

COMPORTAMIENTO SOCIAL Y DE ALIMENTACIÓN DEL
REBECO PIRENAICO (*RUPICAPRA PYRENAICA PYRENAICA*)

Tesis doctoral presentada por:
Antoni Dalmau Bueno

bajo la dirección de:
Dr. Alfred Ferret Quesada
Dr. Xavier Manteca Vilanova

para acceder al grado de Doctor en el programa de Producción Animal de la
UNIVERSITAT AUTONOMA DE BARCELONA
DEPARTAMENT DE CIENCIA ANIMAL I DELS ALIMENTS

Bellaterra, 2005

El autor de esta memoria ha disfrutado de una beca FI de la Generalitat de Catalunya (2001FI 00449) desde enero de 2001, cuando empezó el trabajo de campo de este proyecto, hasta diciembre de 2004.

La realización de la presente memoria ha sido posible gracias al proyecto CICYT AGF 99 0763 C0202 titulado "Selección del hábitat, conducta de alimentación y conducta social del rebeco (*Rupicapra pyrenaica*)".

Este estudio no hubiera sido posible sin la colaboración del Parc Nacional Cadí-Moixeró y la Reserva Nacional de Caça del Cadí.

AGRADECIMIENTOS

Fue un dos de mayo de 1977. En una clínica de Mataró dicen que nació la criatura más extraordinaria de cuantas han habitado este planeta, un chaval destinado a cambiar el mundo, la envidia de todas las madres. Los médicos se lo comentaban a las enfermeras y éstas a sus pacientes, que corrían a hacer cola tras la puerta de la habitación 244 para verlo. Tres puertas más allá, en la 238, estaba yo humildemente ejerciendo por primera vez de mamífero, con mis padres contemplándome en silencio. Con ellos quiero empezar estos agradecimientos, pues a ellos les debo no sólo estos últimos cuatro años, sino todo lo anterior, que no es poco. Gracias por hacerme sentir como si fuera el de la 244 y dejarme crecer como el de la 238.

La verdad es que pocas veces tiene uno ocasión de agradecerle a la gente que lo acompaña en el camino el hecho de tan necesaria compañía, así que quiero aprovechar esta ocasión para darles un abrazo, un beso o lo que cada uno disponga a su propio merecer y satisfacción a... a quien corresponda.

Corresponde, en todo caso, a mis hermanos Albert y Jordi, a mis tíos Josep María y Leo, a mis abuelos de Arenys y a la "iaia" Dolores, a mis primos (especialmente a Mia y "la nena", a quien dedico este trabajo) y a los tíos de Girona y Barcelona.

Corresponde, también por derecho propio, a mis buenos amigos de Arenys, especialmente a Samuel, Tatiana, Marc, y Mari Carmen, a la CMBR, Óscar, Marta, Bernat, Maite, Héctor y Josep y a los colegas de Diagonal 33, Albert, Mohamed y Andreu.

No obstante, corresponde, más que a nadie, a todos los que me han aguantado en el día a día del lugar aquel que llamamos facultad. Corresponde a Lorena, Silvia, Begoña, Arancha, Natalia, Jane, Gemma, Aina, Nuria, Elia, a las Martas, Marías y a Jorge, Amine, Paul, Sergio, Blas, Ernesto, Antonio, Luciano, Pepe, Jaume y un largo etcétera de momentos más. También quiero darle las gracias a los que hicieron más fácil mi trabajo en el Cadí, especialmente a Isidro, Julio, Santi y Jordi Garcia-Petit. A Marta Santmartín, Ángel y Jorge por su ayuda en los primeros pasos de este trabajo de campo. A Santiago por pasarles mi ficha a Xavi y Alfred, y...

Bueno, paremos un momento, porque Alfred y Xavi, o Xavi y Alfred, se merecen un capítulo aparte. La verdad es que sin entrar en insulsos peloteos innecesarios, pues quien los conozca ya sabe como son y para el que no los conozca basta con que le diga que le valdría la pena conocerlos, algo debería destacar. Ese algo podría ser la capacidad que tienen para trabajar en equipo. Eso es lo que, por encima de todo, quiero agradecerles, haberme dejado formar parte de un equipo tan... tan... ¿por qué no decirlo?... tan cojonudo.

Ya para terminar, un abrazo a los rebecos, aunque sea para no terminar estos agradecimientos con la palabra "cojonudo". Vaya, lo he vuelto a hacer.

...aquel caballero decidió entonces hacerse el mejor traje que pudiera pagarse con dinero, y para ello visitó al que estaba considerado el mejor sastre de Londres. Tras decidir la tela con la que éste debía confeccionarse y tomarse todas las medidas habidas y por haber, preguntó cuanto tiempo debería esperar para poder disponer del vestido. El sastre, no obstante, aclaró que su trabajo era laborioso y que le era del todo imposible decirle cuanto tardaría en tenerlo confeccionado, por lo que le pidió la dirección y le prometió que él mismo se lo llevaría a casa cuando estuviese terminado. Así mismo, le hizo prometer que tardase lo que tardase sólo volverían a verse una vez el trabajo estuviese finalizado, y así quedaron. Poco a poco fueron pasando las semanas y con ellas los meses, hasta cumplirse un año entero desde el encargo, cuando el sastre llamó a la puerta del caballero. Éste quedó perplejo en ver que efectivamente el sastre le había confeccionado al fin un traje, ya que había olvidado el asunto por completo, pero rápidamente, y sin mediar palabra, accedió a probárselo. Tras haber comprobado que aquel traje le quedaba justo a la medida, no pudo contenerse y mirando al sastre con gran seriedad le dijo: "*debo reconocer que éste es, sin duda, un gran traje... No obstante, dígame usted una cosa... ¿Cómo es posible que Dios tardara sólo siete días en crear el mundo y usted haya tardado un año entero en hacerme sólo un traje?*" El sastre aguantó con gran serenidad la mirada de aquel caballero y contestó "*debo reconocer que tiene usted razón... Dios tardó sólo siete días en crear el mundo y yo he tardado un año entero en hacerle sólo un traje... Pero, fijese usted en mi traje... y fijese usted en el mundo...*"

Samuel Beckett
Dramaturgo

RESUMEN

Este trabajo se divide en cinco estudios, cuyos objetivos son estudiar la selección del hábitat del rebeco pirenaico (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*), la posible segregación sexual de la especie, el comportamiento social y de alimentación dentro de las manadas, cambios estacionales en la concentración fecal de metabolitos del cortisol como indicadores de estrés y parámetros fermentativos de la población microbiana ruminal de un rebeco. Este estudio se llevó a cabo en la Sierra del Cadí desde enero del 2001 a julio del 2004. Los rebecos se observaban recorriendo la zona de estudio a pie, clasificando a los individuos por edades y sexo. Se tenían en cuenta aspectos como la altitud, cobertura vegetal, orientación de la pendiente y distancia a un terreno de escape. Se obtuvieron muestras de pasto y heces de 4 zonas desde el 2001 al 2003 para estudiar el nitrógeno del pasto (NP), como indicador de la calidad del forraje, y el nitrógeno fecal (NF), como indicador de la calidad de la dieta. Las heces fueron utilizadas también para analizar metabolitos de cortisol. Para estudiar la conducta social y de alimentación dentro de los grupos se hizo el seguimiento de un animal durante 10 minutos, considerándose su posición central o periférica y anotando diversas actividades en fracciones de 5 segundos. Se utilizaron 6 fermentadores de doble flujo continuo durante un periodo experimental de 10 días para comparar digestibilidades de materia seca (MS) y fibra, el perfil de fermentación y el metabolismo del nitrógeno de poblaciones bacterianas ruminales procedentes de rebeco y de vaca (*Bos taurus*). Los resultados globales mostraron una clara segregación sexual, con los machos seleccionando por zonas con pino y matorral a media altura y las hembras por zonas de prado, con migraciones altitudinales más evidentes que en los machos. Debido al patrón de migración altitudinal de las hembras, los animales segregados estaban siempre en zonas con valores similares de NP. Una mala correlación entre NP y NF confirmó el carácter altamente selectivo del rebeco. El nivel de vigilancia fue más alto para los animales en el centro de la manada que en la periferia, sin efecto del tamaño del grupo o edad del animal. Machos y hembras mostraron un alto grado de desincronización de actividades en los grupos mixtos. Los metabolitos de cortisol en heces (MCH) mostraron un claro patrón estacional, siendo más altos en invierno y con cierta correlación con las temperaturas mínimas medias mensuales y el NF. No hubo diferencias en las digestibilidades de la MS y fibras, así como en la concentración total de ácidos grasos volátiles entre los inóculos de rebeco y vaca. No obstante, la proporción de propionato y nitrógeno amoniacal fue más alta en el rebeco, mientras que el butirato y la síntesis de proteína bacteriana fue más alta en la vaca. Así pues y en conclusión, los resultados de este estudio coinciden con las premisas propuestas por la hipótesis de las estrategias reproductivas para explicar la segregación sexual en ungulados, con un pico de segregación sexual en verano, cuando aparentemente las crías son más susceptibles a la depredación. No obstante, la calidad de la dieta debería de ser reconsiderada como factor involucrado en este fenómeno para especies con alta capacidad de selección, como es el caso del rebeco. La hipótesis del tamaño corporal-dimorfismo sexual fue rehusada de acuerdo con los resultados obtenidos, y otras hipótesis que intentan explicar la segregación sexual en ungulados, como la de los factores sociales o la de los ritmos de actividad (activity budget), parcialmente apoyada por el comportamiento de ambos sexos en grupos mixtos, necesitan ser estudiadas con mayor profundidad. Por otro lado, el rebeco, por las diferencias mostradas en referencia a otros ungulados, aparece como una especie interesante para estudiar aspectos de comportamiento social. Desde un punto de vista de gestión, los MCH pueden ser un buen índice de estrés invernal en el rebeco y los fermentadores una herramienta útil para estudiar la función ruminal de especies salvajes. De acuerdo con los resultados obtenidos, en igualdad de condiciones, la población microbiana ruminal de un rebeco tendría una capacidad de digestión parecida a la de una vaca, pero diferirían en el perfil de fermentación, y el rebeco tendría menor síntesis de proteína bacteriana.

ABSTRACT

The present work was divided in 5 main studies. The objectives were to study the habitat selection of Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*), aspects related to a possible sexual segregation of the species, social and feeding behaviour within the herd, seasonal changes in fecal cortisol metabolites (FCM), as an indicator of stress, and fermentation parameters of a rumen microbial population of Pyrenean chamois. This study was conducted in the Cadí range, in North Eastern Spain, from January 2001 to July 2004. During foot surveys, groups of Pyrenean chamois were observed and their individuals identified by age and sex. For each group, aspects like altitude, predominant vegetation cover, slope orientation, and distance from an escape terrain were studied. Pasture and fecal samples were collected from 4 specific zones throughout the year from 2001 to 2003 to study the nitrogen content of pasture (PN), as an indicator of forage quality, and the nitrogen content of feces (FN), as an indicator of diet quality. Fecal samples were also analyzed for fecal cortisol metabolites as an indicator of stress. To study social and feeding behaviour within the herd, focal animal sampling of 10 minutes was carried out. The central or peripheral position of individuals in the herd was considered and different activities were recorded in fractions of 5 seconds. In addition, 6 dual-flow continuous culture fermenters were used in a 10-day experimental period to compare the digestibilities of dry matter (DM) and fiber, ruminal fermentation profile and nitrogen metabolism of rumen microbial population from an inoculum of chamois and cattle (*Bos taurus*). General results show a clear sexual segregation in the population studied, with males selecting for mid-altitudes and pine or bush areas, and females for grassland areas. A stronger seasonal altitudinal migration was observed in females than males. No differences were found in PN between the different zones occupied by chamois, due to the altitudinal migration of females during the year. A poor correlation was obtained between PN and FN due to the high selective character of Pyrenean chamois when feeding. Data recorded show a greater vigilance rate in the centre of a herd than at the periphery, with no differences in relation to group size or age of individuals. Differences were observed in activity patterns between sexes, with a low level of synchronization between males and females. Fecal cortisol metabolites (FCM) presented a clear seasonal pattern, with the highest value in winter. Correlations were obtained between FCM and both monthly mean minimum temperatures and fecal nitrogen. Comparing the fermentation activity using inocula from cattle and chamois, no differences in DM and fiber digestibilities, and total volatile fatty acids concentration (VFA) were found. The proportion of propionate and ammonia nitrogen concentration was higher in chamois than in cattle, but the proportion of butyrate and microbial protein synthesis was lower in chamois than in cattle. In conclusion, our observations were in accordance with the reproductive strategy hypothesis to explain sexual segregation in ungulates, with a peak in sexual segregation in summer, when kids are supposed to be more vulnerable to predation. However, the claim of this hypothesis that diet quality is a factor involved in sexual segregation, should be reconsidered for species with a high selective character such as Pyrenean chamois. The body-size dimorphism hypothesis was rejected to explain sexual segregation in our population. Other such as the social factors and activity budget hypotheses, partially supported by male and female behaviour in mixed herds, need to be studied further. Pyrenean chamois could be a good species for studying social behaviour due to differences observed with regard to other ungulates. From a management point of view, the results obtained show that cortisol metabolites in feces can be a good measure of winter stress in chamois. In addition, the dual-flow continuous culture could be a useful tool to study ruminal function in wild species. According to the results obtained in this study, the microbial population in chamois, maintained in the same ruminal conditions as in cattle, has a similar digestion capacity compared with microbial population in cattle, but with a different fermentation profile, and lower microbial protein synthesis.

ÍNDICE DE APARTADOS

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS	1
INTRODUCCIÓN	3
1. SISTEMÁTICA, ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN	3
1.1. Evolución y sistemática de los artiodáctilos rumiantes	3
1.2. Origen y distribución del género <i>Rupicapra</i>	5
1.3. Distribución de <i>Rupicapra pyrenaica pyrenaica</i>	7
2. GESTIÓN DE LA ESPECIE	7
2.1. Reservas nacionales de caza	7
2.2. Censos y caza	9
2.3. Sex-ratio	11
2.3.1. Selección sexual	11
2.3.2. Gestión de los sex-ratio	14
2.4. El estrés como herramienta de gestión	15
3. BIOLOGÍA	17
3.1. Descripción	17
3.2. Determinación de la edad	19
3.3. Dimorfismo sexual	20
3.4. Adaptación al medio alpino	22
3.5. Reproducción	23
3.6. Uso del hábitat	24
3.7. Depredadores	26
4. COMPORTAMIENTO SOCIAL	27
4.1. El tamaño del grupo y el Principio de Jarman-Bell	27
4.2. Posición dentro del grupo	31
4.3. Competencia e interacciones	32
4.4. Segregación sexual	35
5. CONDUCTA DE ALIMENTACIÓN	38
5.1. Clasificación de Hofmann	38
5.2. Fermentación ruminal	39
5.2.1. Metabolismo de los carbohidratos	40
5.2.2. Metabolismo del nitrógeno	41
5.3. Conducta de alimentación del rebeco pirenaico	43
6. PLANTEAMIENTO DE LOS OBJETIVOS	45
7. BIBLIOGRAFÍA	46
OBJETIVOS	55
CAPÍTULO 2. Habitat selection of a Pyrenean chamois population (<i>Rupicapra pyrenaica pyrenaica</i>)	57
1. INTRODUCTION	59
2. MATERIAL AND METHODS	60
2.1. Study area	60
2.2. Sampling procedure	61
2.3. Statistical analyses	62
3. RESULTS	63
3.1. Description of the population	63
3.2. Habitat selection	64
3.3. Group size	67

4. DISCUSSION	69
4.1. Description of the population	69
4.2. Habitat selection	69
4.3. Group size	71
5. LITERATURE CITED	73
CAPÍTULO 3. Pasture quality in relation to sexual segregation in a Pyrenean chamois population (<i>Rupicapra pyrenaica pyrenaica</i>)	77
1. INTRODUCTION	79
2. MATERIAL AND METHODS	81
2.1. Study area	81
2.2. Sampling procedure	83
2.3. Chemical analyses	84
2.4. Statistical analyses	84
3. RESULTS	85
3.1. Composition of the population in the selected zones	85
3.2. Sexual segregation	85
3.2.1. Individual classes	85
3.2.2. Group composition	86
3.2.3. Group size	87
3.4. Pasture nitrogen	88
3.5. Faecal nitrogen	89
4. DISCUSSION	90
4.1. Composition of the population in the selected zones	90
4.2. Sexual segregation	90
4.3. Sexual segregation hypothesis and forage quality	91
4.4. Selective character and faecal nitrogen	92
5. LITERATURE CITED	93
CAPÍTULO 4. Behaviour of Pyrenean chamois (<i>Rupicapra pyrenaica pyrenaica</i>): effect of sex and position in the herd	97
1. INTRODUCTION	99
2. METHODS	100
2.1. Statistical analyses	102
3. RESULTS	102
3.1. Position	102
3.2. Behaviour	103
3.3. Interactions	105
4. DISCUSSION	105
4.1. Vigilance behaviour	105
4.2. Differences between sexes	107
4.3. Social rank effect	107
5. LITERATURE CITED	109
CAPÍTULO 5. Seasonal changes in faecal cortisol metabolites in a Pyrenean chamois population	111
1. INTRODUCTION	113
2. STUDY AREA	114
3. METHODS	115

3.1. Sampling procedure	115
3.2. Determination of faecal cortisol metabolites	116
3.3. Statistical analyses	116
4. RESULTS	116
5. DISCUSSION	118
5.1. Season effect	118
5.2. Zone effect	121
6. MANAGEMENT IMPLICATIONS	122
7. LITERATURE CITED	122
CAPÍTULO 6. In vitro ruminal fermentation using inoculum from chamois and cattle	127
1. INTRODUCTION	129
2. MATERIAL AND METHODS	129
2.1. Inoculum and continuous culture system	129
2.2. Sample collection	130
2.3. Chemical analyses and calculations	131
2.4. Statistical analyses	132
3. RESULTS	132
3.1. Daily sampling	132
3.2. Sampling period	134
4. DISCUSSION	136
5. LITERATURE CITED	139
CAPÍTULO 7. Discusión general	143
1. Tamaño y composición de los grupos	145
2. Segregación sexual	149
3. Gestión de la especie	152
4. Bibliografía	154
CAPÍTULO 8. Conclusiones	157

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1

Tabla 1. Valoración del trofeo del rebeco y medallas otorgadas según la puntuación del C.I.C.	10
Tabla 2. Clasificación ecológica y de comportamiento de los antílopes y búfalos africanos según Jarman (1974), con extensiones propuestas por Janis (1982)	29

CAPÍTULO 2

Table 1. Percentage, mean group size with the standard error (SE), median and typical group size (TGS) of the different group types of Pyrenean chamois for the whole year, and percentages and means with the SE for each season	64
---	----

CAPÍTULO 3

Table 1. Percentage of each class of individuals in relation to the total, for seasons and zones. Percentage of total individual observations, representing each season in the 4 zones	86
Table 2. Percentage of male, female, female with offspring, mixed and subadult groups of Pyrenean chamois in the different zones by seasons	87

CAPÍTULO 4

Table 1. Behavioural patterns and divisions of time used for each variable	101
--	-----

CAPÍTULO 6

Table 1. Digestibility of dry matter, neutral detergent fiber and acid detergent fiber in chamois and cattle	134
Table 2. Total volatile fatty acids concentration and fermentation profile in chamois and cattle	135
Table 3. Ammonia nitrogen concentration, flows of total, ammonia, non-ammonia, dietary, and microbial nitrogen, protein degradation, microbial synthesis, and efficiency of microbial synthesis in chamois and cattle	136

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Fig. 1. Taxones según Corbet y Hill (1980) y Grubb (2001)	3
Fig. 2. Filogeografía del rebeco adaptada de Pérez y col. (2002)	6
Fig. 3. Localización aproximada de la zona de estudio	8
Fig. 4. Teoría de la "female substitution" según McCullough (1999)	13
Fig. 5. Rasgos para distinguir el sexo en el rebeco, adaptado de Pérez-Barbería y García-González (2004)	18
Fig. 6. Patrón de crecimiento del cuerno en el rebeco, adaptado de Catusse y col. (1996) y Schröder y Elsner-Shack (1985)	19
Fig. 7. Ciclo biológico del rebeco hembra y patrón de distribución del rebeco pirenaico en invierno y en verano	23
Fig. 8. Dimensiones del aparato gastrointestinal y necesidades energéticas en relación al peso corporal de un animal	28
Fig. 9. Serow de Formosa, cabra blanca de las Montañas Rocosas, rebeco pirenaico, buey almizclero, cabra montés y bighorn	34
Fig. 10. Formación de ácidos grasos volátiles	40
Fig. 11. Tiempo dedicado a comer respecto a buscar alimento o rumiar para el rebeco pirenaico	44

CAPÍTULO 2

Fig. 1. Male and female presence for altitudes and seasons in the study area	63
Fig. 2. Habitat parameters (predominant vegetation cover, altitude, distance from an escape terrain, and slope orientation) in the study zone compared to the selection made by the total groups of Pyrenean chamois, and for all males and females separately	65
Fig. 3. Habitat parameters (altitude and predominant vegetation cover)	

throughout the year for male, female with offspring and mixed groups	67
Fig. 4. Distances from an escape terrain for male, female with offspring and mixed groups throughout the year, and their mean group size in relation to the 3 categories of distances from an escape terrain	68

CAPÍTULO 3

Fig. 1. Mean size of male, female, subadult, female with offspring, and mixed groups for zones	88
Fig. 2. Percentage of nitrogen content in pasture for zones A and B, and the average value for faeces of the 4 zones studied on a DM basis for seasons from 2001 to 2003	89

CAPÍTULO 4

Fig. 1. Time distribution for eating, walking or running, licking, heading-up, resting, ruminating, and grooming activities in relation to the position in the group, gender, age-class, and females with or without kid	103
Fig. 2. Time distribution for eating, walking or running, licking, heading-up, resting, ruminating, and grooming activities in relation to group size, altitude, time of the day, and season	104
Fig. 3. Presence or absence of interactions in relation to group type and sex. Presence or absence of interactions in relation to position for each sex	105

CAPÍTULO 5

Fig. 1. Monthly rain fall and mean temperatures from January 2000 to December 2003	114
Fig. 2. Seasonal mean values of faecal cortisol metabolites in Pyrenean chamois from autumn 2000 to autumn 2003	117
Fig. 3. ng cortisol metabolites by g dry faeces in relation to % faecal nitrogen in dry matter from January 2001 to December 2003 in Pyrenean chamois; and FCM in Pyrenean chamois in relation to monthly mean minimum temperatures from January 2001 to December 2003	118

CAPÍTULO 6

Fig. 1. Total VFA concentration (mM) in cattle and chamois between day 1 and day 9 of the experiment in samples taken two hours after the morning feeding	133
Fig. 2. Proportion (mol/100 mol) of acetate, propionate, and butyrate in cattle and chamois between day 1 and day 9	133
Fig. 3. Ammonia nitrogen concentration (mg/100 ml) in cattle and chamois between day 1 and day 9 of the experiment in samples taken two hours after the morning feeding	134

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS



LISTA DE ESPECIES MENCIONADAS EN LA INTRODUCCIÓN

águila real	<i>Aquila chrysaetos</i>
alce	<i>Alces alces</i>
antílope sable	<i>Hippotragus niger</i>
antílope ruano	<i>Hippotragus equinus</i>
avestruz	<i>Struthio camelus</i>
babuíno	<i>Papio ursinus</i>
berrendo	<i>Antilocapra americana</i>
bighorn	<i>Ovis canadensis</i>
bighorn del desierto	<i>Ovis canadensis mexicana</i>
bisonte	<i>Bison bison</i>
buey almizclero	<i>Ovibos moschatus</i>
búfalo africano	<i>Syncerus caffer</i>
cabra	<i>Capra hircus</i>
cabra blanca de las Montañas Rocosas	<i>Oreamnos americanus</i>
cabra montés	<i>Capra pyrenaica</i>
caribú	<i>Rangifer tarandus</i>
ciervo de cola blanca	<i>Odocoileus virginianus</i>
ciervo europeo	<i>Cervus elaphus</i>
ciervo mulo	<i>Odocoileus hemionus</i>
ciervo ratón	<i>Tragulus spp.</i>
corzo	<i>Capreolus capreolus</i>
dik-dik	<i>Madoqua spp.</i>
gacela	<i>Gazella spp.</i>
goral	<i>Naemorhedus spp.</i>
guepardo	<i>Acinonyx jubatus</i>
ñu	<i>Connochaetes spp.</i>
hiemosco	<i>Hyemoschus aquaticus</i>
impala	<i>Aepycerus melampus</i>
lince	<i>Lynx spp.</i>
lobo	<i>Canis lupus</i>
oribi	<i>Ourebia sp.</i>
órix árabe	<i>Oryx leucoryx</i>
oso pardo	<i>Ursus arctos</i>
oveja	<i>Ovis aries</i>
perro	<i>Canis familiaris</i>
rebeco pirenaico	<i>Rupicapra pyrenaica pyrenaica</i>
rebeco cantábrico	<i>Rupicapra pyrenaica parva</i>
rebeco apenínico	<i>Rupicapra pyrenaica ornata</i>
serow	<i>Capricornis spp.</i>
serow de Formosa	<i>Capricornis swinhoei</i>
suricata	<i>Suricata suricata</i>
takin	<i>Budorcas taxicolor</i>
vaca	<i>Bos taurus</i>
zorro	<i>Vulpes vulpes</i>
subespecies de rebeco	<i>R.r.rupicapra</i>
	<i>R.r.cartusiana</i>
	<i>R.r.carpatica</i>
	<i>R.r.balcanica</i>
	<i>R.r.tatrica</i>
	<i>R.r.caucasica</i>
	<i>R.r.asiatica</i>

1. SISTEMÁTICA, ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN

El rebeco pirenaico (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) es un mamífero artiodáctilo rumiante de la familia *Bovidae* y subfamilia *Caprinae* (Fig.1).

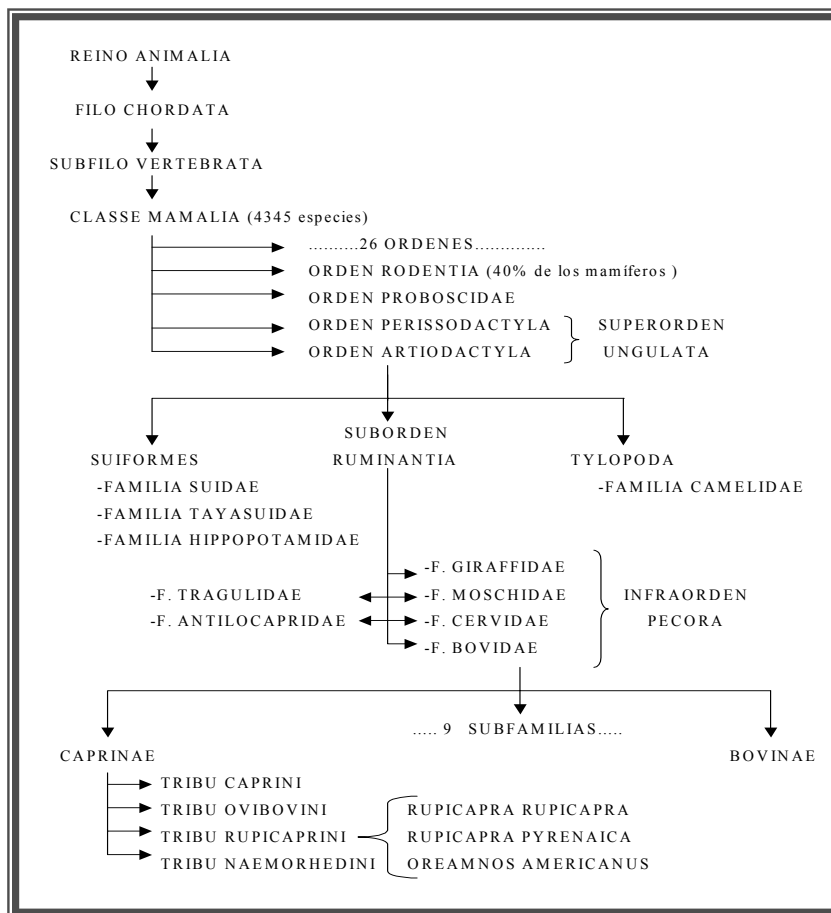


Fig. 1 Taxones según Corbet y Hill (1980) y Grubb (2001).

1.1. Evolución y sistemática de los artiodáctilos rumiantes

Si bien los primeros mamíferos aparecieron sobre la Tierra hace unos 200 millones de años, durante el Jurásico (Janis, 1982), los artiodáctilos no evolucionaron hasta hace unos 54 millones de años y los rumiantes a principios del Mioceno, hace 25 millones de años (Janis y Jarman, 1991). Los primeros artiodáctilos (ungulados con número par de dedos), eran animales pequeños, de menos de 5 kg, frugívoros u omnívoros (Janis y Jarman, 1991). Habitaban una selva tropical que se extendía por todo el hemisferio Norte, hasta llegar al círculo ártico. Al final del Eoceno, hace unos 38 millones de años, el clima sufrió un cambio, la temperatura media anual bajó y aparecieron las estaciones en las zonas septentrionales del planeta. Poco se conoce de lo acontecido en Australia y América del Sur, que era un continente aislado, durante

este periodo (Geist, 1985). Este cambio climático provocó la desaparición de los bosques tropicales en gran parte de Eurasia, África y América del Norte, y en su lugar aparecieron grandes extensiones de sabana, bosques de coníferas o caducifolios, praderas y estepas (Janis, 1982). Estas nuevas condiciones obligaron a los primeros artiodáctilos a cambiar su estrategia de alimentación, su morfología y su conducta social para adaptarse al entorno (Janis, 1982). La distribución y disponibilidad del alimento habían cambiado. Las grandes extensiones de plantas herbáceas, monocotiledóneas, ofrecían mayor homogeneidad de recursos que la errática disposición del alimento en una selva tropical, donde las dicotiledóneas, además, tendían a armarse con sistemas de defensa para no ser devoradas (Janis y Jarman, 1991). En consecuencia, los artiodáctilos pasaron de ser sólo ramoneadores de tamaño reducido, solitarios o territoriales, monógamos y con poca diferenciación entre sexos a un abanico mucho más amplio de posibilidades (Janis, 1982). La mayoría de las nuevas especies serían más sociales, con la formación de grupos más o menos estables, polígamas y de mayor tamaño. Algunas desarrollarían un claro dimorfismo sexual, basado en la aparición de cuernos en uno solo de los sexos o en un distinto tamaño corporal. Incluso pasarían de ser especies territoriales estrictas a territoriales ocasionales o a especies migratorias, debido al patrón anual de crecimiento de las plantas herbáceas (Janis, 1982; Janis y Jarman, 1991). En este contexto es donde hay que situar la aparición y explosión de los primeros *Ruminantia*. Aunque es posible que la digestión pregástrica y la rumia, sus dos principales características, fueran procesos que aparecieran independientemente, adaptados a diferentes ventajas (Van Soest, 1994).

El suborden *Ruminantia* se subdivide en dos infraórdenes: tragúlidos y pecoranos. Los tragúlidos existentes en la actualidad son el hiemosco (*Hyemoschus aquaticus*) y los ciervo ratón (*Tragulus* spp.), especies de pequeño tamaño que habitan los bosques tropicales de África y Asia. Las familias pecoranas comprenden aquellos rumiantes que tienen cuernos óseos, y sus cuatro familias se distinguen principalmente por la forma de estos cuernos (Janis y Jarman, 1991). La familia *Bovidae* es la que cuenta con un mayor número de especies dentro de los ungulados y está dividida en nueve subfamilias. Una de esas subfamilias es la *Caprinae*, donde se distinguen cuatro grandes tribus, los Rupicaprini o cabras antilope; los Naemorhedini, donde se clasifican los serow (*Capricornis* spp.) y goraes (*Naemorhedus* spp.); los Caprini, donde se encuentran especies como la cabra (*Capra hircus*) y la oveja (*Ovis aries*); o los Ovibovini, donde encontramos al buey almizclero (*Ovibos moschatus*) y al takin (*Budorcas taxicolor*; Grubb, 2001).

1.2. Origen y distribución del género *Rupicapra*

Los caprínidos se estima que se diferenciaron hace unos 5 millones de años y, aunque hay dudas sobre la aparición de los primeros rupicaprínidos, parece que el ancestro del género *Rupicapra*, *Pachygazella grangeri*, habitó el centro y el sur de Asia a principios del Pleistoceno, hace 1,8 millones de años (Janis y Jarman, 1991; Masini y Lovari, 1988). Los fósiles más antiguos del género *Rupicapra* se encontraron en Francia y están fechados en el Pleistoceno medio (Masini y Lovari, 1988). Así, los caprínidos modernos se desarrollaron durante esta época (Schackleton y Lovari, 1997), conocida como la Gran Edad de Hielo. Se han descrito un mínimo de 18 glaciaciones para este periodo, intercaladas a su vez con periodos más cálidos y con otros muchos estadios glaciales e interestadios. Este tiempo fluctuante, con épocas en las que grandes extensiones de terreno estaban cubiertas por el hielo y el suelo permanecía helado entre los -40 y los -50 °C, provocó cambios rápidos en la presión de selección (Geist, 1985). Los cambios eran particularmente importantes en zonas de montaña, donde habitaban mayoritariamente los *Caprinae*, siendo las primeras zonas en quedar heladas, y a veces las únicas (Schackleton y Lovari, 1997). En consecuencia, la evolución de los caprínidos durante el Pleistoceno consistió en una serie de pulsos de rápida especiación seguidos por largos periodos de cambios graduales y adaptación (Geist, 1985).

En lo que respecta a la aparición del género *Rupicapra*, hay que destacar el papel desempeñado por los dos últimos grandes periodos glaciales, la glaciación de Riss (hace entre 300.000 y 200.000 años) y la de Würm (hace entre 100.000 y 15.000 años). Según Masini y Lovari (1988), dos grandes migraciones de los *Rupicapra*, o sus ancestros, durante estos dos periodos glaciales dieron lugar a la actual distribución de las dos especies existentes del género, *Rupicapra rupicapra* y *Rupicapra pyrenaica* (Fig. 2). Según los autores, durante la glaciación de Riss los ancestros del rebeco actual abandonaron su lugar de procedencia, posiblemente al Este del Himalaya, para migrar hacia Europa y otras zonas de Asia. Al llegar el periodo interglaciar Riss-Würm, los cambios en el clima restringirían el área habitada por éstos a zonas de montaña. El resultado sería el aislamiento de dos grandes poblaciones de *Rupicapra*, que se diferenciarían durante esta época, una en Europa occidental, dando lugar a la actual *Rupicapra pyrenaica* y la otra en Asia o Europa del Este, *Rupicapra rupicapra*. Con la llegada de la nueva glaciación de Würm los rebecos tendrían que abandonar las zonas más altas y su territorio se extendería. La especie *Rupicapra rupicapra* emigraría hacia Europa occidental, conviviendo con *Rupicapra pyrenaica* y desplazándola, al estar mejor adaptada a climas fríos

(Masini y Lovari, 1988), aunque no pasaría del norte de los Apeninos y del oeste de los Alpes. Según Lovari (1985), distintos patrones de conducta de celo desarrollados durante su diferenciación evitarían una hibridación entre especies. Al llegar el Holoceno, el actual periodo interglacial, los rebecos verían restringido su hábitat de nuevo y poco a poco quedarían aislados en los puntos más elevados de Europa y Asia Menor. En un segundo paso, se acabarían formando las diez subespecies descritas en la actualidad (Nascetti y col., 1985). *Rupicapra pyrenaica* se divide en tres de ellas: *R.p.pyrenaica* (Pirineos), *R.p.parva* (Cantábrico) y *R.p.ornata* (Apeninos). *Rupicapra rupicapra* en otras siete: *R.r.rupicapra*, *R.r.cartusiana*, *R.r.carpatica*, *R.r.balcanica*, *R.r.tatrica*, *R.r.caucasica* y *R.r.asiatica* (Fig. 2). No obstante, Pérez y col. (2002) a partir del estudio de polimorfismos en el ADN de ocho de las diez subespecies de rebeco descritas (todas excepto la cartusiana y la asiática) concluyeron que la diferenciación de las dos especies de *Rupicapra* debió producirse más tarde, durante la glaciación de Würm, que sólo hubo una migración y que los Alpes actuaron como una barrera natural fundamental en este proceso. Aun así, los propios autores reconocen que los cálculos están sometidos a importantes fuentes de error (Fig. 2).

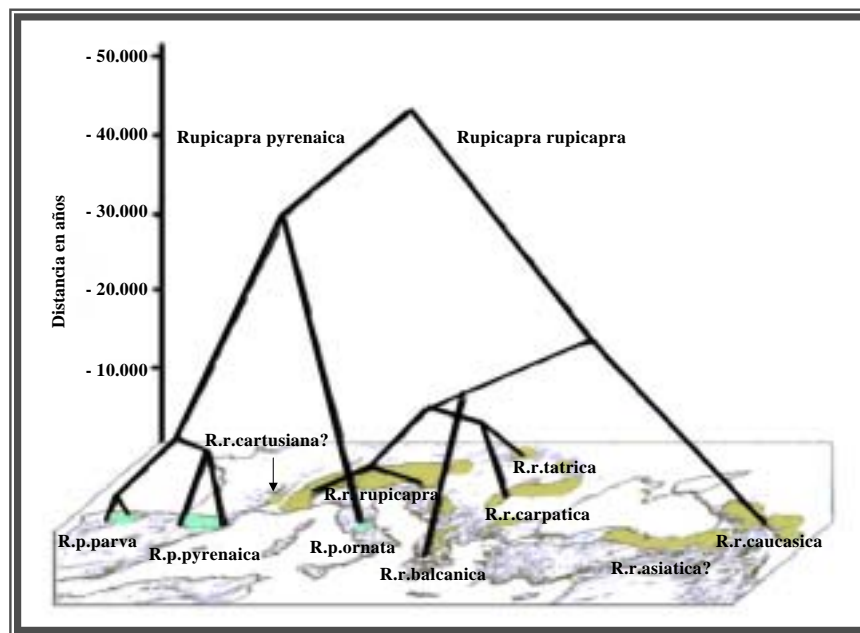


Fig.2 Filogeografía del rebeco adaptada de Pérez y col. (2002).

Actualmente, se estima que hay en el mundo alrededor de unos 500.000 rebecos, más de un 70% de los cuales pertenecen a la subespecie *R.r.rupicapra* (Lovari, 2002, com. personal). La segunda en abundancia sería *R.p.pyrenaica*, con un mínimo de 53.000 individuos (Herrero y col., 2004). A parte de las zonas descritas, el rebeco ha sido introducido en Nueva Zelanda y Argentina (Catusse y col., 1996).

1.3. Distribución de *Rupicapra pyrenaica pyrenaica*

El área de distribución del rebeco pirenaico comprende las dos vertientes del Pirineo y se extiende a lo largo de más de 250 km. En su vertiente meridional está presente desde Larra, en Navarra, hasta la Garrotxa, en Girona, (Hidalgo y col., 1995). Los últimos censos arrojaron una cifra cercana a los 14.000 rebecos en Aragón, 400 en Navarra, 13.000 en Cataluña y 600 en Andorra (Herrero y col., 2004).

En España, la principal base legal para la conservación de la vida salvaje es la Ley de Conservación de Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestre (Ley 4/1989 de 27 de marzo, con las modificaciones dispuestas en las leyes 40/97 y 41/97 de 5 de noviembre). La ley establece cuatro categorías de áreas protegidas: 1.Reservas Naturales; 2.Parques Nacionales; 3.Parques Naturales y 4.Monumentos Naturales o Paisajes Protegidos. Sólo los dos primeros están pensados para proporcionar una protección implícita a la fauna silvestre, mientras que los últimos van más orientados a preservar unos modos de vida tradicionales (Alados, 1997). El rebeco, no obstante, es una especie de aprovechamiento cinegético, por lo que se encuentra bajo un régimen de gestión especial que permite su caza o captura con la obtención de licencia expresa. De las once regiones de España en la que el rebeco pirenaico goza de un plan de gestión y protección especial sólo dos son parques nacionales: el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y el Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici, siendo las restantes reservas nacionales de caza (Alados, 1997), por lo que existe un fuerte vínculo entre la especie y la actividad cinegética.

2. GESTIÓN DE LA ESPECIE

2.1. Reservas nacionales de caza

La caza en España tiene una larga historia. No obstante, la actual Real Federación Española de Caza no se creó hasta el año 1940 y no fue hasta 1950, en el transcurso de la Primera Exposición Nacional de Trofeos de Caza, que se consensuaron las primeras normativas para la caza de trofeo, con el establecimiento de las medallas de oro, plata y bronce (Tabla 1). Años más tarde, en 1966, visto que el rebeco estaba en franca regresión en los pocos rincones del Pirineo y Pre-Pirineo donde habitaba, se crearon las primeras reservas nacionales de caza para la especie (ley 37/1966, de 31 de mayo). Se creaban cuatro reservas en Aragón

(Benasque, Los Valles, Los Circos y Viñamala) y otras cuatro en Cataluña (Cadí, Cerdaña-Alt Urgell, Alt Pallars-Arán y Freser-Setcases). El año 1970 entró en vigor la ley que regula la caza en nuestro país desde entonces (Ley 1/1970, de 4 de abril), aunque el artículo referente a las piezas de caza fue derogado y sustituido en base al RD 1095/1989, de 8 de septiembre. El año 1975 España adoptó las fórmulas del Consejo Internacional de la Caza (C.I.C.) para evaluar los trofeos y poder competir con otros países (Tabla 1). El año 1980 el gobierno español traspasó las competencias en materia de caza a las comunidades autónomas. En el año 1991, el Parlament de Catalunya creó una quinta reserva, la Reserva Nacional de Caza de Boumort, (Ley 17/1991, de 23 de octubre). Según la propia ley, la finalidad de la reserva es proteger, fomentar y aprovechar las especies animales que allí habitaran.

El primer censo global de rebeco pirenaico que se realizó en Cataluña fue poco después de la creación de las reservas de caza, en el año 1970, arrojando la cifra de poco más de 200 ejemplares (Ruiz-Olmo y Aguilar, 1995). Treinta años después, en el 2000, se censaron más de 13.000 individuos (Herrero y col., 2004). Un claro ejemplo de la evolución que ha experimentado el rebeco desde la creación de las reservas nacionales de caza, lo encontramos en la Reserva Nacional de Caza del Cadí, donde se ha realizado el presente trabajo (Fig. 3).

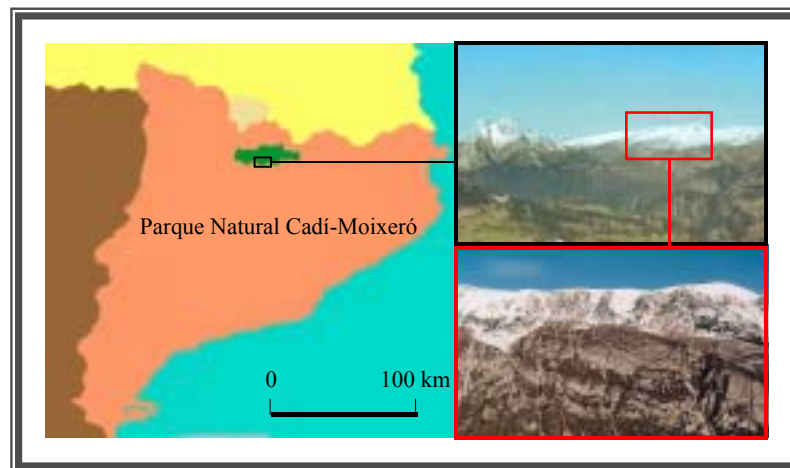


Fig. 3. Localización aproximada de la zona de estudio. En verde: Parque Natural Cadí-Moixeró

En el censo realizado en el año 1970 en la Reserva Nacional de Caza del Cadí se contaron sólo 80 ejemplares, en el año 2000 se censaron 2.350 rebecos (García-Petit, 2001). En este caso la gestión llevada a cabo no sólo ha favorecido a la propia reserva, sino que ha permitido la colonización de áreas de montaña colindantes, hasta llegar a zonas cercanas a los 600 metros de altura. Estas nuevas zonas, incluidas en áreas o cotos privados de caza, realizan desde el año 1991 el aprovechamiento cinegético de la especie (García-Petit, 2001). La

Reserva Nacional de Caza del Cadí comprende unas 46.591 hectáreas, e incluye la "Serra del Cadí", "Serra del Verd" y "Port del Compte". Una gran parte de su territorio se encuentra dentro del Parque Natural Cadí-Moixeró (Fig. 3), de 41.342 hectáreas, creado en el año 1983 por el Parlament de Catalunya. El objetivo del parque es la preservación ecológica y la promoción de los recursos naturales, al tiempo que desarrollar social y económicamente los pueblos que lo incluyen (Gurri, 1997). La gestión del rebeco corre a cargo de los técnicos y guardas de la reserva de caza. El presente trabajo se realizó en la parte central del parque, principalmente en la cara sur y extremo oriental de la Serra del Cadí (Fig. 3).

2.2. Censos y caza

Anualmente, la dirección técnica de cada una de las reservas de caza elabora un plan de gestión cinegética donde se fija el número de permisos de caza que se van a adjudicar (García-Petit, 2001). Los datos se basan en censos periódicos que realizan los guardas. El sistema más utilizado para censar las poblaciones de rebeco pirenaico es lo que se conoce como conteos instantáneos o "pointage-flash" (Berducou y col., 1982). Este método parece ser el más adecuado para la estimación del tamaño de las poblaciones de rebeco en ambientes supraforestales (Hidalgo y col., 1994). Se trata de un procedimiento de censo basado en la observación directa de los animales a través de itinerarios preestablecidos que intentan cubrir la totalidad de un área determinada, asumiendo la hipótesis de que se avistará al total de la población que allí se encuentre (Hidalgo y col., 1994). No obstante, al estar basado en la observación a distancia de los animales, este método subestima el tamaño poblacional por la dificultad que entraña el poder observarlos a todos si se encuentran en zonas concretas del relieve montañoso (Houssin et al., 1994). Dado el uso del hábitat y la conducta social que presenta la especie a lo largo del año, es necesario censar las poblaciones al menos en dos épocas concretas de su ciclo anual. Se haría un censo después de los nacimientos, con el objetivo de controlar la evolución y éxito reproductivo de la población y otro durante el celo, aprovechando la mayor actividad de los machos para ajustar la relación de sexos existente (Hidalgo y col., 1994). No obstante, lo más habitual es hacer un único censo anual a principios de verano, después de la época de nacimientos.

Según Pérez-Barbería y García-González (2004), los cupos de caza deberían estar alrededor del 5% de la población censada. Se considera esta cifra por las bajas tasas de crecimiento observadas en el rebeco en comparación con otros ungulados. Para estimar estas

tasas de crecimiento se utiliza el reclutamiento o tasa de reposición de la especie. Es decir, la proporción de la población que accede a la reproducción por primera vez, estimándose a partir de la proporción de subadultos sobre la población total (Pérez-Barbería y García-González, 2004). Estos valores pueden ir del 12% de Crampe (1997) en el Parc National des Pyrénées, al 14-18% en Posets-Maladeta (Herrero y col., 2002). En Aragón se cazan alrededor de un 5% de los rebecos censados cada año. No obstante, en Cataluña este porcentaje podría ser algo mayor, llegando al 10-15% (Clavería y col., en prensa; citado en Pérez-Barbería y García-González, 2004).

En un plan de aprovechamiento cinegético además del aspecto cuantitativo de la caza es de vital importancia su aspecto cualitativo. En este sentido, existen dos tipos de caza bien diferenciados, la caza selectiva y la caza de trofeo. La caza selectiva tiene como objetivo el mantener una buena estructura dentro de las poblaciones, por lo que debería corregir los desequilibrios producidos por la caza de trofeo. La caza selectiva se suele concentrar en animales jóvenes, tanto machos como hembras, especialmente en aquellos que presentan un mal estado corporal, mala cornamenta, poco pelo para afrontar el invierno, estén enfermos o débiles. También son selectivos los animales mayores de nueve años que tengan un mal cuerno (sino, se utilizarán para trofeo) o muestren signos de enfermedad. Después del correspondiente sorteo, el cazador de selectiva o de trofeo obtendrá un permiso nominal e intransferible para cazar. Antes de empezar deberá pagar una cuota de entrada, que dependerá del grupo de cazadores al que pertenezca. A continuación, se desplazará con un guarda de la reserva que le indicará sobre qué animales puede disparar según el permiso obtenido. Se dispone de un día para la caza selectiva y de dos para cada permiso de trofeo. Las cacerías se desarrollan siempre a rececho, con el uso de rifles de calibre diverso (García-Petit, 2001). Una vez cazada la presa se pagará una cuota complementaria, cuyo valor depende de la puntuación que alcanza la pieza abatida (Tabla 1).

Tabla 1. Valoración del trofeo del rebeco y medallas otorgadas según la puntuación del C.I.C.

	Cm	x	Puntos	Trofeos
1. Promedio de la longitud de los dos cuernos Der. Izq.		1,5		MACHOS
2. Altura de los cuernos		1		Oro 97 puntos
3. Perímetro del cuerno más grueso		4		Plata 92 - 96,99
4. Separación de los cuernos		1		Bronce 87 - 91,99
5. Edad				Trofeos
(6 a 10 años = 1 punto; 11 a 12 años = 2 puntos; 13 o más años = 3 puntos)				HEMBRAS
Suma puntos				Oro 93 puntos
6. Penalización				Plata 88 - 92,99
Valoración en puntos				Bronce 83 - 87,99

Las épocas de caza varían en las distintas reservas, si bien la mayor parte de ellas se concentran en el periodo septiembre-diciembre. No obstante, la tutela que hacen las reservas sobre el ejercicio cinegético no se da en las áreas privadas de caza, donde el periodo para poder cobrar las piezas es más amplio, aunque también se obliga a censar a la población y se autoriza un número limitado de permisos (García-Petit, 2001).

Existen aspectos de la caza del rebeco ciertamente controvertidos. Por ejemplo, en Hidalgo y col. (1994), se pone el énfasis en la falta de concordancia entre los criterios cinegéticos y los estrictamente biológicos cuando se decide la eliminación por caza selectiva de las hembras reproductoras con cuernos defectuosos. Según los autores, habiéndose demostrado la nula heredabilidad de este factor, la eliminación de este individuo de la población no tiene justificación alguna. No obstante, el punto más controvertido corresponde al efecto que produce la caza sobre la relación entre sexos, lo que se conoce como el sex-ratio.

2.3. Sex-ratio

Sin tener en cuenta aquellas situaciones en las que pueda intervenir el hombre, se han sugerido diversos factores para explicar diferencias en la proporción de sexos en las poblaciones de ungulados, normalmente desviados en favor de las hembras. Berger y Gompper (1999) las resumían en cinco grandes causas: 1) Es el sexo que experimenta mayor emigración, normalmente el masculino, el que sufre más bajas (Dobson, 1982). 2) El crecimiento más rápido de los machos los predispone a una mayor mortalidad (Widdowson, 1976). 3) La madre aporta distintos recursos según el sexo de la cría (Clutton-Brock, 1991). 4) Las hembras tienen mayores reservas grasas que los machos, protegiéndolas de una mayor mortandad (Frisch, 1984). 5) La intensidad de competición entre machos tiene como resultado un aumento en el índice de bajas en este sexo (Clutton-Brock y col., 1982). No obstante, McCullough (1999) sugirió un sexto factor más relacionado con la teoría de la selección sexual de Charles Darwin.

2.3.1. Selección sexual

Darwin (1871) hizo una distinción entre lo que era su teoría de la selección natural, que favorecía los órganos y estructuras orientadas a la supervivencia y lo que él llamó la selección sexual, que favorecía aquellos logros dirigidos a obtener pareja. Estos logros se fundamentan en dos puntos. Primero, los machos luchan entre sí y el ganador accede a la hembra disputada.

Este sistema crearía una gran presión selectiva que favorecería un incremento en la fuerza de los machos y la elaboración de miembros u órganos seleccionados para el combate. Segundo, los machos compiten para atraer a la hembra. Este sistema se basaría en la mayor preferencia sexual por parte de las hembras de los machos ornamentados o los que se comportaran de una forma particular.

Lo que más sorprendió a Darwin es que estos rasgos que servían para atraer al sexo contrario o para luchar contra congéneres, aumentaban también las probabilidades de estos individuos a ser depredados y suponían una carga para la supervivencia. Desde un punto de vista de selección natural este carácter debería de haber sido eliminado a lo largo de la evolución. No obstante, al ser éstos los machos que se reproducían, el carácter permanecía. Así, se crearía un balance entre la selección natural, que aseguraría la supervivencia de estos individuos, y la selección sexual, que actuaría sobre su éxito reproductivo. La selección sexual sería entonces responsable de una evolución desigual entre los dos sexos, provocando la aparición del dimorfismo sexual. Mientras los machos evolucionarían para conseguir el éxito reproductivo, a veces dificultando su propia supervivencia, sobre las hembras sólo actuaría la selección natural. Esto, a su vez, también causaría un desbalance de los sex-ratios en favor de las hembras, siendo mayor al aumentar el dimorfismo sexual de las especies.

La teoría de la selección sexual de Darwin tuvo claros retractores desde el primer momento. El propio Alfred R. Wallace, codescubridor de la selección natural, defendía que detrás de todas las características aparentemente ornamentales existía una función útil que debía encontrarse, o que en todo caso eran la expresión más evidente de capacidades requeridas por la hembra en clave de selección natural. Durante años, la teoría de la selección sexual cayó en el olvido. No obstante, el genetista R. A. Fisher le dió un nuevo impulso. Según Fisher (1930) existirían dos fases diferenciadas en la evolución de un carácter. En una primera fase los machos lo desarrollarían desde un punto de vista de la selección natural y las hembras que lo eligieran para reproducirse se verían recompensadas con una mayor supervivencia de sus crías. Así, se produciría la evolución simultánea de dos genes, para los machos del carácter en cuestión y para las hembras de uno que mostrara preferencia por ese carácter. En la segunda fase, el carácter de los machos seguiría evolucionando, ya que las hembras lo seguirían seleccionando, hasta llegar a comprometer la supervivencia del macho. En este punto ya actuaría sólo la selección sexual. El punto máximo del carácter sería, entonces, el momento en el que la selección natural fuera más fuerte que la selección sexual. Los modelos Fisherianos

siguen discutiéndose hoy en día (Kokko, 2001) y aunque existe cierta controversia al respecto, la teoría de la selección sexual tiene gran aceptación a nivel mundial (Andersson, 1994).

Según McCullough (1999), y en base a la selección sexual, los sex-ratios en especies poligínicas deben de estar de forma natural desviadas en favor de las hembras por lo que él llama la teoría de la "female substitution". Según esta teoría, en una población sometida a un entorno con una capacidad de carga limitada, la eliminación de determinados machos por la propia competición que se produce entre ellos se sustituye por la proporción equivalente de hembras, afectando de forma clara al sex-ratio de la población (Fig. 4).

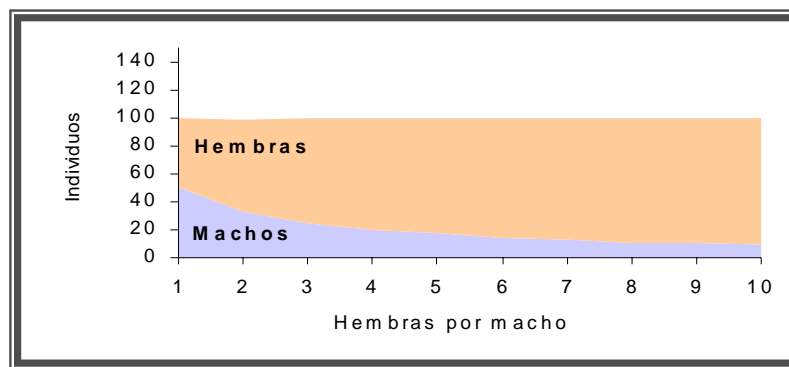


Fig. 4. Teoría de la "female substitution" según McCullough (1999).

No obstante, el papel que juega el dimorfismo sexual en todo ello no está muy claro, ya que son pocos los estudios que corroboren que un mayor dimorfismo sexual en ungulados provoque sex-ratios más desviados en favor de las hembras (Weckerly, 1998). Berger y Gompper (1999) no encontraron ninguna relación entre los sex-ratio y el dimorfismo sexual de las familias *Bovidae* y *Cervidae* en zonas con o sin depredadores. En cambio, si observaron que cuando uno de los dos sexos era más depredado que el otro, en un 74% de las 31 especies estudiadas, se trataba de machos. Según los autores, serían las diferencias en la conducta lo que harían a un sexo más vulnerable a la depredación, no el dimorfismo sexual de la especie. Se ha descrito también que entre un 21 y un 25% del gasto energético de los ungulados macho se debe a conductas de apareamiento y reproducción. Este coste incluye los gastos en masa corporal (20-24%) y el crecimiento de las cuernas y cuernos, que representa apenas un 1% del total (Bobek y col., 1990; Owen-Smith, 1984). Por lo tanto, no parece que sea el dimorfismo sexual por sí solo, ya sea por el aumento en el riesgo a ser depredados o por el gasto energético extra que suponen los caracteres dimórficos, lo que explique los sex-ratios desviados en favor de las hembras, sino que el factor fundamental puede ser conductual.

2.3.2. Gestión de los sex-ratio

Por todo lo expuesto, se ha entendido tradicionalmente que las poblaciones naturales de ungulados poligámicos están desbalanceadas en favor de las hembras y que ello se debe a una mayor mortandad de los machos, especialmente por mayor depredación. Al plantearse, entonces, un plan de gestión para una población de ungulados como el rebeco en ausencia de depredadores, como suele ocurrir en la práctica totalidad de los Pirineos, se considera la posibilidad de provocar este desbalance "natural" mediante la caza. Al coincidir, además, que son los machos los que tienen mejores trofeos, es un principio fácil de aplicar y a la larga se corre el riesgo de desbalancear en exceso ese sex-ratio. En un artículo de Hidalgo y col. (1994), en el que se recogían datos de diversos censos de los Pirineos, se hacía patente que el desbalance de los sex-ratio en favor de las hembras era mayor en zonas de caza como Viñamala o Los Valles que en zonas sin caza como el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. No obstante, en Pérez-Barbería y García-González (2004), donde se recogen datos más recientes, estas diferencias entre zonas, con y sin caza, no son tan evidentes. Esto puede explicarse por una mejora en la gestión cinegética de la especie en los últimos años o por haber aumentado el número de censos analizados. Según los propios autores, los sex-ratio para el rebeco en el Pirineo español están, en promedio, alrededor de 0,66 machos por cada hembra. En Cataluña, datos de 1995 arrojaban un sex-ratio de 0,65 en el Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici y datos de 1993 un sex-ratio de 0,38 en la Reserva Nacional de Caza de Freser-Setcases (Canut y García-Ferré, 1995; Parellada, 1993; citados en Pérez-Barbería y García-González, 2004). Según Garcia-Petit (2004, com. personal), en la Reserva Nacional de Caza del Cadí eran de 0,33 en 1989 y de 0,48 en noviembre de 2004, confirmándose también la tendencia de los últimos años hacia sex-ratio más balanceados.

Las consecuencias de una proporción machos:hembras excesivamente desbalanceada en favor de las hembras son varias. Según Berducou y col. (1982), la desviación de los sex-ratio en favor de las hembras podría afectar su tasa de fertilidad (hembras con crías respecto al total de hembras), ya que pocos machos tendrían mayores dificultades para cubrir a todas las hembras de una población de rebecos. Por otro lado, Singer y Zeigenfuss (2002), comparando dos poblaciones de bighorn (*Ovis canadensis*) en zonas con y sin caza, encontraron que en la primera el ratio macho:hembra llegó a ser hasta un 60% menor que en la zona sin caza. Como resultado se producía también una sustitución de los machos mayores por animales más jóvenes. Estos machos, más inexpertos, tendían a intentar el apareamiento más veces y con

mayor violencia que los mayores, produciéndose un mayor daño a las hembras en las zonas con caza que en las que no había habido actividad cinegética. Ozaga y Verme (1985) también encontraron una menor ritualización en el cortejo hacia las hembras por parte de machos jóvenes en el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Un efecto añadido y descrito por Singer y Zeigenfuss (2002) fue un aumento en la mortalidad de los machos jóvenes en las zonas con caza, achacado a un mayor gasto energético por el gran número de interacciones con hembras y la profundidad de éstas. Por todo ello, el estudio de los sex-ratio de las poblaciones de ungulados puede resultar muy útil en la interpretación de determinadas conductas sociales.

2.4. El estrés como herramienta de gestión

Antes de utilizarse en el campo de la biología, el término estrés se definía como "la presión física que se ejerce sobre un objeto". Cannon (1935) fue uno de los primeros en darle un significado en términos biológicos, denominando estrés a aquellos factores que se oponen a la homeostasis de los seres vivos. Más adelante, Hans Selye relacionaría la respuesta de estrés con el eje hipotalámico-pituitario-adrenocortical (Selye, 1950). El agente estresante estimularía la liberación por parte del hipotálamo de la hormona liberadora de corticotropina (CRH). Ésta, a su vez, estimularía la liberación de la hormona adrenocorticotropa (ACTH) por parte de la adenohipófisis o glándula pituitaria. Finalmente, la ACTH estimularía la secreción de corticosteroides por parte de la glándula adrenal, desencadenando la respuesta de estrés. Ésta se fundamenta en una respuesta orgánica que intenta superar o adaptarse al estímulo estresante. Dicha respuesta implica una serie de modificaciones fisiológicas y conductuales, cuyas consecuencias dependen tanto de las características del estímulo como de las del individuo. Cuando el estímulo persiste y el animal es incapaz de superarlo esta respuesta de estrés se cronifica, afectando su condición corporal. Esto se debe a que los glucocorticoides producen una movilización de reservas grasas para la obtención de energía, como demuestran varios estudios que han asociado una bajada en los aportes nutricionales ingeridos por un animal y un aumento en sus niveles de glucocorticoides (DelGiudice y col., 1992; Saltz y White, 1991). Así, si fisiológicamente niveles altos de glucocorticoides en sangre se definen como estrés, ecológicamente el estrés podría definirse como cualquier cambio en el ambiente que actúa para reducir la condición de un individuo (Koehn y Bayne, 1989).

En especies gregarias como el rebeco, existe lo que se llama el estrés social. Éste, sería consecuencia de la competencia que se produce entre los individuos de un mismo grupo y las

interacciones agresivas habidas entre sus miembros. Así, por ejemplo, Sapolsky (1982) observó niveles más altos de glucocorticoides en los machos babuinos (*Papio ursinos*) subordinados que en los dominantes, pero al disminuir las interacciones sociales entre los miembros de un grupo, los niveles de glucocorticoides de los subordinados también disminuían significativamente (Sapolsky, 1986). Para estudiar el estrés social en una población de ungulados como el rebeco, "a priori", sería necesario contar con animales marcados, establecer las posibles jerarquías entre individuos, registrar y clasificar el número de interacciones y sus actores, y tener un método para la obtención individual de muestras que permitiera conocer los niveles de glucocorticoides del individuo sin tener que capturarlo o manipularlo. No obstante, en este trabajo no contábamos con animales marcados, por lo que el estudio del estrés social debía integrarse en un estudio más amplio, que intentara averiguar un posible patrón estacional de secreción de glucocorticoides del rebeco pirenaico. Así, si hubiera un aumento en las interacciones agresivas entre individuos en otoño, durante el celo, se esperarían encontrar niveles más altos de glucocorticoides. En consonancia, Feher y col. (1994) observaron un aumento en las concentraciones de glucocorticoides durante el celo en el ciervo europeo (*Cervus elaphus*), aunque otros autores no encontraron ningún efecto para el axis (*Axis axis*), el ciervo de cola blanca o el mismo ciervo europeo (Bubenik y col., 1983; Chapple y col., 1991; Ingram y col., 1999).

Algunos autores defienden la existencia de un patrón estacional para la secreción de glucocorticoides en ungulados (Chapple y col., 1991; Huber y col., 2003; Millsbaugh y col., 2001), aunque otros no lo han encontrado (Bubenik y col., 1998; Monfort y col., 1993; Reyes y col., 1997). En este sentido, cabe destacar el estudio de Thaller y col. (2004), en el que, trabajando con cuatro rebecos alpinos en el Zoo de Salzburgo, se describe un posible ciclo circanual en la secreción de glucocorticoides, con un máximo en invierno y un mínimo en verano, e independiente de condiciones ambientales como la presencia de público o alimentación. No obstante, para los ungulados en condiciones naturales, otros autores supeditan los valores de glucocorticoides a factores tales como la duración del invierno (Saltz y White, 1991). Por lo tanto, estudiar los niveles de secreción de glucocorticoides en una población silvestre de rebeco pirenaico resultaría interesante desde varios puntos de vista. No obstante, sigue siendo necesario un método de obtención de muestras que nos permita no tener que manipular a los animales. Este sistema podría ser el análisis de los metabolitos del cortisol en heces.

Los glucocorticoides producidos por la glándula adrenal son específicos de cada especie. En el caso de los primates, perros, gatos y la mayoría de ungulados el glucocorticoide producido es el cortisol (Broom y Johnson, 1993). Éste, se metaboliza a nivel del hígado y se excreta por la orina y heces. Los metabolitos del cortisol llegan al intestino por la bilis y son integrados en la digesta, recorriendo todo el intestino hasta ser excretados con las heces. Así, los niveles de cortisol de los rumiantes en sangre pueden detectarse como corticoesteroides en heces a partir de las 12 horas posteriores (Möstl y Palme, 2002). Este método ofrece dos grandes ventajas. En primer lugar, los corticoesteroides en heces suponen una medida integrada de las concentraciones en sangre de los últimos 1-2 días (Monfort y col., 1998; Palme y col., 1999). En consecuencia, no se ven afectados por los ritmos circadianos ni los pulsos de secreción observados para el cortisol plasmático (van Cauter y col., 1996), por lo que no importa la hora de recolección. En segundo lugar, es un método sencillo de recolección de muestras que permite no tener que manipular al animal y fácil de aplicar en una especie silvestre como el rebeco, en el que machos y hembras presentan zonas preferenciales de alimentación a lo largo del año. Por otro lado, tiene el inconveniente que, al no obtener la muestra directamente del animal, sino del suelo, raras veces se sabe nada sobre el individuo al que pertenece ésta. No obstante, puede ser un parámetro muy útil para hacer un seguimiento de la gestión de las poblaciones, sobre todo en años o zonas críticas. Los metabolitos del cortisol en heces han sido utilizados con éxito en ungulados como el ciervo europeo (Huber y col., 2003), el corzo (*Capreolus capreolus*; Dehnhard y col., 2001), bighorn (Miller y col., 2003) y el propio rebeco alpino (Thaller y col., 2004).

3. BIOLOGÍA

3.1. Descripción

El rebeco, por su aspecto, es conocido como la cabra antílope. El peso de un adulto de la subespecie pirenaica oscila entre los 22 y los 28 kg (Crampe y col., 1997), aunque se han encontrado individuos de hasta 36 kg (Coutirier, 1938). Su longitud oscila entre los 100 y 115 cm, con una altura a la cruz de unos 70 cm y una cola pequeña, de 8 cm. Ambos sexos poseen cuernos en forma de gancho dirigidos ventro-caudalmente. Los cuernos son finos, negros o marrón muy oscuro, de sección prácticamente circular y sin nudosidades (Cabrera, 1914). La cabeza y garganta son claras, con una mancha negra que cubre el ojo a modo de antifaz. El

color del cuerpo es marrón oscuro en el dorso, pecho, patas y flancos, y más claro en los cuartos traseros y hombros. El pelaje se muda dos veces al año, en primavera, dando lugar al pelaje de verano, y en otoño, dando lugar al pelaje de invierno, mucho más espeso (Fig. 5).

Son varias las características que se utilizan para diferenciar los dos sexos. La más visible es la forma de los cuernos, ya que machos y hembras presentan diferencias en la curvatura, separación y grosor de los mismos. La conformación del cuello también puede utilizarse, siendo más robusto en los machos, con la impresión de tenerlo más corto y menos estilizado que las hembras. Existen también otros factores más estacionales, como el pincel penéal y el pelo dorsal de los machos, más evidente en otoño e invierno, o la conformación corporal, siendo las hembras más cargadas de los cuartos traseros que los machos, a menudo distinguible sólo en primavera y parte del verano. Por último, una distinta postura de micción también puede utilizarse para diferenciar los dos sexos (Fig. 5).

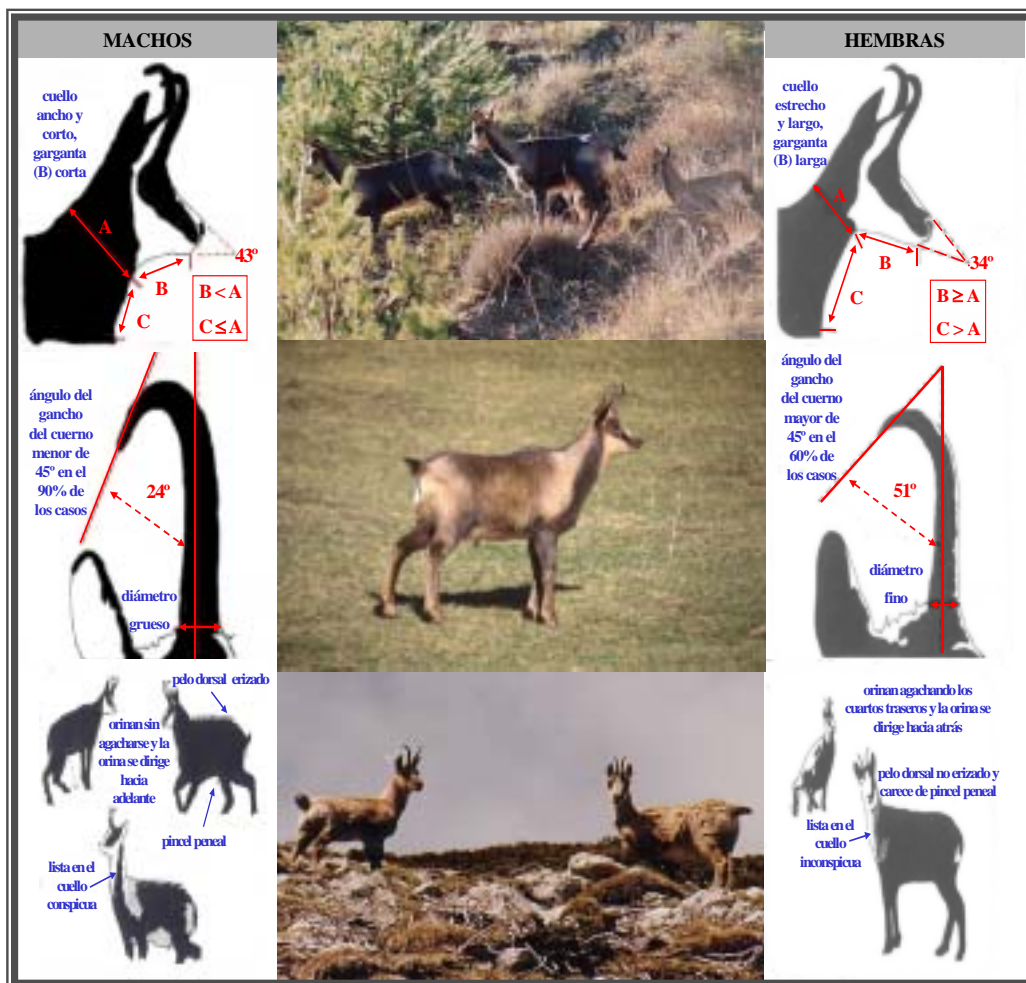


Fig. 5. Rasgos para distinguir el sexo en el rebeco, adaptado de Pérez-Barbería y García-González (2004). Las fotos corresponden a (arriba): hembra, subadulto y cría con pelaje de invierno; (abajo): macho-izquierda y hembra-derecha con pelaje de verano; (central): macho con pelaje de invierno (tomada de Pérez-Barbería y García-González, 2004).

3.2. Determinación de la edad

Los cuernos del rebeco pirenaico crecen anualmente a lo largo de toda su vida, con tasas de crecimiento rápidas a partir del mes de marzo y lentas o nulas durante el invierno (Schröder y Elsner-Shack, 1985). Este patrón de crecimiento del cuerno produce su segmentación en anillos (Fig. 6). Aunque no pueden observarse a distancia, con el animal capturado el recuento de estos anillos es un buen sistema para conocer su edad (Schröder y Elsner-Shack, 1985). El anillo del primer invierno debería encontrarse en la curvatura del cuerno, pero raras veces es visible, por lo que suele empezarse a contar a partir del anillo del segundo invierno, cuando el animal tiene más de un año de vida. Este anillo estaría a 102-122 mm de la punta del cuerno. El del tercer invierno (2 años cumplidos) tiene una longitud de entre 26 y 33 mm, el del cuarto invierno entre 8 y 12 mm, el del quinto es de 4 mm y los siguientes entre 1 y 2 mm por año (Fig. 6; Pérez-Barbería y García-González, 2004).

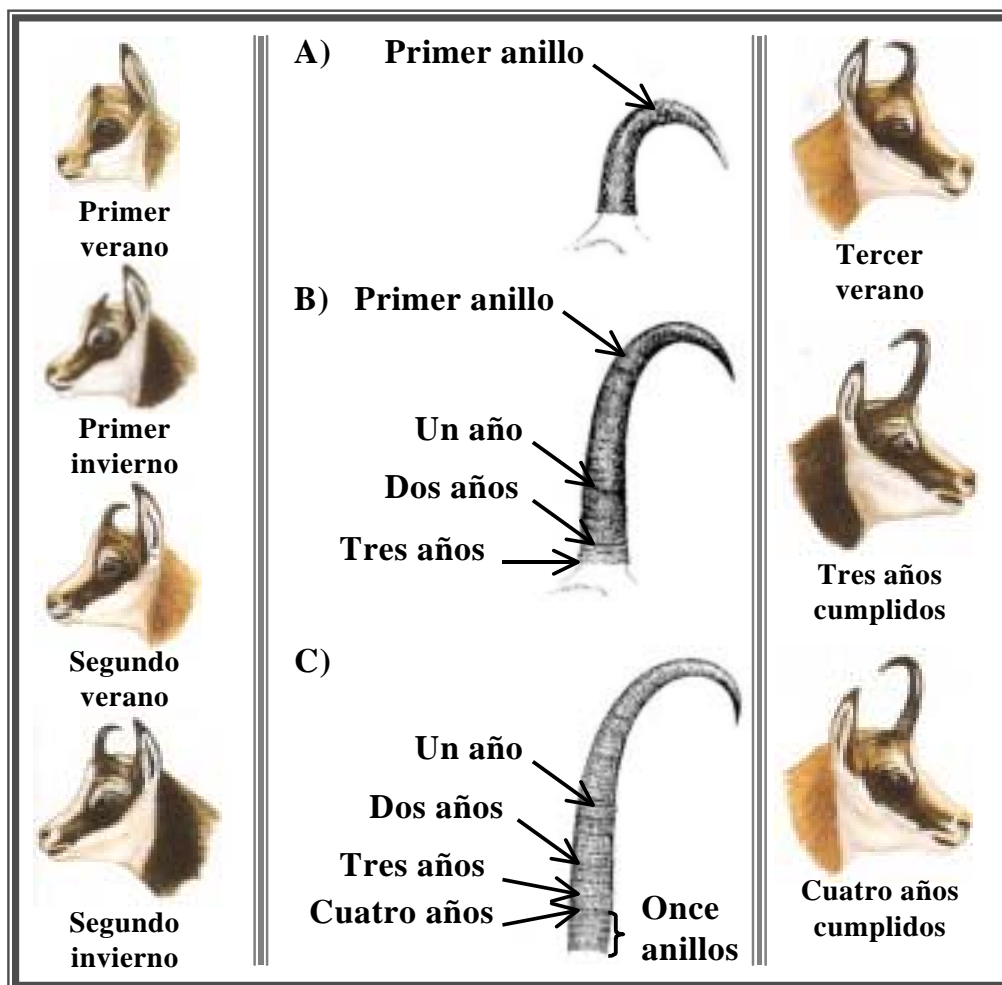


Fig. 6. Patrón de crecimiento del cuerno en el rebeco. Adaptado de Catusse y col. (1996) y Schröder & Elsner-Shack (1985). El cuerno A corresponde a un animal con 1 año cumplido. El cuerno B corresponde a un macho con los 3 años cumplidos. El cuerno C corresponde a un macho de 15 años (4+11).

Cuando no hay posibilidad de capturar al animal, la estimación de la edad se puede hacer también a partir del cuerno, mediante un ratio que tiene en cuenta su altura en relación a la altura de las orejas. No obstante, al estar el crecimiento y la formación de los cuernos relacionada con la alimentación, un rebeco mal alimentado en el primer año de vida podría tener unos cuernos pequeños en comparación con otro que haya recibido una buena alimentación durante este periodo, cuando se forma la mayor parte del cuerno que el individuo exhibirá el resto de su vida. Por lo tanto, estos índices tienen un valor meramente aproximativo, a menudo permitiendo diferenciar sólo los animales más jóvenes de los más viejos, con la posibilidad de una o dos clases intermedias (Lovari, 1984; Lovari, 1985). Lovari (1985), por ejemplo, propuso cuatro clases para su estudio con rebeco de los Apeninos, donde la clase 1 eran animales de dos a cuatro años de edad, la clase 2 de cuatro a seis años, la clase 3 de seis a nueve años y la clase 4 de más de nueve años. El error de la medida estaría por debajo de los 6 meses para la clase 1 y 2, aunque sube a un año para la 3 y a dos para la 4.

3.3. Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual se define a partir de aquellas diferencias morfológicas que se presentan entre los dos sexos de una misma especie. En ungulados, se basa en la presencia y forma de los cuernos o el tamaño corporal, y puede ser muy variable (Jarman, 1974). Así, nos encontramos especies como los dik-dik (*Madoqua* spp.), en el que ninguno de los dos sexos tiene cuernos y no hay diferencias en el tamaño corporal; casos como el del búfalo africano (*Syncerus caffer*), en el que ambos sexos tienen cuernos pero los machos tienen un tamaño corporal más grande que las hembras, y especies como el ciervo europeo, en el que sólo los machos presentan cornamenta. Para explicar un patrón tan amplio de posibilidades se han propuesto diversas teorías, muchas de ellas relacionando el dimorfismo sexual con aspectos de la conducta social de las especies, como las estrategias de apareamiento, o con su conducta de alimentación.

Según Jarman (1974), la aparición del dimorfismo sexual en los ungulados puede dividirse en tres pasos. En un primer paso, los primeros ungulados, especies monógamas no dimórficas que habitaban bosques frondosos (Janis, 1982), abandonaron estas zonas para colonizar hábitats más abiertos. En un segundo paso, la colonización de estas áreas favoreció la agregación de los animales y este incremento en el tamaño de los grupos favoreció la aparición de la poliginia. Finalmente, en un sistema poligínico en el que pocos machos deben luchar por

la mayoría de las hembras, la selección sexual favoreció la evolución del dimorfismo sexual. La hipótesis de Jarman (1974) fue refrendada a partir de datos paleoecológicos por Janis (1982) y mediante estudios filogenéticos por Pérez-Barbería y col. (2002). Por otra parte, según Weckerly (1998), el sistema de apareamiento no sólo condiciona el nivel de dimorfismo sexual en lo que se refiere a especies monógamas respecto a especies poligínicas, sino que también pueden verse condicionadas por diferentes tipos de poliginia, como especies territoriales respecto a especies que funcionarían mediante la formación de harenes. Sin embargo, otros autores han relacionado la aparición del dimorfismo sexual con aspectos más ligados a la selección natural que a la selección sexual, partiendo de la base que un distinto tamaño corporal permite a los dos sexos ocupar distintos nichos ecológicos (Shine, 1989).

El dimorfismo sexual del rebeco es poco pronunciado, tanto en lo referente a la forma de los cuernos como al tamaño corporal (Coutirier, 1938). García-González y Barandalla (2002), estudiando el dimorfismo sexual del rebeco pirenaico a partir de cráneos de machos y hembras, concluyeron que sólo la longitud y el diámetro de los cuernos eran distintos entre los dos sexos, siendo mayor en machos. Además, observaron que el rebeco pirenaico podía ser una de las subespecies de *Rupicapra* con un menor dimorfismo sexual, ya que subespecies como *R.r.caucasica* o *R.r.balcánica* presentan mayor dimorfismo sexual para los mismos parámetros. No obstante, no está claro si estas diferencias se deben a causas puramente genéticas o ecológicas. De hecho, cuando los autores quisieron comparar los resultados obtenidos para el rebeco pirenaico con el rebeco alpino, encontraron diversidad de resultados, ya que poblaciones introducidas en determinadas zonas de Suiza o en la República Checa presentaron mayores niveles de dimorfismo sexual que otras poblaciones de la misma subespecie ya estabilizadas.

Según Janis (1974) y Geist (1985), cuando una especie de ungulados coloniza por primera vez una zona con gran abundancia de forraje, la respuesta de la población durante esta fase de expansión es desarrollar machos más grandes y hembras capaces de producir también crías de mayor tamaño. Esto lo consiguen conservando características fisiológicas propias de animales inmaduros en la edad adulta. Es lo que se conoce como neotenia, y en este caso se caracterizaría por la observación de animales de mayor tamaño, con apariencia y conducta propias de un animal subadulto, pero con plena capacidad reproductiva. El incremento en el dimorfismo sexual podría deberse a una extensión en la edad adulta de los distintos ritmos de crecimiento en machos y hembras, que suelen ser máximos en edades juveniles, o cuando los

animales son más jóvenes (Festa-Bianchet y col., 1996). Así, las diferencias encontradas entre diferentes subespecies de *Rupicapra* en lo referente al dimorfismo sexual podría estar ligado a la mayor o menor estabilización de la población y a la densidad de individuos en relación a la capacidad de carga de la zona (Vincent y col., 1995).

Debe entenderse, por tanto, que un cierto grado de variabilidad en la descripción del dimorfismo sexual de cualquier especie de ungulado puede considerarse normal, sobre todo cuando concierne a diferencias en el tamaño corporal. Así, en el caso del rebeco pirenaico, existen numerosos estudios que defienden la absoluta falta de dimorfismo entre machos y hembras en lo que al peso corporal se refiere (Pepin y col., 1996; Crampe y col., 1997), aunque otros estudios sí han encontrado diferencias, siendo el valor máximo descrito alrededor de un 30% (Coutirier, 1938; Loison, 1995), lo que equivaldría a unos 7 kg de diferencia aproximadamente. En consecuencia, el dimorfismo sexual del rebeco se podría considerar de ausente a ligero en lo concerniente al peso corporal y de ligero en lo concerniente a los cuernos. Según Locati y Lovari (1990) las diferencias en la forma del gancho de los cuernos de machos y hembras podrían estar asociadas a los distintos patrones de conducta social observados entre los dos sexos. No obstante, las implicaciones que el dimorfismo sexual del rebeco pirenaico pueda tener sobre su conducta social y de alimentación serán discutidas más adelante.

3.4. Adaptación al medio alpino

El rebeco es un ungulado típico de media-alta montaña, cuyo rango altitudinal de distribución en los Pirineos suele variar entre los 1.000 y 2.800 m (Pérez-Barbería y García-González, 2004). La falta de oxígeno propia de las grandes alturas, las bajas temperaturas invernales, la abrupta orografía del terreno y la falta de alimento durante los periodos de gran innivación serían algunos de los inconvenientes de este tipo de hábitats. Como consecuencia, los rebecos presentan diversas adaptaciones morfofisiológicas a estas condiciones, como el denso pelaje de invierno, la existencia de una membrana interdigital que ayuda a la progresión en la nieve, 12-13 millones de glóbulos rojos por ml de sangre (4,5 en el ser humano), 25 inspiraciones por minuto en reposo y un corazón relativamente pesado para el peso total del individuo, capaz de latir a 80-85 pulsaciones por minuto en reposo, pero llegando a más de 200 ante un esfuerzo violento (Catusse y col., 1996; Hidalgo y col., 1995).

3.5. Reproducción

El rebeco pirenaico es una especie poligámica, con un periodo de celo que dura alrededor de un mes, entre noviembre y diciembre (Fig. 7) y una alta sincronización del celo por parte de las hembras (Pérez-Barbería y García-González, 2004). No obstante, en poblaciones con una relación de sexos muy desviada en favor de las hembras, se ha observado que éstas pasan por una segunda época de celo en pleno invierno, lo que da lugar a nacimientos tardíos, normalmente inviables (Hidalgo y col., 1995). La gestación suele durar unos 160-185 días y los partos se producen entre mediados de mayo y mediados de junio (Fig. 7). Entonces, las hembras se retiran en solitario a zonas recogidas, donde paren por lo general una sola cría de entre 1,7 y 2,5 kg (Blanco, 1998; Catusse y col., 1996; Hidalgo y col., 1995). La lactación dura entre dos y tres meses, aunque puede extenderse hasta finales de octubre (Fig. 7).

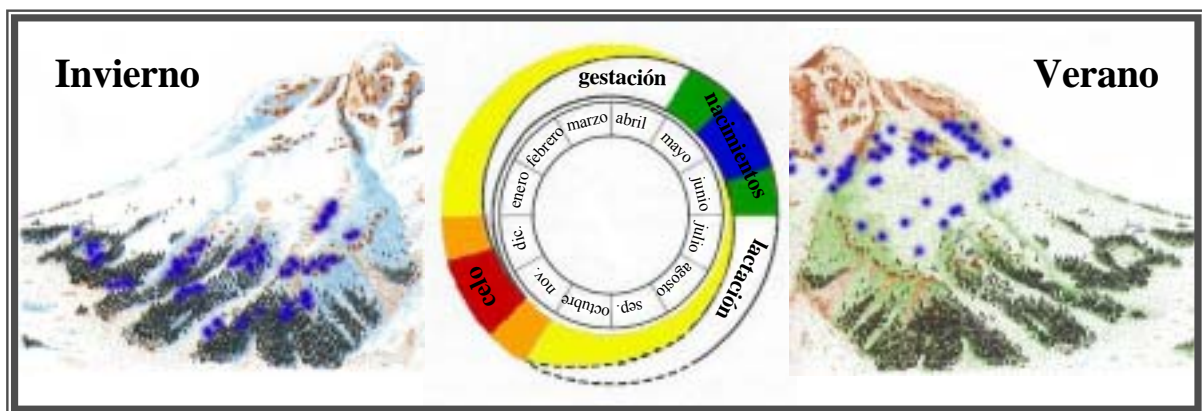


Fig. 7. Ciclo biológico del rebeco hembra (en el centro) y patrón de distribución del rebeco pirenaico en invierno y en verano (puntos azules), adaptado de Catusse y col. (1996).

Ambos sexos alcanzan la madurez sexual al año y medio de vida. En las poblaciones en fase de crecimiento, o con bajas densidades, gran parte de las hembras pueden criar a los dos años de edad, mientras que en poblaciones estables, o con densidades altas, muy pocas lo hacen antes de los tres, posiblemente por no haber alcanzado todavía el peso necesario (Bauer, 1985; Houssin y col., 1993). La fertilidad puede ser muy variable entre poblaciones, e incluso dentro de una misma población entre distintos años (Lovari y Cosentino, 1986; Pérez-Barbería y García-González, 2004). Algunos autores han descrito que altas densidades podrían hacer disminuir los índices de fertilidad de una población (Storch, 1989). No obstante, los datos recogidos por Pérez-Barbería y García-González (2004) no indican una relación clara entre altas densidades y bajos índices de fertilidad en el rebeco pirenaico. Al mismo tiempo, Capurro y col. (1997) demostraron que no había relación alguna entre las densidades y los índices de

fertilidad para la subespecie alpina. La fertilidad de las poblaciones de rebecos se calcula a partir de la proporción de hembras con crías sobre el total de hembras encontradas en la población y suele hacerse durante los censos de principios de verano. No obstante, el método de censado más utilizado, el pointage-flash (Berducou y col., 1982), podría sobrestimar los valores de fertilidad de las poblaciones, ya que la proporción de hembras sin crías entre los animales no identificados es mayor que la de hembras con crías (Appolinaire y col., 1983).

3.6. Uso del hábitat

Para el rebeco, la unidad territorial más estable, aunque no infranqueable, es la de macizo, sistema montañoso delimitado por cursos de agua importantes (Crampe, 1997). Dentro de estos macizos se encuentran zonas más densamente pobladas que otras, a veces durante todo el año y otras veces únicamente durante determinados periodos (Fig. 7). Así, por ejemplo, García-González y col. (1992), observaron que sus rebecos repetían todos los inviernos en una misma zona y todos los veranos en otra, habiendo una distancia entre las dos áreas de unos 7 km. Existen diversos trabajos que intentan establecer el área total de distribución de un rebeco, lo que se conoce como "home range" o zona de campeo. No obstante, en consonancia con lo expuesto, hay que distinguir entre zonas de campeo anuales y estacionales. Hamr (1984) sitúa una zona de campeo para machos en invierno alrededor de las 20-30 hectáreas, mientras que Hamr (1985) encontró un rango situado entre las 50 y 68 hectáreas para las hembras. Cuando se consideran las zonas de campeo anuales los valores suben a las 150-300 hectáreas descritas por Loison y col. (1999) para ambos sexos. Por otro lado, Hamr (1984) pone de manifiesto la dificultad de atribuir una zona de campeo a ciertos animales, pues algunos machos de entre 6 y 10 años de su estudio se desplazaron más de 20 km durante los periodos de poca innivación, sin llegar a repetir en el mismo territorio del año anterior. Así, se definen lo que son animales filopátricos, aquellos que ocupan una misma zona de campeo durante todo el año, o migratorios. En el estudio de Loison y col. (1999) en la Reserva de Orlú, el 95% de las hembras de rebeco pirenaico resultaron ser filopátricas, mientras que sólo el 68% de los machos lo eran.

Según Elsner-Shack (1985), existen diversos factores que condicionan el uso del hábitat por parte del rebeco. Estos factores, según el propio autor, pueden resumirse en constantes ambientales como la topografía, la geología o el clima; variables ambientales como el tiempo, la nieve, la comida, los depredadores, competidores o molestias producidas por el hombre y

finalmente en factores internos, como la competición entre congéneres, el sexo, la edad o el estado fisiológico. Así, en general, al rebeco se le considera una especie característica de prados abiertos y zonas rocosas (Elsner-Shack, 1985; Lovari y Cosentino, 1986), pero se han descrito también poblaciones netamente forestales (García-González y Cuartas, 1996), debido, según los propios autores, a las altas densidades registradas en el área del estudio. Al mismo tiempo, la utilización de ciertos hábitats puede estar relacionado con un patrón estacional, con mayor uso de prados subalpinos en verano y de zonas forestales o zonas rocosas con pendientes fuertes en invierno (Fig. 7), donde se acumula poca nieve y los animales pueden conseguir algo de alimento (Catusse y col., 1996; García-González y col., 1992). Esta búsqueda del alimento es considerado, a su vez, uno de los aspectos clave a la hora de entender la distribución espacial de los ungulados de montaña y su disponibilidad juega un papel determinante en las migraciones estacionales de estas especies (García-González y col., 1990; Herrero y col., 1996). No obstante, en el caso del rebeco, habría que distinguir entre machos y hembras, ya que se han descrito distintos patrones de migración estacional según el sexo, con un uso del hábitat distinto en los dos géneros de la especie (Hamr, 1985; Gerard y Richard-Hansen, 1992).

Existen otros factores que también hay que tener en cuenta. Herrero y col. (1996) concluyeron que su población de rebecos pirenaicos permanecía en zona boscosa durante el verano porque los prados a mayor altitud estaban ocupados por ganado doméstico, mientras que en otras zonas era precisamente la presencia de ganado a menor altura la que provocaba la migración del rebeco a cotas elevadas. También se ha descrito que otros factores relacionados con la actividad humana, como el turismo, excursionismo, parapente, esquí, o la presencia de helicópteros, causaban cambios en la conducta del rebeco y en sus patrones de distribución sobre el terreno (Bögel y Härer, 2002; Cerdana y Lovari, 1985; Patterson, 1988). Según Bögel y Härer (2002) cuando un humano provocaba la huida de un grupo de rebecos, los cambios sobre el terreno se traducían en que la presencia en prado alpino pasaba de un 70% a un 20%, mientras que en rocas y bosque pasaban de un 20% y 5% a un 55% y 15%, respectivamente, mostrando la importancia que tienen las estrategias antipredatorias en el uso del hábitat por parte de estos animales. Así pues, son diversos los factores que pueden condicionar la selección o el uso del hábitat por parte de una población de rebeco pirenaico, siendo importante la comparación de diversas poblaciones para poder estudiar el efecto de aquellos elementos comunes contra aquellos que no lo son.

3.7. Depredadores

Los depredadores del rebeco son el águila real (*Aquila chrysaetos*), el lobo (*Canis lupus*), el oso pardo (*Ursus arctos*), el zorro (*Vulpes vulpes*), el lince (*Lynx sp.*) y perros asilvestrados (*Canis familiaris*), además de la especie humana en forma de caza deportiva (Catusse y col., 1996). No obstante, la única especie salvaje que depreda rebecos adultos en la Península Ibérica es el lobo, afectando especialmente al rebeco cantábrico, con el que comparte hábitat a lo largo de prácticamente toda la Cordillera Cantábrica (Pérez-Barbería y García-González, 2004).

El águila real y el zorro también se han descrito como depredadores activos del rebeco pirenaico, pero en este caso afectando únicamente a los cabritos (Pérez-Barbería y García-González, 2004). Hamr (1988), observó que en una zona donde el único depredador potencial para el rebeco era el águila real, con una ausencia prolongada en el área de depredadores terrestres, los rebecos preferían huir pendiente abajo, buscando el refugio del bosque, mientras que en zonas donde habitaban osos pardos y lobos, los rebecos preferían huir hacia las cumbres, buscando riscos y peñascos. Así, se ha descrito que las diferentes estrategias de caza de los depredadores tienen como consecuencia un abanico de distintas respuestas a la depredación por parte de los ungulados, incluyendo la selección de áreas y hábitats concretos (Bleich, 1999). Por ejemplo, ante un cazador empuñando un rifle, la huida hacia bosque resulta más efectiva que la huida a zonas con más pendiente y difícil acceso, pero más expuestas, mientras que lo contrario se esperaría si el depredador fuera un lobo (Shackleton, 1997). De hecho, se ha observado que los lobos desisten de capturar rebecos una vez que estos se enfilan por riscos de difícil acceso (Pérez-Barbería y García-González, 2004).

Por lo tanto, dentro del uso del hábitat de un rebeco, el papel de las estrategias antipredatorias tienen un papel primordial. En este sentido, cabe destacar lo que se conoce como zonas o territorios de escape, que son aquellos territorios elegidos preferentemente por los rebecos para huir de un peligro determinado, siendo zonas boscosas o zonas con pendientes mayores a 45° (Lovari y Cosentino, 1986; Bögel y Härer, 2002; Pérez-Barbería y Nores, 1994). No obstante, estas estrategias antipredatorias suelen combinarse con otras, como el comportamiento social.

4. COMPORTAMIENTO SOCIAL

En etología, se tiende a considerar como comportamiento social cualquier intercambio de conductas entre dos o más individuos de la misma especie (Hinde, 1974). El comportamiento social de los ungulados es diverso y la tendencia a agregarse también, con la formación de grupos de tamaños muy dispares. Existen ungulados que son solitarios y se reúnen con otros individuos sólo durante el celo. Algunos forman grupos de pequeño tamaño más o menos cohesivos. Otros forman grandes agregaciones de individuos para explotar recursos en zonas o periodos muy concretos. En todos los casos, el comportamiento social confiere diversas ventajas e inconvenientes a los individuos, y este balance va a depender de una forma fundamental del tamaño de los grupos.

4.1. El tamaño del grupo y el Principio de Jarman-Bell

El tamaño de los grupos de la mayoría de especies viene determinado por dos factores principales, el alimento y los depredadores (Krebs y Davies, 1987). Jarman (1974) estudiando esta cuestión en ungulados africanos, concluyó que existía una fuerte relación entre el tamaño corporal de las especies, su dieta y su organización social, así como sus estrategias antipredatorias. Detrás de esta relación estaría lo que se conoce como el Principio de Jarman-Bell.

El Principio de Jarman-Bell debe su nombre a los dos primeros autores en describirlo (Jarman, 1968 y Bell, 1971; cit. en Geist, 1974). Así, tenemos que, en los animales homeotermos, la mayor parte de las pérdidas energéticas se producen en forma de calor a través de las superficies corporales. Éstas, a su vez, se relacionan con el peso de un individuo por un factor cercano a 0,75, ya que las superficies son bidimensionales, mientras que el peso viene condicionado por una medida tridimensional como es el volumen. En consecuencia, los requerimientos energéticos de los animales homeotermos dependen de su peso corporal elevado a la potencia de 0,75, lo que se conoce como peso metabólico. Un animal de 30 kg, por ejemplo, tendría unos requerimientos energéticos equivalentes al 40% de su peso vivo, mientras que para uno de 300 kg representarían tan sólo un 24%. Por lo tanto, los animales de mayor tamaño son más eficientes en la conservación del calor y los animales más pequeños tienen más problemas para mantenerlo (Van Soest, 1994). Por otro lado, las dimensiones del tracto gastrointestinal, al depender del volumen, están en relación directa al peso corporal, no

al peso metabólico. Por lo tanto, los herbívoros de menor tamaño tienen más dificultad para cubrir sus necesidades energéticas que los de un tamaño mayor, ya que la distancia entre estas necesidades energéticas y la capacidad del tracto gastrointestinal para suplirlas, disminuye a medida que disminuye el peso del animal (Fig. 8).

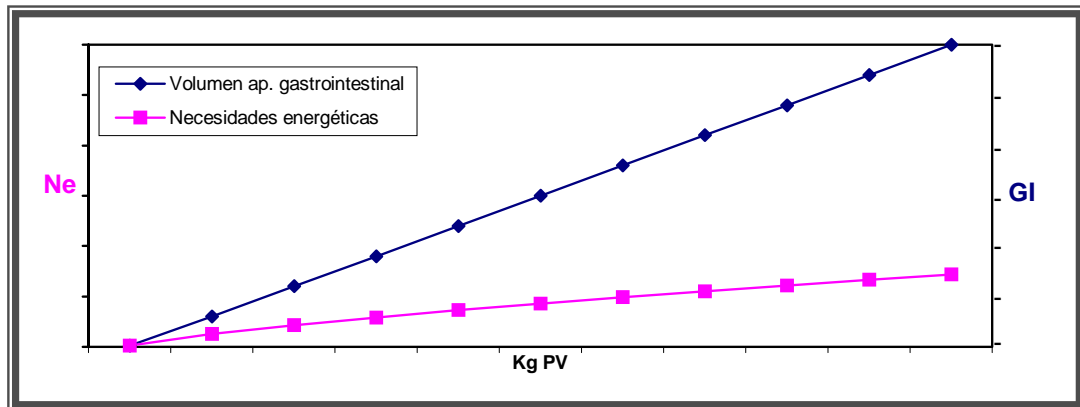


Fig.8. Dimensiones del aparato gastrointestinal (GI) y necesidades energéticas (Ne) en relación al peso corporal de un animal.

Las especies de menor tamaño deben, por tanto, seleccionar alimentos de rápida digestión y muy energéticos. Para un herbívoro, estos alimentos más energéticos serían frutos, flores y tallos tiernos. No obstante, la distribución de este tipo de alimentos en la naturaleza es bastante errática y en pocas cantidades. Por lo tanto, sólo los animales más pequeños consiguen suficiente cantidad de alimento como para sobrevivir en estas condiciones, creándose un ciclo vicioso que fue la nota dominante en este planeta durante miles de años (Janis y Jarman, 1991). Un cambio climático en el Eoceno permitió la aparición de zonas más abiertas y prados de monocotiledoneas, donde el alimento se distribuía en mayor cantidad y más homogéneamente (Janis y Jarman, 1991). Esto permitió a los herbívoros abandonar paulativamente el consumo de los alimentos más energéticos, al tiempo que aumentaba su tamaño corporal, apareciendo entonces los antepasados de los grandes rumiantes que existen en la actualidad (Geist, 1985). Este incremento del tamaño, a su vez, afectó de forma fundamental a las estrategias antipredatorias de los herbívoros y su conducta social, tanto directa como indirectamente. Así, debido a que los individuos de menor tamaño son más selectivos en su elección de la dieta, se produce mayor competencia entre animales pequeños que entre los más grandes. Por lo tanto, debido al Principio de Jarman-Bell, los animales más pequeños están obligados a formar grupos de menos individuos que los de un tamaño mayor.

Jarman (1974) analizó toda la información existente sobre diversas especies de antílopes y búfalos africanos. Los datos recogidos incluían aspectos relacionados con los

tamaños de las manadas, el tamaño corporal de los individuos, su complejidad social, la dieta y sus preferencias por determinados hábitats. Basándose en todo ello, clasificó a estas especies en cinco grupos principales (Tabla 2).

Tabla 2. Clasificación ecológica y de comportamiento de los antílopes y búfalos africanos según Jarman (1974), con extensiones propuestas por Janis (1982)*

	Organización social, tamaño de grupo, hábitat, forma de alimentación y conducta reproductiva	Peso (en Kg)	Dimorfismo sexual	Especies ejemplo
A	Solitarios o en parejas, a veces con la prole. Habitantes de zonas forestales con gran densidad de matorrales. Seleccionan determinadas partes de una gran variedad de especies vegetales. Areas pequeñas y permanentes para ambos sexos.	1-20	Bajo.	dik-diks (<i>Madoqua</i> spp.) *ciervos ratón (<i>Tragulus</i> spp.)
B	Asociación de unidades materno-filiales. Grupos de 1 a 12 individuos, normalmente 3-6. Zonas boscosas con baja densidad de matorral. Seleccionan por entero una gama concreta de hierbas o ramonean. Los machos defienden un mismo territorio todo el año.	15-100	Medio. Cuernos en machos	Oribis (<i>Ourebia</i> spp.) *Corzo (<i>Capreolus capreolus</i>)
C	Los machos por un lado y las hembras con crías por otro. Manadas de 6 a cientos de individuos. Zonas de transición de bosque poco cerrado a praderas y sabana. Bastante selectivos, son ramoneadores y se alimentan de herbáceas, flexibilidad estacional. En la época de celo unos pocos machos defienden territorios. Grupos de machos solteros. Algunos leks	20-200	Alto. Cuernos grandes, normalmente sólo en machos	Impala (<i>Aepycerus melampus</i>) *Ciervo europeo (<i>Cervus elaphus</i>)
D	Normalmente en grupos mixtos. A veces grupos de machos. Cuando abunda la comida se organizan como los C, con grupos de 6 a 400. Durante las migraciones se pueden formar supermanadas de miles de individuos. Prados y sabana. Poco selectivos, alimentándose de diversas hierbas. Los machos mantienen territorios cuando no migran.	100-250	Bajo. Ambos sexos con cuernos de un tamaño medio	Ñus (<i>Connochaetes</i> spp.) *Caribú (<i>Rangifer tarandus</i>)
E	Manadas grandes y estables de hembras, jóvenes y machos. Cientos, e incluso uno o dos millares de individuos. No se forman supermanadas durante las migraciones. Prados, sabanas y bosques abiertos. Se alimentan de hierbas y ramonean, seleccionando poco. Los machos se organizan jerárquicamente, formándose también grupos de machos.	200-700	Alto en peso corporal. Bajo en los cuernos.	Búfalo africano (<i>Syncerus caffer</i>) *Bisonte (<i>Bison bison</i>)

El paso de los animales del grupo A al grupo B de Jarman, condicionado por ese cambio de alimentación y de tamaño, provocaría la evolución de tres hechos fundamentales. En primer lugar, unos pocos animales podrían alimentarse en zonas relativamente pequeñas, estimulando la agregación de individuos como método antipredatorio, normalmente hembras. En segundo lugar, al aumentar la disponibilidad de recursos, se permitiría una disminución en el área de campeo de los animales, aumentando la probabilidad de poder defender un territorio, en este caso por parte de los animales menos sociales, los machos. En tercer lugar, la agregación de unas pocas hembras y la territorialidad de los machos permitiría la aparición de la poliginia y un cierto dimorfismo sexual. El paso al grupo C se basaría en una mayor abertura de los hábitats y una territorialidad de los machos más estacional, con un alto grado de dimorfismo sexual.

En el momento que el forraje se convierte en la principal fuente de alimento y se forman grandes agregaciones de individuos, como es el caso de los grupos D y E, aparecen las conductas migratorias. Se forman entonces grupos mixtos estables y el dimorfismo sexual disminuye. Según Geist (1974), el dimorfismo sexual podría disminuir por dos razones. En primer lugar, las hembras deben competir por los mismos recursos que los machos, por lo que los dos sexos deben partir de las mismas condiciones corporales. En segundo lugar, en grandes manadas es difícil que un macho pueda defender una hembra de otros machos, por lo que ante los ataques insistentes de los distintos machos, sobre todo de los más jóvenes, la mejor estrategia para las hembras sería desarrollar caracteres miméticos que les permitieran autodefenderse o resultar menos atractivas. Existe, no obstante, una tercera razón que se basaría en dificultar la detección de los dos sexos por parte de los depredadores en zonas más abiertas (Jarman, 1974). En el rebeco hembra, por ejemplo, se han observado características de mimetismo con los machos, con hembras fingiendo movimientos de eyaculación cuando amenazan a machos jóvenes (Krämer, 1969; cit. en Geist, 1974). No obstante, el rebeco no encaja perfectamente en ninguno de los grupos de Jarman. Janis (1982), propuso la incorporación de siete subgrupos más dentro de los cinco mencionados para incorporar a otras muchas especies no consideradas. Sin embargo, incluso en este caso, el rebeco a duras penas encajaría en el grupo C1, donde se clasifican especies como las gacelas (*Gazella* spp.) o el berrendo (*Antilocapra americana*), pero con un rango de pesos de los 15 a los 1000 kg (Janis, 1982).

En conclusión, el tamaño de los grupos vendría condicionado por aspectos relacionados con el tamaño y la dieta de los individuos. Los animales más pequeños estarían obligados a ser solitarios y los de mayor tamaño desarrollarían conductas sociales más complejas. No obstante, hay que preguntarse sobre las ventajas y los inconvenientes de formar parte de un grupo. A menudo, el éxito de un depredador depende de su capacidad para coger por sorpresa a la presa. Al mismo tiempo, el éxito de una presa dependerá del balance entre el tiempo que pueda dedicar a alimentarse y la fracción de ese tiempo que alguien esté vigilando para ella. Así, según Krebs y Davies (1987), una de las ventajas más evidentes de formar grandes grupos tiene relación con los tiempos que un individuo dedicaría a comer con respecto a vigilar. Bertram (1980) describió para el avestruz (*Struthio camelus*) que cada individuo pasaba menos tiempo vigilando cuando estaba en grupo que cuando estaba solo, pudiéndose alimentar durante más tiempo. Incluso se observó que al aumentar el tamaño de los grupos el tiempo total en el que el entorno estaba vigilado también aumentaba ligeramente. No obstante, el aumento en el tamaño

de los grupos tiene un factor mucho más evidente en la estrategia antipredatoria de un individuo, ya que al aumentar los ejemplares de un grupo la probabilidad de que cada uno de sus integrantes sea devorado por un depredador baja considerablemente por un efecto de dilución (Krebs y Davies, 1987). Sin embargo, también existen factores importantes en contra del hecho de vivir en grupo, como la competencia entre individuos por el alimento, ser más fácilmente detectables por los depredadores o una mayor transmisión de parásitos. La distancia entre animales parece ser un buen indicador del balance entre los costes y los beneficios de vivir en grupo, aunque este balance podría ser distinto según la posición de cada individuo dentro de la manada (Krebs y Davies, 1987).

4.2. Posición dentro del grupo

Según diversos autores, las zonas centrales de un grupo tienden a ser más seguras que las periféricas, ya que los depredadores atacan en la periferia de las manadas y los animales del centro quedan protegidos y escondidos detrás de sus congéneres (Hamilton, 1971; Wilson, 1980). Así, FitzGibbon (1990) observó que las posiciones centrales de las manadas de gacelas podían ser más seguras que las periféricas al enfrentarse al guepardo (*Acinonyx jubatus*) como depredador.

Si definimos como inversión la conducta de vigilar para detectar depredadores y en costes las pérdidas causadas por el tiempo en que se deja de comer, un balance esperable sería aquel en el que todos los individuos de un grupo vigilarían aleatoriamente un tiempo mínimo. Clutton-Brock y col. (1999) estudiaron la cuestión en una población de suricatas (*Suricata suricata*), concluyendo que los tiempos de vigilancia de distintos individuos eran muy distintos, y que dependían de su estado nutricional, aumentándose en animales a los que se les había suplementado alimento. Aún así, el orden en el que los individuos empezaban a vigilar parecía aleatorio, determinado por la proximidad del último que había estado vigilando y el estado nutricional. Al mismo tiempo, las hembras dominantes contribuían menos a tareas de vigilancia que otros animales. Dominar podría entenderse como la prioridad de acceso de ciertos individuos a las necesidades vitales y de reproducción. El animal agresivamente superior desplazaría al subordinado del alimento, de las parejas y de los lugares de anidamiento, aumentando su eficacia biológica (Wilson, 1980).

Según todo lo expuesto, para ungulados que habitaran zonas abiertas, se esperaría encontrar a los animales subordinados del grupo en su periferia. Al mismo tiempo, estos animales deberían pasar mayor tiempo vigilando que los centrales o dominantes. No obstante, existen resultados contrapuestos al respecto. Así, Byers (1997) describió para el berrendo que los individuos dominantes estaban en el centro y los subordinados en la periferia, pero ni Cote (2000) ni Bruno y Lovari (1988) encontraron esta clase de distribución para la cabra blanca de las Montañas Rocosas (*Oreamnos americanus*) o el rebeco de los Apeninos, respectivamente. Por otro lado, Berger y Cuningham (1988) describieron para el bisonte (*Bison bison*), el ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*), el bighorn y el berrendo niveles de vigilancia más altos para los animales periféricos que para los centrales. Estas diferencias podrían ser debidas a un factor de dominancia. Su consecuencia sería un mejor uso de los recursos por parte de los animales dominantes y además de un riesgo menor a la depredación, indirectamente, obtendrían un éxito reproductivo mayor (Clutton-Brock y col., 1984; Byers, 1997). No obstante, Fournier y Festa-Bianchet (1995) describieron para *Oreamnos americanus* que su eficiencia de nutrición no dependía del rango social. En concordancia, Bruno y Lovari (1988), estudiando el rebeco apenínico, no encontraron diferencias entre las hembras más viejas y las más jóvenes en los tiempos dedicados a comer, aunque sí se haya descrito un rango de dominancia entre éstas relacionado con la edad y el peso de los animales (Locati y Lovari, 1990). Por lo tanto, en definitiva, el rebeco podría resultar una especie especialmente atractiva para tratar la cuestión de la posición dentro del grupo en relación al tiempo dedicado a vigilar.

4.3. Competencia e interacciones

Así como una de las ventajas de la formación de grandes grupos es una disminución en el riesgo de ser depredados y un aumento en el tiempo que puede dedicar cada individuo a alimentarse, uno de sus grandes inconvenientes es un incremento en la competencia entre individuos. Esta competencia aumenta a medida que disminuye la distancia entre los animales, y al mismo tiempo aumentan las interacciones agresivas entre ellos (Krebs y Davies, 1987). En este sentido, Richard y Pepin (1990) observaron que la distancia entre las hembras de rebeco pirenaico disminuían al incrementar el tamaño del grupo. Este hecho, en consonancia con lo expuesto, podría provocar un incremento en las interacciones agresivas al aumentar el tamaño de las manadas de rebeco. No obstante, antes de discutir estos factores, es importante definir algunas de las peculiaridades del comportamiento social del rebeco.

Como sucede en otros ungulados poligámicos, entre las especies del género *Rupicapra*, la relación más estrecha descrita es la que se produce entre madre y cría, que puede prolongarse hasta el segundo año de vida (Richard-Hansen, 1992). Según el autor, los machos son los que menos relaciones establecen, incluso entre ellos. Su sociabilidad, además, disminuye con la edad (Levet y Pepin, 1994). Así, para el rebeco se han descrito diversos tipos de agrupaciones, pero las más importantes son los grupos de hembras con crías, hembras sin crías, grupos mixtos (al menos un macho y una hembra) y grupos de machos o machos solitarios (Pérez Barbería y Nores, 1994).

Hemos dicho que el comportamiento antipredatorio en zonas abiertas favorece la formación de grandes manadas. El tamaño de los grupos de rebeco vendría condicionado entonces por dos grandes factores, la densidad de las poblaciones (Pérez-Barbería y Nores, 1994) y el carácter abierto o cerrado del medio (Richard-Hansen y col., 1992). Según Herrero y col. (1996) el medio forestal favorece la formación de grupos pequeños, mientras que las densidades altas favorecen la formación de grandes grupos matriarcales y de grupos de machos (Berducou y Bosses, 1985). No obstante, se han encontrado excepciones a este patrón general, tanto en Pirineos (Richard-Hansen y col., 1992; Crampe, 1997), como en los Apeninos (Lovari y Cosentino, 1996).

Los serows y gorales son los caprínidos más primitivos que existen en la actualidad, representando, en cierta medida, los primeros estadios descritos por Jarman (1974). Estos ungulados son habitantes de los bosques de la India, China, Nepal y Japón, entre otros. Mantienen y defienden territorios simples. Tienen cuernos cortos pero muy afilados (Fig. 9) que utilizan para combatir contra congéneres, luchando frente con frente y empujándose con la ayuda de estos (Sakuray, 1981). Tradicionalmente se les había considerado rupicaprínidos (Geist, 1985) y aunque actualmente se los clasifica en una tribu aparte (*Naemorhedini*; Grubb, 2001), pueden representar el paso previo antes de la evolución del rebeco a las formas actuales. No obstante, en un paso intermedio entre los serows y el rebeco tendríamos a otro rupicaprínido, la cabra blanca de las Montañas Rocosas (Fig. 9). Esta especie es más social que los serows, viviendo en pequeños grupos que habitan zonas montañosas relativamente abiertas. La forma de los cuernos es intermedia entre los serows y el rebeco, pero sigue teniendo un cuerno bien afilado, en forma de sable, que utiliza con cierta frecuencia en luchas intraespecíficas, a menudo para defender territorios en invierno, cuando los recursos son más escasos (Geist, 1985).

El rebeco representa el más avanzado de todos los géneros descritos, siendo la especie más gregaria, aunque con diferencias según el sexo (Lovari y Cosentino, 1986; Shank, 1985). La socialización de una especie lleva ligado el cambio de unos cuernos más afilados, en formade daga, a unos más complejos, creados para el combate, con mayor comunicación entre individuos y más ritualización en los enfrentamientos (Janis, 1982; Fig. 9).

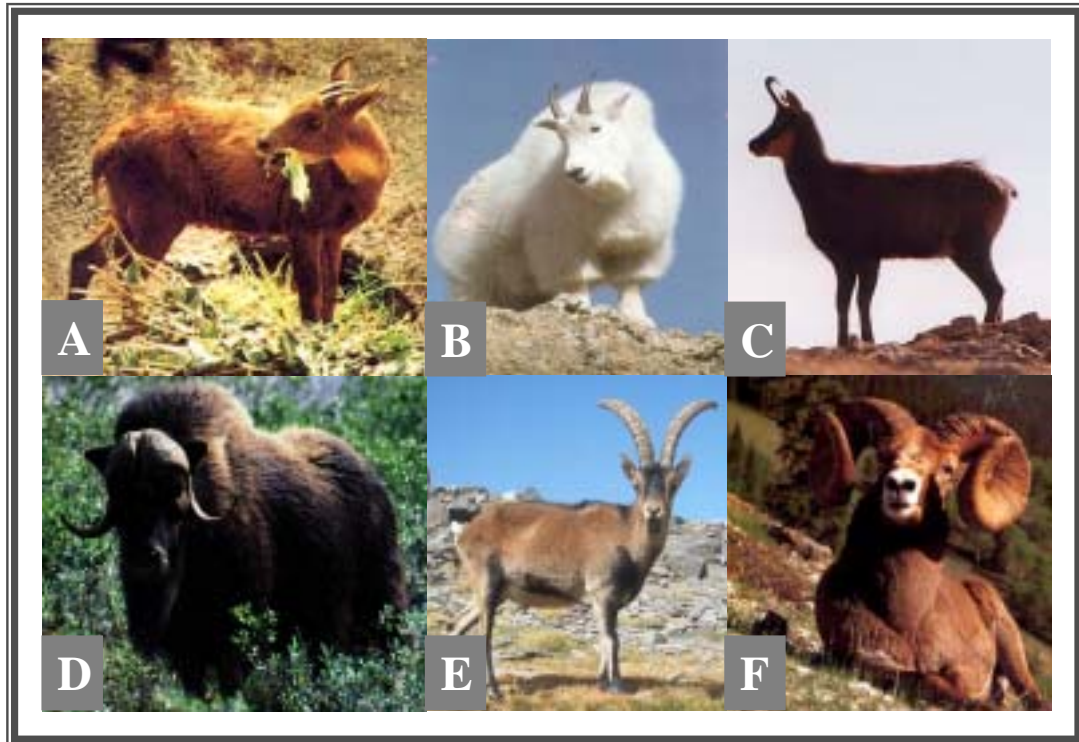


Fig. 9. A) serow de Formosa (*Capricornis swinhoei*); B) cabra blanca de las Montañas Rocosas (*Oreamnos americanus*); C) rebeco pirenaico; D) buey almizclero (*Ovibos moschatus*); E) cabra montés (*Capra pyrenaica*); F) bighorn (*Ovis canadensis*).

Los cuernos en forma de gancho del rebeco podrían obedecer a una evolución hacia armas menos dañinas para las interacciones agresivas respecto a especies como la cabra blanca de las Montañas Rocosas (Locati y Lovari, 1990). No obstante, machos y hembras seguirían distintas estrategias de agresión. En los machos, se observan pocas agresiones directas y muchas indirectas, pero cuando éstas son directas los animales atacan donde más daño pueden producir (Locati y Lovari, 1990). En este caso, el desarrollo de un cuerno más curvado evitaría daños mayores en el golpeo (Locati y Lovari, 1990). Las hembras, por contra, en el estudio de Locati y Lovari (1990) presentaron un gran número de agresiones directas, algo poco esperable en el sexo más gregario, donde se esperarían otras formas de comunicación. No obstante, estas agresiones se producían sobre puntos del animal donde el daño era menor. Según los autores, este podría ser el primer paso de la especie hacia una conducta de agresividad más ritualizada. Así pues, hay que considerar la conducta social del rebeco como la más evolucionada de entre

los antiguos rupicaprínidos, pero todavía primitiva en comparación con otros caprínidos como el bighorn. En consecuencia, considerando el comportamiento social del rebeco, del mismo modo que se esperaría encontrar una disminución en el tiempo dedicado a vigilar por cada individuo al aumentar el tamaño de las manadas, también podría esperarse un aumento en las interacciones entre individuos por una disminución en la distancia entre ellos.

Por otro lado, otro aspecto a considerar en el comportamiento social del rebeco tiene mucho que ver con los distintos patrones de agregación de machos y hembras, y, según algunos autores, con su conducta de apareamiento. En general, durante el celo, los rebecos macho dominantes establecen harenes de varias hembras que guardan y defienden frente a otros machos (Lovari y Locati, 1991; Pérez-Barbería y García-González, 2004). No obstante, también se han descrito machos con tendencia al comportamiento territorial (Crampe, 1997; Hardenberg y col., 2000). En el estudio de Hardenberg y col. (2000) ya en verano los machos empezaban a defender los territorios que visitaban las hembras en la época del celo, lo que daba como resultado una clara segregación sexual de su población en la estación más cálida. La conducta territorial de los rebecos observada por Hardenberg y col. (2000) ha sido descrita por pocos autores. Sin embargo, son varios los estudios que han descrito el fenómeno de la segregación sexual para las diferentes subespecies de rebeco (Hamr, 1985; Lovari y Cosentino, 1986; Pérez-Barbería y Nores, 1994; Shank, 1985).

4.4. Segregación sexual

La segregación sexual es un fenómeno observado en un gran número de especies de ungulados salvajes y se caracteriza porque machos y hembras viven en grupos separados gran parte del año, formando grupos mixtos sólo durante la época de apareamiento. Esta tendencia es especialmente prevalente en las especies con un marcado dimorfismo sexual en tamaño corporal (Ruckstuhl y Neuhaus, 2000).

Son muchos los estudios que en los últimos años han tratado la cuestión de la segregación sexual en ungulados, y muchas son las hipótesis que se han propuesto para explicarlo. En Miquelle y col. (1992), por ejemplo, se recogían hasta once hipótesis distintas. No obstante, los propios autores, en un estudio muy completo hecho con el alce (*Alces alces*) rechazaron una gran mayoría de éstas. Main y col. (1996) recogieron de nuevo las teorías que más éxito habían tenido hasta entonces y consiguieron sintetizar la respuesta a la segregación

sexual de los ungulados en tres hipótesis principales: 1) Hipótesis de la estrategia reproductiva. 2) Hipótesis del dimorfismo sexual-tamaño corporal. 3) Hipótesis de los factores sociales. Las hipótesis de Main y col. (1996) son desde entonces la base donde se fundamentan la mayor parte de los estudios que tratan esta cuestión, aunque hay que añadir una cuarta hipótesis que ha surgido recientemente: Hipótesis de la "activity budget" o ritmos de actividad (Rusckuthl, 1998).

Según la hipótesis de la estrategia reproductiva son factores ecológicos los responsables de la segregación sexual en ungulados. Como el éxito reproductivo de los machos vendría determinado por su tamaño, fuerza y resistencia, la presión de selección favorecería las conductas que maximizan los niveles de crecimiento y la formación de reservas energéticas en este sexo. Por otro lado, como el éxito reproductivo de las hembras vendría determinado por la supervivencia de sus crías, la presión de selección favorecería conductas que redujeran el riesgo de depredación. Así, cuando se presenta segregación sexual por esta causa, se ha observado que los machos están en zonas con mayor calidad de forraje y riesgo de depredación que las hembras, que seleccionan zonas más seguras para sus crías, aunque estas áreas tengan valores de forraje más bajos (Main y col., 1996). Esta hipótesis parece confirmarse para el bighorn (Bleich y col., 1997; Festa-Bianchet, 1988) y otros ungulados como el ciervo europeo (Bonenfant y col., 2004).

Según la hipótesis del dimorfismo sexual-tamaño corporal existen factores fisiológicos relacionados con la nutrición que son los responsables de la segregación sexual en ungulados. Esta hipótesis está basada en el principio de Jarman-Bell y por lo tanto, parte de la base que machos y hembras presentan distinto tamaño corporal. Así, la segregación sexual observada no sería otra cosa que un reflejo de los distintos requerimientos fisiológicos de cada uno de los dos sexos. Los grandes machos comerían en zonas con abundante alimento y gran contenido en fibra, mientras que las hembras, más pequeñas, deberían ser más selectivas, con alimentos menos fibrosos y más energéticos para satisfacer las demandas nutricionales de la gestación y la lactación. En este caso, pues, se esperaría encontrar a las hembras en hábitats con mayor calidad de forraje que los machos (Main y col., 1996). Clutton-Brock y Harvey (1983) junto con Illius y Gordon (1987) o Bardoza y Bowyer (2000) son algunos de los autores que han apoyado esta hipótesis. Illius y Gordon (1987), no obstante, sugirieron que las diferencias entre sexos en tamaño corporal debían ser superiores a un 20% para que fueran la causa de segregación sexual.

Según la hipótesis de los factores sociales la segregación sexual en ungulados vendría determinada por la necesidad de los dos sexos por aprender técnicas propias de cada género. Así, en pos del éxito reproductivo de los machos, estos deberían formar grupos de machos para aprender técnicas de lucha, establecer jerarquías de dominancia antes del celo o aprender a localizar los mejores lugares para el apareamiento. También se incluye en esta hipótesis una posible segregación sexual provocada por la agresividad de la hembra hacia el macho fuera de la época de celo (Main y col., 1996). Bon y Campan (1996) defienden esta hipótesis basándose en que machos y hembras difieren en su conducta ontogénica y ya desde pequeños los dos sexos prefieren interactuar y jugar por separado, causando la formación de grupos de machos y de hembras en la edad adulta. No obstante, en algunos puntos se solapa con las anteriores hipótesis (Main y col., 1996) y sus predicciones son difíciles de testar en trabajos de campo.

La hipótesis de la "activity budget" ha sido la última en ser propuesta y argumenta que son los distintos ritmos de actividad entre machos y hembras los que provocan la segregación sexual en ungulados. Los machos mostrarían un patrón distinto de conductas como comer o caminar respecto a tumbarse o estar de pie que las hembras, incluso cuando estuvieran comiendo en las mismas zonas. Se basa en que un grupo no tiene sentido si no hay cierta sincronización de actividades entre los individuos que lo forman, y esta sincronización podría ser demasiado costosa de mantener para los grupos mixtos, provocando su segregación. La hipótesis fue formulada por primera vez por Ruckstuhl (1998) y testada con éxito para el bighorn en Ruckstuhl y Neuhaus (2000). No obstante, fue rechazada para el bighorn del desierto (*Ovis canadensis mexicana*) por Mooring y col. (2003) y fuertemente criticada en Mooring y Rominger (2004) como respuesta a un artículo de Neuhaus y Ruckstuhl (2004), en el que se ponían en duda los métodos utilizados en el artículo de Mooring y col. (2003).

Así pues, la cuestión de la segregación sexual en ungulados no es sencilla y parte del problema puede radicar en intentar encontrar una respuesta universal a este fenómeno (Mooring y Rominger, 2004). Por otro lado, los estudios que se han hecho hasta el momento tratando la cuestión se han basado principalmente en especies con grados altos de dimorfismo sexual. Esto se explica porque los grandes mamíferos que presentan segregación sexual suelen ser sexualmente dimórficos (Bleich y col., 1997). Ruckstuhl y Neuhaus (2000) proponen, por tanto, que las actuales hipótesis sean testadas en ungulados con poco o ningún dimorfismo sexual. En este caso, el rebeco, con poco dimorfismo sexual y aparentemente con una clara segregación sexual, aparece como una especie ideal para estudiar este fenómeno.

5. CONDUCTA DE ALIMENTACIÓN

La conducta de alimentación de un herbívoro viene condicionada de forma fundamental por las adaptaciones morfofisiológicas de su tracto gastrointestinal, ya que de éste va a depender el tipo de vegetación que el individuo seleccione y sus pautas de alimentación. Los animales tenderán a mostrar tanta variabilidad en la elección de su dieta como capacidad de adaptación tenga su aparato gastrointestinal (Hofmann, 1989).

5.1. Clasificación de Hofmann

Hofmann (1989), tras estudiar las características morfofisiológicas de una gran variedad de rumiantes, los clasificó en tres grandes grupos: 1) Selectores de concentrados. 2) Forrajeros. 3) Tipo mixto o intermedio. Se consideran especies selectoras de concentrados aquellas que seleccionan las partes más ricas en contenidos celulares fácilmente digestibles de las plantas, con mayores contenidas en almidón, proteínas, y grasas. A este grupo pertenecen animales como el corzo, el ciervo mulo, gacelas y el alce. Por otro lado, las especies forrajeras son las que dependen para su alimentación de gramíneas y plantas forrajeras en general, especializándose en el consumo de productos más fibrosos. En este grupo encontramos especies como la vaca (*Bos taurus*), la oveja, el búfalo africano y algunos antílopes (*Hippotragus niger*, *Hippotragus equinus*, *Oryx leucoryx*). Finalmente, en el tipo intermedio o grupo mixto, encontramos aquellos animales adaptables a cualquiera de los dos extremos. En este grupo es donde Hofmann clasificó al rebeco, al ciervo europeo y a la cabra, entre otros.

El estómago de un rumiante está dividido en cuatro cavidades principales. Tres de estas cavidades son aglandulares (retículo, rumen y omaso), conocidas en conjunto como el preestómago. El cuarto compartimiento (abomaso) es glandular y se asemeja al estómago de otros mamíferos. Según Hofmann (1989), su clasificación se basa en la adaptación evolutiva del aparato digestivo de los rumiantes, pero especialmente de su preestómago. El preestómago de los rumiantes actúa como un almacén, retrasando el avance del alimento ingerido. Constituye la zona donde tiene lugar la fermentación microbiana anaerobia de las materias vegetales, así como la absorción, principalmente, de los productos de la fermentación. Se considera que, por término medio, el compartimiento retículo-ruminal supone el 85% de la capacidad total del estómago de un rumiante (McDonald y col., 1995).

Según el principio de Jarman-Bell los rumiantes más pequeños tienen que ser muy eficientes en la elección de su alimento para poder compensar la relación existente entre sus necesidades energéticas y el tamaño de su tracto gastrointestinal. Esto lo consiguen de dos formas: 1) seleccionando dietas altamente energéticas. 2) Aumentando el aporte de alimento al tracto gastrointestinal. Consiguen lo primero convirtiéndose en selectores de concentrados. Logran lo segundo aumentando el ritmo de paso de los alimentos, es decir, haciendo que la comida pase más rápido por todo el tracto gastrointestinal, lo que les permite digerir mayores cantidades de alimento al día. En consecuencia, el retardo de alimento que se produce en el preestómago es menor en rumiantes pequeños que en grandes. Se piensa que un peso aproximado de 40 kg representa el tamaño por debajo del cual una alimentación no selectiva deja de ser una buena estrategia para un rumiante. Por debajo de este peso el incremento en el ritmo de paso y en el aporte de alimento al tracto digestivo dificulta el aprovechamiento de dietas ricas en fibra y bajas digestibilidades propias de animales no selectivos (Van Soest, 1994). Al final, pues, aunque en todos los rumiantes el rumen es el más amplio de los cuatro compartimientos, las especies más selectoras tienen, en general, un rumen más pequeño (Van Soest, 1994) donde el tipo de fermentación ruminal dependerá en gran medida de la relación flora microbiana-tipo de dieta

5.2. Fermentación ruminal

El mutualismo se define como una interacción biológica en la que dos organismos obtienen algún grado de beneficio de su relación. Los rumiantes y su flora ruminal constituyen un claro ejemplo de mutualismo. El rumen proporciona un ambiente ideal para el mantenimiento de una población microbiana estable, evolucionada en el transcurso de millones de años de selección. El papel fundamental de los microorganismos del rumen es la digestión de componentes celulares de las plantas de otro modo indigestibles. Pero además, la masa microbiana sintetizada en el rumen aporta el 20% de los nutrientes absorbidos por el animal hospedador (McDonald y col., 1995). La población bacteriana del rumen es del orden de 10^9 - 10^{10} bacterias por ml y la de protozoos de 10^6 ml. (McDonald y col., 1995). En general, las principales especies de bacterias y protozoos descubiertos en el rumen se encuentran en todos los rumiantes, no existiendo indicación de especificidad por un huésped (Yokoyama y Johnson, 1993).

5.2.1. Metabolismo de los carbohidratos

La fuente de energía de un rumiante no son los carbohidratos que ingiere por la dieta, sino los productos derivados de la fermentación de estos carbohidratos por parte de los microorganismos del rumen. Estos productos son los ácidos grasos volátiles (AGV) y proporcionan del orden del 70-80% de las necesidades calóricas totales del rumiante (Fahey y Berger, 1993). Estos AGV son esencialmente los ácidos acético, propiónico y butírico, aunque también existen en menor cantidad el valérico, caproico, isobutírico, isovalérico y 2-metilbutírico (Van Soest, 1994). La concentración total de AGV del rumen suele estar entre los 70 y los 130mM/día, oscilando entre los 30mM y los 200 mM (France y Siddons, 1993). Los AGV presentan más diferencias en su formación y destino que en su origen, ya que todos ellos provienen mayoritariamente de la degradación de los carbohidratos a sus formas más sencillas, las hexosas. Estas hexosas, a su vez, al ser convertidas en piruvato, permiten la producción de los tres principales ácidos grasos volátiles (France y Siddons, 1993; Fig. 10).

hexosa	→ 2 piruvatos + 4H
piruvato	→ acetato + CO₂ + 2H
2 piruvatos	→ butirato + 2CO₂
piruvato + 4H	→ propionato + H₂O
acetato + butirato	→ valerato
CO₂ + 8 H	→ metano + 2H₂O

Fig. 10. Formación de ácidos grasos volátiles, según France y Siddons (1993).

La población total de bacterias, así como la población relativa de cada especie en particular, varía con la ración consumida por el animal, y en consecuencia también varían los productos de la fermentación, especialmente la relación acetato:propionato (Fahey y Berger, 1993; McDonald y col., 1995). Las dietas a base de forraje son ricas en celulosa, con un contenido intermedio en azúcares solubles y pobres en almidón. En esta situación salen beneficiadas las bacterias celulolíticas y sacarolíticas, que son productoras de acetato. Las bacterias amilolíticas compiten por los carbohidratos solubles y por los productos de la hidrólisis del almidón y de la hemicelulosa, y producen mayores cantidades de propionato. Así, tenemos que cuando en la dieta aumentan los niveles de celulosa con respecto a los niveles de carbohidratos solubles y almidón, aumenta la producción de acetato y disminuye la de propionato (Fahey y Berger, 1993). La proporción de ácido butírico, el tercer AGV en

importancia, se ve menos afectada por la ración que la de los ácidos de cadena más corta (McDonald y col., 1995). No obstante, a pesar de las oscilaciones que pueda haber en la población microbiana del rumen, y de las diferencias en el consumo de alimentos, las proporciones entre ácidos grasos volátiles se mantienen estables, generalmente próximas a 65:25:10 (acético:propiónico:butírico) con dietas a base de forrajes, y 50:40:10 cuando son ricas en concentrados (Fahey y Berger, 1993). Además del tipo de carbohidratos, otros factores como la forma física de la dieta, el nivel de ingestión y la frecuencia de alimentación pueden afectar también al patrón de fermentación (McDonald y col., 1995).

Los AGV producidos en el rumen son absorbidos a través de la pared ruminal en un 80-90%, el resto se absorbe a nivel del omaso y abomaso (Weston y Hogan, 1968; cit. France y Siddons, 1993). Los elementos de absorción son las papilas existentes en la mucosa ruminal. Las medidas de superficie tienden a ser proporcionales al tamaño metabólico. En consecuencia, los pequeños rumiantes selectores tienen mayor superficie papilar en relación al volumen del rumen que los grandes, un rasgo que les permite una absorción más alta de ácidos grasos volátiles, y, por lo tanto, también una mayor producción de éstos, como ocurre cuando se ingiere una dieta alta en energía (Van Soest, 1994).

El destino de los tres grandes AGV es distinto. El acetato es utilizado para la síntesis de ácidos grasos en los tejidos, siendo el principal precursor para la lipogénesis. El propionato es transportado casi en su totalidad al hígado, donde es oxidado o utilizado como precursor de la glucosa. El destino del butirato es ser transformado en cuerpos cetónicos, que son oxidados en los músculos cardíaco y esquelético, y se usan para la síntesis de ácidos grasos en el tejido adiposo y en la glándula mamaria (Fahey y Berger, 1993). Existen otro tipo de ácidos grasos, llamados de cadena ramificada, que no tienen como origen los carbohidratos, sino los aminoácidos. Se trata en este caso del isovalerato, 2-metilbutirato e isobutirato, que provienen de la leucina, la isoleucina y la valina, respectivamente. La desaminación y degradación de estos aminoácidos es de especial importancia para el crecimiento bacteriano en el rumen, particularmente de las bacterias celulolíticas (Owens y Zinn, 1993).

5.2.2. Metabolismo del nitrógeno

El ciclo del nitrógeno (N) en un rumiante compete al propio individuo y a sus microorganismos del rumen. Las bacterias para crecer necesitan N y lo consiguen por tres vías:

dieta, urea y otras bacterias. El N dietario les puede llegar en forma de proteína o en forma de N no proteico, como pueden ser aminoácidos, aminos, amidas o nitratos. El N que llega vía urea lo hace a través de la pared del rumen o de la saliva, y se basa en un sistema de reciclaje del N del propio rumiante. Un último aporte de N lo conseguirían aprovechando los restos de proteína bacteriana y componentes celulares de otras bacterias. Esta última vía sería la única en la que no interviene el hospedador. Al mismo tiempo, el N desaparece del rumen también por tres vías. Es absorbido a través de la pared del rumen cuando sus valores son altos, como parte del proceso de reciclaje que se comentaba anteriormente. Otra parte desaparece al ser integrado en forma de proteína bacteriana. La materia seca de las bacterias contiene, aproximadamente, 100 g de N/kg, de los cuales un 80% está en forma de aminoácidos (McDonald y col., 1995). Esta proteína microbiana supone un aporte de aminoácidos fundamental para el rumiante. De modo que existe un índice llamado "eficiencia de síntesis de proteína microbiana" que sirve para saber hasta que punto el rumiante está sacando un buen provecho de la dieta ingerida. Esta eficiencia se expresa como gramos de proteína bruta microbiana o de N fijado por unidad (100 g o 1 kg) de materia orgánica que, aparente o realmente, desaparece del rumen (McDonald y col., 1995). Finalmente, existe otra porción de N que desaparece del rumen hacia omaso en forma de proteína dietaria, sin haber llegado a ser degradada (Owens y Zinn, 1993). Esta fracción no degradada se denomina proteína "bypass". Los datos existentes indican que el "bypass" es una función muy importante para los rumiantes selectores, casi inexistente en los rumiantes de tipo forrajero (Van Soest, 1994). Como más selector es un animal, mayor parte de su tracto gastrointestinal estará representado por su ciego y colon, lo que se llama la cámara de fermentación distal. En estas especies, esta segunda fermentación es más importante que en las forrajeras y el aporte de proteína "bypass" para sus bacterias podría ser fundamental para una buena fermentación ceco-cólica (Hofmann, 1989).

Entre la degradación de la proteína de la dieta y la síntesis de proteína microbiana existe un compuesto intermedio clave para entender el funcionamiento del rumen, el amoníaco. Si la ración es deficiente en proteína, o si la proteína es resistente a la degradación, la concentración de amoníaco en el rumen es baja (aprox. 50 mg/l), y el crecimiento de los microorganismos lento. Como consecuencia, la degradación de los carbohidratos se retrasa. Por el contrario, si la degradación de la proteína es más rápida que la síntesis, se acumula amoníaco en el líquido ruminal, superándose la concentración óptima. Al darse esta situación, el amoníaco pasa a sangre a través de la pared ruminal, llega al hígado y se convierte en urea como parte del ciclo del que hablábamos anteriormente (McDonald y col., 1995). La concentración óptima de

amoníaco en el líquido ruminal es muy variable, oscilando entre 85 y 300 mg/l (McDonald y col., 1995).

El nitrógeno, en definitiva, es un elemento esencial en la alimentación de un rumiante. No obstante, los animales tiene requerimientos en nitrógeno mucho más altos que las plantas, ya que estos usan las proteínas como bloques estructurales, mientras que las plantas usan carbohidratos. Por lo tanto, el nitrógeno es un elemento claramente limitante para un herbívoro, y en consecuencia, su concentración, es un claro determinante de la calidad de la dieta que está comiendo el animal (Mattson, 1980). Al mismo tiempo, la cantidad de nitrógeno que se excreta en heces guarda cierta equivalencia con el nitrógeno ingerido (Wehausen, 1975), con lo que el nitrógeno fecal se ha utilizado en diversos estudios como indicador de la calidad de la dieta de los rumiantes (Beier, 1987; Festa-Bianchet, 1988; Post y col., 2001; Putman y Hemmings, 1986), incluso para el rebeco pirenaico (Aldezabal y col., 2002), cuya concentración anual muestra un patrón unimodal, alcanzando un pico máximo en primavera. El uso de un parámetro como el nitrógeno fecal en poblaciones silvestres como los rebecos abre campos muy interesantes de estudio. El nitrógeno fecal no nos permite saber lo que está comiendo un animal a nivel de planta, lo que demandaría de técnicas más complejas, pero en una población en la que hubiera segregación sexual tal vez bastaría para saber si hay diferencias fundamentales en la calidad de lo que están comiendo ambos sexos. Al mismo tiempo, sirve para seguir el patrón estacional de lo que están consumiendo los animales y si, además, se cogen muestras de las zonas donde pastan éstos, puede observarse hasta que punto los animales seleccionan lo mejor de cada zona. Por último, el nitrógeno fecal tiene la gran ventaja que el muestreo es relativamente sencillo, aunque deben conocerse las zonas donde pastan los animales.

5.3. Conducta de alimentación del rebeco pirenaico

Hofmann (1989) al clasificar a los rumiantes en selectores de concentrados, forrajeros o comedores intermedios, asumía que los forrajeros eran los que mejor digerían la fibra. Al mismo tiempo, Van Soest (1994) clasifica a la vaca y al búfalo, ambos forrajeros, como los rumiantes con mayores niveles de digestibilidad con dietas forrajeras. El rebeco es un rumiante de tipo intermedio y aunque consume principalmente plantas herbáceas (leguminosas y gramíneas), es muy adaptable y puede alimentarse en ciertas épocas del año de brotes de arbustos y árboles, líquenes y hojas en general, habiéndose descrito más de 300 especies distintas en su dieta (Catusse y col., 1996; Blanco, 1998). No obstante, tiende a ingerir más

cantidad de especies herbáceas que de leñosas, incluso cuando habita en medios forestales (García-González y Cuartas, 1996). Al mismo tiempo, se le considera una especie con una alta capacidad de selección, lo que le permite ingerir una dieta de más alta calidad que la media disponible (Pérez-Barbería y García-González, 2004). Aldezabal y col. (2002), en un estudio en el que se comparaba el comportamiento selectivo de diversos rumiantes en los pastos del Pirineo español concluyeron que, mientras la vaca tenía preferencia por las comunidades de cobertura vegetal alta, con valores altos de biomasa y diversidad, el rebeco era capaz de efectuar una selección a una escala menor a la del hábitat (a nivel del microhábitat o incluso de planta). Al mismo tiempo, se pudo comprobar que los rebecos mostraban un patrón de selección más variable que vacas, cabras y ovejas, eligiendo distintos componentes vegetales a medida que cambiaba su fenología (Aldezabal y col., 2002).

Los selectores de concentrados no sólo deben seleccionar mejor su alimentación, lo que afecta la selección del hábitat y el tiempo dedicado a la búsqueda de alimento, sino que debido a una menor capacidad para digerir la fibra deben comer con mayor frecuencia que los comedores de forraje, que tienen mayores espacios de reposo entre sus comidas (Hofmann, 1989). Por lo tanto, la variación entre los tres tipos de rumiantes clasificados por Hofmann no comprende solamente diferencias a nivel morfofisiológico del tracto gastrointestinal, sino que condiciona de forma muy importante otros aspectos, como puede ser el comportamental. La distribución del tiempo de pastoreo del rebeco pirenaico es multimodal (Aldezabal y col., 1999), con varios máximos de actividad a lo largo del día. Estos ritmos de alimentación se ven muy afectados por la distinta disponibilidad de alimento a lo largo del año y por el horario solar. Así, en invierno se observan dos puntos máximos de actividad, al amanecer y al atardecer (Pepin y col., 1991; Catusse y col., 1996; Fig. 11). Este patrón invernal, por otro lado, sería más parecido a lo que observaríamos en animales forrajeros como la vaca (Hofmann, 1989).

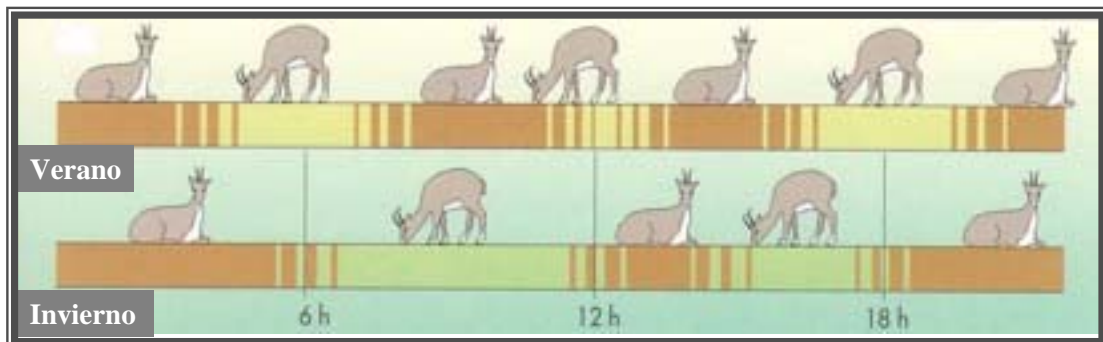


Fig. 11. Tiempo dedicado a comer respecto a buscar alimento o rumiar para el rebeco pirenaico. Según Catusse y col. (1996).

Sabemos que el rebeco es un comedor intermedio con gran variación en su dieta. No obstante, en comparación con otros rumiantes como la vaca, poco conocemos del funcionamiento de su flora ruminal. Existen diversos trabajos que comparan, por ejemplo, la capacidad de digerir dietas con mayor o menor contenido en fibra por parte de rumiantes pertenecientes a los distintos grupos de Hofmann. Así, Milne y col. (1978) trabajando con oveja, animal forrajero, y ciervo europeo, tipo intermedio, concluyeron que las mayores diferencias en ingestión voluntaria de alimentos y digestibilidades se producían con las dietas de menor digestibilidad, siendo la ingestión voluntaria muy superior en el ciervo europeo y la digestibilidad y el tiempo de retención del alimento superior en la oveja. Sin embargo, con dietas de mayor calidad, estas diferencias no eran tan acusadas. Otros estudios, como el de Molina y col. (2000), comparando un comedor intermedio como la cabra y otra vez la oveja concluyeron también que ambos animales tenían la misma capacidad para digerir dietas de media a alta calidad cuando se los alimentaba a nivel de mantenimiento y no se les dejaba seleccionar. También concluyeron que, con estas dietas de gran calidad y no dejando seleccionar a los animales, los ritmos de retención eran muy similares, aunque otros estudios han afirmado que la cabra tiene un ritmo de paso más rápido que la oveja (Ndosa, 1980; Doyle y col., 1980; Watson y col., 1982; Domingue y col., 1991; cit. en Molina y col., 2000) o justo lo contrario (Huston y col., 1986; Katoh y col., 1988; cit. en Molina y col., 2000). Así pues, tal vez sería interesante poder aislar la población microbiana ruminal de un rebeco y someterla a las mismas condiciones que la flora ruminal de cualquiera de las especies domésticas conocidas, a fin de comparar capacidades relacionadas con las digestibilidades de la materia ingerida y su aprovechamiento en forma de AGV o proteína bacteriana.

6. PLANTEAMIENTO DE LOS OBJETIVOS

Para plantear los objetivos del presente trabajo hay que recordar alguno de los aspectos que hemos ido tratando a lo largo de esta introducción. El primero de ellos estaría relacionado con la forma de seleccionar el hábitat por parte del rebeco pirenaico. Hemos visto que el rebeco se considera esencialmente una especie de prados y zonas abiertas, aunque algunas poblaciones han sido descritas como forestales. Al ser un animal de montaña, parece que existe cierta migración altitudinal a lo largo del año, aunque no están claros los factores que condicionan esta migración. Por otro lado, la selección del hábitat podría ser diferente para machos que para hembras, e incluso podría haber segregación sexual. El estudio de la segregación sexual en una

especie como el rebeco pirenaico sería especialmente interesante. Aparentemente la segregación sexual es un fenómeno fuertemente ligado al dimorfismo sexual y algunas de las hipótesis propuestas para explicarlo incluso serían dependientes de este fenómeno. El dimorfismo sexual del rebeco es poco marcado, y hay quien dice que incluso inexistente en cuanto al peso corporal, por lo que en base a estas hipótesis sería más difícil de explicar que los dos géneros del rebeco se segregaran. Hemos visto también que la conducta social del rebeco se considera relativamente poco evolucionada y que cuesta de clasificar cuando se tienen en cuenta factores como su organización social, hábitat, forma de alimentación y conducta reproductiva. Incluso es difícil de situar dentro del esquema general propuesto por autores como Jarman (1974) para la evolución de los ungulados. También podría resultar interesante estudiar si realmente dentro de un grupo de rebecos, donde se describe una cohesión ciertamente flexible, existe un patrón de localización de los individuos en el centro del grupo o en su periferia, que a su vez afecte a los tiempos que pueden dedicar a alimentarse o a vigilar y que se relacione con algún indicador de dominancia. Por otro lado, no disponemos de las condiciones para poder estudiar en profundidad los efectos que las relaciones dominancia-subordinación pudieran causar sobre el estado fisiológico de los individuos, pero a partir del estudio de los metabolitos de cortisol en heces, se puede estudiar el estado de estos animales en las distintas fases por las que van pasando a lo largo del año. Esto, a su vez, podría ayudarnos a acabar de entender factores de selección de hábitat o segregación sexual de la especie. Al mismo tiempo, los metabolitos fecales del cortisol podrían correlacionarse con otra medida fecal, el nitrógeno, que se utilizaría para estudiar la calidad de la dieta del rebeco a lo largo del año y en diferentes zonas. Hemos visto que esta dieta es variable y que el rebeco es capaz de realizar una gran selección de lo que come. Hofmann (1989) lo clasifica como un comedor intermedio, y esto, a su vez, le confiere unas características en términos de fermentación ruminal ciertamente interesantes. Así, lo que plantea un último interrogante es hasta que punto el funcionamiento de la población microbiana ruminal de un rebeco se asemejaría al de una vaca si se eliminaran todos los factores externos a estas dos poblaciones, sometiéndolas a unas mismas condiciones de dieta y ritmos de paso.

7. BIBLIOGRAFIA

- Alados, C. L. 1997. Spain. Pp. 125-130. En: Wild sheep and Goats and their relatives: status survey and conservation action plan for Caprinae. IUCN. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- Aldezabal, A., I. Garin y R. García-González. 1999. Activity rhythms and the influence of some environmental variables on summer ungulate behaviour in Ordesa-Monte Perdido National Park. *Pirineos* 154:145-157.

- Aldezabal, A., R. García-González, D. Gómez y F. Fillat. 2002 El papel de los herbívoros en la conservación de los pastos. Ecosistemas (URL:www.aeet.org/ecosistemas.htm).
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey.
- Appolinaire, J., P. H. Muller, C. Berducou y los guardas del P.N.P.O. 1983. Capture et marquage d'isards. Documents scientifiques du Parc National des Pyrénées, Vol. 3. Parc National des Pyrénées. Tarbes, Francia.
- Bardoza, P. S. y R. T. Bowyer. 2000. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. *Journal of Mammalogy* 81:473-487.
- Bauer, J. J. 1985. Fecundity patterns of stable and colonising chamois populations of New Zealand and Europe. Pp. 154-165. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Beier, P. 1987. Sex differences in the quality of white tailed deer diets. *Journal of Mammalogy* 68:323-329.
- Berducou, C., J. P. Besson y los guardas del P.N.P.O. 1982. Dynamique des populations d'isards du Parc National des Pyrénées Occidentales de 1968-1981. *Acta Biologica Montana* 1:153-175.
- Berducou, C. y P. Bousses. 1985. Social grouping patterns of a dense population of chamois in the Western Pyrenees National Park, France. Pp. 166-175. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Berger, J. y C. Cunningham. 1988. Size-related effects on search times in North American grassland female ungulates. *Ecology* 69:177-183.
- Berger, J. y M. E. Gompper. 1999. Sex ratios in extant ungulates: Products of contemporary predation or past life histories?. *Journal of Mammalogy* 80:1084-1113.
- Bertram, B. C. R. 1980. Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour* 28: 278-286.
- Blanco, J. C. 1998. Rebeco. Pp. 160-165. En: *Mamíferos de España*. Editorial Planeta. Barcelona, España.
- Bleich, V. C., R. T. Bowyer y J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain Sheep: Resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:1-50.
- Bleich, V. C. 1999. Mountain sheep and coyotes: patterns of predator evasion in a mountain ungulate. *Journal of Mammalogy* 80:283-289.
- Bobek, B., K. Perzanowski y J. Weiner. 1990. Energy expenditure for reproduction in male red deer. *Journal of Mammalogy* 71:2320-2332.
- Bögel, R. y G. Härer. 2002. Reactions of chamois to human disturbance in Berchtesgaden National Park. *Pirineos* 157:65-80
- Bonenfant, C., L. E. Loe, A. Mysterud, R. Langvatn, N. C. Stenseth, J-M. Gaillard y F. Klein. 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:883-892.
- Bon, R. y R. Campan. 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes* 38:131-154.
- Broom, D. M. y K. G. Johnson. 1993. Stress and animal welfare. Chapman and Hall. Londres, Reino Unido.
- Bruno, E. y S. Lovari. 1988. Efficienza di nutrizione in relazione all'età in femmine adulte di Camoscio appenninico, *Rupicapra pyrenaica ornata* (Neumann, 1899). Pp 5-20. En: *Ricerche di biologia della selvaggina* 81. Istituto nazionale di biologia della selvaggina. Boloña, Italia.
- Bubenik, G. A., A. B. Bunenik, D. Schams y J. F. Leatherland. 1983. Circadian and circannual rhythms of LH,

- FSH, testosterone (T), prolactin, cortisol, T3 and T4 in plasma of mature, male white tailed-deer. *Comparative Biochemistry Physiology A* 76:37-45.
- Bubenik, G. A., D. Schams, R. G. White, J. Rowell, J. Black y L. Bartos. 1998. Seasonal levels of metabolic hormones and substrates in male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative Biochemistry Physiology C* 120:307-315.
- Byers, J. A. 1997. *American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predator past*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Cabrera, A. 1914. *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid, España.
- Cannon, W. B. 1935. Stresses and strains of homeostasis. *American Journal of the Medical Sciences* 189:1-14.
- Capurro, A. F., M. Gatto y G. Tosi. 1997. Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. *Ecography* 20:37-47.
- Catusse, M., R. Corti, J. M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert y J. Michallet. 1996. Les Chamois et les isards. Pp 18-70. En: *La Grande Faune de Montagne*. Office national de la chasse and Hatier. París, Francia.
- van Cauter, E., R. Leprouli y D. J. Kupfer. 1996. Effects of gender and age on the levels and circadian rhythmicity of plasma cortisol. *Journal Clinical Endocrinology Metabolism* 81:2468-2473.
- Cerdena, A. y S. Lovari. 1985. The impact of tourism on chamois feeding activities in the area of the Abruzzo National Park, Italy. Pp. 216-225. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom and Helm. Londres, Reino Unido.
- Chapple R. S., A. W. English, R. C. Mulley y E. E. Lephend. 1991. Haematology and serum biochemistry of captive unsedated chital deer (*Axis (Cervus) axis*) in Australia. *Journal of Wildlife Diseases* 27:396-406.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parenteral care*. Princeton University of Press. Princeton, Nueva Jersey.
- Clutton-Brock, T. H., M. J. O'Riain, P. N. M. Brotherton, D. Gaynor, R. Kansly, A. S. Griffin y M. Manser. 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science* 284: 1640-1644.
- Clutton-Brock, T. H. y P. H. Harvey. 1983. The functional significance of variation in body size among mammals. *Special Publications of the American Society of Mammalogists* 7:633-663.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon y F. E. Guinness. 1982. *Red deer: ecology and behaviour of two sexes*. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon y F. E. Guinness. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308:358-360.
- Corbet, G. B. y J. E. Hill. 1980. *A World List of Mammalian Species*. British Museum y Cornell University Press. Londres, Reino Unido.
- Cote, S. D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour* 137:1541-1566.
- Coutirier, M. A. J. 1938. *Le chamois*. B. Arthaud. Grenoble, Francia.
- Crampe, J. P. 1997. Caractéristiques bio-démographiques d'une population d'isards (*Rupicapra p. pyrenaica*) non-chasée dans le Parc National des Pyrénées, en vallée de Cauterets. *Documents scientifiques du Parc National des Pyrénées* 31:1-169.
- Crampe, J. P., J. C. Caens, J. L. Dumerc y D. Pepin. 1997. La masse corporelle comme indicateur de la condition

- physique hivernale de l'Isard, *Rupicapra pyrenaica* (*Artiodactyla, Bovidae*). *Mammalia* 61:73-85.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray. Londres, Reino Unido.
- Dehnhard, M., M. Clauss, M. Lechner-Doll, H. H. D. Meyer y R. Palme. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. *General and Comparative Endocrinology* 123:111-120.
- DelGiudice, G. D., L. D. Mech, K. E. Kunkel, E. M. Gese y U. S. Seal. 1992. Seasonal patterns of weight, hematology, and serum characteristics of free-ranging female white-tailed deer in Minnesota. *Canadian Journal of Zoology* 70:974-983.
- Dobson, F. S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30:1183-1192.
- Elsner-Shack, I-Von. 1985. What is Good Chamois Habitat? Pp. 71-76. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari, (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Fahey, G. C. y L. L. Berger. 1993. Pp. 305-337. En: *El Rumiante. Fisiología digestiva y Nutrición*. C.D. Church (ed). Editorial Acribia. Zaragoza, España.
- Feher T., Z. Zomborszky y E. Sandor. 1994. Dehydroepiandrosterone, dehydroepiandrosterone sulphate, and their relation to cortisol in red deer (*Cervus elaphus*). *Comparative Biochemistry and Physiology C* 109:247-252.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity and predator avoidance. *Oecologia* 75:580-586.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, W. J. King, K. G. Smith y W. D. Wishart. 1996. The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass, changes in bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* 74:330-342.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- FitzGibbon, C. D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Animal Behaviour* 40:837-845.
- Fournier, F. y M. Festa-Bianchet. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Animal Behaviour* 49:1449-1459.
- France J. y R. C. Siddons. 1993. Volatile Fatty Acid. Pp. 107-121. En: *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. J. M. Forbes y J. France (eds). CAB Internacional.
- Frisch, R. E. 1984. Body fat, puberty, and fertility. *Biological Review* 59:799-808.
- García-González, R. y I. Barandalla. 2002. Sexual dimorphism of pyrenean chamois (*Rupicapra p. pyrenaica*) based on skull morphometry. *Pirineos* 157:25-37.
- García-González, R. y P. Cuartas. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Centra Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 88:15-23.
- García-González, R., R. Hidalgo y C. Montserrat. 1990. Patterns of livestock use in time and space in the summer ranges of the western Pyrenees: a case study in the Aragon valley. *Mountain Research and Development* 10:241-255.
- García-González, R., R. Hidalgo, J. M. Amezttoy y J. Herrero. 1992. Census, population structure and habitat use of a chamois population in Ordesa N.P. living in sympatry with the Pyrenean wild goat. Pp. 321-325. En: *Ongulés/Ungulates* 91. Spitz, F., G. Janeau, G. Gonzalez, S. Aulagnier (eds.). SFPEM-IRGM. Paris-Toulouse, Francia.
- Garcia-Petit, J. 2001. Rebecos en el mundo. En *los Pirineos*. *Hunters* 48: 36-41.

- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoology* 14:205-220.
- Geist, V. 1985. On evolutionary patterns in the Caprinae with comments on the punctuated mode of evolution, gradualism and a general model of Mammalian Evolution. Pp. 15-30. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Gerard, J. F. y C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of social organisation of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes* 28:111-122.
- Grubb, P. 2001. Review of family-group names of living bovids. *Journal of Mammalogy* 82:374-388.
- Gurri, F. 1997. Cadi-Moixeró Parc Nacional, Pedraforca Paratge Natural. Pp 62-77. En: *Parcs Naturals de Catalunya*. Editorial 92. Barcelona, España.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295-311.
- Hamr, J. 1984. Home range sizes of male chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the Tyrolean Alps, Austria. *Acta Zoologica Fennica* 171:293-298.
- Hamr, J. 1985. Seasonal home range size and utilisation by female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Northern Tyrol. Pp. 106-116. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Hamr, J. 1988. Disturbance behaviour of chamois in an alpine area of Austria. *Mountain Research and Development* 8:65-73.
- Hardenberg, A. V., B. Bassano, A. Peracion y S. Lovari. 2000. Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating system. *Ethology* 106:617-630.
- Herrero, J., E. Escudero, D. Fernández de Luco y R. García-González. 2004. El sarrío pirenaico. *Rupicapra p.pyrenaica*: biología, patología y gestión. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Serie: Investigación. Zaragoza, España.
- Herrero, J., I. Garin, A. García-Serrano y R. García-González. 1996. Habitat use in a *Rupicapra pyrenaica pyrenaica* forest population. *Forest Ecology and Management* 88:25-29.
- Herrero, J., I. Garin, R. García-González, A. García-Serrano y A. Aldezabal. 2002. El sarrío en Aragón. Prames-Gobierno de Aragón. Zaragoza, España.
- Hidalgo, R., R. García-González y J. Herrero. 1994. Gestión de las poblaciones de sarrío. *Trofeo* 289:36-41.
- Hidalgo, R., J. Canut, J. Herrero y R. García-González. 1995. Biología, ecología y conservación del sarrío en el Pirineo español. *Quercus* 109:31-36.
- Hinde, R. A. 1974. *Biological bases of human social behaviour*. McCraw-Hill. Nueva York, Nueva York.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.
- Houssin, H., A. Loison y J. M. Gaillard. 1993. Participation à la reproduction des femelles de chamois *Rupicapra rupicapra* en fonction de leur âge dans une population alpine chassé. *Gibier Faune Sauvage* 10:39-45.
- Houssin, H., A. Loison, J. M. Jullien y J. M. Gaillard. 1994. Validité de le méthode du pointage-flash pour l'estimation des effectifs de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier Faune Sauvage* 10:39-45.
- Huber, S., R. Palme y W. Arnold. 2003. Effects of season, sex, and sample collection on concentrations of fecal cortisol metabolites in red deer (*Cervus elaphus*). *General and Comparative Endocrinology* 130:48-54.
- Illius, A. W. y I. J. Gordon. 1987. The allometry of food intake in ruminants. *Journal of Animal Ecology* 56:989-999.

- Ingram, J. R., J. N. Crockford y L. R. Matthews. 1999. Ultradian, circadian and seasonal rhythms in cortisol secretion and adrenal responsiveness to ACTH and yarding in unrestrained red deer (*Cervus elaphus*) stags. *Journal of Endocrinology* 162:289-300.
- Janis, C. 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and palioecology. *Biological Review* 57:261-318.
- Janis, C. y P. Jarman. 1991. Grandes Herbívoros, señores de la pradera. Colección Animales del Mundo. David McDonald (eds.). Ediciones Folio. Barcelona, España.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215-266.
- Koehn, R. K. y B. L. Bayne. 1989. Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biological Journal of the Linnean Society* 37:157-171.
- Kokko, H. 2001. Fisherian and "good genes" benefits of mate choice: how (not) to distinguish between them. *Ecology Letters* 4:322-326.
- Krebs, J. R., y N. B. Davies. 1987. An introduction to behaviour ecology. 2n edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Levet, M. y D. Pepin. 1994. Sociabilité et domaine vital d'isards (*Rupicapra pyrenaica*) mâles au printemps à Orlu (Ariège). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife* 11:51-64.
- Locati, M. y S. Lovari. 1990. Sexual differences in aggressive behaviour of the Apennine chamois. *Ethology* 84:295-306.
- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Tesis doctoral. Université Claude Bernard Lyon-I. Lión, Francia.
- Loison, A., J. M. Jullien y P. Menaut. 1999. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy* 80:620-632.
- Lovari, S. 1984. Herding strategies of male Abruzzo chamois on the rut. *Acta Zoologica Fennica* 172:91-92.
- Lovari, S. 1985. Behavioural repertoire of the Abruzzo chamois, *Rupicapra pyrenaica ornata* Neumann, 1899 (Artiodactyla: Bovidae). *Säugetierkundliche Mitteilungen* 32:113-136.
- Lovari, S. y M. Locati. 1991. Temporal relationships, transitions and structure of the behavioural repertoire in male Apennine chamois during the rut. *Behaviour* 119:77-103.
- Lovari, S. y R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bollettino di Zoologia* 53:73-78.
- Main, M. B., F. W. Weckerly y V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates. New directions for research. *Journal of Mammalogy* 72:449-461.
- Masini, F y S. Lovari. 1988. Systematis, phylogenetic relationships and dispersal of the chamois (*Rupicapra* spp.). *Quaternary research* 30:339-349.
- Mattson, W. J. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161.
- McCullough, D. R. 1999. Density dependence and life-history strategies of ungulates. *Journal of Mammalogy* 80:1130-1146.
- McDonald, P., R. A. Edwards, J. F. D. Greenhalgh y C. A. Morgan. 1995. *Nutrición Animal*. 5ª edición. Editorial Acribia. Zaragoza, España
- Miquelle, D. G., J. M. Peek y V. Van Ballenberghe. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. *Wildlife Monographs* 122:1-57.
- Millspaugh, J. L., R. J. Woods, K. E. Hunt, K. J. Raedeke, G. C. Brundige, B. E. Washburn y S. K. Wasser. 2001.

- Fecal glucocorticoid assays and the physiological stress response in elk. *Wildlife society bulletin* 29:899-907.
- Milne, J. A., J. C. Macrae, A. M. Spence y S. Wilson. 1978. A comparison of the voluntary intake and digestion of a range of forages at different times of the year by the sheep and the red deer (*Cervus elaphus*). *British Journal Nutrition* 40:347-357.
- Miller, M. W., N. T. Hobbs y M. C. Sousa. 1991. Detecting stress responses in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*): reliability of cortisol concentrations in urine and feces. *Canadian Journal of Zoology* 69:15-24.
- Molina Alcaide, E., A. I. Martín García y J. F. Aguilera. 2000. A comparative study of nutrient digestibility, kinetics of degradation and passage and rumen fermentation pattern in goats and sheep offered good quality diets. *Livestock Production Science* 64:215-223.
- Monfort, S. L., J. L. Brown y D. E. Wildt. 1993. Episodic and seasonal rhythms of cortisol secretion in male Eld's deer (*Cervus eldi thamin*). *Journal of Endocrinology* 138:41-49.
- Monfort, K. L., Mashburn, B. A. Brewer y S. R. Creel. 1998. Evaluating adrenal activity in African wild dogs (*Lycaon ictus*) by fecal corticosteroid analysis. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 29:129-133.
- Mooring, M. S., T. A. Fitzpatrick, J. E. Benjamin, I. C. Fraser, T. T. Nishihira, D. D. Reisig y E. M. Rominger. 2003. Sexual segregation in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*). *Behaviour* 140:183-207.
- Mooring, M. S. y E. M. Rominger. 2004. Reply. Is the activity budget hypothesis the holy grail of sexual segregation? *Behaviour* 141:521-530.
- Möstl, E. y R. Palme. 2002. Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology* 23:67-74.
- Nascetti, G., S. Lovari, P. Lanfranchi, C. Berducou, S. Mattiucci, L. Rossi y L. Bullini. 1985. Revision of *Rupicapra* Genus. III. Electrophoretic Studies Demonstrating Species Distinction of Chamois Populations of the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. Pp. 56-62. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Neuhaus, P. y K. E. Ruckstuhl. 2004. A critique. Can the activity budget hypothesis explain sexual segregation in desert bighorn sheep? *Behaviour* 141:513-520.
- Owen-Smith, N. 1984. Spatial and temporal components of the mating systems of Kudu bulls and red deer stags. *Animal Behaviour* 32:321-332.
- Owens, F. y R. Zinn. 1993. Pp. 255-281. En: *El Rumiante. Fisiología digestiva y Nutrición*. C.D. Church (ed.). Editorial Acribia. Zaragoza, España.
- Ozaga, J. J. y L. J. Verme. 1985. Comparative breeding behaviour and performance of yearling versus prime-aged white-tailed deer bucks. *Journal of Wildlife Management* 49:364-372.
- Palme, R., C. Robia, S. Messmann, J. Hofer y E. Möstl. 1999. Measurement of fecal cortisol metabolites in ruminants: a noninvasive parameter of adrenocortical function. *Wien. Tierärztl. Mschr.* 86:237-241.
- Patterson, I. J. 1988. Responses of Apennine chamois to human disturbance. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 53:245-252.
- Pepin, D., G. Gonzalez y R. Bon. 1991. Le chamois et l'isard. *Rev. Ecol. (Terre Vie) Supplement* 6:111-153.
- Pepin, D., R. Faivre y P. Menaut. 1996. Factors affecting the relationship between body mass and age in the isard. *Journal of Mammalogy* 77:351-358.
- Pérez-Barbería, F. J. y C. Nores. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to

- escape terrain and food. *Acta Theriologica* 39: 295-305.
- Pérez-Barbería, F. J., I. J. Gordon y M. Pagel. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56:1276-1285.
- Pérez-Barbería, F. J. y R. García-González. 2004. Rebeco - *Rupicapra pyrenaica*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Perez, T., J. Albornoz y A. Domínguez. 2002. Phylogeography of chamois (*Rupicapra* spp.) inferred from microsatellites. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25:524-534.
- Post, D. M., T. S. Armbrust, E. A. Horne y J. R. Goheen. 2001. Sexual segregation results in different content and quality of bison (*Bos bison*) diets. *Journal of Mammalogy* 82:407-413.
- Putman, R. J. y G. J. Hemmings. 1986. Can dietary quality of free-ranging ungulates be simply determined from faecal chemistry? *Acta Theriologica* 31:257-270.
- Reyes, E., G. E. Bubenik, A. Lobos, D. Schams y L. Bartos. 1997. Seasonal levels of cortisol, IGF-1 and triiodothyronine in adult male pudu (*Pudu pudu*). *Folia Zoologica* 46:109-116.
- Richard-Hansen, C., G. González y J. F. Gerard. 1992. Structure sociale de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*) dans trois sites pyrénéens. *Gibier Faune Sauvage* 9:137-149.
- Richard, C. y D. Pepin. 1990. Seasonal variation in intragroup-spacing behaviour of foraging isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Journal of Mammalogy* 71:145-150.
- Ruiz-Olmo, J. y A. Aguilar. 1995. *Els Grans Mamífers de Catalunya i Andorra*. Lynx Edicions. Barcelona, España.
- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56:99-106.
- Ruckstuhl, K. E. y P. Neuhaus. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137:361-377.
- Sakurai, M. 1981. Socio-ecological study of the Japanese Serow, *Capricornis crispus* (Temminck) (*Mammalia: Bovidae*) with reference to the flexibility of its social structure. *Ecology and Physiology Japan* 18:163-212.
- Saltz, D. y G. C. White. 1991. Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer. *Journal of Wildlife Management* 55:1-16.
- Sapolsky, R. M. 1982. The endocrine stress-reponse and social status in the wild baboon. *Hormones and Behaviour* 16:279-292.
- Sapolsky, R. M. 1986. Endocrine and behavioural correlates of drought in the wild baboon. *American Journal of Primatology* 11:217-228.
- Schröder, W. y I. von Elsner-Shack. 1985. Correct age determination in chamois. Pp. 65-70. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Selye, H. 1950. *The physiology and pathology of exposure to Stress*. ACTA. Montreal, Canadá.
- Shackleton, D. M. 1997. Why Caprinae? Pp. 5-8. En: *Wild sheep and Goats and their relatives: status survey and conservation action plan for Caprinae*. IUCN. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- Shackleton, D. M. y S. Lovari. 1997. Classification adopted for the Caprinae Survey. Pp. 9-14. En: *Wild sheep and Goats and their relatives: status survey and conservation action plan for Caprinae*. IUCN. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- Shank, C. C. 1985. Inter- and intra- sexual segregation of chamois (*R.rupicapra*) by altitude and habitat during

- summer. Zeitschrift für Säugetierkunde 50:117-125.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. Quarterly Review of Biology 64:419-461.
- Singer, F. J. y L. C. Zeigenfuss. 2002. Influence of trophy hunting and horn size on mating behaviour and survivorship of mountain sheep. Journal of Mammalogy 83:682-698.
- Storch, I. 1989. Condition in chamois population under different harvest levels in Bavaria. Journal of Wildlife Management 53:925-928.
- Thaller, D., F. Schwarzenberger, R. Bögel, L. Slotta-Bachmayr, C. Walzer y W. Arnold. 2004. Seasonal variation in cortisol secretion in chamois (*Rupicapra rupicapra*). Pp. 283-284. En: Proceedings of the 5th scientific meeting of the European Association of Zoo- and Wildlife Veterinarians (EAZV).
- Van Soest, P. J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. 2^a edición. Comstock publishing associates. Cornell University Press. Nueva York, Nueva York.
- Vincent, J. P., E. Bideau, A. J. M. Hewison y J. M. Angibault. 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). Journal of Zoology 236:371-382.
- Weckerly, F. W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. Journal of Mammalogy 79:33-52.
- Wehausen, J. D. 1975. Fecal measures of diet quality in wild and domestic ruminants. Journal of Wildlife Management 59:816-823.
- Widdowson, E. M. 1976. The response of the sexes to nutritional stress. Proceedings of the Nutritional Society 35:1175-1180.
- Wilson, E. O. 1980. Sociobiología, la nueva síntesis. Ediciones Omega. Barcelona, España.
- Yokoyama, M.T. y K.A. Johnson. 1993. Pp. 137-157. El Rumiante. Fisiología digestiva y Nutrición. C.D. Church (ed.). Editorial Acribia. Zaragoza, España.

OBJETIVOS

1. Estudiar parámetros de selección del hábitat del rebeco pirenaico.

Capítulo 2

"Habitat selection of a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*)"

2. Estudiar la existencia de segregación sexual en la población y testar alguna de las hipótesis propuestas en la literatura para explicar este fenómeno en ungulados.

Capítulo 2

"Habitat selection of a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*)"

Capítulo 3

"Pasture quality in relation to sexual segregation in a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*)"

3. Estudiar el comportamiento social y de alimentación de los rebecos, especialmente el reparto de los ritmos de actividad entre animales centrales y periféricos dentro de un grupo.

Capítulo 4

"Behaviour of Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*): effect of sex and position in the herd"

4. Estudiar los cambios estacionales de los metabolitos de cortisol en heces de rebeco pirenaico.

Capítulo 5

"Seasonal changes in faecal cortisol metabolites in a pyrenean chamois population"

5. Estudiar los parámetros fermentativos de una población ruminal de rebeco en comparación con la de una de vaca.

Capítulo 6

"In vitro ruminal fermentation using inoculum from chamois and cattle"

Capítulo 2

**Habitat selection of a Pyrenean
chamois population (*Rupicapra
pyrneaica pyrenaica*)**



ABSTRACT

Pyrenean chamois (Rupicapra pyrenaica pyrenaica) is an endemic chamois subspecies of the Pyrenees. Several aspects can influence habitat selection in chamois, which can be classified as environmental or internal factors. The aim of this work was to study habitat selection in Pyrenean chamois in relation to population parameters and seasonal changes. This study was conducted in the Cadí-Moixeró Nature Reserve from 2001 to 2003. During foot surveys, groups of Pyrenean chamois were observed and their individuals identified by age and sex. For each group, aspects like altitude, the predominant vegetation cover, slope orientation, and distance from an escape terrain were studied. A clear sexual segregation was observed, with males selecting mid-elevations and pine or bush areas, and females grassland areas. A stronger seasonal altitudinal migration was observed in females than males, with a high presence of females with offspring in the highest altitudes in summer. Two different strategies to avoid predation could be observed for males and females with offspring, with the first selecting zones next to an escape terrain and females with offspring selecting open areas in big groups. Our observations were in accordance with the predation-risk hypothesis to explain sexual segregation in ungulates, with a peak in sexual segregation in summer, when kids are supposed to be more vulnerable to predation.

1. INTRODUCTION

Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) is an endemic chamois subspecies of the Pyrenean mountain range (Nascetti et al., 1985), whose population is estimated at 53000 individuals, of which 27000 may be found on the Spanish side of the Pyrenees (Claveria et al., in litt.; Herrero et al., in litt.). In Spain, Pyrenean chamois is a cinegetic resource in most zones where it is present and, in some places, is the main source of income (Marco et al., 1995).

Pyrenean chamois live in an ecosystem with pronounced seasonal and spatial variations in climate and food availability. Several factors could influence habitat selection in chamois. Elsner-Shack (1985) summarized them in environmental constants like topography, geology and climate; environmental variables like weather, snow, food, predators, competitors and disturbance; and internal factors like intraspecific competition, sex, age, and physiological state.

There is some evidence that Cantabrian chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*) use mainly south-facing slopes during cold months and north-facing slopes in summer (Pérez-Barbería, 1994). Hamr (1985) described for Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) a seasonal altitudinal pattern in the use of habitat, with the greatest presence in the highest altitudes in summer and autumn, and with differences between sexes in this use of habitat. Pepin et al. (1992), described for Pyrenean chamois a greater use of forested areas from October/November to the beginning of spring than in the rest of the year. According to Stewart et al. (2002) the presence of livestock could cause a different use of habitat in ungulates, or in Pyrenean chamois in particular (Herrero et al., 1996). According to Hamr (1988), in a zone characterized by a long absence of terrestrial predators and the presence of the golden eagle (*Aquila chrysaetos*) as the main predator, Alpine chamois (*R. rupicapra*) preferred a downslope escape terrain with tree cover to the high-altitude cliffs preferred by Apennine chamois (*R. pyrenaica ornata*) where bears (*Ursus arctos*) and wolves (*Canis lupus*) were present. In addition, Schröder (1985) claimed that trophy hunting could influence the distribution and migration of mountain ungulates. Bleich (1999) concluded that the hunting strategies of different predators could cause a range of different responses of ungulates to the threat of predation. According to this author, these antipredation strategies can include the selection of specific areas.

The aim of this work was to study habitat selection in Pyrenean chamois in relation to population parameters such as composition and group size, and seasonal changes.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Study area

This study was conducted in the Cadí-Moixeró Nature Reserve, in the North-east of Spain (42°15'N, 1°41'E). The Nature Reserve, a mountain region binding to the Pyrenees, lies between an altitude of 800 and 2648 m. It comprises the pre-Pyrenaic orographic area, constituted by the Cadí and Moixeró mountain ranges, which are mainly calcareous in nature, forming a mountain barrier stretching from West to East for some 30 km. The annual rainfall ranges from 1500 mm on the eastern side of the mountains to 700 mm in the western lower areas, the most protected from maritime winds. Snow is present for approximately 6 months a year in the higher areas (from November to May). The average annual temperature fluctuates from 11°C to 0°C. The winters are very cold and temperatures can fall below -20°C, and the summers can be cool or warm, although temperatures may well reach 35°C.

The Alpine meadows, from about 2200 m, are covered with a great variety of graminous plants, *Festuca airoides* being the predominant one, and other plants such as *Gentiana acaulis* spp. *alpina* or *Androsarce carnea*. Below 2200 m, there are *Pinus uncinata* woods and areas with bushes such as *Juniperus nana*, *Rhododendron ferrugineum* and *Arctostaphylos uva-ursi* (Gurri, 1997). *Festucetum scopariae*, a plant community typical of the subalpine calcareous slopes of the Cadí range, is also present at this altitude. The main species are *Festuca scoparia*, *Festuca indigesta* var. *durissima*, *Avena montana*, *Poa alpina*, and *Sesleria coerulea*. The forage quality of these species is very low (Folch, 1981). In the middle and lower zones, *Pinus sylvestris* woods are the main vegetation, with an underbush predominantly comprised of *Buxus sempervirens* (Gurri, 1997).

In the whole Nature Reserve, the chamois population was recently estimated to be 2300. In the zone where this study was conducted, an area of 12 km² situated in the central part of the Nature Reserve between 1600 and 2500 m, a population of 250-300 chamois was estimated from census from 2001 to 2003. This zone was selected for the high density of chamois previously observed (20-25 chamois/km²). Other ungulates present are red deer

(*Cervus elaphus*), roe deer (*Capreolus capreolus*), and wild boar (*Sus scrofa*). A large part of the Nature Reserve is, moreover, a hunting reserve, chamois being the main cinegetic species. In the study period, 40 animals were hunted each year, between September and December.

2.2. Sampling procedure

From 2001 to 2003, observations of Pyrenean chamois groups were made during foot surveys over the whole study area. 2 animals were considered as being part of the same group if they were less than 50 m apart (Berducou and Bousses, 1985; Ferrari and Rossi, 1985). Solitary animals were recorded as groups of 1. Each animal was classified according to sex (male or female) and age (adult, kid or subadult). Usually, kids were born between late May and late June. In accordance with Gerard and Richard-Hansen (1992), one-year-old kids arbitrarily became subadults all at once when the first newborn kid of the following generation was observed. Only those groups for which all individuals could be classified were included in the study. Groups were divided into 5 main categories: male, female, female with offspring (FKS), mixed (groups with at least 1 adult male and 1 adult female) and subadult groups (formed mainly of subadult groupings with or without adult males). Fertility rates were calculated every year by considering females with newborn kids in July in relation to the total females observed. The apparent affinity between males was calculated by dividing males observed with other males by the total number of males (Berducou and Bousses, 1985). The same was done with females. The apparent affinity between sexes was calculated by dividing the presence of males or females in mixed groups by the total number of individuals of each sex.

With regard to habitat selection, criteria used in other mountain ungulates, like altitude, distance from escape terrain, slope orientation, and predominant vegetation types were studied in Pyrenean chamois groups (Bleich et al., 1997). To study the zone, a table of random North and East coordinates was used, selecting only combinations of both that were inside the study area. Thereafter, points selected were registered in a global positional system (GPS Garmin 12). Finally, this system was used to locate the exact point registered in situ in the study area. The same quantity of points as groups of Pyrenean chamois observed, 2402, were studied.

Altitude ranged between 1600 and 2500 m. Escape terrain was defined as forest or a slope more than 45°, considering 3 distances to these terrains: less than 20 m; between 20 and

100 m; and more than 100 m. 2 possibilities were considered for orientation: North facing slope and South facing slope. 4 possibilities were considered for the predominant vegetation cover: Pine forest (*Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris*), grassland (alpine or subalpine meadows), bush area (*Juniperus nana*, *Rhododendron ferrugineum*, and *Buxus sempervirens*), and rocky ground area.

The 4 calendar seasons were used for this study. Winter was defined as January to March, after the rut season, during the coldest months of the year. Spring was defined as April to June, including the birth period. Summer, from July to September, after the birth period, included the driest and hottest months of the year. Lastly, autumn, from October to December, included the prerut and rut season for Pyrenean chamois.

2.3. Statistical analyses

To assess the main information about group size in different zones, mean with SE, median and the typical group size (TGS) were calculated. Median and mean group size are a useful measurement to study groups of animals, but not TGS. The TGS is an individual measure, giving the size of group which the average animal found itself, and is calculated dividing the size of group in which each individual found itself by the total population (Jarman, 1974). As the usual group size in animal populations normally includes a high number of small groups and a low number of big groups, medians are normally lower than means. The TGS is usually greater than mean group size.

In order to compare proportions of classes of individuals (male, female, kid, and subadult) for seasons and in relation to the predominant vegetation cover, altitude, slope orientation, and distance from an escape terrain, a chi-square test was used. In addition, this test was used to study the effect of season for each habitat variable. To characterize habitat selection for each group class (male, female, FKS, mixed, and subadult) a multivariate analysis was made with *Système Portable pour l'Analyse des Données* (SPAD 5.0; software SPAD, Decisia). This system works with an algorithm making multiple comparisons between proportions to provide the related explanatory variables. These methods are within Data Mining (Hastie et al., 2001). In addition, a general model process, considering the variable group size as a count variable, was applied for each season using the *Statistical Analysis System* (SAS; software SAS Institute Inc. 1999-2001) to study the relationship between this

variable and the following variables: group composition, predominant vegetation cover, altitude, slope orientation, and distance from an escape terrain. Although a Poisson regression was applied as a first step, deviance divided by the degrees of freedom, as an estimator of overdispersion, was 10.40, significantly larger than 1. Therefore, a negative binomial regression was applied to the model (Cameron et al., 1998). In all cases, the residual maximum likelihood was used as a method of estimation. The least square means of fixed effects (LSMEANS) was used when analysis of variance indicated significant differences. In all cases, the accepted significance level was $P < 0.05$.

3. RESULTS

3.1. Description of the population

A total of 2,402 Pyrenean chamois groups were observed. These groups were formed by 22,078 individuals, 42.5% being females, 27.0% kids, 16.2% subadults, and 14.3% males. However, differences were found between seasons ($X^2 = 89.44$; $d.f. = 9$; $P < 0.0001$). Females represented the lowest percentage in spring (39%) and the highest in winter (46%), in contrast to the subadult class, with 19% in spring and 13% in winter. Males had the lowest percentage in summer (13%) and the highest in autumn (15%). The kid class was very stable throughout the year, representing 26.5%, 26.9%, 27.0%, and 27.3% of the population for winter, spring, summer, and autumn, respectively. A different seasonal altitudinal distribution was observed in males and females (Fig. 1). The male:female ratio was 0.33. Fertility rates were 66%, 55%, and 58% for 2001, 2002, and 2003, respectively.

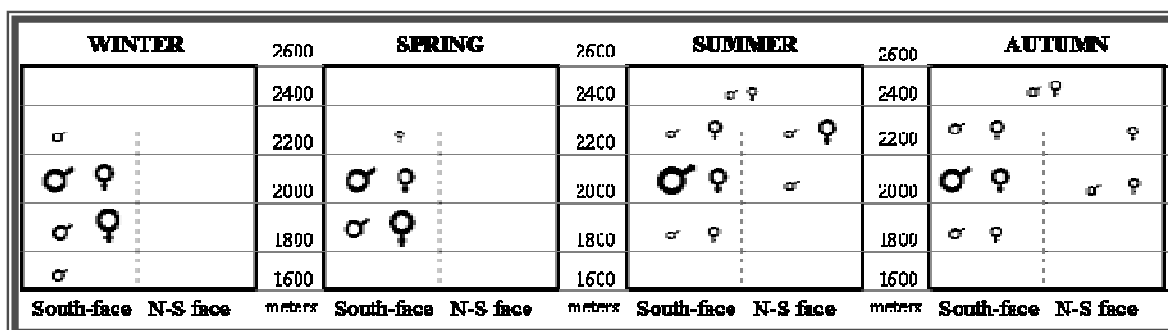


Fig. 1. Male and female presence for altitudes and seasons in the study area. The size of each symbol is proportional to its percentage of the total in each class. Only percentages higher than 3% were printed in this figure. An increase of 5% represented an increase of 2 points in symbol size. The central vertical line represents the mountain, and divides it in south-face (mainly south facing) and N-S face (with zones facing North and South).

The apparent affinity between males was around 73%, the highest value being in summer (81%) and the lowest in autumn (59%). For females, it was around 97% for the whole year. The highest apparent affinity for females from males was in spring (35%) and the lowest in summer (24%). The highest apparent affinities for males from females were in spring and autumn (59%) and the lowest in summer (45%). Groups most observed were male groups, followed by FKS and mixed groups. However, differences by seasons were observed. Percentage and size of each group type for seasons and the whole year are shown in Table 1.

Table 1. Percentage, mean group size with the standard error (SE), median and typical group size (TGS) of the different group types (male, female, female with offspring—FKS, mixed, and subadult groups) of Pyrenean chamois for the whole year, and percentages and means with the SE for each season.

Groups	TOTAL				WINTER		SPRING		SUMMER		AUTUMN	
	%	$\bar{X} \pm SE$	Median	TGS	%	$\bar{X} \pm SE$	%	$\bar{X} \pm SE$	%	$\bar{X} \pm SE$	%	$\bar{X} \pm SE$
Male	35	2.2 ± 0.08	1.0	4.4	35	2.4 ± 0.20	25	2.2 ± 0.17	36	2.8 ± 0.17	42	1.7 ± 0.09
Female	6	1.9 ± 0.12	1.0	3.0	6	2.2 ± 0.30	10	1.8 ± 0.21	6	1.8 ± 0.20	3	2.0 ± 0.32
FKS	31	11.0 ± 0.48	7.0	26.7	34	9.4 ± 0.69	31	8.7 ± 0.49	36	12.8 ± 0.98	25	11.9 ± 1.18
Mixed	21	21.6 ± 1.00	14.0	45.1	22	18.4 ± 1.68	21	25.0 ± 2.46	16	26.3 ± 2.38	26	17.9 ± 1.33
Subadult	7	4.7 ± 0.28	4.0	7.4	3	4.3 ± 1.33	13	4.7 ± 0.43	6	4.7 ± 0.53	4	4.7 ± 0.55

3.2. Habitat selection

Pyrenean chamois groups were observed in unexpected proportions in relation to their availability in the study area for the predominant vegetation cover ($X^2 = 198.87$; $d.f. = 12$; $P < 0.0001$), altitude ($X^2 = 256.32$; $d.f. = 16$; $P < 0.0001$), slope orientation ($X^2 = 67.26$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$), and distance from an escape terrain ($X^2 = 99.50$; $d.f. = 8$; $P < 0.0001$). Males and females presented different proportions for each variable ($X^2 = 1370.23$; $d.f. = 9$; $P < 0.0001$; $X^2 = 1446.26$; $d.f. = 12$; $P < 0.0001$; $X^2 = 176.06$; $d.f. = 3$; $P < 0.0001$; $X^2 = 373.71$; $d.f. = 6$; $P < 0.0001$, for predominant vegetation cover, altitude, slope orientation, and distance from an escape terrain, respectively). Proportions are shown in Fig. 2.

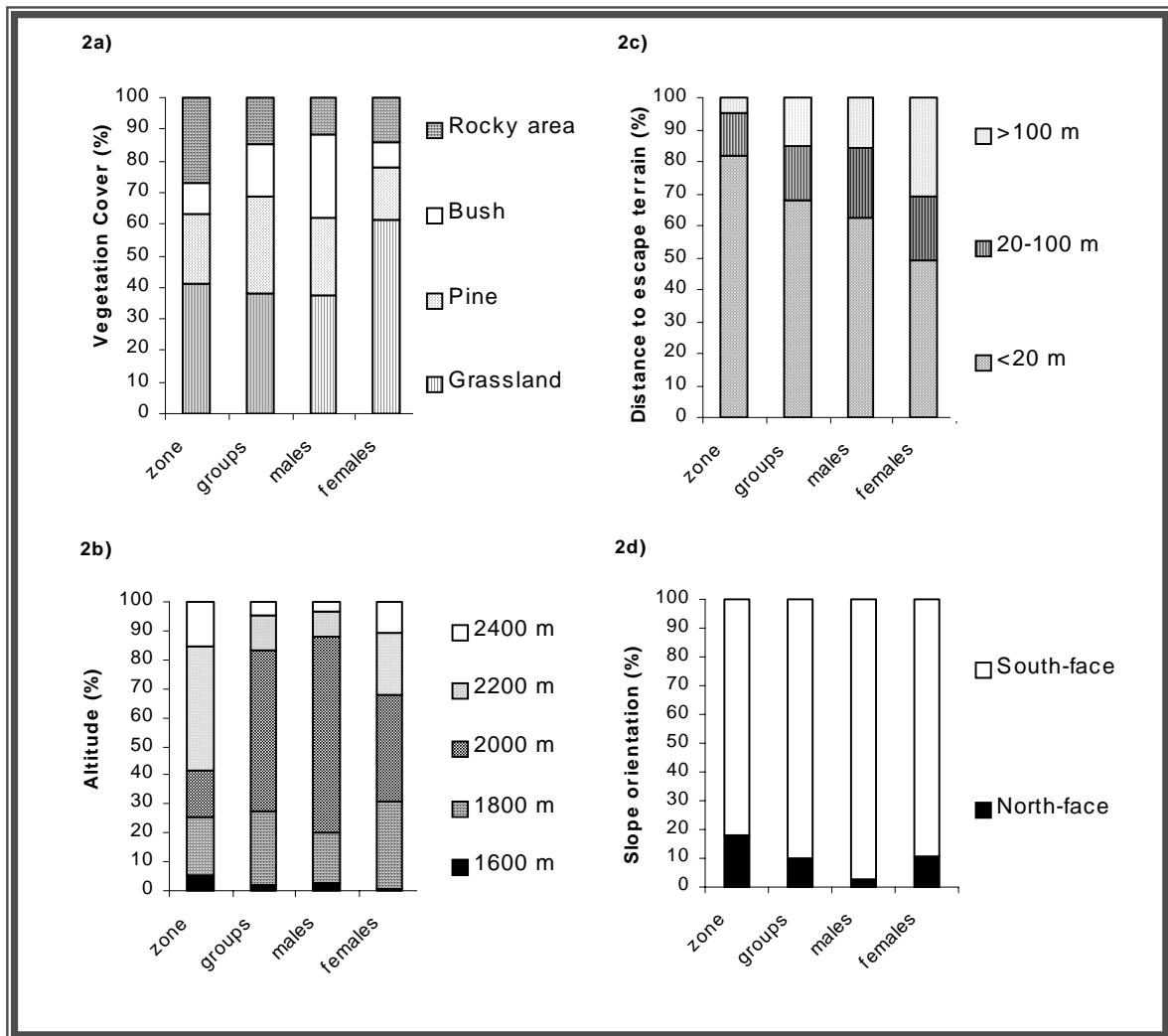


Fig. 2. Habitat parameters (predominant vegetation cover, altitude, distance from an escape terrain, and slope orientation) in the study zone compared to the selection made by the total groups of Pyrenean chamois, and for all males and females separately.

In accordance with the multivariate analysis made with Spad to characterize each group class, male groups were significantly characterized ($P < 0.001$) as staying between 2000 and 2200 m (test value = 12.73) or between 1600 and 1800 m. ($tv = 5.78$), in bush area or pine forest ($tv = 7.09$ and 3.42 , respectively), less than 20 m from an escape terrain ($tv = 5.85$), and with a strong disposition to stay on a South facing slope ($tv = 5.85$). Also, a higher presence of male groups was observed in autumn ($tv = 5.22$). In contrast, they were negatively related ($P < 0.001$) with grassland areas ($tv = -10.39$), distances higher than 100 m from an escape terrain ($tv = -7.72$), altitudes between 1800-2000; 2200-2400; and 2400-2600 m ($tv = -10.38$, -5.95 , and -4.38 , respectively), North facing slope ($tv = -5.97$), and spring ($tv = -5.83$). The remaining categories had no effect in this class.

For female groups, a positive effect was described ($P < 0.001$) only for spring ($tv = 4.00$) and a negative effect ($P < 0.001$) only for autumn (-4.80). The remaining categories had no effect, probably due to the few observations made in this class.

Comparatively with other groups, FKS groups were mainly characterized ($P < 0.005$) as being slightly more likely to occupy North facing slopes ($tv = 7.24$), staying between altitudes of 2200-2400 and 1800-2000 m ($tv = 5.52$ and 4.93 , respectively), in grassland areas ($tv = 5.52$), having a higher presence in summer ($tv = 3.35$) and being found at a distance from an escape terrain higher than 100 m ($tv = 2.81$). In contrast, FKS groups were negatively correlated ($P < 0.005$) with altitudes from 2000 to 2200 m and from 1600 to 1800 m ($tv = -8.19$, and -2.93 , respectively), bush areas ($tv = -8.10$), South facing slope ($tv = -7.18$), autumn ($tv = -4.25$), and distances lower than 20 m from an escape terrain (-2.63). The remaining categories had no effect for this class.

Mixed groups were characterized ($P < 0.001$) as staying more than 100 m from an escape terrain ($tv = 6.28$), in grassland areas ($tv = 4.47$), predominantly between 1800-2000 m ($tv = 4.26$) and with a high presence in autumn ($tv = 3.56$). In contrast, they were negatively correlated ($P < 0.005$) with altitudes from 2000 to 2200 m, and from 1600 to 1800 m ($tv = -4.52$ and -2.55 , respectively), summer ($tv = -4.18$), distances lower than 20 m from an escape terrain ($tv = -4.16$), and bush or pine areas ($tv = -2.90$ and -2.80 , respectively). The remaining categories had no effect for this class.

Subadult groups were positively related ($P < 0.001$) with spring ($tv = 6.63$) and distances between 20 and 100 m from an escape terrain. In contrast, they were negatively related ($P < 0.005$) with autumn and winter ($tv = -3.91$ and -2.84 , respectively), and an altitude from 2200 to 2400 m ($tv = -2.82$). The remaining categories had no effect for this class. Seasonal evolution for the 3 main group classes: male, FKS and mixed groups is shown for altitude and predominant vegetation cover variables in Fig. 3, and for distances from an escape terrain in Fig. 4.

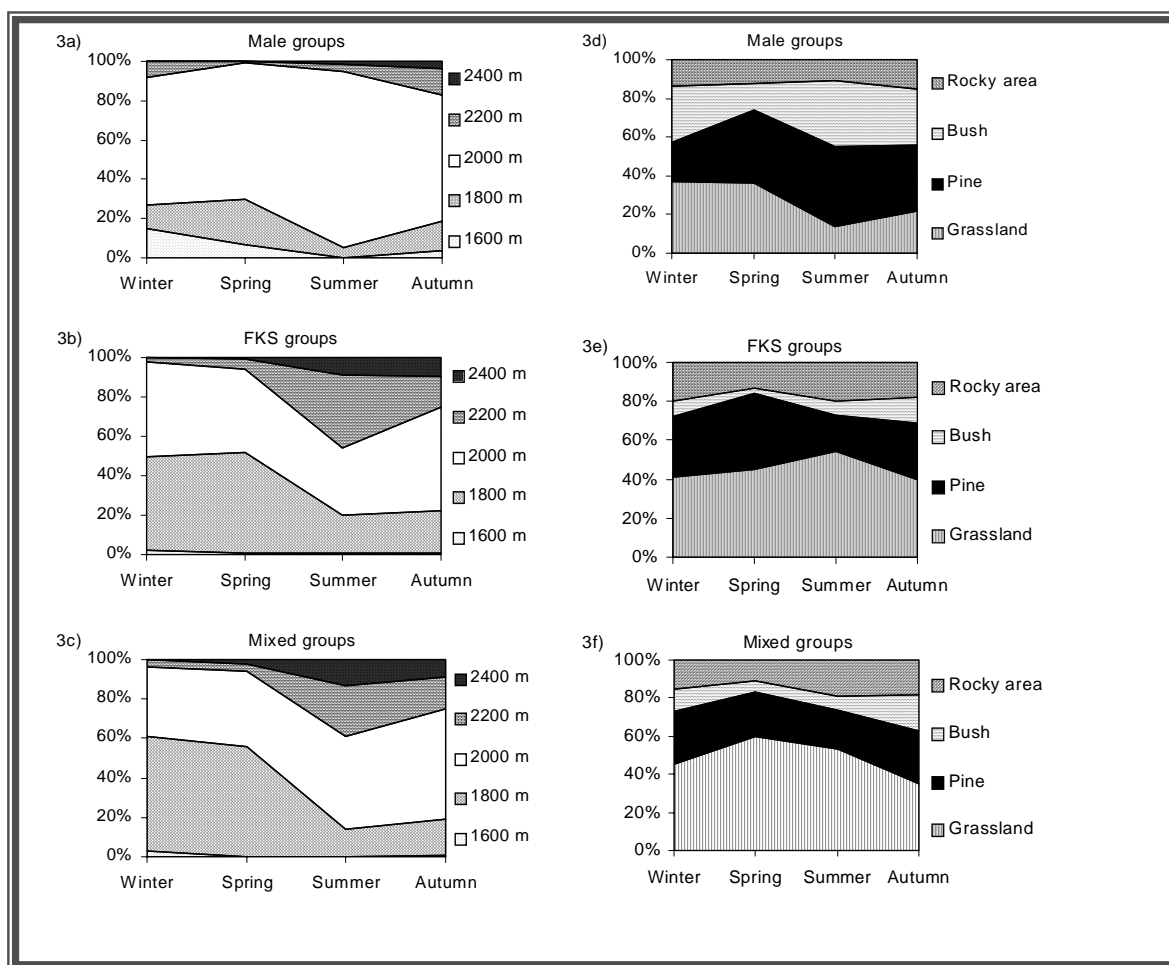


Fig. 3. Habitat parameters -altitude (3a, 3b, and 3c) and predominant vegetation cover (3d, 3e, 3f)- throughout the year for male, female with offspring (FKS), and mixed groups.

3.3. Group size

After applying the general model of SAS, in winter only the composition of groups had an effect in group size ($X^2 = 233.28$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$), with a tendency for distance from an escape terrain and habitat ($X^2 = 5.77$; $d.f. = 2$; $P = 0.0558$; $X^2 = 7.28$; $d.f. = 3$; $P = 0.0636$, respectively). With regard to spring, the composition of groups and distances from an escape terrain were statistically significant ($X^2 = 353.31$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$; $X^2 = 19.11$; $d.f. = 2$; $P < 0.0001$, respectively). In the case of summer, group size was dependent on composition of groups, habitat, altitude and distance from an escape terrain ($X^2 = 309.35$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$; $X^2 = 31.38$; $d.f. = 3$; $P < 0.0001$; $X^2 = 35.29$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$; $X^2 = 9.23$; $d.f. = 2$; $P = 0.0099$, respectively). Autumn was similar to summer, with an effect of composition of groups, habitat, altitude and distance from an escape terrain ($X^2 = 592.02$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$; $X^2 = 21.62$; $d.f. = 3$; $P < 0.0001$; $X^2 = 46.77$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$; $X^2 = 9.63$; $d.f. = 2$; $P = 0.0081$, respectively).

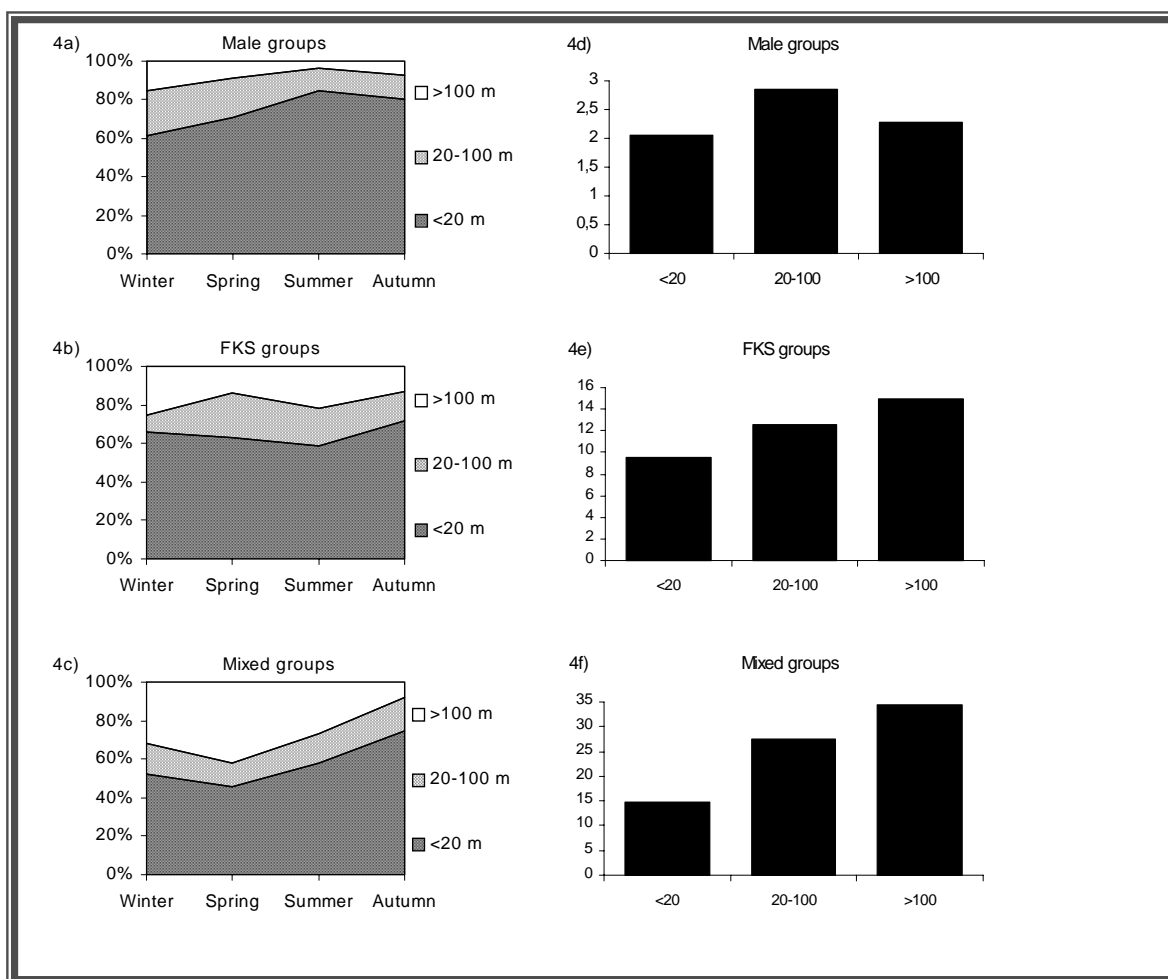


Fig. 4. Distances from an escape terrain for male, female with offspring (FKS), and mixed groups throughout the year (figures 4a, 4b, and 4c), and their mean group size in relation to the 3 categories of distances from an escape terrain: <20m; 20-100m; >100m (figures 4d, 4e, and 4f).

Mixed groups were the biggest group type for the whole year ($P < 0.0001$ in all comparisons). FKS groups were bigger than male, female, and subadult groups ($P < 0.0005$) in all seasons. Subadult groups were bigger than male and female groups ($P < 0.05$) for the whole year, and male groups were bigger than female groups only in summer ($P < 0.0001$).

Group size was smaller in Pine forest than grassland, bush, and rocky ground area in summer and autumn ($P < 0.0001$ in all comparisons). In winter, only the grassland and bush areas had a bigger group size than pine forest ($P < 0.05$). For spring no differences were observed.

In winter, spring and summer groups were bigger at distances of more than 100 m from an escape terrain than distances of less than 20 m ($P < 0.05$). For spring and autumn, it was

also observed that groups from between 20 and 100 m from an escape terrain were bigger than groups located at less than 20 m ($P < 0.01$).

In summer, group size from 1800 to 2000 m was lower than from 2000 to 2200 m, and from 2200 to 2400 m ($P < 0.0001$). In autumn, group size from 2200 to 2400 m was higher than below 2200 m ($P < 0.05$) and, at the same time, group size from 1800 to 2000 m was lower than groups located above 2000 m ($P < 0.0001$). Mean size for male, FKS and mixed groups in relation to distances from an escape terrain is shown in Fig. 4.

4. DISCUSSION

4.1. Description of the population

Demographic parameters observed in this study were similar to those found in other Pyrenean chamois populations, although in the low range. The mean fertility rate of 60% observed in our population was in accordance with the mean values collected for Garin and Herrero (1987), but lower than the 70% reported by Pérez-Barbería and García-González (2004) as mean measure of different Pyrenean chamois populations. The sex ratio of 0.33 was similar to the sex ratio of 0.38 observed in Berducou et al. (1982), but lower than the 0.61 as a mean value of different Pyrenean chamois populations reported by Pérez-Barbería and García-González (2004). However, García-González and Hidalgo (1989) observed a sex-ratio of 0.30 in a hunting reserve, concluding that trophy hunting could largely help to account for the great deviation of sex ratio from 1. In fact, trophy hunters usually prefer to harvest males, as these individuals tend to have the largest body sizes and horns (Hutchins and Geist, 1987), including chamois, where little sexual dimorphism is observed. However, other factors have to be considered as effect in this male:female ratio, such as a possible higher winter mortality rate of males or differences in the vulnerability to predation (Berger and Gomper, 1999).

Only 21% of the total observations were mixed groups, meaning that 79% of the groups were segregated by sex. This sexual segregation was in accordance with Hamr (1985) and Shank (1985). The highest percentage of mixed groups was observed in autumn, the rut season, and the lowest in summer, when it was only 16% of total groups. These results were in

accordance with Gerard and Richard-Hansen (1992), observing for Pyrenean chamois a high frequency of groups without males in the summer period, with a peak in sexual segregation.

4.2. Habitat selection

Chamois has been associated with rocky and open vegetation areas (Lovari and Cosentino, 1986; Elsner-Shack, 1985), but Garcia-Gonzalez and Cuartas (1996) observed a Pyrenean chamois population living predominantly in a montane/subalpine forest. In our study, the predominant vegetation cover, where Pyrenean chamois groups were observed, was grassland, although only the pine and bush areas were used in a proportionally higher percentage than their presence in the zone. Therefore, a clear selection was observed only for pine and bush areas, but a confound effect could exist in relation to the grassland areas due to the high presence of this vegetation cover in the study zone. Other aspects to consider in the choice made by Pyrenean chamois population was the selection of altitudes from 1800 to 2200 m, South facing slopes and distances higher than 100 m from an escape terrain.

A clear relationship existed between the habitat selection made by Pyrenean chamois, sexual segregation, and an altitudinal migration during the year. This altitudinal migration in chamois has been described by several authors (Lovari and Cosentino, 1986; Pepin et al., 1992). However, Hamr (1985) described a different pattern of altitudinal migration between sexes, with males staying mostly below the tree line and females congregating both above and below it. In our study, a clear altitudinal pattern could be defined for FKS and mixed groups, formed mainly by females. For instance, only 6% of FKS groups were above 2200 m in spring compared to 46% in summer, and only 18% of mixed groups were below 2000 m in autumn compared to 61% observed in winter. In contrast, for male groups, this altitudinal migration was not so evident. In fact, male groups were very loyal to an altitude from 2000 to 2200 m during the year, where between 64% and 90% of the total male groups were observed, being the predominant group at this altitude. The smaller altitudinal migration observed in male groups in comparison with FKS and mixed groups had clear consequences in habitat selection parameters. Pine and bush areas were the predominant vegetation cover for male groups, with the highest value in summer, when practically all of them were between 2000 and 2200 m. In fact, pine and bush represented 67% of the predominant vegetation cover at this altitude. In contrast, for FKS and mixed groups the predominant vegetation cover was grassland. In addition, for FKS groups the migration to high altitudes in summer led to the highest presence

in grassland areas observed, with 45% of the zone above 2200 m being grassland. Some authors have described the importance of livestock in this altitudinal migration. Stewart et al. (2002) observed elk (*Cervus elaphus*) to use lower altitudes when cattle (*Bos taurus*) were not in the study area and higher altitudes when cattle were present. At the same time, Herrero et al. (1996) attributed the presence of livestock in the available supraforestal pastures to the lack of migration to higher altitudes in summer for their Pyrenean chamois population in comparison with other populations. In our case, after the appearance of livestock from 1600 to 2200 m in late June, a great part of females went to higher altitudes, where livestock was not allowed to go. However, when livestock disappeared from the zone in autumn, females did not return to lower altitudes. Therefore, the livestock effect is not so clear. Another cause of this altitudinal migration in summer could be the need to look for a better food supply, following the altitudinal seasonality of plants in mountainous areas. However, Gonzalez (1985) concluded for mouflon (*Ovis ammon*) that the altitudinal migration observed was caused mainly by the temperature increase rather than food requirements, because new grass shoots were growing in the lower areas these animals were abandoning. In addition, Elsner-Shack (1985) observed that reasons other than food determined the summer grouping of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*), but they were still obscure. Due to the difficulty of attributing this altitudinal migration to a single cause, the importance of pine and bush areas for males and grassland areas for female Pyrenean chamois should be considered.

4.3. Group size

The highest group sizes were found in grassland areas, in the higher altitudes, more than 100 m from an escape terrain, and they were formed mainly by mixed and FKS groups. The lowest group sizes were found in pine and bush areas, in the lowest and mid-altitudes, less than 20 m from an escape terrain, and they were formed mainly by male and female groups. This is in accordance with Pérez-Barbería and Nores (1994), who concluded that the presence of offspring was an important factor in determining the tendency to aggregate in Cantabrian chamois. At the same time, Gerard and Richard-Hansen (1992), studying a Pyrenean chamois population, concluded that the highest group sizes in summer in their study were due to a closer bond between females and kids in this season. Berducou and Bosses (1985) described for a chamois Pyrenean population the highest aggregation of individuals after the birth period, the mean group size being 2 times higher in June than in November.

High altitude sites are often steep and open with good visibility and, generally, terrain with greater visibility should decrease the risk of predation (Ouellet et al., 1996). According to Schaller (1977), mountain ungulates could be very dependent on steep and rugged terrain to avoid predation. However, an increase in group size in more open areas could also be considered a good antipredator strategy (Jarman, 1974). Dorrance and Lawrence (1976) reported that the depredation rate on domestic sheep (*Ovis aries*) was large in forested habitats, whereas the depredation rate in habitats like grassland and foothills was lower. The great presence of females with offspring in the higher altitudes and the higher distances from an escape terrain, specially in summer, when the risk of predation for offspring is supposed to be higher, suggests that females with offspring are safer in big groups in open grassland areas than in small groups close to an escape terrain. In fact, although only 5% of the study area was located more than 100 m from an escape terrain, the presence of mixed groups at this distance was around 24%, FKS around 18% throughout the year, whereas for male groups the figure was around 8%. Therefore, it could be concluded that 2 different strategies existed for predator avoidance in Pyrenean chamois, with males using zones close to an escape terrain and females with offspring selecting open areas with the aggregation of more individuals. However, further studies are needed in zones with a different pattern of distribution of variables, such as distance from an escape terrain, to confirm the results observed in our study area.

Although sexual segregation has been explained by factors like differential body size between sexes, or social factors (Main et al., 1996), the predation-risk hypothesis has received massive support to explain it in ungulates (Bleich et al., 1997; Festa-Bianchet, 1988; Miquelle et al., 1992). According to this hypothesis, females have behavioural patterns that improve the survival of offspring, whereas males segregate and associate with other males to learn foraging patterns that maximize seasonal intake of food (Main et al., 1996). This fact is in accordance with the highest affinity between males observed in our study in summer. In addition, one of the predictions for this hypothesis is that the sexual segregation will be higher after the birth period, when offspring are more vulnerable, consistent with the sexual segregation peak observed in summer in the present study. Therefore, the habitat selection of Pyrenean chamois could follow this reproductive strategy, resulting in a different pattern of altitudinal migration between sexes and, in accordance, a high level of sexual segregation. Nevertheless, due to the relationship between variables such as altitude and predominant vegetation cover, the present results could be conditioned by the characteristics of the study area selected. Therefore, further studies are needed to confirm these results in other study areas. In addition, further

investigation is needed to evaluate other factors involved in the different pattern of habitat selection and altitudinal migration between sexes, as there could be differences in diet quality.

5. LITERATURE CITED

- Berducou, C., and P. Bousses. 1985. Social grouping patterns of a dense population of chamois in the western pyrenees national Park, France. Pp. 166-175 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Berducou, C., J. P. Besson, and Gardes Moniteurs du P.N.P.O. 1982. Dynamique des populations d'isards du Parc National des Pyrénées Occidentales de 1968-1981. *Acta Biologica Montana* 1:153-175.
- Berger, J., and M. E. Gompper. 1999. Sex ratios in extant ungulates: products of contemporary predation or past life histories? *Journal of Mammalogy* 80: 1084-1113.
- Bleich, V. C. 1999. Mountain sheep and coyotes: patterns of predator evasion in a mountain ungulate. *Journal of Mammalogy* 80:283-289.
- Bleich, V. C., R. T. Bowyer, and J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in Mountain Sheep: Resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:1-50.
- Cameron, A. C., and P. K. Trivedi. 1998. Regression analysis of count data. Univesity Press. Cambridge, United Kingdom.
- Dorrance, M. J., and D. R. Lawrence. 1976. Predation losses of domestic sheep in Alberta. *Journal of Range Management* 29:457-460.
- Elsner-Shack, I-Von. 1985. What is Good Chamois Habitat? Pp. 71-76 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Ferrari, C., and G. Rossi. Preliminary observations on the summer diet of the Abruzzo Chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*). Pp. 85-92 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity and predator avoidance. *Oecologia* 75:580-586.
- Folch, R. 1981. La vegetació dels Països Catalans. Ketres Editora. Barcelona, Spain.
- Garcia-Gonzalez. R., and P. Cuartas. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 88:15-23.
- Garcia-Gonzalez. R., and R. Hidalgo. 1989. Census ans summer-autumn distribution of Pyrenean chamois in "Los Valles" National Hunting Reserve (Spain). In: *Symposium Chamois*, Ljubljana 1988:255-241. C.I.C. Paris, France.
- Garin. I., and J. Herrero. 1997. Distribution, abundance and demographic parameters of Pyrenean Chamois (*Rupicapra p. pyrenaica*) in Navarre, Western Pyrenees. *Mammalia* 61:55-63.
- Gerard, J. F., and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organisation of a Pyrenenan chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes* 28:111-122.
- Gonzalez, G. 1985. Seasonal fluctuations in the spatial distribution of chamois and mouflons on the Carlif Massif, Pyrenees. Pp. 117-123 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.).

- Croom Helm. London, United Kingdom.
- Gurri, F. 1997. Cadí-Moixeró Parc Nacional, Pedraforca Paratge Natural. Pp. 62-77 in Parcs Naturals de Catalunya. Editorial 92. Barcelona, Spain.
- Hamr, J. 1985. Seasonal home range size and utilisation by female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Northern Tyrol. Pp. 106-116 in The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Hamr, J. 1988. Disturbance behaviour of chamois in an alpine area of Austria. Mountain Research and Development 8:65-73.
- Hastie, T., R. Tibshirani, and J. Friedman. 2001. The elements of statistical learning. Data Mining, Inference, and Prediction. Springer-Verlag New York Inc. New York, New York.
- Herrero, J., I. Garin, A. Garcia-Serrano, and R. Garcia-Gonzalez. 1996. Habitat use in a forest Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) population. Forest Ecology and Management 88:25-29.
- Hutchins, M., and V. Geist. 1987. Behavioural considerations in the management of mountain dwelling ungulates. Mountain Research and Development 7: 135-142.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. Behaviour 48:215-266.
- Lovari, S., and R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*). Bolletino di Zoologia 53: 73-78.
- Main, M. B., F. W. Weckerly, and V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates. New directions for research. Journal of Mammalogy 72:449-461.
- Marco, X., D. Garcia-Ferre, and J. Garcia-Petit. 1995. Isard. Pp. 159-165 in Els grans mamífers de Catalunya i Andorra. J. Ruiz-Olmo y A. Aguilar (eds.). Lynx Ediciones. Barcelona, Spain.
- Miquelle, G. G., J. M. Peek, and V. Von Baleberge. 1992. Sexual segregation in the Alaskan Moose. Wildlife Monographs 122: 1-57.
- Nascetti, G., S. Lovari, P. Lanfranchi, C. Berducou, S. Mattiucci, L. Rossi, and L. Bullini. 1985. Revision of *Rupicapra* Genus. III. Electrophoretic studies demonstrating species distinction of chamois populations of the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. Pp. 56-62 in The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Ouellet, J-P., J. Ferron, and L. Sirois. 1996. Space and habitat use by threatened Gaspé caribou in South-eastern Quebec. Canadian Journal of Zoology 74:1922-1933.
- Pepin, D., P. Menaut, L. Desneux, and B. Cargnelutti. 1992. Seasonal changes in the use of space by isards (*Rupicapra pyrenaica*) in a protected area. Pp. 327-330 in Ongules/Ungulates 91. F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez and S. Aulaguier (eds.). Toulouse, France.
- Perez-Barberia, F. J. 1994. Biología, Ecología y Caracterización Genética del Rebeco Cantábrico (*Rupicapra pyrenaica parva*). Universidad de Oviedo. Oviedo, Spain.
- Perez-Barberia, F. J., and C. Nores. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. Acta Theriologica 39:295-305.
- Perez-Barberia, F. J., and R. Garcia-Gonzalez. 2004. Rebeco - *Rupicapra pyrenaica*. In Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles (L. M. Carrascal y A. Salvador, Ed.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>.
- Schaller, G. B. 1977. Mountain monarchs: wild sheep and goats of the Himalaya. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.

-
- Schröder, W. 1985. Management of mountain ungulates. Pp. 179-196 in The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Shank, C. C. 1985. Inter- and intra-sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. Zeitschrift für Säugetierkunde 50:117-125.
- Stewart, K. M., R. T. Bowyer, J. G. Kie, N. J. Cimon, and B. K. Johnson. 2002. Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. Journal of Mammalogy 83:229-244.

Capítulo 3

Pasture quality in relation to sexual segregation in a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*)



ABSTRACT

*Sexual segregation, defined as spatial separation of sexes outside the mating season, has been observed in several studies of Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). Different hypotheses, such as the body size dimorphism hypothesis and the reproductive strategy hypothesis, have been formulated to explain this behavior. The main prediction of the body size dimorphism hypothesis is for males to stay in zones with lower pasture quality than females, in stark contrast to the reproductive strategy hypothesis, where males are expected to stay in zones with higher pasture quality than females. The aim of this work was to study these predictions and the diet selective character of Pyrenean chamois. 4 specific zones, 1 preferred by males and 3 by females, were selected inside an area where sexual segregation had been observed. Pasture and faecal samples were collected from these zones from 2001 to 2003 to study the nitrogen content of pasture (PN), as an indicator of forage quality, and the nitrogen content of faeces (FN), as an indicator of diet quality. No differences were found in PN between different zones, occupied by chamois, due to the altitudinal migration of females during the year. A bad correlation was obtained between PN and FN in the 4 zones studied, due to the high selective character of Pyrenan chamois when feeding. The body size dimorphism hypothesis was rejected, and the claim of the reproductive strategy hypothesis that diet quality is a factor involved in sexual segregation is reconsidered for species with a high selective character such as Pyrenean chamois.*

1. INTRODUCTION

Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*; family *Bovidae* and subfamily *Caprinae*), is a mountain ungulate of the Pyrenean mountain range (Nascetti et al., 1985). In general, members of the *Caprinae* subfamily are highly gregarious species, living in herds of females with kids and young or in all-male groups. This segregation of the sexes in adults is only broken during the rut, when they form mixed groups of both sexes and all ages (Alados, 1985). Male mating strategies of ungulates can range from non-territorial following, in which males search for females during the rut and try to defend them from other males, to the defence of female grounds and to territorial strategies, including single territories, clustered territories and leks (Gosling, 1986; Clutton-Brock et al., 1993). Within the *caprinae* subfamily, the strategy of following is the most widespread mating system. Nevertheless, Hardenberg et al. (2000) concluded that the mating strategy of adult male Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) in their study area consisted of early occupation and individual defence of clustered mating territories in summer, this probably being the first documentation of this mating strategy in a mountain ungulate. Other authors reported a high aggregation of males in summer, with the formation of big male groups (Berducou and Bousses, 1985; Lovari and Cosentino, 1986; Shank, 1985).

In addition to the sexual segregation observed in Dalmau et al (2005), other authors have been described sexual segregation in Pyrenean chamois (Gerard and Richard-Hansen, 1992) and different subspecies of chamois; Alpine chamois (Hamr, 1985; Shank, 1985), Apennine chamois (*R. pyrenaica ornata*—Lovari and Cosentino, 1986), and Cantabrian chamois (*R. pyrenaica parva*—Perez-Barberia and Nores, 1994).

Sexual segregation has received much attention recently (Bleich et al., 1997; Main et al., 1996; Mooring et al., 2003), and a large number of hypotheses to explain this fact in ungulates have been proposed. Main et al. (1996) summarised them in 3 main hypotheses: the sexual dimorphism body size hypothesis, the reproductive strategy hypothesis, and the social factors hypothesis. Later, another one was proposed, the activity budget hypothesis (Ruskstuhl, 1998). The social factors hypothesis is based on different ontogenic behaviour between males and females. From a young age, male ungulates would prefer to interact and play with each other, causing the formation of male and female groups in adulthood (Bon and Campan, 1996). The activity budget hypothesis proposes that sexual differences in time spent active (grazing or

walking) versus inactive (lying or standing) are the main factor leading to sexual segregation (Rusekstuhl, 1998). In contrast, forage quality is central to the sexual dimorphism body size and the reproductive strategy hypotheses.

According to the sexual dimorphism body size hypothesis, sexual segregation occurs because sexual differences in body size lead to different energy requirements and hence food selection, with males exploiting more abundant and lower quality forage than smaller-bodied females, who must be more selective for less common high-quality forage (Clutton-Brock et al., 1987; Illius and Gordon, 1987; Main et al., 1996). Illius and Gordon (1987) suggested that sexual segregation occurs when males are about 20% larger than females. Loison (1995), using data from 4 sites in the Pyrenees and partially eviscerated Pyrenean chamois, described a range between 18% and 40% in dimorphism, with effects of sex, site, and the interaction between sex and site. In addition, a recent study has described the highest degree of body size dimorphism as a difference of 31% in body weight (using eviscerated weight and horn length) between males and females of Alpine chamois (Bassano et al., 2003).

The reproductive strategy hypothesis suggests that males and females pursue different strategies to maximize reproductive success, with males maximizing body condition for the mating season and females maximizing offspring survival. Sexual segregation is higher when offsprings are more vulnerable to predation, with females selecting safer zones than males, which select for zones with higher pasture quality (Bleich et al., 1997; Festa-Bianchet, 1988; Mooring et al., 2003). Dalmau et al. (2005) observed the peak of sexual segregation in summer and an altitudinal migration of females in this season, but diet quality was not studied.

The sexual dimorphism body size and the reproductive strategy hypotheses are in clear opposition when diet quality is taken into account. In the present study, 2 predictions are discussed for Pyrenan chamois. (1) Females select zones with higher quality forage than males (sexual dimorphism body size hypothesis). (2) Males select zones with higher quality forage than females after the birthing period (reproductive strategy hypothesis). Pasture nitrogen (PN) where animals fed was studied, as an indicator of forage quality.

Chamois was defined by Hofmann (1989) as an intermediate feeder, able to vary its feeding habits when abundance of food resources changes. In addition, it has been defined as a highly selective species by other authors (Aldezabal et al., 2002; Catusse et al., 1996; Ferrari

and Rossi, 1985). For a species with a high selective character, PN might not be a good measure of diet quality, because the parts of pasture selected by animals is unknown. To study the selective character of Pyrenean chamois, PN could be compared with the faecal nitrogen (FN) of animals feeding in these pastures. As an estimator of diet quality, FN has been widely used in the literature in free-ranging ungulates, beginning in the late 1940s for domestic species and in 1970s in wild ruminants (Wehausen, 1995). It has been used in roe deer (*Capreolus capreolus*), fallow deer (*Cervus dama*), and sika deer (*Cervus nippon*—Putman and Hemmings, 1986); impala (*Aepyceros melampus*), and blue wildebeest (*Connochaetes taurinus*—Wrench et al., 1997); red deer (*Cervus elaphus*—Garin et al., 2001); bighorn sheep (*Ovis canadensis*—Blanchard et al., 2003; Festa-Bianchet, 1988); and Pyrenean chamois (Aldezabal et al., 2002).

The aim of this study was to test the sexual dimorphism body size hypothesis and the reproductive strategy hypothesis in relation to the pasture quality of zones selected for males and females. At the same time, the selective character of Pyrenean chamois was studied comparing the PN and FN values.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Study area

This study was conducted in the Cadí-Moixeró Nature Reserve, in the North-east of Spain (42°15'N, 1°41'E). The Nature Reserve, a mountainous region binding to the Pyrenees, lies between an altitude of 800 and 2648 m. In the whole Nature Reserve a population of 2300 chamois has been estimated recently. In the zone where this study was conducted, an area of 12 km² situated in the central part of the Nature Reserve between 1600 and 2500 m, a population between 250 and 300 chamois was estimated from census from 2001 to 2003. More information about the study area is given in Dalmau et al. (2005).

Four subzones were selected within the study area for the greater affluence of chamois in different seasons of the year, and the differences detected primarily in male and female presence.

Zone A, situated between 2000 and 2300 m, was identified as an area where males were the predominant sex during the year. The zone had a combination of different habitats, with 53% of subalpine meadow (the *Festucetum scopariae* plant community being predominant), 21% of rocky ground area, 24% of scrub area (*Juniperus nana* and *Rhododendron ferrugineum*) and 3% formed by woods of *Pinus uncinata*.

Zone B, situated between 1800 and 2100 m, was chosen for the great affluence of chamois, mainly of females, between March and June. This area consisted of 58% of subalpine meadow, 23% of *Pinus uncinata* forest, 17% of scrub area and 2% of rocky ground area. The vegetation of this site, especially between 1800 and 1900 m., is very different from the rest of the zone because of the high concentration of faeces from cattle (*Bos taurus*) and sheep (*Ovis aries*). Cattle (100-150 heads) used this zone from late June to early September and sheep (150 heads) were present from September to late October.

Zone C, situated between 2300 and 2500 m, was the highest of the 4 areas studied, located at the top of the mountainside. Herds of chamois could be seen in this zone from June to November. Alpine meadow, occupying 72% of the area, was the predominant habitat, the rest being rocky ground. A small herd of 20 horses grazed in this area during summer and early autumn every year.

Zone D, situated between 2100 and 2300 m, was a typical zone for herds of chamois between August and November, before the first snows. The predominant habitat was a mix of subalpine and alpine meadows, representing 79% of the area, the rest being rocky ground. The zone C horses could also be observed in this area, but only in late summer or early autumn.

The 4 areas were 24% of the total study area (A-3.6%, B-2.2%, C-14.1%, and D-4.1%). The area occupied for each zone was calculated using a random table of coordinates with a selection of 2,400 waypoints that were observed in situ with the help of a Global Positional System (Garmin GPS 12, Garmin International Inc., Olathe, Kansas). The same system was used to describe the main habitats of the 4 subzones (Dalmau et al., 2005). In total, they represented 40% of the whole grassland area, 21% of the rocky ground area, 12% of the bush area, and 3% of the total *Pinus uncinata* forest.

2.2. Sampling procedure

During a 3-year period, from 2001 to 2003, observations of Pyrenean chamois groups were made during foot surveys. 2 individuals were considered to be part of the same group if they were less than 50 m apart (Berducou and Bousses, 1985; Ferrari and Rossi, 1985). Solitary animals were recorded as groups of 1. Each individual was classified according to sex (male or female) and age (adult, kid or subadult). Kids were born mainly between late May and late June. In accordance with Gerard and Richard-Hansen (1992), one-year-old kids arbitrarily became subadults all at once when the first newborn kid of the following generation was observed. Only those groups in which all individuals could be classified were included in the study. Groups were divided into 5 main categories: males, females, females with offspring (FKS), mixed (groups with at least 1 adult male and 1 adult female) and subadult groups (formed mainly by subadult groupings, with or without adult males). The apparent affinity between males was calculated by dividing males observed with other males by the total number of males (Berducou and Bousses, 1985). The same was done with females. The apparent affinity between sexes was calculated dividing the presence of males or females in mixed groups by the total number of individuals of each sex. A total of 2402 groups were observed, but only the groups inside the 4 subzones selected were considered for the present study.

Pasture and faecal samples were collected throughout the year at the 4 particular locations, and their N content was determined. Samples (1 or 2) randomly cut from the global pasture present in each zone were collected every month when the snow cover allowed it. A total of 85 forage samples were collected: 28, 38, 13, and 6, for zones A, B, C, and D, respectively. Only zone B had samples from all seasons over the 3 years. Data for zone A were collected from spring 2001. In zones C and D, pasture and faecal samples were taken during the last spring, summer and early autumn. An average of 4 samples of fresh faeces from adult Pyrenean chamois were collected in each place where pasture samples were taken. The smaller faeces were rejected as they were possibly from non adult individuals. A total of 300 faecal samples were collected: 112, 119, 45, and 24 for zones A, B, C, and D, respectively.

The 4 calendar seasons were used for this study due to the growth pattern of pasture annual cycle of Pyrenean chamois. Winter was defined as January to March, after the rut season, during the coldest months of the year. Spring was defined as April to June, including the birth period. Summer, from July to September, after the birth period, included the driest

and hottest months of the year. Lastly, autumn, from October to December, included the prerut and rut season for Pyrenean chamois.

2.3. Chemical analyses

Pasture and faecal samples were dried for 72 hours after collection, at 60°C in a forced air oven. The dried faecal samples were milled in a cyclotec mill using a 1 mm sieve, and the pasture samples in a type O hammer mill, with a 1 mm sieve. Nitrogen content was determined by the Kjeldahl method (AOAC, 1990), and expressed on a dry matter (DM) basis. Pasture and faecal DM were calculated by drying a subsample of 1 g for faeces and 3 g for pasture, at 103 °C in a forced air oven for 24 hours.

2.4. Statistical analyses

To compare proportions of classes of individuals (male, female, kid, and subadult) or group type (male, female, FKS, mixed, and subadult groups) between zones or seasons, a chi-square test was used. A general model from the Statistical Analysis System (SAS; software SAS Institute Inc., 1999-2001) was used to test differences in group size (dependent count variable). The model contained effects of zone, group type, season and their interactions. Although a Poisson regression was applied as a first step, deviance divided by degrees of freedom as an estimator of overdispersion was 9.60, significantly higher than 1, and in consequence a negative binomial regression was applied to the model (Cameron et al., 1998). The season effect was rejected ($X^2 = 2.82$; $d.f. = 3$; $P = 0.4202$). To eliminate empty cells, a new model was used with effects of zone, group type and their interaction. The residual maximum likelihood was used as a method of estimation. The least squares means of fixed effects (LSMEANS) was used when analysis of variance indicated significant differences.

A general linear model from SAS was used for the nitrogen value in pasture and faeces. For PN (dependent variable), the effects of year, season, and zone were included in the model. However, the year effect was rejected ($F = 0.27$, $d.f. = 2$, $P = 0.7636$). To eliminate empty cells, 3 comparisons were made between zones A and B, with data from the whole year; A, B, and C, with data from spring, summer and autumn; and A, B, C, and D, with data from summer and autumn. For FN (dependent variable), the effects of year, season and zone were included in the model. As only season effect was significant ($F = 16.85$, $d.f. = 3$, $P < 0.0001$), a new model

was considered, where only the relationship between season and FN was studied to eliminate empty cells. In both cases, residual maximum likelihood was used as a method of estimation. The LSMEANS adjusted to Tukey's honestly significant difference (HSD), as a test of multiple comparison, was used when analysis of variance indicated significant differences.

Before testing the relationship between PN and FN, the average of the 4 faecal samples collected for each pasture sample was calculated. The mean of SE for all groups of samples was 0.11, ranging between 0.02 and 0.78 (where only 2 samples were obtained). Polynomial regression was used to check for non linear relationships between PN and FN, but it was rejected for quadratic ($P = 0.0819$) and cubic ($P = 0.6181$) effects. Logarithmic regression was also rejected due to a low R^2 . In consequence, simple regression analysis was used. In addition, a t -test was used to compare mean PN and FN values in each zone. In all cases, the accepted significance level was set at $P < 0.05$.

3. RESULTS

3.1. Composition of the population in the selected zones

A total of 998 groups of Pyrenean chamois were observed in the 4 zones studied (42% of the total observations in 24% of the whole study area). Male, female, FKS, mixed, and subadult groups represented 39%, 4%, 27%, 24%, and 6%, respectively, in the 4 zones selected, compared to 35%, 6%, 31%, 21%, and 7%, respectively, observed in the whole study area. These groups were formed of 13264 Pyrenean chamois, with 1903 males and 5548 females, representing around 60% of the total population, total males, and females of the whole study area (22082; 3162; 9378, respectively). In consequence, the male:female ratio, 0.33, was the same that for the whole study area, 0.33.

3.2. Sexual Segregation

3.2.1. Individual classes

In zone A, 68% of the total males were observed, with 16%, 7%, and 9% being in zones B, C, and D, respectively. For females, the figures were 14%, 33%, 32%, and 21% for

zones A, B, C, and D, respectively. Male:female ratios were 1.63, 0.18, 0.08, and 0.18 for zones A, B, C, and D, respectively. Therefore, male and female proportions were similar only for the B-D comparison ($X^2 = 0.85$; $d.f. = 1$; $P = 0.36$). There were differences in the distribution of each class of individuals for seasons in zones A ($X^2 = 171.44$; $d.f. = 9$; $P < 0.001$), B ($X^2 = 78.08$; $d.f. = 9$; $P < 0.001$), and C ($X^2 = 79.10$; $d.f. = 6$; $P < 0.001$), but not for zone D ($X^2 = 5.82$; $d.f. = 3$; $P = 0.1207$). Values for seasons and zones are shown in Table 1.

Table 1. Percentage of each class of individuals (male, female, kid, and subadult) in relation to the total, for seasons and zones (A, B, C, and D). Percentage of total individual observations, representing each season in the 4 zones (Global).

CLASS	WINTER		SPRING			SUMMER				AUTUMN			
	A	B	A	B	C	A	B	C	D	A	B	C	D
Male	44%	6%	45%	7%	11%	54%	8%	3%	9%	35%	16%	5%	6%
Female	27%	59%	25%	39%	36%	23%	50%	47%	47%	30%	44%	48%	48%
Kid	18%	27%	15%	33%	15%	14%	24%	27%	29%	22%	29%	30%	29%
Subadult	11%	8%	15%	21%	38%	9%	18%	23%	15%	13%	11%	17%	17%
Global	14%	21%	25%	60%	4%	27%	11%	70%	58%	34%	8%	26%	42%

The total percentage of females found with at least one other female was 96% in zone A, and 99% for zones B, C, and D, respectively. Males observed with at least one other male were 85%, 79%, and 66% for zone A, B, and C, respectively. The lowest value in these 3 zones was in autumn, with 75%, 56%, and 55%. The highest affinity between males was observed in zone D (91%). Nevertheless, a strong bias existed in this zone due to the presence of a big group of males in summer 2002, not observed before or after this year. The normally low number of males observed in the other periods increased the representativeness of this group.

3.2.2. Group composition

There were differences between zones in the percentage of type of groups observed ($X^2 = 328.08$; $d.f. = 9$; $P < 0.0001$). All groups were segregated by sex except the mixed groups. These groups represented 14%, 42%, 28%, and 32% for zones A, B, C, and D, respectively. Only 29% of total males were observed in mixed groups; 8%, 77%, 64%, and 67% for zones

A, B, C, and D, respectively. 60% of total females were observed in mixed groups; 61%, 77%, 46%, and 54% for zones A, B, C, and D, respectively.

Differences between seasons in the composition of groups were observed in zones A, B, C, and D ($X^2 = 36.87$; $d.f. = 12$; $P = 0.0002$; $X^2 = 39.67$; $d.f. = 12$; $P < 0.0001$; $X^2 = 29.30$; $d.f. = 8$; $P = 0.0003$; $X^2 = 9.67$; $d.f. = 4$; $P = 0.0464$, respectively). Zone comparisons and percentage by season are shown in Table 2.

Table 2. Percentage of male, female, female with offspring (FKS), mixed and subadult groups of Pyrenean chamois in the different zones by seasons (Wint= winter; Spr= spring; Sum=summer; Aut=autumn). The number of observations for season in each zone is also shown (n). Letters above the zone titles show the comparison between zones analysed with the chi-square test. The same letter represents no differences between zones.

	ZONE A ^a				ZONE B ^b				ZONE C ^c			ZONE D ^{bc}	
	n	68	123	145	166	44	85	42	49	10	120	51	49
Season	Wint	Spr	Sum	Aut	Wint	Spr	Sum	Aut	Spr	Sum	Aut	Sum	Aut
Male groups	69 %	53 %	74 %	61 %	5 %	13 %	17 %	39 %	0 %	4 %	22 %	4 %	22 %
Female groups	1 %	4 %	3 %	0 %	7 %	4 %	12 %	2 %	0 %	9 %	0 %	2 %	9 %
FKS groups	13 %	15 %	12 %	10 %	39 %	24 %	43 %	24 %	30 %	56 %	41 %	53 %	41 %
Mixed groups	12 %	14 %	6 %	21 %	49 %	55 %	24 %	29 %	50 %	23 %	35 %	37 %	26 %
Subadult groups	5 %	14 %	5 %	8 %	0 %	4 %	4 %	6 %	20 %	8 %	2 %	4 %	2 %

3.3.3. Group size

An average of 17, 30, 62 and 52 individuals were observed in zone A, B, C, and D, respectively, on days when animals were present. The general model for group size detected a group composition effect ($X^2 = 355.77$; $d.f. = 4$; $P < 0.0001$), an interaction between group composition and zone ($X^2 = 59.62$; $d.f. = 12$; $P < 0.0001$), and an interaction between zone and season ($X^2 = 22.85$; $d.f. = 6$; $P < 0.0008$). According to LSMEANS, group size had the general pattern of female = male = subadult < FKS < mixed groups. More specific comparisons for zones are shown in Fig. 1.

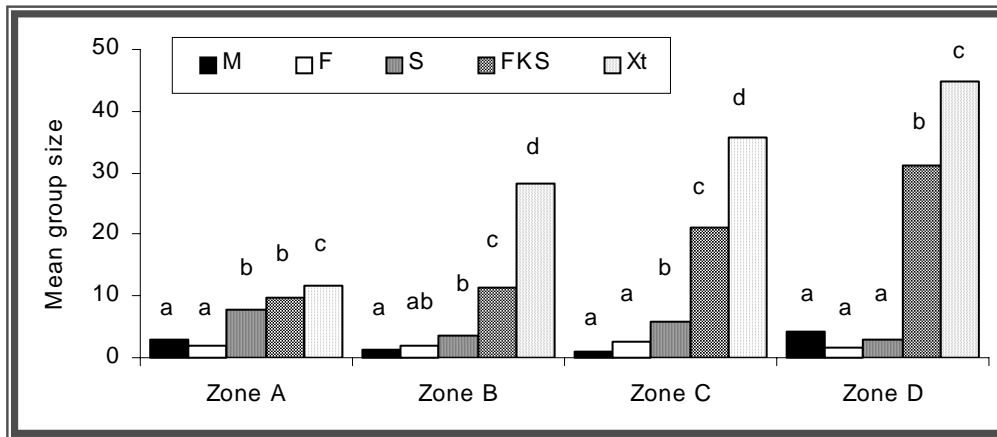


Fig. 1. Mean size of male (M), female (F), subadult (S), female with offspring (FKS), and mixed (Xt) groups for zones. Inside every zone the letters indicate significant difference at $P < 0.05$. Two groups are different when they have different letters.

When comparisons between zones were analysed, FKS group size was different between zones A-C, A-D, B-C, and B-D ($P = 0.0001$; $P < 0.0001$; $P = 0.0006$; $P = 0.0001$, respectively); Mixed groups between zones A-B, A-C, A-D, B-D, and C-D ($P < 0.0001$; $P < 0.0001$; $P < 0.0001$; $P = 0.0027$; $P = 0.0466$, respectively); male groups between zones A-B, A-C, B-D, and C-D ($P = 0.0014$; $P = 0.0004$; $P = 0.0018$; $P = 0.0002$, respectively); and subadult groups between zones A-B ($P = 0.0076$).

For zone A, group size in summer was different than in spring and autumn ($P = 0.0472$; $P = 0.0007$, respectively). For zone B, group size in autumn was different than in winter, spring, and summer ($P = 0.0007$; $P < 0.0001$; $P = 0.0197$, respectively), and summer different to spring ($P = 0.0080$). For zone C a difference was only observed between summer and spring ($P = 0.0493$). No differences were observed for zone D.

3.4. Pasture nitrogen

A zone effect was observed in tests made with PN for comparisons between zones A-B in the whole year ($F = 49.58$; $d.f. = 1$; $P < 0.0001$), A-B-C from spring to autumn ($F = 42.55$, $d.f. = 2$; $P < 0.0001$), and A-B-C-D in summer and autumn ($F = 29.12$, $d.f. = 3$; $P < 0.0001$). The PN was higher in zone B than in zone A, C, and D in summer ($P = 0.0006$; $P = 0.0351$; $P = 0.0453$, respectively) and autumn ($P < 0.0001$; $P = 0.0007$; $P = 0.0473$, respectively). PN in zones A, B, C, and D in summer was 1.76, 2.70, 2.04, and 1.94, respectively, and in autumn 1.43, 3.15, 1.50, and 1.63, respectively. A season effect was significant only for the first 2

comparisons ($F = 14.42$, $d.f. = 1$; $P < 0.0001$; $F = 15.16$; $d.f. = 2$; $P < 0.0001$, respectively). In zone A, the spring PN was higher than in winter, summer, and autumn ($P = 0.0490$; $P = 0.0198$; $P = 0.0010$; respectively). In zone B, the winter PN was lower than in spring, summer, and autumn ($P < 0.0001$; $P = 0.0069$; $P < 0.0001$, respectively). The remaining comparisons between seasons in each zone were not statistically significant.

3.5. Faecal nitrogen

PN explained 13% of the variation in FN, when all faeces and pastures were compared ($Y = 0.21X + 197.16$). Correlation was higher for zone A than for zone B ($R^2 = 0.40$, $Y = 0.49X + 154.63$; $R^2 = 0.11$, $Y = 0.21X + 189.61$, respectively). Correlations in zones C and D were not different to 0. The highest correlation was found in 2002 in zone A ($R^2 = 0.62$, $Y = 0.83X + 80.57$). Comparisons between means of PN and FN were significantly different for zones A, B, and C ($P = 0.0001$; $P = 0.0188$; $P = 0.0245$, respectively), but not for D ($P = 0.1119$). The mean value of PN was 2.01 ± 0.093 SE, 2.74 ± 0.120 , 2.43 ± 0.143 , and 2.25 ± 0.128 , for zones A, B, C, and D, respectively. The mean value of FN was 2.40 ± 0.066 , 2.40 ± 0.065 , 2.66 ± 0.112 , and 2.56 ± 0.097 for zones A, B, C, and D, respectively.

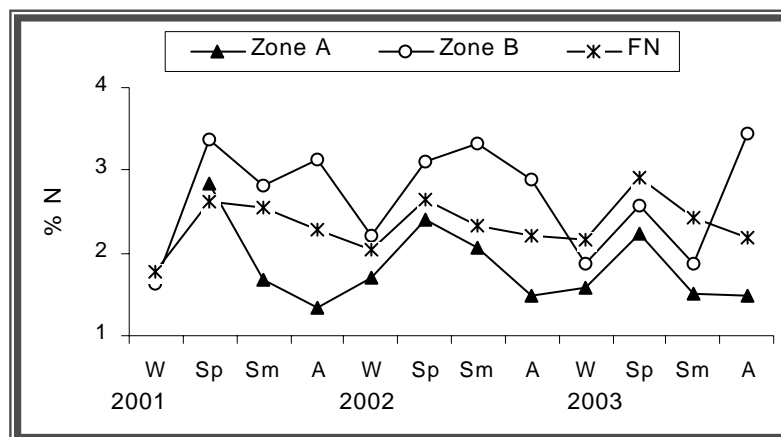


Fig. 2. Percentage of nitrogen (N) content in pasture for zones A and B, and the average value for faeces of the 4 zones studied on a DM basis for seasons (winter (W), spring (Sp), summer (Sm), and autumn (A)) from 2001 to 2003.

Differences in FN were not explained by differences between zones ($F = 0.10$, $d.f. = 3$; $P = 0.9597$) or year ($F = 0.26$, $d.f. = 2$, $P = 0.7743$), but a clear relationship was found with the season effect ($F = 16.85$, $d.f. = 3$, $P < 0.0001$). No differences between winter and autumn were detected ($P = 0.1222$), but these values were lower than in spring ($P = 0.0041$; $P < 0.0001$,

respectively), and summer ($P < 0.0001$; $P = 0.0461$, respectively). Lastly, FN was highest in spring, even higher than summer ($P = 0.0041$). A comparison between PN values in zones A and B, and the mean FN value for all zones are shown in Fig. 2.

4. DISCUSSION

4.1. Composition of the population in the selected zones

Although the 4 zones studied represented only 24% of the total surface, 60% of the total male and female populations were observed. However, 42% of the total groups were found in these areas, meaning that the bigger groups were inside our study zones. On the other hand, the percentage of each group type in the whole area and in the 4 zones was very similar. Therefore, zones A, B, C, and D could be considered to truly reflect the general situation of Pyrenan chamois in the whole study area, except in the case of mean group size.

4.2. Sexual segregation

In accordance with Dalmau et al. (2005), sexual segregation was observed in this study, with 24% of mixed groups during the year. 68% of total males were observed in zone A, representing 15% of the surface of the 4 zones. The figure for females was 14%, meaning that zone A could be considered a male zone, and zones B, C, and D, female zones. The presence of females in zones B, C, and D followed the altitudinal migration observed in Dalmau et al. (2005). Zone B, a winter-spring area, was the lowest; zone C, a summer area, was the highest; and zone D was a summer and early autumn area.

The highest sexual segregation was observed in summer, in accordance with Dalmau et al. (2005). In this season the highest presence of males in zone A was observed, with the highest percentage of male groups and the highest affinity between them, males representing 54% of the total individual classes. In autumn, the prerut and rut season, the highest presence of females and percentage of mixed groups was observed in this area, and male affinity decreased. Hardenberg et al. (2000), in a study made with Alpine chamois, proposed that early occupation of mating territories may give male chamois a reproductive advantage, based on a strong correlation between the mean number of females per hour in each male territory during

the rut and the earliest date of territory occupancy by males. In the study zone of Hardenberg et al. (2000), the territories defended by males during the rut were clustered on a south-facing slope that was relatively free of snow in the rut period. Something similar was observed in the present study, where zone A could be described as a south-facing slope and windswept area where snow cannot accumulate, and with some tree cover to protect chamois against strong winds. This kind of areas have been considered by some authors as a winter refuge (Brustet and Catusse, 1995).

4.3. Sexual segregation hypothesis and forage quality

Two sexual segregation hypotheses in relation to forage quality were tested in the present study. The reproductive strategy hypothesis states that when sexual segregation occurs, males are in zones with higher forage quality than those used by females, which select safe zones for their offspring, although these zones may have lower quality forage. On the other hand, the sexual dimorphism body size hypothesis states that females prefer and use higher quality habitats than males (Main et al., 1996).

PN was different between zones A and B only in summer and autumn. Zone A was a male zone during the whole year, but zone B was mainly a female zone only during winter and spring, when no differences existed between both zones in PN. In addition, no differences were found in PN between zone A and zones C and D, where females were observed mainly in summer and autumn. Therefore, it is not possible to affirm that females were in zones with higher quality forage than males.

The dimorphism body size hypothesis is based on the Jarman-Bell principle, where differences in body size allow bigger species to eat forage of lower quality than smaller ones. Approximately 30% could be considered the average body weight difference between sexes in Pyrenean chamois when it has been described (Coutirier, 1938; Loison, 1995), this figure being higher than the 20% described by Illius and Gordon (1987) as necessary for sexual segregation to occur. Nevertheless, studies made with red deer (Bonenfant et al., 2004) and white tailed-deer (*Odocoileus virginianus*—Kie and Bowyer, 1999), with a similar 30% difference in body weight between sexes, rejected the sexual dimorphism body size hypothesis. Bonenfant et al. (2004) argued that the Jarman-Bell principle could be applied only when differences higher

than 50 kg are observed between sexes. In the case of Pyrenean chamois, when differences were described, there was only a 7 kg difference between sexes.

In relation to the reproductive strategy hypothesis, only the prediction that Pyrenean chamois are selecting for best zones can be rejected. Population parameters of the 4 zones selected in this study were in accordance with the results obtained in the whole study area (Dalmau et al., 2005), where the prediction of higher sexual segregation when offspring were more vulnerable to predation was confirmed and the prediction of a migration to safer zones by female and offspring in this time was suspected to occur. In general, males avoided this migration in summer, when the highest presence of males was observed in zone A. The defence of the mating territory argued by Hardenberg et al. (2000) could be an explanation, but the highest apparent affinity between males found in this season would be difficult to explain if territoriality was the cause. Moreover, only 6% of the aggressive interactions between males were observed in summer, for 68% in autumn.

4.4. Selective character and faecal nitrogen

Confirming the high selective character of chamois (Catusse et al., 1996; Ferrari and Rossi, 1985), we obtained a bad correlation between PN and FN. Use of FN as an indicator of diet quality has been criticised because the final value depends on factors like tanin-bound protein (Robbins et al., 1987). Nevertheless, Garcia Gonzalez and Cuartas (1996) demonstrated for Pyrenean chamois in a winter area that, despite living in a predominantly forested habitat, chamois preferred herbaceous vegetation all year round. According to Garcia-Gonzalez and Cuartas (1996), these results suggest that despite being intermediate feeders, the small body size of chamois makes them select more digestible and herbaceous food. In consequence, it is unlikely that tanin-bound proteins are an important plant ingredient in the chamois diet. The lack of differences in FN between zones was in accordance with results obtained with PN. Therefore, the selective character of male and female Pyrenean chamois may not be very different.

When mean comparisons of PN and FN were made between zones, no differences were found for zone D, where chamois was observed between the end of summer and the beginning of autumn, and the contrary for C, a mainly summer zone. These results are in accordance with Ferrari and Rossi (1985), who described their herds of Apennine chamois as becoming

gradually less selective of plant species and parts eaten as summer progressed into early autumn.

Zone A had the highest percentages of the small groups (male groups), and the big groups (FKS and mixed groups) here were smaller in size than those of the other zones. In consequence, only 17 individuals were observed in zone A for each day that any animal was observed, this figure being 2 times higher in zone B, and 3 times higher in zones C and D. Mooring et al. (2003), working with desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*), observed that segregated males had about 50-125% more forage available per individual than females in ewe groups, with ram groups being 2-5 times smaller than ewe groups. The reproductive strategy hypothesis has been studied mainly in grazer species (Bleich, 1997; Festa-Bianchet, 1988; Mooring et al., 2003), with a low selective character (Hofmann 1989). In consequence, to maximize body condition for the mating season, males have to select zones of high forage quality. In contrast, Pyrenean chamois is a high selective species, and with regard to males, diet quality could rely heavily on the capacity to select in heterogeneous zones where few animals are present. These zones could be good areas in the mating season, with enough resources for the typical male group size during the rest of the year. However, the contrary should be expected for big groups. In consequence, groups of females with offspring, where grouping could be determinant for females to increase feeding time and decrease predation risk, have to look for zones with enough resources for the big groups formed.

Therefore, for Pyrenean chamois, the reproductive strategy could be seen as a cause of sexual segregation, but the role of forage availability and selective character must be considered to explain this behavior pattern, rather than forage quality.

5. LITERATURE CITED

- Alados, C. L. 1985. Group size and composition of the spanish ibex (*Capra pyrenaica*) in the Sierras of Cazorla and Segura. Pp. 134-147 in The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Aldezabal, A, R. Garcia-Gonzalez, D. Gomez, and F. Fillat. 2002 El papel de los herbívoros en la conservación de los pastos. Ecosistemas (URL:www.aeet.org/ecosistemas.htm).
- Association of Official Analytical Chemists. 1990. Official Methods of Analysis, 15th edition. AOAC Inc. Arlington, Virginia.

- Bassano, B., A. Perrone, A. Von Hardenberg. 2003. Body weight and horn development in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra* (Bovidae, Caprinae). *Mammalia* 67:65-73.
- Berducou, C., and P. Bousses. Social grouping patterns of a dense population of chamois in the western Pyrénées national Park, France. Pp. 166-175 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Blanchard, P., M. Festa-Bianchet, J. M. Guillard, and J. T. Jorgenson. 2003. A test of long-term fecal nitrogen monitoring to evaluate nutritional status in bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management* 67:477-484.
- Bleich, V. C., R. T. Bowyer, and J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain Sheep: Resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:1-50.
- Bonenfant, C., L. E. Loe, A. Mysterud, R. Langvatn, N. C. Stenseth, J. M. Gaillard, and F. Klein. 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:883-892.
- Bon, R., and R. Campan. 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes* 38:131-154.
- Brustet, D., and M. Catusse. 1995. Vers une meilleure gestion de l'isard. Office National de la Chasse, Bulletin Mensuel 199:18-27.
- Catusse, M., R. Corti, J. M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert, J. Michallet. 1996. Les Chamois et les isards. Pp 18-70 in *La Grande Faune de Montagne*. Office National de la Chasse and Hatier. Paris, France.
- Cameron, A. C., and P. K. Trivedi. 1998. *Regression analysis of count data*. Univesity Press. Cambridge, United Kingdom.
- Clutton-Brock, T. H., G. R. Iason, and F. E. Guinness. 1987. Sexual segregation and density related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology* 211:275-289.
- Clutton-Brock, T. H., J. C. Deutsch, and R. J. C. Nefdt. 1993. The evolution of ungulate leks. *Animal Behaviour* 46:1121-1138.
- Coutirier, A. J. 1938. *Le chamois, Rupicapra rupicapra*. B. Arthaud. Grenoble, France.
- Dalmau, A., A. Ferret, J.L. Ruiz de la Torre, and X. Manteca. 2005. Habitat selection of a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Journal of Mammalogy* (submitted).
- Ferrari, C., and G. Rossi. 1985. Preliminary observations on the summer diet of the Abruzzo Chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*). Pp. 85-92 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity and predator avoidance. *Oecologia* 75:580-586.
- Garcia-Gonzalez, R., and P. Cuartas. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 88:15-23.
- Garin, I., A. Aldezabal, R. Garcia-Gonzalez, and J. R. Aihartza. 2001. Composición y calidad de la dieta del ciervo (*Cervus elaphus*) en el norte de la península ibérica. *Animal Biodiversity and Conservation* 24:53-63.
- Gerard, J. F., and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organisation of a Pyrenenan chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes* 28:111-122.

- Gosling, L. M. 1986. The evolution of mating strategies in male antelopes. Pp. 244-281 in Ecological aspects of social evolution. Rubenstein, D. I. and R. W. Wrangham (eds.). Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hamr, J. 1985. Seasonal home range size and utilisation by female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Northern Tyrol. Pp. 106-116 in The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Hardenberg, A. V., B. Bassano, A. Peracion, and S. Lovari. 2000. Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating system. *Ethology* 106:617-630.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.
- Illius, A. W., and I. J. Gordon. 1987. The allometry of food intake in ruminants. *Journal of Animal Ecology* 56:989-999.
- Kie, J. G., and R. T. Bowyer. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space, habitat selection, and dietary niche. *Journal of Mammalogy* 80:1004-1020.
- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Ph. D. dissertation. Université Claude Bernard Lyon-I. Lyon, France.
- Lovari, S., and R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*). *Bolletino de Zoologia* 53:73-78.
- Main, M. B., F. W. Weckerly, and V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates. New directions for research. *Journal of Mammalogy* 72:449-461.
- Mooring, M. S., T. A. Fitzpatrick, J. A. Benjamin, I. C. Fraser, T. T. Nishihira, D. D. Reising, and E. M. Rominger. 2003. Sexual segregation in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*). *Behaviour* 140:183-207.
- Nascetti, G., S. Lovari, P. Lanfranchi, C. Berducou, S. Mattiucci, L. Rossi, and L. Bullini. 1985. Revision of *Rupicapra* Genus. III. Electrophoretic studies demonstrating species distinction of chamois populations of the Alps from those of the Apennines and Pyrenees. Pp. 56-62 in The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Perez-Barberia, F. J., and C. Nores. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriologica* 39:295-305.
- Putman, R. J., and G. J. Hemmings. 1986. Can dietary quality of free-ranging ungulates be simply determined from faecal chemistry? *Acta Theriologica* 31:257-270.
- Robbins, C. T., S. Mole, A. E. Hagerman, and T. A. Hanley. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68:98-107.
- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56:99-106.
- Shank, C. C. 1985. Inter- and intra-sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 50:117-125.
- Wehausen, J. D. 1995. Fecal measures of diet quality in wild and domestic ruminants. *Journal of Wildlife Management* 59:816-823.
- Wrench, J. M., H. N. Meissner, and C. C. Grant. 1997. Assessing diet quality of African ungulates from faecal analyses: the effect of forage quality, intake and herbivore species. *Koedoe* 40:125-136.

Capítulo 4

**Behaviour of Pyrenean chamois
(*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*):
effect of sex and position in the herd**



ABSTRACT

Pyrenean chamois is a mountain-dwelling ungulate with a high presence in open areas, specially in the case of females with offspring. Optimal group size in ungulates results from the trade-off between advantages –a reduction in the risk of predation- and disadvantages – competence between members of the herd- of group living. In addition, advantages and disadvantages of group living may vary depending on the position of each individual within the herd. The aim of this work was to study the effect of central vs. peripheral position in the herd on behaviour in Pyrenean chamois. Focal animal sampling was used and social interactions when a focal animal was involved were recorded. Group size had no effect on vigilance rate. Vigilance rate was higher in the central part of the group than in the periphery, probably due to a higher density of animals in the central part of the herd and a higher probability of being disturbed by conspecifics. No differences were observed in the position within the group or in the activity patterns between young and old females, although females with offspring had a lower vigilance rate and a lower walking activity than females without offspring. Differences were observed in activity patterns between sexes, eating being the main activity in females and walking and vigilance the main activities in males, with a low level of synchronization between sexes. It is concluded that Pyrenean chamois could be a good model to test a number of hypothesis on the evolution of social behaviour in ungulates

1. INTRODUCTION

Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*), is a mountain ungulate with a high presence in open areas, specially in the case of females with offspring (Dalmau et al., 2005; Lovari and Cosentino, 1986; Elsner-Shack, 1985). Skogland (1991) argued that when foraging in open habitats, herbivores have three options: restrict themselves to habitats with a low risk of predation, form groups, or spend less time in some activities to increase time available for predator detection and avoidance. Social evolution in ungulates has been associated with the change from closed to open habitats, with the need to live in groups as an antipredator strategy (Janis, 1982; Jarman, 1974). One advantage of living in large groups is that an individual can be less vigilant because it is more difficult for a predator to approach a large group without being detected. As a result, an individual can spend more time eating with little or no decrease in overall vigilance of the group (Lima, 1995). In ungulates living in open areas, several authors have described that individuals decrease vigilance and increase bite rate with increasing group size (Risenhoover and Bailey, 1985; Molvar and Bowyer, 1994).

According to FitzGibbon (1990), central positions in a group may be safer from predators than peripheral positions. In accordance, Berger and Cuningham (1988) described that individuals in the periphery of a large group showed greater levels of vigilance and a higher degree of variability in vigilance rates than in central locations. Therefore, the central position in a group could have advantages for individuals and competition between them could appear as a result.

Several authors have reported that social dominance increases with age in ungulates (Thouless and Guinness, 1986; Festa-Bianchet, 1991). In the Saharian arrui (*Ammotragus lervia sahariensis*), Cassinello (1995) described that females had a higher rank when they had an offspring nearby than when they were alone. It has been described in several ungulates that dominant animals may defend a food patch or forage more efficiently than subordinates (Lovari and Rosto, 1985; Thouless, 1990). As a result, dominant animals may experience a higher reproductive success and lower risk of predation than subordinates (Clutton-Brock et al., 1984; Byers, 1997). Dominant females were found in central positions more often than subordinate ones in pronghorn (*Antilocapra americana*; Byers, 1997), but not in mountain goats (*Oreamnos americanus*; Cote, 2000). In Chamois, Locati and Lovari (1991) found that female social rank increased with age. It has been suggested that the highly aggressive

behaviour of female chamois towards conspecifics could be a result of chamois having a less developed social behaviour than other ungulates (Locati and Lovari, 1990).

The aim of this work was to study the effect of central vs. peripheral position in the herd on eating, walking and vigilance rate in Pyrenean chamois. Groups of different size and composition were observed at different hours, altitudes and seasons.

Our study area was a hunting reserve and trophy hunting was the main form of predation for Pyrenean chamois due to the lack of natural predators. However, results obtained in Dalmau et al. (2005) in the same population were in accordance with other studies on chamois (Berducou and Bosses, 1985; Gerard and Richard-Hansen, 1992), confirming the gregariousness of female Pyrenean chamois and the formation of the biggest groups in summer, when apparently kids are more sensible to predation.

2. METHODS

This study was conducted in the Cadí-Moixeró Nature Reserve, in Northeastern Spain (42°15'N, 1°41'E). The study area lays between 1600 and 2500 m.a.s.l. and has a population of 250-300 chamois, with an estimated density of 20-25 chamois/km². Features of this montane ecosystem are summarised in Dalmau et al. (2005). Most of the Nature Reserve is a hunting reserve, chamois being the main hunting species.

Data were collected from mixed groups (at least one male with females and offspring) or females with offspring (FKS) groups from winter 2001 to summer 2004. Two animals were considered as being part of the same group if they were less than 50 m apart (Berducou and Bousses, 1985). Only those groups where animals remained undisturbed were used for the study. To ensure that animals were undisturbed, two zones where animals could be observed from fixed points with the aid of 15 x 30 binocular were selected. Zone A, from 1800 to 2000 m, was mainly used by chamois in winter and spring, whereas zone B, from 2100 to 2300 m, was mainly used in summer and autumn. Groups were observed throughout the day.

Data were collected using 10-minutes focal animal sampling (Altmann, 1974) and recording all occurrences in sessions of one and a half hours. A total of 112 focal animal sampling were analysed. Observations were recorded using a portable tape recorder.

Recordings were grouped into periods of five seconds and eight behaviour patterns were considered: eating, walking, running, licking, grooming, ruminating, resting, and head-up posture, used by several authors as a measure of vigilance rate in ungulates (Alados, 1985; Underwood, 1982). Interactions between individuals when a focal animal was involved were recorded. An interaction was considered as such when the action of an individual was immediately followed by a change in the behaviour of another individual (Table 1).

Table 1. Behavioural patterns and divisions of time used for each variable. Time is shown in seconds (s.). In addition, frequencies used for the stop eating and the head-up variables, and divisions for the position and interactions variables, are shown .

POSITION	EATING	WALKING	RUNNING	LICKING	HEAD-UP
Central	< 150 s.	< 50 s.	< 5 s.	< 5 s.	< 50 s.
Peripheral	150-300 s.	50-100 s.	5 s.	5-300 s.	50-100 s.
Changing	305-450 s. > 450 s.	105-150 s. 155-200 s. > 200 s.	10 s. 15 s. > 15 s.	> 300 s.	105-150 s. 155-200 s. > 200 s.
GROOMING	RUMINATING	RESTING	Stop eating	Head-up frequency	Interactions
< 5 s.	< 5 s.	< 5 s.	< 4 times	< 4 times	0
5-100 s.	5-150 s.	5-300 s.	4-6 times	4-6 times	1-3
105-200 s.	155-300 s.	> 300 s.	7-9 times	7-9 times	4-6
> 200 s.	> 300 s.		> 9 times	> 9 times	>6

EATING: animal eating standing or walking
WALKING: animal walking without eating
RUNNING: animal running
LICKING: animal licking rocks or ground
HEAD-UP: animal standing-up and observing with the angle formed by back and neck smaller than 180°
GROOMING: animal using mouth, horns or legs to avoid insect harassment
RUMINATING: animal ruminating
RESTING: animal laying down without ruminating

The central or peripheral position of an individual within the group was considered. An individual was recorded as central if it was within the area circumscribed by lines joining the outlying animals in the group and as peripheral if it was on any of those lines (Alados, 1986). Animals were selected randomly in the group, and central or peripheral position intercalated along the session, with a final result of 56 peripheral and 47 central individuals being observed. Focal animal sampling in which individuals moved from a central position to peripheral or the contrary (9 individuals in total) were also considered in the study and recorded as “changing position”. Focal animal sampling in which animals were not observed for the whole ten minutes were rejected.

Three ages were considered based on the ratio between ear length and horn height (Lovari, 1985): class 1 (from 2 to 3 years old), class 2 (from 4 to 8 years old) and class 3 (more than 8 years old). Class 1 included individuals with horns longer than ears, but not by more

than 1/3 of total ear length. Class 2 included individuals with horns 1/3 to 2/3 longer than ears' length. Class 3 included individuals with horns longer than ears by more than 2/3.

Four categories were considered for group size: less than 25 individuals; from 26 to 50 individuals; from 51 to 75 individuals; and more than 76 individuals. Animals were observed 3 times a day: from 10 to 12 in the morning; from 13 to 15 in the midday; and from 16 to 18 in the afternoon. The 4 calendar seasons were used in the present study. Winter (March, as observations were not possible in January and February). Spring, from April to June. Summer, from July to September, and autumn, from October to December.

2.1. Statistical analysis

To study which factors were involved in the position of individuals within the group, the variable "position within the herd" was characterized using a multivariate analysis with *Système Portable pour l'Analyse des Données* (SPAD 5.0; software SPAD, Decisia), which is part of Data Mining (Hastie et al., 2001). This system works with an algorithm that makes multiple comparisons to provide the explicative factors, i.e. the factors that have a higher or lower frequency than expected for the variable studied (Lebart et al., 1997). The same process was used to characterize eating, walking, running, licking, head-up, grooming, ruminating, and resting. A chi-square test and, when possible, two sided Fisher's exact test of Statistical Analysis System (SAS; software SAS Intitute Inc. 1999-2001) were used to study interactions between individuals in relation to sex, age class, position, group type, and group size -larger or smaller than 50 individuals-. In all cases, the accepted significance level was fixed at $P < 0.05$.

3. RESULTS

3.1. Position

The central position was positively characterized by a head-up frequency of 4 to 6 times each ten minutes (test value = 2.53; $P = 0.006$), and negatively characterized by the peripheral and changing positions (t.v. = -9.76, $P < 0.001$; t.v. = -2.52, $P = 0.006$, respectively). This means that animals with a medium frequency of head-up activity were located in the central position with a higher frequency than expected. The peripheral position was positively characterized by less than 50 seconds with the head-up each ten minutes (t.v. = 3.02; $P =$

0.001), head-up less than 4 times (test value = 2.88; $P = 0.002$), and walking less than 50 seconds (t.v. = 2.68; $P = 0.004$), and negatively characterized by head-up from 55 to 100 seconds. This means that individuals with the lowest vigilance rate and walking time were located in the peripheral position with a higher frequency than expected and, in contrast, individuals with an intermediate time of vigilance were located in other positions. Lastly, the changing position was positively characterized by male gender (t.v. = 2.99; $P = 0.001$), and by walking more than 200 seconds (t.v. = 2.99; $P = 0.001$), and negatively by walking less than 50 seconds (t.v. = -3.97; $P < 0.001$), head-up less than 50 seconds (t.v. = -3.20; $P = 0.001$), female gender (t.v. = -2.99; $P = 0.001$), and head-up less than 4 times each ten minutes (t.v. = -2.60; $P = 0.005$). Therefore, males and individuals which spent more time walking changed position more frequently than expected. The time partition of the different positions is shown in Fig. 1.

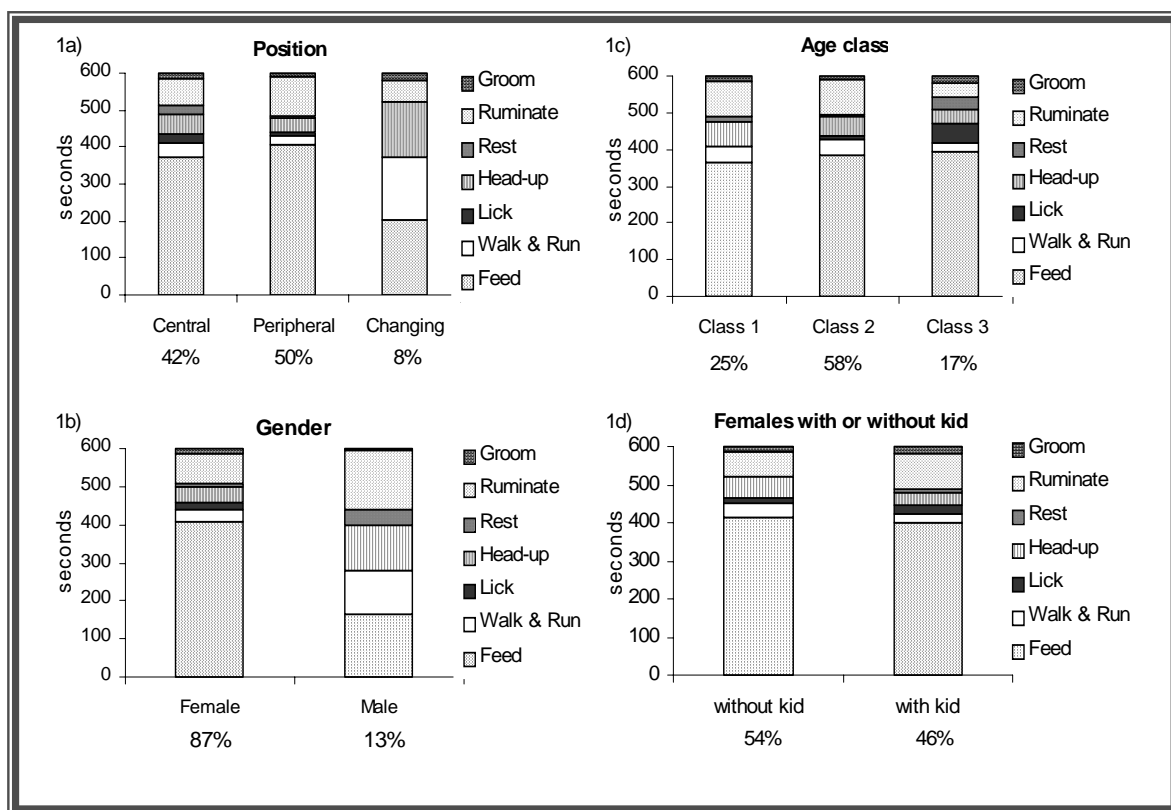


Fig. 1. Time distribution for eating, walking or running, licking, heading-up, resting, ruminating, and grooming activities in relation to the position in the group (1a), gender (1b), age-class (1c), and females with or without kid (1d). Percentage under each bar shows the proportion of individuals of each category.

3.2. Behaviour

The eating variable was positively characterized only by female gender (t.v. = 3.90; $P < 0.001$), but it had a lower frequency than expected of male gender (t.v. = -3.90; $P < 0.001$), changing position (t.v. = -2.52; $P = 0.006$), and midday (t.v. = -2.45; $P = 0.007$). The walking

variable was positively characterized by changing position (t.v. = 6.53; $P < 0.001$), and male gender (t.v. = 4.66; $P < 0.001$), but it had a lower frequency than expected of female gender (t.v. = -4.66, $P < 0.001$), peripheral position (t.v. = -2.96, $P = 0.002$), and females with kids (t.v. = -2.44, $P = 0.007$). The head-up variable was positively characterized by changing position (t.v. = 3.96; $P < 0.001$), and male gender (t.v. = 3.43, $P < 0.001$), but it had a lower frequency than expected of female gender (t.v. = -3.43; $P < 0.001$), and females with kids (t.v. = -2.36; $P = 0.009$). The resting variable was positively characterized only by male gender (t.v. = 2.36; $P = 0.009$) and negatively by female gender (t.v. = -2.36; $P = 0.009$). Therefore, eating was the main activity for females, whereas a low proportion of their time was used in walking, head-up and resting. In contrast, the latter ones were the main activities for males, which spent a low percentage of their time eating. In addition, females with kids had fewer events of head-up and less walking time than expected, and in midday the probability to find an individual eating was lower than expected. The time partition in relation to age class, gender, females with or without kid, group size, altitude, time of the day, and season are shown in Fig.1 and Fig.2.

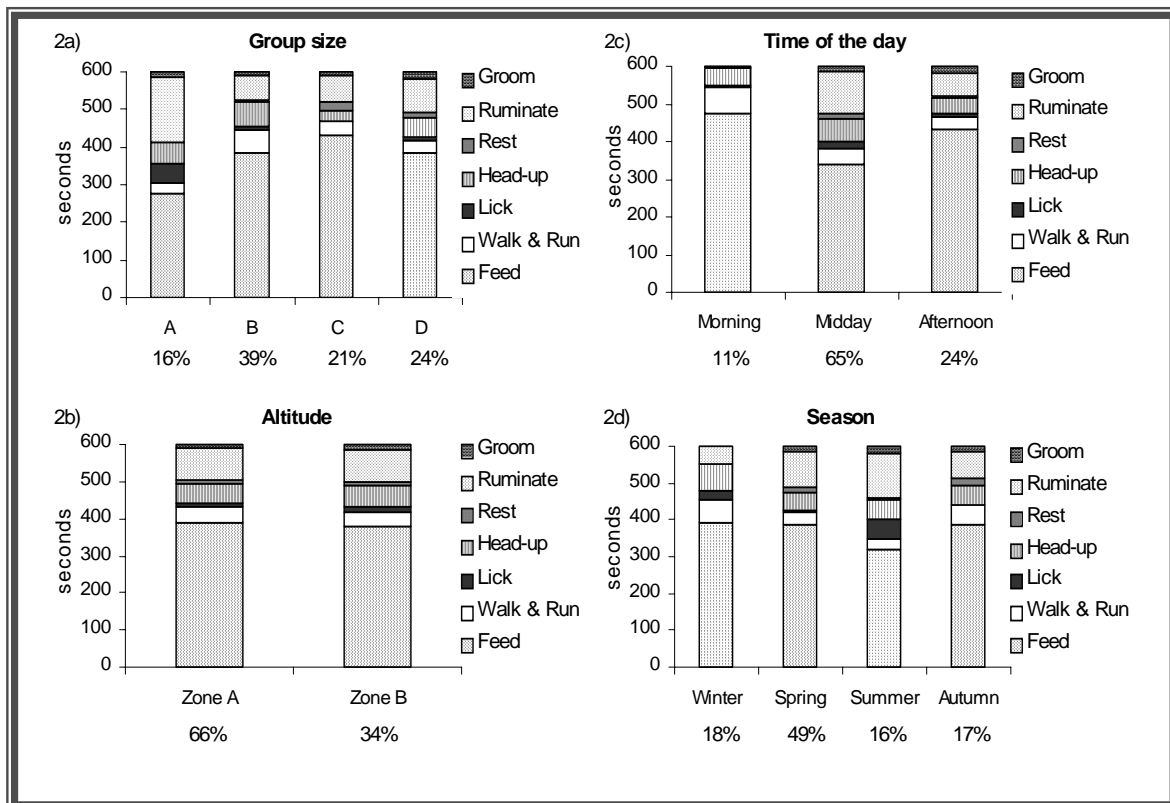


Fig. 2. Time distribution for eating, walking or running, licking, heading-up, resting, ruminating, and grooming activities in relation to group size (2a), altitude (2b), time of the day (2c), and season (2d). Percentage under each bar shows the proportion of individuals of each category.

3.3. Interactions

There were no differences between sexes in the presence or absence of interactions ($F = 55$; $P = 0.7749$). No differences in interactions were found between central and peripheral females ($F = 22$; $P = 0.2135$) or between different age-classes of females ($X^2 = 3.9000$; d.f. = 2; $P = 0.1423$). The proportions of females involved in interactions was higher in FKS groups than in mixed groups ($F = 11$; $P = 0.0369$), and in groups smaller than 50 individuals than in larger groups ($F = 30$; $P = 0.0130$). However, differences in the total number of interactions (involving males and females) between different group sizes were observed for mixed groups ($F = 22$; $P = 0.0073$), but not for FKS groups ($F = 8$; $P = 1.0000$). Frequency of interactions was higher in central than in peripheral males ($X^2 = 6.0000$; d.f. = 2; $P = 0.0498$). No relationship was found between presence or absence of interactions and age class for males ($X^2 = 2.7728$; d.f. = 3; $P = 0.2500$). The relationships between interactions and group type or position are shown in Fig. 3.

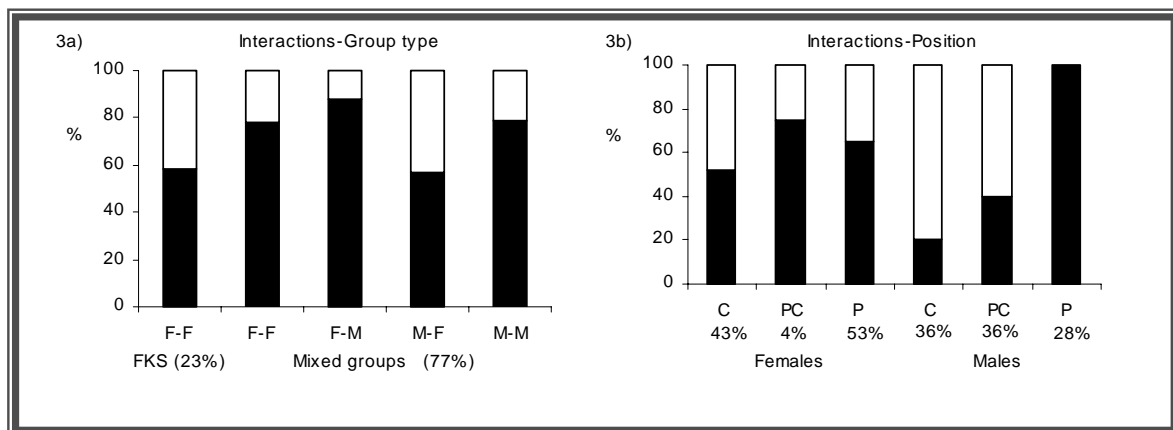


Fig.3. 3a) Presence or absence of interactions in relation to group type (female with offspring=FKS and mixed groups), and sex (female with female= F-F, female with male= F-M, male with female= M-F, and male with male= M-M). Percentages show the proportion of the different group type. 3b) Presence or absence of interactions in relation to position (central= C, changing= PC, peripheral= P) for each sex. Percentages under bars show the proportion of each class above the total for each sex. In all cases, black means absence and white presence of interactions.

4. DISCUSSION

4.1. Vigilance behaviour

The head-up activity has been used by several authors as a measure of the vigilance rate (Alados, 1985; Underwood, 1982). In accordance, it could be concluded that the Pyrenean

chamois studied in this work showed a lower rate of vigilance in the peripheral part of the group than in the central part. This is in contrast with the assumption that, due to a difference in the risk of predation, animals in the periphery of a group must have greater levels of vigilance than in the central part, as observed by Berger and Cuningham (1988) in bison (*Bison bison*), mule deer (*Odocoileus hemionus*), bighorn sheep (*Ovis canadensis*) and pronghorn. Predators of Pyrenean chamois are practically absent in the area where this study was conducted. However, if the absence of natural predators had an effect in the vigilance rates in the group, no difference between the central and peripheral parts of the groups would be expected, which was not the case. Social behaviour of chamois has been defined as “primitive”, as females use overt aggressive interactions rather than ritualised forms of aggression more frequently than other ungulates (Locati and Lovari, 1990). If this is the case, potentially aggressive conspecifics and not predators could be responsible for the vigilance behaviour of chamois. Indeed, an interaction involved only two individuals, but the nearby individuals could also be affected, raising the head for a moment. Due to a higher concentration of individuals in the centre of a group compared with the periphery, it is likely that this indirect effect of an interaction had a more pronounced effect in the central part of the group than in the periphery. In addition, males were the main source of interactions in mixed groups (77% of the total groups), and the proportion of males that interacted was higher in the centre of the group than in the periphery. Therefore, the lower frequency of the head-up activity in the peripheral position could be caused by a lower probability of being indirectly disturbed by other individuals’ interactions.

Several authors have reported a decrease in vigilance rate when group size increases (Risenhoover and Bailey, 1985; Molvar and Bowyer, 1994), but our study –although including group sizes from 19 to 116 individuals- failed to find these differences. Only the frequency of interactions was related to group size, being higher in mixed groups smaller than 50 individuals than in larger ones. In addition, FKS groups had more individuals involved in interactions than mixed groups, although a group size effect could exist, because a 70% of FKS groups were smaller than 50 individuals. If it is assumed that a few individuals were responsible for most of the interactions, as it is the case for males in mixed groups, the larger the group, the more difficult it would be to detect individuals directly involved in interactions using a random focal animal sampling. In addition, according to Richard and Pepin (1990), distance between females of Pyrenean chamois decreased as group size increased. Therefore, the probability of being indirectly affected by an interaction would increase with group size.

4.2. Differences between sexes

The eating variable was negatively correlated with males, which spent more time walking, resting and vigilant than females. In addition, males changed position between the centre and the periphery of the group more frequently than females. Ruckstuhl (1998) and Ruckstuhl and Neuhaus (2000) found differences between the sexes in several activities such as grazing, walking, lying and standing in bighorn sheep, arguing that differences in activity budgets between the sexes caused sexual segregation in this species. A clear sexual segregation has been described for Pyrenean chamois (Dalmau et al., 2005; Gerard and Richard-Hansen, 1992), and Shank (1985) proposed that male chamois segregate from females and are often solitary to avoid energy-consuming social interactions. Our results could be in accordance with this hypothesis; however, no observations were made in male groups to compare activities, and females did not show differences in time budget when they were in FKS or in mixed groups. In addition, the activity budget hypothesis has been rejected in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*; Mooring et al., 2003) and mule deer (Bowyer and Kie, 2004), where the activity of mixed-sex and single-sex groups was not different. Yearsley and Pérez-Barbería (2005) using the activity budget model for 144 ungulate species concluded that activity synchronization can increase sexual segregation, but is insufficient to explain the high degree of sexual segregation observed in the field, and Mooring and Rominger (2004) criticized the hypothesis arguing that it is not a cause, but a consequence of other fundamental factors causing sexual segregation. In our study, differences in time budget between sexes were clear, but further investigation in mixed and single male groups is needed to study its effect on the sexual segregation observed in Pyrenean chamois. In addition, further studies are needed to study the effect of male presence in small and big herds.

4.3. Social rank effect

No differences were found in the position within the herd between different classes of females, in accordance with observations by Cote (2000) in mountain goats and Bruno and Lovari (1988) in Apennine chamois. According to Locati and Lovari (1991), rank is positively correlated with age and weight. However, in females older than 7 years, when some of them begin to lose body condition, only weight is correlated with rank. Therefore, a confounding effect could exist for our class 3 females, in which individuals are supposed to be older than 8 years. This could also explain the lack of differences between classes in behaviour patterns.

Similarly, Bruno and Lovari (1988) found no differences in eating and vigilance time between young and old female Apennine chamois, and Fournier and Festa-Bianchet (1995) described that the social rank was not related to foraging efficiency in mountain goat in summer.

Nevertheless, although no differences were found between age-classes in behaviour patterns, females with and without offspring did show differences in behaviour. In fact, Cassinello (1995) described for Saharian arrui (*Ammotragus lervia*) that females had a higher rank when they had an offspring nearby than when alone. In accordance, in our study the head-up and walking variables were negatively correlated with females with offspring.

Therefore, our results failed to show a clear effect of the age-class, which is supposed to be related to rank, on behaviour and position in the group. This is in agreement with other studies on Apennine chamois (Bruno and Lovari, 1988) and may suggest that chamois could be an interesting species to study the evolution of social behaviour of ungulates.

5. LITERATURE CITED

- Alados, C. L. 1985. An analysis of vigilance in the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Z. Tierpsychol.* 68:58-64.
- Alados, C. L. 1986. Spatial structure in groups of Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Biology and Behaviour* 11:176-185.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Berducou, C., and P. Bousses. 1985. Social grouping patterns of a dense population of chamois in the western pyrenees national Park, France. Pp. 166-175 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Berger, J., and C. Cunningham. 1988. Size-related effects on search times in North American grassland female ungulates. *Ecology* 69:177-183.
- Bowyer, R. T., and J. G. Kie. 2004. Effects of foraging activity on sexual segregation in mule deer. *Journal of Mammalogy* 85:498-504.
- Bruno, E., and S. Lovari. 1988. Efficienza di nutrizione in relazione all'età in femmine adulte di Camoscio appenninico, *Rupicapra pyrenaica ornata* (Neumann, 1899). *Ricerche di biologia della selvaggina* 81. Pp. 5-20. Istituto nazionale di biologia della selvaggina. Bologna, Italy.
- Byers, J. A. 1997. *American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Cassinello, J. 1995. Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Applied Animal Behaviour Science* 45:175-180.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308:358-360.

- Cote, S. D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour* 137:1541-1566.
- Dalmau, A., A. Ferret, J. L. Ruiz de la Torre, and X. Manteca. 2005. Habitat selection of a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Journal of Mammalogy* (submitted).
- Elsner-Shack, I-Von. 1985. What is Good Chamois Habitat? Pp. 71-76 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour* 42:71-82.
- FitzGibbon, C. D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Animal Behaviour* 40:837-845.
- Fournier, F., and M. Festa-Bianchet. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Animal Behaviour* 49:1449-1459.
- Gerard, J. F., and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organisation of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behav. Proc.* 28:111-122.
- Hastie, T., R. Tibshirani, and J. Friedman. 2001. *The elements of statistical learning. Data Mining, Inference, and Prediction*. Springer-Verlag New York Inc. New York, New York.
- Janis, C. 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and palioecology. *Biological Review* 57:261-318.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215-266.
- Lebart, L., A. Morineau, and M. Piron. 1997. *Statistique exploratoire multidimensionnelle*, Dunod. Paris, France.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour* 49:11-20.
- Locati, M., and S. Lovari. 1990. Sexual differences in aggressive behaviour of the Apennine chamois. *Ethology* 84:295-306.
- Locati, M., and S. Lovari. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size. *Aggressive Behaviour* 17:11-15.
- Lovari, S. 1985. Behavioural repertoire of the Abruzzo chamois, *Rupicapra pyrenaica ornata* (*Artiodactyla: Bovidae*). *Säugetierkundliche Mitteilungen* 32:113-136.
- Lovari, S., and G. Rosto. 1985. Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. Pp. 102-105 in *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. London, United Kingdom.
- Lovari, S., and R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra rupicapra ornata*). *Bolletino di Zoologia* 53:73-78.
- Molvar, E. M., and R. T. Bowyer. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *Journal of Mammalogy* 75: 621-630.
- Mooring, M. S., and E. M. Rominger. 2004. Reply. Is the activity budget hypothesis the holy grail of sexual segregation? *Behaviour* 141:521-530.
- Mooring, M. S., T. A. Fitzpatrick, J. E. Benjamin, I. C. Fraser, T. T. Nishihira, D. D. Reisig, and E. M. Rominger. 2003. Sexual segregation in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*). *Behaviour* 140:183-207.
- Richard, C., and D. Pepin. 1990. Seasonal variation in intragroup-spacing behaviour of foraging isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Journal of Mammalogy* 71:145-150.
- Risenhoover, K. L., and J. A. Bailey. 1985. Foraging ecology of mountain sheep: implications for habitat management. *Journal of Wildlife Management* 49:797-804.

- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56:99-106.
- Ruckstuhl, K. E., and P. Neuhaus. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137:361-377.
- Scokland, T. 1991. Ungulate foraging strategies: optimization for avoiding predation or competition for limiting resources? Pp. 161-167, in *Global trends in wildlife management, Volume 1*. B. Bobek, K. Perzanowski, and W. Regelin (eds.). Transactions of the 18th International Union of Game Biologists Congress, Swiat Press. Krakow-Warsawza, Poland.
- Shank, C. C. 1985. Inter- and intra- sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. *Z. säugetierkunde* 50:117-125.
- Thouless, C. R. 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Animal Behaviour* 40:105-111.
- Thouless, C. R., and F. E. Guinness. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always win. *Animal Behaviour* 34:1166-1171.
- Underwood, R. 1982. Vigilance behaviour in grazing african antelopes. *Behaviour* 79:81-108.
- Yearsley, J. M., and J. Perez-Barberia. 2005. Does the activity budget hypothesis explain sexual segregation in ungulates? *Animal Behaviour* 69:257-267.

Capítulo 5

Seasonal changes in faecal cortisol metabolites in a Pyrenean chamois population



ABSTRACT

Seasonal changes in faecal cortisol metabolites (FCM), which have been widely used as indicators of stress, were studied in a population of Pyrenean chamois (Rupicapra pyrenaica pyrenaica) in the Cadí range, in North eastern Spain. Faecal samples were collected from 2001 to 2003 in 3 particular locations with different altitude and male or female presence. Samples were analyzed for FCM and faecal nitrogen as indicator of diet quality. A clear seasonal pattern was observed, with the highest FCM in winter. Correlations were obtained between FCM and monthly mean minimum temperatures and faecal nitrogen. No effects of tourism presence, trophy hunting or rut season on FCM were observed. Analysis of cortisol metabolites in faeces can be a good measure of winter stress in Pyrenean chamois.

1. INTRODUCTION

The Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) is a mountain ruminant that inhabits an ecosystem with pronounced seasonal variations in climate and food availability. Both food shortage and harsh climate may cause stress in wild ungulates. From a physiological point of view, stress may be described as a cascade of neurological, hormonal, and immunological responses to changes in the environment (Sapolsky, 1992). This endocrine adaptation includes a mobilisation of fat reserves that can cause a decrease in body condition as well as an immunological depression that can exacerbate some pathological conditions if the stressor persists (Kelley, 1988). From an ecological point of view, stress may be described as any environmental change that acts to reduce the fitness of an individual (Koehn and Bayne, 1989). Stress measurements can be a useful tool to evaluate the condition of an ungulate population in particular periods or areas and to monitor the relationship between species and the environment.

Cortisol concentrations in the blood can be used as a parameter of stress in ungulates (Morton et al., 1995). However, blood sampling is stressful in itself and can mask the effect of the stressor under study. Also, plasma levels of cortisol vary depending on the time of the day due to a circadian rhythm in cortisol secretion (van Cauter et al., 1996). Therefore, several authors have investigated the use of non-invasive sampling procedures to measure cortisol or its metabolites in urine, saliva, milk, or faeces. Faecal samples can be easily collected without handling the animals (Möst and Palme, 2002). Faecal cortisol has the additional advantage of providing an integrated measure of cortisol secretion over the one or two previous days (Monfort et al., 1998; Palme et al., 1999) and its measurement is not affected by the time of sampling. Cortisol metabolites rather than cortisol as such are measured in faecal samples. Indeed, plasma cortisol is metabolised in the liver and excreted via urine and faeces. In ruminants, an increase in cortisol secretion can be detected in the faeces around 12 hours later (Möstl and Palme, 2002).

Faecal cortisol metabolites (FCM) have been used as indicators of stress in several ungulates, including bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*; Miller et al., 1991), Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*; Schwarzenberger et al., 2000, Thaller et al., 2004), North American elk (*Cervus elaphus*; Millspaugh et al., 2001), roe deer (*Capreolus capreolus*; Dehnhard et al., 2001) and red deer (*Cervus elaphus*; Huber et al., 2003).

Some studies have suggested that FCM show a seasonal rhythm (Millsbaugh et al., 2001; Huber et al., 2003), similar to that found in plasma cortisol (e.g.; Bubenik et al., 1983 in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and Chapple et al., 1991 in axis deer (*Axis axis*)). In contrast, other studies have failed to find such a seasonal rhythm (Monfort et al., 1993; Reyes et al., 1997; Bubenik et al., 1998). Very few studies have been looked at FCM in chamois. Thaller et al. (2004) observed a seasonal pattern in FCM in Alpine chamois, but the study was done in captive animals and no information is available on FCM in free living chamois.

The aim of this work was to study possible seasonal changes in FCM in a Pyrenean chamois population living in natural conditions. Due to the altitudinal migration of female Pyrenean chamois and the sexual segregation observed in this species (Gerard and Richard-Hansen, 1992; Pepin et al., 1992), 3 different zones were studied, one of them being used mainly by males and two of them being used mainly by females.

2. STUDY AREA

The study was conducted in the Cadí-Moixeró Nature Reserve, in North eastern Spain (42°15'N, 1°41'E), which lays between 800 and 2648 m a.s.l. The annual rainfall ranged between 1500 mm in the eastern side of the Reserve to 700 mm in the western areas. Snow was present for approximately 6 months in the higher areas (from November to May). The average annual temperature fluctuated from 0°C to 11°C in the different parts of the Reserve. Winters were very cold and temperatures could go below -20°C, while summers could be very warm, with maximum temperatures of up to 35°C. Monthly mean temperatures and rainfall recorded at 1400 m a.s.l. in a meteorological station located 7 km from the study area, are shown in Fig. 1 (SMC, 2004).

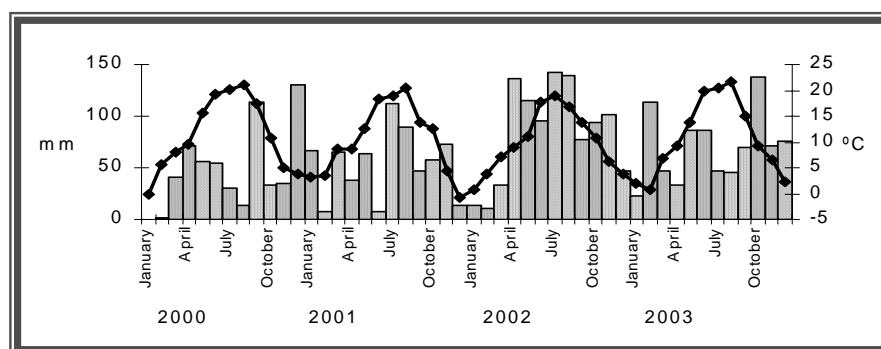


Fig. 1. Monthly rain fall (mm), with bars, and mean temperature (C°), with line, from January 2000 to December 2003. Data were obtained from the SMC (2004), in an station located at 1,400 m a.s.l. and 7 km from the study area.

Alpine meadows, found above 2200 m a.s.l, had a considerable variety of plants, *Festuca airoides* being the predominant species. Forests of *Pinus uncinata* and areas covered with *Juniperus nana*, *Rhododendron ferrugineum* and *Arctostaphylos uva-ursi* were found below 2200 m a.s.l. (Gurri, 1997). *Festucetum scopariae*, a plant species typical of the subalpine calcareous slopes of the Cadí range, and with very low forage quality was also present at this altitude (Folch, 1981). Forests of *Pinus sylvestris* and *Buxus sempervirens* were the predominant vegetal community in the lower areas of the Reserve (Gurri, 1997).

A population of 2300 chamois was estimated recently in the Nature Reserve. The present study was conducted in an area of 12 km² between 1600 and 2500 m a.s.l. and located in the central part of the Reserve. A chamois population of 250-300 individuals was estimated to use this area. The density of chamois was 20-25 individuals/km². Most of the Reserve is a hunting reserve and approximately 40 chamois were hunted every year in the study area between September and December.

3. METHODS

3.1. Sampling procedure

From 2001 to 2003 observations of Pyrenean chamois groups were made during foot surveys in the study area, which could be divided into 3 zones: lowest (L, between 1800 and 2,000 m a.s.l.), medium (M, between 2100 and 2300 m a.s.l.) and highest (H, between 2300 and 2500 m a.s.l.). 312 faecal samples were collected in the 3 zones over the 3 years of study. Samples were frozen to -20°C upon collection and stored at -20°C until analysis.

Time of year has an obvious effect on plant growth and chamois biology. Winter (January to March) started after the rut and included the coldest months of the year. Spring (April to June) included the birth period. Summer (July to September) included the warmest months of the year. Autumn (October to December) included the pre-rut and rut season.

Data from the Servei Meteorologic de Catalunya (SMC, 2004) were used to study the possible relationship between monthly mean minimum temperatures and FCM. Forage samples obtained in the 3 zones were used to study the relationship between forage quality and FCM. In addition, faecal nitrogen was used as an estimator of diet quality and related with FCM.

3.2. Determination of faecal cortisol metabolites (FCM)

Portions of 0.5 g of wet faeces were extracted with 5 ml of methanol (80%). After shaking (2 minutes on a handvortex) and centrifugation (2500 x g; 15 min), extracted faecal samples were diluted 1:10 in phosphate buffered saline (pH = 7.4). Samples were analysed for cortisol metabolites according to Morrow et al. (2002), using the commercially available I¹²⁵ radioimmunoassay kit (Rats & Mice Corticosterone kit; ICN Pharmaceuticals). Results were expressed as nanograms metabolite per gram dry faeces.

3.3. Statistical analyses

A general linear model of Statistical Analysis System (SAS; software SAS Institute Inc., 1999-2001) was used to study the zone, season and year effects and the zone x season interaction on FCM (dependent variable). Zone H had no observations in winter, therefore, 2 additional models were used to eliminate empty cells. In the first model, zones L and M were compared for the whole year. In the second model, the comparison was made among zones L, M, and H for the full year except winter. As data were not normally distributed, a square root transformation of the original data was done prior analysis. In all cases, the residual maximum likelihood was used as a method of estimation. The least squares means of fixed effects (LSMEANS) adjusted to Tukey's honestly significant difference (HSD), as a test of multiple comparison, was used when analysis of variance indicated significant differences.

Simple regression analyses were used to study the relationship between pasture nitrogen, faecal nitrogen, and monthly mean minimum temperatures with FCM. All these analyses were made by comparing monthly mean values for each variable from January 2001 to December 2003. In addition, 2 simple regression analyses were made comparing the mean value of FCM in each month with a mean value of pasture nitrogen and faecal nitrogen during the last 3 months related to each FCM value (the current month in each moment and the 2 previous months). In all cases, the accepted significance level was fixed at $P < 0.05$.

4. RESULTS

The general linear model for FCM showed an effect of zone ($F = 8.79$; $d.f. = 2$; $P = 0.0002$) and season ($F = 19.13$; $d.f. = 3$; $P < 0.0001$), but no interaction between zone and

season ($P = 0.60$) and no year effect ($P = 0.26$).

When zones L and M were compared for the whole year, a season effect was found ($F = 17.50$; $d.f. = 3$; $P < 0.0001$), and the LSMEANS adjusted to Tukey test detected a difference between winter and the other seasons ($P < 0.0001$, in all cases). When data from spring, summer and autumn were compared among the 3 zones, a season effect ($F = 3.12$, $d.f. = 2$, $P = 0.0463$) was found and LSMEANS adjusted to Tukey test detected a trend for the spring-summer comparison ($P = 0.0532$). Mean values were 24.43 15.94 13.24 and 15.21 ng FCM/g dry faeces for winter, spring, summer, and autumn, respectively. The seasonal pattern of FCM from 2001 to 2003 is shown in Fig. 2.

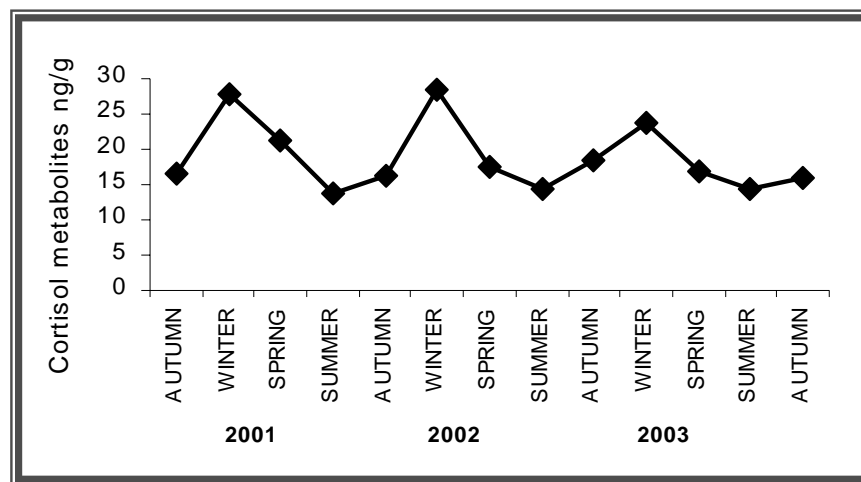


Fig. 2. Seasonal mean values of faecal cortisol metabolites in Pyrenean chamois from autumn 2000 to autumn 2003.

The zone effect was confirmed in both additional statistical analyses. Zones L and M were different ($F = 9.98$; $d.f. = 1$; $P = 0.0018$), FCM mean value being 20.72 ng/g for zone L and 16.54 ng/g for zone M. Differences were also found among zones L, M, and H for the full year except for winter ($F = 8.80$; $d.f. = 2$; $P = 0.0002$), FCM mean values being 18.03 14.39 and 12.18 ng/g for zones L, M, and H, respectively. In this case, the LSMEANS adjusted to Tukey test detected that the differences between zones L-H ($P = 0.0002$) and L-M ($P = 0.0115$) were significant, but no difference was found between zones M and H ($P = 0.1603$).

No differences were found between years in FCM values ($P = 0.26$). However, differences were found in the precise timing of the FCM peak in winter. In 2001 and 2003 the peak was in March, whereas in 2002 it was in January (Figure 3).

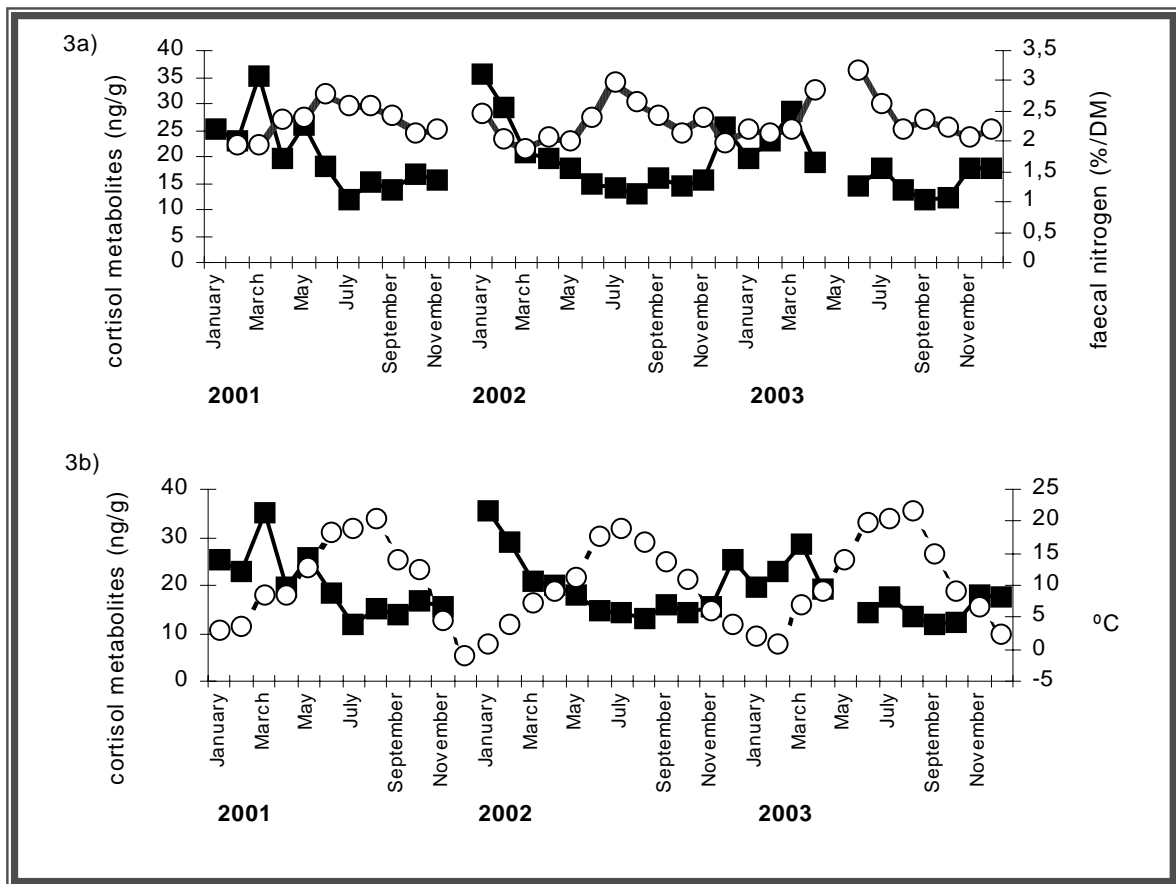


Fig. 3. 3a) ng cortisol metabolites by g dry faeces (black line) in relation to % faecal nitrogen in dry matter from January 2001 to December 2003 in Pyrenean chamois. 3b) FCM in Pyrenean chamois (black line) in relation to monthly mean minimum temperatures from January 2001 to December 2003.

No correlation was found between pasture nitrogen and FCM ($P = 0.42$). However, a lower P -value was obtained when a pasture nitrogen mean value from 3 months was used ($P = 0.0684$). A negative correlation was obtained between faecal nitrogen and FCM on a month to month basis ($P = 0.0279$; $R^2 = 0.15$, $Y = -0.76x + 36.73$), and also between FCM and the mean value of faecal nitrogen over the 3 months before collection of faecal samples ($P = 0.0009$; $R^2 = 0.30$, $Y = -1.16x + 45.89$). The highest correlation was obtained between FCM and monthly mean minimum temperatures ($P = 0.0002$; $R^2 = 0.36$, $Y = -0.53x + 109.99$; Figure 3).

5. DISCUSSION

5.1. Season effect

A clear seasonal pattern was observed in cortisol metabolites in faecal samples, with the highest value occurring in winter. Bubenik et al. (1983) found a similar pattern in plasma

cortisol in male white-tailed deer, and Huber et al. (2003) showed a higher FCM concentration in December and January than in the remaining months in red deer. Nevertheless, our data were in contradiction with the results obtained by Millspaugh et al. (2001) in North American elk (*Cervus elaphus*) and by Chapple et al. (1991) in axis deer (*Axis axis*). Other studies have also failed to find a consistent seasonal pattern in cortisol levels (Bubenik and Brown, 1989; Monfort et al., 1993; Reyes et al., 1997; Bubenik et al., 1998). Indeed, Monfort et al. (1993) observed a seasonal rhythm in plasma cortisol in Eld's deer (*Cervus eldi thamin*) with the highest values in the pre-rut and rut seasons. However, when the mean cortisol concentrations from a serial of 10 hours sampling intervals were compared, seasonal differences disappeared, concluding that the observed seasonal pattern was an artifact caused by the episodic secretion of cortisol and an insufficient sampling frequency. Monfort et al. (1993) argued that this could explain some of the seasonal patterns described in the literature. Nevertheless, our results were obtained using faecal samples, where cortisol metabolites levels result from the accumulation of cortisol over a prolonged period of time and, therefore, are not affected by the episodic nature of cortisol secretion (Palme et al., 1999).

In this study, FCM levels were highest in winter. One possible explanation is that FCM levels were highest in winter not because secretion of cortisol was highest, but due to the low passage rate during winter. Indeed, rumen size has been reported to increase 300% during winter in Pyrenean chamois (Hofmann, 1989). Nevertheless, Wasser et al. (1993) reported no effect of diet on the concentration of reproductive hormones in faecal samples in baboons (*Papio ursinus*) even though their diet varied greatly from season to season. This is in accordance with Cavigelli (1999), who found similar results in ring-tailed lemur (*Lemur catta*). Foley et al. (2001) also reported no relationship between cortisol and dry matter excreted in African elephants (*Loxodonta africana*), and Rabiee et al. (2001) demonstrated that different amounts of grass intake did not influence faecal steroid concentrations significantly in cattle.

A decreased intake of nutrients is associated with elevated cortisol levels in several mammalian species (Saltz and White, 1991; DelGiudice et al., 1992). In our study, the winter peak in cortisol could indicate a shift to catabolic function caused by the adaptation of Pyrenean chamois to winter conditions.

Huber et al. (2003) described a significant negative relationship between minimum temperatures and FCM ($R^2 = 0.34$), arguing that an elevated cortisol production could be an

adaptation to harsh environmental conditions. In accordance with this, we obtained a coefficient of determination of 0.36 between minimum temperatures and FCM. Nevertheless, in our study the peaks in FCM did not occur in the coldest month, but 1-2 months later than the coldest period of the year. This delay was in accordance with the delay observed in the relationship between faecal nitrogen and FCM, where the best correlation was found between the average diet quality over the preceding 3 months.

Saltz and White (1991), working with urinary cortisol in mule deer (*Odocoileus hemionus*), concluded that winter duration was more important than climate or snow depth. Other studies have shown, however, that snow depth could have an important effect in Pyrenean chamois. For example, Gonzalez and Crampe (2001) described the winter severity, expressed as cumulative snowfall, as a main cause in the mortality pattern of adults of both sexes and kids in Pyrenean chamois. In our study, in 2001 and 2003, the months with the highest snowfall and the lowest temperatures were January and February. However, the winter of 2001-2002 was very unusual, with December 2001 being a very cold month with heavy snow fall and the rest of the winter being very mild. This could explain the fact that the FCM peak in 2002 occurred in January, 2 months earlier than in 2001 and 2003.

Thaller et al. (2004), working with 4 Alpine chamois under controlled conditions and fed ad libitum, observed a maximum faecal cortisol concentration in February (about 3000 ng/g), and a minimum value in August (about 500 ng/g), without a significant influence of the mean daily temperature. This seasonal pattern in FCM, was probably caused by a circannual rhythm. Our study, carried out in natural conditions, found the highest FCM level in January and March and the lowest in July, August, and September. This could suggest that our results were partly due to a circannual rhythm. Nevertheless, the differences observed in the timing of the FCM peak between years are difficult to explain if an internal rhythm is the only explanation. Therefore, environmental effects are very likely.

Presence of tourists in our study area peaked in summer, when temperatures were the warmest of the year. Millspaugh et al. (2001) found that FCM in faecal samples of North American elk reached a maximum in summer, when tourist presence and temperatures were also at their highest. In our study, however, FCM reached their lowest value in summer. Apparently, FCM was not affected either by hunting activity between September and December. Millspaugh et al. (2001) also found that hunting did not cause any peak in cortisol.

These authors argued that in contrast to tourism presence in summer, hunting was a brief and infrequent stressor. In our study, therefore, no effect on FCM could be attributed to human disturbances.

Autumn is not only a hunting season for Pyrenean chamois, but also the pre-rut and rut season. Feher et al. (1994) stressed the importance of an increase in cortisol during rut in red deer. Nevertheless, in our study the rut season was associated with low FCM values, in accordance with results obtained in other species such as axis deer (Chapple et al., 1991), white-tailed deer (Bubenik et al., 1983) or male red deer (Ingram et al., 1999).

5.2. Zone effect

FCM was higher in zone L than in zones M and H, whereas no difference was found between the latter. Zones L and H were used preferentially by females, which accounted for 87% of all adults observed. In contrast, zone M was used preferentially by males, which accounted for 62% of all adults. Therefore, the differences encountered between zones can not be explained by differential use by the males and females. Other authors have reported no differences between males and females sexes in cortisol secretion in ungulates (Bubenik et al., 1998; Millsaugh et al., 2001; Huber et al., 2003).

Two possible explanations could exist for the zone effect observed in the present study and both are related to the altitudinal migration of females during the year, which is not so clearly observed in males (Dalmau et al., 2005). This different pattern of habitat use between males and females was the reason why we selected different zones in order to have data from both sexes. One possible reason for the zone effect is that the use of different zones varied between seasons. For example, in zone L, 66% of samples were taken in winter and spring, whereas in zone H 72% of samples were taken in summer. Therefore, the zone effect could be confounded with a season effect because FCM is lower in summer than in the other seasons. Moreover, the lack of an interaction between season and zone, meaning that no differences existed between zones when values from the same season were compared, would confirm this confounding effect. Other possible reason could be the existence of a relationship between the migration of individuals to higher altitudes and lower levels of cortisol metabolites in their faeces. In this case, only the observation of a stronger zone effect than season effect in the comparison between zones L, M, and H for the whole year except winter (P -value 0.0002 and

0.0463, respectively) would confirm this explanation.

In summary, a FCM seasonal rhythm has been shown in Pyrenean chamois. This rhythm could be internal, but some environmental factors such as low temperatures, snow cover or low pasture quality, could modulate it. These environmental factors seem to have a delayed effect on FCM, suggesting that their effect on cortisol secretion is chronic rather than acute. In addition, human disturbances like trophy hunting and tourism as well as the rut season do not seem to have an important effect on FCM of Pyrenean chamois.

6. MANAGEMENT IMPLICATIONS

Our data support the hypothesis that FCM is a good index of energy balance in Pyrenean chamois. The smaller FCM peak observed in our study area was in winter 2003, after a rainy spring, summer, and autumn 2002. The importance of spring weather for later body mass and survival has been emphasised in many ungulate studies (Solberg and Saether, 1994; Gaillard et al., 1997). Loison et al. (1999) reported that group survival of Pyrenean chamois increased when precipitation was high and temperatures were low during the preceding spring in the Pyrenees. From a management point of view, providing supplemental food in winter – when there is a heavy snow fall- or in spring and summer –when rain is scarce- could have a positive effect on the animals and reduce cortisol secretion in winter (Saltz, 1988). This is in agreement with Chao and Brown (1984), who found no seasonal effects on serum cortisol in well-fed white-tailed deer. Winter FCM could be used to confirm the effect of this supplementation on the population. Faecal samples have the advantage of being easy to collect without handling the animals, and could be useful to study other aspects such as the effect of changes in population density or predation risk. Nevertheless, further research is needed to fully evaluate the usefulness of FCM to predict survival rates or to assess body condition of Pyrenean chamois for management purposes. Also, the relationship between diet quality or pasture availability and snow cover with FCM should be further studied.

7. LITERATURE CITED

Bubenik, G. A., A. B. Bunenik, D. Schams, and J. F. Leatherland. 1983. Circadian and circannual rhythms of LH, FSH, testosterone (T), prolactin, cortisol, T3 and T4 in plasma of mature, male white tailed-deer.

- Comparative Biochemistry Physiology A 76:37-45.
- Bubenik, G. A., and R. D. Brown. 1989. Seasonal levels of cortisol, triiodothyronine and thyroxine in male axis deer. *Comparative Biochemistry Physiology A* 92:499-503.
- Bubenik, G. A., D. Schams, R. G. White, J. Rowell, J. Black, and L. Bartos. 1998. Seasonal levels of metabolic hormones and substrates in male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative Biochemistry Physiology C* 120:307-315.
- van Cauter, E., R. Leprouli, and D. J. Kupfer. 1996. Effects of gender and age on the levels and circadian rhythmicity of plasma cortisol. *Journal Clinical Endocrinology Metabolism* 81:2468-2473.
- Cavigelli, S. A. 1999. Behavioural patterns associated with faecal cortisol levels in free-ranging female ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Animal Behaviour* 57: 935-944.
- Chao, C. C., and R. D. Brown. 1984. Seasonal relationships of thyroid, sexual and adrenocortical hormones to nutritional parameters and climatic factors in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) of south Texas. *Comparative Biochemistry Physiology* 77:229-306.
- Chapple R. S., A. W. English, R. C. Mulley, and E. E. Lopherd. 1991. Haematology and serum biochemistry of captive unsedated chital deer (*Axis (Cervus) axis*) in Australia. *Journal of Wildlife Diseases* 27:396-406.
- Dalmau, A., A. Ferret, and X. Manteca. 2005. Pasture quality in relation to the sexual segregation in a Pyrenean chamois population (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Journal of Mammalogy* (Submitted).
- Dehnhard, M., M. Clauss, M. Lechner-Doll, H. H. D. Meyer, and R. Palme. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. *General and Comparative Endocrinology* 123: 111-120.
- DelGiudice, G. D., L. D. Mech, K. E. Kunkel, E. M. Gese, and U. S. Seal. 1992. Seasonal patterns of weight, hematology, and serum characteristics of free-ranging female white-tailed deer in Minnesota. *Canadian Journal of Zoology* 70:974-983.
- Feher T., Z. Zomborszky, and E. Sandor. 1994. Dehydroepiandrosterone, dehydroepiandrosterone sulphate, and their relation to cortisol in red deer (*Cervus elaphus*). *Comparative Biochemistry and Physiology C* 109:247-252.
- Folch, R. 1981. La vegetació dels Països Catalans. Ketres. Barcelona, Spain.
- Foley, C. A. H., S. Papageorge, S. K. Wasser. 2001. Noninvasive stress and reproductive measures of social and ecological pressures in free-ranging African elephants. *Conservation Biology* 15:1134-1142.
- Gaillard, J. M., J. M. Boutin, D. Delorme, G. V. Laere, P. Duncan, and J. D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variations in two contrasted populations. *Oecologia* 112:502-513.
- Gerard, J. F. and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organisation of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes* 28: 111-122.
- Gonzalez, G., and J.P. Crampe. 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology* 79: 2072-2079.
- Gurri, F. 1997. Cadi-Moixeró Parc Nacional, Pedraforca Paratge Natural. Pp 62-77 in *Parcs Naturals de Catalunya*. Editorial 92. Barcelona, Spain.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.

- Huber, S., R. Palme, and W. Arnold. 2003. Effects of season, sex, and sample collection on concentrations of fecal cortisol metabolites in red deer (*Cervus elaphus*). *General and Comparative Endocrinology* 130:48-54.
- Ingram, J. R., J. N. Crockford, and L. R. Matthews. 1999. Ultradian, circadian and seasonal rhythms in cortisol secretion and adrenal responsiveness to ACTH and yarding in unrestrained red deer (*Cervus elaphus*) stags. *Journal of Endocrinology* 162:289-300.
- Kelley, K. W. 1988. Cross-talk between the immune and endocrine systems. *Journal of Animal Science* 66:2095-2108.
- Koehn, R. K., and B. L. Bayne. 1989. Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biological Journal of the Linnean Society* 37:157-171.
- Loison, A., J. M. Julien, and P. Menaut. 1999. Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins* 47:126-136.
- Miller, M. W., N. T. Hobbs, and M. C. Sousa. 1991. Detecting stress responses in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*): reliability of cortisol concentrations in urine and feces. *Canadian Journal of Zoology* 69:15-24.
- Millspaugh, J. L., R. J. Woods, K. E. Hunt, K. J. Raedeke, G. C. Brundige, B. E. Washburn, and S. K. Wasser. 2001. Fecal glucocorticoid assays and the physiological stress response in elk. *Wildlife Society Bulletin* 29:899-907.
- Monfort, S. L., J. L. Brown, and D. E. Wildt. 1993. Episodic and seasonal rhythms of cortisol secretion in male Eld's deer (*Cervus eldi thamin*). *Journal of Endocrinology* 138:41-49.
- Monfort, S. L., K. L. Mashburn, B. A. Brewer, and S. R. Creel. 1998. Evaluating adrenal activity in African wild dogs (*Lycaon ictus*) by fecal corticosteroid analysis. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 29:129-133.
- Morrow, C. J., E. S. Kolver, G.A. Verkerk, and L.R. Matthews. 2002. Fecal glucocorticoid metabolites as a measure of adrenal activity in dairy cattle. *General and Comparative Endocrinology* 126:229-241.
- Morton, D. J., E. Anderson, C. M. Foggin, M. D. Kock, and E. P. Tiran. 1995. Plasma cortisol as an indicator of stress due to capture and translocation in wildlife species. *Veterinary Record* 136:60-63.
- Möstl, E., and R. Palme. 2002. Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology* 23:67-74.
- Palme, R., C. Robia, S. Messmann, J. Hofer, and E. Möstl. 1999. Measurement of fecal cortisol metabolites in ruminants: a noninvasive parameter of adrenocortical function. *Wien. Tierärztl. Mschr.* 86:237-241.
- Pepin, D., P. Menaut, L. Desneux, and B. Cargnelutti. 1992. Seasonal changes in the use of space by isards (*Rupicapra pyrenaica*) in a protected area. Pp. 327-330 in *Ongules/Ungulates 91*. F. Spitz, G. Jeneau, G. Gonzalez and S. Aulaguier (eds.). Toulouse, France.
- Rabbie, A.R., K.L. Macmillan, F. Schwarzenberger. 2001. The effect of level of feed intake on progesterone clearance rate by measuring faecal progesterone metabolites in grazing dairy cows. *Animal Reproduction Science* 67: 205-214.
- Reyes, E., G. E. Bubenik, A. Lobos, D. Schams, and L. Batos. 1997. Seasonal levels of cortisol, IGF-1 and triiodothyronine in adult male pudu (*Pudu pudu*). *Folia Zoologica* 46:109-116.
- SMC. 2004. Servei meteorologic de Catalunya. www.meteocat.com.
- Saltz, D. 1988. Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer (*Odocoileus hemionus*). Ph. D. Thesis, Colorado State University, Fort Collins, Colorado.

- Saltz, D., and G. C. White. 1991. Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer. *Journal of Wildlife Management* 55:1-16.
- Sapolsky, R. M. 1992. Neuroendocrinology of the stress response. Pp. 287-324 in *Behavioural Endocrinology*. J. B. Becker, S. M. Breedlove, and D. Crews (eds.). MIT Press. Cambridge, Massachusetts.
- Solberg, E. J., and B. E. Saether. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy* 75:1069-1079.
- Schwarzenberger, F., C. Walzer, R. Weiss, H. E. Pucher, K. Leus, P. Bircher, and J. F. Moran. 2000. Faecal cortisol metabolites in response to management practices and disturbance in different herbivores and carnivores (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*, *Elephas maximus*, *Loxodonta africana*, *Okapia Johnstoni*, *Rupicapra rupicapra* and *Lutra lutra*). Pp. 201-204 in *Proceedings of the third scientific meeting of the European Association of Zoo and Wildlife Veterinarians (EAZWV)*.
- Thaller, D., F. Schwarzenberger, R. Bögel, L. Slotta-Bachmayr, C. Walzer and W. Arnold. 2004. Seasonal variation in cortisol secretion in chamois (*Rupicapra rupicapra*). Pp. 283-284 in *Proceedings of the 5th scientific meeting of the European Association of Zoo- and Wildlife Veterinarians (EAZWV)*.
- Wasser, S. K., R. Thomas, P. P. Nair, C. Guidry, J. Southers, J. Lucas, D. E. Wildt, and S. L. Monfort. 1993. Effects of dietary fibre on faecal steroid measurements. *Journal of Reproductive Fertility* 97:567-574.

Capítulo 6

**In vitro ruminal fermentation using
inoculum from chamois and cattle**



ABSTRACT

*Six dual-flow continuous culture fermenters were used over a 10-day experimental period to compare the digestibilities of dry matter (DM) and fiber, ruminal fermentation profile and nitrogen metabolism of rumen microbial populations obtained from an inoculum of chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) and cattle (*Bos taurus*). The aim of this work was to test the fermenters with inoculum from chamois and to compare the function of ruminal microbial population of chamois and cattle under the same conditions of diet and passage rate. Fermenters were fed 56 g DM daily of a diet consisting of 75% Italian ryegrass hay (*Lolium multiflorum* var. 'Westerwold') and 25% alfalfa hay (*Medicago sativa*). Both inocula were adapted to the *in vitro* conditions after 6 days. There were no differences in DM and fiber digestibilities, and total volatile fatty acids concentration (VFA) between cattle and chamois inocula. The proportion of propionate was higher (25.8 vs. 17.9 mol/100 mol), and that of butyrate was lower (9.9 vs. 13.8 mol/100 mol) in chamois inoculum than in cattle inoculum. Ammonia nitrogen concentration was greater (10.6 vs. 6.7 mg/100 ml), but microbial protein synthesis was lower (41.1 vs. 55.3 % of total nitrogen flow) in chamois inoculum than in cattle inoculum. These results suggest that microbial populations from chamois and cattle inocula, maintained under the same conditions of diet and passage rate, have a similar digestion capacity, producing the same amounts of VFA, but with a different fermentation profile, and lower microbial protein synthesis. The dual-flow continuous culture fermenters could be a useful tool to study ruminal fermentation in wild species such as Pyrenean chamois. It could be used in interspecific comparative studies or in intraspecific comparisons for management purposes to test the best supplementation for wild species in reserves.*

1. INTRODUCTION

Cattle (*Bos taurus*) and the Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) are in the suborder Ruminantia. Pyrenean chamois is a mountain-dwelling ungulate with a high selective character when feeding (Catusse et al., 1996). According to the morphophysiology of the digestive tract, chamois was classified by Hofmann (1988) as an intermediate eater. The intermediate eaters are species adapted to mixed diets, consisting of concentrates and plant cell walls, although these species usually avoid fibre as long and as much as possible. At the same time, intermediate eaters show remarkable short-term or seasonal anatomical adaptations to changes in forage quality (Hofmann, 1988). In contrast, cattle are classified as grass and roughage eaters, with a low selective character (Hofmann, 1988).

The body weight of most female cattle ranges from 450 to 650 kg, while the body weight of Pyrenean chamois ranges from 25 to 45 kg. Conventional expression of animal requirements assumes that energy requirements are proportional to metabolic body weight, meaning that small animals require more feed per unit of body weight for maintenance than larger animals. Nevertheless, the digestive tract size is proportional to body weight. In consequence, small herbivores select more nutritious and easily digestible concentrate feeds, eat more frequently, and have a greater passage rate compared with larger species (Van Soest, 1994). Moreover, fiber digestibility is considered to be less in intermediate eaters than grazing ruminants adapted to roughage diets (Arman and Hopcraft, 1975; Milne et al., 1978).

Few data exist examining the probable differences in the fermentative activity of the microbial populations between chamois and cattle. Therefore, an in vitro rumen microbial fermentation experiment, with the same diet and fermentation conditions, was designed with the aim of comparing the activity of rumen microbial population in chamois and cattle.

The hypothesis of this study was that in the absence of intrinsic differences between the two species, such as diet selection or passage rate, two ruminal populations randomly taken from one individual of each species should show similar capabilities to digest the diet after a period of adaptation. At the same time, the adaptation period of this experiment was studied with the objective to test the continuous fermentation in vitro system used for species such as Pyrenean chamois for further studies and management purposes.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Inoculum and continuous culture system

A continuous fermentation in vitro system was used to compare ruminal microbial activity in cattle and chamois. Inocula were obtained from a lactating Holstein cow (Body weight 650 kg) fitted with a permanent ruminal cannula and from a male adult chamois (Body weight 25 kg) hunted in the wild. The cow was fed on an libitum basis with a 50 to 50 forage to concentrate diet (17 % crude protein, CP; 31% neutral detergent fiber, NDF; and 20% acid detergent fiber, ADF). The diet, on a dry matter (DM) basis, consisted of alfalfa hay (49.4%), ground barley grain (24.4%), ground corn grain (15.4%), soybean meal (9.7%), white salt (0.3%), monobasic sodium phosphate (0.4%), and a vitamin and mineral mixture (0.4%).

The chamois was hunted in the Cadí Hunting Reserve, in the North-east of Spain (42° 15' N, 1° 41' E). The predominant vegetation in the zone was *Pinus uncinata* woods and areas with bushes such as *Juniperus nana*, *Rhododendron ferrugineum* and *Arctostaphylos uva-ursi*. *Festucetum scopariae*, a plant community typical of the subalpine calcareous slopes of the Cadí range, was also present in the zone. The main species are *Festuca scoparia*, *Festuca indigesta* var. *durissima*, *Avena montana*, *Poa alpina*, and *Sesleria coerulea* (Folch, 1981). At higher altitudes, and probably too far away for the hunted chamois to reach, there were alpine meadows covered with a great variety of graminous plants, *Festuca airoides* being the predominant one, and other plants such as *Gentiana acaulis* ssp. *alpina* or *Androsarce carnea* (Gurri, 1997). Fecal nitrogen values, as an indicator of diet quality, were obtained for the chamois population, with a mean value of 2.4% of nitrogen in September, when the chamois was hunted. In this case, ruminal fluid was obtained immediately after hunting by pressing the whole rumen content by hand and straining it through two layers of cheesecloth. It was collected in a pre-warmed insulated container to ensure that its temperature did not drop below 30 °C, and then delivered to the laboratory two and a half hours later. The pH of inoculum just after collection was 6.6, and 6.8 two and a half hours later, when it arrived at the laboratory.

In the case of cattle the ruminal inoculum was randomly selected throughout the permanent ruminal cannula. The pH of cattle inoculum in the laboratory was 6.6.

Six dual-flow continuous-culture fermenters developed by Hoover et al. (1976) were used. Three fermenters were randomly assigned to cattle and three to chamois rumen fluid. Each fermenter consisted of a 1320 ml flask, the contents of which were magnetically stirred at 300 rpm and heated by a thermostatically controlled element. Each flask was equipped with a buffer input, a thermister probe, a pH probe, acid/base infusion pumps and an input for nitrogen gas.

Each flask had an overflow port to maintain volume. The overflow digesta was collected in an effluent collection vessel. Buffer solution (artificial saliva) was pumped continuously into the fermenter flask by a peristaltic pump at a rate of 10% of the total volume per hour. The mineral buffer solution was prepared according to Weller and Pilgrim (1974), with the addition of $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0.12 g/liter), and 0.4 g/liter of urea to simulate nitrogen recycling. In addition to the overflow port, each fermenter flask was equipped with a filter connected to a peristaltic pump that pumped the filtered digesta into another effluent collection vessel at a rate of 5% of the total volume per hour. In consequence, liquid and solids dilution rates were maintained at 10 and 5%/hour, respectively. Filters has a pore size of 0.14 mm.

The pH was maintained between 6.2 and 6.8 by the infusion of 3 N HCl or 5 N NaOH solutions. Temperature was maintained at 39 °C. Fermenters were continuously infused with N_2 at a rate of 40 ml/min to ensure anaerobic conditions. Fermentation parameters were monitored and controlled by a Personal Computer and a Programmable Linear Controller (FieldPoint, National Instruments, TX). Fermentation conditions were programmed with Lab View Software (National Instruments, TX).

Fermenters were fed three times a day, at 0800, 1600 and 2400 hours, with 56 g DM daily. Diet consisted of 75% Italian ryegrass hay (*Lolium multiflorum* var. 'Westerwold') and 25% alfalfa hay (*Medicago sativa*) ground using a 1 mm screen. The diet contained 96.0% of DM, and 88.9% of organic matter (OM), 16.2% of CP, 2.3% of ether extract (EE), 44.9% of NDF and 25.8% of ADF, on DM basis. The diet CP concentration was chosen as an average CP concentration of the diet fed to the donor cow and the CP content of the grassland where the chamois was hunted. The later was determined as the percentage of N in forage, in different zones of the reserve in September, when the chamois was hunted.

2.2. Sample collection

The experimental period consisted of 9 days, 6 days for adaptation and 3 days for sample collection. Throughout the experiment, 16 ml of filtered fermenter fluid were taken 2 hours after the morning feeding to evaluate day to day changes in ruminal ammonia nitrogen ($\text{NH}_3\text{-N}$) and volatile fatty acid (VFA) concentrations in each fermenter.

During the sampling period, effluent collection vessels were maintained in a 4 °C bath to prevent microbial action. Solid and liquid effluents were homogenized, and a 500 ml sample was removed by aspiration. Effluents from the three sampling days were composited and mixed within the fermenter. Three subsamples of mixed effluent were taken, two of them were acidified to deproteinise them with either HCl (4 ml effluent in 4 ml 0.2N HCl) or H_3PO_4 (4 ml effluent in 1 ml of 0.2% ClHg , 2% H_3PO_4 , and 0.2% 4-methyl valerate) and frozen until analysis for $\text{NH}_3\text{-N}$ and VFA concentrations, respectively. A third aliquot was analyzed in triplicate for total nitrogen analysis. Three 200 ml portions of each composited sample were lyophilized, ground to pass a 1-mm screen prior to analysis and used for DM, ash, NDF, ADF and purine bases.

Bacteria were isolated from fermenter flasks on the last day of sampling. Solid phase bacteria were dislodged by adding 100 ml of 2% methylcellulose and mixed at 300 rpm during one hour at 37 °C. After this, fermenter flasks were kept at 4°C for 24 hours (Whitehouse et al., 1994). Vessel content was stirred for one hour at room temperature before being strained through two layers of cheesecloth. Additional bacteria were recovered from the solid fraction by washing with 300 ml 0.85% (wt./vol.) saline solution at room temperature. Bacterial cells were isolated by differential centrifugation at 1,000 x g for 15 minutes to eliminate feed particles, and at 20,000 x g for 20 minutes to isolate the bacterial pellet. Pellets were rinsed with saline solution and recentrifuged at 20,000 x g for 20 minutes. After further rinsing with distilled water to prevent contamination of bacteria with ash, bacterial cells were lyophilised and analysed for DM, ash, nitrogen, and purine concentrations.

2.3. Chemical analyses and calculations

Effluent DM was calculated by liophilizing 200-ml aliquots in triplicate with subsequent drying at 103 °C in a forced air oven for 24 hours. Dry matter content of diets and

bacterial samples were determined by drying samples for 24 hours in a 103 °C forced air oven. Dry samples were ashed according to the Association of Official Analytical Chemists (AOAC, 1990) using a muffle furnace. Dietary ether extract was determined according to AOAC (1990). Total nitrogen in feed, effluents and bacterial samples were determined by the Kjeldahl method (AOAC, 1990). The NH₃-N was determined by spectrophotometry (Chaney and Marbach, 1962). The NDF and ADF concentrations in feed and effluents were determined sequentially using alpha-amylase and sodium sulphate (Van Soest et al., 1991). The VFA concentrations in deproteinised effluent fluid samples were determined by gas chromatography (GLC Hewlett Packard, Palo Alto, Ca) using 4-methylvaleric acid as internal standard (Jouany, 1982) and a polyethylene glycol TPA treated capillary column (BP21, SGE, Europe Ltd., UK). Effluent and bacterial cells were analysed for purine (adenine and guanine) content by HPLC (Hewlett Packard, Palo Alto, CA) using allopurinol as internal standard (Balcells et al., 1992). Digestibility of DM, NFD and ADF, and flows of total, ammonia, non-ammonia, microbial, and dietary nitrogen were calculated as described by Stern and Hoover (1990).

2.4. Statistical analyses

Results from VFA and NH₃-N concentration during the daily sampling were analysed using the PROC MIXED procedure of SAS (SAS Institute Inc., Cary, NC) for repeated measures (Littell et al., 1996). The model accounted for the effects of inoculum type and days and the interaction of inoculum type x days. The fermenter was considered a random effect. The VFA concentrations and nitrogen fractions were subjected to three covariance structures: compound symmetric, autoregressive order one and unstructured covariance. The covariance structure that yielded the smallest Schwarz's Bayesian criterion and closest to Likelihood value was considered to be the most suitable analysis. For the present study, autoregressive structure was chosen. The residual maximum likelihood was used as a method of estimation. The least square means of fixed effects (LSMEANS) was used when analysis of variance indicated significant differences. The degrees of freedom was 1 for inoculum type, 8 for days, and 8 for the interaction inoculum type x days, with a total degrees of freedom of 32 for all the variables studied with PROC MIXED. The remaining variables recorded from sampling were analysed using the PROC TTEST procedure of SAS. In this case, the number of degrees of freedom was 2 for all these variables.

3. RESULTS

The results are presented in two sections. In the first section, daily evolution of VFA and $\text{NH}_3\text{-N}$ concentrations, as indicators of microbial adaptation to the in vitro system, are shown. In the second section, the results obtained from the sampling period, as a mean of the final three days of microbial fermentation, are presented.

3.1. Daily sampling

Total VFA concentrations in each inocula decreased ($P < 0.001$) from day 1 to day 6, remaining relatively constant thereafter (Fig. 1).

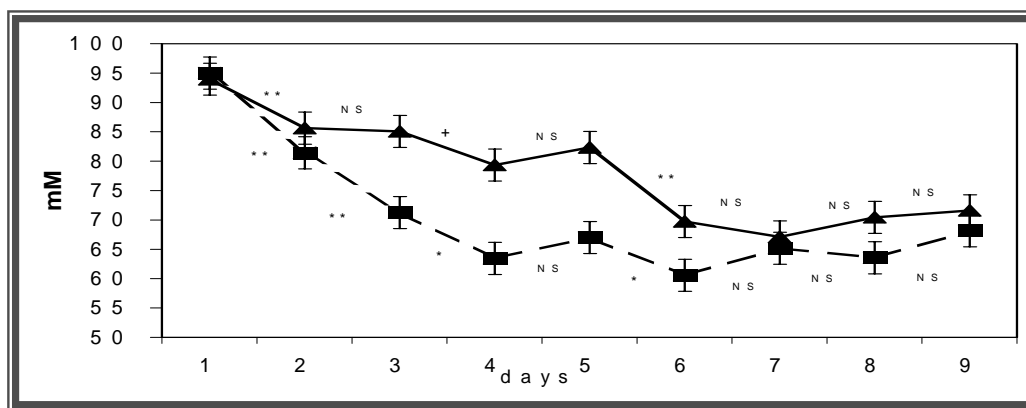


Fig. 1. Total VFA concentration (mM) in cattle (■) and chamois (▲) between day 1 and day 9 of the experiment in samples taken two hours after the morning feeding. Statistics indicate if the values of two consecutive days in each inoculum are statistically different (NS = $P > 0.1$, + = $P < 0.1$, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$). The bars show the standard error of the mean.

Total VFA concentrations were greater for chamois inoculum from day 3 to day 6 ($P < 0.05$), with differences disappearing thereafter. Molar proportion of acetate decreased (Fig. 2a; $P < 0.001$) and molar proportion of butyrate increased (Fig. 2c; $P < 0.01$) from day 1 to day 9. In contrast, the molar proportion of propionate was more constant throughout the period (Fig. 2b). The day to day molar proportion of propionate was greater ($P < 0.01$) in chamois than in cattle, while the molar proportion of butyrate was lower ($P < 0.05$) in chamois when compared to cattle. Molar proportion of acetate did not differ ($P > 0.10$) between chamois and cattle, except for days 2 and 9 ($P < 0.05$).

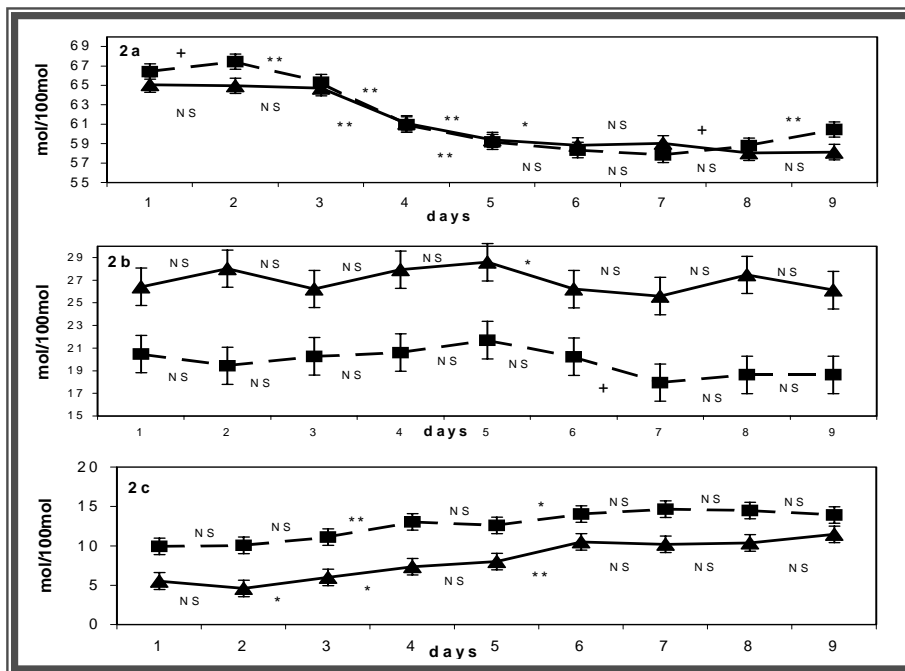


Fig. 2. Proportion (mol/100 mol) of acetate (2a), propionate (2b), and butyrate (2c) in cattle (■) and chamois (▲) between day 1 and day 9 of the experiment in samples taken two hours after the morning feeding. Statistics indicate if the values of two consecutive days in each inoculum are statistically different (NS = $P > 0.10$, + = $P < 0.10$, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$). The bars show the standard error of the mean.

Total $\text{NH}_3\text{-N}$ concentration (mg/100 ml) decreased (Fig. 3; $P < 0.01$) in the chamois inoculum from 19 at day 1 to 13 at day 9. In the cattle inoculum, there was a significant fluctuation from day 1 to day 5, then the $\text{NH}_3\text{-N}$ concentration remained constant and averaged 11 mg/100 ml. Nevertheless, $\text{NH}_3\text{-N}$ concentration was constant in inoculum from both species from day 6 to day 9. Ammonia nitrogen concentration was greater in the chamois inoculum than in cattle throughout the experiment, although the differences were only significant ($P < 0.05$) at days 1, 3, 5 and 6, and tended to be higher at day 8.

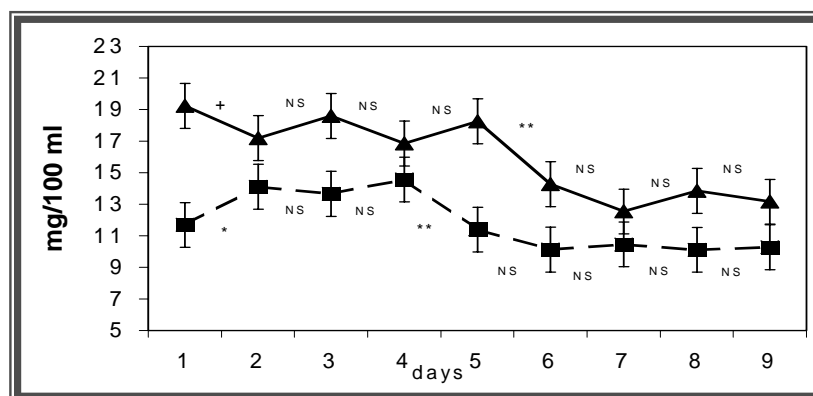


Fig. 3. Ammonia nitrogen concentration (mg/100ml) in cattle (■) and chamois (▲) between day 1 and day 9 of the experiment in samples taken two hours after the morning feeding. Statistics indicate if the values of two consecutive days in each inoculum are statistically different (NS = $P > 0.10$, + = $P < 0.10$, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$). The bars show the standard error of the mean.

3.2. Sampling period

Dry matter, NDF and ADF digestibilities were similar ($P > 0.10$) in the two inocula, with mean values being 67.8, 50.0 and 56.0 %, respectively (Table 1).

Table 1. Digestibility of dry matter (DM), neutral detergent fiber (NDF) and acid detergent fiber (ADF) in chamois and cattle.

Item	Chamois	SE ¹	Cattle	SE	P-value
DM Digestibility (%)	64.8	1.49	70.8	3.69	0.882
Fiber digestibility (%)					
NFD digestibility	51.8	1.44	48.1	2.10	0.213
ADF digestibility	56.2	1.46	55.8	2.06	0.874

¹ SE = standard error of the mean.

Total VFA concentration was similar in the two inocula, with a tendency to be greater in the inoculum of chamois than in cattle inoculum (Table 2; $P < 0.10$). Molar proportion of propionate was higher in chamois inoculum than in cattle inoculum ($P < 0.01$), while butyrate was lower in chamois than in cattle ($P < 0.05$). Valerate tended ($P < 0.10$) to be higher in chamois inoculum than in cattle inoculum. The molar proportions of isobutyrate, and isovalerate, and the concentration of these two branch chained VFA were lower ($P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.01$, respectively) in chamois inoculum than in cattle inoculum.

Table 2. Total volatile fatty acids (VFA) concentration and fermentation profile in chamois and cattle.

Item	Chamois	SE ¹	Cattle	SE	P-value
Total VFA (mM)	61.6	1.43	56.1	1.44	0.055
Branch-chained VFA (mM)	0.18	0.02	3.28	0.22	0.005
Individual VFA (mol/100 mol)					
Acetate	60.3	0.32	59.7	0.19	0.175
Propionate	25.8	1.52	17.9	0.42	0.007
Butyrate	9.9	1.06	13.8	0.37	0.025
Valerate	3.7	0.12	3.4	0.04	0.078
Isobutyrate	0.2	0.03	0.4	0.01	0.049
Isovalerate	0.1	0.02	4.9	0.46	0.009
Acetate:propionate ratio	2.4	0.16	3.4	0.07	0.005

¹ SE = standard error of the mean.

The NH₃-N concentration (mg/100 ml) was greater in chamois inoculum than in cattle inoculum (Table 3, $P < 0.01$). There were no differences in total or dietary nitrogen flows between inocula. In contrast, the flows of NH₃-N and non-ammonia nitrogen were different ($P < 0.01$), and microbial nitrogen flows tended to be lower in samples from chamois than in cattle samples ($P < 0.10$). Protein degradation was similar in both inocula. Microbial protein synthesis was lower in chamois inoculum when compared to cattle inoculum ($P < 0.05$) and efficiency of microbial protein synthesis tended to be lower in chamois than in cattle ($P < 0.10$).

Table 3. Ammonia nitrogen concentration, flows of total, ammonia, non-ammonia, dietary, and microbial nitrogen, protein degradation, microbial synthesis, and efficiency of microbial synthesis in chamois and cattle.

Item	Chamois	SE ¹	Cattle	SE	P-value
Ammonia nitrogen, mg/100 ml	10.6	0.35	6.7	0.29	0.001
Nitrogen flows, g/day					
Total	1.7	0.02	1.8	0.03	0.369
Ammonia nitrogen	0.3	0.01	0.2	0.01	0.003
Non-ammonia	1.4	0.01	1.6	0.02	0.003
Dietary	0.7	0.08	0.6	0.03	0.252
Microbial	0.7	0.08	1.0	0.01	0.083
Protein degradation (%)	53.1	5.48	60.7	2.10	0.269
Microbial Nitrogen					
% of total nitrogen flow	41.1	4.79	55.3	1.48	0.047
g/kg of DM truly digested	19.1	1.76	24.2	1.14	0.062

¹ SE = standard error of the mean.

4. DISCUSSION

The continuous fermentation in vitro system used in the present experiment allowed the control of diet, feeding frequency, passage rate and fermentation conditions, the inoculum being the only factor that differed between the two experimental treatments. An in vivo study was rejected as it would have caused stress in the animals as a result of capture and housing. The present study was made with only one individual of each species because of the difficulty

to obtain a chamois donor. We acknowledge that ruminal activity can vary both between animals and from day to day in the same animal, a fact which should make us cautious about how results are interpreted. This being said, considering the similar nutritive value of the diet fed to the cow and that which was available to the chamois, the present study represents an important first step and a pointer to the need for further research in this field.

Steady-state conditions were achieved in both treatments from day 6 of the experimental period, as reflected in total VFA and $\text{NH}_3\text{-N}$ concentrations. This observation is in accordance with other results obtained in our laboratory (Cardozo et al., 2004) with the same *in vitro* system and in other studies working with RUSITEC, a semi-continuous fermenter (Czerkawski and Breckenridge, 1977). It may therefore be concluded that a 6-day adaptation period before sampling is necessary for chamois and cattle microbial inocula.

Dry matter and fiber digestibility in intermediate feeders is, typically, less than that observed for grazing ruminants (Arman and Hopcraft, 1975; Milne et al., 1978). Usually, this lower digestibility has been associated with a greater ruminal or total tract passage rate. However, in other studies, comparisons between goats, an intermediate eater, and sheep, a grazer, have produced differing results. Fiber and DM digestibilities have been found to be similar in goats and sheep (Jones et al., 1972), higher in goats than in sheep (Gihad, 1976) or diet dependent, with digestibilities being similar in a medium quality roughage and even higher in goats than in sheep in a low quality diet (Huston et al., 1986; Masson et al., 1986). In these studies, the relationship between digestibility and rate of passage was also confirmed. In the current experiment, with a predetermined identical rate of passage and with a good quality diet, DM and fiber digestibilities were not different, indicating that microbial populations had the same capacity to digest food in chamois and cattle.

Total VFA concentration was within the range proposed by France and Siddons (1993) in the rumen, albeit in the low range, and was not different between inocula, in accordance with the similar DM and fibre digestibility. In contrast, there were differences between chamois and cattle inocula in individual VFA proportions. Propionate proportions were greater in chamois than in cattle, while butyrate and branch chained VFA were greater for cattle inoculum. There are two possible explanations for the greater proportion of propionate in chamois inoculum. The first is related to the predominance of amylolytic bacteria in concentrate selectors and intermediate feeders, in accordance with Hofmann (1985), as it is

known that these bacteria produce greater proportions of propionate (France and Siddons, 1993). In this case, it is possible that the amylolytic population in the fermenters after six days of adaptation was greater in chamois inoculum than in inoculum of cattle. This would be in accordance with the expected differences in vivo. The second is a metabolic explanation. Acetate and butyrate are lipogenic, while propionate is glucogenic (Bergman, 1990). Propionate is the only VFA that makes a significant net contribution to glucose synthesis, and it is quantitatively the most important single precursor of glucose (Bergman, 1990). There are few studies where glycemia in chamois has been recorded. Artois (1987) found glycemia values in chamois between 50 and 100 mg/dl, and Peinado et al. (1993) values between 91 and 147 mg/dl in a mountain goat (*Capra pyrenaica hispanica*), another wild ruminant that lives in similar areas. Kaneko et al. (1997) described values between 45 and 80 mg/dl for domestic species like cattle, sheep, and goats, and for llamas (*Lama glama*) values between 103 and 160 mg/dl, the last one being the domestic species with the most similar habitat to chamois. Chamois have greater requirements of glucose because they need to be ready to jump in rocky and sloping areas in normal or stressful conditions, using these areas as an escape terrain, an activity that demands high levels of glucose (Robbins, 1993). This is also true for animals living in mountain areas with low oxygen concentrations, like the natural habitat of the chamois (Causse et al., 1996). In consequence, the greater proportions of propionate provided by ruminal populations in chamois are very useful in relation to the greater demand for glucose in this species. Moreover, promoting propionate is a good way to improve energy utilization to avoid methane losses. Neither explanation is mutually exclusive.

Nitrogen utilization by microbial populations in chamois and cattle inocula differed. Ammonia concentrations were within the ranges proposed by Satter and Slyter (1974) for optimal microbial protein synthesis, with concentration being greater in chamois inoculum than in cattle. Greater concentrations of $\text{NH}_3\text{-N}$ have been observed in goats, an intermediate feeder, in comparison to sheep, a grazer (Alrahmoun et al., 1986). These authors stated that the greater ruminal $\text{NH}_3\text{-N}$ concentrations were a result of the higher ammonia recycling in goats, but this hypothesis does not apply in the in vitro conditions of the present experiment. Ruminal $\text{NH}_3\text{-N}$ concentrations are the result of a balance between protein degradation and microbial protein synthesis, together with the ammonia absorption that does not occur in in vitro conditions. In our experiment, protein degradation was numerically lower in chamois inoculum than in cattle inoculum, but the difference was not significant. Nevertheless, the branch chained VFA were also lower in chamois. Considering that these VFA are the result of branch chained

amino acid degradation and are considered to be an indicator of protein degradation, it may be that protein degradation was lower in chamois inoculum. Lower protein degradability in an intermediate feeder agrees with studies where goats were compared with sheep (Molina et al., 2003), probably due to differences in the rate of passage. Microbial protein synthesis was also lower in chamois than in cattle. This agrees with the smaller urinary excretion of allantoin and uric acid detected by Maloiy et al. (1970), in red deer (*Cervus elaphus*), an intermediate feeder like chamois, compared to sheep fed with the same diet. The urinary excretion of purine derivatives is used as a marker to estimate microbial protein synthesis (Broderick and Merchen, 1992; Chen et al., 1992). Moreover, efficiency of microbial protein synthesis tended to be lower in chamois inoculum than in cattle inoculum. Russell et al. (1992) stated that maintenance requirements are greater in amylolytic than in cellulolytic bacteria. Assuming the predominance of amylolytic bacteria in intermediate feeders (Hofmann, 1985), efficiency of microbial protein synthesis is likely to be lower in chamois, because their microbial population would have higher maintenance requirements than in cattle.

Results obtained show that the continuous fermentation in vitro system could be a useful tool for studying the ruminal fermentation pattern in species difficult to handle such as Pyrenean chamois. In Spain, this species is an important hunting resource (Alados, 1997). Therefore, if included in a management plan, taking rumen inocula from hunted chamois in different physiological states, ages, sexes, and zones could provide important information about the species. Winter severity has been defined as an important factor in the mortality of mountain ungulates such as Pyrenean chamois (Crampe et al., 1997), but supplementation of food in this and preceding seasons could have a positive effect on the body condition of individuals (Saltz 1988). From a management point of view, the continuous fermentation in vitro system could thus be used to test different types of diets as a supplementation source. However, the first step is to have an idea of the ruminal function of this species in natural conditions. Our hypothesis that in the absence of differences in ruminal conditions, passage rate and diet, microbial population of a chamois and cattle should show a similar capacity to digest the diet, was confirmed by the results. However, other aspects such as different passage rates, comparisons with other species, etc. should be considered in future studies. In contrast to the similar capacity to digest DM and fiber, and the similar concentration of total VFA, the fermentation profile could be different, with a greater proportion of propionate and lower proportions of butyrate and branch chained VFA in chamois compared with cattle. Moreover, the efficiency of energy utilization for microbial protein synthesis in both species could be

different, resulting in a lower microbial protein synthesis and efficiency of microbial protein synthesis in chamois than in cattle. Further research is needed to confirm these differences or if they could be attributed instead to the inocula collected.

5. LITERATURE CITED

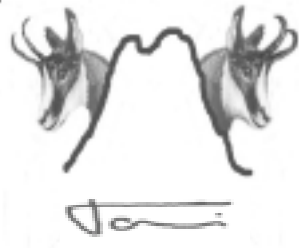
- Alados, C. 1997. Spain, p. 125-130. *In*: D.M. Shackleton (ed) Wild sheep and goats and their relatives. Status survey and conservation action plan for caprinae. Gland:IUCN.
- Alrahmoun, W. C., C. Masson, and J. L. Tisserand, J. L. 1986. Comparative study of the microbial activity in the rumen of goats and sheep II. Effect of the level and type of protein used. *Annual Zootechnia* 35:109-120.
- Association of Official Analytical Chemists. 1990. Official Methods of Analysis, 15th edition. AOAC. Arlington, VA.
- Arman, P., and D. Hopcraft. 1975. Nutritional studies on East African herbivores.1 Digestibilities of dry matter, crude fibre and crude protein in antelope, cattle and sheep. *British Journal of Nutrition* 33:255-264.
- Artois, M. 1987. Les indices de santé et de condition physique. Faune sauvage d'Europe. Informations Techniques des Services Vétérinaires 347-357.
- Balcells, J., J. Guarda, J. M. Peiró, and D. S. Parker. 1992. Simultaneous determination of allantoin and oxypurines in biological fluids by high performance liquid chromatography. *Journal of Chromatography* 575:153-157.
- Bergman, E. N. 1990. Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species. *Physiology Review* 70:567-590.
- Broderick, G. A., and N. R. Merchen. 1992. Markers for quantifying microbial protein synthesis in the rumen. *Journal of Dairy Science* 75:2618-2632.
- Cardozo, P. W., S. Calsamiglia, A. Ferret, and C. Kamel. 2004. Effects of natural plant extracts on nitrogen metabolism and fermentation profile in continuous culture. *Journal of Animal Science* 82:3230-3236.
- Catusse, M., R. Corti, J. M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert, and J. Michallet. 1996. Les Chamois et les isards. Pp. 18-70. In *La Grande Faune de Montagne*. Office national de la chasse and Hatier, Paris, France.
- Crampe, J. P., J. C. Caens, J. L. Dumerc, and D. Pepin. 1997. La masse corporelle comme indicateur de la condition physique hivernale de l'Isard, *Rupicapra pyrenaica (Artiodatyla, Bovidae)*. *Mammalia*. 61:73-85.
- Chaney, A. L., and E. P. Marbach. 1962. Modified reagents for determination of urea and ammonia. *Clinical Chemistry* 8:130-132.
- Chen, X. A., Y. K. Chen, M. F. Franklin, E. R. Ørskov, and W. J. Shand. 1992. The effect of feed intake and body weight on purine derivative excretion and microbial protein supply in sheep. *Journal of Animal Science* 70:1534-1542.
- Czerkawski, J. W., and G. Breckenridge. 1977. Design and development of a long-term rumen simulation technique (Rusitec). *British Journal of Nutrition* 38:371-384.
- Folch, R. 1981. *La vegetació dels Països Catalans*. Ketres Editora. Barcelona, Spain.

- France, J., and R. C. Siddons. 1993. Volatile fatty acid production. Pp. 107-121 In Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism. J. M. Forbes and J. France (eds.). CAB International. Wallingford, Oxon, United Kingdom.
- Gihad, E. A. 1976. Intake, digestibility and nitrogen utilization of tropical natural grass hay by goats and sheep. *Journal of Animal Science* 43:879-883.
- Gurri, F. 1997. Cadi-Moixeró Parc Nacional, Pedraforca Paratge Natural. Pp. 62-77 in Parcs Naturals de Catalunya. Editorial 92. Barcelona, Spain.
- Hofmann, R. R. 1985. Digestive physiology of the deer. Their morphophysiological specialisation and adaptation. Pp. 393-407 In *Biology of deer production*. P. F. Fennessy and K. R. Drew (eds.). The Royal Society of New Zealand, Bulletin 22. Wellington, New Zealand.
- Hofmann, R. R. 1988. Anatomy of the gastrointestinal tract. Pp. 14-43. In *The ruminant animal: digestive physiology and nutrition*. D.C. Church (ed.). Prentice-Hall. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Hoover, W. H., B. A. Crooker, and C. J. Sniffen. 1976. Effects of differential solid-liquid removal rates on protozoa numbers in continuous cultures of rumen contents. *Journal of Animal Science* 43:528-534.
- Huston, J. E., B. S. Rector, W. C. Ellis, and M. L. Allen. 1986. Dynamics of digestion in cattle, sheep, goats and deer. *Journal of Animal Science* 62:208-215.
- Jones, G. M., R. E. Larsen, A. H. Javed, E. Donefer, and J. M. Gaudreau. 1972. Voluntary intake and nutrient digestibility of forages by goats and sheep. *Journal of Animal Science* 34:830-838.
- Jouany, J. J. 1982. Volatile fatty acids and alcohol determination in digestive contents, silage juice, bacterial cultures and anaerobic fermentor contents. *Science Aliments* 2:131-144.
- Kaneko, J. J., J. W. Harvey, and M. L. Bruss. 1997. Appendixes. Pp. 885-906. In *Clinical biochemistry of domestic animals*. J. J. Kaneko, J. W. Harvey and M. L. Bruss (eds.). Academic Press. San Diego, CA.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup, and R. D. Wolfinger. 1996. SAS system for mixed models. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Maloiy, G. M. O., R. N. B. Ray, E. D. Goodall, and J. H. Topps. 1970. Digestion and metabolism in sheep and red deer given large or small amounts of water and protein. *British Journal of Nutrition* 24:843-855.
- Masson, C., W. Alrahmoun, and J. L. Tisserand. 1986. Comparative study of feed intake, digestibility, nitrogen utilization, mean retention time and feeding behaviour of young goats and sheep fed different diets. *Annual Zootechnia* 35:49-60.
- Milne, J. A., J. C. MacRae, A. M. Spence, and S. Wilson. 1978. A comparison of the voluntary intake and digestion of a range of forages at different times of the year by the sheep and the red deer (*Cervus elaphus*). *British Journal of Nutrition* 40:347-357.
- Molina, E., D. R. Yáñez, A. Moumen, and A. I. Martín. 2003. Ruminal degradability and in vitro intestinal digestibility of sunflower meal and in vitro digestibility of olive by-products supplemented with urea or sunflower meal. Comparison between goats and sheep. *Animal Feed Science and Technology* 110:3-15.
- Peinado, V. I., A. Fernandez-Arias, G. Viscor, and J. Palomeque. 1993. Haematology of spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*) restrained by physical or chemical means. *Veterinary Record* 132:580-583.
- Robbins, C.T. 1993. Energy requirements for maintenance. Pp. 114-174. In *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- Russell, J. B., J. D. O'Connor, D. G. Fox, P. J. Van Soest, and C. J. Sniffen. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: I. Ruminal fermentation. *Journal of Animal Science* 70:3551-3561.

- Saltz, D. 1988. Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer (*Odocoileus hemionus*). Ph. D. Thesis, Colorado State University, Fort Collins, Colorado.
- Satter, L. D., and L. L. Slyter. 1974. Effect of ammonia concentration on rumen microbial protein production in vitro. *British Journal of Nutrition* 32:199-208.
- Stern, M. D., and H. W. Hoover. 1990. The dual flow continuous culture system. Pp. 17-32 In Proc. Continuous culture fermenters: frustation or fermentation. Northwest ADSA-ASAS regional meeting. Chazy, NY.
- Van Soest, P. J. 1982. Evolution and role of the ruminant. Pp. 1-14 In *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press. Ithaca, N.Y.
- Van Soest, P. J., J. B. Robertson, and B. A. Lewis. 1991. Methods for dietary fiber, neutral fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3588-3597.
- Van Soest, P. J. 1994. Feeding strategies, taxonomy and evolution. Pp. 22-56 In *Nutritional ecology of the ruminant*. 2nd edition. Cornell University Press. Ithaca, NY.
- Weller, R. A., and A. F. Pilgrim. 1974. Passage of protozoa and volatile fatty acids from the rumen of sheep and from a continuous in vitro fermentation system. *British Journal of Nutrition* 32:341-351.
- Whitehouse, N. L., V. M. Olson, C. G. Shwab, W. R. Chesbro, K. D. Cunningham, and T. Lykos. 1994. Improved techniques for dissociating particle-associated mixed ruminal microorganisms from ruminal digesta solids. *Journal of Animal Science* 72:1335-1343.

Capítulo 7

DISCUSIÓN GENERAL



El objetivo de la presente discusión general no es el de volver a discutir, a modo de resumen, aquellos aspectos que ya se han tratado en los capítulos precedentes de este trabajo, sino poner énfasis en puntos que engloban de una forma más general temas relacionados con el comportamiento social y de alimentación del rebeco que de otro modo no se hubieran tratado. Así, esta discusión se divide en tres secciones: 1) Tamaño y composición de los grupos. 2) Segregación sexual. 3) Gestión de la especie.

1. Tamaño y composición de los grupos

Para hacer el seguimiento de la tendencia a agregarse de una especie o de cualquiera de sus sexos se calcula lo que se llama el coeficiente de afinidad aparente (Berducou y Bousset, 1985). Si este coeficiente buscara conocer, por ejemplo, la afinidad de los machos por las hembras, se calcularía dividiendo el número de machos acompañados por hembras por el total de machos de la población, y si buscara la afinidad aparente de las hembras por los machos, se calcularía dividiendo el número de hembras encontradas con al menos un macho por el número total de hembras de la población. Así, la población de rebeco pirenaico estudiada en este trabajo confirma la estructura social descrita en otros estudios llevados a cabo con la misma subespecie o similares (Berducou y Bousset, 1985; Elsner-Shack, 1985; Lovari y Cosentino, 1986). Las hembras, con un 97% de afinidad aparente entre ellas son claramente más gregarias que los machos, con un punto mínimo de afinidad del 59% en la estación del celo. Según Pérez-Barbería y Norez (1994) la presencia de las crías es un elemento clave para entender la tendencia a agregarse de las hembras. No obstante, en los grupos de hembras con crías y subadultos (FKS), o en los grupos mixtos, también puede haber un porcentaje importante de hembras sin crías. Según los índices de fertilidad y las tasas de reposición (porcentaje de subadultos sobre el total) descritos en este estudio, las hembras sin crías podrían oscilar a lo largo de un ciclo anual entre el 40% y el 60% del total de hembras. Sin embargo, sólo un 6% de los grupos de rebecos observados son de hembras sin crías y sólo un 3% del total de hembras formaron parte de grupos de hembras sin crías. Por otra parte, según el muestreo aleatorio hecho en las observaciones focales, las hembras sin crías representaron hasta un 54% del total de hembras registradas en los grupos. Esto viene a confirmar la importancia que tienen las hembras sin crías en las grandes manadas de rebeco pirenaico.

Existen varias explicaciones posibles al hecho de que las hembras sin crías prefieran agruparse con hembras con crías a hacerlo con otras en su misma situación. El grado de parentesco entre las hembras de un grupo es relativamente grande, por lo que una primera explicación tendría relación con el principio del "inclusive fitness" de Hamilton (1971), según el cual un animal podría colaborar en tareas como la vigilancia del grupo contra depredadores para beneficiar a sus propias crías o a las de sus parientes más cercanos. Por otro lado, partiendo de la base de que en las grandes manadas de rebecos difícilmente pueda ser el parentesco lo que aglutine a tantos animales, también hay que considerar la posibilidad de que exista un mecanismo basado en el altruismo recíproco (Trivers, 1971). Finalmente, es necesario considerar otras alternativas, como que las hembras sin crías, sencillamente, busquen protección frente a depredadores en las grandes manadas de hembras, crías y subadultos por un efecto de dilución (Jarman, 1974). Por otro lado, sí que se observó que las hembras con crías pasaban menos tiempo vigilando y caminando que las que no tenían crías, lo que según Cassinello (1995) es un claro rasgo de dominancia. No obstante, también podría argumentarse que estos animales son los que tienen mayores gastos energéticos y, por lo tanto, los que menos tiempo pueden dedicar a otras tareas que no sean alimentarse o rumiar. También hay que considerar la posibilidad de que las hembras, independientemente de si tienen crías o no, busquen las mejores zonas donde alimentarse, por lo que deben concentrarse muchos animales en puntos muy concretos. No obstante, en este estudio se ha observado como las hembras dejaban de comer en zonas con un segundo pico de calidad del pasto en otoño, por lo que razones distintas a la mejor calidad del pasto tienen que explicar este patrón de agregación. Por último, podría ser que los mismos factores sociales que intentan explicar la segregación sexual en ungulados, explicaran esta tendencia de las hembras a juntarse con otras hembras con crías, como parte del aprendizaje propio de cada sexo (Main y col., 1996).

El patrón de gregarismo del macho es más variable a lo largo del año que el de las hembras, como demuestran las afinidades aparentes registradas para este sexo en las distintas estaciones. Existen dos épocas especialmente interesantes al respecto, el verano y el otoño. En verano el coeficiente de afinidad aparente entre machos aumenta, con el consecuente aumento del tamaño medio de los grupos. En otoño, estos machos se separan, aumenta la proporción de animales solitarios y, en consecuencia, el porcentaje de grupos de machos sobre el total de grupos también es el mayor registrado. Se observa entonces la mayor dispersión de machos de todo el año.

La estrategia reproductiva del rebeco se basa en la formación de harenes en los que un macho puede llegar a monopolizar hasta 10 hembras (Lovari y Locati, 1991; Pérez-Barbería y García-González, 2004). No obstante, el interrogante radica en si además existe un factor de territorialidad, tal como describen Hardenberg y col. (2000) o Crampe (1997). Según las observaciones de Hardenberg y col. (2000) los rebecos alpinos se concentraban en verano en las zonas donde se produciría el apareamiento durante el celo y ya en los meses más cálidos defendían territorios frente a otros machos, con un aumento significativo en las interacciones agresivas entre ellos. Crampe (1997) también observa un cierto patrón de territorialidad para el rebeco pirenaico, con machos adultos defendiendo territorios relativamente pequeños y pegados los unos a los otros durante la época del celo. Hardenberg coincide en la descripción de este tipo de territorios, a medio camino entre el sistema de territorios simples de los serow (*Capricornis* spp.) y un sistema lek, en el que los machos se reparten territorios muy pequeños que defienden de otros machos con el único objetivo de aparearse con todas las hembras que visiten esas áreas. La diferencia entre un sistema territorial y un lek es que en un lek para la hembra la zona del macho no tiene más interés que el propio macho, de tal forma que cuando se ha producido el apareamiento la hembra se marcha. En un sistema territorial, el macho defiende un recurso que también interesa a la hembra, por lo que su presencia en la zona no persigue únicamente el apareamiento. El hecho que los machos defiendan esos territorios y se repartan en forma de racimo de uvas, como defienden Hardenberg y Crampe, cuadra con un sistema lek, pero el hecho que estas zonas coincidan con las mejores áreas para alimentarse en invierno, lo que se conoce como refugios invernales (Berducou y Bousses, 1985), y que las hembras se alimenten en estas áreas antes y después de los apareamientos, encaja más con un sistema territorial.

El trabajo de Crampe se llevó a cabo en la cara norte del Pirineo, en el Parc National des Pyrénées, una zona donde está prohibida la caza desde hace unos 40 años, con una proporción machos:hembras cercana a 1 y con 180 animales marcados (Crampe, com. personal). El presente estudio, sin embargo, se realizó en una área situada en la cara sur del Pre-Pirineo, siendo reserva nacional de caza, con un sex-ratio de 0,33 machos por hembra y sin animales marcados. Por lo tanto, es difícil comparar las dos poblaciones a fin de sacar datos concluyentes. No obstante, existen algunos puntos que deberían ser discutidos. La gran agregación de machos encontrada en verano por Crampe (1997), en contra de lo descrito por Hardenberg y col. (2000), nos indica que de existir un patrón de territorialidad, éste podría ser distinto para los machos de rebeco pirenaico que para el alpino. El patrón de territorialidad

descrito por Crampe se basa en un gran número de interacciones de machos en primavera, cuando, según el autor, se crearían las jerarquías entre los animales. El verano se caracterizaría por una suavización de estas agresiones, con la formación de grandes grupos, de hasta 40 machos agregados en muy poco espacio. Al llegar el otoño, ya con las jerarquías formadas, se daría la compartimentación del territorio. Este caso se asemeja más a lo que se observa en el presente estudio, sobre todo en lo concerniente a la mayor agregación registrada en verano. En otoño de 2002, no obstante, fruto de una visita a la zona de estudio de Crampe que tenía como objetivo la observación in situ de su población de rebecos, quedaron claras las diferencias existentes entre las dos poblaciones. En primer lugar, el fraccionamiento del territorio en forma de racimo de uvas por parte de los machos de la zona de Crampe era evidente, de tal forma que de haberse dado del mismo modo en nuestra zona de estudio, incluso sin animales marcados, parece difícil que hubiera escapado a las observaciones que se efectuaban diariamente. En segundo lugar, el tamaño corporal y de los cuernos de los animales que defendían esos territorios en el Pirineo francés en nada se parecían a los machos del presente estudio. Es verdad que no se dispone de datos sobre los porcentajes de edad de los animales del Cadí, ni tan sólo de los animales que solían estar en lo que se han denominado refugios invernales. No obstante, la observación de ambas áreas con pocos días de diferencia permite afirmar que los machos de Crampe eran, con diferencia, mucho mayores que la mayoría de los individuos observados en la zona de estudio del Cadí. Según las observaciones de Crampe para sus animales marcados, el comportamiento de territorialidad de los machos no aparece hasta los 5-6 años de edad. Por lo tanto, la edad media de los machos podría tener un papel determinante en las diferencias observadas entre ambas poblaciones.

Es importante recordar que la población de Crampe estaba estabilizada, con una proporción machos:hembras cercana a 1 y no estaba sometida a la caza. Sin embargo, la población de este estudio contaba con un sex-ratio de 0,33 y estaba sometida a presión cinegética, con dos tipos de caza bien diferenciados, la selectiva y la de trofeo. La caza selectiva se basa en animales con mala o ninguna puntuación en cuanto al cuerno, por lo que para cazarlos se suelen recorrer zonas muy amplias eligiendo al primer animal que cumpla con una serie de características generales, como que no sea un buen trofeo ni buen reproductor. Sin embargo, en la caza de trofeo el cazador exige una pieza con buen cuerno y la búsqueda se complica. En este caso, esos territorios en los que durante el celo y, al tiempo, la época de caza, se pueden encontrar buenos machos todos los años, se convierten en lugares especialmente atractivos y en estas áreas la presión cinegética puede verse incrementada de forma

desproporcionada en comparación con otras zonas, sobre todo para los mejores machos. Singer y Zeigenfuss (2002) describen para el bighorn (*Ovis canadensis*) como el desequilibrio en los sex-ratio producido por la caza hace que los machos más jóvenes accedan a la reproducción y se pierda cierta ritualización en los apareamientos.

Es un hecho que sin animales marcados no se puede asegurar que el sistema de territorialidad de los machos del presente estudio fuera distinto o igual a los de Crampe, y es un hecho que no se tienen datos sobre la edad media de la población del Cadí y la de Crampe para comparar. No obstante, es interesante constatar que así como la compartimentalización del territorio por parte de su población resultaba evidente, para el presente trabajo, en tres años de observaciones, en contadas ocasiones se observaron patrones que se les asemejaran ligeramente. Al mismo tiempo, un macho medio de los que tenía este comportamiento en las zonas de Crampe hubiera resultado uno de los mayores en la zona del Cadí, donde, por lo general, los machos parecían ser más jóvenes. Hasta que punto esto pueda influir en una menor ritualización de este comportamiento territorial y el papel que tendría la caza de trofeo, seleccionando en contra de los machos mayores y, por tanto, los que mostrarían de una forma más evidente esta conducta, es una incógnita y un campo para futuras investigaciones realmente interesante.

2. Segregación sexual

Las afinidades aparentes de las hembras por los machos fueron claramente más altas (45%-59%) que las de los machos por las hembras (24%-35%), tal como se esperaría en una especie poligínica como el rebeco, en la que las hembras son más gregarias que los machos. En global, un 21% del total de grupos fueron grupos mixtos, teniendo un pico en la época del celo, con un 26% y un punto mínimo en verano, con un 16%, con lo que en esta estación la segregación sexual fue máxima. En verano se observó también una mayor agregación de los machos en alturas entre los 2000 y 2200 metros, a las hembras más dispersas con preferencia por alturas más elevadas, y niveles de metabolitos de cortisol en heces más bajos para el total de la población. De las distintas hipótesis que se proponen para explicar la segregación sexual en ungulados, sólo la hipótesis del dimorfismo sexual-tamaño corporal (Main y col., 1996) podría ser rehusada para el rebeco pirenaico. No sabemos que grado de dimorfismo sexual en peso corporal hay en nuestra población, ya que se ha descrito que la diferencia entre sexos en

peso corporal puede oscilar entre un 0% y un 30% según la población (Couturier, 1938; Loison, 1995; Pepin y col., 1996). No obstante, una de las principales predicciones de esta hipótesis, que las hembras comen en zonas con mejor pasto que los machos, no se cumple. Por otro lado, incluso un máximo de 7 kg de diferencia en peso corporal podría ser insuficiente para una especie como el rebeco para mostrar, como consecuencia, la segregación de los sexos por el principio de Jarman-Bell (Bonenfant y col., 2004). Es posible, entonces, que las diferencias en tamaño corporal entre machos y hembras no sean suficientes como para que conduzcan a un distinto uso y aprovechamiento del pasto por parte de ambos sexos, o sencillamente que existan otras razones que hagan que los animales se segreguen.

Actualmente se consideran otras tres hipótesis para explicar la segregación sexual en ungulados. Se trata de las hipótesis de los ritmos de actividad "activity budget", factores sociales y estrategias reproductivas. La hipótesis de los ritmos de actividad, propuesta por primera vez por Ruckstuhl (1998), propone que son los distintos ritmos de actividad de los machos y de las hembras lo que les fuerza a segregarse. En nuestro estudio era realmente evidente que los machos y hembras de grupos mixtos tenían ritmos de actividad distintos, y así fue observado para el bighorn por Ruckstuhl y Neuhaus (2000). En el presente estudio no se pudieron comparar estos ritmos de actividad con los de machos en agrupaciones sólo de machos por la dificultad que entrañaba hacer muestreos focales en las zonas donde se formaban estos grupos, con áreas forestales o pendientes de más de 45° relativamente cercanas. Sin embargo, autores como Bowyer y Kie (2004) o Mooring y col. (2003) no encontraron diferencias entre grupos mixtos o grupos formados por uno sólo de los sexos en los ritmos de actividad. Por lo tanto, más allá de la constatación de que realmente machos y hembras presentan una clara desincronización de actividades en grupos mixtos, poco se puede añadir a la cuestión de la segregación sexual desde el punto de vista de la hipótesis de los ritmos de actividad. En todo caso, mencionar los artículos de Mooring y Rominger (2004) y de Yearsley y Pérez-Barbería (2005) donde se pone en duda que estos distintos ritmos de actividad puedan ser causa de segregación sexual en los ungulados. Así que, de las cuatro hipótesis sugeridas, posiblemente sean la hipótesis de los factores sociales y la de las estrategias reproductivas las que mejor expliquen los patrones de segregación sexual observados para el rebeco pirenaico en este trabajo.

En favor de la hipótesis de los factores sociales, según la cual los dos sexos se segregan para aprender técnicas propias de cada género, como establecer jerarquías de dominancia antes del celo, tenemos la territorialidad descrita por Hardenberg y col. (2000)

desde principios de verano. Podría ser que, en este estudio, se produjera este proceso de una forma más brusca, en la época inmediatamente anterior al celo. Así, durante el verano, se produciría una concentración de animales en estas áreas, con gran permisibilidad entre ellos, pero al llegar el celo rápidamente los más dominantes tomarían posesión de la zona, provocando la dispersión observada en el resto de individuos. No obstante, en contra de esta hipótesis tenemos la dificultad de probar en estudios de campo este tipo de razonamientos y la variabilidad entre poblaciones. Por ejemplo, aunque la segregación sexual del rebeco ha sido descrita ampliamente en la literatura (Hamr, 1985; Lovari y Cosentino, 1986; Pérez-Barbería y Nores, 1994; Shank, 1985), la territorialidad del rebeco ha sido descrita sólo por Crampe (1997) y Hardenberg y col. (2000).

La hipótesis de las estrategias reproductivas para explicar la segregación sexual en ungulados ofrece la ventaja que permite explicar una gran parte de las observaciones de este estudio. Según esta hipótesis las hembras buscan la supervivencia de sus crías, persiguiendo estrategias que disminuyan el riesgo de éstas a la depredación, mientras que los machos buscan maximizar las reservas energéticas para llegar en buenas condiciones corporales al celo (Main y col., 1996). En consonancia con esta hipótesis, es lógico que el punto máximo de segregación sexual se dé en verano, cuando las crías son más vulnerables, y que coincida con la observación de grupos de mayor tamaño. Al mismo tiempo, también tiene lógica que coincida con un periodo en el que los machos se toleran y forman grandes grupos para conseguir los máximos recursos alimenticios. En su contra está el hecho que esta hipótesis se ha probado preferentemente en especies con un alto grado de dimorfismo sexual y poco selectivas como el bighorn (Bleich y col., 1997; Festa-Bianchet, 1988). Así, al ser testada en una especie tan selectiva como el rebeco (Aldezábal y col., 2002), la predicción que los machos comerán en zonas mejores que las hembras quedaría invalidada por la propia capacidad de selección de los animales cuando el tamaño de grupo se lo permite. En consecuencia, según todo lo expuesto, sería la hipótesis de las estrategias reproductivas tal como se define en Main y col. (1996), con el apunte hecho respecto a las posibles consecuencias del carácter selectivo de las especies, lo que mejor explicaría la segregación sexual observada en el rebeco pirenaico, aunque no hay que descartar hipótesis como la de los factores sociales.

Destacar también que la segregación sexual observada en este estudio incluye una segregación social, segregación espacial y segregación por hábitats. Así, los machos mostraron una gran fidelidad a la altura de 2000-2200 metros, mientras que las hembras tenían una

migración altitudinal a lo largo del año mucho más evidente. Por otro lado, los machos se observaron preferentemente en zonas de bosque o matorral, mientras que las hembras preferían zonas de prado. Así pues, todas estas variables deberían tenerse en cuenta al hablar de la segregación sexual del rebeco. Por otro lado, independientemente del papel que desempeñe cada una de estas variables, parece claro que un factor clave para explicar la segregación sexual en el rebeco pirenaico puedan ser distintos patrones de migración altitudinal. No es el objetivo de esta discusión el volver a abordar las posibles causas de esta migración altitudinal, pero sí destacar que según los valores obtenidos de metabolitos de cortisol en heces podría ser que los animales que se mantuvieran en las zonas más bajas fuera del invierno tuvieran niveles de cortisol más elevados que los que migraban a grandes alturas. Por lo tanto, no hay que descartar que detrás de esta migración altitudinal exista también un cierto efecto de confort de los individuos, sobre todo de las hembras. No obstante, como se discute en el capítulo correspondiente, podría existir un efecto estacional de confusión, aunque incluso en este caso, sigue siendo un campo interesante para futuros estudios.

3. Gestión de la especie

En un principio, no entraba en los objetivos de este estudio el plantear cuestiones relacionadas con la gestión del rebeco. No obstante, la aplicación de algunos de los aspectos que se han ido tratando a lo largo de este trabajo podrían resultar interesantes para los gestores de la especie.

Los primeros censos de rebeco hechos en Cataluña (1970) arrojaban una cifra cercana a los 200 individuos (Ruiz-Olmo y Aguilar, 1995). En el año 2000 se estimó un valor cercano a los 13.000 animales (Padrós y col., 2004). En consecuencia, la gestión de la especie llevada a cabo por las reservas nacionales de caza desde su creación en 1966 se puede considerar como más que positiva. No obstante, uno de los puntos clave que habría que resaltar en esta discusión es la proporción de sexos registrada en el presente trabajo, de 0,33. Es cierto que el propio estudio muestra como los machos pueden desarrollar una gran fidelidad a unas zonas muy concretas a lo largo del año, por lo que la misma elección de la zona de estudio pudo ser un factor que afectara los sex-ratio obtenidos, dejando fuera otras zonas con gran concentración de machos que hubieran equilibrado un poco más esas proporciones. Sin embargo, los últimos censos efectuados, en noviembre de 2004, muestran un sex-ratio para el total de la reserva de

0,46 (García-Petit, com. personal), lo que no se aleja excesivamente de nuestros valores. Según Pérez-Barbería y García-González (2004) la media de estos sex-ratio, contando un gran número de poblaciones de rebeco pirenaico, podría estar alrededor de 0,60 para el conjunto del Pirineo español.

La problemática de tener un sex-ratio tan desequilibrado en favor de las hembras va mucho más allá de posibles consecuencias a nivel comportamental como las mencionadas en el apartado anterior. En los últimos años, el lobo (*Canis lupus*), considerado el depredador natural más importante del rebeco en la Península Ibérica (Pérez-Barbería y García-González, 2004), está recuperando terreno en una gran parte del Pirineo. De hecho, recientemente se ha detectado la presencia de algún ejemplar en la zona donde se efectuó este estudio, y aunque se descarta que en la actualidad haya una población estable de lobo en el Cadí, no es descabellado pensar que en el futuro pueda haberla. En consecuencia, del mismo modo que la Generalitat de Catalunya prevee dotar de perros mastines a los pastores para que protejan los rebaños de ovejas de los ataques de los lobos, los sex-ratio del rebeco necesitan una reorientación preventiva. Hemos visto en este trabajo que las estrategias antipredatorias de machos y hembras pueden diferir considerablemente, con las hembras buscando la formación de grandes grupos en zonas abiertas y los machos en grupos de tamaño reducido y en zonas cercanas a bosque o grandes pendientes. Si como ocurre con la gran mayoría de ungulados, las distintas estrategias antipredación hacen que los machos sean más sensibles a los depredadores que las hembras (Berger y Gompper, 1999), la presencia del lobo, junto con los sex-ratio existentes, podría comprometer de forma muy seria la salud de la población de rebecos de este estudio. Así, Berger y Cunningham (1994) observaron en el bisonte (*Bison bison*), en el que la mortalidad de los machos era dos veces más alta que la de las hembras, que una disminución excesiva en el número de machos de la población, o incluso en el sector de edad en el que se encontrarían los mejores reproductores, producía un aumento en la consanguinidad de la población, ya que pocos machos se reproducían con la mayoría de las hembras. Por lo tanto, reestablecer sex-ratio más cercanos a 1 tiene que ser prioritario para cualquier plan de gestión del rebeco en las condiciones mencionadas. En este sentido, es bueno recalcar que la evolución seguida en los últimos años parece que va en esta dirección, tanto en los valores recogidos para diversas zonas de España, como para la reserva donde se efectuó este trabajo.

Se ha visto también la importancia que pueden tener determinadas zonas para el correcto desarrollo de toda una población de rebecos. En este sentido hay que resaltar esos

refugios de invierno donde aparentemente podría darse la conducta territorial de los machos y donde se podrían producir preferentemente las montas (Crampe, com. personal). Desde un punto de vista de gestión, estos puntos deben considerarse zonas críticas y su manejo debe de ser especialmente cuidadoso. Identificar y marcar en un mapa estas posibles áreas es primordial, conocer la presión cinegética a la que están sometidas también, y crear un programa rotatorio o aleatorio de caza con estas zonas que permitiera años de reposo, a la larga, podría resultar también beneficioso para la especie, e incluso para la calidad de los trofeos de la reserva. Afinando ya más, los metabolitos de cortisol fecal podrían utilizarse para hacer un seguimiento de estos animales, e incluso estudiar un posible aporte de nutrientes durante los meses de verano y otoño que hiciera que el pico de cortisol a finales de invierno no fuera tan alto, como observamos en nuestro estudio en 2003. Esta suplementación se efectúa de forma habitual en las reservas africanas y para el rebeco resultaría especialmente útil en verano, cuando parece que los machos se concentran en estas zonas de apareamiento. Al mismo tiempo, el experimento que presentamos en el presente trabajo con el estudio in vitro de la fermentación ruminal podría ser una técnica realmente interesante para estudiar parámetros fermentativos en estos animales. Con estos fermentadores se podría comparar entre sexos o animales de diferentes edades, épocas del año, distintas zonas y lo que es más interesante, testar productos usados en dietas de animales de abasto para poder suplementar a los rebecos en condiciones silvestres. Sí que hay que considerar, sin embargo, los efectos negativos de esta suplementación, como crear una dependencia de la especie a los cuidados del hombre, por lo que, de hacerse, el proceso de suplementación debería ser especialmente cuidadoso y tomar como ejemplo la larga experiencia de algunas reservas africanas, en lo positivo y en lo negativo. En todo caso, el camino es amplio y muchas son las posibilidades que ofrecen este tipo de técnicas, aunque el primer paso es identificar y cuidar estas zonas refugio y sus habitantes, sobre todo aquellos más sometidos a la depredación natural o actividad cinegética.

4. Bibliografía

- Aldezabal, A., R. García-González, D. Gómez y F. Fillat. 2002 El papel de los herbívoros en la conservación de los pastos. Ecosistemas (URL:www.aet.org/ecosistemas.htm).
- Berducou, C. y P. Bousses. 1985. Social grouping patterns of a dense population of chamois in the Western Pyrenees National Park, France. Pp. 166-175. En: The biology and management of mountain ungulates. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.

- Berger, J. y C. Cunningham. 1994. Bison: Mating and conservation in small populations. Methods and cases in conservation science series. M. C. Pearl (ed.). Columbia University Press. Nueva York, Nueva York.
- Berger, J. y M. E. Gompper. 1999. Sex ratios in extant ungulates: Products of contemporary predation or past life histories? *Journal of Mammalogy* 80:1084-1113.
- Bleich, V. C., R. T. Bowyer y J. D. Wehausen. 1997. Sexual segregation in mountain Sheep: Resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:1-50.
- Bonenfant, C., L. E. Loe, A. Mysterud, R. Langvatn, N. C. Stenseth, J-M. Gaillard y F. Klein. 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:883-892.
- Bowyer, R. T. y J. G. Kie. 2004. Effects of foraging activity on sexual segregation in mule deer. *Journal of Mammalogy* 85:498-504.
- Cassinello, J. 1995. Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Applied Animal Behaviour Science* 45:175-180.
- Coutirier, M. A. J. 1938. Le chamois. B. Arthaud. Grenoble, Francia.
- Crampe, J. P. 1997. Caractéristiques bio-démographiques d'une population d'isards (*Rupicapra p. pyrenaica*) non-chasée dans le Parc National des Pyrénées, en vallée de Cauterets. *Documents scientifiques du Parc National des Pyrénées* 31:1-169.
- Elsner-Shack, I-Von. 1985. What is Good Chamois Habitat? Pp. 71-76. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity and predator avoidance. *Oecologia* 75:580-586.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295-311.
- Hamr, J. 1985. Seasonal home range size and utilisation by female chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Northern Tyrol. Pp. 106-116. En: *The biology and management of mountain ungulates*. Sandro Lovari (ed.). Croom Helm. Londres, Reino Unido.
- Hardenberg, A. V., B. Bassano, A. Peracion y S. Lovari. 2000. Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating system. *Ethology* 106:617-630.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215-266.
- Loison, A. 1995. *Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois*. Tesis doctoral. Université Claude Bernard Lyon-I. Lión, Francia.
- Lovari, S. y M. Locati. 1991. Temporal relationships, transitions and structure of the behavioural repertoire in male Apennine chamois during the rut. *Behaviour* 119:77-103.
- Lovari, S. y R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bollettino di Zoologia* 53:73-78.
- Main, M. B., F. W. Weckerly y V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates. *New directions for research*. *Journal of Mammalogy* 72:449-461.
- Mooring, M. S., T. A. Fitzpatrick, J. E. Benjamin, I. C. Fraser, T. T. Nishihira, D. D. Reisig y E. M. Rominger. 2003. Sexual segregation in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*). *Behaviour* 140:183-207.
- Mooring, M. S. y E. M. Rominger. 2004. Reply. Is the activity budget hypothesis the holy grail of sexual segregation? *Behaviour* 141:521-530.
- Pepin, D., R. Faivre y P. Menaut. 1996. Factors affecting the relationship between body mass and age in the izard.

- Journal of Mammalogy 77:351-358.
- Padrós, J., R. Casanovas, J. Garcia-Petit, A. Clavería y L. Mataix. 2004. Estatus y gestión del sarrío en el Pirineo Catalán. Pp. 51-62. En: el sarrío pirenaico. *Rupicapra p. pyrenaica*: biología, patología y gestión. Herrero, J., E. Escudero, D. Fernández de Luco y R. García-González (eds.). Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Serie: Investigación. Zaragoza, España.
- Pérez-Barbería, F. J. y C. Nores. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriologica* 39: 295-305.
- Pérez-Barbería, F. J. y R. García-González. 2004. Rebeco - *Rupicapra pyrenaica*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56:99-106.
- Ruckstuhl, K. E y P. Neuhaus. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137:361-377.
- Singer, F. J. y L. C. Zeigenfuss. 2002. Influence of trophy hunting and horn size on mating behaviour and survivorship of mountain sheep. *Journal of Mammalogy* 83:682-698.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quartely Review of Biology* 46:35-57.
- Yearsley, J. M. y Pérez-Barbería, J. 2005. Does the activity budget hypothesis explain sexual segregation in ungulates? *Animal Behaviour* 69:257-267.

Capítulo 8

CONCLUSIONES



Estudiar parámetros de selección del hábitat del rebeco pirenaico.

1. Los rebecos macho mostraron preferencia por zonas de bosque y matorral y las hembras por zonas de prado.
2. Se observó un patrón distinto de migración altitudinal entre machos y hembras, con migraciones estacionales mucho más evidentes en hembras que en machos.
3. Machos y hembras podrían tener distintas estrategias antidepredatorias, con las hembras optando por la formación de grupos más grandes en zonas abiertas y los machos buscando la cercanía de zonas de escape.

Estudiar la existencia de segregación sexual en la población y testar alguna de las hipótesis propuestas en la literatura para explicar este fenómeno en ungulados.

4. La población presenta segregación sexual, siendo máxima en verano, cuando los grupos son más grandes y las diferencias en altitud y hábitats se agrandan.
5. La hipótesis del dimorfismo sexual-tamaño corporal para explicar la segregación sexual en ungulados no parece aplicable al rebeco pirenaico.
6. La predicción de la hipótesis de las estrategias reproductivas para explicar la segregación sexual en ungulados según la cual los machos comen en zonas mejores que las hembras debería de ser reevaluada para especies con gran capacidad de selección como el rebeco.
7. La segregación sexual descrita en nuestra población podría ser debida a las estrategias reproductivas de ambos sexos, aunque no hay que descartar factores sociales.

Estudiar el comportamiento social y de alimentación de los rebecos, especialmente el reparto de los ritmos de actividad entre animales centrales y periféricos dentro de un grupo.

8. No se ha observado que los animales de la periferia de un grupo dediquen menos tiempo a vigilar que los del centro. Tampoco se ha observado que la posición esté relacionada con un posible rango social determinado por la edad ni que haya diferencias en las distintas actividades relacionadas con el tamaño de los grupos.
9. Existe una clara desincronización de los ritmos de actividad en los grupos de rebeco entre machos y hembras.

Estudiar los cambios estacionales de los metabolitos de cortisol en heces de rebeco pirenaico.

10. Se ha observado un ritmo estacional de los metabolitos de cortisol en heces de rebeco pirenaico, con un máximo en invierno y un mínimo en verano.

11. Los niveles de cortisol en el rebeco pueden tener un ritmo circanual interno. Éste, a su vez, estaría modulado por factores externos como las temperaturas bajas, la calidad del pasto a lo largo del año o la cobertura de nieve.

12. Los metabolitos de cortisol en heces pueden ser un buen índice para estudiar el estrés invernal en los rebecos.

Estudiar los parámetros fermentativos de una población ruminal de rebeco en comparación con la de una de vaca.

13. Con una misma dieta, ritmos de alimentación, velocidad de paso, temperatura y pH las bacterias ruminales de un rebeco podrían tener la misma capacidad para degradar la materia seca, fibra neutro detergente y fibra ácido detergente que las bacterias ruminales de una vaca.

14. Puede que existan diferencias propias de las poblaciones ruminales de vaca y rebeco que haga que aprovechen de forma distinta los productos resultantes de la degradación de la dieta, con una mayor producción de propiónico en el caso del rebeco y mejores eficiencias de síntesis de proteína bacteriana en el caso de la vaca.

15. El sistema de fermentación "in vitro" de doble flujo continuo puede resultar una herramienta útil para estudiar parámetros fermentativos en especies de caza y difícil manejo como el rebeco.