

**Estación Experimental de
Zonas Áridas**

**Consejo Superior de
Investigaciones Científicas**

CSIC

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO SOBRE LA ECOLOGIA Y
ETOLOGIA DE LA CABRA MONTES
(*Capra pyrenaica hispanica* Schimper 1848)
DE LAS SIERRAS DE CAZORLA Y
SEGURA Y SIERRA NEVADA ORIENTAL**

Tomo II

JUAN MANUEL ESCOS QUILEZ

1988

T 17/91

Estación Experimental de
Zonas Áridas

Consejo Superior de
Investigaciones Científicas

CSIC

BIBLIOTECA	UNIVERSITARIA
GRANADA	
Nº Documento	215935
Nº Copia	215943

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO SOBRE LA ECOLOGIA Y
ETOLOGIA DE LA CABRA MONTES
(Capra pyrenaica hispanica Schimper 1848)
DE LAS SIERRAS DE CAZORLA Y
SEGURA Y SIERRA NEVADA ORIENTAL**

Tomo II



JUAN MANUEL ESCOS QUILEZ

1988

INDICE (Tomo II)

IV. La Cabra montés y su habitat. Sierra de Cazorla y Segura y Sierra Nevada.

IV.A. Preferencia de habitat. Comparación con otras especies (Gamo, Ciervo y Muflón) y en las Sierras de Cazorla y Segura.

Introducción	212
Material y métodos	221
* Recuento poblacional	230
* Solapamiento de nicho	230
Resultados	233
* Sierras de Cazorla y Segura	233
>A. <i>Influencia de la altitud</i>	233
>B. <i>Influencia del habitat</i>	237
>C. <i>Influencia de la orientación de la ladera</i>	243
* Sierra Nevada	248
>A. <i>Influencia de la altitud</i>	248
>B. <i>Influencia del habitat</i>	252
>C. <i>Influencia de la orientación de la ladera</i>	258
Discusión	263
Consideraciones para el manejo	273
Resumen	275
Tablas y figuras	279
IV.B. Comportamiento alimentario.	396

Introducción	397
* Selección del alimento	397
* Relación alimento/comportamiento, en bóvidos	401
* Consecuencias ecológicas de una alimentación óptima:	
* Reparto de recursos	413
* Vivir en grupo	414
Material y métodos	416
Resultados	421
Discusión	423
Resumen	426
Tablas y figuras	428
V. Otros aspectos comportamentales de la Cabra montés.	433

V.A. Clima y ciclo reproductivo. Comportamiento en el celo de la Cabra Montés

V.Aa. Clima y ciclo reproductor en especies silvestres del género

Capra

Introducción	434
Recogida de datos	435
Resultados y discusión	435
Resumen	438
Conclusiones	438
Tablas, figuras y mapas	440

V.Ab. Reparto de las actividades de Cabra montés durante el período de celo.

Introducción	446
Material y métodos	447
Resultados	449
* Reparto de las actividades de machos, hembras y jóvenes de la parte oriental de Sierra Nevada	449
* Reparto de las actividades de los machos de la parte oriental de Sierra Nevada	450
* Reparto de las actividades de machos, hembras y jóvenes de Cabra montés en las Sierras de Cazorla y Segura	452
* Reparto de las actividades de los machos de las Sierras de Cazorla y Segura	453
* Reparto de las actividades durante el período de celo de los machos, hembras y jóvenes de las Sierras de Cazorla y Segura y de la parte oriental de Sierra Nevada	455
Discusión	456
Resumen	459
Tablas y figuras	460
V.B. Comportamiento maternal en la Cabra montés	
Introducción	489
Antipredación	491
* "Hiders" u ocultadores	492
* "Swanpers" o sobrepobladores	494
* "Defended followers" o seguidores defendidos	495
* "Montane followers" o seguidores de montaña	496
* Lactancia	498
* Vínculos maternofiliales	501

Material y Métodos	506
Resultados	508
Estrategias antipredador	509
Discusión	511
Tablas y figuras	517
Resumen	514
V.C. Comportamiento antipredador en la Cabra montés	
Introducción	524
.... * Estrategias antipredador en bóvidos	528
... * Señales de alarma	532
Material y Métodos	535
Resultados	539
Discusión	542
Tablas y figuras	550
Resumen	547
VII. Bibliografía.....	557
VIII. Conclusiones generales.....	599

**IV.- LA CABRA MONTES Y SU
HABITAT. SIERRAS DE
CAZORLA Y SEGURA Y SIERRA
NEVADA**

Capítulo IV.A:

PREFERENCIA DE HABITAT

Cabra montés, Gamo, Ciervo y Muflón.

Introducción

Selección o preferencia de habitat como se le llama es una expresión que corresponde a una respuesta compleja de los animales a un gran número de, a menudo, interdependientes variables que conforman el "ambiente relevante" o "Umwelt" del animal. Estas variables pueden ser intrínsecas, dependientes del estatus fisiológico y etológico del animal, o extrínsecas, dependientes de los caracteres bióticos y abióticos del ambiente.

El conocimiento del habitat de una especie se complementa con información sobre los elementos vitales. Trefethen (1964) resume éstos como la integración de todos los factores ambientales -alimento, cobertura y bebida- los cuales proveen a los animales de sus necesidades para sobrevivir y reproducirse en un área dada. Cada animal tiene requerimientos específicos del habitat, y la posibilidad de distribución y el tamaño de la población están limitados por la cantidad y calidad del habitat disponible. El conocimiento del medio donde se mueven las especies objeto de estudio es primordial para poder evaluar importantes aspectos de la situación de la población y desarrollar propuestas de manejo.

La clasificación de los aspectos que inciden sobre la especie dentro del ecosistema vienen determinados por la propia especie, y muchos esquemas han sido desarrollados en este sentido (Shelford, 1913; Dice, 1943; Bailey, 1976; en Gysel y Lyon, 1980). Shelford (1913) reconoció biomas caracterizados por el climax de la vegetación, estados de las series vegetales y especies constituyentes. Dice determinó provincias de Norteamérica según factores climáticos, topográficos y de suelos que permitían delimitar asociaciones ecológicas y una vegetación dominante. El resto de los trabajos se refieren a combinaciones distintas de la mayor parte de estos elementos y se centran con mayor o menor especificidad en cada uno de estos aspectos. Por norma general suele ser útil ajustarse a modelos desar-

rollados para especies similares, los cuales nos permiten una comparación más directa.

El interés de estudiar el habitat de los ungulados viene estrechamente ligado a la interacción alimento-herbívoro. Aunque como situación más normal los herbívoros sólo intervienen en el 10 % de la producción de materia vegetal de una comunidad (Putman, 1986), en ciertos casos su impacto puede llegar a exceder ésto. Wiegert y Evans (1967) estimaron que los ungulados pueden llegar a interaccionar entre el 30 % y el 60 % de la producción primaria en las praderas africanas del este, y Sinclair y Norton-Griffiths (1979) calcularon que los herbívoros (tanto vertebrados como invertebrados) en el Serengeti son capaces de intervenir en el 40 % de la producción primaria. Incluso herbívoros de pequeño tamaño pueden tener un efecto drástico si ellos existen en densidad suficiente: en la tundra, los lemmings del ártico pueden movilizar hasta un 90 % de la producción primaria disponible (Schultz, 1969), mientras incluso pequeños invertebrados, agrupados en conjunto, pueden contabilizar pérdidas de entre el 10 y el 30 % de la producción anual de materia vegetal natural (Andrzejewska, 1967; Schuster *et al.*, 1971) o de cultivos (Bullen, 1970; Clements, 1978).

Putman (1986) apunta una variedad de sutiles efectos del pastoreo hacia la vegetación:

1.- Es posible observar cambios en la productividad, tanto en forma de reducción por pastoreo como de incremento por la misma causa.

2.- La selectividad de los herbívoros en un sistema multi-específico puede producir un cambio en la composición de especies dentro de la comunidad vegetal, de forma particular por la eliminación de especies sensibles al pastoreo y el aumento de dominancia de las tolerantes o resistentes.

3.- Pastoreo y/o ramoneo pueden alterar el ciclo natural de nutrientes dentro del ecosistema.

4.- El exceso de pastoreo puede causar cambios en la estructura física de la vegetación, alterando el habitat físico y el microclima, haciéndolo más o menos asequible a otras especies de plantas y animales, y provocando mayores cambios en la composición de especies (dentro de los mecanismos asociados con la comunidad animal).

Los efectos de los herbívoros hacia la producción primaria pueden ser directos -a través de la defoliación como alimento- o indirectos: el "efecto pisoteo" de los animales ungulados que provoca el suelo compacto y afecta al crecimiento de la vegetación; mientras los desechos en forma de heces y orina son devueltos al sistema, produciendo cambios locales en el nivel de nutrientes de suelo y afectando así positivamente a la productividad.

Niveles moderados de pastoreo pueden incrementar los niveles de productividad vegetal, a través del estímulo de algunos mecanismos compensatorios del crecimiento. El crecimiento será inhibido -tal y como sucede en el caso del Ciervo en Polonia- cuando los herbívoros dañan los sistemas previos al crecimiento de la planta, o cuando excesiva defoliación reduce el área foliar efectiva de la planta bajo un umbral mínimo de la fotosíntesis. Sin embargo, existen ejemplos en los que una presión de pastoreo más suave puede desencadenar un incremento en la productividad. La productividad de una pradera en Rusia fue máxima con una densidad de ratones de campo de 100 por hectárea, cuando el 20 % de las plantas crecidas fueron consumidas (Coupland, 1979); en pastos de ganado ovino en Australia, la producción neta de una asociación *Phalaris tuberosa*/*Trifolium repens* fue máxima con una densidad de ganado de 10 ovejas por hectárea (Vickery, 1972). Similares incrementos en productividad han sido observados como respuesta de especies forestales a una

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

discreta presión de herbívoros (e.j. Ellison, 1960; Grant y Hunter, 1966; Krefting *et al.*, 1966; Wolff, 1978). McNaughton (1979) enumera hasta 9 mecanismos como posibles responsables del incremento en productividad.

Por otro lado, pueden citarse numerosos ejemplos de cambios en la composición de especies vegetales como una respuesta al pastoreo (Gray y Scott, 1977; McNaughton, 1979; Rawes, 1981).

Los movimientos de la población y el uso que para las distintas actividades desarrolla cada individuo, son importantes en la interacción vegetación/herbívoro. Así pues, el ciclo de nutrientes puede verse afectado por el comportamiento de los ungulados al alimentarse en amplias áreas y defecar en pequeños puntos produciendo una distribución de nutrientes acumulada y localizada. Así, por ejemplo, las ovejas pastan ampliamente sobre el pasto durante el día, pero se congregan en grupos en busca de sombra o durante la noche, siendo depositadas, en consecuencia, aproximadamente el 35 % de las heces en menos del 5 % del área de pasto y resultando de esto un gradual empobrecimiento de la pradera, y un continuado enriquecimiento de pequeñas áreas dentro de ésta ("nutrient displacement": Spedding, 1971).

También otros animales pueden mostrar diferentes preferencias de habitat para pastar y para depositar sus heces, de tal forma que los nutrientes son obtenidos en unos habitat y transportados a otros distintos; esta translocación de nutrientes, tiene obviamente, un profundo efecto en la dinámica de nutrientes de cualquier comunidad. Mientras éstos son efectos de eliminación más que de pastar, la defoliación exclusivamente puede alterar el equilibrio hídrico de la comunidad, reduciendo el área de transpiración de las hojas y exponiendo áreas de la superficie del suelo a la incidencia del sol, el viento y la sequía (Crawley, 1983).

Finalmente, podemos observar además de los efectos directos de los herbívoros en la vegetación en sí misma, en los cuales se centran la mayoría de los estudios, cómo los efectos de los herbívoros exceden este nivel y tienen una serie de efectos cerradura ó "knock-on" (Putman, 1986). Así pues, existen efectos tanto de pastoreo como de la eliminación por heces que dan como resultado la modificación del habitat para sí mismo y también cómo el ambiente se ofrece a otros. Un cambio en el microclima, a través de modificaciones estructurales de la vegetación primaria, tendrá un efecto en las especies vegetales secundarias y también animales, las cuales podrán o no colonizar el nuevo ambiente. Cambios en la composición de las especies y dominancia interespecífica afectarán la relativa disponibilidad de alimento a otros pequeños herbívoros. En resumen, a través de los cambios que el proceso de pastoreo y uso del espacio causa dentro de la vegetación -en estructura, composición de especies y productividad- todo ello tiene efectos adicionales en el resto de la comunidad dependiente de la vegetación (Putman, 1986).

En conclusión, los efectos potenciales de sobrepastoreo hacia la vegetación pueden ser resumidos como sigue:

- (1).- incremento o decrecimiento en producción primaria.
- (2).- alteración del ciclo de nutrientes y grosera distribución de nutrientes.
- (3).- cambios en composición de especies (debido a la selectiva eliminación de especies sensibles, cambios en el equilibrio competitivo de la comunidad vegetal bajo presión y modificación del flujo de nutrientes dentro del sistema).

(4).- cambios en la actual estructura física de la vegetación en sí misma, afectando a los microhabitat de los que dependen especies de plantas y animales.

De todo lo anterior resulta que, uno de los factores más importantes para el manejo de poblaciones silvestres y su conservación es el conocimiento y cuidado de un habitat adecuado (Scotter, 1980). Los requerimientos en concreto de la Cabra montés no son todavía bien conocidos, probablemente han incidido las dificultades propias del terreno para llevar a cabo este tipo de estudios. El interés que ha centrado esta especie y los intentos llevados a cabo para reintroducirla en numerosos puntos de nuestra montañosa geografía o la protección de núcleos poblacionales para incrementar su número, deben fundamentarse en el conocimiento del ambiente y de las necesidades ecológicas de la especie. Hasta el momento ha sido estudiado el habitat de la Ibex de Los Alpes por Nievergelt (1966) y Wiersema (1983b); de las montañas Simen de Etiopía por Nievergelt (1981) y de la Cabra montés de la Sierra de Gredos por González (1982).

El habitat de las Ibex coincide en enclaves montañosos con escarpados cortados, y abruptos barrancos. La presencia de áreas rocosas es por lo general un denominador común en el ambiente más utilizado (Nievergelt, 1981; Wiersema, 1983b). Los movimientos altitudinales en este grupo de caprínidos son frecuentes lo cual está muy relacionado con el crecimiento de la vegetación herbácea, procurando la ocupación de los pastos más frescos en Verano en las cotas más altas y una búsqueda de los primeros brotes de la Primavera en los niveles inferiores, donde suceden los partos (Wiersema, 1983b; González, 1982).

La preferencia por áreas abiertas también es manifiesta y sólo en la Ibex Walia y en algunas colonias de los pre-Alpes han sido observados comportamientos diferentes. La explicación existe para ambas y es que en la zona de los pre-Alpes existe una ausencia de zonas alpinas abiertas im-

posibilitando este tipo de comportamiento (Nievergelt, 1966), mientras que la Ibex Walia parece mantener una "tradicción" por ocupar ciertas áreas que si en un pasado fueron abiertas ahora pertenecen al bosque (Nievergelt, 1981). Este llamativo comportamiento denominado "tradicción" ha sido también y anteriormente descrito por Geist (1971b) para el carnero de las montañas rocosas.

La introducción de nuevas especies abre nuevos problemas para los objetivos de conservación. Otros ungulados exóticos como el Gamo y el Muflón han sido introducidos en el pasado en las Sierras de Cazorla y Segura. Uno de los problemas a abordar es el conocimiento del solapamiento de las especies. El parque está sujeto a una elevada presión de grandes herbívoros y éstos producen efectos tan importantes como el determinar la estructura del ecosistema: alterando la estructura de la vegetación, la diversidad y la productividad.

Nosotros hemos enfocado este capítulo de nuestro estudio junto con aspectos sobre preferencia también del gamo, el Ciervo y el muflón. Vamos a hablar ahora un poco de cada una de estas especies.

El Gamo es una de las especies de ungulados más extendidas del planeta y mejor conocida. Aunque estuvo extendido por Europa hace unos años, la especie probablemente se extinguió en la última glaciación excepto en unos pocos lugares del Sur de Europa donde pudo refugiarse. A partir de esta relictica población, la reintroducción al resto del continente posiblemente fue con intervención del hombre (Putman, 1986). Esta especie ha sido estudiada de forma extensiva y excelentes revisiones sobre su biología pueden ser encontradas en Cadman (1966) y, de forma más reciente en Alvarez *et al.* (1975a, 1975b y 1976), Chapman y Chapman (1976), Schaall (1982, 1985a y 1985b).

En estado salvaje, el Gamo es característico de bosques climax aunque es capaz de colonizar zonas de repoblación de coníferas provistas de algunas zonas abiertas. Los bosques estables, no necesariamente tienen que ser muy grandes, debido a que esta especie emplea estas zonas especialmente como cobijo. Los gamos son preferentemente comedores de pasto y, mientras en grandes bosques pueden alimentarse de hierba o de la vegetación del suelo entre los árboles, en cuanto sea posible abandonarán estas zonas para invadir zonas abiertas o incluso agrícolas.

El Gamo, aunque muestra una organización social definida, parece ser una especie extremadamente flexible, influenciada por el ambiente. El tamaño de grupo parece estar claramente relacionado con el habitat y según parece las relaciones entre sexos pueden también diferir en cada ambiente (Alvarez *et al.* 1975a, 1975b y 1976; Putman, 1980, 1981 y Schaall, 1982, 1985a y 1985b).

Varias teorías evolutivas se han desarrollado con el fin de explicar la segregación de los sexos en cervidos (e.g. Clutton-Brock y Albon, 1978; Staines *et al.*, 1981). Sin embargo, no han podido ser explicadas todas las extrategias desarrolladas por el Gamo. Putman (1986) sugiere que el tamaño de grupo en cada zona debe estar relacionado con la disposición de la vegetación en el habitat.

La familia de los cérvidos aparece en el Mioceno de Eurasia e invade todos los continentes a excepción de Australia y la mayor parte de Africa. La especie *Cervus elaphus* es común en Europa tanto como la mayor parte de Asia llegando hasta China e India, así como el Norte de Africa (Kowalski, 1981). Al final del Pleistoceno el Ciervo en Europa fue de mucho mayor tamaño que los actuales ejemplares (Beninde, 1937; Walvius, 1961). El tamaño del cuerpo aparentemente alcanzó su máximo durante la última glaciación (Delpech y Suire, 1974) y ha disminuido hasta la actualidad (Cameron 1923). En España se encuentra como autóctona la especie

Cervus elaphus hispanicus que desafortunadamente en algunas localidades y debido a intereses cinegéticos, está siendo hibridada con otras poblaciones europeas de mayor tamaño. Es una especie forestal que se alimenta de hierba pero fundamentalmente es ramoneadora.

El Muflón pertenece al grupo de los bóvidos. Se trata de animales que habitan principalmente áreas despejadas y son principalmente pastadores. El desarrollo de esta familia tuvo lugar en el Viejo Mundo donde todavía las poblaciones son numerosas, especialmente en Africa. La especie *Ovis montanus* pertenece a la misma subfamilia que la Cabra montés. Su distribución original cubre Córcega y Cerdeña, desde donde ha sido introducido debido a su interés cinegético, en muchas regiones europeas. (Kowalski, 1981). Estudios del Muflón han sido llevados a cabo por diversos autores (Pfeffer, 1967 y Cugnase 1982). Algunos de los trabajos están orientados a estudiar la posible competición de esta especie con otras endémicas (Cugnase, 1982 y Gonzalez, 1985).

La falta de predación y la alta densidad que esto provoca en los ungulados de las Sierras de Cazorla y Segura, afectan ciertamente al uso del espacio y a la intensidad de este uso, pero también la competición de herbívoros entre sí en un sistema multispecífico puede influir en todos estos efectos de forma diferente. El sistema de especies mixto encontrado en las Sierras de Cazorla y Segura provee de una oportunidad única para investigar los efectos combinados de estas especies por separado y como actúan juntas en un sistema ecológico.

El concepto de interacción entre poblaciones de distintas especies es muy antiguo y está bien desarrollado en los trabajos de Walsh (1864) y Möbius (1877). Sin embargo, Forbes (1907) fue aparentemente el primer estudioso que intenta medir la asociación según la frecuencia de aparecer juntas dos especies en una serie de recursos. El dice: "... Para reconocer, analizar y localizar una asociación con precisión, debemos basar-

nos en el hecho de que una asociación biológica está compuesta por especies, las cuales encontramos asociadas de forma más frecuente entre sí que ellas con otras".

Desafortunadamente ninguna forma práctica de expresar una asociación interespecífica ha sido desarrollada y los análisis para ver si se relacionan son expresados por diversos coeficientes (Forbes, 1907; Cole, 1949; Levins, 1968; Pianka, 1973). Todo ello limita el uso de todos los coeficientes propuestos, además de rodearlo de pura controversia matemática sobre las medidas de asociación en general.

Material y métodos

El muestreo para el estudio sobre preferencia de habitat de la Cabra montés en las Sierras de Cazorla y Segura y su comparación con otros ungulados como el Ciervo, Gamo y Muflón fue realizado simultáneamente y con las mismas técnicas que para el censado. Los datos fueron recogidos por dos observadores por el Método de Transectos (Burnham *et al.*, 1980) y por el de Puntos Fijos (Nievergelt, 1981).

El estudio estuvo centrado durante dos períodos críticos en la biología de las especies: la época de celo (Otoño-Invierno) y la de reproducción y cría (Primavera-Verano). Estos períodos también están relacionados con el hecho de que, como en la mayoría de los habitat de zonas templadas, el alimento es escaso durante los meses de Invierno mientras que durante el período de Primavera y al comienzo del Verano es muy abundante (Moen, 1973).

El estudio se centró preferentemente en zonas de uso de la Cabra montés y los datos pueden venir afectados por este aspecto, de tal

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

forma que los datos más abundantes corresponden a esta especie y al Gamo, que frecuenta áreas más similares y posee una densidad de población importante.

En Sierra Nevada, dada la abundancia de grandes zonas abiertas y la visibilidad de enormes superficies, junto con el comportamiento de huída de la Cabra montés que responde a una rápida detección a gran distancia y huída inmediata, provocó que el estudio se realizara por medio de puntos fijos de observación consecutivos a lo largo de determinados recorridos por carretera. Este estudio se realizó mensualmente cubriendo todas las estaciones del año.

La descripción clásica del habitat incluyendo una lista de especies de plantas dominantes en el lugar del estudio, puede ser útil para describir científicamente el habitat de las especies animales que se estudian junto con su medio (Wiens, 1969). Esta técnica, sin embargo, tiende a ignorar la relación y respuesta de los animales a su medio. Así pues, esta cuestión puede ser mejor comprendida, por ejemplo, en base a una descripción de la fisionomía de la vegetación. Además, una consideración exclusivamente botánica conlleva poca información sobre la estructura del área excepto para el botánico especialista. Descripciones auxiliares de los caracteres del habitat, como por ejemplo incluir altura de la vegetación, tipo de ladera, altura y eficacia del dosel forestal, dispersión de la vegetación... pueden ser de mayor utilidad para estudios de preferencia de habitat (Emlen, 1956). Tales definiciones pueden ser subdivididas en valores cuantitativos y suelen emplearse tanto en habitats de pradera como de bosque. Este sistema no proporciona mucha información sobre el habitat en sí, pero incluye todos los caracteres que nos son necesarios para describir el medio en que se mueven las especies.

Nosotros hemos ajustado nuestros datos a estudios previos de la Ibex permitiéndonos así obtener no sólo un conocimiento de la Cabra

montés sino también una comparación de nuestros resultados con otras especies.

Los datos recogidos a través del método de transectos y el de puntos fijos fueron puestos juntos para su posterior análisis y reunieron información sobre:

1.- Tamaño y composición del grupo observado

2.- Fecha y hora del registro

3.- Características del habitat en un radio de 50 m.

alrededor del grupo

a) Vegetación dominante (previamente clasificada)

b) Densidad de vegetación

c) Orientación de la ladera

d) Incidencia del viento, dirección y fuerza (según Escala de Beaufort)

4.- Los grupos observados fueron situados en las fotos aéreas correspondientes

A pesar de la tendencia de las especies estudiadas para formar grupos, nosotros basamos nuestros análisis en animales individuales más que en grupos, siguiendo a Putman (1980). Debemos señalar que el resultado del número total de individuos observados tal y como se expone en las tablas puede no coincidir con la suma del número de individuos de cada una de las distintas clases de edad, ello es debido a la aparición de individuos no identificados con precisión en una de las clases establecidas.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

El método de hacer mapas y utilizar el planímetro para determinar el área de zonas definidas (altitud, habitat u orientación de la ladera) ha sido descrito por Neu *et al.* (1974).

La densidad de vegetación es un factor importante en la visibilidad del área y por lo tanto ha de ser considerado. Tal y como veíamos en el capítulo de censos, las zonas muestreadas fueron clasificadas según la visibilidad de 0-5 para los análisis.

El área total estudiada fue variable según el período. Las zonas y trayectos en el período de Primavera o Invierno en ambas sierras estuvieron sujetos a dificultades causadas por la nieve o el barro en las pistas y a la presencia de cazadores o turistas en los recorridos. Esto impidió un muestreo idéntico en cada uno de los períodos.

La altitud en las Sierras de Cazorla y Segura fue considerada sólo en las zonas donde se localizaron individuos de las distintas especies y así pues, el rango osciló entre 600 y 2.036 m. snm. correspondiente al pico del Cabañas. Las tablas IV.A1 y IV.A2 y figuras IV.A1 y IV.A2 nos muestran el porcentaje de altitud muestreado en cada sierra y período. En las Sierras de Cazorla y Segura las altitudes más bajas en Primavera-Verano fueron poco muestreadas debido a la elevada presencia de turismo que impedía la obtención de datos fiables, dándose el caso que entre 600 y 700 m. no se observó ninguna zona en este período.

En Sierra Nevada, puesto que el muestreo se realizó exclusivamente desde Puntos Fijos y tal y como indicábamos que era característico de este tipo de muestreo, zonas observadas corresponden más bien a áreas de mayor elevación, el rango altitudinal en todos los períodos está comprendido entre 1.400 m. la zona más baja y 2.609 m., correspondiente al Pico del Chullo. En todos los períodos de observación se realizaron visitas

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

a la misma zona con idénticos recorridos. La oscilación del área observada en el área muestreada proviene del número de visitas en cada período.

Además se clasificó cada ladera según su orientación (tablas IV.A3 y IV.A4 y figuras IV.A3 y IV.A4) y fue analizada por separado si la observación se realizó por la mañana o por la tarde (12.30 h.) con el fin de considerar la influencia del sol en los movimientos de las especies. Así pues, se consideraron y analizaron conjuntamente y por separado las laderas expuestas al sol por la mañana y por otro lado las que presentaban exposición al sol por la tarde. Para las Sierras de Cazorla y Segura se presenta desglosado el porcentaje de áreas muestreadas por la mañana y por la tarde. En estas sierras todas las orientaciones de ladera fueron muestreadas en una proporción similar a excepción de las caras Noreste y Suroeste en Otoño-Invierno y Noreste, Suroeste y Oeste en Primavera-verano, que se observaron en menor medida. El área de estudio de Sierra Nevada, se orienta claramente hacia una exposición Sur, y hay que considerar que ninguna ladera de las observadas se sitúa hacia el Norte y las zonas Noreste y Noroeste son mínimas en todos los períodos.

La zona de las Sierras de Cazorla y Segura posee una vegetación forestal abundante y homogénea, con pocos espacios abiertos a excepción de los habitat rocosos y acantilados y algunas praderas normalmente asociados a un dosel forestal. La clasificación pues del medio se realizó en base a estas características y sus posibles combinaciones.

Cada habitat (tabla IV.A5 y figura IV.A5), se clasificó en:

A.- sencillos:

Habitat abierto: caracterizado por la presencia de vegetación de poca altura (< 1 m.) y con ausencia o escasez de arbolado, lo que permite una gran visibilidad y escasa o nula protección tanto contra las inclem-

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

encias del tiempo como ante los predadores. El área muestreada oscila entre el 83 % en Otoño-Invierno y el 11.6 % en Primavera-verano. Puede presentarse como:

- **Rocoso:** zona de piedras o presencia de grandes bolos de roca, en muchas ocasiones áreas escarpadas difícilmente accesibles.

- **Pradera:** áreas de pasto, claros de bosque o recientemente repoblados, zonas que permiten facilidad de intercambio visual entre los individuos.

Zonas simples con vegetación de altura superior a 1 m. y con arbolado fueron:

- **Encinar:** zonas con predominancia de especies del género *Quercus* tanto de porte arbóreo como achaparrado.

- **Pinar:** dominancia de pinos frecuentemente de diversas especies (*P. nigra*, *P. pinaster* y/o *P. halepensis*). Estos bosques son más abiertos que el Encinar, lo que permite un mayor campo visual para los individuos. La predominancia de este tipo de bosque en estas Sierras se ve puesta de manifiesto por el alto porcentaje que representa frente al resto de las áreas muestreadas (tabla IV.A5 y figura IV.A5).

B.- **Mixtos:** zonas donde se hallan combinados los habitat anteriores.

- **Encinar con rocas:** roquedos con abundante presencia de encinas.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

- **Pinar con rocas:** zonas de roca donde abunda la presencia de pinos. Es el segundo habitat en importancia por el elevado porcentaje muestreado.

- **Pinar, Encinar con rocas:** bosque mixto de encinas y pinos con presencia de roquedos. Este habitat supone una máxima protección puesto que existen elementos de altitud diversa (bolos de rocas, encinas y pinos) que ocupan gran parte del espacio visual, siendo de gran importancia en la ocultación de los animales.

- **Encinar-Pinar:** bosque mixto de encinas y pinos sin presencia de rocas.

- **Pradera en Encinar:** Encinar sin apenas sotobosque arbustivo, presencia de plantas herbáceas.

- **Pradera en Pinar:** Pinar limpio de arbustos, normalmente formado por árboles de gran tamaño que permiten una situación más abierta que la Pradera en Encinar.

- **Otros:** incluyeron zonas de cultivo principalmente.

Dentro de Sierra Nevada, las zonas fueron consideradas de distinta forma y más acorde con el medio que allí se encuentra (tabla IV.A6 y figura IV.A6). La fisionomía vegetal, dividida en general en zonas abiertas y de Pinar puede describirse según otros elementos:

Desmante: zona desmontada y muy removida en los alrededores de los caminos y zona de las minas. No existen pinos y la cobertura vegetal es muy baja o incluso nula en bastantes puntos.

Cortijos abandonados: son zonas de antigua población humana con tomillares y herbazales de colonización, de escasa talla (aunque a veces la cobertura es alta) y más o menos nitrificados; cubren normalmente claros de origen humano en los que con frecuencia se observan bancales más o menos antiguos. Según ascendemos, encontramos pies de piornos y una vegetación asociada dependiente de la altitud. El relativo alto porcentaje encontrado (tabla IV.A6 y figura IV.A6) manifiesta la gran presión humana que debió mantener la zona en el pasado.

Lastonar: con dominio de matorrales de porte medio o bajo, en general sin piornos; frecuentemente con lastonar en mosaico (abundancia de *Festuca scabiosa*). Otras especies de interés son: *Ulex parviflorus*, *Phlomis lychnitis*, *Helichrissum sp.*, *Artemisia sp.*, *Rubus sp.*

Piornal: dominio del Piornal (matorral formado en su mayor parte por camefitos pulvinulares y más o menos lacerantes), con pastizales vivaces secos en mosaico (muy frecuentemente *Festuca sp.*) acompañado de otras especies como: *Genista baetica*, *Erinacea anthyllis*, *Arenaria pungens*, *Ptilotrichum sp.* El porcentaje de este tipo de habitat es máximo en todo el área de estudio (tabla IV.A6 y figura IV.A6), puesto que este tipo de vegetación no ha sufrido tanto el impacto humano en el pasado.

Matorrales: se trata de una zona de transición altitudinal con matorrales de porte generalmente intermedio, formados por un intrincado mosaico de los dos anteriores grupos, con especies como *Thymus serpylloides*, *Helleborus foetidus*, *Genista sp.*, *Erinacea anthyllis* y en ocasiones *Genista baetica*. Son más frecuentes en esta zona las "grandes" rosáceas y otras especies constitutivas del estrato de matorral alto que en general es muy ralo si consideramos el conjunto del área. También existe Piornal ralo o muy ralo, más o menos nitrificado.

Encinares: encinares naturales, incluyendo manchas de bosque, dehesa y chaparral alto, de mayor o menor densidad sin presencia de pinos. A menudo, la propia encina domina en el subsuelo sobre todo en los chaparrales. Se trata de bosques no muy antiguos, puesto que en su mayor parte este tipo de árboles fueron recolectados como combustible o han sido perdidos a causa de la creación de suelos para cultivo.

P. silvestris (baja densidad): áreas de escasa cobertura sin dominancia vegetal evidente en su conjunto conjunto, con un Piornal más o menos ralo y ruderalizado, salpicado de retazos de repoblación de *Pinus sylvestris*, en general de escasa talla.

P. silvestris (alta densidad): dominio de pinares cerrados de repoblación de *Pinus sylvestris*, sin podar ni clarear, lo que produce una gran dificultad para ser atravesados. El subsuelo es en general semejante a los matorrales de igual altitud, aunque casi siempre con una cobertura menor o casi nula del suelo, así pues, aparecen piornales o herbazales con dominancia de *Festuca sp.* en las partes altas y matorrales de transición en las bajas. Este tipo de bosque resulta muy abundante debido a la política del ICONA en el pasado, de repoblar en forma de monocultivo con esta especie.

Pinar mixto: zona de mezcla de especies de pinos (*P. sylvestris*, *P. larix*, *P. pinaster*), pinares de repoblación en todos los casos. El subsuelo en general es de matorrales de transición en las partes altas y de matorrales sin piornos en las bajas.

Dentro de las zonas con Roca, se observaron zonas de: **Roca en Piornal**, **Roca en Matorral** y **Pinar mixto**, que han sido tratadas separadamente debido al interés que muestra esta especie por este elemento.

Recuento poblacional

Aunque los resultados fueron interpretados según diferentes densidades en cada zona, éstos son expuestos en tantos por ciento para proporcionar mayor claridad. Los resultados totales pueden no coincidir con la suma de los parciales para cada clase de sexo y edad, esto es debido a la existencia de datos de individuos indeterminados. Para el análisis de los datos se empleó el índice utilizado por Putman (1986) para comprobar si los animales utilizaron el habitat según su disponibilidad:

$$\frac{\text{Nº de animales observados en el elemento A}}{\text{Area visible de A}} \times \frac{\text{Area visible total observada}}{\text{Nº total de animales observados en el conjunto de todos los elementos.}}$$

Entendemos por elemento cada uno de los aspectos estudiados en el habitat: altitud, vegetación u orientación de la ladera.

Así, este índice será igual a 1 si los animales normalmente se distribuyen por igual en todos y cada uno de los habitat estudiados, será 1 si existe una preferencia positiva hacia una comunidad o tipo de habitat en particular y si el habitat tiende a ser evitado. En nuestras tablas, y siguiendo al citado Putman, este índice se presenta como un logaritmo Neperiano, ajustándose así los valores a una escala más visible de tal forma que una puntuación de cero representaría que no existe preferencia positiva o negativa, cualquier preferencia se observará con un valor positivo y un valor negativo nos indicará la tendencia a evitar ese componente del habitat.

Solapamiento de nicho

El grado de solapamiento de las especies en términos de utilización del habitat, puede ser determinado por el llamado "Solapamien-

to de Nicho". El índice de Solapamiento de Nicho de Pianka (1973) examina de forma objetiva la extensión en la cual un número determinado de especies se solapan de dos a dos en el uso de un recurso ecológico particular (alimento, tiempo, ...). Este índice expresa para cada especie en qué proporción sus necesidades sobre un recurso dado son interferidas por el uso de otra especie sobre el mismo recurso (Pianka, 1973; Putman y Wratten, 1984; Putman, 1986). Este índice puede alcanzar valores de 0 expresando así una total separación ecológica hasta 1, como evidencia de un total solapamiento. En nuestro trabajo, el solapamiento entre sexos dentro de cada especie fue determinado suponiendo cada clase de edad y sexo, una especie diferente.

$$\text{Solapamiento de nicho} = \frac{\sum_i P_{ij} \cdot P_{ik}}{\sqrt{\sum_n P_{ij}^2 \cdot \sum_n P_{ik}^2}} \quad (\text{Pianka 1973})$$

Donde P_{ij} es el porcentaje de uso de la especie j en el recurso i y P_{ik} es el porcentaje de uso de otra especie k en el mismo recurso i .

En las Sierras de Cazorla y Segura, las zonas seleccionadas como áreas de estudio, geográficamente separadas y que comprendían los más importantes biotopos donde viven los ungulados silvestres del parque constituyeron durante el período Otoño-Invierno (del 4-IX-84 al 5-I-85), 37 distintos "Puntos Fijos" de observación y 13 Transectos que totalizaron un área de 114,04 km².

Fueron empleadas 102 horas repartidas de forma similar entre la mañana y la tarde durante los meses de Noviembre y Diciembre. En el período Primavera-Verano (del 26-III-86 al 8-VIII-86) no fue posible

realizar todos los puntos de muestreo y fueron seleccionados 6 Transectos y 19 "Puntos Fijos", contabilizando un área de 74,06 km². Un total de 47 horas fueron empleadas repartidas igualmente entre la mañana y la tarde. Las horas elegidas en ambos períodos fueron las empleadas en la actividad diaria, es decir, hasta 2 horas después de la salida del sol y 2 horas antes de su puesta (Alados, 1986b).

Para referirnos a los períodos de tiempo estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura, empleamos indiferentemente época de celo y período Otoño-Invierno y época de partos o período Primavera-Verano por coincidir entre sí. En Sierra Nevada, la época de celo coincide con el período denominado Otoño y la época de partos con el período de Primavera.

En total se observaron durante el período Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura, 1.081 animales: 521 cabras monteses, 308 ciervos, 214 gamos y 38 muflones; y durante el período Primavera-verano, 582 animales que incluyeron 317 cabras monteses, 39 ciervos, 156 gamos y 61 muflones.

Dentro de Sierra Nevada se estudiaron 6 períodos distintos en una misma zona. El Otoño de 1984 con un área de muestreo de 42,39 km². La Primavera con un área de 125,25 km², el Verano con un área de 78,27 km²., el Otoño con 247,04 km². y el Invierno con 125,07 km². todo en el año 1985, y por último la Primavera de 1986 con un total de 138,97 km². En cada período y respectivamente fueron observados 151, 206, 86, 328, 140 y 101 ejemplares de Cabra montés.

Debido a que las características demográficas y del habitat son dinámicas y sufren cambios a lo largo del tiempo, los resultados obtenidos en este estudio no deben ser extrapolados a otro lugar ni período de tiempo distintos, aunque sí constituyen una base importante para com-

parar la evolución de las poblaciones en estas zonas en futuros estudios y conocer la respuesta al habitat de la población en distintas áreas.

Los resultados en la población de muflones en la Sierras de Cazorla y Segura, debido al bajo número de localizaciones, pueden venir distorsionados por la preferencia de grupos concretos por ciertas áreas, tal y como ha sido sugerido para poblaciones de pequeño tamaño (Nievergelt, 1981).

Dentro de cada especie se consideraron en este estudio sólo tres clases de edad y sexo: machos y hembras adultas (1 año) y jóvenes (0-1 año). Cuando hablemos de machos o hembras en general, nos referiremos a las 2 primeras clases.

Resultados

Sierras de Cazorla y Segura

A.- Influencia de la altitud

Vamos a referirnos ahora a la selección de altitud por parte de cada una de las poblaciones estudiadas. Primero se contemplará el comportamiento en conjunto de la población y luego nos iremos refiriendo a cada una de las distintas clases de edad y sexo.

La población de Cabra montés en conjunto se concentra preferentemente durante el celo por encima de 1700 m. (tabla IV.A7 y figura IV.A7) en un 52 % de la población total, mientras que en Primavera-Verano (tabla IV.A8 y figura IV.A8), lo hace en un margen más amplio y de forma más precisa desde los 1.400 m. (67%), aunque existe un núcleo importante de animales entre 900 y 1.000 m. Lo que es común a ambos

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

períodos es la evitación total de las zonas más bajas, ésto es especialmente patente a partir de los 800 m. donde no ha sido visto ningún individuo.

Si consideramos por separado las distintas clases de edad y sexo estudiadas, observamos como los machos y las hembras se localizan juntos en el celo (tabla IV.A7 y figura IV.A7), especialmente desde los 1.800 m. en adelante (32% para machos y 56% para hembras) para luego durante la época de cría (tabla IV.A8 y figura IV.A8) moverse separadamente, de tal forma que los machos se establecen cercanos a los 1.700 m. (el 82% de la población permanece por encima de los 1.600 m.) y los grupos de hembras descienden desde los 1.600 hasta los 1.400 m. (56 %) donde desarrollan entonces el comportamiento de cría. Los grupos de juveniles están situados más bajos que los grupos de celo en Otoño-Invierno, el 63% se localizan entre los 1.200 y 1.600 m. probablemente debido al destete de las crías. Sin embargo, en Primavera-verano, crías y hembras están muy ligadas, encontrándose el 66% de las crías entre 1.400 y 1.600 m. donde se localiza el mayor número de hembras.

El índice de solapamiento (tabla IV.A9) entre hembras y machos es muy alto durante la época de celo (Otoño-Invierno) (0,918) y muy bajo en Primavera-Verano (0,288). Los jóvenes se asocian con las hembras de forma más importante durante la época de cría (0,930) tal y como era de esperar. Considerando los movimientos de las clases de edad y sexo a lo largo del año (tabla IV.A10), observamos que las hembras con el índice de solapamiento más bajo (0,259) son las que más se desplazan altitudinalmente mientras que los juveniles permanecen más inmóviles (0,801). El total de la población entre períodos (tabla IV.A11) se solapa con un índice de 0,650.

La población de Gamo, durante el período de Otoño-Invierno (tabla IV.A12 y figura IV.A9) se sitúa en el margen entre 1.500 m. y 1.800 m. (59% del total) aunque también aparece un núcleo importante de in-

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

dividuos entre 1.200 y 1.300 m. (14%). En Primavera-Verano (tabla IV.A13 y figura IV.A10) la población total desciende en general, ocupando el 75 % un rango altitudinal entre 1.200 y 1.600 m. En ambos períodos, la población evita tanto por arriba como por abajo las altitudes extremas estudiadas, no habiendo sido observado ningún individuo por encima de los 1.800 m. ni por debajo de los 700 m.

En el caso de la clase de machos de Gamo, el 65% de ellos ocupan altitudes entre 1.500 y 1.800 m. en Otoño-Invierno (tabla IV.A12 y figura IB.A9), mientras que en el período en el que se separan de las hembras, en la época de cría (tabla IV.A13 y figura IV.A10) se sitúan entre 1.400 y 1.600 m. en el 79% de los casos. Las hembras se sitúan preferentemente entre 1.600 y 1.800 m. durante el celo (50%) y al igual que en la Cabra montés, en Primavera-Verano se sitúan por debajo de los grupos de machos, ocupando un margen altitudinal de entre 1.200 y 1.600 m. (89%). Para los jóvenes no existen datos suficientes en el período de Primavera-Verano y esto puede ser debido al comportamiento "hider" típico de esta especie que consiste en permanecer ocultos los primeros días después del nacimiento (Lent, 1974). En Otoño-Invierno, los jóvenes ocuparon dos márgenes diferentes, uno entre 1.600 y 1.800 m. (39%) y otro entre 1.200 y 1.400 m. (36%).

El índice de solapamiento entre las clases de machos y hembras de Gamo en ambos períodos (tabla IV.A9) es elevado (0,913 en Otoño-Invierno y 0,785 en Primavera-verano) y de un valor similar en el Otoño-Invierno al de la Cabra montés, aunque sin embargo en Primavera-Verano se observa muy por encima de ésta lo que significa que la segregación altitudinal de los sexos es mucho menor en el Gamo en este período que en las monteses. Los jóvenes se encuentran en un rango altitudinal muy similar al de los grupos del celo, con valores altos de solapamiento (0,855 con los machos y 0,926 con las hembras), lo que indica que muestran una afinidad por la altitud ocupada por los machos y por las

hembras. La fidelidad en preferencia por un rango altitudinal a lo largo del año (tabla IV.A10), empleado por esta especie es algo mayor que en la Cabra montés, dentro de las clases de edad y sexo del Gamo. De forma similar a las monteses, son las hembras las que muestran una mayor oscilación altitudinal a lo largo del año con un valor en el índice de 0,535.

En el caso del Ciervo, disponemos de pocos datos durante la época de Primavera-verano, sin embargo, parece mantenerse la tendencia a lo largo del año a disponerse en las altitudes menores, mientras el 75% de los casos en Otoño-Invierno (tabla IV.A14 y figura IV.A11) se localizan entre 700 y 900 m., en Primavera-Verano (tabla IV. A15 y figura IV.A12) hacen lo mismo hasta el 83 % de los individuos observados. La zona altitudinal preferida por el Ciervo coincide con zonas de una menor densidad de Cabra montés, y de forma inversa, ha sido observado solo raramente algún ejemplar de esta especie a partir de los 1.700 m. en Otoño-Invierno y desde 1.500 en Primavera-verano, donde habitan gran número de monteses. En Otoño-Invierno para las hembras tanto como para los jóvenes se distribuyen de forma muy similar, ocupando desde 700 a 1.100 metros preferentemente (89% para las hembras y 88 % para los jóvenes). El índice de solapamiento entre ambas clases en el celo es muy elevado (0,975). El índice de solapamiento (tabla IV.A10) entre los dos períodos de estudio para el total de la población es más elevado que en el caso de la Cabra o el Gamo. En la tabla IV.A11 se observa que el Ciervo es la especie estudiada que menos modifica su rango altitudinal entre períodos con un valor de 0,852 en el índice de Pianka.

En el Muflón, aunque el número de observaciones no permite obtener resultados definitivos, podemos observar (tablas IV.A16 y IV.A17 y figuras IV.A13 y IV.A14) que en ambos períodos el total de la población ocupa rangos altitudinales intermedios en el área de estudio. En el Otoño-Invierno, el 85% del total se localiza entre 1.500 y 1.700 m. y durante el período Primavera-verano, la población desciende levemente y

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

ocupa entre los 1.400 y 1.600 (83 %). Con un índice de solapamiento de 0,304, según la tabla IV.A11, es esta especie la que menos modifica su altitud entre períodos.

La similaridad en rango altitudinal entre especies distintas en el período de celo es escaso tal y como indica el índice de solapamiento (tabla IV.A11), y es mínimo entre el Ciervo y el Muflón (0,020) y entre el Ciervo y la Cabra (0,030). El único caso que muestra un solapamiento elevado en este período es entre el Gamo y el Muflón (0,768). En la estación de cría sin embargo cuando se separan las clases de edad y sexo y al ser ocupado un margen altitudinal más amplio por cada especie, el índice de solapamiento es más importante en casi todos los casos. Las monteses se solapan con el Gamo a un nivel de 0,763 y con el Muflón en 0,666, mientras que con el Ciervo, el solapamiento es escaso (0,045). Quiero incidir en el hecho de que el Ciervo y la Cabra montés, únicas especies autóctonas, son las que menos se solapan, mientras que las monteses con el Muflón, y de forma especial con el Gamo, se solapan a un nivel importante.

B.- Influencia del habitat

La Cabra montés tiene afinidad en Otoño-Invierno (tabla IV.A18 y figura IV.A15) por las zonas de rocas con Encinar y Pinar (23%) y zonas de Pradera cubiertas por Pinar (19%) y en menor grado por Encinar (15 %) y roquedos abiertos (15%). En la época de cría (tabla IV.A19 y figura IV.A16), las monteses buscan zonas más protegidas, tal y como demuestra el 56 % de individuos observados en las zonas de Roca-Encinar-Pinar, evitando las zonas abiertas, sobre todo las áreas de Pradera, y buscando la protección del bosque y áreas con rocas, lo que supone una zona de escape y protección contra predadores muy efectiva.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Los machos de Cabra montés ocupan en el celo (tabla IV.A18 y figura IV.A15), con mayor intensidad las zonas de Pinar-Pradera (24%), y algo menor se pueden también localizar en las zonas abiertas de Roca (15%), Encinar-Pradera (13%), Roca-Encinar (13%) o Roca-Encinar-Pinar (10%). El comportamiento en el período de Primavera-Verano (tabla IV.A19 y figura IV.A16) es de selección más restringida y se sitúan preferentemente en zonas de Roca-Pinar (43%). En general, en este período existe como denominador común en la selección de habitat la preferencia por pinares (18% en Pinar puro, 43% Roca-Pinar y 17% Encinar-Pinar).

Las hembras de Cabra montés parecen ser más selectivas en la época de celo que los machos y así, un 34% son localizados en zonas cerradas de Roca-Encinar-Pinar (tabla IV.A18 y figura IV.A15). También, con presencia de Roca, son encontradas en áreas abiertas rocosas (18%) y de Roca-Encinar (16%). La tendencia a no ocupar los espacios abiertos que se observa durante la época de celo por parte de las hembras, se ve incrementada notablemente en el período de cría (tabla IV. A19 y figura IV.A16), cuando aproximadamente un 61% de los individuos de esta clase fueron observados en zonas de Roca-Encinar-Pinar. A lo largo de todo el año, fueron las zonas abiertas de Pradera las que menos afluencia de hembras presentaron (0,64% en Otoño-Invierno y 0,22% en Primavera-verano).

Las clases de jóvenes de Cabra montés se observan de forma más dispersa que las hembras en la época de celo (tabla IV.A18 y figura IV.A15), aunque se comportan de forma similar, al preferir las áreas de Roca-Encinar-Pinar (22%) y Roca-Encinar (16%); sin embargo también existe un 20% de individuos localizados en Pinar-Pradera, una zona frecuentada por machos más que por las hembras. Durante el período Primavera-Verano (tabla IV.A19 y figura IV.A16), las crías se mantienen preferentemente en zonas de Roca-Encinar-Pinar (60%) al igual que sucedía con las

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

hembras. En un orden inferior de preferencia se encuentran las zonas de Roca-Pinar (12%) y roquedos abiertos (9%). Las zonas de Roca son áreas de preferencia de las monteses en la época de cría, pero en particular más por las hembras y las crías que por los machos.

El índice de solapamiento en Otoño-Invierno en la Cabra montés (tabla IV.A20) es muy elevado entre los jóvenes y el resto de las clases estudiadas (0,916 con los machos y 0,916 con las hembras). El solapamiento en este período para el caso de machos y hembras no es tan elevado (0,774). En Primavera-verano, el solapamiento sigue muy elevado para el caso de hembras y crías (0,996), pero es muy bajo entre machos y hembras (0,213). Entre los períodos estudiados (tabla IV.A21), los jóvenes son los que se comportan de una forma más constante con un valor de 0,701 en el índice de Pianka. En las hembras al igual que sucedía con la altitud, y apesar de que prevalece a lo largo del año su selección por habitats de Roca-Encinar-Pinar, se observa el mínimo valor en el índice de solapamiento (0,072), lo que significa que modifican más sus preferencias a lo largo del año. El conjunto de la población (tabla IV.A22) modifica poco el habitat frecuentado entre Otoño-Invierno y Primavera-Verano con un valor de 0,727 en el índice de Pianka.

El Gamo en Otoño-Invierno (tabla IV.A23 y figura IV.A17) utiliza preferentemente las zonas de Pradera cubiertas de Pinar (29%) tanto como en Encinar (27%). Sin embargo, lo más llamativo del comportamiento de este ungulado es la ausencia de ejemplares observados en áreas de Roca-Encinar en Otoño-Invierno y el contraste que se observa en Primavera-Verano (tabla IV.A24 y figura IV.A18) cuando el 32% de los individuos se localizan en estas zonas. La preferencia por el Encinar (13% en Otoño-Invierno y 11% en Primavera-verano), Encinar-Pradera (27% en Otoño-Invierno y 26% en Primavera-verano) y Pinar-Pradera (29% en Otoño-Invierno y 11% en Primavera-verano) son mantenidas durante los dos períodos.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Los machos de Gamo se encuentran en Otoño-Invierno (tabla IV.A23 y figura IV.A17) de forma tan frecuente en zonas de Encinar-Pradera (23%) como en roquedos abiertos (23%). Algunos núcleos importantes también han sido observados en las zonas de Pinar-Pradera (14%) y Encinar-Pinar (11%). En Primavera-Verano (tabla IV.A24 y figura IV.A18), los machos se concentran más estrechamente en el rango de habitat seleccionado y sobretodo se observan en las zonas de Roca-Encinar-Pinar (47%), le siguen en importancia las zonas de Encinar y Pinar-Pradera. El uso de las zonas de Roca abierta se observa en un 23% y contrasta con el período de Primavera-Verano donde no se observa ningún ejemplar.

Las hembras de Gamo ocupan en Otoño-Invierno (tabla IV.A23 y figura IV.A17) de forma muy marcada las zonas de Pradera cubiertas de Pinar (41%), de Encinar (27%) y con menor incidencia en los bosques de encinas (15%). Durante la época de cría (tabla IV.A24 y figura IV.A18), se mantienen en las zonas de Encinar-Pradera (39%) y se aprecia un fuerte aumento del uso de las zonas de Roca-Encinar-Pinar (desde 0% en Otoño-Invierno, al 29% en Primavera-verano).

Los jóvenes de Gamo seleccionan el habitat durante Otoño-Invierno (tabla IV.A23 y figura IV.A17) de una forma similar a las hembras utilizando la Pradera tanto bajo Pinar (29%) como bajo Encinar (27%) y las zonas de Encinar puro (13%). Durante el período de Primavera-Verano (tabla IV.A24 y figura IV.A18), esta clase de individuos fue poco localizada, tal y como explicábamos anteriormente, sin embargo existe una cierta tendencia a utilizar las áreas de Encinar-Pradera (54%).

En general, las tres clases de edad y sexo estudiadas en el Gamo prefieren el Encinar al bosque de pinos y tienden a localizarse en zonas más abiertas que la Cabra montés, encontrándose en muchas ocasiones en áreas de Pradera.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

El índice de solapamiento en el Gamo es más bajo entre machos y hembras en el Otoño-Invierno (tabla IV.A20)) que en el período de Primavera-verano, lo que denota un uso más distinto del habitat durante la época de celo por cada clase de sexo. A lo largo del año son los machos los que experimentan un mayor cambio de habitat (tabla IV.A21), mientras que las hembras permanecen en áreas de características más similares. Según el conjunto de la población (tabla IV.A22), es esta especie entre todas las estudiadas, la que más modifica la ocupación de su habitat a lo largo del año.

El conjunto de la población de Ciervo se localiza en el celo (tabla IV.A25 y figura IV.A19) en zonas de Pradera abierta (30%) aunque también se concentra en zonas de Encinar-Pinar (25%), Encinar simple (24%) y áreas de Pradera cubiertas por el Pinar (12%). En Primavera-Verano (tabla IV.A26 y figura IV.A20), aunque existen pocos datos, la población se localiza en general y por este orden en Encinar-Pinar (39%), Encinar puro (32%) y Pinar-Pradera (25%). La prevalencia de la Pradera abierta sobre el resto de los habitat en Otoño-Invierno aparece nula en el período de Primavera-Verano.

Los machos de Ciervo, aunque con escasos datos, parece que se sitúan frecuentemente en el celo (tabla IV.A25 y figura IV.A19) en zonas de Encinar-Pradera (30%) y Encinar-Pinar (29%) y de forma más atenuada en Pradera (16%) y en Encinar (11%), observándose así y en general una preferencia por los lugares de encinas. En la clase de hembras también encontramos una preferencia parecida: el Encinar-Pinar (31%), el Encinar simple (31%), la Pradera (16%) y el Pinar en Pradera (14%) son por este orden los lugares preferidos. Los jóvenes presentan unos resultados muy similares y el índice de solapamiento con la clase de hembras es de 0,987 y es el más alto de todos los casos estudiados. En general el Ciervo prefiere el habitat de Encinar más que el de Pinar.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

El Muflón en Otoño-Invierno (tabla IV.A27 y figura IV.A21) tanto como en Primavera-Verano (tabla IV.A28 y figura IV.A22) selecciona las zonas de Pinar. El celo transcurre principalmente en zonas de Pinar-Pradera (51%) lo cual es similar a lo observado en Primavera-Verano donde este habitat es seleccionado en un 41%. La diferencia más llamativa entre ambos períodos es el uso de zonas de Roca abiertas en Otoño-Invierno (20%), lo cual no ocurre en Primavera-Verano. El índice de solapamiento entre períodos (tabla IV.A22) es el más alto para todos los casos estudiados (0,858), lo que indica que ésta es la especie que menos varía su habitat a lo largo del año.

En resumen, podemos considerar que, la Cabra montés selecciona más el habitat de Roca mientras que el Gamo y el Ciervo se localizan más frecuentemente en zonas de Encinar y el Muflón en zonas de Pinar. El celo en todas las especies tiende a producirse en zonas más abiertas que lo que aparece como preferente en el período Primavera-verano, coincidiendo con una necesidad de protegerse del calor y de los predadores, esto último especialmente en los grupos de hembras con crías.

La Cabra montés (tabla IV.A22) obtiene su máximo solapamiento en preferencia del habitat con el Gamo (0,652 en Otoño-invierno y 0,733 en Primavera-verano) en ambos períodos y es mínimo con el Ciervo (0,323 en Otoño-iniverno y 0,100 en Primavera-verano). El Gamo por su parte muestra su máximo nivel de solapamiento con la Cabra montés y mínimo con el Ciervo (0,499 en Otoño-iniverno y 0,340 en Primavera-verano). El Ciervo se solapa a un nivel bajo con todas las especies, el valor más alto corresponde con el Gamo (0,499 en Otoño-Invierno y 0,340 en Primavera-verano) y el mínimo en Otoño-Invierno con el Muflón (0,266) y en Primavera-Verano con el Ciervo (0,100). El Muflón se solapa en su más alto nivel con el Gamo en Otoño-Invierno (0,735) y con el Ciervo en Primavera-Verano (0,333), el mínimo solapamiento se produce con el Cier-

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

vo en Otoño-Invierno (0,266) y con la Cabra montés en Primavera-Verano (0,211).

Si consideramos ahora las diferencias entre tamaño de grupo en los diferentes períodos para cada una de las especies estudiadas (tabla III.D1) y comparamos con los habitat más utilizados, podemos observar como en Otoño-Invierno, el período del celo, los grupos son de mayor tamaño y se localizan en zonas más abiertas que durante la Primavera y verano, lo cual apoya la idea de que los animales tienden a estar en grupos mayores en zonas de menor densidad de vegetación que en zonas de bosque (Jarman, 1974; Alados, 1985b).

C.- Influencia de la orientación de la ladera

En la Cabra montés no parece existir una tendencia clara a ocupar unas laderas u otras en Otoño-Invierno (tabla IV.A29 y figura IV.A23), las orientaciones más frecuentadas son la Suroeste (18%), Oeste (17%) y Sur (15%), sin embargo en Primavera-Verano (tabla IV.A30 y figura IV.A24) parece buscar con cierta tendencia la cara Oeste de las laderas (52%) mientras que existe un rechazo a ocupar las laderas del Sureste (0,91%).

Los machos de Cabra montés en Otoño-Invierno (tabla IV.A29 y figura IV.A23) muestran tendencia a situarse en las laderas Suroeste (20%) y según el siguiente orden se sitúan en las laderas Sur (16%), oeste (13%), este (12%), Noreste y Norte (11%) mientras que en Primavera-Verano (tabla IV.A30 y figura IV.A24) se sitúan preferentemente en las caras Oeste (35%), este (21%) y Noreste (18%) y evitan en especial las laderas que dan el Suroeste.

Las hembras de Cabra montés en Otoño-Invierno (tabla IV.A29 y figura IV.A23) tienden a situarse de forma más marcada en las

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

caras Suroeste (21%) al igual que sucedía con los machos y luego le siguen por este orden las observaciones de hembras en laderas Oeste (19%), Sur (13%), Noreste (12%) y este (11%). En Primavera-Verano (tabla IV.A30 y figura IV.A24) las hembras ocupan las laderas Oeste en un más alto porcentaje que los machos, en un 58%, y evitan entonces las laderas Sureste, Noroeste y Norte. Los jóvenes, de forma diferente al resto de las clases estudiadas ocupan en Otoño-Invierno (tabla IV.A29 y figura IV.A23) las laderas Oeste de forma preferente (20%) seguido por las caras Sur (19%), Noreste (15%) y Este (14%). Sin embargo en Primavera-Verano (tabla IV.A30 y figura IV.A24) siguen la tónica general del conjunto de la especie ocupando preferentemente laderas orientadas al Oeste (55%). Ningún individuo de esta clase fue observada en las laderas Sureste.

El índice de solapamiento en Otoño-Invierno (tabla IV.A31) es muy elevado entre machos y hembras (0,922) aunque los jóvenes también aparecen muy solapados tanto con la clase de hembras (0,807) como con la de machos (0,829). En Primavera-verano, los solapamientos son mucho menores y sólo alcanzan un valor muy importante entre jóvenes y hembras (0,893), así pues, machos y hembras seleccionan en este período, laderas de forma muy independiente con un índice tan bajo como 0,208. Las hembras son las que mantienen de forma más constante su permanencia en laderas con la misma orientación a lo largo del año (tabla IV.A33), mientras que los machos seleccionan zonas más diferentes.

Separando las observaciones de mañana y tarde (tabla IV.A34 y figura IV.A25) aparece una tendencia de las monteses a buscar las laderas orientadas al sol, en especial por la tarde en Otoño-Invierno; mientras que en Primavera-verano, aunque es similar el comportamiento por la tarde, durante la mañana evitan las laderas con sol.

La población de Gamo en conjunto posee un comportamiento disperso, y similar al de la Cabra montés en cuanto a la selección de la

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

orientación de ladera. En Otoño-Invierno (tabla IV.A35 y figura IV.A26) son el Suroeste (23%) y Este (20%) las orientaciones más utilizadas mientras que existe un rechazo especialmente acusado hacia las laderas orientadas al Noroeste y al Sureste. En Primavera-Verano (tabla IV.A36 y figura IV.A27), la orientación claramente preferida es la Oeste (41%) al igual que sucedía en la Cabra montés, después le siguen las orientaciones Suroeste (19%) y Sur (17%). Es de destacar la ausencia de observaciones de individuos de esta especie en caras orientadas al Noreste y la baja localización de individuos en la cara Sureste; esto último también fue observado en la población de Cabra montés.

Los machos de Gamo son los que se comportan frente a esta característica del habitat de una forma más diferente que el resto de las clases estudiadas. Los machos en Otoño-Invierno (tabla IV.A35 y figura IV.A26) se localizan preferentemente en las laderas Este (28%) y Suroeste (24%), mientras que en Primavera-Verano (tabla IV.A36 y figura IV.A27) se sitúan al Oeste (44%) pero también al este (19%), existiendo en el segundo período un rechazo hacia las laderas Sureste pero especialmente hacia las orientadas al Noreste.

Las hembras de Gamo prefieren, de forma similar a los machos, las laderas Suroeste en Otoño-Invierno (tabla IV.A35 y figura IV.A26) y en segundo término se localizan en el Sur (20%) y Este (16%). En Primavera-Verano (tabla IV.A36 y figura IV.A27) son las hembras la única clase que selecciona preferentemente las laderas Suroeste (37%) aunque de una forma importante, se encuentran grupos situados al Oeste (32%) de forma parecida al resto de las clases. Los jóvenes durante el período de celo prefieren el Suroeste (20%) y en segundo término y de forma equiprobable se localizan al Sur (14%), oeste (14%) y noreste (14%). En Primavera-Verano existen pocos datos.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

El índice de solapamiento en Otoño-Invierno (tabla IV.A31) es similar y de un nivel próximo a 0,5 entre las tres clases estudiadas, el más elevado sucede entre machos y hembras. En Primavera-verano, las dos clases de sexos ocupan laderas muy diferentemente orientadas con un índice de 0,180. Al igual que entre las clases de sexo de la Cabra montés, son las hembras las que permanecen en laderas de orientación más similar a lo largo del año (tabla IV.A32).

Respecto a la incidencia del sol (tabla IV.A34 y figura IV.A25), el comportamiento del Gamo es similar también a la Cabra montés en Otoño-Invierno, buscando las laderas al sol tanto por la mañana como por la tarde, en cambio en Primavera-Verano busca también las laderas expuestas al sol pero durante todo el día.

En el caso del Ciervo en Otoño-Invierno (tabla IV.A37 y figura IV.A28) prefiere la orientación al Noreste (37%) y al Oeste (21%) y existe una tendencia a evitar las laderas este. En Primavera-Verano (tabla IV.A38 y figura IV.A29) el comportamiento es similar, tal y como muestra el índice de solapamiento, el cual es el más alto de todas los casos estudiados (tabla IV.A32) con un valor de 0,970, Así pues, en este segundo período se observan grupos sobretodo en laderas Noreste (36%) y Oeste (34%).

Los machos de Ciervo aunque con escasos datos que impiden obtener resultados totalmente fiables, tienden a situarse en Otoño-Invierno (tabla IV.A37 y figura IV.A28) en laderas Noreste (73%). Igualmente las hembras (33%) y jóvenes (40%) se localizan en idéntica posición, Noroeste, durante la época del celo. En las hembras en este primer período existe en segundo término una selección menos clara que en los jóvenes: la clase de edad más joven prefiere en segundo lugar laderas opuestas, Norte (16%) y Sur (16 %), mientras que las hembras se localizan en el Norte (13%), Sur (12%), Suroeste (13%) y Oeste (13%). en primavera-Verano (tabla

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

IV.A38 y figura IV.A29), el conjunto de la población se establece al Noroeste (36%) y Oeste (34%). Según la exposición al sol (tabla IV.A34 y figura IV.A25), el comportamiento tiende a ser inverso para toda la población entre Otoño-Invierno y Primavera-verano, buscando el sol de la mañana en Otoño-Invierno y el de la tarde en Primavera-verano.

Del Muflón contamos con escasos datos, vista la población en conjunto, existe una tendencia al uso de las laderas Oeste (48%) en Otoño-Invierno (tabla IV.A39 y figura IV.A30) y en segundo término las laderas localizadas al este (21%). No se observaron grupos en las laderas noreste, Sureste y Suroeste. En Primavera-Verano (tabla IV.A40 y figura IV.A31) aunque aparecen en laderas Sur (37%), parte de la población permanece en exposiciones al Oeste (27%). Sigue aquí manteniéndose un rechazo hacia las laderas del Noreste y Sureste, además y de igual forma ningún individuo fué observado en caras noroeste. De forma similar al resto de las especies el solapamiento de la especie (tabla IV.A32) entre períodos es muy elevado (0,808).

La Cabra montés se solapa en el aspecto de selección de la ladera especialmente con el Gamo en ambos períodos (tabla IV.A32) aunque de forma más intensa en Otoño-Invierno (0,950). En ambos períodos el solapamiento de la Cabra es elevado con las otras tres especies, pero es menor con el Ciervo en Otoño-Invierno (0,730) y con el Muflón en Primavera-Verano (0,658). El Gamo se solapa de forma más importante en Otoño-Invierno con la Cabra (0,950) y en Primavera-Verano con el Muflón (0,882). La selección de laderas del Ciervo se solapa de forma más marcada y en ambos períodos con la Cabra montés 0,730 en Otoño-Invierno y 0,718 en Primavera-verano. El Ciervo se comporta de una forma muy diferente (0,453 en Otoño-Invierno y 0,428 en Primavera-verano) al Muflón en ambos períodos y el índice de solapamiento es el mínimo entre ambos de todos los casos estudiados. Por último, el Muflón se solapa en el celo

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

sobre todo con las monteses (0,755) y durante la época de cría con el Gamo (0,882).

La Cabra montés, el Ciervo y el Gamo muestran una tendencia similar a ocupar las áreas expuestas al sol en la mañana en Otoño-Invierno, mientras el Ciervo es la única especie que muestra un comportamiento inverso en las horas de la tarde (tabla IV.A34 y figura IV.A25). En Primavera-Verano, estas tres mismas especies se distribuyen en las laderas expuestas al sol de la tarde. Por la mañana, la única tendencia clara es la de la Cabra montés que prefiere ocupar las laderas en sombra.

Sierra Nevada

Vamos ahora a conocer cual es la situación en Sierra Nevada respecto a la preferencia de habitat de las monteses.

A.- Influencia de la altitud

La población total de Cabra montés se sitúa durante el celo (tablas IV.A41 y IV.A42 y figuras IV.A33 y IV.A34) de forma poco dispersa, preferiblemente se encuentra por encima de los 2.300 m (62% en Nov/Dic-1984 y 96% en Nov/Dic-1985) mientras que en el siguiente período, en el Invierno (1986) (tabla IV.A43 y figura IV.A35) se observa entre 1.700 y 2.000 m. (89%). En la Primavera los individuos continúan dispersos, en el año 1986 (tabla IV.A44 y figura IV.A36) se localizaron preferentemente entre 1.800 y 2.100 m (69%) mientras que en el mismo período pero en el año 1985 los grupos ocuparon altitudes inferiores, concretamente entre 1.600 y 1.900 m. (69%) aunque algunos individuos, especialmente los machos, tal y como veremos, se situaron en cotas superiores a los 2.300 m (18%). En el Verano (1985) (tabla IV.A46 y figura IV.A37) la población ascendió de nuevo y el 82% de los animales fueron observados por encima de los 2.300 m. En todos los casos, a excepción de la estación

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

de la Primavera de 1986 ningún ejemplar fue observado en el espacio altitudinal inferior a los 1.500 m y en excepto en este período se mantuvo de forma acentuada el límite 100 m. por debajo, es decir en los 1.400 m.

Según el índice de solapamiento entre períodos (tabla IV.A47 y figura IV.A38) las preferencias en los dos períodos de celo fueron muy similares en ambos años (0,962) aunque la similaridad es mayor entre cada uno por separado con el período de Verano estudiado, siendo 0,971 el solapamiento con el celo del año 1984 y 0,996 con el celo del 1985. La mayor diferencia en ocupación altitudinal sucede entre los períodos de celo y el del Invierno (1986), para los dos años estudiados. Y es que la caída de las nieves al comienzo del Invierno obliga a los individuos a abandonar las cumbres ocupadas en el celo, haciéndolos variar su posición altitudinal. El paso entre el Invierno y la Primavera (época de partos) las monteses parecen no modificar demasiado las preferencias altitudinales y los valores más altos en el índice de solapamiento para el período de Invierno corresponden con los dos períodos de Primavera estudiados (0,698 para 1986 y 0,720 para 1985). Si la similaridad entre la ocupación entre los períodos de Primavera e Invierno es alta, del mismo orden son los valores registrados según la ocupación altitudinal de la población en las épocas de partos entre sí (0,648). El espacio altitudinal ocupado en Verano es muy similar al Otoño o época del celo tal y como veíamos, y es muy diferente (0,088) al seleccionado en Invierno. Podemos decir que según los índices de solapamiento entre períodos iguales en diferentes años, el comportamiento de la población en conjunto se mantuvo relativamente constante para un mismo período en años diferentes.

Los machos de Cabra montés ocuparon las cotas más elevadas durante el celo, sin embargo este período en el año 1984 (tabla IV.A41 y figura IV.A32) presenta una mayor dispersión de individuos que en el año 1985 (tabla IV.A42 y figura IV.A33), así como en el primer año fue un 59% de machos localizados por encima de los 2.300 m., en 1985 fue

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

de un 96% en la misma altitud; así el caso es que en el año 84 apareció un núcleo importante entre 1.900 y 2.100 m. (25%). En el Invierno (tabla IV.A43 y figura IV.A34), fueron localizados sólo 23 machos y estos se concentraron entre 1.700 y 1.900 m (85%). Durante la época de partos y centrándonos en el período de 1.985 donde existen más datos, algunos grupos fueron observados en las cumbres (33% por encima de los 2300 m.) donde se observan también hembras pero en una menor proporción, pero la mayor parte de las observaciones se produjeron de una forma dispersa entre 1.600 y 2.000 m (57%). En el Verano los machos volvieron a situarse en las áreas más altas, observándose el 86% del total por encima de los 2.300 m.

En las dos épocas de celo (tabla IV.A47) el solapamiento entre machos y hembras es muy alto (0,983 en 1984 y 0,999 en 1985). Ahora bien, considerando el movimiento de los machos a lo largo del año a partir de este período, aunque el solapamiento más importante sucede en las dos épocas del celo entre sí, también se produce un valor elevado en el índice entre cada uno de ellos por separado con el período del Verano. El mínimo solapamiento, o lo que es lo mismo, la mayor variación altitudinal se produce entre el Invierno y el celo (Otoño) para ambos casos estudiados. Dentro del período de Invierno y observado el solapamiento entre clases de edad y sexo comprobamos que los machos permanecen en altitudes similares a las hembras y jóvenes aunque en menor grado que sucedía en el celo. Si lo que comparamos ahora es la distribución altitudinal de los machos en el Invierno con el resto de los períodos, el resultado es un solapamiento máximo, aunque no muy elevado, con los dos períodos de Primavera estudiados (0,329 con el de 1986 y 0,440 con el de 1985) y mínimo en relación con el período de Verano (0,011).

En los períodos de Primavera estudiados los machos permanecen ligados a áreas altitudinales similares a las de las hembras y jóvenes de forma parecida a lo observado durante el período de Invierno.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Si la comparación se realiza para la clase de machos entre períodos, la mayor similitud altitudinal se produce en ambos años con la época de celo de 1984, aunque no suceda así con el celo de 1985 donde sólo lo observado en la Primavera del 86 es similar a este celo. La máxima diferencia entre la Primavera del 86 y el resto de los períodos sucede con la estación de Invierno (0,329), y la Primavera del 85 se solapa menos con la época estival (0,413). En el Verano los machos y las hembras vuelven a preferir zonas más similares en altitud que durante el período anterior y en estas mismas áreas también se observan los jóvenes.

Las hembras y los jóvenes de las monteses ocupan durante el celo (tablas IV.A41 y IV.A42 y figuras IV.A32 y IV.A33) áreas similares a los machos en altitud, esto es, por encima de los 2.300 m., y aparecen menos dispersos durante la época de celo de 1985 donde un 95% de hembras y un 99% de jóvenes fueron observados en las cotas más altas. En el Invierno (tabla IV.A43 y figura IV.A34) el descenso es simultáneo para las tres clases estudiadas, sin embargo jóvenes y hembras se sitúan de forma más dispersa que los machos. Así para estas dos clases, las áreas ocupadas oscilan entre 1.700 y 1.900 m. (86% de las hembras y 70% de los jóvenes) y ambas clases se encuentran a su vez más dispersas que durante el período anterior. Las hembras aparecen en un margen muy amplio durante el período de Primavera del año 1986 (tabla IV.A44 y figura IV.A35) (95% entre 1.500 y 2.100) mientras que en el mismo período para el año 1985 (tabla IV.A45 y figura IV.A36) se situaron entre 1.600 y 1.900 m. (72%), con un núcleo importante localizado por encima de los 2.300 m. (16%). Los jóvenes por otro lado, ocuparon preferentemente altitudes entre 1.600 y 2.100 m. en la Primavera de 1986 (90%). En un margen altitudinal similar a las hembras, aunque menos dispersos, se localizaron los jóvenes en la Primavera de 1985 (79% entre 1.600 y 1.900 con un núcleo del 10% por encima de los 2.300 m.). En la etapa veraniega (tabla IV.A46 y figura IV.A37) las tres clases estudiadas prefieren el mismo margen altitudinal pero las hembras y jóvenes se dispersan más que los machos, situándose por encima

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

de los 2.300 m. un 79% de las hembras y un 75 % de los jóvenes mientras que los machos como veíamos lo hacían hasta en un 86%.

Según los índices de solapamiento, hembras y jóvenes se encuentran en cotas altitudinales muy similares durante todo el año (tabla IV.A47 y figura IV.A38) aunque de forma más marcada en las épocas de celo (0,986 en 1984 y 0,999 en 1985) y de Verano (0,999). Los dos períodos de celo estudiados presentan una distribución altitudinal muy similar tanto para las hembras como para los jóvenes con índices de solapamiento muy elevados. En la época de celo la ocupación altitudinal de las hembras y jóvenes se solapa de forma, más marcada con la situación observada en el verano. Las mayores diferencias en ocupación altitudinal en el celo coinciden con el Invierno en ambos años por separado. El comportamiento en selección altitudinal de cada una de las clases de hembras y de jóvenes en el Invierno es más similar a la selección observada durante la época de partos y la mayor diferencia en preferencia, tal y como indicábamos coincide con la distribución en altitud en la época de celo.

La ocupación altitudinal de hembras y jóvenes en la época de partos es similar al Invierno y analizando por separado las diferencias en mayor grado y por separado, la época de cria de 1986 se solapa a un menor nivel con el celo del 85 y la época de cria de 1985 lo hace con la época de celo del 84. La selección de altitud en el Verano por parte de hembras y jóvenes presenta una similitud máxima con las épocas de celo estudiadas y es mínima con el período de Invierno.

B.- Influencia del habitat

Las monteses seleccionan muy estrechamente el tipo de vegetación a lo largo de todo el año. Durante la época de celo de 1984 (tabla IV.A48 y figura IV.A38). Los grupos se centraron en áreas de Piornal (71%) y de pino silvestre de alta densidad (29%). Al siguiente año (tabla

IV.A49 y figura IV.A39) en el mismo período, la población, aunque dentro del mismo tipo de vegetación, Piornal, se centró en las zonas rocosas de estas áreas, así el 96% de los ejemplares fueron observados en Roca Piornal. Después del celo de 1985, durante el período Enero-Marzo de 1986 (tabla IV.A50 y figura IV.A40), los individuos se mantuvieron en la misma zona que en el celo, y es así que se observa un 85% de animales en Roca-Piorno. Durante la época de partos de 1986 (tabla IV.A51 y figura IV.A41), el grueso de la población continuó establecido en los roquedos del Piornal (70%) aunque se empezó a observar parte de la población en zonas de Matorral (6%). En el mismo período el año anterior (tabla IV.A52 y figura IV.A42) el conjunto de la población estaba más dispersa, apreciándose individuos con preferencia por Roca-Matorral (40%), Piornal (24%) y Lastonar (18%). Finalmente durante el período estival estudiado (Jul./Sep.-1985) (tabla IV.A53 y figura IV.A43) los individuos permanecieron en el Piornal sin rocas (75%), Lastonar (12%) y Pinar de alta densidad (11%).

El índice de solapamiento del conjunto total de la población (tabla IV.A54) a diferencia de lo que sucedía con la altitud, no es máximo entre los mismos períodos de distintos años. En el caso de las épocas de celo, sólo se solapan a un nivel de 0,028, esto es debido principalmente a un mayor uso de zonas de Roca en el año 85 frente al 84. Para el período Nov./Dic.-84 el valor máximo de solapamiento corresponde con el Verano del 85 (0,518), mientras que es mínimo con el período de Invierno (0,026). El período Nov./Dic.-85 posee un índice de solapamiento máximo con el período que le sigue, éste es Ene./Marzo-86 (0,996) y es mínimo con el período de cría (Abr/Jun) del año 85 (0,014) aunque el valor con la estación de cría en 1986 es muy elevado (0,980). El período Ene./Mar.-86 alcanza unos valores máximos de solapamiento entre el período precedente Nov./Dic.-85 (0,996) y el que le sigue en el tiempo (Abr./Jun.-86) (0,991) y los valores mínimos aparecen con Nov./Dic.-84 y el período de Verano Jul.-Sep.-85 (0,088). El período de partos Abr./Jun.-86 se solapa de forma más alta con el período que le precede en el tiempo, Ene./Mzo.-86. Sin embar-

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

go, este índice entre los dos períodos de partos de distintos años es muy bajo (0,127), esto es debido a un incremento de utilización de los espacios de Roca en el 86 y además de un cambio del Matorral por zonas de Piornal. El también período de partos Abr./Jun.-85 alcanza índices de solapamiento relativamente bajos, el valor máximo (0,546) aparece con el período que le sigue en el tiempo que sería Jul./Sep.-85 y es mínimo con la época de celo del mismo año. En general parece existir una similitud en la selección de habitat en períodos contiguos y esta selección es independiente cada año, apareciendo en el segundo año de estudio un incremento en el uso de zonas de Roca.

Los machos de Cabra montés de Sierra Nevada en el celo de 1984 (tabla III.A48 y figura IV.A38) localizaron en zonas de Piornal (71%) y Pinar de alta densidad (29%) y en el mismo período en 1985 (tabla IV.A49 y figura IV.A39) se observaron especialmente en Roca-Piorno (94%) y sólo un 4% en Piornal. Los resultados fueron similares en el Invierno de 1986 (tabla IV.A50 y figura IV.A40). En la época, también de partos pero de 1985, los machos se establecieron de forma más dispersa, ocupando preferentemente zonas del Piornal (36%) y Pinar de alta densidad (25%). El período que menos dispersión presenta para esta clase de sexo es el período de Verano (tabla IV.A53 y figura IV.A43) donde el 100% de los individuos se observaron en zona de Piornal. En general se observa que para todas las estaciones anuales estudiadas existe un uso preferente de las zonas del Piornal.

Los machos observados durante el celo (Nov./Dic.) del 85 se solapan en la selección del habitat de forma muy alta con las hembras y jóvenes de su mismo período con un valor próximo a 1. Entre períodos, los machos en esta época de celo se solapan en mayor medida con el siguiente período, Ene./Mzo.-86 con un valor de 0,997. Los valores mínimos son observados entre este período y el de partos del 85 (0,037) y el celo del 84 (0,045). Machos, hembras y jóvenes se solapan de forma importante

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

durante el período de Invierno, y este período respecto al resto de los períodos para los machos se solapa de forma más alta con la época de celo anterior (Nov./Dic.-85) con un valor de 0,997; el valor mínimo coincide con el período cálido del Verano (0,001). La época de partos de 1985 no nos es posible compararla con la del 86 debido a la escasez de datos de este último. Así pues, refiriéndonos exclusivamente a la Primavera del 85 observamos valores muy altos de solapamiento entre machos, hembras y jóvenes en este período. El valor más alto con respecto al resto de los períodos aparece con la época de celo del 84 (0,024). La selección de habitat durante el Verano del 85 por parte de los machos es muy similar al de las hembras del mismo período. Entre períodos corresponde el máximo valor al celo del 84 (0,926) y el valor mínimo, casi 0 corresponde al Invierno del 86.

Las hembras y los jóvenes tienen un comportamiento referente al tipo de vegetación que ocupan muy similar durante todo el año. Ambas clases durante el celo permanecieron estrechamente unidas al mismo habitat que los machos. En 1984 (tabla IV.A48 y figura IV.A38) ocupan tanto el Piornal (65% en hembras y 77% en jóvenes) como el Pinar de alta densidad (34% en hembras y 22% en jóvenes) mientras en el mismo período en 1985 (tabla IV.A49) se localizaron en Roca Piorno (95% en hembras y 94% en jóvenes) y levemente en Piornal (3% en hembras y 5% en jóvenes). A comienzos del año, en el Invierno de 1986 (tabla IV.A50 y figura IV.A40) continuaron ambas clases unidas al habitat de los machos y en las mismas zonas a su vez del celo del año anterior, esto es, en Roca Piorno (82% para hembras y 81% para jóvenes) pero también, con una preferencia positiva y a diferencia de los machos se observaron algunos individuos en Roca-Matorral (16% en hembras y 6% en jóvenes). Durante la época de partos (Abril/Junio-1986) (tabla IV.A51 y figura IV.A41) el número de ejemplares de estas clases en Roca-Piorno disminuye aunque sigue manteniéndose aquí el grueso de la población (48% en hembras y 61% en jóvenes). Como veíamos los machos en este período ya habían cam-

biado su preferencia y ahora se localizaban en el Matorral, pues bien, las hembras y los jóvenes también incrementan su presencia en este Matorral (15 % para hembras y 12% para jóvenes) pero además lo hacen a su vez en zonas de Roca-Matorral (14% en hembras y 5% en jóvenes). La presencia en zonas de rocas es más elevada que en los machos, y también aparece una preferencia positiva hacia Pinar de alta densidad (7% en hembras y 9% en jóvenes) y por primera vez en el Lastonar (12% hembras y 9% en jóvenes). En el mismo período del año anterior (tabla IV.A52 y figura IV.A42) la selección prioritaria se observó en Roca-Matorral (43% en hembras y 47% en jóvenes) y le sigue en importancia el Piornal (23% hembras y 18% jóvenes) y el Lastonar (19% hembras y 22% jóvenes). En el período estival (tabla IV.A53) el comportamiento de hembras y jóvenes continuó diferente al de los machos y aunque los grupos al igual que en los machos se localizan preferentemente en el Piornal (63% en hembras y 59% en jóvenes) también aparecieron grupos en Lastonar (18% hembras y 20% jóvenes) y Pinar de alta densidad (17% hembras y 19% jóvenes).

El índice de solapamiento (tabla IV.A54) es muy alto en la época de celo del 84 por parte de las hembras, con los machos (0,994) y jóvenes (0,978) en el mismo período; y entre períodos, para las hembras y jóvenes el celo se solapa más con el período estival (0,926 en hembras y 0,938 en jóvenes). El valor mínimo de solapamiento coincide con el Invierno del 85 también para las hembras (0,010) y jóvenes (0,034). El valor del índice de solapamiento de la época de celo del 85 es máximo y casi 1 entre hembras y machos y hembras y jóvenes. Las hembras tanto como los jóvenes se comportan de forma más parecida al período de Invierno (0,994 para las hembras y 0,992 para las jóvenes) y de forma más diferente a la época de partos del 85 (0,016 para hembras y 0,019 para los jóvenes); sin embargo, hay que destacar el alto valor del índice de solapamiento para la también época de parto del 86 (0,889 para hembras y 0,950 para jóvenes).

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

En el Invierno de 1986 las hembras, machos y jóvenes siguieron teniendo entre sí un comportamiento muy similar, con valores en el índice de solapamiento muy elevados. Para las hembras el comportamiento más similar se produce en el período previo del celo (0,994) y posterior de partos (0,926), y los jóvenes comparten este mismo modelo con un valor de 0,992 para el celo y 0,973 para la época de partos. El mínimo valor se observa con el período estival para la hembras (0,037) y para el caso de los jóvenes debemos considerar la insuficiencia de datos en el Verano; produciéndose entonces un mínimo solapamiento con el celo del 84 (0,028).

En la época de partos de 1986 hembras y jóvenes siguen compartiendo el mismo habitat con un valor entre ellos de 0,997 del índice de Pianka. Las hembras seleccionan unas zonas de vegetación más similares al Invierno del 86 con un valor de 0,926 y lo mismo se observa para los jóvenes con un valor de 0,973. Para las hembras la mayor diferencia se produce con la época de celo del 84 (0,099) y de forma parecida con el Verano del 85 (0,132).

La clase de los jóvenes no ha podido ser analizada para el período de Verano por el bajo número de observaciones, sin embargo los valores para el celo del 84 (0,051) son similares al caso de las hembras. La época de partos de 1985 (Abr./Jun.) presenta unos altos índices de solapamiento entre machos, hembras y jóvenes pero especialmente entre hembras y crías como era de esperar (0,987). El máximo índice de solapamiento coincide entre hembras de este período y del Verano 1985 (Jul./Sep.) (0,534) y el máximo para jóvenes coincide con la época de celo de 1984 aunque a un nivel muy bajo (0,370), una vez más hay que destacar que los datos del Verano no fueron analizados por ser escasos. Los valores mínimos para hembras y jóvenes aparecen con la época de celo de 1985. (0,016 para hembras y 0,019 para jóvenes). En el Verano el solapamiento entre machos y hembras es muy alto (0,925). Las hembras se solapan en

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

mayor grado con el celo de 1984 (0,938) y la máxima diferencia se obtiene con el período de Invierno de 1985 (0,034). Los jóvenes en este período se observaron en bajo número.

C.- Influencia de la orientación de la ladera

La orientación de ladera seleccionada por las monteses en el celo en ambos períodos difiere de forma considerable. Mientras en 1984 (tabla IV.A55 y figura IV.A44) prevalecen en la selección las caras Sureste (34%) y Oeste (26%) y no fue observado ningún ejemplar en el noroeste, en 1985 (tabla IV.A56 y figura IV.A45) se sitúan preferentemente en las laderas Sur (40%) y Noroeste (35%). En el Invierno (tabla IV.A57) la selección de la población es claramente Sur (41%) aunque también aparecen individuos de forma destacada en las laderas Noreste (23%) y Oeste (19%). En la época de partos (tabla IV.A58 y IV.A59 y figuras IV.A47 y IV.A48), en Primavera, la selección de ladera es Noreste claramente en los dos años estudiados, (47% en 1986 y 83% en 1985) y durante el período veraniego (tabla IV.A60), la preferencia sigue siendo manifiesta por la orientación noreste (62%).

El máximo solapamiento de la ocupación de orientación de ladera por parte de la población total de monteses entre períodos (tabla IV.A61) se produce entre el Verano y el período de Primavera. El comportamiento de las monteses en la selección de ladera en los dos años estudiados durante la época de celo es diferente y así lo demuestra el bajo índice de solapamiento entre ambas (0,453). Sin embargo tratando cada una por separado el máximo índice de solapamiento se produce en ambos casos con el período de Invierno (0,607 en 1984 y 0,668 en 1985) y el mínimo con el Verano para el celo de 1984 (0,074) y con Primavera para el celo del 85 (0,049). El solapamiento según la disposición en las distintas laderas durante el período de Invierno es máximo con la época de partos de 1986 (0,699) y es mínimo para los períodos de la Primavera de 1985

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

(0,507) y Verano del 86 (0,530). El índice de Pianka para cada período de Primavera es muy alto entre ellos mismos (0,905), y ambos, por separado se solapan a un nivel más alto con el período de Verano (0,878 en 1986 y 0,942 en 1985) mientras que es mínimo con las épocas de celo (0,049 entre celo del 85 y Primavera del 85 y 0,226 entre el celo del 85 y Primavera del 86). El período de Verano se solapa al máximo nivel con los períodos de Primavera (0,942 en 1985 y 0,878 en 1986) y al mínimo con los períodos de Otoño (0,074 en 1984 y 0,130 en 1985). En general, parece existir una tendencia a situarse en laderas de igual orientación en los períodos fríos de Otoño-Invierno por un lado y por otro lado existe una similitud en la selección en las laderas de Primavera y Verano como períodos más cálidos.

Los grupos de machos ocupan en la época de celo de 1984 (tabla IV.A55 y figuras IV.A44) las laderas Sureste (39%) y Oeste (30%) y nada las Noroeste y Noreste, sin embargo en el mismo período un año más tarde (tabla IV.A56 y figura IV.A45), los registros indicaron una mayor preferencia por laderas orientadas hacia el Noroeste (40%) y Sur (35%). El valor del índice de solapamiento para machos entre estos dos períodos (tabla IV.A61)) es bajo, lo que significa que el comportamiento de estas poblaciones cambió en el tiempo.

En el Invierno (tabla IV.A57 y figura IV.A46) los machos prefieren las laderas Sur en un 65 % y Oeste en un 20%. En la época de partos (tablas IV.A58 y IV.A59 y figuras IV.A47 y IV.A48), en Primavera, la preferencia en ambos años estudiados es claramente hacia laderas Noreste (57% en 1986 y 53% en 1985) y finalmente el período de verano (tabla IV.A60 y figura IV.A49), y de forma contraria a hembras jóvenes, los machos se localizaron en pendientes orientadas hacia el Sureste preferentemente (65 %).

El índice de solapamiento (tabla IV.A61) con el comportamiento observado en la selección de ladera de machos y hembras a lo

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

largo del año es de valores altos en general y es máximo en la época de celo de 1985 (0,945) y mínimo en el celo de 1984 (0,792). El valor del índice de solapamiento (tabla IV,A61) para machos entre los dos períodos de celo es bajo (0,453), lo que significa que el comportamiento de estas poblaciones cambió entre años consecutivos.

El comportamiento de los machos durante la época de celo de 1984 se solapa a nivel bajo con el resto de lo estudiado y es mínimo con lo observado en el verano. Por su parte, la selección demostrada por la orientación de las laderas en el celo de 1985 es más similar a lo observado en el período de Invierno y los valores inferiores del índice de solapamiento coinciden con el comportamiento de Primavera y Verano con valores similares entre sí.

El comportamiento observado en los machos durante el período de Invierno es más similar al encontrado en el celo de 1985 con un índice de 0,680, sin embargo no ocurre lo mismo con el celo de 1984. El mínimo valor coincide con el comportamiento mostrado en Verano (0,283). Entre las épocas de cría estudiadas, la de 1985 presenta mayor número de datos, el máximo solapamiento de esta época se produce a un nivel muy bajo, de 0,332, con el período de Invierno y el mínimo solapamiento aparece con las épocas de celo especialmente la del año 1984 (0,212). El comportamiento de selección de la ladera en el Verano es también diferente al resto de lo observado en los otros períodos, existiendo con todos ellos un valor muy bajo de solapamiento, siendo máximo con la época de celo del 85 a un nivel de 0,292, y mínimo con lo observado en el celo de 1984 (0,082).

En el caso de las hembras en la época de celo de 1984 (tabla IV.A55 y figura IV.A44) se observa una preferencia de laderas inclinadas hacia el Sureste (30%), Sur (25 %) y Oeste (23%) y no se observan ningún individuo en el caso de pendientes hacia el noroeste, sin embargo en el

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

caso del celo de 1985 (tabla IV.A56 y figura IV.A45), y de forma más similar a los machos las orientaciones que prefieren son la Sur (48%), la Noroeste (28%) y Sureste (12%). Los jóvenes, se sitúan de forma más dispersa que las hembras en las laderas durante el celo de 1984 pero no en el mismo período del año siguiente. Los jóvenes en 1984 (tabla IV.A55 y figura IV.A44) ocupan preferentemente las laderas Sureste (36%), Oeste (25%) y en un nivel parecido, las este (13%), Sur (12%) y Suroeste (12%). Mientras que en el celo de 1985 (tabla IV.A56 y figura IV.A45) los jóvenes se localizaron sobre todo en laderas Sur (63%), Sureste (15%) y Oeste (12%), siendo en esta clase, el único caso en que coincide que ningún individuo fue observado en laderas Noroeste en ambos años.

En Invierno (tabla IV.A57 y figura IV.A46) tanto hembras como jóvenes se localizan en laderas Sur (36% hembras y 37% jóvenes), Noroeste (27% hembras y 26% jóvenes) y Oeste (21% hembras y 18% jóvenes). En la época de partos el comportamiento de selección de ladera es muy similar entre hembras y jóvenes, especialmente en el año 1985 donde el índice de solapamiento (tabla IV.A61) entre estas clases es de casi 1. Así pues, en la Primavera de 1985 (tabla IV.A59 y figura IV.A48) las hembras y los jóvenes se localizan en las laderas noreste (86 % hembras y 86% jóvenes) y en 1986 (tabla IV.A58 y figura IV.A47) aunque de forma más dispersa se observaron preferentemente también en laderas Noreste (48% hembras y 45% jóvenes), y además en Oeste (23% hembras y 21% jóvenes) y Este (13% hembras y 21% jóvenes). En el Verano (tabla IV.A60 y figura IV.A49) aunque el número de datos es bajo, la preferencia por la orientación Noreste sigue patente en ambas clases (73% hembras y 75% en jóvenes).

El índice de solapamiento (tabla IV.A61) para jóvenes entre las dos épocas del celo es nulo, lo cual demuestra un cambio radical de comportamiento de un año para otro en un mismo período. En el Invierno jóvenes y hembras se comportaron de forma más similar que en ningún

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

otro período, de hecho el índice de solapamiento es muy alto entre ambos (0,997). El solapamiento para las hembras entre épocas de celo es relativamente bajo (0,632) aunque mayor que para las jóvenes. El máximo solapamiento de la época de celo de 1984 para hembras ocurre con el período de Invierno (0,701) y lo mismo sucede con el celo de 1985 (0,682). Sin embargo para los jóvenes la época de celo de 1984 se solapa a un máximo nivel con el de Primavera de 1986 (0,858) y es nulo con el celo de 1985. Los valores más bajos para hembras coinciden en ambas épocas de celo por separado con los períodos de Primavera del 85 (0,074 y 0,033 para el celo del 84 y 85 y respectivamente) y Verano (0,074). Para el caso de los jóvenes el valor mínimo se produce igual que en las hembras en el caso del año 85 con la Primavera del 85 (0,045) y el verano (0,075) pero en el celo del 84 el valor mínimo coincide con el Invierno (0,301). Para el caso de las hembras durante el período de Invierno el máximo solapamiento se produce con el período de Primavera del 86 (0,777) y el menor con la Primavera del 85 a un nivel de 0,577. Para el caso de los jóvenes obtienen resultados contradictorios: el máximo solapamiento con el período de Invierno se produce con la época de celo de 1985 (0,813) y el mínimo con el celo del 84 (0,301). El comportamiento en Primavera entre las hembras y los jóvenes es más similar para ambos años y obtienen el máximo valor de solapamiento entre ambos períodos (0,898 entre hembras y 0,865 entre jóvenes) y el valor mínimo coincide con el celo del 85 (0,033 para hembras en 1985 y 0,220 en 1986; y 0,045 para jóvenes en 1985 y 0,225 en 1986). Para el período de Verano no se obtuvieron suficientes observaciones.

La elección de la ladera parece estar en relación con la intensidad del sol (tabla IV.A62 y figura IV.A50) en las diferentes estaciones del año. Las distintas clases de edad y sexo se comportan de forma paralela como podemos observar. En el Otoño, los individuos eligen las zonas con sol por la mañana, mientras que por la tarde aunque machos y jóvenes claramente se sitúan en zonas de sol, aparecen resultados contradictorios en el caso de las hembras. En el Invierno, los machos seleccionan las zonas con

sol tanto en la mañana como en la tarde mientras hembras y jóvenes lo hacen sólo por la tarde. En Primavera claramente ocupan sólo laderas expuestas al sol durante la mañana y por la tarde evitan el calor del astro. En el verano, el número de datos es escaso, especialmente en la tarde, sin embargo, excepto para los machos que se sitúan al sol durante todo el día, parece haber un comportamiento similar a la Primavera en el resto.

Discusión

Las especies que viven en ambientes con cambios estacionales, frecuentemente se dispersan o emigran con el fin de evitar períodos desfavorables de tiempo o intentar pasarlos en zonas más favorables. Esto ha sido demostrado en numerosos estudios de ungulados de montaña, los cuales cambian su distribución geográfica anualmente (Simons, 1961; Blood, 1963).

La Cabra montés muestra un movimiento altitudinal cíclico que se repite estacionalmente. Este ciclo parece tener gran similitud en ambas Sierras estudiadas. Según se desprende de lo observado durante dos años consecutivos en Sierra Nevada, la población de monteses muestra una constancia estacional en este tipo de movimientos, marcados por los cambios climáticos que se ven produciendo a lo largo del año. Así pues, la llegada del Otoño da paso al celo, período biológico que se ajusta en el tiempo según Nievergelt (1981) a una suficiente acumulación proteínica en los individuos. En esta estación, los pastos de las cumbres son los únicos que todavía pueden mantener una cierta actividad vegetativa antes del letargo invernal. El estío ha secado los pastos de cotas inferiores y más arriba el Verano ha comenzado a actuar más recientemente debido a las temperaturas más bajas que allí se registran. La nieve, por otro lado no ha hecho su aparición, y los pastos se muestran todavía al descubierto. Es por

todo ello razonable la posición altitudinal de las monteses, tanto machos como hembras y crías, en las zonas más elevadas del área de estudio. Estos movimientos se evidencian más claramente en Sierra Nevada, donde el margen altitudinal en el área de estudio es más amplio y las diferencias más notables, pero también se observa una tendencia similar en las Sierras de Cazorla y Segura. Además, en ambas montañas esta actividad biológica (el celo) se desarrolla coincidiendo con el Piso Oromediterráneo correspondiente a cada sierra (ver capítulo II).

La llegada del Invierno determina la afluencia de los frentes de nubes Atlánticos y el rigor climático de las zonas más altas manifestado en un descenso de las temperaturas, por debajo de los 0 °C. (ver capítulo II), hace que las precipitaciones caídas lo hagan en forma de nieve. Este manto que cubre el suelo impide o al menos dificulta el acceso a la vegetación y provoca un mayor descenso en la temperatura ambiental, que coincidente más o menos con el final del celo hace que los individuos busquen cobijo y alimento en cotas más bajas. El paso altitudinal de Otoño a Invierno de esta especie es el más brusco que se produce en el año, tal y como delata el índice de solapamiento entre períodos en Sierra Nevada. Machos y hembras comienzan una progresiva segregación que se hará más definitiva en la época de partos. Además en este período frío se aprecia en Sierra Nevada una mayor amplitud en el rango altitudinal ocupado por las hembras y jóvenes que durante el período precedente lo que implica un mayor movimiento, tal vez intentando buscar puntos dispersos de alimentos.

La Primavera, estación en la cual se aprecia una suavización climática, se produce una segregación definitiva de machos y hembras que ocupan áreas altitudinales diferentes. También se puede observar un progresivo aumento en la diversificación del uso del rango altitudinal por parte de las tres clases de edad y sexo estudiadas. En ambas Sierras se contempla una ocupación de zonas más elevadas por parte de los machos que

de hembras y jóvenes. Las causas de los movimientos altitudinales de los sexos, no han sido analizadas aunque actualmente Cuartas en las Sierras de Cazorla y Segura está realizando un trabajo sobre el comportamiento alimentario de las monteses que puede ayudar a descubrir alguna de estas razones. Otros autores han apuntado ciertas hipótesis de tipo alimentario para otros caprínidos, así Hebert (1973) destaca las posibles ventajas nutricionales de este comportamiento según se observa en la oveja de las montañas rocosas en su migración altitudinal. Por otra parte, han sido señalados los forrajes alpinos como más altamente digestibles que aquellos que crecen en elevaciones más bajas (Jonhson et al., 1986; Klein, 1970).

La época de partos que comienza a principios de Mayo (ver capítulo III.B) es determinante de una elevada similitud en el uso altitudinal de hembras y crías, sin embargo nuestros datos muestran un más bajo nivel de solapamiento de estas clases que en el período de celo, posiblemente debido a la separación de los jóvenes del año anterior de sus madres (Alados, 1985b). En ambas Sierras se observa una coincidencia en el uso en este período del Piso Supramediterráneo (ver capítulo II) por parte de hembras y jóvenes. Esto, confiere a cada uno de los períodos peculiaridades comunes al medio en las dos Sierras. La generosidad alimentaria de la Primavera se ve apagada progresivamente por la llegada del Verano. El ascenso hacia las cumbres en esta época, reuniéndose de nuevo en la misma altitud las tres clases de edad, puede estar relacionado con la "dirección" gradual en altitud que toma la actividad vegetativa en Primavera. Así mientras los prados de las zonas inferiores se van secando los Pisos superiores alcanzan un estado vegetativo más favorable.

Las poblaciones de Ibex estudiadas por Nievergelt (1966) en los Alpes y Wiersema (1983) en el Parque Nacional de Vanois, y de Cabra montés en Gredos por Gonzalez (1982) presentan movimientos altitudinales similares a los observados por nosotros a excepción de la época de celo, la cual mientras en nuestro caso sucede en las cotas más altas, los

autores anteriormente citados observaron esta actividad en zonas más bajas dentro del rango altitudinal estudiado. Esto podría estar relacionado con la localización del alimento durante el período de celo en nuestras áreas de estudio. Geist y Petocz (1977) por ejemplo, han explicado la utilización en medio del Invierno de una más alta elevación en base a disponibilidad de alimento en habitats escarpados.

A lo largo de todo el año, la Cabra montés ocupa los espacios altitudinales más elevados en ambas sierras estudiadas y no se observa ningún ejemplar en las cotas más bajas de ambas.

Nuestro estudio, en lo referente a los otros ungulados bajo estudio en las Sierras de Cazorla y Segura, muestra a excepción del Ciervo un descenso altitudinal después del período Otoño-Invierno, tal y como es observado para las monteses.

El Gamo se sitúa en un margen altitudinal intermedio en las Sierras de Cazorla y Segura y su solapamiento con la Cabra montés es muy alto, en especial en Primavera-Verano cuando ocurre la segregación de los sexos. Aunque los machos ocupan zonas más altas que las hembras, esta separación altitudinal de las dos clases de sexo se produce en un nivel relativamente bajo en esta especie y en menor grado que la Cabra montés. El Ciervo se sitúa en las laderas inferiores de las Sierras de Cazorla y Segura. Observaciones similares han sido aportadas por Clutton-Brock et al. (1982) en una población en la isla de Rhum, donde los individuos se mantuvieron en las zonas más inferiores de la isla, con movimientos estacionales provocados por la densidad y actividad de la población existente de tábanos en diferentes altitudes. Nuestras observaciones muestran una escasa oscilación altitudinal entre los dos períodos de estudio. Sin embargo otros autores como Darling (1937) y Jackes (1973) observaron machos de Ciervo en zonas más bajas durante el Invierno que durante el período cálido y han sugerido que la causa puede ser una búsqueda de cobijo para

un mejor acondicionamiento térmico. Osborne (1984), sin embargo obtiene resultados inversos para una población en Ardtornish (Escocia) y las razones posibles que argumenta son la respuesta de la población a la distribución de las comunidades vegetales, más abundantes en altas elevaciones. Aunque sin embargo, también destaca como posible el que el número de individuos en las zonas más bajas pueda haber sido subestimado debido a la mayor densidad de vegetación.

El Ciervo es la especie que menos solapamiento presenta con las monteses en ambos períodos. Con el Gamo presenta un solapamiento algo mayor pero también en un valor similar. Se da el caso que el Ciervo y la Cabra montés son los dos únicos ungulados autóctonos estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura (ver capítulo III). El Muflón ocupa un rango altitudinal intermedio en las Sierras de Cazorla y Segura, de hecho el máximo nivel de solapamiento en este aspecto se produce con el Gamo, especie que como veíamos se situaba en un rango similar. El Muflón tiende en cualquier caso, a ocupar posiciones más altas que el Ciervo y el solapamiento es más alto con la Cabra montés que con el Ciervo. Sin embargo el solapamiento entre Muflón y monteses es inferior que entre el Gamo y Cabra montés.

Nuestros resultados sugieren que la población de Muflón tiende a descender en el período de Primavera-Verano, sin embargo Gonzalez (1985) ha observado resultados contrarios en una población en los Pirineos donde el celo en Invierno ocurrió en niveles más altos que el período de verano. Este movimiento ha sido argumentado en base a la incidencia de la temperatura.

La selección de habitat de las monteses en Sierra Nevada es muy similar por parte de ambas clases de sexo a lo largo del año. Sin embargo, en las Sierras de Cazorla y Segura el solapamiento de habitat entre machos y hembras presenta unos valores más bajos y proporcionalmente la

ocupación del habitat difiere más entre sexos que la ocupación altitudinal en el mismo período estudiado. Esto significa que en Cazorla, aunque machos y hembras compartan un mismo espacio altitudinal, como es el caso en Otoño-Invierno, cada clase de sexo por su lado se sitúa en un habitat algo diferente. Esto se observa en las Sierras de Cazorla y Segura y no en Sierra Nevada debido posiblemente a la disponibilidad de vegetación en diferentes altitudes, y es que el habitat para cada altitud en Sierra Nevada presenta una menor diversidad que en las Sierras de Cazorla y Segura. Así pues, podemos observar como en Cazorla las hembras y jóvenes, tienden a ocupar lugares que les confieren mayor cobertura y protección, esto es, zonas que presentan una mayor obstaculización visual, como son las áreas de Encinar-Pinar-Roca. Este comportamiento, además se observa más acusado en el período de Primavera-verano, época en que ocurren los partos, observaciones similares en este período han sido realizadas por Alados (1985b).

La tendencia de las hembras de Cabra montés a ocupar las zonas de rocas más protegidas del acoso de los predadores en mayor grado que los machos ha sido también observada por Nievergelt (1966) en los Alpes. Las monteses de las Sierras de Cazorla y Segura en comparación con los grupos de Sierra Nevada, seleccionan áreas forestales no abiertas. Un comportamiento similar ha sido observado en *Ibex Walia* donde ha sido explicado en base a la tradición de uso de la especie por zonas abiertas en el pasado y ahora ocupadas por el bosque (Nievergelt, 1981). De igual forma, esto ha sido observado en colonias de Cabra ibex en la zona de los pre-Alpes, donde la zona alpina está pobremente representada o está ausente, habiendo sido interpretado esto como el uso de la cobertura para escapar al calor del día (Nievergelt, 1974).

Nosotros sospechamos sin embargo, que la Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, seleccionan y mantienen este comportamiento a través del año en mayor o menor medida, debido a la presión

turística. Esto ha sido señalado anteriormente por Alados (1985b). Los niveles del impacto humano son muy importantes en esta zona y el uso de áreas de camping y de tipo recreativo tienden a ser establecidas en las zonas abiertas. Sólo el Gamo es capaz de sacar provecho de esta ocupación, debido a su costumbre de comer en los basureros de los camping por la noche. La Cabra montés de Sierra Nevada, al igual que la Ibeja de los Alpes, muestra una clara tendencia por las zonas abiertas. Y ahora bien, si nosotros hablamos de protegerse de la actividad humana en las Sierras de Cazorla y Segura ¿qué sucede en el caso del creciente furtivismo en Sierra Nevada? (ver capítulo III.B y III.C). La explicación puede proceder del creciente uso de zonas de Roca en Sierra Nevada en los períodos más recientes de estudio. Dado que los pinares muy densos y sin podar, lugar muy favorable para la ocultación, permiten tan solo una paupérrima vegetación en el suelo, los monteses podrían preferir situarse en zonas rocosas que les confieren protección pero sin perder el acceso fácil a zonas de alimento.

La segregación de sexos en habitats diferentes ha sido observada en varios ungulados entre ellos la Cabra montés (Alados, 1985b), sus causas han sido estudiadas por algunos autores como Geist (1974a,b) y Geist y Petocz (1977) que han interpretado este comportamiento como un patrón comportamental envuelto en disminuir la competencia intraespecífica. Bromley (1977) y Geist y Bromley (1978) lo han descrito en base a un comportamiento antipredador. Shank (1979) ha especulado sobre la hipótesis de que la separación entre sexos en la oveja de las montañas rocosas, simplemente sea un reflejo del diferente tamaño de cuerpo y, por tanto, diferentes requerimientos del habitat. Morgantini y Hudson (1981) han hablado sobre la segregación espacial como una separación que maximiza el "fitness" al reducir el gasto energético en el comportamiento sexual-agonístico en machos en el tiempo en que la reproducción no es posible. Nosotros pensamos que ninguna de estas explicaciones es ex-

cluyente del resto, y los movimientos de los sexos pueden estar relacionados con todas y cada una de estas hipótesis.

Nuestros datos muestran una selección de diferentes habitat por parte de la Cabra montés, para cada sexo, incluso durante el período de celo, cuando ambas clases ocupan un nivel altitudinal similar. Esto es también debido probablemente al diferente uso del tiempo de cada clase de sexo; mientras los machos muestran un comportamiento de celo la mayor parte del tiempo, las hembras entran en celo un período más corto de tiempo, y la alimentación o incluso un retrasado cuidado maternal las hace optar por otros tipos de habitat. Este hecho también se observa en Sierra Nevada aunque no de forma tan marcada, podría sugerir que machos y hembras pueden operar como poblaciones un tanto "independientes" incluso en la época de celo; como respuesta habría que considerar el hecho de estudiar cada clase de sexo como una población separada en futuros estudios.

El Gamo muestra tendencia a ocupar las zonas abiertas de Pradera. Esto coincide con la descripción aportada por Putman (1986) para esta especie en el New Forest al Sur de Inglaterra. Este comportamiento puede mostrar una inclinación de la especie al pastoreo frente al ramoneo. En cualquier caso, nuestros datos, reflejan una mayor tendencia a localizarse en zonas de mayor cobertura en la época de cría que en la de celo, sobre todo por parte de las hembras. El bajo solapamiento de nicho, entre sexos, observado durante la época de celo de esta especie puede ser explicado, al igual que lo hacíamos para la Cabra montés, en base a un distinto comportamiento y uso del tiempo durante el período de celo. Contrasta que el mayor índice de solapamiento respecto al uso del habitat entre machos y hembras se produce en Primavera-Verano y no en Otoño-Invierno por lo que podemos deducir que la segregación de los sexos en esta especie no viene afectada de forma importante por aspectos relacionados

con el uso de la vegetación. La Cabra montés se solapa de forma más importante con el Gamu en ambos períodos según el uso de habitat.

El Ciervo utiliza preferentemente y de forma continuada áreas de Encinar a lo largo de todo el año, siendo el índice de solapamiento entre períodos el más alto de todos los casos estudiados. La Cabra montés se solapa en un mínimo nivel con el Ciervo, y tanto Gamu como Muflón son las especies que más interaccionan con el habitat frecuentado por el Ciervo.

El Muflón se observa en zonas de Pinar-Pradera frecuentemente. La preferencia por zonas abiertas y de Pinar ha sido mostrada por Pfeffer (1967) en el Muflón de Córcega. El Muflón ocupa parcialmente el habitat frecuentado por la Cabra montés en Otoño-Invierno, pero aparece especialmente en las áreas del Gamu en este período y en las del Ciervo en Primavera-Verano.

La selección de orientación de la ladera para el caso de la Cabra montés parece mostrar una mayor definición en el caso de la población de Sierra Nevada que en Cazorla. Las monteses en términos generales seleccionan más las laderas del Sureste y Sur en los períodos fríos de Otoño e Invierno y Noreste en los períodos más cálidos de Primavera y verano. Esto puede ser indicativo de que el habitat más abierto, de Sierra Nevada obliga a la población de monteses a orientarse en laderas que proporcionan un mayor confort térmico mientras en Cazorla la gran masa forestal existente provee de un microclima mucho más suave. Nievergelt (1984) encontró en las Ibex de las montañas Simen de Etiopía una selección de las laderas Este en las mañanas y Oeste por las tardes pero en general preferían las laderas Este. La explicación aportada implica el factor del viento y lluvia que combinado produciría una área más favorable en vegetación de las laderas Este, y no estaría relacionado de manera importante con la posición del sol.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

El solapamiento de los sexos en las monteses de Cazorla en su selección de orientación de la ladera es muy bajo en Primavera-Verano, esto implica junto a lo observado anteriormente, que en la Cabra de las Sierras de Cazorla y Segura la segregación de los sexos durante el período fuera del celo se produce tanto a nivel altitudinal, como del habitat y de la orientación de la ladera mientras que en Sierra Nevada no se aprecia tal diferencia.

En el Gamo no se observaba una segregación de los sexos aparente en Primavera-Verano en cuanto a altitud ni a uso del habitat pero si se manifiesta claramente en cuanto a la disposición de los individuos en ladera. Esta especie, tal y como sucede en todos los aspectos estudiado en este capítulo es la que mayor solapamiento presenta con la Cabra montés en ambos períodos de estudio. El Ciervo es la especie que menos modifica la preferencia en la selección de la orientación de ladera de las cuatro especies estudiadas en Cazorla. Su disposición presenta el máximo solapamiento con la posición de la Cabra montés y mínimo con el Muflón. Esta última especie también, como el resto, se observa solapándose en un mayor grado con las monteses.

A nivel teórico ha sido calculado que donde el nivel de solapamiento está restringido a un valor menor de 0,54, los animales no experimentan una marcada competencia (MacArthur y Levins, 1967). A partir de nuestros resultados, nosotros podemos deducir un riesgo de competencia en las Sierras de Cazorla y Segura entre la Cabra montés y el Gamo y el muflón, sin embargo, el solapamiento real es posiblemente menor de lo que aparenta aquí, debido a que un número de otros factores puede contribuir a una separación efectiva en la práctica. La dieta o el tiempo cuando los animales explotan los diferentes habitat y los recursos alimentarios pueden ser cruciales en la evitación de competencia, aunque ésto debería ser estudiado.

tan siquiera solapamientos en dieta pueden ser equivalentes directamente a una elevada competición. McNaughton (1979) observó que algunas especies vegetales del pasto de Primavera aportan importantes componentes a la dieta del Ciervo mulo en las Montañas Rocosas y en las regiones intermontañas de Norteamérica. Mientras un sobrepastoreo por parte del ganado en ese período puede provocar una competición de explotación para este forraje, un uso más atenuado por parte del ganado puede ser beneficioso para el Ciervo puesto que queda compensado por un crecimiento de la planta y una prolongación del período de actividad de crecimiento en las hojas. Es así que este autor recomienda una rotación en el uso y manejo del hábitat del Ciervo mulo con el ganado.

En la práctica, por lo tanto, una separación mayor puede ocurrir entre las tres especies de ungulados descritos, sin embargo, si la abundancia de recursos varía con la estación y existen evidencias de una reducción estacional, entonces el solapamiento de nicho puede ser construido como una auténtica competencia. De forma más dramática, la escasez de recursos en años de sequía puede provocar una alta mortalidad en ungulados (Hillman y Hillman, 1977; Sinclair y Norton-Griffiths, 1979). Por otra parte, recientes revisiones han valorado los efectos potenciales del sobrepastoreo en la vegetación (Crawley, 1983; Gessaman y McMahon, 1984 y Putman, 1986), así ha sido apuntado que una alta densidad de animales silvestres como la encontrada en Cazorla puede ser otra fuente de problemas en las poblaciones estudiadas.

Consideraciones para el manejo.

La alta densidad de ungulados de las Sierras de Cazorla y Segura pueden afectar negativamente al estado de las poblaciones de Cabra montés. El control de caza que hasta el momento es llevado a cabo en el Gamo, es en nuestra opinión un buen manejo en la prevención de competencia interespecífica.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Geist (1971) ha apuntado de que los ungulados pueden aprender a evitar turbaciones o molestias que pueden ser "comunes" y "localizadas". El Parque de Sierras de Cazorla y Segura está sujeto a un uso recreativo intensivo a lo largo del año, especialmente el camping en riberas o zonas abiertas, lo cual puede resultar en un desplazamiento de los ungulados de estas áreas de actividad humana, tal y como han comprobado en otros casos Moran (1973); Dorrance et al., 1975; Schultz y Bailey, 1978; Rost y Bailey, 1979; Ferguson y Keith, 1982).

Aunque en algunos animales ha sido observado que pueden llegar a estar habituados a estímulos relacionados con los humanos (Hicks y Elder, 1979; observ. pers.), otros pueden abandonar temporal o permanentemente áreas invadidas por el hombre (Dunaway, 1971; Campbell y Remington, 1981). Purdy y Shaw (1981) encontraron que una respuesta a esta situación, como consecuencia de un posible declive en las Montañas Rocosas de Santa Catalina (Arizona), sería el favorecer la implantación de restricciones en uso recreativo en zonas de habitat frecuentado por las especies afectadas, durante períodos del año críticos.

La implantación de un programa de rehabilitación del habitat y un bien conocido y bien llevado plan de restricciones en uso recreativo puede ser necesario para mejorar la suerte en supervivencia de las especies estudiadas a largo plazo. En resumen, un seguimiento de las respuestas de la población a las distintas acciones de manejo y a la evolución humana deben ser bien comprendidos.

Resumen

El conocimiento del habitat de una especie se complementa con información sobre los elementos vitales. Trefethen (1964) resume éstos como la integración de todos los factores ambientales -alimento, cobertura y bebida- los cuales proveen a los animales de sus necesidades para sobrevivir y reproducirse en un área dada. Cada animal tiene requerimientos específicos del habitat, y la posibilidad de distribución y el tamaño de la población están limitados por la cantidad y calidad del habitat disponible. El conocimiento del medio donde se mueven las especies objeto de estudio es primordial para poder evaluar importantes aspectos de la situación de la población y desarrollar propuestas de manejo. Uno de los factores más importantes para el manejo de poblaciones silvestres y su conservación es el conocimiento y cuidado de un habitat adecuado (Scotter, 1980). Los requerimientos en concreto de la Cabra montés no son todavía bien conocidos, probablemente han incidido las dificultades propias del terreno para llevar a cabo este tipo de estudios. El interés que ha centrado esta especie y los intentos llevados a cabo para reintroducirla en numerosos puntos de nuestra montañosa geografía o la protección de núcleos poblacionales para incrementar su número, deben fundamentarse en el conocimiento del ambiente y de las necesidades ecológicas de la especie. Hasta el momento ha sido estudiado el habitat de la Ibex de Los Alpes por Nievergelt (1966) y Wiersema (1983b); de las montañas Simen de Etiopía por Nievergelt (1981) y de la Cabra montés de la Sierra de Gredos por González (1982). El habitat de las Ibex coincide en enclaves montañosos con escarpados cortados, y abruptos barrancos. La presencia de áreas rocosas es por lo general un denominador común en el ambiente más utilizado (Nievergelt, 1981; Wiersema, 1983b). Los movimientos altitudinales en este grupo de caprínidos son frecuentes lo cual está muy relacionado con el crecimiento de la vegetación herbácea, procurando la ocupación de los pastos más frescos en Verano en las cotas más altas y una búsqueda de los primeros brotes de la Primavera en los niveles inferiores, donde suceden los partos (Wiersema, 1983b; González, 1982). La introducción de nuevas especies abre nuevos problemas para los objetivos de conservación. Otros ungulados exóticos como el Gamo y el Muflón han sido introducidos en el pasado en las Sierras de Cazorla y Segura. Uno de los problemas a abordar es el conocimiento del solapamiento de las especies. El parque está sujeto a una elevada presión de grandes herbívoros y éstos producen efectos tan importantes como el determinar la estructura del ecosistema: alterando la estructura de la vegetación, la diversidad y la productividad. Nosotros hemos enfocado este capítulo de nuestro estudio junto con aspectos sobre preferencia también del Gamo, el Ciervo y el Muflón. Vamos a hablar ahora un poco de cada una de estas especies. Desafortunadamente ninguna forma práctica de expresar una asociación interespecífica ha sido desarrollada y los análisis para ver si se relacionan son expresados por diversos coeficientes (Forbes, 1907; Cole, 1949; Levins, 1968; Pianka, 1973). Todo ello limita el uso de todos los coeficientes propuestos, además de rodearlo de pura controversia matemática sobre las medidas de asociación en general.

El Gamo es una de las especies de ungulados más extendidas del planeta y mejor conocida. Aunque estuvo extendido por Europa hace unos años, la especie probablemente se extinguió en la última glaciación excepto en unos pocos lugares del Sur de Europa donde pudo refugiarse. A partir de esta relictal población, la reintroducción al resto del continente posiblemente fue con intervención del hombre (Putman, 1986). Esta especie ha sido estudiada de forma extensiva y excelentes revisiones sobre su biología pueden ser encontradas en Cadman (1966) y, de forma más reciente en Alvarez et al. (1975a, 1975b y 1976), Chapman y Chapman (1976), Schaall (1982, 1985a y 1985b). La familia de los cérvidos aparece en el Mioceno de Eurasia e invade todos los continentes a excepción de Australia y la mayor parte de Africa. La especie *Cervus elaphus* es común en Europa tanto como al mayor parte de Asia llegando hasta China e India, así como el Norte de Africa (Kowalski, 1981). Al final del Pleistoceno el Ciervo en Europa fue de mucho mayor tamaño que los actuales ejemplares (Beninde, 1937; Walvius, 1961). El tamaño del cuerpo aparentemente alcanzó su máximo durante la última glaciación (Delpech y Suire, 1974) y ha disminuido hasta la actualidad (Cameron 1923). En España se encuentra como autóctona la especie *Cervus elaphus hispanicus* que desafortunadamente en algunas localidades y debido a intereses cinegéticos, está siendo hibridada con otras poblaciones europeas de mayor tamaño. Es una especie

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

forestal que se alimenta de hierba pero fundamentalmente es ramoneadora. El Muflón pertenece al grupo de los bóvidos. Se trata de animales que habitan principalmente áreas despejadas y son principalmente pastadores. El desarrollo de esta familia tuvo lugar en el Viejo Mundo donde todavía las poblaciones son numerosas, especialmente en Africa. La especie *Ovis musimon* pertenece a la misma subfamilia que la Cabra montés. Su distribución original cubre Córcega y Cerdeña, desde donde ha sido introducido debido a su interés cinegético, en muchas regiones europeas. (Kowalski, 1981). Estudios del Muflón han sido llevados a cabo por diversos autores (Pfeffer, 1967 y Cugnase 1982). Algunos de los trabajos están orientados a estudiar la posible competición de esta especie con otras endémicas (Cugnase, 1982 y Gonzalez, 1985).

El muestreo para el estudio sobre preferencia de habitat de la Cabra montés en las Sierras de Cazorla y Segura y su comparación con otros ungulados como el Ciervo, Gamo y Muflón fue realizado simultáneamente y con las mismas técnicas que para el censo. Los datos fueron recogidos por dos observadores por el Método de Transectos (Burnham et al., 1980) y por el de Puntos Fijos (Nievergelt, 1981). El estudio estuvo centrado durante dos períodos críticos en la biología de las especies: la época de celo (Otoño-Invierno) y la de reproducción y cría (Primavera-Verano). Estos períodos también están relacionados con el hecho de que, como en la mayoría de los habitat de zonas templadas, el alimento es escaso durante los meses de Invierno mientras que durante el período de Primavera y al comienzo del Verano es muy abundante (Moen, 1973). En Sierra Nevada, dada la abundancia de grandes zonas abiertas y la visibilidad de enormes superficies, junto con el comportamiento de huída de la Cabra montés que responde a una rápida detección a gran distancia y huída inmediata, provocó que el estudio se realizara por medio de puntos fijos de observación consecutivos a lo largo de determinados recorridos por carretera. Este estudio se realizó mensualmente cubriendo todas las estaciones del año.

La altitud en las Sierras de Cazorla y Segura fue considerada sólo en las zonas donde se localizaron individuos de las distintas especies y así pues, el rango osciló entre 600 y 2.036 m. snm. correspondiente al pico del Cabañas. En Sierra Nevada el rango altitudinal en todos los períodos está comprendido entre 1.400 m. la zona más baja y 2.609 m., correspondiente al Pico del Chullo. Además se clasificó cada ladera según su orientación y fue analizada por separado si la observación se realizó por la mañana o por la tarde (12.30 h.) con el fin de considerar la influencia del sol en los movimientos de las especies. Cada habitat en las Sierras de Cazorla y Segura se clasificaron en: habitat de Roca, Pradera; Encinar, Pinar, Encinar-Roca, Pinar-Roca, Pinar-Encinar-Roca, Encinar-Pinar, Pradera-Encinar, Pradera-Encinar, Pradera-Pinar y Otros. Dentro de Sierra Nevada, las zonas fueron: Desmonte, Cortijos abandonados, Lastonar, Pional, Matorrales, Encinar, *P. sylvestris* (baja densidad), *P. sylvestris* (alta densidad), Pinar mixto, Roca-Pional, Roca-Matorral y Roca-Pinar mixto.

Para el análisis de los datos se empleó el índice utilizado por Putman (1986) para comprobar si los animales utilizaron el habitat según su disponibilidad. El grado de solapamiento de las especies en términos de utilización del habitat, puede ser determinado por el llamado "Solapamiento de Nicho" (Pianka, 1973; Putman y Wratten, 1984; Putman, 1986). En las Sierras de Cazorla y Segura, las zonas seleccionadas como áreas de estudio, geográficamente separadas y que comprendían los más importantes biotopos donde viven los ungulados silvestres del parque constituyeron durante el período Otoño-Invierno (del 4-IX-84 al 5-I-85), 37 distintos "Puntos Fijos" de observación y 13 Transectos que totalizaron un área de 114,04 km². Fueron empleadas 102 horas repartidas de forma similar entre la mañana y la tarde durante los meses de Noviembre y Diciembre. En el período Primavera-Verano (del 26-III-86 al 8-VIII-86) no fue posible realizar todos los puntos de muestreo y fueron seleccionados 6 Transectos y 19 "Puntos Fijos", contabilizando un área de 74,06 km². Un total de 47 horas fueron empleadas repartidas igualmente entre la mañana y la tarde. Las horas elegidas en ambos períodos fueron las empleadas en la actividad diaria, es decir, hasta 2 horas después de la salida del sol y 2 horas antes de su puesta (Alados, 1986b). Para referirnos a los períodos de tiempo estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura, empleamos indiferentemente época de celo y período Otoño-Invierno y época de partos o período Primavera-Verano por coincidir entre sí. En Sierra Nevada, la época de celo coincide con el período denominado Otoño y la época de partos con el período de Primavera.

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

En total se observaron durante el período Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura, 1.081 animales: 521 cabras monteses, 308 ciervos, 214 gamos y 38 muflones; y durante el período Primavera-verano, 582 animales que incluyeron 317 cabras monteses, 39 ciervos, 156 gamos y 61 muflones. Dentro de Sierra Nevada se estudiaron 6 períodos distintos en una misma zona. El Otoño de 1984 con un área de muestreo de 42,39 km². La Primavera con un área de 125,25 km², el Verano con un área de 78,27 km², el Otoño con 247,04 km². y el Invierno con 125,07 km². todo en el año 1985, y por último la Primavera de 1986 con un total de 138,97 km². En cada período y respectivamente fueron observados 151, 206, 86, 328, 140 y 101 ejemplares de Cabra montés. Dentro de cada especie se consideraron en este estudio sólo tres clases de edad y sexo: machos y hembras adultas (1 año) y jóvenes (0-1 año).

Las cuatro especies de ungulados estudiadas (Cabra montés, Gamo, Ciervo y Muflón) presentan movimiento altitudinales estacionales. Los movimientos altitudinales de las monteses en las Sierras de Cazorla y Segura y Sierra Nevada presentan gran similitud. Las especies estudiadas según clases de sexo (Cabra montés y Gamo) muestran una segregación de sexos altitudinal en la época fuera del celo. Las poblaciones de Ibex estudiadas por Nievergelt (1966) en los Alpes y Wiersema (1983) en el Parque Nacional de Vanois y de Cabra montés en Gredos por González (1982) presentan movimientos altitudinales similares a los observados por nosotros a excepción de la época de celo, la cual mientras en nuestro caso sucede en las cotas más altas, los autores anteriormente citados observaron esta actividad en zonas más bajas dentro del rango altitudinal estudiado. La población de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura se sitúa en las zonas más elevadas del Parque, el Ciervo ocupa las más inferiores y Gamo y Muflón se sitúan en un rango altitudinal intermedio. Observaciones similares en el Ciervo han sido aportadas por Clutton-Brock *et al.* (1982) en una población en la isla de Rhum. La Cabra montés se solapa altitudinalmente de forma más marcada con el Gamo y en especial en Primavera-Verano, y en un mínimo grado con el Ciervo en ambos períodos.

La Cabra montés tiende a disponerse en habitats con roca, el Ciervo en bosque de encinas, el Gamo en encinar-pradera y pinar-pradera y el Muflón en pinar-pradera. En la Cabra montés de Cazorla las hembras y jóvenes tienden a ocupar lugares que les confieren mayor cobertura y protección, esto es, zonas que presentan una mayor obstaculización visual, como son las áreas de Encinar-Pinar-Roca. Este comportamiento, además se observa más acusado en el período de Primavera-Verano, época en que ocurren los partos. Observaciones similares en este período han sido realizadas por Alados (1985b). La tendencia de las hembras de Cabra montés a ocupar las zonas de rocas más protegidas del acoso de los predadores en mayor grado que los machos ha sido también observada por Nievergelt (1966) en los Alpes. Las hembras y jóvenes de Gamo también muestran una preferencia por zonas de mayor cobertura y protección en la época de partos. Las monteses de las Sierras de Cazorla y Segura en comparación con los grupos de Sierra Nevada, seleccionan áreas forestales no abiertas. Un comportamiento similar ha sido observado en Ibex Walia donde ha sido explicado en base a la tradición de uso de la especie por zonas abiertas en el pasado y ahora ocupadas por el bosque (Nievergelt, 1981). De igual forma, esto ha sido observado en colonias de Cabra ibex en la zona de los pre-Alpes, donde la zona alpina está pobremente representada o está ausente, habiendo sido interpretado esto como el uso de la cobertura para escapar al calor del día (Nievergelt, 1974). Nosotros sospechamos sin embargo, que la Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, seleccionan y mantienen este comportamiento a través del año en mayor o menor medida, debido a la presión turística. Esto ha sido señalado anteriormente por Alados (1985b). La segregación tanto en Cabra montés como en Gamo en distintos habitats en las Sierras de Cazorla y Segura se produce incluso durante la época de celo. Esto puede ser debido al diferente uso del tiempo en machos y hembras. El Gamo muestra una tendencia a ocupar las zonas abiertas de Pradera. Esto coincide con la descripción aportada por Putman (1986) para esta especie en el New Forest al sur de Inglaterra. Este comportamiento puede mostrar una inclinación de la especie al pastoreo frente al ramoneo. El Muflón se observa en zonas de Pinar-Pradera frecuentemente. La preferencia por zonas abiertas y de Pinar ha sido mostrada por Pfeffer (1967) en el Muflón de Córcega. El máximo solapamiento entre especies, dentro del tipo de habitat frecuentado, se

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

produce entre el Gamo y el Mufión, con el Ciervo, mientras que los niveles menores se producen entre la Cabra montés y el Ciervo.

En Sierra Nevada aparece una diferencia más clara en la preferencia estacional de la orientación de ladera por parte de la Cabra montés. La selección se efectúa por las laderas sur y sureste en los períodos fríos de Otoño e Invierno y por las laderas noreste y noroeste en los períodos más cálidos de Primavera y Verano. Esto puede ser debido a la menor protección térmica que supone la escasa vegetación en esta Sierra, lo cual obliga a ser sustituida por un uso más marcado de las laderas "frías" o "cálidas" como adecuación microclimática más favorable.

La segregación de las clases de sexo de las monteses de Cazorla fuera de la época del celo se produce tanto a nivel altitudinal, como del habitat y de la orientación de la ladera, mientras que en Sierra Nevada no se aprecia tal diferencia.

El comportamiento de celo de la Cabra montés tiende a desarrollarse en el Piso Oromediterráneo (Rivas-Martínez, 1988a) correspondiente a ambas Sierras, mientras que la época de partos por parte de hembras y crías también viene a coincidir en áreas equivalentes, en este caso con el Piso Supramediterráneo.

Un mayor uso en la zona de rocas en los dos años de estudio por parte de la Cabra montés se observa en el área de estudio de Sierra Nevada, posiblemente a consecuencia del acoso de los furtivos a la especie.

Tablas y figuras

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A1: Porcentaje de altitudes muestreadas en las Sierras de Cazorla y Segura en Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2).

ALTITUD	(1)%	(2)%
>1800	3,8	4,4
1701-1800	5,2	5,6
1601-1700	8,9	7,6
1501-1600	14,5	25,4
1401-1500	21,5	20,0
1301-1400	14,4	13,4
1201-1300	8,7	17,8
1101-1200	9,4	4,3
1001-1100	5,8	0,4
901-1000	0,8	0,4
801-900	1,0	0,3
701-800	1,1	0,0
601-700	4,2	0,0
TOTAL(Km2.)	114,04	74,04

Tabla IV.A2 : Porcentaje de altitudes observadas durante los distintos periodos de estudio en Sierra Nevada.

Altitud	Nov./Dic.	Abr./Jun.	Jul./Sep.	Nov./Dic.	Ene./Mzo.	Abr./Jun.
	1984	1985	1985	1985	1986	1986
	%	%	%	%	%	%
>2300	11,9	6,5	8,6	17,3	12,5	12,1
2201-2300	30,2	25,7	31,3	28,5	20,3	22,1
2101-2200	17,9	15,0	14,8	17,9	11,8	14,3
2001-2100	10,2	9,9	10,5	9,2	7,0	7,6
1901-2000	4,0	5,7	3,8	5,0	7,1	6,3
1801-1900	6,3	8,1	6,1	6,5	9,4	8,9
1701-1800	6,5	9,7	7,9	5,4	10,6	9,5
1601-1700	4,7	7,0	6,1	3,8	8,0	7,1
1501-1600	3,8	5,7	5,0	2,9	6,3	5,6
1401-1500	4,1	6,1	5,3	3,1	6,7	6,0
TOTAL (Km2.)	42,39	125,25	78,27	247,04	125,07	138,97

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A3: Porcentaje de orientaciones de ladera muestreadas en las Sierras de Cazorla y Segura por la mañana (1), por la tarde (2) y en el total del día (3).

ORIENTACION	Otoño-Invierno			Primavera-Verano		
	(1)%	(2)%	(3)%	(1)%	(2)%	(3)%
N	8,1	14,5	11,0	15,5	26,8	18,4
NE	1,5	1,4	1,5	2,2	2,5	2,3
E	10,2	13,2	11,6	14,1	15,3	14,4
SE	18,9	11,0	15,3	19,6	15,7	18,6
S	14,2	14,4	14,3	13,5	15,2	13,9
SW	3,7	4,6	4,1	4,6	3,3	4,3
W	21,2	21,7	21,4	7,6	9,7	8,2
NW	21,8	18,9	20,5	22,6	11,0	19,6
TOTAL (Km2.)			114,04			74,06

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A4 : Porcentaje de orientaciones de ladera observadas durante los distintos periodos de estudio en Sierra Nevada.

ORIENTACION	Nov./Dic. 1984 %	Abr./Jun. 1985 %	Jul./Sep. 1985 %	Nov./Dic. 1985 %	Ene./Mzo. 1986 %	Abr./Jun. 1986 %
N	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
NE	0,3	0,5	0,4	0,2	0,5	0,5
E	16,9	19,1	18,3	15,3	19,1	18,2
SE	9,7	6,9	7,4	13,4	10,9	11,3
S	12,7	9,9	12,5	14,4	10,5	11,3
SW	44,3	49,8	44,9	41,3	47,6	45,4
W	15,4	13,5	16,2	14,7	10,9	12,7
NW	0,3	0,1	0,0	0,4	0,2	0,3
TOTAL (Km2.)	42,39	125,25	78,27	247,04	125,07	138,97

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A5: Porcentaje de cada habitat muestreado en las Sierras de Cazorla y Segura en Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2).

HABITATS	(1) %	(2) %
Roca	1,3	2,9
Pradera	7,0	8,7
Encinar	2,5	4,4
Pinar	45,9	43,2
<u>Mixtos</u>		
Roca-Encinar	10,9	11,4
Roca-Pinar	20,5	14,8
Roca-Encinar-Pinar	0,6	1,0
Encinar-Pinar	5,9	3,8
Encinar-Pradera	0,6	1,5
Pinar-Pradera	3,4	6,2
Otros	1,0	1,5
TOTAL (Km2)	114,04	74,06

Tabla IV.A6: Porcentaje de tipos de habitats observados durante los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada.

Habitats	Nov./Dic.	Abr./Jun.	Jul./Sep.	Nov./Dic.	Ene./Mzo.	Abr./Jun.
	1984	1985	1985	1985	1986	1986
	%	%	%	%	%	%
Desmonte	1,9	4,0	0,6	1,0	2,0	0,7
Cortijos abandonados	6,4	9,6	8,3	4,8	10,5	9,4
Lastonar	5,3	7,9	6,9	5,7	10,2	9,2
Piornal	46,3	33,1	43,3	52,7	35,4	38,9
Matorral	4,0	6,0	5,2	5,0	8,3	7,5
Encinar	2,4	3,6	3,1	1,8	3,9	3,5
<u>P.silvestris</u> (baja densidad)	0,2	0,0	0,1	1,3	1,2	0,9
<u>P.silvestris</u> (alta densidad)	25,3	24,1	22,0	21,2	15,5	18,0
Pinar mixto	5,7	8,6	7,5	4,3	9,4	8,4
Roca-Piorno	0,1	0,0	0,0	0,2	0,1	0,1
Roca-Matorral	1,2	1,8	1,6	0,9	2,0	1,8
Roca-Pinar mixto	0,6	0,9	0,8	0,5	1,0	0,9
TOTAL (Km2.)	42,39	125,25	78,27	247,04	125,07	138,97

Tabla IV.A7: Porcentaje de Cabra montés observada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	32,9	1,450	56,21	3,115	6,7	-0,485	41,8	1,845
1701-1800	16,2	0,740	8,13	0,429	6,0	-0,605	11,0	0,479
1601-1700	4,6	-0,519	1,26	-1,432	1,5	-1,981	2,5	-0,992
1501-1600	13,7	0,572	10,49	0,684	19,5	0,573	13,0	0,645
1401-1500	10,0	0,260	6,31	0,175	17,5	0,467	8,8	0,255
1301-1400	7,6	-0,008	4,42	-0,180	9,8	-0,109	6,1	-0,116
1201-1300	7,4	-0,040	6,73	0,240	16,2	0,385	8,0	0,160
1101-1200	6,6	-0,153	3,59	-0,389	8,6	-0,244	5,2	-0,272
1001-1100	0,6	-2,426	0,00	-----	0,0	-----	0,2	-3,410
901-1000	0,0	-----	2,86	-0,614	13,7	0,224	3,0	-0,803
801-900	0,0	-----	0,00	-----	0,0	-----	0,0	-----
701-800	0,0	-----	0,00	-----	0,0	-----	0,0	-----
601-700	0,0	-----	0,00	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		194		215		93		519

Tabla IV.A8: Porcentaje de Cabra montés observada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	17,2	1,135	0,0	-----	0,0	-----	10,0	0,157
1701-1800	47,0	2,139	6,5	-0,804	0,0	-----	20,3	0,862
1601-1700	18,5	1,209	0,0	-----	0,0	-----	7,8	-0,093
1501-1600	4,8	-0,126	30,4	0,737	24,2	0,340	14,0	0,493
1401-1500	7,5	0,309	25,9	0,578	42,5	0,900	15,3	0,582
1301-1400	2,1	-0,942	12,1	-0,184	8,9	-0,659	5,4	-0,453
1201-1300	1,8	-1,110	9,8	-0,390	12,6	-0,316	4,9	-0,547
1101-1200	0,8	-1,891	7,2	-0,692	5,1	-1,203	3,0	-1,023
1001-1100	0,0	-----	7,8	-0,623	6,4	-0,980	3,0	-1,037
901-1000	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	15,8	0,609
801-900	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
701-800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
601-700	--	----	--	----	--	----	--	----
TOTAL		73		154		55		291

Tabla IV.A9: Solapamiento de nicho (Pianka, 1973) entre clases de edad y sexo de Cabra montés y Gamo en altitud en ambos períodos estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura.

		Otoño-Invierno								
		<u>Cabra montés</u>			<u>Gamo</u>					
		N	Machos	Hembras	Jóvenes	N	Machos	Hembras	Jóvenes	
Cabra montés	Machos	194	*			Gamo	Machos	91	*	
	Hembras	215	0,918	*			Hembras	75	0,913	*
	Jóvenes	90	0,643	0,441	*		Jóvenes	41	0,855	0,926
		Primavera-Verano								
		<u>Cabra montés</u>			<u>Gamo</u>					
		N	Machos	Hembras	Jóvenes	N	Machos	Hembras	Jóvenes	
Cabra montés	Machos	73	*			Gamo	Machos	72	*	
	Hembras	154	0,288	*			Hembras	43	0,785	*
	Jóvenes	55	0,172	0,930	*		Jóvenes	18	-	-

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A10: Solapamiento de nicho (Pianka, 1973) de Cabra montés y Gamo entre Otoño-Invierno y en las Sierras de Cazorla y Segura en Primavera-Verano según altitudes.

		OTOÑO-INVIERNO			
		Cabra montés			
PRIMAVERA-VERANO		Machos	Hembras	Jóvenes	Total
	N	194	215	90	519
	Machos 73	0,688			
Cabra montés	Hembras 154		0,259		
	Jóvenes 55			0,801	
		Gamo			
		Machos	Hembras	Jóvenes	Total
	N	91	75	41	214
	Machos 72	0,825			
Gamo	Hembras 43		0,535		
	Jóvenes 18			-	

Tabla IV.A11: Índice de solapamiento de las cuatro especies de ungulados estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura en los periodos de Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2), según su distribución altitudinal.

		Cabra montés		Gamo		Ciervo		Muflón	
		<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>
		519	291	214	141	308	39	38	61
Cabra montés	<u>1</u>	519	-	-	-	-	-	-	-
	<u>2</u>	291	0,650	-	-	-	-	-	-
Gamo	<u>1</u>	214	0,378	-	-	-	-	-	-
	<u>2</u>	141	-	0,763	0,757	-	-	-	-
Ciervo	<u>1</u>	308	0,030	-	0,081	-	-	-	-
	<u>2</u>	39	-	0,045	-	0,041	0,852	-	-
Muflón	<u>1</u>	38	0,176	-	0,768	-	0,020	-	-
	<u>2</u>	61	-	0,666	-	0,780	-	0,041	0,304

Tabla IV.A12: Porcentaje de Gamo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1701-1800	18,5	0,670	20,6	0,709	16,9	0,549	18,6	0,641
1601-1700	25,4	0,986	29,5	1,068	22,8	0,918	26,4	0,993
1501-1600	21,4	0,818	9,3	-0,087	7,6	-0,247	14,4	0,390
1401-1500	5,6	-0,523	11,5	0,130	7,8	-0,335	7,8	-0,226
1301-1400	7,3	-0,254	8,6	-0,156	11,4	0,154	8,8	-0,106
1201-1300	11,6	0,206	11,7	0,148	24,8	1,933	14,7	0,412
1101-1200	2,1	-1,475	8,4	-0,183	9,2	0,055	5,7	-0,538
1001-1100	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
901-1000	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
801-900	7,7	-0,201	0,0	-----	0,0	-----	3,4	-1,056
701-800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
601-700	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		91		75		44		214

Tabla IV.A13: Porcentaje de Gamo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1701-1800	29,4	1,055	10,8	-0,222	0,0	-----	20,4	0,537
1601-1700	5,8	-0,569	0,0	-----	0,0	-----	3,4	-1,241
1501-1600	31,1	1,112	28,2	0,740	23,3	0,358	30,5	0,939
1401-1500	13,0	0,239	7,4	-0,589	21,6	0,282	13,8	0,145
1301-1400	9,4	-0,081	28,2	0,740	25,8	0,458	15,6	0,272
1201-1300	10,2	0,002	25,1	0,623	29,1	0,578	15,6	0,268
1101-1200	0,7	-2,571	0,0	-----	0,0	-----	0,4	-3,243
1001-1100	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
901-1000	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
801-900	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
701-800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
601-700	--	----	--	----	--	----	--	----
TOTAL		72		43		18		141

Tabla IV.A14: Porcentaje de Ciervo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1701-1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1601-1700	0,0	-----	1,0	-0,989	1,5	-0,706	0,7	-1,232
1501-1600	0,0	-----	1,2	-0,802	0,8	-1,331	0,7	-1,318
1401-1500	0,8	-1,633	0,7	-1,345	0,8	-1,244	0,5	-1,588
1301-1400	1,1	-1,277	1,8	-0,429	2,2	-0,301	1,3	-0,693
1201-1300	6,7	0,483	4,3	0,426	4,8	0,466	3,1	0,191
1101-1200	0,0	-----	1,0	-0,975	0,8	-1,321	0,6	-1,441
1001-1100	43,7	2,346	9,6	1,211	13,5	1,481	8,8	1,223
901-1000	0,0	-----	14,5	1,621	13,7	1,498	8,8	1,223
801-900	27,1	1,868	38,6	2,601	43,9	2,661	27,1	2,341
701-800	20,3	1,582	26,7	2,233	17,6	1,747	47,9	2,910
601-700	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		23		138		78		308

Tabla IV.A15: Porcentaje de Ciervo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1701-1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1601-1700	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1501-1600	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1401-1500	2,8	0,282	5,2	0,191	0,9	-0,565	3,2	0,115
1301-1400	1,1	-0,640	3,6	-0,192	1,1	-0,389	2,0	-0,315
1201-1300	0,0	-----	4,5	0,045	1,9	0,136	2,3	-0,196
1101-1200	1,3	-0,491	5,2	0,180	2,6	0,453	3,2	0,122
1001-1100	9,8	1,523	7,8	0,585	0,0	-----	6,0	0,750
901-1000	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
801-900	84,9	3,680	33,9	2,048	43,0	3,238	52,4	2,907
701-800	0,0	-----	39,5	2,203	50,2	3,392	30,5	2,368
601-700	--	---	--	---	--	---	--	---
TOTAL		9		23		7		39

Tabla IV.A16: Porcentaje de Muflón observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1701-1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1601-1700	55,5	1,587	67,1	1,859	80,0	2,147	62,2	1,748
1501-1600	37,1	1,186	10,2	-0,018	0,0	-----	23,5	0,775
1401-1500	7,2	-0,443	3,3	-1,136	0,0	-----	5,1	-0,748
1301-1400	0,0	-----	19,1	0,606	20,0	0,760	9,1	-0,169
1201-1300	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1101-1200	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1001-1100	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
901-1000	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
801-900	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
701-800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
601-700	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		21		14		3		38

Tabla IV.A18: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	15,0	0,923	18,2	1,385	8,8	0,437	15,1	1,055
Pradera	5,1	-0,150	0,6	-1,962	1,2	-1,523	2,5	-0,731
Encinar	6,6	0,103	2,9	-0,445	6,8	0,176	4,7	-0,111
Pinar	3,9	-0,420	2,0	-0,819	2,7	-0,737	2,8	-0,632
<u>Mixto s</u>								
Roca-Encinar	13,0	0,777	16,7	1,301	16,7	1,074	15,2	1,055
Roca-Pinar	4,9	-0,196	4,5	0,005	7,5	0,283	5,2	-0,018
Roca-Encinar-Pinar	10,9	0,601	34,6	2,027	22,4	1,367	23,8	1,505
Encinar-Pinar	2,3	-0,919	2,9	-0,437	3,6	-0,440	3,6	-0,382
Encinar-Pradera	13,0	0,778	3,0	-0,398	8,9	0,446	7,3	0,322
Pinar-Pradera	24,9	1,427	14,3	1,145	20,9	1,296	19,5	1,307
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		198		214		92		521

Tabla IV.A19: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	0,0	-----	6,3	0,541	9,3	1,011	6,6	0,353
Pradera	0,0	-----	0,2	-2,833	0,0	-----	0,1	-3,473
Encinar	7,3	-0,770	0,4	-2,196	0,0	-----	0,8	-1,737
Pinar	18,5	0,160	1,3	-1,028	1,5	-0,772	2,8	-0,472
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	9,2	-0,538	4,6	0,233	2,6	-0,242	4,4	-0,039
Roca-Pinar	43,6	1,016	15,1	1,410	12,6	1,313	16,7	1,287
Roca-Encinar-Pinar	0,0	-----	61,3	2,812	60,7	2,886	56,3	2,497
Encinar-Pinar	17,1	0,082	5,1	0,330	4,9	0,379	5,9	0,250
Encinar-Pradera	0,0	-----	1,7	-0,739	4,5	0,291	2,3	-0,685
Pinar-Pradera	4,1	-1,348	3,6	-0,001	3,5	0,048	3,6	-0,236
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		74		154		55		292

Tabla IV.A20: Solapamiento de nicho (Pianka, 1973) entre clases de edad y sexo de Cabra montés y Gamo en ambos periodos estudiados, según la ocupación del habitat en las Sierras de Cazorla y Segura.

		Otoño-Invierno								
		<u>Cabra montés</u>						<u>Gamo</u>		
		N	Machos	Hembras	Jóvenes	N	Machos	Hembras	Jóvenes	
Cabra montés	Machos	198	*			Gamo	Machos	91	*	
	Hembras	214	0,774	*			Hembras	75	0,322	*
	Jóvenes	92	0,916	0,916	*		Jóvenes	44	0,304	0,538
		Primavera-Verano								
		<u>Cabra montés</u>						<u>Gamo</u>		
		N	Machos	Hembras	Jóvenes	N	Machos	Hembras	Jóvenes	
Cabra montés	Machos	74	*			Gamo	Machos	76	*	
	Hembras	154	0,250	*			Hembras	48	0,730	*
	Jóvenes	55	0,213	0,996	*		Jóvenes	22	-	-

Tabla IV.A17: Porcentaje de Muflón observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1701-1800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	8,9	-0,571
1601-1700	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1501-1600	54,8	1,256	38,7	0,763	47,0	1,051	40,1	0,929
1401-1500	45,1	1,062	52,6	1,070	39,9	0,888	43,4	1,007
1301-1400	0,0	-----	8,5	-0,746	13,0	-0,235	7,4	-0,762
1201-1300	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1101-1200	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1001-1100	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
901-1000	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
801-900	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
701-800	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
601-700	--	---	--	---	--	---	--	---
TOTAL		11		30		18		61

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A21: Solapamiento de nicho (Pianka, 1973) de Cabra montés y Gamo entre Otoño-Invierno y Primavera-Verano según la ocupación del habitat en las Sierras de Cazorla y Segura.

		OTOÑO-INVIERNO		
		Cabra montés		
PRIMAVERA-VERANO		Machos	Hembras	Jóvenes
	N	198	214	92
	Machos 74	0,304		
Cabra montés	Hembras 154		0,072	
	Jóvenes 55			0,701
		Gamo		
		Machos	Hembras	Jóvenes
	N	91	75	44
	Machos 76	0,123		
Gamo	Hembras 48		0,621	
	Jóvenes 22			-

Tabla IV.A22: Índice de solapamiento de las cuatro especies de ungulados estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura en los períodos de Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2), según la ocupación del habitat en las Sierras de Cazorla y Segura.

		Cabra montés		Gamo		Ciervo		Muflón	
		<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>
		521	292	214	154	305	39	38	61
Cabra montés	<u>1</u>	521	-	-	-	-	-	-	-
	<u>2</u>	292	0,727	-	-	-	-	-	-
Gamo	<u>1</u>	214	0,652	-	-	-	-	-	-
	<u>2</u>	154	-	0,733	0,617	-	-	-	-
Ciervo	<u>1</u>	305	0,323	-	0,499	-	-	-	-
	<u>2</u>	39	-	0,100	-	0,340	0,748	-	-
Muflón	<u>1</u>	38	0,618	-	0,735	-	0,266	-	-
	<u>2</u>	61	-	0,211	-	0,257	-	0,333	0,858

Tabla IV.A23: Porcentaje de Gamo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	23,0	1,141	0,0	-----	0,0	-----	9,0	0,286
Pradera	0,8	-2,205	0,0	-----	0,0	-----	0,3	-3,060
Encinar	8,8	0,187	15,8	0,786	23,7	1,319	13,9	0,718
Pinar	9,1	0,219	9,2	0,252	6,3	0,001	8,1	0,187
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	6,0	-0,188	5,1	-0,332	7,7	0,202	5,8	-0,156
Roca-Pinar	2,8	-0,959	1,1	-1,864	1,6	-1,331	1,8	-1,303
Roca-Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pinar	11,1	0,418	0,0	-----	0,0	-----	4,3	-0,437
Encinar-Pradera	23,2	1,150	27,5	1,344	20,7	1,184	27,3	1,394
Pinar-Pradera	14,8	0,701	41,0	1,741	39,7	1,833	29,1	1,455
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		91		75		44		214

Tabla IV.A24: Porcentaje de Gamo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pradera	2,9	-0,740	1,3	-0,974	6,7	0,212	2,7	-0,636
Encinar	16,4	0,995	11,7	1,167	12,7	0,849	14,2	1,023
Pinar	6,4	0,057	2,9	-0,230	4,7	-0,143	4,9	-0,038
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	1,7	-1,258	0,0	-----	0,0	-----	0,7	-1,964
Roca-Pinar	4,9	-0,200	0,6	-1,687	0,0	-----	2,9	-0,550
Roca-Encinar-Pinar	47,2	2,051	29,9	2,106	0,0	-----	32,6	1,856
Encinar-Pinar	2,1	-1,043	4,0	0,110	6,6	0,197	3,5	-0,363
Encinar-Pradera	5,8	-0,032	39,1	2,373	54,7	2,306	26,8	1,659
Pinar-Pradera	12,2	0,705	10,2	1,031	14,3	0,964	11,4	0,810
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		76		48		22		154

Tabla IV.A25: Porcentaje de Ciervo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pradera	16,9	1,249	16,7	0,859	19,4	1,140	30,8	1,476
Encinar	11,5	0,869	31,4	1,490	30,9	1,607	24,1	1,229
Pinar	0,8	-1,702	4,3	-0,483	2,0	-1,118	2,6	-0,991
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	4,5	-0,066	1,1	-1,843	1,7	-1,274	1,4	-1,552
Roca-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pinar	29,2	1,794	31,9	1,505	28,6	1,530	25,5	1,288
Encinar-Pradera	30,3	1,833	0,0	-----	0,0	-----	3,3	-0,752
Pinar-Pradera	6,4	0,284	14,3	0,704	17,2	1,022	12,0	0,533
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		23		136		77		305

Tabla IV.A26: Porcentaje de Ciervo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pradera	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar	27,4	1,337	35,4	1,903	28,8	1,588	32,8	1,743
Pinar	5,0	-0,348	0,9	-1,692	3,5	-0,502	2,1	-0,967
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pinar	21,4	1,091	36,9	1,944	67,6	2,441	39,4	1,927
Encinar-Pradera	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pinar-Pradera	46,1	1,858	26,5	1,613	0,0	-----	25,5	1,490
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		9		23		7		39

Tabla IV.A27: Porcentaje de Muflón observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	45,5	1,221	0,0	-----	0,0	-----	20,1	0,628
Pradera	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pinar	20,1	0,404	9,4	-0,107	3,3	-0,358	13,0	0,194
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Pinar	14,8	0,102	21,8	0,731	0,0	-----	14,8	0,320
Roca-Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pradera	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pinar-Pradera	19,5	0,375	68,7	1,879	96,6	3,014	51,9	1,574
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		21		14		3		38

Tabla IV.A28: Porcentaje de Muflón observada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Roca	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pradera	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pinar	100,0	0,751	22,4	0,294	25,5	0,345	28,1	0,401
<u>Mixtos</u>								
Roca-Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Pinar	0,0	-----	34,6	0,729	35,7	0,680	30,2	0,471
Roca-Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar-Pradera	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Pinar-Pradera	0,0	-----	42,8	0,941	38,6	0,759	41,6	0,791
Otros	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		11		30		18		61

Tabla IV.A29: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	11,9	0,094	7,9	-0,309	6,7	-0,573	9,2	-0,186
NE	10,7	-0,019	12,1	0,111	15,4	0,253	11,8	0,064
E	12,6	0,144	11,5	0,060	14,7	0,202	13,6	0,201
SE	7,4	-0,376	7,7	-0,334	8,1	-0,393	7,6	-0,371
S	16,4	0,409	13,9	0,251	19,1	0,463	15,5	0,333
SW	20,2	0,617	21,4	0,682	7,3	-0,498	18,0	0,483
W	13,4	0,212	19,5	0,591	20,7	0,547	17,4	0,449
NW	7,1	-0,425	5,7	-0,634	7,7	-0,441	6,5	-0,525
TOTAL		181		212		92		500

Tabla IV.A30: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	2,3	-1,512	0,9	-2,245	1,6	-1,621	2,0	-1,498
NE	18,2	0,534	9,5	0,089	12,9	0,425	11,9	0,260
E	21,8	0,715	11,7	0,300	11,6	0,318	14,1	0,427
SE	3,3	-1,162	0,3	-3,281	0,0	-----	0,9	-2,312
S	10,5	-0,015	4,5	-0,652	3,3	-0,922	5,7	-0,471
SW	0,0	-----	13,7	0,453	13,9	0,502	10,5	0,131
W	35,7	1,206	58,4	1,904	55,3	1,877	52,3	1,739
NW	7,8	-0,305	0,7	-2,424	1,0	-2,087	2,3	-1,359
TOTAL		74		154		55		292

Tabla IV.A31: Solapamiento de nicho (Pianka, 1973) entre clases de edad y sexo de Cabra montés y Gamo en ambos períodos estudiados, según orientación de la ladera en las Sierras de Cazorla y Segura.

		Otoño-Invierno							
		Cabra montés			Gamo				
		N	Machos	Hembras	Jóvenes	N	Machos	Hembras	Jóvenes
Cabra montés	Machos	198	*			92	*		
	Hembras	216	0,922	*		75	0,606	*	
	Jóvenes	93	0,829	0,807	*	44	0,522	0,540	*
		Primavera-Verano							
		Cabra montés			Gamo				
		N	Machos	Hembras	Jóvenes	N	Machos	Hembras	Jóvenes
Cabra montés	Machos	74	*			76	*		
	Hembras	154	0,208	*		48	0,180	*	
	Jóvenes	55	0,315	0,893	*	22	-	-	*

Tabla IV.A32: Índice de solapamiento de las cuatro especies de ungulados estudiados en las Sierras de Cazorla y Segura en los períodos de Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2), según su orientación de la ladera.

		Cabra montés		Gamo		Ciervo		Muflón	
		<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>2</u>
		500	292	211	146	239	39	28	59
Cabra montés	<u>1</u>	500	-	-	-	-	-	-	-
	<u>2</u>	292	0,801	-	-	-	-	-	-
Gamo	<u>1</u>	216	0,950	-	-	-	-	-	-
	<u>2</u>	146	-	0,830	0,818	-	-	-	-
Ciervo	<u>1</u>	239	0,730	-	0,673	-	-	-	-
	<u>2</u>	39	-	0,718	-	0,437	0,970	-	-
Muflón	<u>1</u>	28	0,755	-	0,632	-	0,453	-	-
	<u>2</u>	59	-	0,658	-	0,882	-	0,428	0,808

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A33: Solapamiento de nicho (Pianka, 1973) de Cabra montés y Gamo entre Otoño-Invierno y Primavera-Verano según orientación de la ladera en las Sierras de Cazorla y Segura.

		OTOÑO-INVIERNO		
		Cabra montés		
PRIMAVERA-VERANO		Machos	Hembras	Jóvenes
	N	198	216	93
Cabra montés	Machos 74	0,355		
	Hembras 154		0,728	
	Jóvenes 55			0,507
		Gamo		
		Machos	Hembras	Jóvenes
	N	92	75	44
Gamo	Machos 76	0,418		
	Hembras 48		0,726	
	Jóvenes 22			-

Tabla IV.A34: Porcentaje de Cabra montés, Gamo y Ciervo observados en diferentes exposiciones de ladera a lo largo del año en las Sierras de Cazorla y Segura.

Otoño-Invierno Exposición	Cabra montés		Gamo		Ciervo	
	a.m. %	p.m. %	a.m. %	p.m. %	a.m. %	p.m. %
Sol	55,0	61,9	69,4	52,4	63,8	38,2
Sin sol	44,9	38,0	30,5	47,6	36,1	61,7
N	348	152	67	133	80	210
Primavera-verano Exposición						
Sol	31,3	84,2	59,4	86,7	5,5	76,3
Sin sol	68,6	15,7	40,5	13,2	94,4	23,6
N	252	40	103	38	7	32

Tabla IV.A35: Porcentaje de Gamo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
N	10,5	0,101	7,9	-0,271	10,7	0,029	9,3	-0,050
NE	13,1	0,320	9,1	-0,138	14,6	0,343	14,5	0,392
E	28,6	1,096	16,0	0,430	9,9	-0,044	20,1	0,718
SE	3,8	-0,913	4,2	-0,901	8,5	-0,196	4,7	-0,727
S	5,1	-0,615	20,4	0,670	14,8	0,353	11,7	0,179
SW	24,8	0,955	25,8	0,902	20,7	0,691	23,3	0,865
W	9,8	0,027	10,8	0,038	14,6	0,338	11,3	0,138
NW	3,9	-0,885	5,4	-0,650	5,8	-0,574	4,6	-0,748
TOTAL		86		68		42		200

Tabla IV.A36: Porcentaje de Gamo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	2,5	-1,498	1,1	-2,044	3,1	-1,197	2,7	-1,309
NE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
E	19,3	0,546	6,4	-0,288	7,2	-0,357	12,2	0,188
SE	0,8	-2,535	2,3	-1,289	0,0	-----	1,2	-2,095
S	14,5	0,261	19,3	0,814	29,4	1,042	17,3	0,534
SW	9,3	-0,187	37,1	1,464	17,4	0,520	19,5	0,659
W	44,9	1,386	32,1	1,320	38,8	1,320	41,9	1,421
NW	8,3	-0,291	1,3	-1,818	3,9	-0,971	4,9	-0,726
TOTAL		73		42		18		141

Tabla IV.A37: Porcentaje de Ciervo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
N	0,0	-----	13,2	0,396	16,8	0,728	10,5	0,151
NE	73,0	2,737	33,0	1,309	40,6	1,610	37,0	1,407
E	0,0	-----	1,6	-1,669	0,9	-2,178	1,0	-2,199
SE	2,8	-0,511	5,2	-0,522	3,1	-0,945	3,6	-0,905
S	12,2	0,955	12,9	0,374	16,7	0,722	12,2	0,301
SW	5,7	0,195	13,6	0,424	9,5	0,166	9,6	0,058
W	2,4	-0,669	13,9	0,447	8,0	-0,005	21,3	0,857
NW	3,6	-0,259	6,1	-0,366	4,0	-0,693	4,4	-0,714
TOTAL		23		128		71		290

Tabla IV.A38: Porcentaje de Ciervo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	4,0	-0,504	12,5	0,350	0,0	-----	8,2	-0,024
NE	61,9	2,235	32,4	1,297	0,0	-----	36,5	1,462
E	4,6	-0,357	0,0	-----	0,0	-----	1,3	-1,823
SE	0,0	-----	2,2	-1,380	8,8	-0,190	2,5	-1,215
S	16,1	0,888	11,2	0,237	22,3	0,734	14,2	0,520
SW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
W	8,2	0,222	38,9	1,481	68,8	1,859	34,1	1,394
NW	5,0	-0,277	2,6	-1,216	0,0	-----	2,9	-1,051
TOTAL		9		23		7		39

Tabla IV.A39: Porcentaje de Muflón observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	0,0	-----	9,1	-0,482	40,8	1,058	7,5	-0,705
NE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
E	21,3	0,293	25,4	0,544	0,0	-----	21,0	0,321
SE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
S	5,8	-0,997	28,0	0,641	31,3	0,795	17,4	0,130
SW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
W	67,6	1,448	31,0	0,743	27,8	0,674	48,8	1,162
NW	5,2	-1,113	6,2	-0,861	0,0	-----	5,1	-1,084
TOTAL		18		14		3		35

Tabla IV.A40: Porcentaje de Muflón observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	0,0	-----	4,4	-0,946	7,3	-0,386	4,4	-0,963
NE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
E	0,0	-----	23,4	0,706	17,0	0,454	18,0	0,437
SE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
S	100,0	1,987	27,1	0,852	24,6	0,823	37,3	1,162
SW	0,0	-----	12,5	0,078	20,4	0,638	12,4	0,060
W	0,0	-----	32,4	1,033	30,4	1,033	27,6	0,861
NW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		11		28		16		57

Tabla IV.A41: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Nov./Dic. (1984).

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
>2300	59,5	2,304	70,0	2,473	67,7	2,441	62,9	2,367
2201-2300	0,9	-1,891	1,5	-1,310	0,5	-2,378	1,0	-1,733
2101-2200	4,1	-0,354	1,6	-1,265	1,9	-1,129	2,8	-0,734
2001-2100	15,2	0,942	6,9	0,165	7,9	0,301	13,5	0,829
1901-2000	10,5	0,572	5,6	-0,051	9,6	0,491	8,1	0,325
1801-1900	6,6	0,105	9,3	0,463	4,0	-0,382	6,8	0,146
1701-1800	2,9	-0,699	4,7	-0,223	8,1	0,318	4,5	-0,252
1601-1700	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1501-1600	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1401-1500	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		59		55		32		151

Tabla IV.A42: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Nov./Dic. (1985).

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>2300	96,31	2,762	95,92	2,749	99,04	2,790	96,96	2,774
2201-2300	1,23	-1,601	0,85	-1,976	0,96	-1,844	0,96	-1,844
2101-2200	0,31	-2,991	0,30	-3,029	0,00	-----	0,31	-2,961
2001-2100	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----
1901-2000	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----
1801-1900	1,29	-1,551	1,25	-1,589	0,00	-----	0,88	-1,926
1701-1800	0,87	-1,949	1,68	-1,294	0,00	-----	0,89	-1,920
1601-1700	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----
1501-1600	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----
1401-1500	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	-----
TOTAL		103		107		75		300

Tabla IV.A43: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Ene./Mzo. (1986).

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>2300	0,0	-----	1,2	-1,484	1,2	-1,484	1,0	-1,690
2201-2300	1,6	-1,355	1,1	-1,569	1,1	-1,569	1,1	-1,552
2101-2200	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
2001-2100	5,8	-0,062	2,0	-0,969	0,0	-----	1,7	-1,175
1901-2000	7,1	0,128	17,3	1,166	20,1	1,300	16,6	1,094
1801-1900	29,6	1,558	45,6	2,132	42,0	2,037	42,5	2,034
1701-1800	55,7	2,189	23,6	1,476	28,2	1,638	30,2	1,695
1601-1700	0,0	-----	8,8	0,489	7,1	0,266	6,6	0,178
1501-1600	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1401-1500	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		23		57		57		140

Tabla IV.A44: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Abr./Jun. (1986).

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
>2300	17,9	1,172	4,2	-0,171	2,1	-0,809	5,1	0,043
2201-2300	2,0	-0,992	0,6	-2,048	0,0	-----	0,5	-2,121
2101-2200	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
2001-2100	30,0	1,688	23,6	1,548	21,3	1,498	21,4	1,475
1901-2000	27,2	1,589	5,7	0,128	12,8	0,995	19,4	1,376
1801-1900	22,7	1,410	33,4	1,895	32,3	1,914	28,2	1,747
1701-1800	0,0	-----	1,6	-1,143	2,4	-0,682	1,4	-1,216
1601-1700	0,0	-----	18,2	1,291	21,4	1,501	15,7	1,161
1501-1600	0,0	-----	12,4	0,907	7,4	0,452	7,9	0,477
1401-1500	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		16		46		29		99

Tabla IV.A45: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Abr./Jun. (1985).

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL		
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	
>2300	33,2	1,659	16,8	1,019	10,3	0,556	18,6	1,121	
2201-2300	2,9	-0,769	1,2	-1,621	1,3	-1,515	1,6	-1,333	
2101-2200	2,0	-1,129	2,4	-0,910	0,5	-2,345	1,7	-1,246	
2001-2100	4,2	-0,392	1,4	-1,426	0,0	-----	1,4	-1,426	
1901-2000	10,3	0,491	5,3	-0,138	8,5	0,373	7,0	0,150	
1801-1900	17,2	1,005	19,2	1,149	21,5	1,292	19,9	1,187	
1701-1800	11,5	0,606	20,8	1,230	27,2	1,530	20,7	1,230	
1601-1700	18,3	1,067	32,6	1,681	30,5	1,642	28,8	1,559	
1501-1600	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	
1401-1500	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	
TOTAL		32		90		54		180	.D

Tabla IV.A46: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Jul./Sep. (1985).

Altitud	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
>2300	86,3	2,556	79,6	2,426	75,2	2,305	82,0	2,463
2201-2300	3,4	-0,680	2,6	-0,992	3,1	-0,858	3,1	-0,802
2101-2200	1,6	-1,376	1,5	-1,534	1,8	-1,401	1,6	-1,424
2001-2100	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1901-2000	8,5	0,243	0,0	-----	0,0	-----	4,2	-0,498
1801-1900	0,0	-----	6,4	-0,094	7,8	0,040	3,5	-0,677
1701-1800	0,0	-----	4,3	-0,492	5,2	-0,359	2,3	-1,076
1601-1700	0,0	-----	5,4	-0,255	6,6	-0,122	3,0	-0,838
1501-1600	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
1401-1500	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		41		24		21		86

Tabla IV.A47: Índice de solapamiento (Pianka, 1973) de la Cabra montés entre clases de edad y sexo dentro de cada periodo de estudio y entre periodos en Sierra Nevada oriental según selección de la altitud.

	Nov./Dic. (1984)				Nov./Dic.(1985)				Ene./Mzo.(1986)				Abr./Jun.(1986)				Abr./Jun.(1985)				Jul./Sep.(1985)			
	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total
	♂♂ 59	*			103	107	75	300	23	57	57	140	16	46	29	99	32	90	54	180	41	24	21	86
Nov./Dic. (1984)	♂♂ 59	0,983	*																					
	♀♀ 55	0,986	0,993	*																				
	JJ 32																							
	Total 151			*																				
	♂♂ 103	0,948	-	-	*																			
Nov./Dic. (1985)	♂♂ 103	0,948	-	-	*																			
	♀♀ 107	-	0,983	-	0,999	*																		
	JJ 75	-	-	0,974	0,999	0,999	*																	
	Total 300			0,961			*																	
	♂♂ 23	0,131	-	-	0,014	-	-	*																
Ene./Mzo. (1986)	♂♂ 23	0,131	-	-	0,014	-	-	*																
	♀♀ 57	-	0,188	-	-	0,040	-	0,799	*															
	JJ 57	-	-	0,177	-	-	0,022	0,844	0,992	*														
	Total 140			0,180			0,030			*														
	♂♂ 16	0,626	-	-	0,366	-	-	0,329	-	-	*													
Abr./Jun. (1986)	♂♂ 16	0,626	-	-	0,366	-	-	0,329	-	-	*													
	♀♀ 46	-	0,242	-	-	0,099	-	-	0,724	-	0,725	*												
	JJ 29	-	-	0,180	-	-	0,045	-	-	0,715	0,756	0,977	*											
	Total 99			0,334			0,121			0,698			*											
	♂♂ 32	0,818	-	-	0,748	-	-	0,440	-	-	0,628	-	-	*										
Abr./Jun. (1985)	♂♂ 32	0,818	-	-	0,748	-	-	0,440	-	-	0,628	-	-	*										
	♀♀ 90	-	0,450	-	-	0,373	-	-	0,688	-	-	0,639	-	0,858	*									
	JJ 54	-	-	0,325	-	-	0,214	-	-	0,785	-	-	0,686	0,779	0,975	*								
	Total 180			0,499			0,418			0,720			0,648			*								
	♂♂ 41	0,959	-	-	0,994	-	-	0,011	-	-	0,413	-	-	0,762	-	-	*							
Jul./Sep. (1985)	♂♂ 41	0,959	-	-	0,994	-	-	0,011	-	-	0,413	-	-	0,762	-	-	*							
	♀♀ 24	-	0,988	-	-	0,994	-	-	0,123	-	-	0,174	-	-	0,463	-	0,988	*						
	JJ 21	-	-	0,977	-	-	0,987	-	-	0,148	-	-	0,158	-	-	0,352	0,983	0,999	*					
	Total 86			0,971			0,996			0,088			0,179			0,473			*					*

Tabla IV.A48: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Nov./Dic. (1984).

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Desmonte	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Cortijos abandonados	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Lastonar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Piornal	71,1	0,501	65,1	0,474	77,4	0,525	70,8	0,500
Matorral	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(baja densidad)	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(alta densidad)	28,8	-0,402	34,8	-0,150	22,5	-0,707	29,1	-0,386
Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Piorno	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Matorral	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		59		55		32		151

Tabla IV.A49: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Nov./Dic. (1985).

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Desmonte	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Cortijos abandonados	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Lastonar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Piornal	4,5	0,354	3,4	0,316	5,5	0,387	2,9	0,306
Matorral	0,5	-1,703	0,9	-1,018	0,0	-----	0,4	-1,652
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(baja densidad)	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(alta densidad)	0,2	-2,407	0,2	-2,416	0,0	-----	0,1	-2,762
Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Piorno	94,5	3,380	95,4	3,634	94,4	3,220	96,4	3,791
Roca-Matorral	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		115		116		81		328

Tabla IV.A50: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Ene./Mzo. (1986).

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Desmonte	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Cortijos abandonados	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Lastonar	3,6	1,502	3,7	0,784	4,2	0,918	3,9	1,001
Piornal	0,1	-1,546	1,2	-0,278	1,0	-0,472	0,8	-0,520
Matorral	0,4	-0,683	2,5	0,391	1,7	0,055	1,6	0,105
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(baja densidad)	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(alta densidad)	2,2	1,040	3,6	0,756	4,7	1,044	3,8	0,986
Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Piorno	93,5	4,750	82,2	3,878	81,5	3,878	85,1	4,071
Roca-Matorral	0,0	-----	6,6	1,358	6,5	1,358	4,5	1,146
Roca-Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		23		55		55		136

Tabla IV.A51: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Abr./Jun. (1986).

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Desmonte	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Cortijos abandonados	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Lastonar	0,0	-----	12,2	1,002	9,5	1,028	6,0	0,760
Piornal	18,4	0,213	1,9	-0,821	0,5	-1,815	1,2	-0,791
Matorral	71,1	1,564	15,2	1,223	12,8	1,328	9,6	1,228
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(baja densidad)	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(alta densidad)	10,4	-0,351	7,8	0,561	9,9	1,072	6,5	0,843
Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Piorno	0,0	-----	48,5	2,379	61,2	2,889	70,9	3,220
Roca-Matorral	0,0	-----	14,0	1,139	5,9	0,552	5,4	0,659
Roca-Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		16		45		27		97

Tabla IV.A52: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Abr./Jun. (1985).

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Desmonte	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Cortijos abandonados	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Lastonar	13,3	-0,387	19,0	0,355	22,3	0,624	18,9	0,294
Piornal	36,5	0,617	23,2	0,555	18,8	0,453	24,3	0,547
Matorral	5,8	-1,219	5,7	-0,845	0,0	-----	3,8	-1,311
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(baja densidad)	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(alta densidad)	25,2	0,246	8,2	-0,479	11,0	-0,081	12,3	-0,134
Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Piorno	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Matorral	19,0	-0,033	43,7	1,188	47,7	1,384	40,5	1,054
Roca-Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		47		97		57		206

Cap. IV.A: Preferencia de habitat.

Tabla IV.A53: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Jul./Sep. (1985).

Habitats	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
Desmonte	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Cortijos abandonados	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Lastonar	0,0	-----	18,8	-0,654	20,6	-0,514	12,4	-1,256
Piornal	100,0	0,548	63,3	0,560	59,7	0,546	75,7	0,551
Matorral	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Encinar	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(baja densidad)	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
P.silvestris(alta densidad)	0,0	-----	17,8	-0,707	19,6	-0,568	11,7	-1,310
Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Piorno	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Matorral	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
Roca-Pinar mixto	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		41		23		20		84

Tabla IV.A54: Índice de solapamiento (Pianka, 1973) entre clases de edad y sexo de la Cabra montés dentro de cada período de estudio y entre períodos en Sierra Nevada oriental según selección del habitat.

		Nov./Dic.(1984)				Nov./Dic.(1985)				Ene./Mzo.(1986)				Abr./Jun.(1986)				Abr./Jun.(1985)				Jul./Sep.(1985)			
		♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total
	N	59	55	32	151	115	116	81	328	23	55	55	136	16	45	27	97	47	97	57	206	41	23	20	84
	♂♂	59	*																						
Nov./Dic. (1984)	♀♀	55	0,994	*																					
	JJ	32	0,994	0,978	*																				
	Total	151			*																				
	♂♂	115	0,045	-	-	*																			
Nov./Dic. (1985)	♀♀	116	-	0,032	-	0,999	*																		
	JJ	81	-	-	0,056	0,999	0,999	*																	
	Total	328			0,028				*																
	♂♂	23	0,010	-	-	0,997	-	-	*																
Ene./Mzo. (1986)	♀♀	55	-	0,034	-	-	0,994	-	0,996	*															
	JJ	55	-	-	0,028	-	-	0,992	0,995	0,999	*														
	Total	136			0,026			0,996			*														
	♂♂	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*													
Abr./Jun. (1986)	♀♀	45	-	0,099	-	-	0,889	-	-	0,926	-	*													
	JJ	27	-	-	0,051	-	-	0,950	-	-	0,973	-	0,977	*											
	Total	97			0,051			0,980			0,991			*											
	♂♂	47	0,858	-	-	0,037	-	-	0,024	-	-	-	-	-	-	*									
Abr./Jun. (1985)	♀♀	97	-	0,451	-	-	0,016	-	-	0,096	-	-	0,353	-	0,799	*									
	JJ	57	-	-	0,370	-	-	0,019	-	-	0,102	-	-	0,167	0,755	0,987	*								
	Total	206			0,518			0,014			0,074			0,127		*									
	♂♂	41	0,926	-	-	0,048	-	-	0,001	-	-	-	-	-	0,723	-	-	*							
Jul./Sep. (1985)	♀♀	23	-	0,938	-	-	0,034	-	-	0,037	-	-	0,132	-	-	0,534	-	0,925	*						
	JJ	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*					
	Total	84			0,959			0,030			0,024			0,044		0,546			*						*

Tabla IV.A55: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Sierra Nevada en Nov./Dic. (1984).

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
N	--	---	--	---	--	---	--	---
NE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
E	8,9	-0,561	11,4	-0,282	13,1	-0,196	10,6	-0,401
SE	39,3	0,925	30,1	0,686	36,2	0,820	34,7	0,782
S	9,3	-0,508	25,1	0,506	12,9	-0,208	15,9	0,001
SW	12,1	-0,254	9,7	-0,444	12,2	-0,264	12,3	-0,256
W	30,2	0,661	23,5	0,439	25,3	0,460	26,3	0,502
NW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		54		49		30		138

Tabla IV.A56: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Sierra Nevada en Nov./Dic. (1985).

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
N	--	----	--	----	--	----	--	----
NE	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
E	3,9	-0,717	2,7	-1,284	7,2	-0,624	3,7	-0,860
SE	8,2	0,025	12,4	0,232	15,2	0,118	10,2	0,150
S	35,3	1,481	48,3	1,587	63,8	1,554	40,5	1,525
SW	0,4	-2,936	0,8	-2,404	1,1	-2,437	0,6	-2,600
W	11,7	0,381	7,5	-0,266	12,5	-0,076	9,5	0,077
NW	40,2	1,609	28,0	1,042	0,0	-----	35,2	1,386
TOTAL		84		74		51		210

Tabla IV.A57: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Sierra Nevada en Ene./Mzo. (1986).

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
N	--	---	--	---	--	---	--	---
NE	0,0	-----	27,1	1,073	26,9	1,073	23,2	0,875
E	2,9	-1,371	4,5	-0,724	6,2	-0,388	5,0	-0,659
SE	4,8	-0,875	5,9	-0,451	5,8	-0,451	5,6	-0,531
S	65,7	1,728	36,2	1,363	37,7	1,412	41,1	1,447
SW	5,5	-0,750	5,0	-0,614	4,3	-0,757	5,0	-0,658
W	20,9	0,582	21,1	0,824	18,8	0,718	19,9	0,722
NW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		21		55		55		134

Tabla IV.A58: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Sierra Nevada en Abr./Jun. (1986).

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2	1 (%)	2
N	--	----	--	----	--	----	--	----
NE	57,0	2,418	48,8	2,034	45,5	1,823	47,8	1,962
E	5,3	0,054	13,0	0,711	21,4	1,069	16,1	0,874
SE	5,4	0,067	5,8	-0,095	6,5	-0,122	5,7	-0,166
S	15,1	1,091	9,0	0,350	4,8	-0,420	9,5	0,347
SW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
W	17,0	1,210	23,3	1,295	21,7	1,085	20,7	1,125
NW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		16		47		29		101

Tabla IV.A59: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Sierra Nevada en Abr./Jun. (1985).

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	--	---	--	---	--	---	--	---
NE	53,5	2,234	86,1	3,641	86,3	3,651	83,3	3,483
E	11,0	0,656	5,2	0,837	4,6	0,725	5,5	0,770
SE	9,9	0,551	2,1	-0,058	1,7	-0,248	2,7	0,057
S	16,6	1,067	1,9	-0,176	2,2	-0,009	3,3	0,281
SW	0,5	-2,330	0,1	-2,715	0,2	-2,212	0,2	-2,467
W	8,2	0,360	4,4	0,668	4,8	0,766	4,8	0,628
NW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		39		86		52		179

Tabla IV.A60: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo (1) y su preferencia según el índice de Putman (2) en Sierra Nevada en Jul./Sep. (1985).

Orientación	Machos		Hembras		Jóvenes		TOTAL	
	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2	1(%)	2
N	--	----	--	----	--	----	--	----
NE	0,0	-----	73,5	3,075	75,8	3,186	62,0	2,56
E	14,9	0,222	4,0	0,168	4,1	0,280	5,9	0,22
SE	65,7	1,702	15,4	1,514	15,9	1,625	24,1	1,62
S	14,7	0,210	4,4	0,274	1,5	-0,714	5,0	0,05
SW	4,5	-0,969	0,7	-1,533	0,7	-1,422	1,3	-1,22
W	0,0	-----	1,7	-0,659	1,8	-0,548	1,4	-1,16
NW	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----	0,0	-----
TOTAL		27		19		17		63

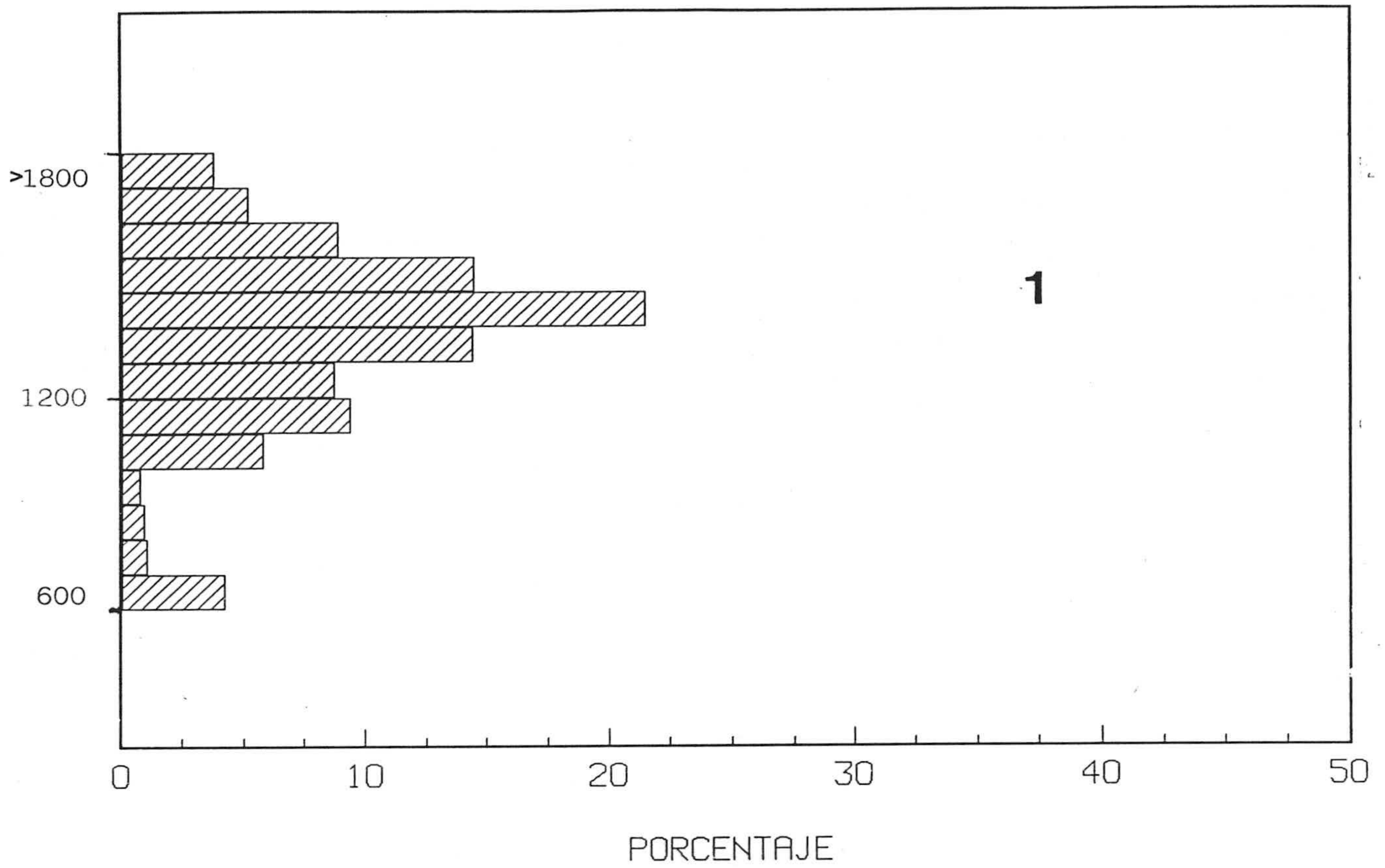
Tabla IV.A61: Índice de solapamiento (Pianka, 1973) según selección de la orientación de la ladera de la Cibra montés en Sierra Nevada en los distintos períodos de estudio.

		Nov./Dic.(1984)				Nov./Dic.(1985)				Ene./Mzo.(1986)				Abr./Jun.(1986)				Abr./Jun.(1985)				Jul./Sep.(1985)			
		♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total	♂♂	♀♀	JJ	Total
Nov./Dic. (1984)	N	54	49	30	138	84	74	51	210	21	55	55	134	16	47	29	101	39	86	52	179	27	19	17	63
	♂♂	54	*																						
	♀♀	49	0,792	*																					
	JJ	30	0	0,144	*																				
	Total	138			*																				
Nov./Dic. (1985)	♂♂	84	0,327	-	-	*																			
	♀♀	74	-	0,632	-	0,945	*																		
	JJ	51	-	-	0	0,685	0,872	*																	
	Total	210				0,453			*																
Ene./Mzo. (1986)	♂♂	21	0,376	-	-	0,680	-	-	*																
	♀♀	55	-	0,701	-	-	0,682	-	0,821	*															
	JJ	55	-	-	0,301	-	-	0,813	0,832	0,997	*														
	Total	134				0,607			0,668			*													
Abr./Jun. (1986)	♂♂	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*												
	♀♀	47	-	0,460	-	-	0,220	-	-	0,777	-	-	*												
	JJ	29	-	-	0,858	-	-	0,224	-	-	0,704	-	-	0,984	*										
	Total	101				0,480			0,226			0,699			*										
Abr./Jun. (1985)	♂♂	39	0,212	-	-	0,249	-	-	0,332	-	-	-	-	-	-	-	*								
	♀♀	86	-	0,074	-	-	0,033	-	-	0,577	-	-	0,898	-	-	0,939	*								
	JJ	52	-	-	0,607	-	-	0,045	-	-	0,574	-	-	0,865	-	0,939	0,999	*							
	Total	179				0,086			0,049			0,507			0,905			*							
Jul./Sep. (1985)	♂♂	27	0,082	-	-	0,292	-	-	0,283	-	-	-	-	-	-	0,263	-	-	*						
	♀♀	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*						
	JJ	17	-	-	0,595	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*					
	Total	63				0,074			0,130			0,530			0,878			0,942			*				*

Tabla IV.A62: Porcentaje de ocupación de la Cabra montés de laderas bajo diferente exposición al sol en Sierra Nevada en los diferentes períodos de estudio.

	Exposición	Machos		Hembras		Jóvenes		Total	
		a.m.	p.m.	a.m.	p.m.	a.m.	p.m.	a.m.	p.m.
Otoño (1984)	Sol	87,0	100	91,4	100	86,0	100	88,4	100
	Sin sol	13	0	0,9	0	13,9	0	11,5	0
N		40	14	37	12	23	7	105	33
Otoño (1985)	Sol	78,9	25,6	91,6	47,8	88,5	90,8	87,9	41,1
	Sin sol	21,0	74,3	8,3	52,1	11,4	9,2	12,0	58,8
N		62	22	50	24	36	15	149	61
Invierno (1986)	Sol	84,6	100	45,5	94,9	49,9	91,6	52,9	94,2
	Sin sol	15,4	0	54,4	5,08	50,1	8,3	47,0	5,7
N		18	3	32	23	37	18	90	404
Primavera (1986)	Sol	100	35,4	100	39,2	100	36,4	100	37,6
	Sin sol	0	64,5	0	60,7	0	63,5	0	62,4
N		4	12	17	30	14	15	40	61
Primavera (1985)	Sol	69,3	31,1	76,0	6,8	100	7,5	78,6	9,1
	Sin sol	30,7	68,8	23,9	93,1	0	92,4	21,4	90,8
N		4	35	8	78	4	48	16	163
Verano (1985)	Sol	100	100	100	8,9	100	4,8	100	9,9
	Sin sol	0	0	0	91,0	0	95,1	0	90,0
N		20	7	11	8	11	6	42	21

ALTITUD



ALTITUD

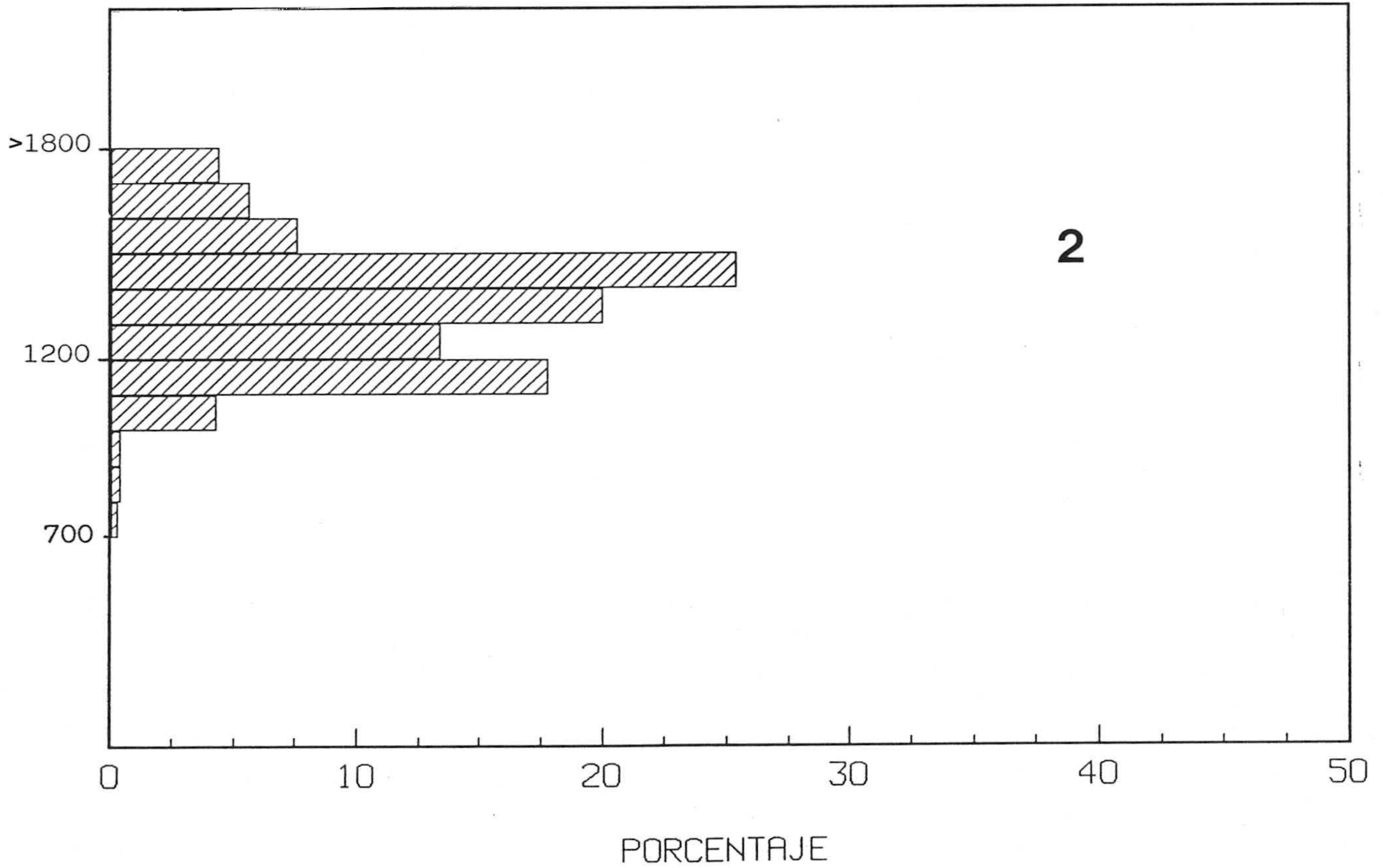


Figura IV.A1: Porcentaje de altitudes muestreadas en las Sierras de Cazorla y Segura en Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2).

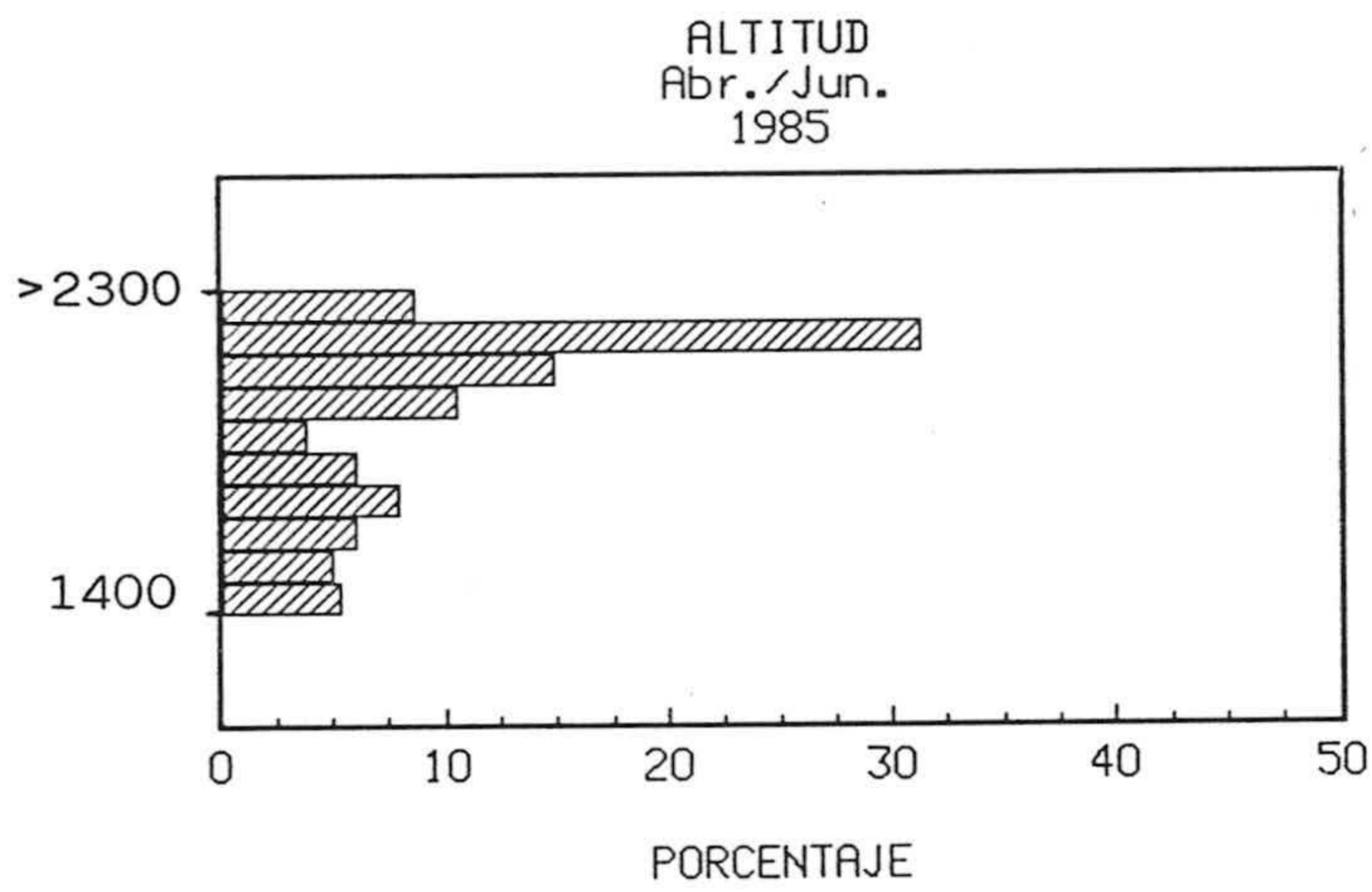
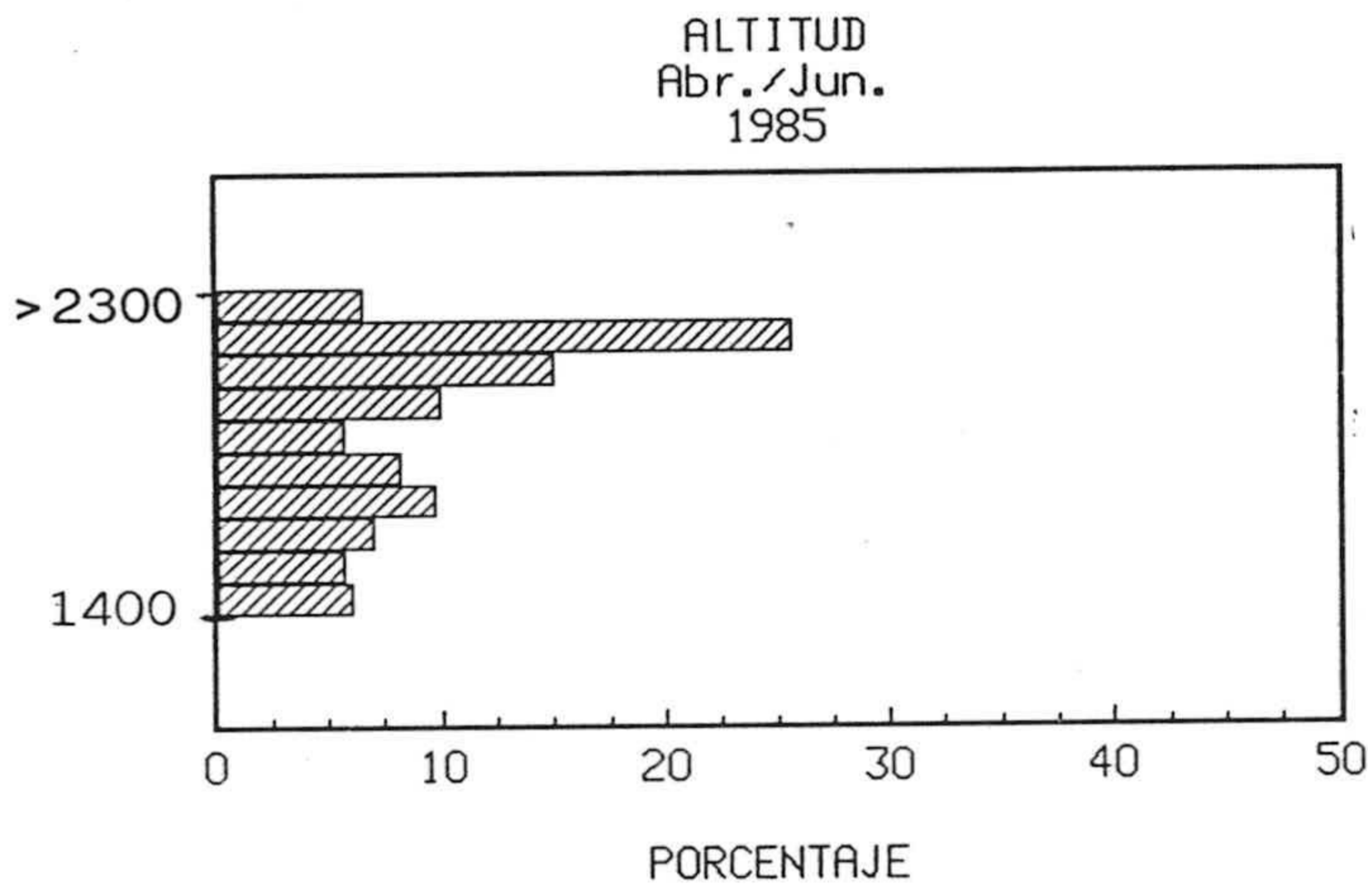
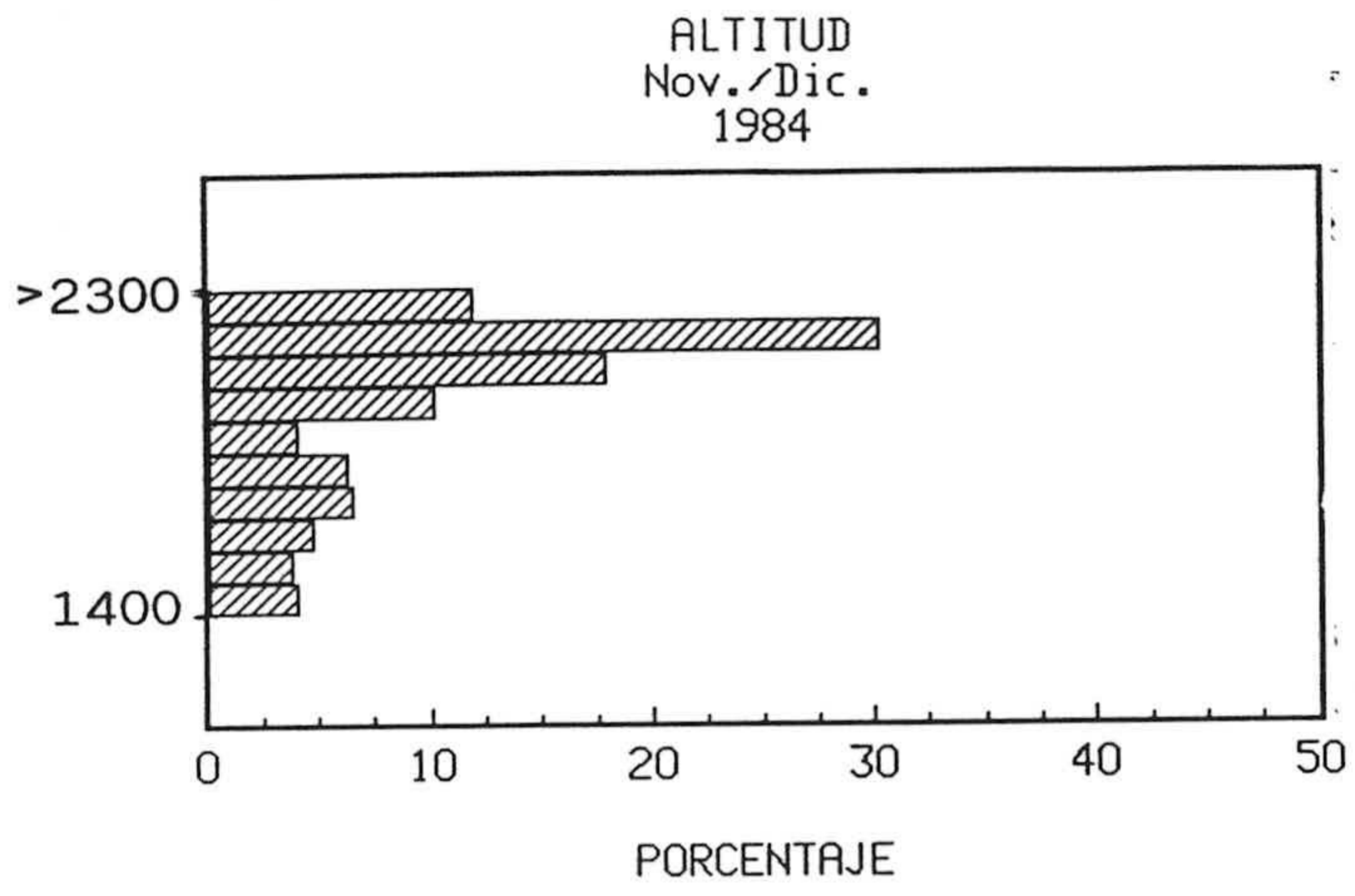


Figura IV.A2 : Porcentaje de altitudes observadas durante los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada

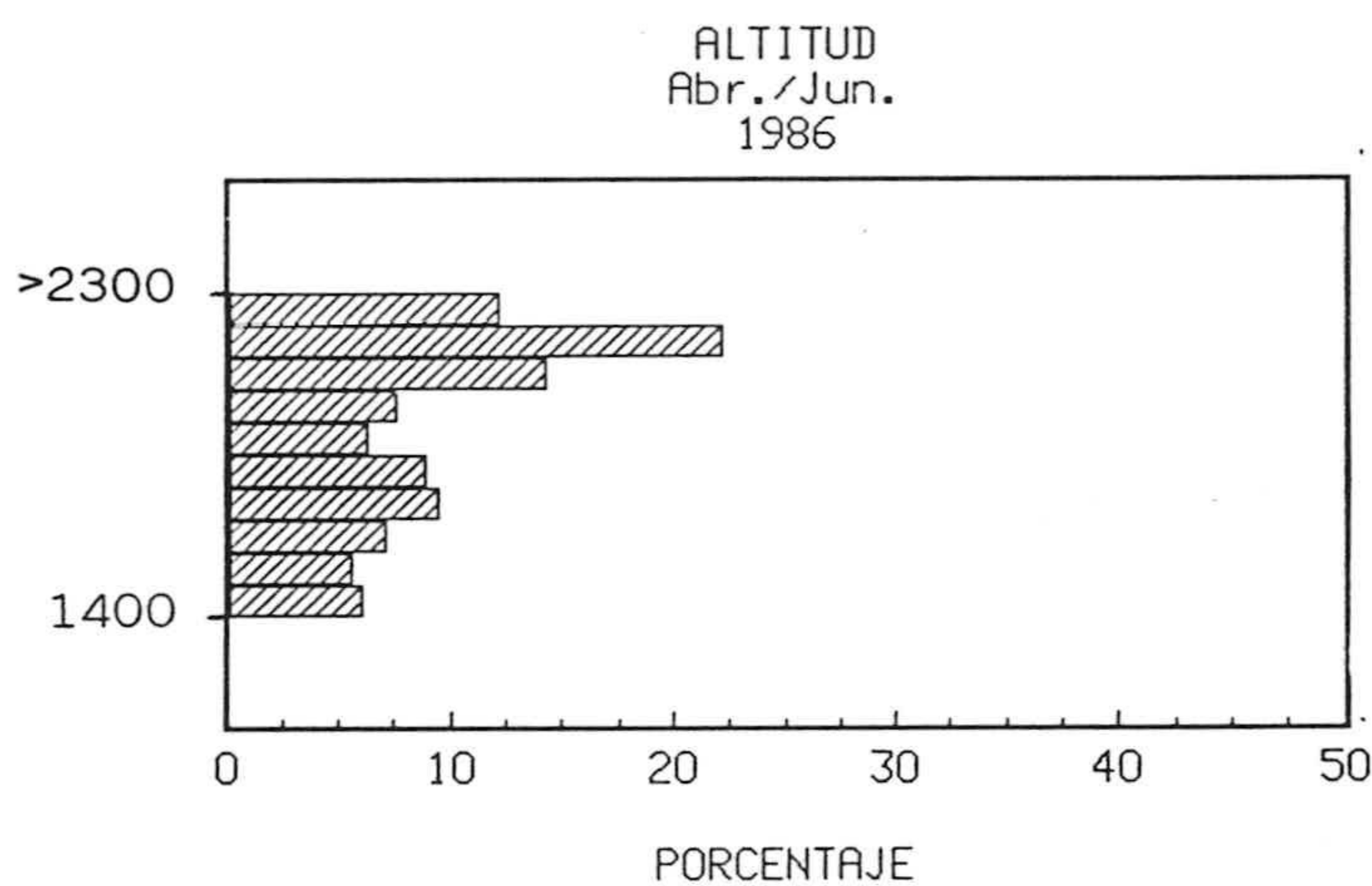
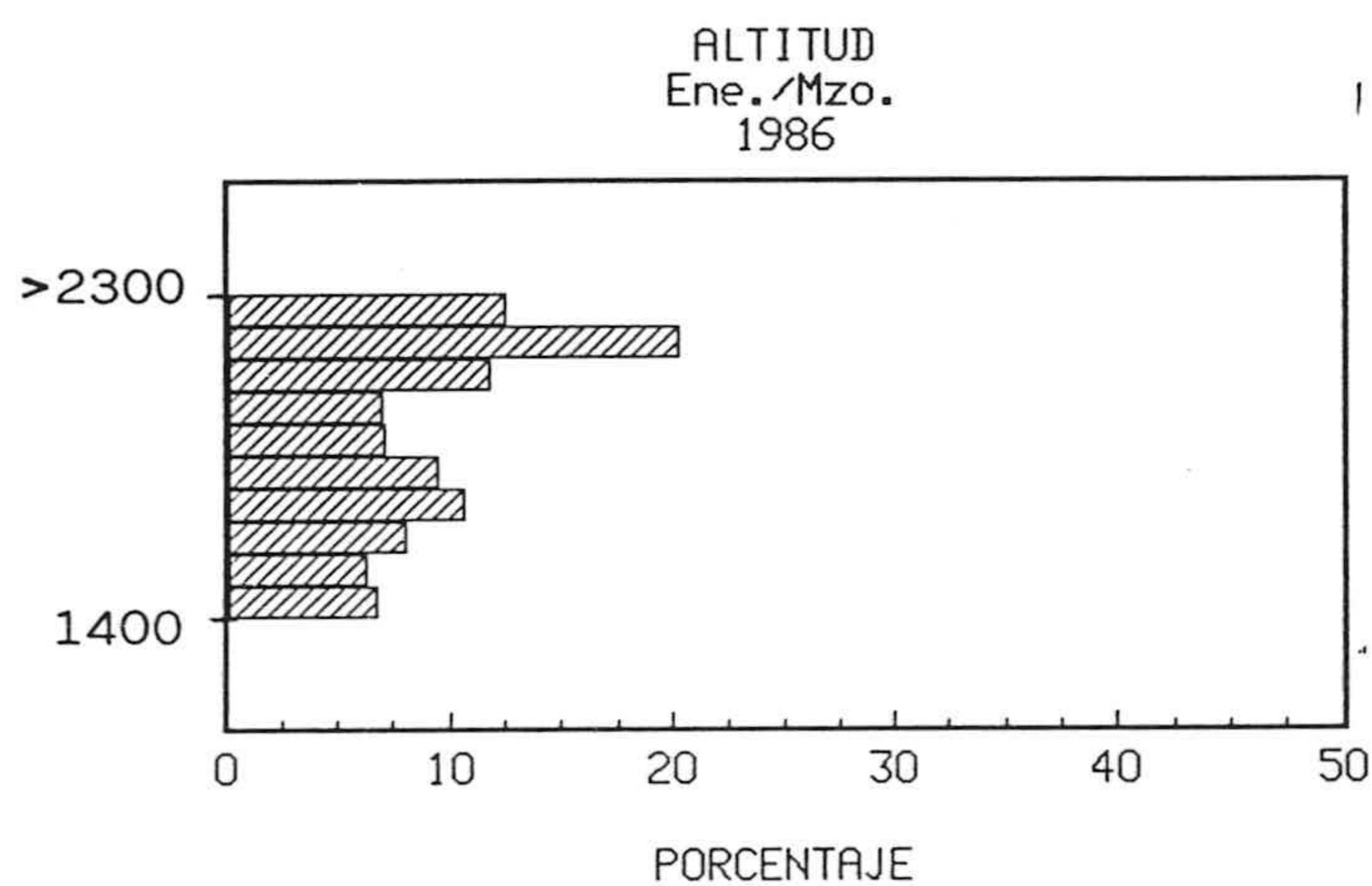
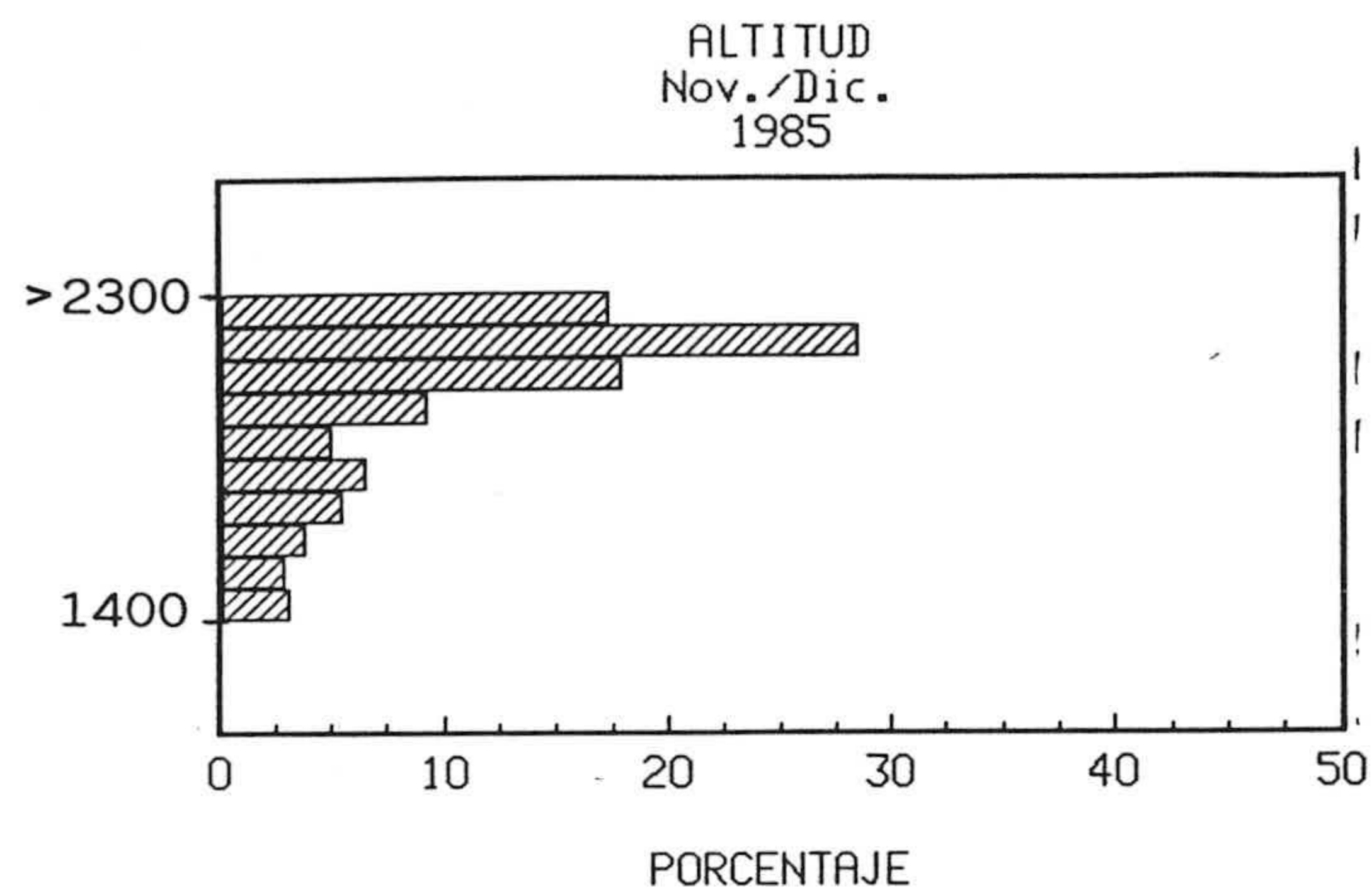


Figura IV.A2 : Porcentaje de altitudes observadas durante los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada (Nov./Dic.-1985, Ene./Mzo-1986, Abr./Jun.-1986).

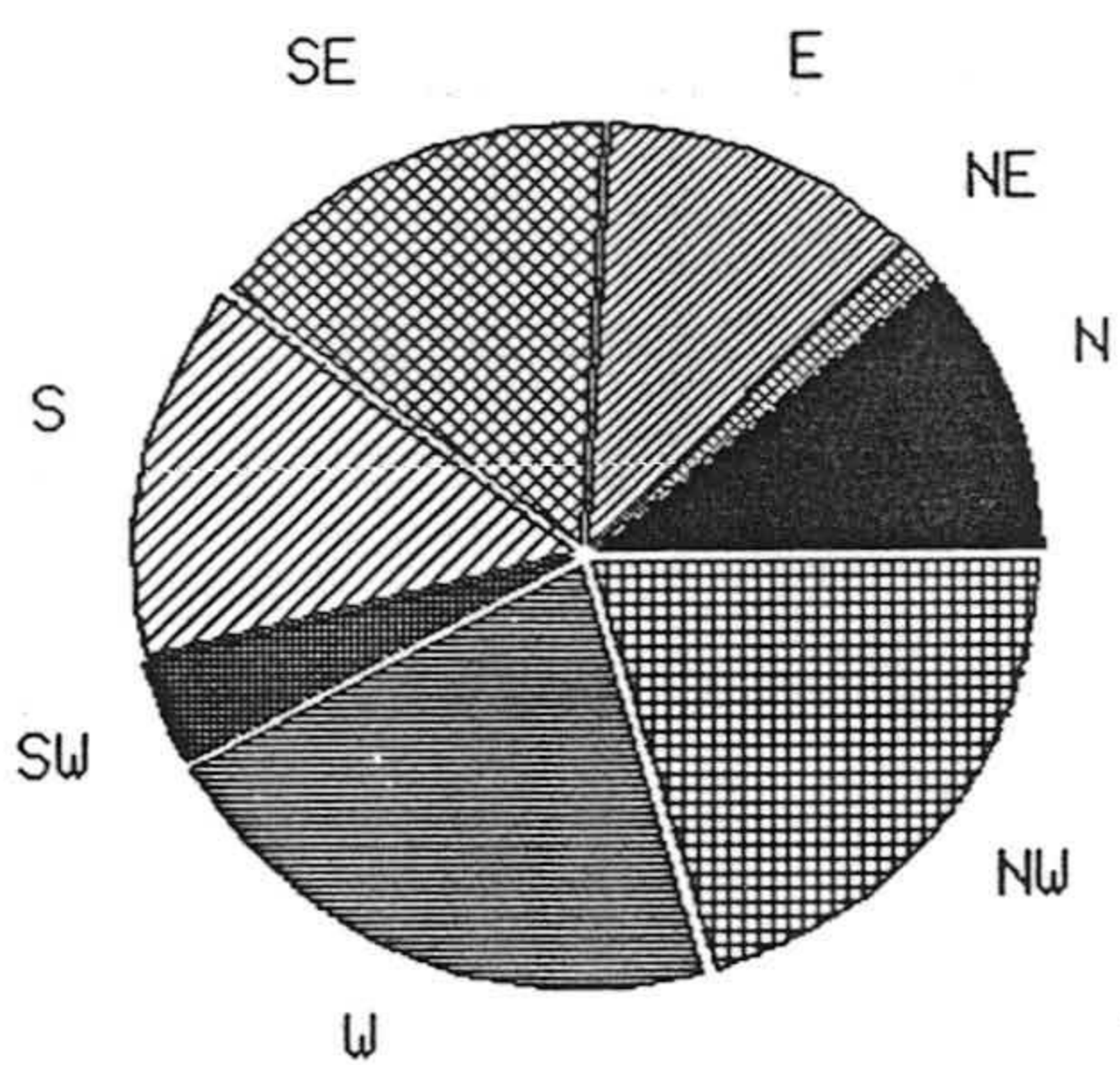
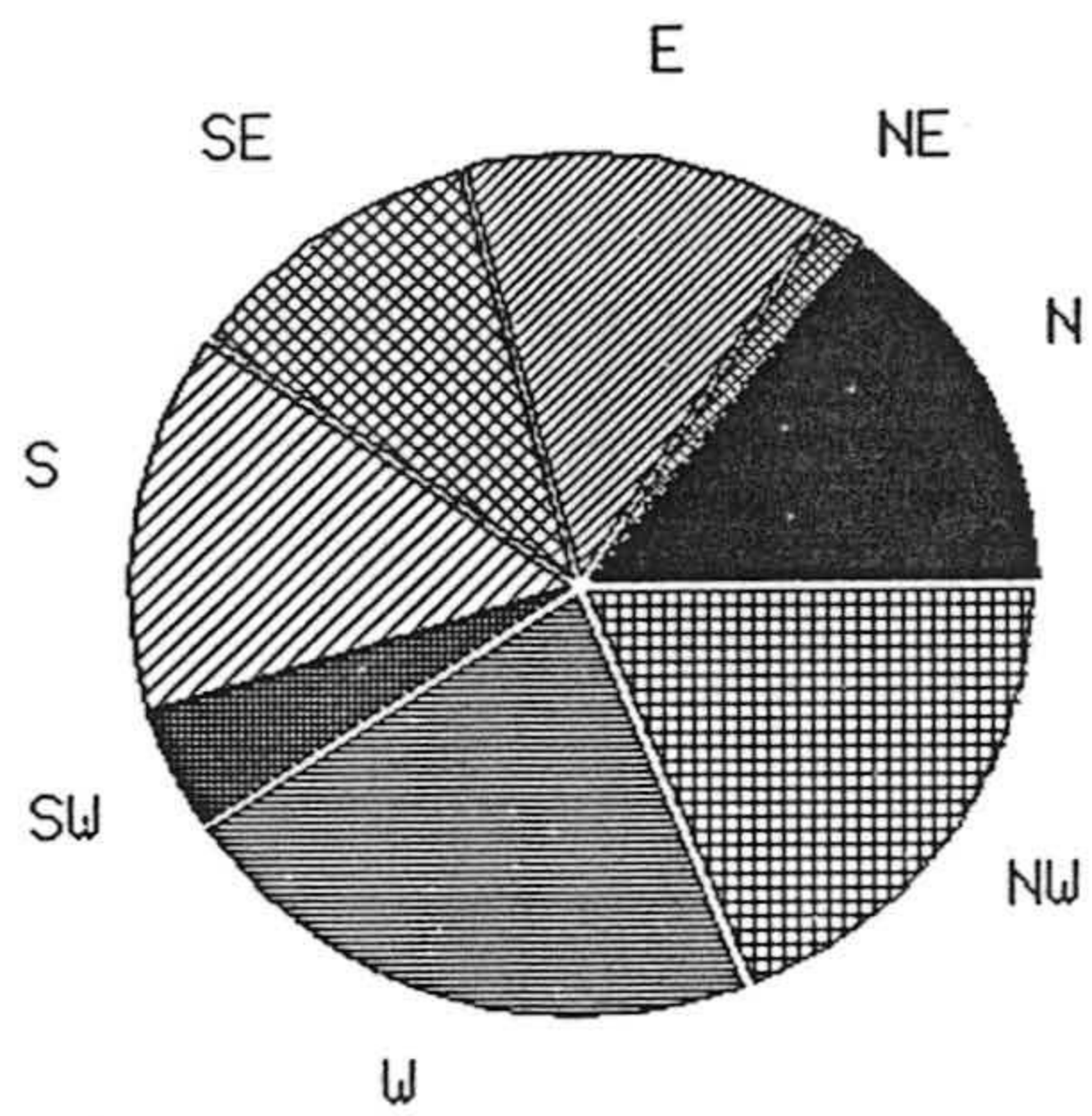
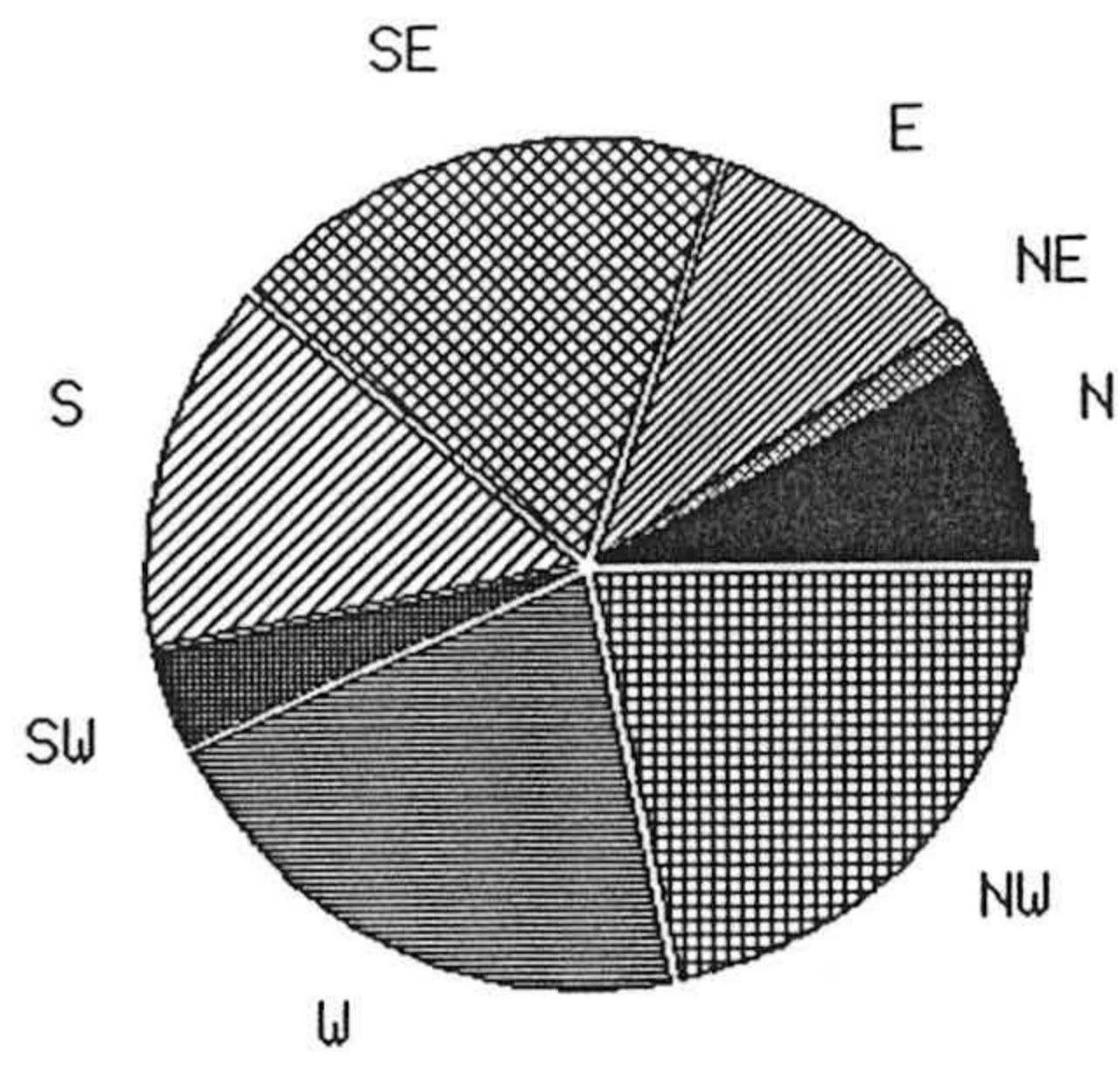
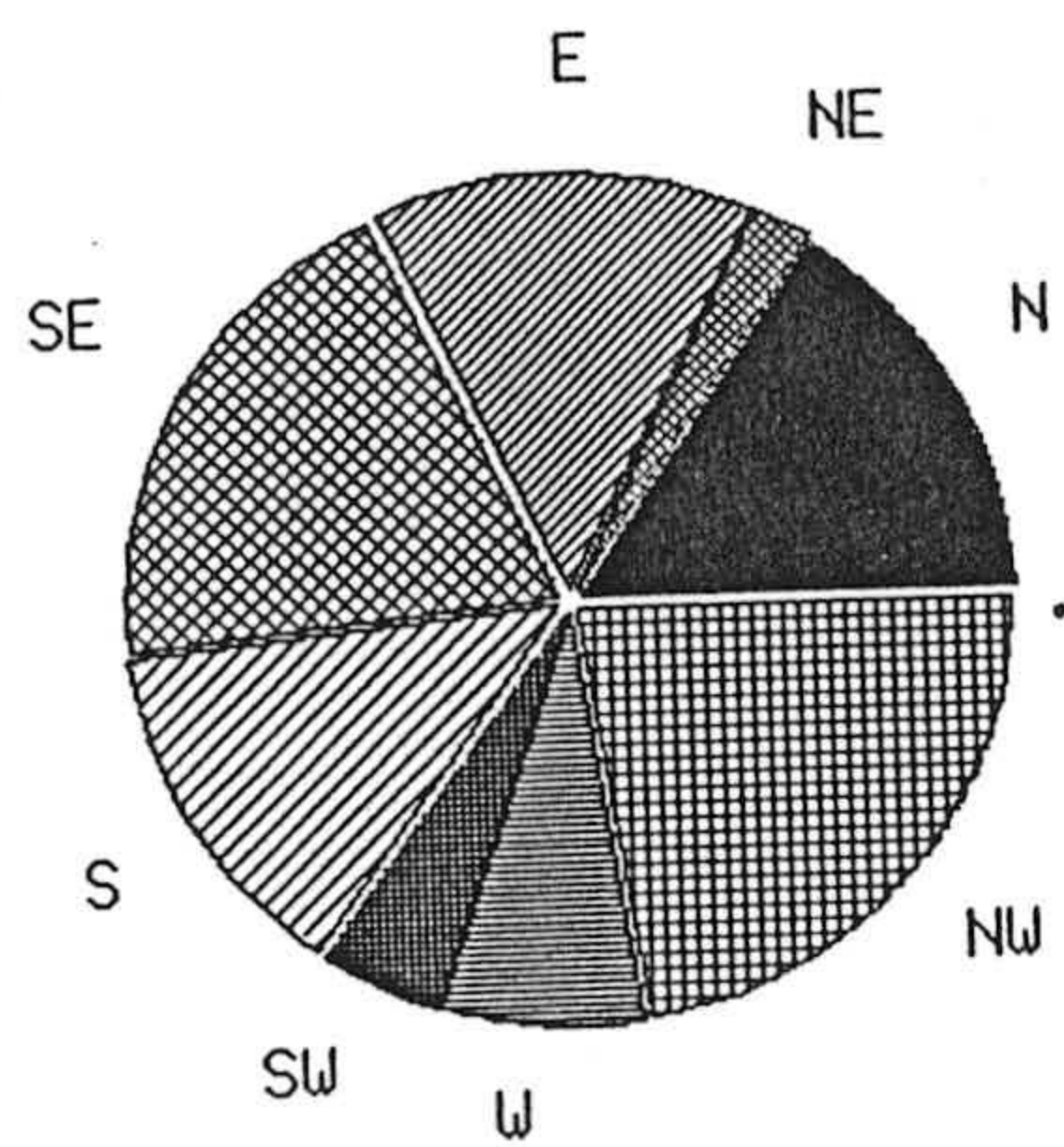
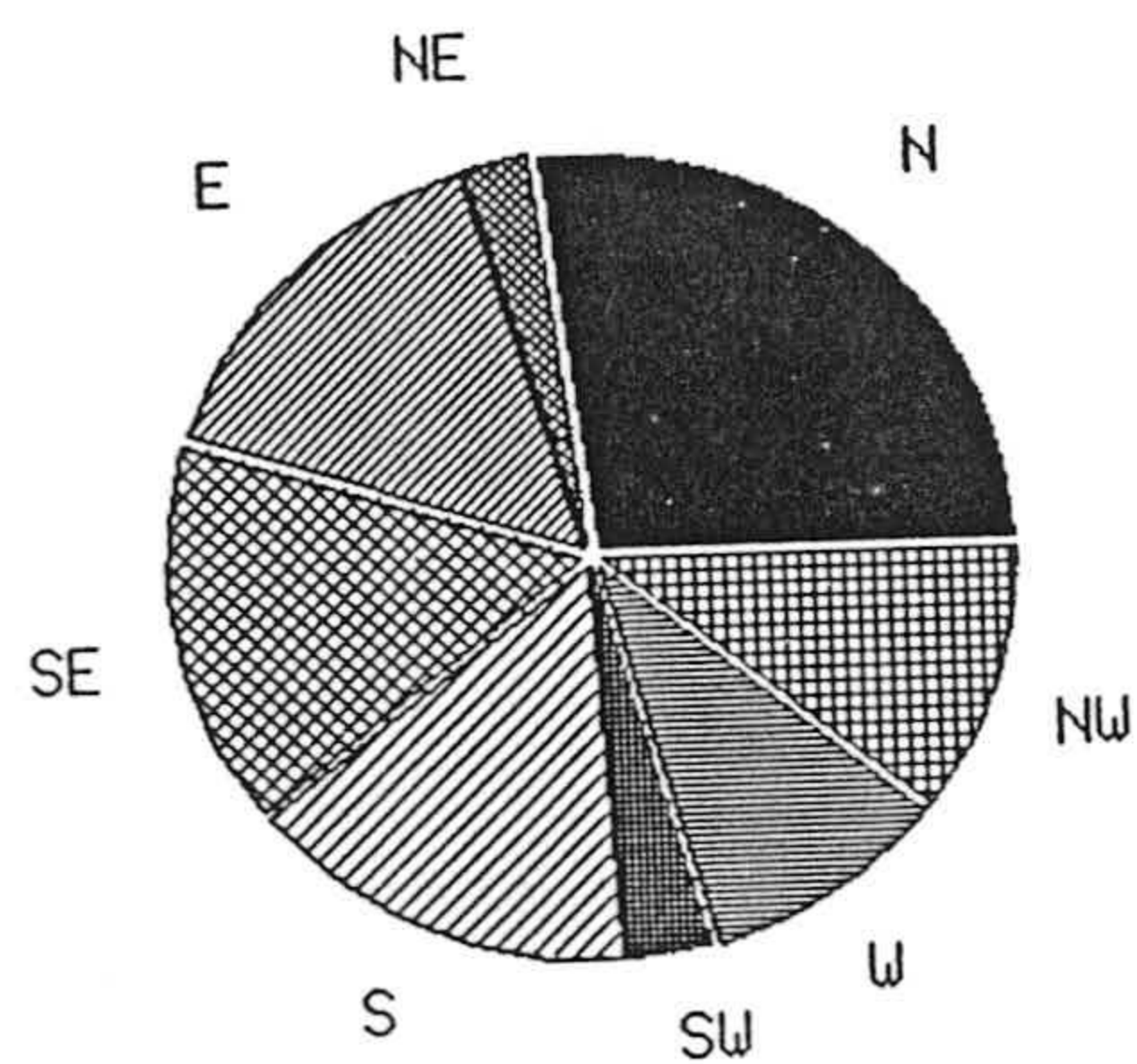


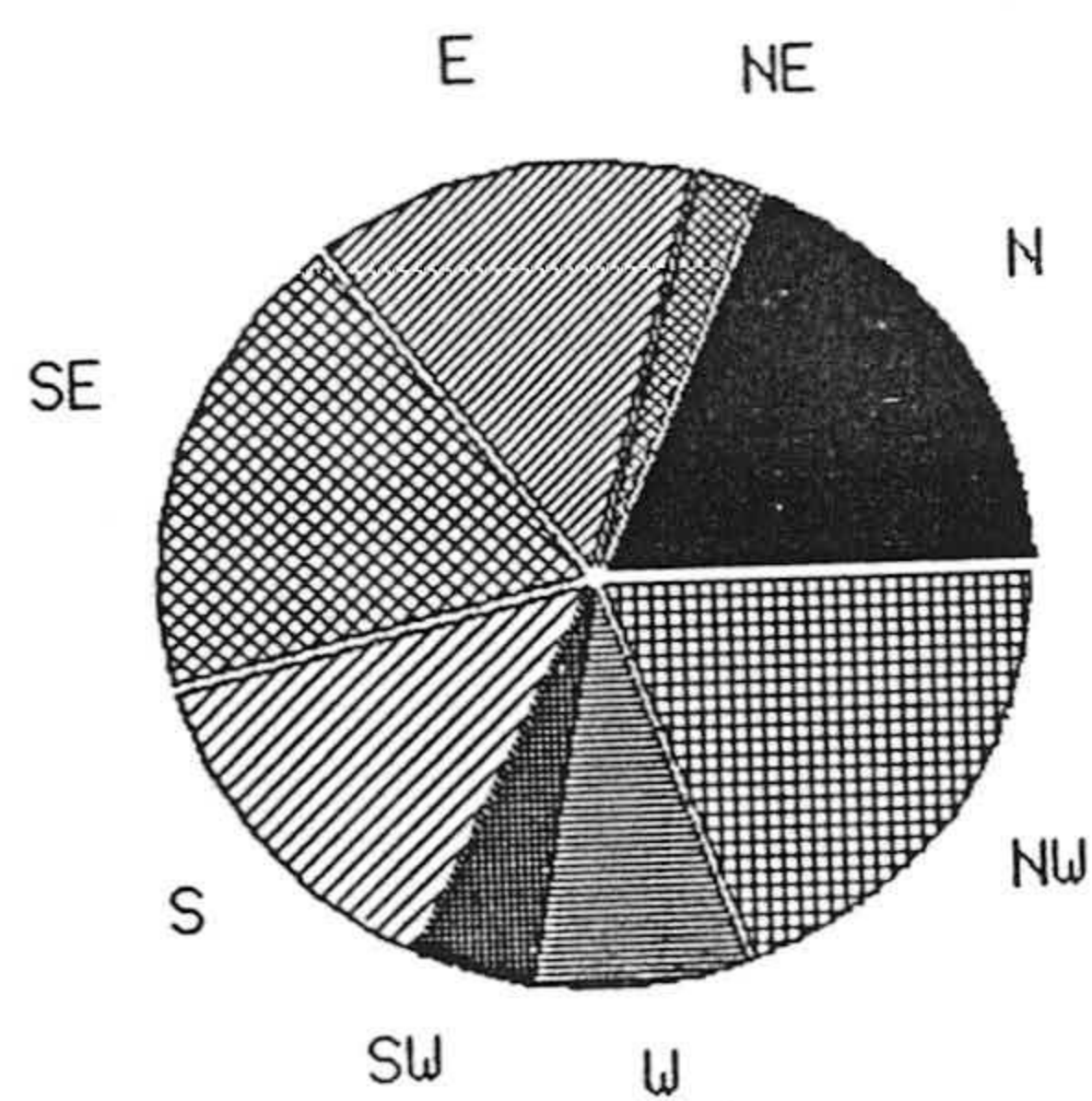
Figura IV.A3: Porcentaje de orientaciones de ladera muestreadas en las Sierras de Cazorla y Segura en Otoño-Invierno, por la mañana (1), por la tarde (2) y en el total del día (3).



4

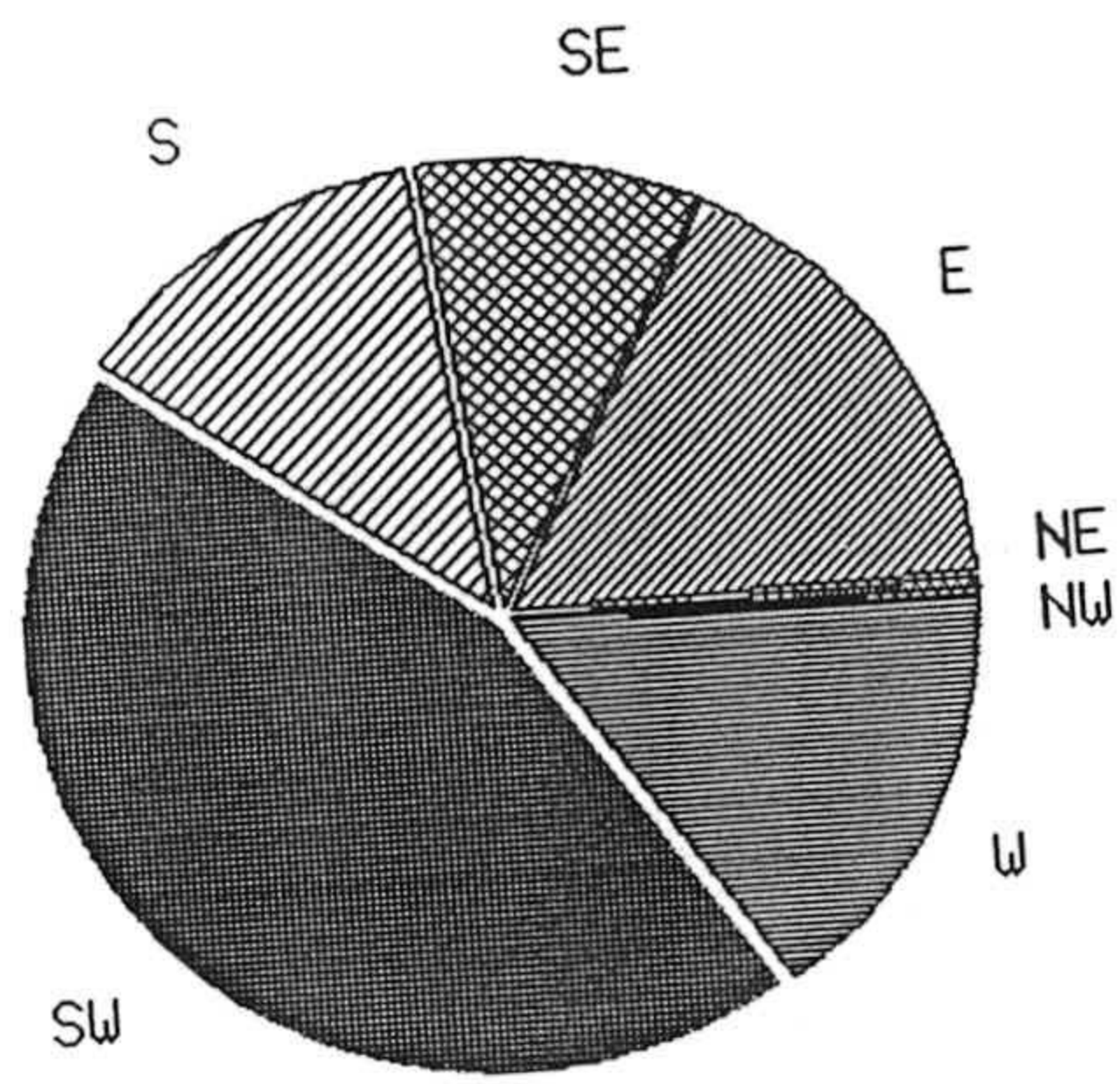


5

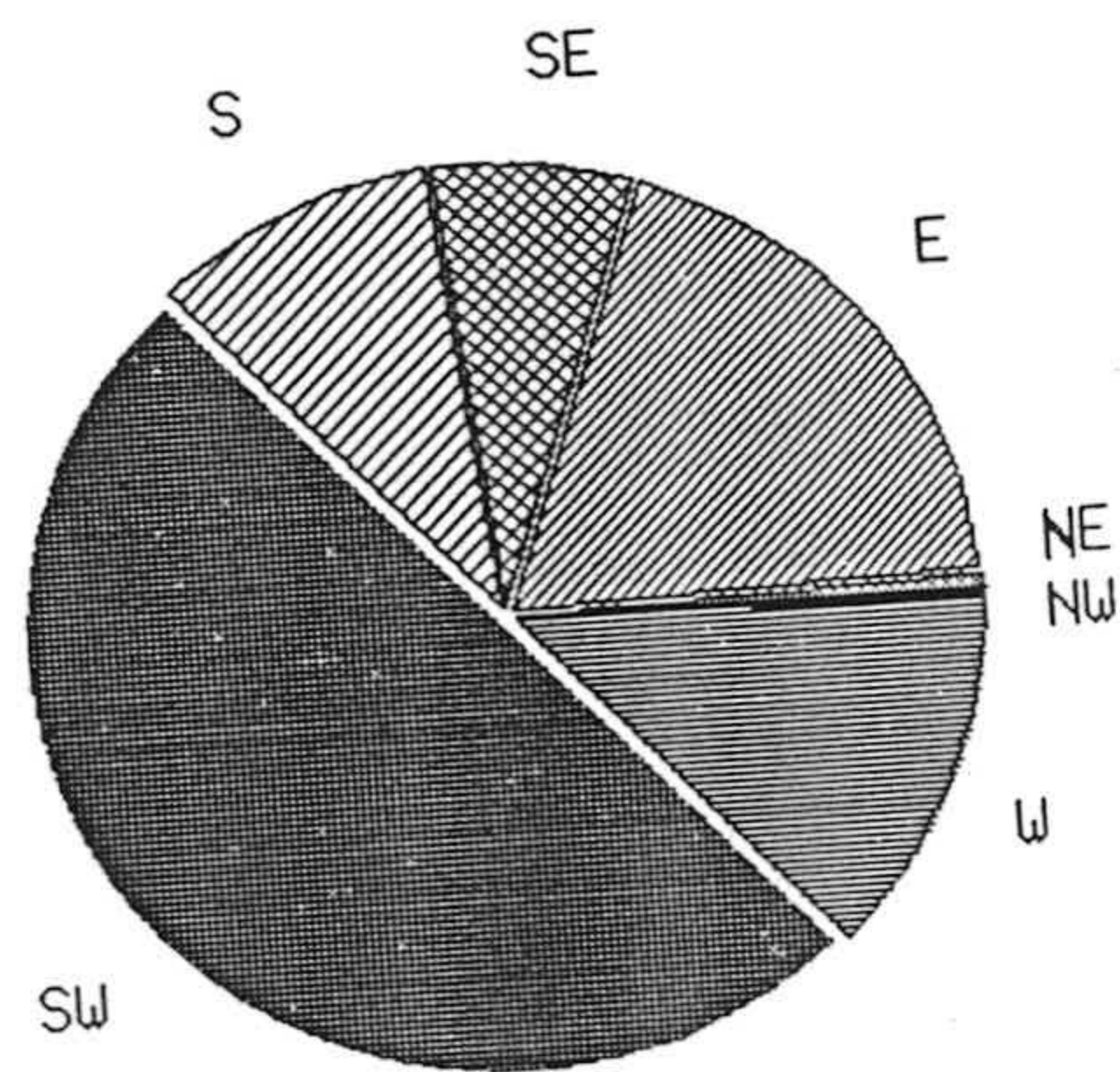


6

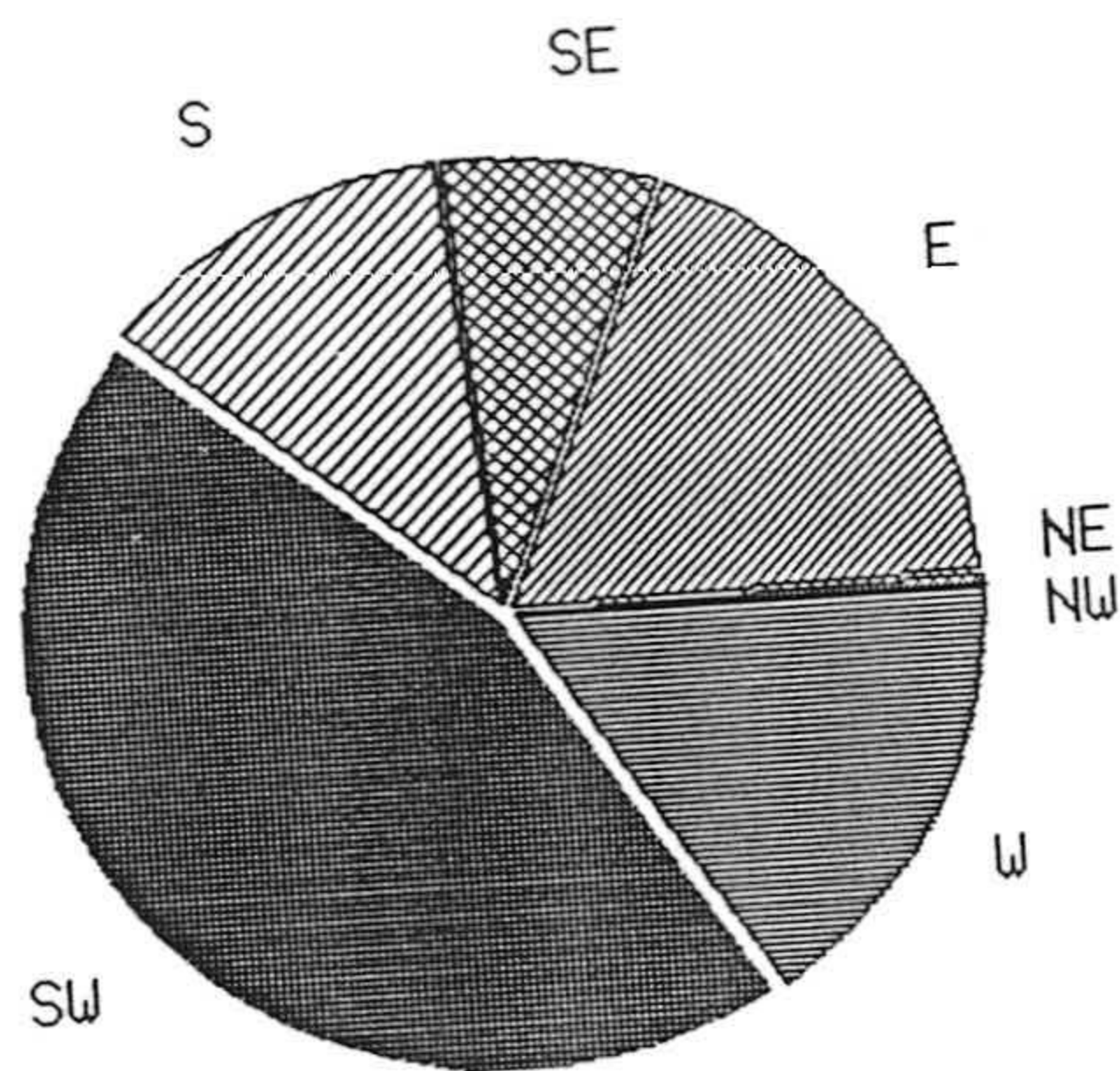
Figura IV.A3: Porcentaje de orientaciones de ladera muestreadas en las Sierras de Cazorla y Segura en Primavera-Verano, por la mañana (4), por la tarde (5) y en el total del día (6).



Nov./Dic. 1984

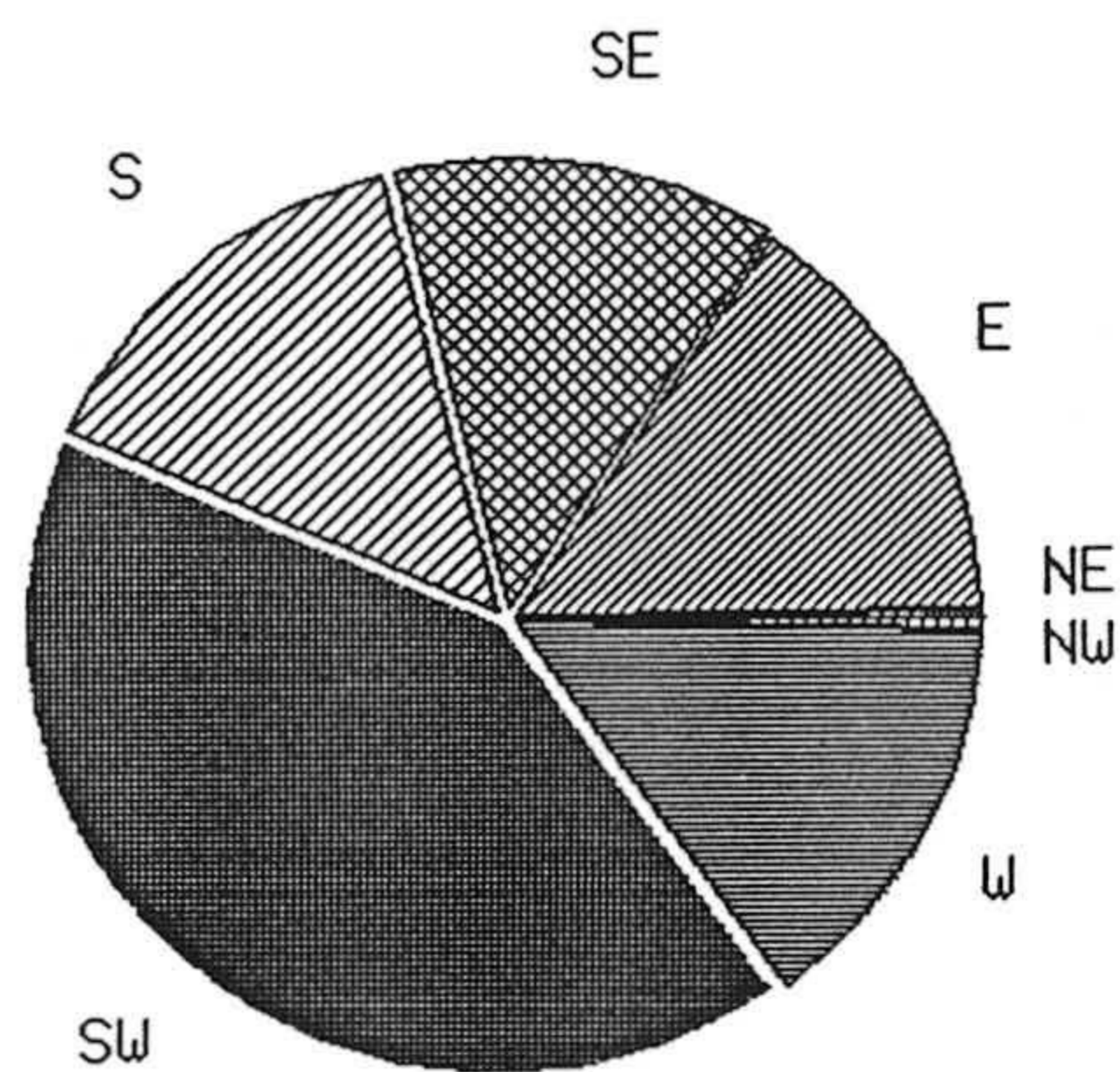


Abr./Jun. 1985

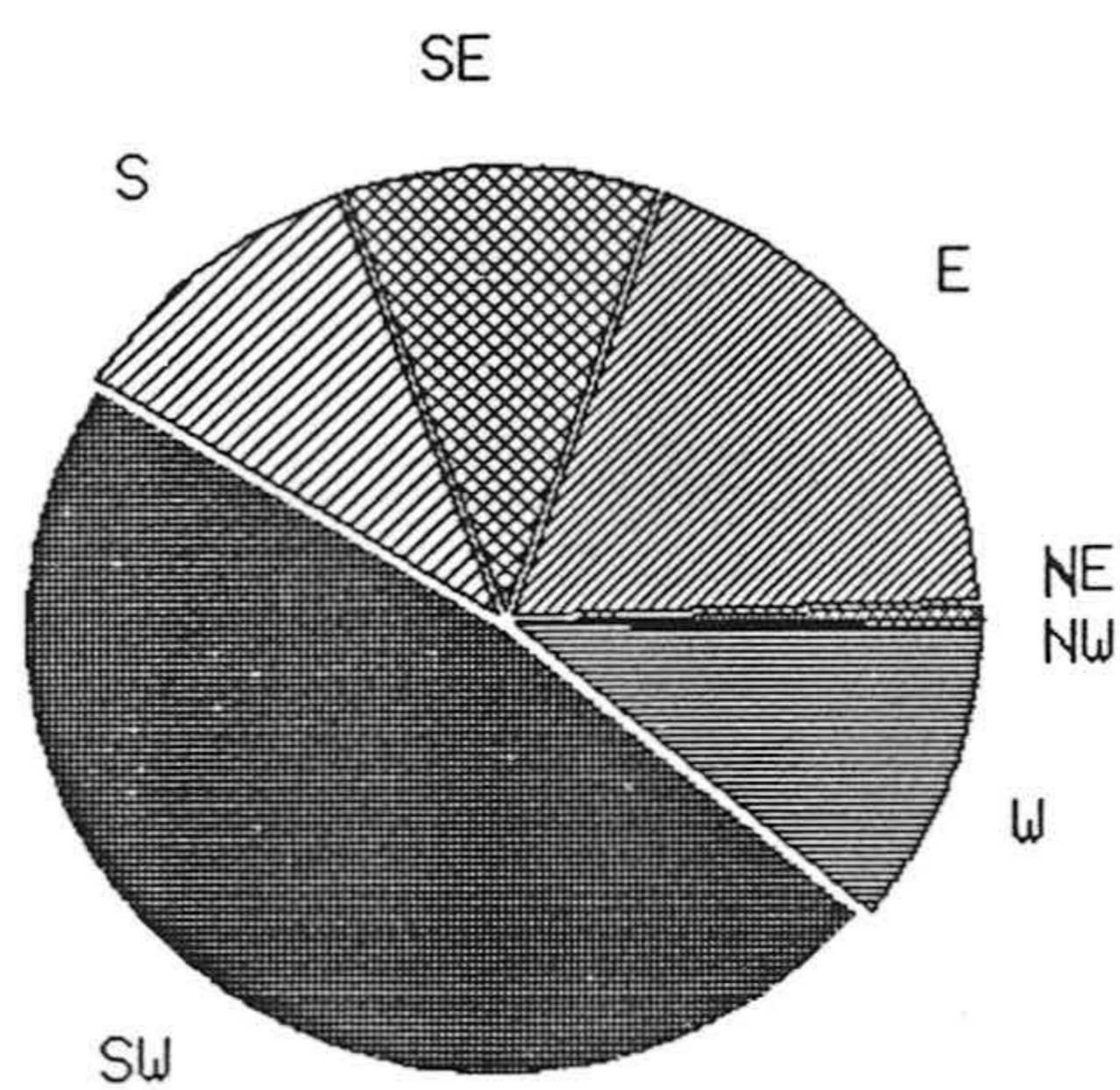


Jul./Sep. 1985

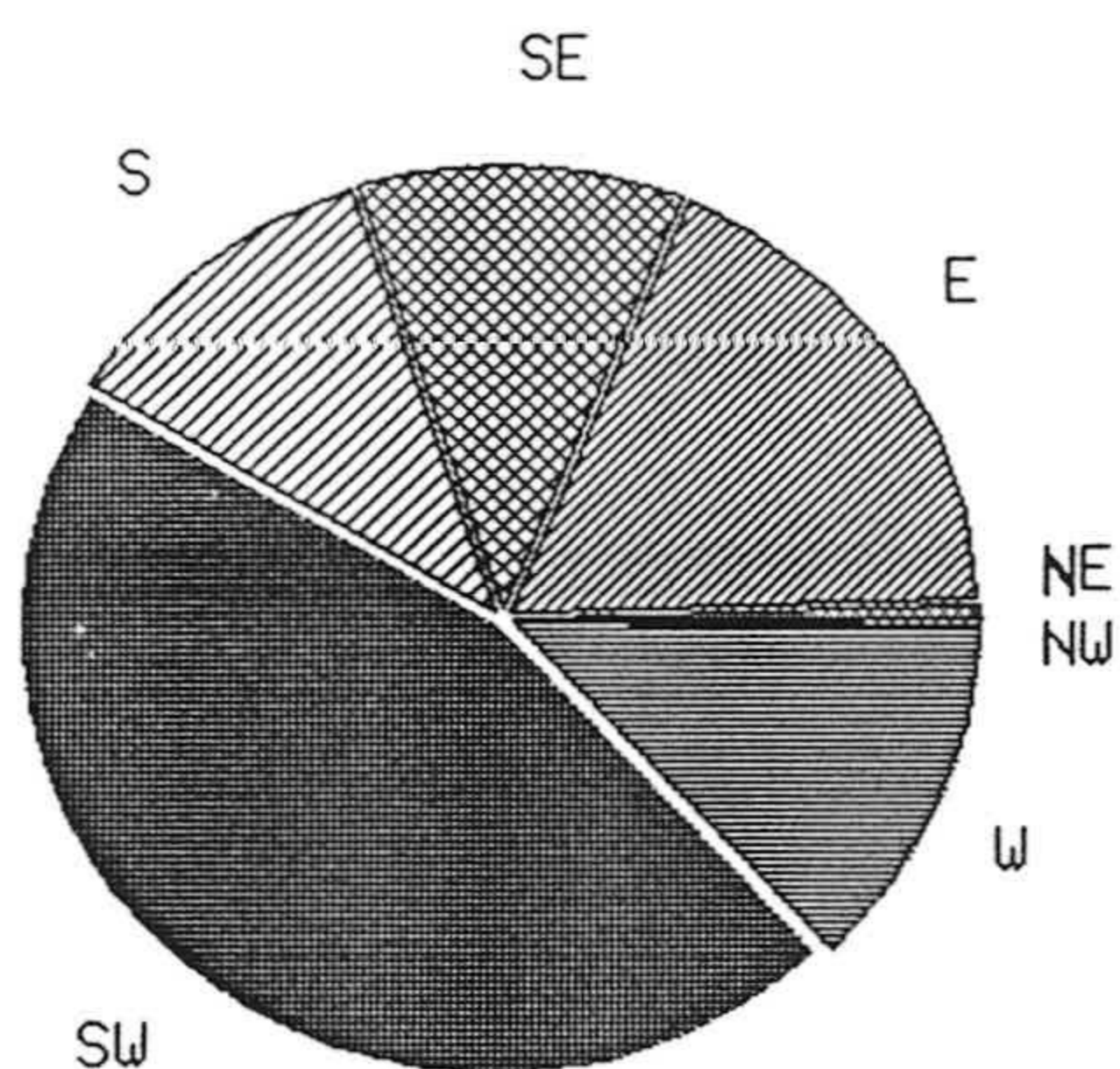
Figura IV.A4 : Porcentaje de orientaciones de ladera observadas durante los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada. (Nov./Dic.-1984, Abr./Jun.-1985, Jul./Sep.-1985).



Nov./Dic. 1985



Ene./Mzo. 1986



Abr./Jun. 1986

Figura IV.A4 : Porcentaje de orientaciones de ladera observadas durante los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada. (Nov./Dic.-1985, Ene./Mzo.-1986, Abr./Jun.-1986).

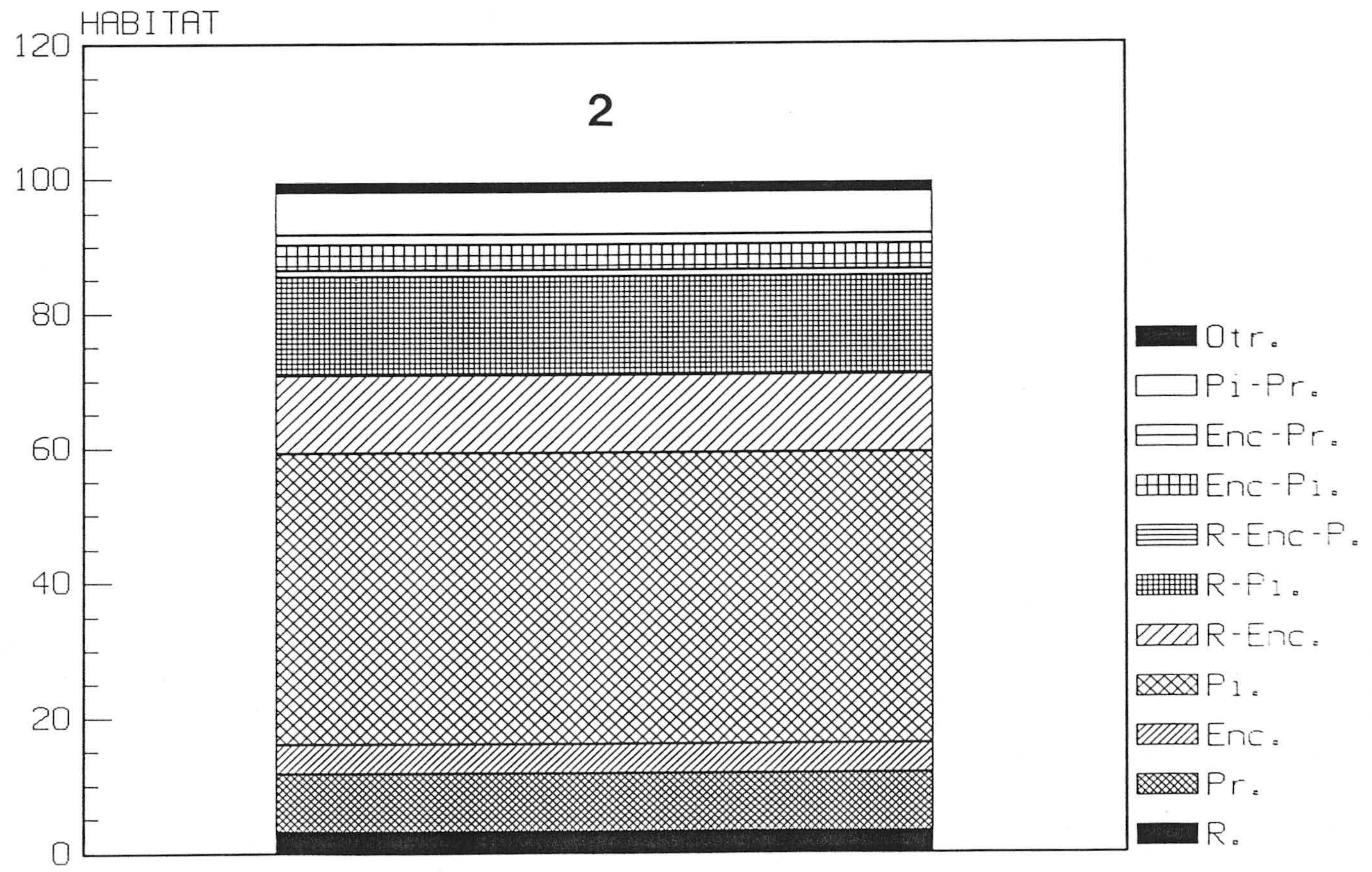
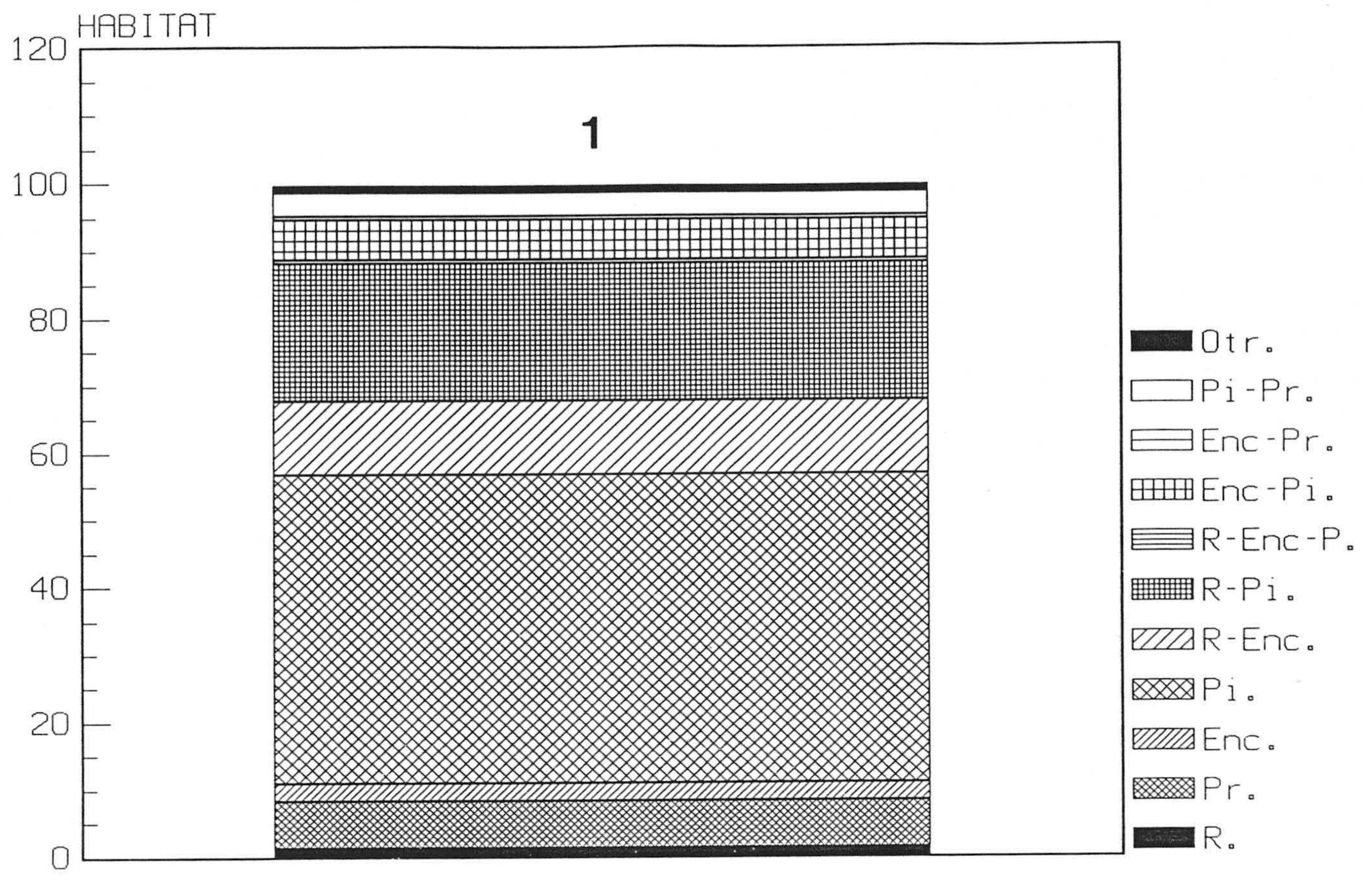
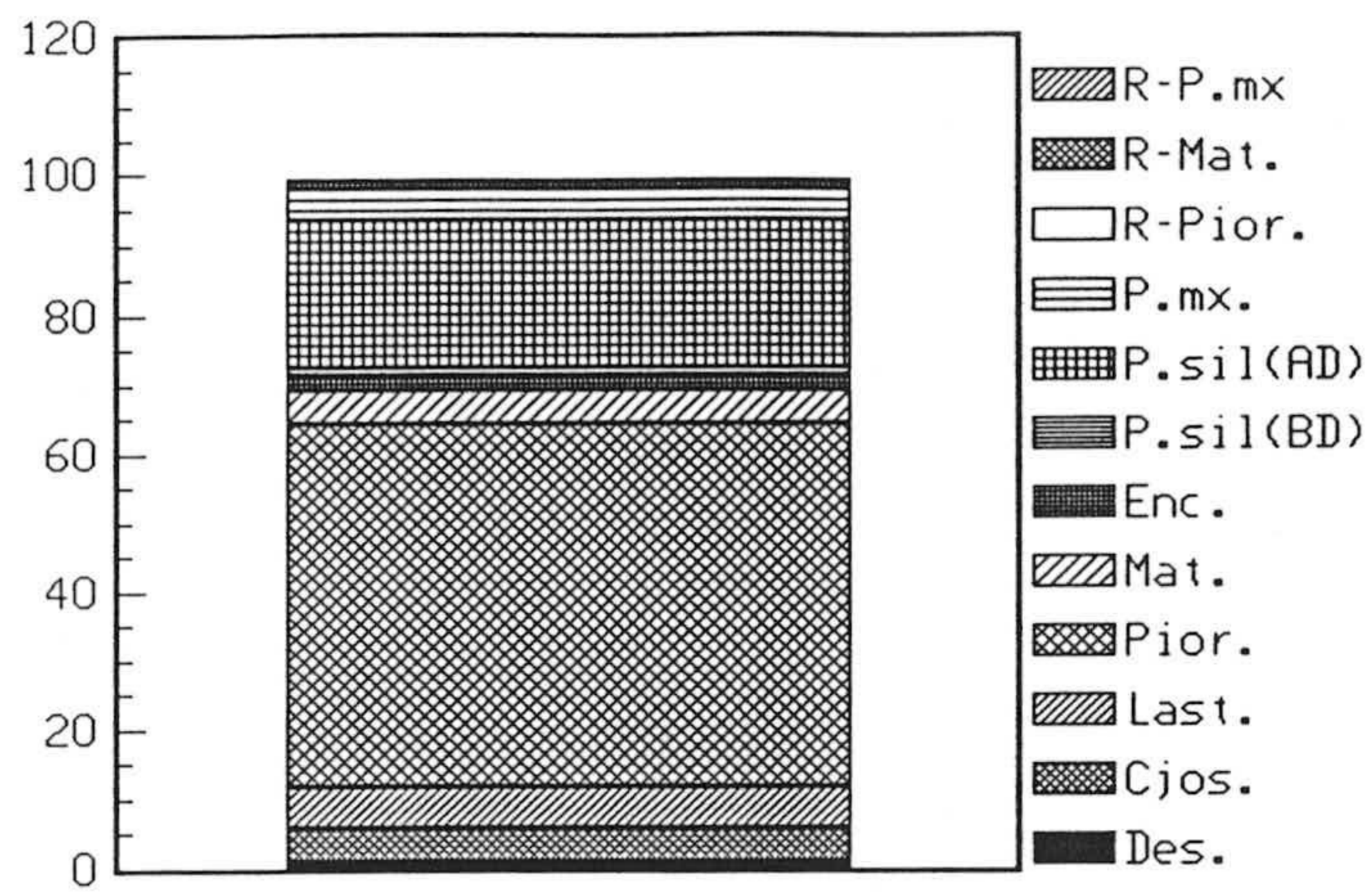
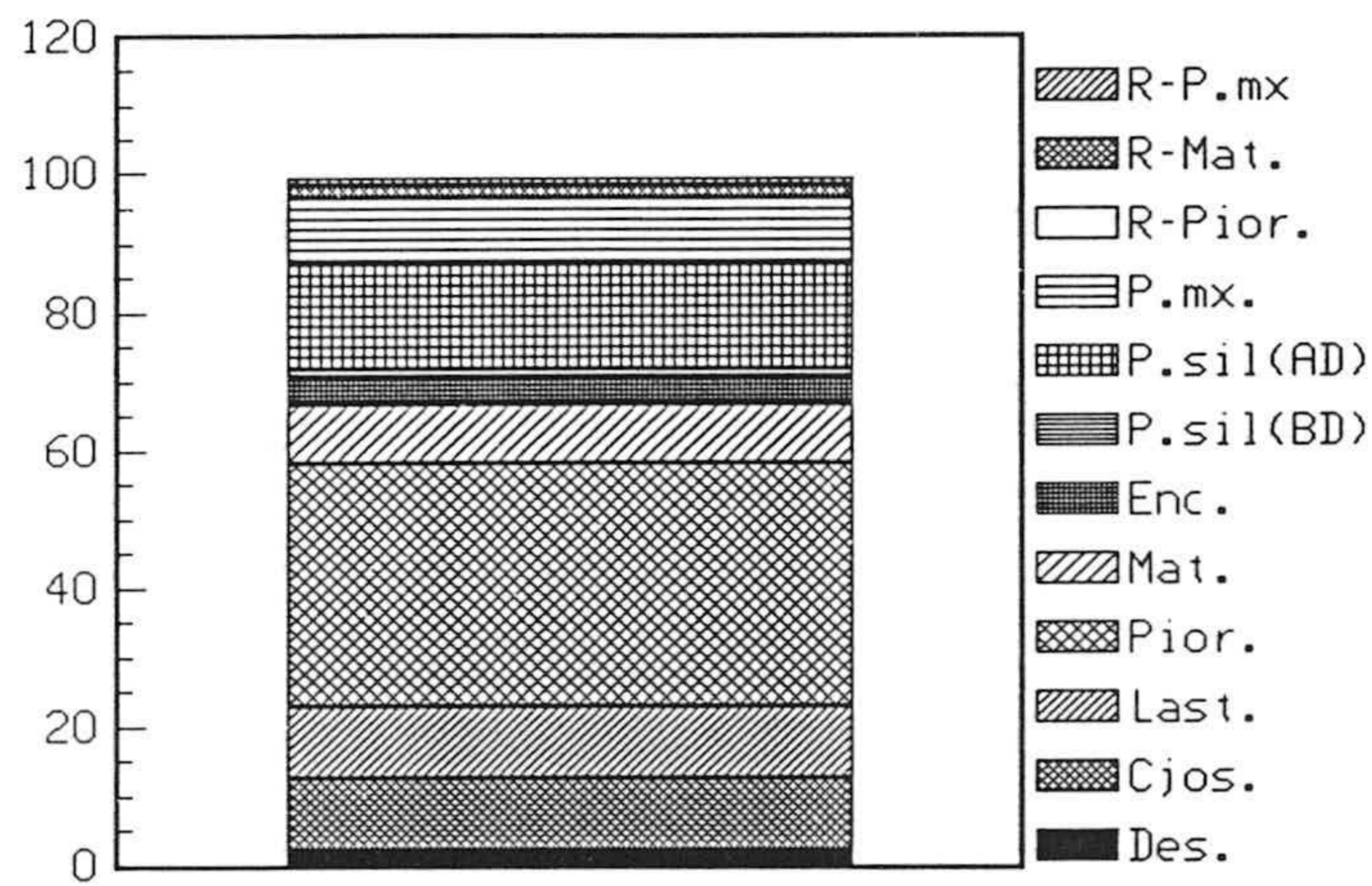


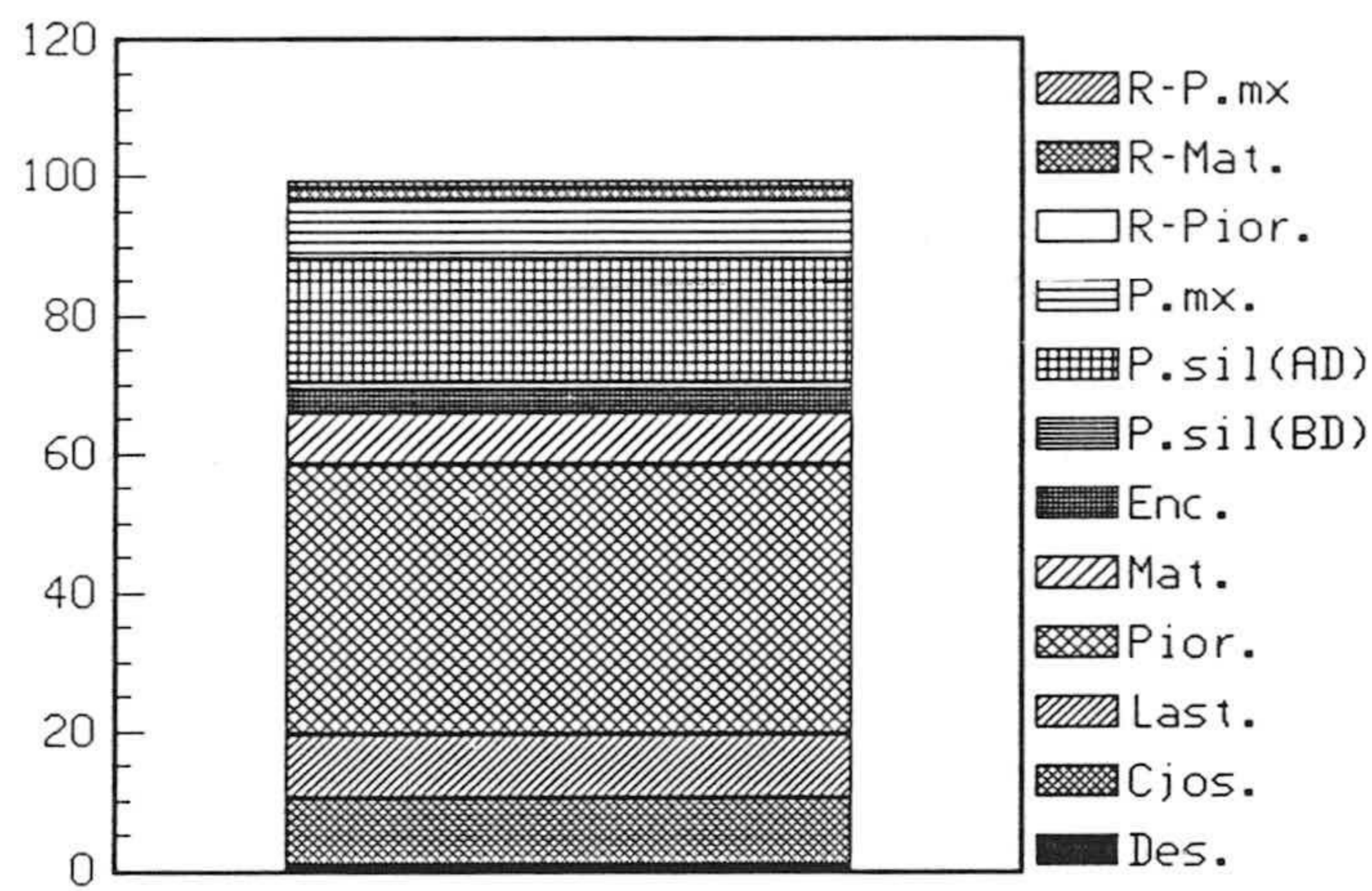
Figura IV.A5: Porcentaje de cada habitat muestreado en las Sierras de Cazorla y Segura en Otoño-Invierno (1) y Primavera-Verano (2). (ver texto).



Nov./Dic. 1985

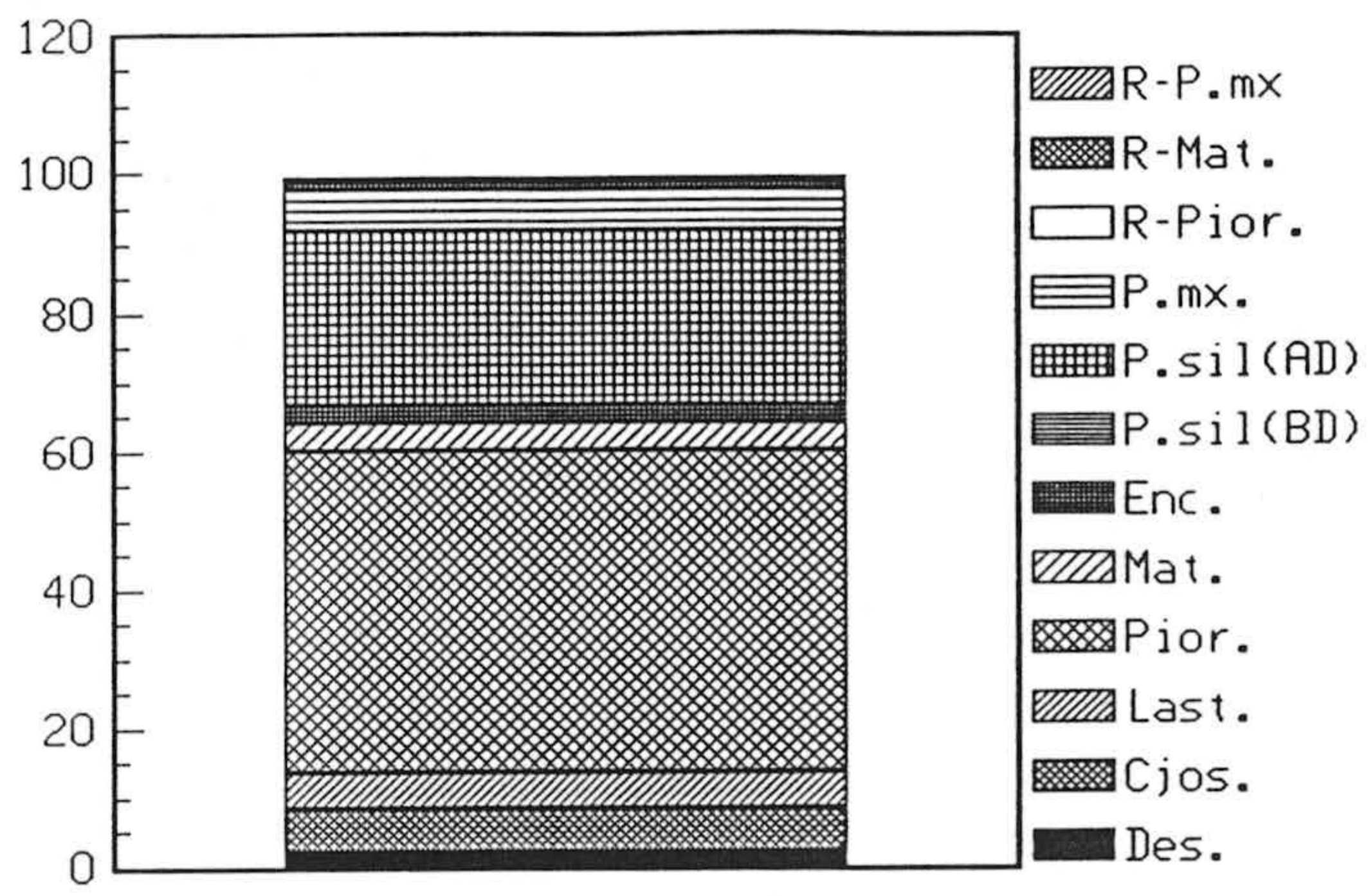


Ene./Mzo. 1986

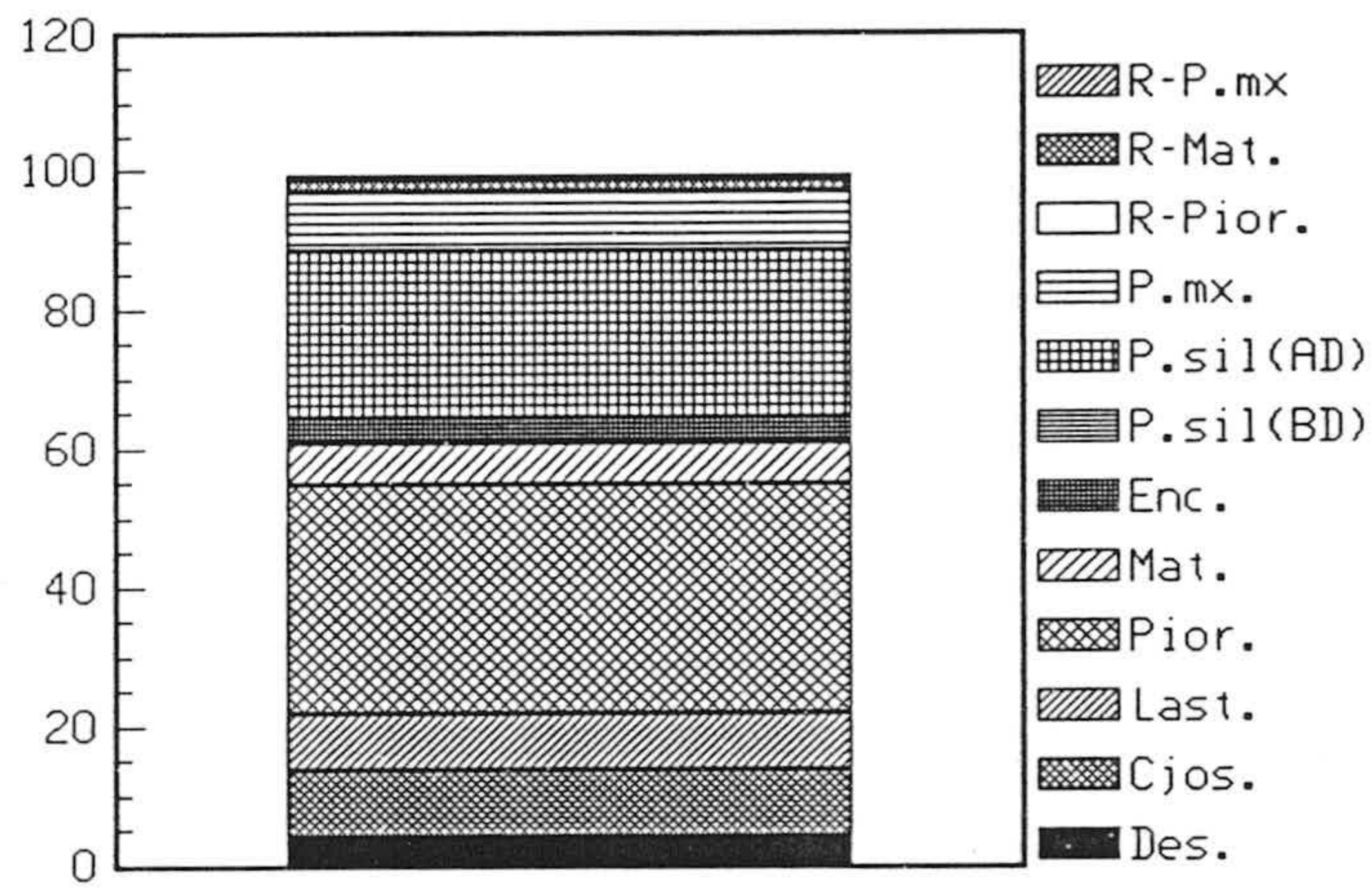


Abr./Jun. 1986

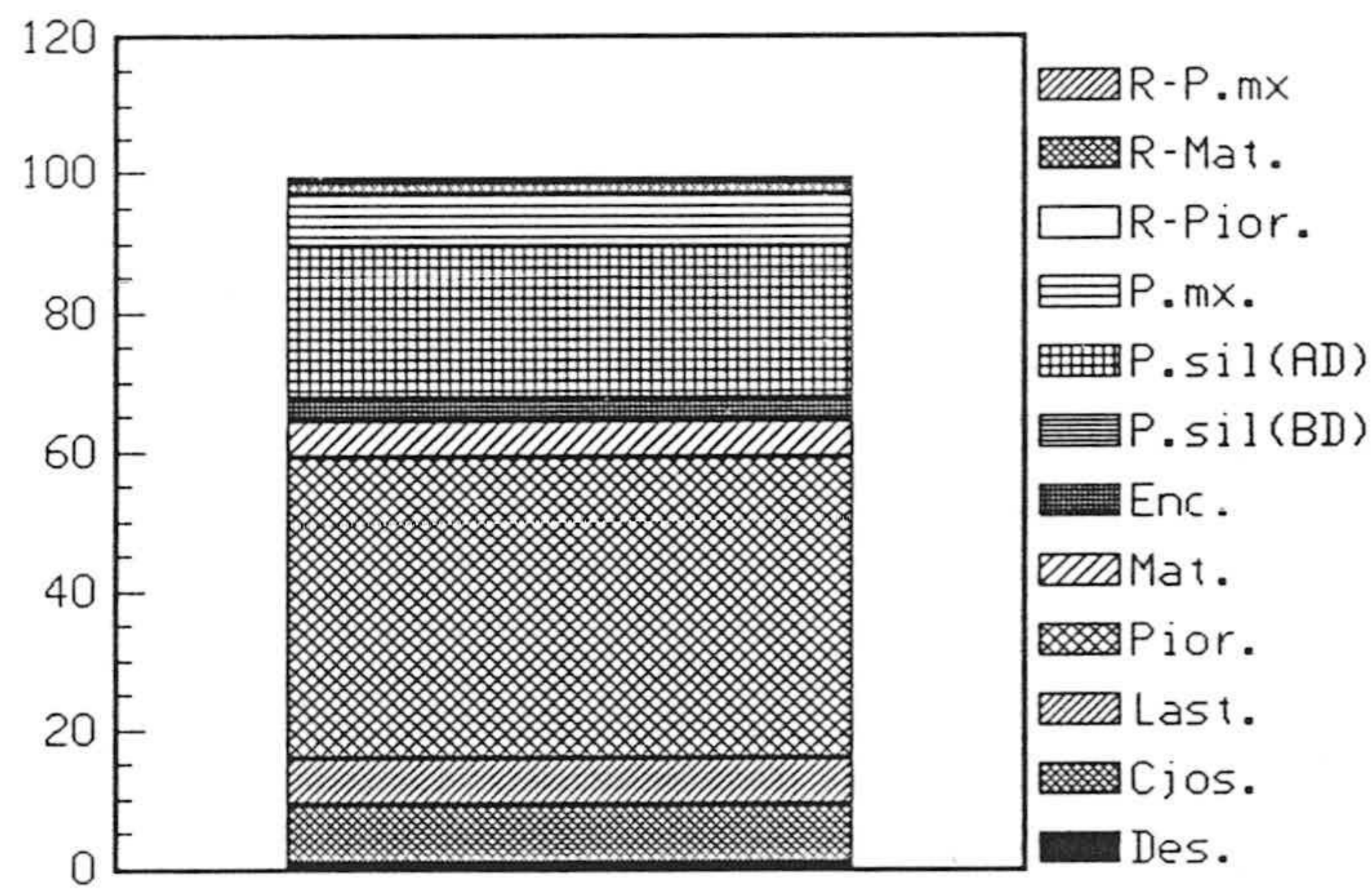
Figura IV.A6: Porcentaje de cada habitat muestreado en los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada.(Nov./Dic.-1985, Ene./Mzo.-1986, Abr./Jun.-1986). (ver texto)



Nov./Dic. 1984



Abr./Jun. 1985



Jul./Sep. 1985

Figura IV.A6: Porcentaje de cada habitat muestreado en los distintos períodos de estudio en Sierra Nevada. (ver texto)

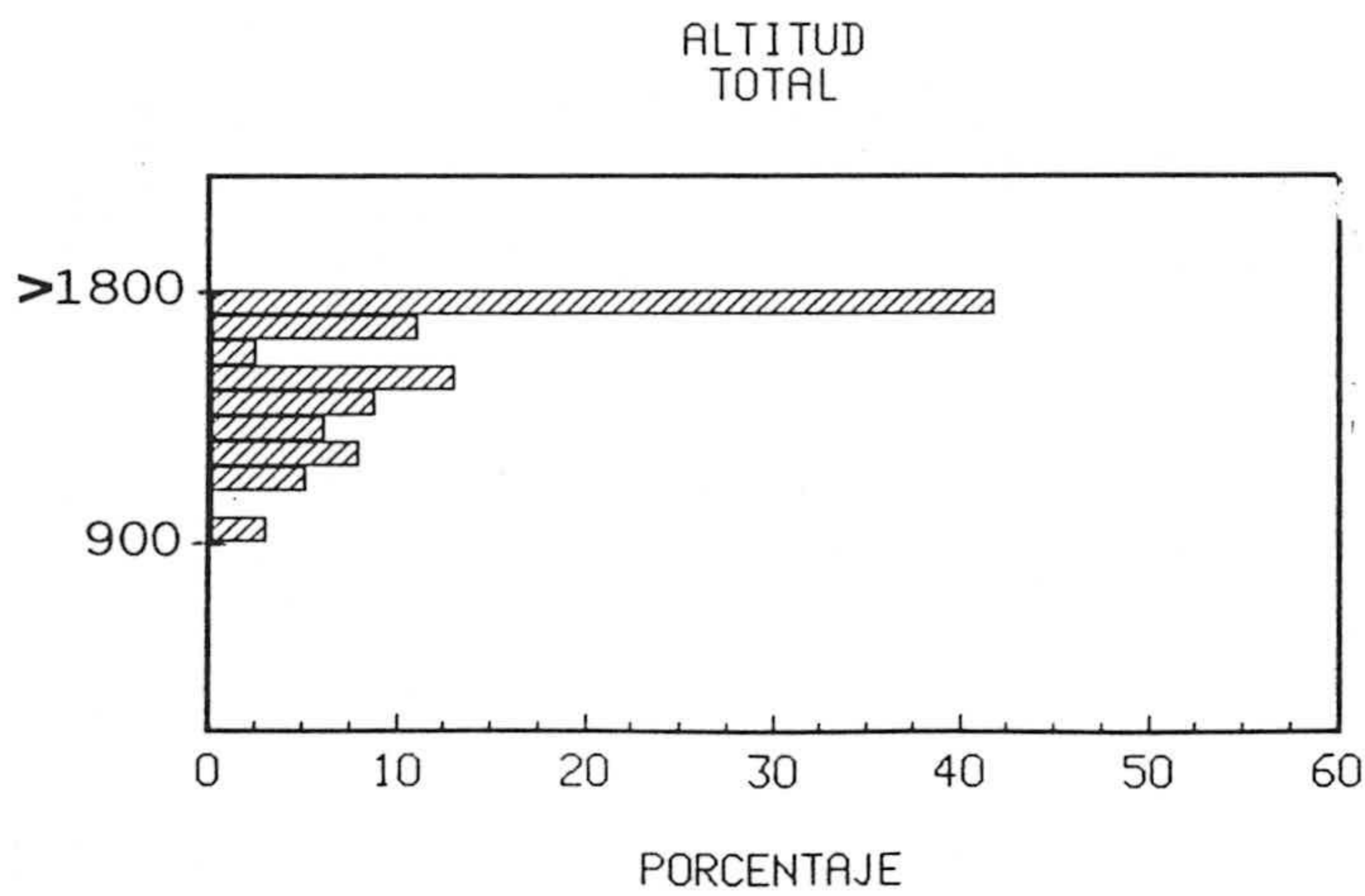
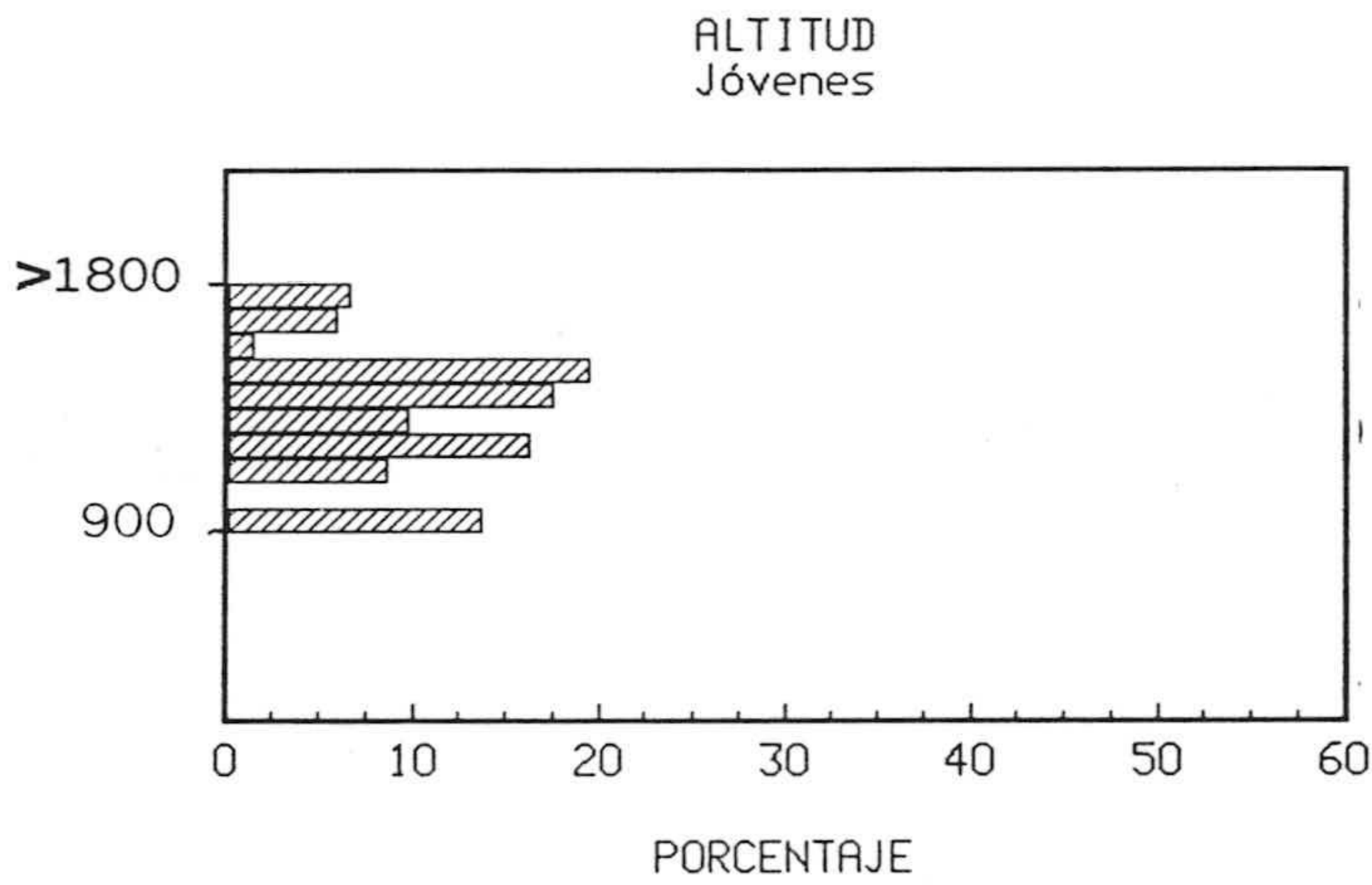
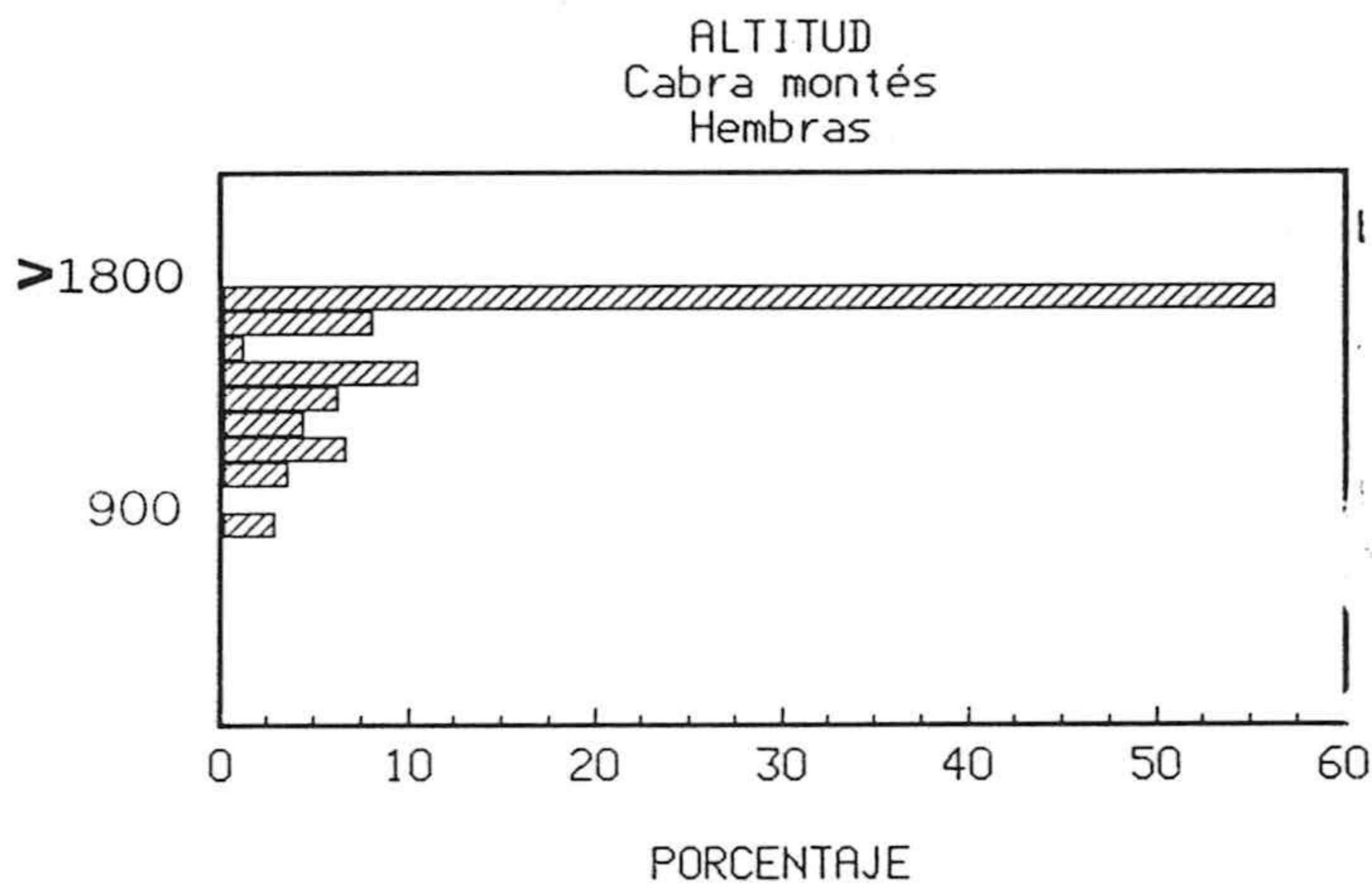
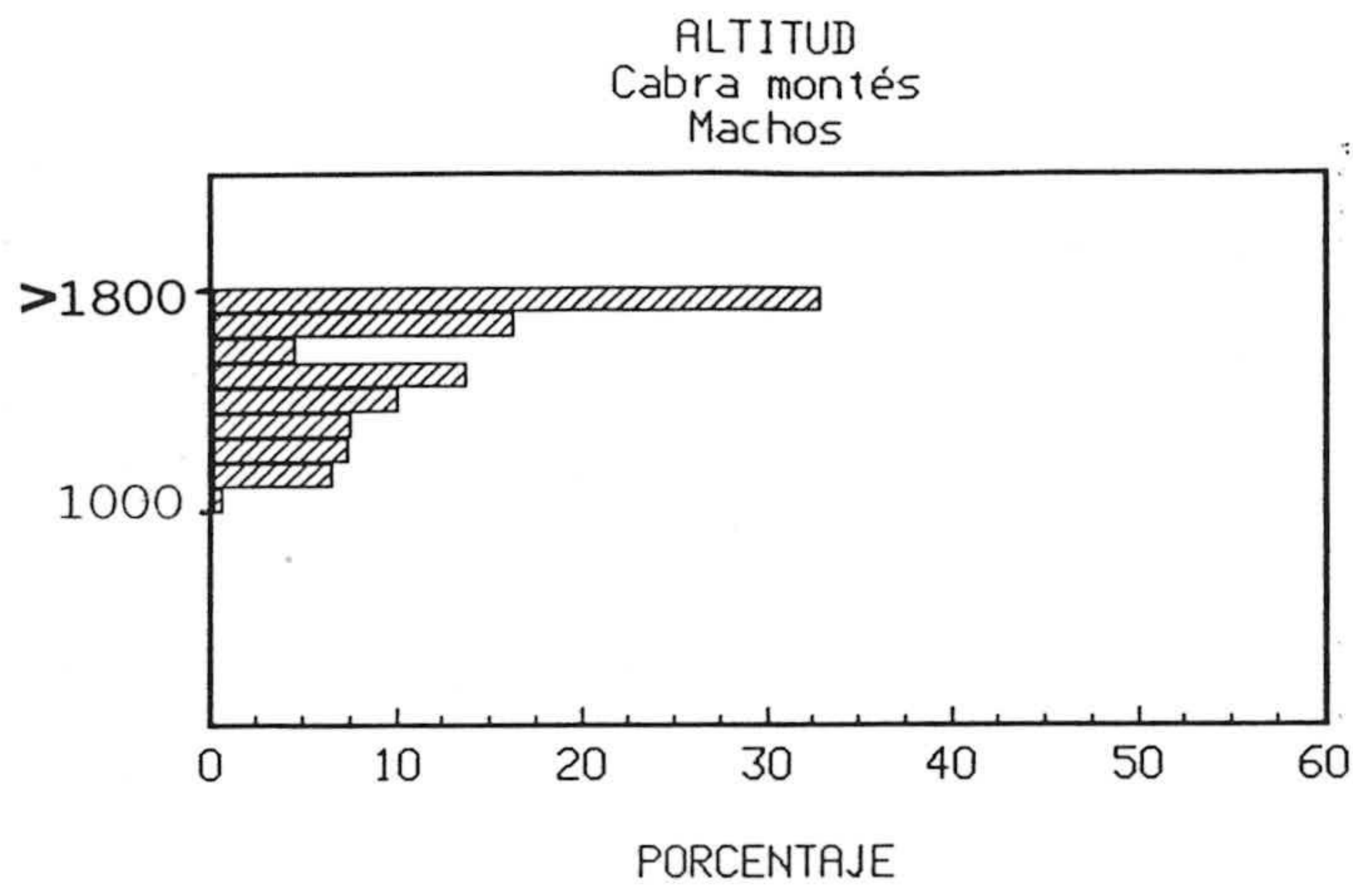


Figura IV.A7: Porcentaje de Cabra montés observada a diferente altitudes según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

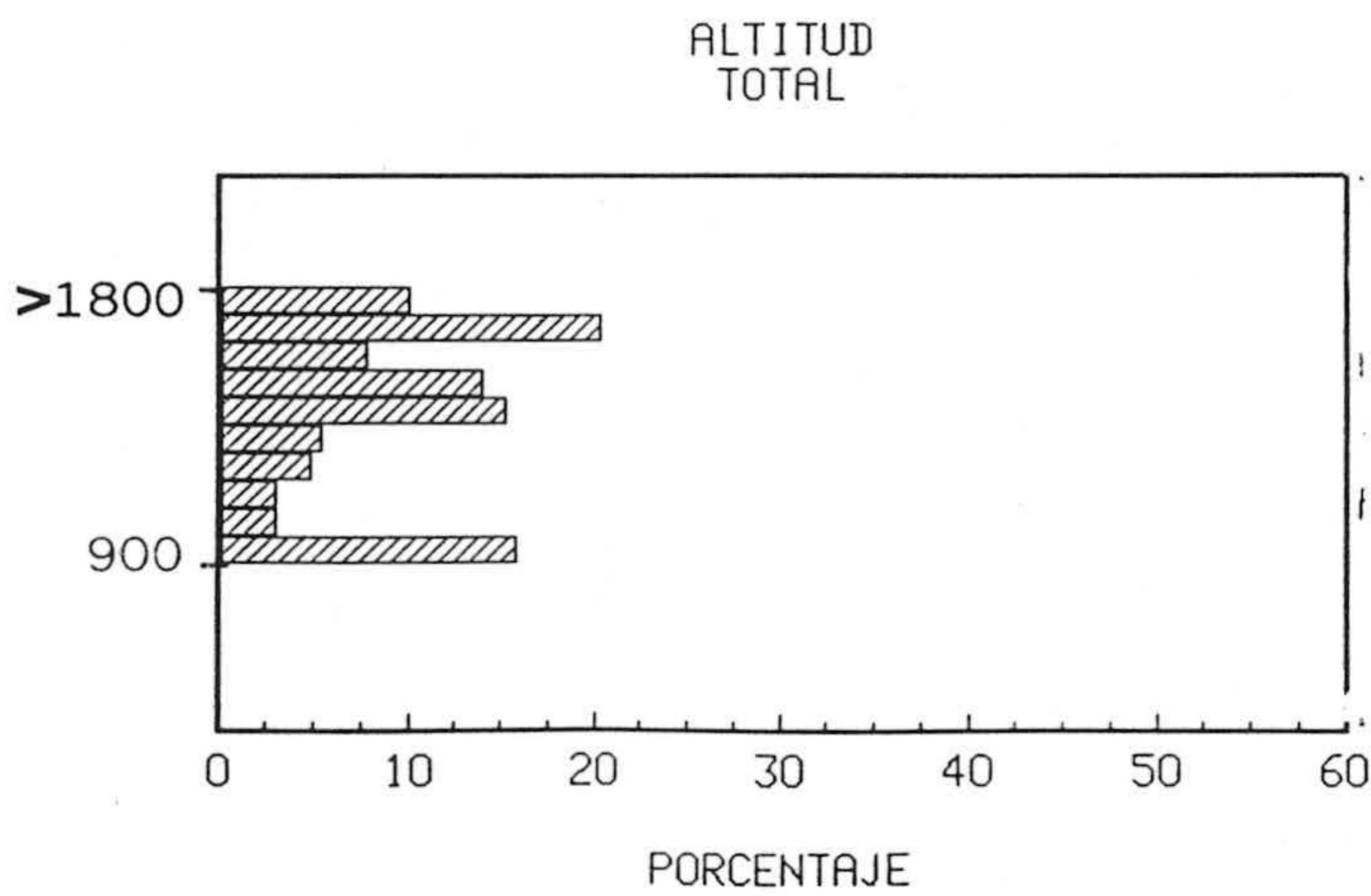
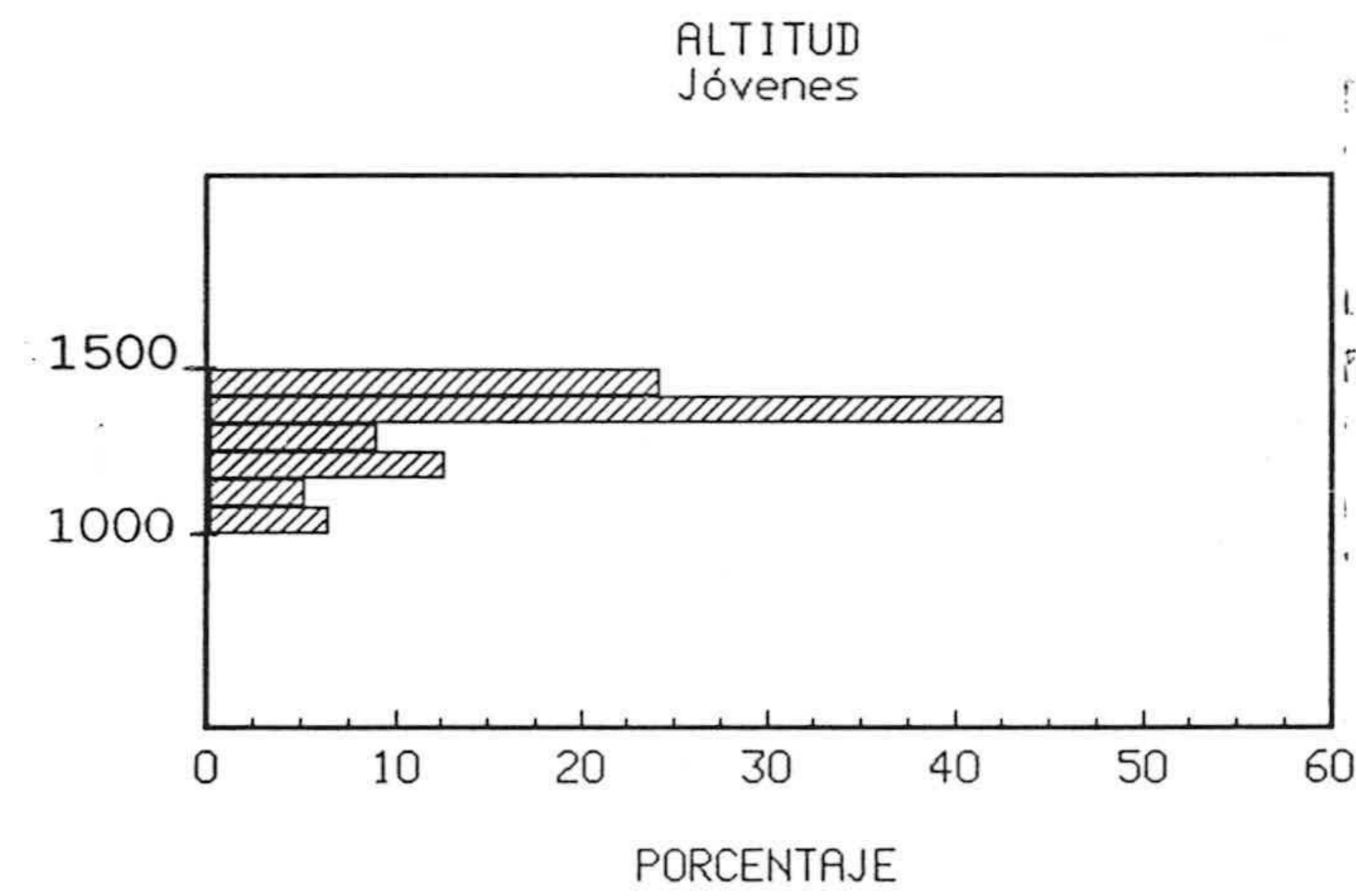
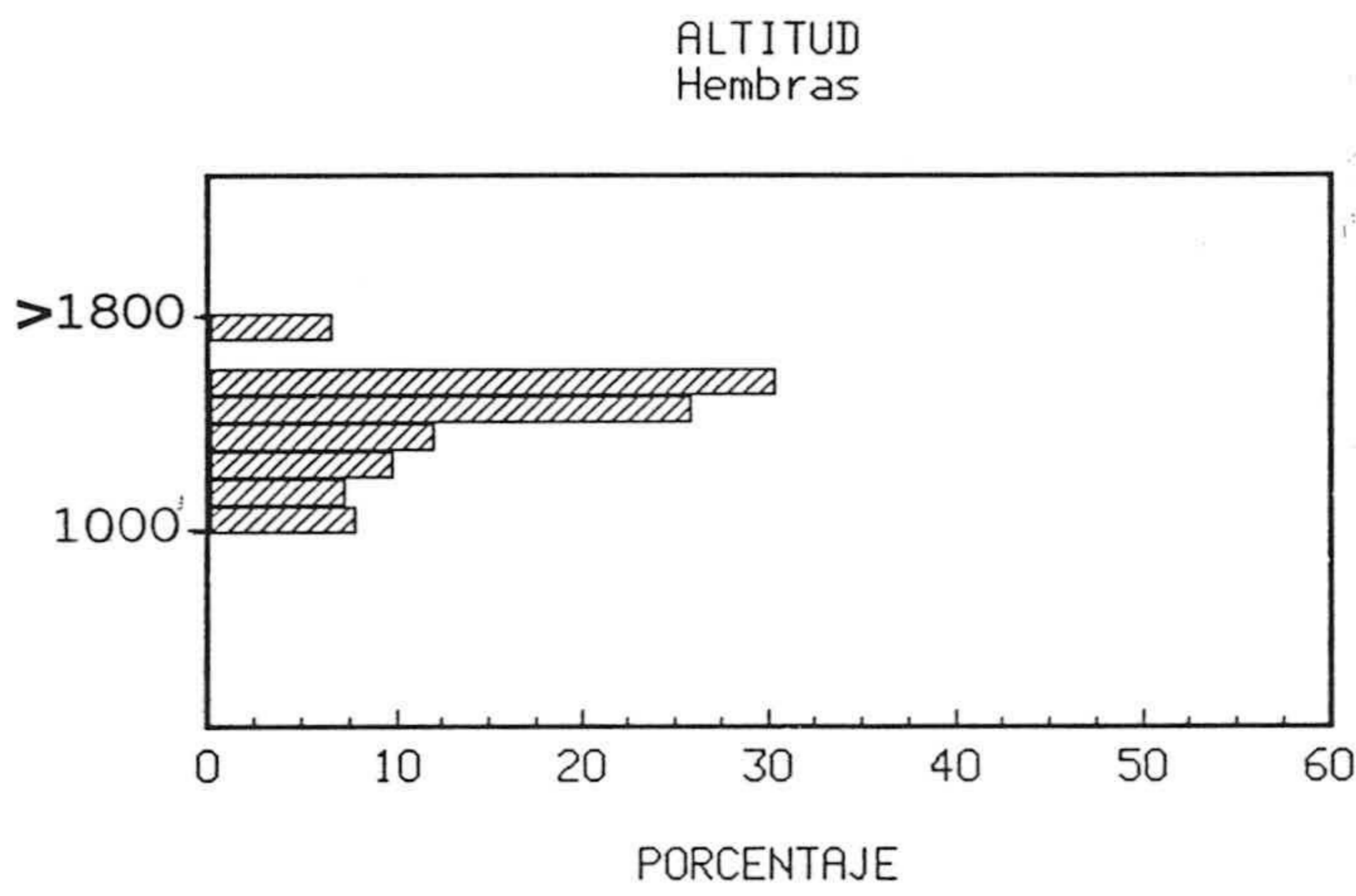
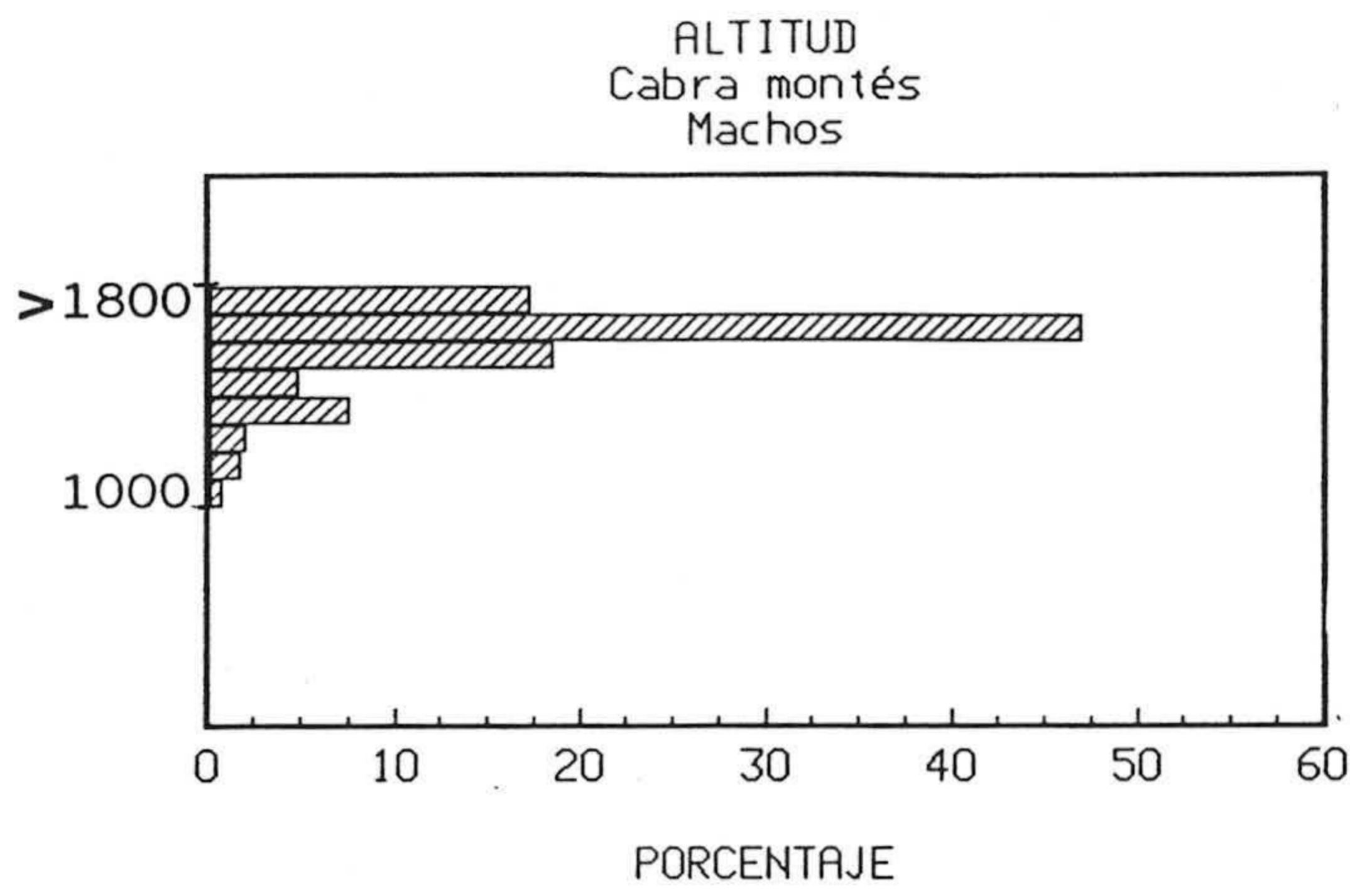


Figura IV.A8: Porcentaje de Cabra montés observada a diferente altitudes según clases de edad y sexo en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura

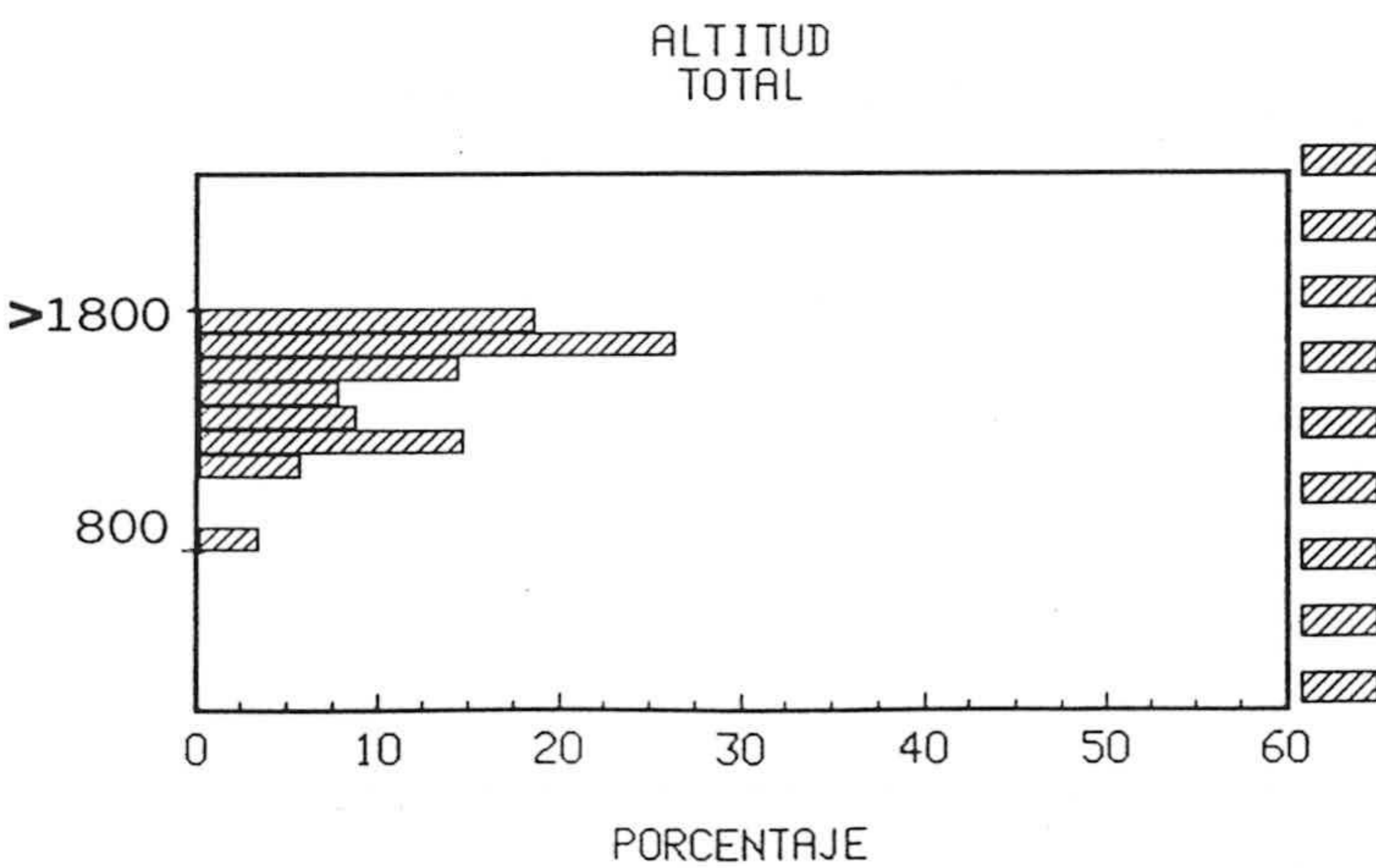
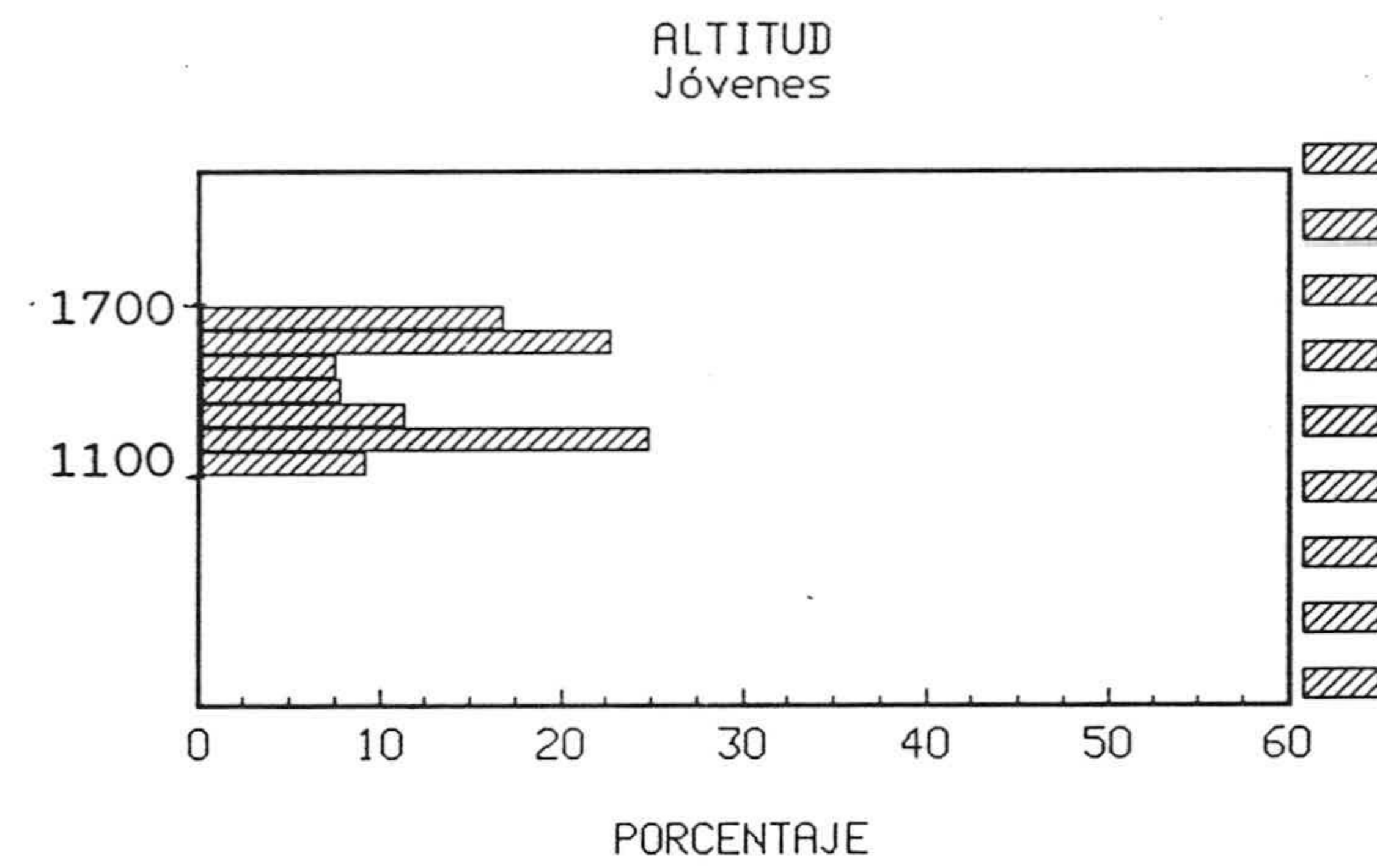
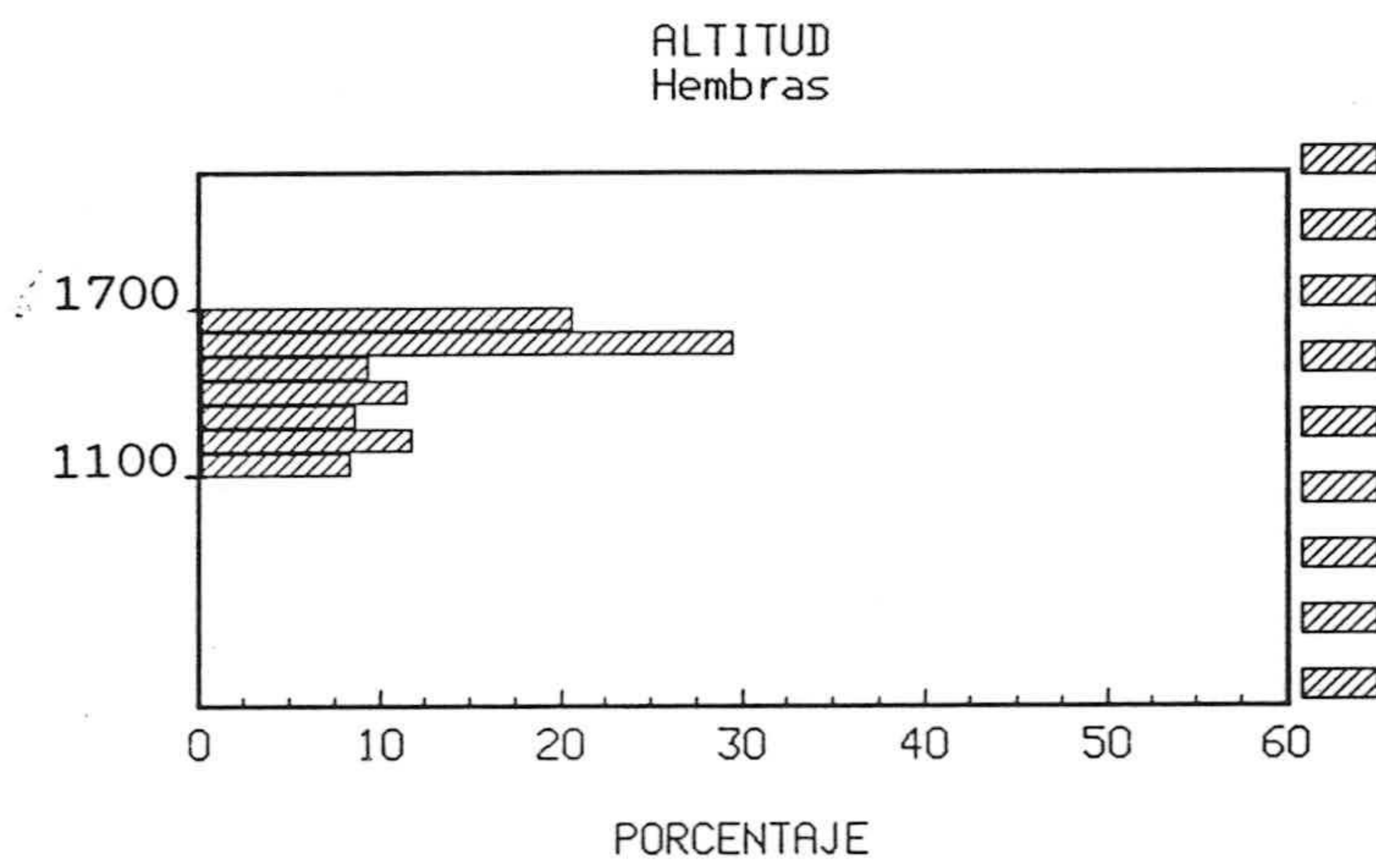
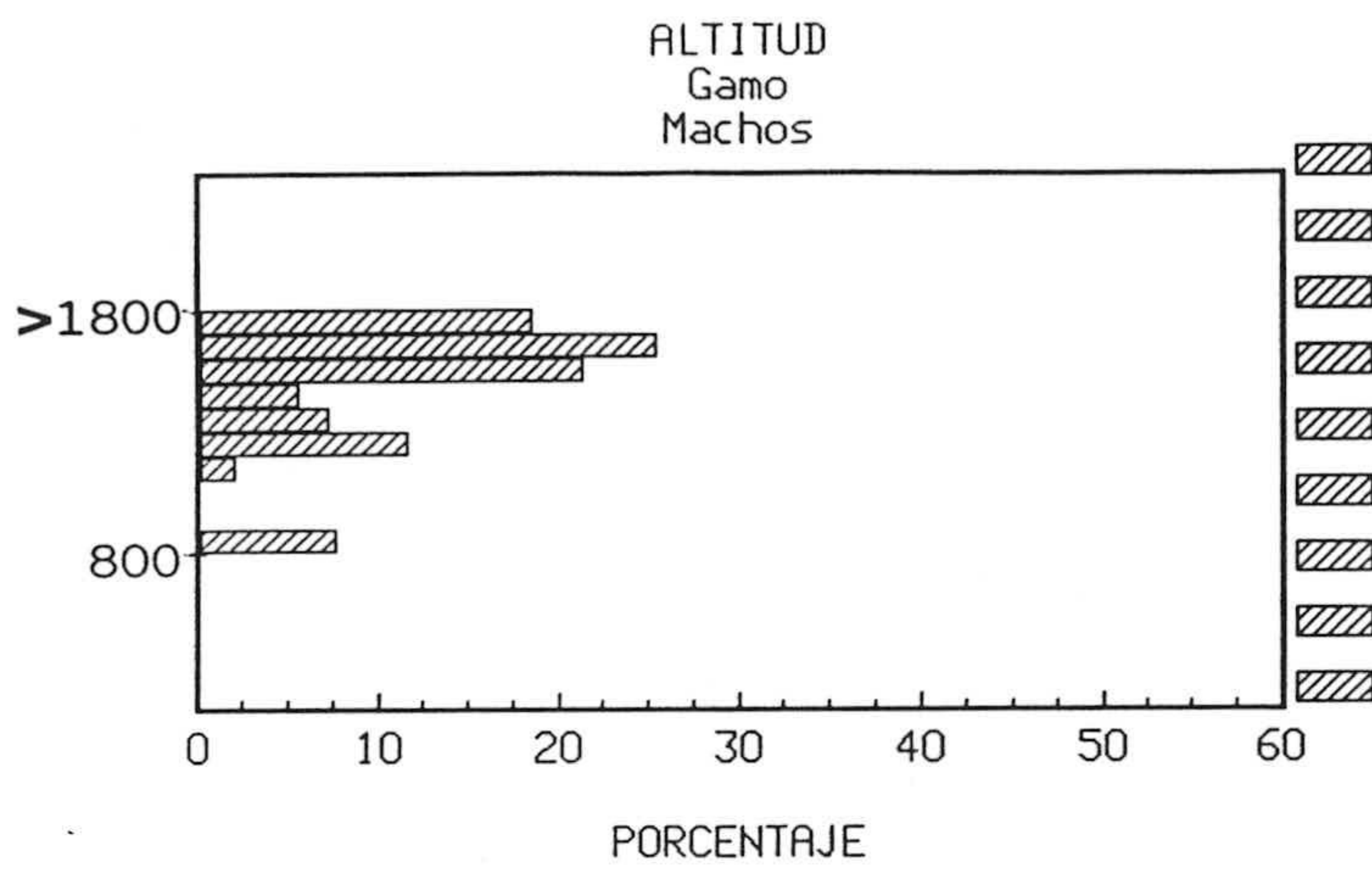


Figura IV.A9: Porcentaje de Gamo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en las Sierras de Cazorla y Segura.

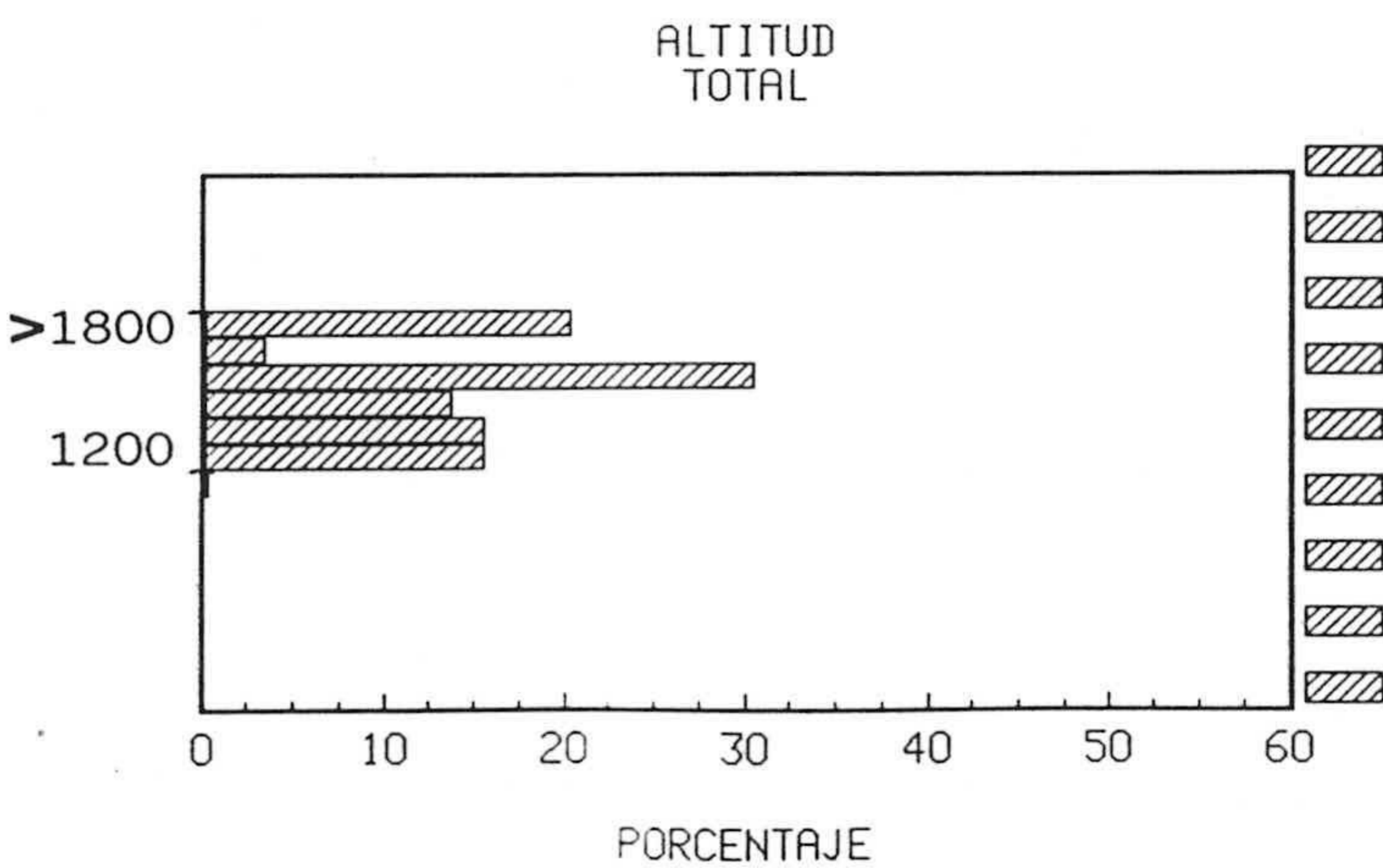
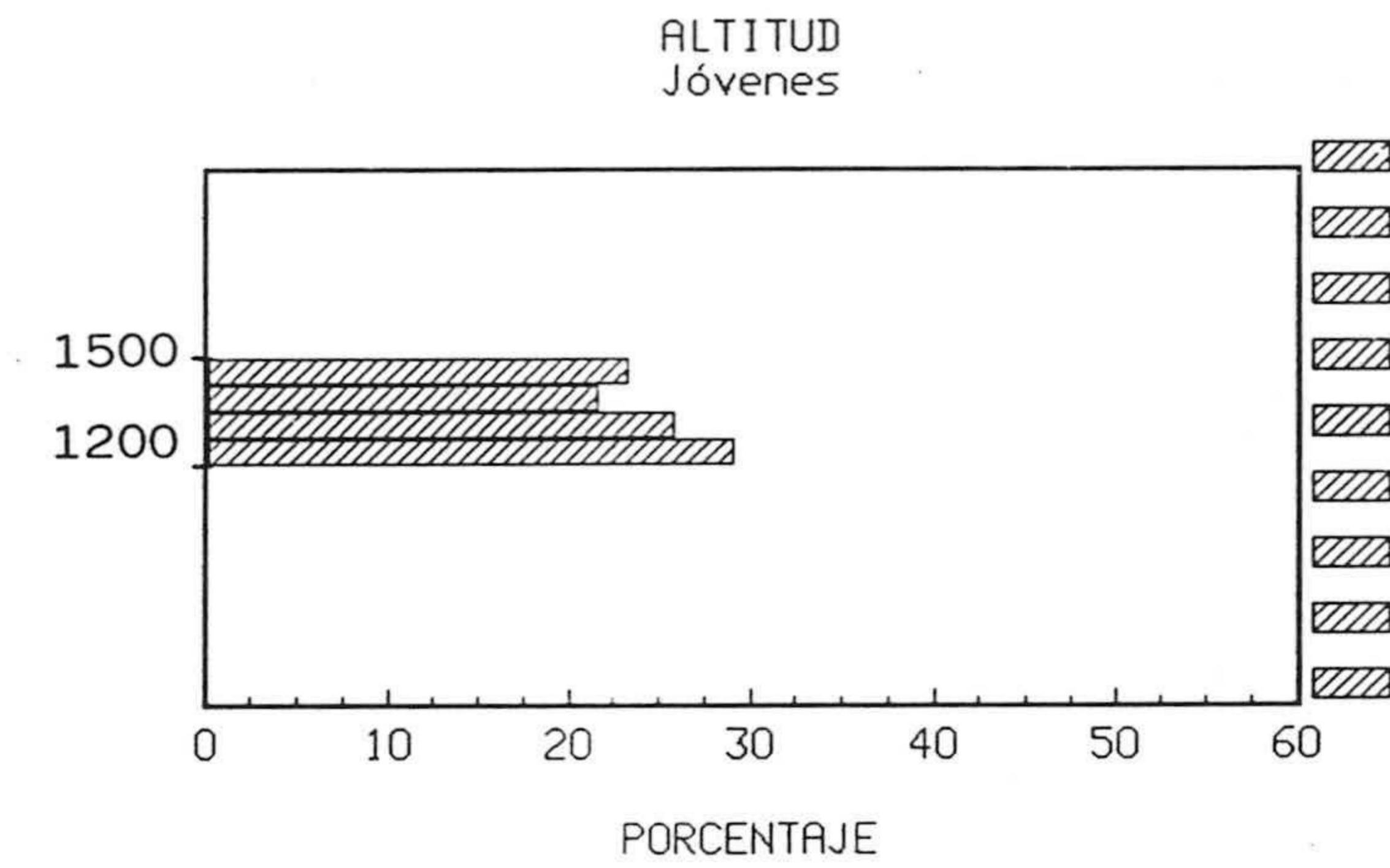
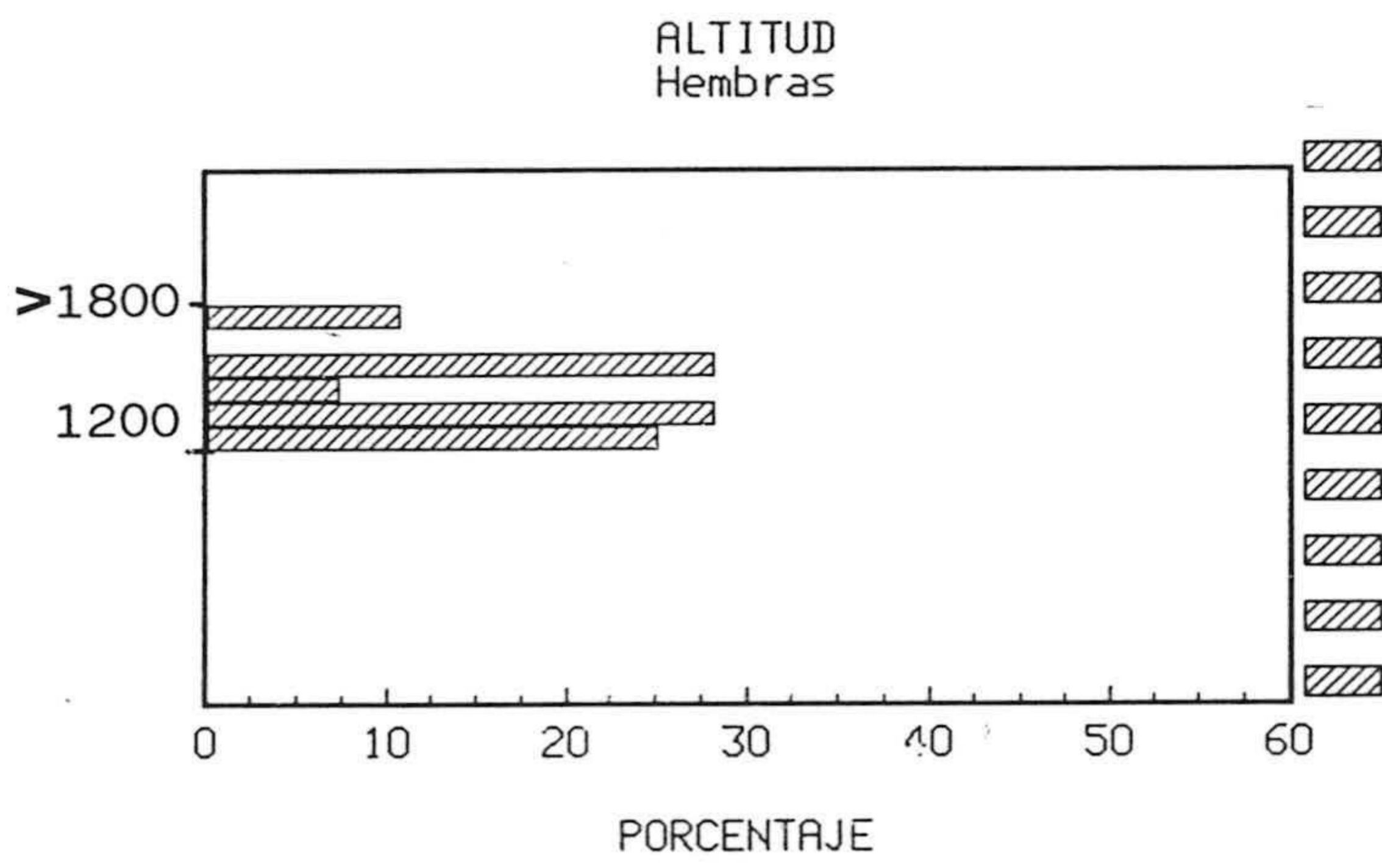
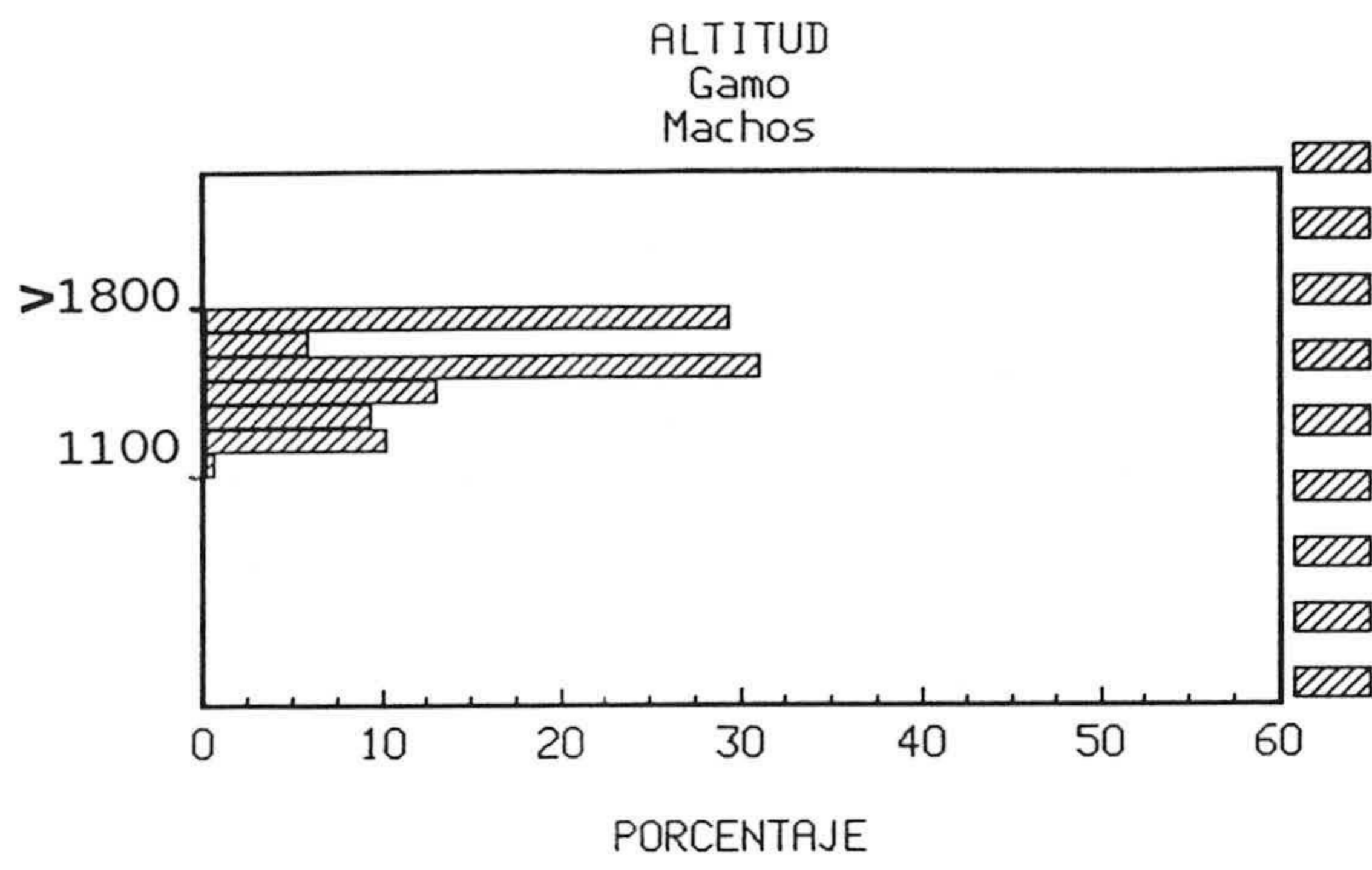


Figura IV.A10: Porcentaje de Gamo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

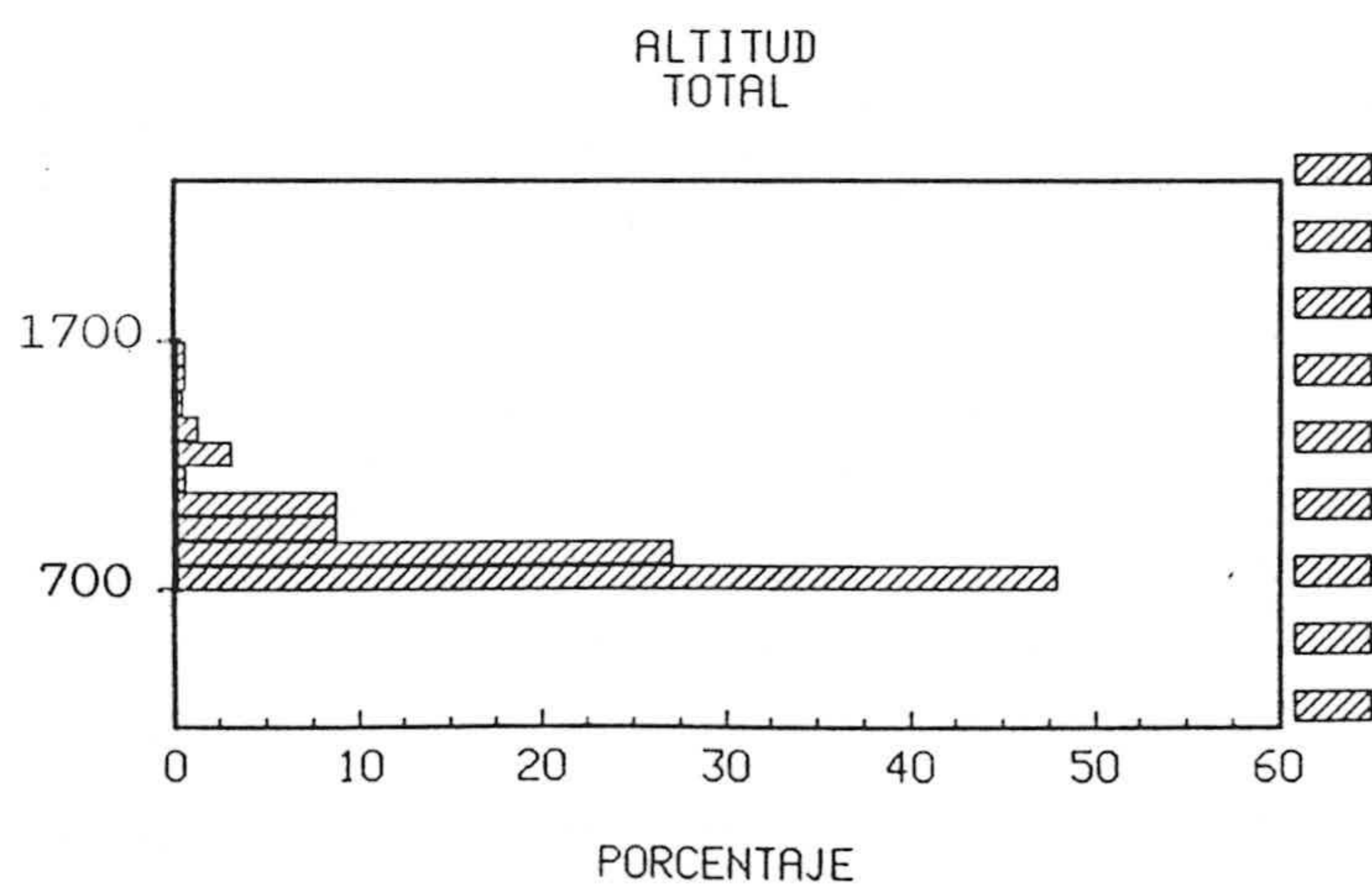
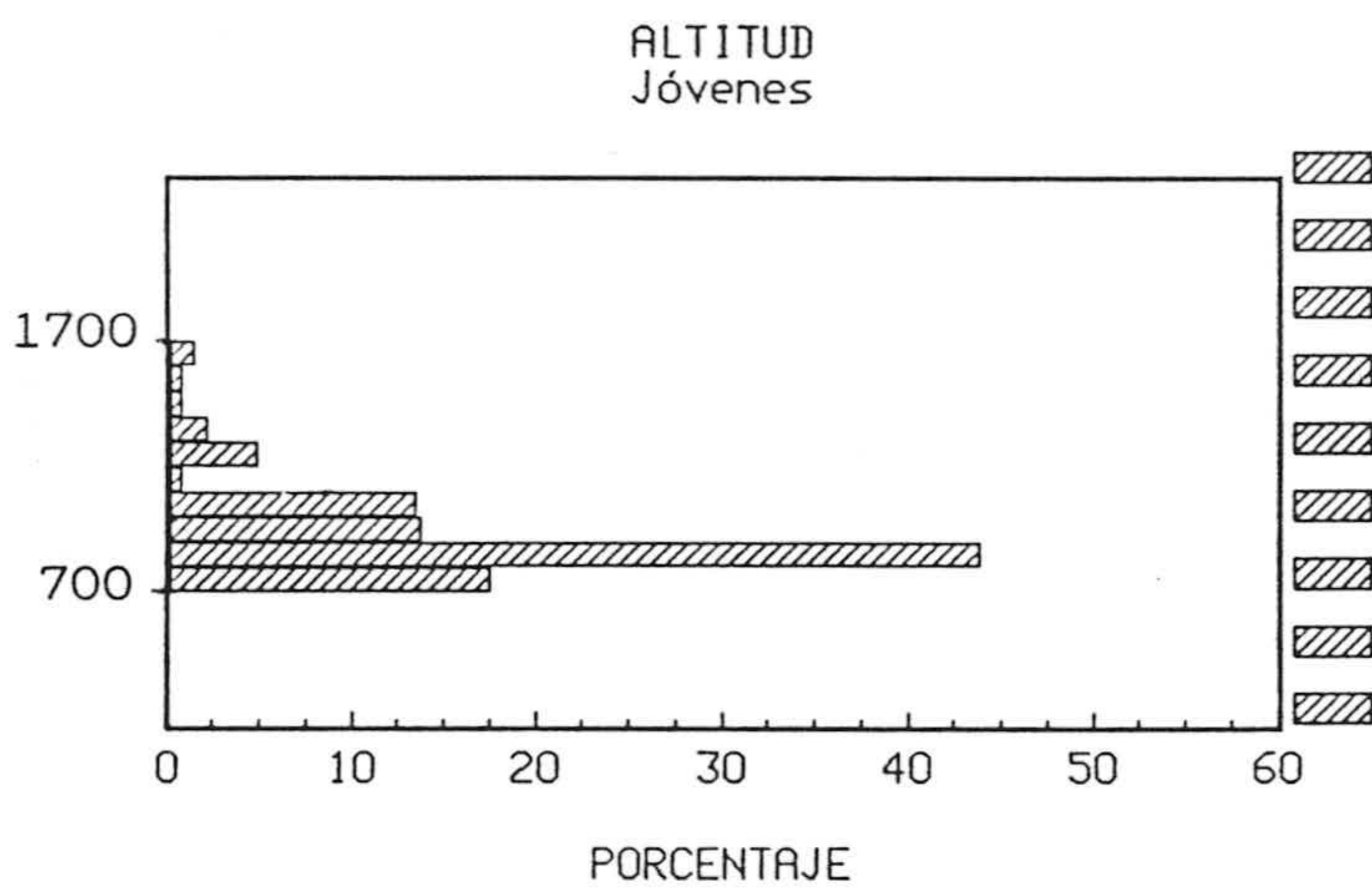
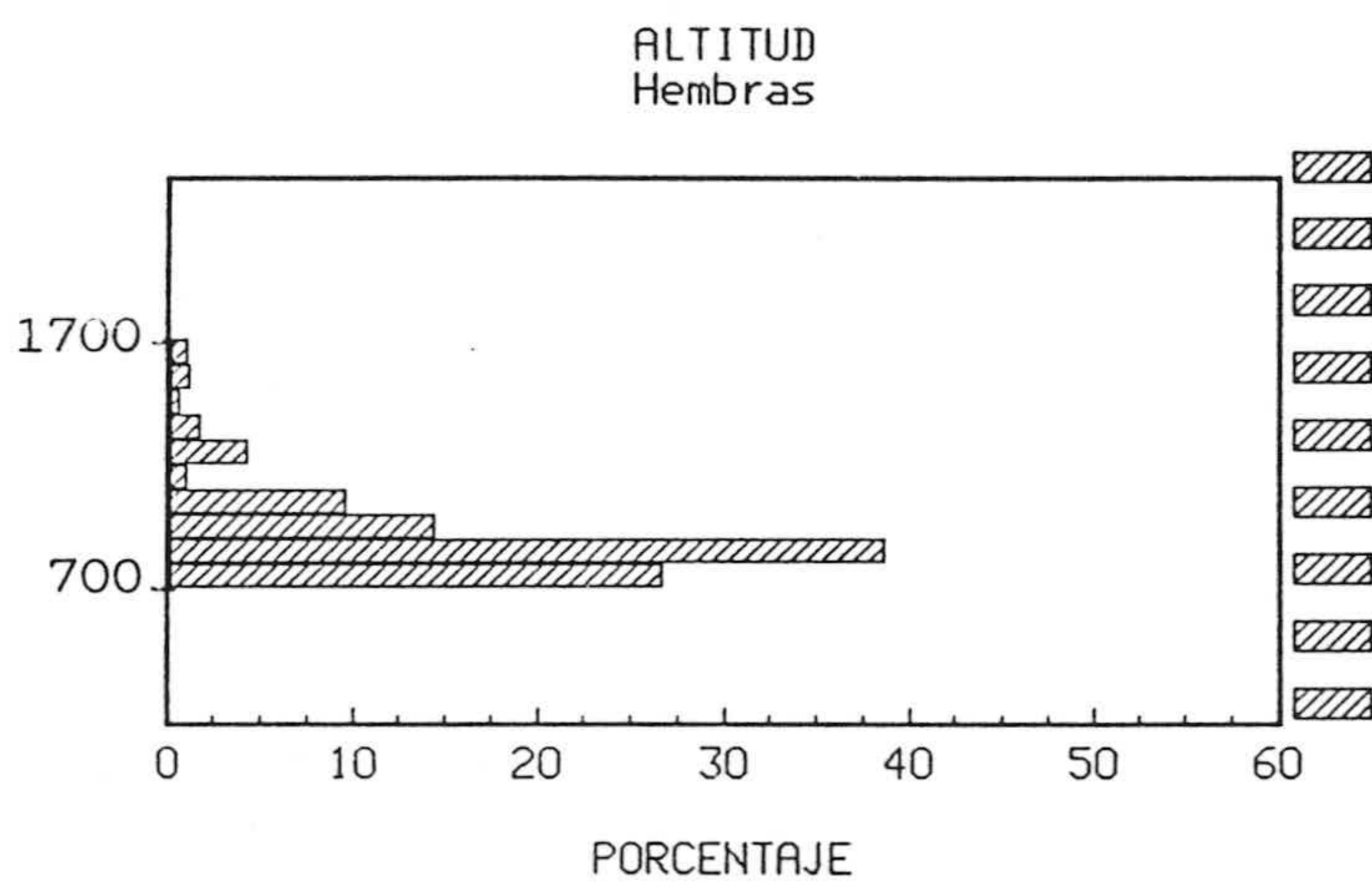
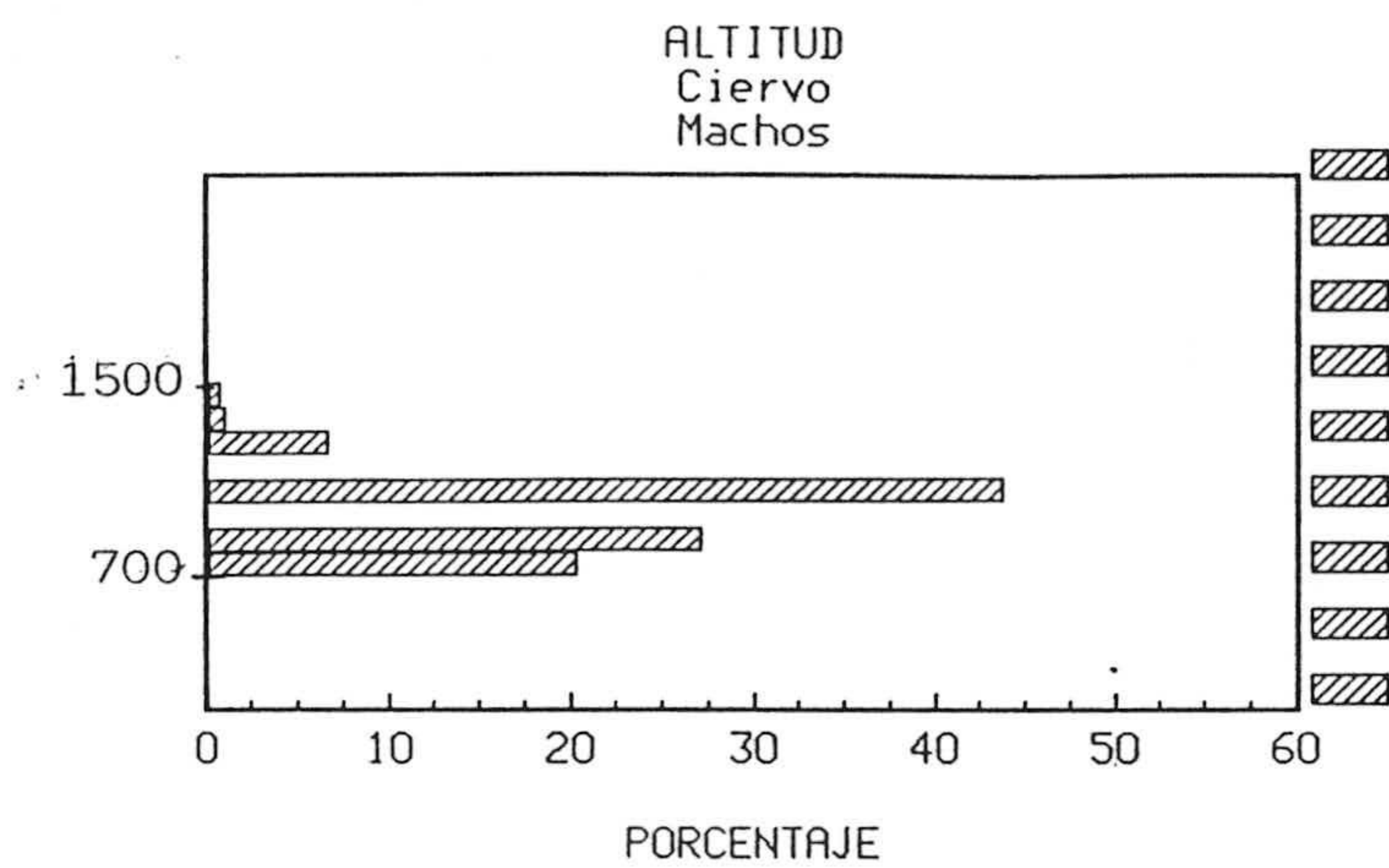


Figura IV.A11: Porcentaje de Ciervo observado a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en las Sierras de Cazorla y Segura en Otoño-Invierno.

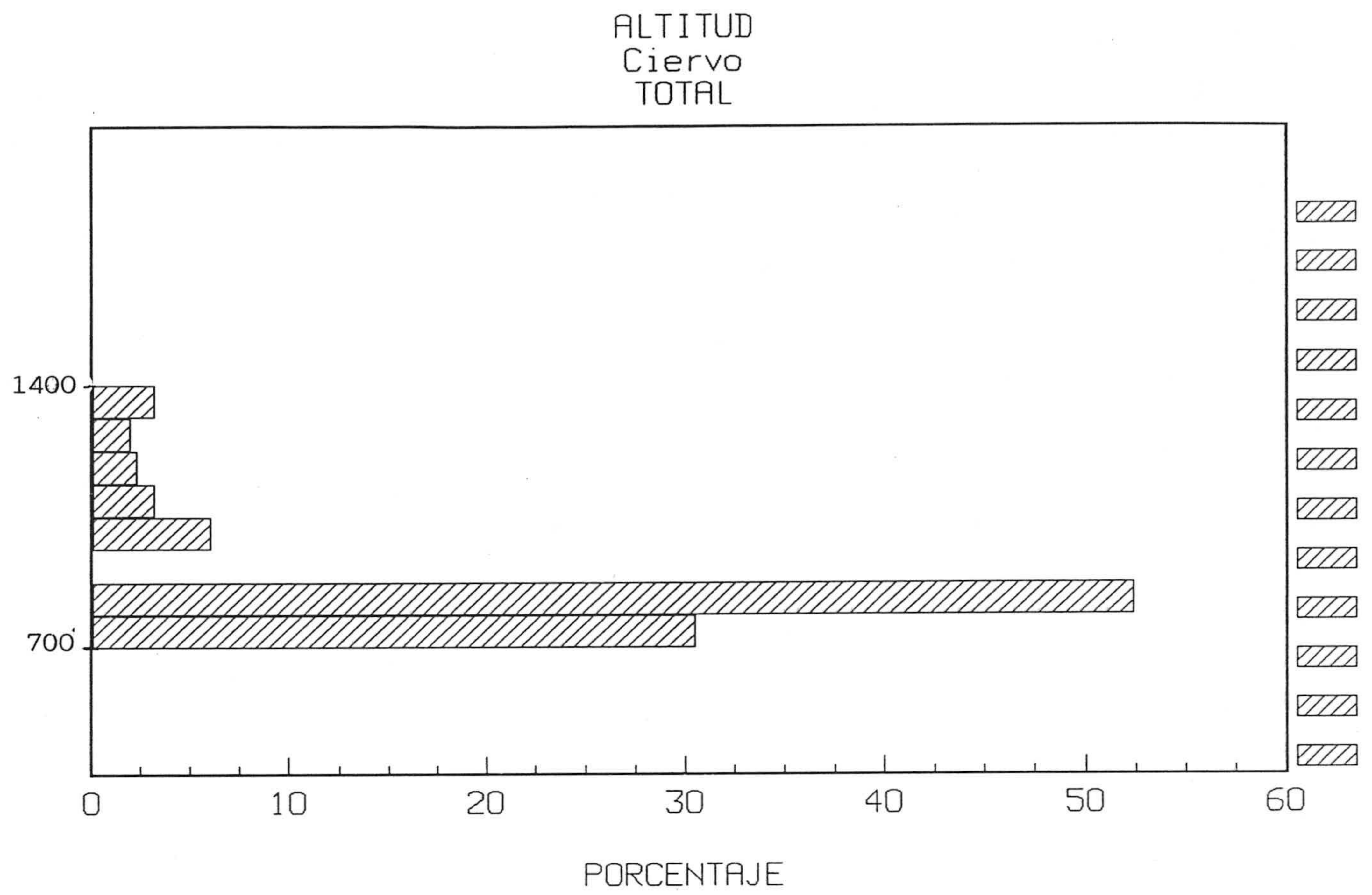


Figura IV.A12: Porcentaje total de Ciervo observado a diferentes altitudes en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

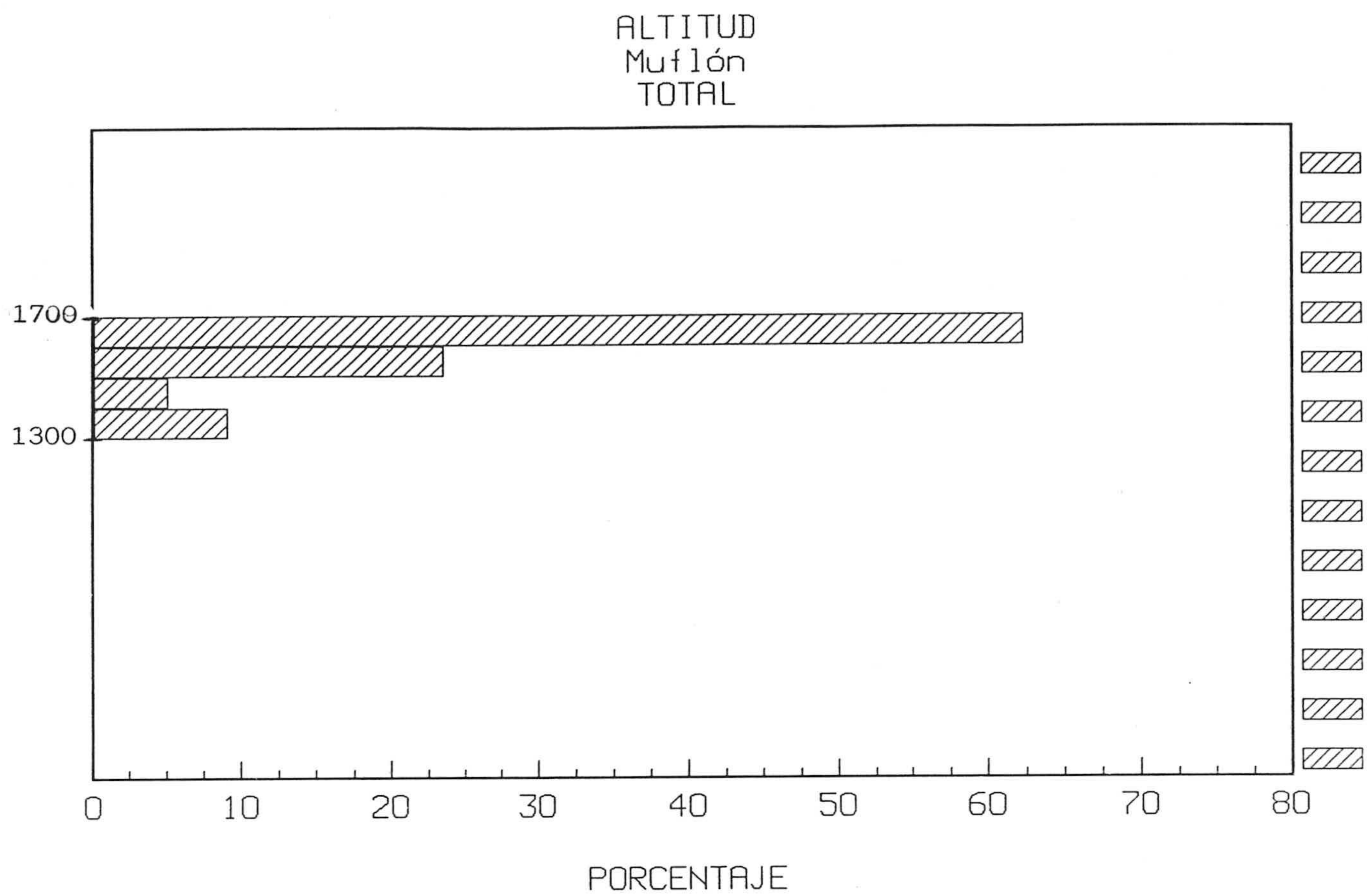


Figura IV.A13: Porcentaje total de Muflón observado a diferentes altitudes en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

ALTITUD
Muflón
TOTAL

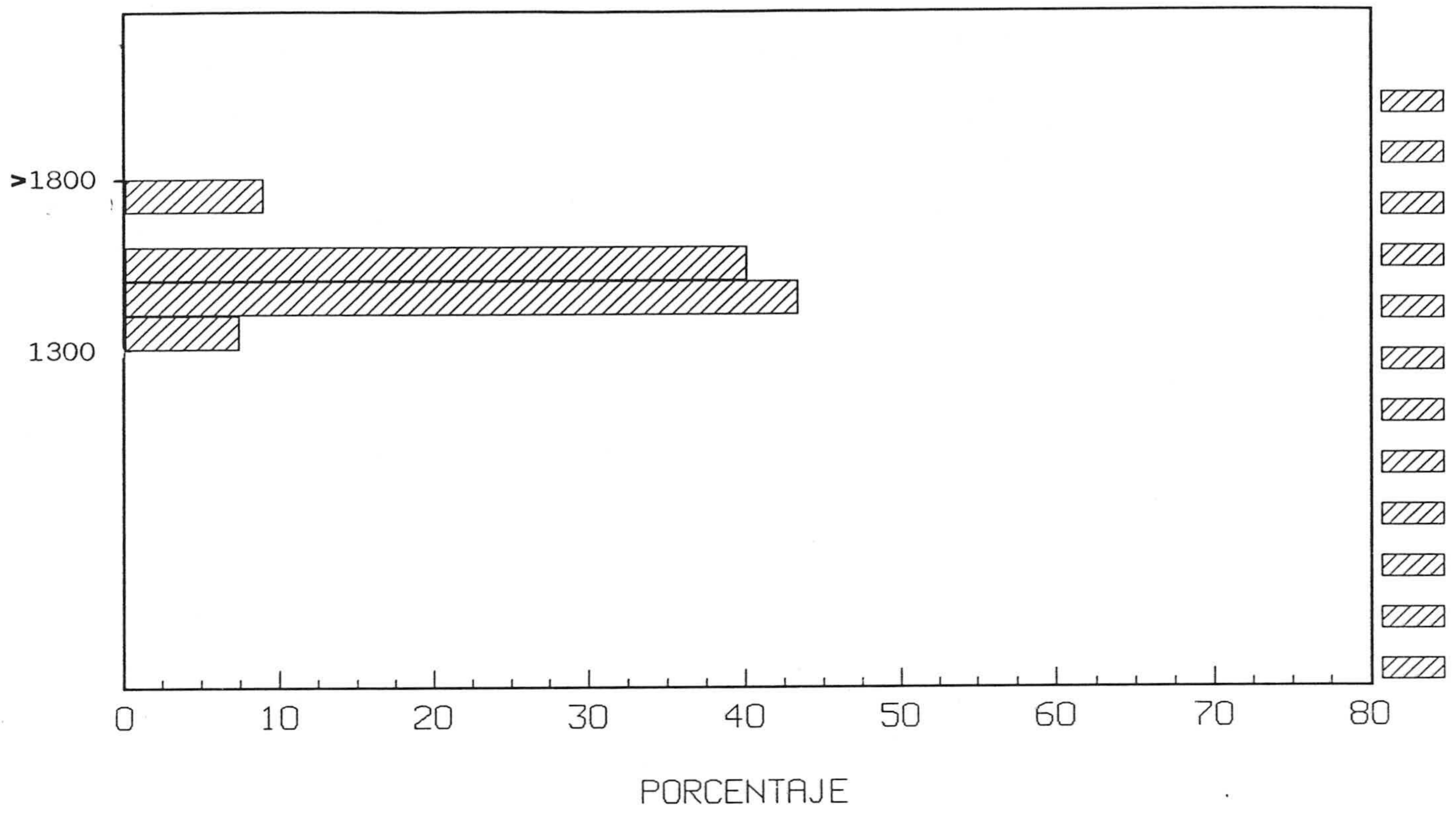


Figura IV.A14: Porcentaje total de Muflón observado a diferentes altitudes en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Cabra montés

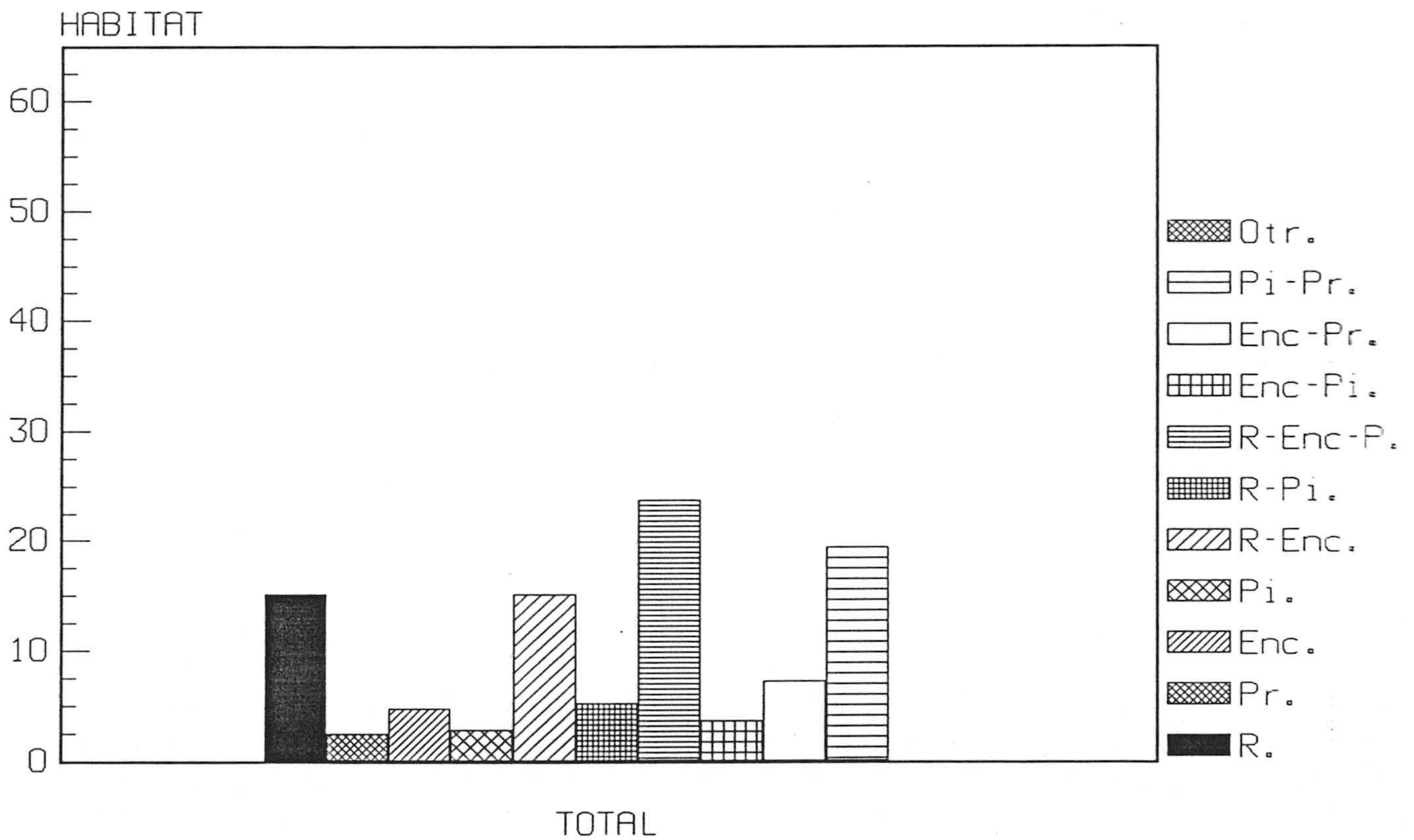
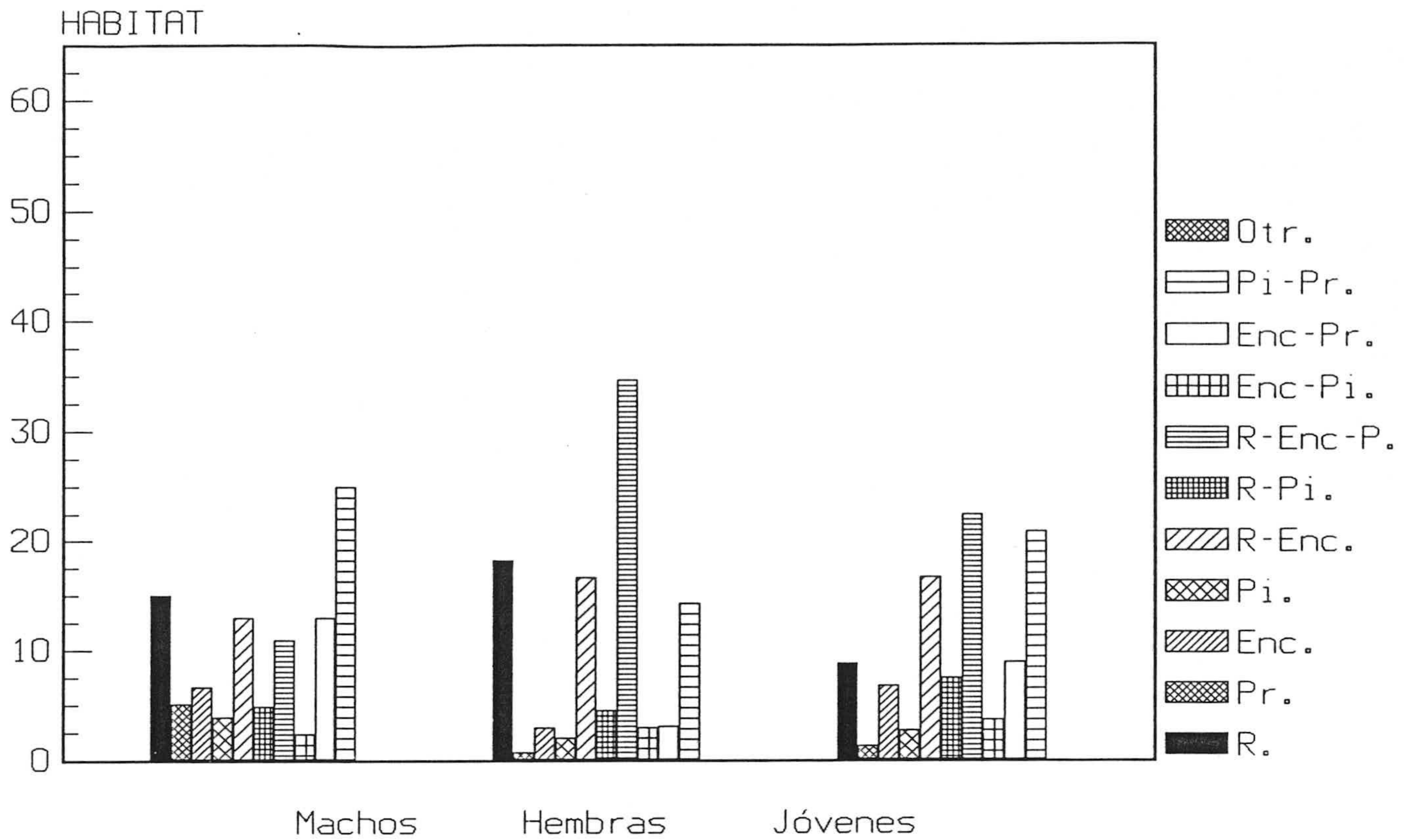


Figura IV.A15: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura. (Ver texto)

Cabra montés

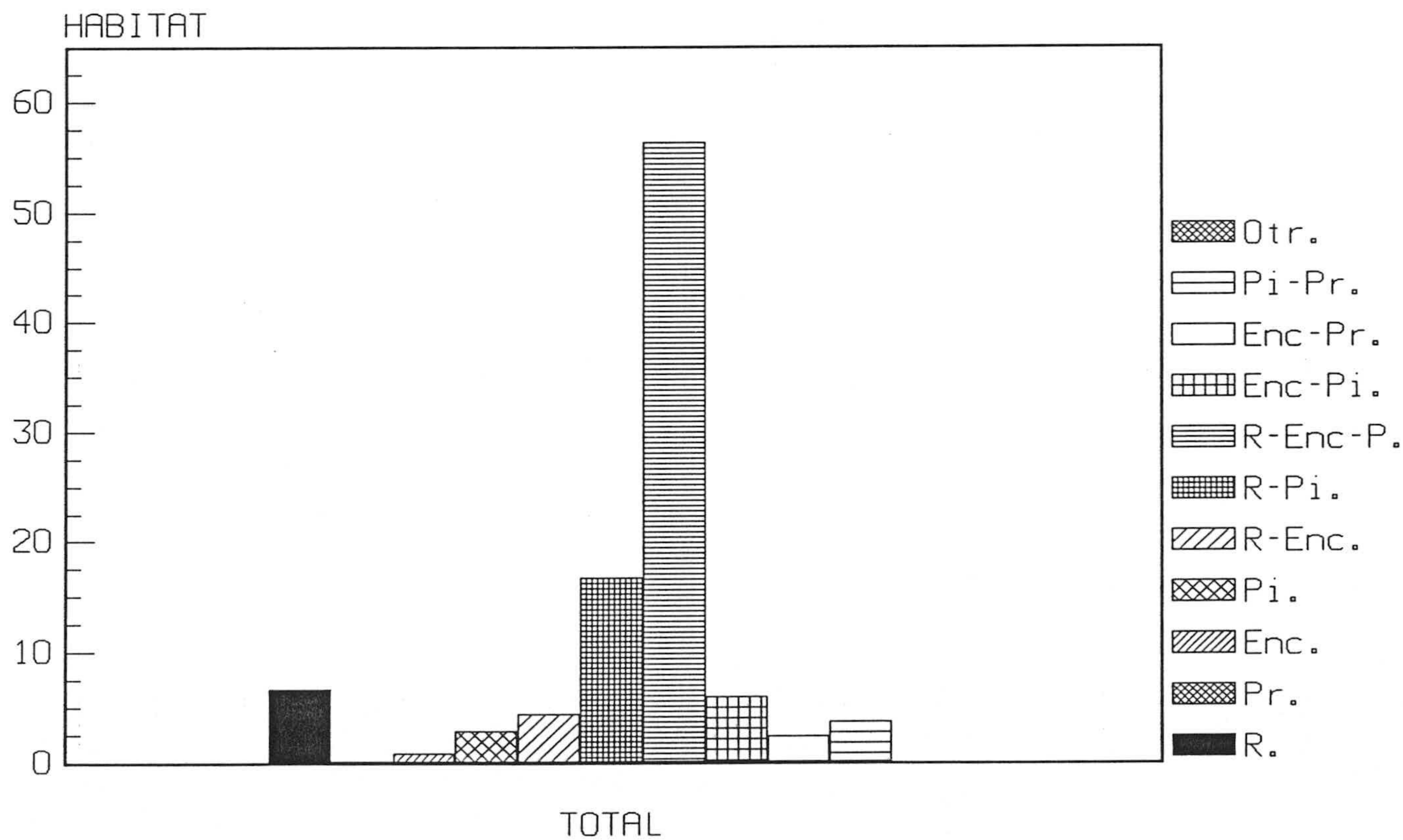
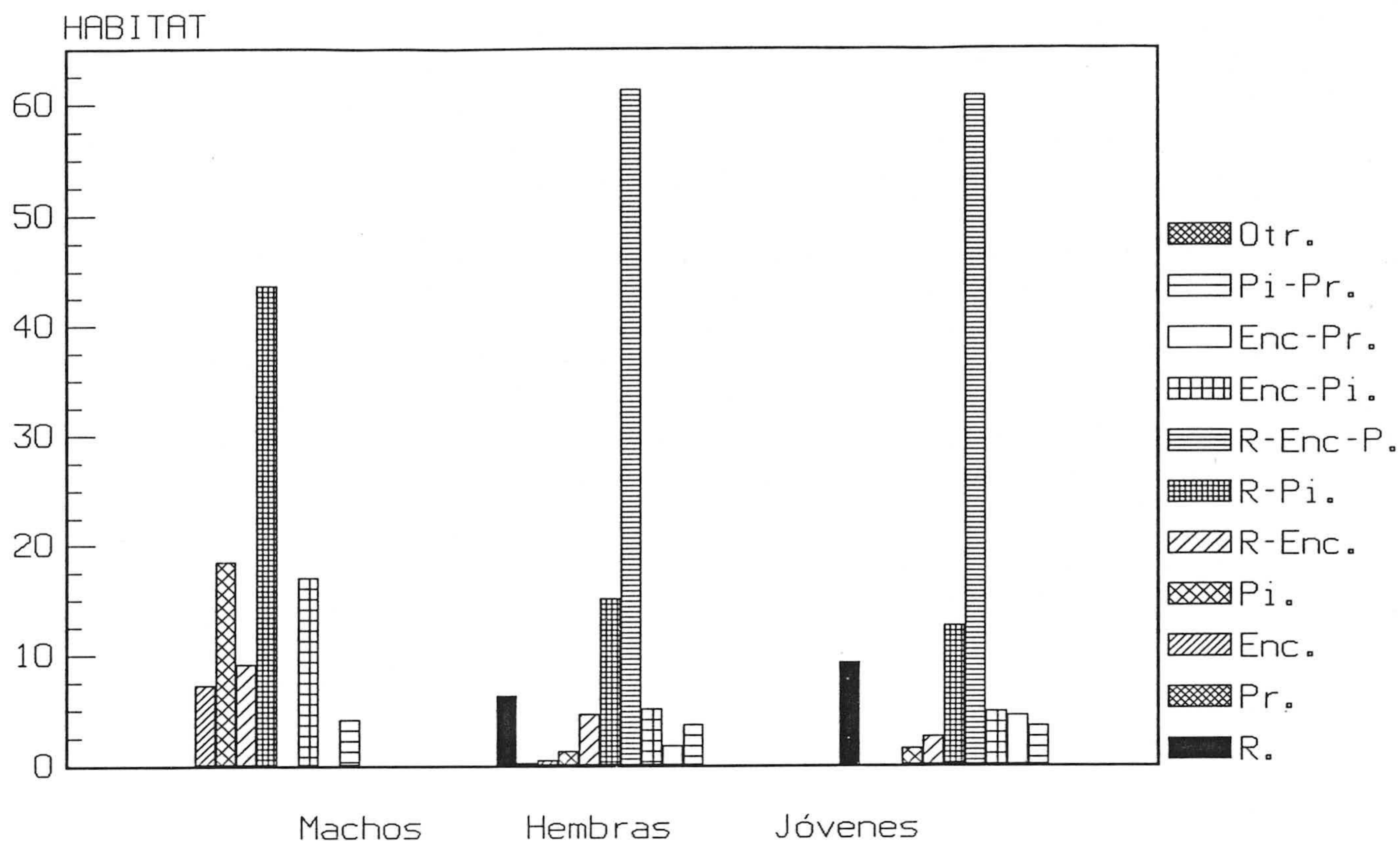


Figura IV.A16: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto).

Gamo

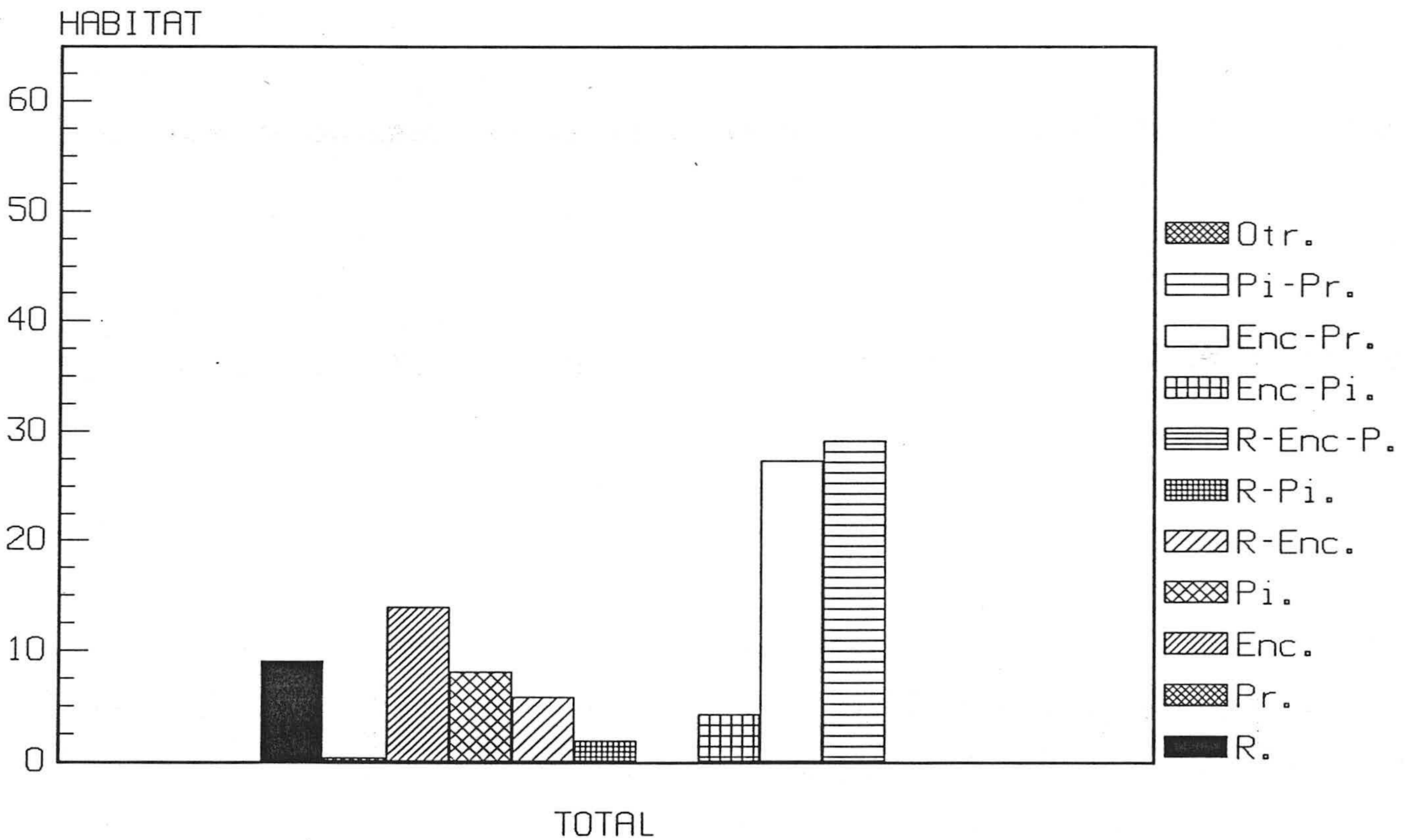
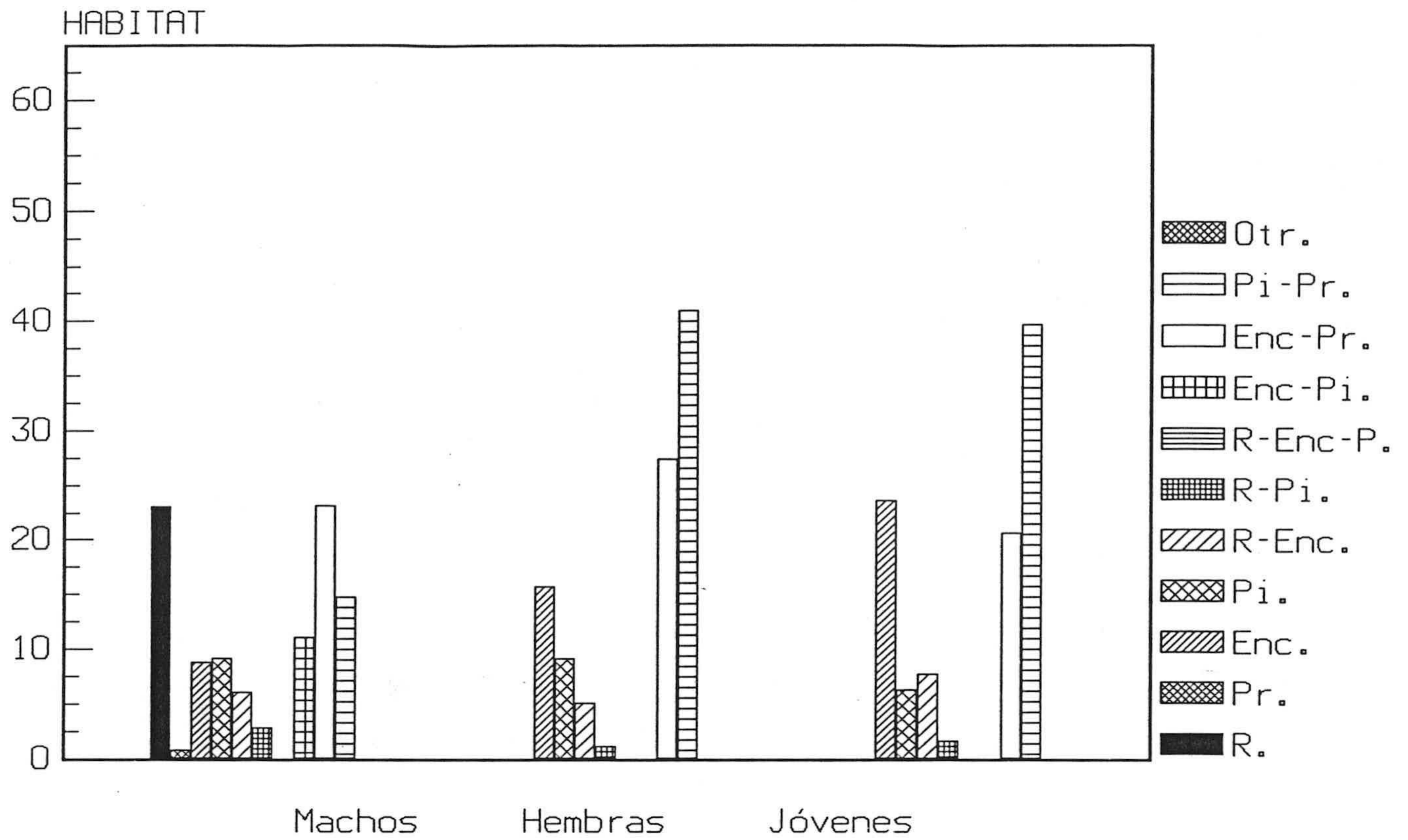


Figura IV.A17: Porcentaje de Gamo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto).

Gamo

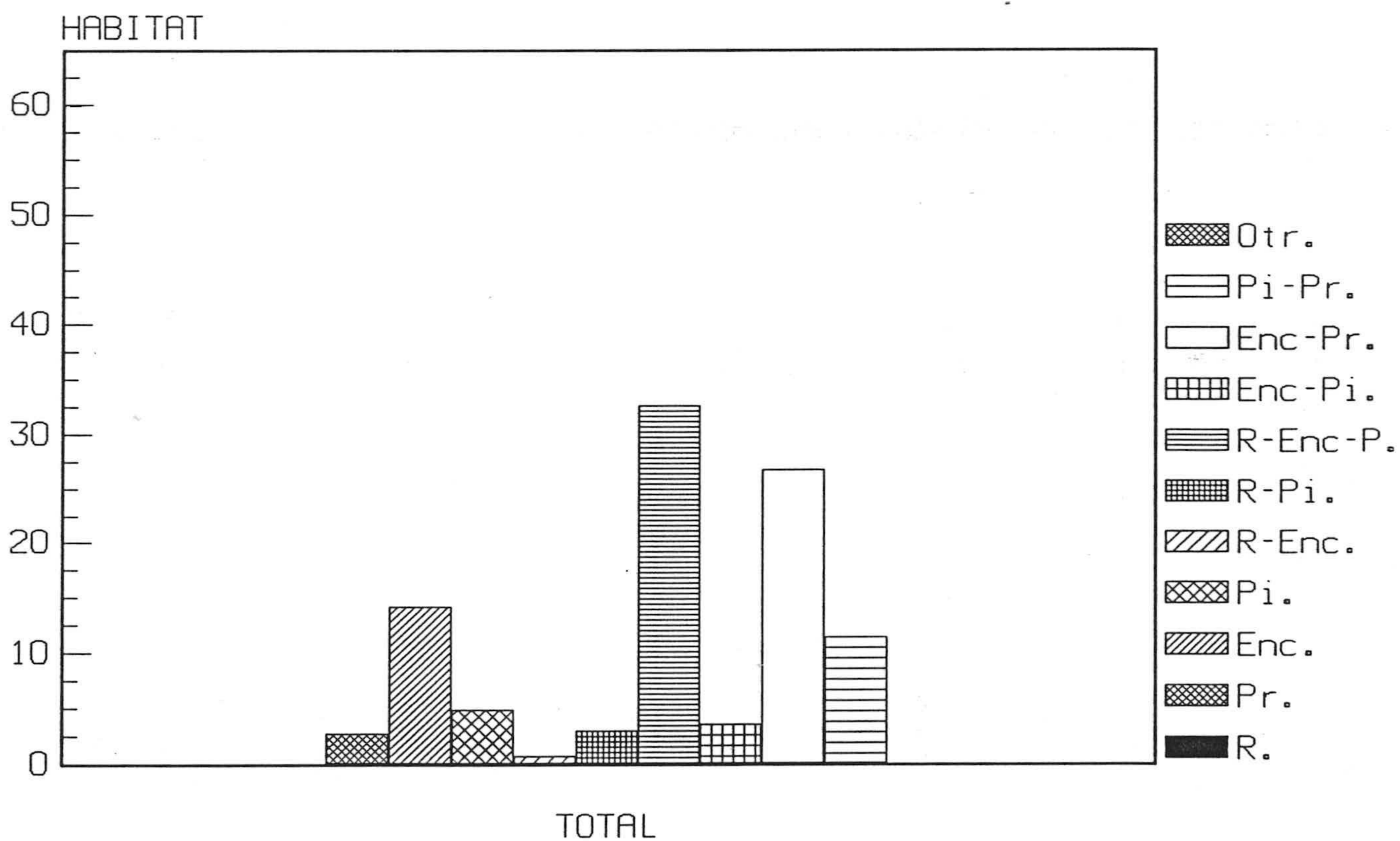
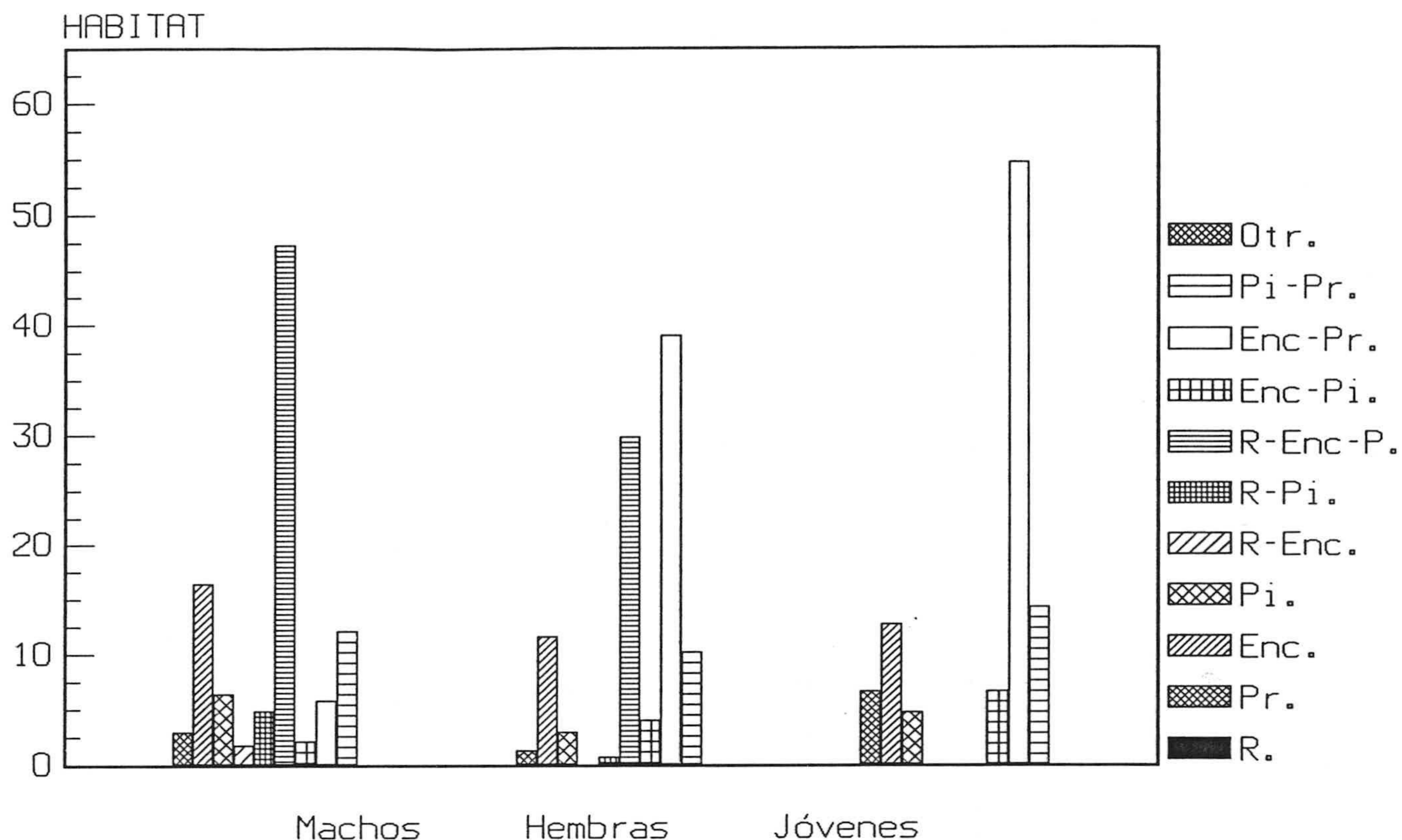


Figura IV.A18: Porcentaje de Gamo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto).

Ciervo

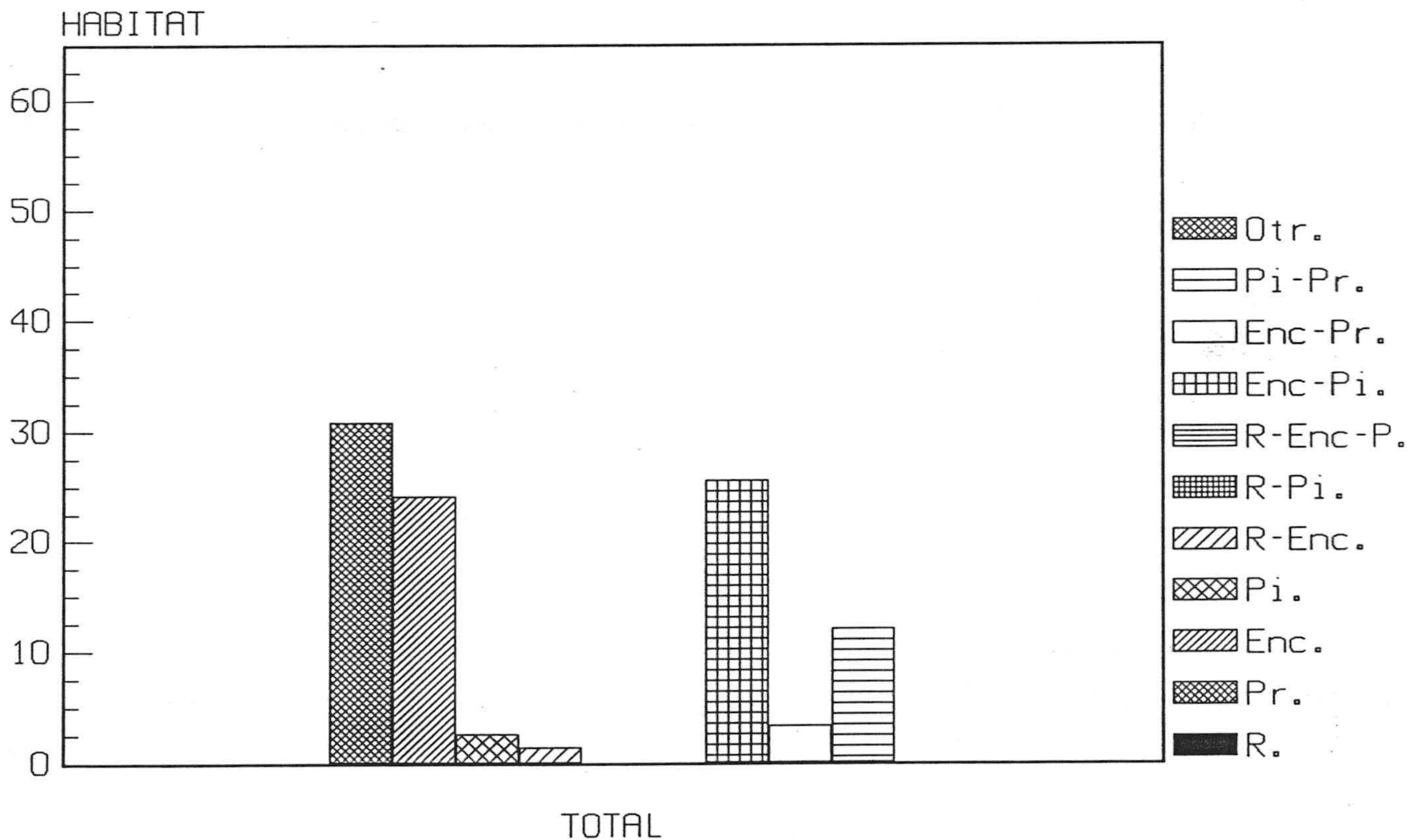
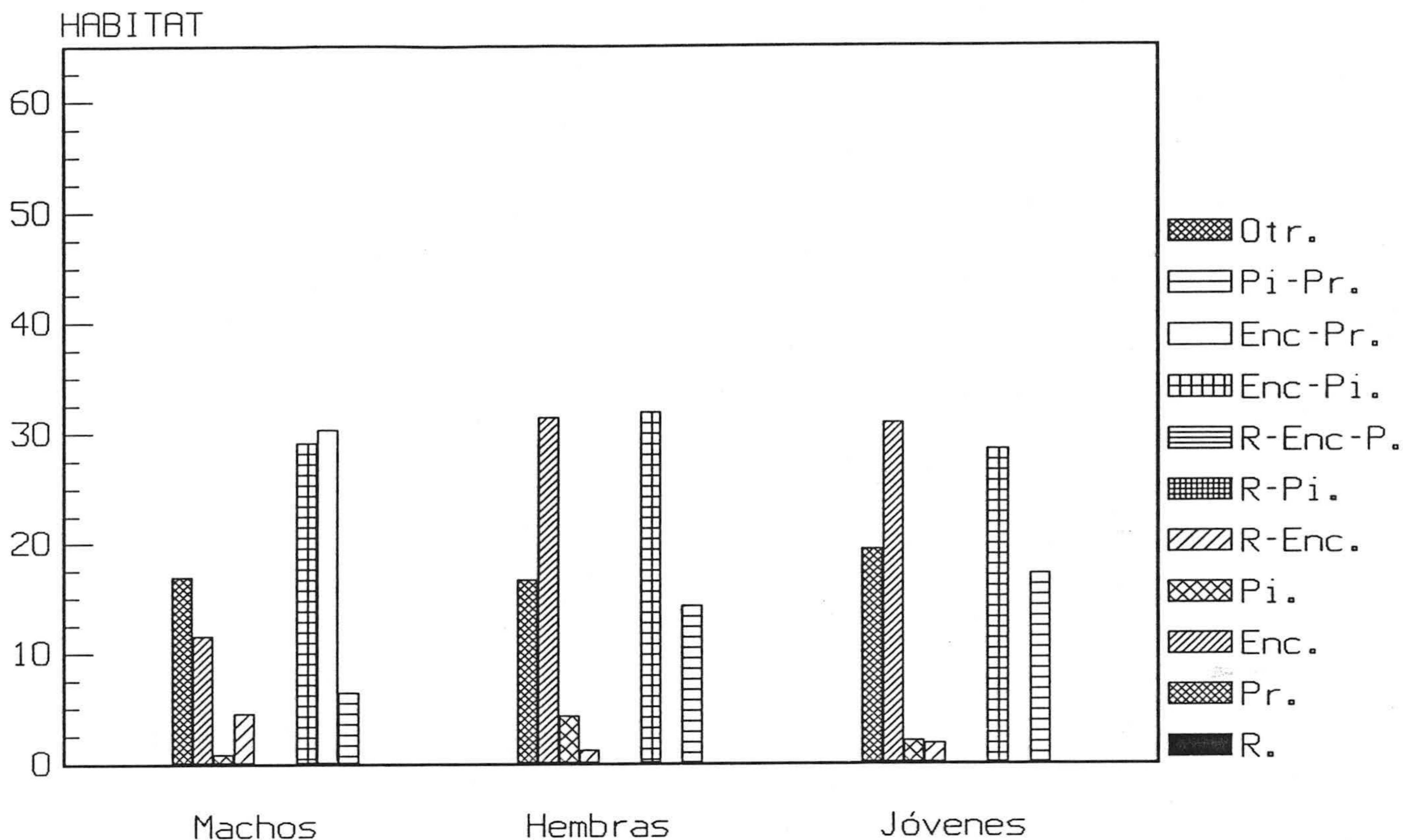


Figura IV.A19: Porcentaje de Ciervo observado en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto).

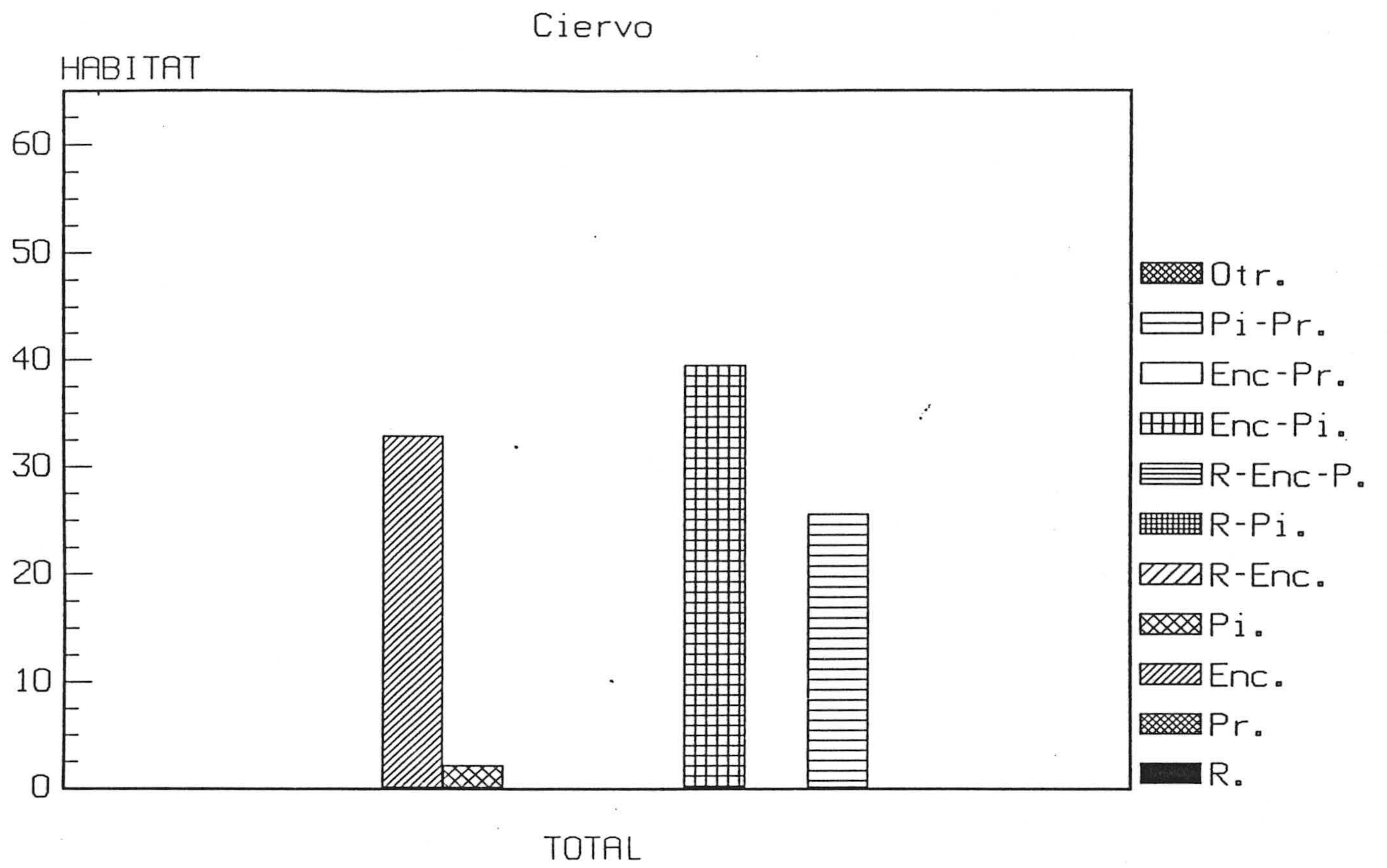


Figura IV.A20: Porcentaje total de Ciervo observado en diferentes habitats en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto).

Muflón

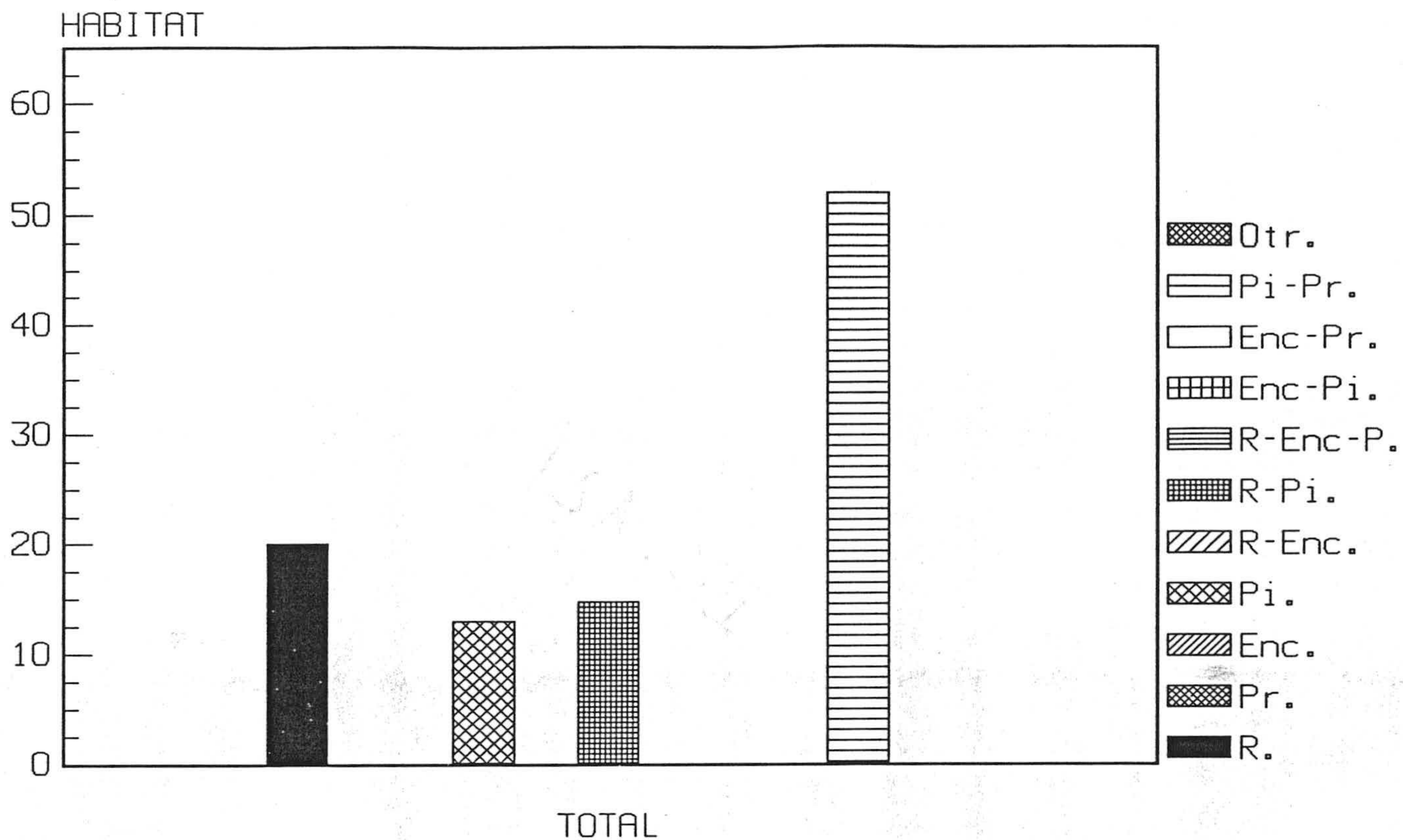


Figura IV.A21: Porcentaje total de Muflón observado en diferentes habitats en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto),

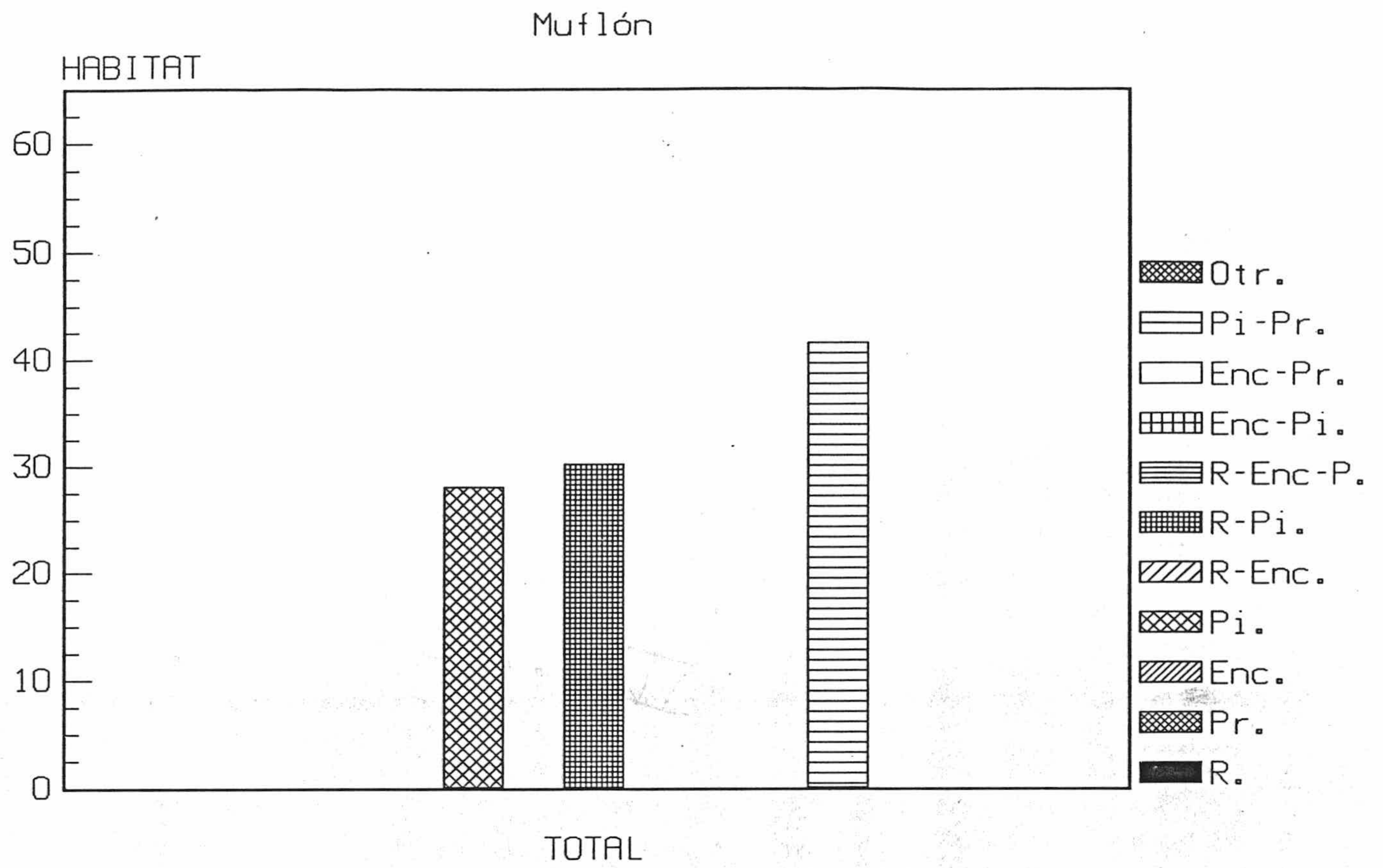
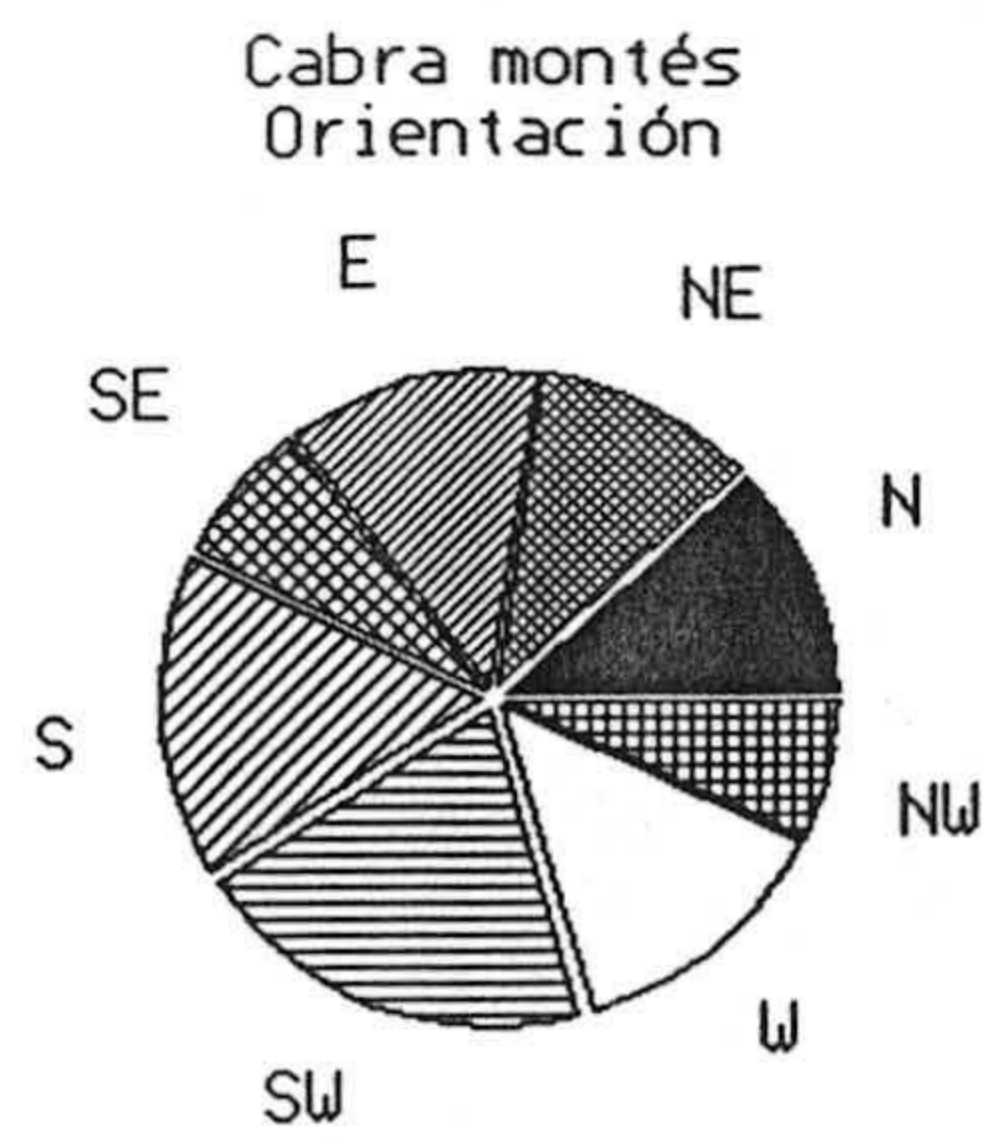
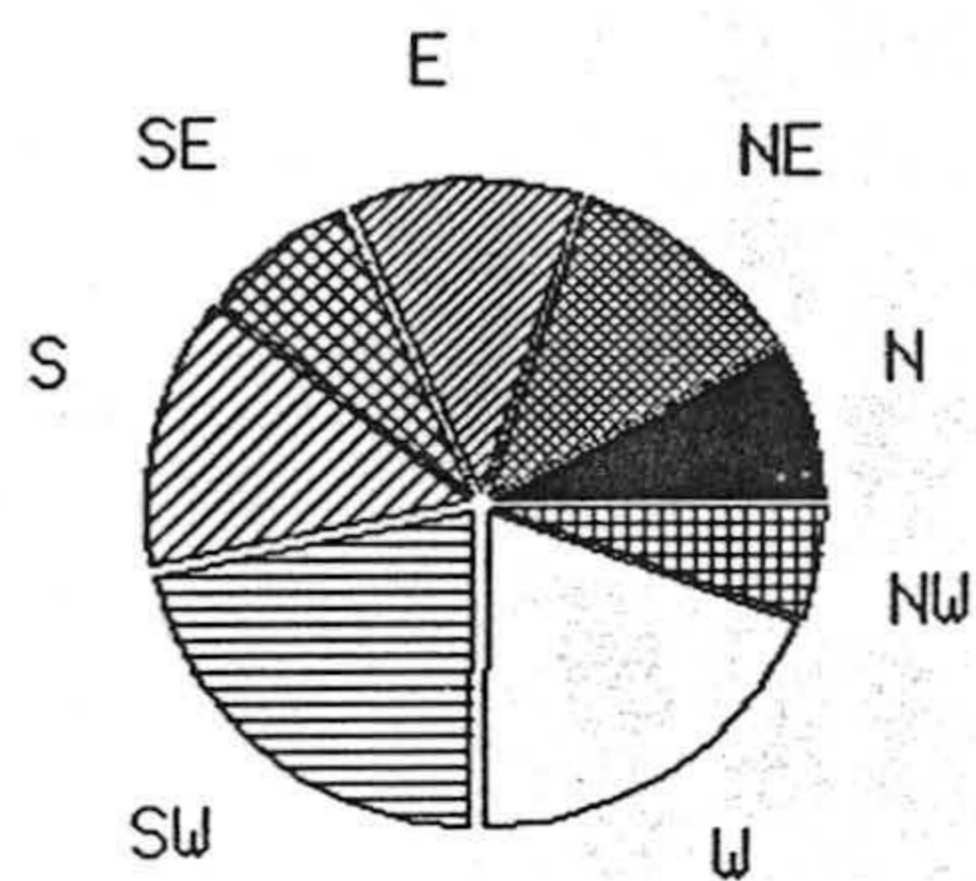


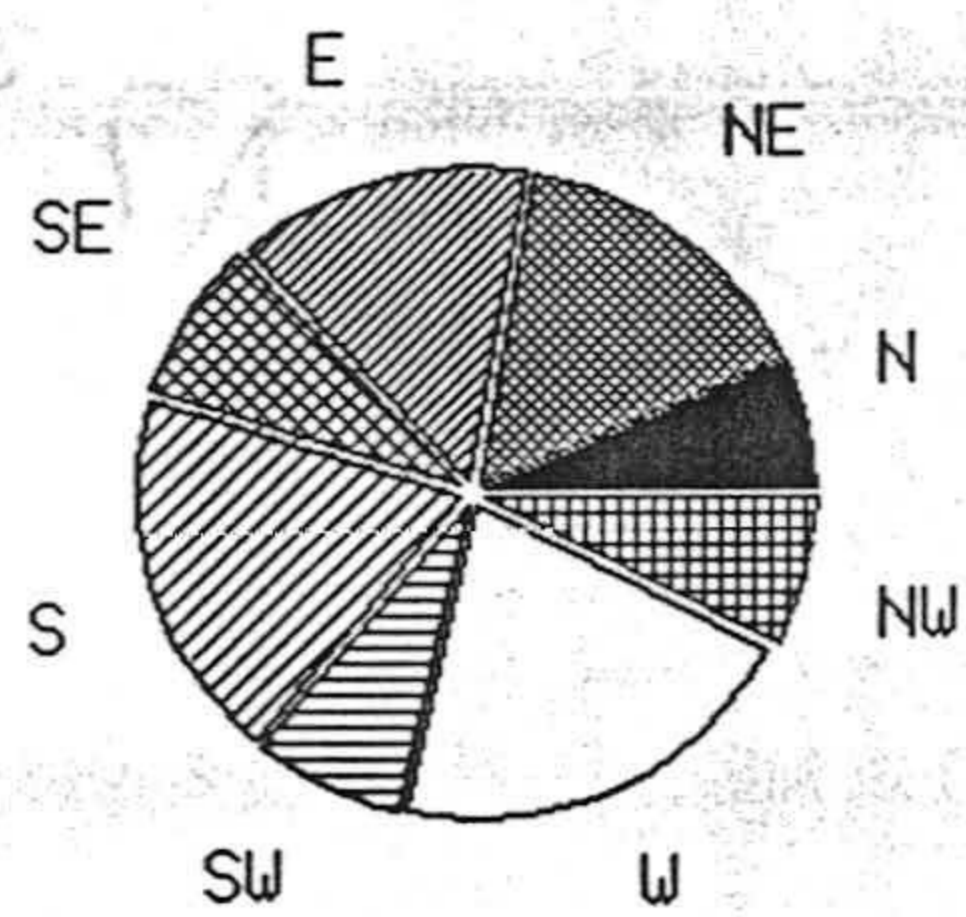
Figura IV.A22: Porcentaje total de Muflón observado en diferentes habitats en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura. (ver texto).



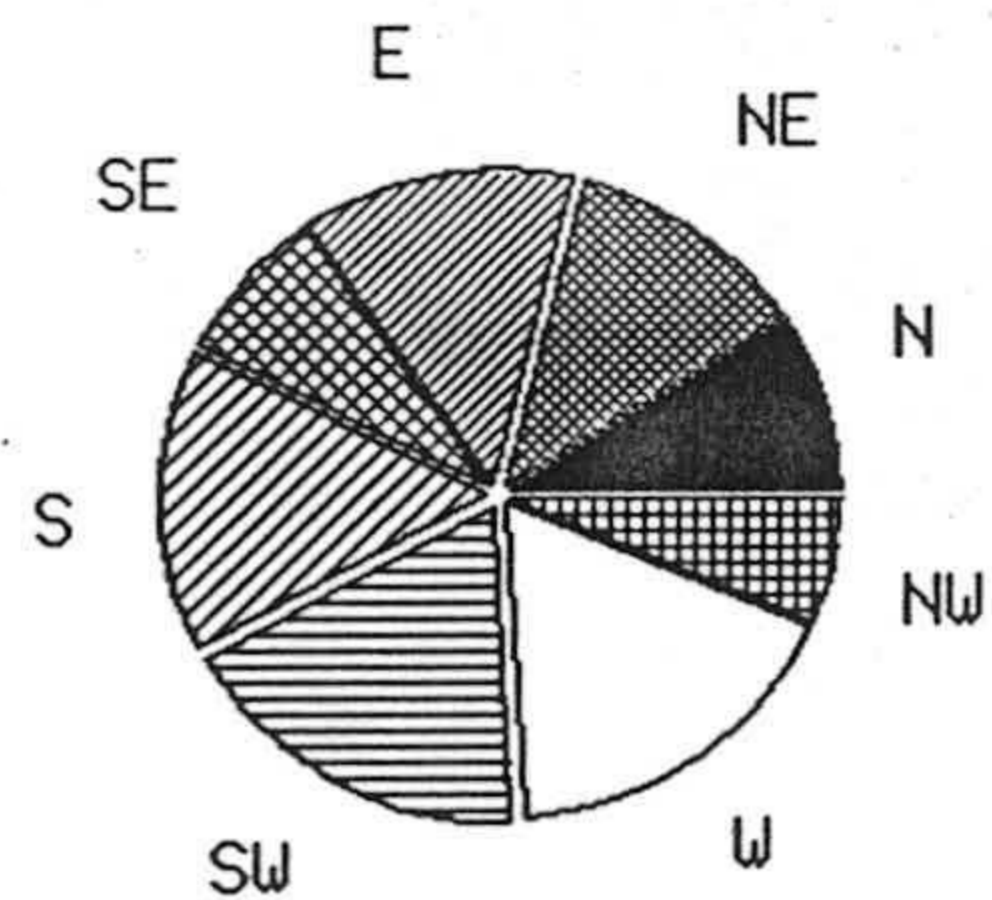
Machos



Hembras



Jóvenes



TOTAL

Figura IV.A23: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

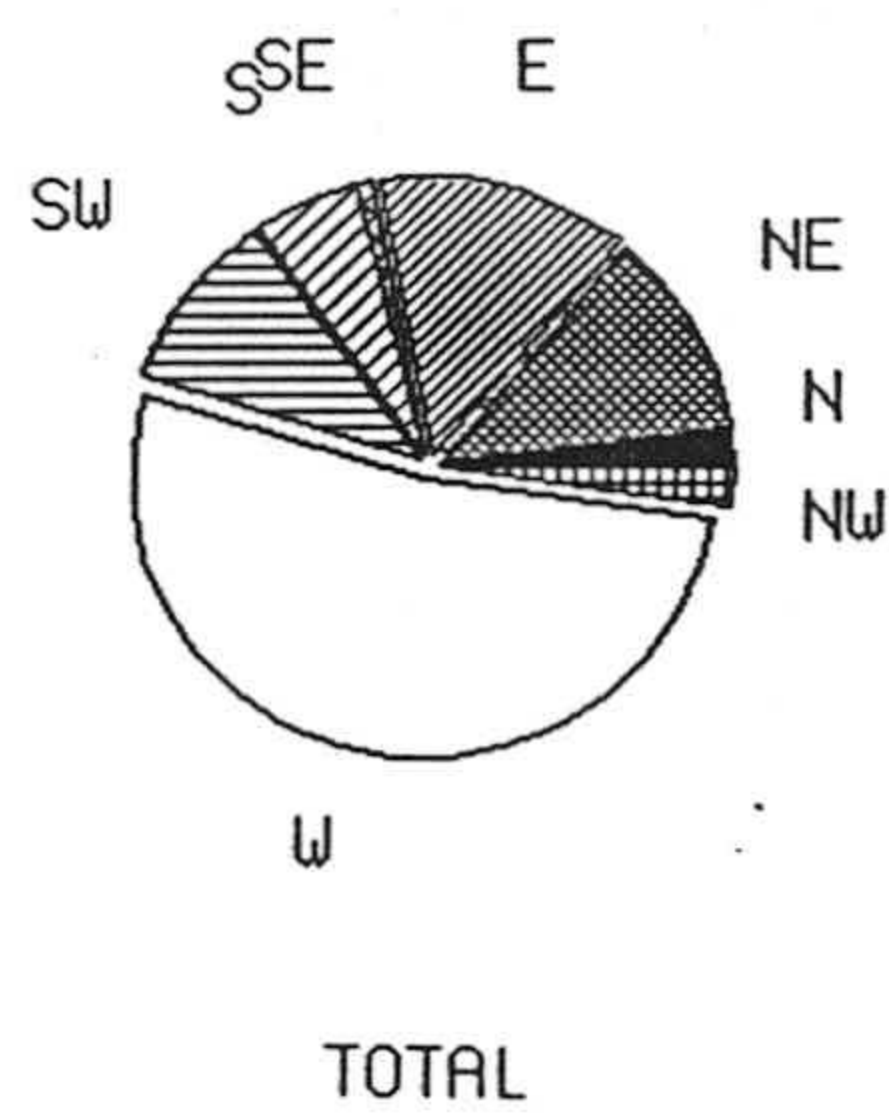
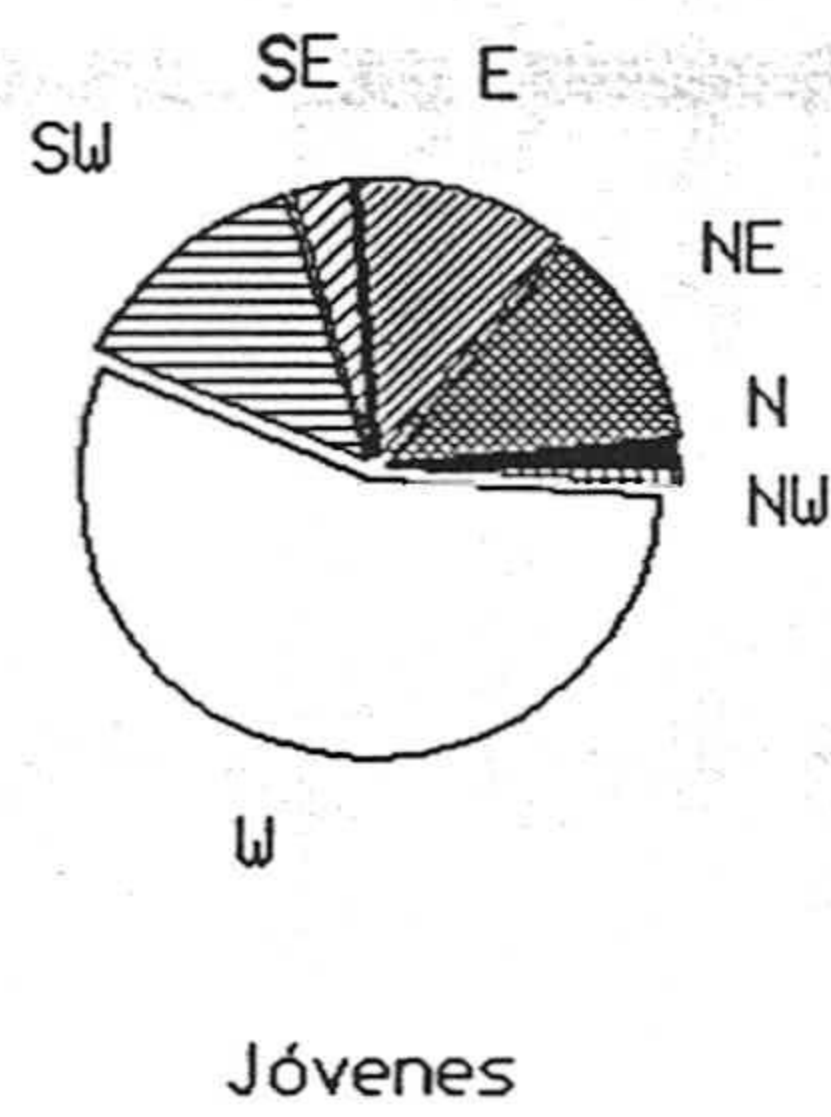
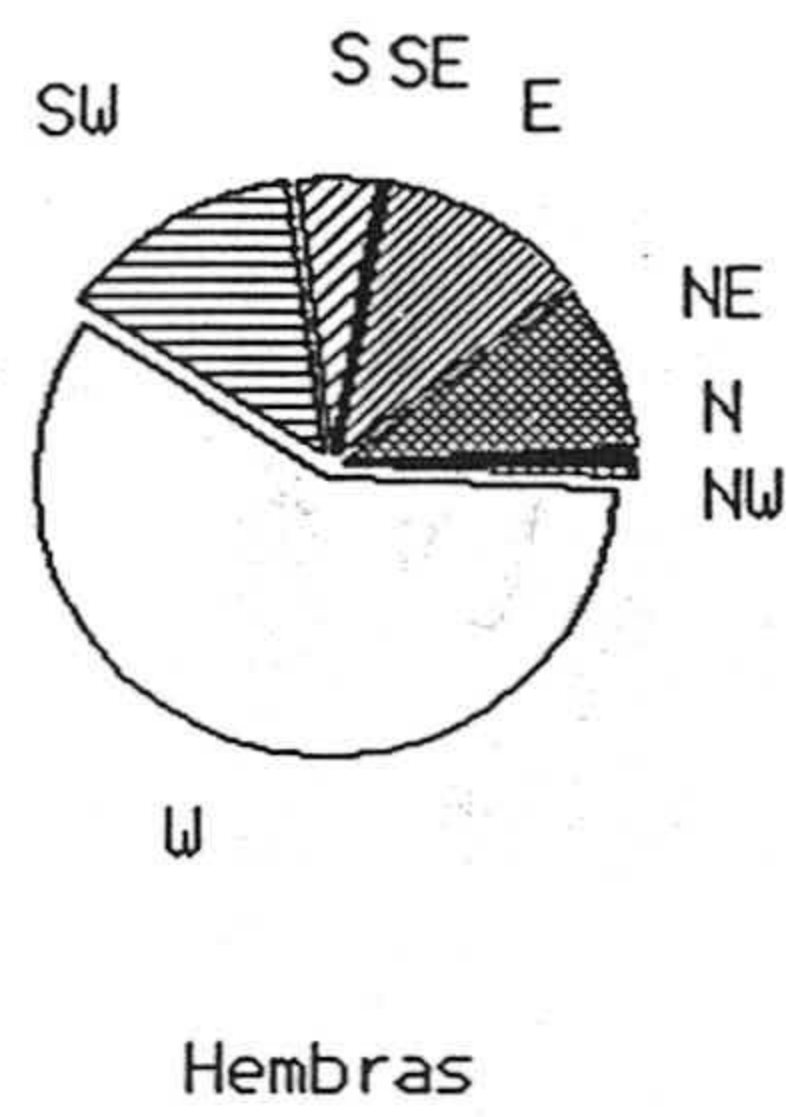
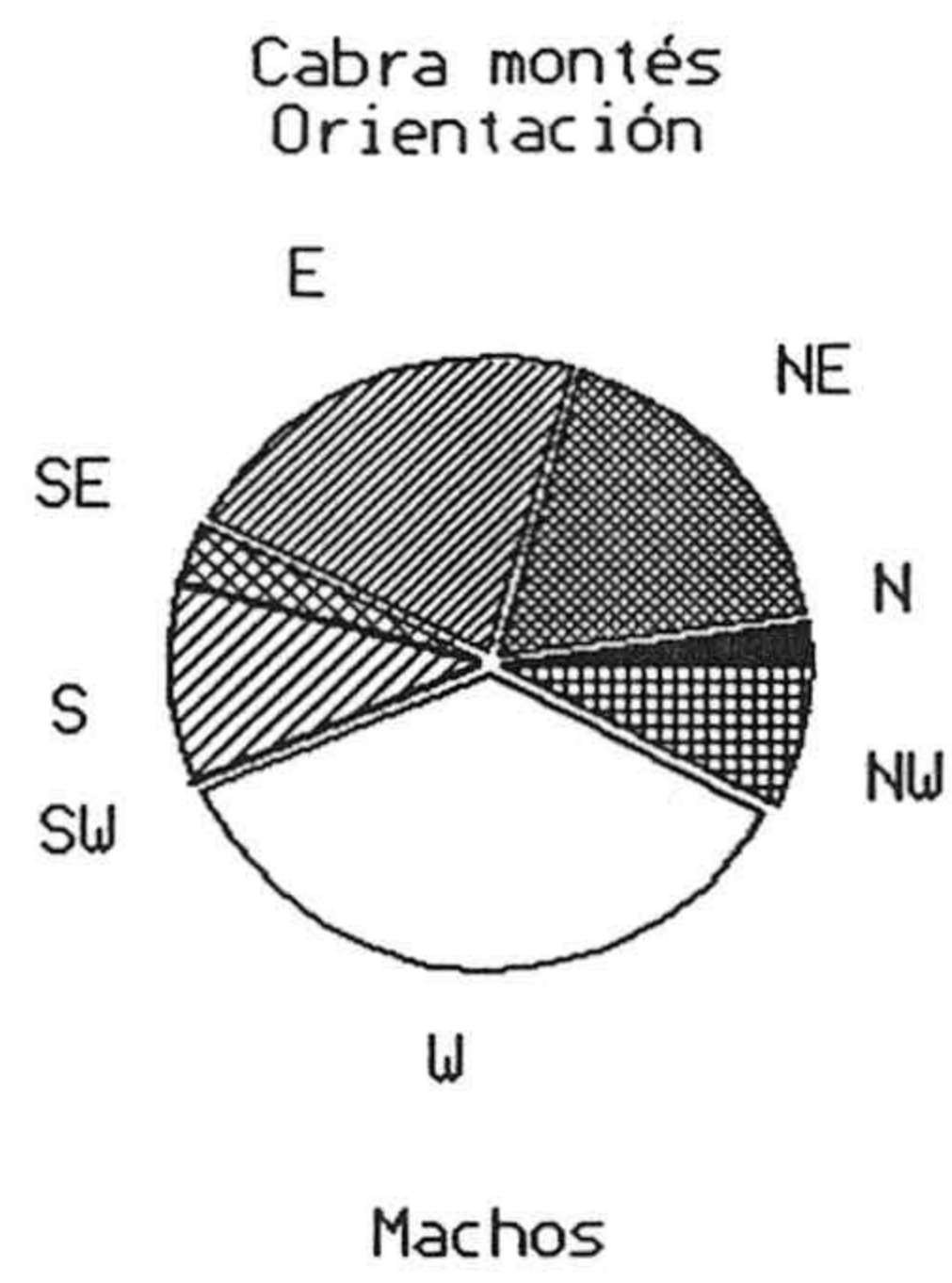


Figura IV.A23: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

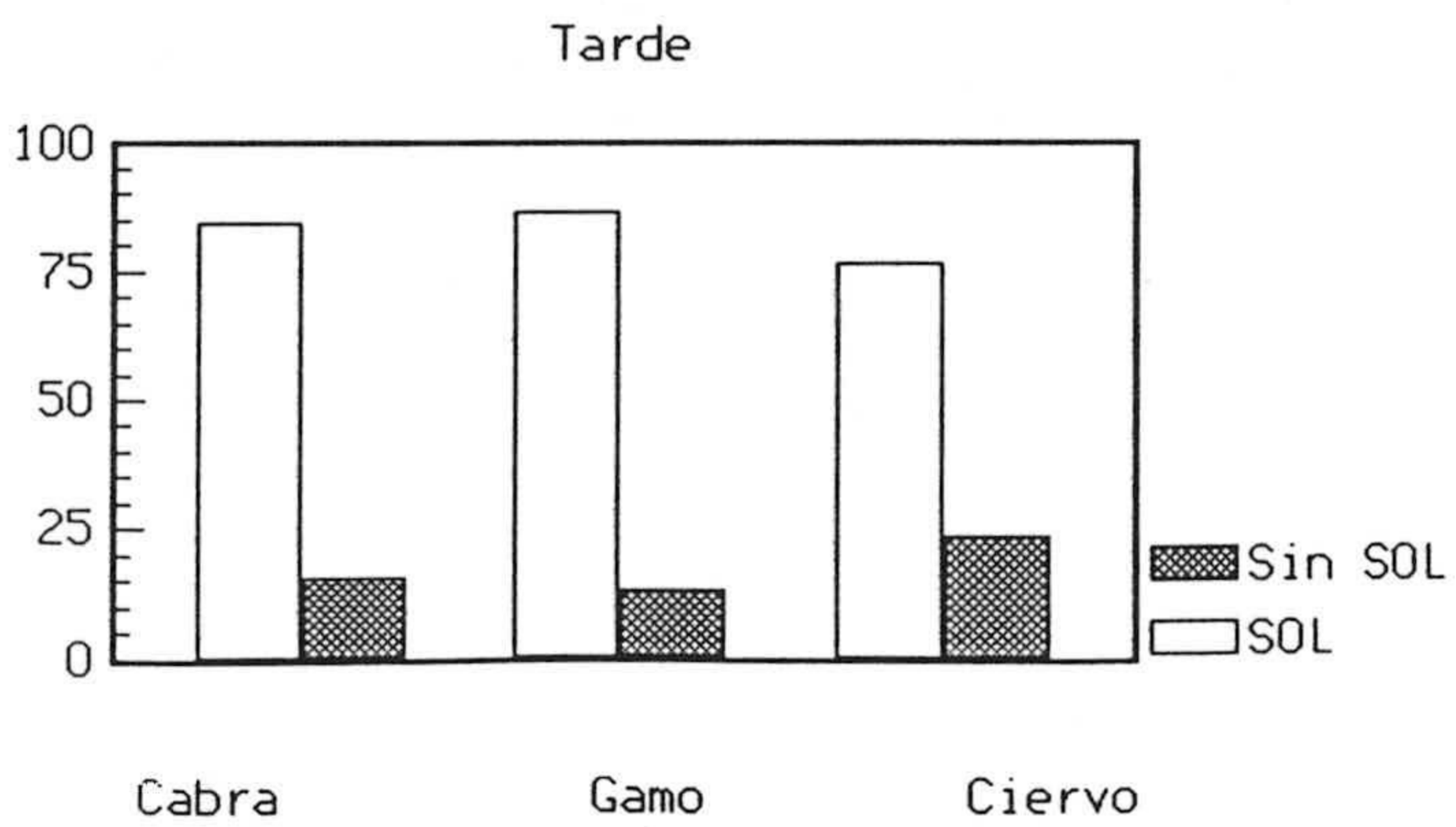
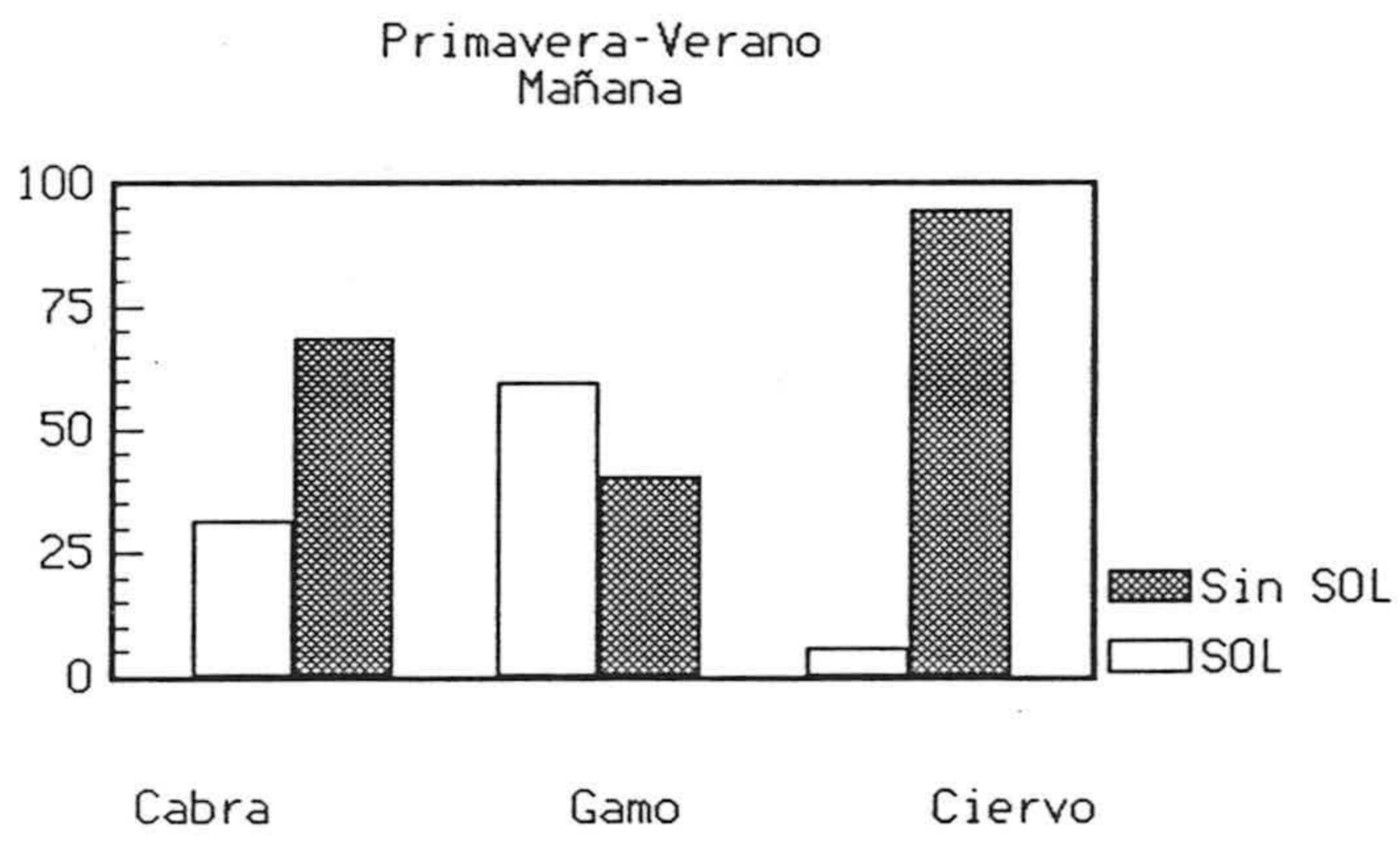
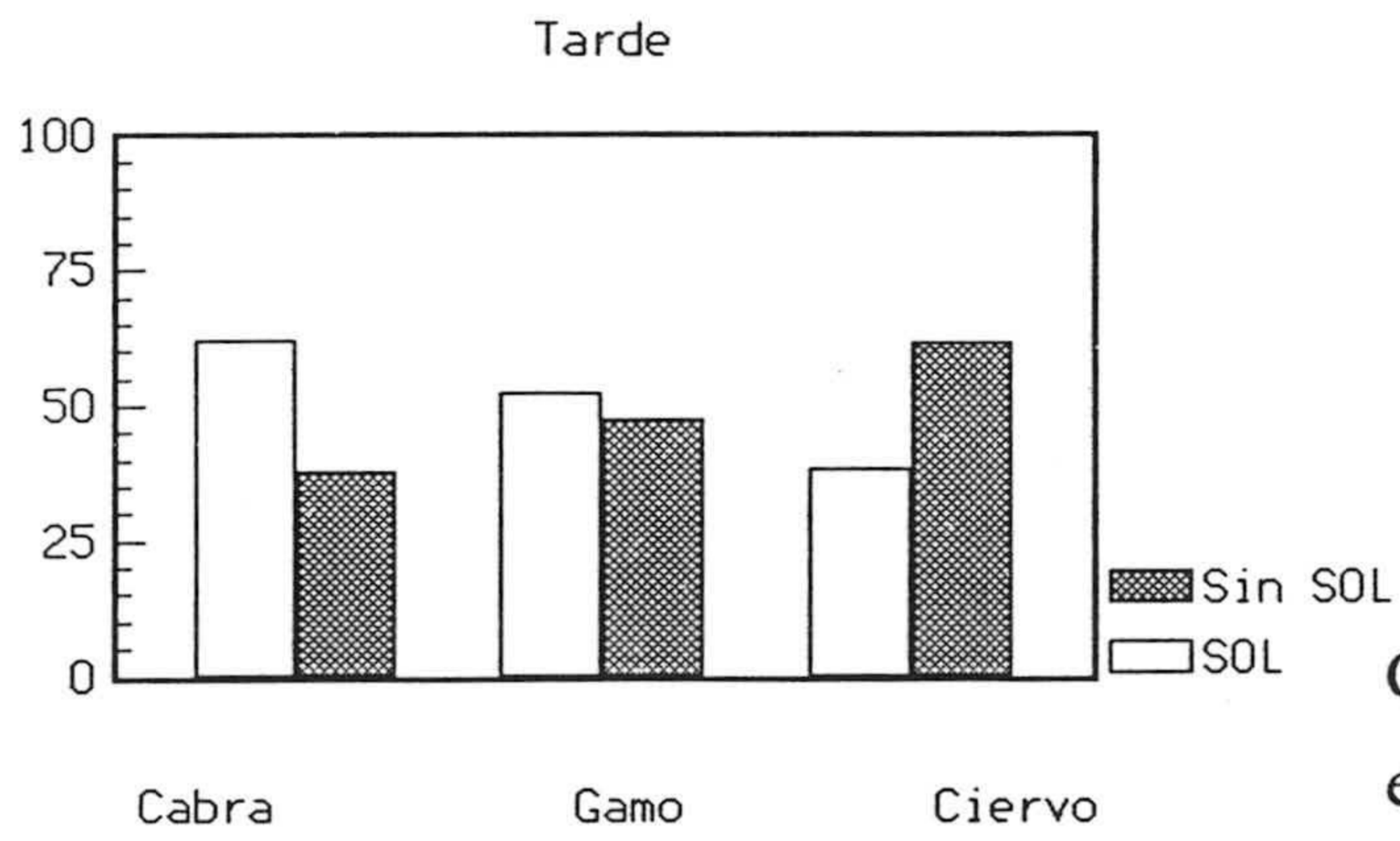
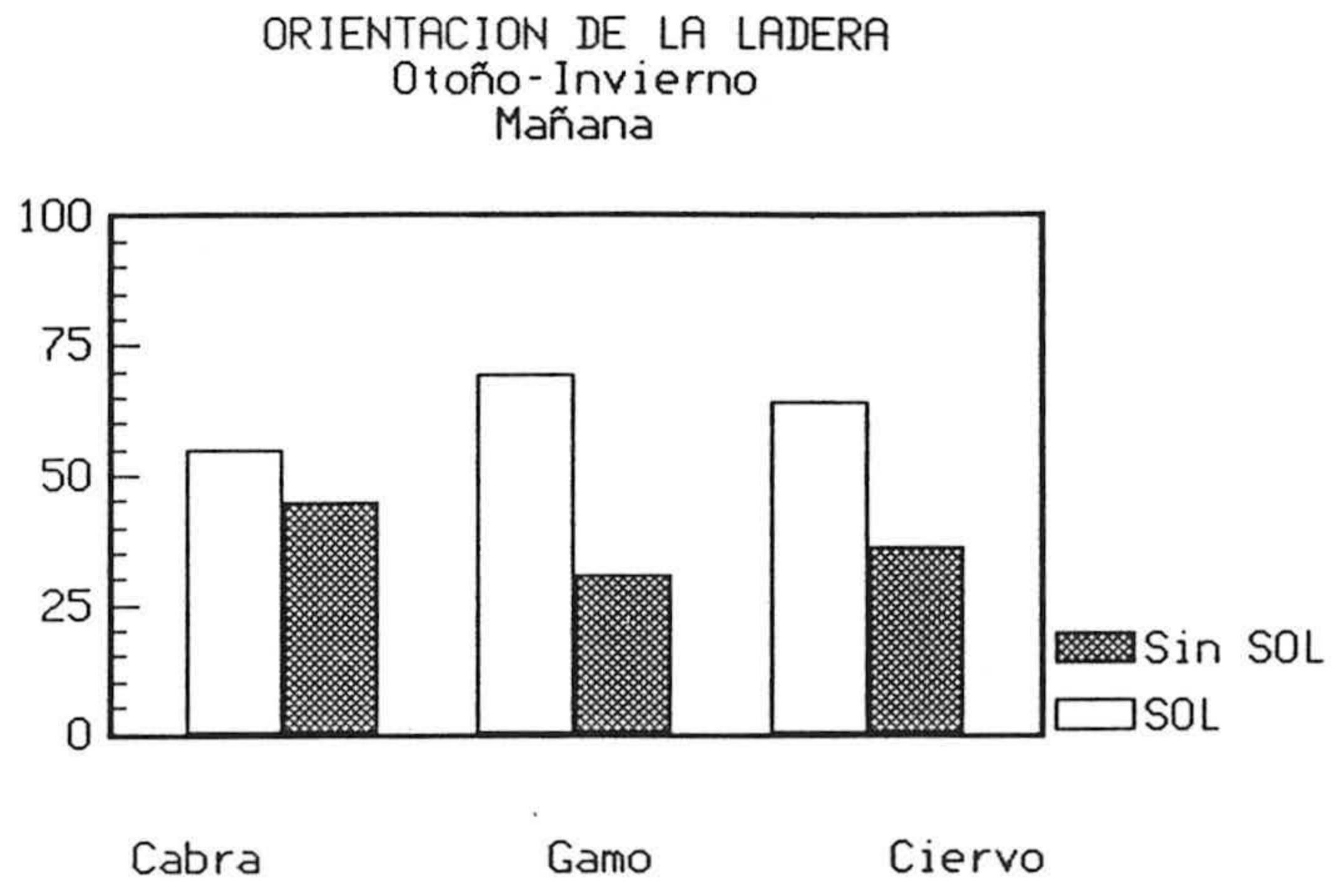


Figura IV.A25: Porcentaje de Cabra montés, Gamo y Ciervo observados en diferentes exposiciones de ladera a lo largo del año en las Sierras de Cazorla y Segura.

Gamo
Orientación (Otoño-Invierno)

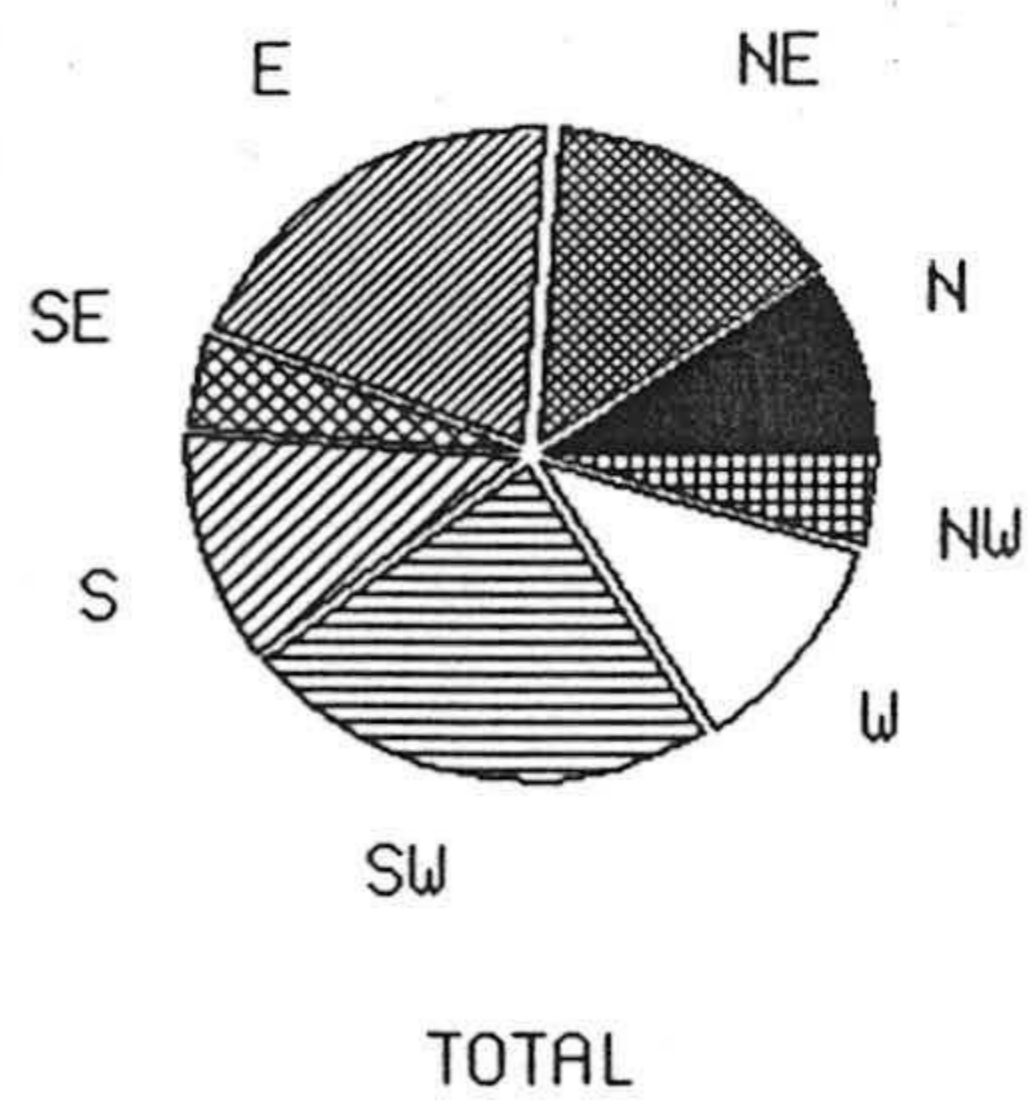
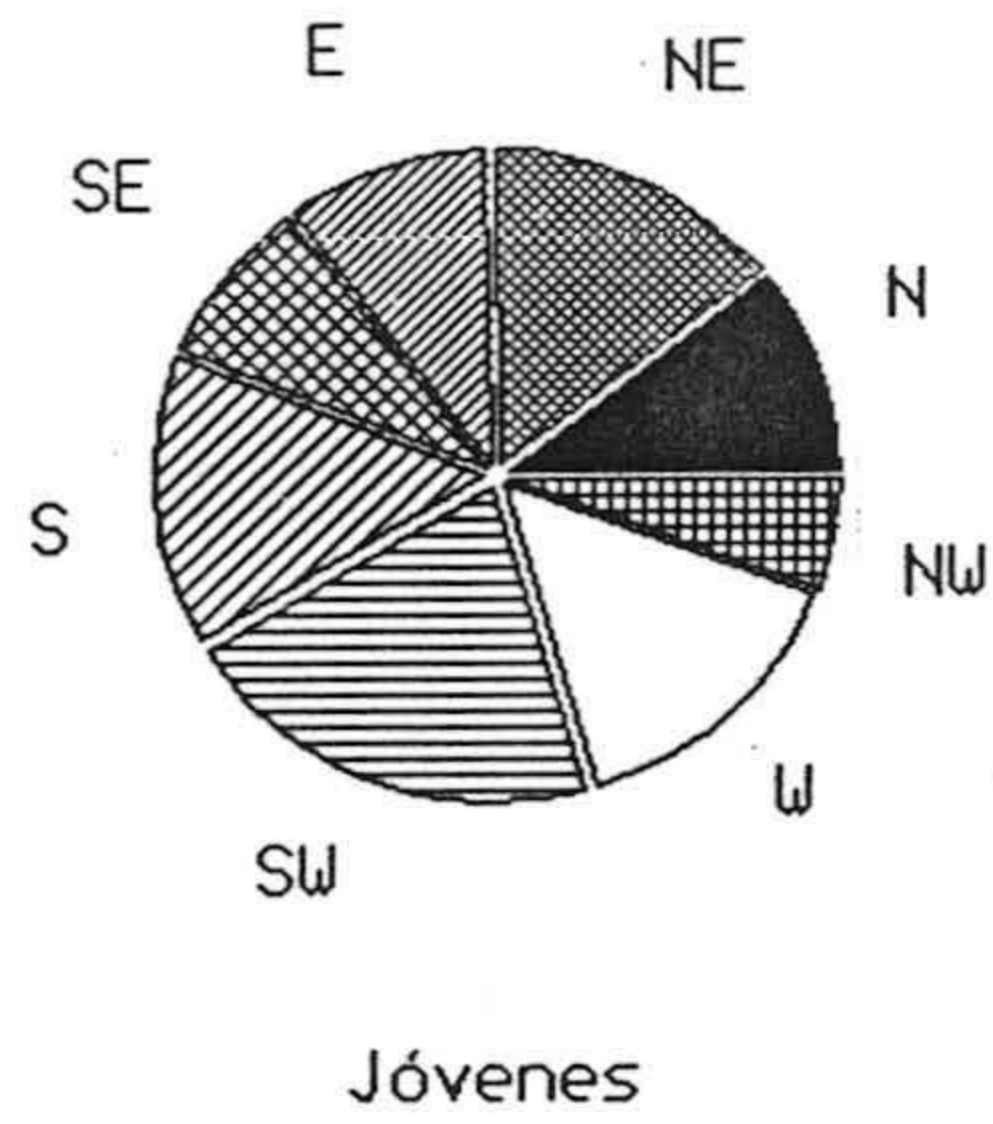
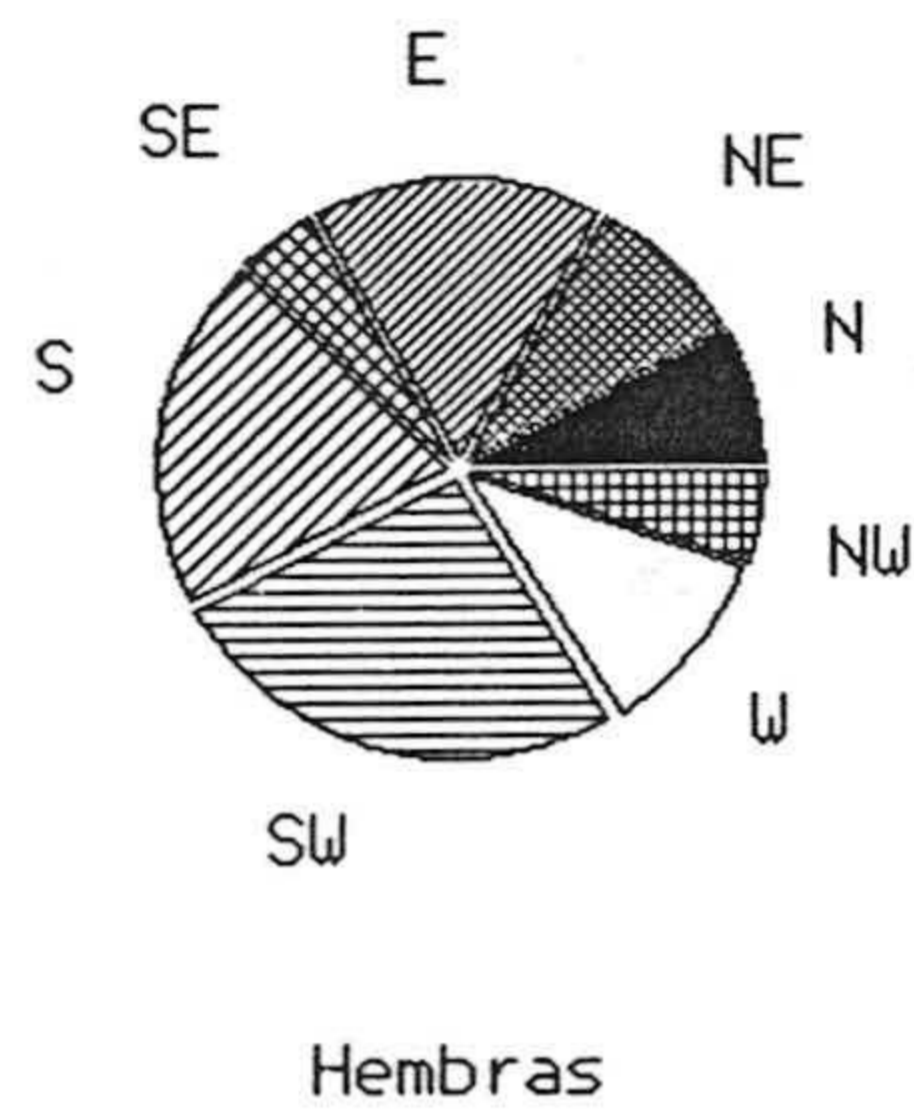
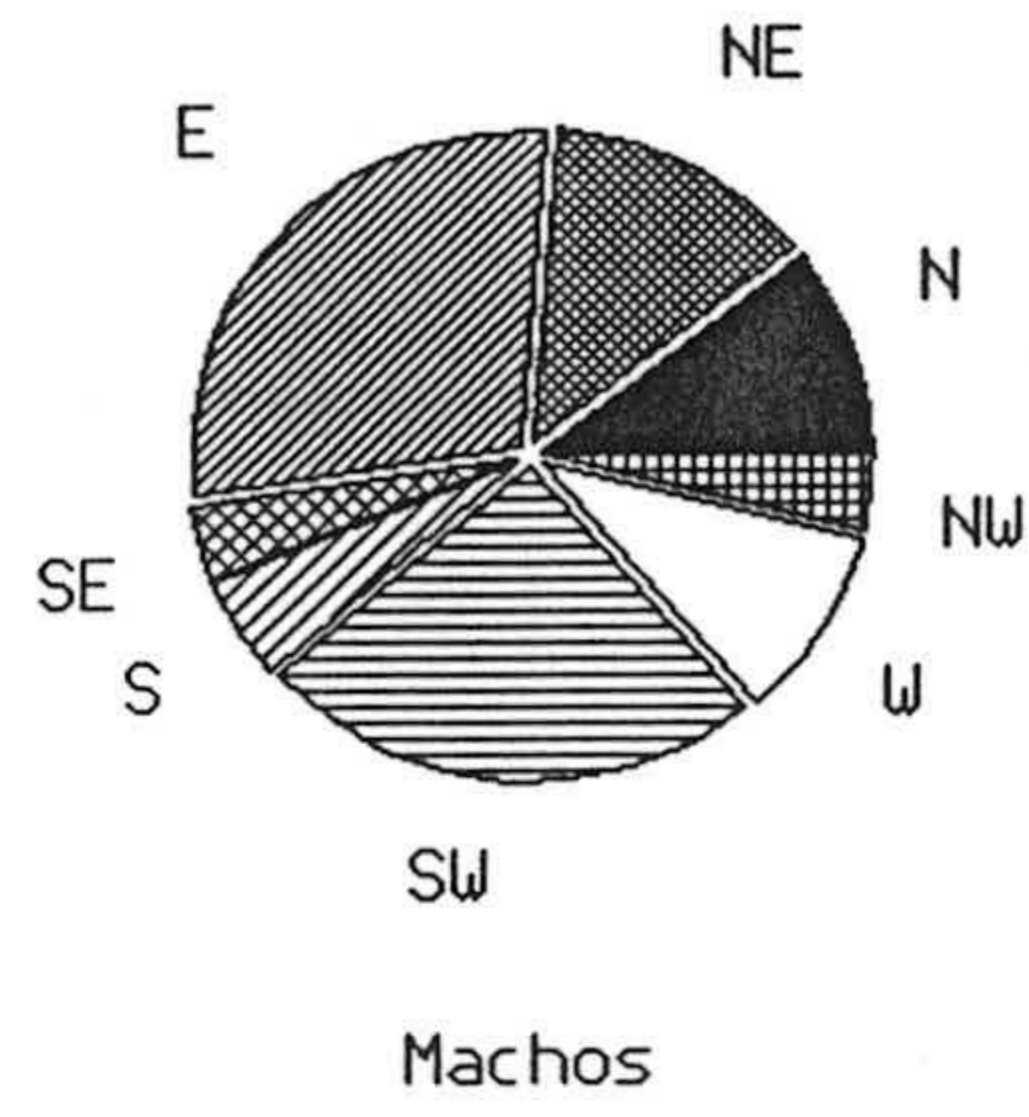
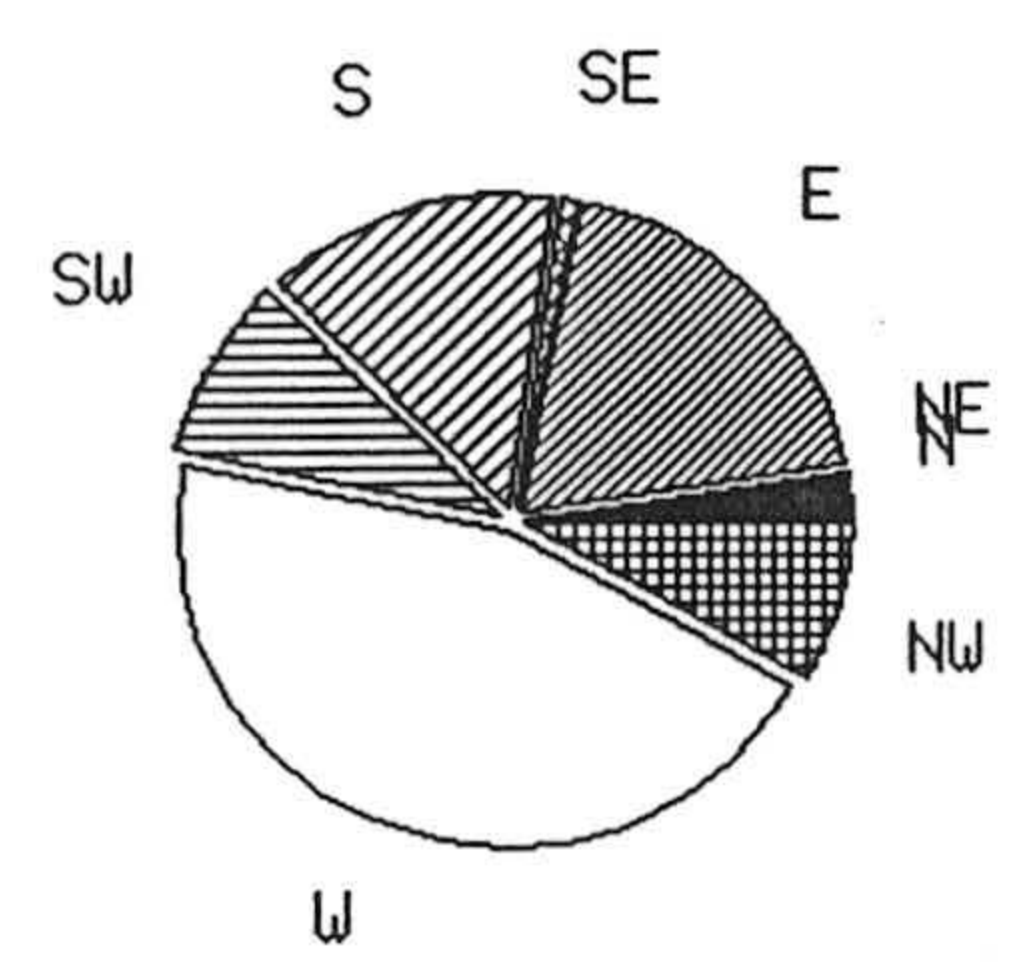
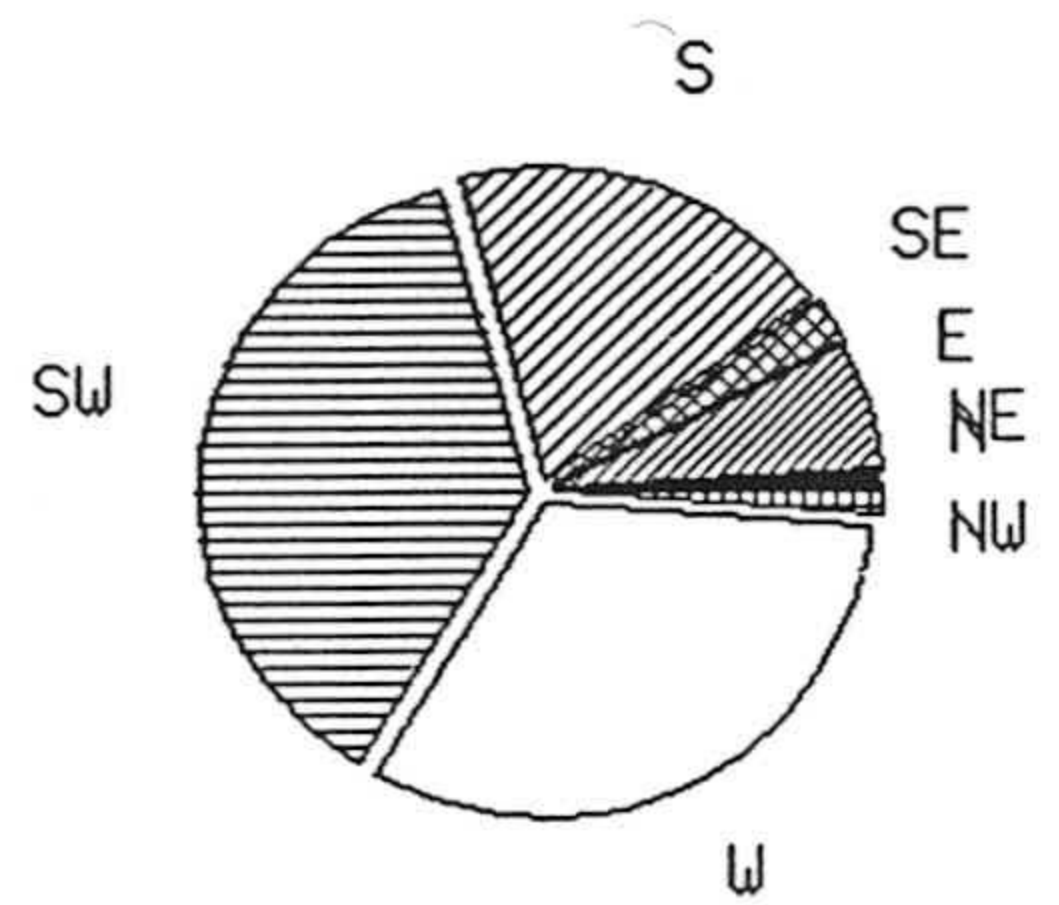


Figura IV.A26: Porcentaje de Gamo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

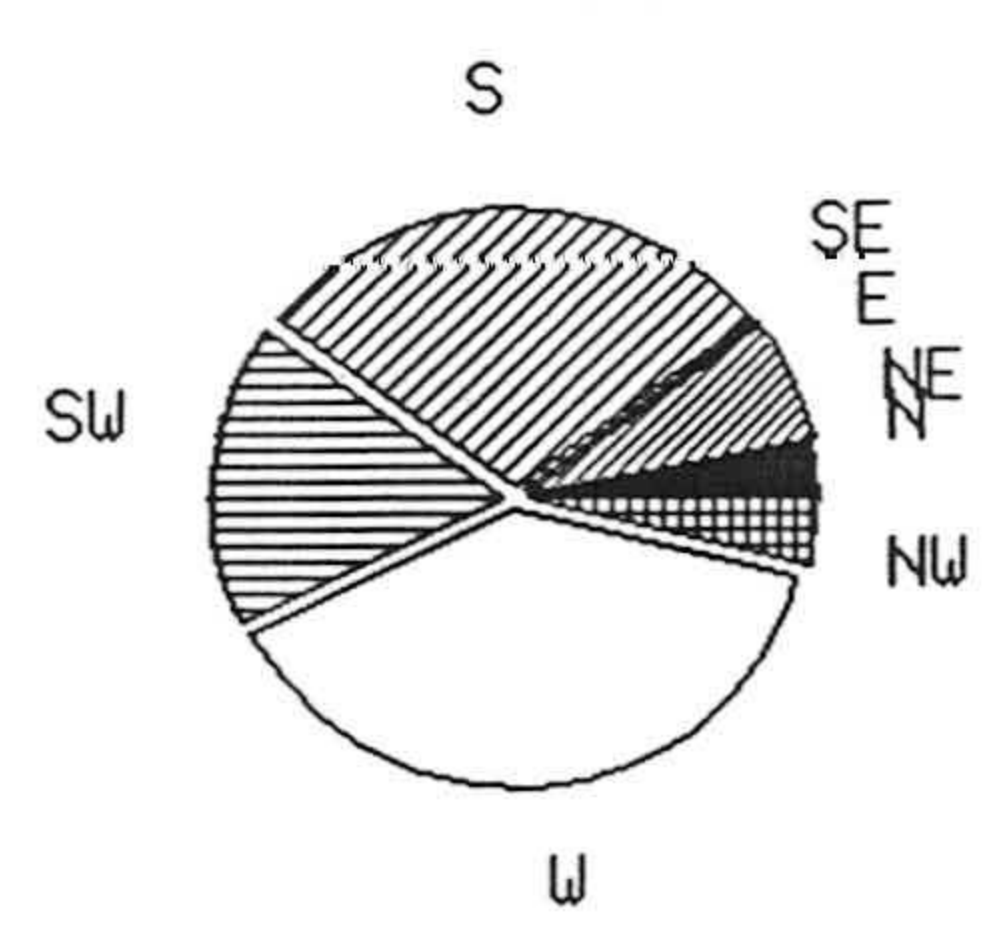
Gamo
Orientación (Primavera-Verano)



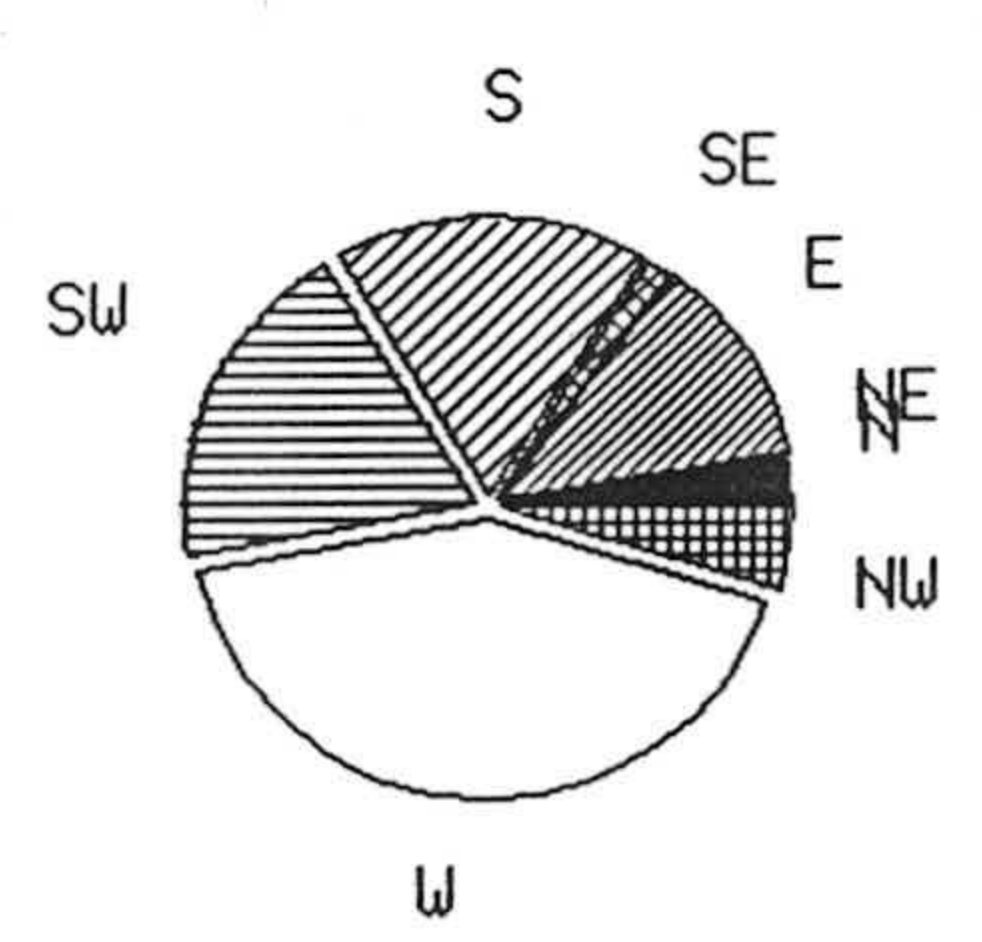
Machos



Hembras



Jóvenes



TOTAL

Figura IV.A27: Porcentaje de Gamo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.



Ciervo
Orientación (Otoño-Invierno)

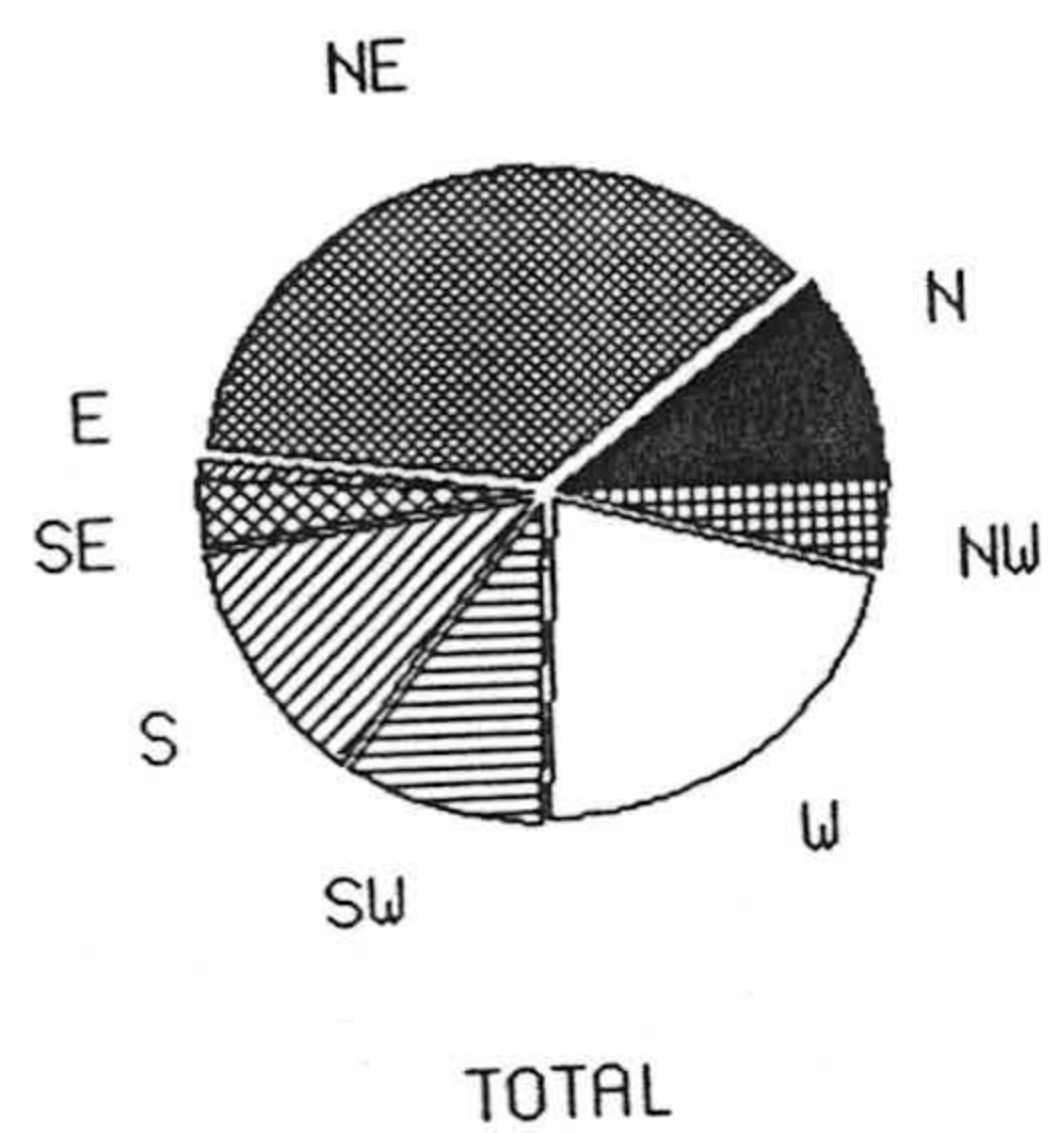
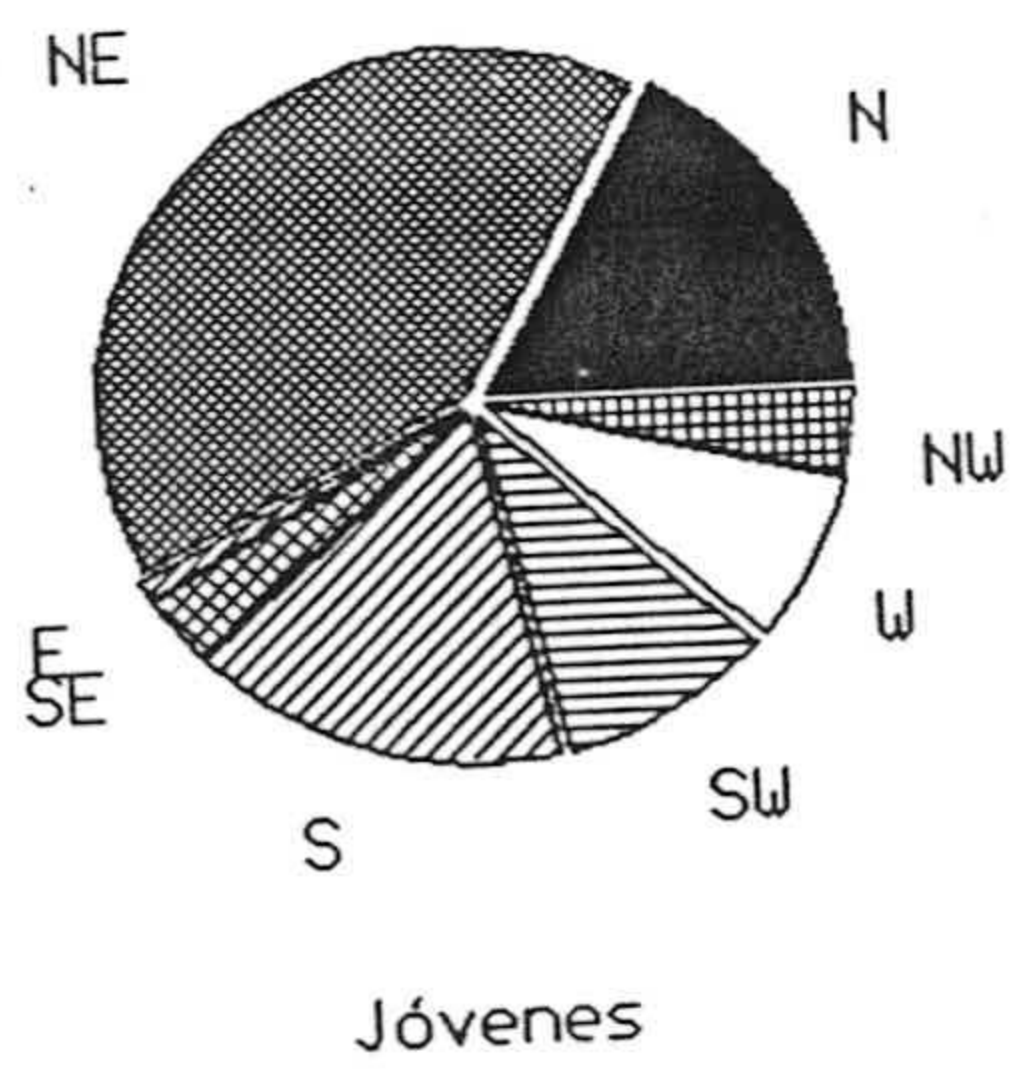
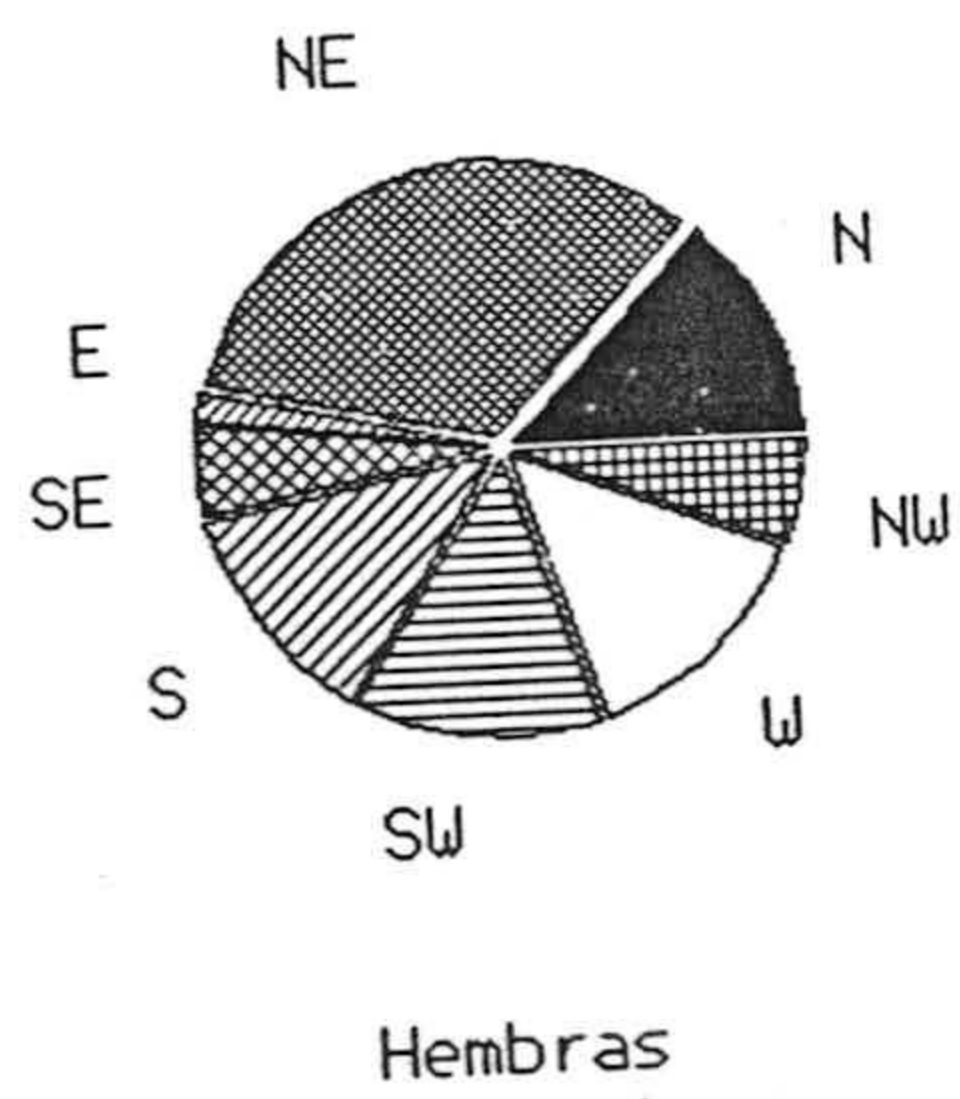
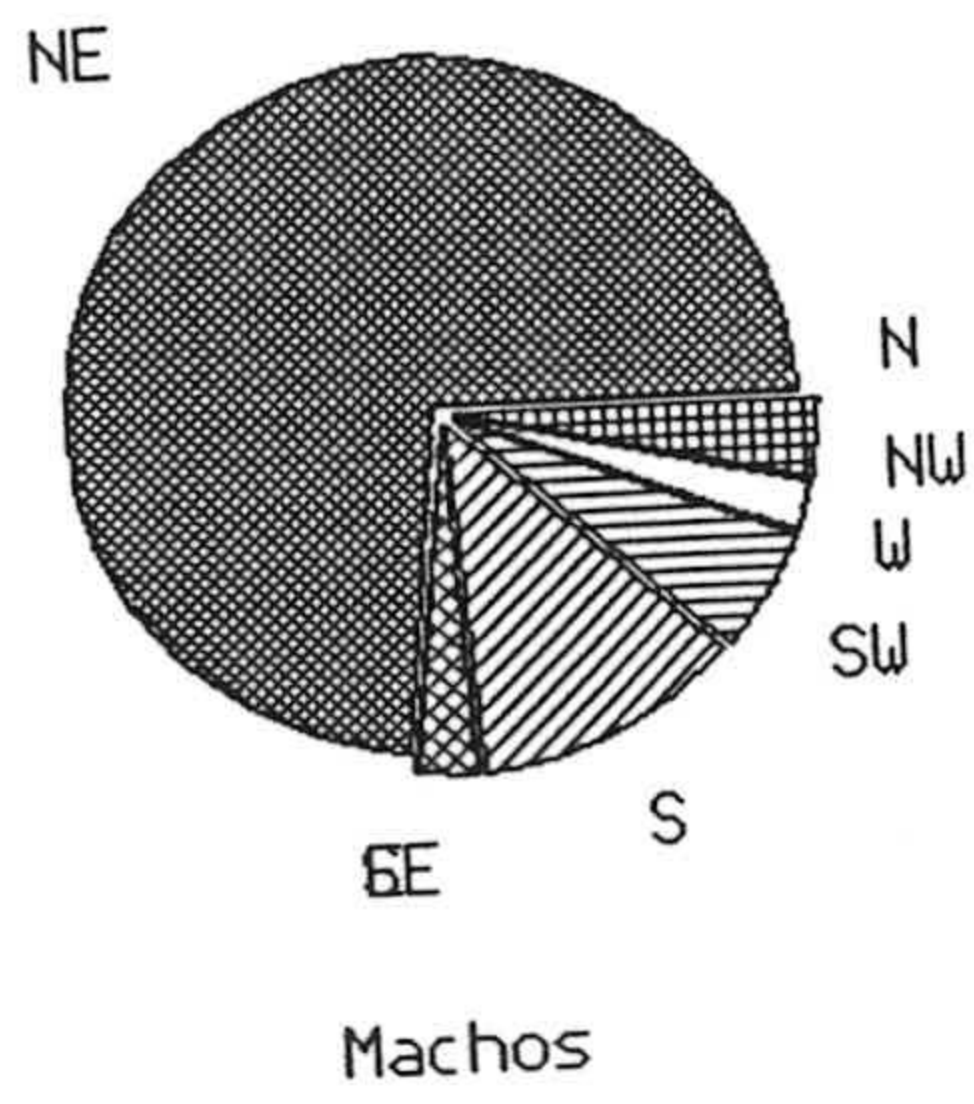


Figura IV.A28: Porcentaje de Ciervo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Ciervo
Orientación (Primavera-Verano)

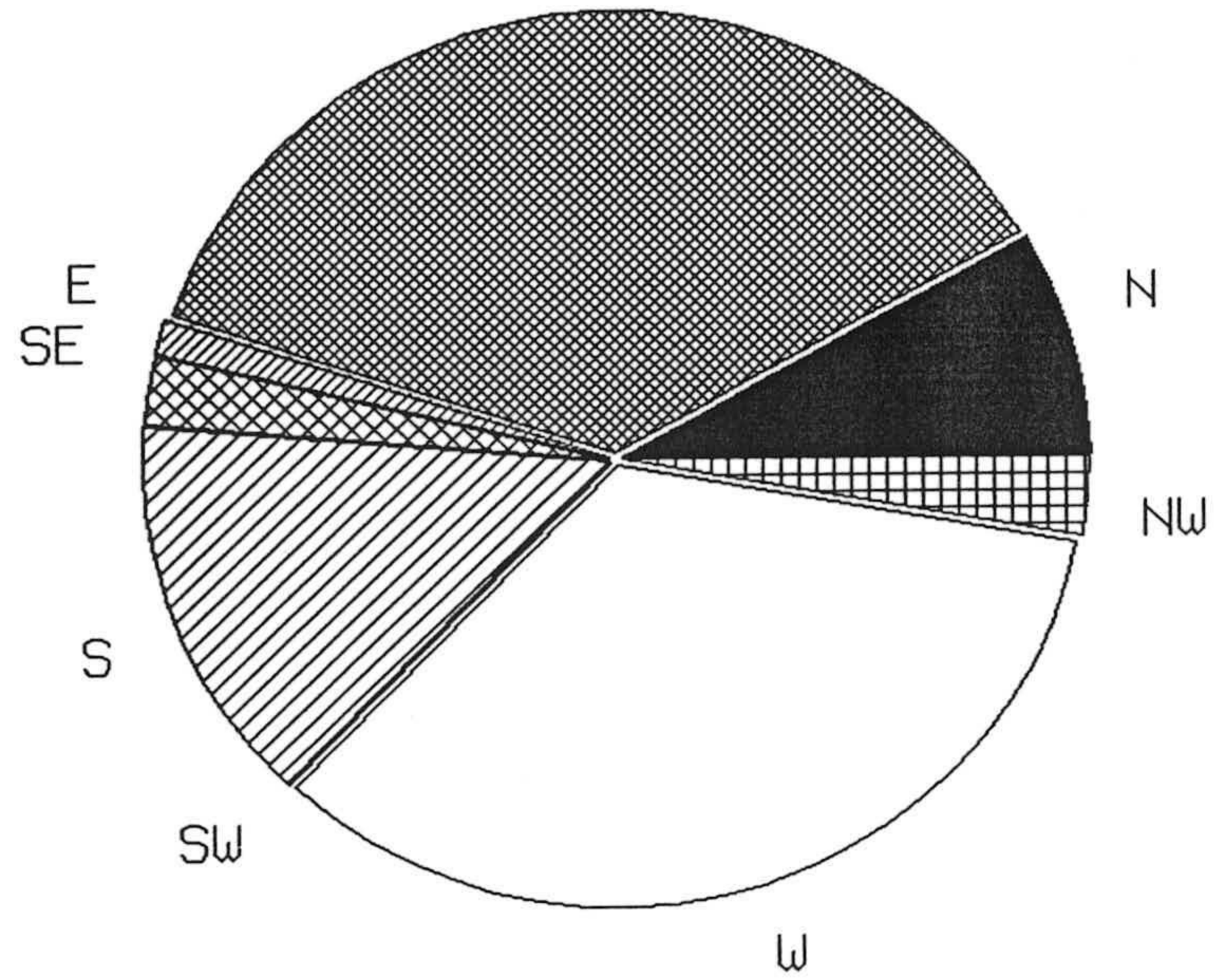


Figura IV.A29: Porcentaje total de Ciervo observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

Muflón
Orientación (Otoño-Invierno)

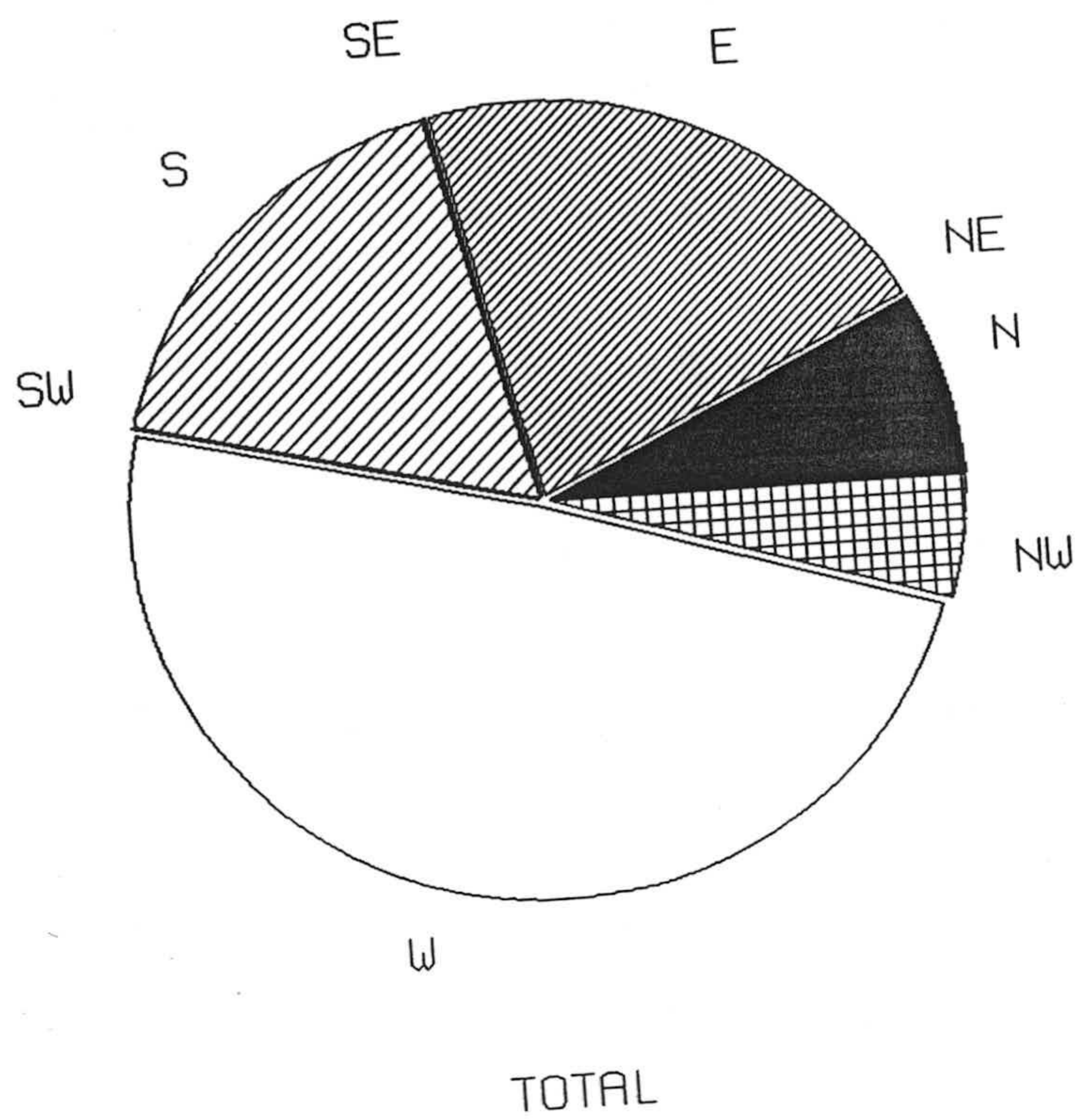


Figura IV.A30: Porcentaje total de Muflón observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde en Otoño-Invierno en las Sierras de Cazorla y Segura.

Muflón
Orientación (Primavera-Verano)

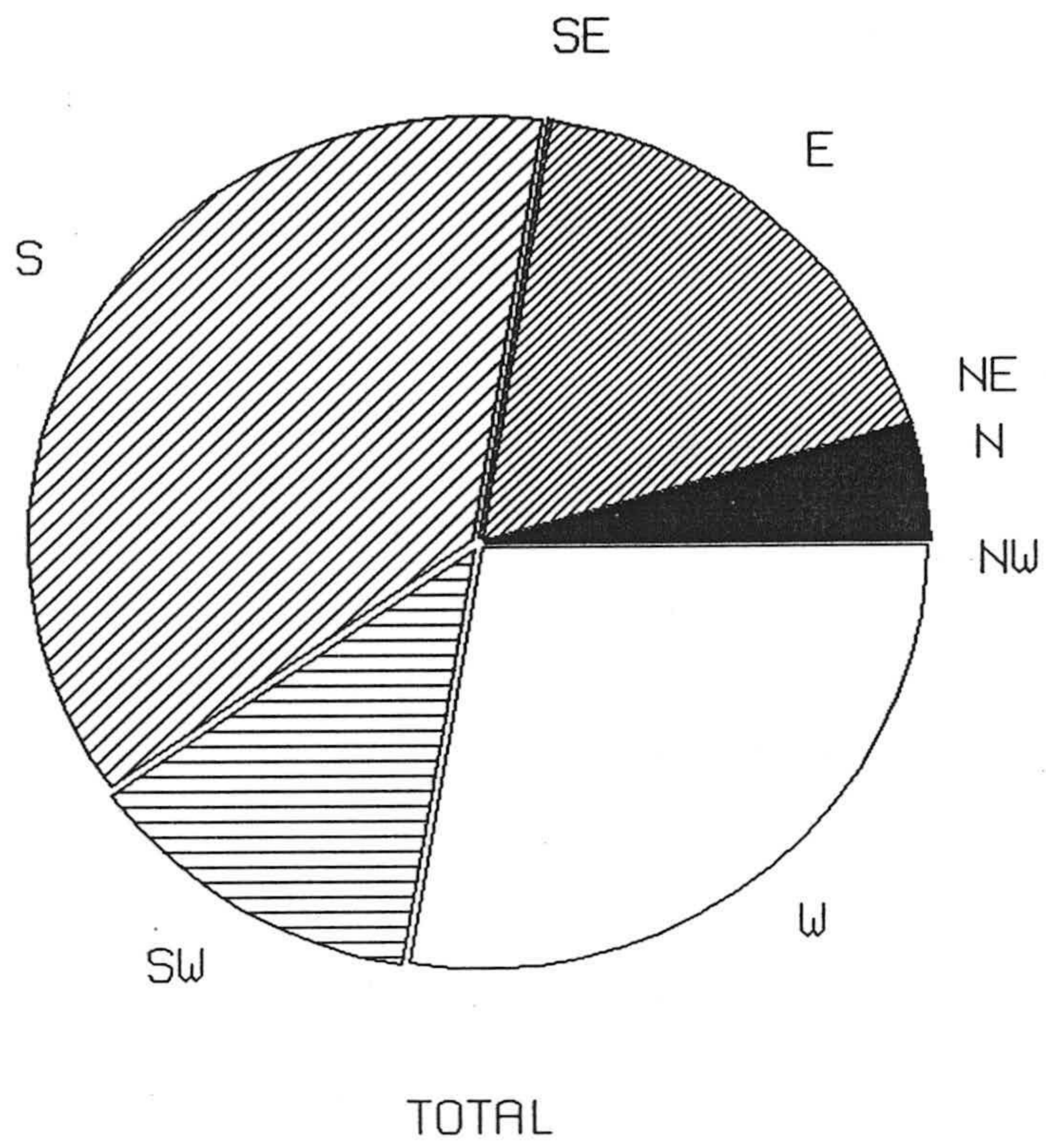


Figura IV.A31: Porcentaje total de Muflón observado en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde en Primavera-Verano en las Sierras de Cazorla y Segura.

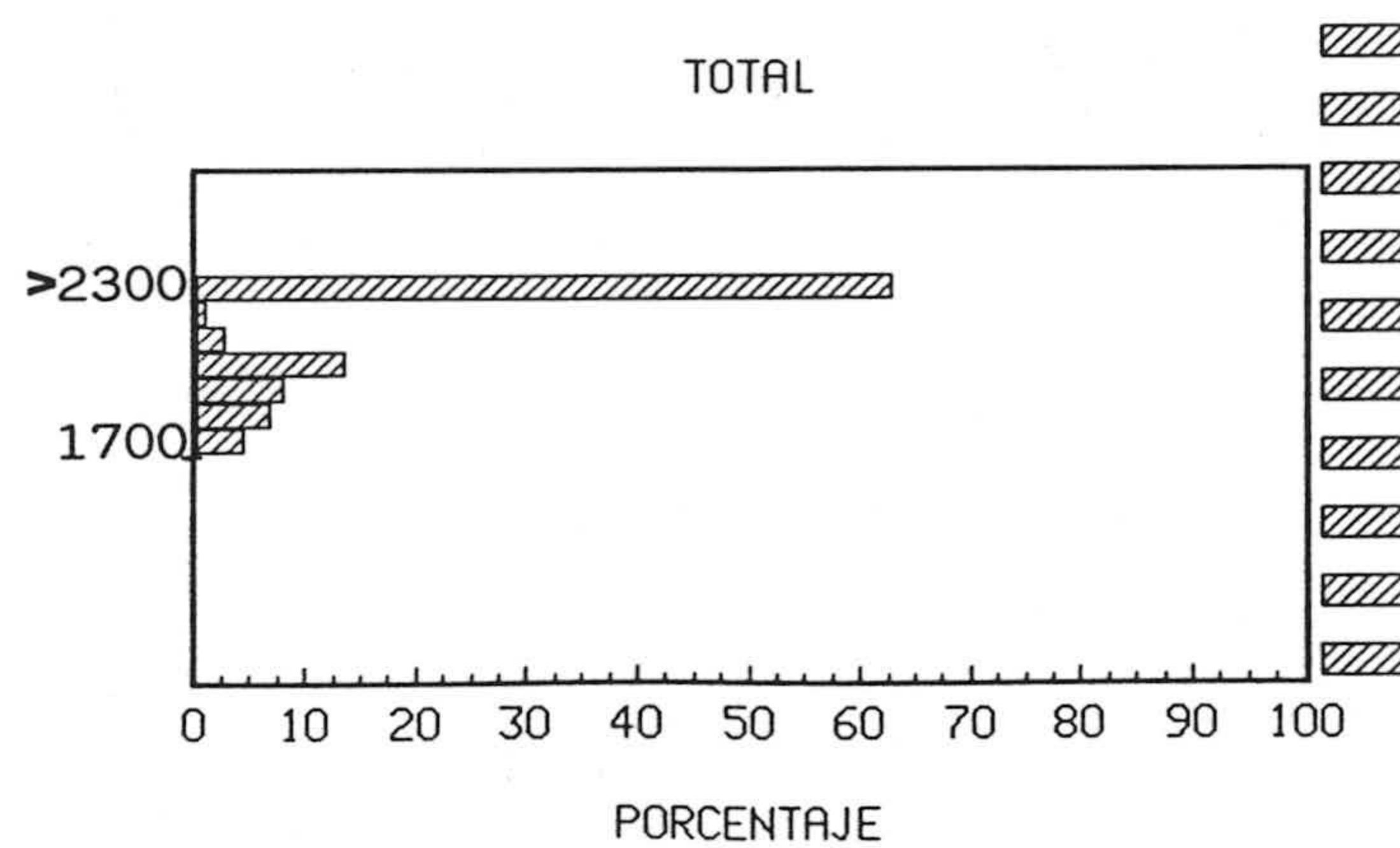
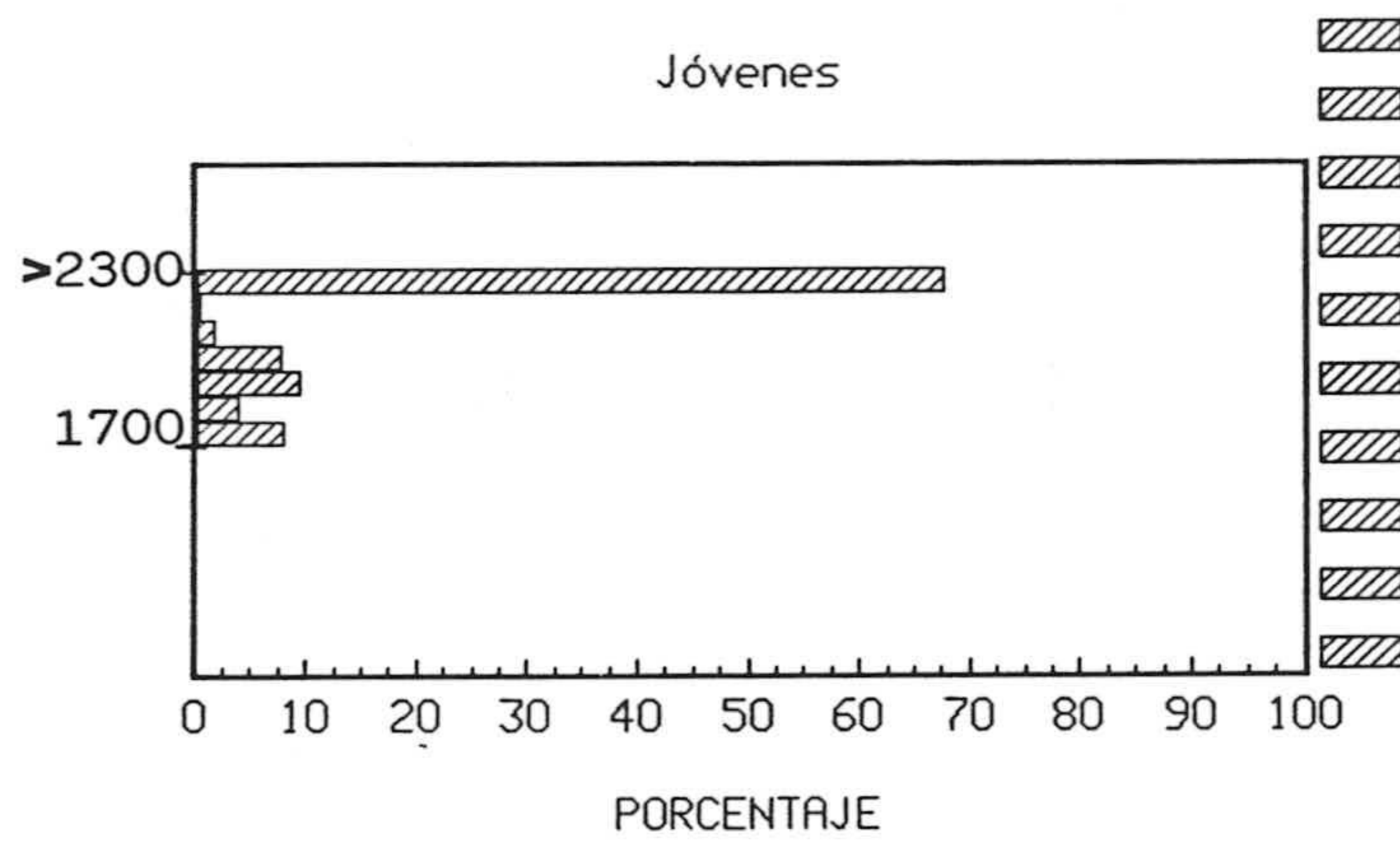
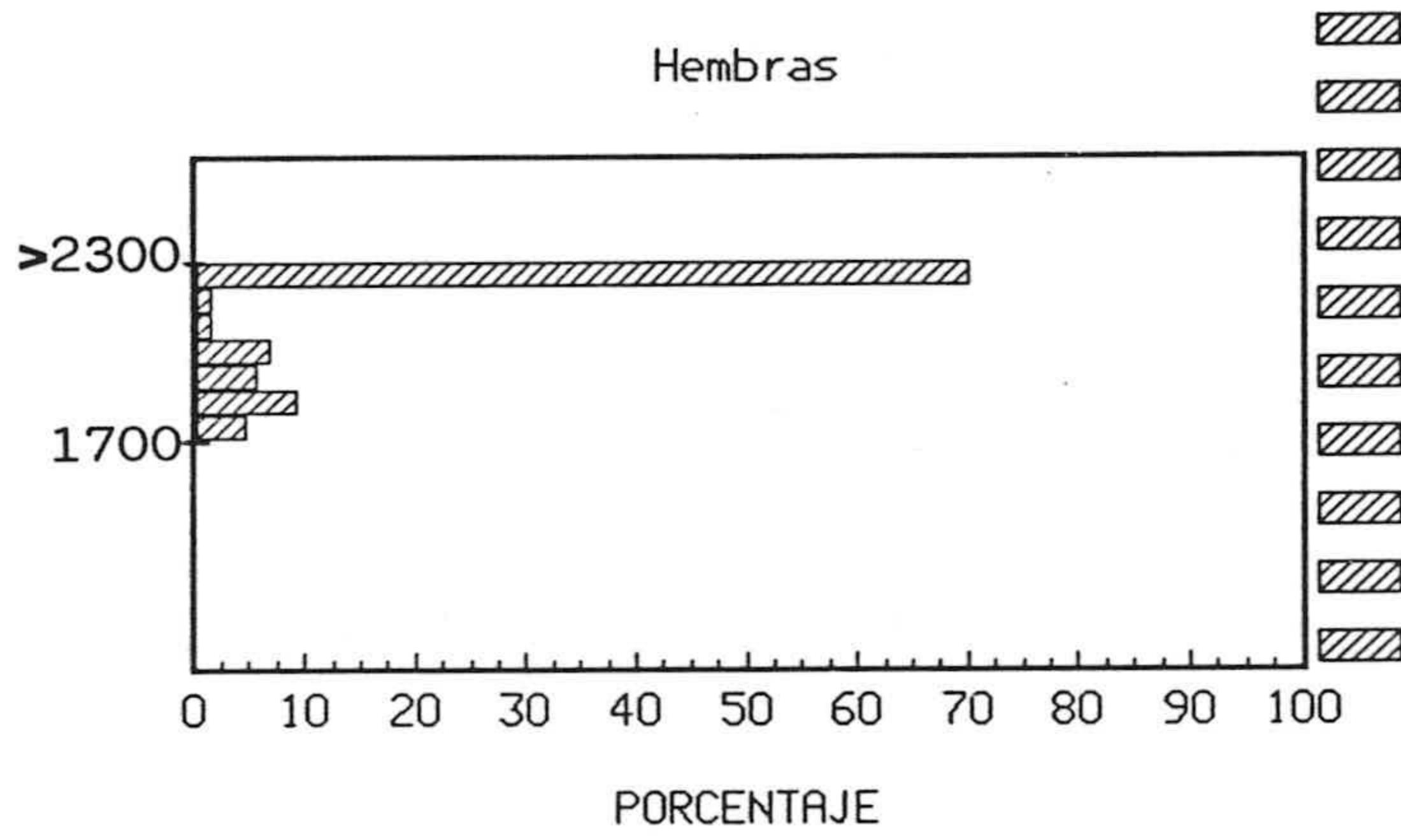
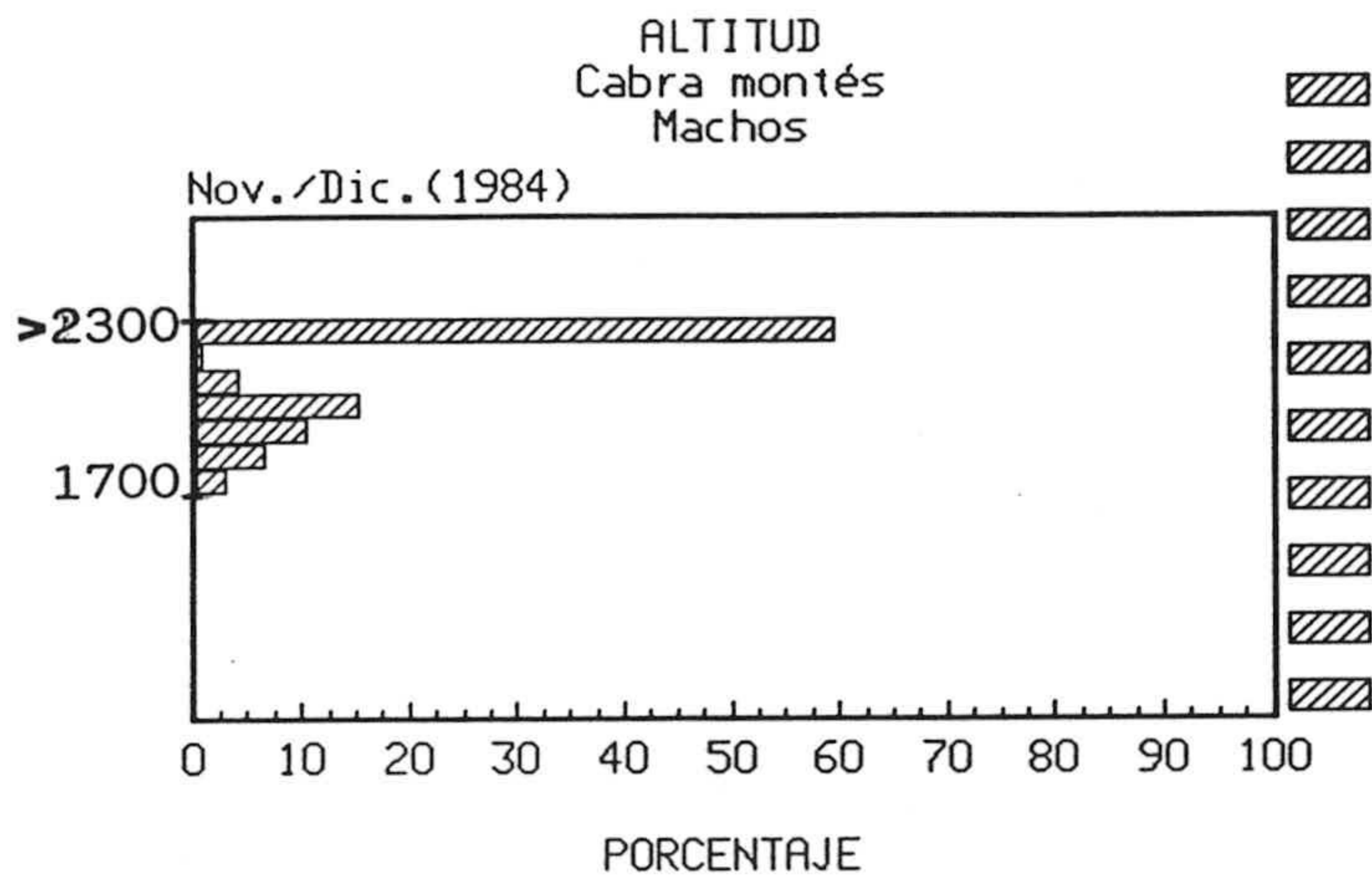


Figura IV.A32: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Nov./Dic. (1984).

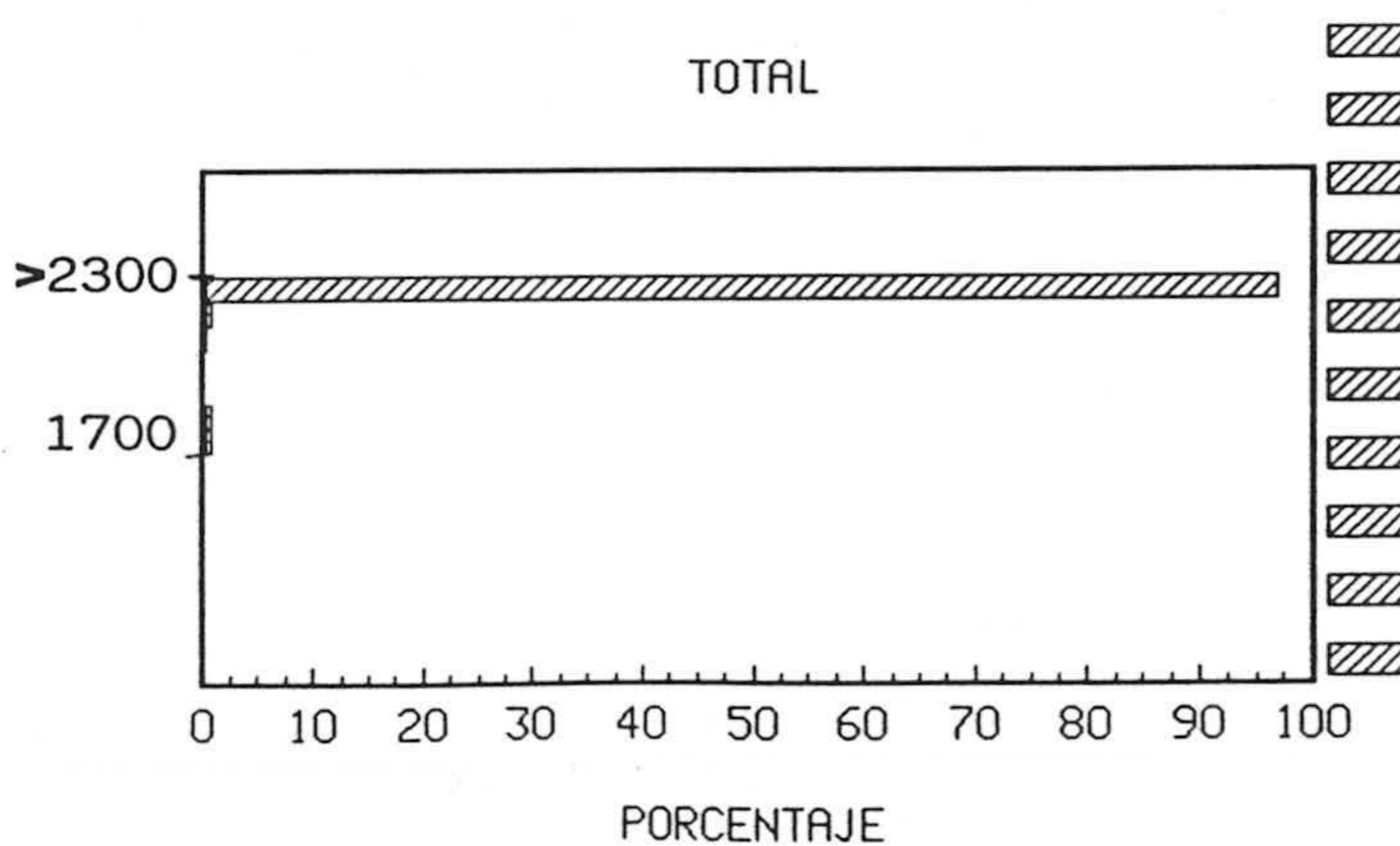
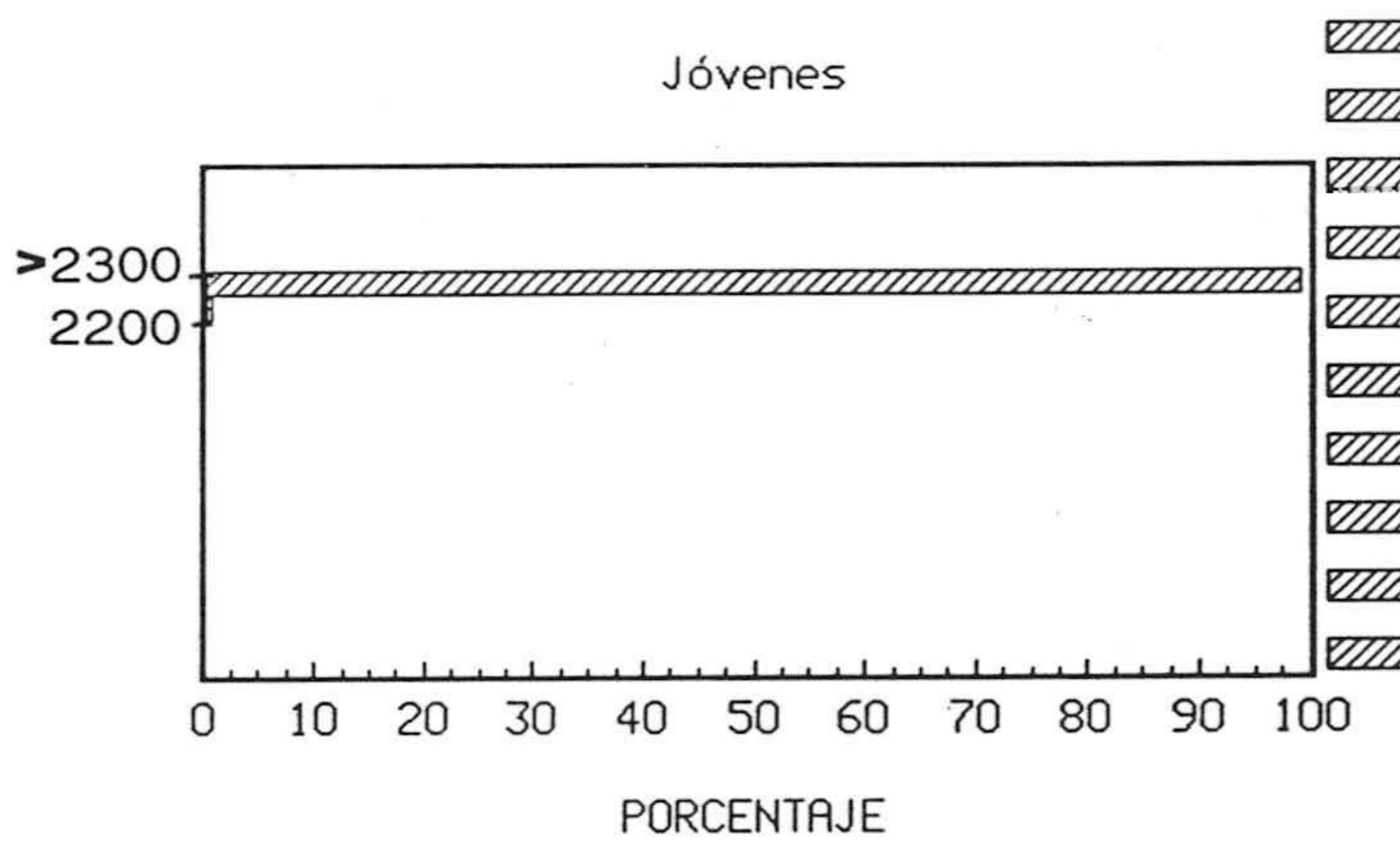
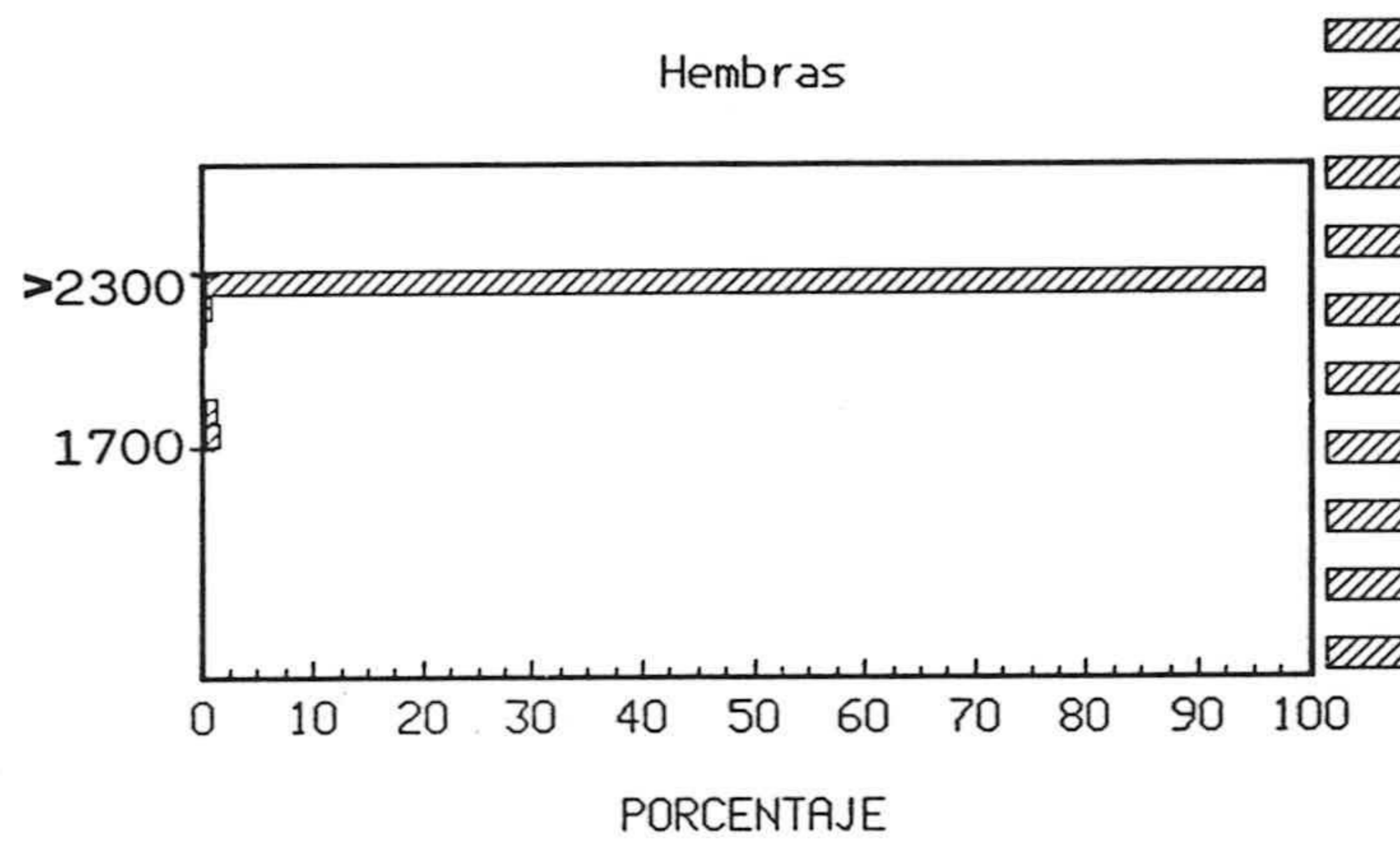
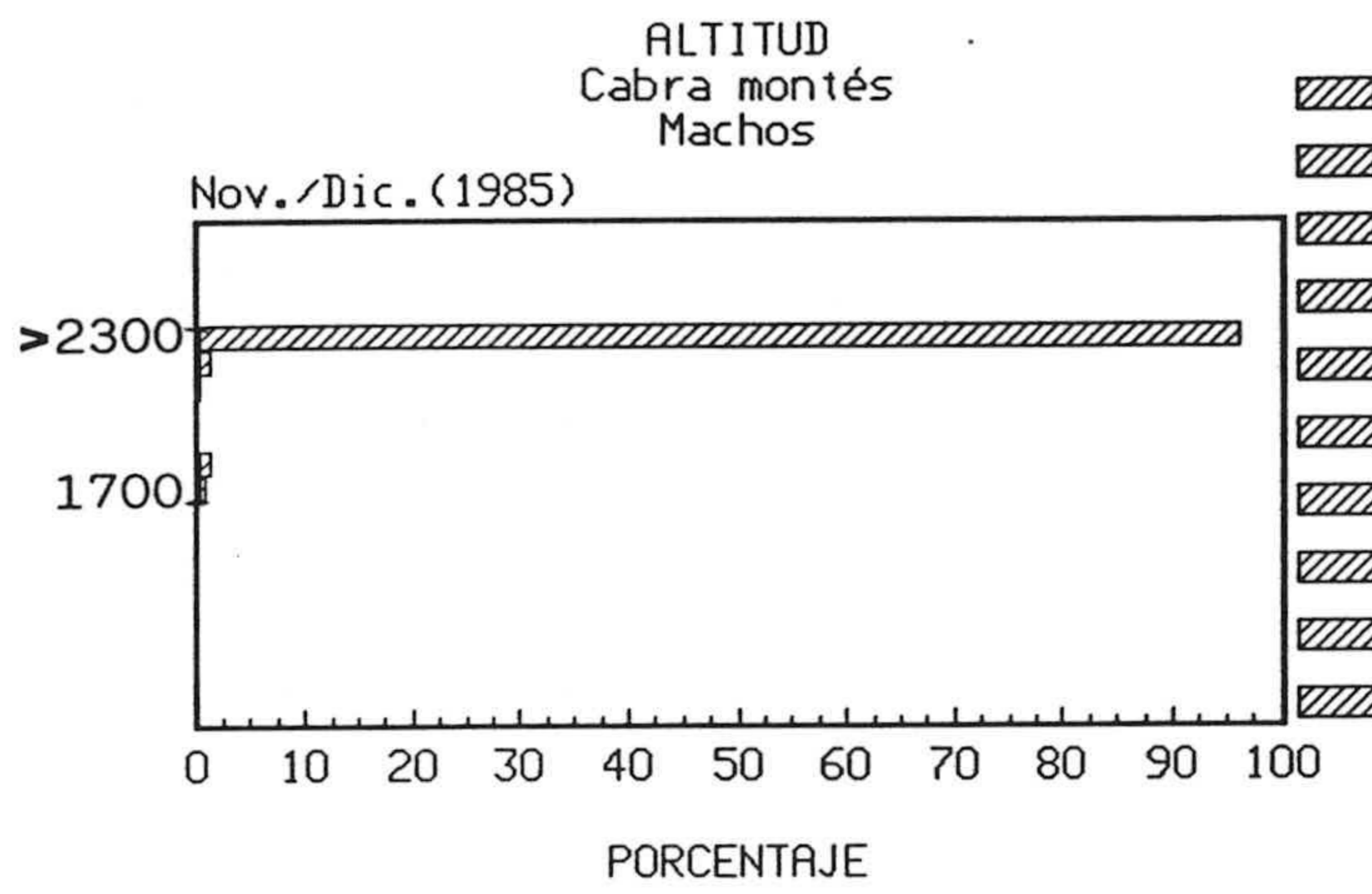


Figura IV.A33: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Nov./Dic. (1985).

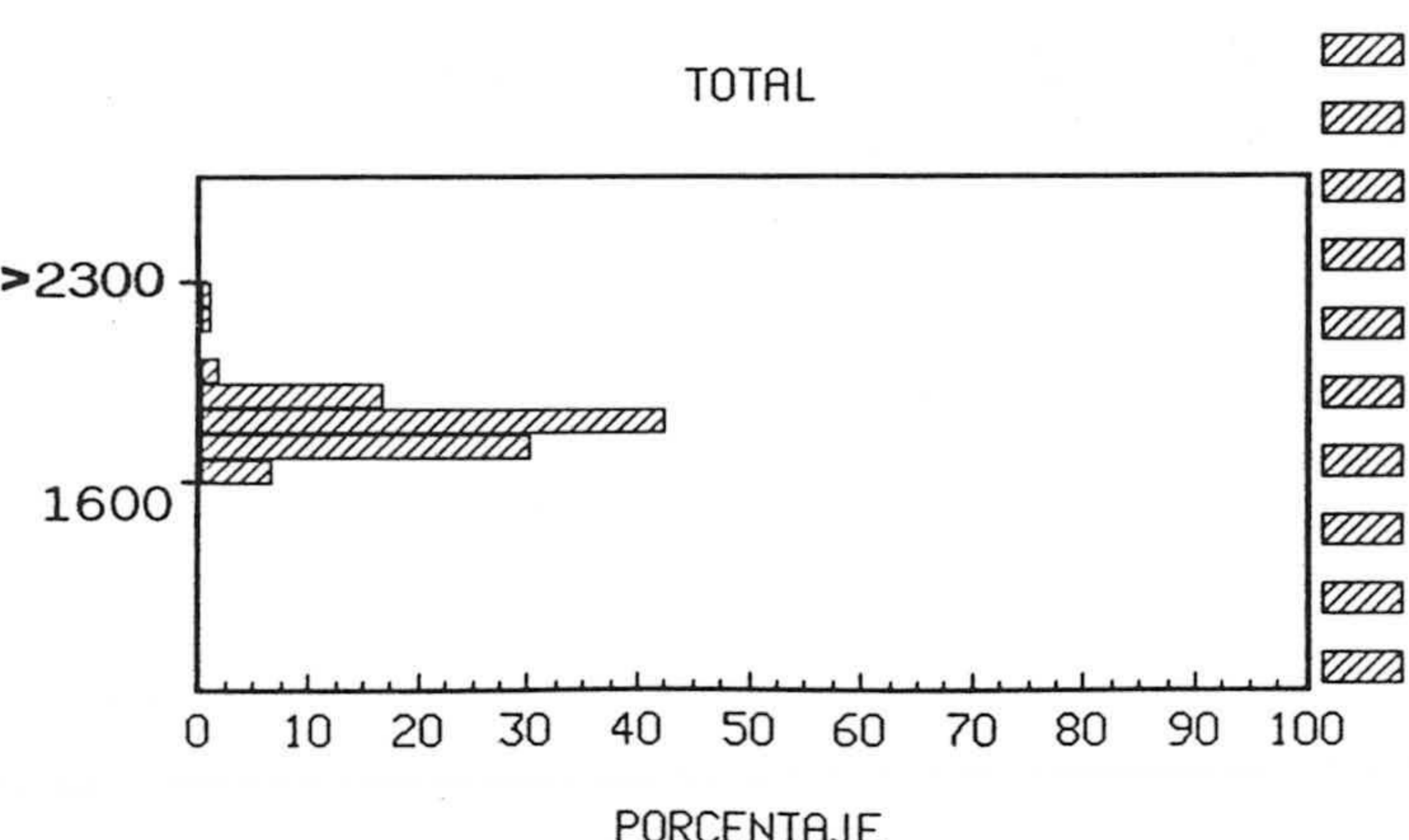
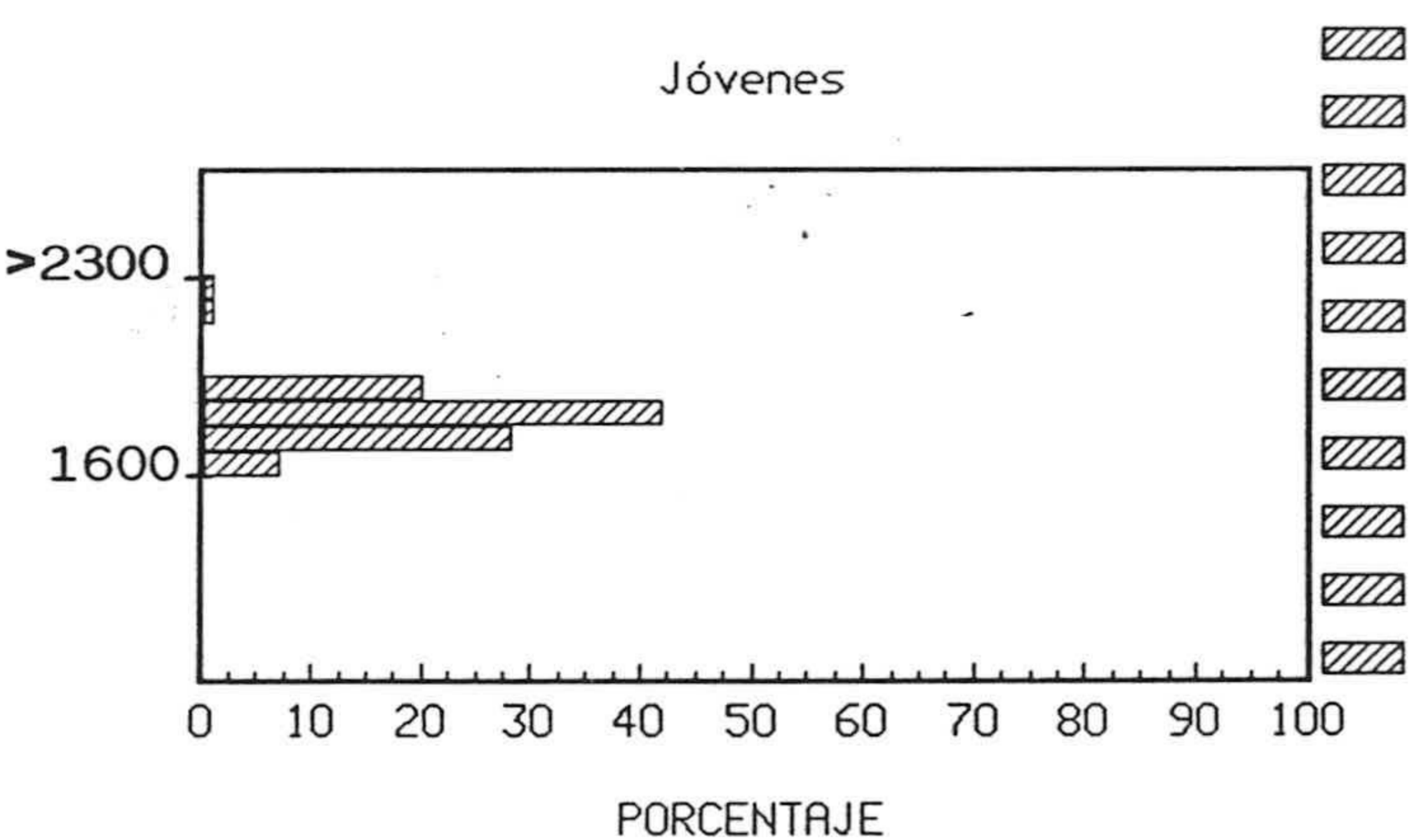
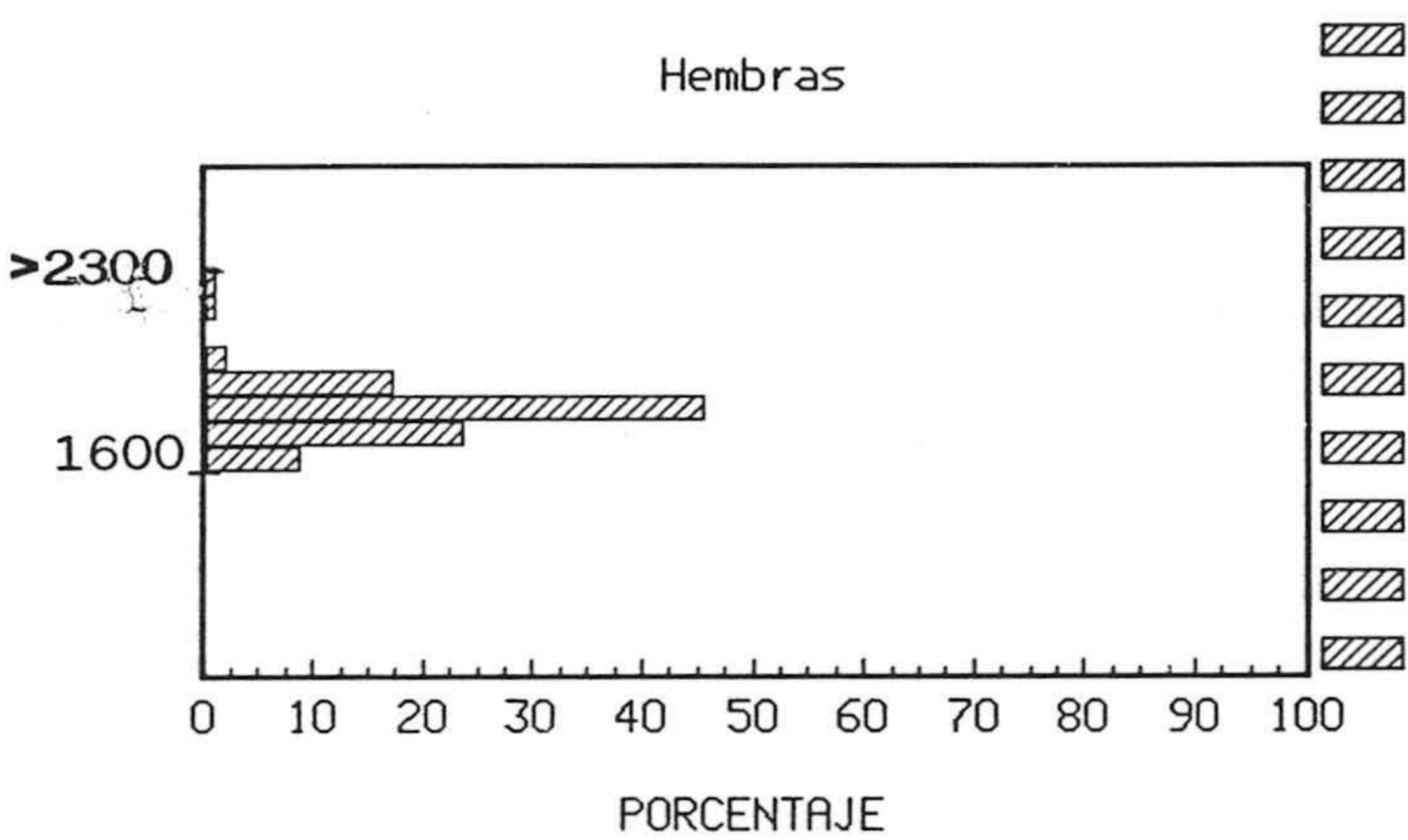
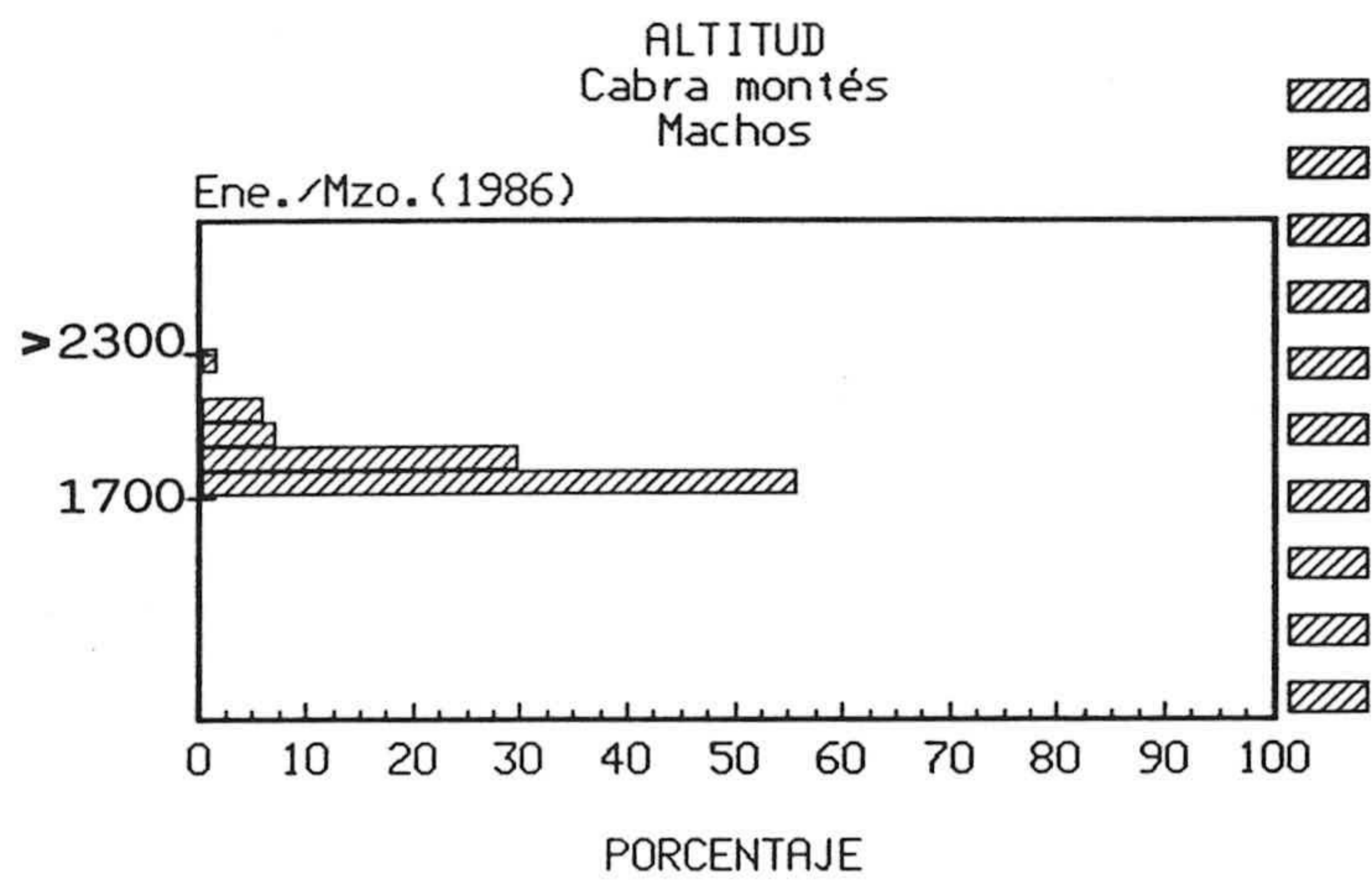


Figura IV.A34: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Ene./Mzo. (1986).

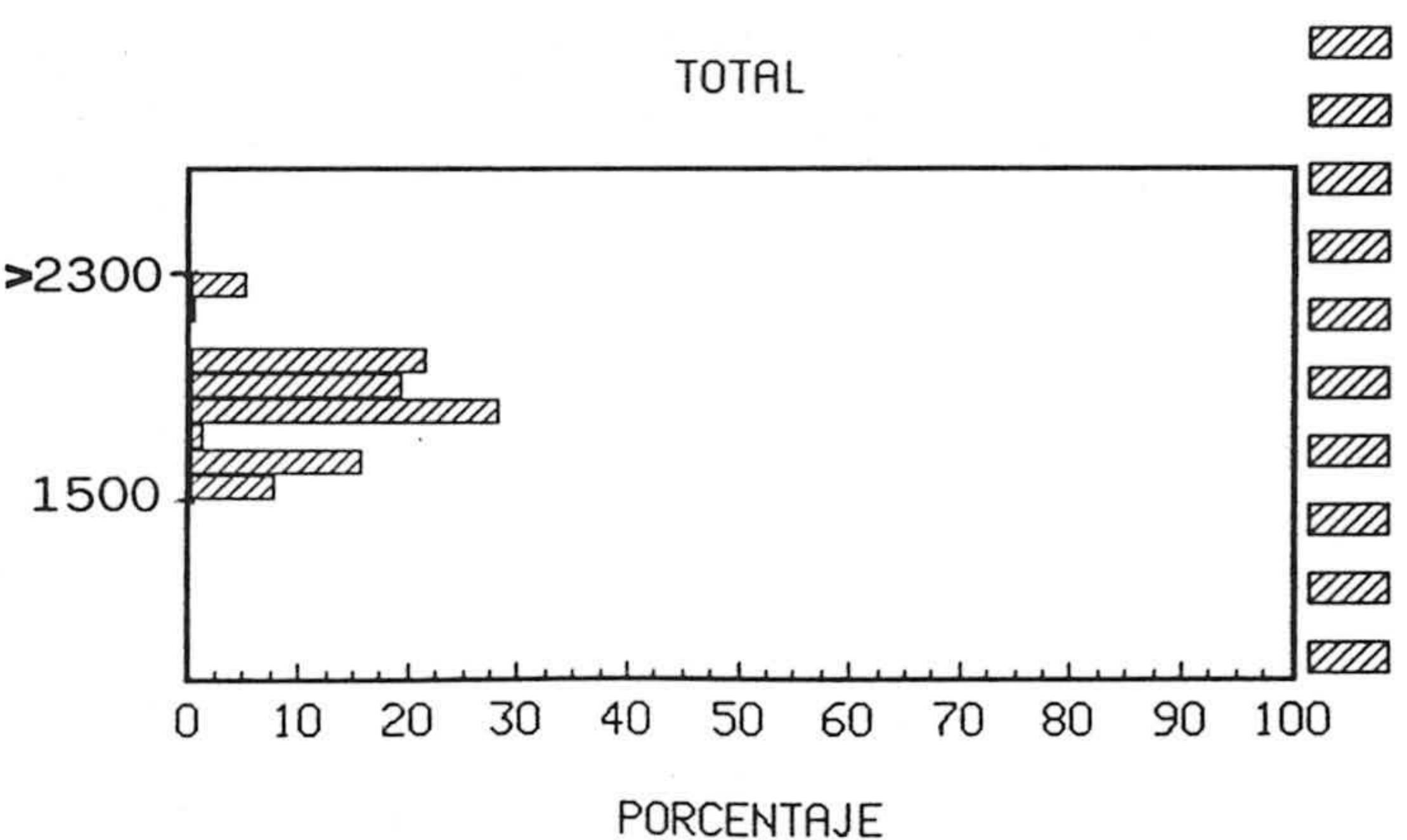
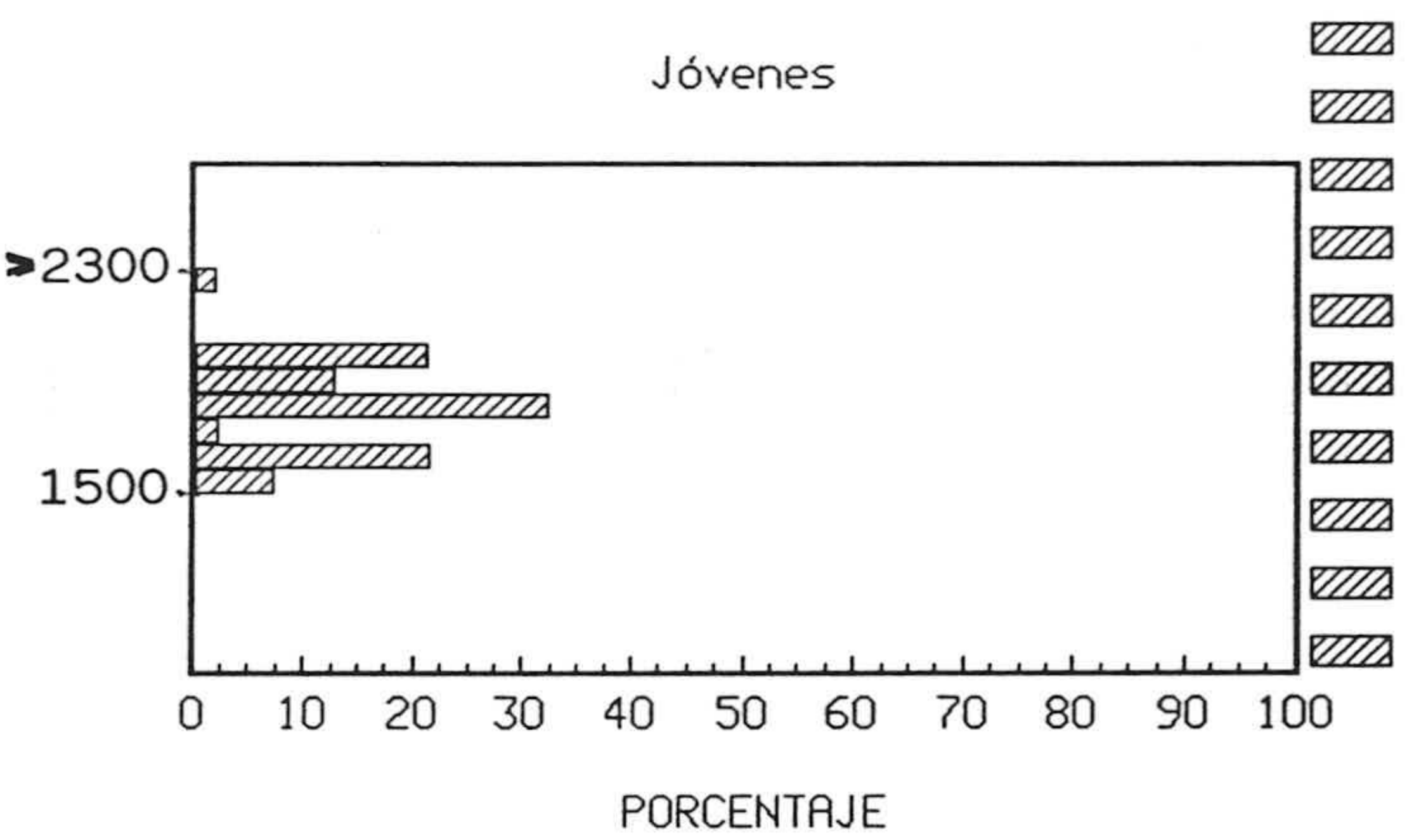
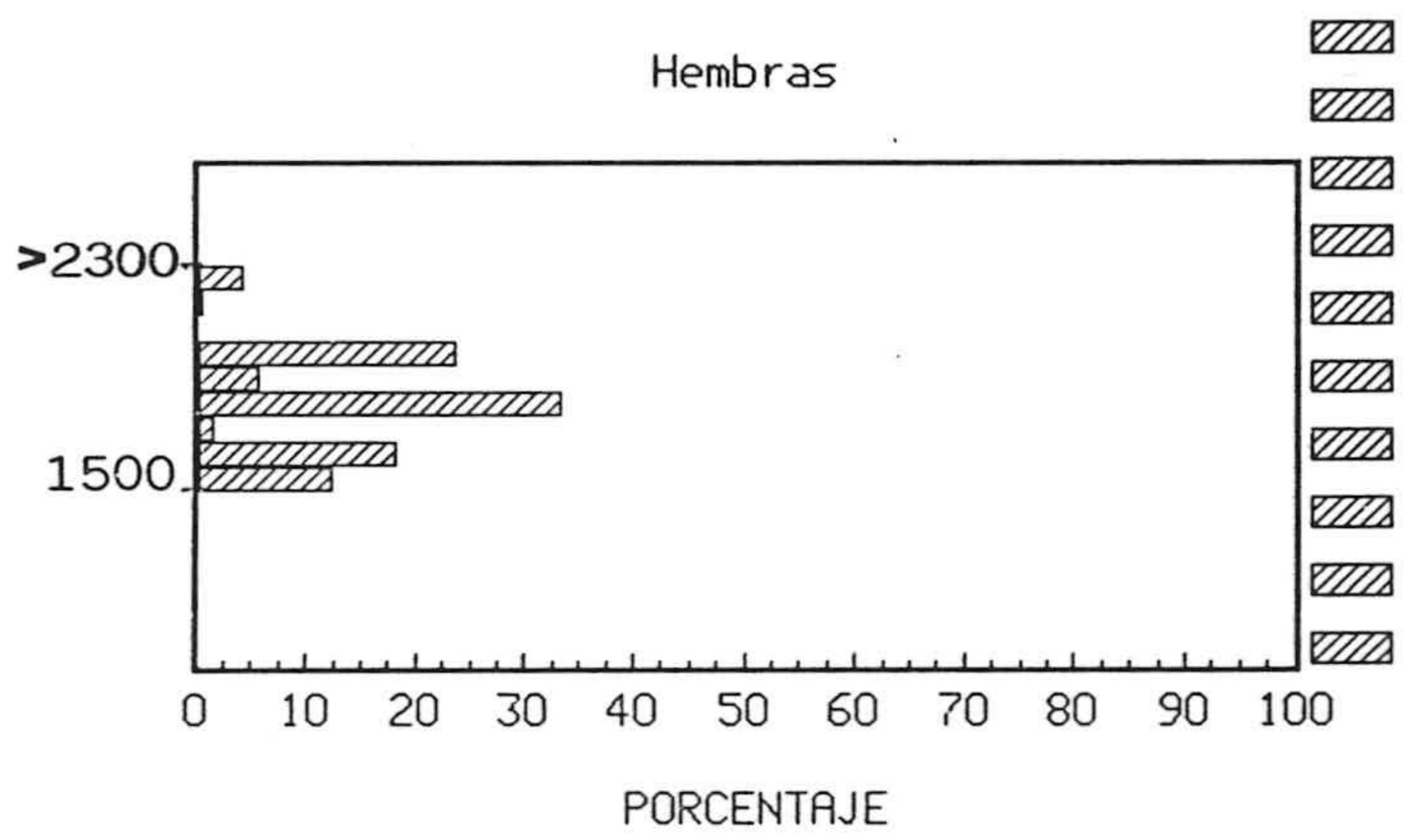
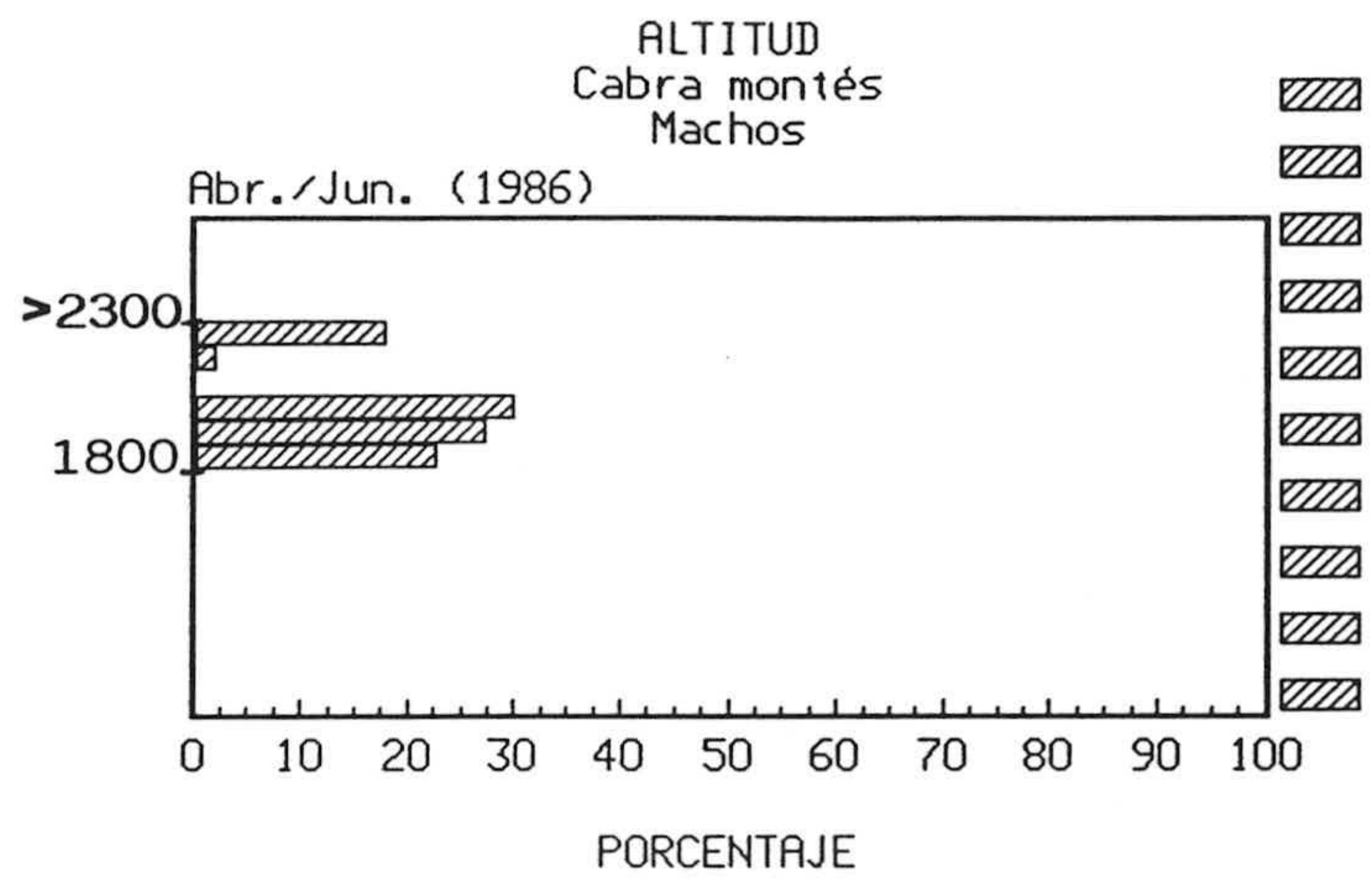


Figura IV.A35: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Abr./Jun. (1986).

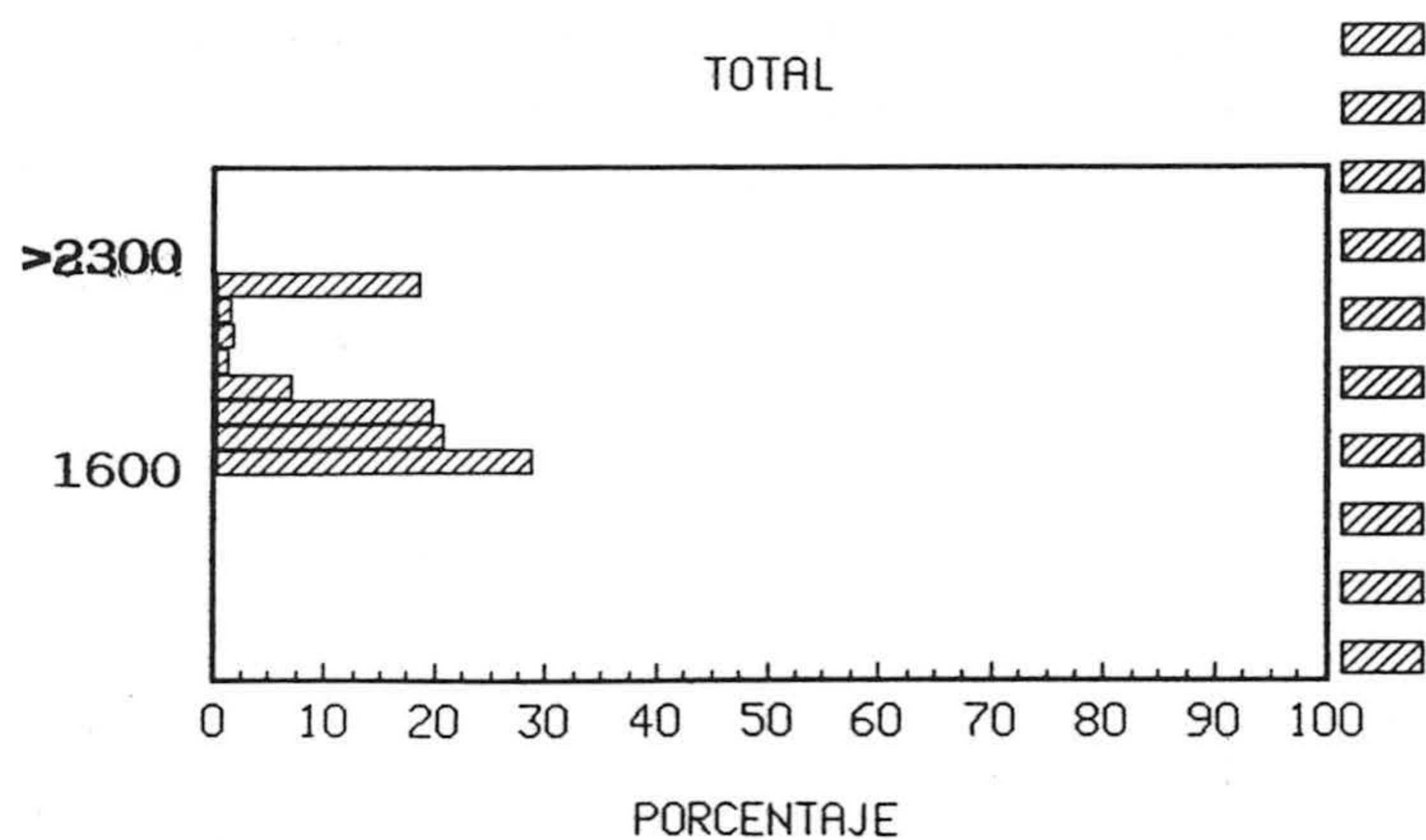
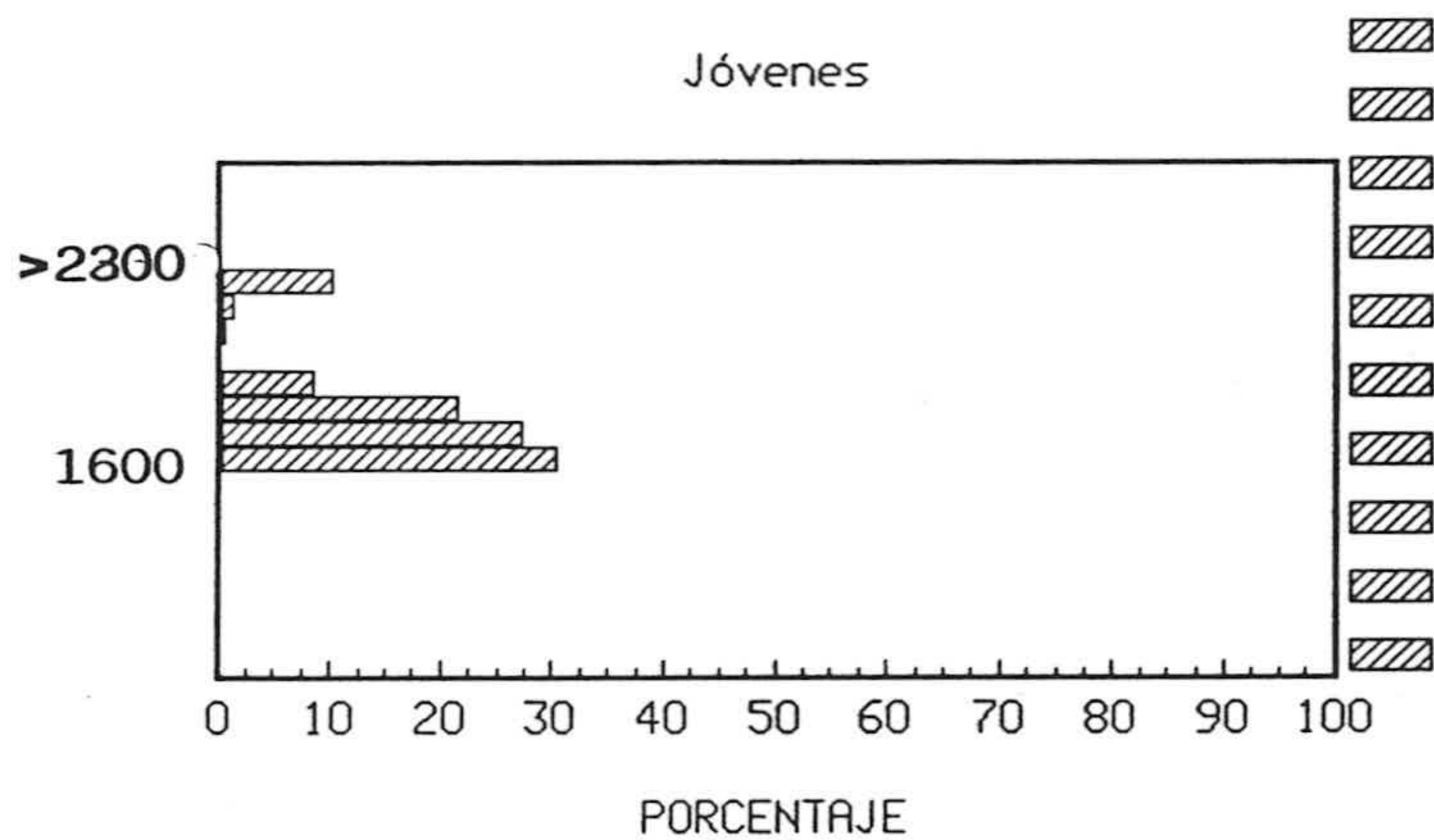
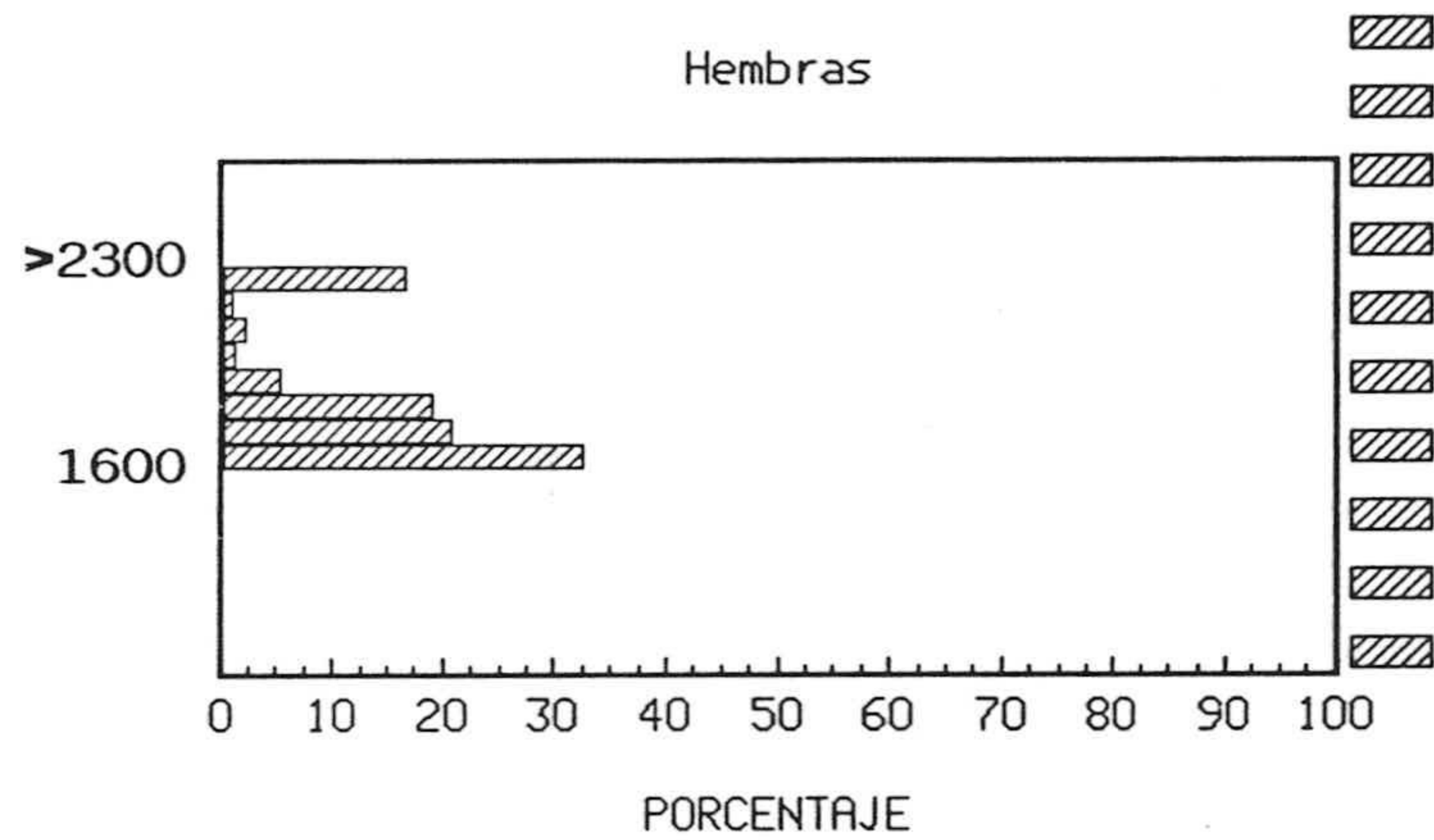
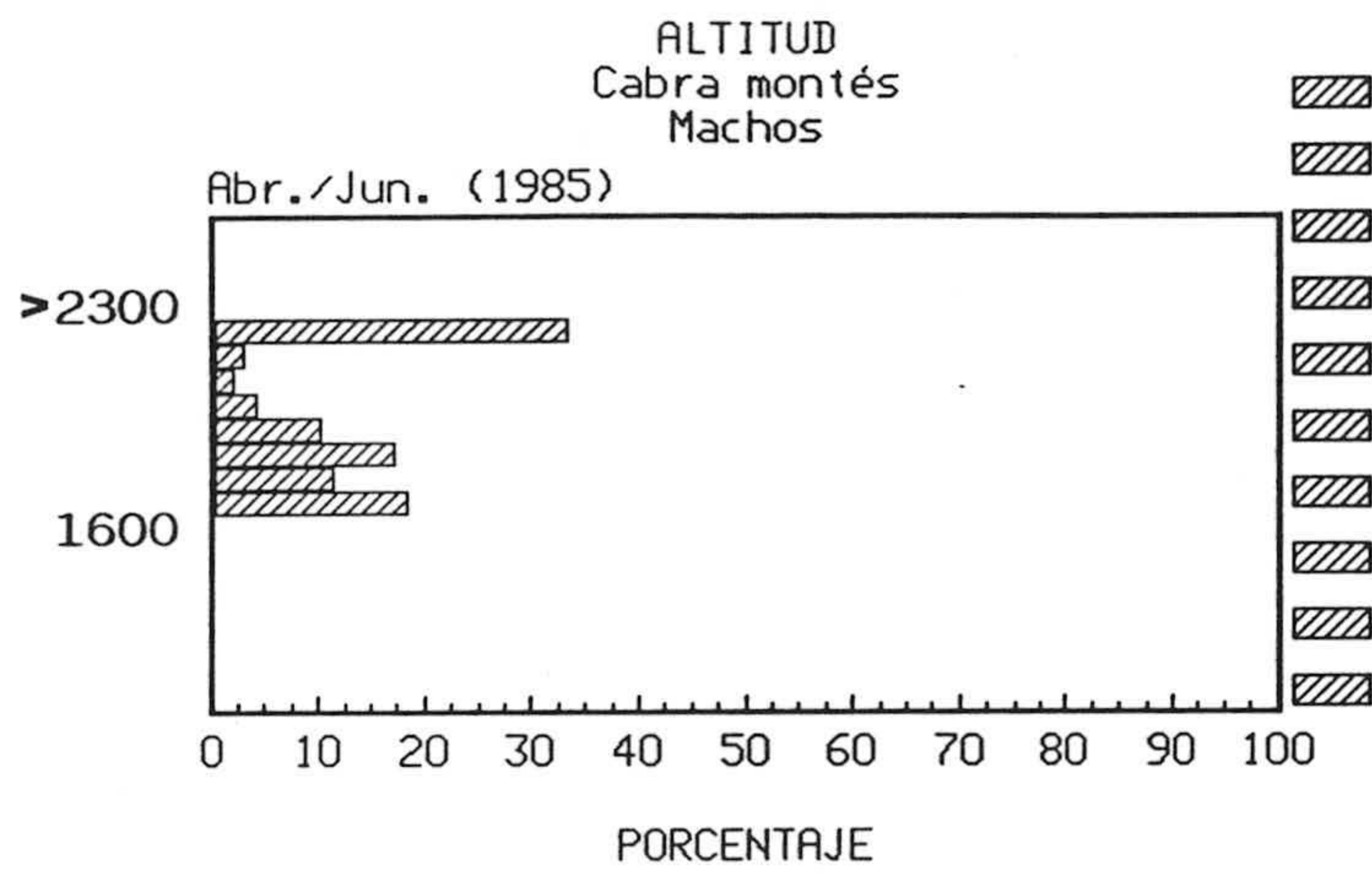


Figura IV.A36: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Abr./Jun. (1985).

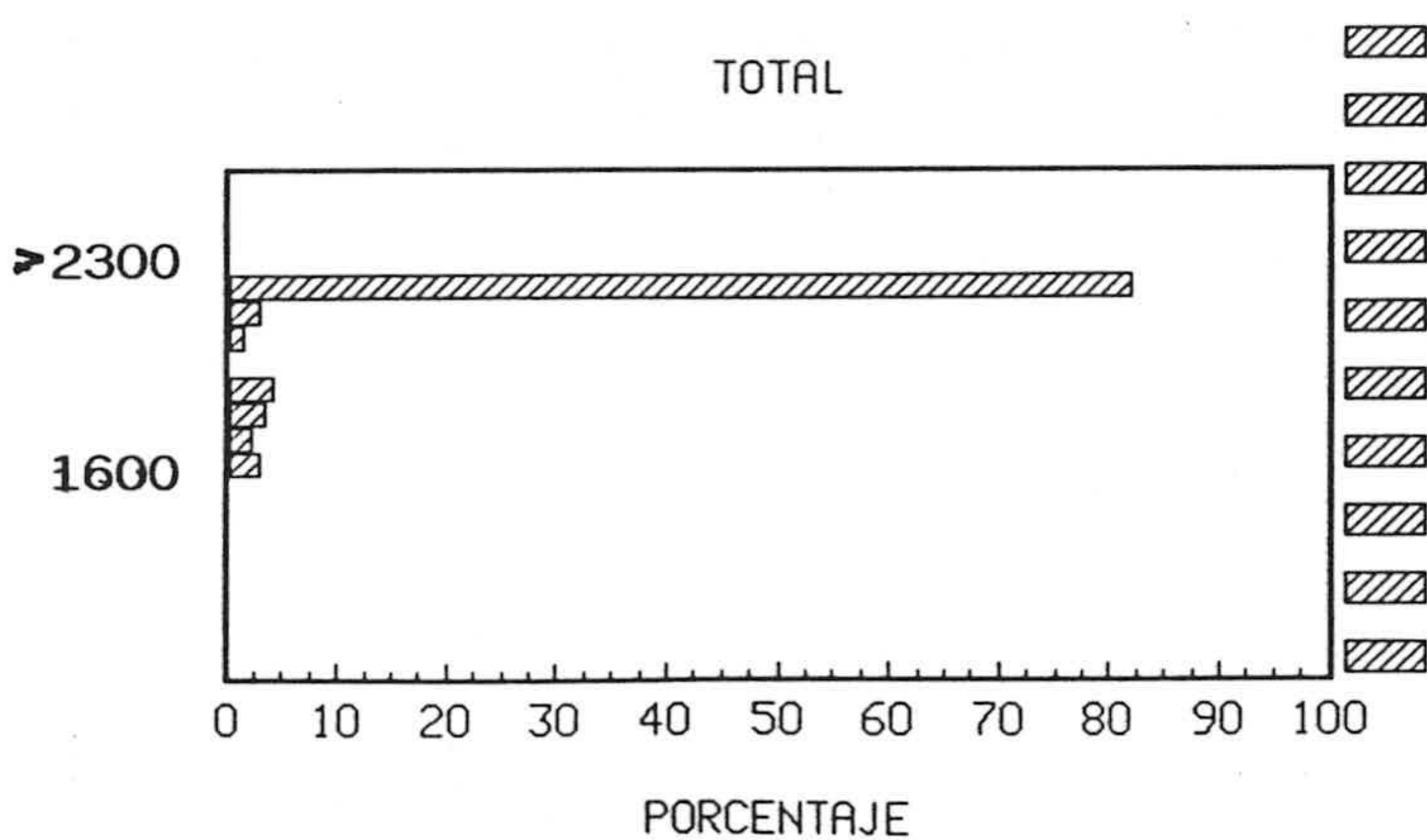
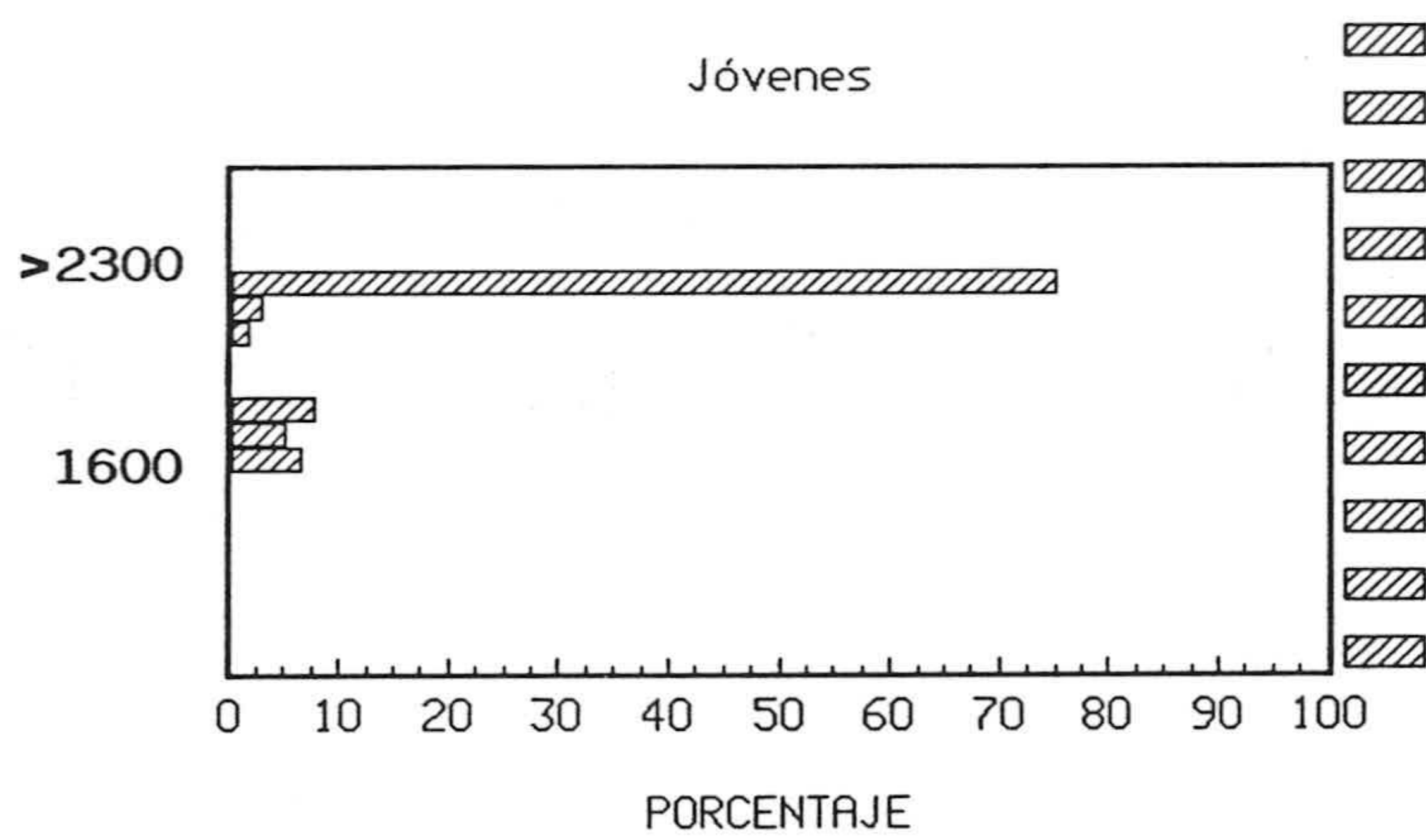
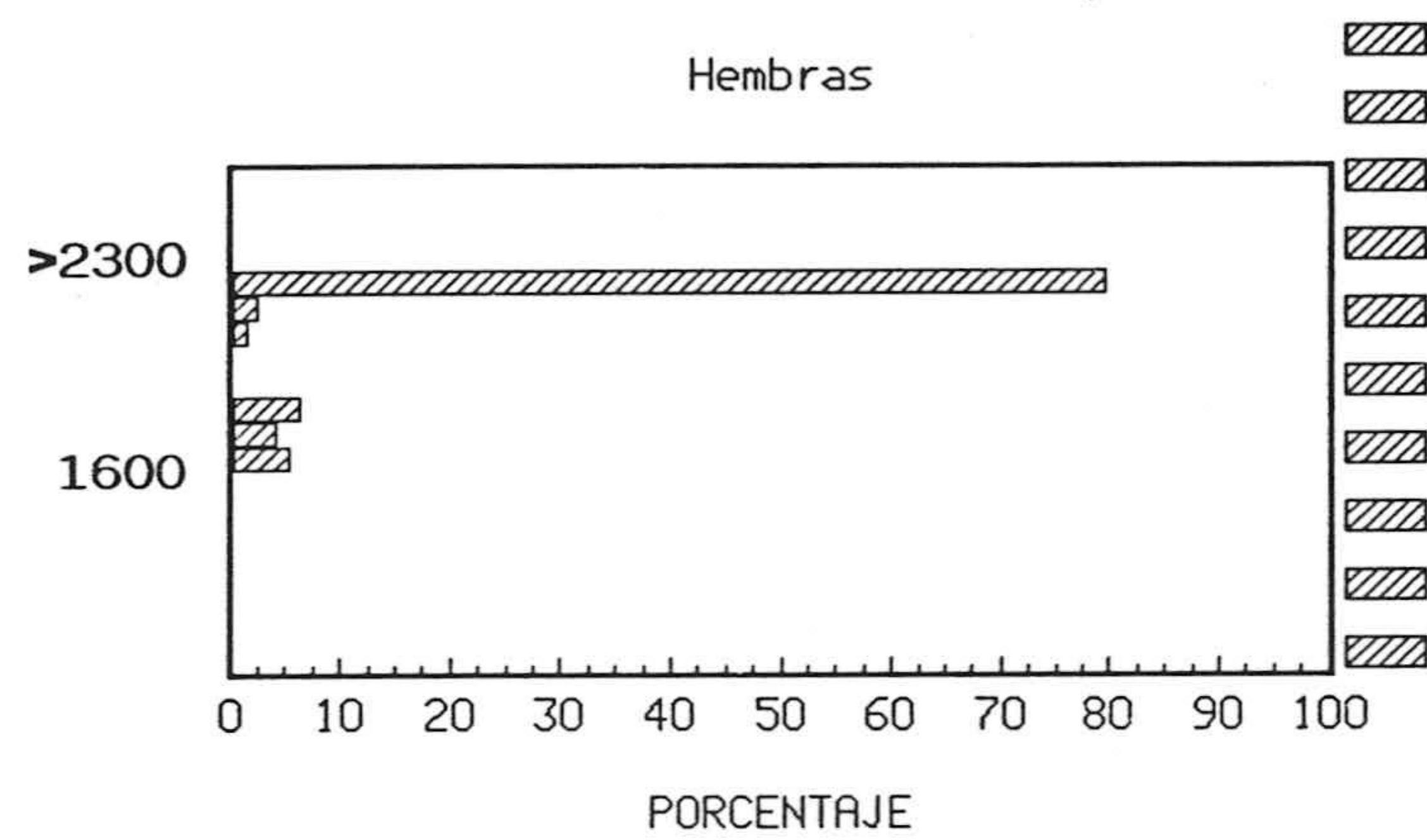
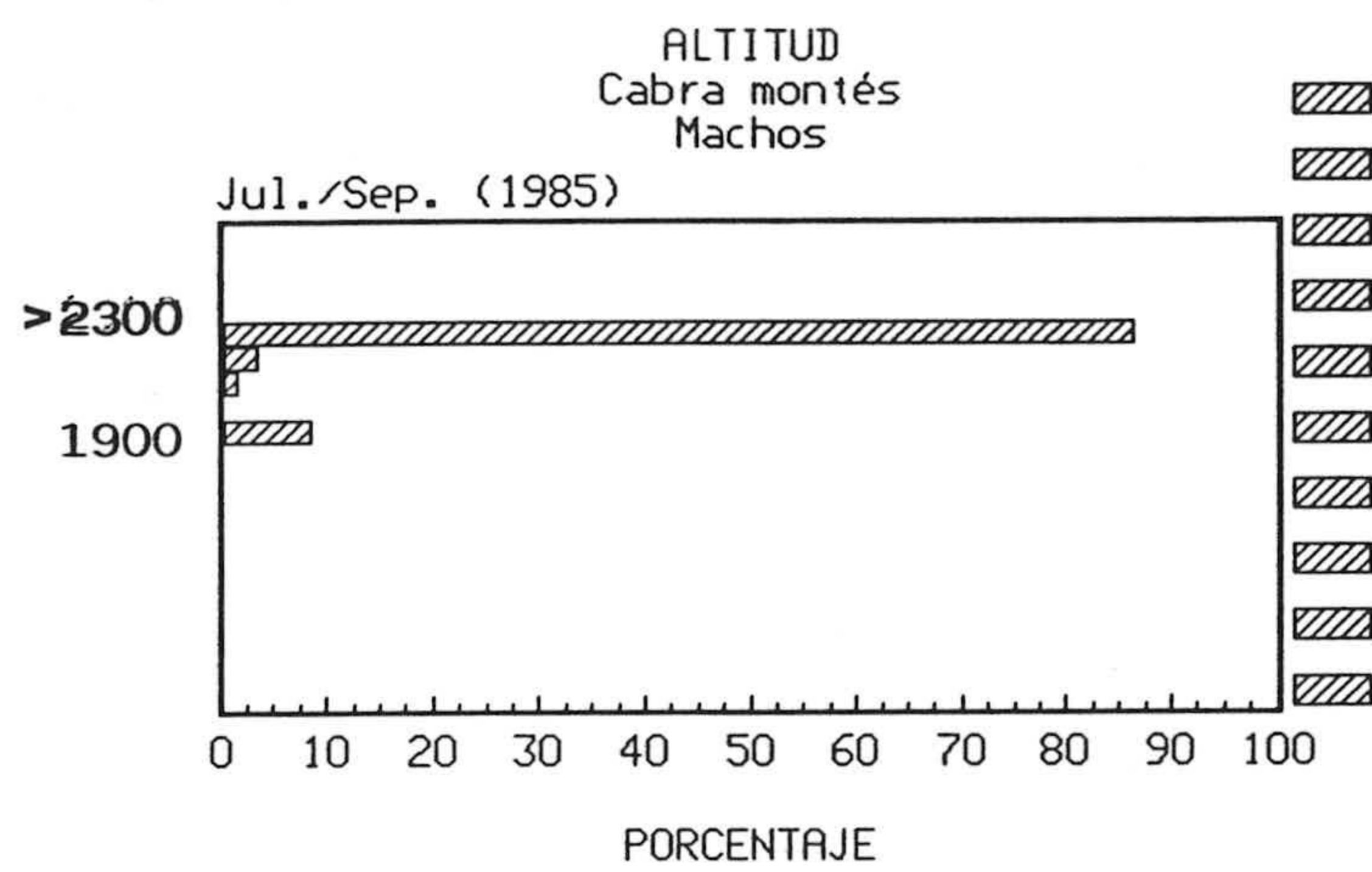
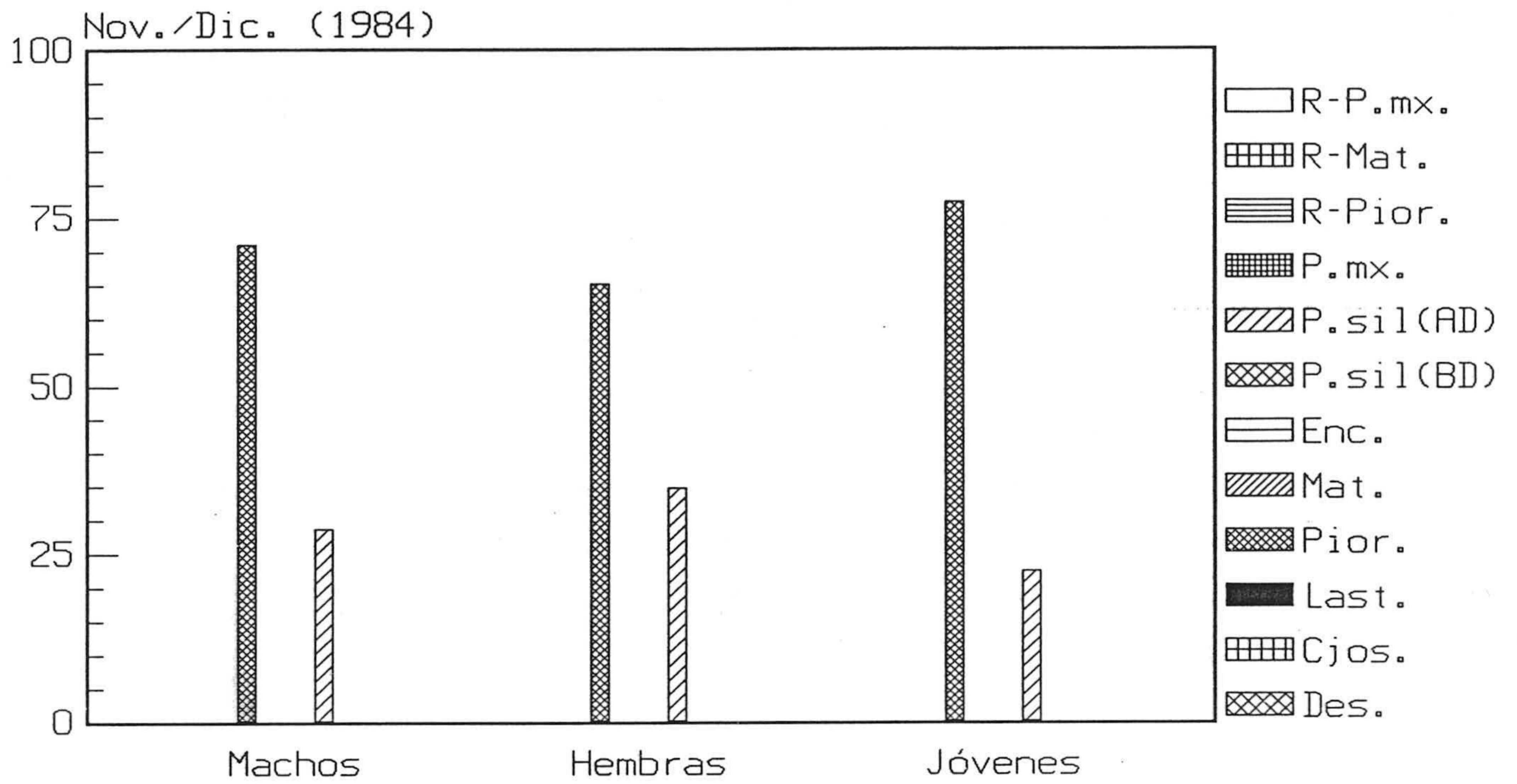


Figura IV.A37: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada a diferentes altitudes según clases de edad y sexo en Jul./Sep.. (1985).

Cabra montés
HABITAT



HABITAT

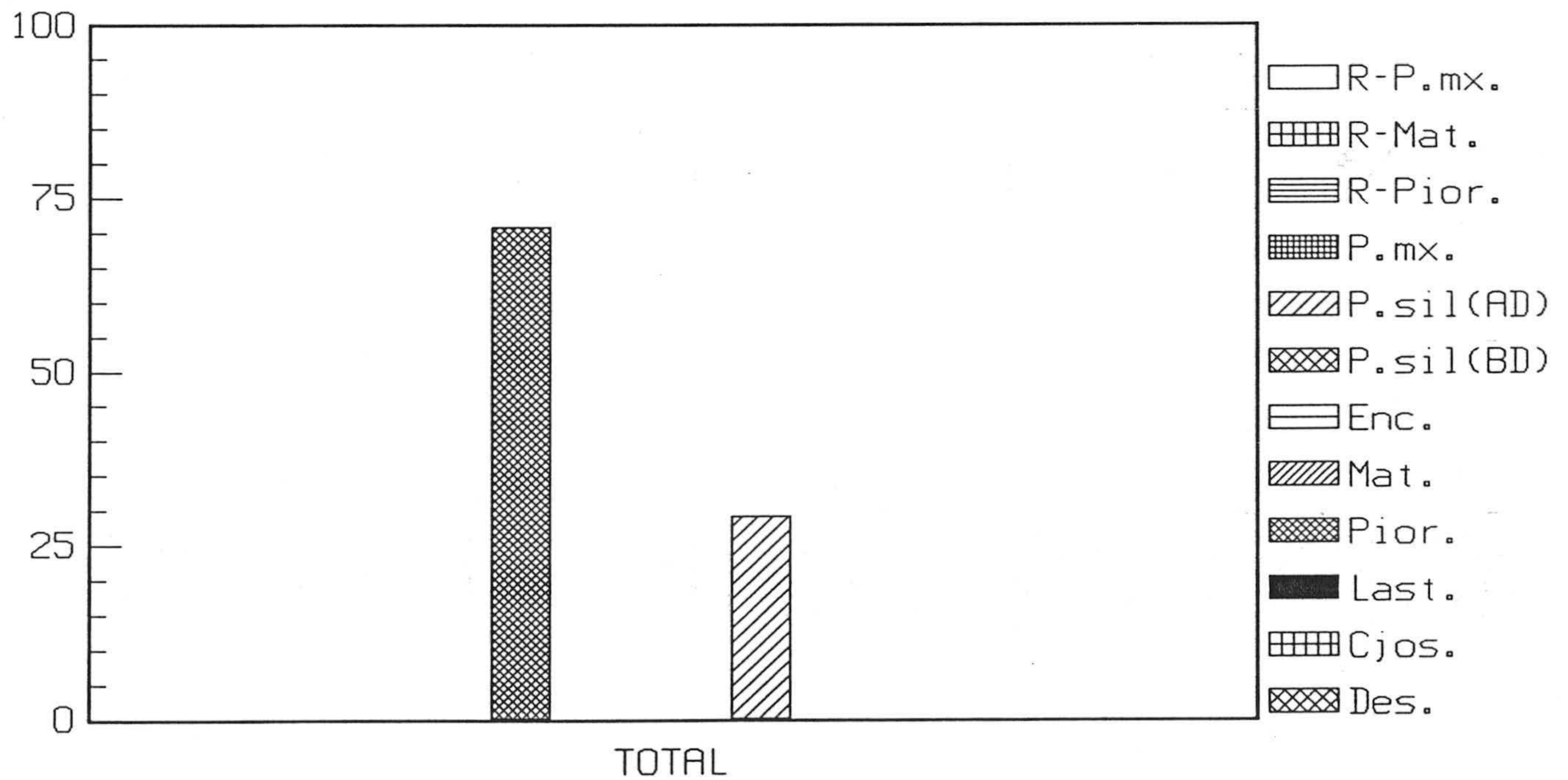
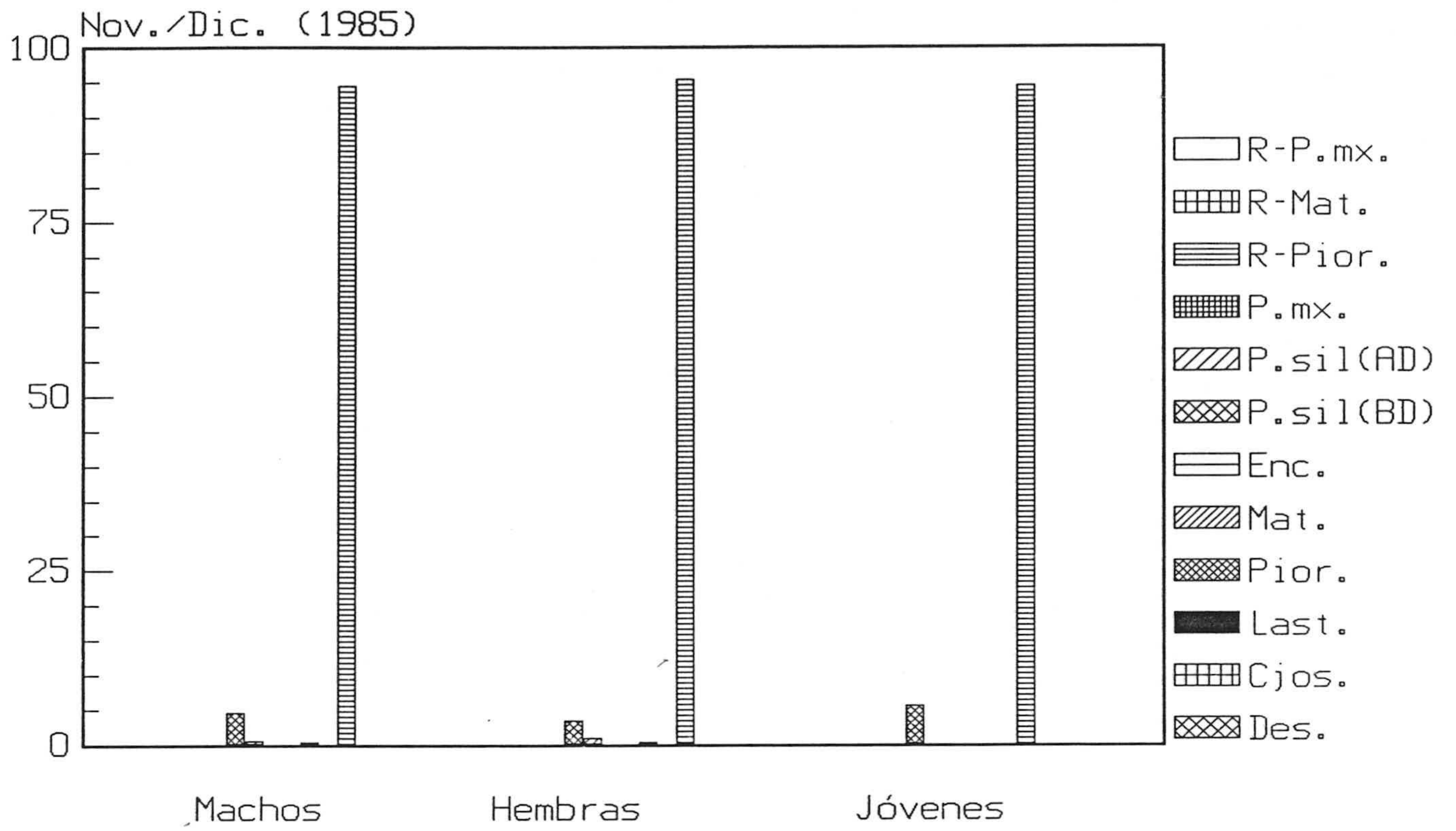


Figura IV.A38: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Nov./Dic. (1984). (ver texto).

Cabra montés
HABITAT



HABITAT

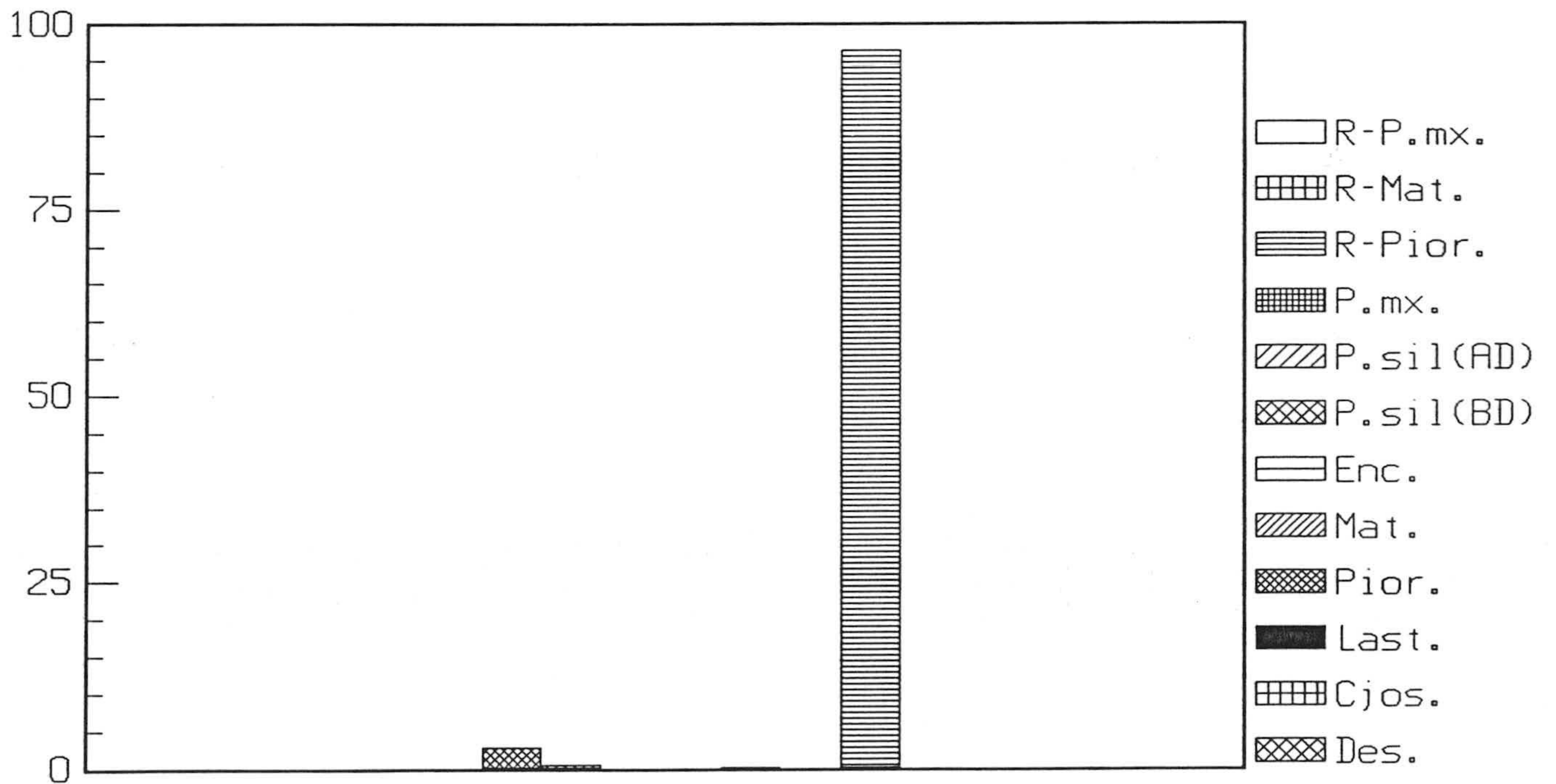
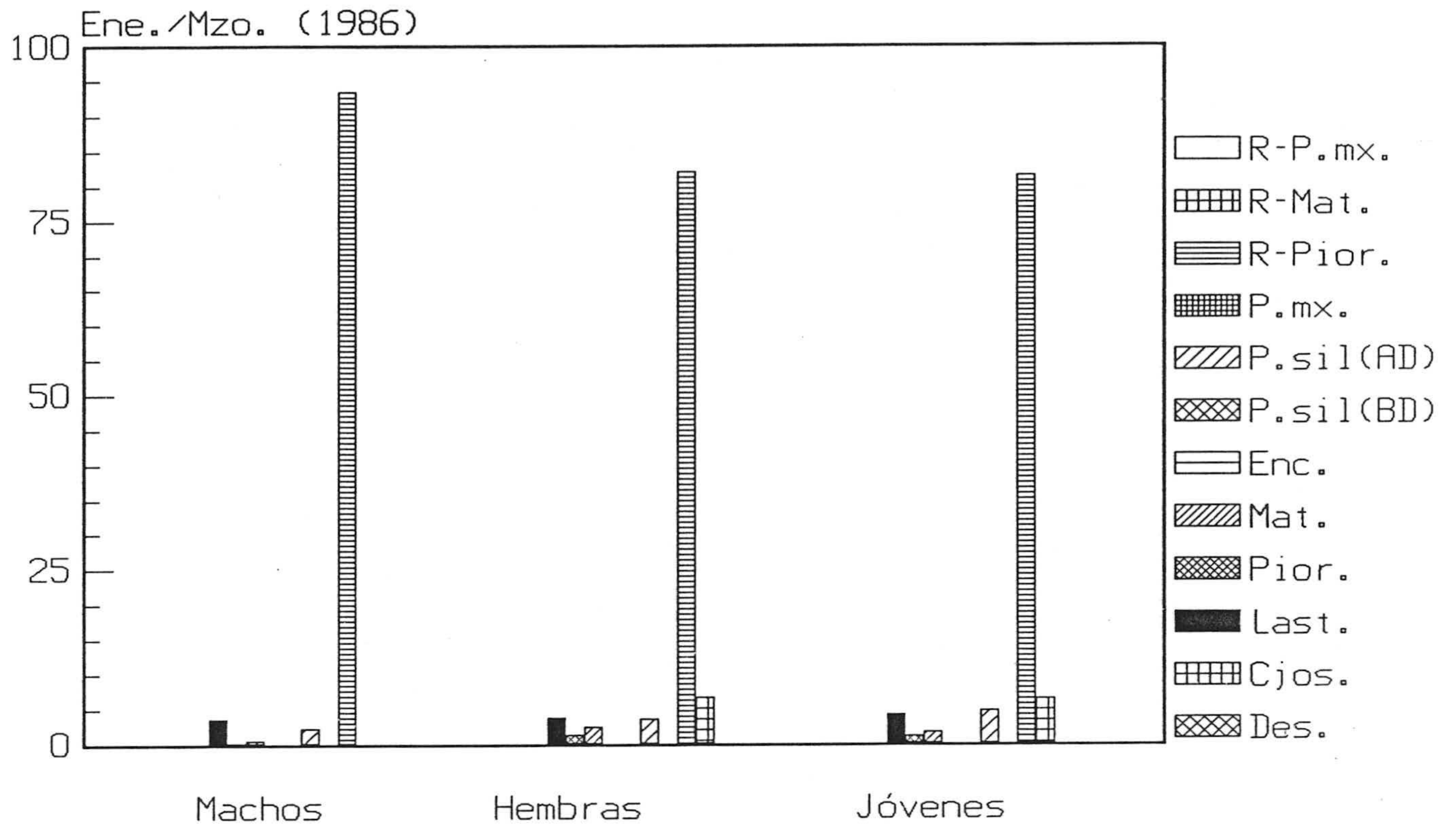


Figura IV.A39: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Nov./Dic. (1985). (ver texto)

Cabra montés
HABITAT



HABITAT

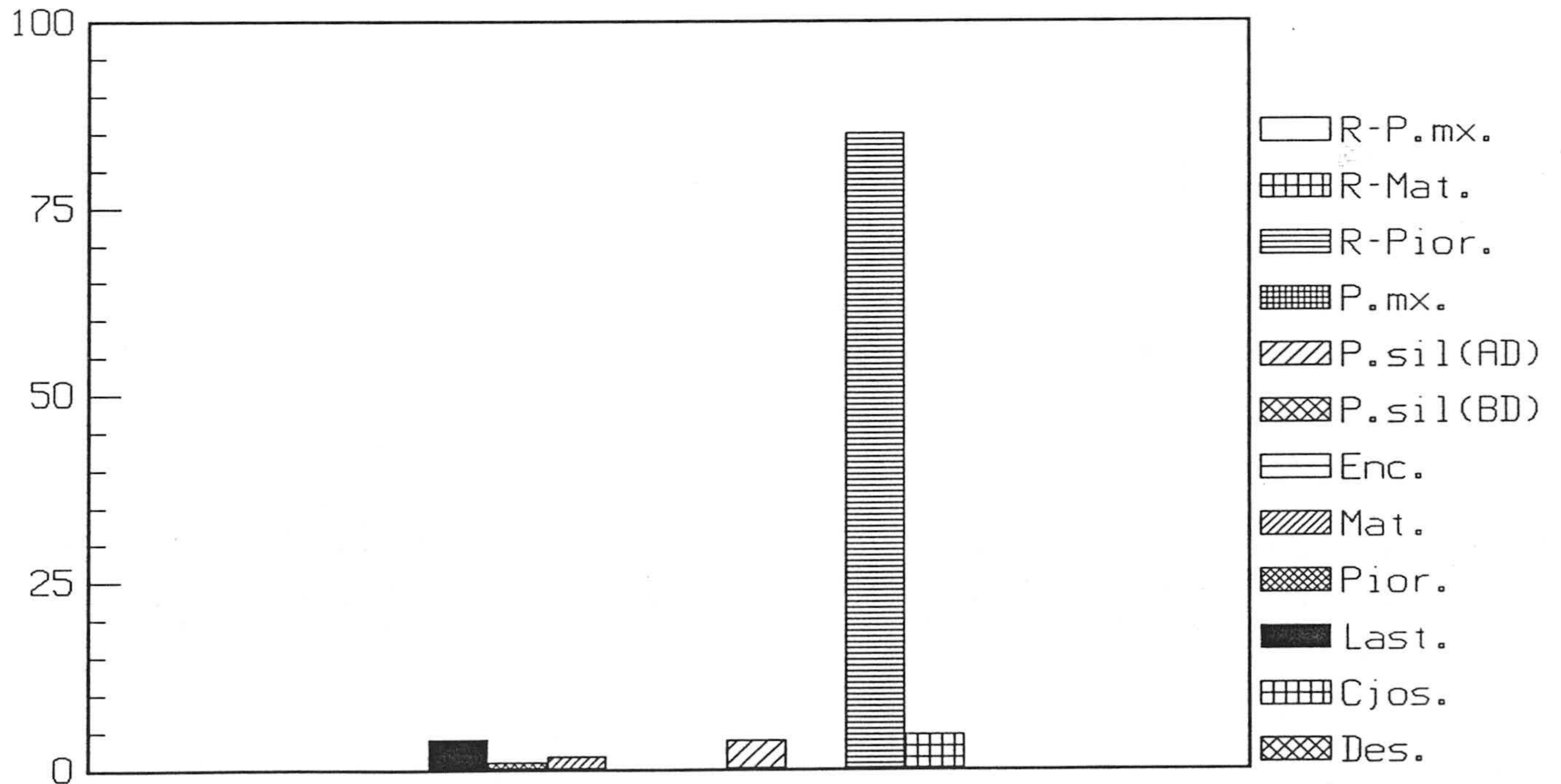
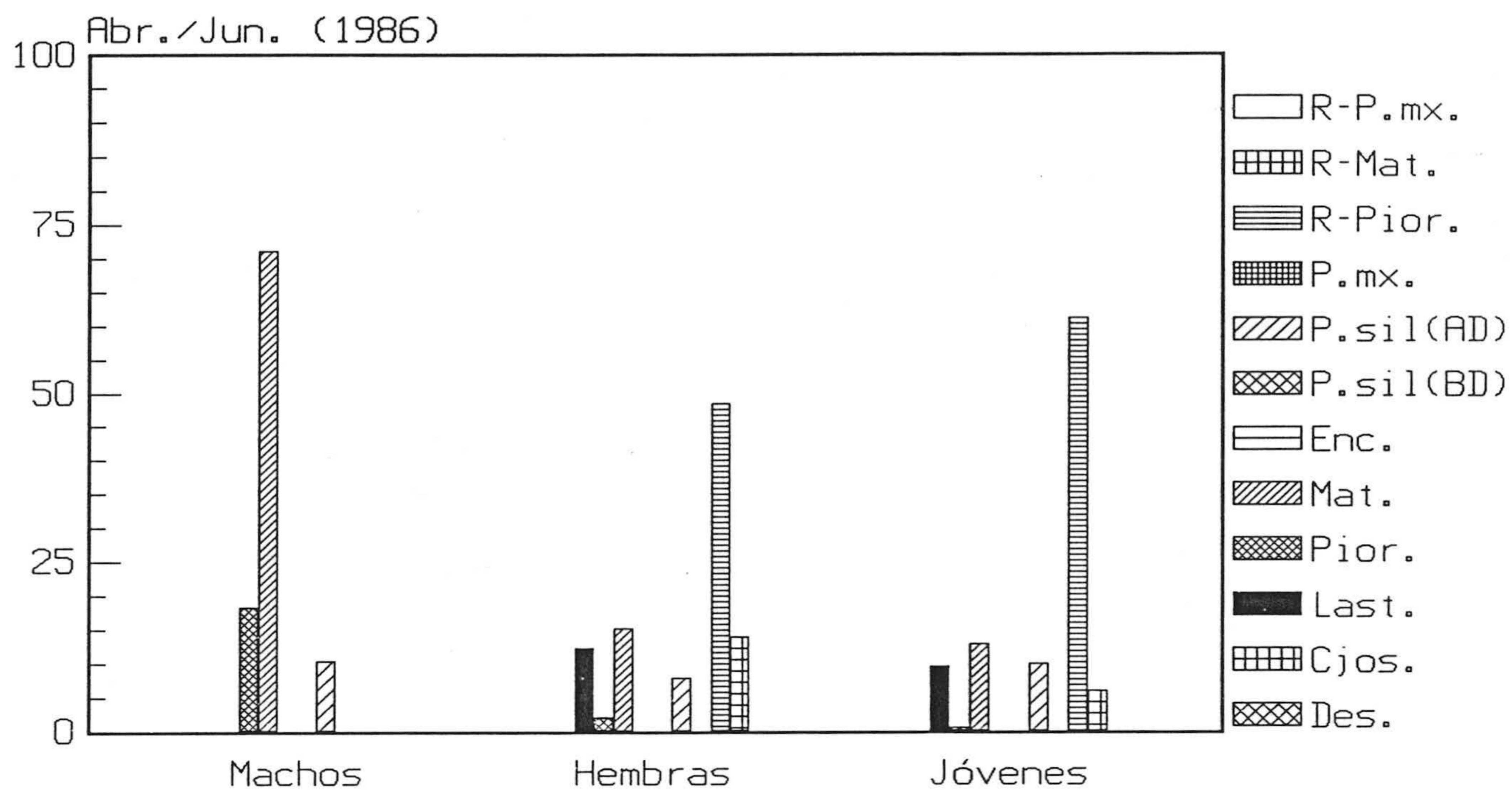


Figura IV.A40: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Ene./Mzo. (1986). (ver texto).

Cabra montés
HABITAT



HABITAT

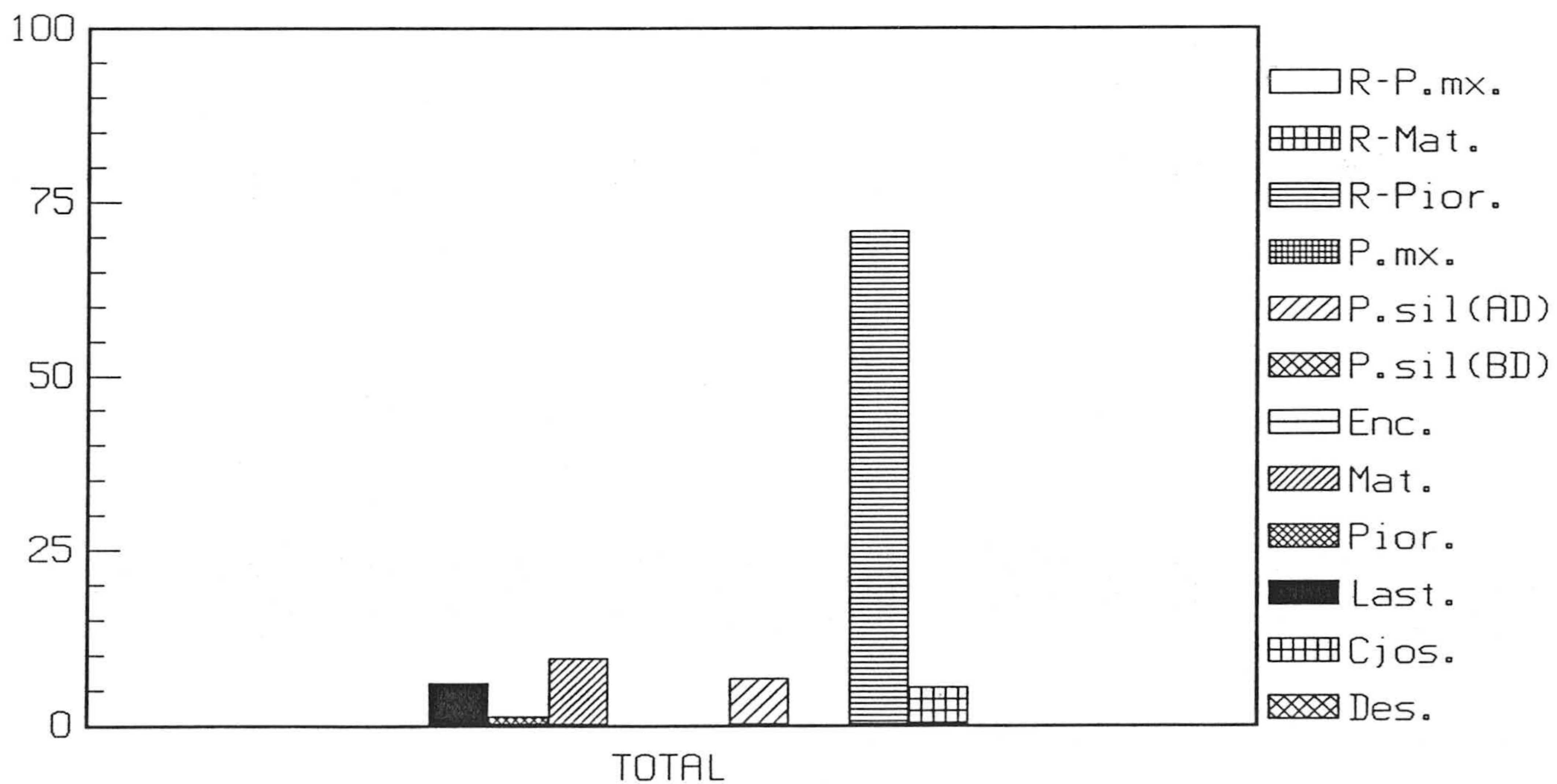
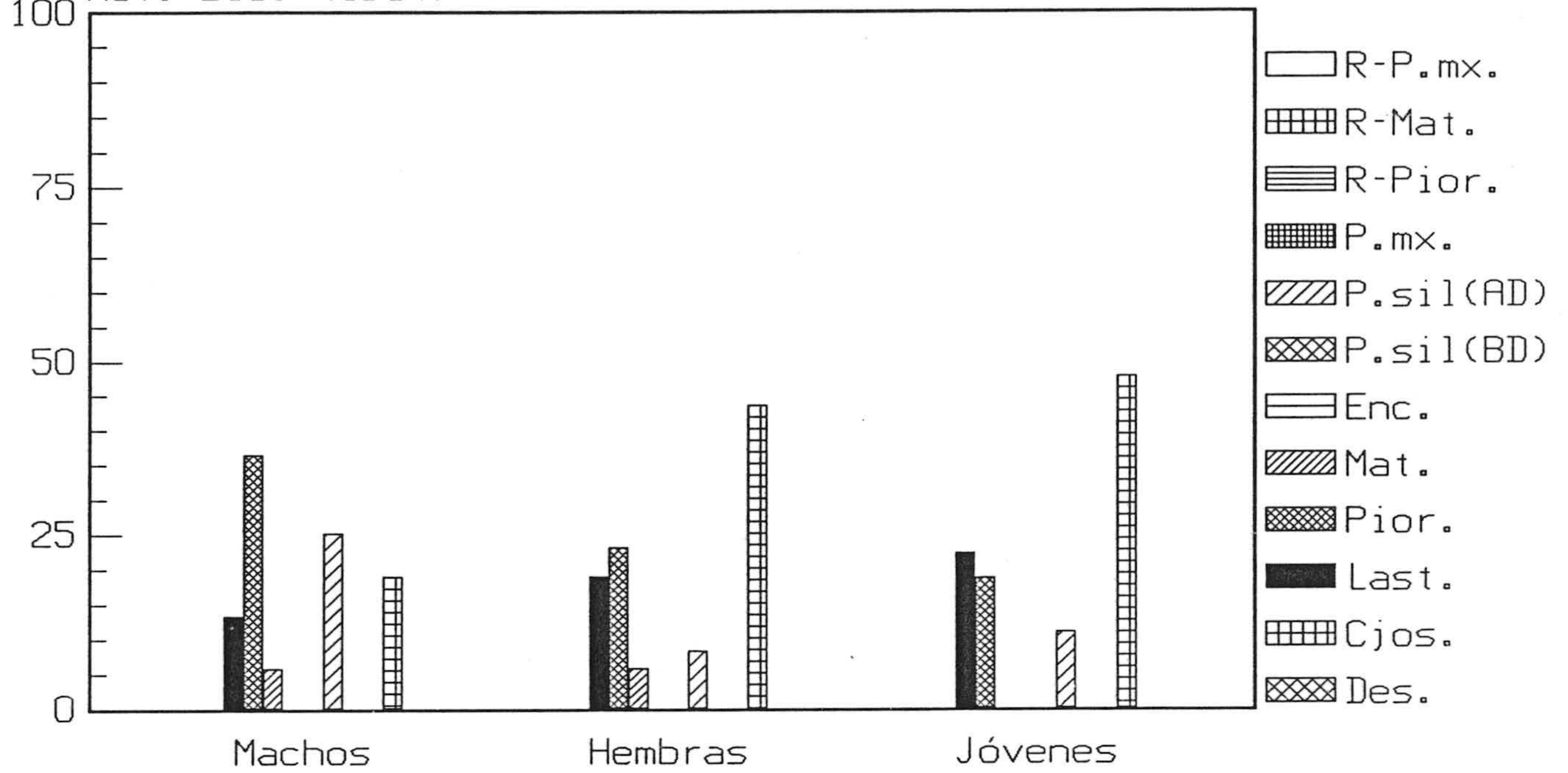


Figura IV.A41: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Abr./Jun.. (1986). (ver texto).

Cabra montés
HABITAT

Nov./Dic. (1984)



HABITAT

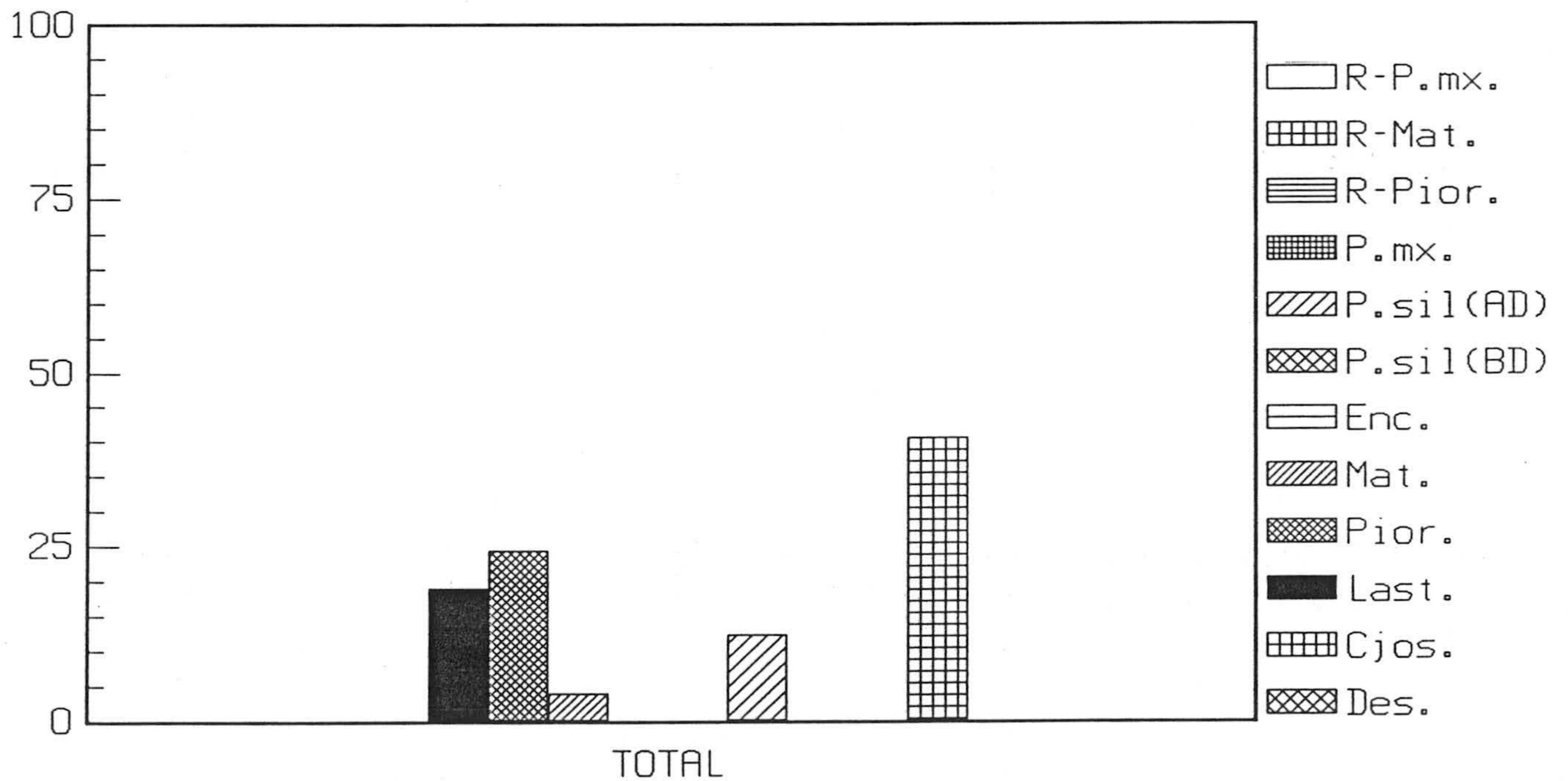
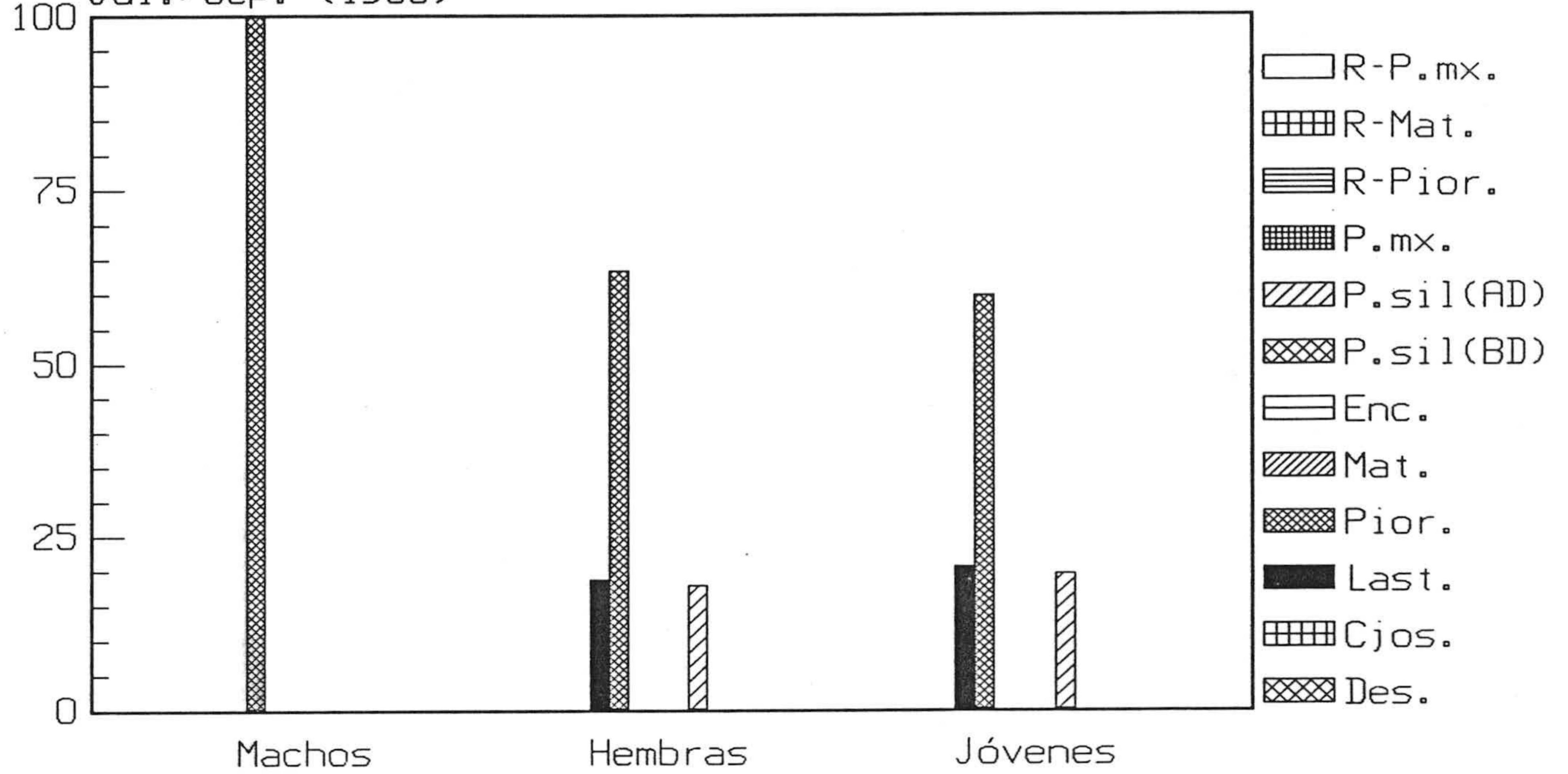


Figura IV.A42: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra

Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Abr./Jun. (1985). (ver texto).

Cabra montés
HABITAT

Jul./Sep. (1985)



HABITAT

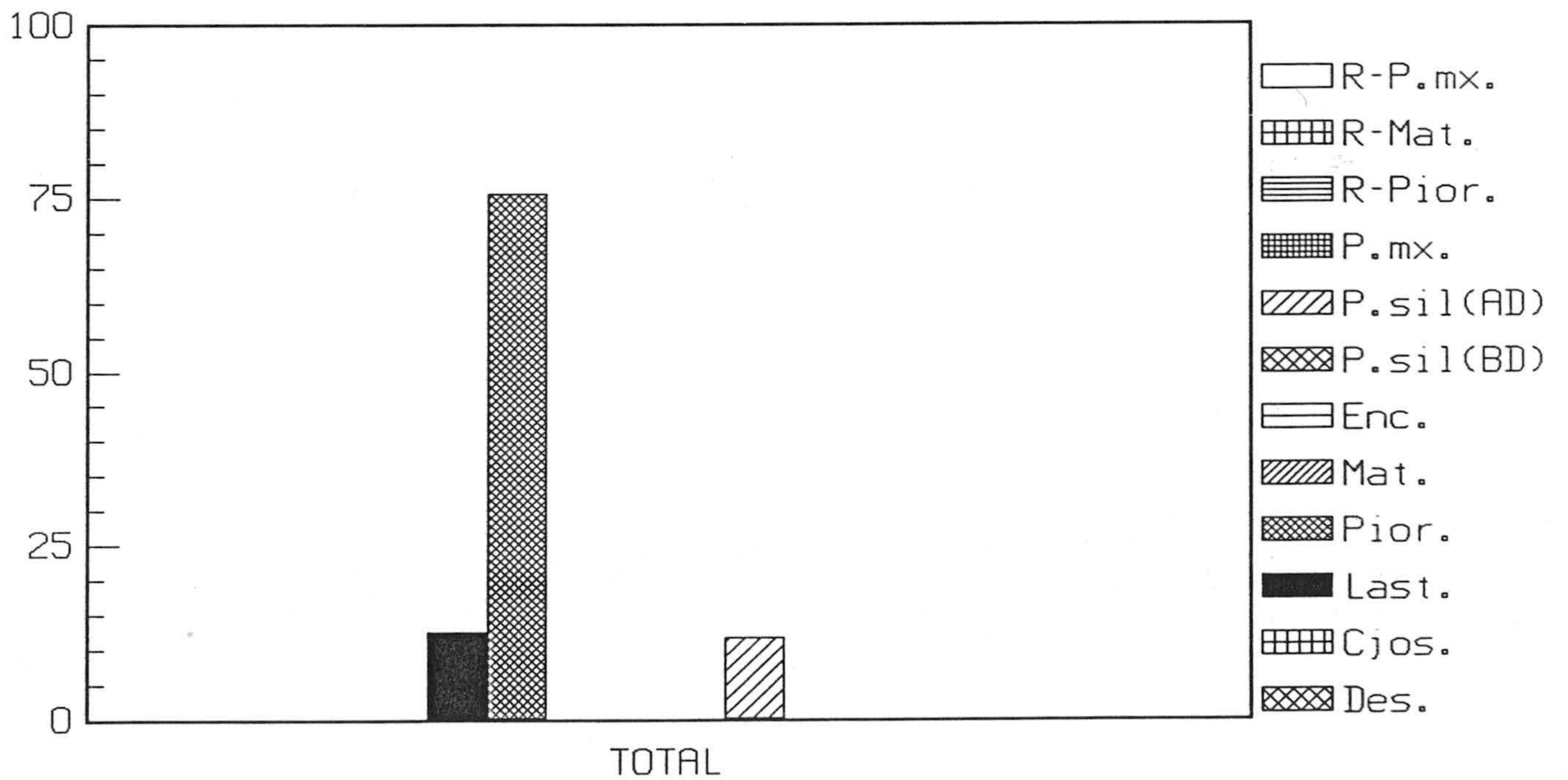
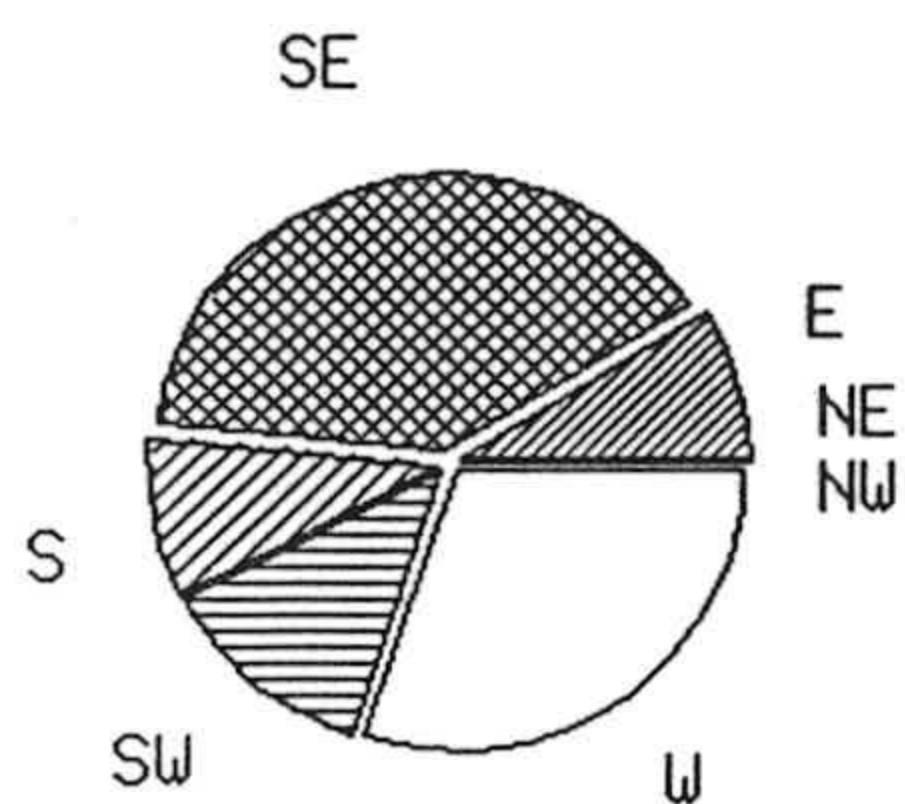
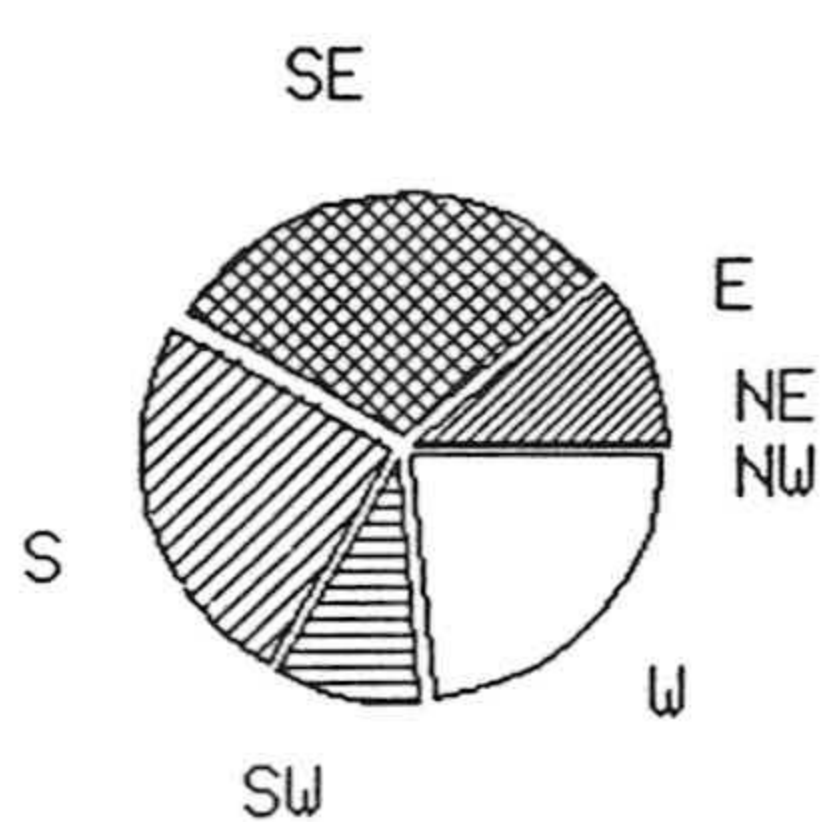


Figura IV.A43: Porcentaje de Cabra montés observada en Sierra Nevada en diferentes habitats según clases de edad y sexo en Jul./Sep. (1985). (ver texto).

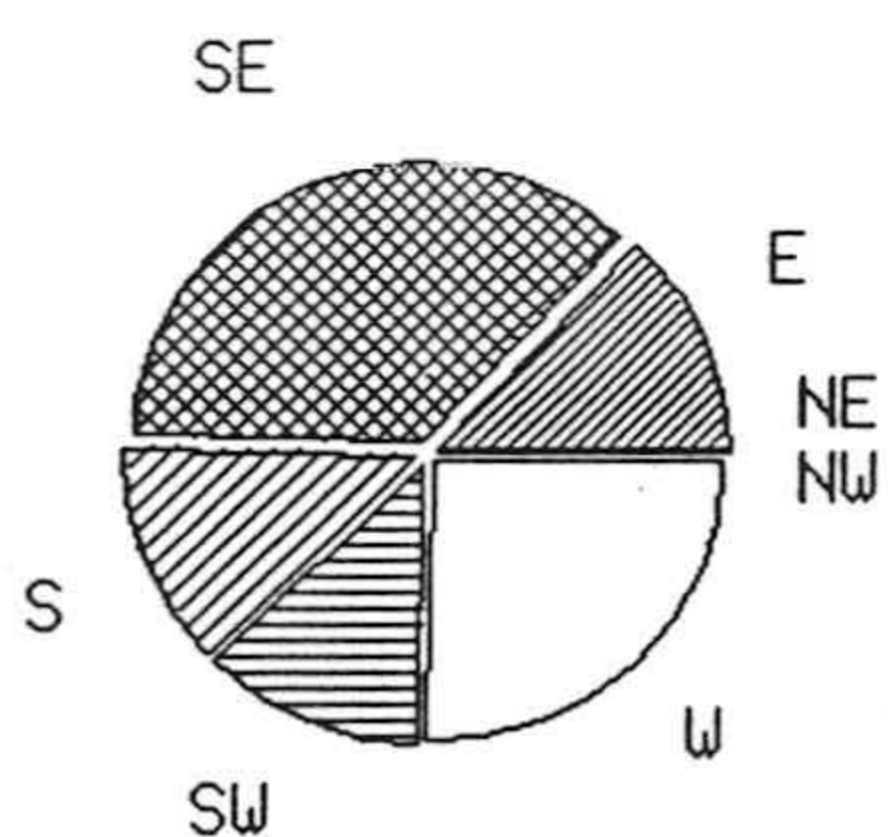
Cabra montés
Orientación
Nov./Dic. (1894)



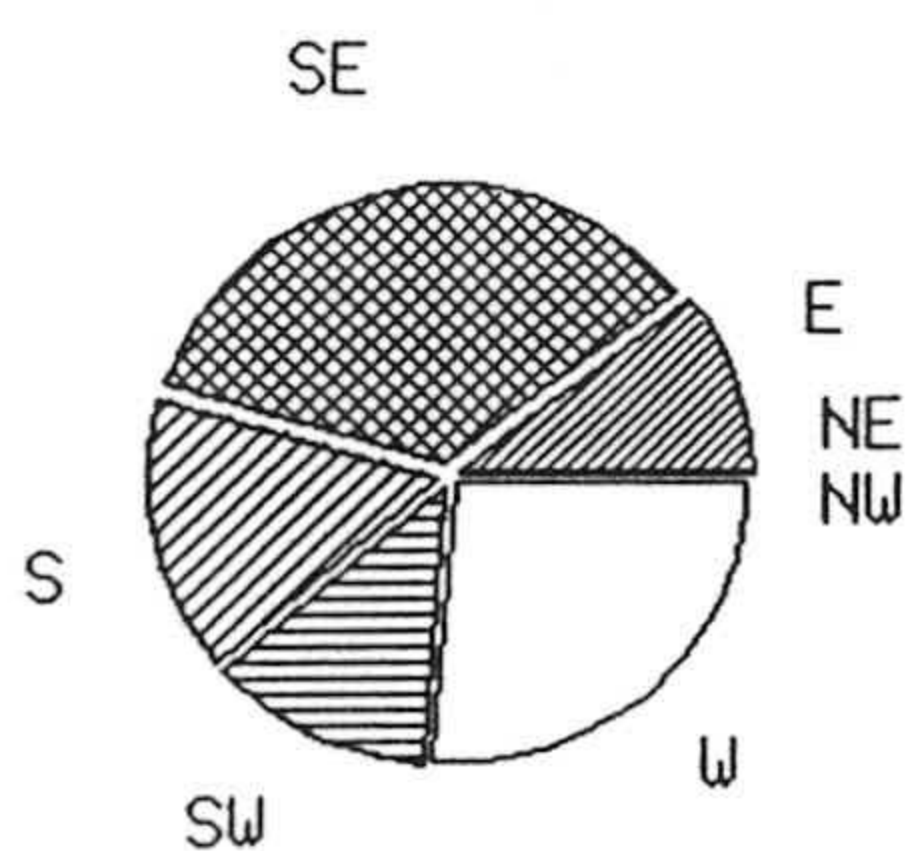
Machos



Hembras



Jóvenes



TOTAL

Figura IV.A44: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Sierra Nevada en Nov./Dic. (1984).

Cabra montés
Orientación
Nov./Dic. (1985)

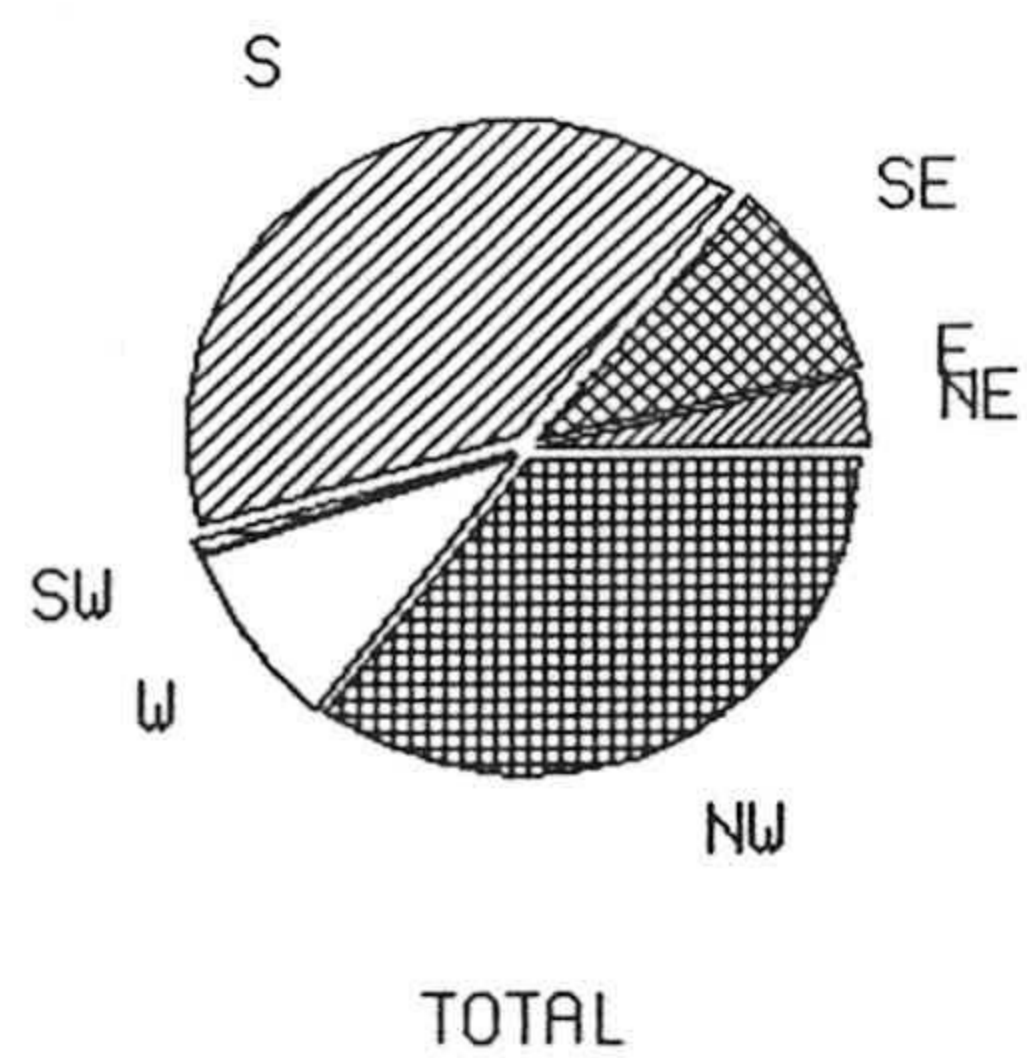
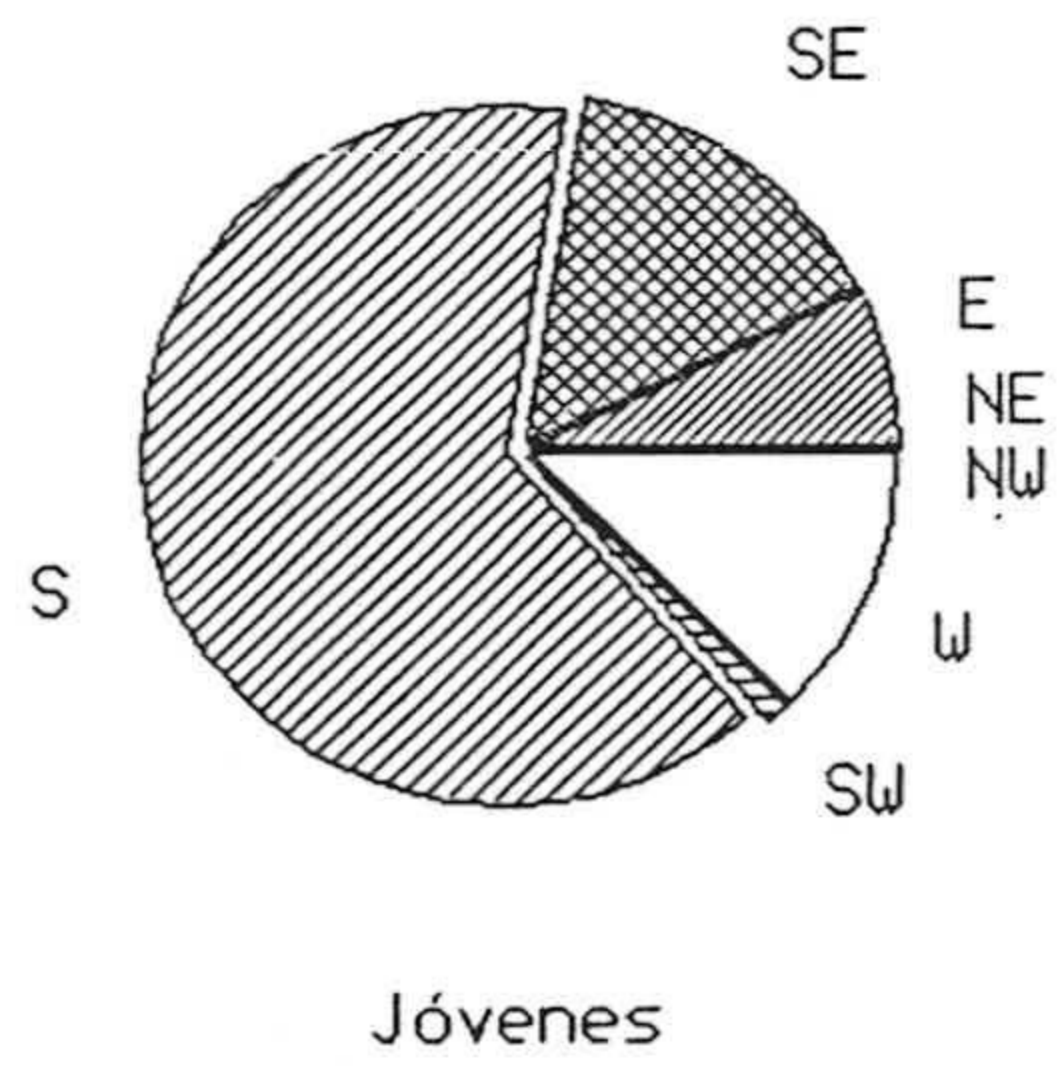
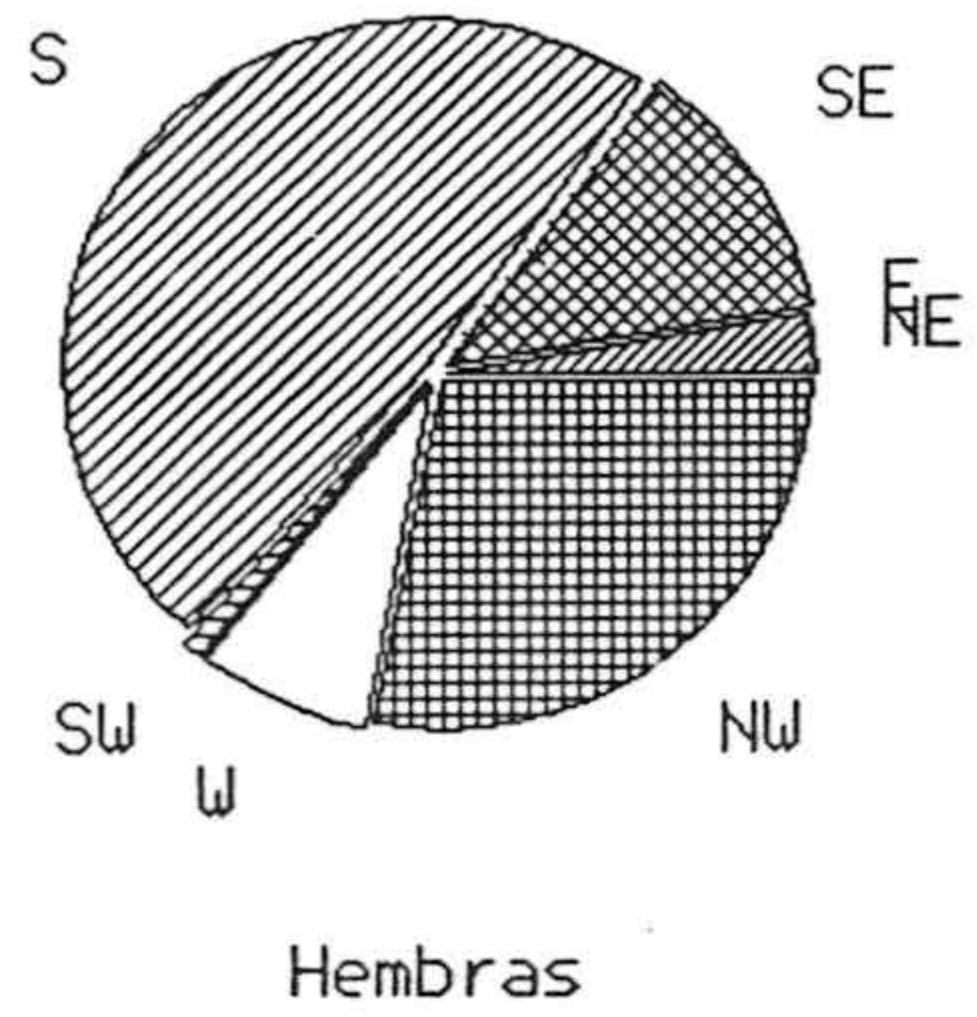
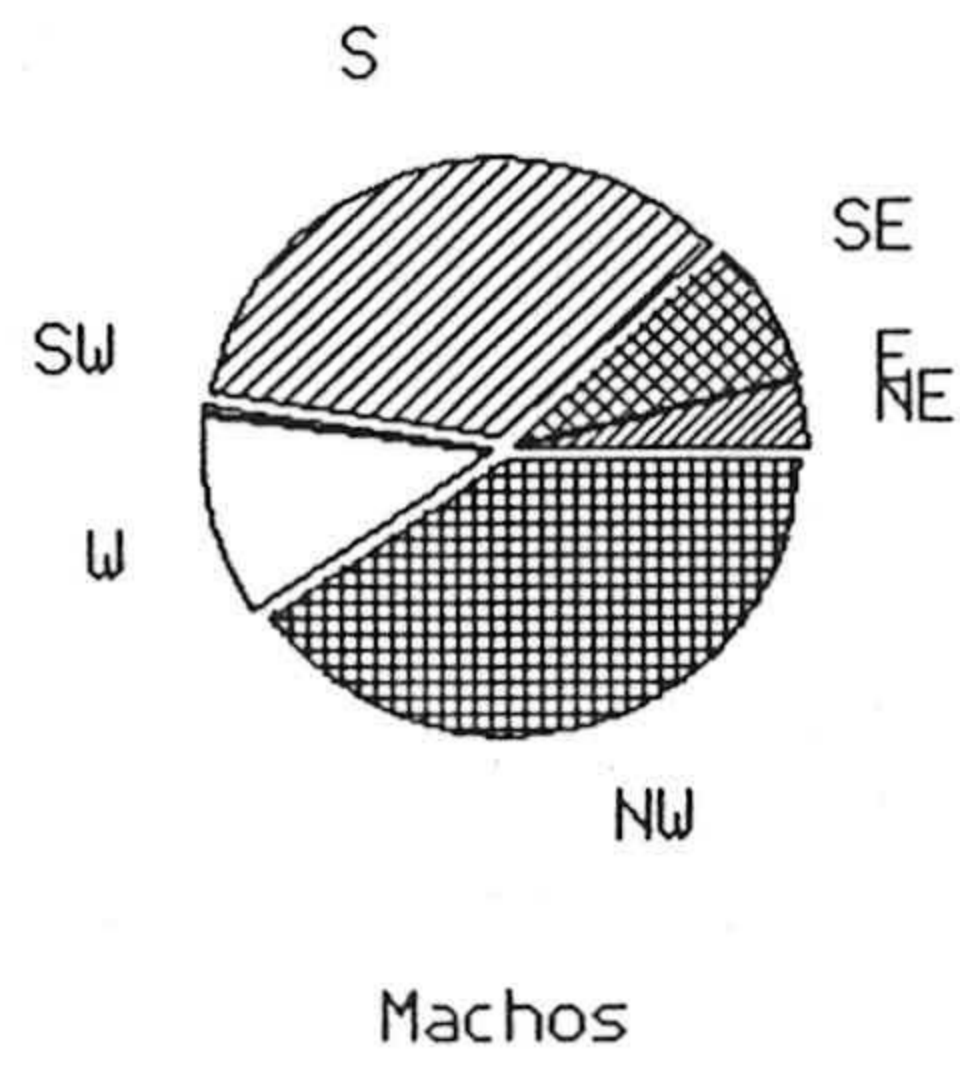


Figura IV.A45: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Sierra Nevada en Nov./Dic. (1985).

Cabra montés
Orientación
Ene./Mzo. (1986)

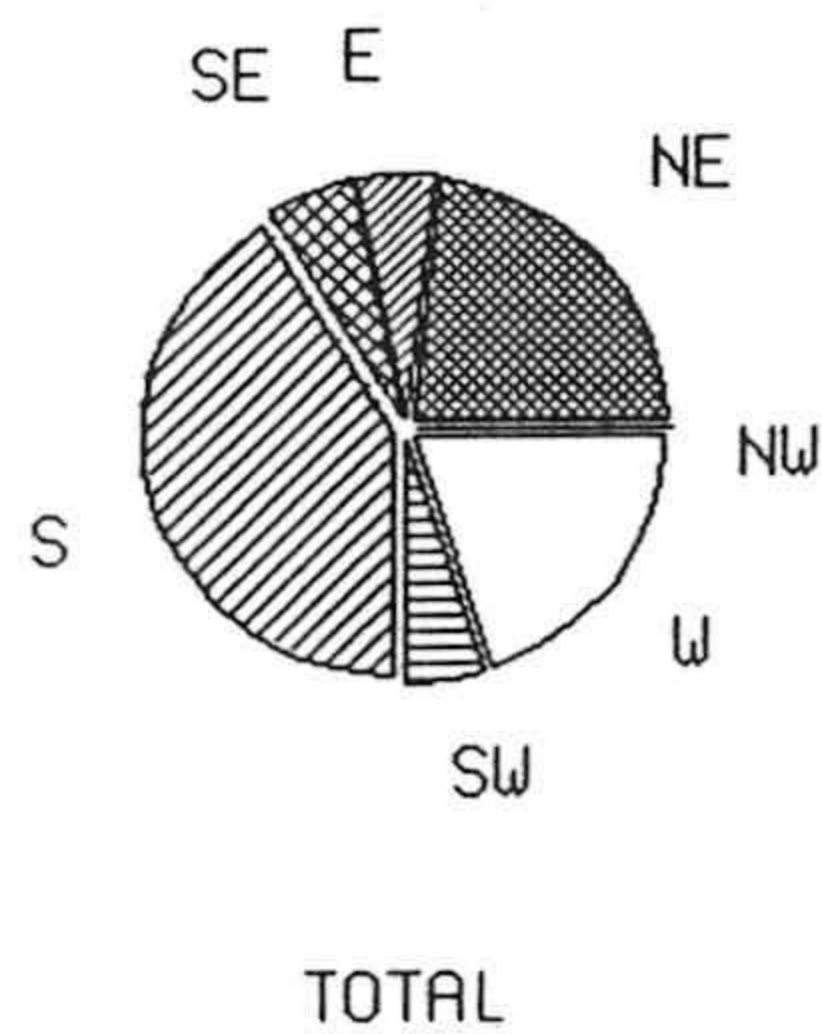
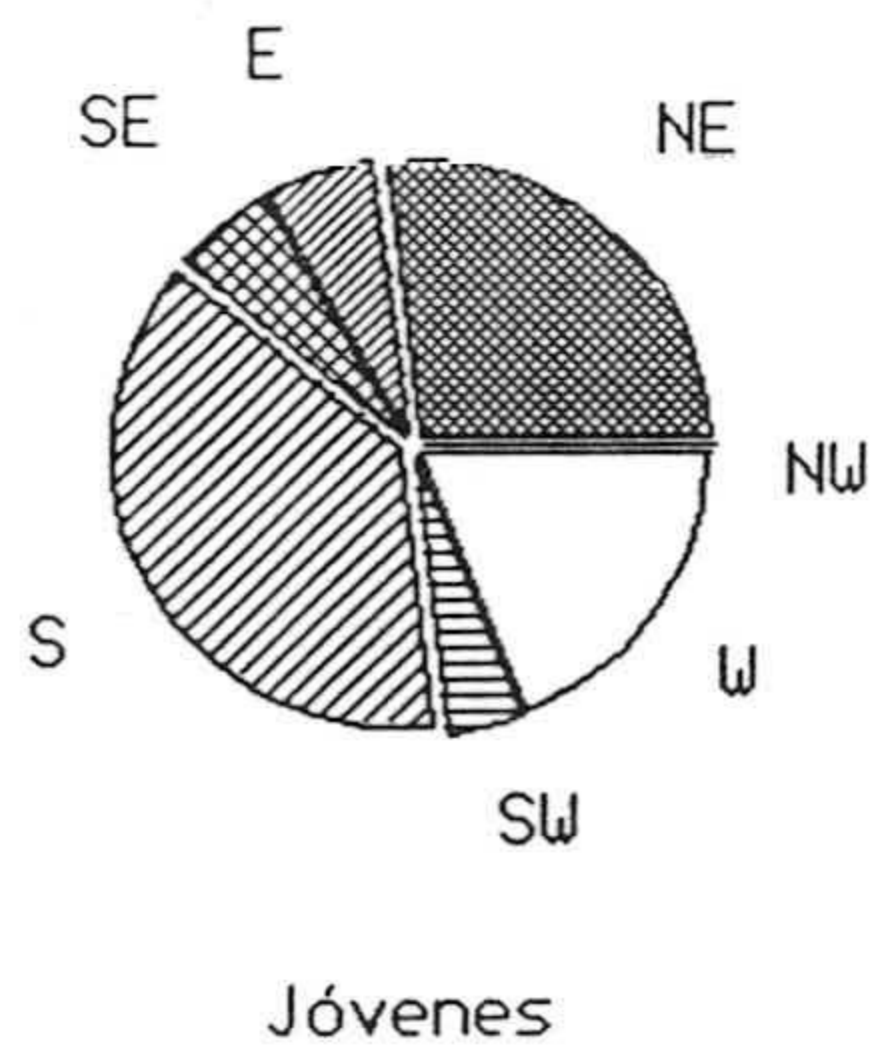
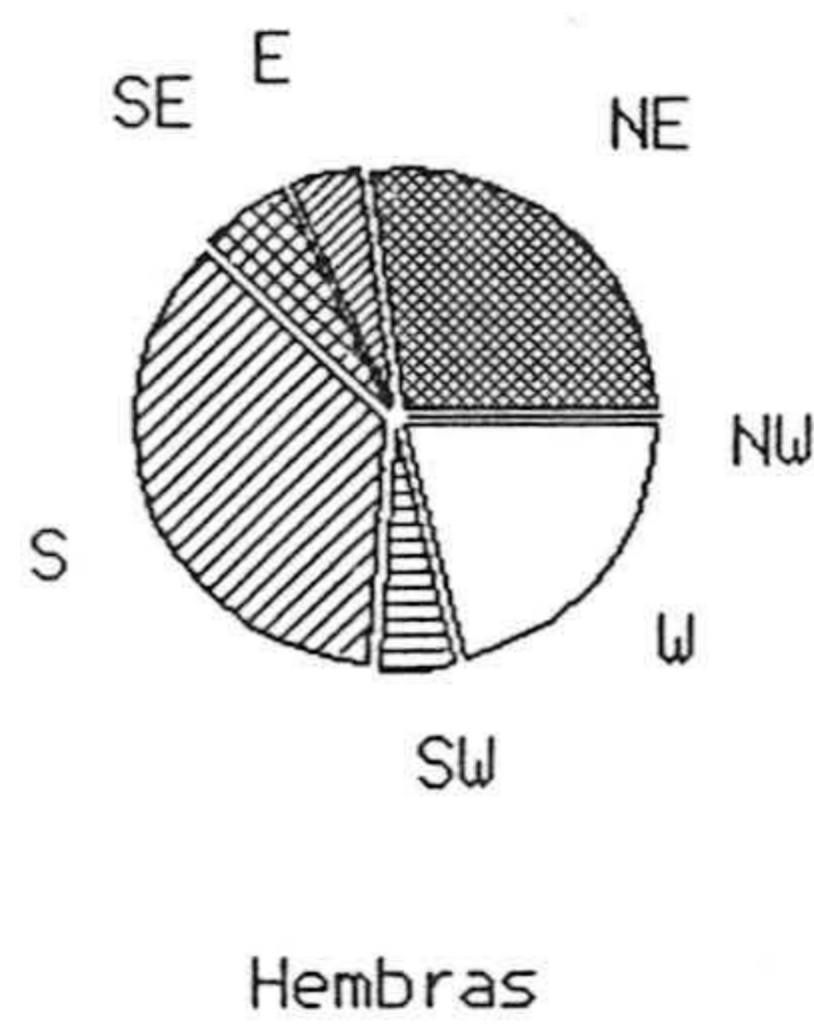
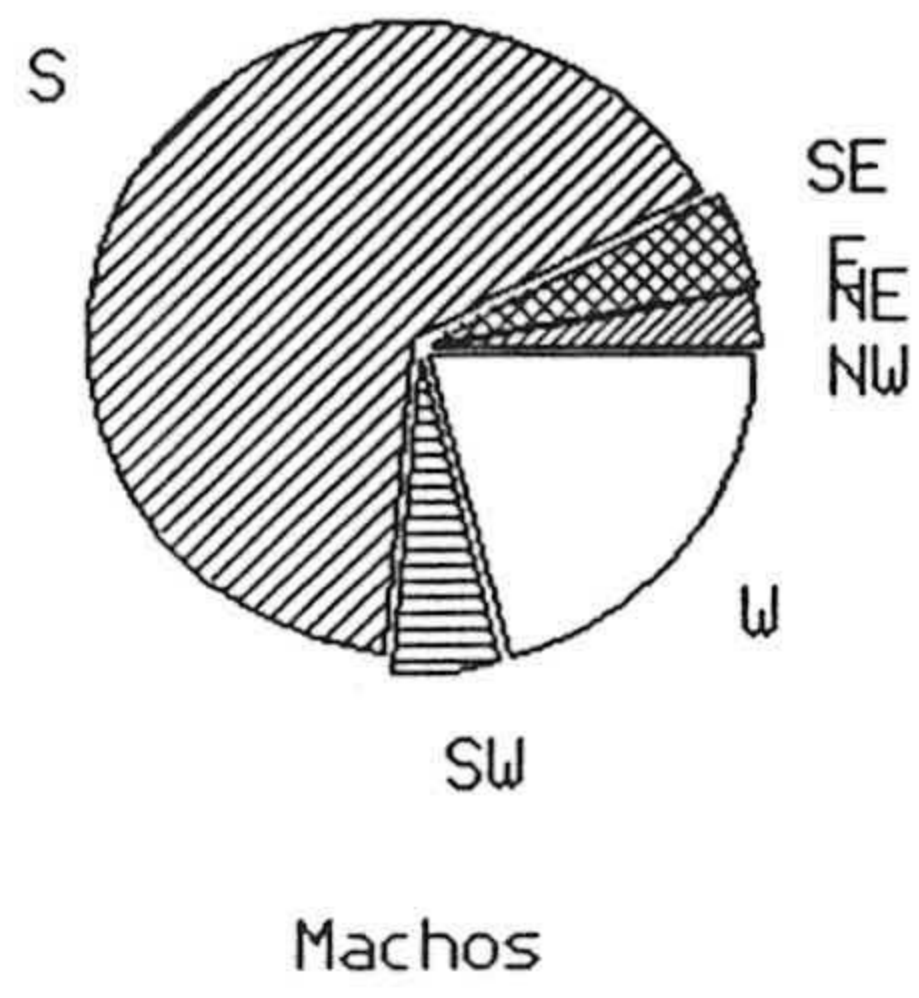
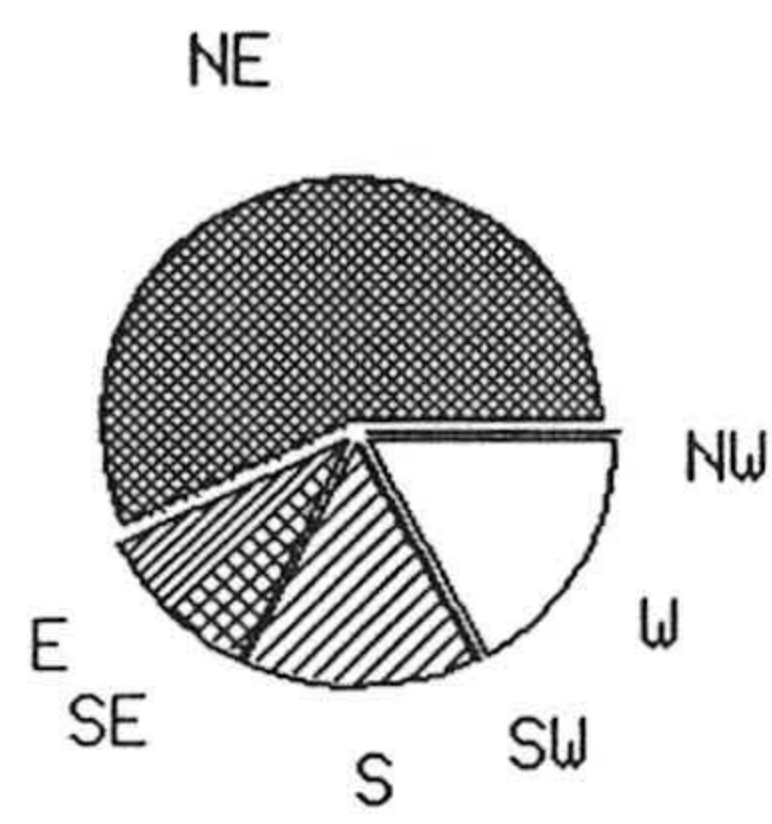
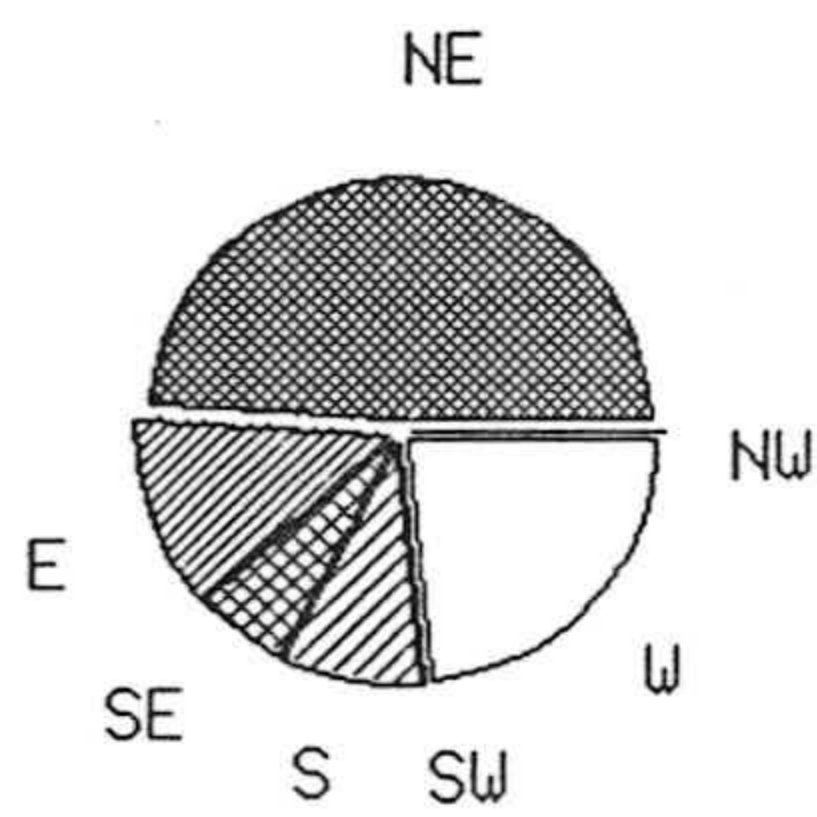


Figura IV.A46: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Sierra Nevada en Ene./Mzo. (1986).

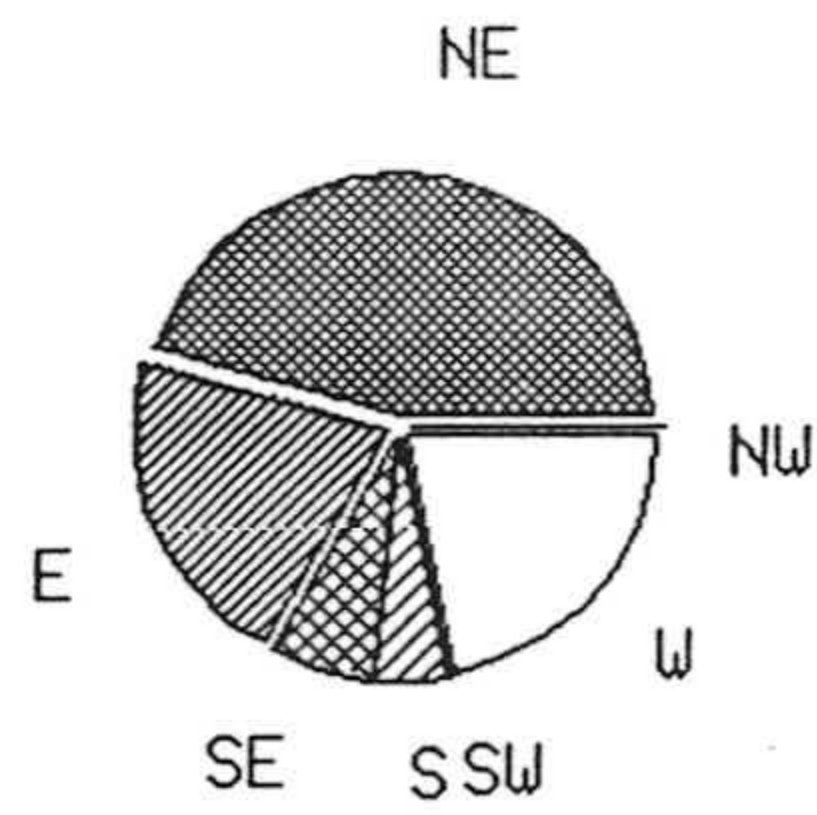
Cabra montés
Orientación
Abr./Jun. (1986)



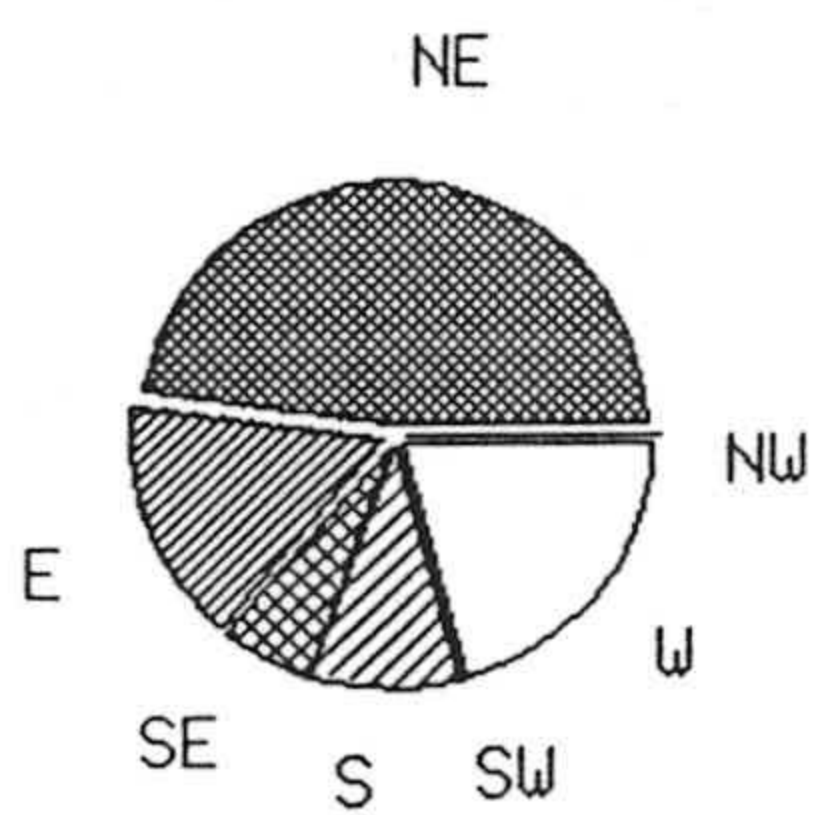
Machos



Hembras



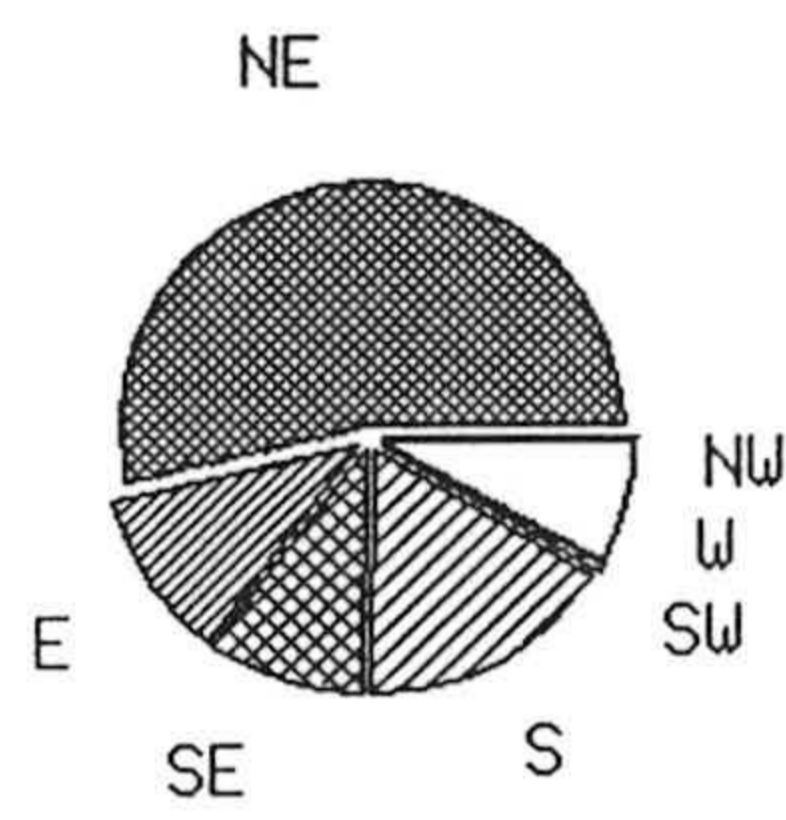
Jóvenes



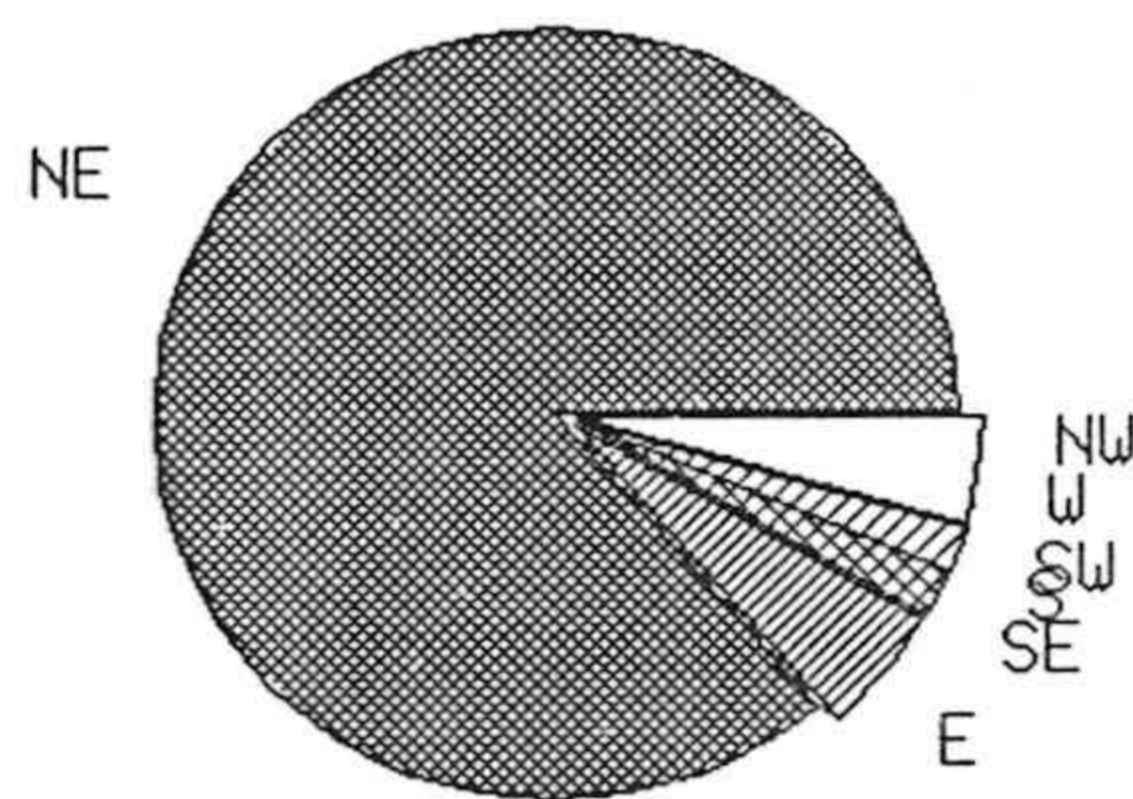
TOTAL

Figura IV.A47: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Sierra Nevada en Abr./Jun. (1986).

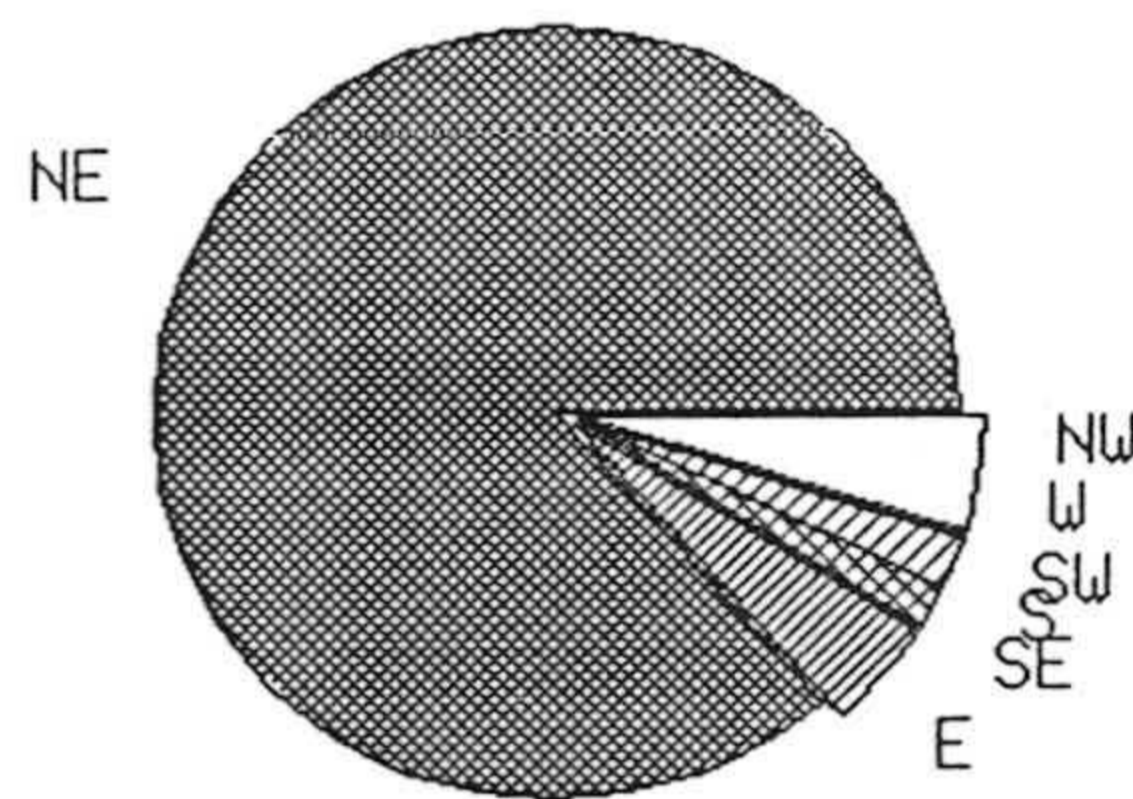
Cabra montés
Orientación
Abr./Jun. (1985)



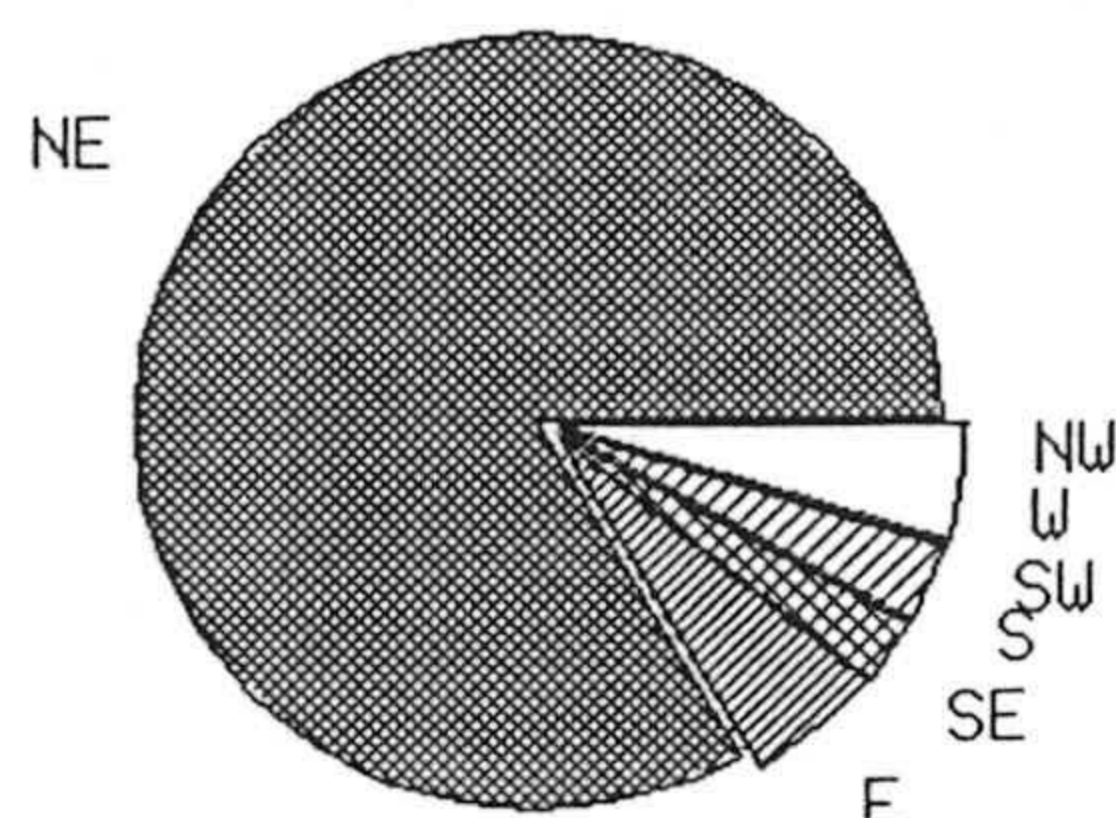
Machos



Hembras



Jóvenes



TOTAL

Figura IV.A48: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Sierra Nevada en Abr./Jun. (1985).

Cabra montés
Orientación
Jul./Sep. (1985)

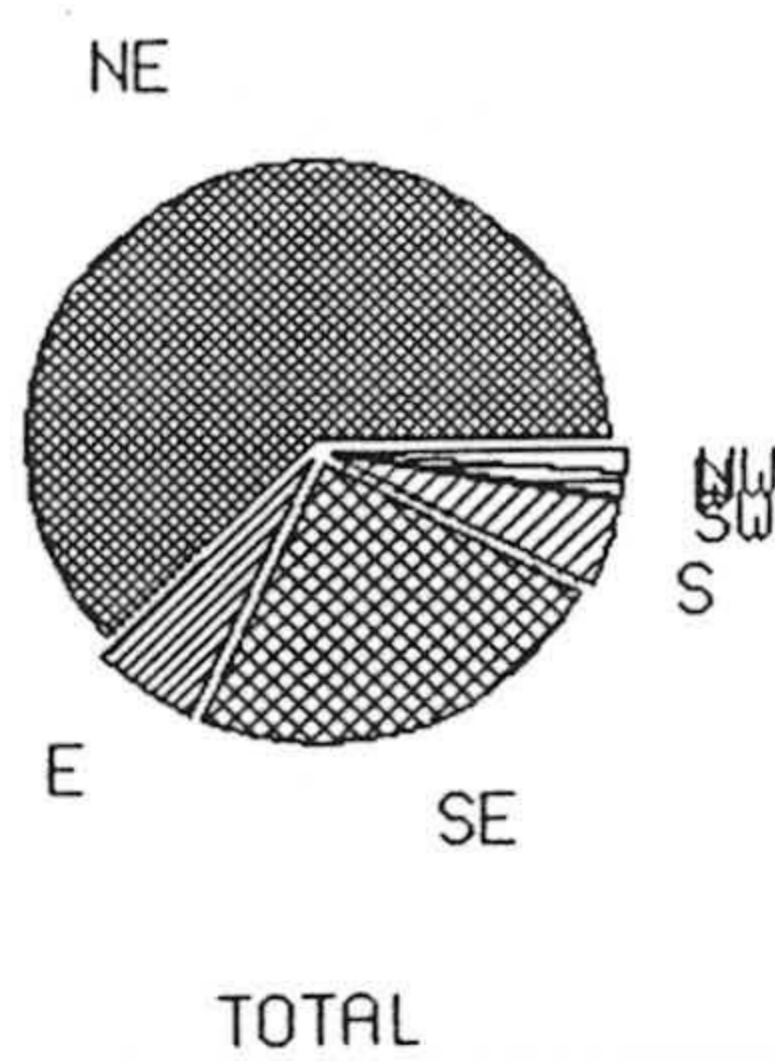
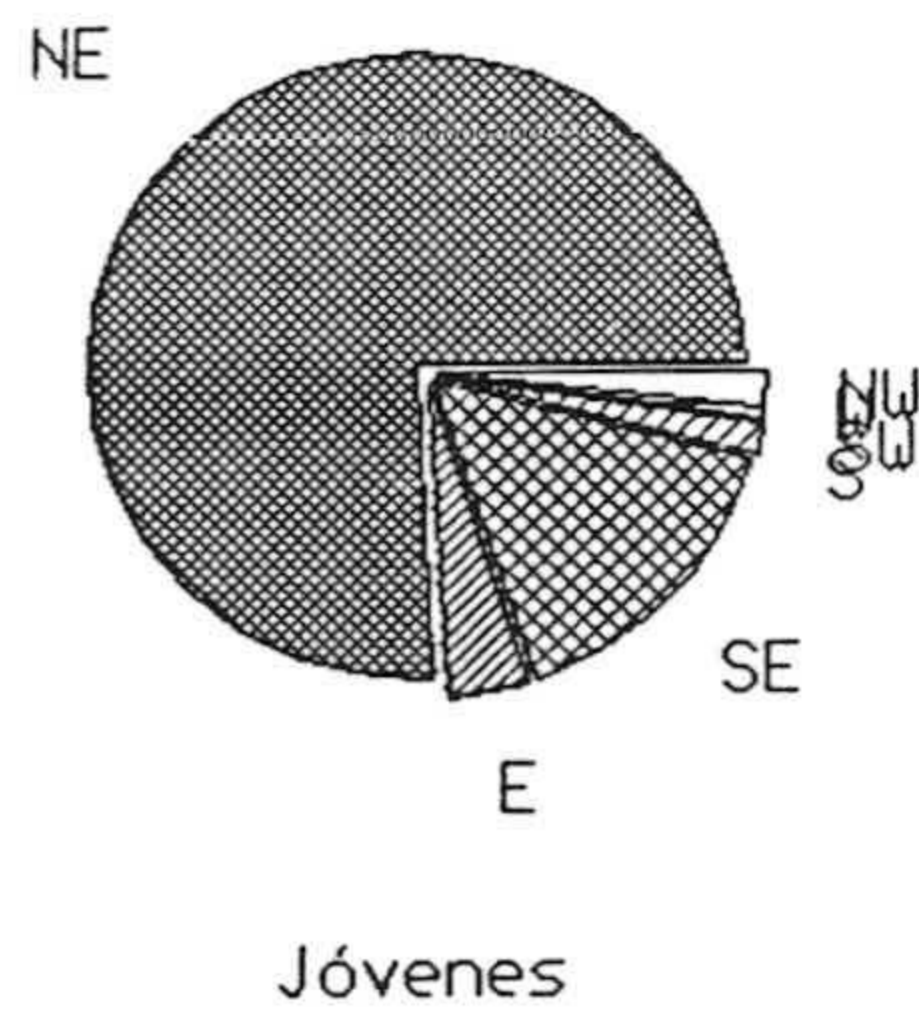
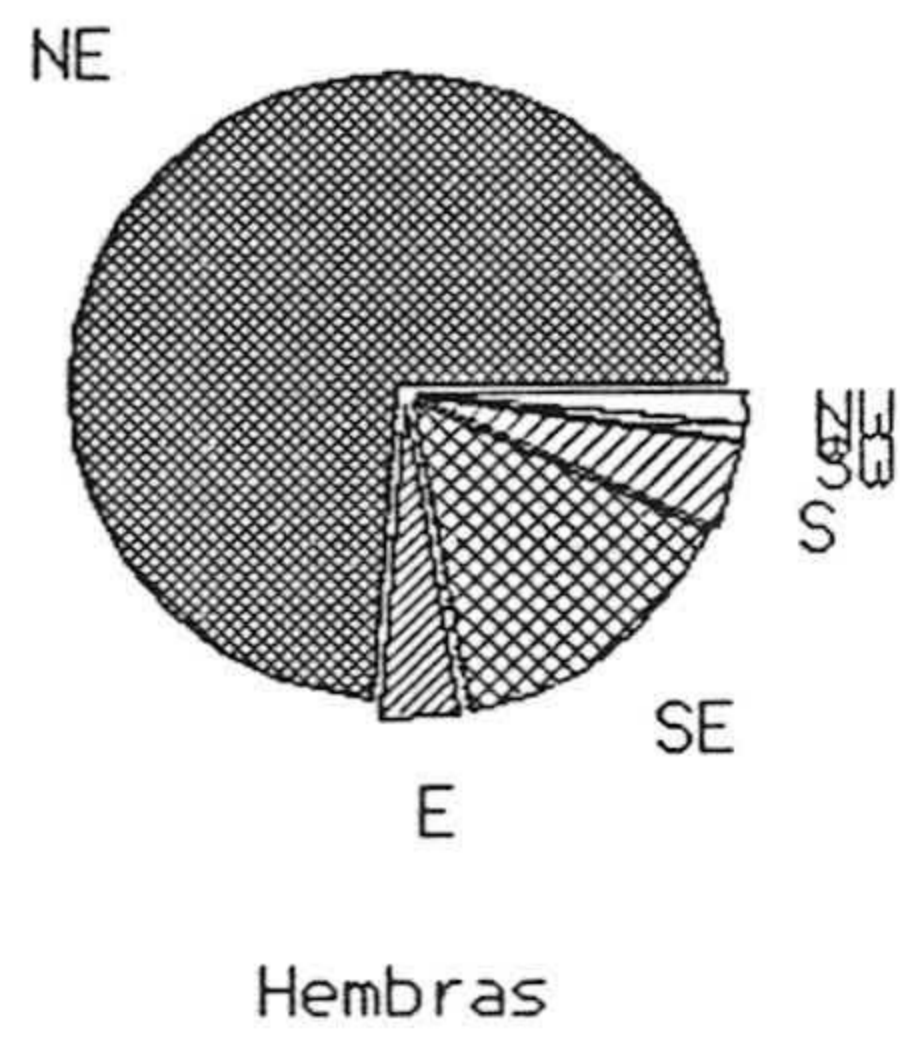
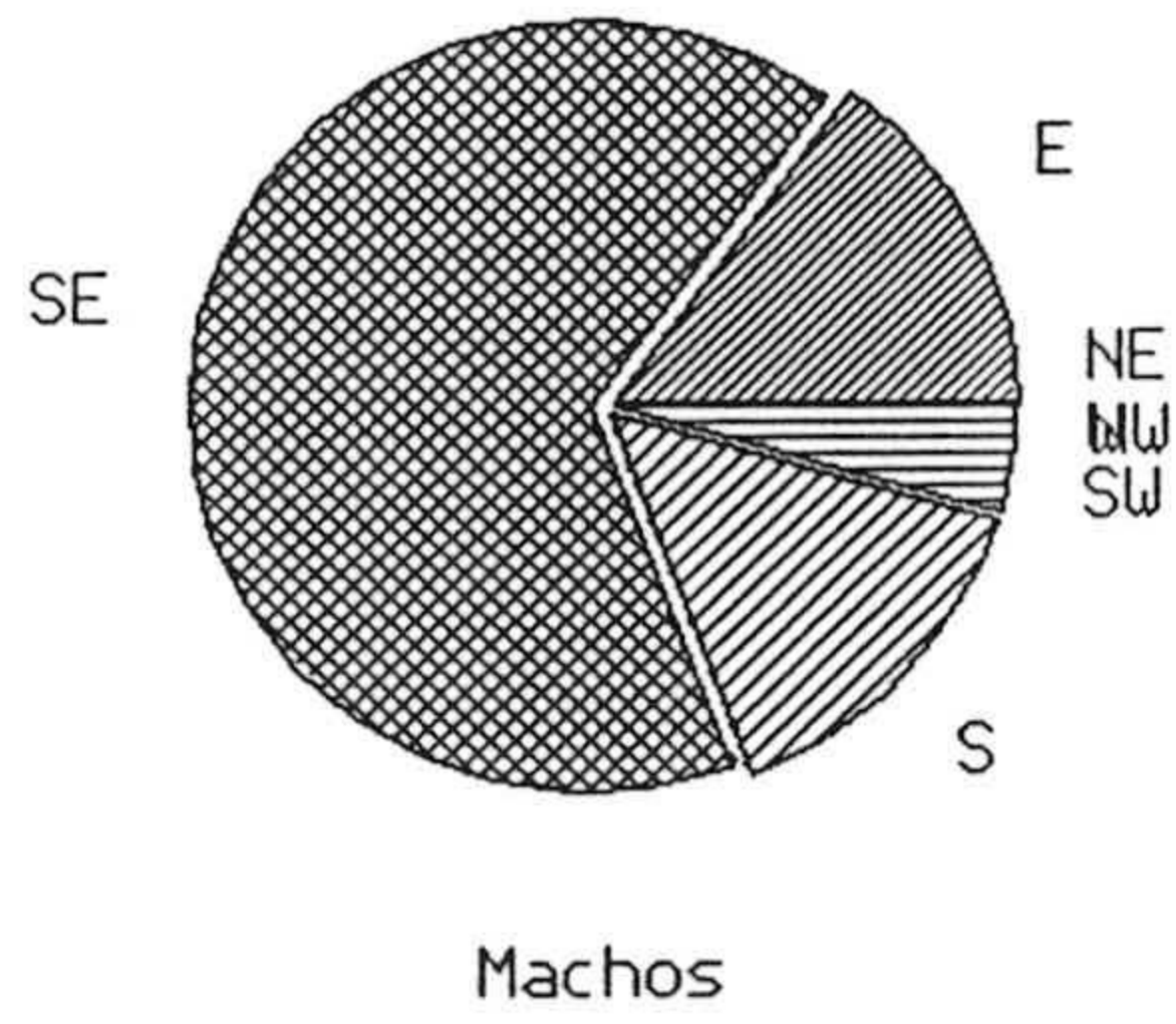


Figura IV.A49: Porcentaje de Cabra montés observada en diferentes orientaciones de ladera por la mañana y por la tarde según clases de edad y sexo en Sierra Nevada en Jul./Sep. (1985).

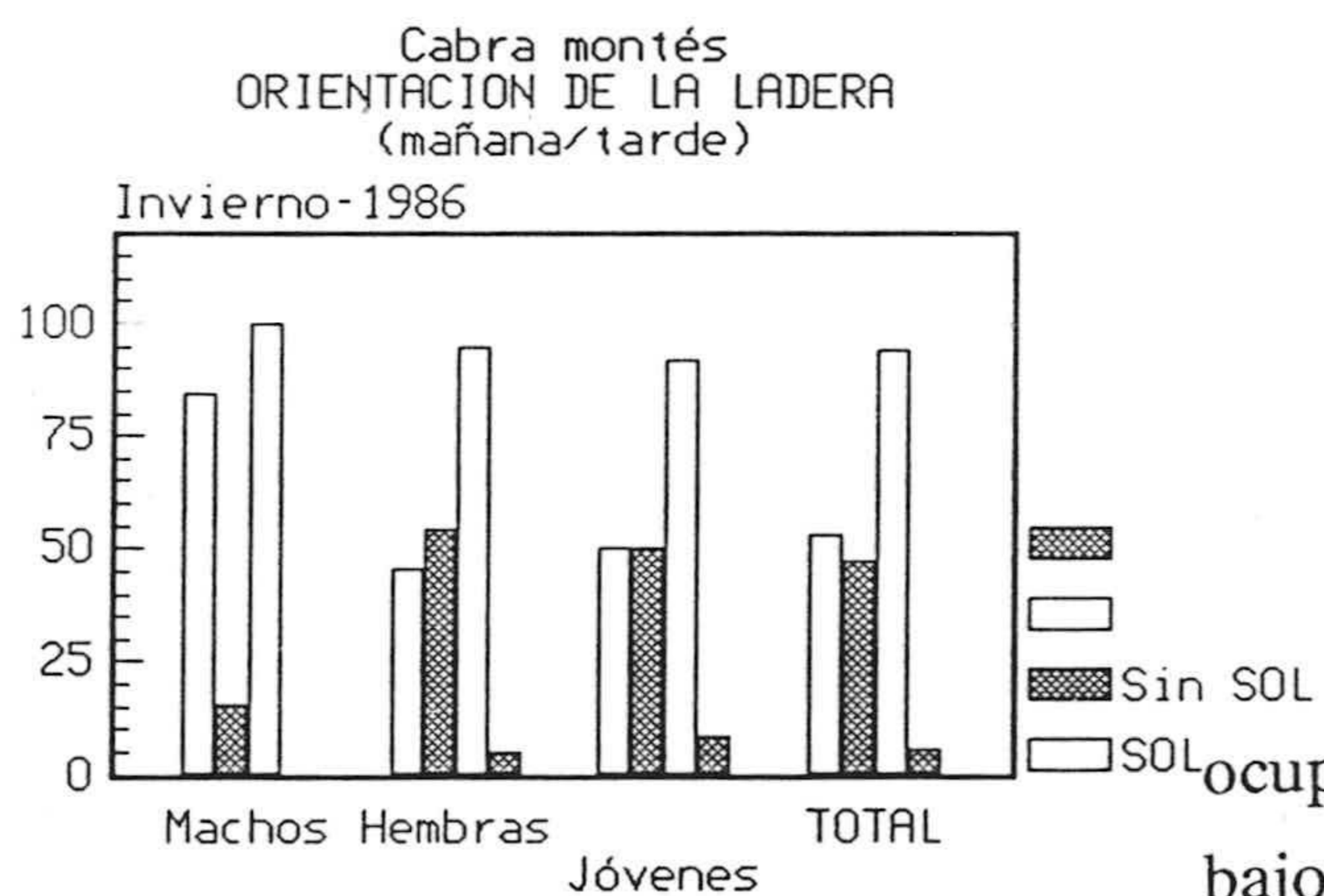
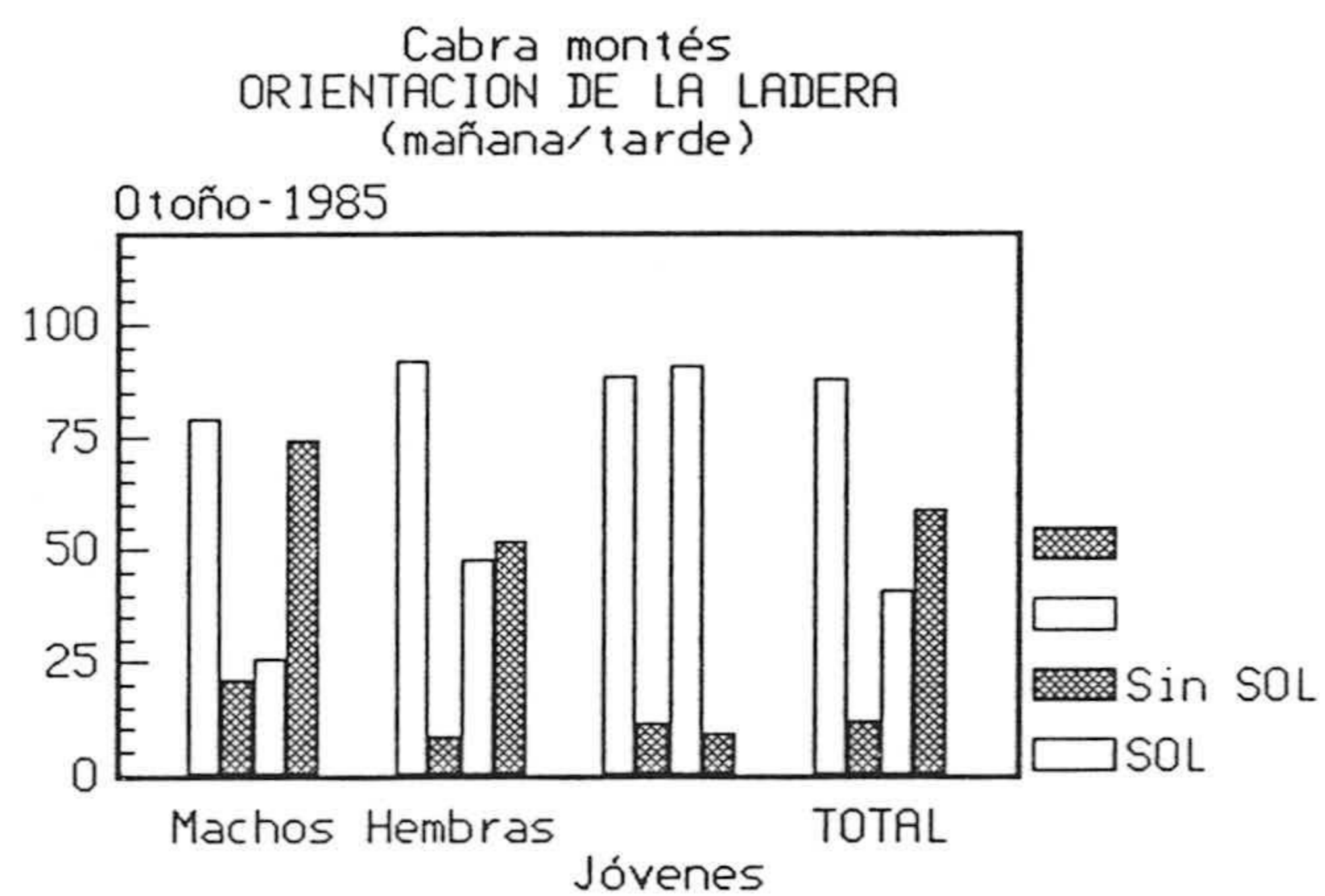
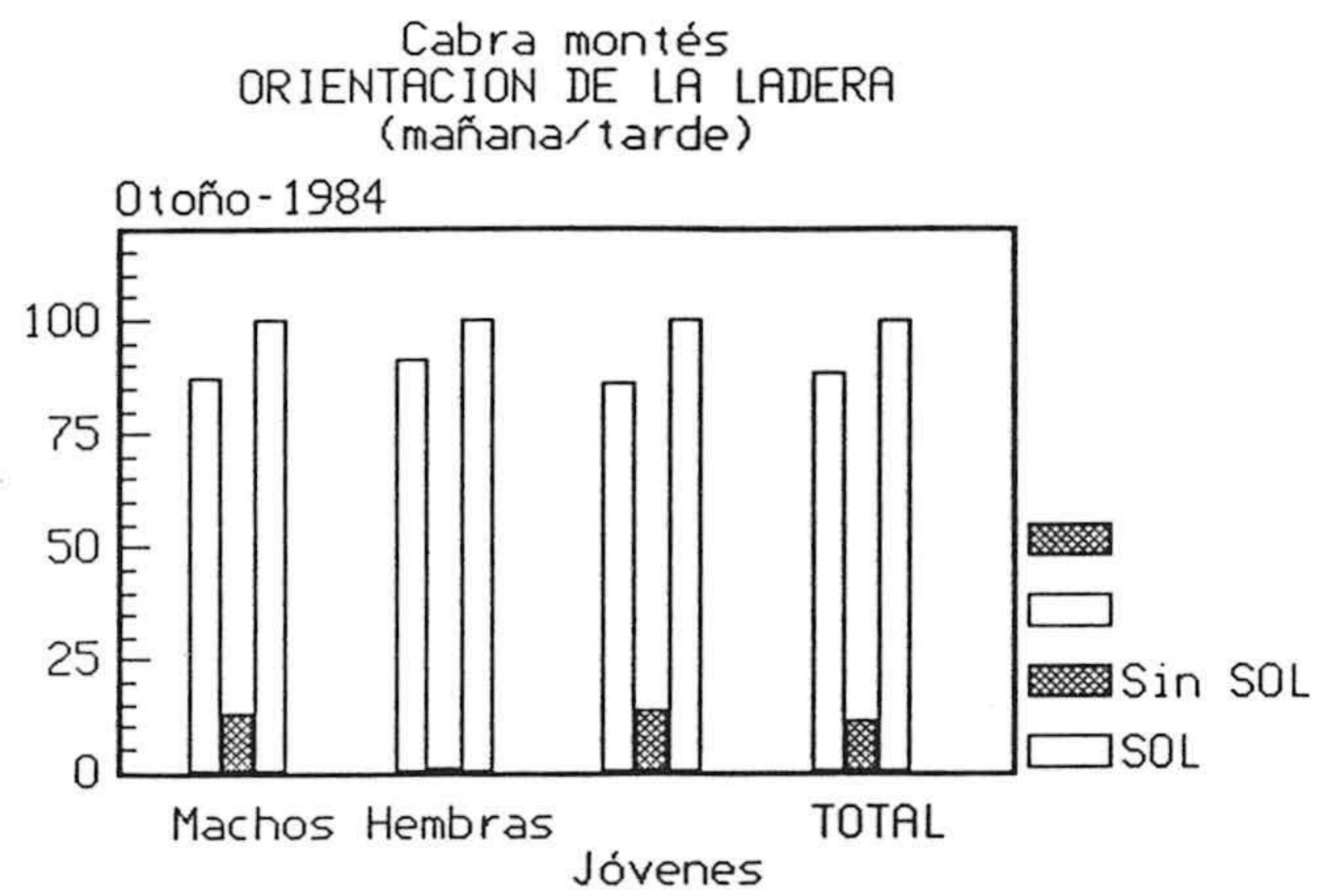


Figura IV.A50: Porcentaje de ocupación de la Cabra montés de laderas bajo diferente exposición al sol en Sierra Nevada en los diferentes períodos de estudio. (Otoño-1984, Otoño-1985 e Invierno-1986)

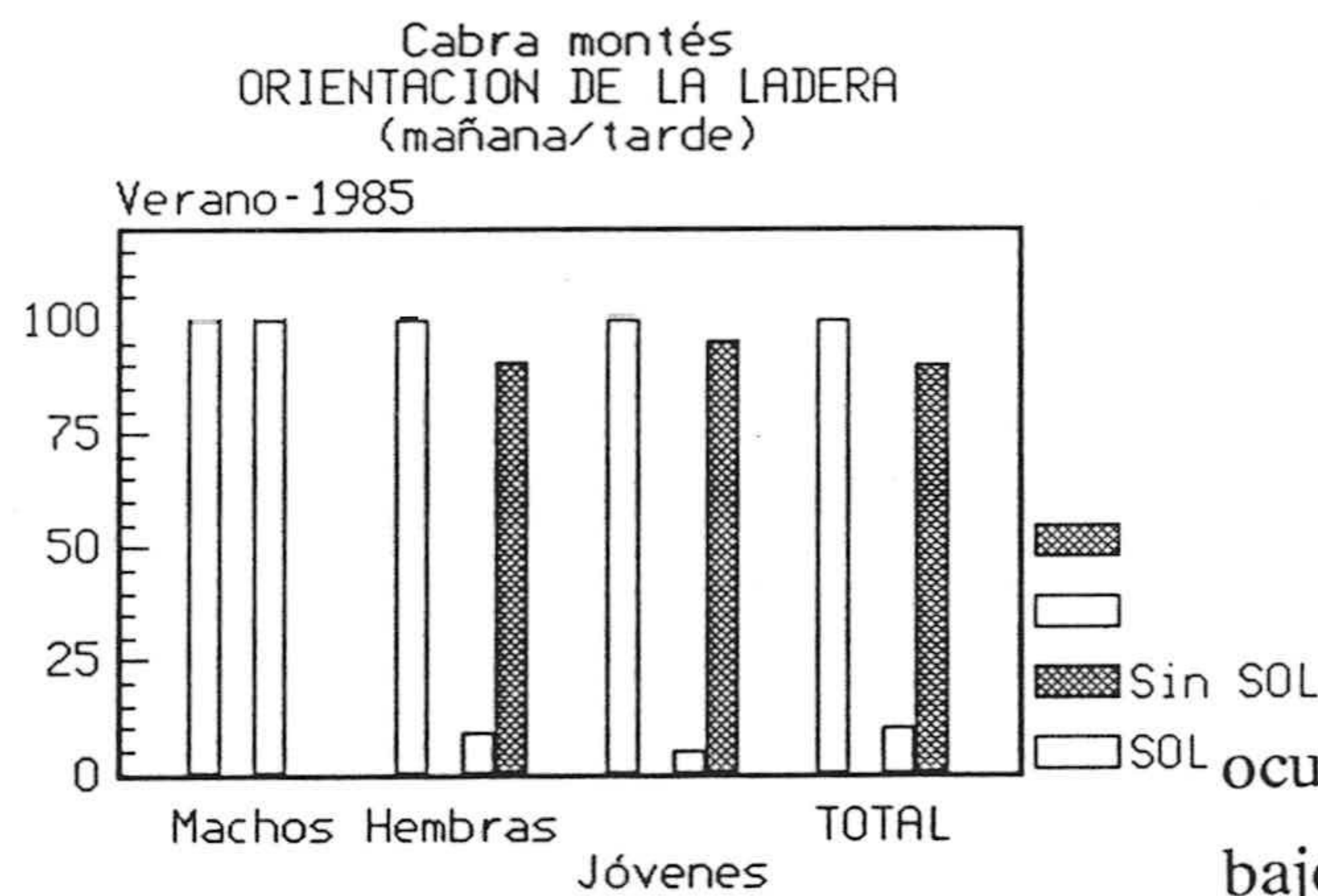
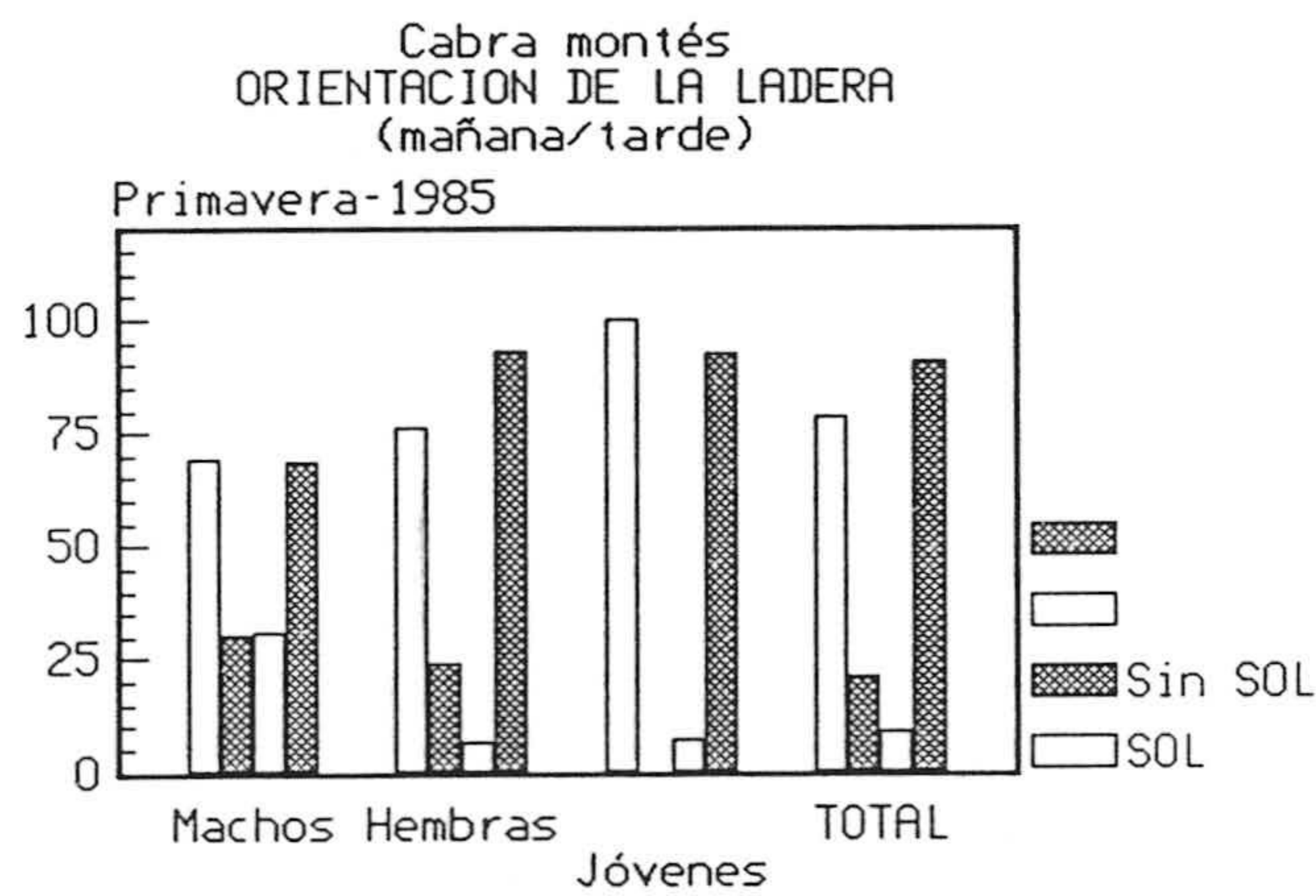
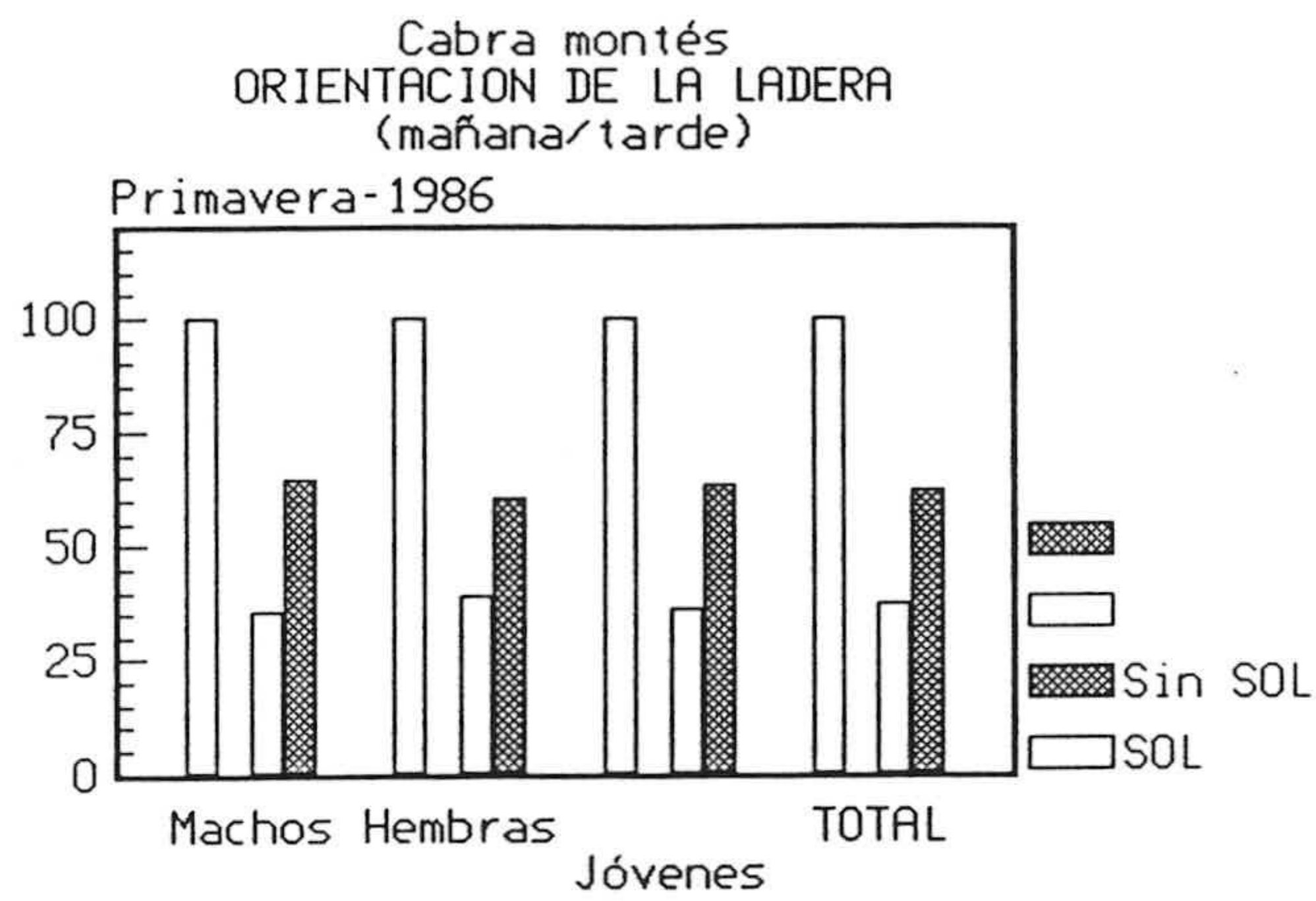


Figura IV.A50: Porcentaje de ocupación de la Cabra montés de laderas bajo diferente exposición al sol en Sierra Nevada en los diferentes períodos de estudio.(Primavera-1986, Primavera-1985 y Verano-1985).

**V.- OTROS ASPECTOS
COMPORTAMENTALES DE LA
CABRA MONTES .**

Capítulo V.Aa:

CLIMA Y CICLO REPRODUTOR

EN ESPECIES SILVESTRES

DEL GENERO Capra

Introducción

En los ungulados que habitan climas cálidos, la reproducción está liberada de las restricciones del ciclo anual, y las hembras entran en celo poco después del parto (Sadleir, 1969; Geist, 1981). En los climas fríos, en cambio, la reproducción es estacional o sucede una vez al año y debe coincidir con el período de máxima cantidad y calidad de alimento (Lack, 1968). El período de partos puede además estar limitado por la baja supervivencia de las crías nacidas en sus extremos, debido al efecto directo de las condiciones climáticas adversas (Stewart, 1982) o al aumento de la predación (Sinclair, 1977).

Cloudsley-Thomson (1961) sugiere que la estación de reproducción en mamíferos depende de la interacción entre los factores externos y el ritmo interno. Y así se ha observado que las cabras (*Capra hircus*) y ovejas (*Ovis aries*) domésticas tienden a mantener el ritmo interno por algún tiempo (alrededor de un año) cuando se las cambia de hemisferio. Los factores externos que han demostrado tener una influencia importante en el ciclo reproductor de los ungulados son el fotoperiodo y la temperatura. Varios autores (ver Fraser, 1968) han observado que el celo puede ser inducido en la Cabra doméstica tratada artificialmente con períodos controlados de luz/oscuridad. Igualmente, tanto la latitud como la altitud influyen en el ciclo reproductivo de los mamíferos (Smith y McGinnis, 1968).

Los requerimientos energéticos de las hembras durante la preñez aumentan débilmente, pero durante la lactancia, hay un fuerte incremento (Brody, 1945; Barnett y Little, 1965). Esto induce a que sea la estación con mayor disponibilidad de alimento la elegida para que tenga lugar el nacimiento de las crías.

Además no sólo el tiempo del parto afecta a la supervivencia

Introducción

En los ungulados que habitan climas cálidos, la reproducción está liberada de las restricciones del ciclo anual, y las hembras entran en celo poco después del parto (Sadleir, 1969; Geist, 1981). En los climas fríos, en cambio, la reproducción es estacional o sucede una vez al año y debe coincidir con el período de máxima cantidad y calidad de alimento (Lack, 1968). El período de partos puede además estar limitado por la baja supervivencia de las crías nacidas en sus extremos, debido al efecto directo de las condiciones climáticas adversas (Stewart, 1982) o al aumento de la predación (Sinclair, 1977).

Cloudsley-Thomson (1961) sugiere que la estación de reproducción en mamíferos depende de la interacción entre los factores externos y el ritmo interno. Y así se ha observado que las cabras (*Capra hircus*) y ovejas (*Ovis aries*) domésticas tienden a mantener el ritmo interno por algún tiempo (alrededor de un año) cuando se las cambia de hemisferio. Los factores externos que han demostrado tener una influencia importante en el ciclo reproductor de los ungulados son el fotoperiodo y la temperatura. Varios autores (ver Fraser, 1968) han observado que el celo puede ser inducido en la Cabra doméstica tratada artificialmente con períodos controlados de luz/oscuridad. Igualmente, tanto la latitud como la altitud influyen en el ciclo reproductivo de los mamíferos (Smith y McGinnis, 1968).

Los requerimientos energéticos de las hembras durante la preñez aumentan débilmente, pero durante la lactancia, hay un fuerte incremento (Brody, 1945; Barnett y Little, 1965). Esto induce a que sea la estación con mayor disponibilidad de alimento la elegida para que tenga lugar el nacimiento de las crías.

Además no sólo el tiempo del parto afecta a la supervivencia

de las crías, sino que también reduce la probabilidad de que una hembra sea fértil el primer año en que tendría que alcanzar la madurez sexual (Clutton-Brock et al., 1983 en Ciervo; Doney y Gunn, 1981, en ovejas).

Recogida de datos

El estudio se ha realizado basándonos en datos bibliográficos (tabla V.Aa1) y en los obtenidos directamente por nosotros en la *Capra pyrenaica* que habita en las Sierras de Cazorla y Segura y en la parte oriental de Sierra Nevada. Estos últimos fueron recogidos durante el Otoño-Invierno de 1982-83 por la Dra. Alados.

Por nuestra parte recogimos información en la Primavera de 1984 (Abril a Junio) en las Sierras de Cazorla y Segura, y en el mismo período de 1985 en la parte oriental de Sierra Nevada. Por medio de transectos fijos, se recogió tamaño y composición del grupo, actividad de los individuos, estado reproductivo de las hembras (preñadas, lactantes o sin aparentes signos de preñez y sin crías). Para realizar las observaciones, se usaron binoculares (10x40) y telescopio (30x70).

Para comparar la sincronización reproductiva entre ambas sierras se realizó un test del Chi cuadrado (ver Material y Métodos del capítulo III.B) para el caso del celo y un test del Coeficiente de Snedecor (ver Material y métodos del capítulo III.A) para la época de partos.

Resultados y discusión

En la fig. V.Aa1, basada en Schaller (1977), se facilita la distribución de las especies silvestres del género *Capra*, apreciándose la

diferencia latitudinal de las diferentes poblaciones.

En la fig. V.Aa2, representamos la duración del período de celo y su localización temporal en relación con la latitud, observándose por una parte un retraso en el máximo del celo en latitudes altas, debido, probablemente, a la necesidad de que las crías nazcan en el momento más adecuado, durante la Primavera o comienzo del Verano, cuando el contenido en proteínas de las plantas es más elevado (Klein, 1965; Kirkpatrick et al., 1969) y por tanto su digestibilidad es mayor (Eadic, 1970). En la misma figura observamos, por otra parte, que la estación reproductiva es más corta y presenta un pico más pronunciado en las especies localizadas en las latitudes superiores, tales como el Ibice alpino, que en las situadas al sur, tales como el Ibice de Etiopía, como ya había sido observado por Nievergelt (1974) para estas dos especies. Resultados similares se observan en Argali (*Ovis ammon*) y en Muflón *O. musimon*) según Hafez (1952), o en Impala (*Aepyceros melampus*) según Murray (1982). Hafez (1952) encontró además que la incidencia del estro en *O. aries* en diferentes latitudes estaba relacionada inversamente con la longitud del día, coincidiendo el pico de actividad sexual siempre con el fotoperíodo más corto. En general, Hafez (1952) observa que las ovejas que viven en latitudes altas poseen una estación de apareamiento muy relacionada con la longitud del día, pero que las que viven en latitudes menores tienen esta tendencia menos pronunciada.

Cuando la diferencia de latitud es pequeña, factores climáticos locales van a influir en el ciclo reproductivo. Las Sierras de Cazorla y Segura y la parte oriental de Sierra Nevada, tienen diferencias climáticas que es de esperar afecten a la sincronización de los partos. Así, las Sierras de Cazorla y Segura tienen un clima más benigno que la parte oriental de Sierra Nevada, debido a que las primeras poseen una orografía muy recortada que las protege del viento y a que tienen una cubierta vegetal muy abundante de bosque perennifolio, lo cual permite un sotobosque

rico que les proporciona alimento a las monteses durante todo el Verano. Mientras que por el contrario, en la parte oriental de Sierra Nevada, debido a su mayor aridez y a la falta de cubierta vegetal, así como a la orografía de este sistema de montañas, muy expuestas al viento, da lugar a un clima extremo muy frío en Invierno y muy caluroso en Verano, lo que produce una mayor estacionalidad del alimento, muy abundante en Primavera y disminuyendo rápidamente con el estío del Verano.

Todo esto trae como consecuencia una mejor sincronización del celo, que se extiende durante un período de tiempo más corto, como podemos apreciar en la figura V.Aa3, en la que representábamos la duración del celo, expresada en tanto por ciento de individuos presentes en grupos mixtos ($X^2 = 1193,63$, gl. = 19, $P < 0,001$).

De igual forma se observa una sincronización elevada en los partos de las monteses de Sierra Nevada Oriental (coeficiente de Snedecor $F = 13,86$, $U_1 = 3$, $U_2 = 4$, $P,05$), encontrando chotos recién nacidos en las Sierras de Cazorla y Segura, hasta en el mes de Septiembre (fig. V.Aa4).

Una de las causas reesponsables de esta sincronización es el conseguir un mayor éxito en la supervivencia de las crías, dado que si nacen demasiado pronto pueden tener que enfrentarse a nevadas tardías durante la Primavera, mientras que si nacen demasiado tarde, pueden no alcanzar un desarrollo adecuado antes de comenzar el Invierno. Así, por ejemplo, Scrimshaw et al., (1968) observaron que los ciervos nacidos al final del período de partos mueren con mayor frecuencia durante su primer Invierno que los nacidos con anterioridad.

Conclusiones

Las especies silvestres del género *Capra* poseen una marcada estacionalidad en su ciclo reproductivo, más alta cuanto más al norte se localiza su distribución. Han adaptado el momento del parto de forma que tenga lugar cuando el estado de la vegetación es el más favorable para proveerle alimento, condicionando ésto el momento del celo.

En nuestras poblaciones de monteses de Cazorla y Sierra Nevada de escasa diferencia latitudinal, se observa igualmente una adaptación del ciclo reproductivo a las condiciones climáticas de la zona, dando lugar a una sincronización más alta de los partos en Sierra Nevada con respecto a Cazorla, debido en parte a la marcada estacionalidad de la vegetación en aquella. Esto coincide con nuestros resultados sobre la estructura de los grupos en el período de celo (ver capítulo III.D).

Resumen

Cloudsley-Thomson (1961) sugiere que la estación de reproducción en mamíferos depende de la interacción entre los factores externos y el ritmo interno. Los requerimientos energéticos de las hembras durante la preñez aumenta débilmente, pero durante la lactancia, hay un fuerte incremento (Brody, 1945; Barnett y Little, 1965). Esto induce a que sea la estación con mayor disponibilidad de alimento la elegida para que tenga lugar el nacimiento de las crías.

El estudio se ha realizado basándonos en datos bibliográficos y en los obtenidos directamente por nosotros en la *Capra pyrenaica* que habita en las Sierras de Cazorla y Segura y en la parte oriental de Sierra Nevada. Estos últimos fueron recogidos durante el Otoño-Invierno de 1982-83 por la Dra. Alados, y por nuestra parte, recogimos información en la Primavera de 1984 (Abril a Junio) en las Sierras de Cazorla y Segura, y en el mismo período de 1985 en la parte oriental de Sierra Nevada. Por medio de Transectos Fijos, se recogió tamaño y composición del grupo, actividad de los individuos, estado reproductivo de las hembras (preñadas, lactantes o sin aparentes signos de preñez y sin crías). Para realizar las observaciones, se usaron binoculares (10x40) y telescopio (30x70).

Las especies silvestres del género *Capra* poseen una marcada estacionalidad en su ciclo reproductivo, más alta cuanto más al norte se localiza su distribución. Han adaptado el momento del parto de forma que tenga lugar cuando el estado de la vegetación es el más favorable para proveerle alimento, condicionando ésto el momento del celo.

En nuestra poblaciones de monteses de Cazorla y Sierra Nevada de escasa diferencia latitudinal, se observa igualmente una adaptación del ciclo reproductivo a las

*Cap. V.Aa: Clima y ciclo reproductor en especies
silvestres del género Capra.*

condiciones climáticas de la zona, dando lugar a una sincronización más alta de los partos en Sierra Nevada con respecto a Cazorla, debido en parte a la marcada estacionalidad de la vegetación en aquella. Esto coincide con nuestros resultados sobre la estructura de los grupos en el período de celo (ver capítulo III.D).

Tablas, figuras y mapas.

Tabla V.Aa1. Datos bibliográficos utilizados referidos a la estacionalidad del ciclo reproductor

Especie	Localidad	Referencias
<u>Capra ibex nubiana</u>	Egipto	Flower 1932; Couturier 1962
<u>Capra ibex walia</u>	Etiopía	Nievergelt 1974
<u>Capra ibex ibex</u>	Alpes	Couturier 1960; Nievergelt 1974
<u>Capra ibex sibirica</u>	Pamirs	Heptner et al. 1966
<u>Capra pyrenaica</u>	Sierra de Cazorla	Alados 1985b
<u>Capra aegagrus</u>	Sind, Pakistan	Schaller y Laurie 1974; Schaller 1977
<u>Capra falconeri</u>	Chitral	Schaller y Mirza 1971
<u>Capra cylindricornis</u>	Caucaso	Heptner et al. 1966

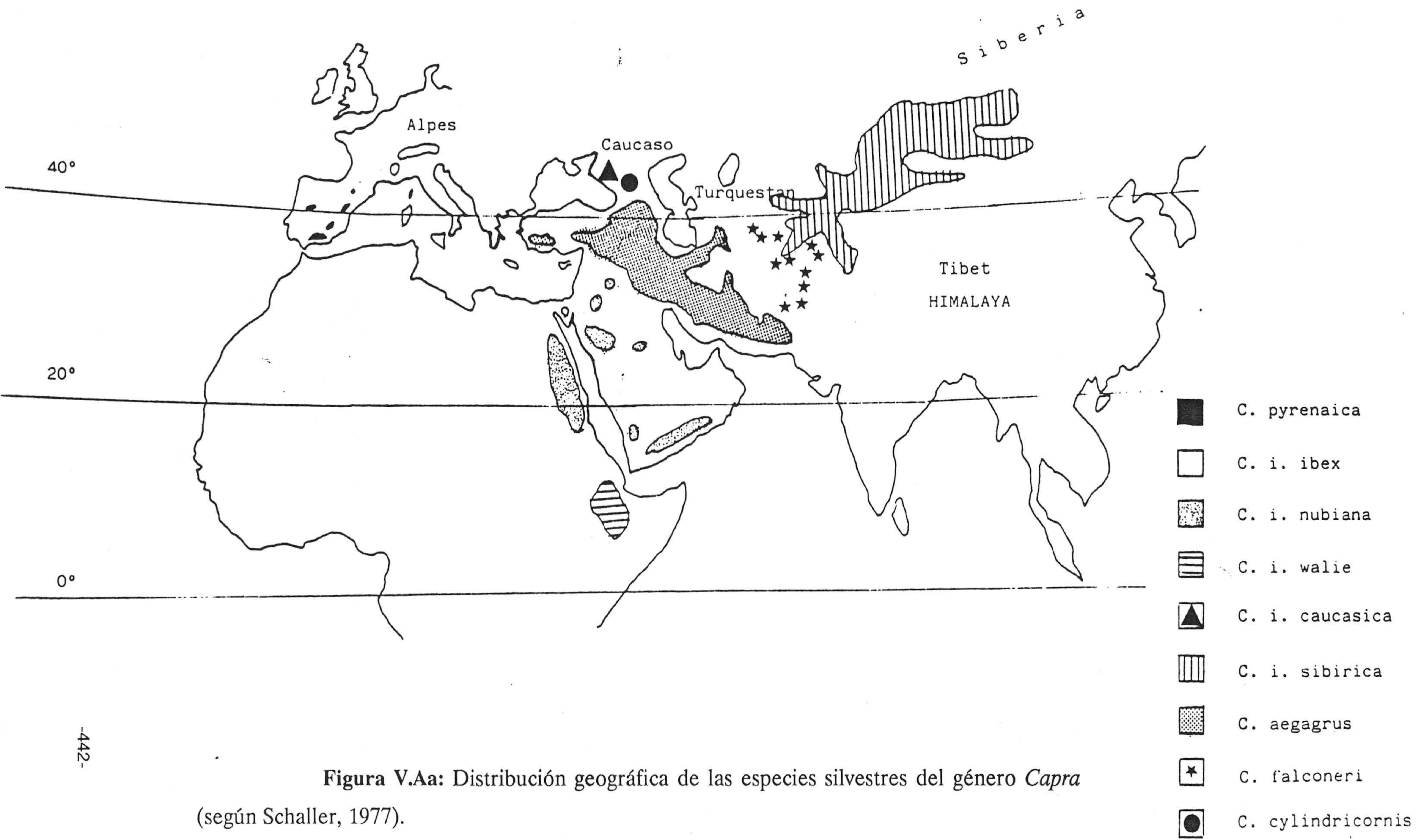


Figura V.Aa: Distribución geográfica de las especies silvestres del género *Capra* (según Schaller, 1977).

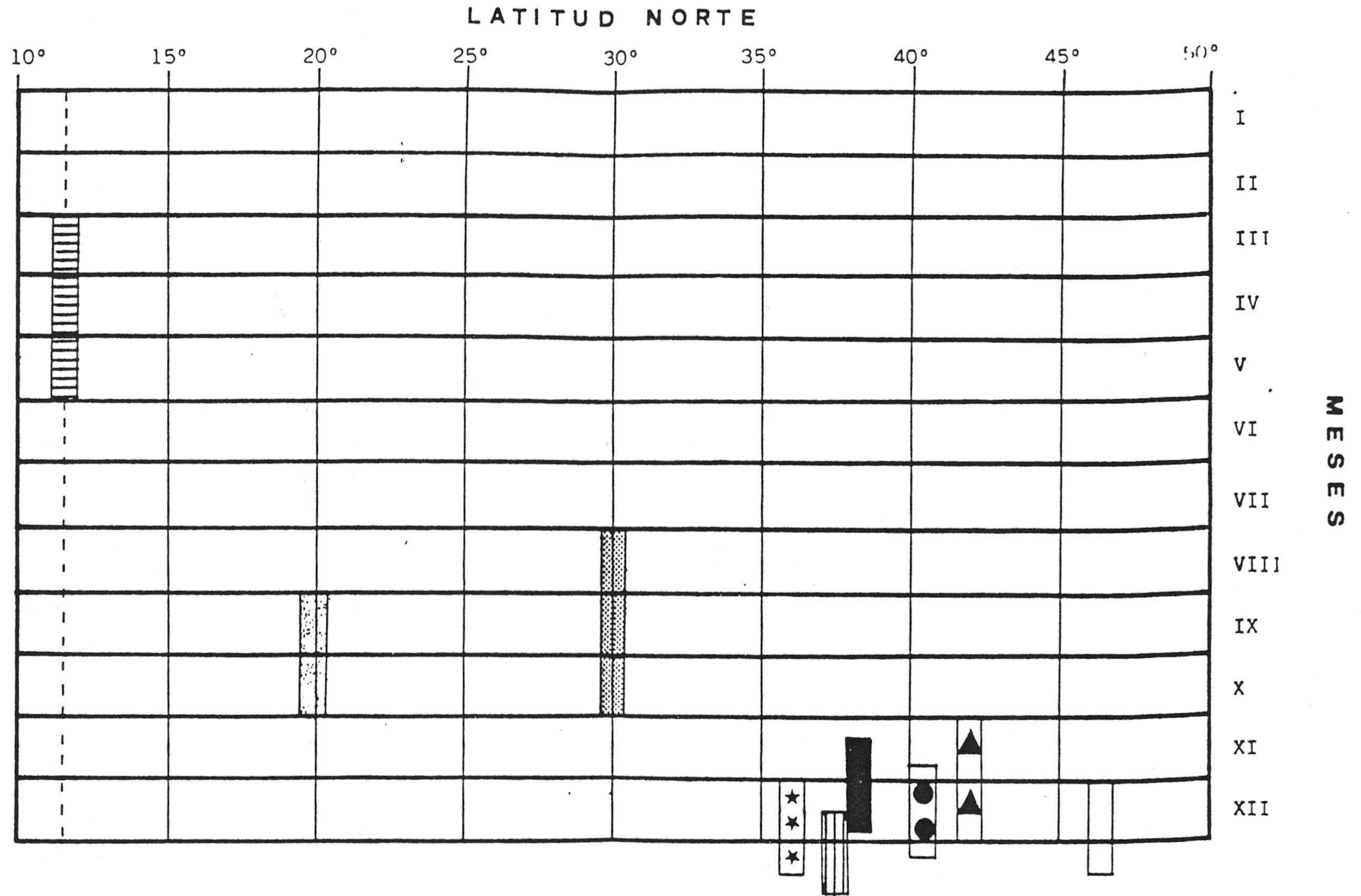


Figura V.Aa2: Localización temporal del período de celo según la distribución latitudinal de las diferentes poblaciones silvestres del género *Capra*. La clave de símbolos viene indicada en la figura anterior.

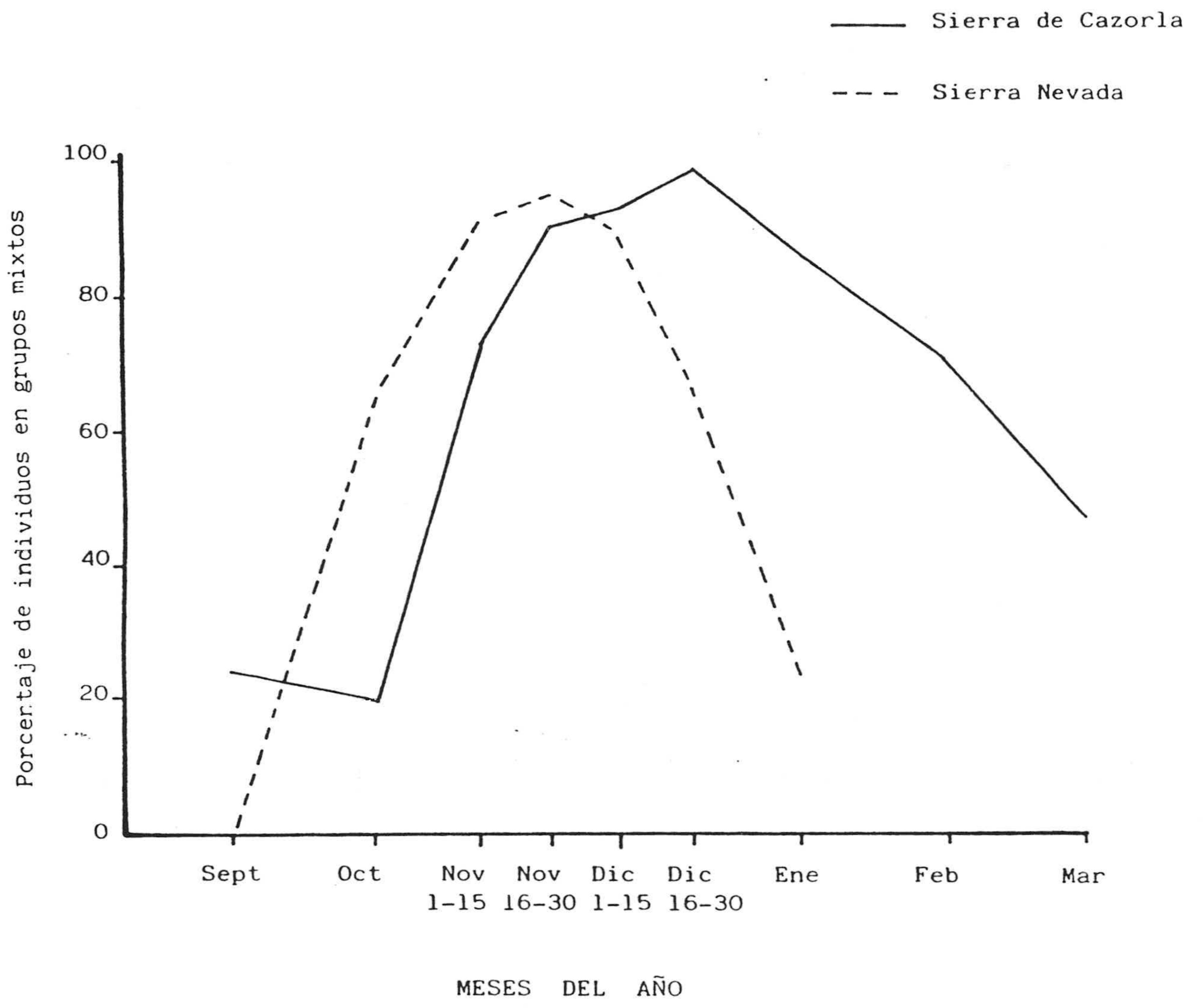


Figura V.Aa3: Proporción de individuos en grupos mixtos en dos poblaciones de Cabra montés.

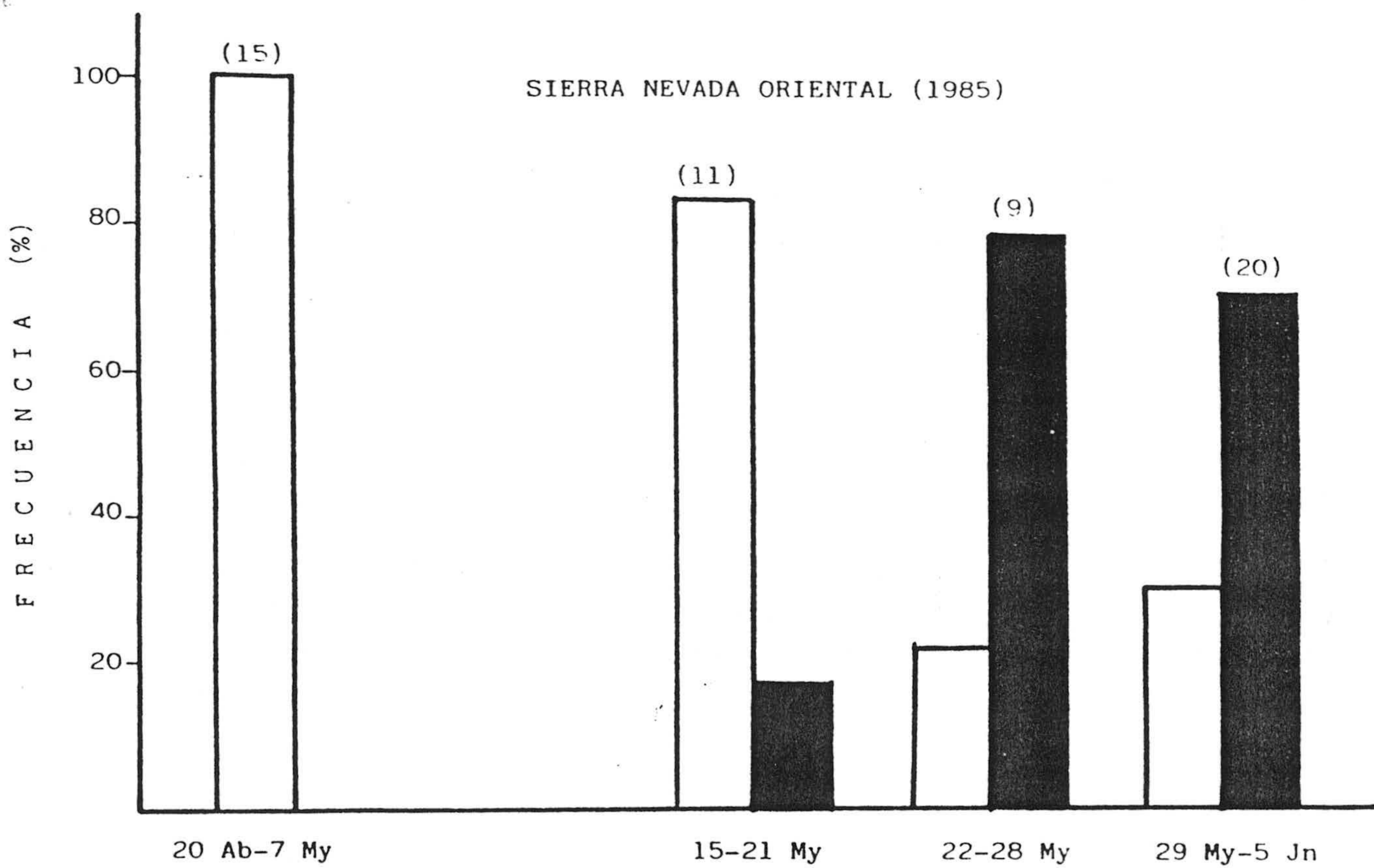
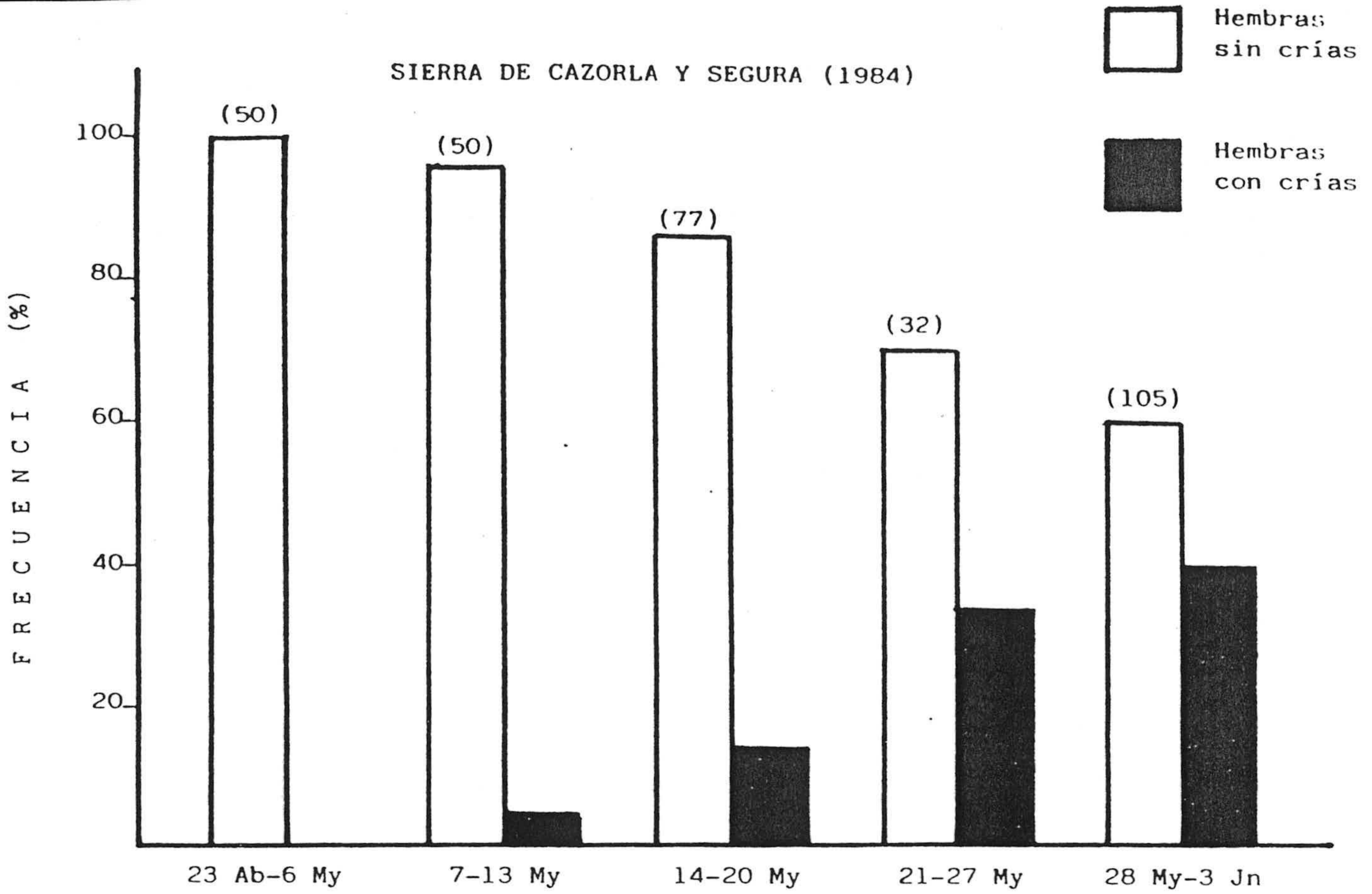


Figura V.Aa4: Proporción de hembras con y sin cría en ⁴⁴⁵ dos poblaciones de Cabra montés a lo largo del período de partos.

Capítulo V.Ab:

Reparto de las actividades de Cabra montés durante el período de celo.

Introducción

En la mayoría de las especies, las hembras hacen una mayor inversión en gametos y en crías que los machos (Trivers, 1972). En consecuencia, el éxito reproductivo de la hembra está más limitado por factores ecológicos tales como disponibilidad de energía y nutrientes, mientras que el éxito reproductivo de los machos está más limitado por disponibilidad de pareja.

Darwin (1871) inventó el término "Selección Sexual" para describir la selección que tiene lugar cuando los individuos de un sexo, usualmente machos, obtienen ventaja sobre otros del mismo sexo en obtener pareja. Esto ocurre en dos formas. Primero, los machos luchan entre sí y el ganador accede a la hembra disputada. Tal sistema crea una gran presión selectiva que favorece un incremento en la fuerza de los machos y la elaboración de miembros u órganos usados como armas. Esta forma de selección se llama "competencia intrasexual". La segunda forma de selección llamada "elección de pareja" depende de la suposición de que las hembras muestran una preferencia sexual por determinados machos.

La competencia intrasexual está más extendida en el sexo con mayor variabilidad en su éxito reproductivo, el cual es generalmente el macho, y en el sexo que menos invierte en la reproducción.

La forma más extendida de competencia antes del apareamiento es la defensa agresiva por machos de hembras o de territorios que atraen hembras. La competencia agresiva dirige a la evolución de una mayor fuerza en el macho, y de armas más efectivas tales como los cuernos.

En la Cabra montés, el grupo reproductivo contiene adultos y

juveniles de ambos sexos y los machos forman una jerarquía de dominancia en que los subordinados dejan vía libre a los dominantes en el acceso a las hembras (Alados, 1986a).

Dado que la competencia intraespecífica es cara, tanto en término de costo en calorías como en riesgo a ser herido, cuando la defendibilidad de la hembra es menor debido al valor del "sex-ratio" de adultos durante el apareamiento, o al número de hembras disponibles, los machos deberían tender a disminuir la intensidad de la competencia intrasexual y a aumentar el tiempo y energía en asegurarse la fertilización de su consorte (Berenstain y Wade, 1983).

El costo energético de las actividades relacionadas con el apareamiento, ha sido estudiado en especies polígamas en las que el apareamiento ocurre estacionalmente como en Oveja de montaña (Geist, 1971), Ciervo (Mitchell *et al.*, 1976), en Cabra montés (Alados, 1986a,b) y pinípedos (Le Boeuf, 1974). Los machos de estas especies pueden cesar de alimentarse durante el período de reproducción y en consecuencia sus condiciones físicas descienden causando un incremento de la mortandad en los machos sexualmente más activos (Geist, 1971; Alados, 1986a).

Así pues, la proporción de tiempo que se gasta en diferentes actividades es importante en la ecología de un organismo, y va a variar dependiendo tanto de las condiciones ambientales como de las características intrínsecas del sujeto.

Material y métodos

El estudio se llevó a cabo en la parte oriental de Sierra Nevada durante el período de celo (Noviembre y Diciembre) de los años

1985 y 1986, y en las Sierras de Cazorla y Segura durante el celo de 1987. Además, la Dra. Alados nos cedió sus datos sobre el celo de 1982 y 1983 obtenidos en las Sierras de Cazorla y Segura.

Las clases de edad y sexo consideradas en este estudio fueron:

Hembras adultas: aquellas con edad superior a 2 años.

Jóvenes: en ello se agrupan a crías desde el nacimiento hasta la edad de 2 años.

Machos viejos: comprende los machos de más de 8 años de edad (fig. V.Ab1).

Machos adultos: incluimos los machos con edades comprendidas entre 4 y 8 años de edad (fig. V.Ab1).

Machos subadultos: se refiere a machos cuya edad oscila entre 2 y 4 años de edad (fig. V.Ab1).

Las pautas de actividad consideradas fueron:

Tumbado: el animal se tumba lateralmente con la cabeza apoyada en el suelo o erguida y con las piernas dobladas bajo el cuerpo o extendidas.

Pasear: en esta actividad se incluye desde la simple marcha hasta el trote y galope.

Alimentarse: consiste en el acto de cortar y tragar la hierba por parte del animal. Si el animal va comiendo y desplazándose a la vez, se registrará como alimentarse y no como paseo.

Vigilar: el animal de pie, con la cabeza elevada mira atentamente el entorno. No es considerado dentro de esta actividad cuando el animal interrumpe el alimentarse levantando la cabeza justo un instante.

Cortejar: incluye todas las actividades de cortejo de los machos hacia hembras y las de respuesta de aceptación de la hembra al cortejo del macho (ver Alados, 1984; 1986a).

Interacciones agonísticas: incluye todas las actividades de agresión y sumisión realizadas por los machos hacia otros machos. Para mayor detalle, ver Alados (1984, 1986a).

Los datos se recogieron desde el amanecer hasta el atardecer y consistieron en: tamaño y composición del grupo, tiempo y fecha. Cada 15 minutos se recogió la actividad de los individuos. Al menos una vez a la semana se realizaba un censo de los animales que habitaban en la zona de estudio.

Para el análisis de los datos se realizó un test del Chi cuadrado (ver Material y Métodos, capítulo III.D).

Resultados

Reparto de las actividades de machos, hembras y jóvenes de la parte oriental de Sierra Nevada

En la tabla V.Ab1 y V.Ab2 fig. V.Ab2 y V.Ab3, podemos observar que tanto para el celo de 1985 como para el de 1986, los machos adultos dedican más tiempo a actividades que les conducen al apareamiento (cortejar y vigilar) que las hembras y crías, los cuales dedican más tiempo a alimentarse. Así pues, se observa un desigual reparto del tiempo para las tres clases de individuos ($X^2 = 125,31$, gl. = 8, $P < 0,001$. $X^2 = 64,30$, gl. = 8, $P < 0,001$, para el celo de 1985 y el de 1986 respectivamente).

Si comparamos a continuación el reparto de las actividades a lo largo del celo de 1985 con el reparto que cada clase de edad y sexo hace para el celo de 1986 separadamente, observamos que no existe diferencia significativa entre los machos adultos en uno y otro año tratados globalmente ($X^2 = 7,37$, gl. = 41, $P = 0,1$).

Las hembras adultas pastan (50%) más y reposan menos (38,95%) durante el celo de 1985 que durante el de 1986 (41,99% y 46,22%, respectivamente) ($X^2 = 26,22$, gl. = 4, $P < 0,001$). De forma similar ocurre con los jóvenes, los cuales emplean un 52,25% de tiempo en alimentarse y 39,01% de tiempo en descansar durante el celo de 1985 contra un 42,94% de tiempo en pastar y 46,01% en estar tumbados durante el celo de 1986 ($X^2 = 9,58$, gl. = 3, $P = 0,02$).

Si comparamos el desigual reparto del tiempo realizado por las distintas clases de edad y sexo con la precipitación caída durante ese Otoño (tabla V.Ab3) (meses de Septiembre, Octubre y Noviembre) en ambos años, la cual fue de 170 mm. en 1985 y de 146.5 mm. en 1986, observamos que al aumentar las precipitaciones aumenta el tiempo empleado en actividades de alimentación y apareamiento, mientras que cuando disminuye el volumen de precipitaciones, los animales tienden a ahorrar más energía, permaneciendo más tiempo tumbados.

Reparto de las actividades de los machos de la parte oriental de Sierra Nevada

La figura V.Ab4 y tabla V.Ab4 muestran el reparto de las actividades durante el período de celo de 1985 en la parte oriental de Sierra Nevada para los machos viejos, adultos y subadultos de Cabra montés, en la que se observa que aunque la frecuencia con que realizan las diferentes actividades no varía significativamente ($X^2 = 9,87$, gl. = 8, $P = 0,27$), si se observa una tendencia a que los machos viejos y adultos inviertan más energía en el cortejo que los machos subadultos, los cuales invierten más tiempo en ac-

tividades de reposo y alimentación. Por el contrario, durante el año 1986 sí que se observó una diferencia significativa en el reparto de las actividades de los machos viejos, adultos y subadultos (tabla V.Ab5., fig.V.Ab5, $X^2 = 27,55$, gl. = 8, $P < 0,001$).

Igualmente se observa que cuanto mayor es la edad de los machos más tiempo invierten en actividades que conducen a la reproducción como cortejar y comportamiento agonístico.

Si comparamos el reparto de las actividades de los machos viejos, adultos y subadultos en la parte oriental de Sierra Nevada, el celo de 1985 con el celo de 1986, observamos que mientras que en los machos viejos existe una diferencia significativa en cuanto al reparto de las actividades ($X^2 = 10,74$, gl. = 4, $P = 0,03$), no se aprecia una diferencia significativa en los machos adultos ($X^2 = 3,94$, gl. = 4, $P = 0,4$) y sí en los machos subadultos ($X^2 = 9,61$, gl. = 4, $P = 0,05$).

Así pues, se observa que los machos viejos pastan más (41,33%) y reposan menos (28,0%) durante el celo de 1985 que durante el de 1986 (22,47% y 48,3% respectivamente). Los machos subadultos por el contrario reposan menos (26%) y caminan más (18%) durante el celo de 1986 en comparación con el de 1985 (41,84%, 6,12% respectivamente).

Además se observa una tendencia a cortejar y a vigilar más en machos viejos (16%, 10,67% reespectivamente) y en machos adultos (13,79%, 8,62%) en el celo de 1985 que en el de 1986 (14,61%, 6,74% para machos viejos, 9,91%, 4,50% para machos adultos) coincidiendo con el mayor "sex-ratio" de adultos (O/O) en el celo de 1985 (1,22) con respecto al de 1986 (1,13).

Reparto de las actividades de machos, hembras y jóvenes de Cabra montés en las Sierras de Cazorla y Segura

En las tablas V.Ab6, V.Ab7, V.Ab8 y figuras V.Ab6, V.Ab7, V.Ab8, se representa el reparto de las actividades de los machos, hembras y jóvenes en el período de celo de los años 1982, 1983 y 1987 y se observa que para los tres períodos existe un reparto desigual de las actividades de machos, hembras y jóvenes, tal y como ocurría en la parte oriental de Sierra Nevada ($X^2 = 1305,17$, gl. = 10, $P < 0,001$ para 1982, $X^2 = 1127,28$, gl. = 10, $P < 0,001$ para 1987).

Aquí, al igual que ocurre en Sierra Nevada, las hembras y los jóvenes pastan más que los machos, dedicándole estos últimos más tiempo a actividades que conducen al apareamiento.

Si analizamos separadamente el reparto de las actividades para machos, hembras y jóvenes en los tres períodos de estudio, observamos que los machos tratados globalmente reparten el tiempo de forma diferente en los tres períodos de estudio ($X^2 = 48,54$, gl. = 10, $< 0,001$) y se aprecia una clara tendencia a incrementar el tiempo dedicado a cortejar al incrementar el "sex-ratio" de adultos (24,72% vs. 1,06; 29,23% vs. 1,27, 31,18% vs. 1,70) de igual forma incrementa la intensidad de las interacciones agonísticas (1,58%, 1,85%, 2,26%), mientras que el tiempo empleado en vigilar disminuye conforme incrementa el "sex-ratio" (22,3%, 20,46%, 18,37%).

Si tenemos en cuenta las precipitaciones caídas (tabla V.Ab3) durante los meses de Septiembre, Octubre y Noviembre de los años 82,83 y 87, los cuales fueron 411,2 mm. en 1982, 293,2 mm. en 1983 y claramente superior a las actividades en el otoño de 1987 aunque no disponemos de datos en dicha estación, observamos que el tiempo empleado en pastar guarda por el contrario una relación con el volumen de precipitaciones en los machos tratados globalmente.

Las hembras presentan igualmente un reparto diferencial de las actividades a lo largo de los tres períodos de estudio ($X^2 = 179,64$, gl. = 10, $P < 0,001$). Se observa que al incrementar el volumen de precipitaciones también incrementa el tiempo empleado en pastar. El tiempo empleado en estar tumbadas disminuye conforme aumenta el "sex-ratio", debido posiblemente al incremento de la atención por parte de los machos.

Los jóvenes, también con un diferente reparto de las actividades ($X^2 = 77,37$, gl. = 10, $P < 0,001$), presentan igual relación con las hembras y machos adultos entre tiempo empleado en pastar y volumen de precipitaciones durante el otoño.

El tiempo empleado en estar tumbadas presenta la misma relación que sus madres, aunque la causa obviamente no es la misma, sino que se debe más bien a una imitación o seguimiento de la madre.

Reparto de las actividades de los machos de las Sierras de Cazorla y Segura

En la tabla V.Ab.9 y figura V.Ab9 en las que se representa el reparto de las actividades de los machos viejos, adultos y subadultos de cabra montés durante el período de celo de 1982, se observa que los machos de diferentes edades reparten el tiempo de forma desigual ($X^2 = 72,94$, gl. = 10, $P < 0,001$). De forma similar ocurre durante el celo de 1983 ($X^2 = 58,31$, gl. = 10, $P < 0,001$) (tabla V.Ab10, fig. V.Ab10) y durante el celo de 1987 ($X^2 = 60,95$, gl. = 10, $P < 0,001$) (tabla V.Ab11, fig. V.Ab11).

Durante los tres períodos de celo, los machos viejos emplearon más tiempo en actividades agonísticas que los machos adultos y subadultos.

Durante el celo del 82 y 83, los machos subadultos pastaron más (41,7%, 29,66%) que los machos viejos (23,26%, 19,93%) y los machos

adultos (21,14%, 19, 14%), mientras que durante el período de celo de 1987 fueron los machos viejos los que emplearon más tiempo en pastar (35,12%) vs. los machos adultos (22,19%) y subadultos (31,67%).

Si comparamos el reparto del tiempo para cada clase de edad de los machos por separado en los períodos de celo de 1982, 1983 y 1987, observamos que los machos viejos reparten el tiempo desigualmente a lo largo de dichos períodos ($X^2 = 59,03$, gl. = 10, $P < 0,001$).

Así, si tenemos en cuenta las precipitaciones caídas durante el otoño de los años 1982, 1983 y 1987 (tabla V.Ab3), observamos que el tiempo empleado en pastar para los machos viejos aumenta al aumentar el volumen de precipitaciones a la vez que disminuye el tiempo invertido en estar tumbado. Por el contrario, el tiempo invertido en cortejar, interacciones agonísticas y vigilar no guarda ninguna relación con el volumen de precipitaciones para los machos viejos.

En la tabla V.Ab3 se representa también el "sex-ratio" (o/o) de individuos adultos en los distintos períodos de celo estudiados, y observamos que existe una relación directa entre el incremento del "sex-ratio" y de la intensidad de las interacciones agonísticas y del cortejo, disminuyendo por el contrario el tiempo de vigilancia. Relación similar a la observada para los machos viejos y adultos de Sierra Nevada.

Los machos adultos de las Sierras de Cazorla y Segura también presentan un reparto desigual de las actividades durante el celo de los años 1982, 1983 y 1987 ($X^2 = 27,18$, gl. = 10, $P = 0,002$) aunque las diferencias son menores que las observadas en los machos viejos. Así pues, se observa también una tendencia a pastar más, conforme aumenta el volumen de precipitaciones, aunque no es una tendencia muy marcada. De forma también similar, en machos viejos se observa una relación directa entre el tiempo empleado y el incremento del "sex-ratio".

Finalmente, los machos subadultos presentan también un reparto diferencial del tiempo a lo largo de los períodos de estudio ($X^2=33$, gl.=10, P,001) el cual no presenta relación ni con las precipitaciones ni con el "sex-ratio" de adultos y debe estar más bien modulado por el comportamiento de machos viejos y adultos.

Reparto de las actividades durante el período de celo de los machos, hembras y jóvenes de las Sierras de Cazorla y Segura y de la parte oriental de Sierra Nevada.

Las Sierras de Cazorla y Segura y la parte oriental de Sierra Nevada presentan diferentes características poblacionales. La densidad de Cabra montés es mayor en Cazorla (11,11 individuos/Km², ver capítulo III.A) que en la parte oriental de Sierra Nevada (1,93 individuos/Km²), en consecuencia, el tamaño medio de los grupos mixtos durante el período de celo es también superior en las Sierras de Cazorla y Segura ($\bar{X}=10.1$, n=102, S=10.9) que en la parte oriental de Sierra Nevada ($\bar{X}=5.27$, n=55, S=3). Además, las Sierras de Cazorla y Segura presentan un mayor volumen de precipitaciones (ej. 1146,5 mm. en la zona de estudio durante 1985) que la parte oriental de Sierra Nevada (352,3 mm. durante el mismo año). Además, debido a la mayor exposición a los vientos de las laderas de Sierra Nevada que en Sierra de Cazorla, el clima de la primera es más extremado.

Al comparar el reparto de las actividades de ambas Sierras, observamos que tanto los machos adultos como las hembras y los jóvenes, presentan un reparto desigual de las actividades en el conjunto de los períodos estudiados ($X^2=322,88$, gl.=5, P<0,001 para machos adultos, $X^2=433,46$, gl.=5, P<0,001 para hembras adultas, $X^2=321,28$, gl.=5, P<0,001 para jóvenes).

Los resultados (Tabla V.Ab12) muestran que los machos adultos de las Sierras de Cazorla y Segura emplean más tiempo en actividades

que conducen al apareamiento (28% cortejando, 1,8% interacciones agonísticas, 20,7% vigilando) que los machos de la parte oriental de Sierra Nevada (11,3% cortejando, 0% interacciones agonísticas, 7,1% vigilando). Mientras que el tiempo empleado en pastar y en estar tumbados es menor para los machos de las Sierras de Cazorla y Segura (23,9%, 16,18%) que en los de la parte oriental de Sierra Nevada (34,8%, 39,2%). Es decir que los machos de Sierra Nevada tienen un comportamiento más conservativo que los de Sierra de Cazorla.

Por el contrario, las hembras adultas y los jóvenes de la Sierra de Cazorla pastan más (57,7% y 65,61% respectivamente) y vigilan también más (16,22%, 11,6% respectivamente ya que las hembras y jóvenes de la parte oriental de Sierra Nevada (47,0%; 49,7% para vigilar).

Sin embargo, en las Sierras de Cazorla y Segura, el tiempo empleado en estar tumbados, al igual que ocurre para los machos, es también menor (14,8% para hembras adultas, 12,8% para jóvenes) que en la parte oriental de Sierra Nevada (41,8% para hembras adultas, 41% para jóvenes).

Discusión

Comparaciones del reparto de las actividades a través de diferentes poblaciones de la misma especie y de diferentes años en la misma población proporciona importantes conocimientos sobre diferencias adaptativas en comportamiento siempre que se realice con igual metodología y criterios (Harrison, 1985).

De forma general se observa en primer lugar que tal y como es la norma en machos, adultos de ungulados, éstos emplean más tiempo en

actividades que conducen al apareamiento que las hembras adultas, tal y como ya se había observado por Alados (1986a,b) en Cabra montés y por Schaller (1977), Turner (1979), Clutton-Brock *et al.* (1982) y Jingfors (1982) en otros ungulados. Berenstain y Wade (1983) señalan para primates que cuando la defendibilidad de la hembra es menor debido a la disminución en la disponibilidad de hembras, lo cual en nuestro caso podría traducirse en un incremento del número de machos por hembras o a una reducción del número de hembras disponibles como consecuencia de por ejemplo una reducción del tamaño del grupo, los machos deberían disminuir la intensidad de la competencia intrasexual. Tales resultados han sido observados al comparar la mayor intensidad de las interacciones agonísticas en las Sierras de Cazorla y Segura, en las que el tamaño del grupo durante el celo es el doble que el de la parte oriental de Sierra Nevada, como al comparar dentro de cada una de dichas Sierras a lo largo de los períodos de estudio, en donde se observó una relación inversa entre el incremento del "sex-ratio" y la intensidad de las interacciones agonísticas.

La mayor inversión de tiempo de los machos en cortejar en las Sierras de Cazorla y Segura en comparación con la parte oriental de Sierra Nevada, se debe a la mayor densidad de animales en la zona y en consecuencia al aumento del número de hembras disponibles, lo cual hace que los machos inviertan más tiempo en la búsqueda y comprobación del estado de celo de las hembras, dado que la relación costo de la búsqueda con el beneficio de encontrarla les es favorable, mientras que en la parte oriental de Sierra Nevada, la baja densidad de población y en consecuencia la dispersión de animales reduce la probabilidad de éxito, por lo que es más rentable para los machos permanecer próximos a un reducido número de hembras, asegurándose la fertilización de su consorte (Berenstain y Wade, 1983).

Por otra parte, tanto los machos y hembras adultos como los individuos jóvenes tienen un comportamiento más conservativo en la parte

oriental de Sierra Nevada que en las Sierras de Cazorla y Segura, permaneciendo más tiempo tumbados, probablemente a consecuencia de la menor inversión en interacciones sociales, causadas en parte por la menor densidad de animales y en parte por la severidad del clima, que le hace tender a conservar su energía.

Es conocido que existe una relación directa entre la cantidad de lluvia caída y el alimento disponible. Cuando la cantidad de alimento disponible es escasa, un incremento en su disponibilidad viene unida a un incremento de su tiempo empleado en consumirlo. así, según el modelo matemático de Norberg (1977) y Krebs (1978) predice, cuando la disponibilidad de alimento es baja, la forma más eficiente de comer es desplazarse despacio y poca distancia, economizando el costo, ya que esta estrategia economiza la ganancia neta aunque se emplee menos tiempo. Conforme incrementa la disponibilidad de alimento, los animales deberían utilizar métodos más costosos, viajando más y más rápido, lo cual es energéticamente más costoso y necesita más tiempo. Tales estrategias alternativas han sido ya observadas en Cabra montés (ver capítulo IV.C) y son también comprobadas tanto al observar que hembras adultas y jóvenes pastan más en Sierra de Cazorla donde también llueve más que en Sierra Nevada, como al comparar entre años, dentro de cada Sierra donde se observa una relación directa entre el tiempo empleado en pastar y el volumen de precipitaciones para machos y hembras adultas y para jóvenes.

En cuanto a la variación en el reparto de actividades en los diferente períodos en cada una de las localidades, es de destacar que son los machos viejos en primer lugar y los adultos en segundo, los responsables del cambio en el reparto del tiempo.

El hecho de que cuanto mayor es la edad de los machos, mayor es la intensidad de las interacciones agonísticas, depende de la variación en el beneficio de la lucha de obtener acceso a las hembras, el

cual es mayor para los machos de mayor edad (Alados, 1986a), tal y como ocurre en Ciervos (Clutton-Brock *et al.*, 1979) y en primates (Berenstain y Wade, 1983).

Resumen

En la mayoría de las especies, las hembras hacen una mayor inversión en gametos y en crías que los machos (Trivers, 1972). En consecuencia, el éxito reproductivo de la hembra está más limitado por factores ecológicos tales como disponibilidad de energía y nutrientes, mientras que el éxito reproductivo de los machos está más limitado por disponibilidad de pareja. El costo energético de las actividades relacionadas con el apareamiento, ha sido estudiado en especies polígamas en las que el apareamiento ocurre estacionalmente como en Oveja de montaña (Geist, 1971a), Ciervo (Mitchell *et al.*, 1976), en Cabra montés (Alados, 1986a,b) y pinípedos (Le Boeuf, 1974). Los machos de estas especies pueden cesar de alimentarse durante el período de reproducción y en consecuencia sus condiciones físicas descienden causando un incremento de la mortandad en los machos sexualmente más activos (Geist, 1971a; Alados, 1986a).

El estudio se llevó a cabo en la parte oriental de Sierra Nevada durante el período de celo (Noviembre y Diciembre) de los años 1985 y 1986, y en las Sierras de Cazorla y Segura durante el celo de 1987. Además, la Dra. Alados nos cedió sus datos sobre el celo de 1982 y 1983 obtenidos en las Sierras de Cazorla y Segura. Las clases de edad y sexo consideradas en este estudio fueron: hembras adultas, jóvenes, machos viejos, machos adultos, machos subadultos. Las pautas de actividad consideradas fueron: tumbado, pasear, alimentarse, vigilar, cortejar, interacciones agonísticas. Los datos se recogieron desde el amanecer hasta el atardecer y consistieron en: tamaño y composición del grupo, tiempo y fecha. Cada 15 minutos se recogió la actividad de los individuos. Al menos una vez a la semana se realizaba un censo de los animales que habitaban en la zona de estudio.

De forma general se observa en primer lugar que tal y como es la norma en machos, adultos de ungulados, éstos emplean más tiempo en actividades que conducen al apareamiento que las hembras adultas, tal y como ya se había observado por Alados (1986a,b) en Cabra montés y por Schaller (1977), Turner (1979), Clutton-Brock *et al.* (1982) y Jingfors (1982) en otros ungulados. Se observa además una mayor inversión de tiempo de los machos en cortejar en las Sierras de Cazorla y Segura en comparación con la parte oriental de Sierra Nevada, se debe a la mayor densidad de animales en la zona y en consecuencia al aumento del número de hembras disponibles, tanto los machos y hembras adultos como los individuos jóvenes tienen un comportamiento más conservativo en la parte oriental de Sierra Nevada que en las Sierras de Cazorla y Segura, permaneciendo más tiempo tumbados. Se observa una relación directa entre pastar y volúmen de precipitaciones, tanto en machos y hembras adultas como en jóvenes y entre diferentes áreas de estudio, así como dentro de cada una en diferentes años. El hecho de que cuanto mayor es la edad de los machos, mayor es la intensidad de las interacciones agonísticas, depende de la variación en el beneficio de la lucha de obtener acceso a las hembras, el cual es mayor para los machos de mayor edad (Alados, 1986a), tal y como ocurre en Ciervos (Clutton-Brock *et al.*, 1979) y en primates (Berenstain y Wade, 1983).

Tablas y figuras.

Tabla V.Ab1.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1985.

Actividad	Machos	Hembras	Jóvenes
Alimentarse %	126 36,3	267 50,0	221 52,2
Desplazarse %	19 5,4	24 4,4	19 4,4
Vigilar %	29 8,3	31 5,8	17 4,0
Cortejar %	42 12,1	2 0,3	0 0,0
Agonístico %	0 0,0	2 0,3	1 0,2
Tumbado %	131 37,7	208 38,9	165 39,1
Total	347	534	423
	X ² = 125,31, gl.= 8, P<0,001		

Tabla V.Ab2.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1986.

Actividad	Machos	Hembras	Jóvenes
Alimentarse %	99 33,0	139 41,9	70 42,9
Desplazarse %	30 10,0	34 10,2	15 9,2
Vigilar %	17 5,6	4 1,2	3 1,8
Cortejar %	31 10,3	1 0,3	0 0,0
Agonístico %	0 0,0	0 0,0	0 0,0
Tumbado %	123 41,0	153 46,2	75 46,0
Total	300	331	163
X ² =64,30, gl.=8, p<0,001			

Tabla V.Ab3.- Volúmen de precipitaciones caídas durante el otoño (Sept., Oct., Nov.), sex-ratio de adultos y reparto de las actividades agonísticas y de cortejo en machos viejos y adultos en las Sierras de Cazorla y Segura y en la parte Oriental de Sierra Nevada durante los años de estudio.

Lugar	Año	Pluviosidad (mm)	"Sex-ratio" ♀/♂	Machos viejos		Machos adultos	
				%cortejo	%agonístico	%cortejo	%agonístico
S. Cazorla	1982	411,2	1,06	22,22	1,68	27,10	1,66
S. Cazorla	1983	293,2	1,27	25,18	3,99	30,91	1,01
S. Cazorla	1987	406,1	1,70	26,42	5,35	34,95	1,11
S. Nevada	1985	170	1,22	16,00	0	13,79	0
S. Nevada	1986	146,5	1,13	14,61	0	9,91	0

Tabla V.Ab4.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1985.

Actividad	Machos viejos	Machos adultos	Machos subadultos
Alimentarse %	31 41,3	56 32,1	39 39,8
Desplazarse %	3 4,0	10 5,7	6 6,1
Vigilar %	8 10,6	15 8,6	6 6,1
Cortejar %	12 16,0	24 13,7	6 6,1
Agonístico %	0 0,0	0 0,0	0 0,0
Tumbado %	21 28,0	69 39,6	41 41,8
Total	75	174	98
	X ² = 9,87, gl.= 8, (N.S.)		

Tabla V.Ab5.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1986.

Actividad	Machos viejos	Machos adultos	Machos subadultos
Alimentarse %	20 22,4	36 32,4	43 43,0
Desplazarse %	7 7,8	5 4,5	18 18,0
Vigilar %	6 6,7	5 4,5	6 6,0
Cortejar %	13 14,6	11 9,9	7 7,0
Agonístico %	0 0,0	0 0,0	0 0,0
Tumbado %	43 48,3	54 48,6	26 26,0
Total	89	111	100
X ² =27,55, gl.=8, p<0,001			

Tabla V.Ab6.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1982.

Actividad	Machos	Hembras	Jóvenes
Alimentarse	494	1262	979
%	24,3	56,9	66,8
Desplazarse	189	146	83
%	9,3	6,5	5,6
Vigilar	453	400	154
%	22,3	18,0	10,5
Cortejar	502	16	11
%	24,7	0,7	0,7
Agonístico	32	13	3
%	1,5	0,5	0,2
Tumbado	361	380	235
%	17,7	17,1	16,0
Total	2031	2217	1465
	X ² = 1305,17, gl.= 10, P<0,001		

Tabla V.Ab7.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el periodo de celo de 1983.

Actividad	Machos	Hembras	Jóvenes
Alimentarse %	458 21,7	1483 54,6	994 62,0
Desplazarse %	204 9,6	163 6,0	133 8,3
Vigilar %	432 20,4	470 17,3	229 14,3
Cortejar %	617 29,2	187 6,8	44 2,7
Agonístico %	39 1,8	6 0,2	12 0,7
Tumbado %	361 17,1	404 14,8	189 11,8
Total	2111	2713	1601
	X ² = 1127,28, gl.= 10, P<0,001		

Tabla V.Ab8.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1987.

Actividad	Machos	Hembras	Jóvenes
Alimentarse %	335 26,9	971 64,5	740 69,2
Desplazarse %	114 9,1	108 7,1	90 8,4
Vigilar %	228 18,3	174 11,5	97 9,0
Cortejar %	387 31,1	73 4,8	31 2,9
Agonístico %	28 2,2	7 0,4	7 0,6
Tumbado %	149 12,0	171 11,3	104 9,7
Total	1241	1504	1069
	X ² = 798,10, gl.= 10, P<0,001		

Tabla V.Ab9.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1982.

Actividad	Machos viejos	Machos adultos	Machos subadultos
Alimentarse %	180 23,2	216 21,1	98 41,7
Desplazarse %	74 9,5	98 9,5	17 7,2
Vigilar %	218 28,1	203 19,8	32 13,6
Cortejar %	172 22,2	277 27,1	53 22,5
Agonístico %	13 1,6	17 1,6	2 0,8
Tumbado %	117 15,1	211 20,6	33 14,0
Total	774	1022	235
X ² = 72,94, gl.= 10, P<0,001			

Tabla V.Ab10.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1983.

Actividad	Machos viejos	Machos adultos	Machos subadultos
Alimentarse %	110 19,9	208 19,1	140 29,6
Desplazarse %	49 8,8	124 11,4	31 6,5
Vigilar %	125 22,6	214 19,6	93 19,7
Cortejar %	139 25,1	336 30,9	142 30,0
Agonístico %	22 3,9	11 1,0	6 1,2
Tumbado %	107 19,3	194 17,8	60 12,7
Total	552	1087	472
X ² = 58,31, gl.= 10, P<0,001			

Tabla V.Ab11.- Reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el periodo de celo de 1987.

Actividad	Machos viejos	Machos adultos	Machos subadultos
Alimentarse %	105 35,1	160 22,1	70 31,6
Desplazarse %	15 5,0	68 9,4	31 14,0
Vigilar %	47 15,7	135 18,7	46 20,8
Cortejar %	79 26,4	252 34,9	56 25,3
Agonístico %	16 5,3	8 1,1	4 1,8
Tumbado %	37 12,3	98 13,5	14 6,3
Total	299	721	221
	X ² = 60,95, gl.= 10, P<0,001		

Tabla V.Ab12.- Distribución de las actividades durante el período de celo de machos, hembras y jóvenes de Cabra montés en las Sierras de Cazorla y Segura y en la parte oriental de Sierra Nevada.

Sierra de Cazorla							
	Pastar	Andar	Vigilar	Cortejar	Agonístico	Tumbado	Total
Machos adultos	1287	507	1113	1506	99	871	5383
%	23.9	9.4	20.7	28	1.8	16.18	
Hembras adultas	3716	417	1044	276	26	955	6434
%	57.7	6.5	16.22	4.3	0.004	14.8	
Jóvenes	2713	306	480	86	22	528	4135
%	65.6	7.4	11.6	2.1	0.005	12.8	
Sierra Nevada							
	Pastar	Andar	Vigilar	Cortejar	Agonístico	Tumbado	Total
Machos adultos	225	49	46	73	0	254	647
%	34.8	7.6	7.1	11.3	0	39.2	
Hembras adultas	406	58	35	3	0	361	863
%	47.0	6.7	4.0	0.003	0	41.8	
Jóvenes	291	34	20	0	0	240	585
%	49.7	5.8	3.4	0	0	41.0	

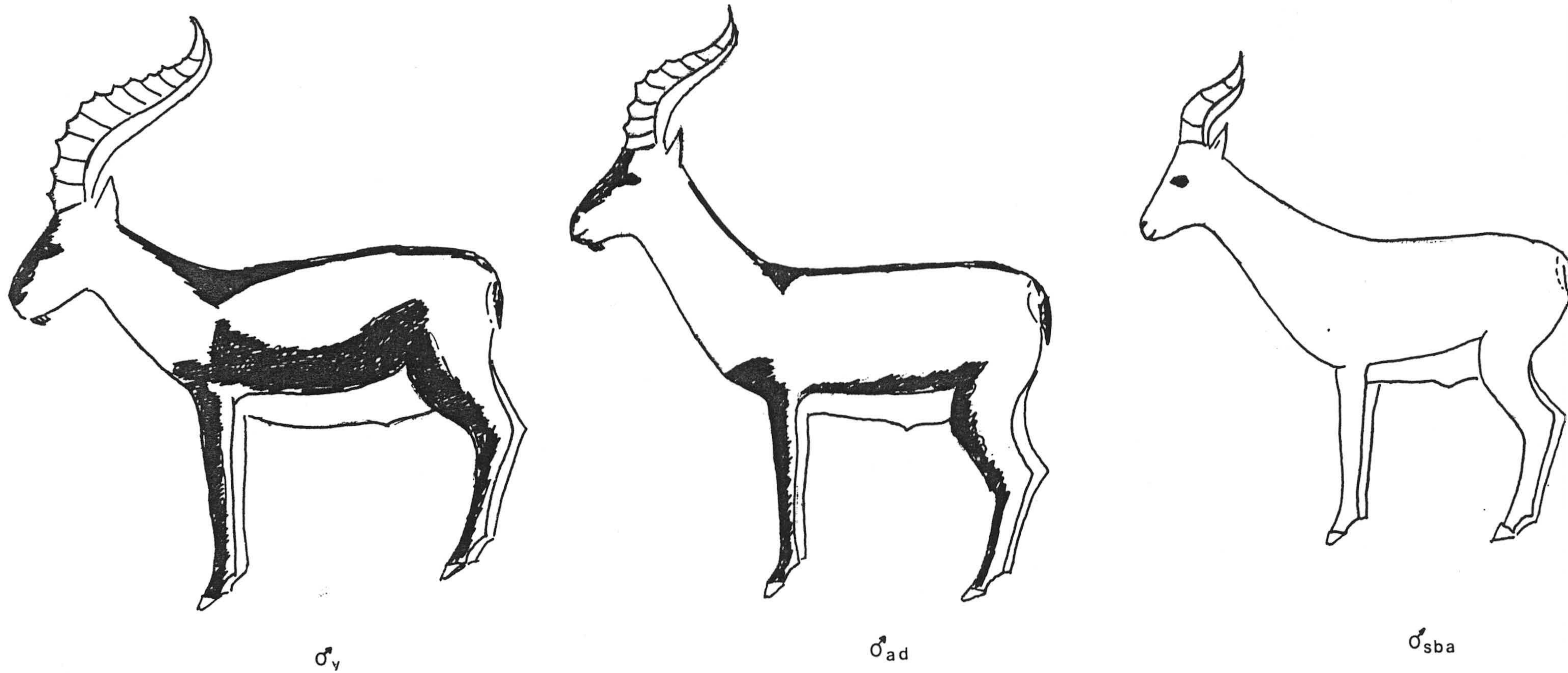
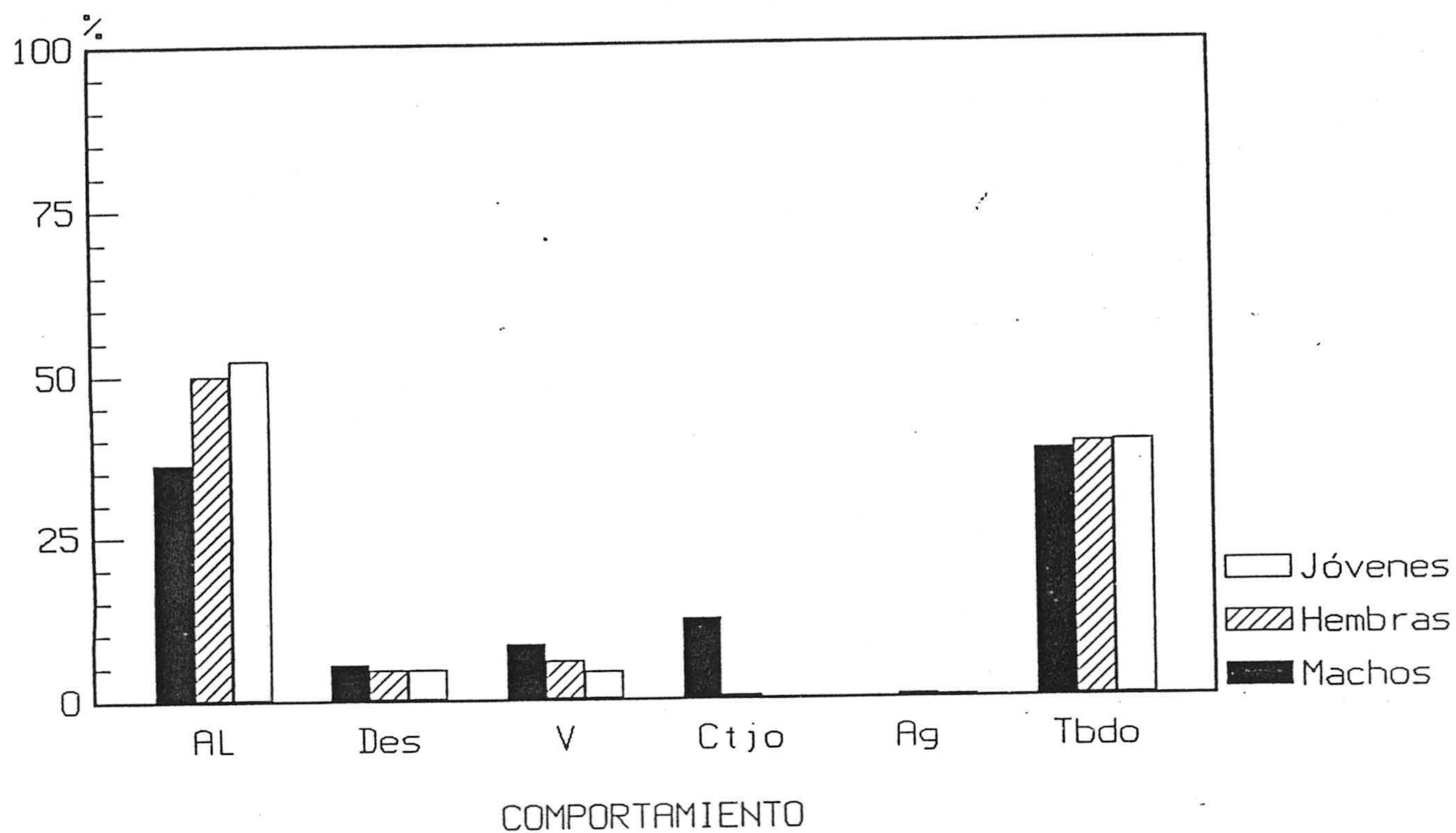


Figura V.Ab1: clases de edad y sexo de machos consideradas en el estudio. (Dibujo Alados)

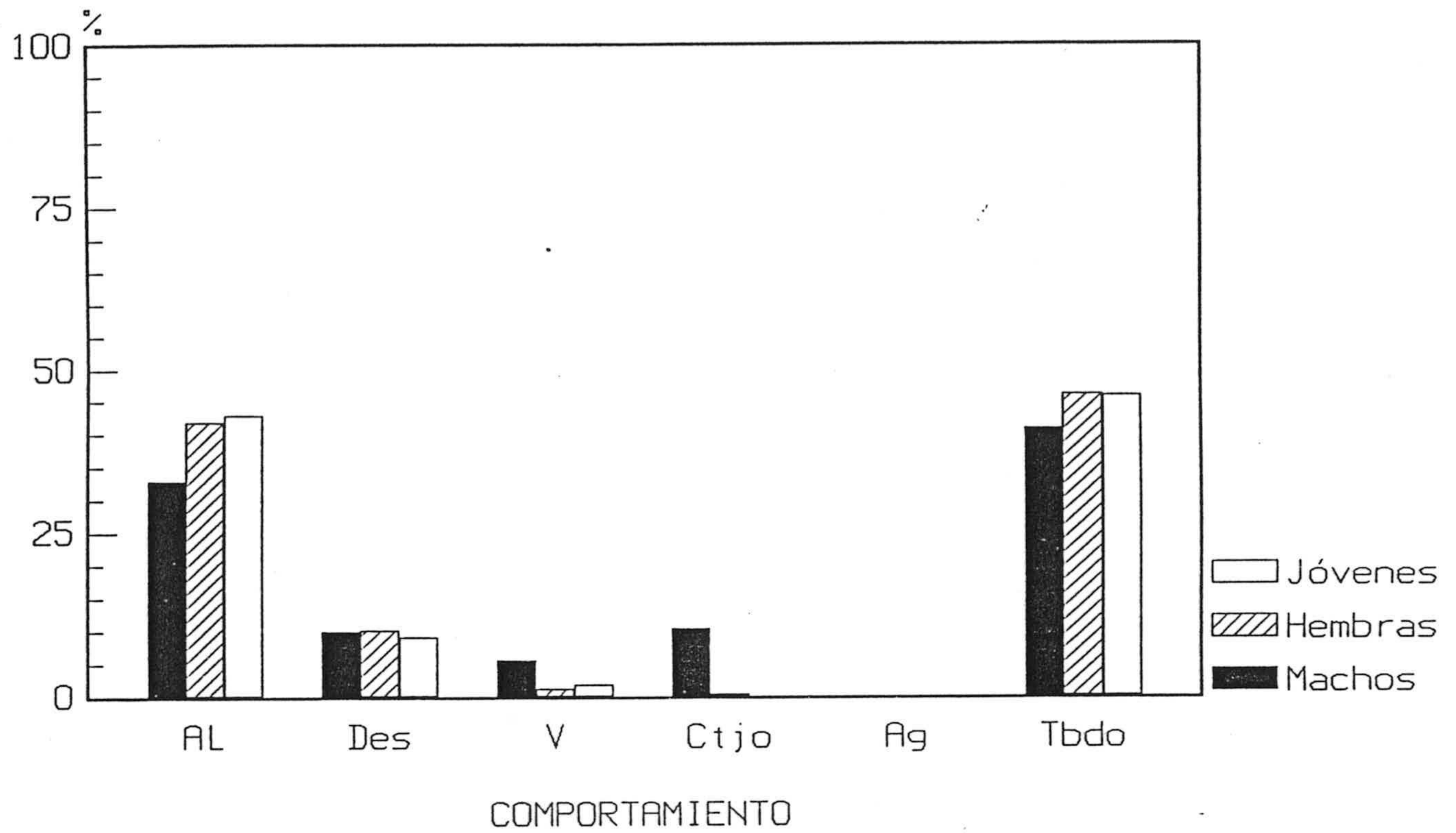
Cabra montés
S. Nevada
(celo-1985)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab2.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1985.

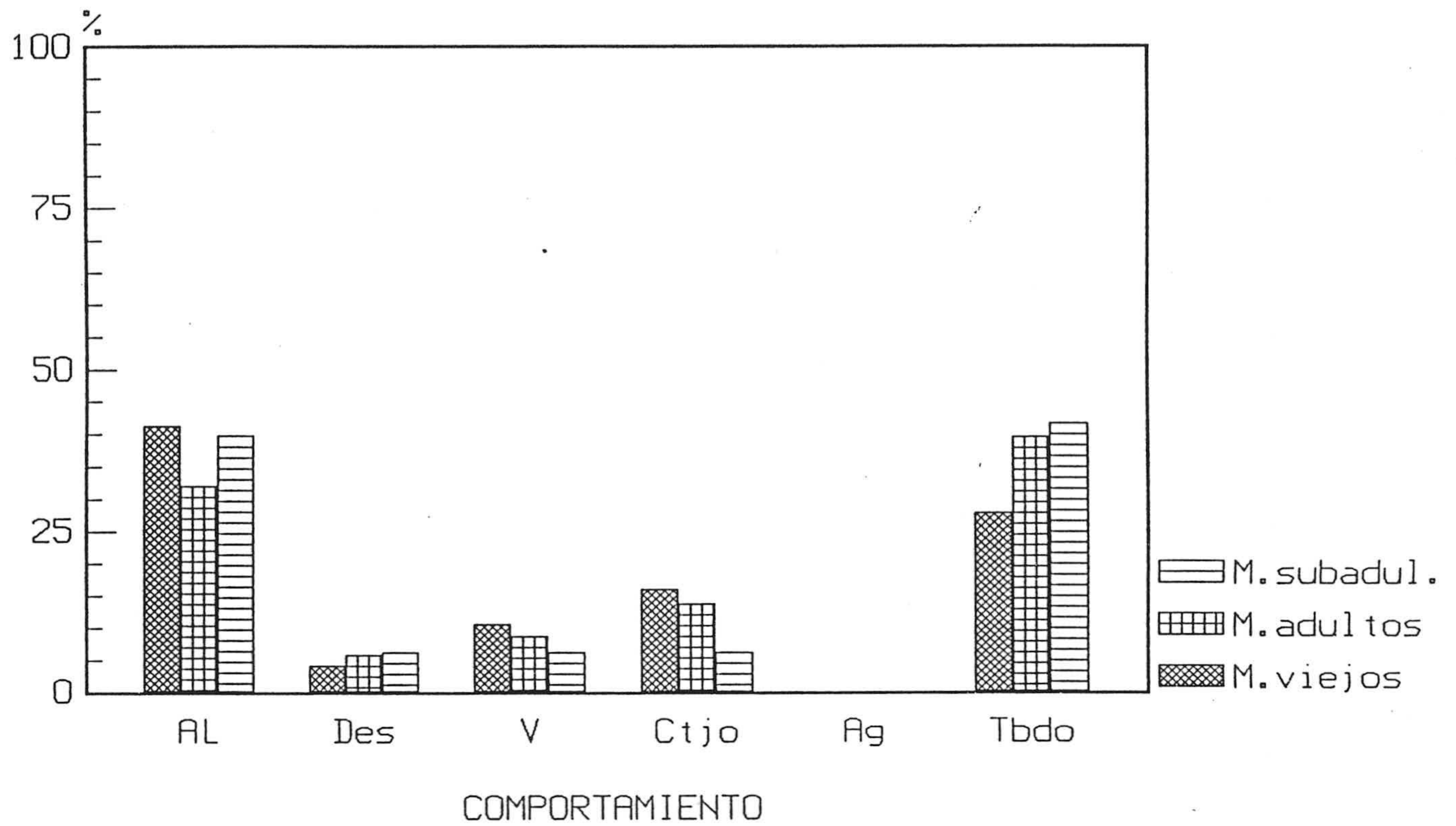
Cabra montés
S. Nevada
(celo-1986)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Figura V.Ab3.- Representación gráfica de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada durante el período de celo de 1986.

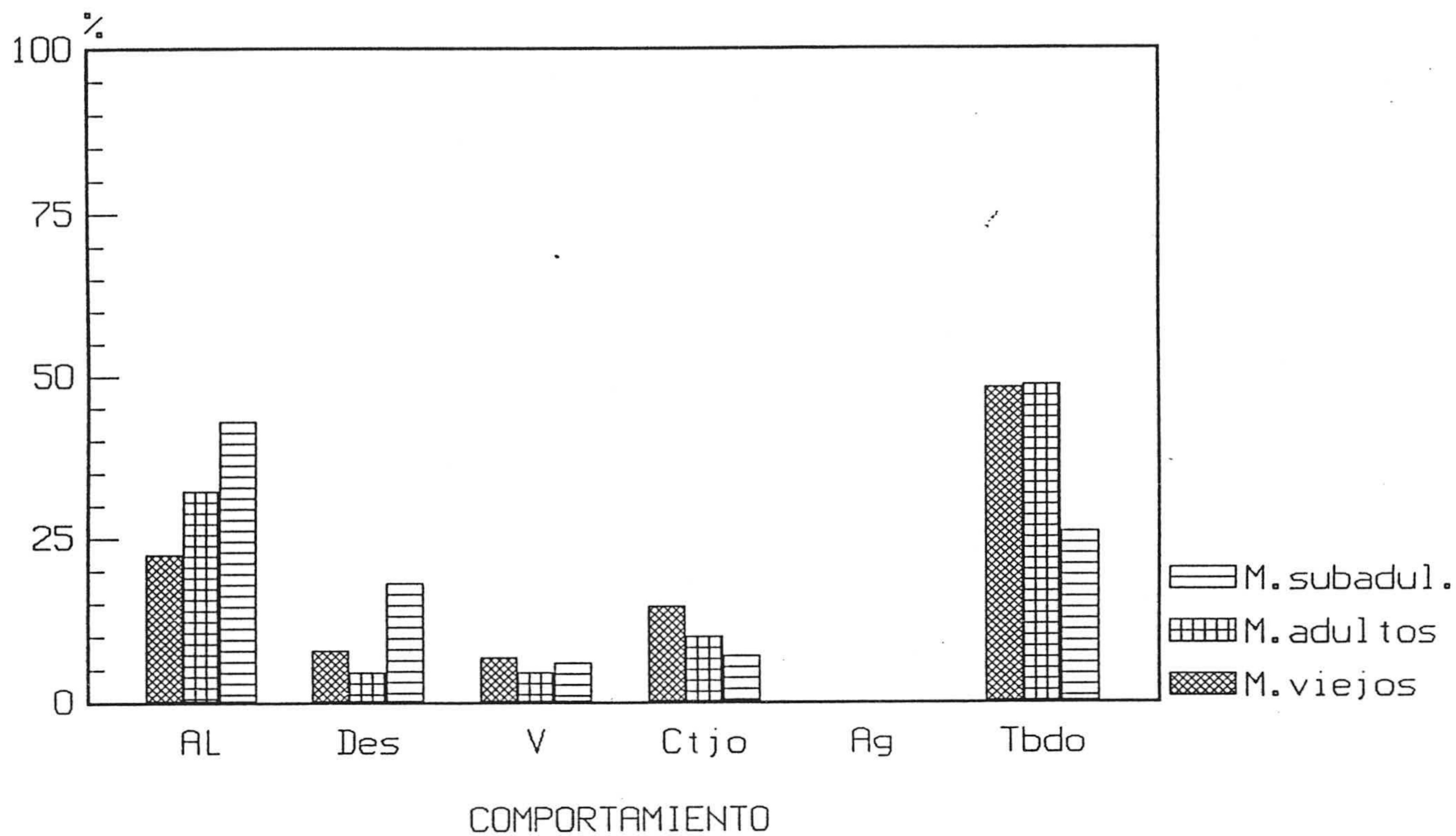
Cabra montés
S. Nevada
(celo-1985)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Figura V.Ab4.- Representación gráfica del reparto de actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1985.

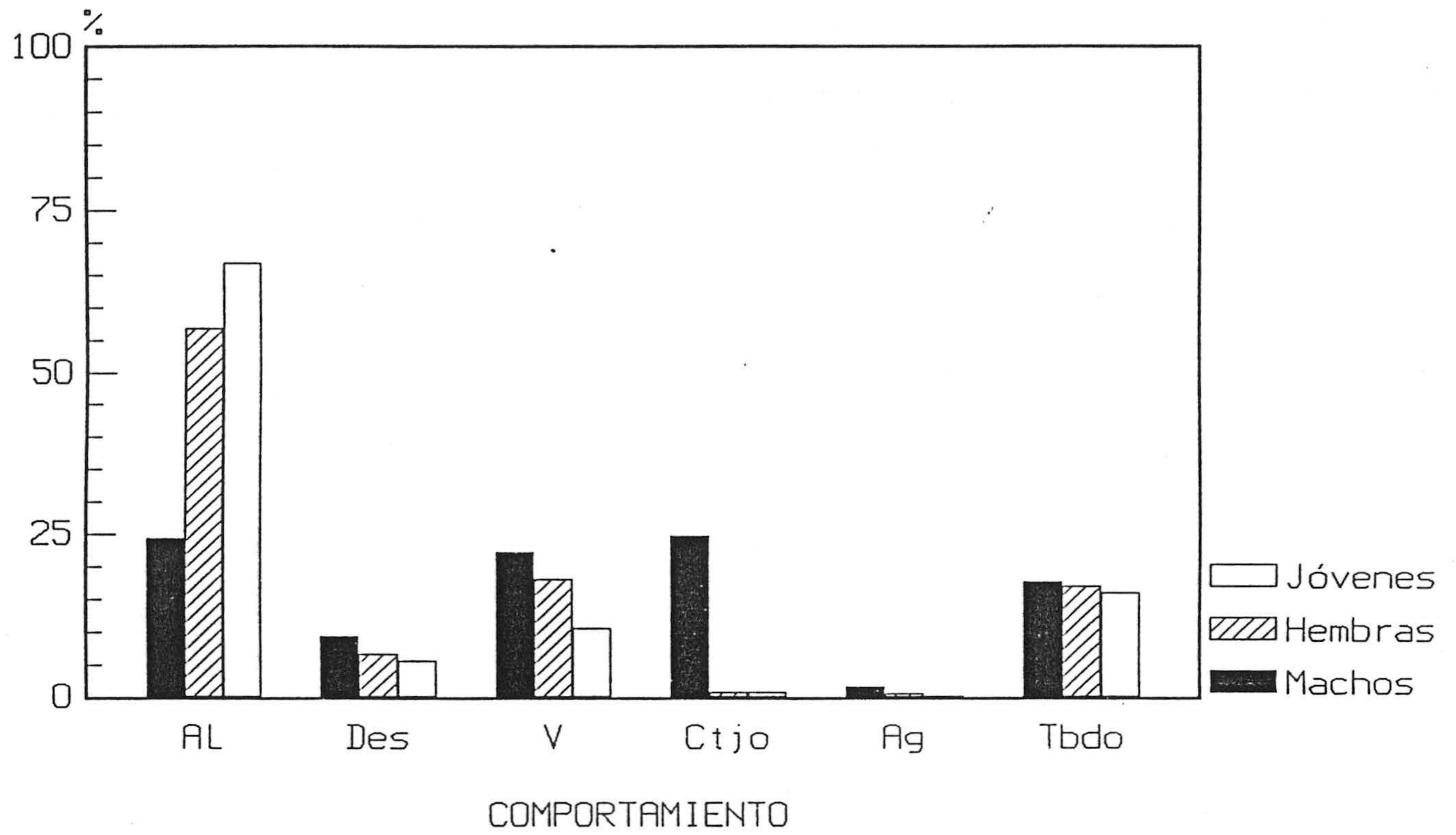
Cabra montés
S. Nevada
(celo-1986)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Figura V.Ab5.- Representación gráfica del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de la parte oriental de Sierra Nevada, durante el período de celo de 1986.

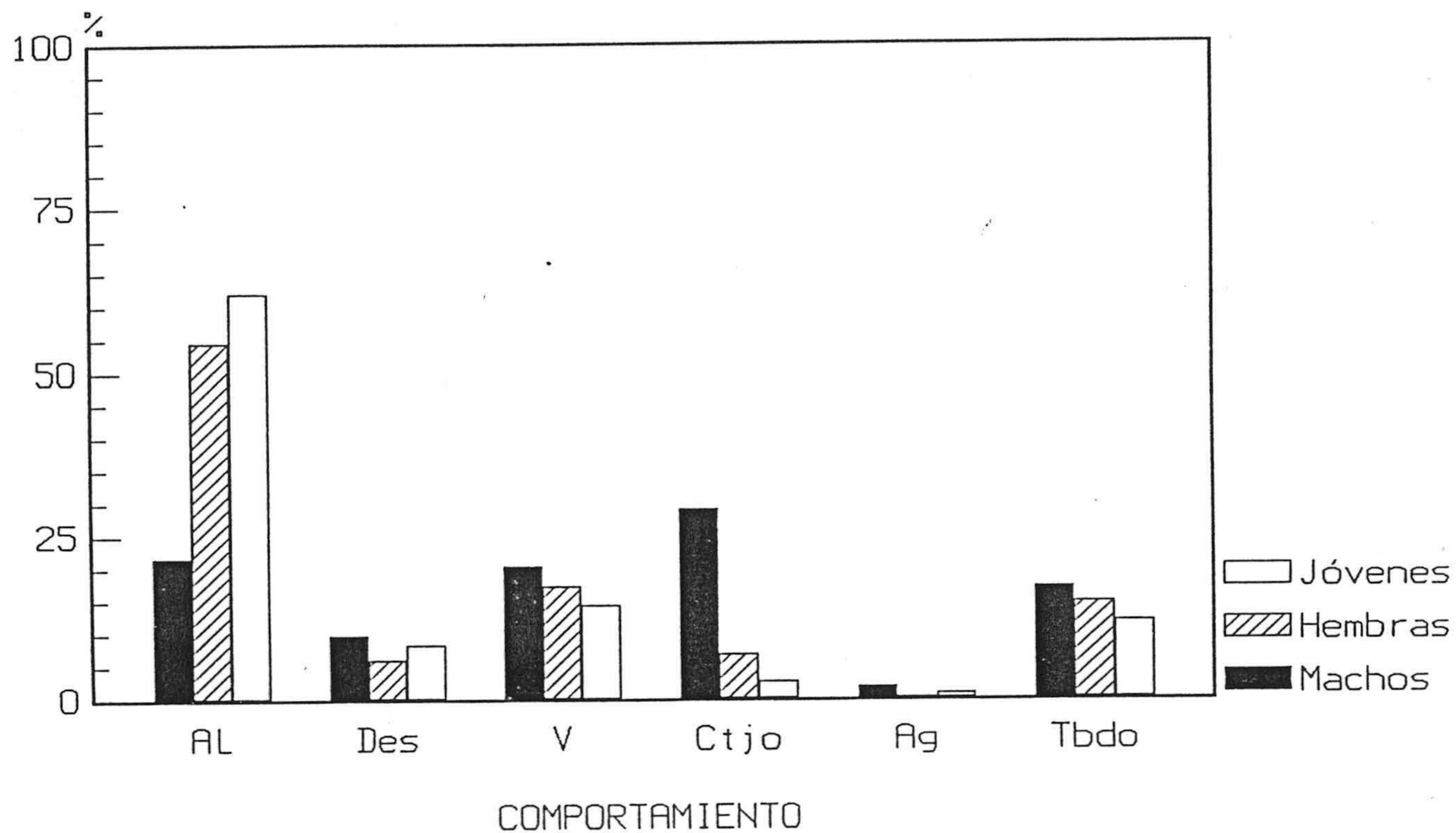
Cabra montés
S. Cazorla y Segura
(celo-1982)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab6.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1982.

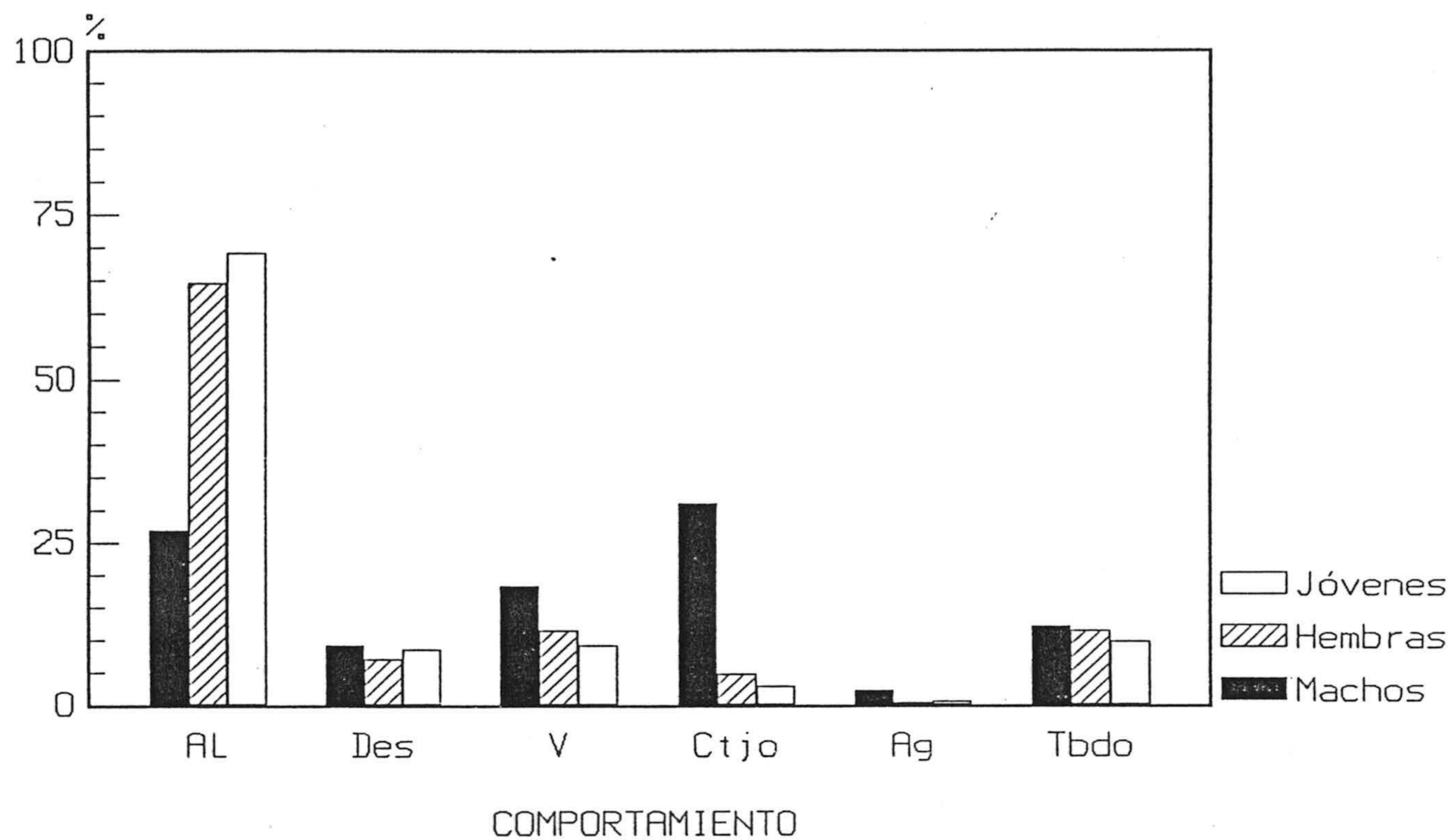
Cabra montés
S. Cazorla y Segura
(celo-1983)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab7.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1983.

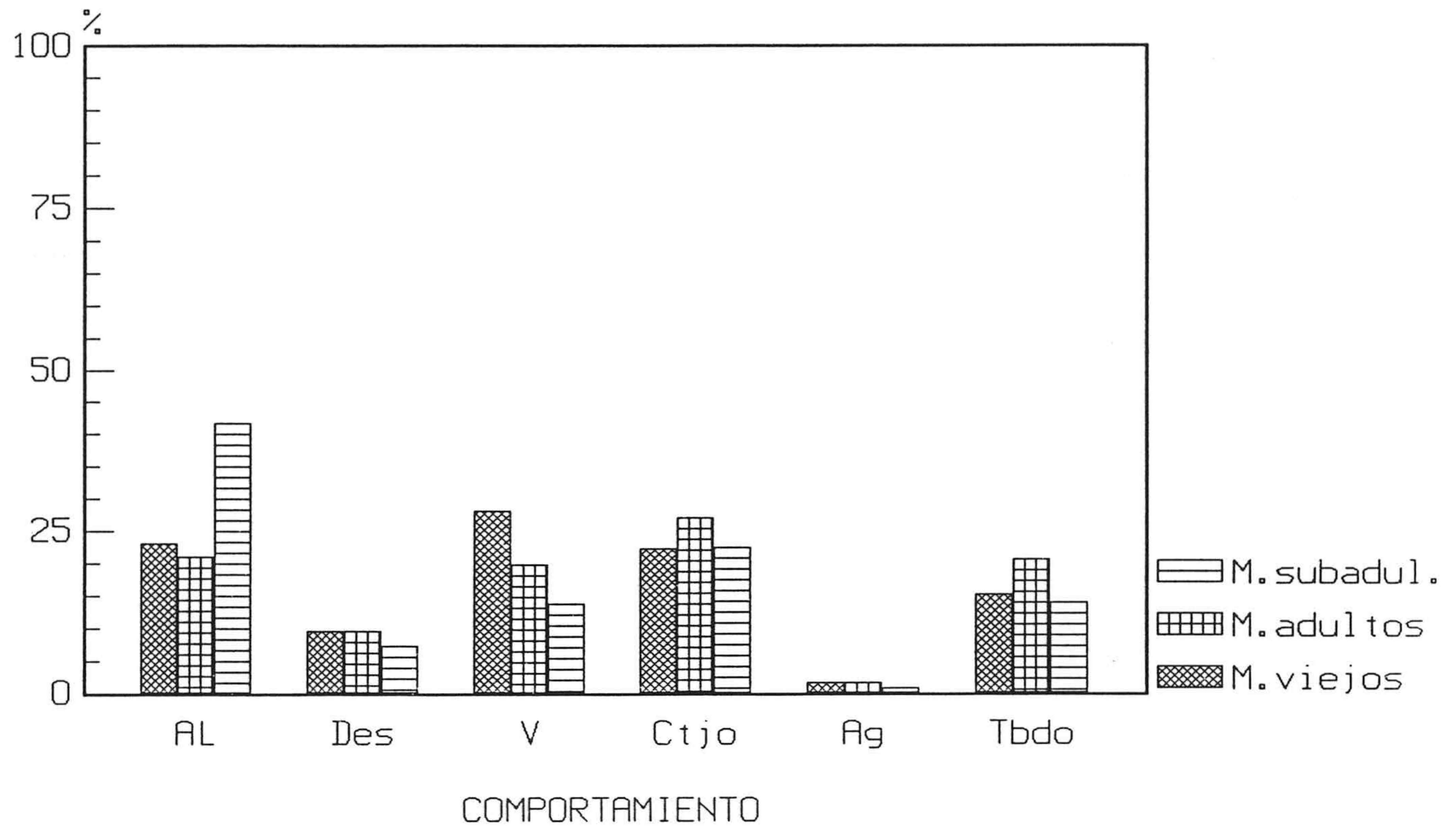
Cabra montés
S. Cazorla y Segura
(celo-1987)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab8.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos, hembras y jóvenes de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, durante el período de celo de 1987.

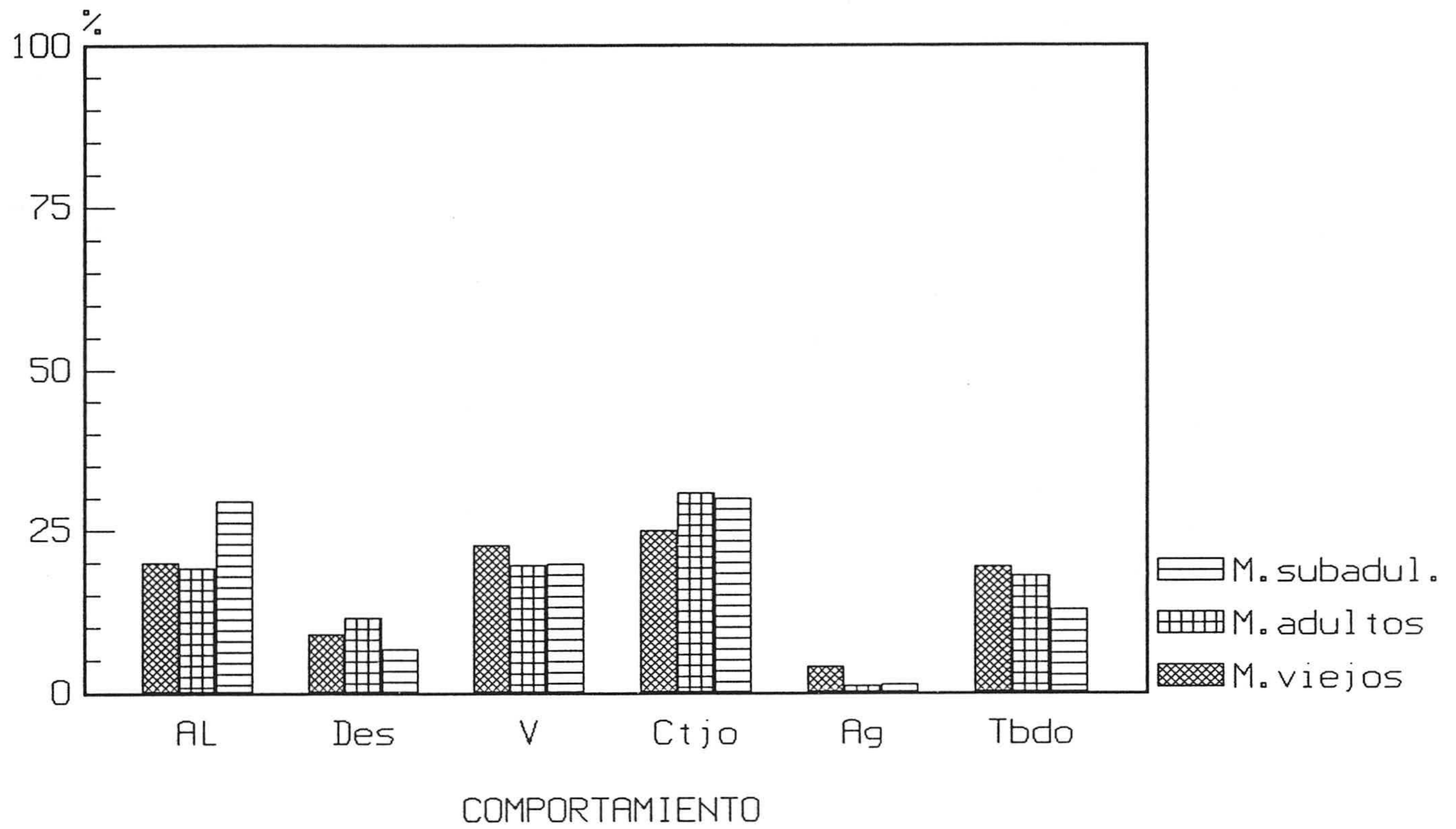
Cabra montés
S. Cazorla y Segura
(celo-1982)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab9.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura , durante el período de celo de 1982.

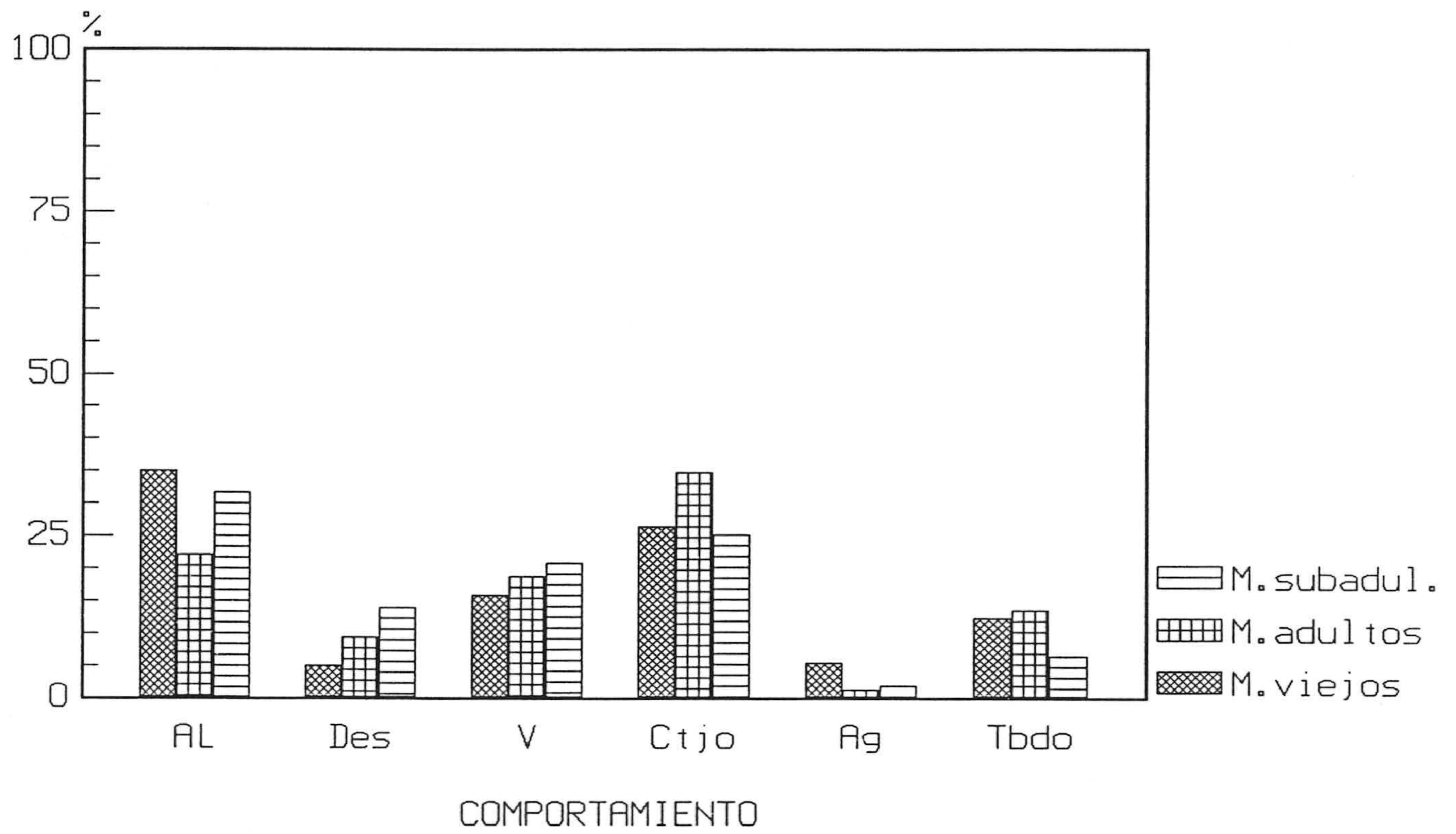
Cabra montés
S. Cazorla y Segura
(celo-1983)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab10.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura , durante el período de celo de 1983.

Cabra montés
S. Cazorla y Segura
(celo-1987)



Leyenda: Al-alimentarse, Des-desplazarse, V-vigilar, Ctjo- cortejar, Ag-agonístico, Tbdo-tumbado.

Fig. V.Ab11.- Representación del reparto de las actividades durante las horas de luz en machos de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura , durante el período de celo de 1987.

Capítulo V.B:

**COMPORTAMIENTO MATERNAL EN LA
CABRA MONTES**

Introducción

Siguiendo el criterio de Klopfer (1982) los factores que afectan a las distintas estrategias del cuidado parental en el reino animal están basados en los aspectos ecológicos denominados de selección de la *k* y de la *r*. Las especies que producen gran número de crías en intervalos frecuentes son aquellos de tipo *r*, mientras que al segundo tipo pertenecen las especies que son menos fecundas debido a controles dependientes de la densidad de población.

Los patrones de comportamiento empleados por las especies que utilizan la estrategia *r*, denotan una adaptación a vivir en áreas donde la disponibilidad de recursos es esporádica, aparece a intervalos o es impredecible, o también cuando la disposición de los recursos se presenta en exceso. Así, una capacidad reproductiva alta permite explotar unos recursos irregulares en distribución que de otra forma no podrían ser aprovechados. Este modelo predomina dentro de las especies ectotérmicas y es claro que ante una gran descendencia la inversión parental tiende a ser nula, siendo así que los costes de este tipo de reproducción se centran en el hecho de obtener un máximo número de descendientes. Las especies basadas en la estrategia alternativa *K* por el contrario, invierten más tiempo y energía en la obtención de pocas y menos expuestas crías. Un elevado porcentaje del gasto de este tipo de reproducción viene invertido en el cuidado de las crías y en el asegurarse que éstas saldrán adelante, la inversión parental es pues, muy alta (Klopfer, 1981).

Tanto en aves como en mamíferos pueden desarrollarse ambas estrategias. La similitud en los patrones de cuidado parental entre especies son más probables entre animales que habitan en condiciones ecológicas similares más que entre especies de similar fisiología o incluso de un mismo origen filogenético. Así por ejemplo, dentro de los ungulados,

por un lado encontramos aquellos que deben vivir en rebaños móviles, es así que no les es posible aislarse durante el parto y el lazo entre madre y cría debe forjarse de inmediato, debiendo el neonato poder seguir a su madre casi desde el primer momento. Sin embargo en especies más sedentarias como el alce canadiense por ejemplo, la madre puede dar a luz en solitario aislándose del grupo, y mantener segregada a su cría durante los primeros días, dando así tiempo a que los mecanismos para que el lazo madre-cría se consolide, operen más lentamente. Esto implica un mayor costo en la inversión maternal en el último caso (Owen-Smith, 1977).

El comportamiento, sin embargo, puede cambiar rápidamente ante parecidas e incluso específicas demandas ecológicas y es que sucede que el comportamiento no es producto sólo de múltiples causas, sino que una misma causa puede producir diferentes resultados (Klopfer, 1981).

Así por ejemplo, el grado de aislamiento de la madre para dar a luz en las especies gregarias es variable y presenta tanto una variabilidad interindividual como intraindividual. Las madres con experiencia es más probable que se aislen que las primiparas, tal y como ha observado Couturier (1938) en el rebeco. Así mismo, las especies que normalmente se aíslan para parir y se las agrupa forzosamente como puede ocurrir en cautividad, provoca que se produzcan adopciones por parte de otras hembras (Alexander, 1960; Rowley, 1970; Escós y Gomendio, 1984).

No se puede hablar de "una" estrategia reproductiva de una especie, sino que por el contrario según Maynard-Smith (1975) comprobó en su teoría de juegos, un comportamiento polimórfico es una condición evolutivamente estable.

En términos generales, la estación de los partos coincide con la abundancia de recursos con el fin de que la madre tenga alimento suficiente durante la lactancia (Ansell, 1960; Schaller, 1967; Gosling, 1969;

Fraser, 1968; Sinclair, 1977). La relación entre alimento y partos es estrecha, así cuando la estación con alta calidad de recursos es corta y estacional, también lo es la estación de partos; si por el contrario es larga, la estación de partos se puede prolongar.

Antipredación

Los ungulados son considerados como los más precoces de los mamíferos debido a su rápido desarrollo motor, el cual lo adquieren para evitar ser predados.

Hediger (1955) distinguió entre tipos de ungulados **positivos** y **negativos**, en relación con el comportamiento de la madre inmediatamente después del parto. Los suidos y camélidos corresponden al segundo grupo. Los camélidos generalmente no lamen a la cría ni le ayudan a liberar las membranas del parto. Sin embargo, las hembras de camélidos sí emplean sus labios y lengua para ayudar a orinar y a defecar a las crías.

Entre las hembras de tipo activo, las cuales incluyen la mayoría de los ungulados, el proceso de lamer y limpiar el neonato empieza pocos minutos después del parto. La madre al principio lame todo el cuerpo de la cría, empezando por la cabeza y prestando poca atención a las extremidades, pero luego se centra exclusivamente en la región anogenital. Walther (1964, 1968) observa que según el lugar en que la madre lame a la cría, se puede saber el sexo de ésta, lo que sirve especialmente en el caso de determinadas especies en que la madre se come los fluidos corporales.

El período reproductivo implica una mayor vulnerabilidad e indefensión hacia los predadores por parte de las hembras. Desde el punto de vista de la madre es necesario limitar el peso en el útero de forma que no le impida el desplazamiento, sin embargo entre los ungulados, los cuales dependen de la velocidad de su carrera para escapar de los

predadores, las hembras en el estado final de preñez caen siendo presas (Schaller, 1967).

Las hembras de ungulados en esta etapa de su vida se vuelven más vigilantes y huidizas pero sin duda la parte más vulnerable del grupo co-rresponde a los neonatos. El primero que ha atendido a este aspecto en ungulados presentando una acertada revisión, ha sido Walther (1961, 1966 y 1978) quien en su estudio de las relaciones maternofiliales ha descrito dos estrategias generalizadas en este grupo. El clasificó a las crías de ungulados en "followers" o seguidores, si se mantuvieron físicamente próximos a sus madres después del parto, y como "hidiers" u ocultadores si ellos pasaron los primeros días o incluso semanas después del parto, escondidos a cierta distancia de sus madres. Esta clasificación ha sido seguida por Lent (1974), Estes (1974), Geist (1974a) y Leuthold (1977).

Sin embargo, incluyendo otros aspectos como es el caso del comportamiento de las hembras, Geist (1981) ha completado más esta revisión. Así, este autor ha aceptado la clase de ungulados denominada "hidiers" u ocultadores, pero ha dividido a los seguidores en tres sub-categorías: "swampers" o sobepoblados, "defended followers" o seguidores defendidos y "montane followers" o seguidores de montaña.

Vamos ahora a explicar cada uno de estos 4 modelos que estudian la salvaguarda de distintas formas de las crías de ungulados.

"Hidiers" u ocultadores

El comportamiento de las especies ocultadoras muestra su mayor desarrollo en ciertos antílopes africanos, en los cuales pueden persistir al menos parcialmente hasta 4 meses. En ellos, los contactos madre-cría se reducen a 2 ó 3 sesiones en 24 horas.

Su objetivo es minimizar la detección de la cría por el predador, para ello, los neonatos son crípticamente coloreados, tienen poco olor o bien un olor no detectable por los cánidos (Johnson, 1951). El joven se tumba e inmoviliza en respuesta al peligro o a la llamada de alarma de la madre y se esconde por sí mismo buscando un lugar apropiado para su ocultación, si es descubierto puede salir corriendo y volver y ocultarse de nuevo. La madre visita a la cría de 1 a 4 veces al día y los períodos de amamantamiento son largos comparados con los de las especies del tipo seguidores (Lent, 1974; Leuthold, 1977).

La madre consume las membranas del parto y los fluidos corporales, orina y heces con el fin de evitar el olor llamativo que producen, las hembras se dispersan geográficamente y los partos son asincrónicos cuando la abundancia de recursos es continua y lo permite. Para disminuir la suerte de un predador de encontrar a una cría, las madres deben parir espaciadamente en el tiempo y el espacio. Conforme el joven crece, se oculta menos y llega a ser miembro del rebaño de crías y madres. Todas las especies con múltiples crías excepto el alce practican la estrategia "ocultadora".

La otra categoría considerada por Walther es la de "especies seguidoras" que consiste en que la cría y la madre se mantienen en contacto próximo. Esto ocurre en especies como *Ovis*, *Rangifer tarandus*, *Connochaetes taurinus*, *R. rupicapra*. La discriminación en la frecuencia de contactos entre madre y cría después del parto no es tan marcada, las crías son más móviles, y es más probable que inicien actividades de contacto tales como mamar y jugar por si mismos. La respuesta del seguimiento es inducida generalmente por la madre. En Sitatunga (*Tragelaphus spekei*), Walther (1964) observa que moviendo la cola, la madre estimula a la cría a que la siga. Las vocalizaciones son también usadas en estimular la respuesta de seguimiento en Camello (Pilters, 1956) y Caribú (Lent, 1966). Walther (1968) sugiere que la respuesta de seguimiento es expresada imperfecta-

mente en las especies de tipo ocultadoras y en ellas, las crías frecuentemente van delante de la madre o a su lado.

"Swampers" o sobrepobladores

El objetivo es minimizar los encuentros entre neonatos y predadores. Para obtenerlo, el predador es colmado por una sobreabundancia de presas y dado que el número de predadores es bajo en relación con el de crías, gran número de neonatos sobreviven (Estes, 1966, 1976; Gossling, 1969). Este objetivo es alcanzado minimizando el tamaño del terreno donde paren a las crías. Así, las madres emigran a las áreas de parto y seleccionan terrenos abiertos y sin cubrir, y las hembras no hacen esfuerzos para ocultarlos. Las crías nacen a la vez y son grandes (ej. Blesbok y Ñu) y pronto son capaces de correr a gran velocidad. Los partos son simples, lo cual no sólo maximiza el desarrollo de la cría en el útero sino también postnatal, ya que no tiene que compartir la leche con un hermano. Las crías no son crípticamente coloreadas sino que tienen un diseño juvenil del pelaje. No se ocultan ni inmovilizan sino que siguen a la madre.

Los períodos de mamar son frecuentes y de corta duración. En el ñu, Estes (1966, 1976) y Gossling (1969) observan que las membranas del parto nunca son expulsadas hasta después de que la cría se ponga de pie. Las membranas del parto no son comidas por la madre. Las crías de ñu nacen por la mañana (Estes, 1966; Sinclair, 1977) y no por la noche como ocurre normalmente con las especies del tipo ocultadoras (Fraser, 1968; Gossling, 1969) probablemente para permitir a las crías que adquieran habilidad para correr antes de que llegue la noche cuando llega el predador. Además del ñu sólo el caribú que vive en zonas abiertas sigue esta estrategia, sin embargo el caribú de bosque y montaña se comporta más parecido a los seguidores de montaña.

"Defended followers" o seguidores defendidos

En el caso de que el tamaño del cuerpo de la especie de ungulado exceda el de sus predadores, la defensa de la cría es la estrategia dominante. Esta estrategia es característica de formas gregarias con grandes cuerpos. Esto no significa que las formas solitarias o las especies de pequeño cuerpo no defiendan a sus crías. Así, por ejemplo el corzo puede atacar a zorros (Espmark, 1969), las gacelas de Thomson a chacales (Walther, 1969), etc. y sin embargo, no pueden atacar a hienas, licaones, lobos u osos.

Los jóvenes de los seguidores defendidos nacen con gran tamaño y mejor desarrollados que los ocultadores, pero menos que los "sobrepobladores". No son crípticamente coloreados aunque las hembras pueden pretender ocultar a los jóvenes pequeños en la espesura como ocurre en Alce (Stringham, 1974), rinoceronte blanco (Owen-Smith, 1974) y Búfalo africano (Sinclair, 1977). También puede aparecer en las hembras un comportamiento postparto diferente en cada grupo, así mientras algunas hembras devoran las membranas del parto como se observa en Búfalo (McHugh, 1972), otras especies no lo hacen como la Cebra o el Elefante.

Las crías no se ocultan ni se inmovilizan y permanecen siempre próximas a sus madres. Maman con relativa frecuencia y en tomas de corta duración. Todos excepto el alce paren 1 sola cría. La estación de partos es larga, tanto como lo permite la estación de crecimiento de las plantas. Esto puede ser debido a que es ventajosa la asincronía de los partos en permitir una defensa más exitosa con pocas crías que con muchas.

En el Alce (Stringham, 1974), Jirafa (Dagg y Foster, 1976) y el Rinoceronte (Kruuk, 1972), la cría es defendida sólo por la madre. En el Búfalo africano, Bisonte, Gaur, Musk oxen, Eland, Caballo y Elefante, sin embargo, los jóvenes son protegidos por un grupo de adultos (Sinclair,

1974; Schaller, 1967, Krunk, 1972). El caso más característico es el del Musk oxen en que los adultos forman un círculo protector alrededor de las crías, esta formación se establece principalmente frente a cánidos (Tener, 1965; Pedersen, 1958).

"Montane followers" o seguidores de montaña

Los rupicaprinos y los caprinos han desarrollado un tipo distinto de estrategia antipredador para salvar a la cría, consistente en poner obstáculos entre la cría y el predador, obstáculo que es un terreno escarpado. El joven y la madre se ocultan por varios días en un lugar inaccesible para permitir que la cría adquiriera habilidades y destreza y para desarrollar los fuertes vínculos madre-cría, antes de reunirse en el grupo de madres con crías. Este período en el que la cría se comporta de una forma similar a un "ocultador" varía con las especies (Schaller, 1977).

El tamaño del cuerpo de la cría no es muy grande, maman con frecuencia y en mamadas de corta duración, permanecen próximas a las madres y a un terreno apropiado para el escape. Geist (1971a) observa a las hembras del carnero de las montañas rocosas dejar a las crías por algún tiempo al ir a tomar sal a algún punto.

En ocasiones aparecen partos múltiples en esta estrategia. Esto puede ser porque, aunque un gran tamaño del cuerpo de la cría permitiría mayor rapidez en la carrera, no permitiría mayor habilidad para saltar y zigzaguear en un terreno abrupto.

A pesar de estas clasificaciones, no existe siempre una clara diferencia en el tipo de comportamiento madre-cría y a veces existen controversias para la misma especie. Así, el Alce según Altmann (1956), Geist (1966) y Espmark (1969) es del tipo "seguidora". Sin embargo, según Lent (1974) posee un cierto rasgo de "ocultadora".

También hay confusión si el joven del género *Capra* debe clasificarse como "ocultador" o "seguidor" (Lent, 1974; Schaller, 1977). Walther (1961) describe a la *Capra ibex* como "seguidora" en cautividad. Lydekker (1898) y Savinov (1962) consideran a las íbices del norte de Africa y a las de Siberia como "ocultadoras". Couturier (1962) considera que los íbices europeos tienen un comportamiento plástico. Cuando las crías nacen en un terreno muy escarpado, los desplazamientos con la madre se retrasan. Lent (1974) considera que los íbices y las cabras poseen un débil desarrollo del comportamiento "ocultador" con fases cortas de aislamiento y sugiere que existe considerable plasticidad en su comportamiento influenciado quizás por diferencias genéticas, tradicionales o alguna combinación de estos factores. Rudge (1970) considera que el comportamiento "ocultador" sólo se observa en las formas silvestres y cimarronas pero no en las domésticas, las cuales deberían clasificarse como seguidoras. Y es probable que el comportamiento de ocultador puede haberse perdido como consecuencia de la domesticación (Tennesen y Hudson, 1981).

Por el contrario, Lickliter (1984/85) observa en Cabra doméstica un período de 12 a 24 horas de unión madre-cría después del parto, la cría se retira y se mantiene aislada de 4-7 días con breves intervalos para mamar. Las madres participan en el proceso de ocultarse la cría no induciendo la respuesta de seguimiento de ésta, reuniéndose con el grupo de adultos y manteniéndose a considerable distancia de la cría. Las madres son las responsables en determinar la frecuencia de amamantar al joven, que ocurre 6 veces al día (Lickliter, 1984) en cabra doméstica.

Otros estudios han encontrado resultados diferentes. Así Coblenz (1974) observa que en cabras cimarronas, las madres permanecen solas cerca de sus crías por 3-4 días y luego se unen a otras hembras en grupos de hembras con crías. Gould (1979) observó que durante el día, la hembra se aleja para pastar mientras que a la noche la madre y la cría se desplazan juntas. O'Brien (1984) observa que las hembras de más edad son

principalmente seguidoras y las jóvenes son ocultadoras, y alude a que las hembras de más edad son capaces de mantener suficiente leche sin un pasto óptimo como resultado de su mayor tamaño de cuerpo y reservas de grasa; sin embargo, las hembras jóvenes han de mantener una dieta óptima para tener suficiente leche. Holst (1980) notó que las cabras cimarronas que estudió modifican su comportamiento de post-parto en relación con la disponibilidad de alimento. Cuando la disponibilidad de alimento era baja, la hembra deja su cría, pero cuando el alimento es abundante, la madre permanece cerca.

Lo que queda claro de todos estos resultados es que en género *Capra* tiene un comportamiento plástico en sus relaciones madre-cría, y que a la hora de estudiarlo, hay que tener en cuenta las características ambientales, individuales y culturales en que la población se desarrolla, amén de los de tipo genético.

Lactancia

La universal y casi única característica de la reproducción de los mamíferos es la producción de secreción de leche por la madre, la cual nutre a la cría después del parto haciendo al juvenil nutritivamente dependiente de la madre, después de ser mecánicamente independiente de ella.

Algunos de los problemas que aparecen en la evolución han sido resueltos a través de la lactancia. A excepción de algunos animales domésticos y del hombre, el máximo en peso del útero de una camada de mamíferos es 34% y el peso total de la camada en el parto es 10% del de la madre no preñada (Leitch et al., 1959). Por el contrario, culebras y lagartos llevan camadas que pesan hasta 50% o más del peso de la madre (Dmi'el, 1967; Lee, 1967). La lactancia cubre una función en la alimentación básica en el desarrollo de la cría en mamíferos. En el curso de la lactancia y de la preñez, una hembra de mamífero puede proporcionar a su cría todos los

nutrientes necesarios para que crezca hasta casi la mitad de su peso de adulto. El problema de suplir calcio y fósforo por ejemplo, es de particular importancia en mamíferos de rápido crecimiento cuya dieta es naturalmente baja en minerales (ej. ungulados) ya que la madre tiene que proporcionar minerales a la cría para su esqueleto, bien comiendo más alimento o proporcionándoselos de su propio cuerpo; es claro que le debilita menos el proporcionarle los minerales a través de la lactancia que cuando está preñada que ha de llevar un peso adicional.

La lactancia es un aspecto alimentario en mamíferos de trascendental importancia evolutiva. La hipótesis que propone Pond (1977) es que la evolución de la lactancia y alimentación parental en mamíferos es el cambio evolutivo más importante de la filogenia, el cual está directamente relacionado con la evolución de las siguientes características en mamíferos:

1) Rápido crecimiento postnatal, particularmente cráneo y mandíbulas, alcanzando de forma temprana la madurez sexual y el desarrollo del esqueleto.

2) Mecanismos alimentarios que permitirán la difiodontia.

3) Especialización de la dieta alimentaria.

4) El tiempo de reproducción puede ser independiente del alimento encontrado.

5) Las especies pueden vivir en habitat cambiantes.

6) Comportamiento social complejo.

La evolución de todas estas características se hace posible por una o más de las siguientes propiedades de la lactancia:

1) El mecanismo de mamar depende de labios y lengua y aparato respiratorio, los dientes no son requeridos para mamar, la erupción de los dientes deciduos puede ser retrasada hasta que la mandíbula ha alcanzado el desarrollo apropiado y la sustitución de los dientes definitivos se puede hacer lentamente sin que dejen de usarse los dientes, dado que el crecimiento de la mandíbula es lento.

2) Si lo comparamos con las aves, no es mucho más costoso buscar comida para segregar más leche que transportarla al nido. Para la cría tiene también la ventaja que además de ser un alimento muy nutritivo lo libera del proceso de búsqueda e invierte sus calorías en crecimiento. La experiencia de la madre permite que la búsqueda de alimento sea más efectiva.

3) La cría no es destetada hasta que puede alimentarse de la dieta del adulto.

4) Los minerales necesarios y otras sustancias esenciales pueden ser almacenados en el cuerpo de la madre y proporcionárselos más tarde a la cría aunque no se encuentren en la dieta de la madre durante la lactancia.

5) El joven se hace nutritivamente independiente de la madre, cuando el tamaño de su cuerpo es grande, en mayor grado proporcionalmente que otros vertebrados. Las madres no precisan de buscar un habitat distinto y más cualificado para sacar adelante a sus retoños.

6) El canibalismo observado en otras especies animales no se produce puesto que el joven permanece constantemente con su madre.

Pond (1977) postula que lejos de ser la lactancia poco importante como suplemento del viviparismo, la lactancia permite a la madre

proporcionar alimento para que la cría crezca rápidamente con mínima alteración de los mecanismos locomotores y de la estrategia alimentaria de la madre. Pond sugiere que la lactancia sería preferida a una gestación prolongada cuando el alimento escaso, de bajos nutrientes o indigestible implicaría que la madre viajara largas distancias para satisfacer sus necesidades y exponerse a predación.

Vínculos materno-filiales

La lactancia no es sólo un medio de alimentación por parte de la madre hacia su cría, sino que este mecanismo establece un vínculo de trascendental importancia. La lactancia tiene un fin nutricional tanto como el mantenimiento del lazo materno-filial. Este vínculo se establece después del parto y varios autores han estudiado cuando y cómo se produce.

La estabilidad y especificidad de las relaciones entre madre y cría en ungulados, se han discutido repetidamente (Altmann, 1963; Bubenik, 1965). Después del parto se forma un vínculo estrecho entre madre y cría que es roto con dificultad. Durante los primeros días después del parto, es generalmente la madre la que discrimina entre la cría propia o extraña, sin embargo, con frecuencia no se observa en la cría ningún grado de discriminación pudiendo aproximarse a mamar incluso a hembras de otras especies. Sin embargo, recientemente Lickliter y Heron (1984) observan en cabra doméstica, mediante un modelo experimental, que el recién nacido muestra una alta preferencia por su madre a menos de 48 h. del parto. Lo que demuestra que los chotos pueden responder selectivamente a aspectos específicos de su entorno social poco después del parto y sugiere que pueden jugar un papel muy activo en el establecimiento y mantenimiento de las relaciones madre-cría.

Las relaciones madre-cría después del parto se han estudiado con profundidad en especies domésticas, cabras y ovejas, debido a que la mayoría de las especies de ungulados se aíslan y ocultan para parir, por lo

que es muy difícil estudiar estas relaciones madre-cría. Además, el ganado doméstico, por su adaptación a las condiciones de cautividad y manejo por el hombre se hace más fácil de estudiar.

Diversos trabajos han indicado que los vínculos madre-cría son específicos y rápidamente establecidos. Parece haber un periodo sensitivo post-parto para la formación del vínculo (Klopfer et al., 1964). Con solamente 5 minutos de contacto con al menos una de sus crías inmediatamente después del parto es suficiente para establecer los vínculos maternos, ya que la madre más tarde aceptará todas las crías de esa camada y no las extrañas (Klopfer et al., 1964). Probablemente, todos los chotos de una misma camada comparten los mismos olores (Klopfer, 1971). Sin embargo, los resultados del estudio de Gubernik et al. (1979) sugieren que la impronta en cabras puede no ocurrir tan rápidamente como se ha sugerido. Así, los autores observan que las madres que han establecido contacto de sólo 5-min. después del parto con su propio choto, generalmente fallan en discriminar más tarde entre jóvenes propios y ajenos.

Klopfer et al. (1964) sugieren que la madre marca al choto al lamerlo y a través de su leche. El lamer puede transferir la microfauna del rumen al cuerpo del choto, mientras que la ingestión y digestión de la leche y la consiguiente defecación puede influir en la boca, cuerpo y olores anales. La "etiqueta" puede cambiar a lo largo del tiempo y ser sustituida por otras características. Un choto etiquetado puede ser reconocido y aceptado por su propia madre pero rechazado por otra madre, por el contrario un choto no etiquetado puede ser aceptado incluso unas horas después del parto.

Pero el lazo materno-filial se mantiene además a través de otros mecanismos. El papel olfativo es uno de los más importantes en ungulados. El hecho es que tal y como han observado Bouissou, 1968; Badwin y Shillito (1974), Morgan et al. (1975) y Poindron (1976), por medio de la

destrucción química del olfato de madres, se puede permitir un amamantar indiscriminado de las crías. De igual forma, y actuando de forma inversa, Alexander et al. (1983) obtuvieron similares resultados lavando a las crías. Su resultado fue que antes de los 27 días de edad, las madres no acertaban en reconocer a su cría lavada pero a partir de dicho período de 27 días sí eran capaces de reconocerlas.

En un trabajo experimental, Alexander y Stevens (1982) comprobaron la preferencia de las madres de ovejas por su propio olor y observaron que no mostraban una mayor preferencia significativa por el olor de su propia leche, secreción inguinal, saliva, heces, orina o lana que el esperado. Por tanto, parece que la preferencia por el olor de las crías no es derivado directamente del de sus madres, sino que es alterado por el proceso fisiológico que sufre en la cría. Las hembras no muestran interés en las heces de sus propias crías y tan sólo un débil interés en su orina. Por el contrario muestran un gran interés en descamados que han sido raspados alrededor de la culata, cola y región anal de sus propias crías, así como la lana de esas áreas y la de la cabeza y tronco.

La mayoría de los autores están de acuerdo en que el lamer es una forma de estimulación recíproca entre madre-cría y que sirve para incrementar la neuro-excitabilidad y proporcionar así un rápido desarrollo motor incrementando su posibilidad de supervivencia. Al mismo tiempo, la madre recibe estímulo olfativo y gustativo los cuales parecen ser importantes en estrechar vínculos entre madre y cría.

Recíprocamente la Oveja madre también proporciona un estímulo olfativo a la cría, cuyo origen reside en la ingle de la madre y que le facilita la búsqueda de las mamas a la cría, afectándole a ésta especialmente cuando está hambrienta (Vince y Ward, 1984).

Ralls *et al.* (1986) analiza las relaciones madre-cría en un

grupo amplio de ungulados en cautividad, teniendo en cuenta diferentes medidas estandarizadas como, contacto madre-cría, distancia madre-cría, distancia madre-cría mientras están tumbados y finalmente frecuencia con que la madre fue al animal más próximo a la cría. Los resultados que observa son un gradiente en las relaciones de proximidad madre-cría que van desde 100 en Hipopótamo (*Hippopotamus amphibius*) hasta 0 en Kob acuático (*Kobus ellipsiprymnus*) y Muntjac (*Muntiacus*).

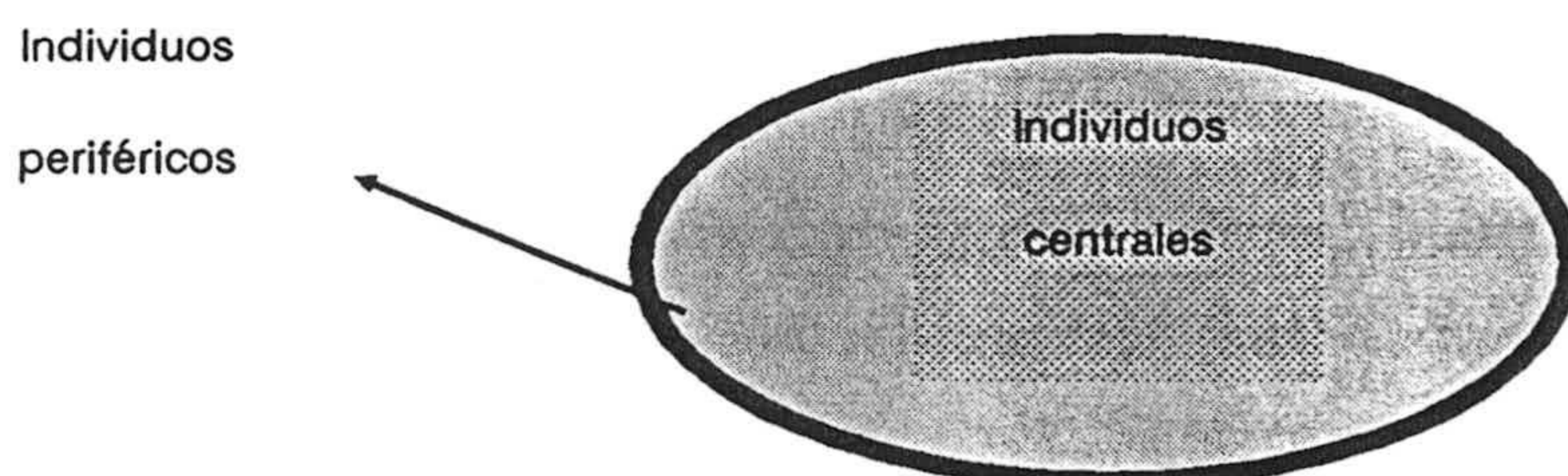
Una vez que el vínculo ha sido forjado y la cría se ha desarrollado, la contradictoria naturaleza hace que este lazo se empiece a romper. La toma de leche por parte de la cría va siendo sustituida poco a poco por una alimentación externa a la madre y este período es el que se denomina de destete. ¿Cómo se desarrolla este período?; según Trivers (1974) existe en esta etapa un conflicto entre la madre que pretende dejar de amamantar al choto y la cría que quiere seguir siendo amamantada. A pesar de esta teoría, existen datos contradictorios y así por ejemplo, Butler (1983) observó durante el declive en la intensidad de mamar de las crías de Caribú que no hubo una agresión asociada a los intentos de mamar de los chotos, lo cual apoya la idea de Alexander (1974) de que el destete de los hijos no está sujeto a ningún tipo de conflicto.

El destete en general viene a coincidir con una disminución de los recursos alimentarios. Berger (1979a) observa al comparar tres poblaciones de *Ovis canadensis* que la que habita en el desierto desteta a las crías de repente y coincidiendo con la escasez de alimento del Verano, mientras que las otras dos poblaciones situadas más al norte, en zonas de montaña, destetan a las crías más lentamente y durante el período de escasez de alimento que tiene lugar durante el invierno. El autor sugiere que las ovejas en el desierto utilizan el destete temprano como una estrategia adaptativa para combatir el incremento del costo energético que habría si la lactancia continuara todo el verano.

Según nos adelantamos en la ontogenia de las crías, las relaciones madre-cría van dando paso a las relaciones entre crías. Las hembras con recién nacidos son tendentes a formar grupos denominados "nursery bands" (Geist, 1971). Esto también ha sido observado en Ibex por Nievergelt (1967) y Burckhardt (1961). Estos grupos consisten en agrupaciones de crías rodeadas por hembras pastando o descansando en una distribución más o menos dispersa. Las crías pronto forman grupos juveniles, como es típico en Ibex y Markhor (Walther, 1961), ganado ovino (Schloeth, 1961), Alce (Altman, 1963), Waterbuck (Kiley-Worthington, 1965) y Kob de Uganda (Leuthold, 1967). Smith (1954) observó que las crías en este período llegan incluso a mantener un lazo más fuerte entre ellas que con sus respectivas madres. Geist (1968) apunta que existe en las ovejas una tendencia a asociarse entre individuos de igual tamaño de cuerpo y cuerna. Estas asociaciones contribuyen de forma clara en la ontogenia social de los individuos.

Ahora bien, las interacciones sociales son dependientes de diversos factores, así Berger (1979a) observa que en poblaciones de alta densidad, las crías tienen unas relaciones sociales más complejas. En tales situaciones, las crías están más tiempo con otras crías que en asociación con sus madres o solas. Por el contrario, crías en entorno con baja densidad de individuos tienen pocas crías con quien asociarse y gastan más tiempo solas. Así para la Oveja de las montañas rocosas, se han observado las siguientes relaciones:

1) La distribución del alimento es un factor limitante del tamaño del grupo madre-cría (Simmons, 1969).



2) El tamaño de la manada es menor en el desierto (Leslie, 1977, Simmons, 1969),

3) Los individuos se dispersan más cuando se alimentan en grupos en el desierto, debido a una mayor dispersión de los recursos alimentarios.

4) Crías del desierto aparecen menos en grupos mixtos porque estos grupos están más ampliamente dispersos.

Todo ello implica un desarrollo irregular en las crías, según vivan en diferentes ambientes.

Material y métodos

Para la recogida de datos se realizaron 57 horas de observación en los meses de Abril a Junio de 1984 y de 1985 en las Sierras de Cazorla y Segura. Los datos se registraron a intervalos de 1 hora para estimar la distancia al individuo más cercano dentro del grupo siempre en un radio máximo de 50 m., también se recogía actividad y posición (periférica o central) de cada uno de los miembros del grupo. Un animal se consideró central si estuvo dentro de un área circunscrita por las líneas imaginarias que unen a los animales más externos del grupo y periférico si participó de las líneas que enlazan desde fuera a los individuos del grupo (Clutton-Brock *et al.*, 1976). Este tipo de datos no fueron registrados para grupos menores de 5 animales por el error que se pudiera cometer en este tipo de datos.

Los datos fueron recogidos durante todas las horas de luz, pero en especial en la mañana, en las horas de mayor actividad como

fueron desde el amanecer hasta las 12.00 h. hora solar.

Además en intervalos de 1 minuto recogimos la actividad de la madre y su cría ("Scan sampling method", Altmann, 1974). Como una medida de vigilancia de las hembras adultas durante la toma de alimento, contabilizamos el número de veces que levantaba la cabeza cada "hembra focal" durante intervalos de 1 minuto. Siempre que se produjeron interacciones sociales entre madre y cría fueron registradas, así se tomaron datos sobre la frecuencia de aproximarse hembra y cría, así como la duración de los comportamientos de mamar o lamer. La edad de las crías fue determinada según tres clases identificables por caracteres corporales tomando como referencia los del nacimiento y calculando así su edad aproximada en semanas. Los caracteres considerados fueron tamaño del cuerpo, aparición o no de los cuernos y dimensión de éstos. Las clases establecidas fueron: de 0 a 1 semana, 1 semana a 2 y de 2 a 3 semanas. Para el análisis del incremento de la vigilancia de las madres respecto a la actividad del neonato la relación actividad de la madre respecto a la de la cría y para detectar la significación de la posición periférica o central de las crías, se realizó un test del χ^2 , cuya técnica es del tipo de la bondad de ajuste, que puede usarse para probar la existencia de una diferencia significativa entre un número *observado* de respuestas de cada categoría y un número *esperado*, basado en la hipótesis de nulidad que puede probarse mediante la fórmula expuesta en el capítulo III.B en el apartado de Material y Métodos.

Para el análisis de la relación entre tamaño de grupo y tasa media de vigilancia en hembras lactantes y preñadas el test de Correlación de rango de Spearman representado por r_s y cuya expresión es:

$$r_s = 1 - \frac{6\sum d_i^2}{N^3 - N} \quad (\text{Siegel, 1985})$$

Para el cálculo de r_s , se hace una lista de los N sujetos. Después de registrado cada sujeto, se anota su rango en la variable X y en la variable Y . Se determinan a continuación los distintos valores de d_i , la diferencia entre los dos rangos. Se eleva al cuadrado cada d_i , y se suman todos los valores de d_i^2 para obtener $\sum d_i^2$. Se sustituye este valor y el de N (el número de sujetos) directamente en la fórmula.

Por último para el análisis de la relación vigilancia en hembras lactantes y preñadas al final de la gestación y el análisis de la relación entre pulsos de lamer por parte de la hembra en las tres primeras semanas de vida del neonato se utilizó el test de la U de Mann-Whitney (ver Material y métodos capítulo III.B),

Resultados

Las hembras tienden a permanecer junto a sus neonatos, de forma más cercana cuanto más jóvenes son éstos. Para las tres parejas de madre-cría observadas en las Sierras de Cazorla y Segura en un total de 2.73 h. durante la primera semana 2 días después del parto, la madre se situó entre 5 y 15 metros de la cría. Observaciones posteriores mostraron que según las crías fueron creciendo, fueron más y más independientes, aunque todavía permanecieron cercanas a sus madres. De 229 observaciones a intervalos de 1 h. de crías entre 2 y 3 semanas de edad, las madres se situaron a menos de 5m. en 196 ocasiones, 5-14 metros 29 veces, y a más de 15 m. en 4 ocasiones (tabla V.B1).

Con el fin de observar si los datos entre las crías y sus madres fueron similares a los obtenidos entre otros individuos del grupo, observamos este comportamiento entre las hembras (tabla V.B1) y así obtuvimos una medida como referencia. De 161 observaciones de distancias entre

hembras adultas, las hembras fueron observadas >5 m. en 56 ocasiones, >5-14 m. 66 veces y 15 m. en 39 ocasiones. Estos patrones de distribución indican una asociación más cercana entre madres y crías que entre hembras adultas.

Estrategias antipredador .

Las hembras deben minimizar la probabilidad de que las crías sean capturadas por un predador (zorros, águilas, perros cimarrones y humanos), pero a la vez deben asegurarse de que la cría crecerá rápidamente antes del invierno. Varias estrategias son empleadas por las madres para asegurar la supervivencia de sus retoños. Una es el aislamiento en áreas inaccesibles durante el parto, lo cual hace disminuir la probabilidad de ser predados tanto la hembra como el neonato (Couturier, 1962; O'Brien, 1983). Lugares donde han sido observados partos (N=4) coinciden con zonas rocosas en puntos elevados y en ocasiones de difícil acceso, que permiten la huida en caso necesario en dirección descendente de la pendiente.

Otro tipo de estrategia es el incremento de la vigilancia por parte de la madre, en particular cuando el neonato está en pie más que cuando está tumbado. Cuando una cría estuvo de pie su madre vigiló (77,8 % de 389 observaciones) significativamente más que cuando estuvo tumbada (22,2 % de 441 observaciones) ($\chi^2 = 46,2$, g.l. = 1. $P < 0,001$; tabla V.B2).

Además fue observado que cuando la madre estuvo tumbada la cría también lo hizo así ($\chi^2 = 125,5$, g.l. = 1, $P < 0,001$), aunque la inversa no fue cierta cuando el neonato estuvo descansando (tabla V.B2).

Los animales periféricos en un grupo son los que más a menudo son capturados por los predadores (Hamilton, 1971), así pues sería esperado que las crías frecuentemente se mantuvieran en el centro de

Cap. V.B: Comportamiento maternal.

los grupos. De 226 observaciones de hembras, 155 fueron periféricas y 71 centrales, y en cambio de 199 observaciones de crías, 74 fueron periféricas y 125 centrales. Una tabla de contingencia reveló que las crías estuvieron significativamente más en posición central que las hembras ($\chi^2 = 41,99$, g.l. = 1, $P < 0,001$) (tabla V.B3).

Por último analizamos la frecuencia de la vigilancia (número de veces que la cabeza era levantada en períodos de 1 minuto) (Alados, 1985) por monteses preñadas o lactantes de acuerdo con el número de crías y hembras en el grupo (fig. V.B1). Ambos mostraron una relación negativa entre tamaño de grupo y la tasa media de vigilancia ($r_s = -1$, $n = 4$, $P < 0,05$, para hembras lactantes, $r_s = -1$, $n = 4$, $P < 0,05$, para hembras preñadas, donde n es el número de las clases de tamaño de grupo consideradas en el estudio; test de correlación de rango de Spearman).

En relación a hembras lactantes, la tasa de vigilancia media de hembras preñadas decreció más según se incrementó el tamaño del grupo. Dado que las crías en grandes grupos maternos interaccionan más con el resto de los componentes que en grupos menores, las hembras lactantes deberían vigilar más que las hembras preñadas. Es así que las hembras preñadas en grandes grupos que no están aún cercanas a dar a luz vigilan menos que las hembras que ya están a término. Sin embargo, la tasa con que diferieron fue significativa sólo para grupos de dos animales. Así, las hembras al final de la gestación fueron más vigilantes que las hembras lactantes en grupos de dos ($z = 2,13$, $P = 0,016$; test de la U de Mann-Whitney).

El crecimiento de las crías durante los 3 primeros meses de vida es probablemente el principal determinante del tamaño que alcanzan al comenzar el invierno y es probable que afecte a su supervivencia y al tamaño del cuerpo alcanzado cuando adultos. Durante los primeros días después del parto (tabla V.B4), hay un intenso contacto e interacciones

entre madre y cría, mamando las crías, 3,3 veces por hora (2,73 horas de observación). Después de una semana, la frecuencia de mamar disminuye a 1,6 veces por hora (54,33 horas de observación). La duración de los pulsos de mamar disminuyó desde $77,1 \pm 54,2$ seg. ($n=9$) durante la primera semana, hasta $26,5 \pm 17,7$ seg. ($n=7$) durante la segunda y tercera semana después del parto. Así las monteses jóvenes fueron menos cuidadas conforme ellas fueron creciendo tal y como ha sido referido por Lent (1974) para varias especies de ungulados.

El lamer se realiza también con mayor frecuencia por la madre hacia su cría que a la inversa (tabla V.B3), siendo más frecuente durante la primera semana después del parto (12,45 veces por hora la madre a la cría, 0,73 la cría a la madre) que durante las 2 semanas siguientes (0,61 veces por hora la madre a la cría y 0,09 la cría a la madre). Por el contrario, la duración de los pulsos de lamer es similar en ambos períodos ($x=16$ seg., $n=27$, $s=21,2$ para la primera semana después del parto, $x=16,9$ seg., $n=29$, $s=22,8$ para la segunda y tercera semana después del parto ($z=0,04$, $P<0,05$; test de la U de Mann-Whitney).

Durante la primera semana de postparto, las madres se aproximan a las crías con más frecuencia (6,96 veces por hora que las crías a las madre (1,83 veces por hora). Sin embargo, en la segunda y tercera semana después del parto, las aproximaciones de la madre disminuyen drásticamente a 0,39 veces por hora, iniciando las crías con más frecuencia el contacto con la madre (0,86 veces por hora).

Discusión

Nosotros observamos que las hembras de monteses tienden a aislarse del rebaño uno o más días antes de dar a luz, tal y como

ha sido descrito para la Ibex de los Alpes (Couturier, 1962) y cabras cimarronas (Rudge, 1970) y lo hacen en terrenos muy accidentados de forma similar a lo que apuntan Geist (1971) y Walther (1961) para las ibex. El aislamiento de las hembras en el período que rodea al parto, de su grupo social contribuye a hacer tanto a madres como a crías más inconspicuas a la vista de los predadores (Lent, 1974; Geist, 1982). Las hembras centran así además su atención en la cría procurándole un mayor cuidado y potenciando al máximo el crecimiento de la cría hasta un tamaño en el que pueda huir de los predadores pero también acumular suficientes reservas como para superar el período desfavorable que representa el Invierno.

Las verdaderas cabras pueden temporalmente dejar a sus crías pero las hembras no se sitúan lejos de ellas y éstas aparentemente no emplean las técnicas antipredador típicas de las crías de antilopinos, como son el quedarse inmóvil o tener una coloración totalmente críptica (Collias, 1956; Walther, 1961). Parece ser típico de caprínidos y rupicaprínidos el que sus recién nacidos sigan y permanezcan con sus madres (Walther, 1961; Brandborg, 1955 y Holroyd, 1967). Los caprínidos no ingieren la orina y heces de los recién nacidos (Walther, 1961), contrariamente a lo que sucede en antílopes, gacelas y ciervos, y lo cual es esencial en especies en las que los jóvenes se esconden ante la presencia de los predadores, puesto que pondrían de manifiesto su posición.

La vigilancia de las madres de monteses se incrementa cuando las crías están levantadas con respecto a cuando están tumbadas. Este incremento en la búsqueda de predadores también ha sido observado por Clutton-Brock et al. (1982). Claramente este comportamiento está relacionado con la conspicuidad de las crías puesto que las madres deben prevenir más la detección de sus neonatos cuando son más visibles. Otra técnica protectora en las monteses hacia sus crías queda patente en la disposición de los individuos de los grupos, permitiendo a las crías permanecer en el centro de los grupos e interponiéndose así los adultos que poseen una

mayor vigilancia, agilidad y experiencia entre predadores.

Las relaciones maternofiliales en ungulados han sido estudiadas por Walther (1965 y 1968). Distintos comportamientos postparto han sido expuestos para el género *Capra*. Walther (1961) consideró que el ibex de los Alpes en cautividad no se esconde, pero Savinov (1962) observó que los ibex asiáticos en condiciones de libertad permanecen escondidos por 2 a 3 días. Cabras cimarronas han sido catalogadas como ocultadoras por Hafez y Scott (1962) y Lickliter (1984). Rudge (1970) encontró que madres de cabras cimarronas permanecieron en la vecindad de los neonatos hasta el 4º día después del parto mientras los retoños permanecían tumbados, y escondidos. O'Brien (1984) observó, sin embargo, que el comportamiento postparto de las cabras cimarronas varía con la edad de la madre. Holst (1980) se aperció de que el comportamiento postparto puede ser modificado también en las cabras cimarronas en relación con la disponibilidad del forraje.

Los ungulados, así como otros mamíferos, tratan de limitar el peso en el útero puesto que su defensa depende de la rapidez de movimiento (Schaller, 1967). Sin embargo en el estado final de preñez, las dificultades para moverse son notorias y las hembras son más vulnerables a los predadores. Es probablemente debido a esta causa que las madres gestantes en esta etapa, en términos globales, son más vigilantes que en otros estadios.

A diferencia de lo que sucede en anfibios y reptiles, las hembras de mamíferos no proporcionan todo lo necesario a sus crías durante la gestación. Como una continuación, las madres deben suministrar grasas, minerales, etc., al neonato (Pond, 1977). Así pues, el vínculo materno-filial es más acentuado en los primeros días de vida del neonato. La madre toma en mayor grado la iniciativa de las interacciones: el aproximarse, el oler o lamer son más frecuentemente dirigidos por la madre.

La distancia entre madre y cría presenta un gradiente decreciente según aumenta la edad de la cría. Esta distancia fué menor entre neonatos y madres que entre las hembras del grupo. Nuestros resultados indican que la madre permanece en las proximidades del neonato durante los primeros días después del parto, observándose una estrecha relación madre-cría en la que la madre es la responsable de mantenerla. Tal y como Lickliter (1984) indicó para las cabras cimarronas las crías son responsables de acercarse y mantener la proximidad con la madres después de la primera semana del parto.

Según aumenta la edad de las crías, éstas se van haciendo más independientes. Clutton-Brock et al. (1982) observaron en Ciervo que fue a partir de las primeras tres semanas cuando más cambió el comportamiento tanto de las madres como de las crías. Clutton-Brock y Guinness (1975) también observaron que mientras en ese primer período de 3 semanas las crías raramente se tumbaron cercanas a sus madres, este comportamiento se acentuó cuando las crías superaron las 3 semanas de edad.

Resumen

Los ungulados son considerados como los más precoces de los mamíferos debido a su rápido desarrollo motor, el cual lo adquieren para evitar ser predados. El período reproductivo implica una mayor vulnerabilidad e indefensión tanto por parte de los neonatos como por parte de las hembras. Las hembras de ungulados en esta etapa de su vida se vuelven más vigilantes y huidizas pero sin duda la parte más vulnerable del grupo corresponde a los neonatos. El primero que ha atendido a este aspecto en ungulados presentando una acertada revisión, ha sido Walther (1961, 1966 y 1978) quien en su estudio de las relaciones maternofiliales ha descrito dos estrategias generalizadas en este grupo. El clasificó a las crías de ungulados en "followers" o seguidores, si ellos se mantuvieron físicamente próximos a sus madres después del parto, y como "hiders" u ocultadores si pasaron los primeros días o incluso semanas después del parto, escondidos a cierta distancia de sus madres. Esta clasificación ha sido seguida por Lent (1974), Estes (1974), Geist (1974a) y Leuthold (1977). Sin embargo, incluyendo otros aspecto como es el caso del comportamiento de las hembras, Geist (1981) ha completado más esta revisión. Así este autor ha aceptado la clase de ungulados denominada "hiders" u ocultadores, pero ha dividido a los seguidores en tres subcategorías: "swampers" o sobrepobladores, "defended followers" o seguidores defendidos y "montane followers" o seguidores de montaña. A pesar de estas clasificaciones, no existe siempre una clara diferencia en el tipo de comportamiento madre-cría y a veces existen controversias para la misma especie. Así por ejemplo hay confusión si el joven del género *Capra* debe clasificarse como "ocultador" o "seguidor" (Lent, 1974; Schaller, 1977). Walther (1961) describe a la *Capra ibex* como "seguidora" en cautividad. Lydekker (1898) y Savinov (1963) consideran a las íbices del norte de Africa y a las de Siberia como "ocultadoras". Couturier (1962) considera que los íbices

Europeos tienen un comportamiento plástico. Cuando las crías nacen en un terreno muy escarpado, los desplazamiento con la madre se retrasan. Lent (1974) considera que los íbices y las cabras poseen un débil desarrollo del comportamiento "ocultador" con fases cortas de aislamiento y sugiere que existe considerable plasticidad en su comportamiento influenciado quizás por diferencias genéticas, tradicionales o alguna combinación de estos factores. Rudge (1970) considera que el comportamiento "ocultador" sólo se observa en las formas silvestres y cimarronas pero no en las domésticas, las cuales deberían clasificarse como seguidoras. Y es probable que el comportamiento de ocultador puede haberse perdido como consecuencia de la domesticación (Tennessee y Hudson, 1981).

La lactancia no es sólo un medio de alimentación por parte de la madre hacia su cría, sino que este mecanismo establece un vínculo de trascendental importancia. La lactancia tiene un fin nutricional tanto como el mantenimiento del lazo materno-filial. Este vínculo se establece después del parto y varios autores han estudiado cuando y como se produce. Klopfer *et al.* (1964) sugieren que la madre marca al choto al lamerlo y a través de su leche. El lamer puede transferir la microfauna del rumen al cuerpo del choto, mientras que la ingestión y digestión de la leche y la consiguiente defecación puede influir en la boca, cuerpo y olores anales. La "etiqueta" puede cambiar a lo largo del tiempo y ser sustituida por otras características. Un choto etiquetado puede ser reconocido y aceptado por su propia madre pero rechazado por otra madre, por el contrario un choto no etiquetado puede ser aceptado incluso unas horas después del parto. Según nos adelantamos en la ontogenia de las crías, las relaciones madre-cría van dando paso a las relaciones entre crías. Las hembras con recién nacidos son tendientes a formar grupos denominados "nursery bands" (Geist, 1971). Esto también ha sido observado en Ibex por Nievergelt (1967) y Burckhardt (1961). Las crías pronto forman grupos juveniles, como es típico en Ibex y Markhor (Walther, 1961), ganado ovino (Schloeth, 1961), Alce (Altman, 1963), Waterbuck (Kiley-Worthington, 1965) y Kob de Uganda (Leuthold, 1967). Smith (1954) observó que las crías en este período llegan incluso a mantener un lazo más fuerte entre ellas que con sus respectivas madres. Geist (1968) apunta que existe en las ovejas una tendencia a asociarse entre individuos de igual tamaño de cuerpo y cuerna. Estas asociaciones contribuyen de forma clara en la ontogenia social de los individuos.

En total se recogieron 57 horas de observación en los meses de Abril a Junio de 1984 y de 1985 en las Sierras de Cazorla y Segura. Los datos se registraron a intervalos de 1 hora para estimar la distancia al individuo más cercano dentro del grupo siempre en un radio máximo de 50 m., también se recogía actividad y posición (periférica o central) de cada uno de los miembros del grupo. Un animal se consideró central si estuvo dentro de un área circunscrita por las líneas imaginarias que unen a los animales más externos del grupo y periférico si participó de las líneas que enlazan desde fuera a los individuos del grupo (Clutton-Brock *et al.*, 1976). Además en intervalos de 1 minuto recogimos la actividad de la madre y su cría ("Scan sampling method", Altmann, 1974). Como una medida de vigilancia de las hembras adultas durante la toma de alimento, contabilizamos el número de veces que levantaba la cabeza cada "hembra focal" durante intervalos de 1 minuto. Siempre que se produjeron interacciones sociales entre madre y cría fueron registradas, así se tomaron datos sobre la frecuencia de aproximarse hembra y cría, así como la duración de los comportamientos de mamar o lamer. La edad de las crías fue determinada según tres clases identificables por caracteres corporales tomando como referencia los del nacimiento y calculando así su edad aproximada en semanas.

Las hembras tienden a permanecer junto a sus neonatos, de forma más cercana cuanto más jóvenes son éstos. Estos patrones de distribución indican una asociación más cercana entre madres y crías que entre hembras adultas. Nosotros además observamos que las hembras de monteses tienden a aislarse del rebaño uno o más días antes de dar a luz, tal y como ha sido descrito por la Ibex de los Alpes (Couturier, 1962) y Cabras cimarronas (Rudge, 1970) y lo hacen en terrenos muy accidentados de forma similar a lo que apuntan Geist (1971a) y Walther (1961) para las ibex. El aislamiento de las hembras en el período que rodea al parto, de su grupo social contribuye a hacer tanto a madres como a crías más inconspicuas a la vista de los predadores (Lent, 1974; Geist, 1982). Parece ser típico de caprínidos y rupicaprínidos el que sus recién nacidos sigan y permanezcan con sus madres (Walther, 1961; Brandborg, 1955

Cap. V.B: Comportamiento maternal.

y Holroyd, 1967). Los caprínidos no ingieren la orina y heces de los recién nacidos (Walther, 1961), contrariamente a lo que sucede en Antílopes, Gacelas y Ciervos, y lo cual es esencial en especies en las que los jóvenes se esconden ante la presencia de los predadores, puesto que pondrían de manifiesto su posición. Otro tipo de estrategia es el incremento de la vigilancia por parte de la madre, en particular cuando el neonato está en pie más que cuando está tumbado. Una tabla de contingencia reveló que las crías estuvieron significativamente más en posición central que las hembras ($\chi^2 = 41,99$, gl. = 1, $P < 0,001$), manteniéndose así más protegidas de los predadores. Las hembras al final de la gestación fueron más vigilantes que las hembras lactantes en grupos de dos ($z = 2,13$, $P = 0,016$; Test de la U de Mann-Whitney). según aumenta la edad de las crías, éstas se van haciendo más independientes. Clutton-Brock *et al.* (1982) observaron en Ciervo que fue a partir de las primeras tres semanas cuando más cambió el comportamiento tanto de las madres como de las crías. Clutton-Brock y Guinness (1975) también observaron que mientras en ese período de 3 semanas las crías raramente se tumbaron cercanas a sus madres, este comportamiento se acentuó cuando las crías superaron las 3 semanas de edad. Las monteses jóvenes fueron menos cuidadas conforme ellas fueron creciendo tal y como ha sido referido por Lent (1974) para varias especies de ungulados. El lamer se realiza también con mayor frecuencia por la madre hacia su cría que a la inversa (tabla V.B3), siendo más frecuente durante la primera semana después del parto (12,45 veces por hora la madre a la cría, 0,73 la cría a la madre) que durante las 2 semanas siguientes (0,61 veces por hora la madre a la cría y 0,09 la cría a la madre). Por el contrario, la duración de los pulsos de lamer es similar en ambos períodos ($\bar{x} = 16$ seg., $n = 27$, $s = 21,1$ para la primera semana después del parto, $\bar{x} = 16,9$ seg., $n = 29$, $s = 22,8$, para la segunda y tercera semana después del parto ($z = 0,04$, $P,05$; test de la U de Mann-Whitney).

Tablas y figuras.

Tabla V.B1: Distancia al vecino más próximo entre madre y cría y entre hembras con crías durante la segunda y tercera semana después del parto.

	Distancia al vecino más próximo			X2	gl.	P<
	0-5 m.	5-15 m.	15-50 m.			
Madre-cría	196	29	4	285,5	2	0,001
Hembra-hembra	56	66	39	6,94	2	0,05

Tabla V.B2: Cambios de actividad de la madre de Cabra montés dependiendo si la cría estuvo levantada o tumbada

Comportamiento de la cría	Comportamiento de la madre			Minutos de observación de la cría
	Mirando alrededor	Tumbada	Alimentándose	
Levantada	77,8%	10,8%	56,2%	389
Tumbada	22,2%	89,2%	43,8%	411
Minutos de observación de la madre	149	204	447	800

Tabla V.B3: Posiciones central y periférica de los individuos hembras y crías en los grupos maternos.

	Periferia	Central	X2	gl.	P
Hembras	155	71	31,22	1	<0,001
Crías	74	125	13,07	1	<0,001

Tabla V.B4: Frecuencia y duración de las interacciones entre madre y su cría en dos diferentes períodos después del parto (t1=2.73 h.; t2=54.33 h.)

	1 ^a semana				2 ^a y 3 ^a semana			
	Frecuencia (n/t1)	\bar{x}	n	ds.	Frecuencia (n/t2)	\bar{x}	n	ds.
Mamar	3,30	77,1	9	54,2	1,60	26,5	73	17,7
Lamer (madre a cría)	12,45	16,0	27	21,2	0,61	16,9	29	22,8
Lamer (cría a madre)	0,73	-	-	-	0,09	-	-	-
Aproximarse (madre a cría)	6,96	-	-	-	0,39	-	-	-
Aproximarse (cría a madre)	1,83	-	-	-	0,86	-	-	-
Rechazar (madre a cría)	0	-	-	-	0,13	-	-	-

TASA MEDIA VECES LEVANTA CABEZA/MIN.

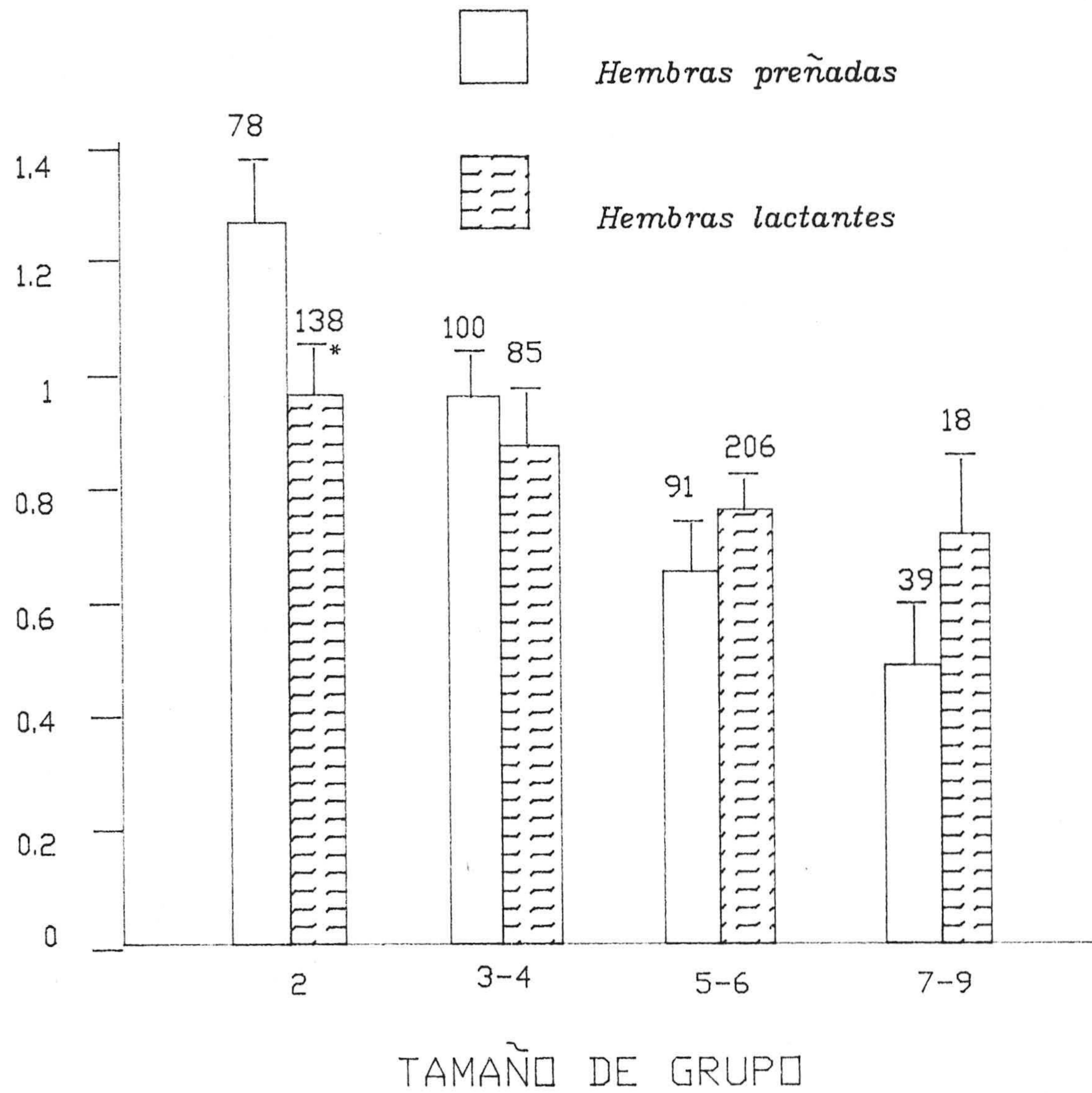


Figura V.B1: Relación entre tamaño de grupo y tasa media de veces que levantan la cabeza por minuto en hembras preñadas y lactantes de cabra montés. El tamaño de la muestra se indica encima de cada histograma; líneas muestran el error estandar (* indica $P < 0.05$ para hembras preñadas vs. hembras lactantes).

Capítulo IV.B:
COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO

Introducción

Cuando nos preguntamos sobre la función última del comportamiento de una especie particular, nos estamos preguntando el por qué es una especie diferente de otra. Una de las razones más probables para tales diferencias es que las especies han evolucionado en relación a diferentes presiones ecológicas, tales como abundancia y distribución de alimento y predadores.

La mayoría de los ecólogos piensan que la competencia puede jugar un papel central en la evolución de las diferencias en el comportamiento alimentario de los animales. Quizás la mejor prueba de esta hipótesis es buscar las preferencias alimentarias de especies relacionadas, puesto que al tener un ancestro común, se puede predecir que deberían tener similares preferencias alimentarias. El ejemplo más conocido de divergencia dietética son los pinzones de las islas de los Galápagos (Alcock, 1979).

Selección del alimento

Según Alcock (1979), las preferencias por un determinado alimento corren paralelamente a:

- 1) la habilidad para localizar alimento adecuado,
- 2) habilidad para cogerlo.

Pero a su vez los individuos tienden a hacer más "eficaz" su alimentación:

- 1) Haciendo mínimo el tiempo gastado en forrajear (así disponen de más tiempo para otras actividades) (McArthur, 1972; Pyke *et al.*, 1977; Schoener, 1971).
- 2) Obteniendo una máxima energía del forraje consumido.

Varios factores influyen sobre la calidad del forraje, el más importante de ellos viene representado por el estado de crecimiento de la planta. La calidad de la vegetación (medida en términos de contenido de nitrógeno, constituyentes de la pared celular y digestibilidad de la materia seca) es máxima entre Mayo y Junio, en las áreas mediterráneas cuando el crecimiento de las plantas es máximo para poco después empezar a declinar (Hanley, 1982a). Además los rumiantes de zonas templadas deben enfrentarse a una difícil situación en el invierno, cuando la calidad del forraje es baja y la toma está limitada por la tasa de paso del alimento (Van Soest, 1965).

Uno de los primeros modelos de la teoría de óptimo forrajeo es el que relaciona la preferencia por determinadas unidades de alimento y el tiempo de búsqueda (Vedder, 1983). El autor sugiere que, cuando la disponibilidad de alimento es baja, los animales deberían o bien incluir alimento de baja calidad en la dieta y por tanto disminuir el tiempo de búsqueda, o bien, incrementar los desplazamientos a costa de un mayor consumo energético con el fin de obtener un alimento de alta calidad.

Según Hanley (1982b) existe una base nutricional para la selección de alimento en ungulados y unas razones sobre por qué los ungulados seleccionan tipos específicos de alimento, basadas en cuatro parámetros morfológicos:

1.-Tamaño del cuerpo. Kleiben (1961) estimó que la tasa metabólica basal de mamíferos (kcal./día) representa aproximadamente 70 veces las tres cuartas partes del peso de su cuerpo (en kg.). Así, aunque mamíferos mayores requieren más nutrientes por día que los otros más pequeños, sus requerimientos relativos (por unidad de peso de tejido corporal) son más bajos.

Así Bell (1969 y 1971) expone que donde la cantidad de

alimento es un factor limitante, tener un tamaño de cuerpo pequeño es ventajoso, mientras que donde la calidad es el factor limitante, tener un gran tamaño de cuerpo sería lo ventajoso.

2.-Tipo de sistema digestivo (cecal o rumiante) como determinante de la dualidad tiempo/energía dentro de la cual el ungulado puede alimentarse de forma selectiva. Donde la cantidad de forraje es limitante, el sistema digestivo de rumiante es ventajoso mientras que donde el factor limitante es la calidad, el sistema cecal es el ventajoso.

3.- La tasa volúmen rumino-reticular con respecto al peso del cuerpo determina el tipo de comida que el rumiante procesa más eficazmente. Las paredes celulares de las plantas están compuestas primariamente de celulosa, hemicelulosa y lignina. La celulosa es digestible por el rumen y microbios cecales; la hemicelulosa puede o no ser digestible (según la clase específica), y la lignina no se considera digestible.

Por otro lado, las plantas de rápido crecimiento poseen tejidos y hojas de reciente formación con finas paredes celulares y una elevada proporción de contenido celular. Sin embargo, plantas herbáceas maduras y tejidos leñosos, generalmente tienen gruesas paredes celulares, compuestas primariamente por celulosa en pastos y un elevado nivel relativo de lignina en arbustos. Con el fin de beneficiarse de una dieta elevada en celulosa, el alimento debe ser retenido en el rumen por un espacio suficiente de tiempo como para digerirlo.

Para un animal con un rumen relativamente pequeño, el llenado de éste se alcanza en un período de tiempo corto, consecuentemente la toma voluntaria de alimento estaría más restringida a una dieta baja en celulosa. Un animal con un gran rumen, sin embargo, dispone de una tasa de "voltear" el alimento, relativamente lenta y por lo tanto mantendrá una partícula de alimento concreta por un largo período de tiempo a

pesar de su elevada tasa de consumo de comida. La toma voluntaria no está tan restringida como en los animales de pequeño rumen. Así pues, un gran rumen es ventajoso para subsistir con una dieta alta en celulosa (ej. gramíneas).

La lignina además de no ser digestible, interfiere con la digestión de la celulosa. Por tanto, sería desventajoso para un animal con rumen grande consumir una dieta relativamente alta en lignina (ej. especies ramoneadoras). Una baja tasa de "voltear" la comida en el rumen en tal caso reducirá grandemente la eficiencia de la fermentación del rumen. Por otro lado, una elevada tasa de "voltear" el alimento en el rumen será ventajoso para un animal con una dieta alta en lignina. Los contenidos celulares de las plantas son digeridos muy rápidamente y el paso rápido de las paredes celulares lignificadas sería beneficioso. Para subsistir, un rumiante con tal dieta, sin embargo, debe ser capaz de obtener una dieta relativamente alta en contenido celular y no gastar tiempo y energía procesando lignina y celulosa simultáneamente.

4.- El tamaño de la boca determina la habilidad del animal para recolectar fracciones de plantas individuales. Los animales con bocas pequeñas son más capaces de seleccionar el alimento en sus distintas partes que los animales con grandes bocas.

Existen ventajas y desventajas asociadas con los posibles valores de cada uno de los cuatro parámetros expuestos: tamaño del cuerpo, tipo de sistema digestivo, volumen rumino-reticular y tamaño de la boca. La combinación óptima de valores es sin embargo dependiente no sólo de la naturaleza del forraje, sino también de las restricciones del clima (Moen, 1973; Western, 1978) y de la predación (Geist, 1974) tanto como de la potencial organización social para modificar estos factores (Jarman, 1974; Geist, 1974b).

Todo esto no implica que existan otros factores nutricionales del forraje o compuestos secundarios de las plantas que sean importantes en la selección de forraje en ungulados.

Relación alimento/comportamiento en bóvidos

Está comprobado que existe relación entre las adaptaciones ecológicas y el comportamiento de los individuos. Los primeros trabajos aparecidos sobre este tema han sido estudios realizados en aves (Crook, 1965), en primates (Crook y Gartlan, 1966; Crook, 1970) y luego de forma similar en ungulados (Child, 1969; Estes, 1974; Geist, 1974b; Jarman, 1974; Leuthold, 1975). Estos últimos vienen referidos sobre todo a bóvidos africanos, lo cual es fácilmente explicable si tenemos en cuenta que representan un tercio de todos los ungulados existentes en el mundo, y constituyen un grupo relativamente homogéneo que muestra una pronunciada radiación.

En general, las especies de ungulados deben resolver dos problemas: alimentarse y evitar ser comidos (Eisenberg y Lockhart, 1972). En esencia, ellos deben desarrollar estrategias con las que conseguir sus requerimientos energéticos para vivir, crecer y reproducirse, sin exponerse demasiado al riesgo que supone la predación u otras causas de muerte (Schaller, 1977).

Jarman (1974) discute diversas relaciones entre las comunidades vegetales en que viven los antílopes en términos de dispersión de comida y alimentación, tamaño corporal, tamaño del grupo (ver capítulo III.D), comportamiento antipredador (ver capítulo V.C), comportamiento reproductivo y organización social. Este tipo de relaciones han sentado las bases para las 5 clases de bóvidos que establece Jarman. Ahora bien, hemos de decir que el trabajo perseguido por Jarman acontece de una falta de visión evolutiva que podemos suplir considerando el trabajo posterior de

Estes (1974), el cual intenta seguir la línea evolutiva de los bóvidos, asumiendo que las formas primitivas eran solitarias y de bosque, y que las especies gregarias son filogenéticamente más avanzadas, poniendo un énfasis especial en el "proceso de socialización" asociado con la transición de habitats cerrados (bosque) a otros más abiertos (sabana). Vamos a resumir ahora estos dos revisiones por tratarse de dos trabajos clásicos que explican y relacionan acertadamente en cada uno de sus apartados, la relación alimento y comportamiento.

En la **clase A**, las especies más características son el Duikero (*Cephalophus sp.*) y el Dikdik (*Madoqua sp.*).

Las especies pertenecientes a este grupo son muy selectivas en su alimentación, sólo comen de los arbustos sus partes más nutritivas: yemas, rebrotes, flores y frutos, lo que representa una mínima parte de la planta. El alimento pues, es escaso y disperso espacialmente, por lo que la competencia entre los individuos es muy grande. Así pues, lo primero que se deduce es que estos animales serán de pequeño tamaño, pues el alimento es escaso y el bosque impide una mayor biomasa animal. Un ungulado pequeño ingiere poca cantidad de comida, pero necesita, debido a su elevada tasa metabólica, que ésta posea un elevado valor nutritivo, por lo tanto, un pequeño antílope elige las partes más nutritivas, mientras que uno grande ingerirá grandes cantidades de alimento de mayor calidad.

Esencialmente, los antílopes deben elegir entre gastar tiempo buscando poca comida de alto valor nutritivo o aceptar comida más abundante pero de menor valor. El tipo de alimentación de esta clase variará durante el año, oscilando según aparezcan distintas formas (yemas, flores, frutos, rebrotes), pero estará presente durante todas las estaciones, por lo que los animales no necesitarán de grandes desplazamientos para encontrar comida. Por otro lado, el territorio donde se establezcan deberá ser defendido de los demás congéneres, pues el alimento no se encuentra en con-

centraciones suficientes para mantener a un grupo numeroso de individuos.

Estos ungulados se alimentan de plantas arbustivas, lo cual nos lleva a suponer que su habitat será de bosque, en el cual la detección de las presas por parte de los predadores viene facilitada sobretodo por el sonido, puesto que la detección visual es difícil. Así pues, a lo largo de la evolución, han desarrollado adaptaciones para minimizar el ruido; sus pasos por ejemplo, se hacen suaves y ligeros, y la comunicación olfativa alcanza un gran desarrollo, siendo utilizada en la delimitación del territorio: los excrementos, la glándula preorbitaria y otras glándulas son muy empleados en este sentido.

El territorio del macho le provee a él, a su pareja, y en ocasiones a su cría, de todos los recursos necesarios a lo largo de todo el año, durante varios años. Se trata de un área suficiente para sus necesidades, por lo que son altamente sedentarios. Para conseguir los derechos de cruzamiento con una hembra, el macho sólo tiene que permanecer con ella y excluir a otros machos, lo que consigue con el lazo de pareja y la defensa del territorio.

A este grupo pertenecen los bóvidos considerados más primitivos, dado su parecido con el ancestral *Eotragus* del cual se supone descenden todos los bóvidos; éste era de pequeño tamaño y según parece establecía territorios en el bosque. Así pues, los duikers (*Cephalophus sp.*) y los dikdik (*Madoqua sp.*) son los mejores representantes vivos de este grupo, siendo machos y hembras territoriales. Los dikdik se establecen por parejas en pequeños territorios que delimitan olfativamente. Los duikers se restriegan la glándula preorbitaria entre los cónyuges, lo cual ayuda a fortalecer el lazo de la pareja. En ocasiones, son también capaces de formar grupos temporales, cuyo significado es importante evolutivamente, pues representa una cierta potencialidad para formar rebaños.

En la segunda clase o **clase B**, las especies más características son: Redunca (*Redunca sp.*), Oribi (*Ourebia ourebi*), sitatunga (*Tragelaphus spekei*), Antílope enjaezado (*Tragelaphus scriptus*), Gerenuk (*Litocranius walleri*) y Pequeño kudú (*Tragelaphus imberbis*).

Se incluyen en esta clase los bóvidos cuya alimentación es a base de sólo plantas arbustivas o sólo herbáceas, siendo siempre muy selectivos en cuanto a las partes de la planta que ingieren, pues aunque hay un cierto aumento de tamaño del cuerpo en relación a la clase anterior, éste no es suficiente como para abandonar la selección de las partes más nutritivas. Su dieta presenta una variación estacional, como la ya mencionada para la clase A, pero necesitan mayores territorios para realizar pequeños desplazamientos.

La severa defensa del territorio que mostraba el grupo A sufre aquí una cierta relajación: los machos territoriales permiten la presencia de machos jóvenes en su territorio, pero siempre son subordinados frente a éste. Las hembras no son territoriales ni toman parte en el mantenimiento del territorio, forman grupos de 3-6 individuos de composición inestable. Como consecuencia de la territorialidad de los machos adultos, aparecen los llamados rebaños de machos solteros; se trata de animales subadultos que aún no han adquirido un territorio y no les es permitido el paso a los territorios establecidos. Los machos adultos son solitarios, a diferencia de los de las clases C y D. Difieren de las especies de la clase A en que cuando se acaban los recursos, se unen en grupos más grandes, aparentemente abandonando los territorios. El territorio del macho es suficiente para él, pero no para las hembras que pasan en grupos reducidos a través de su territorio, así por ejemplo, las hembras del Gerenuk frecuentan áreas que abarcan varios territorios y por lo tanto no están permanentemente atadas a un sólo macho. En el caso del Redunca, los machos mantienen a una ó más hembras semipermanentemente dentro de sus territorios.

Cuando hablamos de transición entre especies de costumbres solitarias y de costumbres sociales, estamos hablando de evolución. Se considera que los ungulados han evolucionado de formas asociales a formas más gregarias, indicativo de ello es la apreciación de una tendencia hacia la formación de grupos en todos los antílopes solitarios, aunque tales rebaños suelen ser asociaciones débiles entre hembras que frecuentan una misma zona. Este podría ser un primer paso hacia la formación de rebaños; para conseguir dar este paso, debemos considerar la formación de la pareja territorial, característica de los primitivos antílopes de bosque, la cual es un paso en la trama evolutiva, puesto que la hembra ha tenido que abandonar su territorialidad y su lazo de pareja antes de pasar a ser sociable. A la vez, debemos considerar un cambio en el habitat, el cual debería presumiblemente preceder a cualquier cambio en la organización social, es decir, cualquier cambio en el comportamiento estará correlacionado con un cambio de nicho ecológico, pues siempre debe existir un estímulo para alterar los ya adaptados modelos de comportamiento a un medio dado.

En la **clase C**, la alimentación es a base tanto de plantas arbustivas como herbáceas. Aunque todavía existe bastante selección, su dieta cambia estacionalmente, por ejemplo, en los casos de la Gacela de Thomson (*Gazella thomsoni*), el Kob (*Kobus sp.*) y el Antílope saltador (*Antidorcas marsupialis*), el comportamiento alimentario es típicamente flexible; durante la estación de lluvias es a base de plantas herbáceas, mientras que durante la estación seca, es fundamentalmente a base de plantas arbustivas. Estos cambios estacionales de dieta vienen reforzados por los cambios correspondientes de habitat, y ambos a su vez condicionan el tamaño del grupo que en campo abierto llega a alcanzar la cifra de 200 individuos, aunque lo normal es una variación de entre 6 a 60 animales.

Los machos adultos son territoriales, mientras que las hembras son abiertamente gregarias, pero ésto se ve influido tanto por la estacionalidad como por la cantidad de comida disponible, es decir, se per-

mite la territorialidad como forma de vida en áreas donde la diversidad y la productividad de la comunidad de plantas es lo suficientemente grande y continúa como para mantener a una población de un área concreta. Por esta razón, en algunos casos, el comportamiento territorial sólo se da parte del año y siempre coincidiendo con la época de celo cuando la competencia por el "recurso sexual" obliga a ello. La carencia de recursos o una elevada densidad de individuos puede obligar a una población a abandonar el sistema de territorios y permitir la ruptura de las distancias interindividuales.

Es errónea la idea generalizada de que estos animales se organizan en harenes, si por harenes entendemos una asociación estable, o permanente, entre un macho adulto y un grupo fijo de hembras, como ocurre en la Cebra de planicie (*Hippotigris quagga*) o de montaña (*Hippotigris zebra*). Por el contrario, en este grupo, los machos establecen sus territorios en las áreas más productivas, y las hembras viajan en grupo de uno a otro. El atractivo de un territorio para una hembra se basa en los recursos que posee y nunca en el macho propietario. Así pues, el área que ocupa una población se halla dividida en un mosaico de territorios y cada rebaño de hembras frecuenta un área que abarca varios de estos territorios.

Los machos territoriales expulsan a todos los restantes machos de su territorio, como consecuencia de esta actividad, los machos jóvenes, sub-adultos y adultos que no poseen territorio se ven obligados a retirarse a una zona marginal, donde forman grupos de machos solteros, en los cuales se organizan a través de una jerarquía de dominancia. Sólo los machos que ocupan una elevada posición en esta jerarquía pueden intentar conseguir un territorio y así obtener los derechos de reproducción por la posesión de una zona de terreno, pero en ningún caso por una posesión permanente de un grupo de hembras. Los machos de Impala (*Aepyceros melampus*), por ejemplo, se establecen en territorios de los que excluyen a cualquier intruso de su mismo sexo. Si pierden su territorio ante otro macho, se reintegrarán en el rebaño de machos solteros, situándose en una

posición muy baja en la jerarquía, debiendo alcanzar de nuevo un alto status antes de volver a intentar conseguir un territorio. Así pues, es evidente que exista una competencia entre los machos por conseguir los territorios que poseen recursos atractivos para las hembras. De todas formas, a pesar de la marcada territorialidad de la especie, en ocasiones la carencia de recursos obliga a toda una población a migrar, existiendo poca organización en las poblaciones durante estos traslados.

Una vez que un macho consigue un territorio, debe advertir su presencia, por esta razón, el dimorfismo sexual es muy marcado y en habitat abiertos, las "exhibiciones comportamentales" o "displays" visuales alcanzan un gran desarrollo. Se trata de los ungulados con un mayor repertorio de comunicación, la amplia variedad de habitat en que se encuentran (desde bosque a semi-desierto) les ha hecho desarrollar una comunicación visual y acústica, sin perder la olfativa. Por el contrario, en el caso del Kob de Uganda (*Kobus kob*), vemos como una especie que defiende territorios muy pequeños ("lek system") en condiciones de excelente visibilidad, ha perdido el marcaje olfativo.

Desde un punto de vista evolutivo, el macho adulto ha tenido que modificar muy poco su comportamiento para adaptarse a este tipo de organización social. La única concesión importante que ha requerido el macho territorial es la tolerancia hacia las hembras en rebaños. Las hembras que se asociaron, ganaron independencia de las zonas más boscosas y a la vez, de un macho exclusivo, y con ello la oportunidad de compartir un área mayor que incluyera varios territorios. Los propietarios que fueron más tolerantes hacia las hembras en grupos, fueron favorecidos con más oportunidades de reproducirse, y ésto lo lograron las especies que salieron a la sabana. La pradera permite mantener una mayor biomasa, lo que se traduce en un aumento del tamaño corporal y del tamaño de los grupos, por lo tanto, las estrategias en general sufrieron un gran cambio.

En la clase D cuyas especies más características son: Ñu (*Connochaetes gnou*), Alcelafó (*Alcelaphus buselaphus*), Topi (*Damaliscus lunatus*), éstas se alimentan de plantas herbáceas que seleccionan poco en cuanto a la especie, pero bastante con respecto al estado de crecimiento de éstas. Este tipo de alimento abundante, pero de bajo valor nutritivo, permite mantener un cuerpo de mayor tamaño que el de los grupos anteriores, y permite unos niveles de biomasa mucho más elevados. Forman grupos muy numerosos debido a que el alimento es abundante y está distribuido de forma continua, además, el gran tamaño corporal es muy necesario para las largas migraciones en busca de pastos en óptimo estado de crecimiento.

La característica distintiva de esta clase es su facilidad para agregarse. Los machos adultos, al igual que en la clase C, pueden ser encontrados solos, pero las hembras y los machos jóvenes van invariablemente acompañados, en grupos de 6 hasta cientos de individuos, que se pueden agregar en inmensos rebaños de miles de animales, como en el caso del Ñu (*Connochaetes gnou*).

Podemos decir que existen en este grupo dos modelos estacionales de organización social: el sedentario y el nómada. En el primero se establece un mosaico de territorios que dura mientras existen suficientes recursos alimentarios; el modelo nómada, por el contrario, es el que se da en las migraciones en busca de comida. Algunas especies de la clase C mostraban alternancia estacional entre una organización social territorial y una fase migratoria, lo cual estaba relacionado con la cantidad de comida disponible. Pero mientras que las especies de la clase C confinan la actividad reproductora al período sedentario, en el cual existe un mosaico de territorios, los ungulados de la clase D pueden necesitar cruzarse durante la fase nómada o migratoria.

La organización social durante la fase sedentaria es muy parecida a la de la clase C, puesto que existen machos con territorios en los

que "pastorean" a las hembras, es decir, que las intentan mantener en su territorio. Los restantes machos forman rebaños de solteros y son expulsados hacia un habitat marginal por los machos territoriales; en este habitat, los recursos son pobres y la tasa de mortalidad es mayor. Sólo los machos de más alto estatus en el "Rebaño de Solteros" pueden intentar conseguir un territorio, gracias al cual tendrán posibilidad de cruzarse con las hembras que recorren en grupo el mosaico de territorios. En cuanto al mantenimiento de estos territorios, pierde importancia el canal olfativo, dado que en campo abierto son muy eficaces los "displays visuales".

Durante la estación seca, los animales se concentran en grandes rebaños poco estructurados, se trata de la fase migratoria, donde sólo una parte de los machos adultos obtiene derechos reproductivos dentro de estas agregaciones móviles. Este comportamiento de los machos por conseguir reproducirse sirve para establecer una cierta estructuración dentro del grupo. El macho del Ñu (*Connochaetes gnou*) consigue derechos reproductivos estableciendo un territorio donde quiera que la agregación nómada se detenga, los machos establecen su territorio donde hayan elegido establecerse las hembras y comenzando entonces un comportamiento de pastoreo. Es evidente que la territorialidad en esta fase está mucho más relacionada con la presencia de hembras que con los recursos de esa zona, como ocurría en las clases A, B y C. Los machos de la clase C establecen un territorio en un lugar atractivo para las hembras, pero pueden hacerlo en ausencia de éstas, por el contrario, en la fase nómada de la clase D, el macho se establece donde las hembras están en ese momento, sin tener en cuenta los recursos de ese lugar.

Como estamos viendo a medida que estudiamos estas 5 clases, una vez que los grupos sociales han comenzado a surgir, la selección natural favorece la evolución hacia organizaciones cada vez más gregarias y complejas como medio de conseguir densidades de población máximas, y de esta forma competir exitosamente por ser el herbívoro dominante en el

ecosistema. Pero grandes rebaños y altas densidades sólo se desarrollan entre las especies que invadieron los pastos, donde hay comida suficiente para todos, y donde los individuos pueden fácilmente mantenerse en contacto. El proceso de socialización de los bóvidos conduce a una reducción de la distancia social en los rebaños y al establecimiento de jerarquías.

Por último, en la clase E, la alimentación de las especies es mínimamente selectiva, la dieta comprende una gran variedad de plantas herbáceas y en ocasiones, también de plantas arbustivas. La variación estacional y regional en el tamaño del grupo está directamente asociada con diferencias en la cantidad y dispersión de la comida, como ya hemos visto anteriormente. Un claro ejemplo es el caso del Búfalo de bosque (*S.c. nanus*) y de sabana (*S.c. brachyceros*), una misma especie habitando dos zonas muy distintas.

Representan una importantísima biomasa en la sabana y la comida que ingieren es de bajo valor nutritivo y, por tanto, deben tomar grandes cantidades para mantener su tamaño.

Los traslados son muy frecuentes y viven asociados en grupos permanentes de cientos o incluso miles de individuos, con una variación en el tamaño del rebaño pequeña y sólo debida a fluctuaciones del alimento; así, el rebaño se divide durante la estación seca pero vuelve a reunirse al regreso de las lluvias.

Como carácter exclusivo de este grupo, en ningún caso existe territorialidad, los derechos reproductivos no vienen asegurados por la presencia de un sólo macho en un área determinada (su territorio), sino que es una jerarquía de dominancia la que regula el acceso a las hembras en estro. Así pues, el gasto de energía que se utilizaba en otros grupos para excluir a otros machos del territorio, aquí es utilizado en manifestar su dominancia frente a otros machos ante la presencia de hembras en estro.

Muchos machos sexualmente maduros conviven en el mismo rebaño, siendo las hembras fijas en los grupos, mientras que una pequeña proporción de machos forma rebaños de solteros que también se organizan según criterios de dominancia.

Los *Bovini*, tribu a la que pertenece el Búfalo, son considerados los bóvidos más evolucionados, igualmente el Eland es considerado el más evolucionado dentro de su tribu (*Tragelaphini*). El Búfalo manifiesta los más avanzados caracteres de vida social como son: la integración de machos y hembras en rebaños mixtos, defensa del grupo, mínima distancia interindividual y "espulgamiento" social. El Eland y el Búfalo son los únicos bóvidos africanos que poseen una jerarquía de dominancia entre los machos adultos, dentro de los rebaños reproductores, así pues, sería lógico suponer que este tipo de organización evolucionó a partir del sistema territorial, representando la completa integración de los sexos en rebaños nómadas, libres finalmente de limitaciones en sus movimientos y composición; y sustituyendo la territorialidad por el establecimiento de una jerarquía entre los machos, lo cual sería el siguiente paso en la evolución de los bóvidos. Esto último se ve apoyado por la existencia de jerarquías en los rebaños de solteros de muchas especies, que representaría un paso previo.

Estas aproximaciones comparativas de las adaptaciones son llamativas e importantes, pero tienen algunos problemas (Clutton-Brock y Harvey, 1979; Gould y Lewontin, 1979). Así pues, estos autores aducen lo siguiente:

1.- La explicación para las diferencias en la organización social en algunos casos han sido criticadas de ser inventadas para encajar los hechos.

2.- Estas relaciones entre los bóvidos aunque son plausibles

no consideran otras hipótesis alternativas.

3.- Las variables ecológicas tales como presión de predadores y manchas de alimento, se emplean de forma vaga. Así, mientras en aves, Crook (1965) dice que una mancha de alimento es responsable de la evolución de bandas; en ungulados, Jarman (1974) afirma que favorece la existencia solitaria. Por ejemplo, las aves de la familia *Ploceinae* que se alimentan de semillas, viven en bandadas. La explicación empleada es que los comedores de semillas seleccionan el vivir en bandas porque es la mejor forma de encontrar una mancha de alimento. Sin embargo, se podría igualmente haber sugerido que la predación selecciona el vivir en bandas y, como una consecuencia, las aves están forzadas a seleccionar zonas de alimento abundante, de forma que todas las bandas puedan obtener bastante para comer. En este caso, una dieta de semillas sería una consecuencia o efecto de vivir en bandadas y no la causa. Quizás la predación también selecciona el vivir en bandas en los insectívoros de bosque, pero ya que su dieta es incompatible con vivir en bandas, ellos tienen que alimentarse aislados.

4.- Una variable que se confunde en estudios comparativos es el tamaño del cuerpo. Así, Jarman dividió los ungulados en categorías de diferente tamaño del cuerpo. Pero la mayoría de los rasgos biológicos no incrementan en una relación 1:1 con el tamaño del cuerpo, su relación con el tamaño del cuerpo es alométrica (Gould, 1966).

5.- Resulta tentador, cuando comparamos especies, asumir qué diferencias son siempre adaptativas; pero algunas diferencias son sólo alternativas bajo las mismas presiones ecológicas. Un ejemplo sería: las ovejas usan cuernos para luchar y los ciervos usan astas. Los cuernos son derivados del hueso, mientras las astas son derivadas de la piel. Las diferencias entre cuernos y astas no implican necesariamente diferencias ecológicas, sino simplemente que la evolución trabaja con diferente

material para producir la misma función final. Quizás hay explicaciones adaptativas para la diferencia, pero tenemos aún que descubrirlas.

Estas críticas son importantes, pero no significa que los métodos comparativos hayan fallado; tanto el trabajo de Crook en aves como el de Jarman en antílopes han servido como modelos para trabajos ecológicos en otros grupos de especies con bastante aproximación. Los trabajos comparativos más recientes han intentado controlar estos problemas, y así cambios en la metodología han hecho la comparación entre especies más vigorosa.

Consecuencias ecológicas de una alimentación óptima: reparto de recursos.

Las especies en una comunidad pueden ser ordenadas a lo largo de unos ejes de forma continua y la competición entre dos especies puede medirse por el grado de solapamiento de su utilización (ver capítulo IV.A), siendo el eje más comunmente estudiado el de la alimentación.

Normalmente el alimento consumido por una especie es limitado por competencia. Cada especie es más eficiente utilizando su propia fuente de alimento. Así, las diferencias entre especies son una consecuencia de adaptaciones morfológicas y por tanto no pueden decirnos mucho acerca de la competencia entre generalistas y especialistas en el origen evolutivo de separación de nicho y anchura del nicho.

Hanley (1982a) considera que el incremento en la distancia recorrida da lugar a un incremento en la selección de las plantas por los herbívoros. Por tanto, nosotros planteamos la hipótesis de que las monteses deberían ser más selectivas cuando el alimento preferible es abundante (Primavera) pero deberían disminuir el tiempo de búsqueda cuando el alimento disponible es de poco valor nutritivo (Invierno). Esta hipótesis

está de acuerdo con el hecho de que el número de especies comidas por las monteses es más bajo en Invierno que en Primavera (Martínez et al., 1985).

Hanley (1982b) observa en el habitat del Alce y el Ciervo que en Junio cuando la calidad y cantidad del forraje son relativamente grandes en todos los microhabitat (Primavera), la mejor estrategia alimentaria consiste en la selección de plantas individuales. Sin embargo, en Octubre, la fenología de las plantas está notablemente avanzada, y el forraje "verde" es disponible sólo en microhabitat pequeños (denominados por Hanley como microhabitat "pocket"), donde la fenología se encuentra retrasada y es por lo tanto, que la mejor estrategia alimentaria gira en torno a la selección de esos determinados microhabitat. Por otro lado, puesto que la calidad de plantas herbáceas decrece más rápidamente que la calidad de plantas arbustivas (Hanley, 1980), la repartición más acertada en la estrategia de forraje sería en un período más temprano para el Alce (pascícola primario) que para el Ciervo (ramoneador primario).

Vivir en grupo

La vida en grupo proporciona notables ventajas como son la detección, evitación o defensa contra los predadores (ver capítulo V.C sobre comportamiento antipredador y capítulo V.B sobre comportamiento maternal de este estudio). Pero también la localización, manejo, defensa y explotación del alimento. Sin embargo, en grupos grandes existe la desventaja de que la competición por acceso al alimento es mayor que si de grupos pequeños se tratara. Así pues, los patrones estacionales en cambio cualitativo y cuantitativo, del alimento parecen estar orientados a estas fluctuaciones en el tamaño medio de los grupos.

Hanley (1982b) observa que durante Junio, el Alce y el Ciervo, rodeados por una abundancia de alta calidad mantienen la formación de grupos grandes, dentro de los cuales la competición es relativamente baja.

Sin embargo, cuando la estación es propensa a generar un decrecimiento en la calidad del forraje, la competencia dentro de los grupos se incrementa a la par que aumenta la selectividad por algunas plantas más ricas, y como consecuencia el tamaño del grupo decrece. Esta mayor selección también determina un mayor movimiento de los individuos para localizar plantas individuales.

Wrangham (1980) arguye que el vivir en grupo tiene diferente costo y beneficio para cada sexo. Para los machos, la fuente limitante del éxito reproductivo, son hembras fértiles, para las hembras, es el alimento. Una comparación a través de las especies de primates muestra que los grupos con fuertes vínculos entre las hembras, se observan cuando la especie explota alimento distribuido de forma discreta, manchas defendibles. Así es, que puede ser rentable para las hembras el defender áreas cooperando entre ellas contra otros grupos.

Cuando las relaciones entre las hembras son débiles, una razón puede ser que el alimento esté distribuido al azar a través del habitat (hojas y tallos). Tales fuentes no son defendibles y las hembras no tienen necesidad de formar fuertes vínculos con otras para obtener alimento. Tampoco se forman fuertes vínculos cuando la hembra se alimenta en manchas pequeñas de alimento de alta calidad como fruta madura (e.j. chimpancé). Aquí, las hembras pueden no viajar juntas porque ellas interferirían con otras en la obtención del forraje (Wrangham, 1980).

El costo de vivir en grupo incluye el incremento de la competencia por los recursos escasos, realizado a través de los desplazamientos agonísticos durante las interacciones de dominancia (Alexander, 1974). Brown (1964) fue el primero que introdujo la idea de "Defendibilidad Económica", para referirse al hecho de que la defensa de un recurso tiene un costo en términos de consumo energético o riesgo a ser herido, así como un beneficio de prioridad de acceso al mismo. Si el recurso es escaso, la

ganancia obtenida al excluir a otros, puede no ser suficiente para compensar el costo de la defensa. En este estudio, nosotros tratamos de comprobar la hipótesis de que la tasa de desplazamientos competitivos (número de veces que desplaza vs. número de veces desplazado) de un individuo alimentándose está relacionado con la estación del año (Invierno vs. Primavera).

Los hábitos alimentarios de las monteses han sido estudiados por varios autores (Couturier, 1962; Heptner *et al.*, 1966; Papageorgiou, 1974; Schaller, 1977; Palacios *et al.*, 1978; Martínez *et al.*, 1985; Martínez, 1988) pero las estrategias adaptativas del comportamiento que permiten a las monteses explotar su terreno físico no son bien comprendidas.

En este estudio investigamos la relación entre las tasas de movimiento cuando se alimentan, la disponibilidad de alimento y los desplazamientos agonísticos en las monteses de las Sierras de Cazorla y Segura.

Material y métodos

Los datos fueron recogidos por dos observadores a la vez cada uno centrado en diferente grupo. Las observaciones se realizaron durante las 4 horas anteriores al anochecer entre Diciembre de 1985 y Febrero de 1986, con un total de 11 días de observación. Durante Mayo de 1986, las monteses se observaron igualmente 4 horas al día, pero repartidas en 2 horas después de amanecer y 2 horas antes de anochecer, coincidiendo, al igual que en el caso anterior con los períodos de máxima actividad (Alados, 1986b). El número de días que ambos observadores recogieron datos en Primavera fue de 5 cada uno.

Durante el Invierno, se observaron tanto grupos de hembras con crías como grupos mixtos (formados por individuos de todas las clases

de edad y sexo), pero durante la Primavera, sólo se observaron grupos de hembras con crías.

Las clases de edad y sexo considerados fueron: hembras adultas (mayores de 2 años), hembras subadultas (de 1 a 2 años de edad), machos (mayores de 2 años) y jóvenes (machos y hembras menores de 2 años).

Al comienzo de cada observación, se recogieron los siguientes datos: fecha, hora, tamaño de grupo y composición, características del habitat y localidad. Las observaciones se realizaron según el método "Animal Focal" (Altmann, 1974) a intervalos de 1 min., recogiendo los siguientes parámetros: el alimento seleccionado (hierba o arbusto), número de pasos dados por minuto mientras se alimentaban (medidos según una sola de las patas), distancia al vecino más próximo (los chotos se excluyeron debido a la proximidad a que siempre se encuentran de su madre), y desplazamientos competitivos realizados o recibidos; todo ello junto con la edad y sexo de los sujetos que interaccionaban. Un desplazamiento competitivo es definido como la huída realizada por un individuo en respuesta a la aproximación de un segundo individuo. El número medio de pasos dados por minuto mientras pastan fue usado como un índice de selectividad del alimento siguiendo a Risenhoover y Bailey (1985).

El análisis de los datos de tasas de desplazamiento, se realizó mediante el método modificado de Altman (1977) denominado "Método de Interacciones Asimétricas". Esta modificación incluyó una corrección para el uso de "muestreos focales" en vez de la toma de datos "ad libitum" ("all occurrence method"). La tasa media individual para cada clase específica fue considerada como el número total de acciones por miembros de una clase x dividido por el tiempo total de observación en los miembros de esa clase.

La frecuencia total por hora individual de observación es $\Sigma N_{xj}/\Sigma T_{xj}$: donde N_{xj} es el número de veces que el comportamiento (desplazamientos realizados, recibidos o la suma de ambos) fueron realizados por el individuo x durante el periodo j . T_{xj} es el tiempo de muestreo focal en el individuo x durante el período j . Cuando el sujeto estuvo solitario, los datos fueron excluidos del análisis.

Con el fin de comprobar nuestra hipótesis sobre que la tasa de desplazamiento de un animal alimentándose está relacionada con el período del año, nosotros suponemos que los desplazamientos (emitidos o recibidos) se ajustan a una distribución de Poisson (Altmann y Altmann, 1977). Así con el fin de comparar las tasas de desplazamientos en el período de dos años, nosotros suponemos que las observaciones que siguen la distribución de Poisson son independientes y que es necesario comparar las tasas de ocurrencia dentro de cada período (Cox y Lewis, 1966, pp. 223).

Para comparar la dieta de las distintas clases estudiadas y durante cada época estudiada, se empleó el test del Chi cuadrado (ver material y métodos del capítulo III.B). También esta prueba fue utilizada para comparar el número de desplazamientos realizados y recibidos por las hembras adultas y subadultas en Invierno y Primavera.

También se compara entre clases el número medio de pasos dados por minuto por las monteses durante el Invierno a través de un Test de la Varianza, el cual es empleado para comprobar la igualdad o la homogeneidad del número de varianzas. Si las varianzas de varios grupos de muestras con iguales, entonces las medias pueden ser comparadas por el análisis de la varianza. Cuando los tamaños de grupo son iguales, la expresión es:

$$\hat{F}_{\max.} = \frac{\text{máx. varianza}}{\text{min. varianza}} = \frac{S^2_{\max.}}{S^2_{\min.}} \quad (\text{Sachs, 1982})$$

La prueba de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov puede confirmar que dos muestras independientes han sido extraídas de la misma población (o de poblaciones con la misma distribución). Este tipo de análisis estadístico no paramétrico ha sido empleado en este capítulo para analizar la tasa de movimientos de todas las clases de edad y sexo en pradera y zona arbustiva. Este test queda expresado por la fórmula:

$$\chi^2 = \frac{4D^2(n_1+n_2)}{(n_1+n_2)} \quad (\text{Siegel, 1985})$$

donde D ha sido obtenido de la expresión $D = \text{máxima } [S_{n1}(X) - S_{n2}(X)]$ (ver Siegel, 1985), y n es el tamaño de cada muestra.

Para analizar la relación tamaño de grupo y vecino más próximo, se empleó el test de Correlación de Rango de Spearman representado por r_s y expresado por la fórmula observada en el apartado de material y métodos del capítulo III.B

Para el análisis del nivel de interacciones sociales dentro de los grupos en los diferentes períodos del año, se realizó un test de significación para comparar frecuencias relativas, esta comparación es una equiparación de la probabilidad de dos distribuciones binomiales. Para com-

para dos frecuencias relativas p_1 y p_2 , la expresión es:

$$\hat{z} = \frac{|\hat{p}_1 - \hat{p}_2|}{p(1-p)(1/n_1) + (1/n_2)} \quad (\text{Sachs, 1982})$$

$$\text{donde además } p = (x_1 + x_2)/(n_1 + n_2)$$

El test de Fisher de Probabilidad Exacta fue empleado para comparar el número de desplazamientos realizados y recibidos en Invierno y Primavera entre las hembras subadultas. Este test es una prueba no paramétrica para analizar datos discretos (tanto nominales como ordinales) cuando las dos muestras independiente son de pequeño tamaño. La expresión es:

$$P = \frac{(A+B)! (C+D)! (A+C)! (B+D)!}{N! A! B! C! D!} \quad (\text{Siegel, 1985})$$

donde A, B, C, D son los valores de una tabla de contingencia y $N = \Sigma (A + B + C + D)$.

Por último, para comparar el número de desplazamientos y la tendencia a recibir o emitir estos entre las clases de hembras se procedió a realizar un test de la G de Woolf que viene expresado por la función $G = 2 \Sigma \text{observado} (\ln \text{observado} - \ln \text{esperado})$ (Sachs, 1982).

Resultados

En los resultados obtenidos en nuestro estudio, observamos diferencias en la dieta en las diferentes clases de edad y sexo estudiadas, siendo los jóvenes sobre todo pastadores, los machos adultos ramoneadores y colocándose las hembras en posición intermedia ($X^2=91,83$, gl.=2, $P<0,001$) (fig. IV.C1). En nuestras monteses, la dieta de las hembras es una mezcla de ramoneo y pastoreo, tanto en Invierno como en Primavera ($X^2=1,38$, gl.=1, N.S.). Si comparamos entre clases el número medio de pasos dados por minuto por las monteses durante el Invierno (tabla IV-C1), aparece una diferencia significativa entre las clases de edad y sexo estudiadas cuando se alimentan en pradera ($F(2,565)=4,7$, $P<0,01$) pero no cuando se alimentan sobre arbustos ($F(2,534)=1,2$, N.S.), siendo los machos más móviles que las hembras cuando pastan en pradera. Durante el Invierno, la tasa de movimientos (pasos por minuto) de las monteses de todas las clases de edad y sexo es mayor cuando se alimentan en pradera que cuando se alimentan en arbustos (test de Kolmogorov-Smirnov, $X^2=65,35$, gl.=2, $P=0,001$, para hembras, $X^2=25,34$, gl.=2, $P=0,001$ para jóvenes, $X^2=30,88$, gl.=2, $P=0,001$ para machos, tests de una cola). Similar diferencia fue también encontrada para las hembras en Primavera, única clase de edad y sexo estudiada (test de Kolmogorov-Smirnov, $X^2=20,43$, gl.=2, $P<0,001$, test de una cola) (tabla IV.C1).

Puesto que la calidad del alimento es mayor durante el período de crecimiento activo de las plantas (Primavera) y menor en Invierno (Hanley, 1982a), se espera una tasa más alta de movimientos mientras se alimentan cuando el alimento es abundante (Primavera) que cuando es escaso (Invierno). Esto ha sido observado para las hembras de Cabra montés tanto si pastorean como si ramonean (test de Kolmogorov-Smirnov, $X^2=120,29$, gl.=2, $P<0,001$; $X^2=123,33$, gl.=2, $P=0,001$, respectivamente, tests de una cola).

Dado que el grado de competencia por el alimento viene afectado por la distribución espacial de los individuos dentro del grupo, nosotros analizamos la relación entre movilidad mientras pastan (pasos por minuto), tamaño de grupo y distancia al vecino más próximo para hembras durante la Primavera y para hembras, machos y jóvenes durante el Invierno, tanto mientras pastorean como mientras ramonean (tabla IV.C2).

En primer lugar se observa que hay una relación negativa entre el tamaño del grupo y la distancia al vecino más próximo en la mayoría de los casos observados (r oscila desde -0,53 hasta -0,31, $P < 0,05$). La única excepción a esto eran los animales jóvenes en Invierno, cuando la correlación no era significativa para animales pastoreando y era positiva significativamente ($P < 0,001$) para animales ramoneando. La razón más probable que explica esto es que los jóvenes viviendo en grupos grandes se encuentran más seguros y no necesitan permanecer tan próximos a sus madres. Sin embargo, en general cuanto más grande es el grupo, más corta es la distancia al vecino más próximo.

La tabla IV.C2 muestra tal y como esperábamos que a excepción de las hembras cuando pastan en pradera en Invierno, hay una relación negativa entre el número de pasos dados por minuto mientras pastan y el tamaño del grupo y/o una relación positiva entre el número de pasos por minuto y la distancia al vecino más próximo.

Debido a que hay más alimento disponible en Primavera que en Invierno, sugerimos que la tasa de desplazamientos agonísticos debería ser mayor en Primavera, dado que las monteses tratarían de incrementar la calidad de su dieta. Además, los desplazamientos agonísticos deberían ser menos frecuentes en Invierno, puesto que el costo de la lucha excede el beneficio de alimento extra, obtenido cuando la calidad de éste es baja. Con el fin de comprobar esta hipótesis, comparamos la tasa de desplazamientos agonísticos en hembras adultas (mayores de 2 años) en In-

vierno y en Primavera. Y encontramos que los animales interactúan significativamente más en Primavera (5,93 desplazamientos por hora mientras se alimentan) que en Invierno (1,41 desplazamientos por hora mientras se alimentan) ($z=6,18$, $P<0,001$, "test de comparación de dos frecuencias relativas de una cola"). Una tendencia similar fue observada en hembras subadultas, entre 1 y 2 años de edad, aunque esta tendencia no fue significativa (1,16 desplazamientos por hora mientras se alimentan durante el Invierno, 3,21 desplazamientos por hora mientras se alimentan durante la Primavera; $z=1,21$, N.S. "test de comparación de dos frecuencias relativas de una cola") (tabla IV.C3).

El número de desplazamientos realizados y recibidos (tabla IV.C3) es diferente significativamente en Invierno y en Primavera en hembras adultas y en hembras subadultas ($X^2=13,30$, gl. = 1, $P<0,001$ para hembras adultas; test de Fisher de Probabilidad Exacta, $P=0,04$ de una cola para hembras subadultas). Durante la Primavera, las hembras adultas tienden a desplazar y las subadultas a ser desplazadas ($G=34,89$, gl. = 1, $P<0,001$) pero no durante el Invierno ($G=2,45$, gl. = 1, N.S.).

Así, el incremento de desplazamientos agonísticos realizados por las hembras adultas es responsable del incremento de interacciones competitivas recogidas durante la Primavera.

Discusión

Una razón que puede explicar el hecho de que la dieta entre las distintas clases de edad y sexo sea variable dentro de la misma especie, es que sólo los individuos más altos pueden alcanzar las ramas más altas, o bien que los machos dominantes pueden desplazar a las hembras de los lugares en que se alimentan y en consecuencia tienen acceso a áreas de máxima disponibilidad de alimento, como son las partes superiores de los

arbustos. Clutton-Brock et al. (1982) también observó diferencias en la dieta de ambos sexos, teniendo los machos de *Cervus elaphus* una dieta más rica en fibra que las hembras. Diferencias en la dieta de los individuos según la clase de edad y sexo a que pertenecen se ha observado también por Geist (1971a) y Shank (1982) en *Ovis* y Holisová et al. (1984) en *Capreolus*. Según Clutton-Brock et al. (1982), las diferencias en la dieta pueden deberse a que los animales tengan diferentes necesidades nutritivas en relación con el tamaño de su cuerpo. Sin embargo, la competencia entre los individuos puede jugar también un papel importante (Harrison, 1983).

La selección del alimento en ungulados depende de la relación entre el volumen rumino-reticular y el tamaño del cuerpo, así como de otras características morfológicas (Hanley, 1982a,b; Hanley y Hanley, 1982). Un animal con un rumen relativamente pequeño está adaptado a una dieta con alto contenido en células y/o lignina, es decir una dieta típica de plantas jóvenes. Convergentemente, un animal con un relativamente alto volumen rumino-reticular está adaptado a una dieta con alto contenido en celulosa, tal y como aparece en las gramíneas en los prados. En las hembras de Cabra montés es posible que la razón para su dieta mixta (ramoneadora y pascícola) sea debida a restricciones impuestas por el volumen rumino-reticular.

La teoría de forrajeo óptimo (MacArthur y Pianka, 1966; Schoener, 1971; Emlen, 1973) predice que conforme la dieta preferida se hace escasa y el tiempo de búsqueda necesario para procurar una cantidad suficiente de alimento se hace prohibitivamente grande, tiene lugar una expansión en la dieta para incluir alimentos menos preferidos. Puesto que la calidad del alimento es mayor en Primavera (período de mayor actividad vegetativa) que en Invierno, es razonable el que se observe una mayor tasa de movimiento cuando el alimento es abundante (Primavera) que cuando es escaso (Invierno). De una forma similar, Hanley (1982a) observó que los

movimientos en *Cervus elaphus* y en *Odocoileus hemionus* incrementaron en Junio cuando el alimento era abundante y de alta calidad. Roby y Thing (1985) observaron que el Caribú (*Rangifer sp.*) cuando habita en zonas con baja calidad de alimento presenta los movimientos más restringidos que cuando se encuentra en zonas con alimento de mayor calidad.

Las ventajas que confieren el vivir en grupo para detectar y evitar al predador, han sido demostradas en ungulados (Berger, 1978; Underwood, 1982; Alados, 1985c; Risenhoover y Bailey, 1985), pero la tendencia de que el grupo incrementa está limitada por la competencia por el alimento, el cual incrementa con el tamaño del grupo (Hanley, 1982a; Risenhoover y Bailey, 1985; Watts, 1985; Stacey, 1986). Una montés en un grupo grande está rodeada por competidores y es incapaz de defender todas las unidades de alimento de alta calidad de su vecindad, ya que la confrontación con un competidor permitiría a un tercero apropiarse del alimento disputado. Tal competición debería también tener un costo. Por tanto, uno debería esperar que el número de pasos dados por minuto disminuya conforme el tamaño de grupo incrementa o conforme la distancia al vecino más próximo disminuye. Esta tendencia se observa en nuestras monteses en la mayoría de los casos estudiados. Sin embargo, resultados contrarios han sido observados por Risenhoover y Bailey (1985) en *Oreamnos americanus*. Nosotros concluimos que cuando la disponibilidad de alimento es baja, debido a la estación del año, la Cabra montés tiende a reducir su tasa de movimiento, mientras cuando el forraje es abundante, las monteses son más móviles; esta misma tendencia ha sido observada por Harrison (1983) en primates.

La débil tendencia social y bajos niveles de actividad observados durante los períodos de baja disponibilidad de alimento (Invierno) pueden interpretarse como adaptaciones a reducir el gasto energético en respuesta a las bajas tasas de asimilación de energía (Smith, 1974; Roby y Thing, 1985). Además, ya que el beneficio de la competencia por el alimen-

Cap.IV.C: Comportamiento alimentario

to es más alto cuando el alimento es abundante que cuando es escaso (Brown, 1964), una tasa más alta de interacciones competitivas puede esperarse en Primavera más que en Invierno, como ha sido comprobado para nuestras monteses.

Resumen

Varios factores influyen sobre la calidad del forraje, el más importante de ellos viene representado por el estado de crecimiento de la planta. La calidad de la vegetación (medida en términos de contenido de nitrógeno, constituyentes de la pared celular y digestibilidad de la materia seca) es máxima entre Mayo y Junio, en las áreas mediterráneas cuando el crecimiento de las plantas es máximo para poco después empezar a declinar (Hanley, 1982a). Cuando la dieta tiene un alto contenido en celulosa, las tomas de comida tienen que ser restringidas debido a que la comida tiene que ser retenida en el rumen por un largo período de tiempo para realizarse la digestión de la celulosa (Hanley, 1982b). Los rumiantes de zonas templadas deben enfrentarse a una difícil situación en el Invierno, cuando la calidad del forraje es baja y la toma está limitada por la tasa de paso del alimento (Van Soest, 1965). Uno de los primeros modelos de la teoría de óptimo forrajeo es el que relaciona la preferencia por determinadas unidades de alimento y el tiempo de búsqueda (Vedder, 1983). El autor sugiere que, cuando la disponibilidad de alimento es baja, los animales deberían o bien incluir alimento de baja calidad en la dieta y por tanto disminuir el tiempo de búsqueda, o bien, incrementar los desplazamientos a costa de un mayor consumo energético con el fin de obtener un alimento de alta calidad. Según Hanley (1982b) existe una base nutricional para la selección de alimento en ungulados y unas razones sobre por qué los ungulados seleccionan tipos específicos de alimento, basadas en cuatro parámetros morfológicos: 1.-Tamaño del cuerpo. 2.- Tipo de sistema digestivo (cecal o rumiante). 3.- Tasa volumen rumino-reticular /peso del cuerpo. 4.- El tamaño de la boca. Hanley (1982a) considera que el incremento en la distancia recorrida da lugar a un incremento en la selección de las plantas por los herbívoros. Por tanto, nosotros planteamos la hipótesis de que las monteses deberían ser más selectivas cuando el alimento preferible es abundante (Primavera) pero deberían disminuir el tiempo de búsqueda cuando el alimento disponible es de poco valor nutritivo (Invierno). Esta hipótesis está de acuerdo con el hecho de que el número de especies comidas por las monteses es más bajo en Invierno que en Primavera (Martínez *et al.*, 1985). El costo de vivir en grupo incluye el incremento de la competencia por los recursos escasos, realizado a través de los desplazamientos agonísticos durante las interacciones de dominancia (Alexander, 1974). Brown (1964) fue el primero que introdujo la idea de "Defendibilidad Económica", para referirse al hecho de que la defensa de un recurso tiene un costo en términos de consumo energético o riesgo a ser herido, así como un beneficio de prioridad de acceso al mismo. Si el recurso es escaso, la ganancia obtenida al excluir a otros, puede no ser suficiente para compensar el costo de la defensa. En este estudio, nosotros tratamos de comprobar la hipótesis de que la tasa de desplazamientos competitivos (número de veces que desplaza vs. número de veces desplazado) de un individuo alimentándose está relacionado con la estación del año (Invierno vs. Primavera). Los hábitos alimentarios de las monteses han sido estudiados por varios autores (Couturier, 1962; Heptner *et al.*, 1966; Papageorgiou, 1974; Schaller, 1977; Palacios *et al.*, 1978; Martínez *et al.*, 1985; Martínez, 1988) pero las estrategias adaptativas del comportamiento que permiten a las monteses explotar su terreno físico no son bien comprendidas.

En este apartado investigamos la relación entre las tasas de movimiento cuando

se alimentan, la disponibilidad de alimento y los desplazamientos agonísticos en las monteses de las Sierras de Cazorla y Segura. Los datos fueron recogidos por dos observadores a la vez cada uno centrado en diferente grupo. Las observaciones se realizaron en Primavera e Invierno en períodos de mayor actividad de las monteses (Alados, 1986b). Las clases de edad y sexo considerados fueron: **hembras adultas** (mayores de 2 años), **hembras subadultas** (de 1 a 2 años de edad), **machos** (mayores de 2 años) y **jóvenes** (machos y hembras menores de 2 años). Al comienzo de cada observación, se recogieron los siguientes datos: fecha, hora, tamaño de grupo y composición, características del habitat y localidad. Las observaciones se realizaron según el método "Animal Focal" (Altmann, 1974) a intervalos de 1 min., recogiendo los siguientes parámetros: el alimento seleccionado (hierba o arbusto), número de pasos dados por minuto mientras se alimentaban (medidos según una sola de las patas), distancia al vecino más próximo (los chotos se excluyeron debido a la proximidad a que siempre se encuentran de su madre), y desplazamientos competitivos realizados o recibidos; todo ello junto con la edad y sexo de los sujetos que interaccionaban. El análisis de los datos de tasas de desplazamiento, se realizó mediante el método modificado de Altman (1977) denominado "Método de Interacciones Asimétricas".

En los resultados obtenidos en nuestro estudio, observamos diferencias en la dieta en las diferentes clases de edad y sexo estudiadas, siendo los jóvenes sobre todo pastadores, los machos adultos ramoneadores y colocándose las hembras en posición intermedia. En nuestras monteses, la dieta de las hembras es una mezcla de ramoneo y pastoreo, tanto en Invierno como en Primavera. Se observa también una diferencia significativa en el nivel de desplazarse de los individuos de las distintas clases de edad y sexo cuando se alimentan en pradera pero no cuando se alimentan sobre arbustos. Se observa una tasa de movimiento más alta en Primavera (alimento abundante) que en Invierno, tanto si pastorean como si ramonean. Se observa que hay una relación negativa entre el tamaño del grupo y la distancia al vecino más próximo en la mayoría de los casos observados. Los animales interactúan significativamente más en Primavera que en Invierno. Durante la Primavera, las hembras adultas tienden a desplazar y las subadultas a ser desplazadas pero no durante el Invierno. Una razón que puede explicar el hecho de que la dieta entre las distintas clases de edad y sexo sea variable dentro de la misma especie, es que sólo los individuos más altos pueden alcanzar las ramas más altas, o bien que los machos dominantes pueden desplazar a las hembras de los lugares en que se alimentan y en consecuencia tienen acceso a áreas de máxima disponibilidad de alimento, como son las partes superiores de los arbustos. Clutton-Brock *et al.* (1982) también observó diferencias en la dieta de ambos sexos, teniendo los machos de *Cervus elaphus* una dieta más rica en fibra que las hembras. La selección del alimento en ungulados depende de la relación entre el volumen rumino-reticular y el tamaño del cuerpo, así como de otras características morfológicas (Hanley, 1982a,b; Hanley y Hanley, 1982). La débil tendencia social y bajos niveles de actividad observados durante los períodos de baja disponibilidad de alimento (Invierno) pueden interpretarse como adaptaciones a reducir el gasto energético en respuesta a las bajas tasas de asimilación de energía (Smith, 1974; Roby y Thing, 1985).

Tablas y figuras.

Tabla IV.C1: Número medio de pasos dados por minuto mientras pastan por las diferentes clases de edad y sexo de monteses durante el Invierno y la Primavera, cuando se alimentan en pradera y cuando lo hacen en arbustos.

Invierno						
	Pradera			Arbustos		
	Media	Varianza	Número	Media	Varianza	Número
Hembra	4,55	32,1	323	2,79	21,9	297
Macho	7,00	90,3	42	2,36	29,3	143
Jóven	6,02	50,4	201	3,44	44,4	97
F(2,565) = 4,7; P = 0,009			F(2,534) = 1,2; N.S.			
Primavera						
	Pradera			Arbustos		
	Media	Varianza	Número	Media	Varianza	Número
Hembra	11,19	96,0	345	8,97	85,5	361

Tabla IV.C2: Valores de F y nivel de significación para el análisis de la varianza. Diferencias en el número de pasos dados por minuto (y) se analizaron en relación con el tamaño del grupo (x) y la distancia al vecino más próximo (z). R2 es la proporción de la varianza explicada.

INVIERNO							
Alimento	Clase de edad y sexo		F(V1,V2)	P	Alimento	Clase de edad y sexo	F(V1,V2) P
Arbusto	Hembra	Regr. total	3,4(2,296)	0,025	Prado	Hembra	Regr. total 6,2(2,322) 0,005
"	"	Tamaño grupo	5,9(1,296)	0,025	"	"	Tamaño grupo 1,1(1,322) N.S.
"	"	Distancia	0,8(1,296)	N.S.	"	"	Distancia 11,4(1,322) 0,001
		R2=0,023					R2=0,038
		(y=3,486-0,208x+0,157z)					(y=8,313-0,379x-0,504z)
Arbusto	Macho	Regr. total	11,1(2,142)	0,001	Prado	Macho	Regr. total 17,0(2,42) 0,001
"	"	Tamaño grupo	9,1(1,142)	0,005	"	"	Tamaño grupo 15,3(1,42) 0,001
"	"	Distancia	23,1(1,142)	0,001	"	"	Distancia 18,7(1,42) 0,001
		R2=0,187					R2=0,466
		(y=-0,964+0,009x+0,953z)					(y=6,387-1,060x+2,016z)
Arbusto	Jóven	Regr. total	4,1(2,96)	0,025	Prado	Jóven	Regr. total 1,2(2,200) N.S.
"	"	Tamaño grupo	6,3(1,96)	0,005	"	"	Tamaño grupo 2,4(1,200) N.S.
"	"	Distancia	1,9(1,96)	N.S.	"	"	Distancia 0,0(1,200) N.S.
		R2=0,079					R2=0,012
		(y=9,249-0,572x-0,612z)					(y=7,927-0,317x-0,063z)
PRIMAVERA							
Arbusto	Hembra	Regr. total	4,6(2,360)	0,025	Prado	Hembra	Regr. total 2,5(2,344) N.S.
"	"	Tamaño grupo	6,6(1,360)	0,025	"	"	Tamaño grupo 4,7(1,344) 0,05
		Distancia	2,6(1,360)	N.S.	"	"	Distancia 0,4(1,344) N.S.
		R2=0,025					R2=0,014
		(y=9,195-0,455x+0,281z)					(y=12,662-0,740x+0,175z)

Tabla IV.C3: Frecuencia de desplazamientos realizados/recibidos en las diferentes clases de edad y sexo durante diferentes periodos del año.

Período del año	Clase	Nº de desplazamientos	Desplazamientos realizados	Desplazamientos recibidos	Tiempo (minuto)
Invierno	Hembra adulta	23	12	11	976
	Hembra subadulta	2	2	0	103
Primavera	Hembra adulta	56	50	6	567
	Hembra subadulta	16	2	14	299

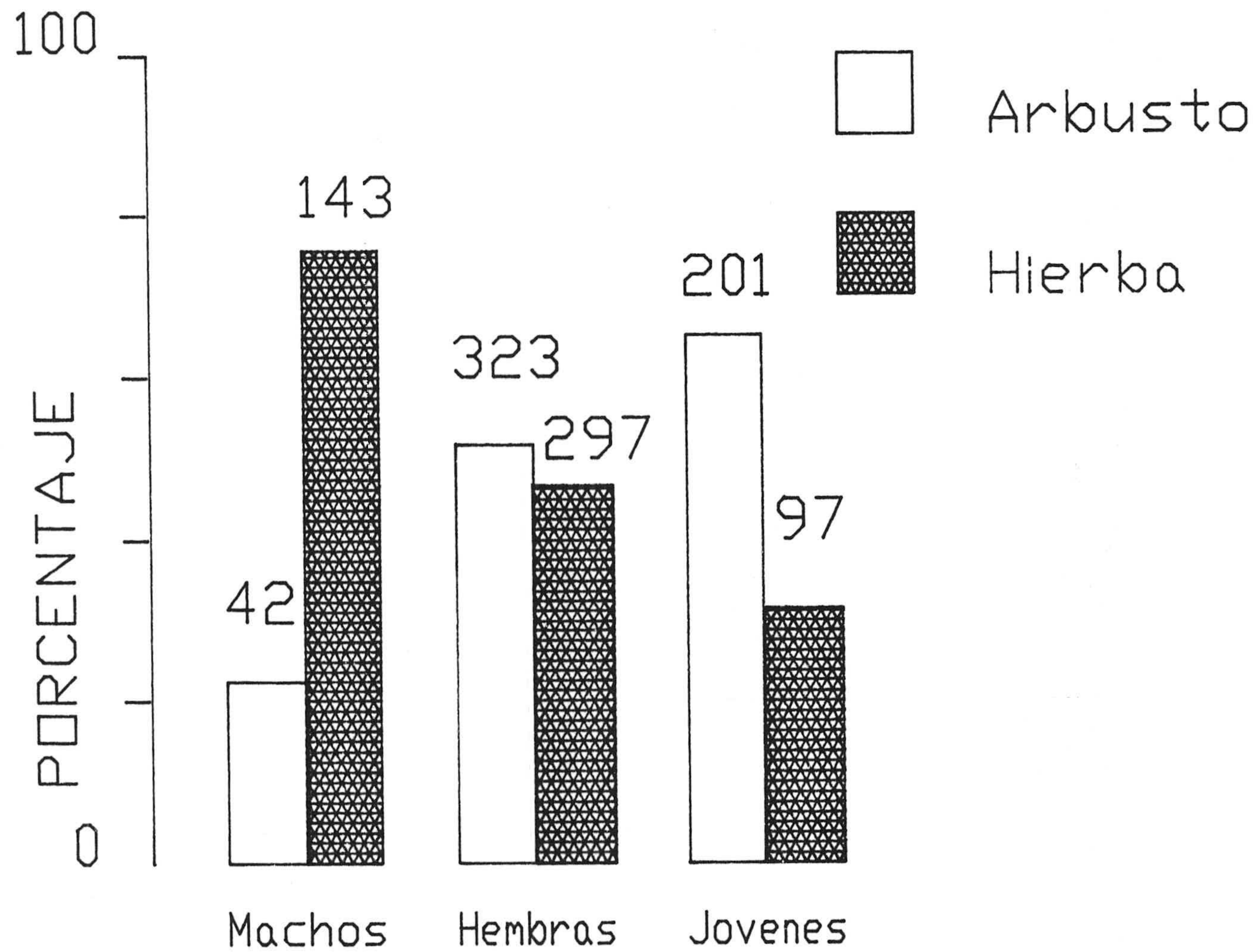


Figura IV.C: Porcentaje de hierba (negro) y arbusto (blanco) comido por "animal focal". de Cabra montés durante el Invierno. El número que encabeza cada histograma corresponde al número de observaciones.

Capítulo V.C:

**COMPORTAMIENTO ANTIPREDADOR DE LA
CABRA MONTES**

Introducción

La razón de vivir en grupo viene en muchas ocasiones explicada a nivel evolutivo. Basado en términos de coste y beneficio, una de ellas se refiere a la disminución del riesgo a ser predados (Rubenstein, 1978).

La predación de la Cabra montés ha venido siendo realizada por animales como el Lobo (*Canis Lupus*), Zorros (*Vulpes vulpes*) y Lince (*Linx pardina*). Varios investigadores han confirmado por parte de águilas reales la predación de ovejas domésticas (O’Gara, 1982; Tigner y Larson, 1982), la captura de rebecos jóvenes (Knaus, 1960; Furschlberger y Nerl, 1969), de corzos (Raesfeld, 1965), de crías de Ibex de los Alpes (Nievergelt, 1966) e incluso entre neonatos de grandes ungulados como es el caso de los ciervos. En el Kluane National Park, Hoefs (1975) y Hoefs y Bayer (1983); observaron en ocasiones intentos exitosos de captura de ovejas Dall por parte de águilas y esto coincidió con un período en el que las crías permanecen en terrenos verdaderamente inaccesible a lobos, coyotes, lince o zorros. Nosotros hemos tenido conocimiento a través de los guardas del ICONA de la Reserva Nacional de Gredos que cada “ pareja de Aguila real puede llegar al consumir entre 10-15 Chotos al año, habiéndose observado capturas incluso de jóvenes de 2 años. Frecuentemente los individuos que resultan presa más fácil en el grupo coincide con ser los individuos más débiles. Jansen (1974) y Gluesing (1977) han sugerido que la selección por parte de los coyotes de sus víctimas entre los corderos se realiza entre aquellos más vulnerables debido al tipo de comportamiento que desarrollaban en el momento del ataque o por sus características físicas. Jansen (1974) también observó que otra posibilidad de ser atacado coincidía con el hecho de que los individuos estuvieran situados en la periferia del grupo.

Scott (1945) determinó la importancia de la cohesión de los

grupos de ovejas a través de su comportamiento alomimético (actividad que incluye imitación y seguimiento), el cual es el factor que produce una mayor cohesión. El comportamiento alomimético es iniciado por las crías de oveja que imitan a sus madres inicialmente pero continúan durante el desarrollo ampliando este comportamiento imitativo a otras ovejas. Así pues Scott observó que ovejas criadas artificialmente fueron capaces de desarrollar todas las pautas de comportamiento social normales con excepción del comportamiento alomimético.

Resultados del estudio realizado por Blakesley y McGrew (1984) sugieren que un decrecimiento en el comportamiento alomimético en huérfanos, produjo una reducción en el grupo de la actividad de agregación y esto a su vez incrementó la vulnerabilidad respecto la predación de los coyotes.

Brawley (1977), Gluesing (1977) y Gluesing et al. (1980) encontraron que las ovejas con características anormales fueron en mayor proporción las presas seleccionadas por los predadores. También observaron que la posición en la periferia de los grupos, donde el riesgo de predación es mayor según ha comprobado Hamilton (1971), venía determinado por factores de tipo social. Así por ejemplo en algunos casos los individuos introducidos recientemente en un rebaño fueron cazados en mayor grado de forma significativa, en las tres primeras semanas de su introducción.

Alados (1985c) observa que eran los individuos situados en la periferia del grupo los que más invierten en vigilar, aduciendo ésto a probables procesos de selección individual. Esto es, que la mayor parte de los animales que ocupan la periferia, puesto que son los que más fácilmente son capturados por los predadores, deberían ser más vigilantes.

Alados (1986c) comprueba que la distribución de los animales

dentro del grupo puede estar afectada por factores tales como la estrategia antipredador entre otros, y estos factores afectan a la disposición de los miembros de cada clase de edad y sexo dentro del grupo. También observa que la cohesión del grupo durante los períodos de pasto es mayor que durante los momentos de descanso y ésto es provocado por una mayor probabilidad de detección hacia los predadores cuando los individuos están en pie que cuando estaban tumbados, dando lugar a una mayor vigilancia.

Los animales pueden reducir el riesgo de predación incrementando su probabilidad de localizar al predador y respondiendo en forma de ocultación, evitación, o defensa, antes de que el predador pueda detectarles o atacarles. Los beneficios de vivir en grupo son claros. Pulliam (1973) ha demostrado teóricamente que los pájaros en bandadas son capaces de beneficiarse del comportamiento de vigilancia del resto de sus compañeros. De hecho los predadores, aunque juegan con el factor sorpresa en muchas ocasiones, al menos en un mínimo intervalo de tiempo, deben exponerse a la vista de la presa, si a este presupuesto añadimos que el aumento de vigilancia provoca una mayor probabilidad de detección es de suponer que los pájaros en bandadas volaran antes a zonas seguras del predador que los individuos solitarios.

Se ha estudiado de forma precisa como cambia la vigilancia con el tamaño del grupo. Bertram (1981) estudia en avestruces este aspecto y encuentra que cada individuo gasta una menor proporción de su tiempo vigilando cuando se agrupa con otros que cuando está sólo, pero la vigilancia total del grupo se incrementa débilmente con el tamaño del grupo. Alados (1985c) ha obtenido similares resultados en Cabra montés revelando una relación negativa entre tamaño de grupo y tiempo de los individuos dedicado a vigilar; ésto concuerda con lo observado en otros ungulados (Berger, 1978; Lipetz y Bekoff, 1982 y Underwood, 1982). Alados (1985c) también observó una relación positiva entre tamaño de grupo y tiempo empleado por sus componentes en alimentarse. El levantar la cabeza se

hace al azar, de forma que el predador no puede predecir cuando puede ser detectado por su víctima.

El problema de como y por qué los individuos de un grupo vigilan es complicado. En los grupos grandes, donde la vigilancia es del 100%, un individuo podría engañar a sus compañeros y emplear todo el tiempo en pastar. El engaño no supone costo en términos de vigilancia porque los otros están vigilando y gana un tiempo extra en alimentarse. Sin embargo esto no suele suceder. Alados (1985c) comprueba en Cabra montés que los individuos que más invierten en vigilar son los adultos de ambos sexos más que los juveniles. Esta actividad está relacionada y depende de factores sociales, es así que Alados ha comprobado que la vigilancia de los individuos es menor en los grupos mixtos de machos y hembras que se forman en el celo que en grupos de hembras con cría en otros períodos. Esto según Alados puede ser debido a que el nivel de interacciones entre individuos en la época de celo interfiere la vigilancia cooperativa en este período, puesto que los individuos dedican en mayor medida su actividad de vigilancia a otras actividades más relacionadas con la reproducción.

Al vivir en un grupo, la probabilidad de que sea un individuo concreto el escogido por el predador es de $1/T^*$. Aunque el predador haga tantos ataques como individuos componen el grupo, puesto que el grupo es más vigilante que los individuos solitarios, el predador obtendrá un mayor éxito atacando sobre grupos pequeños o animales solitarios.

La agrupación de los individuos puede ser interpretada como un comportamiento egoísta, así Hamilton (1971) explica que los individuos reducen su exposición al peligro dentro del grupo al situar a otros conespecíficos entre ellos mismos y el predador. Sin embargo esta explicación no puede ser aplicada para el caso de grupos familiares como los grupos de

T^* = tamaño de grupo

hembras con sus crías.

Estrategias antipredador en bóvidos

Tal y como veíamos dentro del capítulo IV.C de comportamiento alimentario, las especies de ungulados mantienen una relación entre adaptaciones ecológicas y su repertorio comportamental. Según Jarman (1974), existe una graduación en las distintas estrategias antipredador íntimamente ligadas a otros aspectos ecológicos y etológicos como son la dispersión de la comida y alimentación, tamaño corporal, tamaño del grupo, comportamiento reproductivo y organización social. Según esto, Jarman establece 5 categorías para bóvidos africanos que resumimos ahora. En la clase A cuyas especies más características son de un mínimo tamaño entre ungulados como Duikeros (*Cephalophus sp.*) y Dikdik (*Madoqua sp.*) se alimentan de plantas arbustivas, en su habitat de bosque, en el cual la detección de las presas por parte de los predadores viene facilitada sobretodo por el sonido, puesto que la detección visual es difícil. Así pues, a lo largo de la evolución, han desarrollado adaptaciones para minimizar el ruido, sus pasos, por ejemplo, se hacen suaves y ligeros, y la comunicación olfativa alcanza un gran desarrollo. Asumen estrategias como la de esconderse de los depredadores; su pequeño tamaño y su falta de gregarismo les impide enfrentarse al peligro, pero también gracias a ello, pueden hacerse miméticos con el entorno, desarrollando con este fin dibujos crípticos. En otras ocasiones adoptan hábitos nocturnos y ante el peligro quedan estáticos.

En la clase B se incluyen los bóvidos cuya alimentación es a base de sólo plantas arbustivas o sólo herbáceas, siendo siempre muy selectivos en cuanto a las partes de la planta que ingieren, pues aunque hay un cierto aumento de tamaño del cuerpo en relación a la clase anterior, éste no es suficiente como para abandonar la selección de las partes más nutritivas. Ni el tamaño de estos ungulados, ni los pequeños grupos que for-

man les posibilita el adquirir una estrategia antipredador muy diferente a la del grupo A. Algunos como el Oribi (*Ourebia ourabi*) o el Redunca (*Redunca sp.*) que viven en campo abierto, se tumban escondiéndose hasta que el predador está casi encima, luego huyen y se vuelven a esconder. Su pequeño tamaño no les permite conseguir una velocidad suficiente de huída y por ello necesitan seguir escondiéndose.

En las especies de la clase C, el tamaño del cuerpo es intermedio, ni tan pequeño como en la clase A, ni tan grande como en la E. La variedad de estrategias para enfrentarse a los predadores depende como ya hemos dicho de este tamaño y del hábitat frecuentado. De esta forma, los animales que viven en bosque relativamente denso como el gran Kudú (*Tragelaphus strepsiceros*) o el Nyala (*Tragelaphus angasi*), se quedan inmóviles para evitar ser detectados y huyen una vez localizados. Los que frecuentan la sabana, como el Impala (*Aepyceros melampus*), la Gacela de Grant (*Gazella granti*) o la Gacela de Thomson (*Gazella thomsoni*), se retiran lentamente ante la proximidad de un predador que ha sido detectado, y cuando son atacados, el grupo ayuda a advertir antes el peligro; si se trata de un predador grande, se lanzarán a la carrera, perdiéndose el predador en el anonimato del grupo, pero si no es así, como en el caso de los chacales (*Canis mesomelas*), se enfrentarán a ellos. Lo más habitual suele ser que alguna de las crías que permanece escondida, sea detectada por los chacales, entonces es la madre y no el grupo, la que procederá a su defensa.

La pradera donde residen las especies de ungulados de esta clase permite mantener una mayor biomasa, lo que se traduce en un aumento del tamaño corporal y del tamaño de los grupos, por lo tanto, las estrategias en general han sufrido un gran cambio evolutivo. Las presiones selectivas para agruparse en la pradera parecen claras: los individuos suplen la protección de la cobertura del bosque con otros individuos, y así pues, el comportamiento antipredador de cada especie de ungulados es función de

la cobertura de su habitat. Durante el traslado hacia la sabana se fue perdiendo la protección del bosque y los animales lo suplieron por medio de la vida en grupo, que era posible a su vez gracias a la existencia de abundante alimento. Así pues, el animal en el rebaño basa su estrategia antipredador en el anonimato que supone el grupo, en un incremento de las posibilidades de detectar el predador, en el apoyo de los congéneres cuando el tamaño permite enfrentarse al depredador con éxito, y finalmente en su propia velocidad. Ahora bien, es evidente que quedan diversos comportamientos relictos en estos ungulados, por ejemplo, en algunas especies de sabana las crías permanecen escondidas en los primeros estadios de su desarrollo, son crípticas y se mantienen inmóviles ante la presencia de un predador.

A la clase D pertenecen especies como el Ñu (*Connochaetes gnou*), el Alcelafo (*Alcelaphus buselaphus*) ó el Topi (*Damaliscus lunatus*). Es evidente que estos ungulados dado el gran tamaño de su cuerpo y del tamaño de sus grupos no intentarán hacerse inconspicuos en su habitat abierto (sabana), así pues huyen ante el peligro de grandes depredadores refugiándose en el anonimato del rebaño, pero, en general, se defienden con éxito la mayoría de ellos. En unas cuantas especies, las crías permanecen escondidas y son defendidas por sus madres en caso de ser detectadas por algún predador. De cualquier forma, lo más importante es la aparición de la llamada "defensa social", es decir, defensa de un animal por parte de otros, así por ejemplo, el ñu (*Connochaetes gnou*) forma en ocasiones sólidos frentes que se encaran al predador, andando hacia él y llegándolo a perseguir bastante agresivamente.

Finalmente en la clase E aparecen animales tan grandes como el búfalo (*Syncerus caffer*) y el eland (*Taurotragus oryx*) y según lo que ya hemos visto en casos anteriores, cuanto mayor es un bóvido más preparado está para defenderse de los predadores y más inclinado a asociarse con otros congéneres para conseguir el anonimato y la defensa mutua. Así pues,

los bóvidos de esta clase pueden llevar el ataque comunal aún más lejos que los de la clase D, siendo capaz un rebaño entero de búfalos de atacar a los leones ante la llamada de peligro de una cría; es pues evidente que muy pocos predadores se atreverán a enfrentarse a este peligro.

Los animales se defienden de los predadores desde una amplia gama de estrategias (Ver Edmunds, 1974). La evolución de ciertos mecanismos de defensa de las presas contiene algunos problemas complejos, así por ejemplo, las señales son recibidas tanto por los compañeros de grupo como por el predador (Harbey y Greenwood, 1981).

Segun Harvey y Greenwood (1981) tres puntos de vista deben ser contemplados cuando observamos la defensa de las presas desde una perspectiva evolutiva:

1.- Las adaptaciones de las estrategias antipredador han coevolucionado junto con las estrategias del cazador (ver Gilbert y Raven, 1975 y Curio, 1976).

2.- Las estrategias antipredador están controladas genéticamente dentro de la población, incluso aunque la predación no haya sido un factor limitante en la densidad de dicha población (Haldane, 1953).

3.- Los individuos no deberían defenderse ellos mismos de una forma exclusiva. En último término, los individuos han sido seleccionados para maximizar su éxito reproductivo, así pues, ellos deberían no sólo protegerse a sí mismos contra los predadores sino también proteger a sus relacionados (que poseen una porción de sus propios genes) e incluso a otros animales, conespecíficos o no.

La prevención contra predadores por parte de la mayoría de los ungulados procede de la percepción visual del individuo. En el caso de

las gacelas, Walther (1969) se refiere a la detección de predadores por reconocimiento de siluetas o movimientos característicos, así en el Parque Nacional del Serengeti, Walther observó una menor distancia de huída de los automóviles que de las personas. También existen factores olfativos que pueden intervenir en la detección (Müller-Swarze, 1972).

Señales de alarma

El uso de las señales de alarma en situaciones de peligro y huída esta ampliamente extendido entre ungulados (Smythe, 1970, 1977; Guthrie, 1971; Hirth y McCullough, 1977; Pitcher, 1979; Coblenz, 1980; Alados, 1986c). Muchos de estos poseen los denominados escudos anales, formados por una coloración conspicua que contrasta en la zona de la cola y del pelaje perianal. Estas zonas son empleadas como una señal, frecuentemente ante la presencia de potenciales predadores. Además esta señal visual es acompañada por movimientos que acentúan su efecto. Esto sucede en *Antilocapridae* (Seton, 1953), *Bóvidae* (Walther, 1969) y *Caviidae* (Smythe, 1970). Sin embargo este modelo no se observa en las ibex ni en las cabras monteses, las cuales disponen de una coloración perianal poco llamativa.

Por el contrario, al igual que en otros ungulados, si es habitual en las monteses el empleo de llamadas de alarma. Estas llamadas, ampliamente extendidas en los mamíferos, se denominan así porque son empleadas típicamente en momentos en que aparece un peligro potencial, normalmente después de que un predador ha sido detectado. Estas llamadas son efectuadas en una frecuencia baja tal y como se observa por ejemplo en la ardilla *Spermophilus tereticaudus* (Dunford, 1977).

Varias hipótesis han sido elaboradas para explicar la función y evolución de las señales dadas en situaciones de peligro. Estas hipótesis incluyen:

Cap. V.C: Comportamiento antipredador.

1.- Las llamadas de alarma, son altruístas y tratan de beneficiar a otros miembros del grupo no emparentados, alertándoles del peligro, esto claramente conlleva un coste para el avisador. Así pues las llamadas de alarma se habrían desarrollado a través de la selección del grupo ("Group Selection", Wynne-Edwards, 1962). Sin embargo no existe una consistencia para esta hipótesis puesto que no sabemos de evidencia alguna en que las poblaciones naturales de vertebrados posean una estructura de grupo y una dinámica que permita desarrollar ésto con una fuerza preponderante (Maynar Smith, 1976).

2) Estas señales tienen la función de disuadir al predador para que no ataque (Trivers, 1971; Tilson y Norton, 1981) y sirven para informar al predador de que ha sido detectado (Bildstein, 1983). Algunos autores mantienen la hipótesis de que las señales de alarma disuaden al predador de volver al mismo área en el futuro al reducir su posibilidad de éxito de caza (Trivers, 1971; Tilson y Norton, 1981). Así por ejemplo, MacDonald y Henderson (1977) y Tilson y Norton (1981), han señalado que los raposos no atacan despues de que su presencia ha sido descubierta. Los individuos que emiten las señales de alarma estan provocando una reducción de su propia suerte al arriesgarse a ser localizados y capturados por el predador, o de forma inmediata o en otras futuras ocasiones (Trivers, 1971). La forma en la cual esto puede ser atenuado es posiblemente a través de la emisión de un sonido "ventrílocuo", despistando al predador sobre el foco de emisión (Perrins, 1968). Así pues, la llamada debería ser tan fuerte como para advertir a los conespecíficos y a la vez tan tenue como para no llamar la atención del predador con claridad. La llamada debería provocar un gregarismo mayor de los individuos lo cual reduciría el riesgo de cada sujeto *per se* (Hamilton, 1971), a través de un incremento de la crip-sis de las presas (Dawkins, 1976) o como resultado de un tipo de defensa cooperativa (Rohwer et al., 1976).

3) Los individuos se benefician directamente de avisar a los

compañeros del peligro al crear confusión entre los miembros del grupo y por lo tanto desviando la atención del predador fuera del sujeto que emite la llamada (Charnov y Krebs, 1975; Hoogland y Sherman, 1976; Owens y Goss-Custard, 1976).

4) Las llamadas de alarma tienen como última función la de preservar los genes de los emparentados con el sujeto emisor ("Kin Selection, Hamilton, 1963, 1964; Maynard-Smith, 1965). En tales casos, el individuo que emite la llamada se pone en peligro a sí mismo. Esto puede ser cierto en la estación reproductora cuando los grupos están compuestos por las madres y sus crías pero no en otros períodos (Williams, 1966; Trivers, 1971).

En el Ciervo de cola blanca, las hembras que viven en grupos matrilineales emiten una llamada de alarma cuando son molestadas, llamada que no es observada en grupos de machos no emparentados (Hirth y McCullough, 1977). El caso es que enfrentándonos a comparaciones intersexuales, parece evidente la suposición de que la fuerza de la selección no actúa por igual en ambos sexos. Así pues, sería más favorecido este comportamiento en el caso del sexo más vulnerable a la predación, más vigilante por lo tanto y de diferente modo de escape o defensa. Tales factores podrían producir diferencias en la propensión a emitir llamadas, sin ser necesario el invocar las razones de selección de parentesco (Harvey y Greenwood, 1981).

5) Estas llamadas, según Trivers, pueden también tener un origen en la reciprocidad, es decir, que si un individuo avisa a otro del peligro es porque ese otro será capaz de hacer lo mismo en el futuro devolviéndole "el favor". Este punto es muy difícil de demostrar en su origen según indican Harvey y Greenwood (1981), y como indica el propio Trivers, puesto que donde este tipo de comportamiento se impusiera jugarían un importante papel los individuos "no honrados" que evitaran esa reciprocidad y

que harían volver la estrategia a su puesto de partida.

6) La llamada de alarma puede ser simplemente una señal cohesiva útil en mantener junto al grupo (McCullough, 1969; Kitchen, 1972); Owens y Goss-Custard, 1976).

Nosotros, en este estudio hemos pretendido conocer las respuestas de la Cabra montés a la provocación humana en diferentes situaciones, considerando las características de grupo y comportamiento de los miembros del grupo. También hemos estudiado el uso de las llamadas de alarma en las monteses.

Material y métodos

El estudio se realizó en las Sierras de Cazorla y Segura. El mayor predador de la Cabra montés a lo largo de su historia evolutiva ha sido el lobo (*Canis lupus*) y los hombres aborígenes. Existen otros predadores de menor tamaño como son águilas o zorros los cuales atacan sólo a las crías de las monteses.

En la actualidad, en las Sierras de Cazorla y Segura el lobo ha sido exterminado y algunos perros cimarrones ocupan parcialmente su nicho ecológico (ver capítulo II). Hirth y McCullough (1977) creen que el comportamiento de alarma y escape son características inherentes a la especie que se conservan y que varían poco en el tiempo evolutivo. Así la respuesta de la especie hacia el hombre como predador puede haberse mantenido, a parte del refuerzo que supone a este mecanismo las actividades cazadoras actuales del hombre. Si este es el caso, nuestros resultados podrían aplicarse desde un punto de vista general a otros predadores.

Nuestro estudio se llevó a cabo en el otoño de 1984 y 1985. Las respuestas de los individuos fueron seguidas por un observador con binoculares (10 x 40). Durante el estudio, 102 grupos de monteses con un total de 288 animales fueron experimentalmente "alarmados" por la presencia de una persona. Cada individuo fué clasificado según su clase de edad y sexo. Así pues, se distinguieron 7 clases de edad y sexo: hembras adultas (Q_{ad}) mayores de dos años; hembras añales (Q_{y}) comprendidas entre 1 y 2 años de edad; crías (J) desde recién nacidos hasta 1 año de edad; machos viejos (O_{v}) mayores de 8 años, machos adultos (O_{ad}) de 4 a 8 años de edad, machos subadultos (O_{sb}) de 2 a 4 años de edad y, finalmente machos añales (O_{y}) comprendidos entre 1 y 2 años.

Las tres unidades sociales básicas, incluídas en nuestro estudio fueron:

(1) Grupos de machos: grupos de machos sin ningún componente hembra.

(2) Grupos de hembras y crías: grupos con al menos 1 hembra adulta con/sin juveniles.

(3) Grupos mixtos: con hembras y machos de todas las edades.

Como datos se registraron varios modelos:

1.- Distancia de detección: correspondiente a la distancia entre la presa y la persona que actuaba como predador cuando este último fue observado por algún animal (indicado por la postura de alarma del individuo).

2.- Distancia de huída: en general las especies de ungulados no huyen tan pronto como ellos detectan un enemigo sino sólo después de

que éste se ha aproximado hasta una cierta distancia. La distancia de huída se consideró cuando las monteses empezaron a moverse en respuesta a la persona que actuaba como predador diferenciando si el animal se movió de forma rápida o lentamente. Zeeb (1958) y Kuehme (1965) han empleado unas medidas similares denominando "Distancia de huída directa" a la distancia límite en la cual si un predador llega a aproximarse más, la presa huirá a la máxima velocidad posible; y denomina "Distancia de retirada" a la distancia que si es transgredida por el predador provoca que la presa se aleja andando lentamente. Según Hediger (1934), la distancia de huída en términos generales es diferente y típica de cada especie. Sin embargo, esto no implica que las distancia de huída de una especie en concreto y de un mismo objeto sean siempre constantes. Esto dependerá de varios factores tales como, si en un área dada, los animales son cazados o no, la intensidad del tráfico o del turismo, la hora del día, si el grupo fue atacado por algún predador, etc. ...

3.- Distancia a la que se emite la llamada de alarma: distancia comprendida entre el animal y el hombre cuando el animal producía su primera llamada de alarma, la cual consiste en la emisión de un silbido de corta duración y alta frecuencia audible al oído humano a gran distancia.

Cuando nosotros localizamos un grupo de monteses, uno de los observadores se dirigió andando hacia los animales en línea recta a una velocidad constante y deteniéndose tan pronto como los animales se comenzaron a irse andando, trotando o al galope. Nosotros hemos medido todas estas distancias con la ayuda de un telémetro. También se consideró en el estudio el tamaño y composición de los grupos de monteses y se registró la posición relativa de los individuos con respecto al resto, antes y después de producirse la alarma. También se anotó la dirección de la ladera desde la cual el sujeto "predador" se aproximó al grupo, se recogió información sobre las características del habitat, tales como pendiente y orientación de la ladera y dirección del viento. Las áreas se dividieron en alta presión

turística, donde el tránsito de los vehículos se permitía y zonas de bajo impacto turístico, donde el paso de vehículos estaba prohibido.

Para calcular la frecuencia con que cada clase de edad y sexo iniciaba la huída en un grupo se halló el "Cociente de Excentricidad" $q = (o - e)/e$ siendo el valor esperado (e), calculado a partir de la probabilidad de que un individuo de clase de edad y sexo conocido actuara como líder del grupo; y el valor observado (o), la frecuencia de huídas observadas por dicha clase de edad y sexo.

La incidencia del viento no pudo ser considerada debido a que no hubo marcadas diferencia en dirección y fuerza en los distintos muestreos. Al comienzo de nuestro estudio se comprobó comparando los resultados de distintas áreas, si la presión turística podía afectar a la distancia de huída, con el fin de prevenir futuros errores.

Como test de significación para la comparación de las distancias medias de agrupación antes y después de la molestia del predador humano se realizó el test de la t de Student. Esta prueba exige que las observaciones sean medidas en una escala de intervalo además de que estas observaciones de la muestra deben proceder de una población distribuida normalmente (Siegel, 1982). La expresión es:

$$\bar{t} = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{\left[\frac{n_1+n_2}{n_1-n_2} \right] - \left[\frac{Q_1+Q_2}{n_1+n_2-2} \right]}} = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{\left[\frac{n_1+n_2}{n_1-n_2} \right] - \left[\frac{(n_1-1)S_1^2 + (n_2-1)S_2^2}{n_1+n_2-2} \right]}}$$

(Sachs, 1978)

donde x representa las medias, n el tamaño de cada muestra y S la desviación estandar de cada media. (Sachs, 1978).

Para comprobar la preponderancia de hembras en el liderazgo de los grupos durante la huída, las relaciones entre distancia de huída y emisión de señales de alarma, la frecuencia con que se emiten las llamadas de alarma en animales solitarios o en grupo y en qué clase de grupos se observaron con más frecuencia las llamadas de alarma, se empleó el test de la G. que viene expresado por la función: $2\sum \text{observado} (\ln \text{observado} - \ln \text{esperado})$. (Sachs, 1982).

Para el análisis de las relaciones entre tamaño de grupo y distancia de huída se realizó un Coeficiente de Correlación según la expresión observada en el Capítulo III.A en Material y Métodos.

Finalmente para la comparación de la frecuencia de llamadas de alarma producidas por las diferentes clases de edad y sexo se analizó mediante el tests del Chi cuadrado basado en los valores observados y esperados según la expresión descrita en el apartado de Material y métodos del capítulo III.B.

Resultados

Cuando la Cabra montés detecta un predador potencial primero da una respuesta de atención; levanta y orienta la cabeza u orejas hacia el predador, y algún miembro del grupo puede dar una o más llamadas de alarma antes de que el grupo se precipite en huída en fila, en ocasiones el grupo se sitúa en un punto más elevado y con mejor campo de visión de la ladera y se detiene para mirar hacia atrás. Es frecuente también el que el individuo que detecta al predador vuelva a ponerse a pastar de nuevo, sin embargo esto sucede más bien como una actividad de desplazamiento frente a la tensión o actuación de "disimulo" y este comportamiento es abandonado de inmediato si el predador continúa su acer-

camiento. Jamás hemos observado en las monteses ningún tipo de defensa, ni por parte de los grandes machos cuando en los "capturaderos" fueron acorralados para apresarlos, ni por parte de las hembras cuando a la carrera o por sorpresa fueron cogidos los neonatos para su marcaje. Las monteses poseen un color críptico y no poseen ninguna parte de su cuerpo con una coloración más conspicua que sirva como medio de comunicación como es frecuente en otros ungulados (Smythe, 1970, 1977; Guthrie, 1971; Hirth y McCullough, 1977; Pitcher, 1979; Coblenz, 1980; Alados, 1986c). Sin embargo, tal y como ha sido observado también en muchos ungulados (Hirth y McCullough, 1977), sí aparece un movimiento de cola nervioso ante la aparición del predador y antes de la huída. En respuesta a potenciales predadores dan una señal acústica, consistente en un alto y explosivo silbido, el cual comienza y termina repentinamente. Este sonido es perfectamente audible por el observador humano hasta una distancia de 200 m. o más. Estas características dan a esta señal de alarma una capacidad de detectar rápida y fácilmente al emisor desde considerable distancia tanto por el predador como por otros conespecíficos. La suma de varias de estas llamadas incrementa para los receptores la oportunidad de localizar al llamador.

Esta especie reacciona ante la aparición de los humanos, agrupandose más, y este agrupamiento varía desde una distancia media de 10 m. (ds. = desviación estandar = 8.2) entre los miembros del grupo antes de sufrir la molestia del hombre, hasta alcanzar un valor medio de 3 m. (ds. = 3.5) después de ésta (cuando los miembros se han agrupado antes de comenzar la huída), según se obtiene de 33 observaciones en cada caso ($t = 4,51$, $P < 0,001$, test de de la t de dos colas). La huída esta coordinada y normalmente se produce en una fila lineal. La huída en los grupos de machos es dirigida por uno de los miembros más viejos del grupo (81.8 %) y terminada por uno de los machos más jóvenes (72.7 %). Una hembra suele servir de lider en la huída de los grupos de hembras con cría (fig. V.C1) ($G = 22,34$, g.l. = 3, $P < 0,001$), y lo mismo sucede en grupos mixtos aunque esta

tendencia no es significativa ($G = 6,68$, $gl. = 3$, N.S.). Sin embargo nosotros observamos que la emisión de una señal de alarma no permite un incremento en la probabilidad de agruparse ($\chi^2 = 1,81$, $gl. = 1$, N.S.) para 27 casos estudiados.

La "distancia de huída" de los individuos en áreas de alta presión turística es más corta que en zonas de bajo impacto turístico (test de la U de Mann-Whitney, $z = 2,24$, $n_1 = 12$, $n_2 = 21$, $P < 0,02$, test de dos colas), en pruebas posteriores estos errores fueron considerados, llevándose a cabo estudios separados en áreas de elevada y baja presión turística respectivamente.

Una comparación de la "distancia de detección media" de todas las clases de grupos (hembras - crías, machos y grupos mixtos) mostró que no existía diferencia significativa en la "distancia de detección" entre las monteses que viven en áreas de alta presión turística y aquellas que viven en zonas de bajo impacto turístico.

La dirección desde la cual el sujeto humano se aproximó fue independiente (tabla V.C1). Resultados similares fueron contemplados cuando se comparó la distancia media de huída de diferentes grupos en áreas con alta y baja presión del turismo y cuando la aproximación del sujeto-predador se aproximó desde diferentes direcciones.

La figura V.C2 muestra que las monteses son más favorables a emitir llamadas de alarma si ellas están emplazadas en un nivel más alto que el humano que se aproxima, que cuando ellas están situados en un nivel más bajo ($G = 6,16$, $gl. = 1$, $P < 0,02$ test de dos colas.).

Nosotros hemos analizado las relaciones entre distancia de huída y la emisión de señales de alarma (fig. V.C3) y estas muestran que cuanto más corta es la distancia de huída más alta es la probabilidad de que

algún aviso de este tipo haya sido dado ($G = 8,95$, $gl. = 3$, $P < 0.05$ test de dos colas). Además, cuando un predador está cercano, las monteses tienden a dar más señales de alarma. La media de la distancia en que se producen las llamadas de alarma para 27 grupos observados fue de 38 m. ($ds. = 19,29$).

Se analizaron las relaciones entre tamaño de grupo y distancia de huída, con el fin de poder controlar los efectos de otra variable que afectara a nuestro estudio, y nuestros resultados indicaron que no existía un efecto significativo ($r_{xy} = 0,14$, $gl = 32$, N.S.) para los grupos de hembras en áreas de impacto turístico alto.

Las monteses muestran tendencia a dar señales de alarma más frecuentemente cuando ellas están en grupos que cuando están fuera de ellos (fig. V.C4). Existe una diferencia significativa entre la frecuencia con que se emiten las llamadas de alarma dadas por animales solitarios y las de animales situados en grupos de 2 o más individuos ($G = 5,72$, $gl. = 1$, $P < 0,02$, test de dos colas). Si ahora comparamos la frecuencia de llamadas de alarma producidas por las diferentes clases de edad y sexo, nosotros observamos que las llamadas de alarma son frecuentemente emitidas por las hembras ($\chi^2 = 15,21$, $g.l. = 3$, $P < 0,001$). Más incluso, la figura V.D5 muestra que los grupos de hembras con crías produjeron más llamadas de alarma que los grupos donde no se encontraron crías ($G = 7,37$, $g.l. = 2$, $P < 0,05$ test de dos colas).

Discusión

El comportamiento de balancear la cola de forma más rápida que lo habitual ha sido explicado por Hirth y McCullough (1977) como un comportamiento llamado a promover la cohesión social en el grupo. Las

funciones de agregación como defensa antipredador han sido explicadas por Clutton-Brock y Harvey (1977) y Bertram (1981).

Las hembras con cría de Cabra montés tiende a protegerse en zonas de mayor cobertura de vegetación (ver capítulo IV.A), y a su vez muestra tendencia a incrementar el tamaño del grupo cuando se encuentra en zonas más abiertas como ocurre en el celo (ver capítulos IV.A y III.D). Estos dos comportamientos pueden venir producidos por una estrategia antipredador tal y como han sugerido (Walther, 1972, 1978; Mirth, 1973; Altmann, 1974; Estes, 1974; Geist, 1974a; Jarman, 1974; Underwood, 1982 y Alados, 1985b).

En nuestro estudio hemos observado como las monteses responden normalmente ante la presencia humana, y presumiblemente ante otros predadores, emitiendo señales de alarma, las cuales nunca son utilizadas en interacciones intraespecíficas, al igual que ha observado Walther (1969). Además, parecen ser empleadas sólo en situaciones críticas cuando los predadores se encuentran próximos. Un comportamiento similar ha sido también observado en el antílope *Oreotragus oreotragus* por Tilson y Norton (1981).

Nuestros datos implican una mayor seguridad cuando los animales se encuentran en un nivel más alto que el sujeto humano. McArthur et al. (1982) observan que la Oveja de montaña tiene una respuesta cardiaca mayor cuando se aproxima un humano desde un punto elevado en la montaña, que si lo hace desde la carretera directamente. Y, que cuando las ovejas estuvieron alimentándose en laderas con una inclinación de entre 10 y 34 °, la tasa de latidos fue significativamente más baja cuando se aproximó un humano que cuando los mismo animales se situaron en zonas abiertas menos pendientes (0- 6 °). que se aproxima.

Las monteses fueron más tendentes a dar llamadas de alarma

cuando ellas estuvieron situadas en puntos ventajosos sobre el sujeto humano. Un comportamiento similar ha sido observado en *Odocoileus virginianus* (Bildstein, 1982) y en *Gazella Thomsoni* (Caro, 1986).

Puesto que, las monteses sólo emiten llamadas de alarma cuando el humano se encuentra cercano y probablemente ha sido ya detectado por ellas, y sólo cuando se encuentran situadas en un punto más elevado (como por ejemplo encima de rocas de la ladera) nosotros pensamos que la Cabra montés emite estos silbidos cuando se encuentra con cierta seguridad, y cuando el sujeto-humano se ha aproximado dentro de una cierta distancia de modo que su comportamiento críptico ha fallado. Lo cual se demuestra además porque el animal tiende a tomar una actitud de detectar visualmente el total de predadores.

Las llamadas de alarma de las monteses pueden tener el efecto de atraer la atención de otros individuos del grupo, los cuales entonces escapan de una forma ordenada y altamente coordinada, tal y como ha observado Walther (1969) en la Gacela Thomson, donde más que provocar la huida inmediata y desordenada de los individuos el efecto resultante de las llamadas de alarma es poner en alerta a los individuos que entonces miran todos en la misma dirección y comienzan la huida detrás de un individuo guía. En las monteses generalmente son entonces liderados por una hembra adulta en los grupos de hembras cría y por uno de los machos más viejos en los grupos de machos. La ventaja de ser guiados por un individuo experimentado puede ser particularmente importante en las especies de montaña dado que lo accidentado del terreno puede sólo permitir una huida con éxito en determinadas direcciones.

El hecho de que nosotros no observáramos diferencias en la tendencia de agruparse, tanto si se producía como si no una llamada de alarma, puede ser debido a que el contacto visual entre los miembros del grupo, les permite una comunicación visual cuyo resultado es similar al de

la señal de alarma.

La correlación negativa que se encuentra entre tamaño de grupo y tiempo dedicado a vigilar por los individuos de Cabra montés (Alados, 1985c) puede ser la razón de que las monteses no detecten antes al predador en grandes grupos que en pequeños. También esta correlación negativa puede explicar el porqué de la distancia de huída no estuvo afectada por el tamaño del grupo.

La distancia de huída está en función de la presión humana de la zona. Mientras en zonas cerradas al público los animales huían rápidamente en zonas de mayor presencia de turismo permitían una mayor aproximación. Esto aunque de forma no mensurable ha sido observado entre las monteses de zonas distintas de Sierra Nevada y Sierra de Gredos (observ. pers.).

La Cabra montés es una especie muy gregaria, vive en rebaños de hembras con cría y en grupos de machos. Esta segregación de los sexos es rota sólo durante el celo, cuando se forman los grupos mixtos compuestos por individuos de ambos sexos y todas las edades. Una vez terminado éste, los machos vuelven a separarse de las hembras. Los primeros que se separan de las hembras son los machos de mayor edad y les siguen los otros más jóvenes, los cuales finalmente se suman a los grupos de machos. Durante la estación de partos, los añales son separados de los grupos de hembras a la vez que aparecen los nuevos nacimientos. Sin embargo las hembras añales vuelven con sus madres después de la estación de partos. Por otro lado, si la madre ha perdido a su cría, tanto los añales hembras como los machos vuelven con ella (Alados, 1985b).

Ahora bien, puesto que la frecuencia de llamadas de alarma es mayor en grupos de hembras-cría, es decir en grupos compuestos por individuos relacionados, que en grupos de animales no relacionados como es

el caso de los grupos de machos, nosotros sugerimos que las llamadas de alarma están implicadas en la "Selección de Parentesco" para alertar a los congéneres del peligro (Hamilton, 1965; Maynard-Smith, 1965). Observaciones similares han sido realizadas en ardillas *Spermophilus californicus* por Leger y Owings, 1978, y en *S. tridecemlineatus* por Schwagmeyer (1980), donde el estado reproductivo maternal influyó sobre la emisión de llamadas por la presencia de un predador. También en el Ciervo de cola blanca, las hembras que viven en grupos matrilineales emiten una llamada de alarma cuando son molestadas, llamada que no es observada en grupos de machos no emparentados (Hirth y McCullough, 1977).

En especies sociales tales como las Ibex, es posible que a través de estas llamadas, los jóvenes puedan aprender de sus padres, a reconocer a los predadores (ver Curio *et al.* 1978). Recientemente el beneficio de los emisores de llamadas de alarma ha sido reconocido en términos de selección de parentesco por Sherman (1977a, 1985), Holmes y Sherman (1983), Klump y Shalter (1984).

Puesto que los íbices en respuesta al peligro se agrupan permitiendo un escape ordenado y altamente coordinado, nosotros concluimos que la función primaria de las llamadas de alarma es alertar del peligro a otros miembros del grupo. Esto puede tener una función egoísta, y así pues, las llamadas de alarma de la Cabra montés podrían haberse desarrollado a través de la "Selección de Parentesco" puesto que las íbices emiten más llamadas en presencia de emparentados que de no emparentados. (ver autores antes citados).

1984 y 1985. Las respuestas de los individuos fueron seguidas por un observador con binoculares (10x40). Durante el estudio, 102 grupos de monteses con un total de 288 animales fueron experimentalmente "alarmados" por la presencia de una persona. Cada individuo fue clasificado según su clase de edad y sexo. Así pues, se distinguieron 7 clases de edad y sexo: hembras adultas (oad) mayores de dos años; hembras añales (oy) comprendidas entre 1 y 2 años de edad; crías (J) desde recién nacidos hasta 1 año de edad; machos viejos (ov) mayores de 8 años, machos adultos (oad) de 4 a 8 años de edad, machos subadultos (osb) de 2 a 4 años de edad y, finalmente machos añales (oy) comprendidos entre 1 y 2 años.

Las tres unidades sociales básicas, incluidas en nuestro estudio fueron: (1) Grupos de machos: grupos de machos sin ningún componente hembra. (2) Grupos de hembras y crías: grupos con al menos 1 hembra adulta con/sin juveniles. (3) Grupos mixtos: con hembras y machos de todas las edades. Como datos se registraron varios modelos: 1.- Distancia de detección; 2.- Distancia de huida; 3.- Distancia a la que se emite la llamada de alarma. Cuando nosotros localizamos un grupo de monteses, uno de los observadores se dirigió andando hacia los animales en línea recta a una velocidad constante y deteniéndose tan pronto como los animales comenzaron a irse andando, trotando o al galope. Nosotros hemos medido todas estas distancias con la ayuda de un telémetro. También se consideró en el estudio el tamaño y composición de los grupos de monteses y se registró la posición relativa de los individuos con respecto al resto, antes y después de producirse la alarma. También se anotó la dirección de la ladera desde la cual el sujeto "predador" se aproximó al grupo, se recogió información sobre las características del habitat, tales como pendiente y orientación de la ladera y dirección del viento. Las áreas se dividieron en alta presión turística, donde el tránsito de los vehículos se permitía y zonas de bajo impacto turístico, donde el paso de vehículos estaba prohibido.

Cuando la Cabra montés detecta un predador potencial primero da una respuesta de atención; levanta y orienta la cabeza u orejas hacia el predador y algún miembro del grupo puede dar una o más llamadas de alarma antes de que el grupo se precipite en huida en fila. En respuesta a potenciales predadores dan una señal acústica, consistente en un alto y explosivo silbido, el cual comienza y termina repentinamente. Esta especie reacciona ante la aparición de los humanos agrupándose más ($t=4,51$, $P<0,001$, test de la t de dos colas). La huida en los grupos de machos es dirigida por uno de los miembros más viejos del grupo (81,8%) y terminada por uno de los machos más jóvenes (72,7%). Una hembra suele servir de líder en la huida de los grupos de hembras con cría ($G=22,34$, $gl.=3$, $P<0,001$), y lo mismo sucede en grupos mixtos aunque esta tendencia no es significativa ($G=6,68$, $gl.=3$, N.S.). Sin embargo nosotros observamos que la emisión de una señal de alarma no permite un incremento en la probabilidad de agruparse ($X^2=1,81$, $gl.=1$, N.S.) para 27 casos estudiados. La "distancia de huida" de los individuos en áreas de alta presión turística es más corta que en zonas de bajo impacto turístico (test de la U de Mann-Whitney, $z=2,24$, $n_1=12$, $n_2=21$, $P<0,02$, test de dos colas). No se observa una diferencia significativa en la "distancia de detección" entre las monteses que viven en áreas de alta presión turística y aquellas que viven en zonas de bajo impacto turístico. Las monteses fueron más tendientes a dar llamadas de alarma cuando ellas estuvieron situadas en puntos ventajosos sobre el sujeto humano. Un comportamiento similar ha sido observado en *Odocoileus virginianus* (Bilstein, 1982) y en *Gazella thomsoni* (Caro, 1986). Nuestros datos implican una mayor seguridad cuando los animales se encuentran en un nivel más alto que el sujeto humano que se aproxima. McArthur et al. (1982) observan que la Oveja de montaña tiene una respuesta cardíaca mayor cuando se aproxima un humano desde un punto elevado de la montaña, que si lo hace desde la carretera directamente. Las llamadas de alarma de las monteses pueden tener el efecto de atraer la atención de otros individuos del grupo, los cuales entonces escapan de una forma ordenada y altamente coordinada, tal y como ha observado Walther (1969) en la Gacela Thomson, donde más que provocar la huida inmediata y desordenada de los individuos que entonces miran todos en la misma dirección y comienzan la huida detrás de un individuo guía. La correlación negativa que se encuentra entre tamaño de grupo y tiempo dedicado a vigilar por los individuos de Cabra montés (Alados, 1985c) puede ser la razón de que las monteses no detecten antes al predador en los grandes grupos que en pequeños. También esta correlación negativa puede explicar el por qué la distancia

Resumen

Alados (1985c) observa que son los individuos situados en la periferia del grupo los que más invierten en vigilar, aduciendo ésto a probables procesos de selección individual. Esto es, que la mayor parte de los animales que ocupan la periferia, puesto que son los que más fácilmente son capturados por los predadores, deberían ser más vigilantes. Alados (1986c) comprueba que la distribución de los animales dentro del grupo puede estar afectada por factores tales como la estrategia antipredador entre otros, y estos factores afectan a la disposición de los miembros de cada clase de edad y sexo dentro del grupo. También observa que la cohesión del grupo durante los períodos de pastoreo es mayor que durante los momentos de descanso y ésto es provocado por una mayor probabilidad de detección hacia los predadores cuando los individuos están en pie que cuando están tumbados, dando lugar a una mayor vigilancia. Los animales pueden reducir el riesgo de predación incrementando su probabilidad de localizar al predador y respondiendo en forma de ocultación, evitación, o defensa, antes de que el predador pueda detectarles o atacarles. Los beneficios de vivir en grupo son claros. Pulliam (1973) ha demostrado teóricamente que los pájaros en bandadas son capaces de beneficiarse del comportamiento de vigilancia del resto de sus compañeros. Alados (1985c) ha observado en Cabra montés una relación negativa entre tamaño de grupo y tiempo de los individuos dedicado a vigilar; esto también ha sido observado en otros ungulados (Berger, 1978; Lipetz y Bekoff, 1982 y Underwood, 1982). Alados (1985c) además, observó una relación positiva entre tamaño de grupo y tiempo empleado por sus componentes en alimentarse. El levantar la cabeza se hace al azar, de forma que el predador no puede predecir cuando puede ser detectado por su víctima. Tal y como vemos dentro del capítulo IV.C de comportamiento alimentario, las especies de ungulados mantienen una relación entre adaptaciones ecológicas y su repertorio comportamental. Según Jarman (1974), existe una graduación en las distintas estrategias antipredador íntimamente ligadas a otros aspectos ecológicos y etológicos como son la dispersión de la comida y alimentación, tamaño corporal, tamaño del grupo, comportamiento reproductivo y organización social. Según ésto, Jarman establece 5 categorías para bóvidos africanos.

El uso de las señales de alarma en situaciones de peligro y huida está ampliamente extendido entre ungulados (Smythe, 1970, 1977; Guthrie, 1971; Hirth y McCullough, 1977; Pitcher, 1979; Coblentz, 1980; Alados, 1986c). En las monteses es habitual el uso de llamadas de alarma. Estas llamadas ampliamente extendidas en los mamíferos, se denominan así porque son empleadas típicamente en momentos en que aparece un peligro potencial, normalmente después de que un predador ha sido detectado. Varias hipótesis han sido elaboradas para explicar la función y evolución de las señales dadas en situaciones de peligro. Estas hipótesis incluyen: 1.- Las llamadas de alarma, son altruistas y tratan de beneficiar a otros miembros del grupo no emparentados, alertándoles del peligro. 2.- Estas señales tienen la función de disuadir al predador para que no ataque (Trivers, 1971; Tilson y Norton, 1981) y sirven para informar al predador de que ha sido detectado (Bildstein, 1983; Caro, 1986). 3.- Los individuos se benefician directamente de avisar a los compañeros del peligro al crear confusión entre los miembros del grupo y por lo tanto desviando la atención del predador fuera del sujeto que emite la llamada (Charnov y Krebs, 1975; Hoogland y Sherman, 1976; Owens y Goss-Custard, 1976). 4.- Las llamadas de alarma tienen como última función la de preservar los genes de los emparentados con el sujeto emisor ("Kin Selection": Hamilton, 1963, 1964; Maynard-Smith, 1965). 5.- Estas llamadas, según Trivers, pueden también tener un origen en la reciprocidad, es decir, que si un individuo avisa a otro del peligro es porque ese otro será capaz de hacer lo mismo en el futuro devolviéndole "el favor". 6.- La llamada de alarma puede ser simplemente una señal cohesiva útil en mantener junto al grupo (McCullough, 1969; Kitchen, 1972); Owens y Goss-Custard, 1976).

El estudio se realizó en las Sierras de Cazorla y Segura. El mayor predador de la Cabra montés a lo largo de su historia evolutiva ha sido el lobo (*Canis lupus*) y los hombres aborígenes. Hirth y McCullough (1977) creen que el comportamiento de alarma y escape son características inherentes a la especie que se conservan y que varían poco en el tiempo evolutivo. Así la respuesta de la especie hacia el hombre como predador puede haberse mantenido. Nuestro estudio se llevó a cabo en el otoño de

Cap. V.C: Comportamiento antipredador.

de huida no estuvo afectada por el tamaño del grupo. Nosotros sugerimos que las llamadas de alarma están implicadas en la "Selección de Parentesco" para alertar a los congéneres del peligro (Hamilton, 1965; Maynard-Smith, 1965). Observaciones similares han sido realizadas en ardillas *Spermophilus californicus* por Leger y Owings, 1978, y en *S. tridecemlineatus* por Schwagmeyer (1980), donde el estado reproductivo maternal influyó sobre la emisión de llamadas por la presencia de un predador. También en el Ciervo de cola blanca, las hembras que viven en grupos matrilineales emiten una llamada de alarma cuando son molestadas, llamada que no es observada en grupos de machos no emparentados (Hirth y McCullough, 1977). En especies sociales tales como las ibex, es posible que a través de estas llamadas, los jóvenes puedan aprender de sus padres, a reconocer a los predadores (ver Curio et al., 1978). Recientemente el beneficio de los emisores de llamadas de alarma ha sido reconocido en términos de "Selección de Parentesco" por Sherman (1977a, 1985), Holmes y Sherman (1983), Klump y Shalter (1984).

Tablas y figuras.



Cap. V.C: Comportamiento antipredador.

Tabla V.C1: Comparación de los valores de varios tipos de distancias estudiados (distancia de huida, distancia de detección) para los distintos tipos de grupos en áreas de alto o bajo impacto turístico y de acuerdo con la dirección de aproximación (desde arriba o desde abajo).

Distancia de detección en áreas de alta presión turística						
	Desde abajo			Desde arriba		
	Media	Número	Varianza	Media	Número	Varianza
Grupo hembras-cría	72,97	20	2812,70	54,46	12	1080,34
Grupo de machos	59,00	4	310,67	73,67	3	785,33
Grupos mixtos	100,10	8	5251,09	48,00	3	772,00
	F(2,29)=0,93, P=0,40, N.S.			F(2,15)=0,57, P=0,57, N.S.		

Distancia de huida en áreas de alta presión turística						
	Desde abajo			Desde arriba		
	Media	Número	Varianza	Media	Número	Varianza
Grupo hembras-crías	36,15	23	340,30	44,09	11	570,09
Grupos de machos	36,50	6	393,10	64,33	3	703,33
Grupos mixtos	55,03	7	1329,61	36,33	3	186,33
	F(2,33)=1,89, P=0,17, N.S.			F(2,14)=1,24, P=0,32, N.S.		

Distancia de detección en áreas de baja presión turística						
	Desde abajo			Desde arriba		
	Media	Número	Varianza	Media	Número	Varianza
Grupo hembras-crías	150,56	8	10267,53	-	0	-
Grupos de machos	34,0	1	0	34	1	0
Grupos mixtos	-	0	-	-	0	-
	F(1,7)=1,18, P=0,31, N.S.					

Distancia de huida en áreas de baja presión turística						
	Desde abajo			Desde arriba		
	Media	Número	Varianza	Media	Número	Varianza
Grupo hembras-crías	78,81	8	1685,42	-	0	-
Grupos de machos	67,0	3	823,0	34	1	0
Grupos mixtos	52	1	0	-	0	-
	F(1,9)=0,20, P=0,7, N.S.					

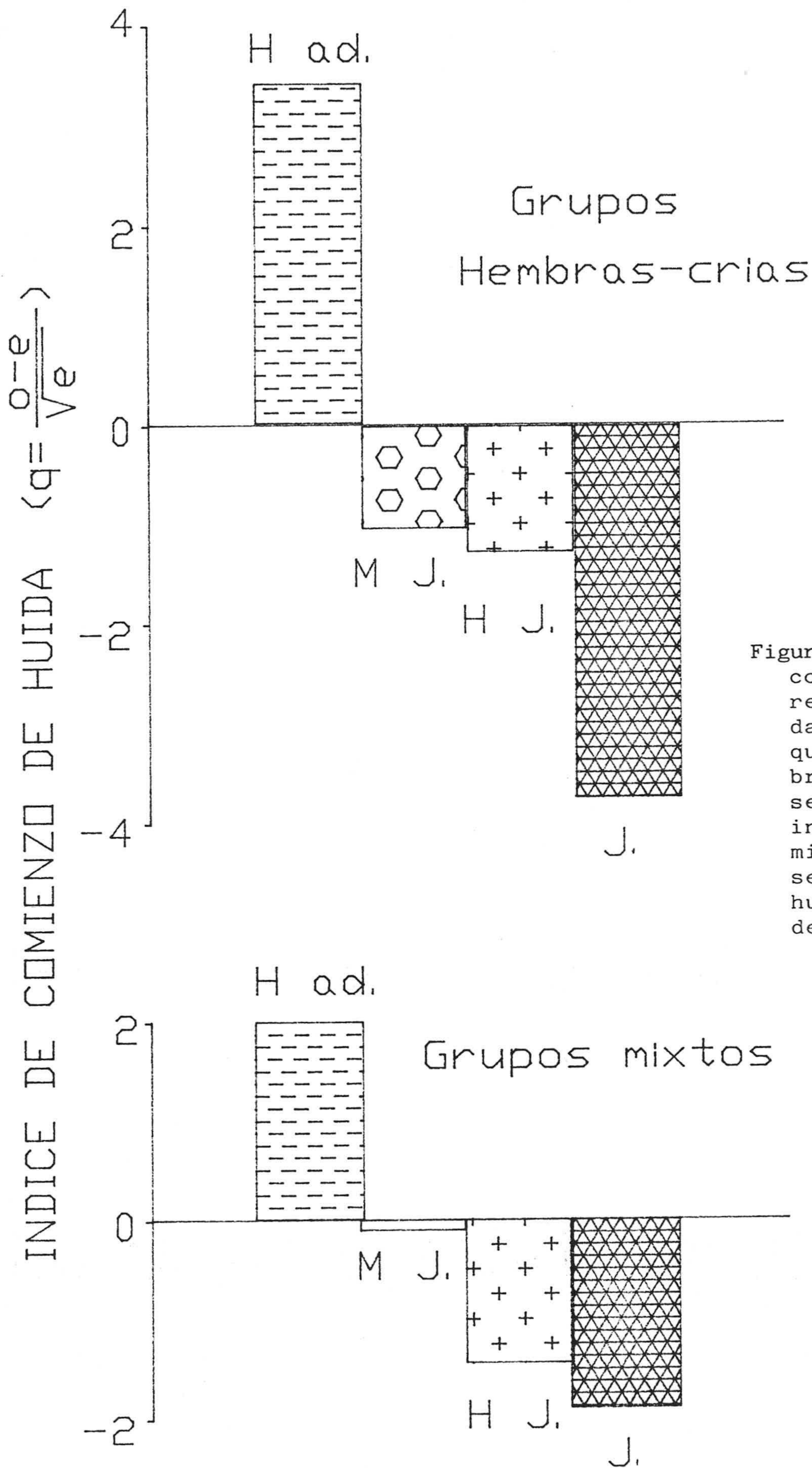


Figura V.C1: "Indice del comienzo de huida". Se representa en ordenadas la probabilidad de que los grupos de hembras-crias y mixtos sean liderados por un individuo de una determinada clase de edad y sexo cuando los animales huyen de la presencia del "predador-humano".

Figura V.C2: Frecuencia de llamadas de alarma cuando el "predador humano" se aproxima desde abajo (cabra montés en un nivel superior) o desde arriba (cabra montés en un nivel inferior). El número superior a cada barra del histograma indica el tamaño de la muestra.

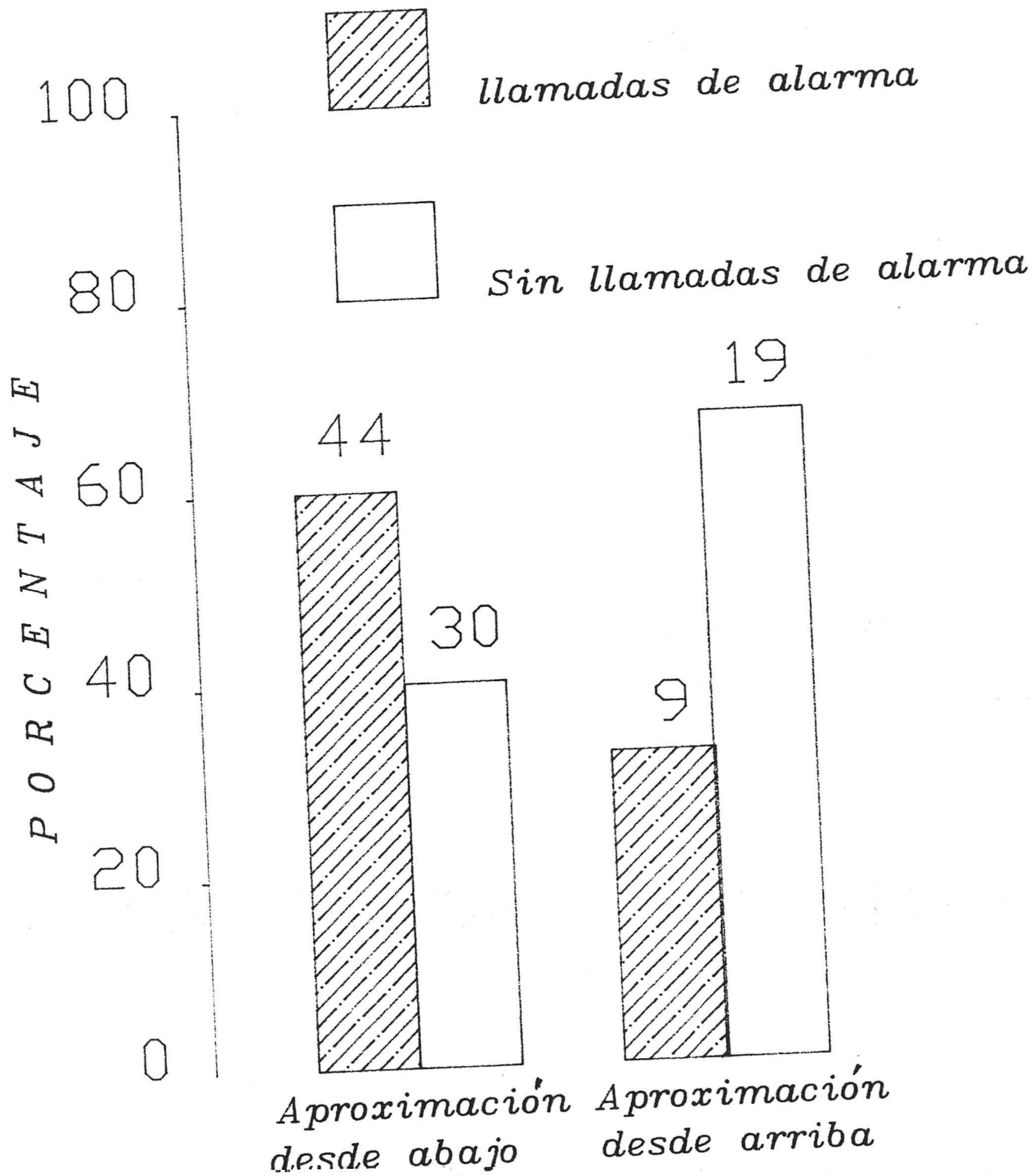


Figura V.C3: Relación entre la frecuencia de las llamadas de alarma y la distancia de huida, cuando el "predador humano" se aproxima desde abajo en áreas de elevado impacto turístico.

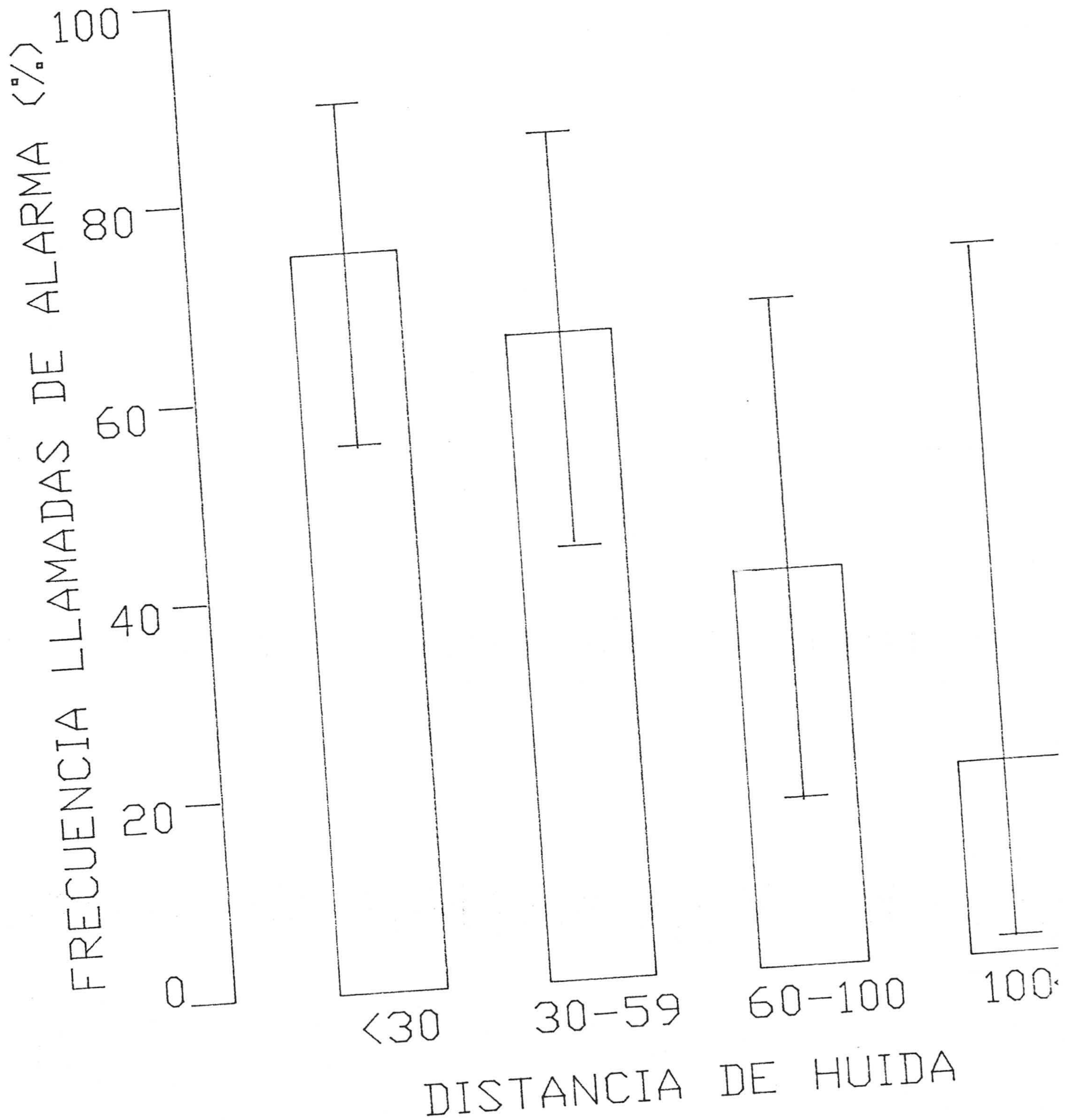
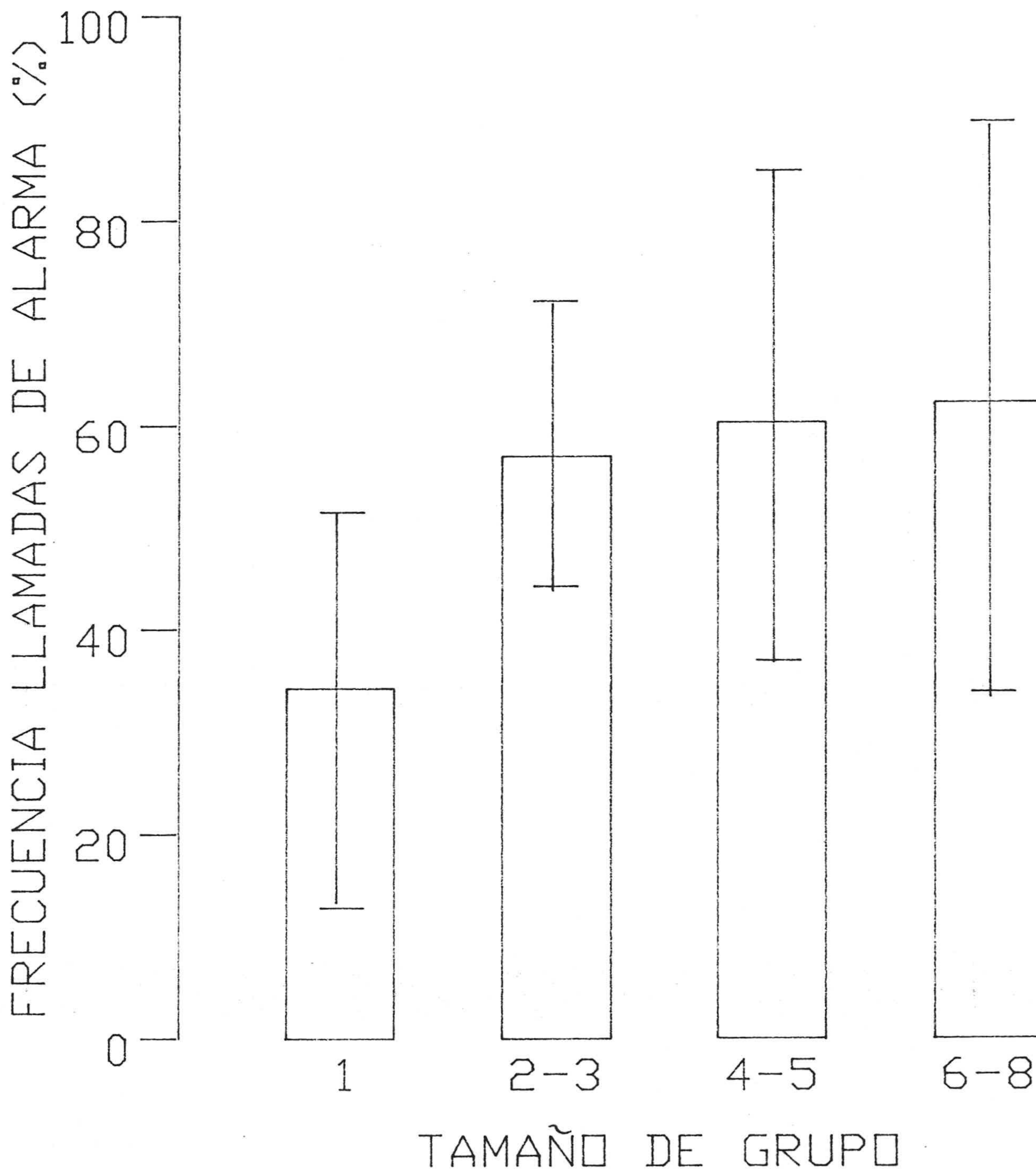


Figura V.C4: Relación entre tamaño de grupo y frecuencia de las llamadas de alarma, cuando el "predador humano" se aproxima desde abajo en áreas de alto impacto turístico.



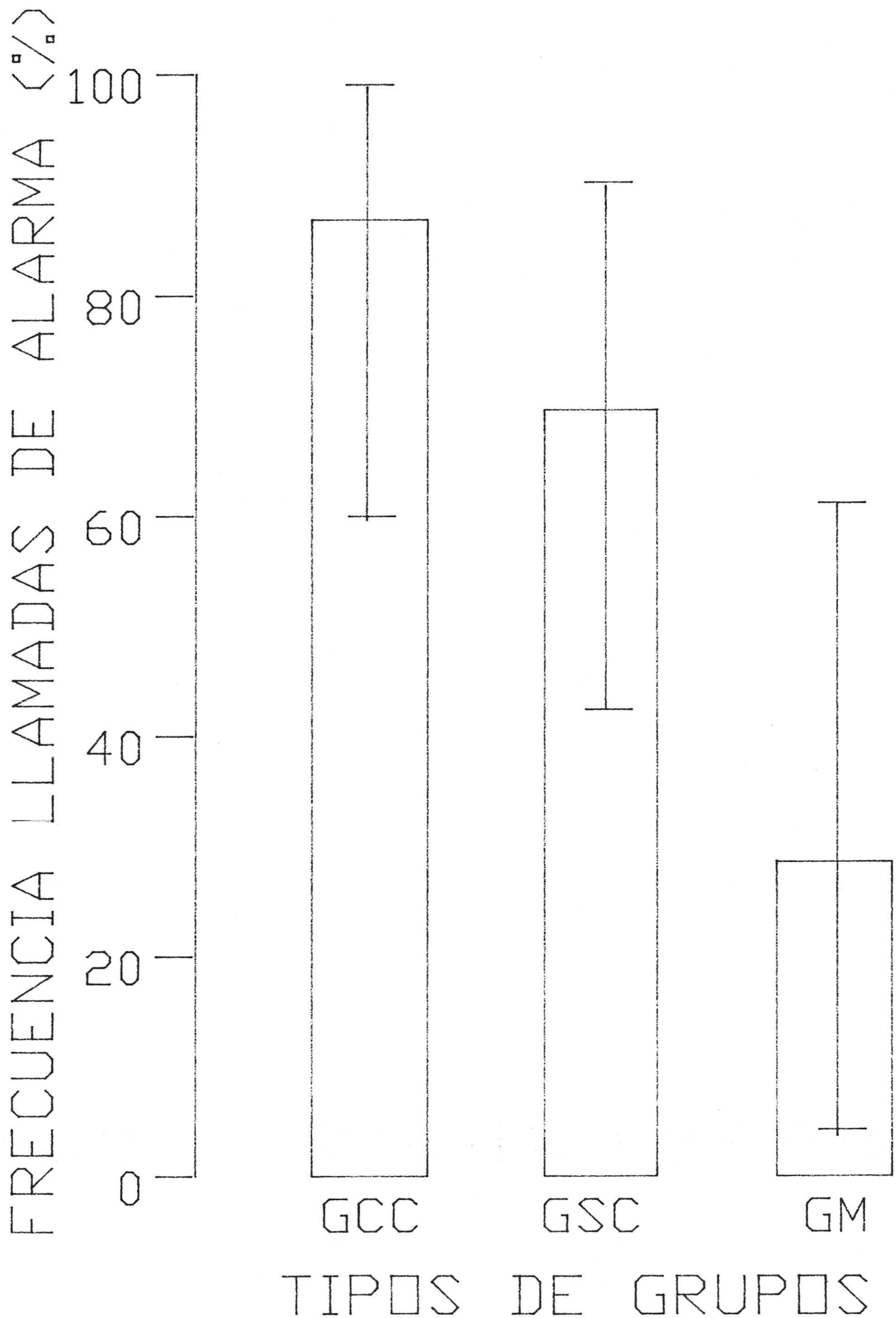


Figura V.C5: Frecuencia de llamadas de alarma en diferentes clases de grupo cuando el predador humano se aproxima desde abajo, en áreas de alta presión turística. Las cabras monteses estuvieron en grupos de 2-6 individuos. En todas las ocasiones, la distancia de huida se mantuvo en un rango de 30-100 m. (GCC=grupos con crías, GSC=grupos sin crías, GM=grupos de machos).

BIBLIOGRAFIA

AESCHBACHER, A. (1978). Das Brunstverhalten des Alpensteinwildes (*Capra ibex ibex* L.) Eugen Rentsch Verlag. Erlenbach-Zürich.

ALADOS, C.L. (1984). Etograma de la Cabra montés (*Capra pyrenaica*) y comparación con otras especies. Doñana Acta Vertebrata 11(2):289-309.

ALADOS, C.L. (1985a). Distribution and status of the Spanish ibex (*Capra pyrenaica* Schinz). En: Lovari, S (ed): "The biology and management of mountain ungulates. Croom Helm. London. P.p.: 204-211.

ALADOS, C.L. (1985b). Group size and composition of the Spanish ibex (*Capra pyrenaica* Schinz 1838) in the Sierras de Cazorla y Segura. En: Lovari, S (ed.): The biology and management of mountain ungulates. Croom Helm. London. Pp.: 134-147.

ALADOS, C.L. (1985c). An analysis of vigilance in the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). Z. Tierpsychol. 68:58-64.

ALADOS, C.L. (1986a). Aggressive behaviour, sexual strategies and their relation to the age in male Spanish ibex. Behavioural Processes 12:145-158.

ALADOS, C.L. (1986b). Time distribution of activities in the Spanish ibex, (*Capra pyrenaica*). Biol. Behavioral 11:70-82.

ALADOS, C.L. (1986c). Spatial structure in groups of Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). Biol. Behavioral 11:176-185.

ALADOS, C.L. y ESCOS, J. (1985). La Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura. Una introducción al estudio de sus poblaciones y comportamiento. Naturalia 28:36 pp.

ALADOS, C.L. y ESCOS, J. (1986). La cabra montés en Sierra Nevada. Boletín del Instituto de Estudios Almerienses 6:21-33.

ALCOCK, J. (1979). Animal Behaviour: an Evolutionary Approach. 2nd edition. Sinauer, Sunderland. Massachusetts.

ALEXANDER, G. (1960). Maternal behaviour in the Merino ewe. Proceeding of the Australian Society Animal Production. 3: 105-114.

ALEXANDER, G. (1974). Heat loss from sheep. En: Montheith, J.L. y Mount, L.E. (Eds.). "Heat Loss from Animals and Man". Butterworths. London. Pp. 173-203.

Bibliografía

ALEXANDER, G. y STEVENS, D.Z. (1982). Odour cues to maternal recognition of lambs: an investigation of some possible sources.

ALEXANDER, G. ; STEVENS, D.Z. y BRADLEY, L.R. (1983). Washing lambs and confinement as aids to fostering. *Applied Animal Ethology* 10: 251-261.

ALEXANDER, R.D. (1974). The evolution of social behaviour. *Annual Review Ecology Systematics*, 5:325-384.

ALTMANN, H. (1963). Naturalistic studies of maternal care in moose and elk. En: Rheingold, L.H. (Ed.). "Maternal behavior in Mammals". Wiley. New York. Pp. 233-254.

ALTMANN, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49:227-267.

ALTMANN, M. (1963). Naturalistic studies of maternal care in moose and elk. In: Maternal behavior in mammals (Rheingold, H., ed.). John Wiley and Sons.

ALTMANN, S.A. y ALTMANN, J. (1977). On the analysis of rates of behaviour. *Animal Behaviour* 25: 364-372.

ALTMANN, S. (1974). "Baboons Space. Time and Energy". *American Zoologist*, 14: 221-48.

ALTUNA, J. (1972). Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa. *Munibe* 24(1-4): 464 p.

ALVAREZ, F.; BRAZA, F. y NORZAGARAY, A. (1975a). Estructura social del gamo (*Dama dama*, *Mammalia*, *Cervidae*), en Doñana. *Ardeola* vol. 21. Especial.

ALVAREZ, F.; BRAZA, F. y NORZAGARAY, A. (1975b). Etograma cuantificado del gamo (*Dama dama*) en libertad. *Doñana Acta Vertebrata*. 2 (1): 93-142.

ALVAREZ, F.; BRAZA, F. y NORZAGARAY, A. (1976). The use of the rump patch in the fallow deer (*Dama dama*). *Behaviour* LVI (3-4): 298-308.

ANDERSON, D.R. y POSPAHALA, R.S. (1970). Correction of bias in belt transects of inmotive objects. *Journal of Wildlife Management*, 34 (1): 141-146.

ANDERSON, M. y WICKLUND, C.G. (1978). Clumping versus spacing out: experiments on nest predation in fieldfares (*Turdus pilaris*). *Animal Behaviour*. 26:1207-12.

ANDRZEJESWSKA, L. (1967). Estimation of the effects of feeding of the suckling insect *Cicadella viridis* L. (*Homoptera: Auchenorrhyncha*) on plants. En: K. Petruszewick (ed.). "Secondary Productivity in Terrestrial Ecosystems", vol. II:791-805.

Bibliografía

ANSELL, W.F.H. (1960). Mammals of Northern Rhodesia (Zambia). The Government Printer. Lusaka. 179 pp.

ARNOLD, G.W.; DUDZINSKI, M.L. (1978). Ethology of free-ranging domestic animals. Elsevier. Amsterdam.

ASTRE, G. (1958). Quelques étapes de la disparition du bouquetin aux Pyrénées Centrales. *Revue Comminges* LXV, 4: 129-146.

BAILEY, R.G. (1976). Ecoregions of the United States (a map). USDA for Serv. Ogden Utah 1p.

BALDWIN, B.A. y SHILLITO, E.E. (1974). The effects of ablation of the olfactory bulbs on parturition and maternal behaviour in Soay sheep. *Animal Behaviour*. 22: 220-223.

BARNETT, S.A. y LITTLE, M.J. (1965). Maternal performance in mice at -3C: Food consumption and fertility. *Proceeding Royal Society*. B162: 492-501.

BARTLETT, C.O. (1958). A study of some deer and forest relationships in Rondeau Provincial Park. Ontario. Dept. Lands For. Wildlife Service. Nº 7.

BAUDIER, A. y SERRE, L. (1975). Les groupements oromediterranea des Pyrénées orientales et leurs relations avec les groupements similaires de la Sierra Nevada. *Coll. Inst. CNRS* 235:475-468.

BEASOM S.L. (1979). Precision in helicopter censusing in white-tailed deer. *Journal Wildlife Management* 43.

BEGON, M. (1979). Investigating Animal Abundance. Arnold, E. (Ed.). Wilmer Brothers Ltd. Birkenhead. Inglaterra.

BELL, R.H.V. (1969). The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. Animal populations in relation to their Food Resources. (Symposium of the British Ecological Society Aberdeens). Watson, A. (ed.). Blackwell Scientific Publications.

BELL, R.H.V. (1971). A grazing ecosystem in the Serengeti. *Science America* 225: 86-93.

BENINDE, J. (1937). Zur Naturgeschichte des Rothirsches. Monographie der Wildsäugtiere, vol. 4. P. Scöps. Leipzig.

Bibliografía

BERDUCOU, O.C. y BESSON, P. (1982). Dynamique des populations d'isard du Parc National des Pyrénées Occidentales de 1968 à 1981. *Acta Biologica Montana*, 1:153-175.

BERENSTAIN, L. y WADE, T.D. (1983). Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques. *International Journal of Primatology*. 4:201-235.

BERGERUD, A.T.; NOLAN, M.J.; CURNEW, K. y MERCER, W.E. (1983). Growth of the Avalon Peninsula, Newfoundland, caribou herd. *Journal of Wildlife Management* 47:989-998.

BERGER, J. (1978). Group size, foraging and antipredator plays: an analysis of bighorn sheep decisions. *Behavioral Ecology Sociobiology* 4: 91-99.

BERGER, J. (1979a). Weaning, social environments and the ontogeny of spatial associations in bighorn sheep. *Biology of Behaviour* 4: 363-372.

BERGER, J. (1979b). Weaning conflict in desert and mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): an ecological interpretation. *Zeitschrift. Tierpsychologie* 50: 188-200.

BERTRAM, B.C.R. (1975). Social factors influencing reproduction in wild lions. *J. Zool. Lond.*, 177: 463-482.

BERTRAM, B.C.R. (1981). Living in Groups: Predators en Prey. En Krebs, J.R. y Davies, N.B. (Eds.). "Behavioural Ecology". Blackwell Sci. London. Pp. 64-96.

BILDSTEIN, K.L. (1983). Why white-tailed deer flag their tails. *American Naturalist* 121(5): 709-715.

BLAKESLEY, C.S. y McGREW, J.C. (1984). Differential vulnerability of lambs to coyote predation. *Applied Animal Behaviour Science*. 12: 349-361.

BLOOD, D.A. (1963). Some aspects of behavior of a bighorn herd. *Can. Field-Nat.* 77(2):77-94.

BOBEK, B.; PERZANOWSKI, Ki; SIWANOWICZ, J. y ZIELINSKI, J. (1979). Deer pressure on forage in a deciduous forest. *Oikos* 32:373-379.

BONHAM, F.R.H. y FAIRLEY, J.S. (1984). Observations on a herd of feral goats *Capra* (domestic) in the Burren. *Ir. Naturalist. Journal* vol. 21:208-212.

BORY DE S. VICENT, J. (1820). Florula de la Sierra Nevada. *Anales Gen. des Sciences Physyques*. Brusellas.

Bibliografía

BOUISSOU, M.F. (1968). Effect de l'ablation des bulbes olfactifs sur la reconnaissance du jeune par sa mère chez les ovins. *Review Comportamental Animale*. 3: 77-83.

BOULE, M. (1910). Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). Impr. Monaco, t 1,3 p: 222-231.

BOURLIERE, F. (1969). L'échantillonnage des populations de grands mammifères. En: Lamotte, M y Bourlière, F (eds.) " Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson. Paris.

BOYD, I.L.(1981). Population changes and the distribution of a herd of feral goats (*Capra sp.*) on Rhum, Inner Hebrides 1960-78. *Journal Zoological London* 193:287-304.

BRANDBORG, S.M. (1955). Life history and management of the mountain goat in Idaho. Idaho Department Fish and Game. Wildlife Bulletin N° 2. Boise. 142 pp.

BRAUN-BLANQUET, J. (1937). Sur l'origine des éléments de la flore méditerranéenne. *Stat. Inst. Geobot. Medit. Alpine con* 56. Montpellier.

BRAWLEY, K.C. (1977). Domestic sheep mortality during after tests of several predator control methods. M.S. Thesis. University of Montana. Missoula. 69 pp.

BRINK, F.H. Van den (1957). Die Sougetiere Europas. P. Parey, Hamburg, Berlin.

BRODY, S. (1945). Bioenergetics and growth. New York: Reinhold.

BROMLEY, K.C. (1977). Domestic sheep mortality during and after tests of several predator control methods. M.S. Thesis, University of Montana. Missoula. 69 pp.

BROWN, J.L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76:160-169.

BROWN, J.L. (1972). Communal Feeding of nestlings in the Mexican hay (*Aphelocoma ultramarina*), interflock comparisons. *Anim. Behav.* 20:395-403.

BULLEN, F.T. (1970). A review of the assessment of crop losses caused by locusts and grasshoppers. *Proceedings of the International Study Conference on Current and Future Problems of Acridology*. Pp. 163-171. London.

BULL, E.L. (1981). Indirect estimates of abundance of birds. *Studies in Avian Biology*, 6:76-80.

BURCKHARDT, D. (1961). Aus dem Leben des Steinbockes. *Schweitzer Naturschutz* 27: 10-14.

Bibliografía

- BURNHAM, K.P., ANDERSON, D.R. y LAAKE, J.L. (1980). Estimation of density from line transect sampling of biological populations. Wildl. Monogr. 72, 202 pp.
- BUTLER, H.E. (1983). Fall suckling behavior in woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). Acta Zoologica Fennica. 175: 109-111.
- BYERS, J.A. (1980). Play partner preferences in Siberian ibex *Capra ibex sibirica*. Z. F. Tierpsychol. 53: 23-40
- BYERS, S.A. (1977). Terrain preferences in the play behavior of Siberian ibex kids (*Capra ibex sibirica*). Z. F. Tierpsychol. 45: 199-209.
- CABRERA, A. (1911). The subspecies of the Spanish ibex. Proceed. Zoological Society of London. 963-977.
- CABRERA, A. (1914). Fauna Iberica. Mamíferos. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- CABRERA, E. (1985). La Cabra montés. En M. Ferrer (Ed.), "Sierra Nevada y la Alpujarra" Andalucía. España. P.p. 211-247.
- CADMAN, W.A. (1966). The Fallow Deer. Forestry Commission Leaflet No. 52. HMSO. London.
- CAMERON, A.G. (1923). The wild red deer of Scotland Blackwood. Edinburgh.
- CAMPBELL, B. y REMINGTON (1981). Influence of construction activities on water-use patterns of desert bighorn sheep. Wildl. Society Bull. 9:63-65.
- CAPEL, J.J. (1977). El clima de la provincia de Almería. Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Almería. Almería. 125 pp.
- CARACO, T. (1979). Time budgeting and group size: a theory. Ecology 60:611-7.
- CARPENTER, F.L. y MacMILLEN, F.E. (1976). Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honey creeper. Science, N. Y. 194: 639-42.
- CAUGHLEY, G. (1963). Dispersal rates of several ungulates introduced into New Zealand. Nature 200: 280-281.
- CAUGHLEY, G. (1965). Horn rings and tooth eruption as criteria of age in the Himalayan thar. *Hemitragus jemlahicus* New Zealand Journal Science, 8: 333-351.

Bibliografía

- CAUGHLEY, G. (1966). Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 47: 906-918.
- CAUGHLEY, G. (1967). "Growth, Stabilization and Decline in New Zealand Populations of the Himalayan Tahr, *Hemitragus jemlahicus*", PhD thesis, University of Canterbury, New Zealand.
- CAUGHLEY, G. (1970a). Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalaya thar in New Zealand. *Ecology*, 51:53-72.
- CAUGHLEY, G. (1970b). Population statistics of Chamois. *Mammalia* 34: 194-199.
- CAUGHLEY, G. (1977). Analysis of vertebrate populations. John Wiley and Sons. Chichester. 232 pp.
- CAUGHLEY, G. (1980). Analysis of vertebrate populations. 2ª ed. John Wiley and sons. Chichester. 234pp.
- CAUGHLEY, G.; SINCLAIR, R. y SCOTT-KEMMIS, D. (1976). Experiments in aerial survey. *J. Wildlife Management* 40.
- CERDA, J.M. y PEÑA, J. (1970). La cabra montés española. Congreso Internacional de la Caza. Madrid.
- CERDA, J.M. y PEÑA, J. (1971). La chèvre sauvage espagnole. Raport au Congrès Internacional de la Chasse. Madrid.
- CLEMENTS, R.O. (1978). The benefits and some long-term consequences of controlling invertebrates in a perennial ryegrass sward. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society, Series A*, 6:335-341.
- CLOT, A. (1982). Les bouquetins fossiles des Pyrénées occidentales et centrales. *Acta biológica Montana* 1: 251-265.
- CLOUDSLEY-THOMSON, J.L. (1961). Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. Academic Press. New York.
- CLOUET, M. (1979). Note sur la systématique d'Espagne (*Capra hircus pyrenaica*). *Bull. Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*. 115(3-4): 260-277.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; (1978). The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69: 145-70.

Bibliografía

CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GIBSON, R.M. y GUINNESS, F.E. (1979). The logical stags: adaptative aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour* 27:211-225.

CLUTTON-BROCK, T.H.; GUINNESS, F.E. (1975). Behaviour of red deer (*Cervus elaphus* L.) at calving time. *Behaviour* 55: 287-300.

CLUTTON-BROCK, T.H.; GUINNESS, F.E. y ALBON, S.D. (1982). Red deer: the behaviour and ecology of two sexes. Edimburg University Press. Chicago. 378pp.

CLUTTON-BROCK, T.H.; GUINNESS, F.E. y ALBON, S.D. (1983). The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* 52: 367-383.

CLUTTON-BROCK, T.H.; HARVEY P.H. (1976). Evolutionary rules and primate societies. In Bateson, P. P. G. y HINDE, R. A. (eds), *Growing Points in Ethology*, pp. 195-237. Cambridge, Cambridge University Press.

CLUTTON-BROCK, T.H.; HARVEY, P.H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal Zoological London* 183 pp.

CLUTTON-BROCK, T.H.; HARVEY, P.H. (1979). Comparison and adaptation. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 205:547-65.

COBLENTZ, B.E. (1974). Behavior and range relationships of the feral goat. Unpublished Thesis. University of Michigan, Ann. Arbor.

COBLENTZ, B.E. (1980). On the improbability of pursuit invitation signals in mammals. *American Naturalist* 115: 438-442.

COLE, L.C. (1949). The measurement of interspecific association. *Ecology* 30(4):411-424.

COLLIAS, N.E. (1956). The analysis of socialization in sheep and goats. *Ecology* 37: 228-239.

CORBET, G.B. (1980). The mammals of the Palearctic: a taxonomic review. Cornell University Press. Ithaca. New York. 314 pp.

COUPLAND, R.T. (1979). Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses. Cambridge University Press. Cambridge.

COUTURIER, M. (1960). Ecologie et Protection du Bouquetin (*Capra aegagrus ibex ibex* L.) et du Chamois (*Rupicapra rupicapra rupicapra* L.) dans les Alpes.

Bibliografía

En: "Ecology and management of wild grazing animals in temperate zones". F. Bourlière (ed.). Morges.;

COUTURIER, M. (1962). Le bouquetin des Alpes. Arthaud. Grenoble.

COX, D.R.; LEWIS, P. (1966). The statistical analysis of series of events. Chapman and Hall. University Press. Cambridge.

CRANDALL, L. (1964). The management of wild mammals in captivity. University Chicago Press. Chicago.

CRAWLEY, M.J. (1983). Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

CRISLER, L. (1956). Observations of wolves hunting caribou. J. Mammal., 37:337-346.

CROOK, J.H. (1965). The adaptive significance of avian social organizations. Symp. Zoological Society London 14, 181-218 (1965).

CROOK, J.H. (1970). Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology. Animal Behaviour. 18, 197-209.

CROOK, J.H. (1970). The socio-ecology of primates. En: "Social Behaviour in Birds and Mammals". Crook, J.H. (ed.). London and New York. Academic Press.

CROOK, J.H. y GARTLAN, J.S. (1966). Evolution of primate societies. Nature 210, 1200-3.

CROOK, J.H. ; ELIS, J. y GROSS-CUSTARD, J. (1976). Mammalian social systems: structure and function. Animal Behaviour 24: 261-274.

CUGNASE, J.M. (1982). Resultats Préliminaires sur les Observations de Mouflons Individualisés à L'aide de Colliers (Caroux). Bull. Off. Naturalist Chasse. 59: 32-36.

CURIO, E. (1976). The Ecology of Predation. Barlin, Springer-Verlag.

CHABAUD, A. (1982). Structure et dynamique des populations de chamois. Plaisirs de la chasse, 290:384-389; 291:463-467.

CHAPMAN, D.I. y CHAPMAN, N. (1976). The Fallow Deer. Terence Dalton.

CHARNOV, E.L.; KREBS, J.R. (1975). The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? Amer. Natur. 109:107-112.

Bibliografía

CHARNOV, E.L.; ORIAN, G.H. y HYATT, K. (1976). The ecological implications of resource depression. *Amer. Natur.* 110:247-59.

CHILD, G.; VON RITCHER, W. (1969). Observations on ecology and behaviour of lechwe puku and waterbuck along the Chobe River, Botswana. *Z. Säugetierkunde* 34, 275-295.

CHIONG, C.L. (1984). The life table and its applications. Kieger, R. F. (Ed.) Co. Malabar. Florida pp. 316.

CHRISTIE, A.H.C. (1967). The sensitivity of chamois and red deer to temperature fluctuations. *Proceeding. New Zealand. Ecology Society.*, 14: 34-39.

CHRISTIE, A.H.C. y ANDREWS, J.R.H. (1965). Introduced ungulates in New Zealand. (c) Chamois. *Tuatara* 13: 105-111.

DAGG, A.J. y FOSTER, J.B. (1976). The giraffe. Van Nostrand Reinhold Co., New York. 210 pp.

DARLING, F.F. (1937). A Herd of Red Deer. Oxford University Press. London.

DARWIN, C.R. (1874). The descent of Man and Selection in Relation of Sex, 2nd. ed. Aldine Publ. Co. New York. 705 pp.

DARWIN, C.R. (1881). The descent of man and selection in relation to sex. John Murray. London.

DASMANN (1981). Wildlife Biology. John Wiley and Sons. Inc. 212 pp.

DAVIS, D.E. y WINSTEAD, R.L. (1980). Estimating the numbers of wildlife populations. En: Schemnitz, S. D. (Ed.). "Wildlife Management Techniques Manual". Wildlife Society Washington. D.C. Pp: 221-247.

DAWKING, R. (1976). The Selfish Gene. Oxford University Press. Oxford.

DAY, G.I.; SCHEMNITZ, S.D. y TABER, R.D. (1980). Capturing and marking wild animals. En: Schemnitz, S.D. (Ed) "Wildlife management techniques manual" Wildlife Society Washington D.C.

DEKER, E. y KOWALSKI, G. (1972). The behavior and ecology of urial sheep. Dept. Fish and Wildlife Biol. Col. state University Ft. Collins. Col. 152 pp.

DELPECH, F. (1975). Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Thèse Doctoral Etat. Bordeaux.

Bibliografía

DELPECH, F. y SUIRE, C. (1974). La fauna mésolithique et postmésolithique du gisement de Routtignac. Publ. Institut. d'Art Préhistorique de l'Université de Toulouse-le Mirail. Meon-Institut Art Préhistorique II Routtignac, fase. 2.

DE GROOT, P. (1980). A study of the acquisition of information concerning resources by individuals in small groups of red-billed weaver birds *Quelea*. Ph.D. thesis, University of Bristol.

DIAZ, A. (1985). Geología de la Sierra y la Alpujarra. En Ferrer M. (Ed.). "Sierra Nevada y la Alpujarra". ED. Andalucía. Granada. pp. 95-136.

DIAZ, A. y PUGA, E. (1985). Itinerario Geológico. En: Ferrer, M. (Ed). "Sierra Nevada y La Alpujarra". ED. Andalucía. Granada. Pp: 975-1003.

DICE, L.R. (1943). The biotic provinces of North America. University Michigan Press, Ann Arbor. 77 pp.

DIEM, K.L. (1954). Use of a deer call as a means of locating deer fawns. *Journal Wildl. Management* 18(4): 537-538.

DIEZ-TORTOSA, J.V. (1908). Excursión a Sierra Nevada. *Boletín de la Real Sociedad Española de la Historia Natural*, 8: 178-179.

DINESMAN, L.G. (1967). Influence of vertebrates on primary production of terrestrial communities. En K. Petruszewicz (ed.). "Secondary Productivity in Terrestrial Ecosystems", vol. 1: 261-26

DMPEL, R. (1967). Studies on reproduction, growth and feeding in the snake *Spalerosophis cliffordi* (Colubridae). *Copeia*. 332-346.

DOI, T. (1970). Re-evaluation of population studies by sighting observation of whale Bull. Tokai Reg. Fisheries. Laboratory 63: 1-9.

DOI, T. (1974). Further development of whale sighting theory. En. Schevill W.E. (Ed.). "The whale. problem." Harvard University Press. Cambridge. Mass. Pp.: 359-368.

DOI, T. (1975). Further development of sighting theory on whale. Bulletin. Tokai Reg. Fish Laboratory 68: 1-22.

DORRANCE, M.J.; SAVAGE, P.J. y HUFF, D.E. (1975). Effects of snow-mobiles on white-tailed Deer. *J. Wildl. Manag.* 39(3):563-569.

DOUGLAS-HAMILTON, I. (1973). On the ecology and behaviour of the Lake Manyara elephants. *E. Afr. Wildl. J.*, II:401-403.

Bibliografía

DUNAWAY, D.J. (1971). Bighorn sheep habitat management in the Inyo National Forest, a new approach Desert Bighorn Council. *Trans.* 15:18-23.

DUNBAR, R.I.M. y E.P. DUNBAR (1981). The grouping behaviour of males *Walia ibex* whit special referente to the rut *African Journal Ecology.* 19:251-263.

DUNFORD, C. (1977). Kin selection for ground squirrel alarm calls. *Amer. Natur.* III:782-785.

EADIE, J. (1970). Sheep production and pastoral resources. *Symp. Ecol. Soc. Brit.* 10:7-24.

EBERHARDT, L.L. (1968). A preliminary appraisal of line transects. *Journal Wildlife. Management* 32(1):82-88

EBERHARDT, L.L. (1978). Transect methods for population studies. *Journal Wildlife, Management,* 42(1): 1-31.

EBERHARDT, L.L. CHAPMAN, D.G. y GILBERT, J.R. (1979). A review of Marine Mammals Census Methods. *Wildlife Monographs,* 63: 1-46.

EDMUNDS, M. (1974). *Defense in Animals.* Harlow, Essex, Longman;

EKLUND, C.R. y ATWOOD, E.L. (1962). A population study of antartic seals. *Journal Mammalogy.* 43(2): 229-238.

ELIAS, F. y RUIZ, B. (1977). *Agroclimatología de España.* Cuaderno del I.N.I.A., 7- Madrid.

ELTRINGHAM, S.K. (1973). An assessment of variability in repeated ground counts of large African mammals. *J. Applied Ecology* 10(2): 409-415.

ELTRINGHAM, S.K. (1974). The recue of distressed large mammals in national parks using drug immobilization. *East African Wildlife Journal* 12:233-238.

ELTRINGHAM, S.K. (1978). Methods of capturing wild animals for marking purposes. En: Stonehouse, B. (ed.). "Animal Marking". MacMillan. London. Pp.: 13-23.

ELTRINGHAM, S.K. (1979). *The Ecology and Conservation of Large African Mammals* MacMillan. London.

ELLISON, L. (1960). Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Botanical Review* 26:1-78.

Bibliografía

EMLEN, J.M. (1973). Ecology: an evolutionary approach. Addison-Wesley. Reading.

EMLEN, J.T. (1956). A method for describing and comparing avian habitats. Ibis 98.

EMLEN, J.T. (1971). Population densities of birds derived from transect counts. Auk 88(2):323-342.

ENGLANDER, H. (1972). Steinböcke in Spanien. Ver. z. Schut. Alpensflanzen u. Tiere 37: 1-8.

ENGLANDER, H. (1972). Steinbocke in Spanien. Verein zum Schutze der Alpensplazen und - Tiere, 37:1-8.

ESCOS, J. y GOMENDIO, M. (1984). Interactions sociales entre jeunes et femelles adultes des groupes de *Gazella cuvieri* (*Artiodactyla*, *BOVIDAE*) en captivité. En Haro, A. y Espadaler, X. (Eds.) "Processus d'acquisition précoce. Les communications".;

ESPMARK, Y. (1969). Mother-young relationships and development of behaviour in roe deer (*Capreolus capreolus* L.). Viltrevy 6: 461-540.

ESTES, R.D. (1966). Behaviour and life history of the wildbeest (*Connochaetes taurinus*. Burchell). Nature. 212: 999-1000.

ESTES, R.D. (1974). Social organization of the African Bovidae. En Geist, V. y Walter, F. (Eds). "The bahaviour of ungulates and its relation to management" publications pp. 166-205. IUCN.;

ESTES, R.D. (1976). The significance of breeding synchrony in the wildbeest. Journal of East African Wildlife. 14: 135-152.

FANDOS, P. (1987). Croissance et développement foetal du bouquetin de Cazorla (Espagne). Mammalia 51 (4): 579-586.

FERGUSON, M.A.S. y KEITH, L.B. (1982). Influence of nordic skiing on distribution of moose and elk in Elk Island Park, Alberta. Can. Field. Naturalist 96(1):69-78.

FERNANDEZ-CASAS, J. (1974a). De flora hispánica. Candollea 29:327-335.

FERNANDEZ-CASAS, J. (1974b). Contribución al conocimiento de la Flora Bética. Boletín Sociedad Botánica, 47 (2ª ser.)- Supl.: 293-298.

Bibliografía

FERNANDEZ-GALIANO, E. y HEYWOOD, V.H. (1960). Catálogo de las plantas de la Provincia de Jaén (mitad oriental). Instituto de Estudios Giennenses. 205 pp.

FERNANDEZ-LOPEZ, C. (1983). Fuentes para la flora de Jaén. Cooperativa Farmacéutica. Jaén.

FERNANDEZ-LOPEZ, C. (1984). Botánica y exploraciones botánicas en la provincia de Jaén. Anales del Adelantamiento, 25: 85-96. Cazorla.

FERNANDEZ GONZALEZ, F. y SANCHEZ-MATA, D. (1986). Datos sobre la vegetación del Sistema Central y Sierra Nevada. Opuscula Botánica Farmacial complutensis, 2. MADRID.

FERNANDEZ GONZALEZ, F. y SANCHEZ-MATA, D. (1987). Introducción al libro colectivo "La vegetación de España". Peinado Lorca, M. y Rivas Martinez, S. (eds). Universidad de Alcalá, Servicio de Publicaciones.

FERNANDEZ GONZALEZ, F. y SANCHEZ-MATA, D. (1988a). Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. ICONA. MADRID.

FERNANDEZ GONZALEZ, F. y SANCHEZ-MATA, D. (1988b). Mapa de las Series de Vegetación de España 1:400.000, Hoja 23-Jaén. ICONA. MADRID.

FLOWERDEW, J.R. (1976). Ecological methods. Mammal Review 6: 123-159.

FLOWER, W. (1932). Notes on the recent mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom. Proc. Zool. Soc. London.

FONT-QUER, P. (1924). Datos acerca de la flora orófila de Sierra Nevada Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 24: 234-244.

FONT, I. (1983). Climatología de España y Portugal. I.N.M. Madrid 293 pp.

FORBES, S.A. y GROSS, A.O. (1921). The orchard birds of an Illinois summer. I11. Naturalist Hist. Surv. Bull. 14:1-8.

FORD, E.B. (1964). Ecological Genetics. Methuen. Londres.

FRASER, A.F. (1968). Reproductive behaviour in Ungulates. Academic Press. London

FRITH, H.J. (1959). The ecology of wild ducks in land New South Wales. IV. Breeding CSIRO Wildlife. Resources., 4: 156-181.

Bibliografía

FRITH, H.J. (1963). Movement and mortality rates of black duck and grey teal in southeastern Australia. *CSIRO Wildl. Res.*, 8: 119-131.

FURSCHLBERGER, H. y NERL, W. (1969). Das Gamsbuch. F.C. Mayer Verlag. München 71, Germany. 436 pp.

GALINDO, F. (1965). La *Capra pyrenaica hispanica* de los puertos de Beceite (Teruel). Imprenta Escuela Provincial. Teruel.

GARTLAN, J.S. (1968). Structure and function in primate society. *Folia primatol.* 8:89-120.

GATES, C.E. (1979). Line transects and related issues. En: R.M. Cormack, G.P. Patil y D.S. Robson (Eds). *Internatl. Co-op. Publ. House, Fairland, Md.* Pp. 71-154

GATES, C.E. MARSHALL, W.H. y OLSON, D.P. (1968). Line transect method of estimating grouse population densities. *Biometrics* 24(1):135-145.

GAUSEEN, H. (1955). Determination des climats por la methode des courbes ombrothermiques". *C.R.A.S.C.* t 240. París.

GEIST, V. (1966). Ethological observations on some North American cervids. *Zool. Beiträge (n.s.)*. 12:219-250.

GEIST, V. (1968). On the interrelation of external appearance, social behaviour and social structure of mountain sheep. *Zeitchrift Tierpsychologie*. 25: 199-215.

GEIST, V. (1971a). Mountain sheep: a study in behaviour and evolution. The University of Chicago Press. Chicago and London.

GEIST, V. (1971b). Tradition und Arterhaltung bei wildchaf und Elch; Naturwissenschaft un Medizin, 8 Jg, Nr 37, Boehringer. Mannheim. pp: 25-35.

GEIST, V. (1971c). On The relation of the social evolution and dispersal in ungulates during the pleistocene, with emphasi on the old world Deer and the genus Bison. *Quater. Rev.* 1: 283-315.

GEIST, V. (1974a). On the relationship of ecology and behaviour in the evolution of ungulates. Theoretical considerations. *Calgary Symposium*, 235-247.

GEIST, V. (1974b). On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American. Zoology*. 14, 105-220.

GEIST, V. (1981). On the reproductive strategies in ungulates and some problems of adaptation. En: Scudder, G.G.E. y Reveal, J.L. (Eds.). "Evolution today"

Bibliografía

Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology.

GEIST, V. (1982). Adaptive aspects in the behaviour of elk.

GEIST, V. y BROMLEY, P.T. (1972). Why deer shed antlers?. *Z. Säugetierkunde* 43:223-231.

GEIST, V. y PETOCZ, R.G. (1977). Bighorn sheep in winter: do rams maximize reproductive fitness by spatial and habitat segregation from ewes? *Can. J. Zoological* 55:1802-1810.

GENTRY, J.B. (1968). Dynamics of an enclosed population of pine mice, *Microtus pinetorum*. *Resources. Population Ecology*. 10: 21-30.

GESSAMAN, J.A. y MacMAHON, J.A. (1984). Mammals in ecosystems: their effects on the composition and production of vegetation. *Proceedings of the Third Theriological Congress, Helsinki 1982.*

GILLBERT, L.E. y RAVEN, P.E. (1975). (eds). *Coevolution of Animals and Plants*. Austin, Univ. Texas Press.

GLOUD, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41:587-640.

GLOUD, S.J. y LEWONTIN, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R.Soc. Lond. B.* 205: 581-98.

GLUESING, E.A. (1977). Sheep behavior and vulnerability to coyote predation. *PH. D. Dissertation*. Utah State University, Logan, UT., 121 pp.

GLUESING, E.A., BALPH, D.F. y KNOWLTON, F.F. (1980). Behavioural patterns of domestic sheep and their relationship to coyote predation. *Applied Animal. Ethology*. 6: 315-330.

GONZALEZ, G. (1982a). *Données Préliminaires sur l'Ethologie du bouquetin ibérique*. Diplôme d'études approfondies, Université Paul Sabatier Toulouse. France.

GONZALEZ, G. (1982b). Eco-Ethologie des Ongulés de montagne approche évolutive. *Acta Biológica Montana* 1: 121-151.

GONZALEZ, G. (1982c). Eco-Ethologie du bouquetin en Sierra de Gredos. *Acta Biológica Montana* 1: 177-215.

Bibliografía

GONZALEZ, G. (1982d). Eco-ethologie du bouquetin en Sierra de Gredos. *Act. Biológica Montana* 1:177-215.

GONZALEZ, G. (1985). Seasonal Fluctuations in the Spatial Distribution of Chamois and Moufflons on the Carlit Massif Pyrenees. En Lovari, S. (Ed). "The Biology and Management of Mountain Ungulates". Croom Helm. London.

GOSLING, L.M. (1969). Parturition and related behaviour of Coke's har-tebeest, *Alcephalus buselaphus cokei* Günther. *Journal Reproductive and Fertility Sup.* 6: 265-286.

GOULD, M.S. (1979). The behavioural ecology of the feral goats of Aldabra Island. Unpublished Thesis. Duke University, North Carolina.

GRANT, S.A. y HUNTER, R.F. (1966). The effects of frequency and season of clipping on the morphology productivity and chemical composition of *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 65:125-33.

GRAY, A.J. y SCOTT, R. (1977). *Puccinellia maritima* (Huds.). Par 1. *J. Ecology* 65:699-716.;

GRAY, G.G. y SIMPSON, C.D. (1983). Population characteristics of free ranging Barbary sheep in Texas. *Journal Wildlife Management* 47:954-962.

GREELEY, E.T., LABISKY, R.F. y MANN, S.H. (1962). Distribution and abundance of pheasants. En: "Illinois Natural History". Survey. Biology. Notes N. 47, Urbana. 16p.p.

GREENWOOD, P.J.; HARVEY P.H. y PERRIS, C.M. (1978). Inbreeding and dispersal in the Great Tit. *Nature*. 271: 52-54.

GROSS, J.E.; STODDART, L.C. y WAGNER, F.H. (1974). Demographic analysis of a northern Utah Jackrabbit population. *Wildlife Monograph*. No. 40: 1-68.

GRUBB, P. (1974). Population dynamics of the Soay sheep. En: Jewell, P, Milner, C y Boid, J (Eds). "Island Survivors". Athlone Press. Londres.

GRUBB, P. y JEWELL, P.A. (1966). "Social Grouping and Home Range in Feral Soay Sheep", *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18: 179-210.

GRUBB, P. y JEWELL, P.A. (1974). Movement, daily activity and home range of Soay sheep. En: "Island survivors". Jewell, P.; Milner, C. y Boyd, J. (Eds). pp 160-194. Athlone Press. London.

Bibliografía

GUBERNICK, D.J.; JONES, K.L. y KLOPFER, P.H. (1979). Maternal "imprinting" in goats?. *Animal Behaviour* 27: 314-315.

GUINNESS, F.E.; LINCOLN, G.A. y SHORT, R.V. (1971). The reproductive cycle of the female red deer (*Cervus elaphus* L.). *Journal of Reproductive Fertility* 27: 427-438.

GUTHRIE, R.D. (1971). A new theory of mammalian rump patch evolution. *Behaviour* 38: 132-145.

GYSEL, L.W. y LYON, L.J. (1980). Habitat analysis and evaluation. En Shemnitz, S. D. (Ed.). "Wildlife management techniques manual". The wildlife Society Arizona. pp. 305-328.

HAFEZ, E.S.E. (1952). Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. Part. I. The breeding season in different environments. *J. Agric. Sci., Camb.* 42: 189-199.;

HAFEZ, E.S.E. y LINEWEAVER, J.A. (1968). Suckling behavior in natural and artificially fed neonate calves. *Zeitschrift Tierpsychologie* 25: 187-198.

HAFEZ, E.S.E. y SCOTT, J.P. (1962). The behaviour of sheep and goats. Pp. 297-333, in *The behaviour of domestic animals* (E.S.E. Hafez, ed.). Williams and Wilkins Co. Baltimore, 619 pp.

HALL, K.R.L. (1965). Behaviour and ecology of the wild Patas monkey, *Erythrocebus patas*, in Uganda. *J. Zool. Lond.* 148: 15-87.

HAMILTON, W.D. (1963). The evolution of altruistic behaviour. *American Naturalist* 97: 354-356.

HAMILTON, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I and II. *Journal of Theoretical Biology.* 7: 1-12.

HAMILTON, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal Theor. Biol.* 31: 295-311.

HANK, S.J. (1981). Characterization of population condition. En: Ch. W. Fowler y T.D. Smith, (eds.) "Dynamics of large mammal populations". John Wiley and Sons. New York. Pp. 47-73.

HANLEY, T.A. (1980). Nutritional constrains on food and habitat selection by sympatric ungulates. Seattle: University of Washington Ph. D. dissertation. 176 pp.

Bibliografía

HANLEY, T.A. (1982a). Cervid activity patterns in relation to foraging constraints. *Western Washington. Northwest Sci.* 56:208-217.

HANLEY, T.A. (1982b). The nutritional basis for food selection by ungulates. *Journal Range. Management.* 35:146-151.

HANLEY, T.A. y HANLEY, K.A. (1982). Food resource partitioning by sympatric ungulates on Great Basin rangeland. *J. Range Management.* 35:152-158.

HARCOUT, A.H.; STEWART, K.S. y FOSSEY, D. (1976). Male emigration and female transfer in wild mountain gorilla. *Naturee,* 263:226-227.

HARLE, E. (1910). Les mamifères et oiseaux quaternaires connus jusqu'ici en Portugal. Mémoire suivie d'une liste générale de ceux de la péninsule ibérique, "Comunicaçoe" Service Geol. Portugal - Lisbonne 8: 22-85.

HARVEY, P.H. y GREENWOOD, P.J. (1981). Antipredator defence strategies: some evolutionary problems. En: Krebs., J.R. y Davies, N.B. (Eds.). "Behavioural Ecology". Blackwell Sci. Pbl. London. Pp. 129-151.

HARRISON, M.J.S. (1983). Age and sex differences in the diet and feeding strategies of the green monkey, *Cercopithecus sabaenus*. *Anim. Behaviour* 31:969-977.;

HARRISON, M.J.S. (1985). Time budget on the green monkey *Cercopithecus sabaenus*: some optimal strategies. *International Journal of Primatology* 6(4): 351-376.

HAWKINS, R.E.; AUTRY, D.C. y KLIMSTRA, W.D. (1967a). Comparison of methods used to capture white-tailed deer. *Journal Wildl. Management* 31(3): 460-464.

HAYES, L. (1977). Unpublished master's thesis. University of Edinburgh. Edinburgh. Scotland.

HAYNE, D.W. (1948). An examination of the strip census method for estimating animal populations. *Journal Wildl. Management* 13(2):145-157.

HEBERT, D.M. (1973). Altitudinal migration as a factor in the nutrition of bighorn sheep. Ph. D. Thesis, University British Columbia, Vancouver, B.C.

HEDIGER, H. (1934). Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. *Biol. Zentralblatt* 54, p. 21-40.

HEDIGER, M. (1955). Studies on the psychology and behaviour of animals in zoos and circuses. Butterworth and Co. London.

Bibliografía

HEMINGWAY, P. (1971). Fields trials of the line transect method of sampling large populations of herbivores. En Duffey, E. y Watts A. S. (Eds)." The scientific management of animal and plant communities for conservation". Blackwell Sci. Publ. Oxford,

HEPTNER, V., NOSIMOVIC, A y BANNIKOV, A. (1966). Die Säugetiere der Sowjetunion. vol. 1 Paarhufer und Unpaarhufer. Jena: Gustav Fischer Verlag.

HERNANDEZ-CARDONA, A.M. (1983a). Contribución al conocimiento de la Flora cazorlense. Anuario del Adelantamiento. 24: 56-68. Cazorla.

HERNANDEZ-CARDONA, A.M. (1983b). Nueva contribución al conocimiento de la Flora cazorlense. Anuario del Adelantamiento, 25: 71-84. Cazorla.

HERNANDEZ-CARDONA, A.M. y FERNANDEZ-LOPEZ, C. (1984). Notas corológicas de la Provincia de Jaén, IV, *Gramineae. Blancoana*, 2:47-68.;

HEYWOOD, V.H. (1961). The flora of the Sierra de Cazorla. S.E. Spain I. Feddes Repert, 64: 28-73.

HICKS, L.L. y ELDER, J.M. (1979). Human disturbance of Sierra Nevada bighorn sheep. J. Wildl. Management 43:909-915.

HILLMAN, J.C. y HILLMAN, A.K.K. (1977). Mortality of wildlife in Nairobi National Park during the drought of 1973-1974. Journal of East African Wildlife. 15: 1-8.

HIRST, S.M. (1969). Road-strip census techniques for wild ungulates in African woodland. J. Wildlife Management 33(1): 40-48.

HIRTH, D.H. y McCULLOUGH, D.R. (1977). Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer. American Naturalist III: 31-42.

HOEFS, M. (1975). Ecological investigation of Dall sheep and their habitat. Ph. D. thesis, University of British Columbia. 495 pp.

HOEFS, M. y BAYER, M. (1983). Demography of a Dall sheep population. Canadian Journal of Zoology 61: 1346-1357.

HOFMANN, A. and NIEVERGELT, B.(1972). Das Jahreszeitliche verteilungsmuster und der Äsungsdruck von Alpensteinbock Gemse, Rothirsch und Reh in einem begrenzten Gebiet im Oberengadin. Z. Jagdwiss 18:185-212.

HOLISOVA, V.; KOZENA, I. y OBRTEL, R. (1984). The summer diet of field roe bucks (*Capreolus capreolus*) in Southern Moravia. Folia Zoologica 33:193-208.

Bibliografía

HOLROYD, J. (1967). Observations of Rocky Mountain goats on Mount Wardle, Kootenay National park, British Columbia. *Canadian Field Naturalist*. 81: 1-28.

HOLST, P.J. (1980). Angora goat management. Refresher Course for Veterinarians, Proc. Post-graduate Comm.Vet.Sci., Univ. Sydney, Australia,52:191-196.

HOOGLAND, J.L. y SHERMAN, P.W. (1976). Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecol. Monogr.*, 46: 33-58..

HOUSTON, D.B. (1968). The shiras moose in Jackson Hole, Wyoming. National Park Service, Dept. Interior, Technical Bull. nº 1.

HOUTE DE LANGE, S.M. ten (1978). Zur futterwahl des Alpensteinbockes (*Capra ibex* L.). *Z. Jagdwiss* 24:113-138.

HOWARD, V.W. y ENGELKING, C.T. (1974). Baits trials for trapping mule deer. *Journal Wildlife Management* 38(4): 946-947.

HOWARD, W.E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates *American Midland Naturalist* 63:152-161.

ICONA (1986). Lista Roja de los Vertebrados de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. MADRID.

JACKES, A.D. (1973). The use of wintering grounds by red deer in Toss-shire Scotland. M. Sc. Thesis University of Edinburgh.

JANSEN, C.D. (1974). Behavioral patterns observed in coyote-sheep interactions. M.S. Thesis, Colorado State University. Fort Collins, CO, 57 pp.

JARMAN, P.J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48, 215-267.

JARVINEN, O. y VAISANEN, R.A. (1975). Estimating relative densities of breeding birds by the line transect methods. *Oikos* 26:316-322.

JERDON, T. (1874). The Mammals of India. John Weldon. Londres.

JINGFORS, K.T. (1982). Seasonal activity budgets and movements of reintroduced alaskan custrox herd. *Journal Wildlife Management* 46: 344-350.

JODRA, P.J. (1981). Parámetros de gregarismo del Gamo (Dama dama) en el coto de Donana", *Doñana Act. Vert.* 8:237-80.

Bibliografía

JOHNSON, D.E. (1951). Biology of the elk calf, *Cervus canadensis nelsoni*. Journal Wildlife Management 15: 396-410.

JOLLY, G.M. (1965). Estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model. Biometrika 52 (1-2): 225-245.

KALUZINSKI, J. (1982). Dynamics and structure of a field roe deer population. Acta Theriologica 27:385-408.

KAUFFELD, C.F. y GLOYD, H.K. (1939). Notes on the rattlesnake, *Crotalius unicolor*. Herpetologica. 1: 156-150.

KEIN, D.R. (1965). Ecology of deer range in Alaska. Ecol. Monograph 35: 259-284.

KELKER, L. (1945). unpublished doctoral dissertation University of Michigan. Ann Arbor. Michigan.

KILEY-WORTHINGTON, M. (1965). The waterbuck (*Kobus defassa* Ruppel, 1935 and *K. ellipsiprimus*, Ogilby 1833) in East Africa: Spatial distribution. A study of sexual behaviour. Mammalia 29: 177-204.

KITCHEN, D.W. (1972). The social behaviour and ecology of the pronghorn. Ph. D. Dissertation. University of Michigan. 301 pp.

KLEIBER, M. (1961). The fire of life: An introduction to animal energetics. Wiley. New York.

KLEIN, D.R. (1970). Food selection by North American deer and their response to over-utilization of preferred plant species. Pp. 25-46. En: Watson, A. (ed.). "Animal populations in relation of their food resources."

KLINGEL, H. (1965). Notes on the biology of the plains zebra, *Equus quagga boehmi* Matschie. E. Afr. Wildl. J., 3:86-88

KLOPFER, P.H. (1971). Mother love: what turns it on? American Science 59: 404-407.

KLOPFER, P.H. (1981). Origins of parental care. En: Gubernick, D.J. y Klopfer, P.H. (Eds.). "Parental care in mammals". Plenum Press. New York. Pp. 1-12.

KLOPFER, P.H. ADAMS, D.K. y KLOPFER, M.S. (1964). Maternal imprinting in goats. Proceeding Natural Academy of Sciences. 52: 911-912.

Bibliografía

KLUMP, G.M. y SHALTER, M.D. (1984). Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. 1 Factors affecting the structure of alarm signals. 2 The Functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift Tierpsychologie* 66(3)

KNAUS, W. (1960). Das Gamswild. Verlag Paul Parey. Hamburg. 188 pp.

KNAUS, W. y SCHRÖDER, W. (1975). Das Gamswild. Paul Parey. Hamburg.

KNOWLTON, N. (1979). Reproductive synchrony, parental investment, and the evolutionary dynamics of sexual selection. *Animal Behaviour* 27:1022-1033.

KOBY, F. (1958). Ostéologie de la chèvre fossile des Pyrénées (*Capra pyrenaica* Schinz). *Ecological Geolog. Helvetia* 51: 475-480.

KOFLER, H. (1981). Ökologische-vegetationskundliche Untersuchungen zur Nahrungswahl und konkurrenz von gams (*Rupicapra rupicapra* L.) im Hochlantschstock/Steiermark. Graz Thèse Doct. 139 p.p.

KOUTNIK, D.L. (1981). "Sex-related Differences in the Seasonality of Agonistic Behaviour in Mule Deer", *J. Mammal.*, 62: 1-11.

KOWALSKI, K. (1981). Mamíferos. Blume. Madrid. pp.

KRAMER, A. (1969). Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. *Z. Tierpsychologie*, 26: 889-964.

KRAMER, A. (1969). Sozialverhalten einer Gems population (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen *Z. Tierpsychol* 26: 889-964.

KREBS, J.R. (1978). Optimal foraging: Decision rules for predators. En: Krebs, J.R. y Davies, N.B. (eds.). "Behavioural Ecology". Blackwell. Oxford. pp.: 23-63.

KREBS, J.R. y DAVIES, N.B. (1981). An Introduction to Behavioural Ecology Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp. 292.

KREFTING, L.W.; STENLUND, M.H. y SEEMEL, R.K. (1966). Effects of simulated and natural browsing on mountain maple. *Journal Wildl. Manag.* 30:481-488.

KRUUK, H. (1964). Predators and antipredator behaviour of the black headed gull *Larus ridibundus*. *Behaviour Suppl.*, II:I-129.

KRUUK, H. (1972). The spotted hyena. University of Chicago Press. Chicago, Illinois. 385 pp.

Bibliografía

KUEHME, W. (1965). Freilandstudien zur Soziobiologie des Hyaenenhundes. Z. Tierpsychol. 22 . Pp. 495-541.

KUPFER, P. (1968). Nouvelles prospections caryologiques dans la flora orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada Bulletin Societé Neuchatel Sience Natural 91: 87-104.

KUPFER, P. y FAVARGER, H. (1967). Premieres prospectives caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. Acad. Scio Paris, 264:2462-2465.

KURFESS, J.F. (1967). Mating, gestation and growth rate in *Lichania roscofusca*. Copeia 1967: 477-479.

LABARERE, J. (1971). Le bouquetin des Pyrénées. Pyrénées 87: 163-171.

LAGASCA, M. y RODRIGUEZ, J. (1802). Descripción de algunas plantas que colectó D. Guillermo Thalacker en Sierra Nevada. Anales de Ciencias Naturales, 262-289.

LAWS, T.M.; PARKER, I.S.C. y JOHNSTONE, R.C.B. (1975). Elephants and their habitats. Clarendon Press. London.

LEE, D.S. (1967). Eggs and hatchtings of the Florida pine snake, *Pituophis melanoleucus mugitus*. Herpetologica 23: 241-242;

LENT, P.C. (1966). Calving and related social behaviour in the barren-ground caribou. Zeitchrift Tierpsychologie 23: 702-756.

LENT, P.C. (1971). Muskox management controversies in North America. Biol. Cons. 3: 255-63.

LENT, P.C. (1974). Mother-infant relationship in ungulates. En: Geist, V. y Walther, F. (eds.). "The behaviour of ungulates and its relation to management". International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Morges, Switzerland. Pp.:

LEON, L. (1978). Estudio epizootiológico de la leptospirosis mediante encuesta serológica de la provincia de Sevilla. Archivos de Zootecnia 27(107): 263-284.

LEON, L. (1980). Investigación inmunoserológica de diversos agentes infecciosos en ciervos y jabalíes de Sierra Morena. En: Castroviejo, J. (ed.). "II Reunión Iberoamericana Conservación Zoología vertebrados" (Ed. J. Castroviejo). Pp: 490-502.

LERESCHE, R.E. y RAUSCH, R.A. (1974). Accuracy and precision of aerial moose censusing. Journal Wildlife. Management 38:175;

Bibliografía

LESLIE, D.M., Jr., y DOUGLAS, C.L.(1979). Desert bighorn sheep of the River Mountains, Nevada. Wildl. Monogr. 66. 56pp.

LEUTHOLD, W. (1967). Beobachtungen zum Jugendverhalten von Kob-Antilopen. Z. Säugetierkunde. 32:59-63.

LEUTHOLD, W. (1975). Patterns of social grouping in ungulates of Tsavo National Park, Kenya. Journal Zool., London 175, 405-420.

LEUTHOLD, W. (1977). African Ungulates. A comparative Review of their ethology and Behavioral Ecology. Springer-Verlag.

LEVINS, R. (1968). Evolution in changing environments. Princeton University Press. 120pp.

LE BOEUF, B.J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. American Zoological 14:163-176.

LICKLITER, R.E. (1984). Mother-infant spatial relationships in domestic goats. Appl. Anim. Behav. Sci., 13:93-100.

LIDEKKER, R. (1898). Wild oxen, sheep and goats of all lands, living and extinct. Rowland Ward. London. 318 pp.

LINCOLN, F.C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. Cir. U.S. Department Agriculture. N° 118.

LINZI, M.P. (1978). Analisi preliminare dell'ecologia della colonia di stambecchi (Capra ibex L. 1758) del Parco Nazionale del Gran Paradiso, Roma. Thèse Univ.

LIPETZ, V.E. y BEKOFF, M. (1982). Group size and vigilance in pronghorns. Z. Tierpsychologie. 58: 203-216.

LONGHURST, W.H. y CONNOLLY, G.E. (1982). Deer (Peller Count). En: Davis, D. E. (Ed.). "Handbook of census methods for terrestrial vertebrates". CRC. Press Florida.

MacARTHUR, R.H. (1972). Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Harper and Row. New York.

MacARTHUR, R.H. y LEVINS, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. American Naturalist 101: 307-85.

MacARTHUR, R.H. y PIANKA, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. American Naturalist 100:603-609.

Bibliografía

MACDONALD, D.W. y HENDERSON, D.G. (1977). Aspects of the behaviour and ecology of mixed-species bird flocks in kashmir. *Ibis*. 119:481-493.

MACKENZIE, D. (1980). Goat husbandry (4ª ed.) Faber and Faber. London.

MARTINEZ-PARRAS, J.M. y PEINADO-LORCA, M. (1987). Andalucía Oriental. En: Peinado-Lorca, M. y Rivas-Martinez, S. (eds). "La vegetación de España". Colección Aula Abierta. Universidad de Alcalá de Henares. Madrid.

MARTINEZ, T. (1988). Comparación de los hábitos alimentarios de la Cabra montés y de la oveja en la zona alpina de Sierra Nevada. *Archivos Zootecnia*. 37 (137): 39-49.

MARTINEZ, T. MARTINEZ, E. (1987). Diet of Spanish wild goat, *Capra pirenaica* in spring and summer at the Sierras de Gredos, Spain. *Mammalia* 351 (4): 547:557.

MARTINEZ, T. MARTINEZ, E. y FANDOS, P. (1985). Composition of the food of the Spanish wild goat in Sierras de Cazorla y Segura. *Act. Theriol.* 30, 29:461-494.

MASTERS, R. (1978). Deer trapping, marking and telemetry techniques. State University New York Coll. Environmental Science For., Adirondack Ecology Cent. Newcomb, New York, 72 p.

MATTFELD, G.F. (1973). The effect of snow on the energy expenditure of walking white-tailed deer. *Trans. Northeast Sect. Wildlife Society. Fish Wildlife Conference* 30: 327-347

MAUTZ, W.W.; DAVIDSON, R.P.; BOARDMAN, C.E. y SILVER, H. (1974). Restraining apparatus for obtaining blood samples from white-tailed deer. *Journal Wildlife Management* 38(4): 845-847.

MAYNARD-SMITH, J. (1965). The evolution of alarm calls. *American Naturalist* 99: 59-63.

MAYNARD-SMITH, J. (1975). The theory of evolution. Third edition. Penguin Books. London. 344 pp.

MAYNARD-SMITH, J. (1976). Group selection. *Quarterly Review Biol.* 51: 277-283.

McCAFFERY, K.R. (1973). Road-Kills show trends in Wisconsin deer populations. *Journal Wildlife. Management* 37(2): 212-216.

Bibliografía

McCAFFERY, K.R. (1976). Deer trail counts as an index to populations and habitat use. *Journal of Wildlife Management*, 40:308-316.

McCULLOUGH, D.R. (1969). The tule elk: Its history, behavior and ecology. University of California Press. Berkeley.

McCULLOUGH, D.R. (1979). The George Reserve deer herd. University of Michigan Press. Ann. Arbor.

McGINLEY, M.A. (1984). The adaptative value of male-biased sex ratios among stresses animals. *American Naturalist* 124:597-599.

McCULLOUGH, D.R. (1979). The George Reserve deer herd. University of Michigan Press. Ann. Arbor.

McGINLEY, M.A. (1984). The adaptative value of male-biased sex ratios among stresses animals. *American Naturalist* 124:597-599.

McHUGH, T. (1972). The time of the buffalo. Alfred A. Knopf. Inc. New York. 339. pp.

McNAUGHTON, J.J. (1979). Grazing as an optimisation process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Amer. Naturalist* 113:691-703.

McNAUGHTON, S.J. (1976). Grassland-herbivore dynamics. En A.R.E. Sinclair y M. Norton-Griffiths (eds.). "Serengeti: dynamics of an ecosystem". University of Chicago Press. Pp. 46-81.

MECH, L.D. (1970). The Wolf: The Ecology and Behaviour of an Endangered Species. New York, Natural History Press.

MERINO, B. (1902). Tres plantas nuevas de Sierra Nevada. *Boletín de la Sociedad de Aragón de Ciencias Naturales*, 1:65-68.

MIRTH, Ph. D. (1973). Social Behaviour of White Tailed Deer in Relation to habitat. *Dissertation Abstr. int.* 34: 1470-1.

MISSAKIAN, E.A. (1973). Genealogical mating activity in free-ranging groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Bahaviour*, 45:225-241.

MITCHELL, B; McCOWEN, D. y NICHOLSON, I.A. (1976). Annual cycles of body weight and condition in Scottish red deer (*Cervus elaphus*). *Journal Zoology* 180: 107-127.

MOEN, A.N. (1973). *Wildlife ecology* Freeman. San Francisco.

Bibliografía

MORAN, R.J. (1973). The Rocky Mountain Elk in Michigan. Michigan Department of Natural Resources. Wildlife Division. Research and Development Report Number 267. 93 pp.

MORGANTINI, L.E. y HUDSON, R.J. (1974). Human disturbance and habitat selection in elk. En: Boyce, M.S. and Hayden-Wing, L.D. (Eds.). "North American elk: ecology, behavior and management". University Wyoming. Laramie. Pp. 132-139.

MORGAN, P.D.; BOUNDY, C.A.P.; ARNOLD, G.W. y LINDSAY, D.R. (1975). The roles played by the senses of the ewe in the location and recognition of lambs. *Applied Animal Ethology* 1: 139-150.

MOSBY, H.S. (1980). Reconnaissance mapping and map use. En Shemnitz, S.D. (Ed). "Wildlife management techniques manual". The Wildlife Society Arizona. pp. 227-290.

MOTA, F. (1986). Estudio Botánico-ecológico de las cuencas altas de los rios Bayarcal, Paterna y Andarax. Tesis de Licenciatura. Departamento de Botánica. Universidad de Granada. Granada. 279 pp.

MULLER-SCHWARZE, D. (1972). Responses of young white-tailed deer to predator odors. *Mammalogy*, 53(2): 393-394.

MUÑOS-MEDINA, J.M. (1945). Ojeada fitoecológica en el alto valle del Genil. *Anales del Jardín Botánico*. Madrid. 6(1): 117-131.

MUÑOZ-MEDINA, J.M. (1956). Localidades botánicas granadinas. El Dor-najo. *Ars Pharmaceutica*, 1(5): 267-274.

MYERS, J.H. y KREBS, C.J. (1971). Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* *Ecology Monographs*. 41: 53-78.

MYERS, K. y POOLE, W.E. (1962). A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations. III. Reproduction. *Aust. Journal Zoological* 10:225-269.

MYRBERGET, S. (1976). Field tests of line transect methods for grouse. *Norway Journal Zoological* 24: 307-317.

NETTE, T.; BURLES, D. y HOEFS, M. (1982). Observations of Golden Eagle, *Aquila chrysaetos*, predation on Dall sheep, *Ovis dalli dalli*, lambs. *Canadian Field-Naturalist*. 98: 252-254..

Bibliografía

- NETT, D.J. (1968). The pellet-group count technique for big gone trend, census and distribution: a review. *Journal Wildlife Management* 32: 597-614;
- NEU, C.W.; BYERS, C.R. y PEEK, J.M. (1974). A technique for analysis of utilization availability data. *J. Wildlife Management* 38: 541-545.
- NIEVERGELT, B. (1966). Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in einem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. *Mammalia depicta*. P. Parey . Hamburg, Berlin. 85pp.
- NIEVERGELT, B. (1967). Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock. *Z. f. Säugetierkunde* 32: 129-144.
- NIEVERGELT, B. (1974). A comparison of rutting behaviour and grouping in the Ethiopian and Alpine ibex. En: "Geist, V y Walther F. (eds.) "The Behaviour of Ungulates and its relation to management. IUCN Publ. nº 24. Morges: 324-340.
- NIEVERGELT, B. (1981). *Ibexes in an african environment*. Springer Verlag, Berlín, 189pp.
- NORBERG, R.A. (1977). An ecological theory on foraging time and energetics. *Journal Animal Ecology*. 46:511-529.
- NORTON-GRIFFITHS, M. (1979). Influence of grazing, browsing and fire on the vegetation dynamics of the Serengeti. En: Sinclair, A.R.E. y Norton-Griffiths (eds.). "Serengeti: Dynamics of an ecosystem". The University of Chicago Press. Chicago. Pp.
- O'BRIEN, P.H. (1984). Leavers and stayers: maternal postpartum strategies in feral goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 12:233-243.
- O'GARA, B.W. (1982). Predation by golden eagles on domestic lambs in Montana. En *Symposium: Wildlife-Livestock relationships*. University of Idaho, College of Forestry, Wildlife and Range Science, Pp: 345-358.
- OGREN, H. (1965). *Barbary Sheep*. Department of Game and Fish Bulletin No. 13. Santa Fe. 117 pp.
- ORTUÑO, F. y PEÑA, J. (1979). *Reservas y Cotos Nacionales de Caza*. Ed. Incafo, Madrid.
- OSBORNE, B.C. (1984). Habitat use by red deer (*Cervus elaphus*) and hill sheep in the west highlands. *Journal Applied Ecology* 21: 497-506.

Bibliografía

OVERTON, W.S y DAVIS, D.E. (1969). Estimating the number of animals in wildlife populations, En Giles, R. H., Jr, (Ed.) "Wildlife Management Techniques", 3ª ed., The Wildlife Society. Washington, D.C.

OWEN-SMITH, R.N. (1974). The social system of the white rhino. En: Geist, V. y Walther, F. (eds.). "The behaviour of ungulates and its relation to management". IUCN publications. Morges. Switzerland. Pp. 341-351.

OWEN-SMITH, R.N. (1977). On territoriality in ungulates and an evolutionary model. Quarterly Review Biology. 52: 3-38.

OWENS, N.W. y GOSS-CUSTARD, J.D. (1976). The adaptive significance of alarm calls given by shorebirds on their winter feeding grounds. Evolution 30: 397-398.

PALACIOS, F.; IBAÑEZ, C. y ESCUDERO, J. (1978). Algunos datos sobre la alimentación de la Cabra montés ibérica (*Capra pyrenaica* Schinz 1838) y notas sobre la fauna de la Sierra de Montenegro (Tarragona). Boletín de la Estación ;

PALES, L. (1976-1977). Les ovicapridés préhistoriques francoibériques au naturel et figurés. Satuola-Santander 15: 67-105;

PAPAGEORGIU, N. (1974). Population energy relationships of the agrimi (*Capra aegagrus cretica*) on Theodoroy Island, Greece. Ph. D. Thesis, Michigan State Univ.

PAPAGEORGIU, N. (1979). Population energy relationships of the agrimi (*Capra aegagrus cretica*) on Theodorou Island, Greece. Mammalia depicta, 11:1-56.

PAPEZ, N.J. y TSUKAMOTO, G.K. (1970). The 1969 sheep trapping and transplant program in Nevada. Trans. Desert Bighorn Council 14: 43-50.

PARKER, G.A. (1979). Sexual selection and sexual conflict. En: Blum, M. A. y Blum, N.A. (eds.). "Sexual selection and reproductive competition in the insects". Academic Press. New York. Pp.: 123-166.

PARSONS, K.A. y DE LA CRUZ, A.A. (1980). Energy flow and grazing behaviour of conocephaline grasshoppers in a *Juncus roemerianus* marsh. Ecology 61:1045-1050.

PASCUAL, R. (1981). El "Bucardo" (*Capra pyrenaica pyrenaica*, Cabrera 1911) en el Parque Nacional del Valle de Ordesa. XV Congreso Internacional de Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo (Cáceres). España.

PAU, C. (1909). Mi segunda visita a Sierra Nevada. Boletín de la Sociedad de Aragón de Ciencias Naturales, 8: 104-124 y 130-134.

Bibliografía

PAU, C. (1925). Contribución a la flora española. Plantas de Almería. Memorias del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona. Serie botánica 1(3).

PEDERSEN, A. (1958). Der Moschusochs. Neue Brehm-Bücherei nº 215. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. Germany 54 pp.

PEDERSEN, R.J. (1977). Summer Elk trapping with salt. Wildlife Society Bulletin. 5(2): 72-73.

PEINADO-LORCA, M. y RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). La Vegetación de España. Universidad de Alcalá de Henares. Madrid. 544 pp.

PETERSEN, C.G.J. (1986). The yearly immigration of young plaice into Limfjord from the German sea, etc. Report Danish Biology Stn. 6: 1-48.

PFEFFER, P. (1967). Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1972). Position systématique, écologie et éthologie comparées. Mammalia 31 (Suppl.). 1-262.

PFEFFER, P. y SETTIMO, R. (1973). Déplacements Saisonniers et Compétition Vitales entre Moufflons, chamois et Bouquetins dans la Réserve du Mercantout (Alpes Maritimes). Mammalia 37, 203-19.

PIANKA, E.R. (1973). The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics. 4: 53-74.

PILTERS, H. (1956). Das Verhalten der Tylopoden. Hdb. d. Zool., Bd. 8, Lief. 27: 1-24.

PITCHER, T. (1979). He who hesitates, lives. Is stotting antiambush behavior?. American Naturalist 113: 453-456.

POINDRON, P. (1976). Mother young relationships in intact or anosmic ewes at the time of suckling. Biology of Behaviour. 2: 161-177.

POND, C.M. (1975). The significance of lactation in the evolution of mammals. Evolution 31: 177-199.

POND, C.M. (1977). The significance of lactation in the evolution of mammals. Evolution 31: 177-199.

PPOLE, R.W. (1974). An introduction to quantitative ecology. MacGraw-Hill. New York. 532 p.p.

Bibliografía

PRIETO, P. (1973). Algunas notas sobre la conservación de la naturaleza en Sierra Nevada. *Las Ciencias*, 38:163-168.

PRIETO, P. (1975). Los bosques de la Sierra Nevada. *Anales Instituto Botánico Caranilles*, 32(2):1099-1189.

PRINS, H.H.Th. YDENBERG, R.C. y DRENT. R.H. (1980). The interaction of brent geese *Branta bernicla* and sea plantain *Plantago maritima* during spring staging: field observations and experiments. *Acta Botanica Netherlandica*.

PULLIAM, H.R. (1973). On the advantages of flocking. *Journal Therological Biol.* 38: 419-422.

PULLIAM, H.R. (1976). The principle of optimal behavior and the theory of communities. In P.H. Klopfer y P.P.G. Bateson (eds). *Perspectives in Ethology*, p.p. 311-32. Plenum Press. New York.

PUTMAN, R.J. (1980). Consumption, protein and energy intake of fallow deer fawns on diets of differing nutritional quality. *Acta Theriologica* 25:403-13.

PUTMAN, R.J. (1981). Social systems in deer: a speculative review. *Deer* 5:186-188.

PUTMAN, R.J. (1986). Grazing in temperate ecosystems large-herbivores and the ecology of the New Forest. Croom-Helm. London. pp. 210.

PUTMAN, R.J. y WRATTEN, S.D. (1984). *Principles of Ecology*. Croom Helm: Beckenham.

PYKE, G.H.; PULLIAM, H.R. y CHARNOV, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52:137-154.

PYKE, G.H.; PULLIAM, H.R. y CHARNOV, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52:137-154.

RAESFELD, von F. (1965). *Das Rehwild*. Verlag Paul Parey, Hamburg. 333 pp.

RAFFIN, J.P. y LEFEUVRE, J.C. (1983). Réflexions sur la gestion d'un ongulé sauvage dans les zones protégées: le cas du chamois *Rupicapra rupicapra* L. dans les Alpes françaises. *Bull. Ecology* 14:241-248.

RALLS, K. ; KRANZ, K. y LUNDRIGAN, B. (1986). Mother-young relationships in captive ungulates: variability and clustering.

Bibliografía

RAMSEY, C.W. (1968). A drop-net deer trap. *Journal Wildlife Management* 32(1): 187-190.

RAWES, M. (1981). Further results of excluding sheep from high level grassland in the north Pennines. *Journal Ecology* 69:651-669.

RICE, W.R. y HADER, J.D. (1977). Application of multiple aerial sampling to a mark-recapture census of white-tailed deer. *Journal Wildlife Management* 41(2): 197-206.

RIDPATH, M.G. (1972). The Tasmanian native hen, *Tribonyx morterii*. II. The individual, the group, and the population. *CSIRO Wildl.Res.* 17:91-118.

RINEY, T. (1957). The use of faeces counts in studies of several freeranging mammals in New Zealand. *New Zealand J. Science Technololy* 38:507-532.

RINEY, T. (1982). Study and Management of large Mammals. John Wiley and sons. New York. Pp. 552.

RISENHOOVER, K.L. y BAILEY, J.A. (1985). Foraging ecology of mountain sheep: implications for habitat management. *J. Wildl. Manage* 49: 797-804.

RIVAS-MARTINEZ, S. (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Peninsula Ibérique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 37(2): 251-268. Madrid.

RIVAS-MARTINEZ, S. (1983). Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5: 33-44. MADRID.

RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA. Madrid. 268 pp.

RIVAS-MARTINEZ, S. (1988a). Memoria del mapa de vegetación de España. Serie Técnica. ICONA. MADRID. 267pp.

RIVAS-MARTINEZ, S. (1988b). Mapa de vegetación de España (escala 1:400.000). Serie Técnica. ICONA. MADRID.

RIVAS-MARTINEZ, S. FERNANDEZ-GONZALEZ, F. y SANCHEZ-MATA, D. (1986). Datos sobre la vegetación del Sistema Central y Sierra Nevada. *Opusc. Bot. Pharm. Complutensi (Madrid)*, 2:2-136.

RIVAS MARTINEZ, S. (1985). Biogeografía y Vegetación (Discurso de ingreso Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales); Mayo 1985. MADRID.

ROBINETTE, W.L.; HANCOCK, N.V., y JONES, D.A. (1977). The Oak Creek Mule Deer Herd in Utah. *Resource Publ.* 77-15, Urah Division of Wildlife, Salt Lake City 1.

Bibliografía

ROBINETTE, W.L.; JONES, D.A.; GASHWILER, J.S. y ALDOUS, C.M. (1954). Methods for censusing winter-lost deer. Trans. Northamerican Wildlife conference 19:511-525.

ROBINSON, J. (1981). Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys. *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour* 29(4): 1036-1056.

ROBY, D.D. y THING, H. (1985). Behaviour of West Greenland caribou during a population decline. *Holarc. Ecology* 8:77-87.

RODRIGUEZ DE LA ZUBIA, M. (1969). La Cabra montés de Sierra Nevada. Documentos técnicos. Serie cinegética 1. Ministerio de Agricultura.

RODRIGUEZ DE LA ZUBIA, M. (1985). Alimentación de la Cabra montés. En M. Ferrer (Ed), "Sierra Nevada y la Alpujarra". Andalucía. España.

ROHWER, S.; FRETWELL, S.D. y TUCKFIELD, R.C. (1976). Distress screams as a measure of Kinship in birds. *American Midl. Natur.* 96: 418-430.

ROOF, D.A. (1973). On the accuracy of some mark-recapture estimators. *Oecologia* 12(1): 15-34;

ROSEMBLAT, J.S. y SIEGEL, H.I. (1981). Factors governing the onset and maintenance of maternal behavior among nonprimate mammals. The role of hormonal and no hormonal factors. En Gubernick, D.J. y Klopfer, P.H. (Eds.) "Parental care in mammals". Plenum

ROST, G.R. y BAILEY, J.A. (1979). Distribution of Mule Deer and Elk in relation to roads. *J. Wildlife Management* 43(3):634-641.

ROWLEY, I. (1970). Lamb predation in Australia: Incidence, predisposing conditions and the identification of wounds. *CSIRO Wildl. Res.* 15: 79-122.

RUBENSTEIN, D.I. (1978). On predation, competition and the advantages of group living. En Bateson, P.P.G. y Klopfer, P.H. (Eds.) "Perspectives in Ethology 3". Plenum Press. New York. Pp. 205-232.

RUDGE, M.R. (1970). Mother and kid behavior in feral goats (*Capra hircus* L.). *Zeitschrift Tierpsychologie.* 27: 687-692.

RUIZ DE LA TORRE, S. (1985). Estudio forestal de Sierra Nevada. En M. Ferrer. "Sierra Nevada". Ed. Ariel. Granada. Pp: 357-372.

Bibliografía

RUSCH, D.H., y KEJTH, L.B. (1971). Seasonal and annual trends in numbers of Alberta Ruffed grouse. *Journal Wildlife Management* 35(4): 803-821.

SACHS, L. (1982). Applied Statistics. A handbook of Techniques. Springer Series in Statistics. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 706.

SADE, D.S. (1967). Determinants of dominance in a group of freeranging rhesus monkeys. In Altmann, S. A. (ed.). *Social communication Among Primates*, pp. 99-114. Chicago, Chicago University Press.

SADLEIR, R. (1969). The ecology of reproduction in wild and domestic mammals. Methuen. Londres.

SAEZ-ROYUELA, C. y TELLERIA, J.L. (1983). El jabali (*Sus scrofa* L) en Castilla la Vieja (España). Proc. XV Cong. Inst. Fauna Cinegética y Silvestre Trujillo 1981. pp. 587-597.

SAGREDO, R. (1975). Contribución al conocimiento de la flora almeriense. *Anales del Instituto Botánico. A. J. Caranilles*, 32(2): 309-321.

SAUER, B.W.; GORMAN, H.A. y BOYD, R.J. (1969). a new technique for restraining antlerless mule deer. *J. American Veterinary Medical Association*. 155(7): 1080-1084.

SAVINOV, E.S. (1962). The reproduction and growth of the Siberian ibex in the Dzhungarian Ala Tau of Kazakhstan. *Trans. Inst. Zool. Akad. Nauk Kazakhskoi SSR*, 17:167-182.

SCOTTER, G.W. (1980). Management of wild ungulate habitat in the western United States and Canada: a review. *Journal Range Management* 33:16-27.

SCOTT, J.P. (1945). Social behavior, organization and leadership in a small flock of domestic sheep, Cp., *Psychol. Monogr.* 18: 1-29.

SCRIMSHAW, N.S.; TAYLOR, G.E. y GORDON J.E. (1968). Interactions of nutrition and infection. Publication nº 57. Geneva: World Health Organization.

SCHAAL, A. (1982). Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim *Cervus (Dama dama* L.). *Review Ecology (Terre Vie)* 36: 161-174.

SCHAAL, A. (1985a). Observations préliminaires sur le cycle sexual du daim *Cervus (Dama dama* L.). *Mammalia* 49:288-291.

Bibliografía

- SCHAAL, A. (1985b). Variation of mating system in fallow deer (*Dama dama dama*) Ethology 85.
- SCHAERER, O. (1977). Standortwahl, Tagesaktivität und Verbandsstruktur in einem Bockrudel des Alpensteinbocks (*Capra ibex* L.) PH. Thesis University of Zürich.
- SCHALLER, G.B. (1967). The deer and the tiger. University Chicago Press. Chicago.
- SCHALLER, G.B. (1972). The Serengeti Lion. Chicago University Press.
- SCHALLER, G.B. (1977). Mountain monarchs. Wildlife behaviour and ecology series. The University of Chicago Press. Chicago and London. 425 pp.
- SCHALLER, G.B. y LAURIE, A. (1974). Courtship behaviour of the wild goat Z. f. Säugetierk 39 (2): 115-127.
- SCHALLER, G.B. y MIRZA, Z.B. (1971). On the behavior of kashmir markhor (*Capra falconeri cashmiriensis*). Mammalia 35: 548-565.
- SCHLOETH, R. (1961). Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsychologie 18: 574-627.
- SCHOENER, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. Annual Review Ecology Syst. 2:369-404.
- SCHULTZ, A.M. (1964). The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. En D.J. Crisp (ed.). "Grazing in Terrestrial and Marine Environments. Blackwell Oxford, 57-68.
- SCHULTZ, A.M. (1969). A study of an ecosystem: the arctic tundra. En: van dyne, G.M. (ed.). "The ecosystem concept y natural resource management". Academic Press. New York. Pp.: 77-93.
- SCHULTZ, R.D. y BAILEY, J.A. (1978). Responses to National Park Elk to human activity. J. Wildl. Manag. 42(1):91-100.
- SCHUSTER, M.F.; BOLING, J.C. y MORONY, J.J. (1971). Biological control of rhodesgrass scale by airplane release of an introduced parasite of limited dispersal ability. En C.B. Huffaker (ed.), "Biological Control". Plenum Press. New
- SEBER, G.A.F. (1973). The estimation of animal abundance. Hafner Publ. Co. Inc. New York. 506 pp.

Bibliografía

SETON, E.T. (1953). The lives of game animals. Mass. Branford. Newton Centre.

SHAND, C.C. (1972). Some aspects of social behaviour in a population of feral goats (*Capra hircus* L.) Z. Tierpsychologie, 30: 488-528.

SHANK, C.C. (1979). Sexual dimorphism in the ecological niche of wintering Rocky Mountain Bighorn sheep. Ph. D. Thesis. University of Calgary. Calgary. 193 pp.

SHANK, C.C. (1982). Age-sex differences in the diets of wintering Rocky mountain bighorn sheep. Ecology 63:627-633.

SHELFORD, V.E. (1913). Animal communities in temperate America. University Chicago Press. Chicago 368 pp.

SHERMAN, P.W. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. Science, 197:1246-1253.

SIEGEL, S. (1985). Estadística no paramétrica, aplicada a las ciencias de la conducta. 9ª edición Trillas. México. Pp. 344.

SIMMONS, N.H. (1961). Daily and seasonal movements of Poudre River bighorn sheep. M.S. Thesis. Colorado State University Fort Collins. 180pp.

SIMMONS, N.M. (1969). Non-resident big game hunting in Game Management Zone 12, 1965 through 1968. Canadian Wildlife Service Prog. Note. 11. 7 pp.

SINCLAIR, A.R.E. (1974). The natural regulation of buffalo populations in East Africa. Reproduction, recruitment and growth. East African Wildlife Journal. 12: 169-183.

SINCLAIR, A.R.E. (1977). The African Buffalo: A study of Resource limitation of Populations. Chicago University Press. Chicago.

SINCLAIR, A.R.E. (1979). The eruption of ruminants. Serengeti. Pp. 82-103. En: "Dynamics of an ecosystem". Sinclair, A.R.E. y M. Norton-Griffiths, (eds.). University of Chicago Press. Chicago.

SINCLAIR, A.R.E. y NORTON-GRIFFITHS, M. (1979). Serengeti: Dynamics of an Ecosystem. University of Chicago Press. Chicago.

SINIFF, D.B. y SKOOG, R.O. (1964). Aerial censusing of caribou using stratified random sampling. Journal Wildlife Management 38.

Bibliografía

SKOGLAND, T. (1985). The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal Animal Ecology* 54:354-374.

SMITH, D.R. (1954). The bighorn sheep in Idaho. Idaho Dept. Fish y Game Wildlife. Bulletin 1. Boise.

SMITH, M.H. y McGINNIS, J.T. (1968). Relationships of latitude, altitude, and body size to litter and mean annual production of offspring in *Peromyscus*. *Res. Popul. Ecol.* 11:115-126.

SMITH, M. (1974). Seasonality in Mammals. Pp. 149-162. En: "Phenology and Seasonality modeling" (M. Lieth, ed.). Chapman and Hall Ltd. London.

SMYTHE, N. (1970). On the existence of pursuit invitation signals in mammals. *Amer. Natur.* 104: 491-494.

SMYTHE, N. (1977). The function of mammalian alarm advertising: social signals or pursuit invitation?. *Amer. Natur.* 111: 191-194.

SORIANO-MARTIN, C. (1987). Significación de distribuciones fitocorológicas en la Sierra de Cazorla. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes Universidad Politécnica de Madrid.

SPEDDING, C.R.W. (1971). *Grassland Ecology*. Clarendon Press. Oxford.

SPENCER, C.C. (1943). Notes on the life history of Rocky Mountain bighorn sheep in the Taryall Mountains of Colorado. *Journal Mammal.* 24: 1-11.

SPENCER, D. y LENSINK, C. (1970). The muskox of Nunivak Island, Alaska. *Journal Wildlife Management* 34: 1-15.

STACEY, P.B. (1986). Group size and foraging efficiency in yellow baboons. *Behavioral Ecology Sociobiology* 18:175-187.

STAINES, B.W.; CRISP, J.M. y PARISH, T. (1981). Differences in the quality of food eaten by red deer stags and hinds in winter. *J. of Applied Ecology* 19:65-79.

STEWART, S.T. (1982). Late parturition in bighorn sheep. *J. Mammals.* 63:154-155.

STONEHOUSE, B. (1978). *Animal Marking. Recognition marking of animal in research.* Macmillian Press Ltd. London.

STRINGHAM, S.F. (1974). Mother-infant relations in moose. *Nature Canadiense* 101: 325-369.

Bibliografía

SWENSON, J.E. (1985). Compensatory reproduction in an introduced mountain goat population in the Asaroka mountains, Montana. *J. Wildl. Manage* 49(4):837-843.

TANTON, M.T. (1965). Problems of live trapping and population estimation of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (L). *Journal Animal Ecology*, 34: 1-22.

TEER, J.G. (1982). White-tailed deer (Texas). En Davis, D. E. (Ed.). "Handbook of Census Methods for terrestrial vertebrates". CRC Press. Florida.

TEER, J.G. THOMAS, J.W. y WALKER, E.A. (1965). Ecology and management of white-tailed deer in the Llano Basin of Texas. *Wildl. Monogra. No. 15* 62 pp.

TEISMAN, M. (1975). Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion. *Anim. Behav.* 23:779-800.

TELLERIA, J.L. (1986). Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Raíces. Santander. Pp. 278.

TENER, J. (1965). Musk oxen in Canada. Queen's Printer. Ottawa. 166 pp.

TENNESSEN, T. y HUDSON, R.J. (1981). Traits relevant to the domestication of herbivores. *Applied Animal Ethology.* 7: 87-102.

TIGNER, J.R. y LARSON, G.E. (1982). Golden eagles: scavengers and predators on domestic lambs. *Symposium Wildlife-Livestock relationships.* University of Idaho, College of Forestry, Wildlife and Range Science. Pp. 359-361.

TILSON, R.L. y NORTON, P.M. (1981). Alarm dueting and pursuit deterrence in an african antelope.

TORRE, J.R. (1976). Paisaje vegetal de las Sierras de Cazorla y Segura. Instituto de Estudios Jienenses. Madrid.

TREFETHEN, J.B. (1964). Wildlife management and conservation, D.C. Heath and Co., Boston. 120 pp.

TRIVERS, R.L. (1967). Parent-offspring conflict. *American Zoology* 11: 249-264.

TRIVERS, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46:35-57.

TRIVERS, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En: "Sexual selection and the descent of man". Campbell, B. (ed.). Aldine Press. Chicago. Pp. 136-197.

Bibliografía

- TRIVERS, R.L. (1974). Parent-offspring contact. *American Zoology*. 249-265.
- TURNER, D.C. (1979). An analysis of time-budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area.
- UNDERWOOD, R. (1982). Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour* 79:81-108.
- VALLE, F. (1985). Mapa de las series de vegetación de Sierra-Nevada (España). *Ecología Mediterránea*. Tome XI (Fascículo 2/3): 183-199.
- VAN SOEST, P.J. (1965). Symposium on factors influencing the voluntary intake of herbage by ruminants: Voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. *Journal Animal Science* 24(3): 834-843.
- VEDDER, A.L. (1984). Movement patterns of a group of Free-ranging Mountain Gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. *American Journal of Primatology*. 7: 73-88.
- VERICAD, J.R. (1970). Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo. *Publ. Cent. Pir. Biol. Exp.* 4:2-227.
- VERME, L.J. (1969). Reproductive patterns of white-tailed deer related to nutritional plane. *J. Wildl. Management* 33:881-887.
- VICKERY, P.J. (1972). Grazing and net primary production of a temperate grassland. *Journal of Applied Ecology*, 9:307-314.
- VIGAL, C.R. y MACHORDOM, A. (1985). Tooth, eruption and replacement in the Spanish wild goat. *Acta Theriol.* 30, 19:305-320.
- VINCE, M.A. y WARD, T.M. (1984). The responsiveness of newly born clun forest lamb to odour sources in the ewe. *Behaviour* 89: 117-127.
- WALKER, P.L. y CONT, J.G.H. (1977). A population survey of kinkajous (*Potos Flavus*) in a seasonally dry tropical forest. *Journal Mammalogy*. 58 (1): 100-102.
- WALTHER, F. (1961). Einige Verhaltens beobachtungen am Bergwild des Georg von Open-Freigeheges. *Jahrbuch* 1960/61: 53-89.
- WALTHER, F. (1964). Verhaltensstudien an der Gattung *Tregelaphus* de Blainville (1816) in Gefangenschaft unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. *Zeitschrift Tierpsychologie* 21: 393-467.

Bibliografía

WALTHER, F. (1965). Verhaltensstudien and der Grant-gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) im Ngotongoro Krater. *Z. Tierpsychol.*, 22:167-208.

WALTHER, F. (1968). Verhalten der gazellen. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 144 pp.

WALTHER, F. (1969). Flight behaviour and avoidance of predators in Thomson's gazelle. *Behaviour* 34: 184-221.

WALTHER, F. (1972). Social Grouping in Grant's Gazelle (*Gazella granti* Broke, 1872) in the Serengeti National Park, Z.. *Tierpsychol.*, 31:348-403.

WALTHER, F. (1977). Sex and activity dependency of distances between Thomson's Gazelles (*Gazella Tomsoni* Günther 1884). *Animal Behaviour* 25(3): 713-719.

WALTHER, F. (1978). Behavioural Observations on Oryx Antelope (*Oryx beisa*) Invading Serengeti National Park, Tanzania. *J. Mammal.* 59:243-60.

WALVIUS, M. R. (1961). A discussion of the size of recent red deer (*Cervus elaphus* L) compared with prehistoric specimens. *Beaufortia* 97: 75-82.

WATTS, C.R. y STOKES, A.W. (1971). The social order of turkeys. *Sci. Am.* 224(6), 112-118.

WATTS, D.P. (1985). Relations between group size and composition and feeding competition in mountain gorilla groups. *Anim. Behav.* 33:72-85.

WEBB, W.L. (1942). Notes on a method of censusing snowshoe hare populations. *Journal Wildlife Management* 6(1): 67-69.

WHITE, G.C. (1982). Deer and elk En: Davis, D. E. (Ed.). "Handbook of census methods for terrestrial vertebrates". CRC Press. Florida.

WHITE, G.C. y EBERHARD, L.E. (1980). Statistical analysis of deer and elk pellet-group data. *Journal Wildlife Management* 44:111.

WIEGERT, R.G. y EVANS, F.C. (1967). Investigations of secondary productivity in grassland. En K. Petruszewicz (ed.), "Secondary Productivity in Terrestrial Ecosystems". Vol. II:499-518.

WIENS, J.A. (1969). An approach to the study of ecological relationships among grasslands birds. *Onithol. Monogr.* 8. American Ornithologist'Union. Ames. Iowa.

WIERSEMA, G. (1983a). L'habitat saisonnier du bouquetin (*Capra ibex* L.) dans le Parc National de la Vanoise. *Trav. sci. Parc. Nation. Vanoise* 1963: XIII: 211-222.

Bibliografía

WIERSEMA, G. (1983b). Ibex habitat analysis using Landsat imagery. *ITC Journal* 2:139-147.

WIERSEMA, G. (1983c). Project ibex: ibex habitat inventory and Mapping in the European Alps. *En: Mountain Research and Development* 343: 303-305.

WILBUR, H.M., y LANDWEHR, J.M. (1974). The estimation of population size with equal and unequal risks of capture. *Ecology* 55(6): 1339-1348.

WILLIAMS, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection.* Princeton University Press. Princeton. N.J.

WILLIAMS, G. y RUDGE, M. (1969). A population study of feral goats (*Capra hircus* L.) from Macauley Island, New Zealand. *Proceeding New Zealand Ecology Society* 16: 17-28.

WIWNS, J.A. (1969). An approach to the study of ecological relationships among grasslands birds. *Ornithol. Monogr.* 8 American Ornithologists' Union. Ames. Iowa.

WOLFF, J.O. (1978). Burning and browsing effects on willow, growth in interior Alaska. *J. Wildl. Manag.* 42:135-140.

WOOLF, A.T., O'SHEA, y GILBERT, D.L. (1970). Movements and behavior of bighorn sheep on summer ranges in Yellowstone National Park. *Journal Wildl. Manage* 34:446-450.

WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Oliver and Boyd. Edinburgh and London.

ZAHAVI, A. (1974). Communal nesting by the Arabian babbler: a case of individual selection. *Ibis*, 116: 84-87.

ZEEB, K. (1958). Das Verhalten des Pferdes bei der Auseinandersetzung mit dem Menschen. *Säugetierkd. Mitt.* 7, Sonderheft, p. 142-192.

ZEJDA, J. (1984). Road strip transects for estimating field roe deer density. *Folia zoologica* 33(2): 109-124.

VII.- CONCLUSIONES

CONCLUSIONES GENERALES

Como resultado final de nuestro estudio se presentan las siguientes conclusiones:

CONCLUSIONES DE AMBITO DEMOGRAFICO

1.-Habiéndose realizado una estimación del tamaño de la población de los ungulados silvestres de las Sierras de Cazorla y Segura (Cabra montés, Gamo, Ciervo y Muflón) por los métodos de Transectos (Burnham et al., 1980) y Puntos Fijos (Nievergelt, 1981), se establecen los siguientes valores de densidad media: 11,11 indiv./km² en Cabra montés; 7,26 indiv./km² en Ciervo; 2,55 indiv./km² en Gamo y 0,60 indiv./km² en Muflón. Para el caso de Sierra Nevada se establece una progresión decreciente en la población de monteses, oscilando desde 1,93 indiv./km² en 1984 a 0,60 indiv./km² en 1985.

2- Se observa una adaptación del ciclo reproductivo de la Cabra montés a las condiciones climáticas de cada área de estudio, dando lugar a una sincronización más completa de los partos en Sierra Nevada con respecto a Cazorla, debido parcialmente a la marcada estacionalidad de la actividad vegetativa en aquella. La fecha media del período de partos se calculó a través de dos métodos: "de pulso de los partos" y "% de partos acumulados" ambos descritos por Caughley (1980); así pues, el máximo calculado de los partos en Cabra montés en las Sierras de Cazorla y Segura fue el 18 de Mayo (23 días) y el 22 de Mayo (6 días) y para Sierra Nevada se calculó el 18 de

Mayo (3 días) como fecha media. El período de gestación de la Cabra montés se establece entre 23-24 semanas.

3- Se demuestra la existencia de una población en la parte oriental de Sierra Nevada, con una alta tasa de reproducción, alta supervivencia de jóvenes, y una estabilidad en el "sex-ratio" de la población, en la supervivencia de los jóvenes y en la distribución de edad de los machos; sin embargo, a pesar de esta capacidad, no aparece un crecimiento ostensible de la población, especulándose como posible la incidencia del furtivismo como razón más probable. Por otra parte, se contempla una población de más baja calidad, próxima al límite de capacidad de carga del medio en las Sierras de Cazorla y Segura, con una baja tasa de reproducción, baja supervivencia de jóvenes y una inestabilidad en la supervivencia de jóvenes más afectada por la mortalidad de hembras jóvenes que por la de machos jóvenes.

4- Las poblaciones de especies de alta montaña (Muflón y Cabra montés) presentan una mayor Tasa de Dispersión que la observada para las especies de zonas más bajas (Gamo y Ciervo), en las Sierras de Cazorla y Segura.

5.- El tamaño de los grupos de Cabra montés de Sierra Nevada y Cazorla, mantienen un tamaño medio de grupo similar y algo mayor en el período de celo, mostrándose en esta época una tendencia gregaria mayor. El período de celo de la Cabra montés de Sierra Nevada se produce antes que lo observado en las Sierras de Cazorla y Segura, y en ambas sierras antes que en el resto de las especies de Ibex.

6.- El tamaño de los grupos de Ciervo y de Gamo mantienen un tamaño medio de grupo similar entre ambos y algo mayor en el período de celo que el resto del año, mostrándose en esta época un comportamiento

gregario más pronunciado.

CONCLUSIONES DE AMBITO ECOLOGICO

1.- *Se ha observado las preferencias de habitat de las cuatro especies de ungulados estudiadas (Cabra montés, Gamo, Ciervo y Muflón) La población de Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura se sitúa en las zonas más elevadas del Parque, el Ciervo ocupa las más bajas y Gamo y Muflón se sitúan en un rango altitudinal intermedio. Se comprueba la existencia de un movimiento altitudinal estacional. Las especies estudiadas según clases de sexo (Cabra montés y Gamo) muestran además una segregación de sexos altitudinal fuera de la época de celo.*

2- *La ocupación del habitat por parte de las hembras de Cabra montés y Gamo se corresponde con una preferencia por las zonas más densas en vegetación, además la Cabra a su vez presenta preferencia por zonas rocosas, siguiendo así una estrategia antipredador común en otras especies de ungulados.*

3- *El máximo solapamiento entre especies, dentro de las características de altitud y vegetación se produce entre el Gamo y la Cabra montés mientras que los niveles menores se producen entre la Cabra montés y el Ciervo.*

4- *Se observa una variabilidad intraespecífica en la alimentación de la Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, con una preferencia pascícola de los jóvenes, ramoneadora en los machos adultos e intermedia en hembras adultas. Además existe una diferencia en el tiempo de búsqueda del*

alimento por parte de las diferentes clases de edad, siendo los machos más móviles que las hembras.

5.- Las clases de edad de hembras estudiadas se muestran más selectivas en Primavera, cuando el alimento es más abundante, que en Invierno. Además se observa un incremento en la tasa de interacciones agonísticas durante la Primavera, lo cual fue parcialmente debido al incremento de movimiento de las hembras en respuesta a la mayor disponibilidad de alimento.

6.- Se observa una relación directa entre la actividad de pastar y el volúmen de precipitaciones, observada en machos y hembras adultas y jóvenes, comparando tanto ambas sierras como dentro de cada una de ellas entre años.

CONCLUSIONES DE AMBITO COMPORTAMENTAL

1- Respecto al sociabilidad de la Cabra montés de las Sierras de Cazorla y Segura, se ha detectado un mantenimiento de relaciones sociales más débil y unos niveles más bajos de actividad en Invierno que en Primavera, posiblemente como una respuesta a reducir el gasto energético en períodos de baja tasa de asimilación energética. Las hembras adultas tienden a "desplazar" a las hembras subadultas con mayor frecuencia que a la inversa. Por su parte, los machos y hembras adultos e individuos jóvenes de Sierra Nevada desarrollan una menor actividad social durante la época de celo que los de Cazorla, permaneciendo más tiempo tumbados posiblemente a causa de una menor densidad de animales.

VII:Conclusiones

2.- *Se revisa el comportamiento reproductivo de las especies silvestres del género Capra y se observa que poseen una marcada estacionalidad en su ciclo reproductivo, más alta cuanto más al norte se localiza su distribución, adaptando el momento del parto de forma que tienea lugar cuando el estado de la vegetación es el más favorable para proverle alimento, y siendo éste el que condiciona el momento del celo.*

3.- *Las hembras tienden a aislarse de su grupo durante el parto siendo más fuerte el lazo materno-filial en la primera semana de vida del neonato. Además, las hembras disminuyen el riesgo a la predación durante las primeras 3 semanas de vida a través de diversas estrategias como son el inicial aislamiento de la madre con su cria , el incremento de la vigilancia de las madres, el mantenimiento de las crias en posición central en los grupos y la sincronización de la actividad por parte de las crias con sus madres.*

4.- *Los machos de monteses de las Sierras de Cazorla y Segura invierten más en el celo a nivel de interacciones agonísticas y de cortejo que los de Sierra Nevada y esto está relacionado con la disponibilidad de hembras. Además, existe una relación directa entre edad de los machos e intensidad de interacciones agonísticas. Estos mismos machos invierten más tiempo en el cortejo que los de Sierra Nevada, debido a la densidad de animales en la zona, que provoca una mayor disponibilidad de hembras.*

5.- *Se describe por primera vez el comportamiento antipredador de la Cabra montés. Las monteses emiten las señales de alarma ante la presencia humana y de posibles predadores pero nunca en interacciones intraespecíficas. Estas llamadas tienen como función primaria el alertar a otros miembros del grupo permitiéndoles huir juntos, y puesto que las monteses emplean más frecuentemente estas llamadas en grupos de individuos emparentados que en los no emparentados, entonces se sugiere que estas llamadas estan*

VII:Conclusiones

relacionadas con la "Teoría de Selección de Parentesco". Generalmente los grupos estan liderados por una hembra adulta en grupos de hembras, o por el macho más viejo en el caso de grupos de machos. Las llamadas de alarma se producen más frecuentemente cuando el individuo ha sido detectado y el predador ya ha sido observado.