confirmaría la dispersión europea de *Rupicapra* a finales del Pleistoceno Medio. Hasta ahora la única documentación conocida del rebeco durante el periodo interglaciar Riss-Würm proviene de dos zonas de elevada altitud de los Alpes suizos, lo que sugiere una restricción del rango de distribución del rebeco a las zonas más elevadas. Sin embargo, durante las glaciaciones del periodo Würm (80.000-12.000 años AP), los fósiles de rebeco llegaron a ser relativamente numerosos, y con una distribución más amplia y continua que en la actualidad (Masini, 1985; Lovari, 1987; Masini y Lovari, 1988). Los restos del Würm se encontraron principalmente en sitios de baja altitud de los sistemas montañosos principales. Esta distribución sugiere que los fríos glaciales del Würm deben haber desplazado al rebeco de las grandes alturas.

Los depósitos del Pleistoceno normalmente consisten en restos fragmentados de los cuales sólo los cuernos pueden ser usados en taxonomía; lo que dificulta la clasificación de los rebecos fósiles (Masini, 1985). Se discute sobre la asignación de un fósil de los Pirineos franceses del periodo Riss al tipo pyrenaica o al rupicapra. Se conoce más sobre el tipo de los fósiles de rebeco del Würm y del Holoceno. Se identificaron fósiles del Würm temprano en la Cordillera Cantábrica y en los Pirineos, que fueron clasificados como *R. pyrenaica*. En los Apeninos se recuperaron fósiles posteriores, del Würm y del Holoceno, correspondientes al tipo *R. pyrenaica ornata*. Se describió *R. rupicapra* en Hungría, el arco alpino y el norte de los Apeninos en el Würm y en el Cáucaso, en fósiles del Holoceno.

Se ha sugerido, por tanto, que los rebecos del tipo *R. pyrenaica* habrían evolucionado directamente de los individuos llegados al oeste de Europa durante el Pleistoceno Medio, mientras que *R. rupicapra* puede haber evolucionado en el este de Europa o en Asia Menor durante un tiempo de aislamiento geográfico. Posteriormente, y debido a la aridez creciente de las regiones del Mediterráneo y del Mar Negro, *R. rupicapra* se debió extender hacia el oeste no después del final del Würm rompiendo el rango de *R. pyrenaica* aunque no se habría extendido más allá del norte de los Apeninos y el oeste de los Alpes. Entonces, *R. pyrenaica* se habría separado en dos grupos: *R. p. parva* y *R. p. pyrenaica* por un lado y *R. p. ornata* por otro (Lovari y Scala, 1980; Masini, 1985; Masini y Lovari, 1988). Al llegar el Holoceno, el actual periodo interglaciar, los rebecos verían restringido su hábitat de nuevo y poco a poco quedarían aisladas en los puntos más elevados de Europa y Asia Menor.

Nombres comunes

Castellano: rebeco, gamuza (Rupicapra spp.); sarrio, rebeco pirenaico (R. p. pyrenaica); rebeco, rebeco cantábrico (R. p. parva). Catalán: isard, sarri (R. p. pyrenaica). Euskera: sarrio, sarrioak (R. p. pyrenaica). Gallego: rebezo (R. p. parva). Aragón: sarrio. Asturias: robezu. Albanés: Dia egr, que significa "cabra salvaje" (R. rupicapra balcanica). Alemán: Gemse, gams (R. rupicapra), Pyrenäengemse (R. p. pyrenaica), Cantabrischegemse (R. p. parva). Francés: isard (R. p. pyrenaica). Griego: A γ ρ 1 o γ 1 δ 0, pronunciado "agriogido" y significa "cabra salvaje" (R. rupicapra balcanica). Inglés: Southern chamois (R. p.), Pyrenean chamois (R. p. pyrenaica), Cantabrian chamois (R. p. parva). Italiano: Camoscio alpino (R. rupicapra), Camoscio appenninico (R. p. ornata). Rumano: Capra niagra, que significa "cabra negra" (R. rupicapra carpatica). Turco: Cengel Boynuzlu dag kecisi, que significa "cabra de montaña de cuernos de garfio".

Descripción

Es un miembro de la subfamilia de los caprinos y por lo tanto se asemeja a una cabra, pero son más estilizados y pequeños que estas (véase también pesos y medidas corporales).

Ambos sexos tienen cuernos, los cuales son finos, negros o marrón muy oscuro, de sección prácticamente circular y sin nudosidades o quillas conspicuas (Cabrera, 1914). No hay gran

diferencia en el tamaño de los cuernos entre machos y hembras (desarrollo del cuerno desde la punta a la base: machos = 156 mm, hembras = 130 mm). Los cuernos están implantados en la parte superior del cráneo sobre las órbitas oculares, y crecen perpendiculares y rectos en sus dos tercios de longitud en vista lateral (en los adultos) y después se curvan bruscamente hacia atrás y abajo en forma de garfio. Cuernos muy juntos en su base, sobre todo en los machos, éste y su mayor perímetro basal son los mejores atributos para diferenciar cráneos de machos y hembras, como también ocurre en el rebeco pirenaico (García-González y Barandalla, 2002). En vista frontal los cuernos se separan ligeramente desde la base en forma de V. Los cuernos crecen anualmente, con tasas de crecimiento rápidas desde primeros de marzo y lentas durante el invierno, produciendo la segmentación de los mismos, aunque este patrón no puede ser observado a distancia (ver *Cálculo de la edad* para más información sobre los cuernos). Otro carácter útil para la determinación del sexo a distancia es la relación entre el tamaño corporal y la longitud y grosor del cuello. En los machos el cuello es más robusto dando la impresión de ser más corto y menos estilizado que el de las hembras (Figura 2, izquierda).

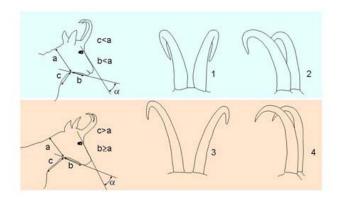


Figura 2. Izquierda: Identificación del sexo mediante la forma de la cabeza y su relación de tamaño respecto al tamaño del cuello. Macho (arriba), hembra (abajo). Hocico de la hembra más afilado que en el macho (α_{hembra} < α_{macho}), cuello de la hembra más largo que ancho (c>a) y garganta más larga o igual que la anchura del cuello (b≥a). Comparación de los cuernos de macho y hembra. Macho (1: vista frontal; 2 vista lateral), hembra (3: vista frontal; 4 vista lateral). Los cuernos de los machos son de mayor diámetro y están más juntos en la base que los de las hembras. En vista frontal los cuernos de los machos se separan en forma de "V" (1) más cerrada que en la hembras (3). En vista lateral los cuernos son más recurvados y tienden a apuntar hacia abajo en los machos de ejemplares adultos (2), los cuernos de las hembras no están tan recurvados (4). Según Pérez-Barbería y Pérez-Fernández (2009).

También es útil para diferenciarlos la postura de orinar (Figura 3).



Figura 3. Macho (izquierda) y hembra (derecha) de rebeco en posición de orinar. Estas posiciones son útiles para identificar el sexo del animal, y la única manera de averiguar el sexo de los cabritos de unos pocos meses de edad. Según Pérez-Barbería y Pérez-Fernández (2009). © R. Alonso.

Poseen dos glándulas cutáneas parietales situadas justo detrás de la base de los cuernos, que semejan un ombligo ligeramente protruído sobre todo en los machos durante el celo. En esta época las glándulas parietales de los machos emanan un olor cabruno-almizclado característico. Hemos observado que algunos machos usan estas glándulas para marcar las puntas de las ramas de los arbustos y marcar su territorio (Pérez-Barbería y Mutuberría, com. pers.). El cráneo es estrecho y alargado, sin fosas lacrimales, los premaxilares poco extendidos hacia arriba sin llegar a contactar con los nasales. Fórmula dentaria:

$$I(0-0)/(3-3)$$
, $C(0-0)/(1-1)$, $PM(3-3)/(3-3)$, $M(3-3)/(3-3) = 32$

Ojos grandes. Cavidad estrecha y profunda por detrás y por encima de las pezuñas que es conspicua sólo si se flexiona la pezuña hacia adelante y se introduce la yema del dedo. El pelo es duro pero suave, corto en verano y más largo en invierno, cola parda muy oscura por arriba y desnuda por debajo. En verano el color varía entre canela y cervuno.

Los machos presentan un color castaño oscuro aunque la diferencia no es tan marcada como para usarlo de atributo para distinguir los sexos. En vista frontal parecen ir provistos de un delantal negro o marrón muy oscuro que les cubre el pecho y la parte frontal de las patas delanteras hasta la altura de las rodillas, dejando libre, en forma de V, parte del cuello y la garganta que son en general de color cervuno o canela y que se fusiona con el color de las mandíbulas que son de color más claro, generalmente ocráceo. El pelaje de las orejas es casi negruzco por la parte posterior, pero por delante son de color canela-ocráceo. Una franja de color marrón oscuro va desde el hocico hasta los ojos, fundiéndose por detrás de ellos con el color marrón oscuro de las orejas. Esta franja contrasta fuertemente con una banda frontal de color canela que va desde la nariz hasta la base de los cuernos. Con forma de ceja, pero situada delante de cada ojo y aproximadamente centrada en la comisura anterior de los párpados, hay una mancha alargada de color canela-rojizo que se proyecta unos 2 cm hacia arriba y abajo. La parte superior-frontal de las patas posteriores es casi negra o marrón muy oscuro, contrastando bien con la parte por debajo de la rodilla (tibia) que es más clara, generalmente de color cervuno.





Figura 4. Izquierda, macho adulto de rebeco pirenaico con pelaje de invierno. © J. Ara. Derecha, macho adulto de rebeco cantábrico con pelaje de invierno. © A. Vázquez.

En invierno el color de las partes superiores es menos castaño y los flancos del cuerpo y la parte baja de los costados toman un tinte pardo muy oscuro o casi negruzco. El vientre también se hace más pálido (Figura 4). El color del pelaje de los animales jóvenes es más homogéneo que en los adultos, sin tanta delimitación del diseño facial, del delantal, flancos y miembros. Los colores de los animales muy viejos son menos contrastados que los descritos para adultos.

Su característica señal de alarma es un resoplido corto. También patean el suelo entre 1 y 3 veces con una de las patas delanteras encarándose en la dirección de la que procede la alarma.

Cálculo de la edad

La longevidad de los rebecos (datos de media y máxima) es en los machos de 9 a18 años y en las hembras de 10 a 21 años.

La edad, junto con el sexo y el peso, es una variable decisiva para el estudio de la condición de la población, su dinámica o simplemente el tamaño del animal.

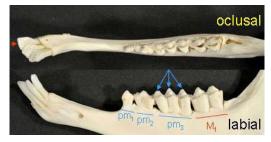
Debido a la importancia de esta variable a continuación describimos diversos métodos para la estima de la edad. Su uso depende de la edad del animal y del tipo de muestra disponible (animal vivo, cráneo o dentición). En general se usa la dentición y los cuernos. Desafortunadamente la estima de la edad en vivo y a distancia sólo permite una grosera aproximación a la clase de edad, cabritos del año, igüedos de un año y adultos de 2 o más años de edad.

Estima de la edad por el patrón de erupción de la dentición

Método muy útil cuando sólo se dispone de las mandíbulas o maxilares del animal, las cuales permanecen intactas en condiciones de campo durante más tiempo que el cráneo con los cuernos.

Si el animal cuenta con menos de 46 meses la edad se puede estimar mediante el patrón de emergencia de los dientes permanentes. Es decir, el orden en que las diferentes piezas dentales salen del alveolo a través de la encía. Se recomienda utilizar el primero de mayo como fecha de cumpleaños.

En primer lugar se requiere cierta experiencia para identificar los dientes permanentes de los decíduos (Figura 5), ya que el patrón que describimos está basado en los dientes permanentes.



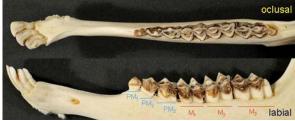


Figura 5. Mandíbulas en vista oclusal y labial de dos rebecos de menos de 1 año (arriba) y de 4 años (abajo). El ejemplar joven sólo tiene dos dientes permanentes, el primer incisivo y el molar primero (M₁), el resto son incisivos y premolares de leche (deciduos). En vista oclusal se puede ver una abertura en la mandíbula por donde emergerá el segundo molar permanente. Las flechas señalan las tres puntas del premolar deciduo, que contrasta claramente con el primer molar permanente que tiene sólo dos puntas. Comparar todas las piezas dentales con el ejemplar adulto con dentición permanente completa. © D. Riley.

En el rebeco cantábrico el orden en que los dientes emergen es el siguiente: $(M_1 M^1) M_2 M^2 I_1 M_3 M^3 (PM^2 PM^3)$ $(PM_1 PM^1 PM_2 PM_3 I_2) I_3 I_4 [I: incisivo o canino incisiforme; PM: premolar; M: molar; los subíndices indican dientes inferiores y superíndices indican dientes superiores; los dientes que están agrupados entre paréntesis emergen aproximadamente al mismo tiempo].$

El tiempo medio que transcurre desde el nacimiento hasta la emergencia de cada diente es de 2-3 meses para M₁ M¹, entre 9 y 13 meses para los M₂ y M², entre 13 y 15 meses para I₁, entre

22 y 25 meses para los M_3 y M_3 ; I_2 y los premolares inferiores y superiores emergen entre los 25 y 29 meses; el I_3 a los 36-37 meses y el I_4 es el último diente en emerger y lo hace entre 36 y 37 meses desde la fecha de nacimiento. Este método asegura una precisión en la estima de la edad de unos 4 meses para animales menores de 2 años de edad (Pérez-Barbería y Mutuberria 1996) (Tabla 1).

Tabla 1. Tiempo en meses, transcurrido desde el nacimiento hasta la emergencia de las diferentes piezas dentales permanentes. *M*: molar; *PM*: premolar; *I*: incisivo. Superíndices indican que la pieza dental es superior y subíndices que es inferior. Los índices indican el

número de la pieza (e.g. M_1^1 : primer molar inferior y primer molar superior). Según Pérez-Barbería y Pérez-Fernández (2009).

	Pieza dental							
	M_1^1	M_2^2	<i>I</i> ₁	M_3^3	$PM_{1}^{1}, PM_{2}^{2}, PM_{3}^{3}$	I ₃	14	
Edad en meses	2-3	9-13	13-15	22-25	25-29	36-37	36-37	

A partir de 3 años se necesita utilizar otros métodos para la estima de la edad, como por ejemplo el patrón de desgaste de los dientes, el recuento de las capas de cemento en el primer incisivo permanente o el recuento de los medrones de crecimiento de los cuernos. Este último es que el que se describe a continuación.

Estima de la edad mediante los cuernos

El método más práctico y rápido para estimar la edad de animales adultos es el recuento de los medrones de crecimiento de los cuernos. Es una técnica sencilla, pero requiere la captura del animal o el cráneo con los cuernos intactos, ya que no puede aplicarse a distancia (Pérez-Barbería, 1994a; Pérez-Barbería et al., 1996). El método se basa en el crecimiento estacional de los cuernos: a partir de marzo crecen más rápido, mientras que en invierno se produce una reducción drástica de la tasa de crecimiento, excepto en los animales menores de 2 años en los que se mantiene un crecimiento significativo también durante el invierno. Estas diferentes tasas de crecimiento provoca la segmentación de los cuernos en medrones separados por finas hendiduras. Su recuento es una buena herramienta para estimar los años de vida del animal.

Hay que tener en cuenta que es prácticamente imposible distinguir el primer medrón, pues generalmente la marca entre el primer y segundo medrón desaparece por la acción del desgaste mediante el frotado de los cuernos en las ramas, cortezas de los árboles o en el suelo. Consecuentemente, la primera marca aparente de ralentización del crecimiento corresponde al segundo invierno de vida (entre 1-3 meses antes de la fecha de cumpleaños, mayo) y está a unos 102 mm de la punta del cuerno en hembras y a unos 122 mm en machos. Esta marca no es tan conspicua como en el resto de los años venideros. Sería erróneo definir esta marca como una hendidura, en la mayoría de las ocasiones se percibe un aumento en el grosor de los cuernos, o un cambio de textura en la superficie de los mismos o una ligera apertura hacia afuera en la dirección de crecimiento de los cuernos (Figura 6).

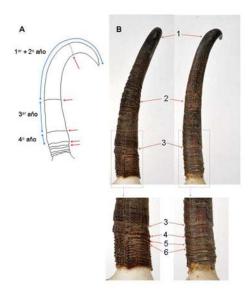


Figura 6. (A) Representación idealizada de los medrones de un cuerno de un macho de ocho años. Las flechas rojas marcan las hendiduras de segmentación debidas al parón de crecimiento que tiene lugar en invierno. La marca correspondiente al primer invierno (línea punteada) no suele ser visible, aquí se representa con propósito ilustrativo (es por ello por lo que el primer y segundo medrón se miden juntos). Los medrones correspondientes a los cuatro primeros años se señalan con flechas azules. Los medrones del sexto año y en adelante tienen una longitud casi constante entre 2,4 y 1,1 mm. (B) Figuras de la base de los cuernos de un macho y hembra adultos, se señalan los medrones de crecimiento de 3 a 6 años. Observar como la longitud de los diferentes medrones varía entre años y sexos, y también entre ejemplares (no ilustrado). Cuernos de un ejemplar de la colección del PN Picos de Europa. Según Pérez-Barbería y Pérez-Fernández (2009). (C) D. Riley.

El resto de los medrones son mucho más cortos y dan la impresión de ser finos anillos superpuestos (Figura 6 y Tabla 2). A partir del sexto año de vida el cuerno crece muy poco, con un incremento entre 1,1 y 2,4 mm por año (media = 1,4 mm).

Tabla 2. Longitud en mm de los 5 primeros medrones de los cuernos de machos y hembras de rebeco cantábrico. En la práctica el primer medrón no es distinguible y por eso se muestra la longitud del primero más el segundo (Figura 3). Entre paréntesis el error estándar, n: número de ejemplares medidos. Según Pérez-Barbería y Pérez-Fernández (2009).

	medrón 1+2	medrón 3	medrón 4	medrón 5
Macho (n=209)	120 (0,10)	35 (0,05)	13 (0,03)	5 (0,01)
Hembra (n=157)	100 (0,10)	27 (0,06)	8 (0,03)	3 (0,01)

Para aplicar el método basta con contar los medrones o las hendiduras de segmentación comenzando desde la punta del cuerno hasta la base. El primer medrón o hendidura de segmentación incluye el crecimiento de los dos primeros años de vida por las razones aducidas anteriormente. Por lo tanto hay que sumar un año al número de hendiduras contadas, excepto cuando el número de hendiduras contabilizadas es cero. En tal caso hay que estimar si se trata de un ejemplar en su primer o segundo año de vida, lo cual puede calcularse por el patrón de erupción de la dentición. Si se sabe la fecha de la muerte del ejemplar entonces podría

definirse si la última hendidura de segmentación debe ser contada o no. Esto es debido a que la hendidura de segmentación se produce antes (marzo) de la fecha de cumpleaños (mayo).

Cabe señalar que el crecimiento de los cuernos está condicionado por las condiciones climáticas que definen la disponibilidad y calidad del recurso vegetal, y este efecto puede ser muy importante en el desarrollo de los cuernos en los primeros años de vida. Por ejemplo, el crecimiento de los medrones está positivamente relacionado con la precipitación del año precedente (Pérez-Barbería y Fernández-López, 1996) (Figura 7). Es por tanto muy importante, cuando se comparan diferencias de tamaño de cuernos entre distintas poblaciones, corregir las diferencias en el año de nacimiento de cada cuerno, de lo contrario podríamos estar detectando diferencias poblacionales en el tamaño de los cuernos que son debidas a diferencias anuales en el crecimiento de los mismos. (Figura 7).

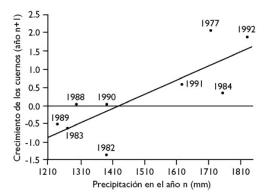


Figura 7. Relación entre el crecimiento de los cuernos (referido a la media de crecimiento del periodo de estudio) y la precipitación. Los rebecos experimentan mayor crecimiento de los cuernos en los años que están precedidos por altos valores de precipitación (Iluvia). Modificado de Pérez-Barbería y Fernández-López (1996).

Condición corporal

Aunque no existe información sobre la condición corporal del rebeco cantábrico para una serie temporal larga, los estudios disponibles realizados durante dos años consecutivos (entre 1992-1993, utilizando la grasa perirrenal como indicador de condición) indican claramente que la condición corporal varía tanto estacional como anualmente. Esta variación esta causada por las condiciones meteorológicas que determinan el crecimiento y la abundancia de las plantas que constituyen su dieta, y por la competencia tanto intraespecífica como con la cabaña ganadera.

En las hembras los valores más bajos de depósitos de grasa perirrenal se encontraron a la salida del invierno, aumentando hasta casi el doble entre agosto y octubre. Esta variación es mucho más acusada en machos, con mínimos entre mayo y junio y con un incremento de hasta nueve veces llegado septiembre u octubre (Pérez-Barbería, 1994a; Pérez-Barbería et al., 1998).

Pesos y medidas corporales

El peso corporal es una medida de vital importancia en el estudio de las poblaciones de ungulados, no sólo determina la supervivencia de los individuos durante el invierno, sino que puede influir tanto en la determinación del sexo de las crías (razón sexual natal), como en la supervivencia durante su primer año de vida y su futuro estatus social (Clutton-Brock y Albon, 1982). El peso también se puede emplear como indicador de condición corporal para detectar niveles de capacidad de carga poblacional. (Pérez Barbería, 2009).

La figura 8 muestra el modo de tomar las medidas externas.

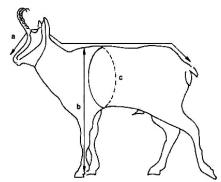


Figura 8. Diagrama de algunas medidas corporales. a) Longitud total (longitud del cuerpo sin la cola); b) Altura a la cruz; c) Perímetro torácico.

Pirineos

El peso del rebeco pirenaico adulto oscila entre 22 y 28 kg (Crampe et al., 1997; Herrero et al., 1998), siendo los machos algo más pesados que las hembras. En la tabla 3 se presentan pesos y medidas corporales para rebecos pirenaicos adultos, obtenidos en una de las Reservas del Pirineo aragonés en el año 1998. Como puede observarse no se han encontrado diferencias significativas entre sexos, excepto para la altura a la cruz, la cual refleja la altura del animal, siendo los machos más altos que las hembras. El perímetro torácico es una variable influida por la cantidad de grasa corporal y por ello más ligada al peso corporal que al tamaño. La longitud total tampoco muestra un dimorfismo sexual apreciable y sus valores son similares a los publicados para las poblaciones vecinas de Ossau y Cauterets en Francia (Appolinaire et al., 1984; Crampe, 1997).

Tabla 3. Valores de algunas dimensiones corporales de los animales cazados en la Reserva de Viñamala durante el otoño de 1998 y comparación estadística entre sexos. Promedio, desviación típica (entre paréntesis), valores mínimo y máximo de la muestra y tamaño de muestra (N), p = probabilidad asociada al test de la t de Student; n.s. = no significativo; * = diferencias entre las medias significativa. (según García-González et al., 2000). Ver el diagrama de parámetros corporales biométricos en la Figura 8.

			1
Parámetros corporales	Machos	Hembras	t de Student
Peso corporal (kg)	27,1 (2,8)	26,8 (2)	
	23 - 32	22,1 - 31	p = 0,67 (ns)
	N=17	N=26	
Peso vacío (kg)	20,6 (0,5)	19,6 (2)	
	20 - 21	15,1 - 22	p = 0,31 (ns)
	N=5	N=9	
Longitud total (cm)	108,2 (4,5)	108,6 (5,3)	
	98 - 119	96 - 117	p = 0,75 (ns)
	N=29	N=40	
Altura a la cruz (cm)	73,9 (3,9)	71,6 (3,1)	
	69 - 84	61 - 77	p = 0,01*
	N=29	N=40	

Perímetro torácico (cm)	73,8 (6,1)	72,1 (4,9)	
	64 - 88	60 - 82	p = 0,2 (ns)
	N= 29	N=40	

La relativa similitud de tamaños corporales entre machos y hembras, mostrada en la tabla 3, no es un hecho excepcional en el rebeco pirenaico. En la tabla 4 figuran los pesos de machos y hembras de sarrio obtenidos en varias poblaciones de los Pirineos según diversas fuentes bibliográficas. Como puede observarse en casi todas ellas no existen diferencias significativas entre machos y hembras, aunque tienden a ser un poco más pesados los machos. En realidad la similitud de pesos entre machos y hembras adultos se produce desde la mitad del otoño hasta la primavera siguiente. Los machos cazados en primavera son menos pesados que los cazados en otoño (Figura 9). En otoño, durante el celo, los machos llegan a perder hasta un 20% del peso ganado durante el verano (Figura 10), que es la proporción máxima de peso que, según algunos autores (Crampe et al., 1997), el animal podría perder sin llegar a perecer.

Algunos estudios indican que la supervivencia durante el invierno depende de las reservas de grasa acumuladas durante el verano. Otros trabajos realizados en rebecos, corzos, muflones y ciervos, han demostrado además, que las diferencias de peso entre machos y hembras son tanto más pequeñas cuando la densidad es más alta o las condiciones climáticas son desfavorables (Salzmann, 1977; Pepin et al., 1996; Couilloud et al., 1999), lo que podría usarse como un bioindicador para avisarnos de que las poblaciones se acercan a niveles altos de densidad.

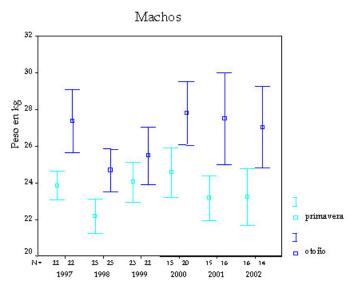


Figura 9. Peso medio de sarrios machos cazados en la Reserva de Benasque (Pirineo aragonés) en primavera y otoño durante el período 1997- 2002 (N = 239). Los números pequeños del eje horizontal indican el tamaño de la muestra; las barras verticales muestran los límites de confianza al 95% (según Herrero et al., 2003).

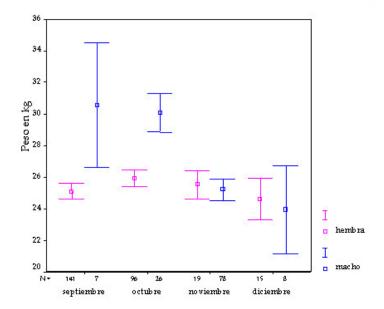


Figura 10. Peso medio de machos y hembras de sarrio durante el otoño en la Reserva de caza de Benesque (Pirineo aragonés). Valores medios mensuales durante el período 1997-2002 (N = 394). La primera fila del eje X indica el tamaño de la muestra; las barras verticales muestran los límites de confianza al 95% (según Herrero et al., 2003).

En la tabla 4 también puede observarse que existen diferencias del peso corporal entre Reservas, macizos o valles, a veces muy próximos (Storch, 1989). Por ejemplo, en 1998 los pesos de machos y hembras cazados fueron significativamente mayores en la Reserva de Viñamala en relación a los de Benasque. Según un estudio de Crampe (1997), en el Valle de Cauterets los sarrios menores de 7 años del macizo de Péguère (calizo, exposición Sur) son más pesados que los de Mayouret (granítico, exposición Norte). Estas diferencias pueden deberse a las condiciones de los hábitats en que viven las diferentes poblaciones y que en parte reflejan diferencias en los recursos alimentarios.

Tabla 4. Comparación del peso total (en kg) del sarrio en varias poblaciones pirenaicas por sexos. Valores medios, desviación estándar (entre paréntesis), valores máximos y mínimos y tamaño de la muestra (N). n.s. diferencias no significativas; *= indica diferencias significativas en las medidas.

	Machos	Hembras			
Lugar	media (sd)	media (d.t.)	Diferencia	Observaciones	Fuente
	mínmáx.	mínmáx.			
R.C. Viñamala 1998	27,1 (2,8)	26,8 (2)	n.s.	otoño 1998	Herrero et al., 2000a
	23-32	22,1-31			
	N=17	N=26			
R.C. Benasque 1998	24,7 (2,8)	24,9 (2,8)	n.s.	otoño 1998	Herrero et al., 2000a
	18,5-29	18-30			
	N=27	N=55			
R.C. Benasque 1997	28 (3,7)	23,7 (2,8)	p=0,001	otoño 1997	Herrero et al. 1998
			*		

	20-33	21-26,5			
	N=22	N=37			
Ossau	23,7 (2,7)	22,6 (2)	n.s.	invierno 1982-83; alta densidad	Appolinaire et al. 1984
	N=16	N=35			
Peguere (Cauterets)	29,75 (2)	23,66 (9,2)	n.s.	invierno 1983-85; mejor hábitat	Crampe, 1986
	N=7	N=9			
Mayouret (Cauterets)	23,5 (3,7)	22,64 (2,6)	n.s.	invierno 1983-85; peor hábitat	Crampe, 1986
	N=4	N=14			
Peguere-Mayouret (Cauterets)	22,2	2 (2,9)	n.s.	invierno; media de 1984-95	Crampe et al. 1997
	16	,2-28			
	N	=57			
R.N. Orlu	23,8	3 (2,5)	n.s.	primavera 1984-93; alta densidad	Pepin et al. 1996
	N	=49			
R.N. Orlu	2	4,3	n.s.	otoño 1984-93; recalculado; alta densidad;	Pepin et al. 1996
	2.	1-30		densidad,	
		=32			
Pirineos	25-36	20-27			Couturier, 1938
P.N. Ordesa	23,2 (2,6)	24,4 (2,2)	n.s.	invierno 1989-90	Gonzalo et al. 1992
	19-27	21,2-27,2			
	N=9	N=5			

Cordillera cantábrica

Se presentan los datos biométricos de ejemplares de rebeco cantábrico en las tablas 5 (ejemplares cazados en Asturias entre agosto y octubre de 1991), 6 (ejemplares cazados en la antigua reserva nacional de caza de Picos de Europa entre 1981 y 1987) y 7 (ejemplares capturados vivos -programas de reintroducciones- en Asturias entre 1992 y 2008).

Tabla 5. Biometría del rebeco cantábrico de diferentes variables en animales de más de 3 años de edad cazados en Asturias entre agosto y octubre de 1991. Pesos en Kg., longitudes en cm. (F. J. Pérez-Barbería y G. Mutuberría, inédito). (*) extraído de Fernández-López y García-González (1986). sd: desviación estándar; n: número de ejemplares medidos.

		Hembras			Machos	
	media	sd	n	media	sd	n
Peso total Peso	24,0	7,65	40	29,8	6,65	113
eviscerado Longitud total (cabeza-	18,0	3,13	37	22,7	2,99	103
cola) Altura a la	100,2	8,25	40	103,8	6,31	112
cruz Longitud de la pata	72,1	4,94	41	74,1	5,25	113
posterior	32,3	1,46	41	33,7	2,44	113

Perímetro torácico Longitud	71,4	5,41	40	76,5	4,77	113
mandibular Longitud	13,7	0,50	27	13,9	0,43	31
craneal*	19,13	0,498	16	19,87	6,49	10

Tabla 6. Biometría de los ejemplares adultos de rebeco cazados en la antigua reserva nacional de caza de Picos de Europa en el período 1981-1987. Se representa la media, la desviación típica y el tamaño de la muestra (adultos > de 3 años)

•	Machos				Hembras			
	Media	sd	N	Media	sd	N		
Peso total	28,50	3.1626	113	22,87	3,0597	224		
Peso eviscerado Long. Total	19,60	3,9314	113	14,38	2,2459	224		
(cabeza-cola)	102,87	9,5543	114	98,39	8,3188	223		
Longitud de la pata posterior	33,06	2,9571	99	30,41	1,9359	199		
Altura cruz	72,59	5,0779	113	71,83	4,7361	222		
Envergadura torácica	73,47	5,8312	114	68,68	5,5279	222		

La existencia de un dimorfismo sexual más acusado en el rebeco cantábrico ha sido ya descrita en estudios craneométricos de ambas subespecies (Fernández-López y García-González, 1986; Pérez-Barbería et al., 1996).

En la Tabla 7 se presentan los datos biométricos tomados a 97 rebecos capturados vivos, entre 1992 y 2008, con edades comprendidas de 3 a 14 años. Los datos de los rebecos de 0 a 2 años no han sido incluidos en dicha tabla, aunque se han obtenido pesos de 8 a 13 kg (n=7) para los rebecos de cinco a diez meses, y de 13,5 a 15,5 kg (n=2) para los rebecos de entre año y medio y dos años.

Tabla 7. Datos biométricos de rebecos capturados vivos en la cordillera Cantábrica entre 1992 y 2008. (L: longitud total, H: altura a la cruz, C: contorno de cuello, O: oreja, T: longitud metatarso, LC: longitud cuerno derecho, LI: longitud cuerno izquierdo, HC: altura cuernos, PD: perímetro base cuerno derecho, PI: perímetro base cuerno izquierdo, SS: separación zona superior cuernos, DE: distancia entre extremos cuernos, SB: separación entre cuernos en su base). Los rebecos se han repartido en dos clases de edad de 3 a 4 años y de 5 a 14 años.

	edad		edad	peso	L	Н	С	0	Τ	LC	LI	HC	PD	PI	SS	DE	SB
		Media	3,8	25,1	110,7	-	25,7	-	32,0	15,3	15,3	10,3	6,8	6,8	6,0	6,5	0,8
	3	Dsvtip	0,5	5,2	11,7	-	1,2	-	-	2,2	2,2	2,1	0,3	0,3	1,5	1,4	0,6
	a 4	Min	3	21	102,0	-	25	-	-	12,5	12,4	7,9	6,5	6,4	4,5	5,5	0,4
Machos	4	Max	4	32,5	124,0	-	27	-	-	18,0	17,6	11,5	7,0	7,0	7,5	7,5	1,5
Macrios		n	4	4	4	-	3	-	1	4	4	3	3	3	3	2	3
		Media	7,8	28,3	113,9	69,7	28,5	10,8	32,2	17,3	17,1	11,7	7,0	7,0	7,7	7,7	0,9
	5	Dsvtip	1,9	4,6	9,4	1,2	3,1	0,6	1,4	1,3	1,1	1,3	0,7	0,7	1,9	1,8	0,3
	a 12	Min	5	21,5	95	66	24	10,1	30,0	15,3	15,5	8,0	5,5	5,5	2,9	4,3	0,4
	12	Max	12	37,0	130	72	37	12,0	33,5	20,0	20,0	14,0	8,0	8,0	12,0	13,5	1,4
		n	30	30	11	3	18	5	7	26	27	28	14	16	28	24	15
		Media	3,5	24,3	111,3	-	30,5	11,1	31,7	12,1	12,0	9,0	5,6	5,6	5,6	6,0	-
	3	Dsvtip	0,6	4,2	4,6	-	3,54	0,8	1,1	0,4	0,4	0,7	0,8	0,8	0,5	5,6	-
	a 4	Min	3	21	105	-	28	10,5	30,5	11,5	11,5	8,2	5,0	5,0	5,0	5,3	-
Hembras	4	Max	4	32	116	-	33	12	32,5	12,4	12,4	9,7	6,2	6,2	6,0	6,6	-
Ticinbias		n	6	6	5	-	2	3	3	5	5	5	2	2	4	4	-
		Media	7,8	26,6	110,9	70,8	26,7	11,2	32,4	14,1	14,0	10,3	5,3	5,3	6,8	7,4	1,3
	5	Dsvtip	1,2	3,5	8,0	1,5	2,4	0,6	1,1	2,2	2,2	1,4	0,8	0,9	1,8	2,0	0,5
	a	Min	5	20	91,5	69	23	10	30,5	5,3	5,3	6,5	3,2	3,0	3,8	3,0	0,2
	14	Max	14	34	122	72	33	12	34	18,5	18,0	14	7,5	7,5	11	12	2,0
		n	57	54	19	4	33	13	17	53	51	48	36	34	52	53	31

Variación geográfica

Según Cabrera (1914), la subespecie cantábrica (R. p. parva Cabrera, 1910) se caracteriza por su menor talla, pelaje de verano más rojo y la garganta apenas un poco más pálida que el color del cuerpo. El nombre parva, utilizado para diferenciar la subespecie cantábrica de la pirenaica (R. p. pyrenaica Bonaparte, 1845), deriva del latín parvus y significa "pequeño". Sin embargo, Pérez-Barbería y García-González (2004) citan para el sarrio pirenaico adulto un rango de 22-28 Kg (Crampe et al., 1997; Herrero et al., 1998), el cual es muy semejante al rango de peso del rebeco cantábrico adulto (hembra = 24 Kg, macho = 30 Kg. Hay que tener en cuenta que existe una fuerte variación estacional en el peso, siendo los machos los más afectados. Los machos adultos comienzan a perder peso durante el celo debido a la disminución del tiempo dedicado a alimentarse y al esfuerzo de mantener su harén o arrebatárselo a otros. Continúan perdiendo peso a lo largo del invierno debido a la reducción de alimento disponible y quizás al incremento de la tasa metabólica para mantener la homeotermia. El peso de invierno puede ser hasta un 20% menor que el peso de verano (Crampe et al., 1997). Es por esto por lo que un análisis preciso para evaluar diferencias de tamaño bien sea entre las subespecies cantábricas y las pirenaicas, o entre subpoblaciones de la misma especie, o entre sexos, tiene que tener en consideración el año y la estación en la que se peso cada animal así como su edad.

No existen grandes diferencias sexuales en la longitud total y en la altura a la cruz aunque los machos son un poco más grandes. Sin embargo, sí se han puesto de manifiesto diferencias craneométricas entre las subespecies cantábrica y pirenaica, siendo el dimorfismo sexual más acusado en el primero (Fernández-López y García-González, 1986).

Se ha detectado una clina NE-SO de disminución en el tamaño y longitud del cráneo en el género a lo largo de su área de distribución (Massei et al., 1994).

Hábitat

El género *Rupicapra* está adaptado a la vida en la montaña, destacando el uso que hacen de las zonas altas con vegetación abierta, fuertes pendientes y refugios.

Cordillera Cantábrica

El rebeco cantábrico ocupa el ecotono entre los límites superiores del bosque y los pastos supraforestales. Tiene especial preferencia por los pastos subalpinos, próximos a riscos escarpados o hayedos que le proporcionan excelentes zonas de escape (Figuras 1, 2 y 3).



Figura 1. Vega de Llos (Picos de Europa); combinación de riscos, roqueros, matorral y pastos subalpinos, excelente hábitat de verano para el rebeco. © L. Robles.



Figura 2. Puerto de Salvorón (Cantabria); hábitat que combina bosque, pasto subalpino y riscos de escape, excelente para ser usado por el rebeco a lo largo de todo el año. © L. Robles.



Figura 3. Cuiña y Dos Hermanitos (Ancares Leoneses); amplias extensiones cubiertas por brezales con escasez de pastos subalpinos, esta zona está muy próxima al límite oeste de distribución de la especie. © Guardería de la Comunidad Autónoma de Castilla y León.

En verano la temperatura juega un papel importante en el hábitat que ocupa. A primeras horas de la mañana abandonan las zonas escarpadas donde pasan la noche generalmente con poca actividad, para ocupar las praderas subalpinas donde pastan hasta que el calor comienza a apretar Entonces vuelven a enriscarse o buscan la sombra de la pared de algún risco próximo. Si están cerca del bosque entonces buscan la sombra de algún árbol, por lo general en zonas con buena visibilidad. Cuando están pastando en zonas abiertas de brezo, no desechan la protección de que les ofrece el matorral para sestear y rumiar. Cuando el calor comienza a aflojar a últimas horas de la tarde abandonan las zonas de sesteo, para ocupar de nuevo las zonas de pastoreo hasta la llegada de la noche. Cuando son molestados por la presencia humana pueden permanecer enriscados gran parte del día, desarrollando la actividad de pastoreo en los riscos, donde pastan la vegetación rupícola allí donde crece.

En la montaña cantábrica sus movimientos están condicionados a la estación y a la actividad cinegética en el área. En áreas cinegéticas y especialmente en verano, los rebecos tienden a alejarse de caminos frecuentados y zonas de actividad humana. Sin embargo, en el Parque Nacional de los Picos de Europa, donde los rebecos no son cazados, los animales pastan tranquilamente cerca de cabañas y tiendas de campaña de excursionistas. Pérez-Barbería (1994a) sugiere que esa es la razón por la cual los rebecos no usan los pastos de siega en zonas de actividad cinegética, a pesar de presentar pasto abundante y muy nutritivo.

Los rebecos realizan pequeños desplazamientos altitudinales estacionales. Por lo general, ambos sexos tienden a habitar zonas supraforestales, ocupando en verano las laderas con orientación norte y en invierno las laderas sur y oeste (Figura 4). Durante el verano las hembras ocupan cotas mayores que los machos, donde residen con sus crías lejos de la actividad humana y probablemente mejor protegidas de la depredación ejercida por zorros y lobos. Esto se confirma con la tendencia general de que las hembras se localizan más cerca de

las zonas de escape que los machos, definiendo zona de escape como pendientes mayores de 45 grados, riscos y el ecotono forestal (Pérez-Barbería y Nores, 1994; Pérez-Barbería, 1994a).

Los rebecos permanecen en la misma área durante la mayor parte del año, con pequeños desplazamientos altitudinales en relación con la cobertura de nieve. Esto es debido a que en la montaña cantábrica se dan fuertes gradientes altitudinales en pequeñas distancias y además, la dureza del invierno está temperada por la proximidad al mar. Estas dos características permiten a los rebecos escapar de los rigores del invierno en las mayores altitudes sin tener que realizar grandes desplazamientos longitudinales. Es por esto por lo que no se detecta una gran variación geográfica del área de campeo entre estaciones.

Poco se sabe acerca del uso del bosque por el rebeco cantábrico. Esto es debido a la dificultad que presenta realizar observaciones en este medio. Sin embargo, hay evidencias que sugieren que los machos podrían ocupar el bosque con más frecuencia que las hembras. Pérez-Barbería (1994a) encontró que durante un periodo de dos años en una zona del concejo de Caso (Asturias), la media del número de machos en relación con el número de hembras, obtenido de censos quincenales en la zona supraforestal, era de 1:2,7, sin embargo, esta relación incrementaba significativamente durante el celo, 1:1,36. Esto sugiere que durante la mayor parte del año un considerable número de machos residiría en el bosque, ocupando sólo zonas supraforestales durante el celo. Observaciones similares en cuanto al uso del bosque en machos y hembras han sido obtenidas en el rebeco de los Apeninos (Lovari y Cosentino, 1986). A pesar del sesgo ocasionado por la baja detectabilidad de conteos en zonas arboladas, en una estimación invernal de ungulados, el 11% de los rebecos se encontraban cerca de hábitats forestales o en su interior, mientras que el resto continuaba utilizando hábitats supraforestales (Cano et al., 2009).

Los resultados de un estudio teórico sobre la distribución potencial del rebeco en la cordillera cantábrica asturiana basado en preferencias de uso de hábitat (García-Manteca et al., 2009) considera como zonas más favorables para que existan mayores densidades de rebeco aquellas que tienen un terreno rugoso (variable que representa la variabilidad en altitud de cada celda en relación con las celdas adyacentes) y de altitudes elevadas; también que haya cerca roquedos y bosques (preferentemente de formas masivas), que el coste de acceso desde pistas o carreteras sea elevado y que no haya usos agrícolas intensivos, ya que en prados de siega y diente el rebeco entra a alimentarse. La función predictora se extrapola al territorio de estudio expresándose en un mapa de abundancia más probable (Guisan y Zimmermann, 2000) (Figura 4).

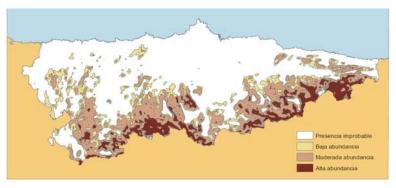


Figura 4. Mapa de los valores más probables de densidad de rebeco en el área de estudio clasificados en cuatro clases de abundancia. Según García-Manteca et al. (2009).

Las zonas de presencia potencial del rebeco en Asturias se concentran, como era esperable, en la zona montañosa, principalmente en su mitad meridional. Se distinguen dos amplios sectores más o menos continuos de densidad potencial alta y moderada, oriental y occidental, separadas en torno al Puerto de Pajares por una zona dominante de presencia improbable. En cada sector hay una zona masiva de alta abundancia (Picos de Europa en el oriental y Somiedo en el occidental), pero dominan entre las zonas de alta abundancia los cordones que unen los cordales (especialmente en el sector oriental), que se disgregan en pequeños puntos separados entre sí, pero inmersos en una matriz de abundancia moderada bastante más

amplia, que en ocasiones deja intersticios de presencia improbable, más frecuentes en el sector oriental.

Pirineos

El rebeco pirenaico es un animal típico del piso subalpino que en la mayor parte de nuestras montañas fue deforestado por el hombre para ganar superficie de pastos. Es por tanto ecotonal, moviéndose entre el límite superior del bosque y los pastos supraforestales. En primavera, a medida que se funde la nieve, los grupos de sarrios se desplazan progresivamente en altitud aprovechando la hierba tierna que brota entre las manchas de nieve (Figura 5). En verano suele ocupar las máximas altitudes, generalmente por encima de la ubicación de los rebaños de ganado y a ser posible lejos de los puntos de interferencia humana. La proximidad a zonas de escape es un factor muy importante cuando se encuentra en espacios abiertos, por lo que a menudo se le observa cerca de roquedos. En espacios no cinegéticos (por ejemplo en Parques Nacionales), se vuelve más tolerante a la presencia humana. En otoño, durante la época de celo, desciende en altitud y suele ocupar terrenos abiertos con pasto denso o ralo, en donde la vigilancia y defensa de los harenes es más fácil (Figura 6).

En invierno, con exposiciones sur, ocupa el límite superior del bosque, aprovechando el pasto aparentemente seco que aparece entre las manchas de nieve. En exposiciones norte, prefiere pendientes fuertes y rocosas donde se acumula poca nieve, en zonas que Berducou (1982) denomina estaciones-refugio. También utiliza estas zonas después de nevadas tardías en primavera (Pepin et al., 1997). Algunas poblaciones utilizan hábitats forestales durante todo el año, especialmente en zonas de alta densidad poblacional, con ausencia o poca extensión del piso supraforestal, o donde ese nivel altitudinal esta muy intervenido por actividades humanas (García- González et al., 1992; Herrero et al., 1996).



Figura 5. En primavera a medida que se funde la nieve los grupos de sarrios se desplazan progresivamente en altitud aprovechando la hierba tierna que brota entre las manchas de nieve (© Javier Ara).

El rango altitudinal de distribución en Pirineos suele variar entre 1.000 y 2.800 m. A escala de población o subpoblación, la topografía juega un papel determinante en la distribución del sarrio. La unidad territorial más estable, aunque no infranqueable, es la de "macizo", sistema montañoso delimitado por cursos de agua importantes (Apollinaire et al., 1984; Crampe, 1986, 1997).

En cuanto a la estacionalidad del uso del espacio, se conoce desde hace tiempo el establecimiento de "cuarteles" de invierno y de verano, en ocasiones bastante distanciados entre sí. De 7 individuos marcados en invierno en la umbría de Arazas en el P. N. de Ordesa (2 machos jóvenes, un macho adulto y 4 hembras adultas), todos los individuos, excepto el macho adulto, migraron a un cuartel de verano situado a 7 km de distancia. Los mismos movimientos fueron observados durante tres años seguidos (García-González et al., 1992). Sin embargo hay individuos que ocupan el mismo territorio durante todo el año. A partir de seguimientos detallados de animales marcados, se ha podido conocer la proporción de animales sedentarios (filopátricos) dentro de las poblaciones. Según Crampe et al. (2004) esta sería de un 60% en Cauterets para las hembras. En la Reserva de Orlu, Loison et al. (1999) establecen que el 95%

de las hembras y el 68% de los machos serían filopátricos, aunque los criterios de definición del sedentarismo difieren con el estudio anterior.

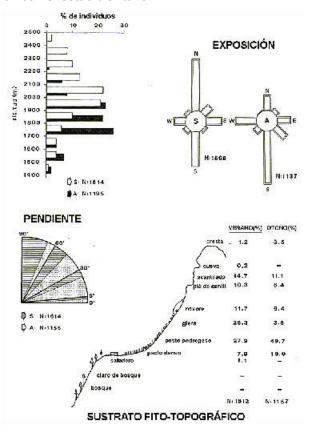


Figura 6. Distribución espacial del rebeco pirenaico en verano (S) y otoño (A) según diversas variables topográficas y fito-geomorfológicas (en % de animales observados) en la Reserva de caza de Los Valles en el Pirineo occidental. N, número total de individuos observados (según García-González y Hidalgo, 1989).

Las hembras realizan desplazamientos más cortos que los machos. Las diferencias de las características dispersivas entre poblaciones son atribuidas a una estrategia para evitar la endogamia (Loison et al., 1999), más que a un efecto de la densidad.

La presencia de ganado en los puertos estivales determina fuertemente la distribución de los sarrios en verano. En principio, los grupos de sarrios evitan las áreas de pastoreo de las especies domésticas, lo cual les hace situarse en las crestas altas por encima de las zonas de pastoreo del ganado (García-González et al., 1990), o bien, en la orla forestal del límite superior del bosque, especialmente en ausencia de un extenso piso alpino (Herrero et al., 1996). Sin embargo, existe una cierta tolerancia con el ganado doméstico (Pepin y N'Da, 1992), debido en parte, a la fuerte atracción que ejercen los puntos de sal sobre los sarrios (Berducou, 1984; García-González et al., 1985), los cuales visitan asiduamente.

Abundancia

Ver apartado de Distribución.

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Herrero et al., 2010).

Categoría España IUCN (2006): Preocupación Menor LC (Blanco, 2007).

El rebeco es una especie de gran interés, tanto desde el punto de vista turístico como cinegético y naturalístico. En Europa su gestión está orientada a varios objetivos (Schröeder, 1985) que son aplicables a las subespecies ibéricas: conservación, explotación cinegética, prevención de daños, control de enfermedades, expansión del área de distribución y regulación natural en las áreas protegidas.

El estado de conservación del sarrio y rebeco cantábrico puede considerarse bueno. A escala internacional (UICN) la subespecie pirenaica esta considerada como con "bajo riesgo" (lower risk, Shackelton, 1997) y es la única especie de caza mayor pirenaica que la Unión Europea incluye en el Anejo V de la Directiva de Hábitats de 1992. En este anejo figuran las especies de interés comunitario cuyo aprovechamiento puede ser objeto de medidas de gestión. Es decir, el sarrio y rebeco se pueden cazar, pero siguiendo las condiciones del Articulo 14 de la Directiva. Entre ellas destaca la necesidad de hacer una evaluación de los efectos de dichas medidas de gestión.

Cordillera Cantábrica

Un porcentaje muy elevado del territorio de la cordillera Cantábrica forma parte de parques o reservas naturales. La práctica totalidad de la población de rebecos cantábricos está en espacios pertenecientes a la red Natura 2000. Un 70% de la población de rebecos se encuentra en las diferentes reservas regionales de caza asturianas, cántabras, castellanoleonesas y gallegas, un 25% en el Parque Nacional de los Picos de Europa y el resto de la población se distribuye por cotos regionales y cotos privados de caza, tanto al norte como al sur de la cordillera Cantábrica. Esto pone al rebeco en una situación privilegiada de conservación, no sólo de la especie, sino lo que es más importante, su hábitat (Pérez Barbería et al., 2009).

La protección efectiva de la especie se inició con la creación del Coto Real Picos de Europa en 1905, seguida del Parque Nacional de la Montaña de Covadonga en 1918. Pero todavía la sobreexplotación continuaría hasta la posguerra, cuando diversas Ordenes Ministeriales entre 1941 y 1943 prohibieron la caza mayor y menor en los municipios asturianos de Amieva, Ponga, Caso, Piloña, Nava, Cangas de Onís y Onís. Finalmente, la Ley de 4 de Septiembre de 1943 crea en estos territorios nueve Cotos de Caza (ocho privados y uno nacional, el de Reres), lo que marca el punto de inflexión para la recuperación de la especie (Pérez Barbería et al., 2009).

La protección espacial para el rebeco no se amplía hasta que la Ley 37/1966, de 31 de mayo, crea las Reservas Nacionales de Caza de Ancares (Lugo); Degaña y Somiedo (Oviedo); Mampodre y Riaño (León); Saja (Santander) y Fuentes Carrionas (Palencia), lo que implicó una planificación de la actividad cinegética y la disponibilidad de una guardería para garantizarla. La Reserva Nacional de los Ancares Leoneses hubo de esperar a 1973 para su declaración. Estas reservas tenían como finalidad la conservación y fomento de especies, así como la administración de su aprovechamiento directamente por el Estado. Durante la tramitación de esta ley se impuso una veda temporal, más o menos eficiente (a veces con dotación de guardería), para evitar que el territorio fuera esquilmado antes de que las reservas entrasen en funcionamiento. Una vez declarada la reserva, se establecía un plan de aprovechamiento cinegético de las especies más abundantes, y en caso de las especies más escasas, como el rebeco, prórroga de la veda por unos años hasta disponer de unos efectivos suficientes para compaginar la caza y su recuperación (Pérez Barbería et al., 2009).

Ortuño y de la Peña (1977) han descrito el proceso de gestión de estos territorios hasta su protección definitiva. En la futura reserva de Saja, el Servicio de Pesca Fluvial y Caza vedó en 1948 parte de la zona y la dotó inicialmente con siete guardas al año siguiente, si bien no se permitió la caza del rebeco hasta 1973, siete años después de la declaración de la reserva. En 1957 se vedó la caza mayor en la sierra de Mangayo, al sur de Reres, lo que facultó la expansión del rebeco hacia el sur en lo que será la reserva de Mampodre. Esto contrasta con la situación de los terrenos de la Reserva de Riaño "el régimen de caza totalmente libre y anárquico se mantuvo hasta 1969". En estas dos reservas el rebeco empezaría a cazarse en 1970 de forma limitada, inicialmente con cupos que fueron aumentando en relación a sus efectivos.

En el occidente de Asturias comienza algún tipo de protección en los años 50, con la declaración inicial de las reservas de Degaña y Somiedo, centradas más en la protección del oso pardo que en las demás especies cinegéticas. Parece que hasta la ampliación de estas reservas en 1966 el rebeco no adquiere una protección efectiva. No está claro por qué en estas zonas próximas al extremo occidental de su distribución el tamaño de la población se mantuvo tan reducido hasta los noventa, cuando empieza a despegar de forma exponencial.

Las declaraciones de las dos reservas de Ancares (León y Lugo) tuvieron lugar cuando el rebeco ya se había extinguido de la zona (Pérez Barbería et al., 2009).

Cordillera Pirenaica

El área de distribución del rebeco pirenaico se extiende por tres estados y varias regiones y comunidades autónomas, por lo que su estatuto legal es a su vez variado. Así por ejemplo en Navarra está catalogada como Vulnerable debido a la escasez de sus efectivos y por el momento no está permitida la caza. En Aragón es especie cazable y comercializable, con la obligación de elaborar un Plan Técnico de Caza. En Andorra es especie cinegética a pesar de tener el estatuto de En peligro. En Cataluña es especie de caza con obligación de elaborar un "Pla Tècnic de Gestió Cinegètica". En Francia se extiende por seis Departamentos que incluyen 51 "Unités de Gestion". La caza es una actividad sin ánimo de lucro regulada por la Administración. Cada Departamento puede elaborar su propio plan de aprovechamiento a partir de una complicada red normativa (Berducou et al., 2004).

En España la caza del rebeco es siempre a rececho y con acompañamiento de un guarda de caza en las Reservas gestionadas por las Administraciones autonómicas. En los tres Parques Nacionales pirenaicos, en el Parque Nacional de los Picos de Europa y en la Reserva Natural de Larra-Belagoa su caza no está permitida. Las bajas tasas de reclutamiento de esta especie (ver Demografía) implica que los cupos de caza deban ser conservativos. Dichos cupos oscilan entre el 5% en Aragón (Escudero et al., 2004) y el 10-15% en Cataluña (Clavería et al., 2004). La ausencia de grandes depredadores en los Pirineos hace que la regulación de las poblaciones dependa de la actividad cinegética y los únicos factores de amenaza pueden proceder de la sobreexplotación de esta actividad o de la extensión de pandemias (queratoconjuntivitis, sarna). En la cordillera Cantábrica, donde grandes depredadores aun están presentes (lobo, oso), la depredación natural no se considera un riesgo para la especie.

Factores de amenaza

Sus factores de amenaza parecen poco importantes, siendo las epizootias el principal factor de mortalidad poblacional (Ver apartado de Enfermedades y patógenos) (García-González y Herrero, 2007; Herrero et al., 2010). El ganado doméstico, como factor de contagio, supone una amenaza para el estado de salud de las poblaciones de rebeco cantábrico (Falconi et al., 2010).

Aunque todavía existen secuelas de furtivismo en las áreas rebequeras, este no supone una seria amenaza para la especie, aunque puede suponer un riesgo considerable en algunas áreas periféricas donde las densidades poblacionales son muy bajas.

Medidas de conservación

Gestión cinegética

La caza del rebeco es un recurso gestionado por las administraciones con un régimen de aprovechamiento en el que se conjugan el interés social y los criterios de conservación (Quirós Fernández y Marcos Beltrán, 2009). Ver apartado de Estatus de conservación para más detalles.

En un análisis sobre el efecto de la actividad cinegética y la morfología de los cuernos del rebeco cantábrico, se comprobó que hay poca diferencia en el tamaño de los cuernos entre poblaciones cazadas y aquellas sometidas a protección; sin embargo, la apertura de los cuernos es mayor en las hembras de la población cazada y menor en los machos de la

población cazada (Pérez-Barbería y Robles, 2009). Un análisis de rebecos cazados desde 1981 hasta 1987 en Cantabria en la antigua Reserva Nacional de Caza de Picos de Europa muestra una tendencia a la disminución de trofeos medallables obtenidos en sucesivas campañas (Serdio, 2009).

Realización de censos regulares

La realización de censos de población se extiende por dos décadas en la Cordillera Cantábrica (Pérez-Barbería et al., 2009). Se ha puesto de manifiesto la necesidad de un seguimiento coordinado de la condición poblacional (Pérez-Barbería, 2009).

Reintroducciones

Ver apartado de Distribución. El uso de modelos de distribución potencial permite planificar reintroducciones en zonas donde la especie ha desaparecido (García-Manteca et al., 2009).

Seguimiento sanitario

Se están realizando seguimientos de poblaciones para monitorear su estado sanitario. Ver apartado de Enfermedades y patógenos.

Distribución de las poblaciones ibéricas

Parece que el rebeco ya ocupaba la Península Ibérica desde el período interglacial Riss-Würm hace unos 127.000 - 115.000 años (Altuna, 1992). Su presencia en los yacimientos paleontológicos del País Vasco es continua hasta el Holoceno, hace unos 10.000 años (Baldeón, 1993), ocupando zonas bajas especialmente en los períodos más fríos del final del Pleistoceno. Por el sur parece que descendió por lo menos hasta la Sierra de Segura (Jaén), en donde se han encontrado restos fósiles datados de 9.000 - 5.000 años (Alférez et al., 1981). Durante el Holoceno, cuando el clima se hizo más benigno, su presencia se hace más escasa en los yacimientos de baja altitud y comienzan a abundar las especies más forestales como el jabalí y el ciervo (Altuna, 1990). Durante los últimos 10.000 años el rebeco, posiblemente impulsado por la presión de caza, el calentamiento del clima y las adaptaciones particulares para la alta montaña (Couturier, 1958), ascendió o se acantonó, en las zonas más abruptas de los macizos montañosos, en donde los encontramos en la actualidad.

Actualmente existen en la península Ibérica dos núcleos poblacionales, uno en la cordillera Cantábrica y otro en los Pirineos (García-González y Herrero, 2002, 2007).

Evolución histórica de las poblaciones cantábricas

Podemos afirmar que hacia 1800 la especie ya había desaparecido de la parte cantábrica del País Vasco (Real Academia de la Historia, 1802), posiblemente debido al efecto de la caza incontrolada en una orografía menos agreste que en otras zonas cantábricas donde el rebeco podía escapar más fácilmente de la caza continuada. Sin embargo, parece posible que existieran rebecos en el siglo XVII en el País Vasco, ya que Isasti (1625) menciona la existencia de "cabras" en Guipúzcoa. En la documentación histórica cabras montesas y rebecos eran frecuentemente usados como sinónimos, como puede verse en la descripción que Madoz (1850) hace del partido judicial de Riaño: "La caza mayor y menor abunda en todos los montes, con especialidad los rebecos o cabras monteses, que se reúnen en manadas hasta de 200 en los Picos de Mampodre y Peñas de Europa". No debe por tanto confundirse la mención de cabras monteses con *Capra pyrenaica*, a la que se designa en la Cordillera Cantábrica como *mojo* o *mueyo*, utilizando su nombre vernáculo.

A principios del siglo XIX (Figura 1) probablemente se extendían de forma casi continua desde el límite de las provincias de Burgos y Santander hasta el norte de la provincia de Zamora (Balboa, 1992). No es fácil saber con seguridad cuándo se rompió el continuo de la distribución cantábrica de rebecos en los dos núcleos que actualmente existen. Esta ruptura tuvo lugar entre los municipios asturianos de Aller y Lena. El diccionario geográfico de Madoz (1845-1850), menciona "cabras monteses" (i.e. rebecos) en varias parroquias de Aller próximas a Lena y en otras varias de este concejo, pero sólo hace vaga mención de "caza mayor y menor" en las parroquias más inmediatas al Puerto de Pajares y nunca cita en las mismas ningún

nombre que se pueda atribuir al rebeco. Esta situación se corrobora con la información del diccionario de González Aguirre (1897), que menciona varias especies en esas parroquias, especies de caza mayor como corzos, venados y jabalíes, pero no rebecos, mientras que sí lo hace en las más próximas a Peña Ubiña (donde nunca llegó a extinguirse) o en las próximas al macizo del Aramo, de donde sí desapareció posteriormente. Similar es la evidencia de la discontinuidad por la vertiente leonesa de la cordillera, ya que tampoco se hace ningún tipo de mención a rebecos ni a "cabras monteses" entre la falda de Peña Ubiña y el municipio de Cármenes. También Gadow (1997) señala que los rebecos eran abundantes al oeste del grupo montañoso de La Tesa, es decir del macizo de Ubiña, en las postrimerías del siglo XIX

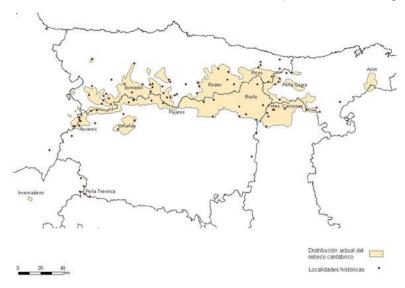


Figura 1. En color el área de distribución del rebeco cantábrico en el 2008. Los puntos representan menciones de su presencia a lo largo del siglo XIX. La población más al sur-oeste (Invernadeiro) es un grupo introducido en un gran cercado en condiciones semi-naturales. Según Pérez-Barbería et al. (2009).

Lo que sí parece claro es que ya se había consumado la ruptura de la población en dos núcleos después de la Guerra Civil (1939-1941). Para ello nos apoyamos en dos evidencias. Couturier (1938) comenta que en aquel momento su área de distribución se había reducido a una mínima parte de su antiguo dominio. En segundo lugar está la descripción que hace el Conde de Yebes (1942) de los cazaderos de la cordillera Cantábrica, donde considera el puerto de Pajares como "de escaso interés cinegético", pero sin embargo menciona la presencia continua del rebeco en el resto de los puertos de la montaña cantábrica. Por ejemplo, a partir del Puerto de Sejos, en el valle de Saja (Cantabria), donde apenas hay "algún rebeco", en los montes de Liébana (Picos de Europa cántabros) "abundan los rebecos", en los Picos de Europa asturianos, continuando por el Puerto de Tarna y Ponga y desde los Puertos de Vegarada hasta el concejo de Aller, y desde Peña Ubiña hasta al menos Muniellos. También con presencia en los montes gallegos colindantes con Asturias, León y Zamora, especialmente en Peña Trevinca. En este confín del extremo occidental de la cordillera Cantábrica y aislado por el río Sil, el rebeco se extendía hasta Sanabria en el siglo XX, de donde desapareció entre 1940 y 1945. En ambas vertientes de Peña Trevinca todavía se mataron rebecos entre 1950-1951 y los últimos desaparecieron de las estribaciones septentrionales de este macizo en 1970 (Piñeiro Maceiras, 1997), aproximadamente en la época en que también desaparecieron de la sierra de Os Ancares.

Independientemente de la fecha más aproximada de la ruptura de la población en dos núcleos en los alrededores de Pajares, modelos teóricos sugieren que esta zona presenta un hábitat de pobre calidad para el rebeco. Quizás esto, combinado con la concentración de las vías de comunicación más importantes que conectan Asturias con la Meseta (y por tanto más poblado) y la caza asociada, hayan contribuido a esta fragmentación.

La distribución del rebeco en el siglo XIX no difiere excesivamente de la actual, salvo en algunos núcleos periféricos en los que se acabó extinguiendo. Por ejemplo, desapareció de la sierra del Escudo (Cantabria) y del corredor que por el límite de las provincias de León y Zamora bajaban hacia Sahagún. También desapareció de varios puntos de Asturias, como la sierra costera de El Cuera, de Peñamanteca y de la parroquia aislada de Rellanos. Muchas de estas localidades se han recuperado recientemente; así en la sierra del Brezo se han asentado en esta última década poco más de una docena de rebecos; en Asturias se ha asentado un grupo de varias decenas en Peñamanteca y se ha reintroducido recientemente en El Aramo. Igualmente se extinguió de gran parte del occidente de León limítrofe con Galicia y Zamora, en la sierra de O Caurel y Peña Trevinca. En Ancares una reintroducción ha permitido que el rebeco esté recuperando prácticamente su antiguo territorio en esa zona.

Fue la caza excesiva e incontrolada, así como la profusión y modernización de las armas de fuego, lo que provocó que fuesen erradicados de amplias zonas de la Cordillera y llevó a que se alcanzase los mínimos históricos de rebeco entre 1943 y 1966. Aunque las leyes señalaban restricciones para el ejercicio cinegético, como vedas, permisos y acotados, no existía la posibilidad de imponer una gestión racional, debido a la ausencia de planes de ordenación cinegética y de suficiente guardería para hacer cumplir la normativa vigente.

Gadow (1997) resume perfectamente la situación en el período de entre siglos, cuando dice que la gente de los pueblos de montaña salía a "hacer carne" al monte cuando era necesario y que "en las sierras todo el que tiene un fusil hace lo que le da la gana".

Tendencia de las poblaciones cantábricas

Área de distribución y densidades en 1995

En 1995 la población de rebeco podía definirse como dos grandes núcleos poblacionales al oriente y al occidente del puerto de Pajares. Es muy probable que no existiera tránsito de rebecos entre ambos núcleos o en caso de haberlo que fuera muy esporádico, ya que se constata que no existían observaciones continuas de rebecos en la zona del Puerto de Pajares o en sus inmediaciones, tanto en la vertiente asturiana como en la leonesa.

El núcleo occidental se extendía hasta casi los Ancares gallegos y al oriente hasta la zona de Peña Labra (Alto Campoo) incluida en la Reserva Regional de Caza de Saja en Cantabria. El núcleo oriental presentaba mayor número de animales y también valores de densidad más altos. En este núcleo las densidades mayores se encontraban desde Picos de Europa hasta el puerto de Tarna (12-23 rebecos/km²), con las densidades más altas en el macizo occidental de Picos de Europa (16-23 rebecos/km²).

El núcleo occidental se extendía hasta los Ancares leoneses, pero con muy bajas densidades en esta zona límite de distribución (0-2 rebecos/km²). En este núcleo el sector de Somiedo es el que alcanzaba las mayores densidades entre 6-8 rebecos/km², tres veces menores que las máximas del núcleo oriental.

Otra clara fuente de variación espacial es la divisoria de aguas de la cordillera Cantábrica. En la vertiente sur las densidades de rebecos son muchos más bajas que en la vertiente norte (Figura 2), y también con menos continuidad espacial a pequeña escala, lo cual es difícil de plasmar en el mapa, y por lo tanto la franja del área de distribución en la vertiente sur puede esta ligeramente sobreestimada en la Figura 2.

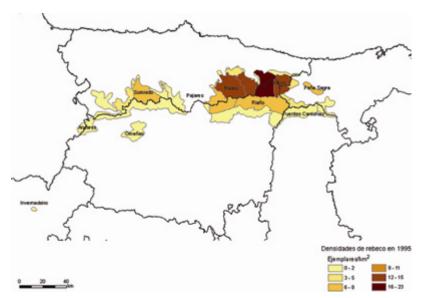


Figura 2. Área de distribución del rebeco cantábrico y densidades calculados en 1995, año en el que la población oriental comienza a verse afectada por un brote de sarna que se prolonga hasta nuestros días. La población más al sur-oeste (Invernadeiro) es un grupo introducido en un gran cercado en condiciones seminaturales. Según Pérez-Barbería et al. (2009).

Área de distribución y densidades en 2007-2008

En 2007-2008 la situación de la población era diferente a la de 1995 (Figura 3). El área de distribución se mantenía similar, aunque con la recuperación de núcleos periféricos debido a varias iniciativas de reintroducción y la recuperación espontánea de algunas zonas de presencia histórica. Se destacaba la reintroducción realizada en la zona del Alto Asón entre los años 2002 y 2005 en Cantabria que extendía el área de distribución hacia el oriente, con algún ejemplar tocando el norte de la provincia de Burgos y de forma espontánea se había recuperado la sierra del Brezo (Palencia). Se habían recuperado áreas rebequeras al norte del Parque Natural de Somiedo y una reintroducción en la sierra del Aramo extendía el área de distribución hacia el norte asturiano. La población de rebecos cantábricos contaría en 2008 con un número mínimo de 17.400 ejemplares, distribuyéndose de este a oeste desde el occidente de Cantabria, norte de las provincias de Palencia y León, todo el sur de Asturias y el oriente de Lugo.

Como consecuencia de esta expansión se han observado ejemplares divagantes muy alejados de los núcleos reproductores consolidados. En Asturias, por ejemplo, hasta las hoces del Esva, en el municipio de Valdés e incluso hasta la misma costa de Cudillero y en la sierra de El Cuera. En Burgos han alcanzado esporádicamente la comarca de La Lora (Figura 3). Estos ejemplares divagantes son importantes porque indican las posibilidades de expansión futura y los posibles corredores de ampliación del área de distribución actual.

Los mayores cambios desde 1995 han tenido lugar en el número de efectivos. El brote de sarna sarcóptica ha afectado gravemente a lo que eran las zonas rebequeras por excelencia en 1995, aquellas comprendidas entre Picos de Europa y Aller (Figura 3). Las densidades de las poblaciones de algunas áreas del este del núcleo oriental han incrementado, algunas de 1-2 hasta 9-11 rebecos/km², como la cántabra de la Reserva del Saja (Figura 2), probablemente debido a que todavía no han sido afectadas por la sarna y a la benignidad de los inviernos de la pasada década.

Después de haber transcurrido 15 años desde el inicio del brote de sarna en 1993 entre los concejos de Aller y Caso (Asturias) y el 2008, la enfermedad ha progresado unos 40 kilómetros dirección este, a una media de 2,6 km/año, y sigue su avance. Quedan libres de la enfermedad las poblaciones situadas más oeste del foco, probablemente debido a que las menores densidades de rebecos justo en este área y la separación de los núcleos oriental y occidental dificultan su transmisión. Actualmente alrededor del 56% de la población ya convive con la sarna afectando al 60% de su área de distribución.

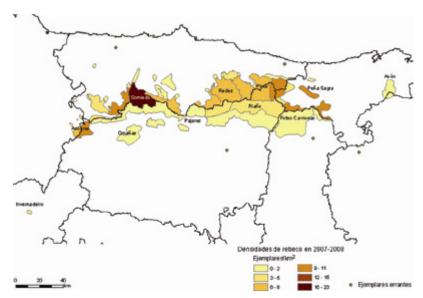


Figura 3. Área de distribución del rebeco cantábrico en el 2008, con valores de densidades calculados en 2007, después de 15 años de la aparición de un brote de sarna todavía activo. Los puntos aislados representan observaciones de ejemplares divagantes. La población más al sur-oeste (Invernadeiro) es un grupo introducido en su gran cercado en condiciones seminaturales. Según Pérez-Barbería et al. (2009).

Otro cambio drástico ha sido el incremento de la población de Somiedo que ahora es la más densa de la población (16-19 rebecos/km²), y el incremento de las densidades del límite oeste del núcleo occidental, Quirós-Lena, Degaña-Cangas y los Ancares leoneses, que hace que se consoliden las poblaciones marginales de esta zona. Este importante incremento parece deberse a varias causas. Una es que en estas zonas del occidente el tamaño de la población estaba muy mermada, con pequeños grupos de rebecos dispersos que a causa de su bajo número tenían dificultades para lograr un rápido crecimiento, pero una vez alcanzado un tamaño poblacional que permite el desarrollo del comportamiento social típico de la especie su crecimiento ha sido mucho más rápido. Este crecimiento se ha visto probablemente beneficiado porque el núcleo occidental no ha sido afectado por la sarna y probablemente también a la benignidad de los inviernos y escasa competencia con otras especies de herbívoros salvajes y domésticos.

La situación en los entornos del Puerto de Pajares (divisoria de los núcleos poblacionales oriental y occidental) no parece haber cambiado mucho. Aunque se puede haber producido un ligero incremento en el número de rebecos en esta zona debido al incremento de las poblaciones limítrofes (Figura 4), las densidades de rebecos en la vertiente sur de la zona central en la provincia de León (Vegacervera, Rodiezmo, Mirantes de Luna, Villafeliz) siguen siendo bajísimas, lo que impide la conexión efectiva de ambos núcleos poblacionales. Esto está beneficiando el aislamiento del brote de sarna, limitado por el momento al núcleo oriental.

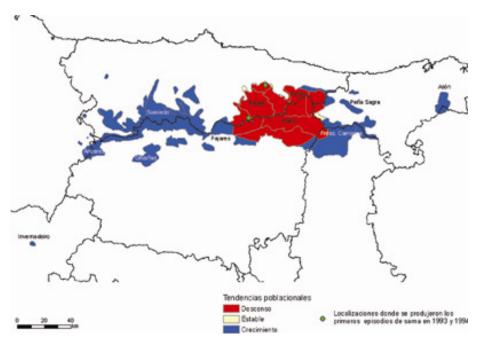


Figura 4. Cambios en las densidades de rebeco cantábrico entre 1995 y 2007-2008. El efecto de la sarna ha mermado el centro y oeste la población del núcleo oriental. En el resto de la población se detecta un incremento apreciable. Se indican los puntos donde comenzó la sarna en el año 1993 (centro) y 1994 (norte). Según Pérez-Barbería et al. (2009).

En la vertiente sur de la cordillera, aunque se ha detectado un ligero incremento de efectivos, mantiene una tendencia similar a la que mantenía en 1995, es decir, una menor densidad que en la vertiente norte. Esto puede ser debido a dos causas, una explotación cinegética históricamente más intensa, como se observa por ejemplo en las reservas leonesas de Riaño y Mampodre, o a un efecto del hábitat, quizás menos apropiado en la vertiente sur. La reserva de Somiedo ha experimentado un aumento exponencial de su población desde 1970 pasando de los 100 a unos 2500 en 2007. Sin embargo, ninguna población de la vertiente sur y que no haya sido afectada por la sarna ha experimentado un aumento similar. Es de destacar que en la vertiente norte la práctica totalidad de la Cordillera son reservas de caza o parques naturales y en la vertiente sur gran parte del área de distribución potencial del rebeco (desde la reserva de Mampodre a la de los Ancares) está ubicada en cotos de caza. La recuperación en los cotos hasta ahora ha sido más difícil, pues hay más presión sobre los gestores para iniciar la actividad cinegética mucho antes de que las poblaciones alcancen tamaños considerables.

La Tabla 1 muestra el tamaño mínimo poblacional en 2008 desde el brote de sarna sarcóptica ocurrido en 1995.

Tabla 1. Tamaño mínimo de la población en 1995 y 2007-2008 en la cordillera Cantábrica. También se provee información sobre la superficie rebequera dentro de la unidad de gestión y sobre la que está afectada por la sarna sarcóptica. RRC: reserva regional de caza. Según Pérez-Barbería et al. (2009).

Sector / Comunidad Autónoma	Unidad Gestión (UG)	Área rebequera UG (km²)	% superficie UG con sarna (2008)	Población 1995	Población	2007-2008
					censo 2007	censo 2008
	RRC Ponga	148	100	2148	1022	
	RRC Piloña	65	100	325	214	
	RRC Aller	97	100	800	581	
	RRC Caso- Sobrescobio	199	100	3000	1492	
	Total RRC oriente	509	100	6273	3309	
	RRC Somiedo (PN)	128	0	819	2477	
	RRC Quirós-Lena	84	0	75	668	
	RRC Degaña-Cangas	27	0	65	290	
	TOTAL RRC occidente	239	0	959	3435	
	Cotos regionales (9)	273	40	500	802	
Asturias	Total Asturias	1021	60	7732	7546	
	RRC Saja	104	10	500		939
	PN Alto Asón	100	0	0		55
Cantabria	Total Cantabria	204	10	500		994
	RRC Riaño	426	100	3164	1560	
	RRC Mampodre	214	100	1595	1100	
	RRC Fuentes Carrionas	58	50	112	440	
	RRC Ancares León	112	0	105	975	
	Cotos privados	1213	50		700	
Castilla y León	Total Castilla y León	2023	60	4976	4775	
	RRC Ancares Lugo	20	0	17		159
	otras zonas	10	0	0		40
Galicia	Total Galicia	30	0	17		199
	Macizo Occidental	146	100	3360		1230
	M. Central	143	>50	1860	1539	
	M. Oriental	65	0	200		343
PN Picos	Sierras Periféricas	125	70	1520		804
Europa	TotalL PNPE	479	>60	6940	39	16
	TOTAL			20165	174	130

Pirineos

La distribución y abundancia de esta especie en el pasado reciente es difícil de precisar, por la confusión que produce el uso de diferentes nombres vernáculos, su probable escasez y la frecuente confusión en las encuestas con la cabra montés (*Capra pyrenaica*). En un estudio realizado por Gortázar et al. (2000), recopilan la información derivada de la encuesta de Madoz (1985) durante la desamortización de mediados del siglo XIX. La presencia del sarrio en Aragón en 1848 en comparación con la actual se representa en la Figura 5. Como puede

observarse el área de ocupación del sarrio en Aragón hace 150 años era de apenas un 15% de la actual, encontrándose sobre todo en la parte noroccidental.

El rebeco pirenaico se halla hoy en día extendido por casi toda la Cordillera, ocupando la práctica totalidad del hábitat favorable. El límite oriental se encuentra en el Valle del Tech en Francia y el occidental en Larra (Navarra). Las últimas estimaciones (2003) darían un censo no inferior a los 53.300 individuos en los Pirineos (Herrero et al., 2004), distribuidos según se expresa en la Tabla 2.

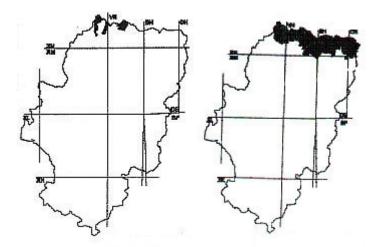


Figura 5. Distribución del sarrio en Aragón a mediados del siglo XIX (izquierda) y en la actualidad (derecha) (según Gortázar et al., 2000).

Tabla 2. Efectivos de sarrios y densidades medias en los Pirineos en 2000. * Sólo en Reservas y Parques Nacionales. (Fuente: Garin y Herrero, 1997; Herrero et al., 2000; Herrero et al., 2004).

Territorio	Nº individuos	Superficie (km²)	Densidad (indiv/km²)
Francia	25400	5900	4,3
Cataluña	13000	1920*	5,2*
Andorra	600	75*	5*
Aragón	14000	1478*	8,1*
Navarra	200	50	4

El auge actual de las poblaciones pirenaicas se debe, en gran medida, a su protección por medio de Reservas de caza implantadas a finales de los años 60. Antes de la creación de dichas Reservas quedaban en Cataluña unos 200 sarrios (Ruiz-Olmo y Aguilar, 1995). En 1974 se estiman los efectivos en unos 4.000 individuos en Aragón (Escudero, com. oral). En Francia la expansión de las poblaciones se produce a partir de 1980, produciéndose el punto de inflexión del crecimiento poblacional hacia 1988-1990. En 1986 se contabilizaban 13.600 individuos en el Pirineo francés (Novoa et al., 2004).

Se ha estimado la fiabilidad de los métodos de muestreo para detectar tendencias temporales del tamaño de una población pirenaica con incremento exponencial después de una reintroducción. Un método se basó en un programa de captura – marcaje – recaptura y el otro se basó en un índice obtenido del número medio de individuos observados en un transecto. La consistencia de resultados entre métodos sugiere que el índice puede ser válido para detectar tendencias de población; sin embargo, el índice solamente es fiable cuando el número mínimo de censos en Pirineos es de 10 y durante al menos 5 años (Loison et al., 2006).

Las medias de densidad, considerando territorios amplios, no son excesivamente elevadas (Tabla 1). Sin embargo, en algunas áreas protegidas de la caza, las densidades pueden llegar a ser altas, alcanzando los 25-35 individuos/km²: Circo d'Osseau, Cañón de Ordesa, Macizo d'Orlu. La densidad en grandes áreas es un parámetro poco útil como indicador del estado de las poblaciones. Su relatividad está ligada a la imprecisión del área efectivamente utilizada por la población (Figura 6). Como información ecológica y herramienta de gestión, resulta más útil el estudio de la heterogeneidad de la distribución de la densidad y los factores relacionados con ella.

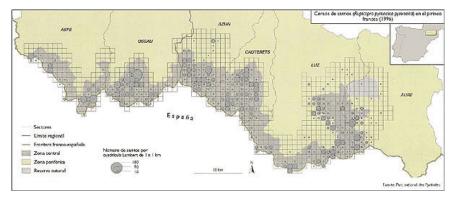


Figura 6. Representación de los censos realizados en los Pirineos franceses en 1996 en cuadrículas de 1x1 km (Modificado de Parc National des Pyrénées, 2000).

La queratoconjuntivitis ha sido la única epizootia importante, en los últimos 40 años, que ha tenido una incidencia notable en los efectivos del rebeco pirenaico. Durante los años 80 afectó a gran parte de las poblaciones pirenaicas, causando grandes mortalidades (Müller, 1984). En la figura 7 se ha representado la evolución del censo oficial de sarrios en dos Reservas de Caza aragonesas, desde el año 1974 a 1998. Aunque los censos están con toda probabilidad subestimados, las oscilaciones indican claramente la incidencia que tuvo la epidemia de queratoconjuntivitis en la dos Reservas en los años 1980 a 1982. En la Reserva de Viñamala la epidemia se mantuvo en estado latente y volvió a afectar con virulencia de 1986 a 1988, cosa que no ocurrió en la de Benasque.

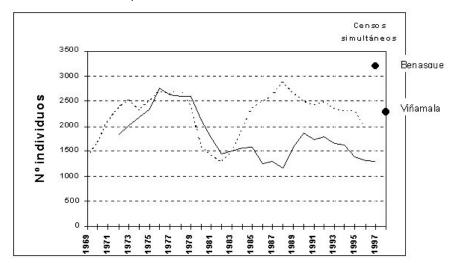


Figura 7. Evolución del censo de sarrios en las Reservas de Benasque (línea a trazos) y de Viñamala (línea continua) según datos de la Guardería y comparación con los censos simultáneos de 1997 y 1998 (círculos negros). Los valores mínimos de 1982 y 1988 se corresponden con la epidemia de queratoconjuntivitis (ver texto).

En la Reserva de Benasque, donde se produjo un único ataque virulento de queratoconjuntivitis, los parámetros poblacionales y biométricos (tasa de crecimiento y

puntuación de los cuernos) se recuperaron en 4-5 años y el tamaño de la población en aproximadamente 10 años. El proceso parece casi idéntico al descrito por Loison et al. (1996) sobre la epidemia detectada y estudiada en Les Bauges (Alpes) en 1977. Dichos autores aseguran que la población recupera por sí sola los parámetros demográficos (tasa de crecimiento, índice de fertilidad) y biométricos (peso corporal, longitud del cuerno) anteriores a la epidemia, en unos 5 años y que alcanza el tamaño poblacional previo a la epidemia en un período de 10 años. Además, sugieren que la recuperación del tamaño poblacional habría sido más rápida si no se hubiera producido un fuerte descenso poblacional con la eliminación de individuos para combatir la enfermedad.

Reintroducciones en la cordillera cantábrica

La población cantábrica de rebecos ocupa su área natural de distribución y no se conoce ninguna introducción en el área de ejemplares no cantábricos. El rebeco cantábrico desapareció de algunas sierras donde existían referencias en épocas pasadas. Es a partir de 1970 cuando se ponen en marcha intentos de su recuperación en algunas de esas zonas mediante el traslado de ejemplares procedentes de otras áreas cercanas (Tabla 2 y Figura 8). Los sistemas empleados para capturar rebecos se suelen basar en la utilización de redes verticales, lazos de pata, rifle anestésico, cajas trampa o capturaderos mediante mangas de captura (Dubray, 1993; Day et al., 1980). Las cajas trampa y los capturaderos se suelen emplear en proyectos destinados a capturar ejemplares en un mismo lugar, invirtiendo un gran esfuerzo en colocar las estructuras necesarias para desarrollar el trabajo. En la Cordillera Cantábrica se han empleado como sistemas de captura: las redes verticales, el rifle anestésico y los lazos de pata.

Entre 1980 y 1990 se trasladaron rebecos de la población oriental hacia la zona más occidental con referencias de existencia de la especie en el pasado (Ancares leoneses e Invernadeiro gallego), mientras que a partir del año 2002 los movimientos se realizaron a partir de poblaciones numerosas, situadas más próximas a las zonas de suelta (Collados del Asón en Cantabria y Sierra del Aramo en Asturias). En este sentido se debe de tener en cuenta que cuando se realizaron los primeros traslados la población occidental de rebecos se encontraba muy mermada. En la actualidad las poblaciones reintroducidas aún no se han mezclado con las poblaciones existentes (salvo en el caso de los Ancares, donde pudo ya haber algún contacto) Este proceso llevará varios años, pues las condiciones orográficas dificultan los movimientos entre determinados macizos montañosos (González-Quirós, 2009).

En los Ancares Leoneses existen referencias de la desaparición del rebeco en la zona entre 1960 y 1970. Entre los años 1982 y 1985 se trasladaron con éxito 12-13 rebecos de la zona leonesa de Riaño a la zona de los Ancares. El proyecto fue un éxito, ya que los rebecos se adaptaron bien al área de suelta, existiendo, en el año 2006, una población de unos 800 rebecos en la zona leonesa de los Ancares (Juan Carlos Peral, com. pers.) y unos 100 rebecos en la zona de los Ancares lucenses (González-Quirós, 2009).

Entre los años 1992 y 1994 se llevó a cabo un proyecto de reintroducción de rebeco cantábrico entre Asturias, donante de los ejemplares y Galicia, receptora de los mismos. En estos tres años se capturaron 32 rebecos procedentes de Caso, Ponga, Aller y Covadonga. Durante los primeros meses los rebecos permanecieron en un cercado de aclimatación construido en el Invernadeiro (Ourense) donde nacieron algunas crías de las hembras que iban preñadas. En el año 2001 habían sido contabilizados 68 rebecos dentro del cercado. Entre 2002 y 2003 se soltaron 10-12 rebecos procedentes de este cercado a los Ancares lucenses, marcados con crotales auriculares (González-Quirós, 2009).

El rebeco había desaparecido de la montaña oriental de Cantabria a mediados del siglo XVIII. El programa de captura de rebecos para su reintroducción en la Montaña Oriental Cantabra (entre los ríos Asón y Miera) se desarrolló íntegramente en el Parque Nacional de los Picos de Europa, en la vertiente perteneciente a la comunidad autónoma de Cantabria. Dicho proyecto fue llevado a cabo por la Fundación Naturaleza y Hombre. Las capturas se llevaron a cabo entre los años 2002 a 2005. Fueron liberados con éxito 34 rebecos, 23 eran hembras y 11 machos, por lo que el sex-ratio de la población fundadora era de 2,1 hembras por macho. En el año 2006 nacieron 8 crías y 17 en el año 2007. En el año 2008, antes de la época de partos, la población era de 55 ejemplares (González-Quirós, 2009).

Tabla 2. Capturas con traslados de rebecos realizadas en Asturias y Cantabria (Cordillera Cantábrica) entre los años 1992 y 2008. Se indica la zona de captura, la zona de suelta, el número de rebecos capturados, la mortalidad asociada a la captura, la mortalidad en las dos primeras semanas tras la suelta, el número de rebecos liberados con éxito y el número de rebecos presentes en la zona de suelta indicando el año donde se había valorado su población. M: macho; H: hembra. Según González-Quirós (2009).

Zona origen	Zona Suelta	Años capturas	Nº Capturas	Sin traslado	Mortalidad en la captura n (%)	Mortalidad 15 días	Rebecos fundadores	Nº Zona suelta (año)
Oriente de Asturias P.N. Picos Europa	Invernadeiro (Orense)	1992-1994	32	5	4 (12,5)	3 (9,4%)	20 (8M+12H)	68 (2001)
	Montaña oriental de Cantabria	2002-2005	48	3	4 (8,33)	5 (10,42)	34 (11M+23H)	55 (2008)
Somiedo	Aramo	2007-2008	49	4	1 (2,04)	5 (10,20)	39 (12M+27H)	42 (2008)
TOTAL			129	12	9 (6,98)	13 (10,08)	93 (31M+62H)	165

En 2007 se inicia un proyecto de recuperación del rebeco en la Sierra del Aramo, Asturias, con rebecos provenientes del Parque Natural de Somiedo, también en Asturias. Este proyecto esta siendo llevado a cabo con la colaboración de las sociedades de cazadores de la zona (Riosa-Morcín, Quirós y Lena) y los ayuntamientos locales. Entre los años 2007 y 2008 se han soltado 39 rebecos. Este proyecto se diseña con la finalidad de crear tres núcleos de suelta cercanos entre si y perpendiculares al sistema montañoso del Aramo (González-Quirós y Sánchez, 2004). En el año 2008 se comprobó el trasiego de ejemplares entre los tres lugares de suelta elegidos y el nacimiento de cinco crías (González-Quirós, 2009).

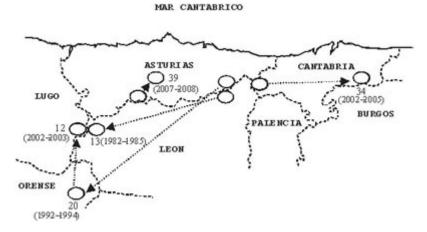


Figura 8. Experiencias de traslados de rebecos, con posibilidades de éxito, realizadas en los últimos 25 años en la Cordillera Cantábrica. Se indica el número de rebecos liberado con éxito y el intervalo de años en el que fueron realizadas las reintroducciones. Según (González-Quirós, 2009).

Reintroducciones en Pirineos

En la vertiente española de los Pirineos no se conocen reintroducciones de sarrios, al menos oficialmente. Contrariamente, en la vertiente francesa se han traslocado unos 600 individuos desde 1982 a 2000 (Novoa, 2004), justificados como reforzamientos de núcleos poblacionales en donde la densidad era baja. Algunas de estas reintroducciones han sido objeto de un seguimiento poblacional detallado en cuanto a efectivos y uso del espacio de los animales

liberados (Levet et al., 1995). La ausencia de caza en los parques nacionales propicia aumentos locales de la densidad. Con el fin de mantener a las poblaciones en densidades medias y reforzar núcleos de baja densidad, el Parc Nacional des Pyrénées ha sido la fuente de sarrios desde los años 80. En la Figura 9 se expone un esquema de las reintroducciones llevadas a cabo por dicho Parque hasta la actualidad (Parc National des Pyrénées, 2000).

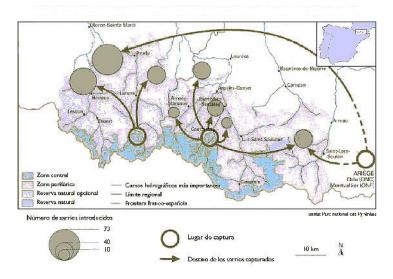


Figura 9. Origen y destino de los sarrios traslocados por el Parc Nacional des Pyrénées (adaptado a partir de Parc National des Pyrénées, 2000).

Agradecimientos

Gonzalo Mutuberría (Tapín), Arantza Aldezabal, Sergio Couto, Natalia Gañán, Alicia García-Serrano, Inazio Garin, Yolanda Hernández, Juan Herrero, Borja Palacios (Parque Nacional de los Picos de Europa), Carlos Nores, Luis Llaneza (A.RE.NA. s.l.), Alfonso Balmori (Junta de Castilla y León), Juan Carlos Peral (Director de las Reservas de Ancares, Riaño y Mampodre, Junta de Castilla y León), Felix Paredes (Director de la Reserva de Fuentes Carrionas, Junta de Castilla y León), Javier Ruiz de Almirón (Director de la Reserva de Ancares Gallegos), José María Fernández-López (Universidad de Cantabria) colaboraron en la recogida y elaboración de datos o aportaron información sobre los tamaños poblacionales del rebeco. Nuestro reconocimiento a la Consejería de Asturias y al Servicio del Medio Natural del Gobierno de Aragón y a sus Guarderías por la obtención y facilitación de los datos demográficos. A Pat Carnegie por su ayuda con los gráficos y mapas.

Ecología trófica

Cordillera Cantábrica

Tanto machos como hembras ajustan el tiempo que dedican a pastar en relación a la disponibilidad de alimento, la cual varía mucho entre estaciones, sobre todo en las cotas más altas de las montañas. Durante el invierno tanto machos como hembras dedican un 60% de su actividad diurna al forrajeo. En machos los mínimos en actividad de forrajeo tienen lugar durante el celo (20%). En verano, durante el celo y también en primavera, las hembras pasan más tiempo pastando que los machos (Figura 1) (Pérez-Barbería et al., 1997). Mediante el uso de radio marcaje y sensores de actividad se ha demostrado que el rebeco es principalmente diurno, con muy poca actividad de pastoreo durante la noche (Pérez-Barbería y Mutuberría, com. per.).

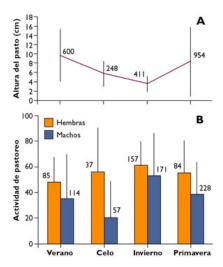


Figura 1. Relación entre la actividad de diurna pastoreo de machos y hembras a lo largo del año y la disponibilidad de alimento estimada mediante la altura media del pasto (gramíneas y herbáceas) en una zona de la montaña cantábrica (Concejo de Caso). La actividad de pastoreo se calculó mediante observaciones instantáneas cada 15 minutos a lo largo del día. Los números indican el tamaño de la muestra y las líneas verticales son las desviaciones estandar (extraído de Pérez-Barbería, 1994).

El rebeco cantábrico utiliza pastos subalpinos y alpinos que generalmente están fuera del alcance de la mayoría de las especies domésticas, principalmente vacas, caballos y ovejas. Esto le permite explotar pastos que son abundantes y muy diversos en especies vegetales debido a la variación altitudinal. En la montaña cantábrica (Concejo de Caso, Asturias) la biomasa vegetal presenta mínimos entre mediados de noviembre y abril. El pico en la producción vegetal de los pastos tiene lugar a principios de julio y rápidamente disminuye en agosto. La cabaña ganadera accede a los pastos subalpinos en mayo, alcanzando el máximo número de cabezas en agosto. En el mes de julio las áreas ocupadas por las especies domésticas (entre 1.450-1.500 m) tienen hasta tres veces menos pasto que los pastos de mayor altitud ocupados por los rebecos (1.540-1.640 m). La variación de la calidad del pasto (contenido en nitrógeno) no sufre tanta variación como la producción vegetal. El mayor contenido en nitrógeno tiene lugar en mayo y el mínimo en invierno (Pérez-Barbería, 1994).

Los rebecos evitan compartir las áreas de pastoreo estival con el ganado y en algunos puertos los rebecos se ven desplazados hacia lugares rocosos con fuerte pendiente y bordes de hayedo alejados de las majadas (Rebollo et al., 1993). Una situación similar se observa en los pastos estivales pirenaicos de escasa altitud, en donde los sarrios se confinan en el bosque durante la estancia de los rebaños domésticos (Herrero et al., 1996).

El rebeco cantábrico tiene preferencia por incorporar en su dieta graminoides, aunque también ingiere especies leñosas, cuando la disponibilidad de las graminoides decae. El mayor consumo de graminoides tiene lugar en primavera (abril y mayo, entre el 85-95% del total de la dieta), cuando su contenido en nitrógeno es mayor. Los mínimos en el consumo de graminoides tiene lugar entre julio y agosto y en invierno, en estos periodos es cuando el consumo de especies leñosas se incrementa hasta alcanzar máximos del 70% (entre julio y agosto). Un pico secundario en el consumo de gramíneas tiene lugar en octubre, cuando los pastos rebrotan con las lluvias otoñales y la temperatura es todavía benigna. Por regla general las hembras consumen mayor proporción de gramíneas en comparación con los machos, sobre todo entre julio y agosto (hembras: 60-85% de gramíneas, machos: 35%) (Figura 2) (Pérez-Barbería, 1994; Pérez-Barbería et al., 1997). Estas marcadas diferencias entre sexos en la dieta de verano están condicionadas a la segregación sexual que ocurre en este periodo. Las hembras con crías ocupan pastos situados a mayor altitud que los machos, en estos lugares se mantienen lejos de las molestias humanas y de depredadores como zorros y lobos. Las especies de leñosas más frecuentemente incluidas en la dieta del rebeco cantábrico son los brezos, principalmente brecina (Calluna vulgaris) y varias especies de brezo (Erica sp) Ver Figura 3. En la montaña cantábrica son los brezos las especies dominantes de hoja perenne,

no existiendo prácticamente coníferas, a diferencia de otras cadenas montañosas dentro de la distribución del género. En invierno un gran porcentaje de los pastos subalpinos se cubren de nieve y son sólo los brezos, especies arbustivas de porte medio, los que afloran en la nieve y son ramoneadas por los rebecos.

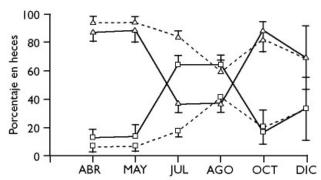


Figura 2. Porcentaje de la cantidad de especies herbáceas y leñosas (principalmente brezos) en la dieta del rebeco cantábrico a lo largo del año. Línea continua: machos; línea discontinua: hembras; triángulo: especies herbáceas; cuadrado: especies leñosas; las líneas verticales representan las desviaciones estándar.

Pirineos

Características generales del régimen alimentario

El rebeco de los Pirineos dedica en verano entre un 50 - 60% de su tiempo a pastar, sin embargo invierte muy poco tiempo en desplazarse y bastante en reposar si no es molestado (Pepin et al., 1991; Aldezabal et al., 1999). Esta parece ser una estrategia destinada a minimizar los gastos energéticos y a aumentar la adquisición de energía y nutrientes. Las principales especies pascícolas, que forman parte de la dieta del sarrio (por ej. *Festuca rubra*), poseen en verano un contenido en proteína que supera sus necesidades (García-González y Montserrat, 1986; García-González y Alvera, 1986). Además el sarrio, mediante diversas estrategias (desplazamientos espacio-temporales, selección de especies y partes de las plantas), lleva a cabo una selección activa que le permite ingerir una dieta de más alta calidad que la media disponible (Aldezabal y García-González, en prensa). Con ello los depósitos grasos pueden aumentar hasta un 10-12% del peso corporal en verano (Drescher-Kaden, 1977; Hofmann, 1982), y disponer de estas reservas en los períodos de carestía en el invierno, lo cual es un factor importante para aumentar su supervivencia.

En cuanto a la distribución del tiempo de pastoreo, el patrón es de tipo multimodal (Aldezabal et al., 1999), con varios máximos de actividad a lo largo del día. El acortamiento del período de luz durante el invierno evidencia dos máximos de actividad, al amanecer y al atardecer (Pepin et al., 1991; Ciefolo et Boissier, 1992).

El sarrio tiende a ingerir más cantidad de especies herbáceas que de leñosas (García-González, 1984; Aldezabal y García-González, en prensa), incluso cuando habita en medios forestales (García-González y Cuartas, 1996), al igual que sucede en los Alpes (Perle y Hamr, 1985). Sólo cuando la nieve cubre la mayor parte de los pastos en invierno es cuando el sarrio ingiere gran cantidad de leñosas, tanto en Pirineos (Berducou, 1974) como en Europa central (Obrtel et al., 1984; Kozena, 1986). En esas condiciones se alimenta de coníferas, ericáceas y otros arbustos que sobresalen de la nieve y cuando la densidad poblacional de la especies es localmente muy elevada puede causar daños a las especies forestales (Berducou, 1972).

Variaciones espacio-temporales del régimen alimentario

El régimen alimentario del sarrio experimenta variaciones que responden a la disponibilidad de los recursos tróficos. Por ejemplo, en el Parque Nacional de Ordesa se realizó un estudio (Figura 3) para comparar la alimentación de dos poblaciones muy próximas pero que no se solapaban en el uso del espacio (Aldezabal, 1996; García-González y Cuartas, 1996), una ocupando una exposición de umbría (población U) y otra de solana (población S). En el balance anual ambas poblaciones mostraron una dieta mixta con predominio de graminoides

sin grandes diferencias entre ambas poblaciones en composición general de la dieta [graminoides (58,3% U y 44,5% S), dicotiledóneas herbáceas (9% U y 18% S) y leñosas (32,7% U y 37,5% S)]. Sin embargo, la composición florística de la dieta varió significativamente entre ambas poblaciones en respuesta a las diferencias de hábitat. Las graminoides más abundantes fueron *Festuca rubra* (26,1% y *Sesleria coerulea* (13%) en la población U y *F. rubra* (21,1%) y *F. indigesta* (4,4%) en la población S. Las leñosas más consumidas fueron *Pinus* spp. (15,5%) y *Abies alba* (2,9%) en la población U y *Calluna vulgaris* (12,6%), *Echinospartium horridum* (12,3%) y *Pinus* spp. (9,2%) en la población S. Ambas poblaciones consumieron una gran diversidad de especies dicotiledóneas herbáceas, todas ellas con porcentajes inferiores al 1% en la dieta.

En la figura 3 se observan aumentos temporales del consumo de algunos componentes vegetales, que a veces coinciden con el estado fenológico óptimo de las especies consumidas. En la población U el consumo de graminoides se mantuvo relativamente constante, mientras que en la población S descendió en primavera-verano coincidiendo con el máximo de floración de las dicotiledóneas herbáceas y de la leñosa *Echinospartium horridum* (erizón)(junio-julio). En la población U el consumo de leñosas es máximo en invierno debido a la escasez de herbáceas por causa de la nieve. En la población S el consumo de leñosas aumentó en primavera con la floración del erizón (72% en junio) y en otoño con un alto consumo de brecina (*Calluna vulgaris*) (63% en noviembre).

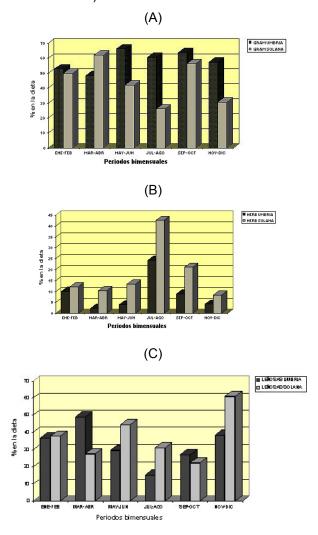


Figura 3. Comparación de la composición de la dieta entre las poblaciones de la Umbría de Arazas (oscuro) y la Solana de Diazas-Punta Acuta (gris claro) en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido por periodos bimensuales. (A) abundancia de graminoides, (B) abundancia de dicotiledóneas herbáceas; (C) abundancia de especies leñosas. (Aldezabal y García-González, en prensa).

En la figura 4 se ha representado la variación de la digestibilidad del erizón (*Echinospartum horridum*) durante el período vegetativo y su nivel de consumo por el sarrio y otros herbívoros ramoneadores. El rebeco pirenaico, al igual que otros ungulados generalistas (Owen-Smith, 1994), parece mostrar un aprovechamiento óptimo de los recursos tróficos disponibles. Altos consumos de arbustos y herbáceas se observan cuando su estado fenológico ofrece mayor digestibilidad y concentración de proteína.

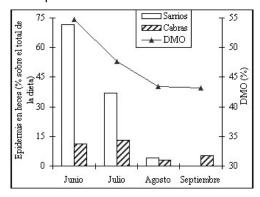


Figura 4. Estima del consumo de erizón (*Echinospartum horridum*) por sarrios (*Rupicapra pyrenaica*) y cabras domésticas durante el período estival y posible relación con los cambios que se producen en su digestibilidad (según Aldezabal, 2001 y Marinas et al., 2003). Los datos de consumo y digestibilidad no corresponden al mismo año, ni zona de estudio.

Calidad de dieta y migraciones

La concentración de nitrógeno en las heces muestra, en general, una buena correlación con el nitrógeno (N) ingerido en la dieta y por ello suele utilizarse como un indicador de la calidad de la dieta en herbívoros salvajes (Blanchard et al., 2003). En la figura 5 se han expuesto los valores medios mensuales del contenido en N fecal correspondientes a varias de las subpoblaciones de sarrios estudiadas. En general, la variación mensual del N fecal muestra un patrón unimodal, alcanzando un pico máximo durante los meses de primavera (Figura 5A). Esta tendencia puede ser atribuida a los cambios en la concentración de N que sufren las plantas a lo largo de su desarrollo fenológico. Las especies vegetales son ricas en N durante la primera fase de crecimiento (Mattson, 1980; Van Soest, 1994). Una vez florecen, la cantidad de N comienza a descender hasta llegar a valores mínimos durante la etapa de marchitamiento y senescencia, perdiendo notablemente sus propiedades nutritivas (Marinas et al., 2003).

En la figura 5B puede observarse como los grupos de sarrios supraforestales que migran altitudinalmente por encima de los 2.500 m, obtienen un segundo máximo de N fecal en julio, lo que podría suponer una ganancia extra en proteína para ese grupo. Los grupos migradores que siguen la onda fenológica del crecimiento de las plantas con la altitud (García-González et al., 1990), podrían beneficiarse de una mejor calidad de dieta (Crampe, 1997; Loison et al., 1999), con las correspondientes repercusiones sobre su capacidad de supervivencia y reproducción, tal como se ha sugerido para el ciervo (Morgantini y Hudson, 1989).

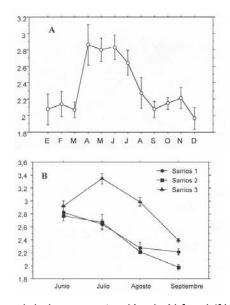


Figura 5. Variación mensual de la concentración de N fecal (%) correspondiente a varias subpoblaciones de sarrios del PNOMP y Zona Periférica. (A) Evolución anual de la subpoblación forestal de solana (1.400-2.000 m); (B) Evolución estival de la subpoblación forestal de solana (sarrios 1), supraforestal baja (1.950-2.500 m)(sarrios 2) y supraforestal alta (2.500-2.950 m)(sarrios 3). Las barras verticales indican los intervalos de confianza al 95%. Según Aldezabal (1996 y 2001).

Variación de la dieta con la edad

La dieta de adultos y jóvenes es muy similar, al menos durante la época estival (Figura 6). En ovejas y cabras se ha comprobado que las crías aprenden de sus madres los alimentos que deben comer y posteriormente muestran preferencia por ellos (Mirza y Provenza, 1990). En un estudio comparativo realizado en 1984 (Figura 6) se comprobó que, a pesar de ser muy parecidas, las dietas de jóvenes y adultos presentaban diferencias: los jóvenes consumieron cantidades ligeramente superiores de especies menos digestibles (*Festuca indigesta, F. gautieri, Nardus stricta*) y más aparentes (*Helictotrichon montanum*, espigas). También la diversidad de la dieta fue menor en estos últimos. Estas diferencias probablemente fueron debidas a la inmadurez de los mecanismos de selección de alimento (García-González, 1984).

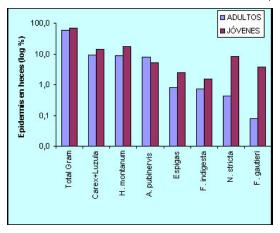


Figura 7. Comparación de la dieta estival del sarrio entre jóvenes y hembras adultas determinada mediante análisis microhistológico de las heces. Medias de 6 grupos o manadas muestreados en diferentes meses y años. El orden de importancia de los principales componentes de la dieta es similar (Spearman Z = 1,89; p =0,06) (según García-González, 1984).

Reproducción y demografía

El celo tiene lugar en noviembre. Durante el mismo se forman harenes regidos por un macho que monopoliza hasta unas 10 hembras de diferentes clases de edad. Otros machos pueden rondar los entornos del harén pero si se aproximan en exceso el macho a cargo del harén los expulsa con una rápida carrera y atacando con los cuernos. Las peleas no son frecuentes, simples escaramuzas y rápidas carreras entorno al harén. Las hembras pasan la mayor parte del tiempo pastando ajenas a la actividad de los machos. Los machos a cargo de los harenes suelen frotarse el abdomen contra el suelo del territorio, dejando marcas olfativas que parece estimular a las hembras en estro. Los harenes se emplazan en pastos subalpinos, próximos a zonas de escape (peñas y riscos, principalmente), ocupando extensiones de aproximadamente 2-3 ha. Es difícil establecer si el macho líder protege la zona y las hembras la ocupan posteriormente (como parece ser el caso del rebeco alpino) o si por el contrario es el macho el que selecciona las zonas frecuentadas por las hembras para establecer su harén. En ocasiones el macho líder reagrupa a las hembras mediante carreras entorno a ellas. Se ha observado que al menos por un periodo de tres días los harenes se mantienen constantes tanto en su composición como en su ubicación. Durante el celo los machos reducen drásticamente el tiempo dedicado a pastar. Algunos machos presentan un comportamiento territorial, habiéndose observado la ocupación de las mismas áreas durante gran parte del año y el marcaje de arbustos con las glándulas parietales

En el rebeco, la calidad del esperma no difiere entre la estación no reproductiva (junio a mediados de septiembre) y la estación reproductiva (octubre y noviembre). Sin embargo, en la estación no reproductiva hay menos machos con esperma de calidad (Martínez-Pastor et al., 2005).

Cordillera Cantábrica

Biología de la reproducción

Los primeros partos se registran a primeros de mayo (Pérez-Barbería 1994). Las hembras paren un solo cabrito. Existen observaciones de hembras acompañadas por dos cabritos, pero son tan escasas que está por confirmar si se trata de adopciones temporales o si son realmente partos dobles (Pérez-Barbería y Mutuberria, com pers). De un total de 56 hembras capturadas entre 1992 y 1993 el 90,4% de las mayores de 3 años habían ovulado mientras que ninguna de las hembras de 1 ó 2 años había ovulado (Pérez-Barbería et al. 1998). La observación del aparato reproductor de hembras capturadas permite saber si son primerizas. El útero de aquellas hembras que nunca han estado preñadas presenta un color rosado pálido, está poco vascularizado, con trompas finas y poco desarrolladas y con un miometrio delgado, liso y muy homogéneo. Por el contrario, los úteros de las hembras que ya se han reproducido al menos una vez son de color más oscuro, con un tejido muy vascularizado, que presenta paredes gruesas con bandas transversales rugosas y trompas bien desarrolladas (Pérez-Barbería 1994; Pérez-Barbería et al. 1998) (Figura 1). No se tiene información reproductora sobre las hembras de 3 años, aunque para la especie Rupicapra rupicapra se conoce que entre el 80 y 93 % de las hembras de 3 años son sexualmente maduras (Storch, 1989; Houssin et al., 1993). El porcentaje de hembras preñadas desciende hasta el 50% en animales mayores de 11 años, aunque se han encontrado hembras de 19 años preñadas.

Éxito reproductivo

Los censos para contar hembras con cabritos son muy útiles para usar la relación número de cabritos/número de hembras adultas como índice de éxito reproductivo de la población. Según una serie de conteos realizados en Asturias en los veranos correspondientes a los años 1990-2007, el número de hembras adultas con cabritos variaba entre el 52% y el 63%, con una media del 60% (es=1,5, n = 8) (González-Quirós et al., 2009), y de los censos del Parque Nacional de Picos de Europa y sierras adyacentes entre los años 1986-2008 el éxito reproductivo variaba entre el 54-100% (media=76, es=3,4, n=20) (Palacios, 2009) . Este tipo de índice reproductor infravalora la tasa de natalidad entre un 30-40% por debajo de la obtenida mediante la inspección de los ovarios, ya que está afectado por la mortalidad transcurrida entre la fecha de los partos y la fecha en que se realiza el censo, entre 45 y 60 días después. Es muy

importante definir la fecha en que se realiza el censo de crías para tener una idea del efecto de la mortalidad post-natal en el índice. El uso combinado de la inspección de los ovarios y censos post-natales es de gran ayuda para calcular la tasa de mortalidad post-natal.

Pirineos

Tasa de fertilidad

En la tabla 1 se exponen los valores de varios parámetros reproductivos y demográficos recopilados de diversos estudios llevados a cabo en los Pirineos. Como puede observarse la tasa de fertilidad (proporción de cabritos en relación a hembras mayores de 2 años), muestra una gran variabilidad, oscilando entre el 50 y 90% con una media del 70%.

Tabla 1. Parámetros demográficos del sarrio en varias Reservas y espacios protegidos de los Pirineos. *poblaciones no sometidas a actividad cinegética.

Fertilidad	Densidad	Sex	
(%)	(sarrios/km²)	Ratio	Referencia
83,3	4	0.55	Garin y Herrero 1997
75	3,4	0,3	García-González e Hidalgo 1989
70,2	5	0,55	Hidalgo 1997a
62,5	-	-	García-González et al. 1985
54,1	2,3	0,74	Hidalgo 1993a
49,1	-	-	García-González 1985
88,9		0,59	Hidalgo 1991
72,2	25	0,5	García-González et al. 1992
43,6		0,45	Hidalgo 1993b
58,5	5,2	0,87	Hidalgo 1997b
65		0,62	Canut y García-Ferré 1995
76	6,5	0,38	Parellada 1993
66,4		0,38	Berducou et al. 1982
69		0,53	Berducou et al. 1982
75	13	0,43	Herrero et al. 1998
67	13	0,87	Herrero et al. 1998
	83,3 75 70,2 62,5 54,1 49,1 88,9 72,2 43,6 58,5 65 76 66,4 69 75	(%) (sarrios/km²) 83,3 4 75 3,4 70,2 5 62,5 - 54,1 2,3 49,1 - 88,9 - 72,2 25 43,6 - 58,5 5,2 65 - 76 6,5 66,4 - 75 13	(%) (sarrios/km²) Ratio 83,3 4 0.55 75 3,4 0,3 70,2 5 0,55 62,5 - - 54,1 2,3 0,74 49,1 - - 88,9 0,59 72,2 25 0,5 43,6 0,45 58,5 5,2 0,87 65 0,62 76 6,5 0,38 66,4 0,38 69 0,53 75 13 0,43

Maladeta, 2002	75,4	5,6	0,8	Herrero et al. 2002
Posets, 2002	82,4	9,8	0,61	Herrero et al. 2002
Maladeta, 2001	78,3	4,2	0,66	Herrero et al. 2002
Posets, 2001	72,6	9,6	0,54	Herrero et al. 2002
Monte Perdido, 1999	81,9	12,4	0,72	Herrero et al. 2000
Monte Perdido, 1998	63,4	7,6	0,69	Herrero et al. 2000
Viñamala, 1998	76,8	6,8	0,73	Herrero et al. 2000
Anayet, 1998	73,6	5,6	0,8	Herrero et al. 2000

Estas tasas de fertilidad son aproximadas, pero permiten algunos comentarios generales sobre la tendencia poblacional. Con los datos expuestos en la tabla 1, se aprecia que el índice de fertilidad no está relacionado con la densidad, al igual que sucede con el rebeco de los Alpes (Allainé et al., 1990; Capurro et al., 1997). Censos repetidos en el mismo territorio durante años consecutivos, y por tanto con ligeras variaciones de la densidad, arrojan tasas de fertilidad muy diferentes (Tabla 1). En una de las poblaciones más densamente pobladas de los Pirineos (Reserva de Orlu; densidad: 34 indiv/km²), la tasa de fertilidad de las hembras maduras fue del 89% (Loison et al., 1999). Lo mismo se ha observado en otras subespecies de rebeco (Salzmann, 1977; Lovari y Cosentino, 1980).

Como posibles causas de las fuertes variaciones de la fertilidad cabe pensar más bien en la influencia de factores climáticos y en la abundancia de recursos tróficos, que a su vez pueden estar relacionados entre sí. Unas condiciones climáticas adversas, especialmente al final de la gestación e inicio del período de partos (meses de abril-mayo), puede repercutir en un peor desarrollo del feto, bajos pesos al nacimiento, reducción de la producción de leche, problemas de termorregulación de los neonatos, etc, lo cual disminuye su supervivencia. Couilloud et al. (1999) encuentran para una población de los Alpes que el peso de los cabritos en otoño está significativamente correlacionado con la densidad poblacional y la precipitación en invierno. La edad de las madres también es un factor importante en la fertilidad. Esta alcanza su óptimo a los 4 años y se mantiene en torno al 80% hasta los 13 años de edad, a partir de la cual desciende (Crampe et al., 2004).

Berducou et al. (1982) mencionan la desviación de la sex-ratio como posible factor de influencia sobre la tasa de fertilidad. El argumento sería que con sex-ratios fuertemente desviadas a favor de las hembras los machos tendrían más dificultad para cubrirlas a todas. Los datos expuestos en la tabla 1 no parecen sustentar esta hipótesis dada la ausencia de correlación entre ambos parámetros.

Mortalidad de los cabritos

Un aspecto casi más importante que el de la tasa de fertilidad, desde el punto de vista de la demografía, es el de la mortalidad de los cabritos nacidos en el año, y ligada con ella la tasa de reclutamiento de la población. Se han descrito dos máximos de la mortalidad infantil: uno a mitad de verano, que podría estar relacionado con una bajada de defensas inmunológicas (consecuencia de la disminución del suministro de calostro, Hars et Gauthier en Crampe, 1997), y otro durante el invierno, producido fundamentalmente por las rigurosas condiciones climáticas de la alta montaña. El primer pico ha sido estimado en un 15%, a partir de un

seguimiento de 6 años en dos macizos del Pirineo aragonés (Herrero et al., 2002). El segundo máximo, cuantitativamente más importante, se suele dar durante las primeras fuertes nevadas del invierno y podría estar relacionado con un déficit de peso mínimo, consecuencia de una mala alimentación o de partos tardíos (Crampe, 1997).

En su conjunto las tasas de mortalidad durante el primer año de vida oscilan entre el 40% y 50%. En la Reserva de Orlu, a partir de un seguimiento con animales marcados, se ha encontrado una tasa de supervivencia anual para los cabritos de 0,62 para las hembras y 0,64 para los machos (Loison, 1995). Como parte del mismo estudio se encontró una tasa de supervivencia de 0,58 en las cabritas en los Alpes (Loison et al., 1994).

En el Parque Nacional de los Picos de Europa (Cordillera Cantábrica) la mortalidad durante los primeros meses de vida de los cabritos puede variar desde el 5 al 80%, dependiendo de las condiciones ambientales, especialmente la abundancia de precipitación en forma de nieve. (Palacios, 2009)

Reclutamiento y edad de la primera reproducción

La tasa de reclutamiento es la proporción de la población que accede a la reproducción y suele estimarse como la proporción de jóvenes entre 1 y 2 años (primales). En rigor debería tomarse entre 1 y 3 años ya que en muchas poblaciones, especialmente las estabilizadas, las hembras no acceden a la reproducción hasta después de los 3 años (Crampe et al., 2004). En poblaciones consideradas como "colonizadoras" el 63% de las primalas se reproducen (Houssin et al., 1993). El acceso a la reproducción por parte de las jóvenes probablemente este ligado a la adquisición de un peso corporal mínimo (Bauer, 1985). Por tanto, podría estar conectado con la abundancia de recursos y el nivel de competencia dentro de la población y ser dependiente de la densidad de la población. A pesar de que a partir de los 13 años la fertilidad de las hembras desciende, la edad reproductora puede mantenerse hasta los 18 años (Crampe et al., 2004).

En un estudio realizado en el Parque Nacional de los Pirineos, se observó que las tasas de reclutamiento varían entre años y entre zonas y eran bajas tanto en hembras jóvenes (0.156 a los tres años de edad y 0.221 a los cuatro años de edad) como en hembras de mayor edad (0.414 por año para hembras de 5 a 16 años) (Crampe et al., 2006).

Tomando la proporción de primales como estimador del reclutamiento, se obtienen cifras medias del 12% (Parc National des Pyrénées, Crampe, 1997) y entre 14 y 18% en Posets-Maladeta (Herrero et al., 2002). Estos valores, notoriamente bajos si se comparan con otras especies de ungulados, provocan que las tasas de crecimiento de las poblaciones de este género sean muy bajas (Figura 1). Debido al bajo crecimiento poblacional se recomiendan cupos de caza en torno al 5%.

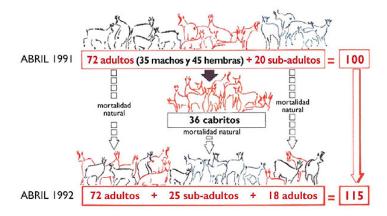


Figura 1. Representación esquemática del incremento anual medio de una población de rebecos con una sex-ratio de 0,78 (M/H), fertilidad de 0,8 (C/H), mortalidad infantil del 30% y mortalidad adulta del 10% (adaptado a partir de Corti, 1992, ONCFS).

Mortalidad de adultos

La tasa de supervivencia de los adultos es alta, en torno a 0,90, y su senescencia tardía: a partir de los 11 años la tasa de mortalidad comienza a superar el 90% (Crampe, 1997). En los Alpes también se han encontrado tasas de supervivencia altas para las hembras: 0,96, 0,91 y 0,58 para hembras adultas, primalas (1,5 - 3,5 años) y cabritas, respectivamente (Loison et al., 1994). La longevidad también es muy alta, teniendo en cuenta que se trata de un ungulado de pequeño tamaño (Peters, 1983), pudiendo sobrepasar los 20 años de vida. A pesar de que en algunas poblaciones del Pirineo Central no se han encontrado diferencias entre sexos en las tasas de supervivencia (González y Crampe, 2001), en otras del Pirineo Oriental sí se han descrito, siendo ligeramente superiores para las hembras (0,85) respecto de los machos (0,70) (Allainé et al., 1991).

En un estudio realizado en el Parque Nacional de los Pirineos, se observó que la estructura demográfica de edades varió entre el Parque Nacional de los Pirineos y una zona de colonización (Bazes). El 50% de las hembras eran menores de 5 años y el 19% tenían más de diez años en el Parque frente al 67% y el 3.6%, respectivamente en Bazes. La tasa de incremento fue menor en el Parque (1.037) que en Bazes (1.262). El tiempo de generación fue 4,97 años en Bazes y 8,25 años en el Parque (Crampe et al., 2006).

Sobre las causas de la mortalidad no hay un acuerdo unánime, ya que es difícil deslindar los factores ambientales de los denso-dependientes en los parámetros poblacionales. Varios estudios indican que la climatología (especialmente la cantidad de nieve en invierno) tendría una gran incidencia sobre la mortalidad de los cabritos, pero la de los adultos estaría más ligada a la densidad (Capurro et al., 1997). De todas formas otros estudios indican un aumento de la mortalidad de adultos en inviernos de mucha innivación (Framarin, 1985; Crampe, 1997; Chovancová y Gömory, 2000).

Sex-ratio

Pirineos

Los datos expuestos en la tabla 1 muestran como en prácticamente todas las poblaciones prospectadas en la vertiente española de los Pirineos, la sex-ratio está desviada a favor de las hembras (1,6 hembras por macho, en promedio). También los datos procedentes de la vertiente francesa muestran la misma tendencia: 1,3 hembras por macho en Cauterets (Crampe, 1997) y 2,7 en Orlu (Loison et al., 1999). La desviación se mantiene tanto en poblaciones no sometidas a explotación cinegética (Tabla 1) como en poblaciones introducidas (Levet et al., 1995). Asumiendo que la relación de sexos sea paritaria al nacimiento, la desviación de la sex-ratio en edad adulta se atribuye a una mayor mortalidad de los machos o a tasas de emigración más altas (Loison et al., 1999). Los machos que acceden a la reproducción podrían experimentar una fuerte pérdida de peso durante el celo (ver Figura 6 en Identificación) y la escasez de reservas grasas durante el invierno aumentaría su mortalidad. Otra posibilidad, no excluyente, es una mayor tasa de dispersión, especialmente en los machos jóvenes, aumentando los riegos de accidentes y su salida de las zonas de Reserva. Las tablas de caza de las zonas periféricas del Parque Nacional francés, en donde se practica la caza de todas las clases de edad, contienen una alta proporción de primales (Berducou et al., 1982; Crampe, 1997). No puede descartarse tampoco el error en los muestreos demográficos (Pepin et al., 1991), motivado por la segregación espacial de machos y hembras, que a menudo se traduce en una menor visibilidad de los primeros si ocupan zonas forestales.

Cordillera Cantábrica

En las poblaciones estudiadas de la cordillera Cantábrica la sex-ratio está desviada a favor de las hembras. Los datos del macizo occidental del PN Picos de Europa (poblaciones no cazadas) muestran un promedio de 1.33 hembras/macho (Palacios, 2009). Para poblaciones cazadas los datos varían entre 1.4 y 2.1 en las reservas de caza leonesas (Peral et al., 2009) y los 1.9 y 3.1 en las reservas de caza asturianas (González-Quirós et al., 2009). Es evidente que la sex-ratio esta fuertemente condicionada a las tasas de extracción por gestión.

El seguimiento de la sarna sarcóptica en la cordillera cantábrica ha demostrado que la enfermedad afecta más a los machos adultos que a los demás grupos de sexo y edad. Como consecuencia de la epizootia la razón sexual se desvía, más aún, a favor de las hembras. (González-Quirós et al., 2009; Peral et al., 2009; González-Quirós y Solano, 2009; Álvarez-Cienfuegos y Menéndez, 2009; Nores y González-Quirós, 2009)

La figura 2 muestra la evolución de la sex ratio en la zona afectada por la sarna en Asturias entre 1991 y 2008. En el año 1991, antes de la aparición de la sarna, era de 1,4. En el año 2001, donde la sarna había sido la causante del máximo decrecimiento poblacional anual, el valor era de 4,0 hembras/macho. (González-Quirós y Solano, 2009).

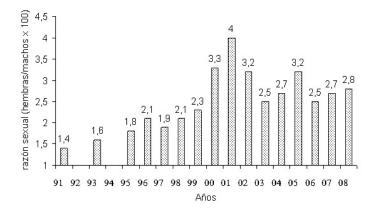


Figura 2. Evolución de la razón sexual entre los años 1991-2008 en la zona afectada por la sarna en Asturias. En los años 2006 y 2008 se realizaron muestreos parciales. La máxima disminución poblacional debida a la sarna tuvo lugar en el año 2001. Según González-Quirós y Solano (2009).

Interacciones entre especies

Sobre interacción con especies domésticas ver Hábitat y Ecología trófica.

Estrategias antidepredatorias

En zonas sometidas a actividad cinegética evita las zonas con abundante actividad humana. Tiene preferencia por ocupar áreas próximas a riscos, fuertes pendientes y el ecotono forestal que le permiten escapar fácilmente de los depredadores y molestias humanas (ver Hábitat).

Los machos tienen mayores tasas de vigilancia que las hembras (Dalmau et al., 2010).

Su característica señal de alarma es un resoplido corto. También patean el suelo entre 1 y 3 veces con una de las patas delanteras encarándose en la dirección de la que procede la alarma.

Depredadores

La única especie ibérica que depreda rebecos adultos es el lobo, aunque los cabritos también son atacados por el águila real y el zorro.

El rebeco en la dieta del lobo¹

El rebeco y el lobo (*Canis lupus*) comparten hábitat similares a través de prácticamente toda la Cordillera Cantábrica. Información procedente de cinco zonas distribuidas a lo largo de Asturias (sierras del noroccidente, suroccidente de Asturias, Parque Natural de Somiedo, Parque Natural de Redes y el territorio comprendido por el antiguo Parque Nacional de la Montaña de Covadonga (aPNMC) indica que el rebeco entra a formar parte de la dieta del lobo en relación a la abundancia de este ungulado (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de consumo de rebeco en la dieta del lobo en Asturias a lo largo de un ciclo anual. Frecuencia de aparición: porcentaje del número de heces de lobo en las que presencia de rebeco fue detectada; Biomasa: porcentaje de biomasa de rebeco respecto a la biomasa total de las presas ingeridas.

Zona	Presencia de rebeco	% Frecuencia de aparición	% Biomasa	Referencia
Sierras del Noroccidente	Ausente	-	-	Llaneza <i>et al</i> . 1996
Suroccidente de Asturias	Escaso	3,03	0,9	Llaneza, <i>et al.</i> 1996
Parque Natural de Somiedo	Abundante	6,71	5,31	Llaneza, 1996
Parque Natural de Redes	Muy Abundante	28,27	-	Llaneza, 1995
antiguo PNMC	Muy Abundante	26,67	19,24	Llaneza, <i>et al.</i> 2000

En el aPNMC el consumo de rebeco presenta cambios significativos a lo largo de todo el año, debido principalmente al distinto consumo entre primavera y verano frente al resto del año, siendo el máximo de consumo durante el otoño (Fig. 1). En el P.N. de Redes el periodo anual donde aparece un mayor consumo, al igual que en el aPNMC, fue en otoño e invierno (Fig. 1). En el Parque Natural de Somiedo el consumo de rebeco no presenta cambios significativos a lo largo de todo el año, siendo en invierno y en otoño las estaciones con mayor consumo (Fig. 1). En el suroccidente de Asturias el rebeco es consumido con mayor frecuencia, a lo largo del ciclo anual, en invierno, mientras que en el resto de las estaciones su consumo apenas supera el 2 % (Fig. 1).

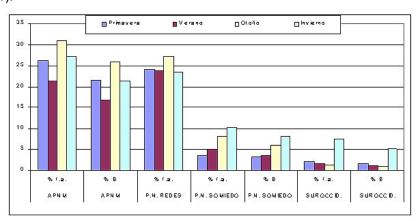


Figura. 1.- Consumos estacionales de rebeco en cuatro zonas de Asturias (% f.a: frecuencia de aparición en heces; % B: porcentaje en biomasa en relación a la biomasa total consumida)

La baja densidad de rebecos en el sur-occidente asturiano permite explicar su bajo consumo. En el aPNMC y en el P. N. de Redes la influencia de las nevadas en la predación del lobo sobre el rebeco puede explicar, en parte, el importante consumo en otoño-invierno. Es importante considerar también que, especialmente en el aPNMC, existe una mortalidad de rebecos en invierno debido a las avalanchas, inanición, etc., lo que permite que esos animales sean aprovechados por los lobos como carroña. Las crías de los rebecos durante la época de partos (primavera) son especialmente vulnerables a los ataques de los lobos.

En el P.N. de Somiedo se ha estudiado en detalle la selección de presa y alimentación del lobo (Llaneza, 1996). Cuando se realizó ese estudio el rebeco era el ungulado silvestre más abundante. El análisis realizado sobre selección de presa puso de manifiesto que el lobo mostraba una selección negativa, es decir, una menor preferencia sobre el rebeco, sólo superada por el vacuno (Tabla 2).

Tabla 2. Disponibilidad de especies y valores del Índice de Selección de Ivlev (I. S.), en el Parque Natural de Somiedo. N: número de ejemplares (resultados de los censos poblacionales). (1) porcentaje respecto al total de especies. Según Llaneza (1996).

	N	-1%	I. S.
Corzo	282	4,1	69,7
Ciervo	411	5,98	44,44
Rebeco	627	9,13	-15,27
Jabalí	300	4,36	21,22
Total P. Salvajes	1620	23,6	
Ovino	118	1,71	55,69
Caprino	593	8,63	16,37
Equino	141	2,05	44,21
Vacuno	4.394	63,99	-86,61
Total Ganado	5.246	76,4	

Esta selección negativa hacia el rebeco puede ser debida a su dificultad de captura, sobre todo en zonas muy agrestes. Se ha observado que los lobos desisten de capturar rebecos una vez que estos se encaraman a riscos de difícil acceso.

En lugares donde los rebecos son muy abundantes, como el P. N. de Redes y Picos de Europa, ocupan zonas forestales y praderas subalpinas, siendo en estas zonas donde son más vulnerables a los ataques de los lobos.

Parásitos y patógenos

Cordillera Cantábrica

El brote de sarna sarcóptica, que aún en la actualidad afecta al rebeco cantábrico (Fernández-Morán et al., 1997, González-Quirós et al., 2002), fue detectado por primera vez en mayo de 1993 en las proximidades del Pico Torres (Concejo de Aller, Asturias). Desde entonces el área afectada por la enfermedad se ha ido extendiendo de forma continua, habiendo sido registrados hasta 2007 un número superior a los 1500 animales afectados en las Reservas Regionales de Caza del Principado de Asturias (González-Quirós y Sánchez 2007), así como en las reservas regionales de Mampodre y Riaño en León (Peral et al., 2009). Esto convierte a la sarna sarcóptica en el proceso patológico más importante de cuantos afectan al rebeco cantábrico en fechas recientes (Rodríguez et al., 2009).

A principios del año 2000 se confirmó la existencia de la enfermedad en el interior del Parque Nacional de los Picos de Europa, concretamente en el municipio leonés de Sajambre. En enero de 2002 la epidemia llegó al desfiladero de los Beyos (Río Sella) para continuar avanzando hacia el Este (Álvarez-Cienfuegos y Menéndez, 2009). En el año 2008 la sarna había sido detectada en los límites de Cantabria con León y Palencia.

La sarna sarcóptica ha afectado a gran parte del núcleo de la población oriental de rebeco cantábrico (situado al este de la autopista del Huerna) sin que en 2009 hubiera todavía alcanzado la zona más oriental de su distribución en Cantabria. En 2009 el núcleo occidental de la Cordillera Cantábrica no presentaba ejemplares con sarna sarcóptica, sin embargo la expansión poblacional de este núcleo podría, en un futuro, comunicar ambas poblaciones y facilitar la transmisión de la enfermedad a la población occidental (González-Quirós y Solano, 2009).

Las comunidades de Asturias y Castilla y León tomaron diversas medidas de control para frenar la progresión de la enfermedad, pero han resultado infructuosas. Por ejemplo, en las reservas leonesas de Riaño y Mampodre se abatieron entre 1999 y 2008 un total de 900 ejemplares supuestamente infectados (Peral et al., 2009). Los programas de seguimiento de la enfermedad han permitido registrar su extensión y virulencia.

Después de haber transcurrido 15 años desde el inicio del brote de sarna, la enfermedad ha avanzado unos 40 kilómetros dirección Este, a una media de 2,6 km/año y a fecha de 2009 sigue su avance. Quedan libres de la enfermedad las poblaciones situadas al Oeste del foco de inicio, probablemente debido a que las menores densidades de rebecos en esta área dificultan su transmisión. En 2009 alrededor del 56% de la población ya convive con la sarna afectando al 60% de su área de distribución (Pérez-Barbería et al., 2009). (Ver Distribución).

Las lesiones dérmicas se manifiestan como una inflamación epidérmica crónica con hiperqueratosis y paraqueratosis. En el rebeco cantábrico las primeras lesiones se detectan generalmente a nivel de cuello, orejas y cara, para extenderse paulatinamente pudiendo afectar a la práctica totalidad de su superficie corporal. Aparte de las alteraciones cutáneas indicadas, cabe señalar una mayor presencia de otros agentes parasitarios, un evidente deterioro de la condición corporal (menor engrasamiento perirenal) y un mayor nivel de estrés crónico (basado en el mayor tamaño de las glándulas adrenales) (Rodríguez et al., 2009).

En función de las lesiones observadas y el comportamiento, los animales se pueden clasificar en cuatro grupos: Tipo 1. Imposible verificar la presencia de la enfermedad. Únicamente pausas en su actividad normal y comienzo de rascado. Tipo 2. Clara evidencia de la enfermedad. Se observan lesiones a distancia, comportamiento con continuos rascado y sacudidas. Tipo 3. El animal muestra aspecto enfermizo, movilidad limitada y lesiones extendidas. Tipo 4. Movilidad prácticamente nula y lesiones muy extendidas. (Álvarez-Cienfuegos y Menéndez, 2009).

Si analizamos la afección de la sarna según sexos y clases de edad, comprobamos como la epidemia incide en mayor medida en los machos adultos, lo que explica la alteración de la razón sexual en las poblaciones afectadas. Las crías resultan poco infestadas. Estas afecciones diferenciales según sexos y clases de edad, también habían sido constatadas en algunas poblaciones alpinas de rebecos (Onderscheka, 1982), aunque no han sido observadas en otras áreas, como en los Dolomitas Italianos (Rossi et al., 2007). (González-Quirós y Solano, 2009).

Entre agosto de 1997 y agosto de 1998 se marcaron 22 rebecos adultos en la Reserva Regional de Caza de Caso que no fue afectada por la sarna hasta el invierno de 1998. El objetivo del marcaje era evaluar la mortalidad debida a la sarna en una zona muy próxima al frente de avance.

El tiempo medio de desaparición de los ejemplares, fue de 24,1 meses para los machos y de 33,7 meses para las hembras. En 11 de esos rebecos se diagnosticó la afección por sarna (González-Quirós y Solano, 2009).

Entre el resto de agentes patógenos cabe destacar la presencia de anticuerpos frente a pestivirus (relevante considerando las mortalidades asociadas en poblaciones de rebeco pirenaico, así como frente a agentes bacterianos como *Mycobacterium avium paratuberculosis, Leptospira interrogans y Chlamydophila abortus* y un protozoo (*Toxoplasma gondii*). La ausencia de otros agentes patógenos estudiados y la escasa prevalencia de algunos de los procesos detectados, así como los datos de necropsia de animales muestreados aleatoriamente, indican un buen estado sanitario de las poblaciones de rebeco cantábrico en Asturias (Rodríguez et al., 2009).

Pirineos

La queratoconjuntivitis ha sido la epizootia más extendida en las poblaciones de rebecos en los últimos años. Causa purulencias en torno a los ojos y llega a producir la ceguera total. Se extendió con virulencia a las poblaciones del Pirineo Central y occidental en la década de los 80 (Müller et GM PNP, 1984). Durante la década de los 90 apareció algún brote aislado de escasa importancia y se considera que la enfermedad sigue latente. A pesar de que la contagiosidad es muy elevada, muestra una patogeneicidad reducida. Las poblaciones se recuperan adecuadamente después del brote epidémico, por lo que cualquier medida preventiva o profiláctica frente a la queratoconjuntivitis se ha demostrado inútil (Loison et al., 1996).

Por otra parte, las neumonías causadas por *Pasteurella multocida* están consideradas como una patología importante de las gamuzas. Causa mortalidad, a veces elevada, en crías y jóvenes durante el verano y el otoño, principalmente.

Recientemente ha aparecido en el Pirineo catalán un nuevo agente patógeno, conocido como pestivirus, que puede causar una alta mortalidad. Fue detectado por primera vez en 2001-2002 en la Reserva de caza del Alt Pallars (Marco y Lavín, 2004). En determinados valles de esta reserva se advirtió una reducción del censo del 40%, aunque no pudo ser atribuido completamente a esta causa. Los síntomas son: debilidad y dificultad de movimiento, alopecia progresiva, hiperpigmentación de la piel, presencia de garrapatas, etc. Desde finales de los 90, en el Pirineo español se realizan controles sanitarios rutinarios de una proporción variable de los animales cazados y encontrados muertos. Este pestivirus, la enfermedad de la frontera (border disease virus, BDV, pestivirus que afecta pricipalmente a ovejas y cabras), se ha identificado en ejemplares de Pirineos encontrados muertos (Arnal et al., 2004; Hurtado et al., 2004; Frolich et al., 2005). El análisis de muestras de 116 rebecos recogidas entre 2002 y 2006 ha revelado que la infección es endémica y podría tener impacto sobre la dinámica de poblaciones de rebecos (Marco et al., 2008).

Se ha detectado dermatofitosis causada por *Trichophyton mentagrophytes* en rebecos de los Pirineos orientales (Marco et al., 2007), infección por los piroplasmas *Theileria* sp. OT3 y *Theileria ovis* (García Sanmartín et al., 2007) y anticuerpos de *Toxoplasma gondii* en el 20% de una muestra (n = 10) de rebecos (Gauss et al., 2006).

Actividad

Ver detalles en Ecología trófica.

Dominio vital

Pocos estudios se han realizado hasta el momento destinados a establecer el área de campeo del rebeco pirenaico. Crampe et al. (2004) establecen el área de campeo de las hembras en 20,4 ha en verano y 11,2 ha en invierno en una población no cazada y estabilizada (crecimiento poblacional del 2%) del sector de Cauterets en el P. N. des Pyrénées. Mientras que Levet et al. (1995) estiman un área de campeo para las hembras entre 100 y 200 ha en una población reintroducida a baja altitud. Loison et al. (1999) calculan áreas de campeo de 150 y 300 ha, para machos y hembras respectivamente, en la Reserva d'Orlu, una población de alta densidad (34 indiv/km²) y crecimiento poblacional del 13%. Seguimientos realizados recientemente en Andorra proporcionan cifras de 211 y 190 ha para machos y hembras respectivamente (Solá, 2004).

Movimientos

Ver detalles en Ecología trófica.

Se ha observado en el Parque Nacional de los Pirineos que todas las hembras de una población se concentran en una zona de refugio. En verano, una parte de las hembras son sedentarias (52,2%) y permanecen en la misma zona de refugio invernal, mientras que otras

(46,8%) se desplazan a una distancia horizontal de 1,4-9,2 km y una elevación de 300-800 m superior (Crampe et al., 2007).

Patrón social y comportamiento

Cordillera Cantábrica

En el rebeco cantábrico se han detectado 4 tipos de grupos sociales, hembras con crías (mediana = 2 - 33, media de medianas = 4), hembras sin crías (mediana = 1 - 5, media de medianas = 1), grupos mixtos (mediana = 2 – 55, media de medianas = 6,5), y machos (mediana = 1 – 16, media de medianas = 8) (Pérez-Barbería y Nores, 1994). Los tamaños de los grupos que no contienen crías son más estables en el tiempo. Los grupos de hembras sin crías nunca excedían de 5 individuos, mientras que los grupos de machos suelen formar agregaciones de hasta 16 individuos, aunque los individuos solitarios también son frecuentes. Los grupos de hembras con crías muestran gran variación en el tamaño de grupo durante la mayor parte del año, la mayor estabilidad tiene lugar durante otoño y primavera. Los grupos de hembras con crías son de mayor tamaño en las áreas desprovistas de terreno de escape. En las zonas con terrenos de escape (riscos, quebradas, grandes pendientes y proximidad al bosque) los rebecos se desplazan con agilidad, detectan la proximidad de los depredadores y rara vez son molestados por excursionistas o ganaderos. Algunos autores han sugerido que la agregación en áreas abiertas desprovistas de terreno de escape está favorecida por el incremento del contacto visual entre miembros del grupo (Hirth, 1977; Jordá, 1981; Elsner-Schack, 1985; Lagory, 1986; Lovari y Consentino, 1986; Richard-Hansen et al., 1992). El incremento de tamaño de grupo de las agregaciones de hembras con crías en terrenos de escape no es una buena estrategia para evitar la depredación. En estas zonas un incremento en el tamaño de grupo incrementaría la localización visual por los depredadores e impediría una huida eficiente. Al comienzo de los partos el tamaño de grupo de las hembras con crías tenía una mediana de 3 a últimos de abril, y de 5,5 en junio. En verano en las zonas desprovistas de terrenos de escape el tamaño de grupo de las hembras con crías incrementaba (mediana = 12), por estas fechas las crías ya se desenvuelven con agilidad y la probabilidad de escapar de un ataque de los depredadores incrementa. En general las zonas desprovistas de terrenos de escape tienen pasto más abundante y de mejor calidad que las zonas de escape (Pérez-Barbería y Nores, 1994).

Otra variable que debe ser considerada a la hora de analizar el tamaño de grupo es la densidad poblacional. Utilizando censos de 24 áreas de la montaña cantábrica con presencia de rebeco se obtuvo una correlación positiva entre el tamaño de grupo y la densidad poblacional (mediana = $2,013+0,193 \times densidad$; $r^2 = 0,453$, p = 0.0003) (Pérez-Barbería y Nores, 1994).

Pirineos

La conducta social del rebeco pirenaico ha sido objeto de bastantes estudios, sobre todo por parte de investigadores franceses de la escuela de Toulouse (González y Berducou, 1985; Richard-Hansen y Campan, 1992; Pepin et al., 1996b?). Se han descrito numerosos tipos de grupos atendiendo a las combinaciones de sexo-edad para su clasificación (Figura 1; Berducou y Bousses, 1985). En realidad, la única combinación grupal estable y sólida parece ser la de madre-hijo, la cual puede prolongarse hasta el segundo año de vida (Bousses y Cornaire, 1982; González y Berducou, 1985; Gerard y Richard-Hansen, 1992). También se ha descrito la formación de ciertos clanes, que corresponderían a grupos de animales que migran juntos, pero sin una gran cohesión entre ellos en el tiempo (Crampe et al., 2004).

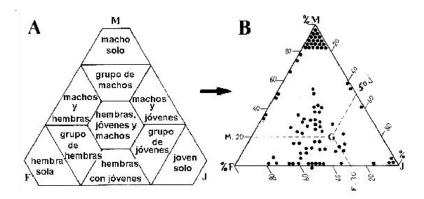


Figura 1 A. Diagrama propuesto por Berducou y Bousses (1985) para representar a los diferentes tipos de grupo de sarrio según la proporción de machos, jóvenes y hembras que entran en su composición. B. Ejemplo de distribución grupal encontrado en el Valle d'Osseau en noviembre de 1980; el punto G correspondería a un grupo matriarcal con 30% hembras, 50% jóvenes y 20% machos.

Los machos suelen estar separados de las hembras excepto en el período de celo, el cual ocurre durante el mes de noviembre. El resto del año los machos pueden ser solitarios, formar grupos de machos o grupos mixtos con las hembras. Durante el celo los machos dominantes establecen harenes de varias hembras que guardan y defienden frente a otros machos. También se han descrito tendencias al comportamiento territorial en los machos (Pepin et al., 1991; Crampe, 1997; Pérez-Barbería et al., 1997).

En las grandes manadas matriarcales a veces puede observarse la formación de "guarderías" (Couturier, 1938; Krämer, 1969), que correspondería a grupos de cabritos rodeados por hembras adultas, que supuestamente ejercerían una cierta "vigilancia" sobre ellos.

Generalmente dos son los factores importantes que se arguyen para explicar el tamaño medio de los grupos: la densidad de población (Pérez-Barbería y Nores, 1994) y el carácter abierto o cerrado del medio (Richard-Hansen et al., 1992). La elevada densidad favorece la existencia de grandes grupos matriarcales y de grupos de machos (Figura 2) (Berducou y Bousses, 1985) y el medio forestal parece favorecer la formación de grupos pequeños (Herrero et al., 1996). Sin embargo se han encontrado excepciones a este patrón general, tanto en Pirineos (Richard-Hansen et al., 1992; Crampe, 1997) como en otras subespecies (Lovari y Cosentino, 1986).

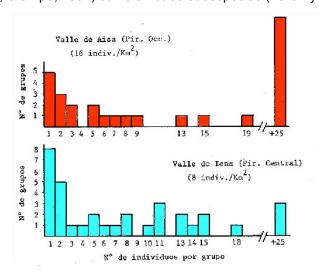


Figura 2. Comparación de la distribución del tamaño de los grupos encontrados en dos poblaciones pirenaicas de diferente densidad (según García-González et al., 1985).

La dinámica de grupos se relaciona con la densidad de población. La tasa a la que los grupos se unen aumenta al incrementarse el número de grupos. Por otro lado, la tasa a la que los grupos se dividen aumenta con su tamaño. En tercer lugar, la tasa de eventos de fusión o división aumenta cuando la densidad de población se incrementa (Pepin y Gerard, 2008).

La abundancia y distribución del alimento son los parámetros que mejor explican el tamaño de los grupos (Pérez-Barbería y Nores, 1994). En invierno el alimento escaso y disperso favorece la formación de grupos pequeños, probablemente debido a que así tienden a disminuir la competencia alimentaria, como se ha sugerido para el corzo (Maublanc et al., 1987). Sin embargo, desde la primavera hasta el otoño la disponibilidad de alimento es mayor y los grupos crecen en tamaño. Las grandes agregaciones del verano pueden estar asociadas con la distribución restringida de las zonas de alimentación preferente, más que a complejas interacciones sociales. Estas zonas suelen ser pequeños valles colgados, con pastos de alta calidad (del tipo *Primulion*), y alejados del tránsito humano y de las zonas intensamente utilizadas por el ganado (García González et al., 1985).

Bibliografía

Alcalá, L., Morales, J. (1997). A primitive caprine from the Upper Vallesian of La Roma 2 (Alfambra, Teruel, Aragón, Spain). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 324: 947-953.

Aldezabal, A. (1996). Estudio nutricional del sarrio (Rupicapra pyrenaica pyrenaica) en la Reserva de Caza de Viñamala. Informe final. Instituto de Estudios Altoaragoneses, Huesca.

Aldezabal, A. (2001). El sistema de pastoreo del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Pirineo Central, Aragón). Interacción entre la vegetación supraforestal y los grandes herbívoros. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.

Aldezabal, A., García-González, R. (2004). La alimentación del sarrio (*Rupicapra p. pyrenaica*) en el Pirineo Central. En: Herrero, J., Escudero, E., Luco, D.F.d., García-González., R. (Eds.). *El sarrio: biología, patología y gestión*. (presentado en las Jornadas sobre el sarrio 2003). Consejo Protección de la Naturaleza de Aragón, Gobierno de Aragón, Zaragoza.

Aldezabal, A., Garin, I., García-González, R. (1999). Activity rhythms and the influence of some environmental variables on summer ungulate behaviour in Ordesa-Monte Perdido National Park. *Pirineos*, 153-154: 145-157.

Alférez, F., Molero, G., Bustos, V. (1981). Los restos fósiles más meridionales de *Rupicapra rupicapra* hallados en Europa. *COL-PA*, 36: 53-59.

Altuna, J. (1990). La caza de los herbívoros durante el Paleolítico y Mesolítico del País Vasco. *Munibe*, 42: 229-240.

Altuna, J. (1992). El medio ambiente durante el Pleistoceno Superior en la región cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos. *Munibe*, 44: 13-29.

Alvarez-Busto, J., García-Etxebarria, K., Herrero, J., Garin, I., Jugo, B. M. (2007). Diversity and evolution of the Mhc-DRB1 gene in the two endemic Iberian subspecies of Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica*. *Heredity*, 99 (4): 406-413.

Alvarez-Cienfuegos, G., Menéndez, M. (2009). Seguimiento de la sarna sarcóptica en el Parque Nacional de los Picos de Europa. Pp. 320-336. En: Perez-Barberia, F.J. y Palacios, B. (eds.), (2009). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501p.

Allainé, D., Houssin, H., Gaillard, J.M. (1990). Étude de la variabilité spatio-temporelle d'une indice de reproduction dans une population de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage*, 7: 85-94.

Allaine, D., Menaut, P., Catusse, M., Gaillard, J.M., Pepin, D. (1991). Estimation des taux de survie par sexe chez l'isard adulte (*Rupicapra pyrenaica*). *Gibier Faune Sauvage*, 8: 55-64.

Appolinaire, J., Muller, P., Berducou, C. (1984). Capture et marquage d'isards. *Documents Scientifiques du Parc National des Pyrénées*, 2: 1-110.

Arnal, M. C., Fernández de Luco, D., Riba, L., Maley, M., Gilray, J., Willoughby, K., Vilcek, S., Nettleton, P. F. (2004). A novel pestivirus associated with deaths in Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Journal of General Virology*, 85 (12): 3653-3657.

Balboa, J. A. (1992). El Bierzo en la obra de dos militares del siglo XVIII: Datoli y Munárriz. Tr. Bellavista, Ponferrada.

Baldeón, A. (1993). El yacimiento de Lezetxiki (Guipuzcoa, País Vasco). Los niveles musterienses. *Munibe*, 45: 3-97.

Bauer, J. J. (1985). Fecundity patterns of stable and colonising chamois populations of New Zealand and Europe. Pp. 154-165. En: Lovari, S. (Ed.). *The Biology and Management of Mountain Ungulates*. Croom Helm, London.

Berducou, C. (1972). L'isard nuit-il à l'environnement? Pirineos, 105: 119-127.

Berducou, C. (1974). Contribution a l'étude d'un problème éco-phisiologique pyrénéen: L'alimentation Hivernale de l'Isard. n.º 428. Ecole Nationale Superieure Agronomique de Toulouse.

Berducou, C. (1982). A propos de la biologie hivernale de l'isard: la notion de station-refuge et ses implications. *Pirineos*, 117: 79-90.

Berducou, C. (1984). Spatial and trophic interactions between wild and domestic ungulates, in the French mountain National Parks. 2nd International Rangeland Congress. Synopsis. Adelaida, Australia.

Berducou, C., Besson, J.P., Occ., G.d.P.N.P. (1982). Dynamique des populations d'isards du Parc National des Pyrénées Occidentales de 1968-1981. *Acta Biológica Montana*, 1: 153-175.

Berducou, C., Novoa, C., Saint Hilaire, K., Appolinaire, J., Menaut, P. (2004). Etat des populations et modes de gestion de l'isard, aux Pyrénées françaises. En: Herrero, J., Escudero, E., Fernández de Luco, D., García-González, R. (Eds.). *El sarrio: biología, patología y gestión. Actas de las Primeras Jornadas Pirenaicas sobre el Sarrio. Marzo 2003, Jaca.* Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.

Blainville, H. de (1816). Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du Regne animal. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris.

Blanco, J. C. (2007). Estado de conservación de los mamíferos de España. Pp. 66-70. En: Palomo, L. J., Gisbert, J., Blanco, J. C. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los mamíferos de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid. 586 pp.

Blanchard, P., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Jorgenson, J.T. (2003). A test of long-term fecal nitrogen monitoring to evaluate nutritional status in bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management*, 67: 477-484.

Bousses, P., Cornaire, S. (1982). L'ontogenese du comportement de jeune isard. *Documents scientifiques du Parc National des Pyrénées*, 10: 1-122.

Cabrera, A. (1910). On a new Antelope and on the Spanish Chamois. *Proc. Zool. Soc. London*, 1910: 998-999.

Cabrera, A. (1914). *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 441 pp.

Cano, M., García-Rovés, P., González-Quirós, P., Nores, C. (2009). Experiencias de estimación de poblaciones de rebeco en la cordillera Cantábrica. Pp. 416-447. En: Pérez-Barbería, F. J.,

- Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.
- Canut, J., García-Ferré, D. (1995). Dades preliminars sobre l'estructura i dinámica poblacional de l'Isard (*Rupicapra pyrenaica*) al P.N. d'Aigüestortes i estany de Sant Maurici i zona perifèrica. Pp. 175-192. En: *La investigació al P.N. d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. III Jornades sobre recerca, 26-28 Oct. 1994.* Generalitat de Catalunya, Boí (Lleida).
- Capurro, A.F., Gatto, M., Tosi, G. (1997). Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. *Ecography*, 20: 37-47.
- Ciofolo, I., Boissier, M. (1992). Diurnal fluctuations in activity in the izard. J. Ethol., 10: 1-5.
- Clavería, A., García-Petit, J., Mataix, L. (2004). Estatus i gestió de l'isard a Catalunya. En: Herrero, J., Escudero, E., Fernández de Luco, D., García-González, R. (Eds.). *El sarrio: biología, patología y gestión. Actas de las Primeras Jornadas Pirenaicas sobre el Sarrio. Marzo 2003, Jaca.* Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. (1982). Winter mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, 198: 515-519.
- Conde de Yebes (1942). Veinte años de caza mayor, Editorial Plus-Ultra, Madrid.
- Corti, R. (1992). *Le Chamois et l'Isard. Plaquette ONC.* Poncet SA Imprimeurs, Échirolles/Eybens.
- Couilloud, F., Jullien, J.M., Fraty, D. (1999). Le poids des chevreaux en automne: un bioindicateur utilisable pour suivre l'évolution d'une population de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage*, 16: 273-287.
- Couturier, M. A. J. (1938). Le chamois. B. Arthaud, Grenoble.
- Couturier, M. A. J. (1958). Parallèle anatomique, physiologique et écologique entre le pied du bouquetin des Alpes (*Capra aegagrus ibex ibex*) et celui du chamois (*Rupicapra rupicapra*) en rapport avec l'adaptation à la montagne de ces deux espèces. *Mammalia*, 22: 76-89.
- Crampe, J. P. (1986). Aperçus démographiques sur une population d'isards protégée. *Documents Scientifiques du Parc National des Pyrénées*, 21: 1-53.
- Crampe, J. P. (1997). Caractéristiques bio-démographiques d'une population d'isards (*Rupicapra p. pyrenaica*) non-chasée dans le Parc National des Pyrénées, en vallée de Cauterets. *Documents scientifiques du Parc National des Pyrénées*, 31: 1-169.
- Crampe, J. P., Bon, R., Gerard, J. F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E., González, G. (2007). Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian Journal of Zoology*, 85 (1): 16-25.
- Crampe, J. P., Caens, J. C., Dumerc, J. L., Pepin, D. (1997). La masse corporelle comme indicateur de la condition physique hivernale de l'Isard, *Rupicapra pyrenaica* (Artiodactyla, Bovidae). *Mammalia*, 61: 73-85.
- Crampe, J. P., Caens, P., Florence, E., Gérard, J. F., González, G., Serrano, E. (2004). Résultats préliminaires sur l'organisation spatiale de femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans une population du Parc National des Pyrénées. En: Herrero, J., Escudero, E., Luco, D.F.d., García-González., R. (Eds.). *El sarrio: biología, patología y gestión*. (presentado en las Jornadas sobre el sarrio 2003). Consejo Protección de la Naturaleza de Aragón, Gobierno de Aragón, Zaragoza.
- Crampe, J. P., Loison, A., Gaillard, J. M., Florence, E., Caens, P., Appolinaire, J. (2006). Patrons de reproduction des femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) dans une

population non chassee et consequences demographiques. *Canadian Journal of Zoology*, 84 (9): 1263-1268.

Crampe, J.-P., Caens, P., Florence, E., Gaillard, J.-M., Loison, A. (en prensa). Effets de l'âge sur la reproduction des femelles d'isards *Rupicapra pyrenaica* dans un population du Parc National des Pyrénées. En: *El sarrio: biología, patología y gestión.* Actas de las Primeras Jornadas Pirenaicas sobre el Sarrio. Marzo 2003, Jaca. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón., Zaragoza.

Chovancová, B., Gömöry, D. (2000). Influence of some climatic factors and predators on the population size of Tatra chamois in the Tatra National park. *Ibex J. Mt. Ecol.*, 5: 173-183.

Christie, A. H. (1964). A note on the Chamois in New Zealand. *Proceeding of the N. Z. Ecological Society*, 11: 32-36.

Dalmau, A., Ferret, A., Manteca, X. (2010). Vigilance behavior of Pyrenean chamois *Rupicapra pyrenaica* pyrenaica: Effect of sex and position in the herd. *Current Zoology*, 56 (2): 232-237.

Day, G. I., Schemnitz, S. D., Taber, R. D. (1980). Capturing and marking wild animals. Pp. 61-88. n: Schemnitz, S. D., Toschik, L. (Eds.). *Wildlife Management Techniques Manual*. The Wildlife Society, Washington.

Dolan, J. M. (1963). Beitrag zur systematischen Gliederung des Tribus Rupicaprini Simpson, 1945. *J. Zoolog. Syst. Evol. Res.*, 1: 311-407.

Domínguez, A., Rodríguez, F., Albornoz, J., Pérez, T. (2009). El rebeco cantábrico, filogeografía e historia evolutiva. Pp. 70-102. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva). Conservación y Gestión de sus poblaciones.* Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Drescher-Kaden, V. (1977). Energy supply of chamois: microbial fermentations of natural food in rumen and cecum during summer and winter in the Alps. Pp. 114-124. *XIIIth Congress of Game Biologist*. Wildlife Soc., Washington.

Dubray, D. (1993). Techniques de capture et marquage des ongulés sauvages. En : O. N. C., Dubray, D., (Eds.). *Actes du Symposium techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages*, 20-22 mars 1990, Mèze.

Elsner-Schack, Von, I. (1985). Seasonal changes in the size of chamois groups in the Ammergauer mountains, Bavaria. Pp. 148-153. En: Lovari, S. (Ed.). *The Biology and management of mountain ungulates*. Croom-Helm, London.

Escudero, E., García, J.M., Herrero, J. (2004). La Gestión del Sarrio en Aragón. En: Herrero, J., Escudero, E., Fernández de Luco, D., García-González, R. (Eds.). *El sarrio: biología, patología y gestión. Actas de las Primeras Jornadas Pirenaicas sobre el Sarrio. Marzo 2003, Jaca.* Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.

Falconi, C., Oleaga, A., López-Olvera, J. R., Casais, R., Prieto, M., Gortázar, C. (2010). Prevalence of antibodies against selected agents shared between Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*) and domestic goats. *European Journal of Wildlife Research*, 56 (3): 319-325.

Fernández Morán, J., Gómez, S., Ballesteros, F., Quirós, P., Benito, J.L., Feliu, C., Nieto, J.M. (1997). Epizootiology of sarcoptic mange in a population of cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*) in Northwestern Spain. *Veterinary Parasitology 73, 163-171.*

Fernández-López, J. M, Fernández, A., Palomero, G. (1990). Status y distribución del rebeco cantábrico (*Rupicapra pyrenaica parva*). Departamento de Geografía, Urbanismo y Ordenación del Territorio, Universidad de Cantabria. Informe inédito.

Fernández-López, J. M., García-González, R. (1986). Craniometrie comparée entre le chamois pyrénéen et le cantabrique. *Mammalia*, 50: 87-97.

Framarin, F. (1985). The population density of chamois and ibex in the Grand Paradise National Park, Italy. *Biol. Conserv.*, 32: 51-57.

Frolich, K., Jung, S., Ludwig, A., Lieckfeldt, D., Gibert, P., Gauthier, D., Hars, J. (2005). Detection of a newly described pestivirus of Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) in France. *Journal of Wildlife Diseases*, 41 (3): 606-610.

Gadow, H. (1997). Por el norte de España [1897]. Ediciones Trea-Artes Gráficas Noega, Gijón.

García Sanmartín, J., Aurtenetxe, O., Barral, M., Marco, I., Lavin, S., García-Pérez, A. L., Hurtado, A. (2007). Molecular detection and characterization of piroplasms infecting cervids and chamois in northern Spain. *Parasitology*, 134 (3): 391-398.

García-González, R. (1984). L'emploi des épidermis végétaux dans la determination du regime alimentaire de l'isard dans les Pyrénées occidentales. *Documents d'Ecologie Pyrénéenne*, 3-4: 307-313.

García-González, R. (1985). Datos preliminares para el estudio de las poblaciones de sarrio (*Rupicapra rupicapra pyrenaica* Bonaparte, 1844) en el Pirineo Central. *Munibe (Ciencias Naturales)*, 37: 5-15.

García-González, R., Alvera, B. (1986). Relaciones entre la composición mineral de plantas abundantes en pastos supraforestales pirenaicos y su utilización por los rumiantes. Pp. 249-265. *Actas XXVI Reunión Cientifica de la S. E. P.* Consejería de Agricultura y Pesca, Oviedo.

García-González, R., Cuartas, P. (1996). Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 88: 15-23.

García-González, R., Herrero, J. (2002). *Rupicapra pyrenaica* Bonaparte, 1845. Rebeco. Pp. 322-325. En: Palomo, L. J., Gisbert, J. (Eds.). *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - SECEM - SECEMU, Madrid.

García-González, R., Herrero, J. (2007). *Rupicapra pyrenaica* Bonaparte, 1845. Pp. 362-365. En: Palomo, L. J., Gisbert, J., Blanco, J. C. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los mamíferos de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid. 586 pp.

García-González, R., Herrero, J., García-Serrano, A. (2000). Resultados de las fichas de control de sarrio en las Reservas de Caza de Aragón. Pp. 35-43. En: Herrero, J., García-Serrano, A., Fernández de Luco, D., García-González, R., Couto, S. (Eds.). *Jornadas técnicas sobre el sarrio (Rupicapra pyrenaica pyrenaica)*. Gobierno de Aragón, Jaca.

García-González, R., Herrero, J., Hidalgo, R. (1985). Estimación puntual de diversos parámetros poblacionales y distributivos del sarrio en el Pirineo Occidental. *Pirineos*, 35: 53-63.

García-González, R., Herrero, J., Hidalgo, R. (1985). Estimación puntual de diversos parámetros poblacionales y distributivos del sarrio en el Pirineo Occidental. *Pirineos*, 35: 53-63.

García-González, R., Hidalgo, R. (1989). Census and summer-autumn distribution of Pyrenean chamois in "Los Valles" National Hunting Reserve (Spain). Pp. 225-241. En: C.I.C. (Ed.). Symposium Chamois, Ljubljana 1988, Paris.

García-González, R., Hidalgo, R., Ameztoy, J.M., Herrero, J. (1992). Census, population structure and habitat use of a chamois population in Ordesa N.P. living in sympatry with the Pyrenean wild goat. Pp. 321-325. En: Spitz, F., Janeau, G., Gonzalez, G., Aulagnier, S. (Eds.), Ongulés/Ungulates 91. SFEPM-IRGM, Paris-Toulouse.

García-González, R., Hidalgo, R., Montserrat, C. (1990). Patterns of time and space use by livestock in the Pyrenean summer ranges: a case study in the Aragon valley. *Mountain Research and Development*, 10: 241-255.

García-González, R., Montserrat, P. (1986). Determinación de la dieta de ungulados estivantes en pastos supraforestales del Pirineo Occidental. Pp. 119-134. *Actas XXVI Reunión Científica de la S. E. E. P.* Consejería de Agricultura y Pesca, Oviedo.

García-Manteca, P., Santín, C., Nores, C. (2009). Distribución potencial del rebeco cantábrico en Asturias. Pp. 474-492. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Garin, I., Herrero, J. (1997). Distribution, abundance and demographic parameters of the Pyrenean Chamois (*Rupicapra p. pyrenaica*) in Navarre, Western Pyreness. *Mammalia*, 61: 55-63.

Gauss, C. B. L., Dubey, J. P., Vidal, D., Cabezón, O., Ruiz-Fons, F., Vicente, J., Marco, I., Lavin, S., Gortázar, C., Almería, S. (2006). Prevalence of *Toxoplasma gondii* antibodies in red deer (*Cervus elaphus*) and other wild ruminants from Spain. *Veterinary Parasitology*, 136 (3-4): 193-200.

Gentry, A. W. (1978). Bovidae. Pp. 540-572. En: *Evolution of American Mammals*. Maglio, V. J., Cooke, H. B. S. (Eds.). Harvard Univ. Press, Cambridge.

Gentry, A. W. (2000). The Ruminant radiation. Pp. 11-25. En: Vrba, E. S., Schaller, G.B. (Eds.). *Antelopes, Deer, and Relatives. Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematics, and Conservation*. Yale University Press, New Haven.

Gerard, J.F., Richard-Hansen, C. (1992). Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes*, 28: 111-122.

González Aguirre, J. (1897). *Diccionario geográfico y estadístico de Asturias*. Imprenta La Tipografía, La Habana

Gonzalez, G., Berducou, C. (1985). Les groupes sociaux d'isards et de mouflons au massif du Carlit (Pyrénées Orientales). Gibier Faune Sauvage, 4: 85-102.

Gonzalez, G., Crampe, J.-P. (2001). Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2072-2079.

González-Quirós, P. (2009). Captura y reintroducciones de rebecos en la cordillera Cantábrica. Pp. 448-473. En: Perez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

González-Quirós, P., Sánchez, M. (2004). Estudio de Repoblación de Rebeco en Proaza. Consejería de Medio Ambiente, Ordenación del territorio e Infraestructuras del Principado de Asturias. Informe inédito.

González-Quirós, P., Sánchez, S. (2007). *Censo de Rebeco en las Reservas de Caza de la Zona occidental de Asturias, año 2007*. Informe Inédito. Consejería de Medio Ambiente y Desarrollo Rural del Principado de Asturias.

González-Quirós, P., Sánchez, S., Solano, S. (2002). Programa de Seguimiento de la Evolución de la Sarna en las Poblaciones de Rebeco de las Reservas de Caza de Aller, Caso, Piloña y Ponga. Informe Inédito. Consejería de Medio Ambiente del Principado de Asturias.

González-Quirós, P., Silva, P., Solano, S. (2009). Dinámica poblacional del rebeco cantábrico en las reservas regionales de caza de Asturias. Pp. 126-153. En: Perez-Barberia, F.J. y Palacios, B. (eds.), (2009). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501p.

González-Quirós, P., Solano, S. (2009). Monitorización del brote de sarna sarcóptica en las reservas regionales de caza de Asturias. Pp. 292-319. En: Perez-Barberia, F.J. y Palacios, B.

- (eds.), (2009). El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva). Conservación y Gestión de sus poblaciones. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501p.
- Gonzalo, J., Lucientes, J., Castillo, J. A. (1992). Bronchopulmonary nematodes in Chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in Ordesa and Monte Perdido National Park (Pyrenees of Aragon, Spain). *Verh. Ber. Erkrg.*, 34: 367-370.
- Gortázar, C., Herrero, J., Villafuerte, R., Marco, J. (2000). Historical examination of the status of large mammals in Aragon, Spain. *Mammalia*, 64: 411-422.
 - Guisan, A., Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology.
 - Ecological Modelling, 135: 147-189.
- Hammer, S., Nadlinger, K., Hartl, G. B. (1995). Mitochondrial-dna differentiation in chamois (genus *Rupicapra*) implications for taxonomy, conservation, and management. *Acta Theriologica*, Supplement 3:145-155.
- Hassanin, A., Douzery, E. J. P. (2000). Is the newly described Vietnamese bovid *Pseudonovibos spiralis* a chamois (genus *Rupicapra*)? *Naturwissenschaften*, 87: 122-124.
- Hassanin, A., Douzery, E. J. P. 1999. The tribal radiation of the family Bovidae (Artiodactyla) and the evolution of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 13: 227-243.
- Herrero, J., Escudero, E., Fernández de Luco, D., García-González, R. (Eds.) (2004). *El sarrio: biología, patología y gestión*. Actas de las Primeras Jornadas Pirenaicas sobre el Sarrio. Marzo 2003, Jaca (Huesca). Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Zaragoza.
- Herrero, J., García-González, R., Garin, I., García-Serrano, A., Aldezabal, A. (2000). *Plan de gestión del sarrio en la Reserva de Caza de Viñamala (Macizos de Anayet, Biñamala y Monte Perdido)*. Informe inédito. Sección de Caza y Pesca, Gobierno de Aragón, Zaragoza.
- Herrero, J., Garin, I., García-González, R., García-Serrano, A., Aldezabal, A. (1998). Plan de Caza del Sarrio (*Rupicapra p. pyrenaica*) de la Reserva de Caza de Benasque. Informe inédito. Sección de Caza y Pesca. Gobierno de Aragón.
- Herrero, J., Garin, I., García-González, R., García-Serrano, A., Aldezabal, A. (2000). Seguimiento demográfico del sarrio en Aragón y Navarra. Pp. 35-43. En:, Herrero, J., García-Serrano, A., Fernández de Luco, D., García-González, R., Couto, S. (Eds.). *Jornadas técnicas sobre el sarrio (Rupicapra pyrenaica pyrenaica)*. Gobierno de Aragón, Jaca.
- Herrero, J., Garin, I., García-González, R., García-Serrano, A., Aldezabal, A. (2002). *El sarrio en Aragón*. Prames Gobierno de Aragón, Zaragoza.
 - Herrero, J., Garin, I., García-Serrano, A., García-González, R. (1996). Habitat use in a
 - Rupicapra pyrenaica pyrenaica forest population. Forest Ecology and Management, 88: 25-
 - 30. Herrero, J., Lovari, S., Berducou, C. (2010). Rupicapra pyrenaica. En: IUCN Red List of
 - Threatened Species. Version 2010.3. <www.iucnredlist.org>.
- Herrero, J., Prada, C., García-Serrano, A. (2002). Plan de Caza del Sarrio (Rupicapra p. pyrenaica) en los Macizos de Posets y Maladeta. Informe inédito. Sección de Caza y Pesca. Gobierno de Aragón, Zaragoza.
- Herrero, J., Prada, C., García-Serrano, A., García-González, R. (2003). Factores que influyen en el peso del sarrio adulto *Rupicapra p. pyrenaica*. Pp. 91. *VI Jornadas de la SECEM*. SECEM, Ciudad Real.

- Hidalgo, R. (1991). Evaluación de la influencia de la actividad cinegética en la estructura y la distribución de las poblaciones de Sarrio en la Reserva Nacional de Caza de Viñamala, Huesca. Informe Inédito, 2 Vol. Diputación General de Aragón,.
- Hidalgo, R. (1993a). Censo y estructura de las poblaciones de Sarrio de las zonas de ampliación de las Reservas Nacionales de caza de Viñamala y Los Valles. Informe Inédito. Diputación General de Aragón,
- Hidalgo, R. (1993b). Seguimiento poblacional y captura de Bucardos en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. Informe Inédito. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza,
- Hidalgo, R. (1997a). Censo de sarrios en la parte occidental de la Reserva de Caza de Los Valles. informe inédito. Sección de Caza y Pesca. Gobierno de Aragón, Zaragoza.
- Hidalgo, R. (1997b). Censo de sarrios en la parte occidental de la Reserva de Caza de Los Circos. informe inédito. Sección de Caza y Pesca. Gobierno de Aragón, Zaragoza.
- Hirth, D. H. (1977). Social behaviour of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs*, 53: 1-55.
- Hofmann, R. R. (1982). Adaptation saisonniere et evolutive du tractus digestif du chamois (*Rupicapra rupicapra*). Pp. 82-88. En: C.I.C. (Ed.).. *Symposium Chamois*, Paris.
- Houssin, H., Loison, A., Gaillard, J.-M. (1993). Participation à la reproduction des femelles de chamois *Rupicapra rupicapra* en fonction de leur âge dans une population alpine chassé. *Gibier Faune Sauvage*, 10: 39-45.
- Hurtado, A., Aduriz, G., Gómez, N., Oporto, B., Juste, R. A., Lavin, S., López-Olvera, J. R., Marco, I. (2004). Molecular identification of a new pestivirus associated with increased mortality in the pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) in Spain. *Journal of Wildlife Diseases*, 40 (4): 796-800.
- Isasti, L. de (1850). Compendio historial de la muy noble y muy leal provincia de Guipúzcoa. Imprenta J.R. Baroja, San Sebastián.
- Jordá, P. J. (1981). Parámetros de gregarismo del gamo (*Dama dama*) en el coto de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 237-289.
- Kozena, I. (1986). Further data on the winter diet of chamois, *Rupicapra rupicapra*, in the Jeseniky mountains. *Folia Zoologica*, 35: 207-214.
- Krämer, A. (1969). Organisation sociale et comportement social d'une population de chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) des Alpes. *Z. Tierpsychology*, 26: 889-964.
- Lagory, K. E. (1986). Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. *Behaviour*, 98: 168-179.
- Levet, M., Appolinaire, J., Catusse, M., Thion, N. (1995). Demographic data, spacial behaviour and dispersion of an Isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) population in stage of colonization. *Mammalia*, 59: 489-500.
- Loison, A. (1995). Approches intra- et interspécifiques de la dynamique des populations: l'example du chamois. PhD Thesis. Université Claude-Bernard - Lyon I.
- Loison, A., Appolinaire, J., Jullien, J. M., Dubray, D. (2006). How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica? Wildlife Biology*, 12 (1): 77-88.
- Loison, A., Gaillard, J. M., Gaillard, J. M., Jullien, J. M. (1996). Demographic patterns after an epizootic of keratoconjunctivitis in a chamois population. *Journal of Wildlife Management*, 60: 517-527.

- Loison, A., Gaillard, J.M., Houssin, H. (1994). New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from observation of marked animals. *Can. J. Zool.*, 72: 591-597.
- Loison, A., Jullien, J. M., Menaut, P. (1999). Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy*, 80: 620-632.
- Lovari, S. (1987). Evolutionary aspects of the biology of chamois, *Rupicapra* spp. (*Bovidae, Caprin*ae). Pp. 51-61. En: Soma, H. (Ed.). *The Biology and Management of Capricornis and Related Mountain Antelopes*. Croom Helm, London.
- Lovari, S., Cosentino, R. (1980). Herd structure and social behaviour of the Abruzzian chamois (*Rupicapra rupicapra ornata* Neumann, 1899). *Monitore zool. ital. (N.S.)*, 14: 109-110.
- Lovari, S., Cosentino, R. (1986). Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bool. Zool.*, 53: 73-78.
- Lovari, S., Scala, C., 1980. Revision of *Rupicapra* genus. I. A statistical re-evaluation of Couturier's data on the morphometry of six chamois subspecies. *Boll. Zool.*, 47: 113–124.
- Lydekker, R. (1913). Catalogue of the Ungulate Mammals of British Museum (Natural History). London.
- Llaneza, L. (1995). *Variación de la dieta del lobo en Asturias*. Consejería de Agricultura. Principado de Asturias. Informe Inédito. 35 pp.
- Llaneza, L. (1996). Selección de Presa y Alimentación del Lobo Ibérico (Canis lupus L.) en el Parque Natural de Somiedo. Seminario de Investigación. Universidad de Oviedo. 20 pp.
- Llaneza, L., Fernández, A., Nores, C. (1996). Dieta del lobo en dos zonas de Asturias (España) que difieren de carga ganadera. *Doñana Acta Vertebrata*, 23 (2): 201-213.
- Llaneza, L., Iglesias, J., Rico, M. (2000). Hábitos alimenticios del lobo en el antiguo Parque Nacional de la Montaña de Covadonga. *Galemys*, 12 (N.E.): 93-102.
- Madoz, P. (1845). Diccionario Geográfico-Estadístico-Histórico de España y sus posesiones de *Ultramar*. Libros Galicia, Madrid.
- Marco, I., Lavin, S. (2004). El seguimiento sanitario del rebeco en Cataluña y Val d'Aran. En: Herrero, J., Escudero, E., Luco, D.F.d., García-González, R. (Eds.). *El sarrio: biología, patología y gestión*. Consejo Protección de la Naturaleza de Aragón, Gobierno de Aragón, Zaragoza.
- Marco, I., López-Olvera, J. R., Gibert, P., Abarca, L., Gauthier, D., Lavin, S. (2007). Dermatophytosis caused by *Trichophyton mentagrophytes* in the Southern Chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Eastern Pyrenees. *Zoonoses and Public Health*, 54 (6-7): 278-280.
- Marco, I., Rosell, R., Cabezón, O., Mentaberre, G., Casas, E., Velarde, R., López-Olvera, J. R., Hurtado, A., Lavin, S. (2008). Epidemiological study of border disease virus infection in Southern chamois (*Rupicapra pyrenaica*) after an outbreak of disease in the Pyrenees (NE Spain). *Veterinary Microbiology*, 127 (1-2): 29-38.
- Marinas, A., García-González, R., Fondevila, M. (2003). The nutritive value of five species occurring in the summer grazing ranges of the Pyrenees. *Animal Science*, 76: 461-469.
- Martínez-Pastor, F., Guerra, C., Kaabi, M., García-Macías, V., de Paz, P., Alvarez, M., Herraez, P., Anel, L. (2005). Season effect on genitalia and epididymal sperm from Iberian red deer, roe deer and Cantabrian chamois. *Theriogenology*, 63 (7): 1857-1875.
 - Masini, F. (1985). Würmian and Holocene Chamois of Italy. Pp. 31-44. En: Lovari, S. (Ed.). *The Biology and Management of Mountain Ungulates*. Croom Helm, London.
- Masini, F., Lovari, S. (1988). Systematics, phylogenetic relationships and dispersal of the Chamois (*Rupicapra spp.*). *Quaternary research*, 30: 339-340.

Massei, G., Randi, E., Markov, G., Genov, P. (1994). Multivariate analysis of craniometric characters in Bulgarian chamois. *Hystrix*, 5: 17-29.

Mattson, W. J. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 119-161.

Maublanc, M.-L., Bideau, E., Vincent, J.-P. (1987). Flexibilité de l'organisation sociale du Chevreuil en fonction des caractéristiques de l'environnement. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42: 109-133.

Mirza, S. N., Provenza, F.D. (1990). Preference of the mother affects selection and avoidance of foods by lambs differing in age. *Applied Animal Behaviour Science*, 28: 255-263.

Morgantini, L. E., Hudson, R. J. (1989). Nutritional significance of wapiti (*Cervus elaphus*) migrations to alpine ranges in Western Alberta, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 21: 288-295.

Muller, P., P N P, G. M. (1984). Keratoconjuntivite de l'isard. *Documents Scientifiques du Parc National des Pyrénées*, 13: 1-105.

Nascetti, G., Lovari, S., Lanfranchi, P., Berducou, C., Mattiucci, S., Rossi, L., Bullini, L. (1985). Revision of *Rupicapra* genus. III. Electrophoretic studies demonstrating species distinction of chamois populations of the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. Pp. 56-62. En: Lovari, S. (Ed.). *Biology and management of mountain ungulates*. Croom-Helm, London.

Nores, C., González-Quirós, P. (2009). Cambios demográficos provocados por la sarna. Pp. 338-359. En: Pérez-Barbería, F.J. y Palacios, B. (eds.), (2009). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501p.

Nores, C., Vázquez, V. M. (1987). *La conservación de los vertebrados terrestres asturianos.* Madrid: Ministerio de Obras Públicas y Urbanismo, Centro de Publicaciones.

Novoa, C., Appolinaire, J., Menaut, P., Berducou, C. (2004). Statut et gestion de l'isard aux Pyrénées françaises. En: *El sarrio: biología, patología y gestión*. Actas de las Primeras Jornadas Pirenaicas sobre el Sarrio. Marzo 2003, Jaca, Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón., Zaragoza.

Nowak, R. M. (1999). *Walker's Mammals of the World*. 6th edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Obrtel, R., Holisova, V., Kozena, I. (1984). The winter diet of chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*, in the Jeseniky mts. *Folia Zoologica*, 33: 327-388.

Onderscheka, K. (1982) Etat actuel de la recherche sur la gale du chamois. Pp. 89-108. En: Proc. Symp. Sur le chamois. Conseil International de la Chasse et de la Faune sauvage. Ljubljana.

Ortuño, F., de la Peña, J. (1977). Reservas y Cotos Nacionales de Caza. 2. Región Cantábrica. Incafo, Madrid.

Owen-Smith, N. (1994). Foraging responses of Kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology*, 75: 1050-1062.

Palacios, B. (2009). Seguimiento poblacional de rebeco cantábrico en el Parque Nacional de los Picos de Europa. Pp. 210-266. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva)*. *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Parc National des Pyrénées (2000). Atlas du Parc National des Pyrénées. Tarbes.

Parellada, X. (1993). *Informe cens isard a la tardor 1993. Reserva Nacional Fresser-Setcases*. Informe inédito. Direcció General del Medi Natural, Barcelona.

- Pepin, D., Faivre, R., Menaut, P. (1996a). Factors affecting the relationship between body mass and age in the izard. *Journal of Mammalogy*, 77: 351-358.
- Pepin, D., Gerard, J. F. (2008). Group dynamics and local population density dependence of group size in the Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica*. *Animal Behaviour*, 75 (2): 361-369.
- Pepin, D., Gonzalez, G., Bon, R. (1991). Le Chamois et L'isard. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl., 6: 111-153.
- Pepin, D., Joachim, J., Ferrie, E. (1997). Variability of spring habitat selection by isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1955-1965.
- Pepin, D., Lamerenx, F., Chadelaud, H. (1996b). Diurnal grouping and activity patterns of the Pyrenean chamois in winter. *Ethology, Ecology & Evolution*, 8: 135-145.
- Pepin, D., N'Da, L. (1992). Spatial and temporal relationships between sheep and a protected population of Isards (*Rupicapra pyrenaica*) during daytime in summer. Pp. 331-333. En: Spitz, F., Janeau, G., Gonzalez, G., Aulagnier, S. (Eds.), *Ongulés/Ungulates 91*. S.F.E.P.M. I.R.G.M., Paris Toulouse.
- Peral, J.C., García, E., Paredes, F., Martínez, J.J., Gomez, C., Benito, F. (2009). Situación y gestión de las poblaciones de rebeco cantábrico en Castilla y León. Pp. 170-201. En: Pérez-Barbería, F.J. y Palacios, B. (eds.), (2009). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva)*. *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501p.
- Pérez, T., Albornoz, J., Domínguez, A. (2002). Phylogeography of chamois (*Rupicapra* spp.) inferred from microsatellites. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 524-534.
- Pérez-Barbería, F. J. (1994). *Biología, ecología y caracterización genética del rebeco cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva).* Tesis doctoral, Universidad de Oviedo. 112 pp.
- Pérez-Barbería, F. J. (1994b). Determination of age in Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*) from jaw tooth-row eruption and wear. *Journal of Zoology*, 233: 649-656.
- Pérez-Barbería, F. J. (2009). Necesidad de un seguimiento coordinado en la condición poblacional del rebeco cantábrico. Pp. 494-501. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva). Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.
- Pérez-Barbería, F. J., Fernández-López, J. M. (1996). Using cementum annuli to estimate cantabrian chamois age. *Journal of Wildlife Management*, 60: 62-67.
- Pérez-Barbería, F. J., Machordom, A., Fernández, J., Nores, C. (1996a). Genetic variability in Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera, 1910). *Zeitschrift fur Saugetierkunde*, 61: 276-284.
- Pérez-Barbería, F. J., Mutuberria, G. (1996). Teeth eruption pattern in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva. Acta Theriologica*, 41: 217-221.
- Pérez-Barbería, F. J., Mutuberria, G., Nores, C. (1998). Reproductive parameters, kidney fat index, and grazing activity relationships between the sexes in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriologica*, 43: 311-324.
- Pérez-Barbería, F. J., Nores, C. (1994). Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriologica*, 39: 295-305.
- Pérez-Barbería, F. J., Oliván, M., Osoro, K., Nores, C. (1997). Sex, seasonal and spatial differences in the diet of Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. *Acta Theriologica*, 42: 37-46.
- Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B., González-Quirós, P., Cano, M., Nores, C., Díaz, A. (2009). La evolución de la población del rebeco en la cordillera Cantábrica. Pp. 106-125. En: Pérez-

Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Pérez-Barbería, F. J., Pérez-Fernández, E. (2009). Identificación, biología y ecología del rebeco cantábrico. Pp. 26-69. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Pargues Nacionales, Madrid. 501 pp.

Pérez-Barbería, F. J., Robles, L. (2009). ¿Afecta la actividad cinegética a la morfología de los cuernos del rebeco cantábrico? Pp. 396-414. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico* (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Pérez-Barbería, F. J., Robles, L., Nores, C. (1996b). Horn growth pattern in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*: influence of sex, location and phaenology. *Acta Theriologica*, 41: 83-92.

Perle, A., Hamr, J. (1985). Food habits of chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) in Northern Tyrol. Pp. 77-84. En: Lovari, S. (Ed.). *The Biology and Management of Mountain Ungulates*. Croom Helm, London.

Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.

Piñeiro Maceiras, J. (1997). Fauna histórica de Trevinca. Natureza Galega, 31: 19-22.

Price, S. A., Bininda-Emonds, O. R. P., Gittleman, J. L. (2005). A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biol. Rev.*, 80: 445-473.

Quirós Fernández, F. J., Marcos Beltrán, J. (2009). Gestión cinegética del rebeco cantábrico en el Principado de Asturias. Pp. 362-383. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva). Conservación y Gestión de sus poblaciones.* Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Real Academia de la Historia (1802). *Diccionario Geográfico-Histórico de España. Comprende el Reyno de Navarra, Señoría de Vizcaya y provincias de Álava y Guipúzcoa.* Tomos I y II. Madrid.

Rebollo, S., Robles, L., Gómez-Sal, A. (1993). The influence of livestosck management on land use competition between domestic and wild ungulates: sheep and chamois *Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera in the cantabrian range. *Pirineos*, 141-142: 47-62.

Reimers, E., Nordby, O. (1968). Relationship between age and tooth cementum layers in norwegian reindeer. *J. Wildl. Manage.*, 32: 957-961.

Richard-Hansen, C., Campan, R. (1992). Social environment of Isard Kids, *Rupicapra p. pyrenaica*, during their ontogeny. *Z. Säugetierkunde*, 57: 351-363.

Richard-Hansen, C., González, G., Gerard, J. F. (1992). Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage*, 9: 137-149.

Rodríguez, F., Pérez, T., Hammer, S.E., Albornoz, J., Domínguez, A. (2010) Integrating phylogeographic patterns of microsatellite and mtDNA divergence to infer the evolutionary history of chamois (genus *Rupicapra*). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 222.

Rodríguez, O., Oleaga, A., Prieto, M., Espí, A., Balseiro, A., Casais, R., Gortázar, C. (2009). Seguimiento sanitario del rebeco cantábrico en el Principado de Asturias. Pp. 270-290. En: Perez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva). Conservación y Gestión de sus poblaciones.* Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Ropiquet, A., Hassanin, A. (2005). Molecular evidence for the polyphyly of the genus *Hemitragus* (Mammalia, Bovidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 36: 154-168.

Rossi, L., Fraquelli, C., Vesco, U., Permunian, R., Sommavilla, G. M., Carmignola, G., da Pozzo, R., Meneguz, P. G. (2007). Descriptie epidemiology of a scabies epidemic in chamois in the Dolomite Alps, Italy. *Eur. J. Wildl. Res.*, 53 (2): 131-141.

Ruiz-Olmo, J., Aguilar, A. (1995). *Els Grans Mamífers de Cataluyna i Andorra*. Lynx Edicions, Barcelona.

Salzmann, H. C. (1977). Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Gemsen im Schweizerischen Jura. Zeitschrift für Säugetierkunde, 42: 180-188.

Salzmann, H. C. (1977b). Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Gemsen im Schweizerischen Jura. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 42: 180-188.

Serdio, A. (2009). Biometría y gestión cinegética del rebeco cantábrico en la antigua reserva nacional de caza de Picos de Europa. Pp. 384-395. En: Pérez-Barbería, F. J., Palacios, B. (Eds.). *El Rebeco Cantábrico (Rupicapra pyrenaica parva). Conservación y Gestión de sus poblaciones*. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Naturaleza y Parques Nacionales, Madrid. 501 pp.

Shackleton, D. M., Lovari, S. (1997). Classification adopted for the Caprinae Survey. Pp. 9-14. En: Shackleton, D. M. (Ed.). *Wild Sheep and oats and their relatives. Status survey and Conservation action Plan for Caprinae*. IUCN/SSC Caprinae Specialist Group. Gland & Cambridge.

Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin American Museum Natural History*, 85: 1-350.

Solá, J. (2004). El sarrio en el Principado de Andorra. Estado de las poblaciones, gestión y perspectivas. *Segundas Jornadas técnicas sobre el sarrio en Aragón*. Gobierno de Aragón, Jaca, 31 de marzo al 2 de abril 2004.

Storch, I. (1989). Condition in chamois populations under different harvest levels in Bavaria. *J. Wildl. Manag.*, 53: 925-928.

Thenius, E., Hofer, H. (1960). Stammesgeschichte der Saugetiere. Springer-Verlag, Berlin.

Van Soest, P. J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell Univ. Press, Ithaca and London.

Von Hardenberg, A., Bassano, P., Peracino, A., Lovari, S. (2000). Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating season. *Ethology*, 106: 617-630.

Revisiones: 24-07-2008; 28-10-2010