

# La utilidad de los modelos de distribución de especies en la gestión cinegética de los ungulados silvestres

P. Refoyo, C. Olmedo & B. Muñoz

Reffoy, P., Olmedo, C. & Muñoz, B., 2014. La utilidad de los modelos de distribución de especies en la gestión cinegética de los ungulados silvestres. *Animal Biodiversity and Conservation*, 37.2: 165–176.

## Abstract

*The usefulness of species distribution models in hunting management of wild ungulates.*— We developed a distribution model of Iberian ibex (*Capra pyrenaica*) using the maximum entropy method (Maxent) based on information from the database of the Spanish Ministry of Agriculture, Food and Environment. The goal was to study the usefulness of such models to determine potential areas for reintroduction or natural colonization of the species. To validate the model, we used data generated from known densities of the Iberian ibex in 107 protected areas: 26 areas where the species is present, and 81 where it is not present. Findings showed that the preferred habitat for the species has steep slopes, altitude over 1,000 m, and seasonal variation in precipitation and temperature. We detected a significant relationship between the densities obtained in the study areas and their relation to the preferred habitat. Our results indicate these models can be useful in species management planning to determine areas for reintroduction of the species.

Key words: Maxent, LIC (Site of Community Importance, SCI), Reintroduction, *Capra*, Capridae

## Resumen

*La utilidad de los modelos de distribución de especies en la gestión cinegética de los ungulados silvestres.*— En este trabajo se ha elaborado un modelo para la distribución de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) en la España peninsular utilizando el método de la máxima entropía (Maxent) a partir de la información disponible en la base de datos del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente del Gobierno de España. Se pretende establecer la utilidad de este tipo de modelos para determinar las posibles áreas de reintroducción o colonización natural de la especie. El modelo se ha validado con los valores de la densidad conocida de la especie en 107 espacios protegidos (26 con presencia de la especie y 81 con ausencia de la misma). Los resultados han puesto de manifiesto que las áreas adecuadas para la especie tienen pendientes pronunciadas, una cierta altitud (superior a los 1.000 m) y un determinado patrón estacional de precipitaciones y temperaturas. Se ha detectado una relación significativa entre las densidades obtenidas en las zonas de estudio y la idoneidad del territorio. Los resultados sugieren utilizar estos modelos para establecer áreas de reintroducción en políticas globales que faciliten la gestión de la especie.

Palabras clave: Maxent, LIC, Reintroducción, *Capra*, Capridae

Received: 23 V 14; Conditional acceptance: 24 IX 14; Final acceptance: 9 X 14

Pablo Refoyo Román, Cristina Olmedo Salinas & Benito Muñoz Araújo, Depto. de Zoología y Antropología Física, Fac. de CC. Biológicas, Univ. Complutense de Madrid, c/ José Antonio Novais, 12, E-28040 Madrid, España (Spain).

Corresponding author: Pablo Refoyo. E-mail: pa.refoyo@bio.ucm.es

## Introducción

La cabra montés (*Capra pyrenaica*, Schinz, 1838) es un artiodáctilo silvestre que se distribuye por las principales cordilleras del este y el sur de la península, además del Macizo de Gredos (Herrero & Pérez, 2008). A partir de estas poblaciones se ha producido una serie de colonizaciones, reintroducciones y sueltas que ha facilitado su expansión (Refoyo, 2012). Sin embargo, estas reintroducciones han respondido a criterios económicos y no a los requerimientos ecológicos de la especie o a su posible repercusión en el medio. La mayoría de las reintroducciones se ha llevado a cabo sin un seguimiento continuado (Converse et al., 2013; Refoyo et al., 2014) y sin analizar su relación con las variables ambientales (Odum, 1986), lo cual incumple los criterios establecidos para este tipo de actuaciones, que sugieren determinar la idoneidad del territorio de destino (IUCN/SSC, 2013). Para solucionar este problema y determinar dicha idoneidad, se propone utilizar modelos de distribución de especies (MDE) (Refoyo, 2012).

La utilización de modelos de distribución de especies es una práctica cada vez más utilizada para especies singulares o amenazadas (Guisan et al., 2006; García et al., 2007; Osborne & Suárez-Seoane, 2007; Moreno et al., 2011). Como también son habituales los trabajos relacionados con especies cinegéticas, por lo que los MDE se están convirtiendo en una herramienta cada vez más importante en la gestión y conservación de estas especies (Vargas et al., 2007; Delibes-Mateos et al., 2009; Acevedo et al., 2010; Yongyut et al., 2012; Acevedo et al., 2014), así como en su planificación futura (Acevedo et al., 2011a). Sin embargo, son pocos los estudios sobre la cabra montés ibérica y nulos los que analizan su situación en la península (Refoyo, 2012), a pesar del elevado esfuerzo de gestión que se realiza sobre la especie en todo el territorio nacional.

Por otro lado, la mayoría de estos estudios intenta validar los modelos obtenidos comparándolos con otros modelos predictivos (Guisan & Thuiller, 2005; Elith et al., 2006; Leathwick et al., 2006; Moisen et al., 2006; Meynard & Quinn, 2007; Mateo et al., 2010; Heikkinen et al., 2012; Gritti et al., 2013), lo que a veces, genera resultados contradictorios (Austin, 2007), y son pocos los trabajos que proponen validar los modelos con datos de densidades o abundancias reales (Fielding & Bell, 1997; Elith & Leathwick, 2009; Acevedo et al., 2011b).

Con este trabajo intentamos determinar la superficie peninsular idónea para la presencia de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) a partir de MDE, validar dichos resultados comparando los datos de idoneidad obtenidos con valores reales de densidad y demostrar así la utilidad de los MDE como herramientas de gestión de determinadas especies cinegéticas.

## Material y métodos

### Zona de estudio

El estudio se ha realizado en la España peninsular, que es el territorio de la península ibérica (sin Portugal y Andorra) ubicado en la parte occidental del continente europeo y que cuenta con una extensión de 492.175 km<sup>2</sup>. Presenta un relieve muy montañoso, con una altitud media de 660 m. Las diferentes cadenas montañosas ocupan casi la mitad del territorio y se articulan en torno a una gran Meseta Central (excepto los Pirineos y el Sistema Bético). Estas características otorgan a la zona un especial interés para una especie como la cabra montés, *Capra pyrenaica*.

Los datos de presencia de la especie se han obtenido a partir de la información disponible del Ministerio de Medio Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Según dicha información, la especie está presente en 647 cuadrículas de 10 x 10 km, que es la unidad de nuestros análisis.

Teniendo en cuenta las necesidades ecológicas de la especie (Alados & Escos, 1995; Acevedo & Cassinello, 2007; Herrero & Pérez, 2008), se han seleccionado algunas variables topográficas (altitud, pendiente y orientación, procedentes de capas digitales del Instituto Geológico Nacional de España), antrópicas (influencia antrópica, obtenida de Sanderson et al., 2002), tróficas (Land Cover Corine, 2006, versión 12/2009: <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/corine-land-cover-2006-clc2006-100-m-version-12-2009/>) y 19 variables climáticas (Worldclim, <http://www.worldclim.org/>).

Para evitar las posibles correlaciones existentes entre las variables, que podrían distorsionar los resultados obtenidos y aumentar la redundancia de datos (Graham, 2003; Muñoz & Felicísimo, 2004), se llevó a cabo un análisis de correlación (Statistica 7.0) y se seleccionaron las variables sin correlación (influencia antrópica, vegetación, orientación y pendiente), las que mostraban una correlación reducida con el resto de variables (la estacionalidad de las precipitaciones y de las temperaturas y la precipitación anual), además de la altitud como indicador de la heterogeneidad del medio (Lobo & Hortal, 2003). Por último, dado que todas las variables térmicas están muy relacionadas entre sí, solamente se seleccionó la temperatura media anual ( $p > 0,05$ ;  $n = 647$ ) (tabla 1). Para obtener los valores de cada variable en cada una de las 647 cuadrículas de 10 x 10 km, se calculó la media de dichos valores en cuatro puntos seleccionados al azar dentro de cada cuadrícula.

### Modelo de distribución de especies

La elaboración del modelo se ha realizado con el programa Maxent (Phillips et al., 2006; Phillips & Dudík, 2008). Para evitar el sobreajuste, se han seleccionado los parámetros de ajuste aconsejados por defecto (Phillips et al., 2009; Elith et al., 2010), se han realizado 10 réplicas y se ha escogido para la exposición de resultados la representación de la media de las mismas (salida logística del modelo). En todos los casos, se apartó de manera aleatoria el 30% de los registros de la muestra para utilizarlos como puntos de prueba y se utilizó el 70% restante para ejecutar el modelo (Tellería et al., 2012).

Se ha utilizado el valor ROC-AUC para establecer la discriminación del modelo (Fielding & Bell, 1997; Phillips et al., 2006; Elith et al., 2006).

### Validación externa del modelo

La validación externa del modelo se ha realizado mediante cuatro análisis de regresión simple que comparan la idoneidad del medio en diversos espacios protegidos con las densidades conocidas de cabra montés en dichos espacios (tras su normalización mediante transformación logarítmica). Se han seleccionado 107 lugares de importancia comunitaria (LIC) distribuidos por todo el territorio peninsular español y con diferentes condiciones ambientales (tabla 2). Los 107 LIC se han clasificado en tres grupos: (i) grupo I (26 LIC), que comprende los espacios en los que *Capra pyrenaica* está presente y se conoce su densidad (Sánchez Hernández, 2002; Pérez et al., 2002; Fandos et al., 2010; Refoyo, 2012); (ii) grupo II (60 LIC), que comprende espacios en los que la especie no está presente (densidad 0) a pesar de tener características fisiográficas y orográficas adecuadas (zonas rocosas y montañosas con diversidad vegetal), y (iii) grupo III (21 LIC), que comprende los espacios sin presencia de cabra montés (densidad 0) y cuyas características son poco adecuadas para la especie (zonas llanas, humedales y zonas sin roquedos). En el primer análisis (análisis 1) se han tenido en cuenta todos los espacios. En el segundo (análisis 2) se analizaron únicamente los espacios de los grupos I y II (zonas con o sin presencia de la especie, pero adecuados para la cabra montés en toda la península). El tercer análisis (análisis 3) es similar al análisis 1 pero únicamente tiene en cuenta los LIC ubicados en las zonas de la península más idóneas para la especie según el modelo generado, es decir, la mitad suroriental de la península. En esta zona se seleccionaron 75 LIC que comprendían los 26 LIC con presencia de la especie (grupo I) y 49 LIC de los grupos II y III (40 LIC con características adecuadas y nueve LIC sin ellas). Por último, se analizaron únicamente los 64 LIC ubicados en la zona suroriental de la península que poseen condiciones fisiográficas adecuadas (26 del Grupo I y 38 del Grupo II) (análisis 4) (fig. 1).

El valor de idoneidad asignado a cada uno de los espacios protegidos se ha calculado a partir del valor medio de idoneidad obtenido en 20 puntos aleatorios de cada LIC utilizando la herramienta Hawth Tools Analysis (ARCGIS 9.3).

Todos los análisis estadísticos se han realizado con el modelo general lineal de Statistica 7.0 (StatSoft Inc, Tulsa, Oklahoma).

### Resultados

Según el modelo propuesto (fig. 2), los núcleos montañosos ubicados en la Sierra de Gredos (Ávila), Sierra Nevada (Granada), ciertos puntos de Sierra Morena (Ciudad Real–Córdoba), las zonas limítrofes de Jaén, Albacete y Murcia (Sierras de Cazorla, Segura y las Villas), así como determinados puntos de Málaga, Almería, Alicante, Valencia, Castellón, Teruel y Cuenca parecen ser las mejores zonas para la especie. También resulta adecuado un amplio arco

de distribución que discurre paralelo a la costa mediterránea y que une estas zonas y el sur de Tarragona. La superficie con idoneidad adecuada para la especie es de unos 45.504 km<sup>2</sup>. Veintiuna provincias tienen más de 100 km<sup>2</sup> de superficie adecuada y otras 14, más de 1.000 km<sup>2</sup>, y son las provincias de Granada, Teruel, Albacete y Jaén las que tienen una mayor superficie idónea. El resto de provincias, o carecen de áreas adecuadas, o si las tienen, son demasiado pequeñas (tabla 3).

El valor AUC del modelo obtenido es de 0,816, que es superior al umbral establecido como óptimo (0,8) (Phillips & Shapire, 2004).

El modelo también establece que el hábitat idóneo de la especie se caracteriza por tener pendientes pronunciadas, una elevada estacionalidad de las precipitaciones, altitudes superiores a los 1.000 m y un rango de precipitaciones anuales que se sitúa entre los 400 y 600 mm (valores > 0,6 de idoneidad) (tabla 4).

Los valores de idoneidad están positivamente correlacionados con las densidades obtenidas en los cuatro análisis realizados. Al considerar todos los LIC (análisis 1) el modelo explica, por sí solo, más del 31% de los datos analizados ( $F = 49,0466$ ;  $gl = 106$ ;  $r^2 = 0,3184$ ;  $r = 0,5643$ , y  $p = 0,0000$ ) (fig. 3A). Al examinar solo las áreas adecuadas de la España peninsular (análisis 2), el modelo explica el 29% de la varianza ( $F = 34,0669$ ;  $gl = 85$ ;  $r^2 = 0,2885$ ;  $r = 0,5372$ , y  $p = 0,0000$ ) (fig. 3B). Al analizar únicamente la mitad suroriental de la península (análisis 3) el modelo explica cerca del 26% ( $F = 25,4976$ ;  $gl = 74$ ;  $r^2 = 0,2589$ ;  $r = 0,5088$ , y  $p = 0,0000$ ) (fig. 3B). Por último, al examinar solo los LIC con características adecuadas de la mitad suroriental (análisis 4), el modelo explica el 21% ( $F = 16,9008$ ;  $gl = 63$ ;  $r^2 = 0,2142$ ;  $r = 0,4628$ , y  $p = 0,0001$ ) (fig. 3B).

### Discusión

Los modelos predictivos se utilizan cada vez más y se aplican a una gran cantidad de especies y situaciones (Wearne et al., 2013; Harte et al., 2013; Tellería et al., 2012). A pesar de ello, no son pocos los autores que señalan ciertas limitaciones en este tipo de modelos (Mateo et al., 2011; Pearson & Dawson, 2003; Hampe, 2004; Pearson & Dawson, 2004; Guisan & Thuiller, 2005; Pearson et al., 2007; Zurell et al., 2009). Algunos autores consideran que al tratarse de representaciones de un momento puntual, no pueden reflejar procesos históricos como las glaciaciones o la aparición de barreras geográficas (Guisan & Zimmermann, 2000; Svenning & Skov, 2006), mientras que otros (Legendre, 1993) establecen que los modelos pueden aportar información sobre procesos históricos si se tiene en cuenta el factor espacial y dicho factor entra a formar parte de las variables seleccionadas por el modelo.

Por otro lado, algunos autores consideran que los modelos tampoco pueden reflejar la capacidad de dispersión de la especie (Svenning & Skov, 2004; Lester et al., 2007); sin embargo, según Muñoz &

Tabla 1. Análisis de correlación de las variables preseleccionadas: 1. Altitud; 2. Land Cover Corine (2006); 3. Estacionalidad de las precipitaciones (BIO15); 4. Estacionalidad de las temperaturas (BIO4); 5. Influencia antrópica; 6. Isotermicidad (BIO3); 7. Orientación; 8. Pendiente; 9. Precipitación del mes más húmedo (BIO13); 10. Precipitación del mes más seco (BIO14); 11. Precipitación anual (BIO12); 12. Precipitación del trimestre más cálido (BIO18); 13. Precipitación del trimestre más frío (BIO19); 14. Precipitación del trimestre más húmedo (BIO16); 15. Precipitación del trimestre más seco (BIO17); 16. Rango de temperatura media mensual (BIO2); 17. Rango de temperatura anual (BIO7); 18. Temperatura media del trimestre más húmedo (BIO8); 19. Temperatura media anual (BIO1); 20. Temperatura máxima del mes más cálido (BIO5); 21. Temperatura mínima del mes más frío (BIO6); 22. Temperatura media del trimestre más cálido (BIO10); 23. Temperatura media del trimestre más frío (BIO11); 24. Temperatura media del trimestre más seco (BIO9); \* Entre paréntesis denominación variable WorldClim.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	1,00	0,03	-0,29	0,41	-0,06	0,09	0,10	0,35	0,37	0,58	0,58	0,43
2	0,03	1,00	0,18	0,12	-0,05	0,07	0,06	0,08	0,12	-0,08	0,13	-0,12
3	-0,29	0,18	1,00	0,11	-0,01	0,37	0,05	0,10	0,42	-0,72	0,22	-0,72
4	0,41	0,12	0,11	1,00	-0,15	0,62	0,25	0,10	0,04	0,06	0,16	0,01
5	-0,06	-0,05	-0,01	-0,15	1,00	-0,14	-0,10	-0,09	-0,07	-0,07	-0,08	-0,07
6	0,09	0,07	0,37	0,62	-0,14	1,00	0,25	0,09	0,31	-0,02	0,28	0,01
7	0,10	0,06	0,05	0,25	-0,10	0,25	1,00	0,10	0,09	0,06	0,12	0,06
8	0,35	0,08	0,10	0,10	-0,09	0,09	0,10	1,00	0,35	0,13	0,44	0,09
9	0,37	0,12	0,42	0,04	-0,07	0,31	0,09	0,35	1,00	0,22	0,94	0,18
10	0,58	-0,08	-0,72	0,06	-0,07	-0,02	0,06	0,13	0,22	1,00	0,39	0,96
11	0,58	0,13	0,22	0,16	-0,08	0,28	0,12	0,44	0,94	0,39	1,00	0,33
12	0,43	-0,12	-0,72	0,01	-0,07	0,01	0,06	0,09	0,18	0,96	0,33	1,00
13	0,26	0,19	0,69	0,05	-0,03	0,23	0,07	0,37	0,86	-0,19	0,80	-0,28
14	0,34	0,14	0,51	0,03	-0,06	0,28	0,08	0,38	0,98	0,10	0,93	0,06
15	0,50	-0,09	-0,75	0,06	-0,08	0,03	0,07	0,13	0,19	0,97	0,37	0,98
16	0,32	0,12	0,30	0,88	-0,10	0,71	0,23	0,08	0,06	-0,20	0,12	-0,27
17	0,39	0,14	0,24	0,96	-0,13	0,64	0,24	0,11	0,06	-0,11	0,16	-0,18
18	-0,86	0,05	0,56	-0,26	0,08	0,09	-0,06	-0,21	-0,19	-0,72	-0,41	-0,59
19	-0,71	0,11	0,67	0,16	-0,03	0,49	0,07	-0,17	-0,13	-0,71	-0,32	-0,59
20	-0,23	0,17	0,63	0,68	-0,09	0,68	0,18	-0,03	-0,03	-0,59	-0,10	-0,57
21	-0,87	0,07	0,61	-0,30	0,04	0,13	-0,05	-0,19	-0,13	-0,73	-0,37	-0,60
22	-0,50	0,14	0,64	0,46	-0,07	0,63	0,14	-0,12	-0,09	-0,63	-0,23	-0,54
23	-0,82	0,07	0,64	-0,14	0,02	0,30	-0,01	-0,19	-0,13	-0,73	-0,35	-0,60
24	-0,31	0,17	0,57	0,26	0,01	0,40	0,06	-0,02	-0,04	-0,70	-0,12	-0,68

**Table 1.** Correlation analysis of preselected variables: 1. Altitude; 2. Land cover Corine (2006); 3. Precipitation Seasonality (BIO15); 4. Seasonal temperatures (Bio4); 5. Anthropic influence; 6. Isothermality (BIO3); 7. Orientation; 8. Slope; 9. Precipitation of Wettest Month (BIO13); 10. Precipitation of Driest Month (BIO14); 11. Annual Precipitation (BIO12); 12. Precipitation of Warmest Quarter (BIO18); 13. Precipitation of Coldest Quarter (BIO19); 14. Precipitation of Wettest Quarter (BIO16); 15. Precipitation of Driest Quarter (BIO17); 16. Mean Diurnal Range (Mean of monthly (maxtemp–mintem)) (BIO2); 17. Temperature Annual Range (BIO7); 18. Mean Temperature of Wettest Quarter (BIO8); 19. Annual Mean Temperature (BIO1); 20. Max Temperature of Warmest Month (BIO5); 21. Min Temperature of Coldest Month (BIO6); 22. Mean Temperature of Warmest Quarter (BIO10); 23. Mean Temperature of Coldest Quarter (BIO11); 24. Mean Temperature of Driest Quarter (BIO9); \* Data in brackets show WorldClim variables.

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
0,26	0,34	0,50	0,32	0,39	-0,86	-0,71	-0,23	-0,87	-0,50	-0,82	-0,31
0,19	0,14	-0,09	0,12	0,14	0,05	0,11	0,17	0,07	0,14	0,07	0,17
0,69	0,51	-0,75	0,30	0,24	0,56	0,67	0,63	0,61	0,64	0,64	0,57
0,05	0,03	0,06	0,88	0,96	-0,26	0,16	0,68	-0,30	0,46	-0,14	0,26
-0,03	-0,06	-0,08	-0,10	-0,13	0,08	-0,03	-0,09	0,04	-0,07	0,02	0,01
0,23	0,28	0,03	0,71	0,64	0,09	0,49	0,68	0,13	0,63	0,30	0,40
0,07	0,08	0,07	0,23	0,24	-0,06	0,07	0,18	-0,05	0,14	-0,01	0,06
0,37	0,38	0,13	0,08	0,11	-0,21	-0,17	-0,03	-0,19	-0,12	-0,19	-0,02
0,86	0,98	0,19	0,06	0,06	-0,19	-0,13	-0,03	-0,13	-0,09	-0,13	-0,04
-0,19	0,10	0,97	-0,20	-0,11	-0,72	-0,71	-0,59	-0,73	-0,63	-0,73	-0,70
0,80	0,93	0,37	0,12	0,16	-0,41	-0,32	-0,10	-0,37	-0,23	-0,35	-0,12
-0,28	0,06	0,98	-0,27	-0,18	-0,59	-0,59	-0,57	-0,60	-0,54	-0,60	-0,68
1,00	0,93	-0,24	0,19	0,17	-0,02	0,04	0,18	0,04	0,07	0,04	0,27
0,93	1,00	0,07	0,07	0,07	-0,14	-0,09	0,01	-0,08	-0,06	-0,08	0,04
-0,24	0,07	1,00	-0,19	-0,10	-0,66	-0,63	-0,54	-0,66	-0,56	-0,65	-0,62
0,19	0,07	-0,19	1,00	0,97	-0,12	0,29	0,79	-0,15	0,54	0,03	0,54
0,17	0,07	-0,10	0,97	1,00	-0,20	0,22	0,76	-0,24	0,50	-0,07	0,43
-0,02	-0,14	-0,66	-0,12	-0,20	1,00	0,85	0,45	0,94	0,68	0,93	0,48
0,04	-0,09	-0,63	0,29	0,22	0,85	1,00	0,79	0,88	0,95	0,95	0,65
0,18	0,01	-0,54	0,79	0,76	0,45	0,79	1,00	0,45	0,93	0,59	0,73
0,04	-0,08	-0,66	-0,15	-0,24	0,94	0,88	0,45	1,00	0,70	0,98	0,50
0,07	-0,06	-0,56	0,54	0,50	0,68	0,95	0,93	0,70	1,00	0,81	0,68
0,04	-0,08	-0,65	0,03	-0,07	0,93	0,95	0,59	0,98	0,81	1,00	0,58
0,27	0,04	-0,62	0,54	0,43	0,48	0,65	0,73	0,50	0,68	0,58	1,00

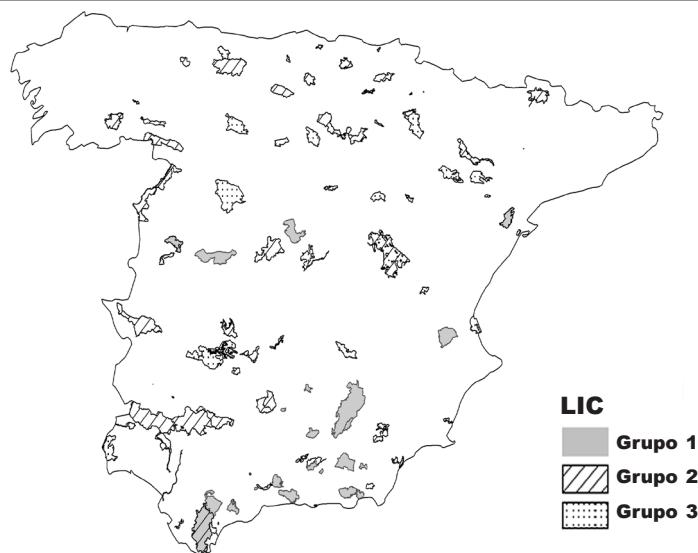


Fig. 1. Mapa con la ubicación de los lugares de importancia comunitaria (LIC) seleccionados.

*Fig.1. Map showing selected sites of community importance (SCI).*

Real (2006), es posible establecer el potencial de dispersión de las especies y, consecuentemente, las principales vías de dispersión.

A pesar de estas controversias, el análisis realizado resulta robusto al compararlo con datos

de densidades reales y permite establecer las provincias en las que la idoneidad del territorio es mayor. Los valores predichos por el modelo pueden considerarse, por tanto, como un índice indirecto de las densidades de las poblaciones

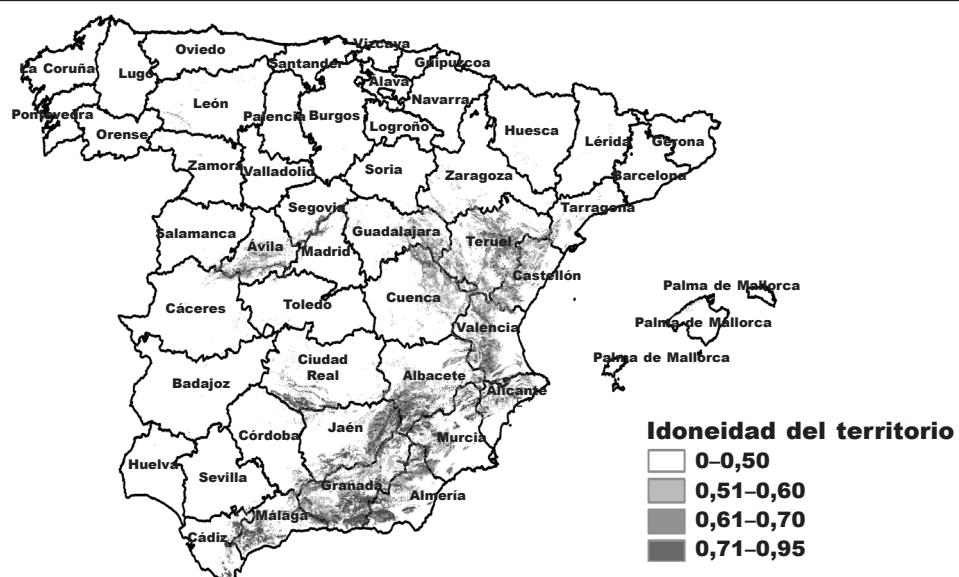


Fig. 2. Mapa de idoneidad del territorio para la cabra montés según el programa Maxent.

*Fig.2. Map of preferred habitat for the Iberian ibex according to Maxent.*

Tabla 2. Listado de los lugares de interés comunitario (LIC) utilizados para el análisis: G. Grupo en el que se ha incluido el LIC (Grupo I, espacios en que la especie está presente y se conoce su densidad; Grupo II, espacios en los que la especie no está presente a pesar de tener características fisiográficas y orográficas adecuadas; Grupo III, espacios sin presencia de la especie y cuyas características son poco adecuadas para la especie); LIC. Nombre del espacio; D. Densidad establecida para cada zona; Id. Idoneidad media de 20 valores de idoneidad para dicho espacio protegido; A. El análisis comprendió: 1, todos los espacios; 2, LICs con presencia y sin presencia de la especie adecuados para la especie; 3, LICs ubicados en el centro y sur peninsular; 4, LICs con presencia y sin presencia de la especie adecuados para la especie y ubicados en el centro y sur peninsular.

*Table 2. List of sites of community interest (SCIs) used for analysis: G. Group in which SCI was included (Group I, sites where the species is present and its density is known; Group II, sites where the species is not present despite adequate physiographic and orographic characteristics; Group III, sites where the species is not present and where physiographic and orographic characteristics are not very suitable for the species); SCI. Name of site; D. Density established per site; Id. Mean of 20 suitability values for each protected space; A. Analysis included: 1, all sites; 2, SCIs suitable for the species, with and without their presence; 3, SCIs in central and southern Spain; 4, SCIs with and without the species and suitable for the species in central and southern Spain).*

G	LIC	D	Id	A	G	LIC	D	Id	A
III	Ponga	0	0,2	1	II	Sierra de Alcubierre	0	0,30	1,2
III	Tramos bajos del Aragón y el Arga	0	0,01	1	II	Sierra Llarga	0	0,18	1,2
III	Bárdenas Reales	0	0,06	1	II	Gorbeia	0	0,01	1,2
III	La Nava–Campos Norte	0	0,04	1	II	Sierra de la Cabrera	0	0,40	1,2
III	Sabinares del Arlanza	0	0,22	1	II	Sierra de la Culebra	0	0,17	1,2
III	Valles de Cerrato	0	0,24	1	III	Sabinares del Jalón	0	0,35	1,3
III	Planas y estepas de la margen derecha del Ebro	0	0,26	1	III	Vegas, cuestas y páramos del sureste	0	0,04	1,3
III	Monegros	0	0,10	1	III	L'Albufera	0	0,06	1,3
III	Tierra de campiñas	0	0,03	1	III	La Serena	0	0,09	1,3
III	Pagoeta	0	0,00	1	III	Lagunas de Ruidera	0	0,37	1,3
II	Peña Ubiña	0	0,27	1,2	III	Corredor ecológico del río Guadiamar	0	0,32	1,3
II	Picos de Europa	0	0,14	1,2	III	Andévalo occidental	0	0,09	1,3
II	Sierra de Urbasa / Andía	0	0,00	1,2	III	Bajo Guadalquivir	0	0,00	1,3
II	Humada–Peña Amaya	0	0,13	1,2	III	Río Iro	0	0,18	1,3
II	Aigüestortes	0	0,00	1,2	III	Ríos Guadiaro y Hozgarganta	0	0,18	1,3
II	Arribes del Duero	0	0,24	1,2	III	Los Alcornocales	0	0,17	1,3
II	Montes de Ranero– Los Jorrios	0	0,02	1,2	I	Cuenca del Rumblar	4,14	0,22	1,2,3,4
II	Sierra del Escudo	0	0,04	1,2	I	Sierra Morena	4,14	0,38	1,2,3,4
II	Sierra de la Tesla	0	0,02	1,2	I	Sierra de Líjar	2,5	0,29	1,2,3,4
II	Sierra de Codes	0	0,02	1,2	I	Sierra de Grazalema	4,82	0,75	1,2,3,4
II	Sierra de Lyre	0	0,01	1,2	I	Sierras de Cazorla	11	0,61	1,2,3,4
II	Monte Plano	0	0,01	1,2	I	Sierra de Loja	8,25	0,61	1,2,3,4
II	Serra da Enciña	0	0,47	1,2	I	Sierras de Tejeda, Almijara y Alhama	4,44	0,74	1,2,3,4
II	Macizo Central	0	0,08	1,2	I	Sierras de Segura y Las Villas	11	0,61	1,2,3,4
II	Sierra de la Demanda	0	0,02	1,2	I	Sierra Nevada	8,79	0,65	1,2,3,4
II	Peñas de Arnedillo	0	0,6	1,2					
II	Sierra de Urbión	0	0,11	1,2					

Tabla 2. (Cont.)

G	LIC	D	Id	A
I	Sierra Mágina	3,85	0,68	1,2,3,4
I	Sierra de Baza	3,55	0,59	1,2,3,4
I	Sierra de Castril	2,16	0,60	1,2,3,4
I	Torcal de Antequera	8,11	0,66	1,2,3,4
I	Sierra de Huétor	1,76	0,60	1,2,3,4
I	Sierra de Gredos	15	0,56	1,2,3,4
I	Sierra de Filabres	3,25	0,68	1,2,3,4
I	Sierra de Gador	3	0,48	1,2,3,4
I	Sierra de las Nieves	2,44	0,73	1,2,3,4
I	Parque Regional Cuenca Alta del Manzanares	4,8	0,39	1,2,3,4
I	Muela del Cortés	5,7	0,64	1,2,3,4
I	Batuecas	7	0,33	1,2,3,4
I	Tortosa–Beceite	15	0,53	1,2,3,4
I	Alhaurín–Mijas	0,81	0,44	1,2,3,4
I	Sierra de Contraviesa	3,62	0,70	1,2,3,4
I	Sierra de Lújar	2,7	0,64	1,2,3,4
I	Sierra sur de Jaén	0,64	0,63	1,2,3,4
II	Sierra de Pela	0	0,29	1,2,3,4
II	Sierra de Vixcuerno	0	0,21	1,2,3,4
II	Sierras de Pardo	0	0,50	1,2,3,4
II	Serra de Montsià	0	0,74	1,2,3,4
II	Serranía de Cuenca	0	0,64	1,2,3,4
II	Cuenca de los ríos Alberche y Cofio	0	0,39	1,2,3,4
II	Sierras de Risco Viejo	0	0,35	1,2,3,4
II	Sierras de Talayuelas	0	0,37	1,2,3,4
II	Sierra de San Pedro	0	0,15	1,2,3,4
II	Puerto Peña	0	0,08	1,2,3,4
II	Sierra de Picón	0	0,30	1,2,3,4
II	Sierra de los Canalizos	0	0,60	1,2,3,4
II	Sierra de Siruela	0	0,28	1,2,3,4
G	LIC	D	Id	A
II	Sierra Pascuala	0	0,28	1,2,3,4
II	Sierras de Bienvenida	0	0,06	1,2,3,4
II	Sierra de Escalona	0	0,25	1,2,3,4
II	Sierra Almagrera	0	0,13	1,2,3,4
II	Sierra Norte	0	0,04	1,2,3,4
II	Sierra Alhamilla	0	0,66	1,2,3,4
II	Sierras del Campanario y las Cabras	0	0,38	1,2,3,4
II	Sierra del Alto de Almagro	0	0,16	1,2,3,4
II	Sierra Blanquilla	0	0,66	1,2,3,4
II	Sierra de Alanís	0	0,25	1,2,3,4
II	Sierra María–Los Vélez	0	0,65	1,2,3,4
II	Sierra de Mollina	0	0,47	1,2,3,4
II	Sierra de Arana	0	0,72	1,2,3,4
II	Sierra de Hornachuelos	0	0,07	1,2,3,4
II	Serra de Castell de ferro	0	0,32	1,2,3,4
II	Sierra de Cardeña y Montoro	0	0,17	1,2,3,4
II	Suroeste de la Sierra de Cardeña y Montoro	0	0,11	1,2,3,4
II	Sierra de Camarolos	0	0,44	1,2,3,4
II	Sierra Almagrera	0	0,02	1,2,3,4
II	Sierra de Santa Eufemia	0	0,33	1,2,3,4
II	Sierra de Aracena y Picos de Aroche	0	0,06	1,2,3,4
II	Sierra Crestellina	0	0,66	1,2,3,4
II	Sierra del Oso	0	0,73	1,2,3,4
II	Sierra Pelada y Rivera del Aserrador	0	0,35	1,2,3,4
II	Sierras de los Pinos y el Aguilón	0	0,05	1,2,3,4

de cabra. Por tanto, los valores obtenidos de la probabilidad de idoneidad del territorio permiten predecir una posible distribución de la especie a partir de datos incompletos (Guisan et al., 2006) y preseleccionar los lugares donde realizar estudios de reintroducción, para lo cual se recomiendan las zonas con valores de idoneidad superiores a 0,6. Esta eficiencia concuerda con la obtenida en trabajos similares que relacionan

la abundancia con valores de idoneidad obtenidos por Maxent (Tellería et al., 2012).

El modelo también establece las variables que mejor predicen la distribución de la especie, ya que selecciona la pendiente, la altitud, la estacionalidad de las precipitaciones y las temperaturas como las más relevantes, lo que coincide con las establecidas por otros autores (Herrero & Pérez, 2008; Refoyo, 2012).

Tabla 3. Superficie total idónea establecida para la cabra montés en la España peninsular.

*Table 3. Total suitable area for the Iberian ibex in Spain.*

Provincia	km <sup>2</sup>	Provincia	km <sup>2</sup>
Zaragoza	178	Cuenca	2.054
Cáceres	193	Castellón	2.226
Tarragona	213	Málaga	2.476
Madrid	313	Murcia	3.185
Córdoba	330	Almería	3.449
Segovia	439	Valencia	3.619
Cádiz	697	Jaén	4.013
Guadalajara	1.177	Albacete	4.220
Alicante	1.219	Teruel	5.155
Ávila	1.453	Granada	7.144
Ciudad Real	1.496	Total	45.504

Tabla 4. Variables seleccionadas para el modelo (V) y su contribución al resultado final (C en porcentajes), así como los valores de las curvas de respuesta marginal generadas: Crm. Curvas de respuesta marginal. (Para las abreviaturas de las variables, ver tabla 1.)

*Table 4. Variables selected for the model (V), their contribution to the final result (C, %), and marginal response curves: Crm. Marginal response curves. (For abbreviations of variables see table 1.)*

V	C	Crm
8	30,4	Pendiente media–alta
3	18,5	Elevada estacionalidad
1	17,6	Cota superior a 1.000 m
11	11,6	400–600 mm
4	10,9	No significativo
2	6,3	No significativo
19	3,5	No significativo
5	0,6	No significativo
7	0,5	No significativo

### Análisis 1

$r^2 = 0,3184$ ;  $r = 0,5643$ ;  $p = 0,0000$

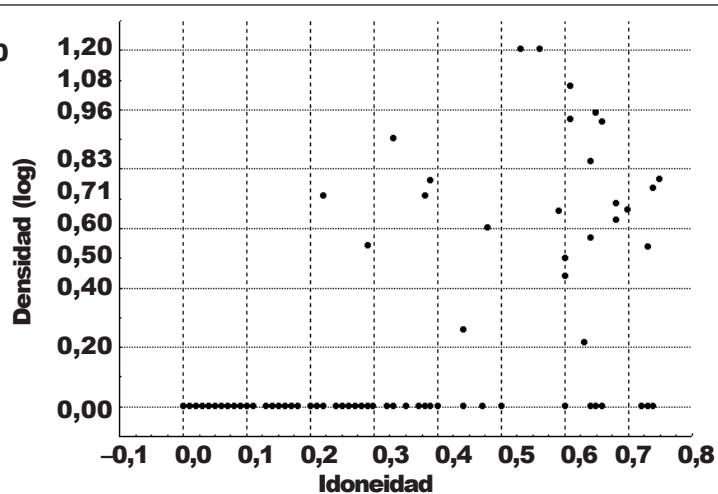


Fig. 3A. Análisis de regresión entre las densidades y la idoneidad del territorio en los LIC de la España peninsular: Análisis 1, considera todos los LIC.

*Fig. 3A. Regression analysis between densities and habitat suitability in SCIs in Spain: Analysis 1, considering all SCIs.*

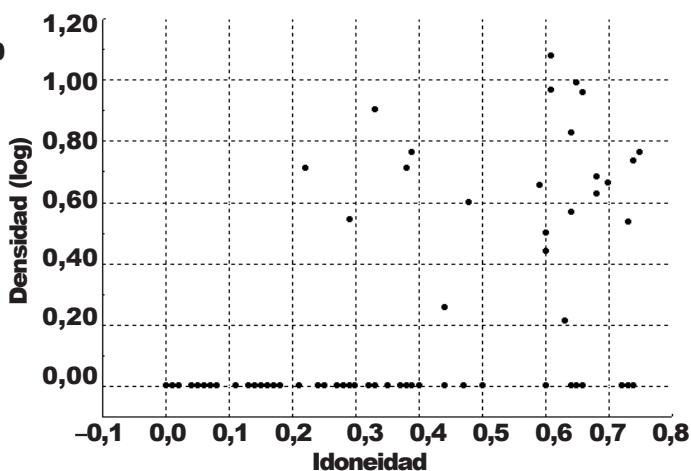
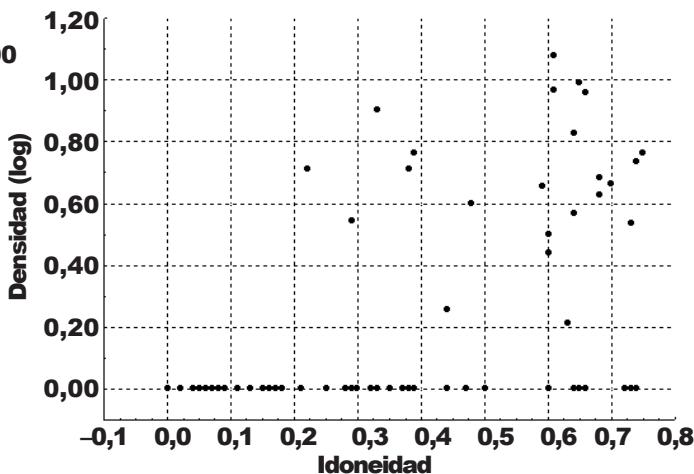
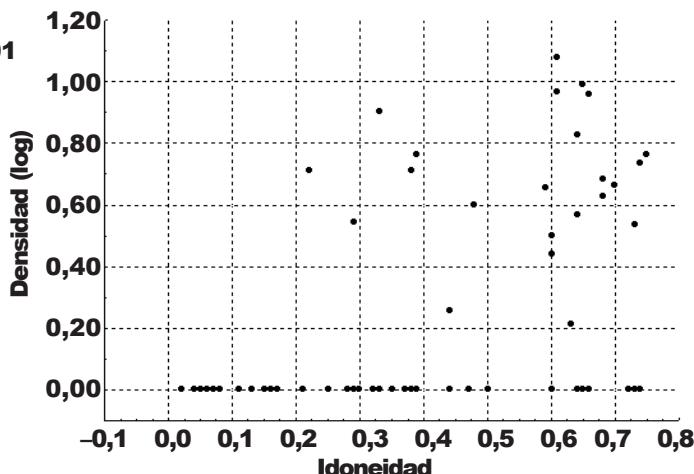
**Análisis 2** $r^2 = 0,2885; r = 0,5372; p = 0,0000$ **Análisis 3** $r^2 = 0,2589; r = 0,5088; p = 0,0000$ **Análisis 4** $r^2 = 0,2142; r = 0,4628; p = 0,0001$ 

Fig. 3B. Análisis de regresión entre las densidades y la idoneidad del territorio en los LIC de la España peninsular: Análisis 2, examina los LICS con presencia y sin presencia de la especie de la España peninsular; Análisis 3, examina los LICS ubicados en la mitad suroriental de la península; Análisis 4, examina los LICs con presencia y sin presencia de la especie de la mitad suroriental.

*Fig. 3B. Regression analysis between densities and habitat suitability in SCIs in Spain: Analysis 2, considering all SCIs, with and without the species in Spain; Analysis 3, considering all SCIs in the south eastern half of Spain; Analysis 4, considering all SCIs with and without the species in the south eastern half of Spain.*

## Agradecimientos

Quisiéramos agradecer al Profesor D. José Luis Tellería Jorge sus orientaciones iniciales para realizar este trabajo.

## Referencias

- Acevedo, P. & Cassinello, J., 2007. The Iberian ibex is under an expansion trend but displaced to suboptimal habitats by the presence of extensive goat livestock in central Spain. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3361–3376.
- Acevedo, P., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Delibes-Mateos, M., Real, R. & Vargas, J. M., 2011a. Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology*, 26: 19–31.
- Acevedo, P., Quirós-Fernández, F., Casal, J. & Vicent, J., 2014. Spatial distribution of wild boar population abundance: Basic information for spatial epidemiology and wildlife management. *Ecological Indicators*, 36: 594–600.
- Acevedo, P., Real, R. & Gortázar, C., 2011b. FAVORABILIDAD ECOCOEOGRÁFICA PARA EL CORZO: DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA PIRINEOS. *Revista de Ecología de Montaña*, 166: 9–27.
- Acevedo, P., Ward, A. I., Real, R. & Smith, G. S., 2010. Assessing biogeographical relationships of ecologically related species using favourability functions: a case study on British deer. *Diversity and Distributions*, 16: 515–528.
- Alados, C. & Escos, J., 1995. Ecología y comportamiento de la cabra montés. Consideraciones para su gestión. *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 11: 1–329.
- Austin, M. P., 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200: 1–19.
- Converse, S. J., Moore C. T. & Armstrong, D. P., 2013. Demographics of reintroduced populations: Estimation, modeling, and decision analysis. *Journal of Wildlife Management*, 77: 1081–1093.
- Delibes-Mateos, M., Farfán, M. A., Olivero, J., Márquez, A. L. & Vargas, J. M., 2009. Long-term changes in game species over a long period of transformation in the Iberian Mediterranean landscape. *Environmental Management*, 43: 1256–1268.
- Fandos P., Espada T., Barcena S., Granados J. E. & Burón, D., 2010. *Resultados de los muestreos sobre cabra montes (Capra pyrenaica) en Andalucía. Informe Anual 2010*. Junta de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente. Spain.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, C., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129–151.
- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S., 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 330–342.
- Elith, J. & Leathwick, J. R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677–697.
- Fielding, A. H. & Bell, J. F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38–49.
- García, J., Suaréz-Seoana, S., Minguélez, D., Orborne, P. E. & Zumalacárregui, C., 2007. Spatial analysis of habitat quality in a fragmented population of little bustard (*Tetrax tetrax*): Implications for conservation. *Biological Conservation*, 137: 45–56.
- Graham, M. H., 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84: 2809–2815.
- Gritti, E. S., Gaucherel, C., Crespo-Pérez, M. & Chuine, I., 2013. How can model comparison help improving species distribution models? *Plos One*, 8(7): 1. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0068823>
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N. G., Lehmann, A. & Zimmermann, N. E., 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology*, 20: 501–511.
- Guisan, A. & Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147–186.
- Hampe, A., 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 469–471.
- Harte, J., Kitzes, Ju., Newman, E. A. & Rominger, A. J., 2013. Taxon Categories and the Universal Species-Area Relationship (A Comment on Sizling et al., 'Between Geometry and Biology: The Problem of Universality of the Species-Area Relationship'). *American Naturalist*, 181(2): 282–287. DOI: 10.1086/668821
- Heikkilä, R. K., Marmion, M. & Luoto, M., 2012. Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography*, 35: 276–288. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06999.x
- Herrero, J. & Pérez, J. M., 2008. *Capra pyrenaica*. In: *IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Descargado el 15 de enero de 2014.
- IUCN/SSC., 2013. *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*. Versión 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission.
- Leathwick, J. R., Elith, J. & Hastie, T., 2006. Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological Modelling*, 199: 188–196.
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659–1673.
- Lester, S. E., Ruttenberg, B. I., Gaines, S. D. & Kinlan,

- B. P., 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters*, 10: 745–758.
- Lobo, J. M. & Hortal, J., 2003. Modelos predictivos: un atajo para describir la distribución de la diversidad biológica. *Ecosistemas*, 1: 1–8.
- Mateo, R. G., Croat, T. B., Felicísimo, A. M. & Muñoz, J., 2010. Profile or group discriminative techniques? Generating reliable species distribution models using pseudo-absences and target-group absences from natural history collections. *Diversity and Distributions*, 16: 84–94.
- Mateo, R. G., Felicísimo, A. M. & Muñoz, J., 2011. Effects of the number of presences on the reliability and stability of MARS species distribution models: The importance of regional niche variation and ecological heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 21: 908–922.
- Meynard, N. & Quinn, J. F., 2007. Predicting species distributions: A critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography*, 34: 1455–1469.
- Moisen, G. G., Freeman, E. A., Blackard, J. A., Zimmernmann, N. E. & Edwards, T. C., 2006. Predicting tree species presence and basal area in Utah: A comparison of stochastic gradient boosting, generalized additive models, and treebased methods. *Ecological Modelling*, 199: 176–187.
- Moreno, R., Zamora, R., Molina, J. R., Vasquez, A. & Herrera, M. A., 2011. Predictive modeling of microhabitats for endemic birds in South Chilean temperate forests using Maximum entropy (Maxent). *Ecological Informatics*, 6: 364–370.
- Muñoz, J. & Felicísimo, M. A., 2004. A comparison between some statistical methods commonly used in predictive modeling. *Journal of Vegetation Science*, 15: 285–292.
- Muñoz, A. R. & Real, R., 2006. Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12: 656–665.
- Odum, E. P., 1986. *Fundamentos de Ecología*. Nueva Editorial Interamericana S. A., México, D.F.
- Osborne, P. E. & Suárez-Seoane, S., 2007. Identifying core areas in a species' range using temporal suitability analysis: an example using little bustards *Tetrax tetrax* L. in Spain. *Biodiversity and Conservation*, 16(12): 3505–3518.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P., 2003. Predecir los impactos de cambio climático en la distribución de especies: ¿Son las envelopas bioclimáticas útiles? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide – response to Hampe (2004). *Global Ecology and Biogeography*, 13: 469–476.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. & Peterson, A. T., 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102–117.
- Pérez, J. M., Granados, J. E., Soriguer, R. C., Fandos, P., Márquez, F. J. & Crampe, J. P., 2002. Distribution, status and conservation problems of the Spanish Ibex, *Capra pyrenaica* (Mammalia: Artiodactyla). *Mammal Review*, 32(1): 26–39.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Shapire, R. E., 2006. A maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Phillips, S. J. & Dudík, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161–175.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J. & Ferrier, S., 2009. Sample Selection Bias and Presence-Only Species Distribution Models: Implications for Background and Pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19: 181–197.
- Phillips, S. J. & Shapire, R., 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st international Conference on Machine Learning*: 655–662. Russ Greiner and Dale Schuurmans, IMCL-04, Banff, Canada
- Refoyo, P., 2012. La cabra montés (*Capra pyrenaica victoria*) en el Parque Regional de la cuenca Alta del Manzanares (Sierra de Guadarrama). Proceso de reintroducción, parasitación y modelización del nicho ecológico a nivel regional y peninsular. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Refoyo, P., Olmedo, C., Polo, I., Fandos, P. & Muñoz, B., 2014. Demographic trends of a re-introduced Iberian ibex *Capra pyrenaica victoriae* population in central Spain. *Mammalia*. Doi: 10.1515/mammalia-2013-0141
- Sánchez-Hernández, L., 2002. The Iberian wild goat of Madrona and Sierra Quintana (Spain). *Abstracts of III World Conference on Mountain Ungulates, Saragossa, Spain*: 109.
- Sanderson, E. W., Jaiteh, M., Levy, M. A., Redford, K. H., Wannebo, A. V. & Woolmer, G., 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild. *Bioscience*, 52: 891–904.
- Svenning, J. C. & Skov, S. N. F., 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7: 565–573.
- 2006. Range filling in European trees. *Journal of Biogeography*, 33: 2018–2021.
- Tellería, J. L., Santos, T., Refoyo, P. & Muñoz, J., 2012. Use of ring recoveries to predict habitat suitability in small passerines. *Distribution and Diversity*, 18(11): 1130–1138.
- Vargas, J. M., Farfán, M. A., Guerrero, J. C., Barbosa, A. M. & Real, R., 2007. Geographical and environmental correlates of big and small game in Andalusia (southern Spain). *Wildlife Research*, 34: 498–506.
- Wearne, L. J., Ko, D. & Hannan-Jones, M., 2013. Potential Distribution and Risk Assessment of an Invasive Plant Species: A Case Study of *Hymenachne amplexicaulis* in Australia. *Human and Ecological Risk Assessment*, 19(1): 53–79. Doi: 10.1080/10807039.2012.632293.
- Yongyut, T., Bhumpakphan, N., Reed, D. H. & Kanchanasaka, B., 2012. Using species distribution modeling to set management priorities for mammals in northern Thailand. *Journal for Nature Conservation*, 20: 264–273.
- Zurell, D., Jettsch, F., Dormann, C. F. & Schröder, B., 2009. Static species distribution models in dynamically changing systems: How good can predictions really be? *Ecography*, 32: 733–744.