

I
BIOLOGÍA E HISTORIA EVOLUTIVA
BIOLOGY AND EVOLUTIONARY HISTORY



Foto: *Marcelino Fernández*

1. Identificación, biología y ecología del rebeco cantábrico

Identification, biology and ecology of the Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*)

F. Javier Pérez-Barbería y Estefanía Pérez-Fernández

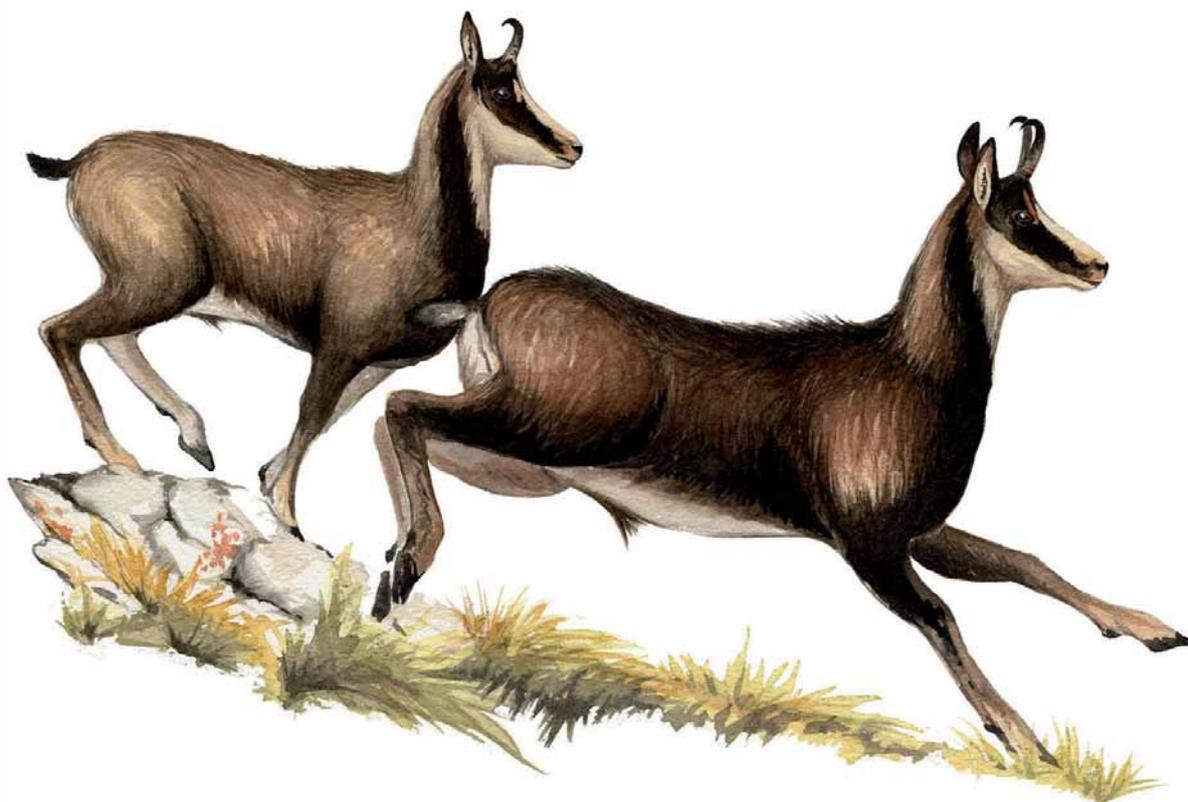


Ilustración: José Luis Benito

FICHA TÉCNICA

Nombre común: Rebeco, rebeco cantábrico, gamuza, robezu (asturiano), rebezo (gallego).

Nombre científico: *Rupicapra pyrenaica parva*.

Sistemática:

Familia: *Bovidae*

Subfamilia *Caprinae*

Tribu: *Rupicaprini*

Género: *Rupicapra*.

Identificación: Bóvido de pequeño tamaño. Cuernos ganchudos en ambos sexos, más gruesos y gancho más cerrado en machos. Cabeza y garganta claras, con una mancha oscura que cubre el ojo a modo de antifaz. Color del cuerpo marrón oscuro en el dorso, pecho, patas y flancos, más claro en los cuartos traseros y hombros. Pelaje más contrastado en invierno.

Fórmula dentaria:

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

Biometría (hembra-macho):

Peso: 24-30 Kg.

Longitud cabeza-cola: 100-104 cm.

Altura a la cruz: 72-74 cm.

Longitud pata posterior: 32-34 cm.

Perímetro torácico: 71-77 cm.

Longitud mandibular: 13,7-13,9 cm.

Longevidad: Media y máxima, machos 9-18 años, hembras 10-21 años.

Distribución: Exclusivo de la Cordillera Cantábrica. Al este desde la Reserva de Saja y el alto Asón (Cantabria) hasta el límite oeste de la Reserva de Ancares (Lugo, Galicia).

Distribución del género: Existen 10 poblaciones bien definidas a lo largo de las cadenas montañosas del sur de Europa, los Balcanes, extendiéndose hasta el Cáucaso.

Hábitat: Piso subalpino, ecotono entre bosque y pastos supraforestales, y proximidad a riscos de escape.

Alimentación: Preferencia por gramíneas, con incremento de especies leñosas (brezos) en invierno.

Reproducción: Un parto anual de una sola cría. Partos comienzan a primeros de Mayo. Alta mortalidad de los cabritos durante el primer año de vida. Hembras reproductoras a los 3 años.

Patrón social: Gregario. Tamaño de grupo mixto variable (2-55, mediana=6,5). La única agrupación estable es madre-hijo, que puede prolongarse hasta el segundo año de vida.

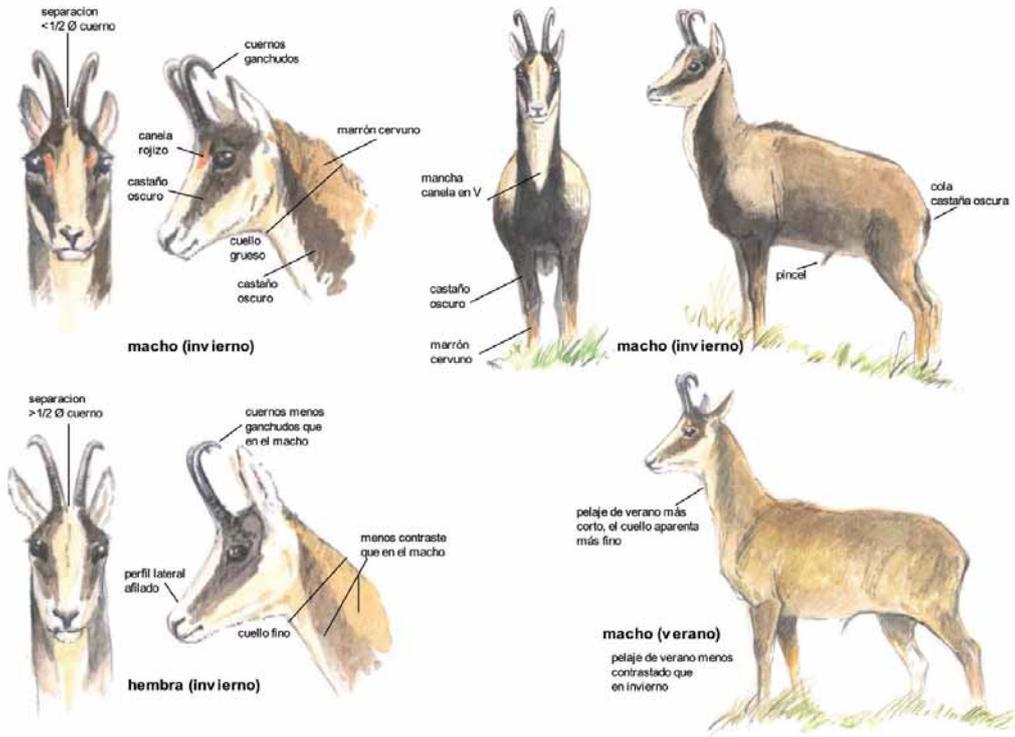
Tamaño poblacional: 17.400 ejemplares en el 2007-2008. Mínimos históricos entre 1943 y 1966.

Depredadores naturales: Adultos sólo atacados por el lobo. Los cabritos también son depredados por el águila real y el zorro.

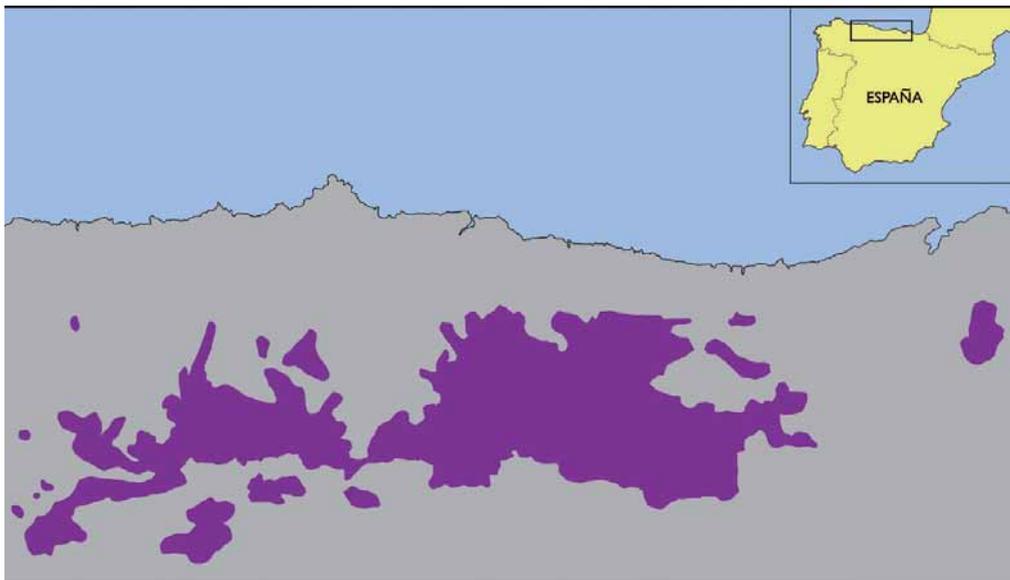
Amenazas: Pandemias, como la sarna sarcóptica.

Estatus de conservación: Categoría UICN. (LC) Bajo riesgo.

EL REBECO CANTÁBRICO



Ilustraciones: Raúl Alonso



NOMBRES COMUNES

Los nombres más comunes que recibe la especie a lo largo de la geografía de la Península Ibérica son “rebeco” o “rebeco cantábrico”, así como “robezu”, utilizado en Asturias, o “rebezo”, más típico de Galicia. En ocasiones se tiende a utilizar el nombre vernáculo aragonés de “sarrio”, sin embargo éste debería emplearse sólo en referencia a la subespecie pirenaica. Otro término utilizado es “gamuza”, que en ocasiones nombra indistintamente a las dos subespecies ibéricas y al resto de las pertenecientes al género, pero que sería más correcto restringirlo sólo a la especie *Rupicapra rupicapra*.

En este libro nos inclinamos por el término de rebeco cantábrico, que permite una correcta identificación del animal, además de facilitar el reconocimiento de la misma a lectores de otras lenguas. Sobre si el rebeco cantábrico debe considerarse una especie o subespecie referimos al lector a consultar la siguiente sección.

El género *Rupicapra* cuenta con nombres en muy diversas lenguas. A continuación se citan, detallando la especie o subespecie que describen:

Albanés: Dia egr, que significa “cabra salvaje” (*R. rupicapra balcanica*).

Alemán: Gemse, gams (*R. rupicapra*), Pyrenäengemse (*R. p. pyrenaica*), Cantabrischegemse (*R. p. parva*).

Catalán: isard, sarri (*R. p. pyrenaica*).

Euskera: sarrio, sarrioak (*R. p. pyrenaica*).

Francés: isard (*R. p. pyrenaica*), chamois (*R. rupicapra*).

Griego: ἀγριογίδο, pronunciado «agriógido» y significa «cabra salvaje» (*R. rupicapra balcanica*).

Inglés: Southern chamois (*R. pyrenaica*), 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” (*R. rupicapra*).

SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN MUNDIAL DEL GÉNERO

El género *Rupicapra* pertenece a la familia de los bóvidos (*Bovidae*), subfamilia *Caprinae*, tribu *Rupicaprini*. En la misma tribu se encuentran los géneros *Capricornis*, *Naemorhedus* y *Oreamnos*. Cabe mencionar que aún existe controversia acerca de la inclusión de la especie vietnamita *Pseudonovibos spiralis* (Hassanin y Douzery 2000) dentro de la misma tribu que los anteriores (Figura 1).

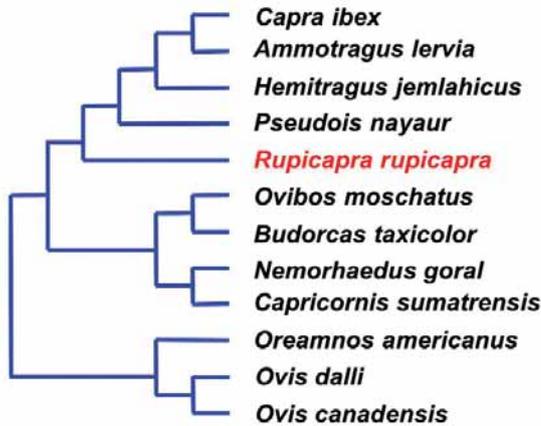


Figura 1. Posición filogenética del género *Rupicapra* dentro de la subfamilia *Caprinae* (Gentry 1992; Carranza y Pérez-Barberia 2007).
Phylogenetic position of Rupicapra genus within Caprinae subfamily.

Rupicapra habita en Europa y Oriente Próximo, mientras que *Capricornis* y *Naemorhedus* lo hacen en el sur y oriente asiáticos, y *Oreamnos* en Norteamérica. Sin embargo, el origen de los *Rupicaprinos* se halla en Asia, ocurriendo durante el periodo Mioceno, entre 23 y 5 millones de años atrás. No fue hasta el Pleistoceno Medio (entre los 1,8-1,6 millones y los 10.000 años antes del presente) cuando se produjo la mayor extensión del género *Rupicapra* a través de Europa (Masini y Lovari 1988) (Capítulo 2). Hoy día se encuentra relegado a las grandes cadenas montañosas del sur de Europa, los Balcanes y el Cáucaso. También existen poblaciones de *Rupicapra rupicapra* introducidas en Nueva Zelanda que se reproducen y extienden con sumo éxito.

Ángel Cabrera (1914) describe con detalle al rebeco cantábrico y lo agrupa junto con el sarrío bajo la denominación de *pyrenaica*, considerando a ambos tan similares en forma y craneometría como para incluirlos dentro de la misma especie. Así, Cabrera (1914) describe al rebeco cantábrico *Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera 1911, como una subespecie de *Rupicapra pyrenaica*. Más adelante, Lovari (1987), basándose en evidencias morfológicas, genéticas y etológicas, propuso la separación de las subespecies que ocupaban el sur-oeste de Europa (*Rupicapra pyrenaica*, que incluía las subespecies ibéricas *Rupicapra p. parva* en la montaña cantábrica, *R. p. pyrenaica* en los Pirineos y *R. p. ornata* en los montes Apeninos en el centro de Italia) de las del resto de Europa y Asia (*Rupicapra cartusiana* -Macizo de Chartreuse-, *Rupicapra rupicapra* -Alpes-, *Rupicapra tatraica* -Montes Tatra-, *Rupicapra carpatica* -Rumanía-, *Rupicapra balcanica* -Balcanes-, *Rupicapra asiatica* -Turquía- y *Rupicapra caucasica* -Cáucaso-).

Algunos estudios genéticos confirman la separación de las dos especies reconocidas, *R. pyrenaica* y *R. rupicapra*, aunque hay discrepancias entre las estimas de la fecha en que ambas divergieron (entre 57.000 y 280.000 años), dependiendo de las técnicas genéticas utilizadas (Hammer et al.

1995; Pérez et al. 2002) (**Capítulo 2**). En general, todas las fechas de divergencia propuestas vienen a coincidir durante el periodo interglaciar del Riss-Würm lo cual también está confirmado por restos fósiles (Masini y Lovari 1988). Masini y Lovari (1988) sugirieron que *Rupicapra rupicapra* evolucionó en el este de Europa y Asia menor durante un periodo de aislamiento geográfico y, desde allí, recolonizaron el oeste de Europa durante el Würm II (40.000 - 60.000 años AC) en una segunda oleada de colonización (la primera es la que habría dado lugar a las diferentes subespecies de *R. pyrenaica*).

Pérez y colaboradores (2002) basándose en la correlación que encontraron entre las distancias genéticas y las distancias geográficas, sugieren que lo que pudo ocurrir fue que las distintas poblaciones del género sufrieron, durante el Pleistoceno, expansiones y contracciones del área que ocupaban, las cuales estaban asociadas a periodos glaciares e interglaciares. Como consecuencia de estos movimientos se produjeron aislamientos y posteriores contactos entre las poblaciones y fue finalmente el clima cálido asociado al Holoceno (los 11.000 últimos años) el que aisló definitivamente las diferentes poblaciones, quedando confinadas en la actualidad a las altas cotas de las cadenas montañosas de Europa y Asia Menor (Pérez et al. 2002). Pérez y colaboradores (2002) señalan que el principal factor del aislamiento de las subespecies del género fue la distancia geográfica (**Figura 1 del Capítulo 2**). Esto podría explicar las diferencias genéticas que se encontraron en las subespecies del centro y este de Europa y de las asiáticas, pero creemos que sería insuficiente para explicar el mayor grado de aislamiento necesario para la separación de los taxones ibéricos e italianos del resto de las subespecies.

Si es adecuado hablar de una sola especie o, por el contrario, de dos con diferentes subespecies es algo que no está claro (**ver Capítulo 2**). Cuando se utiliza el marcador genético del citocromo-b para intentar discriminar ambas especies, algunos ejemplares de *pyrenaica* se encuentran dentro de grupos de *rupicapra*. Esto parece indicar que de haber habido una separación de especies, esta ha sido reciente, sin que haya transcurrido suficiente tiempo para que los haplotipos ancestrales hayan desaparecido por deriva genética. Sin embargo, cuando se usa otro marcador genético, el ADN mitocondrial, entonces los cladogramas sugieren dos ramas principales, separando *pyrenaica* de *rupicapra*, cada una con sus correspondientes subespecies.

En vista de lo dicho y teniendo en cuenta las diferencias morfológicas y etológicas descritas por Cabrera, y Lovari y colaboradores (Cabrera 1911; Lovari 1987), en esta obra utilizamos la terminología de *Rupicapra pyrenaica parva*, sin intención de entrar en la polémica de si se trata de una especie o subespecie.

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

El rebeco es un bóvido pequeño, esbelto, caracterizado por la forma ganchuda de su cornamenta, su típico diseño facial y sus grandes ojos. Tanto machos como hembras poseen cuernos. Éstos emergen en la parte superior del cráneo, sobre las órbitas oculares, y crecen paralelos y rectos, hasta que en el último tercio de su longitud se curvan bruscamente en forma de garfio hacia atrás (más ganchudos en machos que en hembras, **Figura 2**) y, en vista frontal, se separan ligeramente en forma de V (**Figura 3**). Los cuernos son finos, de sección circular y muy oscuros, sin nudos ni apéndices. Son perennes y la tasa de crecimiento es estacional, en invierno lo hacen más lentamente, provocando así una leve segmentación transversal de los mismos, aunque no observable a distancia (ver **Cálculo de la edad**).



Figura 2. Cuernos de rebeco (izquierda) y rebea (derecha) de 11 años de edad. Los cuernos de los machos son más ganchudos que los de las hembras. Foto: *Javier Pérez-Barbería*.
Eleven years old male's (left) and female's horns (right). Males' horns are hookier than those in females.

El cráneo del rebeco es estrecho y alargado, y carece de fosas lacrimales. Los premaxilares están poco proyectados hacia arriba sin conectar con los nasales (**Figura 3 A y B**).

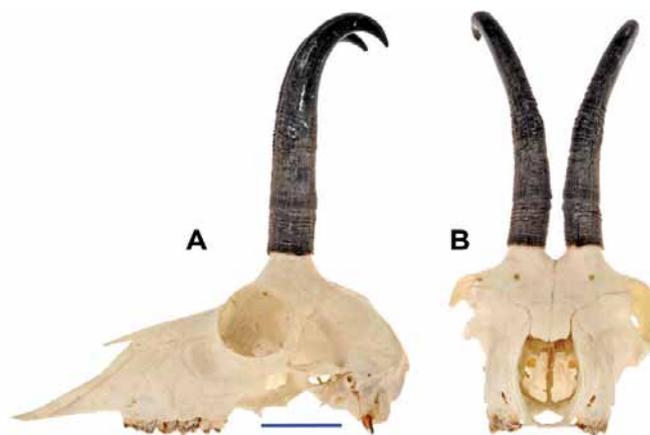


Figura 3. Cráneo de un macho de 16 años de edad, en vista frontal y lateral. En vista lateral (A) los cuernos ascienden perpendiculares al hueso occipital para curvarse

hacia atrás en el segundo tercio formando un gancho. En vista frontal (B) los cuernos separan progresivamente hacia las puntas. Línea horizontal azul: escala 4 cm. Ejemplar de Picos de Europa, cortesía de *Borja Palacios*. Foto: *David Riley*.

Frontal and side view of a 16 years old male's skull. On side view, (A) horns growth perpendicular to the occipital bone and hook backward in the second third of their length. On frontal view, (B) horns spread out progressively towards the tips. Horizontal blue line: 4 cm reference scale.

La fórmula dentaria de las piezas permanentes es: I (0-0)/(3-3), C (0-0)/(1-1), PM (3-3)/(3-3), M (3-3)/(3-3)= 32. Cuya interpretación es I= incisivo, C= incisivo caniforme, PM= premolar, M= molar, los números indican cuantos dientes de cada tipo a ambos lados del eje axial del cráneo y si en la maxila (en el cráneo) o en la mandíbula (abajo). Ejemplo: I (0-0)/(3-3), cero incisivos superiores y 6 inferiores (tres a cada lado). El diente C es tan parecido a los dientes de tipo I que a efectos prácticos podríamos decir que la fórmula dental es: I (0-0)/(4-4), PM (3-3)/(3-3), M (3-3)/(3-3)= 32.

Los individuos de esta especie presentan como característica una cavidad estrecha y profunda por detrás y por encima de las pezuñas, perceptible sólo si se flexiona la pezuña hacia adelante y se introduce la yema del dedo.

Poseen un pelaje duro y suave, que en verano es más corto y cervuno en color que en invierno (**Figura 4**).



Figura 4. Macho en pelaje de invierno (izquierda) y en pelaje de verano (derecha). Los colores son menos contrastados y más claros en verano que en invierno. Fotos: *Antonio Vázquez*.

Male in winter (left) and summer coat (right). Summer coat is paler and less contrasted than winter coat.

Un rebeco en vista frontal parece ir provisto de un delantal negro o marrón muy oscuro cubriéndole el pecho y las patas delanteras hasta la altura de las rodillas, mientras que en la zona del cuello y la garganta se aprecia una forma de V de color canela que se fusiona con el color ocre claro de las mejillas.

El diseño facial del rebeco consta de tres franjas que le dan un aspecto característico. Una banda de color canela recorre la zona central desde el hocico hasta la base de los cuernos, contrastando con las dos franjas laterales de color marrón oscuro que se extienden paralelas a ésta hasta más arriba de los ojos, donde se unen con el color del pelaje de las orejas. Las orejas son claras por delante y muy oscuras por la zona posterior. Sobre la parte anterior de cada párpado superior, hay una mancha vertical de unos 2 cm. de color canela rojizo, que aparenta ser una ceja (Figura 5). La parte superior-frontal de las patas posteriores es casi negra o marrón muy oscuro, contrastando bien con la tibia que es más clara, generalmente de color cervuno. La cola es oscura en la zona superior y desnuda por debajo.



Figura 5. Detalle del diseño facial de un macho de rebeco cantábrico con pelaje de invierno. Foto: *Antonio Vázquez*.
Male winter coat facial pattern of a Cantabrian chamois.

Los machos son de color castaño más oscuro pero no es tan evidente como para utilizarlo para diferenciar los sexos. En invierno el color de las partes superiores del cuerpo se aclara y los flancos y la parte baja de los costados toman un tinte pardo muy oscuro (Figuras 4 y 6). El vientre también se hace más pálido (Figuras 7 y 8). En animales jóvenes el color del pelaje es más homogéneo, sin tanta delimitación del diseño facial, del delantal, flancos y miembros. En animales muy viejos el patrón de la coloración es menos contrastado que el descrito para adultos (Figura 7).



Figura 6. Rebeco macho (izquierda) y hembra (derecha) adultos con pelaje de invierno. Ilustración: *Raúl Alonso*.
Male (left) and female (right) Cantabrian chamois in winter coat.



Figura 7. Hembra vieja de rebeco mudando el pelaje de verano. Foto: *Antonio Vázquez*.
Old female of Cantabrian chamois moulting into summer coat.



Figura 8. Rebecos macho adulto (izq.) y hembra (der.) con muda de verano. Los colores son menos contrastados y más claros que en invierno (ver Fig. 6). Ilustración: *Raúl Alonso.*

Adult male (left) and female (right) Cantabrian chamois in summer coat. Summer coat is paler and less contrasted than winter coat (see Figure 6).

El rebeco posee dos glándulas cutáneas parietales situadas justo detrás de la base de los cuernos, redondeadas y ligeramente protruidas, sobre todo en los machos durante el celo. En esta época los machos emanan a través de dichas glándulas un olor almizclado característico, que utilizan para marcar las puntas de las ramas de arbustos y plantas, supuestamente para marcar su territorio.

Ante una alarma, los rebecos responden emitiendo un corto resoplido, acompañado generalmente de 1 a 3 golpes en el suelo con una de las patas delanteras, situando el cuerpo en dirección a la señal. (ver portada del Capítulo 7).

BIOMETRÍA

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 (Capítulo 19).

El nombre *parva*, utilizado para diferenciar la subespecie cantábrica (*R.p.parva*) de la pirenaica, deriva del latín *parvus* y significa “pequeño”. Es por ello, probablemente, que se ha considerado al rebeco cantábrico como el representante de menor tamaño dentro del género. Sin embargo, Pérez-Barbería y García-González (2004) citan para el sarrío 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, **Tabla 1 presente capítulo y capítulos 14 y 17**). 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 pesó cada animal así como su edad.

Tabla 1. 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.

Biometry of Cantabrian chamois (mean, sd, n) of animals older than 3 yrs shot in Asturias (North of Spain) between August and October in 1991. Weight in kg, length in cm. () from Fernández-López y García-González (1986). Variables from top to bottom: total weight, larder weight, total length (nostrils to tail tip), shoulder height, hind feet length, thoracic perimeter, jaw length, skull length.*

	HEMBRAS			MACHOS		
	media	sd	n	media	sd	n
Peso total	24,0	7,65	40	29,8	6,65	113
Peso eviscerado	18,0	3,13	37	22,7	2,99	103
Longitud total (cabeza-cola)	100,2	8,25	40	103,8	6,31	112
Altura a la cruz	72,1	4,94	41	74,1	5,25	113
Longitud pata posterior	32,3	1,46	41	33,7	2,44	113
Perímetro torácico	71,4	5,41	40	76,5	4,77	113
Longitud mandibular	13,7	0,50	27	13,9	0,43	31
Longitud craneal*	19,13	0,498	16	19,87	6,49	10

No existen grandes diferencias sexuales en la longitud total y en la altura a la cruz (ver **Ficha técnica** y **Tabla 1**), 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). Para una descripción comparativa detallada entre el rebeco y el sarrio, ver Pérez-Barbería y García-González (2004).

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).

IDENTIFICACIÓN DEL SEXO

El sexo, posiblemente junto con el peso y la edad, son las variables más importantes en el estudio de la dinámica de una población (**Capítulo 9**). Además una correcta identificación del sexo es fundamental en los conteos del tamaño de las poblaciones, es por esto por lo aquí tratamos con detalle este tema.

En muchos bóvidos el dimorfismo sexual en el tamaño de los cuernos es extremo, sin embargo en el rebeco la diferencia en la longitud de los cuernos entre los sexos es comparativamente pequeña.

En los machos adultos la longitud media desde la punta a la base del cuerno es de 156 mm, mientras que en las hembras es de 130 mm. Estas medidas son sólo referencias, ya que los cuernos crecen durante toda la vida del animal y calcular una media del tamaño de los cuernos de ejemplares adultos va a depender de la distribución de las clases de edad que constituyen la muestra utilizada (**Capítulo 15**).

Una de las mejores características para discriminar los sexos es que en los machos los cuernos están muy juntos en la base (la mitad del diámetro de un cuerno o menos), el perímetro basal es mayor, y son más ganchudos que en las hembras. Las hembras presentan cuernos más separados (como el grosor de un cuerno) y delgados en la base y menos ganchudos (**Figura 9** y **Figura 10, 1-4**).

Cuando los cuernos no pueden ser utilizados para identificar el sexo, bien porque la posición del animal impide su observación o bien porque se trate de ejemplares machos de uno o ambos cuernos (cuernos rotos), las relaciones entre las dimensiones de la cabeza y del cuello es un buen carácter de discriminación sexual. Pflieger (1982) describe para los adultos de la gamuza de los Alpes (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) que las hembras tienen en vista lateral el hocico más afilado que los machos y más largo que la anchura del cuello y el cuello más largo que ancho (**Figura 10**). Los machos tienen el hocico más corto que la anchura del cuello y el cuello más

ancho que largo. Estos caracteres son también válidos para discriminar el sexo del rebeco cantábrico en muchas ocasiones, aunque su efectividad depende de la edad del ejemplar (cuanto más jóvenes menos marcados están estos caracteres) y de la época del año (en pelaje de invierno el cuello de las hembras aparenta más ancho que en verano).



Figura 9. Algunos ejemplos del desarrollo de los cuernos en machos y hembras de rebeco. Las flechas señalan la transición entre el crecimiento de verano (crecimiento acelerado) y el de invierno (crecimiento ralentizado). Flecha verde: primer invierno de vida; flecha azul: segundo invierno; flecha roja: tercer invierno. No se señalan los inviernos por encima del tercero. <1 año: no cumplido el año; 3+: animal de tres años que está próximo a cumplir su cuarto año. Nótese las diferencias relativas de tamaño entre animales de distinta edad. Cráneos de la colección del Parque Nacional de Picos de Europa. Fotos: *David Riley* y *Javier Pérez-Barbería*.

Examples of horn growth in males and females of Cantabrian chamois. Arrows show the transition between summer growth (fast) and winter growth (slow). Green arrow: first winter of life; blue arrow: second winter of life; red arrow: third winter. Winters over the third one are not shown. <1 año: less than 1 yr old; 3+: 3 yr plus old, very close to its fourth year of life. Notice the relative differences in horn size between animals of different age.

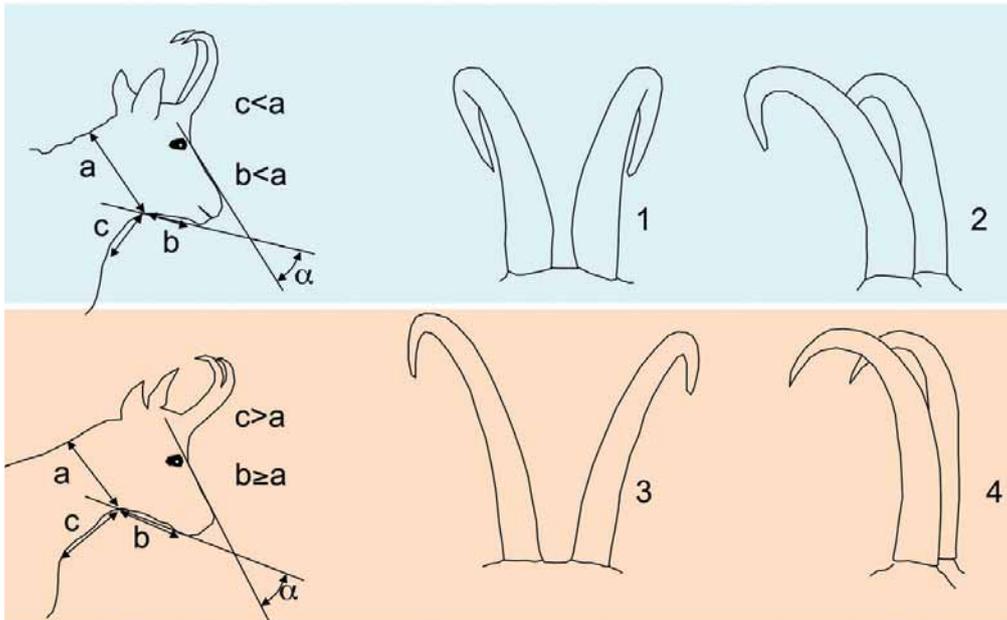


Figura 10. Identificación del sexo mediante la forma de la cabeza y su relación de tamaño respecto al tamaño del cuello. Macho (arriba), hembra (abajo). Hocico de la hembra más afilado que en el macho ($\alpha_{\text{hembra}} < \alpha_{\text{macho}}$), cuello de la hembra más largo que ancho ($c > a$) y garganta más larga o igual que la anchura del cuello ($b \geq a$). 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 las hembras (3), aunque este carácter es altamente variable. 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).

Sexual differences in head shape and head size in relation to neck size to be used to sex Cantabrian chamois. Male (top), female (bottom). Female's muzzle is slimmer than in male ($\alpha_{\text{hembra}} < \alpha_{\text{macho}}$), female's neck is longer than wider ($c > a$) and the throat is equal or longer than neck width ($b \geq a$). Sexual differences in horn morphology; male (1: frontal view; 2: side view); female (3: frontal view; 4: side view). Males' horns are thicker and are closer at their base than females' horns. On front view males horns (1) have a narrower “V” shape than females' (3), although this character is very variable. On side view males' horns are hookier (2) than those in females (4).

La posición al orinar es probablemente la única forma de determinar el sexo de los cabritos del año a distancia. Las hembras se agachan ligeramente cuando orinan y la proyectan hacia atrás, mientras que los machos orinan erguidos y la orina es proyectada hacia el suelo (Figura 11).

El mechón de pelos de la piel que recubre al pene (pincel) es visible en las siluetas de los machos adultos, sobre todo en fondos que contrastan con el color del pelaje, como el cielo o la nieve. Cuanto más viejo el ejemplar mayor es la longitud del pincel y más fácil es su visualización.

Los testículos y las mamas también pueden utilizarse para determinar machos y hembras, respectivamente. Sin embargo se trata de un carácter de utilidad limitada ya que requiere que el animal esté en una posición determinada para que sean evidentes al observador.



Figura 11. 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. Ilustración: Raúl Alonso.

Urinating position of male (left) and female (right) in the Cantabrian chamois. The position can be used to sex the animal, it is especially useful to sex kids.



Figura 12. ¿Podrías decir si se trata de un macho o de una hembra?. Foto: Javier Pérez-Barbería.

Can you assess the sex of this Cantabrian chamois? Sex determination in field conditions can be tricky.

Para garantizar la determinación del sexo se recomienda la combinación del mayor número posible de caracteres. Aun así, la determinación puede ser difícil dependiendo de las condiciones de visibilidad, la distancia a la que se realiza la observación, la posición del ejemplar y el tiempo que el animal pasa en el campo visual (**Figura 12**).

En el **Apéndice I**, presentamos una serie de ejemplos que pueden ser utilizados como práctica para la identificación del sexo en la especie.

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 está 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).

CÁLCULO DE LA EDAD

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. Por ejemplo, ¿qué validez tiene comparar los pesos de animales de dos poblaciones o el tamaño de sus cuernos si no tenemos detalle de la estructura de edades de los animales usados en cada población?

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.

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.

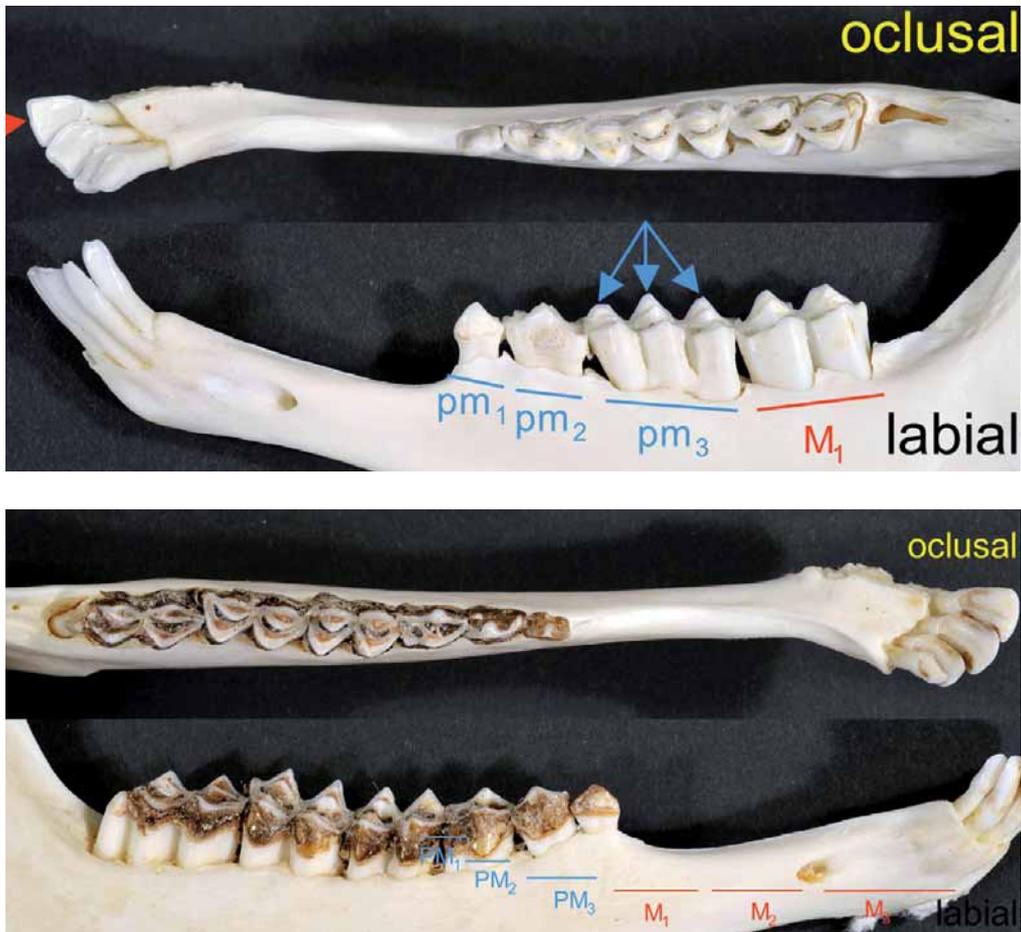


Figura 13. Mandíbulas en vista oclusal y labial de dos rebecos de menos de 1 año (arriba) y de 4 años (abajo). El ejemplar joven sólo tiene dos dientes permanentes, el primer incisivo y el molar primero (M_1), el resto son incisivos y premolares de leche (decíduos). En vista oclusal se puede ver una abertura en la mandíbula por donde emergerá el segundo molar permanente. Las flechas señalan las tres puntas del premolar decíduo, que contrasta claramente con el primer molar permanente que tiene sólo dos puntas. Comparar todas las piezas dentales con el ejemplar adulto con detición permanente completa. Fotos: *David Riley*.

Cantabrian chamois jaws in occlusal and cheek view showing deciduous and permanent teeth in a kid (< 1 year old, top) and a 4 years old adult of (bottom).

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, valor modal de los nacimientos en la montaña cantábrica (concejo de Caso), aunque esta varía entre zonas y años.

En primer lugar se requiere cierta experiencia para identificar los dientes permanentes de los décúdos (**Figura 13**), ya que el patrón que describimos está basado en los dientes permanentes.

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 $M_1 M^1$, entre 9 y 13 meses para los M_2 y M^2 , entre 13 y 15 meses para I_1 , 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 2**).

Tabla 2. 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).

Teeth eruption in the Cantabrian chamois, age in months. M: permanent molar; PM: permanent premolar; I: incisor. Superscript: upper teeth; Subscript: lower teeth. e.g. M_1^1 : first upper and first lower molars).

	PIEZA DENTAL							
	M_1^1	M_2^2	I_1	M_3^3	$I_2, PM_1^1, PM_2^2, PM_3^3$	I_3	I_4	
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 (ver a continuación).

Patrón de desgaste dentario.

El patrón de desgaste de los dientes permite una aproximación razonable a la edad para animales de entre 3 y 8 años. Para edades mayores de 8 años el método subestima la edad real de los individuos. Esto es debido a que la estima de la edad por este método se hace asintótica para edades mayores de 8 años, debido a la dificultad de describir el desgaste dentario cuando es muy pronunciado. En la práctica el patrón de desgaste se combina con el patrón de erupción (**ver sección anterior**) para incrementar la precisión y el rango de edad de la estima. Para una descripción detallada del patrón de desgaste dentario recomendamos consultar Pérez-Barbería (1994b). Se recomienda prudencia cuando se usa este método, el desgaste dentario depende de lo abrasivo que es el alimento ingerido, del contenido en tierra ingerido cuando se pastan pastos muy cortos, y de la cantidad de pasto ingerido (Pérez-Barbería y Gordon 1998b; Pérez-Barbería y Gordon 1998a), y en ciervo los machos desgastan los dientes más rápido que las hembras (Loe et al. 2003).

Método práctico para el cálculo de la edad: erupción y desgaste dentario.

La **Tabla 3** y su clave acompañante resumen los patrones de erupción y de desgaste dentario de los dientes inferiores. Para una correcta interpretación de la **Tabla 3** se requiere extraer una hemi-mandíbula y limpiarla de tejido. Los dientes se consideran emergidos cuando son visibles a través de la encía. En el caso de mandíbulas ya sin tejido (generalmente encontradas como restos de cadáveres) los dientes que han emergido se pueden reconocer por tener la parte emergida cubierta de sarro de color marrón oscuro, debido a la actividad de la flora bacteriana de la boca. La observación de la base de las raíces en su intersección con la corona del molar es un carácter útil para la discriminación de ciertas clases de edad (**Tabla 3**). En los mejores casos el método permite discriminar hasta 12 clases de edad, aunque se recomienda prudencia cuando se requiera precisión de ± 1 año de edad (Pérez-Barbería 1994b).

Tabla 3. Tabla práctica y su clave adjunta para la estimación de la edad del rebecco cantábrico mediante el uso combinado del patrón de erupción de las piezas dentarias y de su desgaste. Abreviaturas de cada pieza dentaria en la sección **Patrón de erupción de la dentición.**

Table and key to estimate the age of the Cantabrian chamois using eruption teeth and tooth wear methods.

Edad años	Erupción								Desgaste			
	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	PM ₁	PM ₂	M ₁	M ₂	PM ₃	M ₁	M ₂	M ₃
1	■						■	■				
2	■	■			■	■	■	■	◊	M.V.	◊	◊
3	■	■	■		■	■	■	■	◊	M.V.	◊	◊
4	■	■	■	■	■	■	■	■	◊	M.V.	◊	◊
5	■	■	■	■	■	■	■	■	◊	M.V.	◊	◊
6	■	■	■	■	■	■	■	■	◊	RL	◊	◊
7	■	■	■	■	■	■	■	■	◊	RL	◊	◊
8	■	■	■	■	■	■	■	■	◊	RL	◊	◊
9-12	■	■	■	■	■	■	■	■	◊	RLB	◊	◊

Erupción		Desgaste	
	No emergido	Molares en vista superior Representación real del molar 3º (tres pares de cúspides)	
	Emergido solo en algunos animales		
	Emergido	Representación esquemática de molares con 2 y 3 cúspides	
		Anterior: Indica la porción del molar hacia el exterior de la boca. Posterior: Indica la porción del molar hacia el interior de la boca. MV. Desgaste muy variable, no útil para estimar la edad. RB. Las raíces del molar comienzan a ser visibles por el lado labial (sólo visible en restos óseos limpios). RL. Raíces comienzan a ser visibles por el lado lingual.	

Recuento de las capas de cemento dental.

Se requiere una pieza dental y por lo tanto se usa en animales muertos o en restos encontrados en el campo o fósiles. No es ético practicar la extracción dental en animales vivos para la estima de su edad. Este método permite la estima de la edad con precisión de un año en animales de cualquier edad. La precisión puede incrementarse dentro del rango de un mes si se asume y fija una fecha de nacimiento y se conoce la fecha de la muerte del animal. Se basa en el recuento de las capas de cemento de alguna pieza dental de la cual se conozca la edad a la cual se deposita la primera capa de cemento. Se trata de un análisis microscópico, que requiere la descalcificación del diente y la preparación de cortes histológicos.

El cemento es un tejido dentario que sirve para asegurar la sujeción de los dientes en el alveolo a medida que el animal crece y la mandíbula o el maxilar aumenta de tamaño. El cemento se deposita alrededor de la raíz del diente a diferente tasa según la época del año, siendo dicha tasa más rápida durante el verano y más lenta durante el invierno. Esto origina un patrón de bandas anchas de color claro correspondientes al verano y otras finas más oscuras durante el invierno, de modo que pueden ser traducidas en número de años de vida (1 año= 1 banda clara ancha + 1 banda fina oscura) (Figuras 14 y 15).

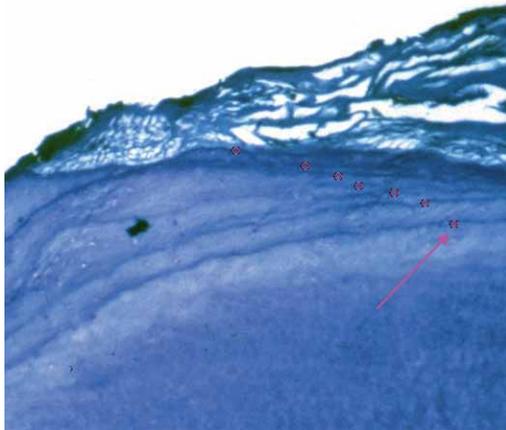


Figura 14. Corte microscópico del ápice de la raíz del primer incisivo permanente de un rebeco de 7 años de edad. Cada punto púrpura señala la transición entre dos periodos de crecimiento estival. La flecha corresponde con el primer invierno de vida del animal. Comparar con un corte macroscópico de un ciervo escocés (Figura 15). Foto: Javier Pérez-Barbería.

Microscopic section of the root apex of the first incisor of a 7 yrs old Cantabrian chamois. Each purple circle indicates the transition between two periods of summer growth. First winter of life is indicated with an arrow. Compare this figure with a macroscopic section of a Scottish red deer (Figure 15).

Cuanto más bruscos son los cambios estacionales, mayor definición de dichas capas. Debido al clima moderado de la montaña cantábrica, en el rebeco las capas de cemento no están muy claramente definidas, por lo que diferenciarlas resulta más costoso que en aquellos animales que habitan regiones con inviernos más extremos. A efectos prácticos y para el uso de este

método en el primer incisivo permanente (I1) la primera banda oscura de cemento se forma entre marzo y abril (Pérez-Barbería y Fernández-López, 1996). Además, en animales menores de 15 meses todavía no se aprecia la formación de la primera banda oscura de cemento en el I1, tan sólo se observa una primera banda clara. Es ya a los 2 años de edad cuando se observa formada la primera banda oscura de cemento en el I1. Por lo tanto la edad se puede aproximar sumando un año al número de capas oscuras de cemento depositadas en la raíz del I1 de muestras de animales que han muerto pasado abril del año en curso.

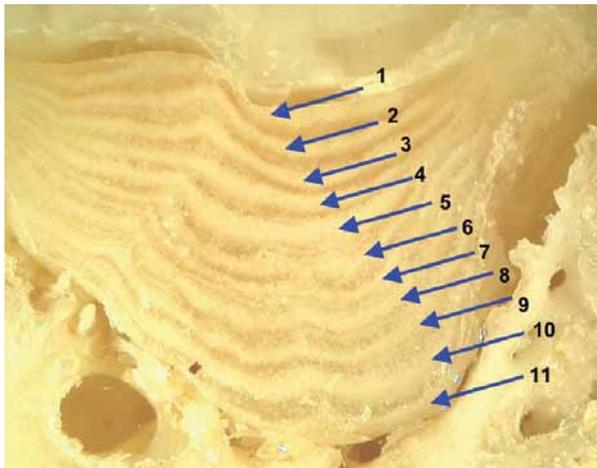


Figura 15. Corte macroscópico del primer molar inferior de un ciervo escocés de 11 años para ilustrar el recuento de capas de cemento como estima de la edad del animal. Cada flecha indica un año y señalan el crecimiento rápido de verano (capa clara) que contrasta con la capa más oscura del crecimiento ralentizado del invierno. Desafortunadamente, las capas de cemento dentario en el rebeco

cantábrico no muestran un patrón estacional tan claro como en este ejemplo y además se requiere el uso de técnicas de microhistología debido al pequeño tamaño de los dientes del rebeco (Figura 14), lo que dificulta su uso. Foto: Javier Pérez-Barbería.

Illustration of the use of cement layers to estimate the age. Macroscopic section of the first lower molar of an 11 yrs old Scottish red deer. Each arrow indicates 1 year (milky layer: rapid summer growth; dark layer: slow winter growth). Unfortunately, in the Cantabrian chamois the seasonal growth pattern of the teeth is not as contrasted as in the Scottish red deer and it requires the use of microhistological techniques (Figure 14), which limits its use.

Estima de la edad mediante la silueta.

En el campo muchas de las observaciones se realizan sobre fondos contrastados, como el horizonte, rocas o nieve, que dificultan la utilización del color u otras características para la identificación de los ejemplares; es entonces cuando el perfil se convierte en un carácter útil para la determinación de la edad y del sexo.

En los sub-adultos (2-3 años) la longitud de las patas delanteras en relación a la longitud del pecho es mayor que en los adultos (Figura 16) (Pflieger 1982).

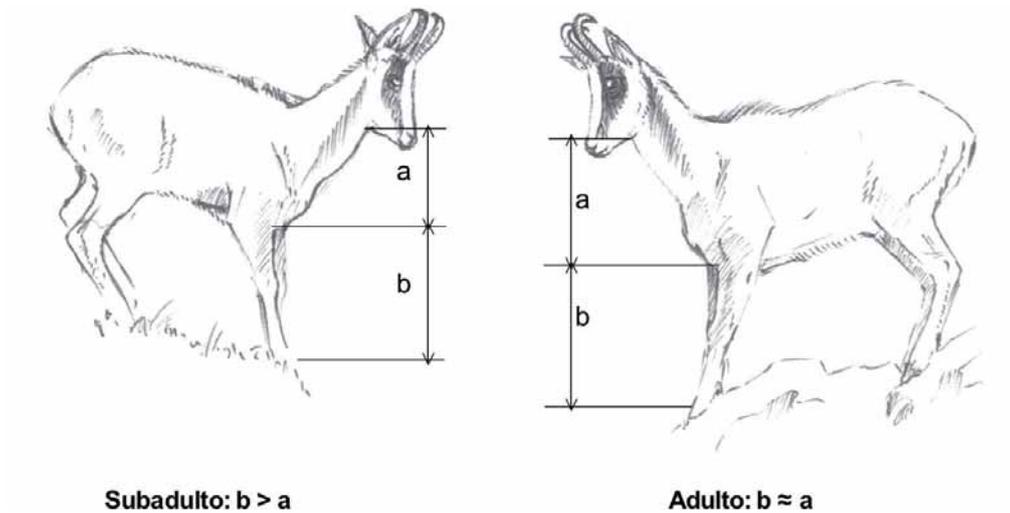


Figura 16. Determinación de la edad de ejemplares sub-adultos (2-3 años) y adultos. La longitud de las patas delanteras (b) en relación a la longitud del pecho (a) es mayor en los sub-adultos que en los ejemplares viejos. Izquierda: sub-adulto (3 años); Derecha: adulto. Ilustración: *Raúl Alonso*.

Age estimation of sub-adult chamois (2-3 years old) and adults. In subadults the length of the front legs (b) is longer than the length of the chest (a) in comparison with adults (Pflieger 1982).

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). Es de uso limitado en restos óseos antiguos encontrados en el campo, ya que en muchas ocasiones la base de los cuernos ha sido roída o los estuches córneos han desaparecido, lo mismo sucede con restos fósiles. Sin embargo es muy útil en restos de cadáveres, ya que los zorros y lobos tienden a desechar el cráneo y los cuernos permanecen en buen estado durante meses.

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 me-

drón 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 3).

El resto de los medrones son mucho más cortos y dan la impresión de ser finos anillos superpuestos (Figura 17 A,B y Tabla 4). 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= 1.4mm). Este pequeño incremento hace difícil la sección de los mejores trofeos en condiciones de campo (Capítulo 15). La parte del cuerno correspondiente al crecimiento milimétrico queda oculta por el pelo de la parte superior de la cabeza (Figura 5).

Tabla 4. 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 17a). Entre paréntesis el error estándar, n: número de ejemplares medidos.

Length in mm of the first 5 horn segments in males and female in the Cantabrian chamois. The first segment is not conspicuous and therefore it has been pooled with the second segment (Figure 17a). Standard error in brackets. n: sample size.

	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 emergencia dental (**Método práctico para el cálculo de la edad: erupción y desgaste dentario**). 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).

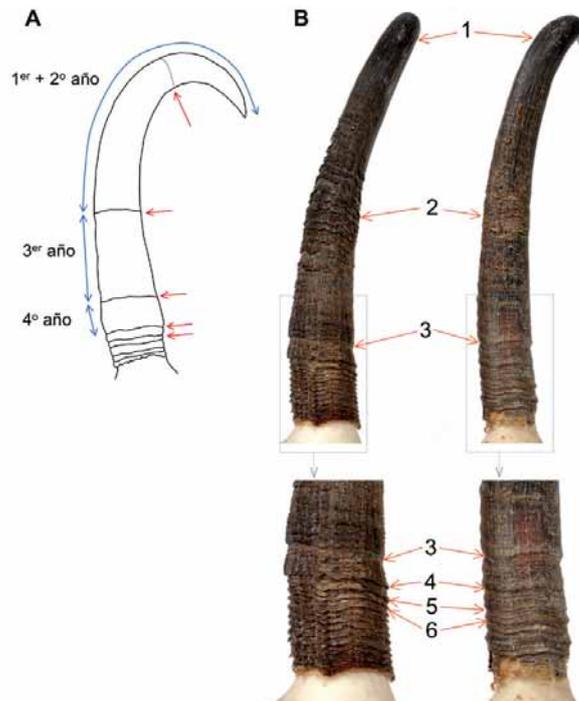


Figura 17. (A) Representación idealizada de los medrones de un cuerno de un macho de ocho años. Las flechas rojas marcan las hendiduras de segmentación debidas al parón de crecimiento que tiene lugar en invierno. La marca correspondiente al primer invierno (línea punteada) no suele ser visible, aquí 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 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 de Picos de Europa, *Borja Palacios*. Foto: *David Riley*. (A) *Schematic representation of the horn segments of an 8 yrs old male of Cantabrian chamois. Winter notches (red arrows). The first winter notch is not conspicuous (dashed line). Blue arrows indicate the first 4 years of life. Over 5 years annual horn growth is only between 2.4 and 1.1 mm.* (B) *Detailed of male's and female's horn growth between 3 and 6 years. Notice how the segment length varies between years and sexes, and also between animals (not illustrated).*

Cabe señalar que el crecimiento de los cuernos está condicionado por las condiciones climáticas que definen la disponibilidad y calidad del re-

curso 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 18). 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.

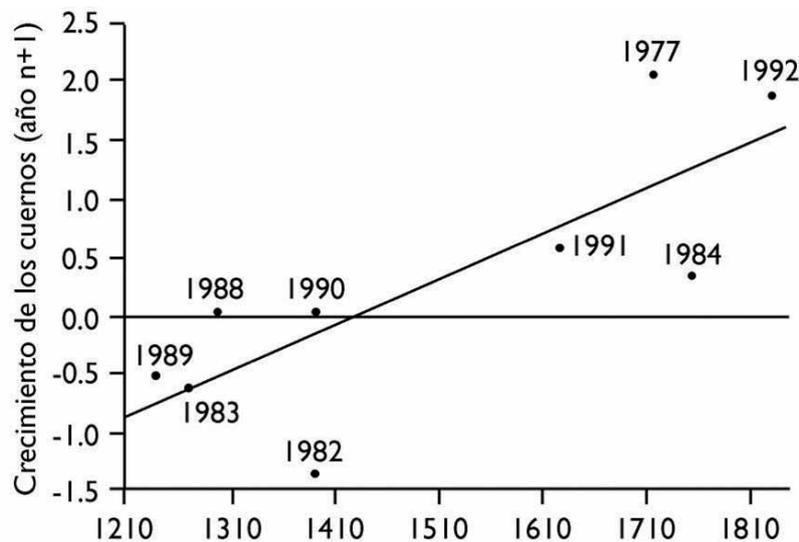


Figura 18. Relación entre el crecimiento de los cuernos y la precipitación. Los rebeccos experimentan mayor crecimiento de los cuernos en los años que están precedidos por abundante precipitación. El crecimiento de los cuernos está estandarizado respecto al valor de la media de todos los datos. Modificado de Pérez-Barbería y Fernández-López (1996).

The effect of previous year rainfall in horns growth. Horn growth has been centered around the mean.

La fecha de nacimiento de la cría es también muy importante en el tamaño total de los cuernos en estado adulto. Hay crías que pueden nacer después a mediados de junio o incluso más tarde, serían crías procedentes de hembras que han ovulado al final de la época de celo o quizás hembras con una segunda ovulación después de haber fallado en la concepción en la primera ovulación. Estas crías tendrían entre 1-1,5 meses menos de crecimiento de los cuernos antes de que entren en su primer invierno en comparación con las crías de su misma cohorte que hayan nacido alrededor de la fecha modal de los nacimientos de ese año. Este crecimiento limitado

en el primer año de vida condicionaría el tamaño de los cuernos en estado adulto. Sin embargo, también se ha demostrado que hay cierta compensación en el crecimiento de los cuernos entre los primeros dos años de vida y el crecimiento del tercer año. Los animales con un rápido crecimiento de cuernos en los 2 primeros años muestran un menor crecimiento en el tercer y cuarto año de vida (Massei et al. 1994; Pérez-Barbería et al. 1996), pero es difícil saber si esto podría suponer una compensación total para aproximarse al tamaño medio de cuernos de su cohorte.

USO DEL HÁBITAT

El rebeco cantábrico ocupa el ecotono entre los límites superiores del bosque y los pastos supraforestales (**Figura 19**). Tiene especial preferencia por los pastos subalpinos, próximos a riscos escarpados o hayedos que le proporcionan excelentes zonas de escape.

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 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 19**). 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 (**Capítulo 16**).

En el **Capítulo 18** se detallan los resultados de un estudio teórico sobre la distribución potencial del rebeco en la cordillera cantábrica basado en preferencias de uso de hábitat.

El empleo de la radiotelemetría para estudiar el uso del hábitat del rebeco cantábrico es de utilidad limitada. Experiencias de marcaje de rebecos con radio-transmisores en el concejo de Caso (Roazo) entre 1993-1994 indicaron que cuando los animales ocupan valles profundos rodeados de fuertes pendientes la señal rebota entre las laderas y riscos de tal forma que el detalle de las ubicaciones se reduce tanto que sólo se puede constatar su presencia en la zona. El marcaje de rebecos con nueva tecnología GPS puede ayudar enormemente al estudio del uso de hábitat (**Capítulo 17**).

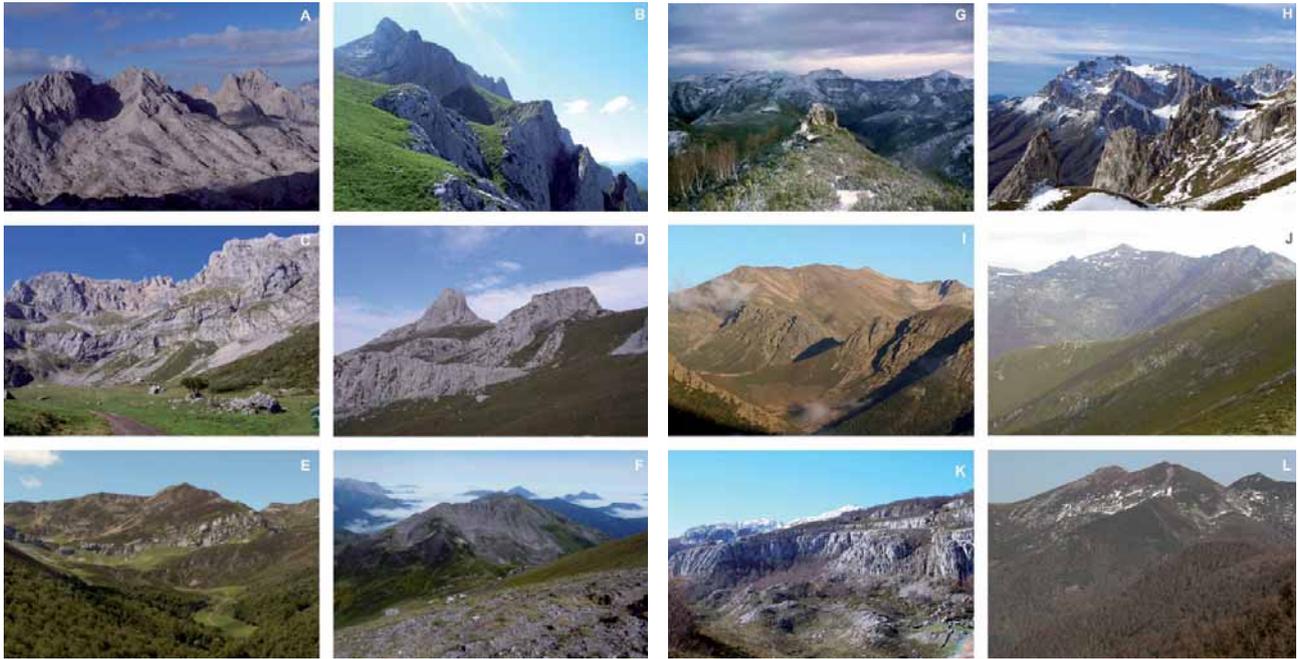


Figura 19. Diferentes hábitats del rebeco cantábrico. **A.** El Macizo Central (Picos de Europa) representa una masa rocosa imponente con escasa vegetación a gran altura, el rebeco encuentra alimento en verano en las gramíneas más enriscadas (**B**, Altos del Verde, León). **C.** Vega de Llos (Picos de Europa), combinación de riscos, roqueros, matorral y pastos subalpinos, excelente hábitat de verano para el rebeco. **D.** Cantu Cabronero (Asturias), las cumbres están desprovistas de vegetación arbórea y arbustiva, no el mejor hábitat de invierno para el rebeco. **E.** Puertos 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. **F.** Pileñes (Ponga, Asturias), pastos subalpinos mezclados con suelo desnudo y sin grandes posibilidades de zonas de escape. **G.** Belerda (Caso, Asturias), los brezales son un pasto muy recurrido en invierno, zonas desprovistas de ellos pueden suponer problemas para la alimentación del rebeco en invierno, como se puede ver en la foto **H** (Picos de Europa). **I.** Puerto de San Glorio (Riaño, León), predominan brezales abiertos a media altura y suelos desnudos en los collados más altos. **J.** 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. Asón en Cantabria (**K**) y los Ancares gallegos (**L**) son los actuales límites este y oeste de distribución del rebeco, respectivamente (**Capítulo 3**). Fotos: *Luis Robles, Borja Palacios, Fernando Benito, Guardería de Castilla y León y Javier Pérez-Barbería.*

Different habitats of the Cantabrian chamois across its distribution area in the Cantabrian Mountains (North of Spain).

ALIMENTACIÓN

El rebeco cantábrico se alimenta principalmente de los pastos subalpinos y alpinos, que son muy ricos y abundantes a excepción del invierno, incorporando a su dieta sobre todo gramíneas y algunas plantas leñosas, cuya proporción varía según la época del año.

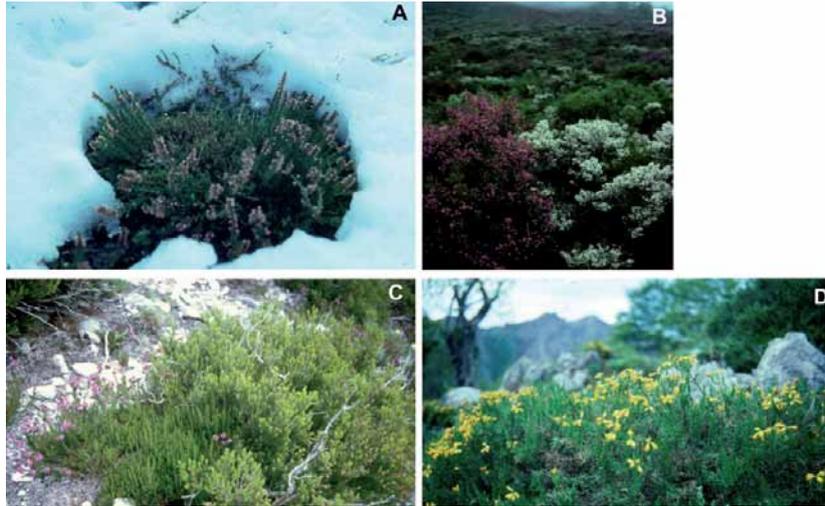


Figura 20. Las especies arbustivas tienen una gran importancia en la dieta del rebeco cuando disminuye la calidad de las gramíneas por efecto del estiaje en verano, y sobre todo en invierno, cuando son los arbustos los únicos que afloran entre la nieve (A). B. Brecina (*Calluna vulgaris*) aflorando entre la nieve e intensamente ramoneada por el rebeco. C. *Erica cinerea* (púrpura) y *Erica arborea* (blanca) importantes en la dieta del rebeco durante las grandes nevadas (hasta 1 y 2 m de altura, respectivamente), de mayor porte que la brecina (hasta 0,5 m de altura) afloran de la nieve cuando la brecina yace cubierta. D. Claras diferencias en consumo de brezos al final del verano, *Erica ciliaris* (a la izquierda y con flores púrpura) intensamente ramoneada por el rebeco, en comparación a la planta vecina *Erica cinerea* (a la derecha, con flores ya marchitas). E. *Genista hispanica* ramoneada por rebecos, otra especie arbustiva de su dieta. Fotos: Javier Pérez-Barbería y Borja Palacios.

Some important shrubs species in the winter diet of the Cantabrian chamois. Heather consumption increases in winter when the quality and quantity of grasses and herbs are at the lowest.

Durante la primavera es cuando se observa un mayor consumo de gramíneas (entre el 85-95% de la dieta), época que coincide con un aumento en la producción vegetal y en el contenido en nitrógeno en dichas plantas (Pérez-Barbería 1994a). En octubre, cuando la temperatura es aún moderada y se producen las primeras lluvias del otoño, los rebecos aprovechan los rebrotes

de gramíneas para alimentarse. Es durante el verano y esencialmente en el invierno cuando decae considerablemente el consumo de gramíneas y aumenta el consumo de especies leñosas (hasta un 70% de la dieta), siendo la brechina (*Calluna vulgaris*) y brezo rojo (*Erica australis*) las más abundantes en su dieta en la cordillera cantábrica. La ingestión de matorral en invierno también se ve favorecida porque son las únicas especies que afloran de la cobertura de nieve y pueden ser fácilmente ramoneadas (Figura 20).

En general, las hembras consumen más gramíneas que los machos. Esto se aprecia sobre todo durante los meses de verano, donde a pesar de la tendencia general en ambos sexos a disminuir el consumo de gramíneas, las hembras consumen entre el 60-85% de gramíneas mientras que los machos consumen sólo un 35% (Figura 21) (Pérez-Barbería 1994a; Pérez-Barbería et al. 1997). Las diferencias en la dieta estival entre ambos sexos parecen asociadas a la segregación sexual propia de este período, en que las hembras se trasladan con sus crías a los riscos y pastos más altos para evitar depredadores y molestias de la actividad humana.

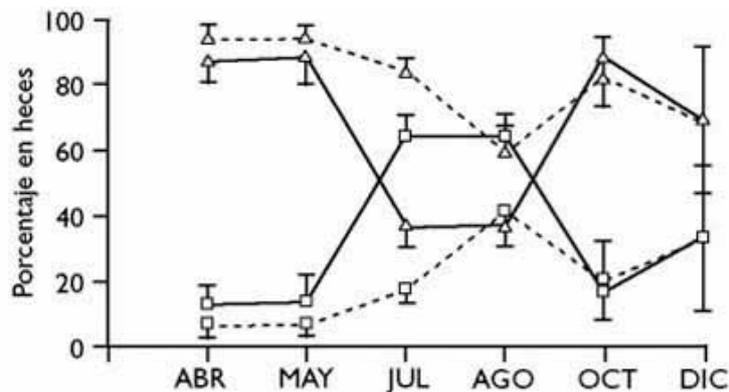


Figura 21. Porcentaje de especies herbáceas y leñosas (principalmente brezos) en la dieta del rebeco cantábrico a lo largo del año, estimada mediante análisis de n-alcanos en heces. Línea continua: machos; línea discontinua: hembras; triángulo: especies herbáceas; cuadrado: especies leñosas; las líneas verticales representan la desviación estándar. El patrón de consumo de herbáceas es una imagen especular del consumo de leñosas ya que la dieta se ha simplificado en sólo estas dos categorías. *Percentage of grasses-herbs and shrubs (mainly heather) in the Cantabrian chamois diet year round, estimated using the n-alkanes technique in faeces. Males (continuous line); Females (dashed line); triangle (grasses-herbs); square (shrubs); vertical lines (standard deviation).*

Durante el verano, concretamente en el mes de julio, es cuando se produce el pico máximo de producción vegetal. Sin embargo decae rápidamente cuando el ganado doméstico accede a los pastos subalpinos, haciendo disminuir hasta tres veces la cantidad de pasto disponible en comparación con los

pastos de mayor altitud, a los cuales el ganado doméstico tiene acceso limitado. Dado que los rebecos evitan compartir las áreas de pastoreo estival con el ganado, en determinadas zonas los rebecos se ven desplazados en altitud, hacia riscos de fuerte pendiente y bordes de hayedos, alejados de las majadas (Rebollo et al. 1993). Un caso parecido ocurre en los pastos estivales pirenaicos de escasa altitud, cuando los sarrios se retiran al bosque debido a la presencia de los rebaños de ganado doméstico (Herrero et al. 1996).

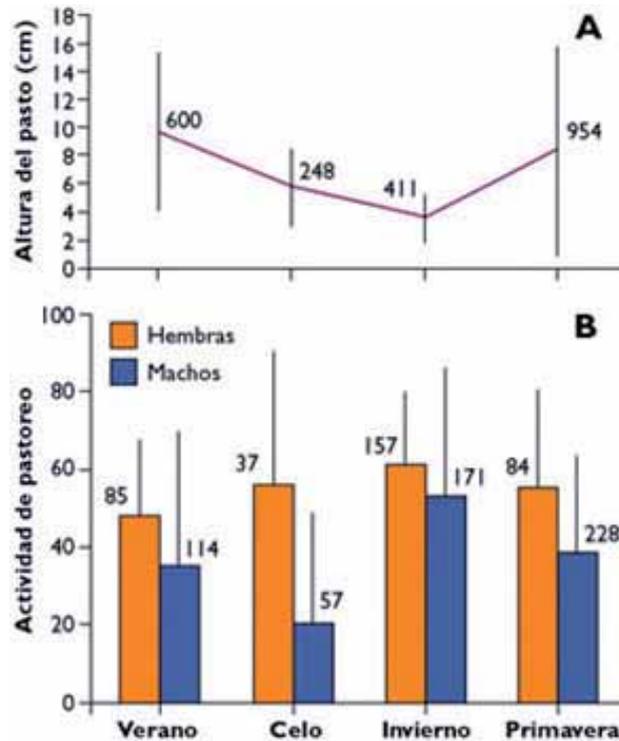


Figura 22. Relación entre la actividad de pastoreo (diurna) de machos y hembras a lo largo del año (B) y la disponibilidad de alimento (A) estimada mediante la altura media del pasto (gramíneas y herbáceas) en una zona de la montaña cantábrica (concejo de Caso). La actividad de pastoreo se calculó mediante observaciones instantáneas cada 15 minutos. Los números sobre las barras indican el tamaño de la muestra y las líneas verticales son la desviación estándar (extraído de Pérez-Barbería (1994a)).

Diurnal grazing activity of males and females (B) and food availability (A) estimated as sward height of grasses and herbs in the Cantabrian Mountains (Caso, Asturias, North of Spain). Grazing activity recorded as instantaneous observations every 15 min.

El tiempo que los rebecos dedican a pastar está relacionado con la disponibilidad del alimento, que como ya hemos visto, varía entre estaciones. En general, durante el invierno, tanto machos como hembras emplean un 60% de su actividad diurna al forrajeo. Durante el resto del año disminuye

el tiempo empleado en pastoreo, pero por lo general, las hembras pasan más tiempo pastando que los machos, y los machos alcanzan la mínima actividad de forrajeo durante la época del celo, sólo un 20% de la actividad diurna total (Pérez-Barbería et al. 1997) (**Figura 22**). Estudios con radio marcaje indican que la actividad de pastoreo se reduce muy significativamente durante la noche (Pérez-Barbería y Mutuberría, inédito).

REPRODUCCIÓN Y DEMOGRAFÍA

La época de celo es un evento que altera el comportamiento de la población, esencialmente el de los machos. En la montaña cantábrica transcurre durante el mes de noviembre. Se desarrolla con la creación de harenes de hasta 10 hembras, que son dominadas por un macho adulto, y suelen localizarse en zonas de pasto subalpino, cerca de zonas de escape (peñas, riscos y lindes de bosque) ocupando un área de 2-3 ha. No está claro si para establecer su harén, el macho selecciona una zona frecuentada por hembras o, por el contrario, es el macho el que decide proteger una zona a la que las hembras acuden. En esta época los machos en celo frotan su abdomen en el suelo como medio para dejar marcas olfativas para estimular a las hembras. Los machos más territoriales ocupan durante el año las mismas áreas y marcan los arbustos de la zona mediante las glándulas parietales (mencionadas en el apartado **Descripción de la especie**).

Las hembras pasan casi todo el tiempo pastando ajenas a la actividad de los machos, los cuales reducen considerablemente su actividad de forrajeo (ver apartado **Alimentación**) para centrarse en las tareas de protección del harén de machos competidores. Para ahuyentar a machos merodeadores, el macho líder los enfrenta con carreras rápidas y ataque con los cuernos. Son pequeñas escaramuzas, las peleas no son frecuentes, sin embargo parecen ser la razón por la cual en este periodo se registra un mayor número de machos despenados. Se ha observado que los harenes se mantienen constantes en composición y ubicación durante al menos tres días.

Las primeras crías nacen en primavera, en torno a principios de mayo, aunque se dan variaciones interanuales (Pérez-Barbería 1994a). En el género *Rupicapra* la gestación dura unos 170 días. Las hembras paren un sólo cabrito pero en ocasiones se las ha visto acompañadas de dos. Este fenómeno es tan infrecuente que no se puede ratificar si se trata de una adopción o de un parto doble.

Las hembras de rebeco cantábrico son fértiles a los tres años. En un estudio llevado a cabo entre 1992 y 1993, donde se capturaron un total de 56 hembras, el 90.4% de las mayores de 3 años habían ovulado, mientras que en las de 1-2 años no se observaban signos de ovulación (Pérez-Barbería et al. 1998). En este estudio prácticamente no existía información repro-

ductora para las hembras de 3 años, sin embargo entre el 80% y el 93% de las hembras de *Rupicapra rupicapra* son sexualmente maduras a esa edad (Storch 1989; Houssin et al. 1993). La fertilidad decae hasta el 50% en hembras de más de 11 años, aunque se han encontrado hembras de 19 años preñadas.

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 1994a; Pérez-Barbería et al. 1998) (Figura 23).

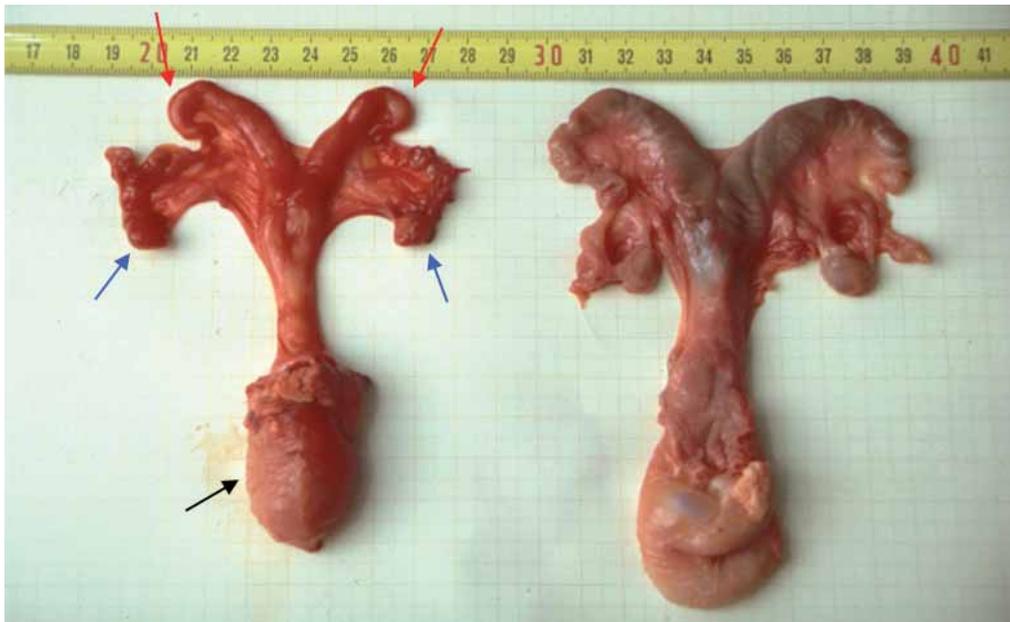


Figura 23. Aparato genital de una hembra que nunca ha gestado (izquierda) en comparación con el de una hembra que ha gestado al menos una vez (derecha). Se indica la posición de los ovarios (flechas azules), las trompas de Falopio (rojo) y la vejiga (negro). Escala en cm. Foto: *Javier Pérez-Barbería*.

Reproductive tract of a virgin female (left) and one that has given birth at least one (right). Ovaries (blue arrows); Fallopian tube (red arrows) and bladder (black arrow).

Alternativamente los censos para contar hembras con cabritos son muy útiles para usarlo 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% ($es=1,5$, $n= 8$) (**Capítulo 4**), 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% ($media=76$, $es=3,4$, $n=20$, (**Capítulo 8**). La gran variación en el índice no sólo es causado por la variación anual sino a la inclusión de zonas con reducido número de rebecos que puede dar valores del índice muy dispares debido al efecto estocástico. 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. 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.

En los **Capítulos 4, 5, 6, 8** se puede encontrar información detallada sobre la variación temporal y espacial del éxito reproductor de la especie.

PATRÓN SOCIAL Y COMPORTAMIENTO

La estructura social del rebeco cantábrico se puede resumir en cuatro unidades sociales: grupos de hembras con crías ($media$ de medianas= 4), hembras sin crías (1), grupos mixtos (6,5) y machos (8) (Pérez-Barbería y Nores 1994). Hay variaciones en el tamaño de grupo de hembras con crías a lo largo del año, siendo la primavera y el otoño las épocas de mayor estabilidad. En estudios de tamaño de grupo hay que tener en cuenta que existe una correlación positiva entre el tamaño de grupo y la densidad poblacional (Pérez-Barbería y Nores 1994).

En el Parque Nacional de Picos de Europa se han registrado grupos mixtos de al menos 55 individuos durante el celo, y en invierno agregaciones de hasta 137 animales (**Capítulo 8**).

Se ha observado que en áreas desprovistas de zonas de escape (riscos, pendientes, lindes de bosques) se producen agrupaciones más grandes de hembras con cabritos, donde el pasto es más abundante y de mejor calidad (Pérez-Barbería y Nores 1994). En las zonas de escape los rebecos se mueven con agilidad y además se facilita la detección de depredadores, de hecho, algunos autores sugieren que la agregación en este tipo de zonas está favorecida por el aumento en el contacto visual entre miembros del grupo (Elsner-Schack 1985; Lagory 1986; Lovari y Cosentino 1986; Richard-Hansen et al. 1992;). En verano, cuando las crías ya se desenvuelven ágilmente, es cuando aumenta la agrupación de las hembras y los cabritos en zonas abiertas próximas a zonas de escape que permiten evadir a los depredadores.

DEPREDADORES

La única especie ibérica que depreda rebecos adultos es el lobo, aunque hay casos constatados de que los cabritos del año son atacados por el águila real (**Capítulo 8**) y también se cree que por el zorro, sobre todo en primavera en la época de partos (**Figura 24**).



Figura 24 (izquierda). Rastro reciente de lobo sobre un nevero en una zona rebequera de Caso (Asturias). Es probable que la efectividad de los ataques del lobo sobre el rebeco en zonas abiertas de montaña, como la mostrada en esta foto, sea escasa en comparación con ataques lanzados en zonas con buena cobertura vegetal (ver portada **Capítulo 3**). Foto: *Javier Pérez-Barbería*.

Fresh track of wolf on snow in a Cantabrian chamois area (Caso, Asturias, North of Spain).

(Derecha). Cadáver de hembra de rebeco a pies de La Verde (Caso, Asturias). El cráneo está intacto al igual que gran parte de las vértebras y huesos largos de las extremidades, lo que sugiere que ha sido devorada por zorros. La causa de la muerte es desconocida. El zorro es un gran rastreador de cadáveres, incluso durante el día y a las pocas horas es capaz de encontrar y dar buen provecho a los restos procedentes de recechos. Foto: *Javier Pérez-Barbería*.

Carcass of a Cantabrian chamois female eaten by foxes (Caso, Asturias, North of Spain). The cause of death is unknown, foxes do not attack adult chamois.

La depredación del rebeco por el lobo está positivamente relacionada con la abundancia del primero (**Figura 25**) (Llaneza 1996) y puede contribuir hasta valores tan altos como del 27%. Sin embargo, en otros casos el lobo depreda sobre el rebeco por debajo de lo esperado a la abundancia del mismo, lo que indica que hay otros factores que modulan su consumo (**Figuras 26 y 27**) (Llaneza 1996).

En las Figuras 25 y 26 se puede observar cómo el patrón de consumo varía claramente a lo largo de la geografía asturiana y también a lo largo del año. El único patrón que parece emerger durante el periodo estudiado es la polarización entre oriente y occidente. Los mayores consumos se dan en el oriente a lo largo de todo el año, con una media del 20%, mientras que en el occidente no llegan al 5%. En el occidente el mayor consumo tiene lugar en invierno, mientras que en el oriente es en otoño. Este patrón podría explicarse por diferencias de abundancia en rebeco entre el oriente y occidente asturiano en la fecha de los muestreos (1996). Sería muy interesante comprobar si el patrón ha variado con las variaciones poblacionales que se han experimentado entre oriente y occidente en los últimos años (Capítulo 12).

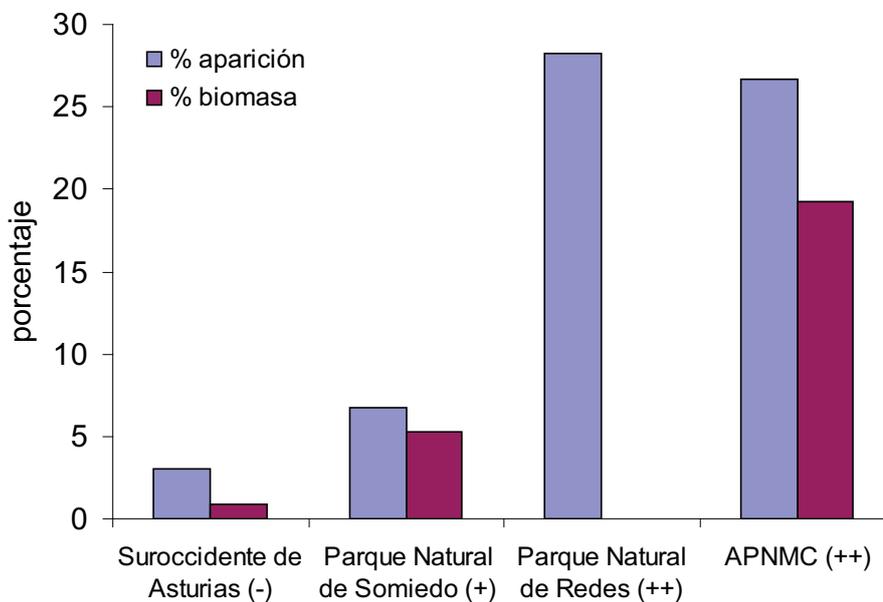


Figura 25. Porcentaje de consumo de rebeco en la dieta del lobo en Asturias a lo largo de un ciclo anual. % aparición: porcentaje del número de heces de lobo en las que se detectó presencia de rebeco; % biomasa: porcentaje de biomasa de rebeco respecto a la biomasa total de las presas ingeridas. APNMC: Antiguo Parque Nacional de la Montaña de Covadonga. Abundancia relativa del rebeco en la zona: (-) escasa; (+) abundante; (++) muy abundante.

Cantabrian chamois in the year round diet of wolf (Asturias, North of Spain). % aparición: percentage of the number of wolf scats in which chamois was present; % biomasa: percentage in relation to total biomass. APNMC: Former Montaña de Covadonga Nacional Park. Relative abundance of chamois in the area: (-) low; (+) abundant; (++) very abundant.

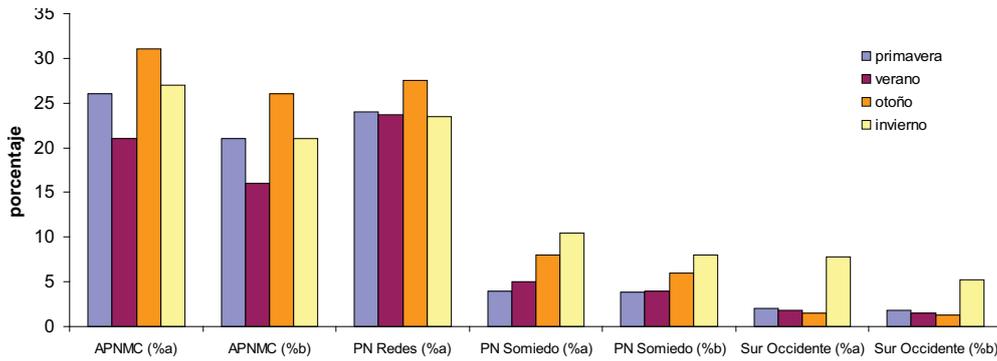


Figura 26. Consumos estacionales de rebeco en cuatro zonas de Asturias. (%a) frecuencia de aparición en heces; (%b) porcentaje en biomasa en relación a la biomasa total consumida (Llaneza 1996).

Seasonal consumption of Cantabrian chamois in wolf's diet. (%a) percentage of occurrence in scats; (%b) percentage of biomass in scats.

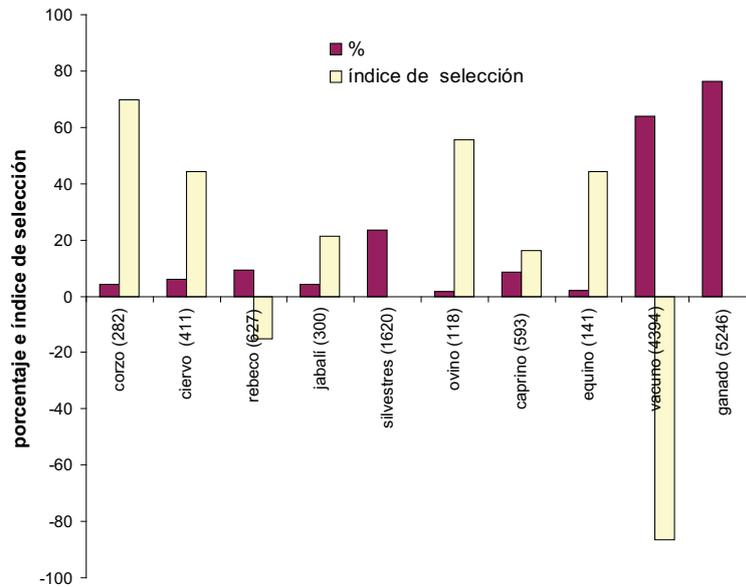


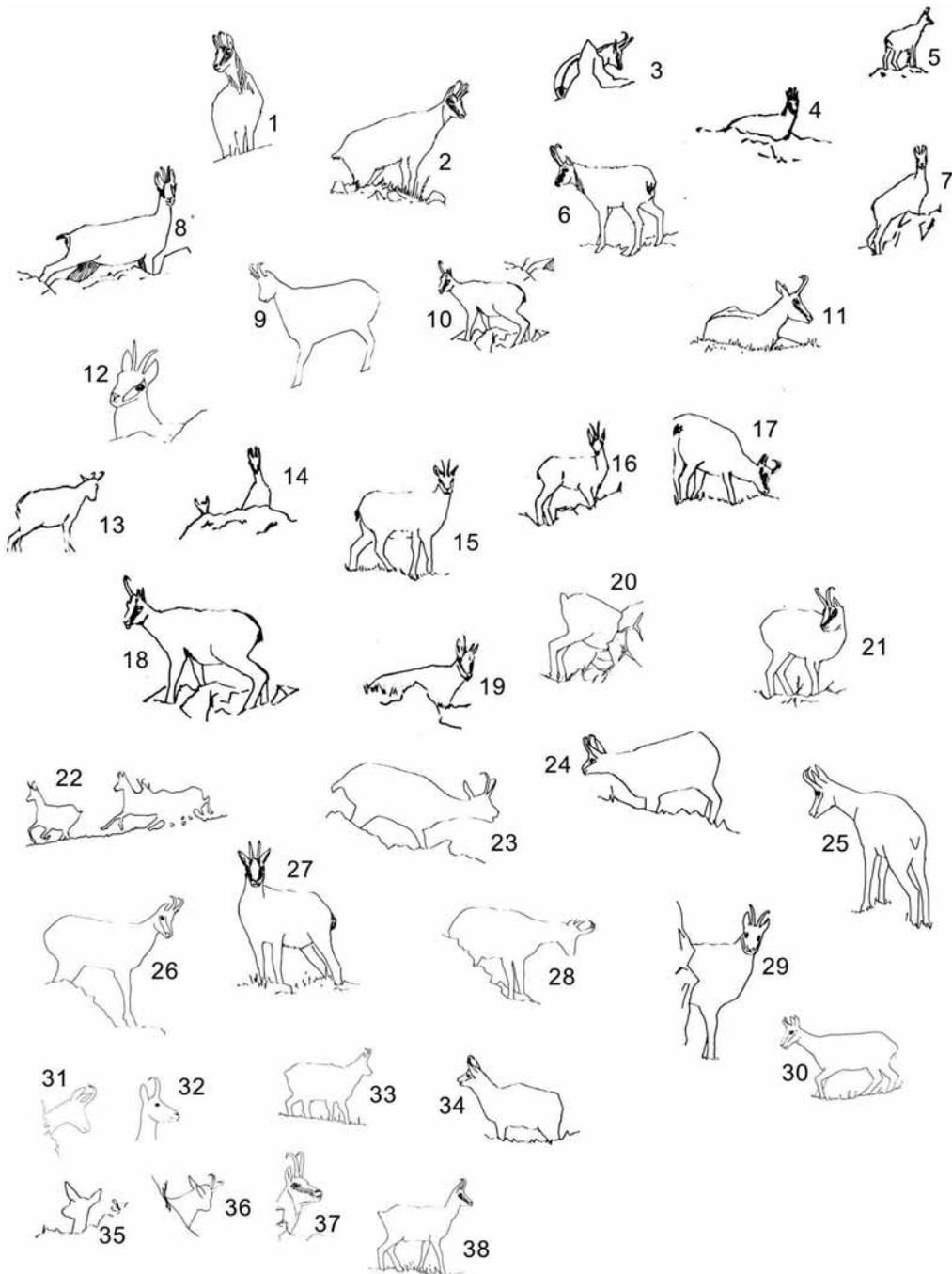
Figura 27. Disponibilidad de especies y valores del índice de selección de Ivlev, en el Parque Natural de Somiedo. En paréntesis el número de animales (resultados de los censos poblacionales). (%) porcentaje respecto al total de especies (Llaneza 1996). Valores positivos del índice de Ivlev indican que la depredación sobre la presa está por encima de lo esperado en relación a su abundancia. Valores negativos indican que la depredación es menor a la esperada por su abundancia.

Species availability and Ivlev's selection index by wolf in Somiedo Natural Park (Asturias, north of Spain). In brackets chamois numbers. (%) percentage in relation to all species (Llaneza 1996). Positive and negative values indicate that rates of predation are above or below to what it would be expected in relation to prey availability.

Apéndice 1.

Prácticas para la identificación del sexo del rebeco. Utiliza las descripciones del apartado **Identificación del sexo** para asignar el sexo a los siguientes dibujos y siluetas. Intenta utilizar el mayor número de caracteres en los casos dudosos.

*Use the description of the section **Identificación del sexo** to sex the following drawings. Try to use as many characters as possible in those difficult cases.*



Solución de las prácticas para la identificación del sexo del rebeco.

1. Macho; 2. Macho; 3. Macho; 4. Hembra; 5. Macho; 6. Macho; 7. Hembra; 8. Hembra; 9. Macho; 10. Macho; 11. Hembra; 12. Hembra; 13. Macho; 14. Hembra y cría; 15. Macho joven; 16. Hembra vieja; 17. Macho joven; 18. Macho mocho; 19. Hembra mocha; 20. Hembra; 21. Macho; 22. Hembra, macho y hembra (de izquierda a derecha); 23. Hembra vieja; 24. Macho; 25. Macho joven; 26. Macho joven; 27. Hembra vieja; 28. Hembra; 29. Hembra; 30. Hembra mocha; 31. Hembra; 32. Hembra; 33. Macho con pelo erizado en invierno; 34. Macho; 35. no es un rebeco, es una cierva; 36. Macho; 37. Macho; 38. Macho joven.

Macho (male); hembra (female); cría (kid); joven (young); vieja (old); mocho-mocha (broken horn); de izquierda a derecha (from left to right); con pelo erizado en invierno (erected winter hair); 35 (red deer hind).

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de la información aquí presentada es un recopilatorio de la tesis doctoral de F.J. Pérez-Barbería y fruto del esfuerzo conjunto de todos aquellos que colaboraron en su elaboración y muestreos de campo. A riesgo de olvidar alguno mencionamos a Carlos Nores (director de la tesis), Orencio Hernández que apoyó la iniciativa desde la Consejería de Asturias, Roberto Rodríguez (propietario de la cabaña de “El Gavilán”, que fue nuestra base de campo), a la guardería de Caso: Constante Calvo, Felipe Simón y Juan Coya “Juanín”. Los compañeros de biología de Oviedo que participaron en los muestreos Pedro García Rovés, Gonzalo Rodríguez Casero, Pilar Velasco Vallejo, Jesús Oliveros Pérez, Carmela Menéndez Fernández, María Herrero Sevilla, Pedro Herrero García, Juan José Porta Allende, Luis María Alonso Cuetos, Alejandro Luaña Cabal, Jesús Ruiz González, Angel Nuño Nuño y muy especialmente a Gonzalo Mutuberría que fue mi amigo y ayudante de campo durante toda la tesis. Se agradece a Borja Palacios y Carlos Nores la lectura detallada de un borrador de este capítulo.

BIBLIOGRAFÍA

Cabrera, A. 1911. On a new antelope and on the Spanish chamois. - Proceedings of the zoological society of London Part IV: 998-999.

Cabrera, A. 1914. Fauna Ibérica. Mamíferos. - Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Carranza, J. y Pérez-Barbería, F. J. 2007. Sexual selection and senescence: Male size-dimorphic ungulates evolved relatively smaller molars than females. - American Naturalist 170: 370-380.

Clutton-Brock, T. H. y Albon, S. D. 1982. Winter mortality in red deer (*Cervus elaphus*). - Journal of Zoology 198: 515-519.

Crampe, J.-P., Caens, J. C., Dumerc, J. L. y Pepin, D. 1997. La masse corporelle comme indicateur de la condition physique hivernale de l'Isard, *Rupicapra pyrenaica* (Artiodactyla, Bovidae). - *Mammalia* 61: 73-85.

Elsner-Schack, V. I. 1985. Seasonal changes in the size of chamois groups in the Ammergauer mountains, Bavaria. - In: Lovari, S. (ed.), *The biology and management of mountain ungulates*. Croom-Helm, pp. 148-153.

Fernández-López, J. M. y García-González, R. 1986. Craniometrie comparee entre les chamois pyreneen et cantabrique. - *Mammalia* 50: 87-97.

Gentry, A. W. 1992. The subfamilies and tribes of the family bovidae. - *Mammal Review* 22: 1-32.

Hammer, S., Nadlinger, K. y Hartl, G. B. 1995. Mitochondrial-dna differentiation in chamois (genus *rupicapra*) - implications for taxonomy, conservation, and management. - *Acta Theriologica*. 145-155.

Hassanin, A. y Douzery, E. J. P. 2000. Is the newly described Vietnamese bovid *Pseudonovibos spiralis* a chamois (genus *Rupicapra*)? - *Naturwissenschaften* 87: 122-124.

Herrero, J., Garin, I., García-González, R., García-Serrano, A. y Aldezabal, A. *Plan de Caza del Sarrio (Rupicapra p. pyrenaica) de la Reserva de Caza de Benasque*. 1998. Sección de Caza y Pesca. Gobierno de Aragón. Informe inédito.

Herrero, J., Garin, I., García-Serrano, A. y García-González, R. 1996. Habitat use in a *Rupicapra pyrenaica pyrenaica* forest population. - *Forest Ecology And Management* 88: 30.

Houssin, H., Loison, A. y Gaillard, J. M. 1993. Participation a la reproduction des femelles de chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leur age dans une population alpine chassée. - *Gibier Faune Sauvage* 10: 39-45.

Lagory, K. E. 1986. Habitat, group-size, and the behavior of white-tailed deer. - *Behaviour* 98: 168-179.

Llaneza, L. *Selección de Presa y Alimentación del Lobo Ibérico (Canis lupus L.) en el Parque Natural de Somiedo*. 1996. Universidad de Oviedo. Seminario de investigación.

Loe, L. E., Mysterud, A., Langvatn, R. y Stenseth, N. C. 2003. Decelerating and sex-dependent tooth wear in Norwegian red deer. - *Oecologia* 135: 346-353.

Lovari, S. 1987. Evolutionary aspects of the biology of chamois, *Rupicapra* spp. (Bovidae, Caprinae). - In: Soma, H. (ed.), *The Biology and Management of Capricornis and Related Mountain Antelopes*. Croom Helm, London, pp. 51-61.

Lovari, S. y Cosentino, R. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). - Bolletino di Zoologia 53: 73-78.

Masini, F. y Lovari, S. 1988. Systematics, phylogenetic relationships and dispersal of the Chamois (*Rupicapra spp.*). - Quaternary research 30: 339-340.

Massei, G., Randi, E. y Genov, P. 1994. The dynamics of the horn growth in bulgarian chamois *rupicapra-rupicapra-balcanica*. - Acta Theriologica. 39: 195-199.

Pérez, T., Albornoz, J. y Domínguez, A. 2002. Phylogeography of chamois (*Rupicapra spp.*) inferred from microsatellites. - Molecular Phylogenetics and Evolution 25: 524-534.

Pérez-Barbería, F. J. 1994a. Biología, ecología y caracterización genética del rebeco cantábrico (*Rupicapra pyrenaica parva*). 1-112. Tesis doctoral. Universidad de Oviedo, España.

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. y Fernández-López, J. M. 1996. Using cementum annuli to estimate cantabrian chamois age. - Journal of Wildlife Management 60: 62-67.

Pérez-Barbería, F. J. y García-González, R. 2004. Rebeco - *Rupicapra pyrenaica*. - In: Carrascal, L. M. and Salvador, A. (eds.), Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Pérez-Barbería, F. J. y Gordon, I. J. 1998a. The influence of molar occlusal surface area on the voluntary intake, digestion, chewing behaviour and diet selection of red deer (*Cervus elaphus*). - Journal of Zoology 245: 307-316.

Pérez-Barbería, F. J. y Gordon, I. J. 1998b. Factors affecting food comminution during chewing in ruminants: a review. - Biological Journal of the Linnean Society 63: 233-256.

Pérez-Barbería, F. J. y Mutuberría, G. 1996. Teeth eruption pattern in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. - Acta Theriologica. 41: 217-221.

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

Pflieger, R. 1982. Le chamois son identification et sa vie. - Gerfaut Club-Princesse.

Rebollo, S., Robles, L. y Gómez-Sal, A. 1993. The influence of livestock 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.

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

Storch, I. 1989. Condition in chamois populations under different harvest levels in bavaria. - Journal of Wildlife Management 53: 925-928.

2. El rebeco cantábrico, filogeografía e historia evolutiva

Phylogeography and evolutionary history of the Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*)

Ana Domínguez Sanjurjo, Fernando Rodríguez Vázquez,
Jesús Albornoz Pons y Trinidad Pérez Méndez



Ilustración: Raúl Alonso

RESUMEN

Hemos investigado las relaciones evolutivas entre las 10 subespecies reconocidas de *Rupicapra*, clasificadas en dos especies: *R. pyrenaica*, con las subespecies *parva*, *pyrenaica*, y *ornata*, y *R. rupicapra*, con *cartusiana*, *rupicapra*, *tatrica*, *carpatica*, *balcanica*, *asiatica*, y *caucasica*. Se estudió la variación para microsátelites y para el citocromo *b*. El análisis de micro-

satélites mostró una profunda divergencia entre las dos especies reconocidas. Las distancias genéticas entre pares de subpoblaciones están altamente correlacionadas con las distancias geográficas. Hemos identificado 3 linajes del citocromo *b*: clado Oeste en Iberia y Alpes occidentales, Central en los Apeninos y el Macizo de Chartreuse y Este en las poblaciones al este de los Alpes. Contrariamente a la sistemática actual, la filogenia del citocromo *b* sugiere la clasificación del rebeco en una sola especie, *R. rupicapra*, dado que las dos especies propuestas son polifiléticas. Se ha identificado accidentalmente un pseudogén nuclear del citocromo *b*. El análisis filogenético de las secuencias mitocondriales y nucleares muestra la concurrencia de linajes altamente diferenciados antes de las glaciaciones. Las fuertes oscilaciones climáticas del Cuaternario deben haber llevado a expansiones y contracciones de rango y consecuentemente a periodos alternos de contacto y aislamiento de linajes diferenciados. La barrera alpina ha tenido un papel importante en la diferenciación Este-Oeste.

Palabras clave: rebeco, *Rupicapra*, filogeografía, glaciaciones, DNA mitocondrial, taxonomía.

ABSTRACT

We investigate the evolutionary relationships between 10 recognised chamois subspecies using microsatellite markers and mitochondrial cytochrome b gene. Traditionally the genus Rupicapra has been classified into 2 species: R. pyrenaica, with subspecies parva, pyrenaica, and ornata, and R. rupicapra, with subspecies cartusiana, rupicapra, tatica, carpatica, balcanica, asiatica and caucasica. The microsatellites analysis indicated a deep divergence between the two recognised species. Genetic distances between pairs of populations were highly correlated with geographical distance. We identified 3 cytochrome b lineages: Clade West in Iberia and Western Alps; Clade Central in the Apennines and the Massif of Chartreuse; and Clade East present in populations to the east of the Alps. In contrast to the current systematics of the genus, phylogenies based on the cytochrome b suggest the classification of the 10 subspecies of chamois into a single species R. rupicapra, given that the 2 proposed species were polyphyletic. A nuclear pseudogene of cytochrome b was identified by chance. Phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial sequences shows the concurrence of highly differentiated lineages before the different glaciations. The strong climatic oscillations of the Quaternary must had led to expansions and contractions of population ranges creating successive contact and isolation events between the already differentiated lineages. The alpine barrier has played a substantial role in West-East differentiation.

Key words: chamois, *Rupicapra*, phylogeography, ice ages, mtDNA, taxonomy.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. 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 género *Rupicapra* ha sido también sometida a continua revisión. Carolus Linnaeus en su “Systema Naturæ” (1758) agrupaba al rebeco junto con las cabras, al observar similitudes tanto en cornamenta como en dentición, nombrándolo *Capra rupicapra*. Fue Henri de Blainville (1816), naturalista francés, 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 el zoólogo francés Charles Lucien Bonaparte (sobrino de Napoleón) 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 (todos ellos citados en 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 diferentes 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. En total, el número de rebecos supera el medio millón, de los cuales la mayoría corresponden a la especie *R. rupicapra*. En principio, cada una de las diez subespecies de rebeco está confinada en un sistema montañoso (Figura 1).

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). En Europa, la población total

de esta subespecie se estimó en 440.000 individuos. Sin embargo, la única población grande es la de la subespecie *rupicapra*, mientras muchas de las otras son raras y/o en declive (Aulagnier, 2008).

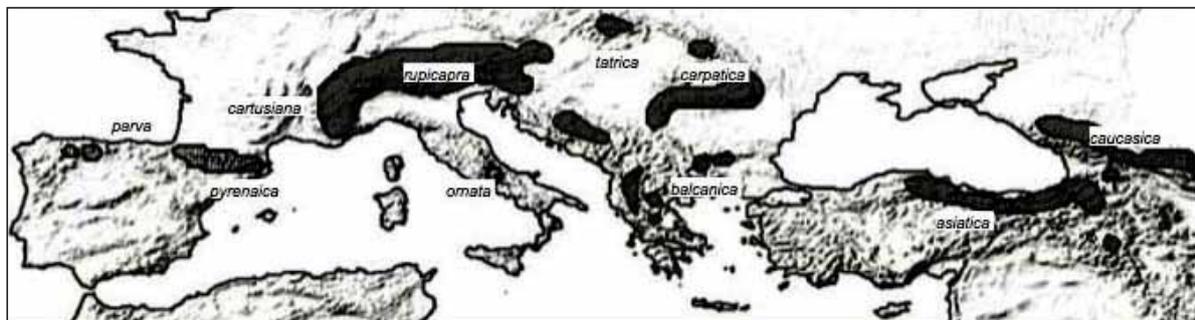


Figura 1. Distribución actual de las poblaciones de rebeco. En claro las subespecies de *Rupicapra pyrenaica* y en oscuro las subespecies de *R. rupicapra*.

La población de los Alpes (*Rupicapra rupicapra rupicapra*), está instalada en los países alpinos (Francia, Suiza, Austria, Italia, Alemania y Eslovenia). Esta subespecie, se ha introducido en la República Checa y también en países no europeos como son Nueva Zelanda y Argentina.

Las otras 6 subespecies de *R. rupicapra* están representadas por poblaciones mucho más reducidas. En particular, en el macizo de la Chartreuse vive una población aislada de rebecos que recibió la categoría de subespecie, *Rupicapra rupicapra cartusiana* (Couturier 1938). En este macizo tuvo lugar una insularización excepcional debida al aislamiento del rebeco alpino por un valle fluvial. Por su parte, la subespecie *R. r. balcanica* está muy fragmentada en pequeñas subpoblaciones. La subespecie *R. r. tatrica* esta representada por menos de 200 individuos y se ha catalogado como “en peligro crítico” (Critically Endangered, CR) en el año 2000 (Aulagnier et al. 2008).

La especie *R. pyrenaica* agrupa a los rebecos del suroeste de Europa. En total está representada por actualmente por más de 50.000 individuos. Se distinguen las subespecies *parva* (Cordillera Cantábrica), *pyrenaica* (Pirineos) y *ornata* (Abruzzos).

El rebeco de los Abruzzos (*Rupicapra pyrenaica ornata*), habita en la cordillera de los Apeninos, concretamente en el macizo de los Abruzzos, en Italia central. La subespecie *R. p. ornata* está estrictamente protegida por la legislación internacional, esta incluida en el Apéndice II de la Convención de Berna y en el Anexo IV de la Directiva de Hábitats y Especies de la Unión Europea (Herrero et al. 2008).

El rebeco de los Pirineos (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) se distribuye por gran parte de la vertiente meridional de este macizo montañoso y se calcula que su número pasa de los 40.000 ejemplares.

Por lo que se refiere al rebeco cantábrico (*Rupicapra pyrenaica parva*; Cabrera 1910) y debido a la intensiva caza que sufrió en la primera mitad del siglo XX, la población original se fragmentó y desaparecieron las poblaciones marginales (Nores y Vázquez 1987). El núcleo oriental se extiende por las provincias de Asturias, Cantabria, León y Palencia. Este núcleo está formado por unos 15.000 individuos. En la vertiente occidental, constituida por unos 1.000 rebecos, se extiende por varias zonas de la Reserva Regional de Caza de Somiedo en Asturias y los terrenos limítrofes de la provincia de León (Ballesteros 1998).

1.2. 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 (Theinius y Hofer 1960). Sin embargo, especies próximas como *Neotragocerus* en Norteamérica 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 me-

dio. 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.

1.3. Diferenciación genética entre poblaciones y especies.

La diversidad genética existente en las poblaciones es la base material de la cual dependen los procesos de adaptación y especiación. Los niveles de variabilidad elevados confieren a las especies la capacidad de responder a amenazas como pueden ser las enfermedades, depredadores o cambios ambientales tanto a largo como a corto plazo (Amos y Harwood 1998). Por tanto la valoración de los niveles de variación genética existentes en las poblaciones, ya sean naturales o domésticas, es de gran importancia tanto para el conocimiento de la historia evolutiva de una especie como para la elaboración de programas de conservación genética. Los marcadores genéticos tienen también gran utilidad de cara a la realización de estudios ecológicos, organización social y paternidad.

Un aspecto importante de los polimorfismos genéticos, es que permiten la comparación directa de los niveles de diferenciación genética entre cualquier grupo de organismos, ya sea dentro de la especie o entre especies diferentes. Esto nos da la oportunidad de emplear estos polimorfismos genéticos para llevar a cabo estudios a distintos niveles a lo largo de la jerarquía filogenética. Estos niveles irían desde la identidad genética de un individuo o estudios de paternidad, al estudio de la macroevolución, o lo que es lo mismo, el estudio de las relaciones filogenéticas entre distintas especies, pasando por toda una serie de pasos intermedios (Avice 2004).

Dentro de las utilidades potenciales del estudio de la diversidad genética podemos destacar tres relacionadas con el estudio de la evolución y diferenciación de las poblaciones:

Subdivisión poblacional. Cuando existe subdivisión de una población, es inevitable la existencia de alguna diferenciación genética entre las distintas subpoblaciones que puede ser el resultado de que la selección natural favorezca diferentes genotipos en distintas subpoblaciones pero también de procesos aleatorios en la transmisión genética de una generación a la siguiente o de efectos fundadores en las subpoblaciones (Hartl y Clark

1997). La estructura subdividida de las poblaciones ha sido revelada en numerosas especies a partir de la utilización de marcadores moleculares y parece estar influenciada por una amplia variedad de factores, entre ellos la naturaleza del sistema de apareamiento y el nivel de intercambio genético entre subpoblaciones (Awise 2004).

Aislamiento y diferenciación filogeográfica. La filogeografía busca correlacionar la congruencia entre las historias evolutivas, demográficas y de distribución de taxones con su particular asentamiento ecológico y geológico de una región, determinando también la cronología de su diversificación evolutiva (Bermingham y Moritz 1998). La Filogeografía es un campo de estudio que concierne a los principios y procesos que gobiernan las distribuciones geográficas de las líneas genealógicas, especialmente aquellas dentro de especie y entre especies relacionadas. Esta disciplina se centra explícitamente en los componentes históricos o filogenéticos de la estructura poblacional; cómo pudo haber sido influenciada por la deriva genética, el flujo génico, la selección natural u otras fuerzas evolutivas (Awise 2004). En términos más amplios, la contribución más importante de la filogeografía a la biología ha sido destacar las conexiones estrechas que inevitablemente existen entre la demografía, la geografía y la genealogía y distribución de linajes, construyendo un puente empírico entre dos campos como son la genética de poblaciones y la biología filogenética.

El estudio de la diferenciación genética entre poblaciones en relación a su distribución geográfica permite inferir los procesos evolutivos que han llevado a que una especie presente su estructura filogeográfica actual. La distribución geográfica actual de los organismos depende tanto de parámetros históricos como ecológicos. Así, se sabe que los periodos fríos del Cuaternario en Europa han tenido una gran influencia en la cantidad y distribución de la variedad genética intraespecífica tanto en plantas como en animales (Taberlet et al. 1998). Actualmente, un número cada vez mayor de estudios basados en polimorfismos de ADN nos da una idea de la influencia que las glaciaciones del Pleistoceno han tenido en la expansión y contracción del área de distribución de las especies y su evolución (Hewitt 1996; Hewitt 2004; Awise et al. 1998; Taberlet et al. 1998).

Clasificación taxonómica y Conservación. Una aplicación importante de los marcadores moleculares es la identificación de subespecies, subdivisiones poblacionales naturales que se encuentran un paso por debajo del rango de especie. Se cree que la diferenciación genética en subespecies es un reflejo del aislamiento geográfico, en el que no existe intercambio genético entre los distintos grupos poblacionales durante un periodo de tiempo suficiente para que la subdivisión genética de la población sea reconocible a nivel de fenotipo externo, y/o por su implicación en la adaptación de la

subespecie a su medio. La combinación de estudios morfológicos, etológicos y moleculares ha permitido la revisión de clasificaciones en subespecies de distintos grupos de animales (O'Brien 1994).

La filogenética molecular, estima las relaciones evolutivas entre especies y niveles jerárquicos más elevados utilizando marcadores moleculares. Después de que las barreras reproductivas se han constituido y el proceso de especiación ha sido completado, los caracteres moleculares continúan evolucionando de una forma más o menos dependiente del tiempo, de tal forma que la distancia genética entre los taxones nos da una idea de la magnitud del tiempo evolutivo que los separa de su ancestro común.

En el campo de la conservación, varios son los objetivos buscados a partir del estudio de marcadores moleculares. Por una parte la descripción de los cambios genéticos que afectan a una población en peligro y la aplicación de estos marcadores para llevar a cabo un manejo adecuado de las poblaciones amenazadas (O'Brien 1994). Por otra la definición de las unidades y poblaciones a conservar. Se han definido dos conceptos que son el de ESUs (*Evolutionary Significant Units*) o unidades evolutivas significativas, y el de MUs (*Management Units*) o unidades de manejo (Moritz 1994; Moritz 1996). Las MUs se corresponderían con grupos de poblaciones demográficamente independientes, mientras que las ESUs representarían a grupos de poblaciones históricamente aisladas que reunirían en su conjunto la diversidad evolutiva de un taxón. Así las MUs serían las unidades adecuadas para controlar las respuestas de las poblaciones a impactos ambientales y de manejo, mientras que las ESUs constituirían las unidades más amplias que las acciones de conservación tienden a preservar (Moritz, 1996).

Las ESUs han sido definidas genéticamente como unidades de conservación (poblaciones o grupos de poblaciones) que muestran diferencias significativas en las frecuencias alélicas de los loci nucleares y que son recíprocamente monofiléticas para el ADN mitocondrial. Son, por tanto, esencialmente equivalentes a las especies definidas bajo el concepto filogenético (Vogler y DeSalle 1994) y reflejan una separación filogeográfica histórica. Las MUs por su parte están basadas en las diferencias en las frecuencias de los alelos, sin importar las relaciones filogenéticas entre éstos y son las unidades de conservación a pequeña escala dado que contienen la diversidad de la especie (Moritz 1996).

La identificación de ESUs y MUs es importante de cara al manejo de poblaciones, especialmente cuando se realiza un manejo y recuperación activa de las mismas, por ejemplo mediante reintroducciones, ya que esto nos permitirá tomar decisiones en la conservación de especies con un mayor grado de información y evitar así mezclar individuos de poblaciones genéticamente divergentes (Firestone et al. 1999).

1.4. Variabilidad genética y filogenia del género *Rupicapra*.

Los estudios previos de variabilidad genética y de filogenia del género *Rupicapra* no son abundantes. Una serie de trabajos se limitan a estudiar la variabilidad genética y estructura de alguna de las subespecies de rebeco. Así, basándose en isoenzimas, Pemberton et al. (1989) estudiaron la población cartusiana (*R. r. cartusiana*) y Pérez-Barbería et al. (1996) la población cantábrica (*R. p. parva*). Esta población fue también estudiada por nuestro grupo (Pérez et al. 1996) para ADN minisatélite. Finalmente, la población de rebecos de Austria de la subespecie *R. r. rupicapra*, ha sido ampliamente estudiada mediante ADNmt e isoenzimas (Schaschl et al. 2003). También se han llevado a cabo estudios de variabilidad genética en *loci* del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) en las subespecies *parva* y *pyrenaica* (Alvarez-Busto et al. 2007) y en el rebeco alpino (Schaschl et al. 2004; Mona et al. 2008). Todos estos trabajos demostraron, en mayor o menor medida, una estructuración de las poblaciones de rebeco en subpoblaciones.

Los estudios sobre taxonomía y filogenia del género *Rupicapra* son escasos. Lovari y Scala (1980, 1984) han revisado la clasificación del género sobre la base de caracteres morfológicos. Algunos artículos comparan dos o tres de las subespecies propuestas para *loci* enzimáticos (Nascetti et al. 1985) o para ADNmt (Hammer et al. 1995; Randi et al. 2002; Kmet et al. 2002). Estos trabajos están muy limitados por el reducido número de muestras utilizado.

En los trabajos que presentamos a continuación, liderados por nuestro grupo en la Universidad de Oviedo, se estudia la diversidad poblacional, filogeografía y taxonomía del género *Rupicapra* mediante el estudio del ADN. Se analizan distintos tipos de marcadores, ADN nuclear microsatélite (Pérez et al. 2002), ADN mitocondrial (Rodríguez et al. 2009) y un pseudogén (copia no funcional de un gen) mitocondrial que hemos identificado en el núcleo (Rodríguez et al. 2007). Estos tres tipos de marcadores, que se describirán con más detalle en el apartado de Material y Métodos, presentan distintas características que los hacen útiles para estudiar los sucesos evolutivos que han tenido lugar a distintos tiempos antes del presente. La información obtenida mediante microsatélites permite hacer inferencias a niveles bajos de diferenciación tal como poblaciones geográficamente aisladas. El ADN mitocondrial permite estudiar niveles superiores de diferenciación, es idóneo para estudios filogeográficos al nivel de subespecie y de especies próximas. En taxonomía, la variación para ADNmt está siendo muy utilizada últimamente para valorar la clasificación intraespecífica. Dado que las mutaciones se acumulan en los linajes de organismos a lo largo del tiempo, se podría hacer un símil con un reloj en el que las secuencias microsatélite representarían el segundero y el ADN

mitocondrial representaría el minutero. Así el ADNmt es útil en tiempos de divergencia del orden de centenas de miles de años, mientras que los microsátélites lo son para tiempos de decenas de miles de años. Por último, se ha estudiado además la variación en secuencia para un pseudogén mitocondrial identificado en el núcleo. La acumulación de mutaciones en el núcleo es mucho más lenta que en la mitocondria, siguiendo con el símil del reloj, el cambio de secuencia en el núcleo representaría la aguja de las horas. Por ello, un gen transferido al núcleo queda “congelado” sin sufrir apenas cambios respecto a la copia originalmente transpuesta por lo que puede ser considerado como un fósil viviente del gen mitocondrial.

Los objetivos que perseguimos con estos trabajos son estudiar los efectos de los cambios históricos y geográficos en la diversificación de las especies y poblaciones actuales de rebeco. Atendiendo a la distribución geográfica actual de los distintos linajes genéticos se pueden inferir sucesos de fragmentación y aislamiento de poblaciones y grandes migraciones, y relacionarlos con los grandes cambios climáticos que tuvieron lugar en Europa en el Cuaternario. Esta información se puede comparar con otros estudios filogeográficos y tratar de llegar a conclusiones más generales sobre la evolución y la especiación. Por otro lado, la comparación de las distintas subespecies de rebeco para marcadores genéticos permite analizar las discontinuidades entre grupos y relacionarlas con las discontinuidades observadas a nivel morfológico, que originalmente se utilizaron para definir los distintos grupos taxonómicos, contribuyendo así a la clasificación taxonómica. En último término, el análisis de la diversidad genética de las distintas poblaciones permite valorar la endogamia sufrida por las mismas y su capacidad de adaptación. El análisis de la distribución de la diversidad dentro de población nos proporciona además información sobre su estructura más o menos fragmentada. Toda esta información tiene también relevancia desde el punto de vista de la conservación.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Muestras.

En total se analizaron 239 muestras de rebeco pertenecientes a las 10 subespecies reconocidas. Estas muestras fueron coleccionadas en la Universidad de Oviedo (156) y en la Universidad de Viena (83) que participó en el estudio de ADN mitocondrial. Las muestras fueron donadas por una variedad de personas e Instituciones que van desde biólogos y universidades a asociaciones de cazadores, guardas de caza o taxidermistas. El tipo de muestra fue también de lo más heterogéneo dependiendo del lugar de procedencia y de la facilidad para conseguir uno u otro tejido. Se dispuso de muestras de hígado, músculo, piel, pelo, diente o hueso. Las

muestras de hígado, músculo o piel fueron fijadas en alcohol 95% para su posterior traslado al laboratorio. Las muestras de hueso o diente se nos remitían, una vez descarnadas, sin ningún tipo de medida especial de conservación. Para el análisis de ADN microsatélite se dispuso de 147 muestras (véase la Tabla 1) entre las que no estaban representadas las subespecies *R. r. cartusiana* y *R. r. asiatica* y otras como *R. r. tatrca* y *R. p. ornata* lo estaban pobremente. Para el análisis de ADN mitocondrial, gracias a la colaboración con otras universidades, pudimos contar con muestras de las 10 subespecies (véase la Tabla 2). El número de muestras analizado para ADN microsatélite fue de 147, mientras que para ADN mitocondrial se analizaron 189 muestras, 97 de las cuales fueron incluidas en el estudio de los dos tipos de marcadores.

2.2. Marcadores de ADN.

ADN microsatélite. Los marcadores microsatélites, también llamados STR (del inglés Simple Tandem Repeats, Repeticiones Simples en Tándem) fueron descritos por primera vez en 1989 (Tautz 1989). Son marcadores nucleares que se caracterizan por poseer unidades repetidas de un motivo de 1-6 pares de bases, variando el número de repeticiones de un marcador entre 10 y 60 por regla general. Debido a su excepcional variabilidad y facilidad de análisis están considerados como los marcadores genéticos más poderosos para el análisis intrapoblacional y comparación de poblaciones de una especie (Goldstein y Pollock 1997). Es típico observar marcadores con más de diez alelos y en algún caso se han encontrado hasta 56 alelos en un solo marcador.

Los marcadores microsatélite se han hecho muy populares por su utilización en la identificación individual en genética forense o en investigaciones policíacas y también en pruebas de paternidad. Presentan gran número de ventajas técnicas como su facilidad de obtención, su distribución a lo largo de todo el genoma y las mínimas cantidades de ADN necesarias (incluso partiendo de ADN muy degradado) que los convierten en los marcadores más utilizados actualmente para análisis de poblaciones.

En nuestros estudios sobre rebeco hemos adaptado marcadores microsatélites que habían sido descritos en cabra (15 marcadores) y vaca (15 marcadores) para su utilización en rebeco. De los 30 marcadores probados hemos rechazado 7 de manera que los análisis filogenéticos se hicieron con 23 marcadores microsatélite.

ADN mitocondrial. En animales superiores, el ADN mitocondrial (ADNmt) es una molécula pequeña y circular de un tamaño de 16-20 kilobases. Está formada por 37 genes relacionados con la oxidación y además hay una región conocida como lazo-D (D-loop), que es el sitio de inicio de la replicación y transcripción.

Esta molécula presenta unas propiedades muy deseadas e ideales a la hora de realizar análisis filogenéticos (Avice et al. 1987) como son:

- Está distribuida universalmente (en todos los organismos superiores), pudiendo hacer comparaciones homólogas entre una gran variedad de organismos.
- Fácil de aislar y analizar.
- Tiene una estructura genética simple.
- Evoluciona a un ritmo bastante alto; hasta 15 veces más rápido que el ADN nuclear.
- Se hereda estrictamente por vía materna.

El ADN mitocondrial ha proporcionado a los evolucionistas una herramienta extensiva y de fácil acceso adecuada para hacer inferencias genealógicas a un nivel intraespecífico o entre especies próximas. El ritmo rápido de sustitución nucleotídica (sustitución de una base por otra en el ADN de un linaje) respecto a las secuencias nucleares junto con el tipo especial de herencia materna sin recombinación, ofrece ventajas para el análisis filogenético.

Con la llegada de la secuenciación del ADN mediada por PCR (del inglés polymerase chain reaction, reacción en cadena de la polimerasa), los análisis de poblaciones basados en ADNmt se han multiplicado y en la actualidad son los más utilizados en estudios de filogeografía y evolución de especies próximas.

Para nuestro análisis hemos utilizado un fragmento de 349 pares de bases del gen mitocondrial que codifica para el citocromo *b*.

Numts; pseudogénes de origen mitocondrial. En ocasiones existe ADN, homólogo al ADN mitocondrial (ADNmt) pero integrado en el genoma nuclear (descrito por primera vez en 1967 por Du Buy y Riley). Estas copias de genes mitocondriales localizadas en el núcleo (Numts) han perdido su función y son por lo tanto lo que se denomina pseudogénes (secuencias que parecen genes pero no lo son porque han perdido su función). Los pseudogénes acumulan mutaciones sin el filtro de la selección natural.

En los estudios filogenéticos se produce a veces la inclusión no intencionada de pseudogénes cuando una especie tiene Numts parálogos a la región de ADNmt de interés. Esto se debe a que los cebadores usados en la PCR podrán hibridar con los Numts tanto o más que con la secuencia mitocondrial y en ese caso el producto amplificado será el pseudogén nuclear. La presencia inadvertida de Numts puede llevar a la realización de filogenias moleculares, que aunque sean creíbles y bien soportadas estadísticamente, son en realidad incorrectas. Por ejemplo, se han confundido Numts humanos con ADNmt de dinosaurio al amplificar como contaminantes y no ser reconocidos (Zischler et al. 1995a).

A pesar de todos los problemas prácticos que pueden acarrear, los Numts pueden ser usados como marcadores genéticos como propuso Arctander (1995):

La presencia de un Numt en un locus específico puede ser usada como marcador genético, pues si está en más de un taxón indica que poseen un ancestro común. La presencia o ausencia de Numts en *loci* específicos servirían para determinar el orden de ramificación filogenética de diferentes especies. Los números de copias de Numt pueden también ser usados como marcador genético en variedades de plantas, tal y como se hace con los elementos transponibles.

Los Numts pueden usarse para trazar estados ancestrales de ADNmt en determinados sitios nucleotídicos (Lopez et al. 1997; Lü et al. 2002). El conocimiento independiente de estos estados ancestrales puede ayudar a resolver filogenias mitocondriales donde existan ambigüedades. Esto es particularmente útil en humanos, donde se han usado Numts para enraizar filogenias de poblaciones (Zischler et al. 1995b).

En nuestros análisis del gen del citocromo *b* de rebeco nos encontramos con secuencias que presentaban una mutación de cambio de pauta de lectura. Estas mutaciones resultan letales dado que cambian totalmente la proteína que consecuentemente pierde su funcionalidad. El estudio de estas secuencias permitió demostrar que se trataba de copias no funcionales del gen que se había transpuesto al núcleo (*pseudogén*), permaneciendo una copia funcional en la mitocondria. El pseudogén del citocromo *b*, accidentalmente identificado, fue posteriormente incluido en el análisis de la historia evolutiva del rebeco.

2.3. Técnicas experimentales.

En general las técnicas utilizadas para el estudio consisten en la extracción de ADN, la amplificación de las secuencias de interés utilizando cebadores específicos y aplicando la técnica de la “reacción en cadena de la polimerasa” (PCR, del inglés Polymerase Chain Reaction) y el análisis de los productos de la amplificación, ya sea análisis del tamaño del producto obtenido, ya sea su secuencia.

Extracción de ADN. Se utilizaron distintos protocolos de extracción de ADN en función del tejido disponible en cada caso. Básicamente, los métodos para aislar ADN consisten en romper las células, degradar las proteínas mediante enzimas y detergente, y precipitar el ADN con alcohol. En general, debido al tipo de muestras disponibles, se obtiene ADN muy fragmentado y en baja concentración que sólo es válido para analizar secuencias de pequeño tamaño por PCR.

Reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Esta técnica fue introducida por Mullis en 1985 (en 1993 este descubrimiento le valió el

Premio Nobel) y revolucionó la biología molecular. La técnica consiste en obtener un gran número de moléculas de un fragmento particular y pequeño de ADN partiendo de cantidades mínimas de molde y unos cebadores específicos de la secuencia concreta de ADN que se quiere amplificar.

Análisis del tamaño de fragmentos de ADN. En el caso de los marcadores microsatélites las diferencias se revelan como diferencias en el tamaño de los fragmentos amplificados. La determinación del tamaño se hizo por electroforesis capilar. Los fragmentos amplificados se someten a un campo eléctrico que les hace correr por un capilar a distinta velocidad dependiendo de su tamaño.

Secuenciación de ADN. En la actualidad las técnicas de secuenciación resultan rápidas y relativamente baratas. Tras la amplificación por PCR, los fragmentos del gen del citocromo *b* (o en su caso el pseudogén del citocromo *b*) fueron secuenciados por el método de la terminación de cadena con terminadores fluorescentes en un secuenciador automático.

3. RESULTADOS

Como hemos dicho, los distintos marcadores utilizados, microsatélites, gen mitocondrial del citocromo *b* y pseudogén nuclear del citocromo *b* presentan distintas tasas evolutivas y por tanto nos hablan de la historia evolutiva del rebeco en distintas épocas, desde las más recientes hacia las más remotas. Presentaremos los resultados en ese orden.

3.1. Análisis de la variación para marcadores microsatélite

Los datos sobre variabilidad en las distintas poblaciones de rebeco para los 23 marcadores microsatélites incluidos en el estudio se presentan en la **Tabla 1**. El número medio de alelos por locus fue de 7,78. En conjunto 3 marcadores resultaron monomórficos y considerando únicamente a la población cantábrica, 6 marcadores fueron monomórficos. El número total de alelos fue 179, de ellos 132 están presentes en *R. pyrenaica* y 148 en *R. rupicapra*.

Las heterocigosidades esperadas (igual a la diversidad en diploides) varían entre 0,38 y 0,51. En general, las heterocigosidades observadas son ligeramente más bajas que las esperadas, indicando así un exceso general de homocigotos, que en el caso de las subespecies *R. r. carpatica* y *R. r. balcanica* alcanza valores significativos ($p < 0,001$). Un análisis de varianza de las heterocigosidades individuales observadas revela diferencias entre poblaciones ($F_{8,130} = 10,28$; $P = 4,5 \cdot 10^{-11}$). Las poblaciones de los Alpes, los Pirineos y el este de la Cordillera Cantábrica son significativamente más variables ($\alpha = 0,05$) que las poblaciones de Cárpatos, Cáucaso y del Oeste

de la Cordillera Cantábrica. El único individuo de los Apeninos analizado es menos heterocigoto (sólo para dos marcadores) que cualquier otro ya sea de las poblaciones de *R. rupicapra* o *R. pyrenaica*.

Tabla 1. Estadística descriptiva de la variación para marcadores microsátélites.

ESPECIE	SUBESPECIE	ÁREA	n	LP	A	PA	P-HW	He	Ho
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	<i>parva</i>	W	19,00	0,68	3,00	2	0,1856	37,91	36,16
	<i>parva</i>	E	21,00	0,76	3,72		0,3800	44,92	45,13
	<i>pyrenaica</i>	W	24,00	0,76	4,44	12	0,1069	44,40	44,02
	<i>pyrenaica</i>	E	17,00	0,76	4,16		0,2278	43,01	39,13
	<i>ornata</i>			1,00	0,08	1,08	2	-	-
<i>Rupicapra rupicapra</i>	<i>rupicapra</i>	W	18,00	0,83	4,08	2	0,3373	50,77	47,58
	<i>rupicapra</i>	E	11,00	0,83	3,71		0,1143	48,15	46,25
	<i>tatrica</i>		2,91	0,79	2,29	1	0,7848	46,96	42,75
	<i>carpatica</i>		17,00	0,79	3,04	3	0,0007	37,78	30,69
	<i>balcanica</i>		6,78	0,74	3,09	5	0,0005	48,76	35,61
	<i>caucasica</i>		6,43	0,58	2,83	6	0,1733	37,74	32,09

n, número medio de individuos genotipados por locus (igual al número de individuos excepto en *tatrica*, *balcanica* y *asiatica* en que algunas amplificaciones fallaron debido a baja calidad del ADN); LP, proporción de loci polimórficos; A, número medio de alelos por locus; PA, número de alelos únicos; P-HW, Probabilidad exacta asociada a la hipótesis de equilibrio de Hardy-Weinberg; He, heterocigosidad esperada o diversidad en %; Ho, Heterocigosidad observada en %.

Para estudiar las relaciones entre todos los individuos y la diferenciación entre poblaciones se realizó un árbol filogenético (por el método de Unión al Vecino, en inglés “Neighbor-Joining”) con 143 individuos (3 individuos para los cuales el genotipo *multilocus* era incompleto fueron eliminados de este análisis). El árbol se basa en la proporción de alelos compartidos por cada par de individuos. En la **Figura 2** se pueden ver importantes diferencias entre aquellas subpoblaciones que pertenecen a diferentes especies. El individuo de los Apeninos y uno de los individuos de los Balcanes, sin embargo, no agruparon tan próximamente a su grupo específico como el resto de individuos. También se puede apreciar una gran diferenciación entre poblaciones geográficamente aisladas, reconocidas como subespecies, e incluso entre subpoblaciones. La proporción de la variación (medida por el estadístico F_{ST} de Wright) entre pares de subpoblaciones está entre el 5% y el 13%. En concreto, el valor de F_{ST} para las dos subpoblaciones cantábricas fue de 0,13.

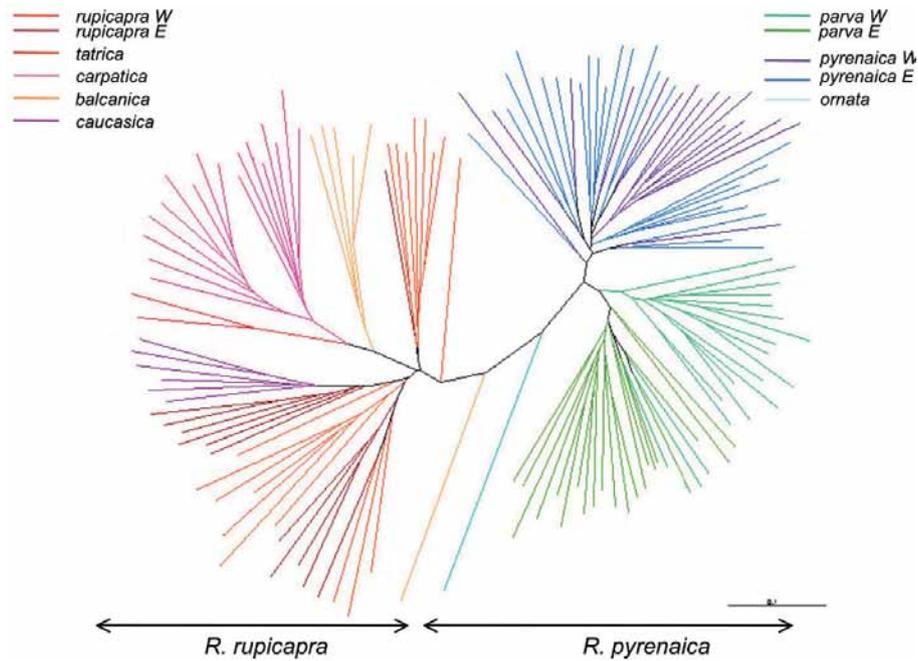


Figura 2. Árbol construido por el método de “unión al vecino” a partir de las distancias entre todos los pares de individuos para microsatélites.

En 17 de los 23 marcadores analizados se encontraron alelos únicos de especie, 30 para *R. pyrenaica* y 47 para *R. rupicapra*. De estos, solo un locus (el locus SR-CRSP-06) puede ser considerado como diagnóstico, pues presenta un total de seis alelos en *R. pyrenaica* con un rango en tamaño comprendido entre 143 y 153 pares de bases, mientras que en *R. rupicapra* sólo se encontraron dos alelos de tamaños 139 y 141 pb. Entre los alelos únicos de especie, 33 fueron además específicos de subespecie. Es un hecho a destacar que la población de Apeninos con sólo un individuo muestreado presentara dos alelos únicos.

Las relaciones entre las distintas poblaciones y subpoblaciones se analizaron mediante diferentes estimadores de distancia genética, dando todos ellos resultados similares. Cuando representamos las distancias (en este caso se representa la distancia $(\delta\mu)^2$ específicamente diseñada para microsatélites) calculadas entre pares de poblaciones y subpoblaciones frente a la distancia geográfica entre ellas (Figura 3), podemos ver la existencia de una clara correlación ($r=0,66$) entre ambas medidas ($P=0,00034$, test de Mantel). Puede observarse que la relación entre distancias genéticas y geográficas es similar tanto al nivel de pares de poblaciones dentro de especies como en los pares de poblaciones entre especies, pero las distancias medias son mayores en este último caso. Del mismo modo podemos comprobar que los pares intraespecíficos que incluyen la población de Apeninos mues-

tran distancias genéticas mayores de lo que esperaríamos por sus distancias geográficas si nos basamos en los valores de la línea de regresión. Debemos recordar, no obstante, que estas comparaciones incluyen un único individuo para la población de Apeninos.

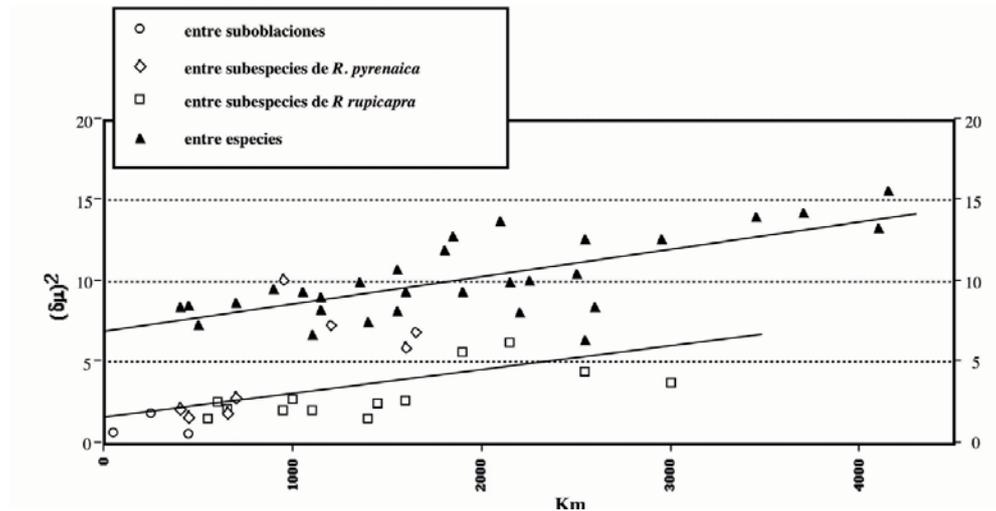


Figura 3. Relación entre distancias genéticas $(\delta\mu)^2$ entre pares de poblaciones y distancias geográficas.

A partir de las matrices obtenidas con las distancias genéticas se elaboraron distintos tipos de árboles filogenéticos (UPGMA y “Neighbor-Joining”) que nos ofrecen el mismo resultado. El conjunto de poblaciones analizadas se agrupa en dos ramas cada una de las cuales representa una de las dos especies propuestas, *R. pyrenaica* y *R. rupicapra*.

El árbol construido a partir de las distancias genéticas $(\delta\mu)^2$ por el método UPGMA se presenta en la **Figura 6** donde se puede apreciar que encaja de una manera bastante evidente con el mapa de las áreas de distribución geográfica del rebeco.

3.2. Análisis de la variación para la secuencia del gen mitocondrial del citocromo *b*.

El alineamiento de las secuencias (de una longitud de 349 nucleótidos) en los 189 individuos mostró 20 haplotipos (o variantes de la secuencia) diferentes. Los haplotipos fueron numerados consecutivamente según se iban identificando. Durante la experimentación, como ya hemos dicho, se produjo la amplificación no intencionada de un pseudogén nuclear del citocromo *b*. Los números 14 y 15 fueron asignados a haplotipos correspondientes al pseudogén, de forma que los números de los haplotipos mitocondriales van del 1 al 22, excepto el 14 y el 15. En el conjunto de los haplotipos se identi-

ficaron 27 sitios polimórficos que presentaron 27 sustituciones de bases. De las 27 sustituciones 23 fueron del tipo “transición” (cambio de A por G o de C por T y viceversa, incluyen un tercio de los cambios posibles) y 4 fueron “transversiones” (cualquiera de las otras sustituciones que representan dos tercios de las posibles). Con respecto a su efecto sobre la proteína, 21 sustituciones fueron sinónimas (la mutación no produce cambios en la secuencia de aminoácidos de la proteína y por tanto no altera su funcionalidad) y 6 fueron no sinónimas (mutaciones que cambian la secuencia de la proteína y que por lo tanto pueden tener un efecto sobre la función de la misma). Las medidas de diversidad (Tabla 2) fueron altas. La subespecie *R. rupicapra rupicapra*, de los Alpes, mostró una diversidad mucho mayor que el resto y en particular la diversidad nucleotídica de la muestra procedente de Val di Susa en los Alpes más occidentales fue muy elevada. Las subespecies *balcanica*, *cartusiana* y *ornata* mostraron diversidades extremadamente bajas.

Las relaciones filogenéticas entre todos los haplotipos fueron analizadas mediante la construcción de árboles. Distintos métodos, ya sean basados en distancia genética entre haplotipos, en máxima verosimilitud o en parsimonia, dieron la misma topología (Figura 4).

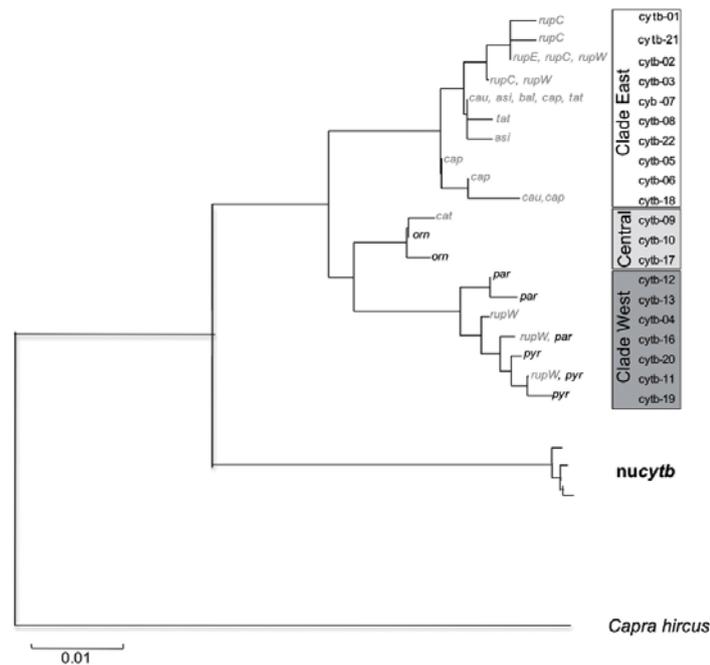


Figura 4. Árbol construido por el método de “unión al vecino” a partir de las distancias entre secuencias del citocromo *b*, que representa las relaciones entre distintos haplotipos. Al final de cada rama se dan los nombres abreviados de las poblaciones en las que se identificaron los distintos haplotipos mitocondriales, en gris poblaciones de *R. rupicapra* y en negro las poblaciones de *R. pyrenaica*.

Los 20 haplotipos se dividen en tres grupos o clados (clado: una de las ramas principales de un árbol evolutivo) principales que fueron denominados Clado Oeste, Clado Central y Clado Este, atendiendo a la procedencia geográfica de las muestras que los presentan. En el árbol se presentan también los haplotipos correspondientes al pseudogén nuclear del citocromo *b* (que comentaremos más adelante) y un haplotipo de la cabra, *Capra hircus*, como grupo externo.

Las relaciones evolutivas entre los 20 haplotipos mitocondriales fueron analizadas también mediante la construcción una red (Median-Joining Network). Este método difiere de los, más tradicionales, árboles filogenéticos en que, al contrario que en aquellos, haplotipos presentes en la actualidad pueden ocupar nodos intermedios. La red de haplotipos (Figura 5) muestra el agrupamiento de los mismos en los tres grandes clados ya descritos.

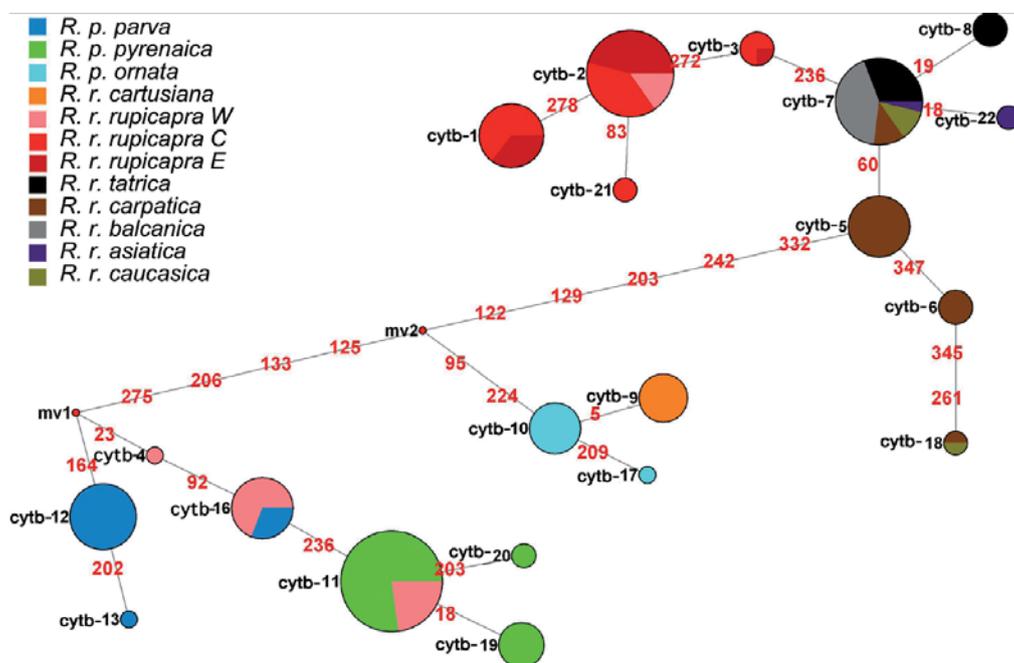


Figura 5. Red de los haplotipos de la secuencia mitocondrial del citocromo *b*. Las áreas de los pasteles corresponden a frecuencias de los haplotipos y se representa la proporción correspondiente a cada subespecie en distintos colores.

En la figura se muestra además la frecuencia de los distintos haplotipos y su distribución geográfica. El clado Oeste (West) está representado por 7 haplotipos muestreados en la Cordillera Cantábrica, los Pirineos y los Alpes Occidentales. El clado Central esta representado solamente por 3 haplotipos muestreados en los Apeninos y el Macizo de Chartreuse, en los Alpes franceses. Por último, el clado Este (East) es el más diverso y está

representado por 10 haplotipos muestreados en Europa Central, los Balcanes, Turquía y el Cáucaso. En la **Figura 6** se sintetiza la distribución de los tres clados principales sobre el mapa de Europa y oeste de Asia.

3.3. Relaciones filogenéticas entre el pseudogén nuclear y el gen mitocondrial del citocromo *b*.

Como hemos dicho, en el estudio de las secuencias del gen del citocromo *b* nos encontramos accidentalmente con un pseudogén nuclear. Vamos a describir sucintamente cómo fue identificado el pseudogén. Al amplificar la secuencia del citocromo *b*, por PCR y utilizando cebadores universales (no específicos para rebeco) nos encontramos con haplotipos que tenían una inserción en la posición 50 de la región codificante del gen. La inserción de un nucleótido al principio de la secuencia producía un cambio en la pauta de lectura dando lugar al cambio de la secuencia de la proteína desde ese punto y por tanto a una proteína no funcional. Esta información permite suponer que nos encontramos con una copia no funcional del gen, lo que se denomina pseudogén. Se conocen múltiples casos, en otros organismos, de la existencia de pseudogenes que son copia de un gen mitocondrial que se transpuso al núcleo perdiendo su funcionalidad. En nuestro caso, hemos comprobado la localización nuclear del pseudogén haciendo extracciones diferenciales de ADN. En 8 individuos se hicieron dos extracciones de ADN: una extracción estándar en la que se obtiene ADN total y una extracción específica de ADN mitocondrial. Tal como esperábamos, cuando se amplifica la secuencia del citocromo *b* utilizando como molde el ADN mitocondrial sólo obtenemos la copia funcional del gen, en cambio cuando se utiliza como molde el ADN total se obtienen por PCR las dos copias gen y pseudogén. La amplificación accidental indeseada del pseudogén nos obligó a diseñar cebadores específicos de la secuencia del gen mitocondrial de citocromo *b* de rebeco para el estudio de su evolución. Estos cebadores específicos producen un fragmento de 349 nucleótidos interno al fragmento amplificado con los cebadores universales que era de 402 nucleótidos.

Por otro lado, el análisis de la secuencia del pseudogén resultó útil debido a que un pseudogén mitocondrial que se transpone al núcleo puede considerarse como un fósil viviente. Esto es así debido a que las tasas de sustitución de nucleótidos en el núcleo de vertebrados son entre 5 y 10 veces menores que en la mitocondria. Un gen mitocondrial que se transpone al núcleo queda “congelado” (acumulando pocos cambios) en su nueva ubicación y por lo tanto nos sirve para conocer estados ancestrales de la evolución del gen.

Se obtuvieron ambas secuencias, del pseudogén y del gen, de cada uno de 8 individuos, 4 de la especie *R. pyrenaica* (los 4 cantábricos) y 4 de la especie *R. rupicapra* (1 del área occidental de los Alpes y 3 de la muestra

oriental). Del análisis filogenético de las 16 secuencias obtenidas utilizando la secuencia de *Capra hircus* como grupo externo se obtienen dos cladogramas, uno correspondiente al pseudogén y otro al gen mitocondrial. En la **Figura 4** se incluyen las ramas correspondientes al pseudogén. La comparación del número medio de sustituciones por sitio entre las copias mitocondriales con la estima correspondiente en las copias nucleares muestra una tasa 6.86 veces mayor en la mitocondria que en el núcleo.

La comparación entre las secuencias del pseudogén y del gen del citocromo *b* de *Rupicapra* con las de las 14 especies de la tribu caprini “sensu lato”, según Ropiquet y Hassanin (2005), muestran que el pseudogén se originó después de la división de la rama que dio lugar a *Rupicapra*. El análisis de las sustituciones ocurridas en la rama del pseudogén hasta la separación entre las dos especies de *Rupicapra* muestra que todas ellas son funcionales y que por lo tanto el pseudogén corresponde a una rama ancestral que estuvo “viva” hasta un momento próximo a la separación de las dos especies de *Rupicapra*.

4. DISCUSIÓN

4.1. Variabilidad genética.

Atendiendo a la variación dentro de subespecie para ADN microsatélite en los casos en que disponemos muestras de distintas áreas, *parva*, *pyrenaica* y *rupicapra*, nos encontramos con valores de diferenciación genética significativos entre subpoblaciones que están alrededor del 10%, lo que indica un valor moderado de diferenciación genética, según Wright. Si se asume que las subpoblaciones están en equilibrio migración-deriva esto nos daría una estima de 2.1 migrantes (Nm) por generación. Valores de Nm menores de la unidad darían lugar a una diferenciación genética elevada, llevando a la fijación, por deriva, de alelos alternativos en diferentes poblaciones. Si Nm excede la unidad, puede originarse alguna diferenciación, pero no se llegan a fijar alelos alternativos. Valores de Nm mucho mayores que uno equivaldrían a panmixia. Si con el ADN minisatélite (Pérez et al. 1996) no encontrábamos diferencias significativas entre ambas subpoblaciones de rebeco cantábrico, Los estudios enzimáticos llevados a cabo en estas mismas poblaciones (Pérez-Barbería et al. 1996) arrojaron unos valores de diferenciación genética muy similares a los obtenidos para el análisis de marcadores microsatélites con un valor de $F_{ST}=0,072$. El cálculo del número de migrantes en las poblaciones cantábricas de rebeco presenta importantes limitaciones debido a que dichas poblaciones no están en una situación estable. El número de generaciones transcurrido desde que existen las barreras es limitado y éstas son crecientes, con lo que presumiblemente las subpoblaciones están aún en un proceso de diferenciación.

De los 23 *loci* microsatélite utilizados para el estudio de la filogeografía del rebeco, 20 resultaron polimórficos al considerar las 8 subespecies, tres más de los que habíamos encontrado cuando el estudio se había limitado a los individuos de la población cantábrica. El número de alelos por locus fue de 7,78. Las poblaciones de rebeco, consideradas por separado, presentan una media de tres o cuatro alelos por *locus* y una diversidad entre el 37% y el 56%. Estas estimas de la diversidad genética de las poblaciones son bajas si las comparamos con los valores descritos para otras especies de artiodáctilos, ya sean de especies domésticas o salvajes, (Bancroft et al. 1995; Forbes et al. 1995; MacHugh et al. 1997; Fickel y Reinsch, 2000) y comparables a las diversidades descritas en el ciervo de América del Norte, el wapiti (Polziehn et al. 2000). En el estudio de poblaciones asturianas llevado a cabo con marcadores minisatélites también se observaron bajos valores de variabilidad, comparables a los que se obtenían para especies de animales domésticas. Por el contrario, los niveles de diversidad nucleotídica para el citocromo *b*, un marcador que refleja una historia evolutiva más antigua, son comparables a los publicados para otros géneros de Artiodáctilos en Europa (Randi et al. 1998, 2004; Hundertmark et al. 2002).

Las diferencias entre poblaciones en los valores de diversidad genética, ya sea para microsatélites o para el citocromo *b*, están relacionadas con el tamaño de las mismas. Así, la población de los Alpes, representada en la actualidad por muchos miles de individuos, es la que mostró mayor diversidad. Por otro lado, el alto valor de diversidad nucleotídica en la población se puede relacionar con la mezcla de linajes diferentes que debieron colonizar los Alpes occidentales tras las glaciaciones como ha sido sugerido por Schaschl et al. (2003). Las subespecies *ornata* y *cartusiana*, clasificadas actualmente como “vulnerable” (Herrero et al. 2008; Alagnier et al. 2008), mostraron diversidades extremadamente bajas para el citocromo *b* y el único individuo de los Apeninos analizado para microsatélites presentó también una bajísima heterocigosidad. Los bajos valores de diversidad en estas subespecies se deben atribuir a su reducido tamaño de población. La subespecie *ornata* estuvo a punto de extinguirse por dos veces en el siglo XX, una a principios de siglo y otra en los años 40 (Lovari 1985) y se recuperó hasta un número de unos 1100 animales en 2006. La subespecie *cartusiana* pasó por un tamaño crítico de menos de 200 individuos en los años 80 y se recuperó hasta alcanzar los 2000 aproximadamente, en 2006 (Aulagnier et al. 2008).

Aunque las diferencias entre las heterocigosidades observadas y esperadas para microsatélites, fueron significativas solamente en las poblaciones de los Cárpatos y de los Balcanes, las heterocigosidades observadas fueron en general más bajas de lo esperado, lo cual denota una estructura espacial de dichas poblaciones. Si observamos el mapa de distribución del rebeco

en Europa (Figura 1), vemos como la distribución de la población de los Balcanes es discontinua, con grandes distancias de separación entre los distintos focos de distribución de la subespecie. Este hecho explica la existencia de una subestructura poblacional que se evidencia en la diferencia entre la heterocigosidad observada y esperada. La estructuración genética de las poblaciones puede explicarse de acuerdo con la biología y la organización social de esta especie. Las hembras de rebeco se reúnen en rebaños que se mueven dentro de un espacio limitado. Los machos, por su parte, viven en pequeños grupos o como individuos solitarios y frecuentemente migran distancias superiores a los 50 Km para reproducirse (Hamr 1985). Junto a su organización social y biología, la distribución espacial del rebeco y el intercambio entre rebaños se encuentra limitada por la fuerte influencia de las actividades humanas en la subdivisión del hábitat. Además, las poblaciones de rebeco que ocupan un ambiente de montaña, se dividen en áreas más o menos continuas de distribución donde el rebeco se organiza en rebaños pequeños. La estructuración de poblaciones de esta especie en subpoblaciones es puesta de manifiesto por la diferenciación entre muestras dentro de cada población. Moritz (1994) sugiere que las regiones con frecuencias alélicas diferentes significativamente y por tanto con bajas tasas de migración son importantes desde un punto de vista de manejo local y las define como unidades de manejo (MUs). Desde esta perspectiva, puede indicarse que las subpoblaciones locales de rebeco, dentro de una misma población, son significativamente diferentes unas de otras, presentando incluso alelos exclusivos, y así es importante el prevenir posibles descensos poblacionales con el fin de evitar la pérdida de variabilidad genética.

4.2. Taxonomía del género *Rupicapra*.

En la actualidad el rebeco se clasifica en dos especies, *R. pyrenaica* y *R. rupicapra* (Grubb 1993). Sin embargo, la taxonomía del genero ha sido objeto de revisiones continuas como ya se ha dicho. Camerano (1914) distinguía la especie *Rupicapra ornata* además de las dos actualmente aceptadas. Posteriormente las 10 subespecies fueron consideradas una sola especie por Couturier (1938) y Dolan (1963) y, más recientemente, han sido agrupadas en dos especies (Nascetti et al. 1985).

El análisis del ADN mitocondrial proporciona información filogenética que es frecuentemente utilizada para diagnosticar especies usando el “concepto filogenético de especie” (Vogler y DeSalle 1994). Las unidades evolutivamente significativas (ESU, del inglés evolutionary significant units), esencialmente equivalentes a las especies definidas según el concepto filogenético, han sido definidas como grupos de individuos recíprocamente monofileticos para ADN mitocondrial y que también muestran diferencias significativas en las frecuencias alélicas de *loci* nucleares (Moritz 1994).

El análisis de microsatélites de 8 de las 10 subespecies propuestas separó claramente dos grupos correspondientes a las dos especies reconocidas lo que da algún soporte a la clasificación actual. Sin embargo, las dos especies reconocidas, *R. pyrenaica* y *R. rupicapra*, fueron polifiléticas (polifilético: que tiene varias ramas de un árbol evolutivo) para el citocromo *b* (véase la **Figura 6**). Los clados Oeste (W) y Central (C) están representados en ambas especies mientras el clado oriental (E) se encuentra solamente en *R. rupicapra*. Es interesante observar que *R. r. cartusiana* junto con *R. p. ornata* forman un clado independiente, el clado Central. La subespecie *cartusiana* no estaba incluida en nuestro primer análisis de microsatélites pero se ha descrito que presenta diferencias con otras poblaciones de *R. rupicapra* con respecto a isoenzimas (Pemberton et al. 1989). En nuestro laboratorio estamos realizando el análisis de esta subespecie para marcadores microsatélites que ayudarán a esclarecer la situación. La población de los Alpes italianos occidentales (*R. r. rupicapra* W) es polifilética con un haplotipo (cytb-02) perteneciente al clado E y dos haplotipos del clado W (cytb-11 y cytb-16). El clado Oeste (W) fue identificado en 16 individuos alpinos que agrupan junto con las poblaciones de Alpes del Este, Tatra, Cárpatos, los Balcanes y el Cáucaso en el análisis de microsatélites. Esta observación es una evidencia de la hibridación en el pasado entre las dos especies propuestas. En conclusión, al contrario a la clasificación actual del género en dos especies, la filogenia del citocromo *b* sugiere la clasificación en una sola especie *R. rupicapra* como había sido considerado por Couturier (1938) y Dolan (1963). (ver **Capítulo 1**, sobre el nombre asignado a la especie en este libro).

4.3. Filogeografía e historia evolutiva.

Según Masini y Lovari (1988), el rebeco o su antecesor directo puede haber llegado a Europa como un inmigrante tardío durante el Pleistoceno Inferior o el Pleistoceno Medio, desde el suroeste de Asia. El centro de dispersión del antecesor del rebeco pudo ser una región montañosa al oeste del Himalaya, y la migración hacia el oeste debe haber tenido lugar a través de las cordilleras del Sistema Alpino (Lovari 1987). La distribución geográfica actual de los haplotipos del citocromo *b* muestra una diferenciación este-oeste compatible con esta hipótesis. Utilizando la tasa de sustitución de nucleótidos de 0.63% sustituciones por millón de años (MA), calculada para el citocromo *b* de bóvidos (Hassanin y Douzery 1999), la diferenciación entre los clados Este y Oeste permite hacer una estima de tiempo de divergencia que sería de 3.1 MA. Estos tiempos de divergencia señalan la presencia de antecesores de rebeco en Europa ya en el Plioceno lo que se puede relacionar con la ocurrencia (Masini y Lovari 1988) de una rama filética próxima al rebeco ya en el Villafranchiano.

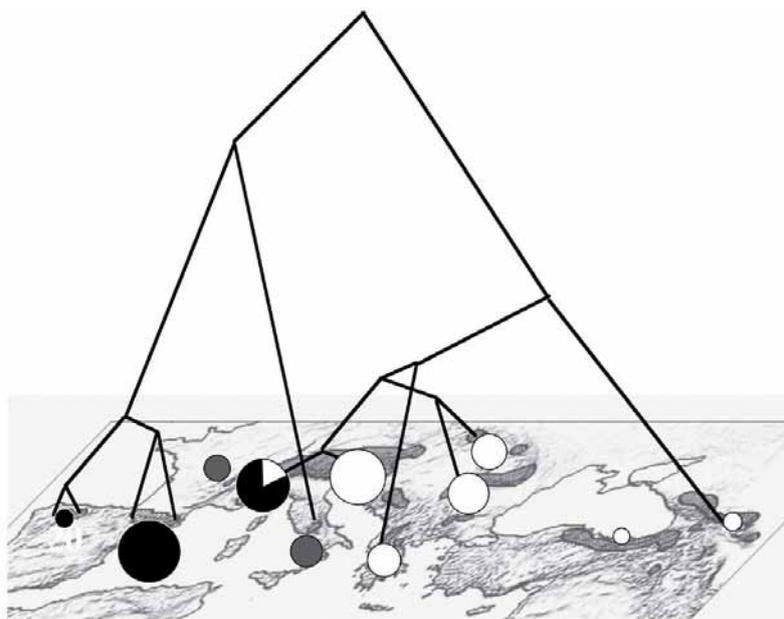


Figura 6. Filogeografía del rebeco. El árbol representa relaciones entre subespecies basadas en marcadores nucleares (microsatélites) y los pasteles corresponde a la distribución de los tres clados de la secuencia mitocondrial (citocromo *b*): clado oeste en negro, central en gris y este en blanco.

Considerando la diferenciación entre el pseudogén y los linajes mitocondriales nos encontramos que el pseudogén procede de un linaje mucho más antiguo que los linajes actuales. El tiempo de divergencia entre el linaje que dio lugar al pseudogén y los que nos encontramos en la actualidad fue calculado en 6,4 MA (Rodríguez et al. 2007) lo que correspondería al Mioceno Superior o Principios del Plioceno; esto es, mucho antes de la separación de los linajes actuales. Es interesante el hecho de que todos los cambios (sustituciones de nucleótidos) acumulados en el pseudogén hasta el tiempo de la divergencia de las especies actuales fueron cambios propios de un gen mitocondrial funcional. Los cambios acumulados en el pseudogén después de la especiación son los típicos de un pseudogén, que no está sujeto a la selección natural. Esta observación apunta a que el pseudogén surgió a partir de un linaje mitocondrial actualmente extinto pero que coexistió con los linajes actuales, al menos hasta el tiempo de su separación que coincidiría más o menos con la transposición del pseudogén al núcleo. La observación de la transposición relativamente reciente al núcleo de un linaje altamente divergente parece el resultado de poblaciones que evolucionan por separado, aisladas y después entran en contacto e hibridan. Este linaje extinto fosilizado en el núcleo podría indicar la llegada a Europa de dos ondas migratorias, una de ellas muy antigua, del final del Mioceno.

La distribución geográfica actual de los linajes vivos del citocromo *b* se puede relacionar con el aislamiento de las poblaciones durante las glaciaciones y con rutas de recolonización (Taberlet et al. 1998, Hewitt 2004). Las placas de hielo de los Alpes y de los Pirineos durante los máximos glaciales deben haber constituido barreras que limitaron el contacto entre poblaciones que ya mostraban un patrón de aislamiento por distancia previo. El clado Oeste presumiblemente quedó aislado al sur de los Pirineos, en la Península Ibérica. El clado Central debe de corresponder al aislamiento del rebeco, probablemente entre los Pirineos y los Alpes y el clado Este debió de quedar aislado al este de los Alpes. La recolonización postglacial fue limitada principalmente por la barrera alpina. El clado Oeste debió recolonizar los Alpes occidentales y concurrió allí con el linaje venido del este que ocupó la mayor parte de los Alpes. Las poblaciones que constituyen el clado Central, o bien se quedaron aisladas durante los máximos glaciales en las áreas que ocupan o la población del sur recolonizó los Alpes oeste y fue posteriormente dividida por el flujo de individuos del linaje oriental a los Alpes occidentales.

Cuando se comparan los datos de ADN mitocondrial con los obtenidos a partir de microsátélites se ve que para estos últimos la distancia genética entre pares de poblaciones depende de la distancia geográfica indicando la existencia de flujo genético entre poblaciones contiguas. También se puede observar el efecto de los Alpes como barrera al flujo genético. La imagen un poco diferente que se puede extraer de los dos tipos de marcadores se puede relacionar con su modo de evolución. Los microsátélites narran la historia reciente, de centenas o miles de años, de las poblaciones mientras que el ADN mitocondrial arroja luz sobre una historia más antigua (Emerson y Hewitt 2005). Las diferencias entre linajes del citocromo *b* indican que se separaron antes de las grandes oscilaciones climáticas del cuaternario. Estos datos coinciden con los estudios de filogeografía comparada en Europa (Taberlet et al. 1998) en que la diferencia entre linajes se puede explicar en el contexto de la divergencia entre tres áreas (que posteriormente constituyeron refugios) por aislamiento por distancia. Las contracciones y expansiones de rango de las poblaciones debidas a las oscilaciones climáticas habrían dado lugar a la eliminación de los haplotipos de las zonas glaciales. La recolonización postglacial posterior muestra una zona de sutura en los Alpes donde los distintos linajes se encuentran e hibridan.

Todos estos datos sugieren que la historia evolutiva del genero *Rupicapra* está marcada por grandes migraciones antiguas seguidas de eventos históricos de expansión, contracción e hibridación entre linajes altamente diferenciados dependientes en gran medida de las grandes oscilaciones climáticas del cuaternario.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el "Ministerio de Educación y Ciencia" (CGL2004-06010 y CGL2007-64315). Queremos destacar la destacada colaboración de Sabine Hammer (Vienna University), Anita Haiden (Vienna) y Ana Corao (Oviedo) proporcionaron asistencia técnica.

Las siguientes instituciones y personas han colaborado en la recogida de muestras: Gobiernos del principado de Asturias (Consejería de Agricultura) y Aragón (Diputación General de Aragón), Guardas de Caza de Asturias y Aragón, Camino Real Hunting, Rita Lorenzini, Jacques Michalet, Natalia Martinkova, Javier Pérez-Barbería, Carlos Nores, L. Rossi, Juan Carlos del Campo, Juan Bejar, Paloma Barracina, H. Papaioannou, M. Brown, Dr. W. Gasiénica-Byrcyn, Dr. T. Skalski, J. Meana, S. Erceg, P. Veinberg, J. Badridge, Álvaro Mazón, Michal Adamec, Richard Kraft, Juan Herrero, Athanassios I. Sfougaris, Friederike Spitzenberger.

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.

J Alvarez-Busto, J., García-Etxebarria, K., Herrero, J., Garin, I. and 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, 406-413.

Amos, W., Harwood, J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 353, 177-186.

Arctander, P. 1995. Comparison of a mitochondrial gene and a corresponding nuclear pseudogene. *Proc. Biol. Sci.* 262, 13-19.

Aulagnier, S., Giannatos, G. & Herrero, J. 2008. *Rupicapra rupicapra*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 11 February 2009.

Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C. 1987. Intraspecific phylogeography—the mitochondrial-DNA bridge between population-genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 489-522.

Avise, J.C., Walker, D., Johns, G.C. 1998. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 265, 1707-1712.

Avise, J.C. 2004. *Molecular markers. Natural history and evolution*. Second ed. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Ballesteros, F. 1998. *Las especies de caza en España. Biología, ecología y conservación*. Oviedo: Estudio y gestión del medio.

Bancroft, D.R., Pemberton, J.M., King, P. 1995. Extensive protein and microsatellite variability in an isolated, cyclic ungulate population. *Hered.* 74, 326-336.

Bermingham, E., Moritz, C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Mol. Ecol.* 7, 367-379.

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

Bonaparte, C. L. 1845. Catalogo Metodico dei Mammiferi Europei. Valenciennes, Milan, 36 pp.

Cabrera, A. 1910. Proposición. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural.* 10, 201-202.

Camerano, L. 1914. Ricerche intorno ai camosci (Parte Ia, Iia, IIIa). *Mem. R. Accad. Sci. Torino (Cl. Sci. Fis. Mat. Nat).* 64(4), 1-82, 64(12), 1-88, 65(14), 1-82.

Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. OJ L 206, 22.7.1992, p.7 Consolidated version 01.01.2007. Annex IV: animal and plant species of community interest in need of strict protection, p.50.

Couturier, M.A.J. 1938. *Le chamois.* Grenoble: B. Arthaud.

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

Du Buy, H. G., Riley, F. L. 1967. Hybridization between the nuclear and kinetoplast DNA's of *Leishmania enriettii* and between nuclear and mitochondrial DNA's of mouse liver. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 57, 790-797.

Emerson, B.C., Hewitt, G.M. 2005. Phylogeography. *Curr. Biol.* 15, R367-R371.

Fickel, J., Reinsch, A., 2000. Microsatellite markers for the European Roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mol. Ecol.* 9, 994-995.

Firestone, K.B., Elphinstone, M.S., Sherwin, W.B., Houlden, B.A. 1999. Phylogeographical population structure of tiger quolls *Dasyurus maculatus* (Dasyuridae: Marsupialia), an endangered carnivorous marsupial. *Mol. Ecol.* 8, 1613-1625.

Forbes, S.H., Hogg, J.T., Buchanan, F.C., Crawford, A.M., Allendorf, F.W. 1995. Microsatellite evolution in congeneric mammals: domestic and bighorn sheep. *Mol. Biol. Evol.* 12, 1106-1113.

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

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

Goldstein, D.B., Pollock, D.D. 1997. Launching microsatellites: a review of mutation processes and methods of phylogenetic interference. *J. Hered.* 88, 335-342.

Grubb, P. 1993. Family Bovidae. En: *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference.* (eds. D.E. Wilson, D.M. Reeder). p. 393-414. Washington (DC): Smithsonian Institution Press.

Hammer, S., Nadlinger, K., Hartl, G.B. 1995. Mitochondrial DNA differentiation in chamois (genus *Rupicapra*): implications for taxonomy, conservation, and management. *Acta Theriol.* 3, 145-155.

Hamr, J. 1985. Seasonal Home Range Sizes and Utilisation by Female Chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Northern Tyrol. En: *The Biology and Management of Mountain Ungulates.* (ed. S. Lovari). p 107-116. London: Croom Helm.

Hartl, D.L., Clark, A.G. 1997. *Principles of population genetics.* Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.

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., Lovari, S. & Berducou, C. 2008. *Rupicapra pyrenaica.* En: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 11 February 2009.

Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 58, 247-276.

Hewitt, G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the quaternary. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 359, 183-195.

Hundertmark, K.J., Shields, G.F., Udina, I.G., Bowyer, R.T., Danilkin, A.A., Schwartz, C.C. 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): Late Pleistocene divergence and population expansion. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22, 375-387.

Kmet, V., Pristas, P., Janoscova, A., Janiga, M. 2002. Porovnanie nukleotidovych sekvencii genu pre cytochrom *b* u kamzikov. En *Chamois Protection.* (eds. M. Janiga, J. Svajda), p 35-39. Rosenberg: TESFO.

Linnæus, C. 1758. Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiæ. Salvius.

López, J.V., Culver, M., Stephens, J.C., Johnson, W.E., O'Brien, S.J. 1997. Rates of nuclear and cytoplasmic mitochondrial DNA sequence divergence in mammals. *Mol. Biol. Evol.* 14, 277-286.

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.

Lovari, S., Scala, C. 1984. Revision of *Rupicapra* Genus IV. Horn biometrics of *Rupicapra rupicapra asiatica* and its relevance to the taxonomic position of *Rupicapra rupicapra caucasica*. *Z. Säugetierkd.* 49, 246-253.

Lovari, S. 1985. Behavioural repertoire of the Abruzzo Chamois, *Rupicapra pyrenaica ornata* Neumann, 1899 (Artiodactyla: Bovidae). *Säugetierkundl Mitt.* 32, 24.

Lovari, S. 1987. Evolutionary aspects of the biology of Chamois. *Rupicapra* spp. (Bovidae, Caprinae). En: *the biology and management of capri-cornis and related mountain antelopes*. (ed. H. Soma). p 51-61. London: Croom Helm.

Lü, X.M., Fu, Y.X., Zhang, Y.P. 2002. Evolution of mitochondrial cytochrome *b* pseudogene in genus *Nycticebus*. *Mol. Biol. Evol.* 19, 2337-2341.

Lydekker, R. 1913. *Catalogue of the Ungulate Mammals of British Museum (Natural History)*. London: Printed by order of the Trustees.

MacHugh, D.E., Shriver, M.D., Loftus, R.T., Cunningham, P., Bradley, D.G., 1997. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattles (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics* 146, 1071-1086.

Masini, F. 1985. Würmian and Holocene Chamois of Italy. En: *The Biology and Management of Mountain Ungulates*. (ed. S. Lovari). p 31-44. London: Croom Helm.

Masini, F., Lovari, S. 1988. Systematics, phylogenetic-relationships, and dispersal of the chamois (*Rupicapra* spp.). *Quat. Res.* 30, 339-349.

Mona, S., Crestanello, B., Bankhead-Dronnet, S., Pechioli, E., Ingrosso, S., D'Amelio, S., Rossi, L., Meneguz, P.G., Bertorelle, G. 2008. Disentangling the effects of recombination, selection, and demography on the genetic variation at a major histocompatibility complex class II gene in the alpine chamois. *Mol. Ecol.* 17, 4053-4067.

Moritz, C. 1994. Defining evolutionarily-significant-units for conservation. *Trends. Ecol. Evol.* 9, 373-375.

Moritz, C. 1996. Uses of molecular phylogenies for conservation. En *New uses for new phylogenies*. (eds. P.H. Harvey, A.J.L. Brown, J.M. Smith, S. Nee) p 203-214 Oxford: Oxford University Press.

Mullis, K., Faloona F. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase catalyzed chain reaction. *Methods Enzimol.* 155, 335-350.

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. En: *Biology and management of mountain ungulates*. (ed. S. Lovari), p. 56-62. London: Croom-Helm.

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

O'Brien S.J. 1994. Genetic and phylogenetic analysis of endangered species. *Annu. Rev. Genet.* 28, 467-489.

Pemberton, J.M., King, P., Lovari, S., Bauchau, V. 1989. Genetic variation in the Alpine chamois, with special reference to the subspecies *Rupicapra rupicapra cartusiana*, Couturier, 1938. *Z. Saugetierkd.* 54, 243-250.

Pérez, T., Albornoz, J., García-Vázquez, E., Domínguez, A. 1996. Application of DNA fingerprinting to population study of chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Biochem. Genet.* 34, 313-320.

Pérez, T., Albornoz, J., Domínguez, A. 2002. Phylogeography of chamois (*Rupicapra* spp.) inferred from microsatellites. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 524-534.

Pérez-Barbería, F.J., Machordom, A., Fernández, J., Nores, C. 1996. Genetic variability in Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera, 1910). *Z. Saugetierkd.* 61, 276-284.

Polziehn, R.O., Hamr, J., Mallory, F.F., Strobeck, C., 2000. Microsatellite analysis of North American wapiti (*Cervus elaphus*) populations. *Mol. Ecol.* 9, 1561-1576.

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.

Randi, E., Mucci, N., Pierpaoli, M., Douzery, E. 1998. New phylogenetic perspectives on the Cervidae (Artiodactyla) are provided by the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 265, 793-801.

Randi, E., Mucci, N., Janiga, M. 2002. Mitochondrial DNA analyses on Tatra chamois. En *Chamois Protection*. (eds. M. Janiga, J. Svajda), p 31-34. Rosenberg: TESFO.

Randi, E., Alves, P.C., Carranza, J., Milosevic-Zlatanovic, S., Sfougaris, A., Mucci, N. 2004. Phylogeography of roe deer (*Capreolus capreolus*) populations: The effects of historical genetic subdivisions and recent non-equilibrium dynamics. *Mol. Ecol.* 13, 3071-3083.

Rodríguez, F., Albornoz, J., Domínguez, A. 2007. Cytochrome *b* pseudogene originated from a highly divergent mitochondrial lineage in genus *Rupicapra*. *J. Hered.* 98, 243-249.

Rodríguez, F., Hammer, S., Pérez, T. Suchentrunk, F., Lorenzini, R., Michallet, J., Martinkova, N., Albornoz, J., Domínguez, A. 2009. Cytochrome *b* Phylogeography of Chamois (*Rupicapra* spp.). Population Contractions, Expansions and Hybridizations Governed the Diversification of the Genus. *J. Hered.* 100, 47-55.

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

Schaschl, H., Kaulfus, D., Hammer, S., Suchentrunk, F. 2003. Spatial patterns of mitochondrial and nuclear gene pools in chamois (*Rupicapra r. rupicapra*) from the Eastern Alps. *Heredity.* 91, 125-135.

Schaschl, H., Goodman, S.J., Suchentrunk, F. 2004. Sequence analysis of the MHC class II DRB alleles in Alpine chamois (*Rupicapra r. rupicapra*). *Dev. Comp. Immunol.* 28, 265-277.

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

Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G., Cosson, J.F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.* 7, 453-464.

Tautz, D. 1989. Hipervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acid Res.* 17, 6463.

Thenius, E., Hofer, H. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere*. Berlin: Springer-Verlag.

Vogler, A.P., DeSalle R. 1994. Diagnosing units of conservation management. *Conserv. Biol.* 8, 354-363.

Zischler, H., Hoss, M., Handt, O., von Haeseler, A., van der Kuyl, A.C., Goudsmit J. 1995a. Detecting dinosaur DNA. *Science.* 268, 1192-1193.

Zischler, H., Geisert, H., von Haeseler, A., Pääbo, S. 1995b. A nuclear 'fossil' of the mitochondrial D-loop and the origin of modern humans. *Nature.* 378, 489-492.