

## ELEMENTOS PARA UNA FILOGEOGRAFÍA DE LA CABRA MONTÉS IBÉRICA (*CAPRA PYRENAICA* SCHINZ, 1838)

RICARDO GARCÍA-GONZÁLEZ

*Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC). Apdo. 64. E-22700 Jaca  
rgarciag@ipe.csic.es*

*ABSTRACT.*— *In order to provide some issues for a future study of Capra pyrenaica phylogeography I review classic and recent works considering data of genetic studies known to date, as well as recent findings related to paleontology and biometrics. C. pyrenaica has experienced several population bottlenecks throughout its history that have led to a loss of genetic diversity. In addition, numerous recent translocations and population reinforcements can complicate the clarification of intraspecific genetic differentiation. I review current theories about the evolution of the species. One of them establishes a recent evolution (past 18,000 years) from ancestors related to C. caucasica. I analyze in some detail the morphological characters (mainly teeth and horns) on which this theory is based, showing their high variability. Present genetic studies show a clear relationship between C. pyrenaica and Alpine ibex (C. i. ibex). They also show a north-south genetic differentiation between Iberian goats, occupying the Pyrenean goats (C. p. pyrenaica) an intermediate position between Alpine ibex and southern Iberian goats. Recent paleontological findings evidence an ancient presence (Lower Pleistocene) of Capra in the Iberian Peninsula. I propose the hypothesis that the descendants of these ancient goats, may have come into contact with C. ibex in the Pyrenees and southern France, one or more times during the Upper Pleistocene. Intermediate characteristics, both genetic and biometric, of the extinct Pyrenean goats, would agree with this hypothesis. New paleontological records and more genetic studies (including fossil and recent materials) are necessary, to elucidate both the phylogeny of C. pyrenaica and its intraspecific diversification.*

**Keywords:** Caprinae, Iberian wild goat, distribution, phylogeny, horn biometry, palaeontology, genetics.

*RESUMEN.*— *En este trabajo se realiza una revisión sintética de los trabajos clásicos y recientes que conciernen a la filogeografía de Capra pyrenaica, aportan-*

do datos de los estudios genéticos conocidos hasta la fecha, así como de nuevos hallazgos relativos a su paleontología y biometría. *C. pyrenaica* ha experimentado varios cuellos de botella poblacionales a lo largo de su historia que han producido pérdida de diversidad genética. Al mismo tiempo, numerosas traslocaciones y reforzamientos poblacionales pueden complicar la clarificación de su diferenciación genética a nivel intraespecífico. Se revisan algunas teorías actuales sobre la evolución de la especie, que contemplan su evolución reciente (últimos 18.000 años) a partir de ancestros afines a *C. caucasica*. Se examinan con cierto detalle los caracteres morfológicos en los que se basa dicha teoría (dientes y cuernos principalmente) y se evidencia la alta variabilidad de los mismos. Por otra parte, los estudios genéticos muestran una clara relación entre *C. pyrenaica* y el íbice de los Alpes (*C. i. ibex*). También muestran una diferenciación genética norte-sur entre las cabras ibéricas, ocupando el bucardo pirenaico (*C. p. pyrenaica*) una posición intermedia. Recientes hallazgos paleontológicos ponen de manifiesto una presencia muy antigua de *Capra* en la península Ibérica (Pleistoceno Inferior). Se propone la hipótesis de que los descendientes de estas cabras antiguas, podrían haber entrado en contacto con cabras afines a *C. ibex* en los Pirineos y sur de Francia, una o varias veces a lo largo del Pleistoceno Superior. Las características intermedias, tanto genéticas como biométricas, de las extintas cabras del Pirineo, coincidirían con esta hipótesis. Se requieren más estudios paleontológicos y genéticos (incluyendo materiales fósiles y actuales), para poder dilucidar, tanto la filogenia de *C. pyrenaica* como su diversificación y relaciones intraespecíficas.

**Palabras clave:** caprinos, distribución, filogenia, biometría, paleontología, genética, bucardo.

## 1. Introducción

La filogeografía es la ciencia que estudia los principios y procesos que gobiernan las distribuciones geográficas de las líneas genealógicas dentro de las especies y entre especies relacionadas (Domínguez *et al.*, 2009). Este tipo de estudios utiliza el análisis geográfico y la información genealógica de los taxones en cuestión, para dilucidar los procesos históricos que han condicionado su distribución actual y su variación genética. Recientes avances en el campo de la genética de poblaciones y nuevos hallazgos paleontológicos, han impulsado el desarrollo de esta ciencia que ha dado lugar a una nueva visión de la distribución y filogenia para varias especies de ungulados europeos, incluidas algunas considerablemente manipuladas por el hombre como el corzo *Capreolus capreolus* (Randi *et al.*, 2004), el ciervo *Cervus elaphus* (Skog *et al.*, 2009) o el rebeco *Rupicapra* sp. (Rodríguez *et al.*, 2010).

En el caso de la cabra montes ibérica (*Capra pyrenaica* Schinz, 1838), tanto su distribución pasada (Cabrera, 1911) como actual (Acevedo & Cassinello, 2009), así como su diversificación genética (Pérez *et al.*, 2002), han sido objeto de numerosos estudios, siendo todavía un tema controvertido, empezando

por la misma validez de las subespecies establecidas por Cabrera (1914). Esta controversia se debe, parcial y recientemente, a las numerosas traslocaciones y refuerzos poblacionales que ha experimentado esta especie, como consecuencia de su gran interés cinegético (Crampe, 1991; Acevedo & Cassinello, 2009), y que han permitido la hibridación entre diferentes poblaciones y variedades geográficamente alejadas. Por otra parte, la baja variabilidad genética, fruto de su reciente diversificación y de los numerosos cuellos de botella poblacionales que ha soportado a lo largo de su historia, podría estar dificultando la identificación y diferenciación de taxones intraespecíficos (Fandos *et al.*, 1992). La cabra montés siempre ha sido un objeto de caza codiciado ya desde la prehistoria, como lo atestiguan importantes cazaderos del Pleistoceno superior (Pailhaugue, 1995; Castaños, 1993). Además, históricamente, ha sufrido el acoso y la presión del ganado doméstico que ha reducido su hábitat (Acevedo *et al.*, 2007). La consecuencia de todo ello son las extinciones, cuellos de botella y pérdida de diversidad genética general experimentada por la especie (Amills *et al.*, 2004).

Por lo que se refiere al parentesco de *C. pyrenaica* con el resto de especies del género, existe también un profundo debate entre las teorías de algunos paleontólogos que atribuyen su origen a cabras afines a *C. caucasica* (Crégut-Bonneure, 1992, 2009; Rivals, 2002) y estudios genéticos que establecen un mayor parentesco con el íbice de los Alpes (*C. i. ibex*) (Hartl *et al.*, 1992; Manceau *et al.*, 1999a; Pidancier *et al.*, 2006). En la comprensión de este proceso de especiación y diferenciación genética de las cabras del sudoeste europeo, podría haber tenido un papel relevante la cabra ibérica de los Pirineos (*C. p. pyrenaica*). Tanto la situación Sur de la península Ibérica (P.I. en adelante), alejada del Norte y Centro de Europa, como el efecto de barrera orográfica de los Pirineos, permitieron a la Península constituirse como refugio genético durante las glaciaciones cuaternarias para varias especies animales y vegetales (Taberlet *et al.*, 1998; Hewitt, 2004; Centeno-Cuadros *et al.*, 2009). Por otra parte, algunos taxones orófilos propios de los Pirineos, se han encontrado en una posición muy favorable para establecer complejos hibridógenos entre los taxones mediterráneos de la P.I. y los propiamente centroeuropeos (Rodríguez *et al.*, 2010). Desafortunadamente el bucardo (*C. p. pyrenaica*), se extinguió en el año 2000 sin apenas haber podido revelarnos casi nada de sus características genéticas, morfológicas o ecológicas (García-González & Herrero, 1999; García-González, 2009).

El presente trabajo pretende ser una revisión y puesta al día de la información existente sobre la distribución, características genéticas e historia evolutiva de la cabra montés ibérica, con objeto de aportar materiales y sugerir hipótesis que puedan ser contrastadas en futuros estudios específicos sobre su filogeografía.

## 2. Las subespecies de *Capra pyrenaica*

Las subespecies admitidas actualmente por el grupo de caprinos de la UICN son las originalmente descritas por Cabrera (1911, 1914) (Herrero & Pérez, 2008). Aunque la UICN reconoce su problemática taxonomía, también aconseja que su diversificación genética debiera formar parte de las futuras estrategias de conservación (Shackleton, 1997). Como es conocido, de las cuatro subespecies definidas originalmente por Cabrera (1914), solo dos sobreviven en la actualidad: *C. p. victoriae* y *C. p. hispanica*. La primera se distribuye por el centro y noroeste de la P.I. y la segunda por el sur y el este de la Península (Acevedo & Cassinello, 2009). *C. p. lusitanica* que habitaba en Galicia y norte de Portugal, se extinguió a principios del siglo pasado (França 1917) y *C. p. pyrenaica*, propia de los Pirineos y que sirvió para definir el tipo de la especie, se extinguió en el año 2000 (García-González, 2009).

La definición de las subespecies realizada por Cabrera (1914), se fundamentó en un número relativamente pequeño de individuos y se basó en la descripción de caracteres morfológicamente muy variables, tales como los del diseño del pelaje y la forma de los cuernos en los machos. Esta circunstancia ha hecho que dicha clasificación haya sido puesta en duda reiteradamente a lo largo del último siglo. Algunos autores (De la Cerda & De la Peña, 1971) sugieren que es mejor no hablar de subespecies de la cabra montés ibérica, sino de sus tipos y razas geográficas, llegando a proponer una nueva clasificación basada también en la forma de los cuernos. Otros autores, apoyándose en la facilidad de hibridación entre prácticamente todas las especies del género (y por tanto su unidad específica), defendida por Couturier, (1962), invalidan las subespecies ibéricas y han reclamado reiteradamente la repoblación en los Pirineos a partir de cualquier taxón ibérico (Clouet & Pfeffer, 1979; Crampe, 1991). Las sociedades de cazadores francesas apoyaban también firmemente esta reivindicación.

Particularmente interesante por desconocidas y originales fueron las hipótesis de Camerano (1917), contemporáneo de Cabrera y en parte valedor de su propuesta. Según este autor, "las dos estirpes más antiguas en la P.I. serían la pirenaica y la hispánica, a las cuales habría que conceder categoría de especies: *C. pyrenaica* y *C. hispanica*. El resto de las formas (*victoriae*, *lusitanica* y *cabreræ*) procederían de cruces entre las primeras y habría que conferirles categoría de subespecies, asignándolas a la especie (*pyrenaica* o *hispanica*) que más hubiera intervenido (o que hubiera dejado más caracteres) en su formación". En su trabajo expone una serie de caracteres craneales diferenciadores entre estirpes.

Sería demasiado prolijo, extenderme aquí en las sucesivas revisiones, cambios de nombre y propuestas taxonómicas (Wyrwoll, 1999) realizadas duran-

te el pasado siglo sobre la catalogación intraespecífica de la cabra montés ibérica. El lector interesado puede encontrar una excelente revisión en Granados *et al.*, (2001). En este texto he preferido adoptar la clasificación seguida por la UICN (Shackleton, 1997; Herrero & Pérez, 2008), por ser ampliamente admitida, por coincidir con las propuestas clásicas y por su concordancia con los datos genéticos, biométricos y paleontológicos que se van conociendo por el momento. Lo cual no excluye que dicha clasificación pueda ser revocada en el futuro.

### 3. Distribución y abundancia de *Capra pyrenaica*

En cuanto a su distribución y abundancia, las poblaciones de *C. pyrenaica* han pasado por muchas vicisitudes y aquí solo podemos hacer un breve mención a ellas (ver por ejemplo: Fandos, 1991; Alados & Escós, 1996; Pérez *et al.*, 2002). Uno de los primeros en describir su distribución en la P.I. fue Cabrera (1911), quien dice que, en el pasado (refiriéndose probablemente al siglo XIX), prácticamente se extendía por todas las localidades con hábitat favorable, como lo prueban la gran cantidad de topónimos relacionados con el término *cabra* repartidos por toda la Península. En el mapa de distribución que adjunta (basado parcialmente en información del libro de Chapman & Buck, 1910), su distribución pasada en la P.I. era casi continua (fig. 1).

Aunque muy especulativa, puede ser interesante reproducir la descripción que Cabrera (1911) realiza de las posibles vías de dispersión y colonización de la P.I. Desde los Pirineos la cabra montés alcanzó Galicia siguiendo la cornisa cantábrica. Desde allí descendió hacia el Sur por las sierras portuguesas (Serra da Estrela) y Montes de Toledo hasta llegar a las sierras andaluzas. Esta ruta colonizadora le parece más probable que la de Burgos (Silos) y Guadarrama. Desde Andalucía y ante la barrera del estrecho de Gibraltar ascendió por el Levante español hasta el río Ebro, que también constituyó una barrera geográfica importante. Según Cabrera las cabras del Levante ibérico son muy diferentes a las pirenaicas (a pesar de su proximidad) y muy similares a las andaluzas (*op. cit.* p. 965). Estas vías de dispersión se han representado con flechas de trazo grueso en la figura 1. Aunque completamente especulativa, el interés de la hipótesis dispersiva de Cabrera, es que ofrece una base teórica para la diversificación genética en subespecies de la cabra montés ibérica. Así, la *C. p. hispanica* de Beceite sería la más alejada genéticamente de *C. p. pyrenaica*, y *C. p. victoriae* presentaría algunos caracteres morfológicos intermedios de las anteriores (pelaje), ocupando también una posición geográfica intermedia. Cabe mencionar que algunos resultados bioquímicos y genéticos más recientes, coinciden parcialmente con esta hipótesis (Hartl *et*

*al.*, 1992; Manceau *et al.*, 1999b), aunque otros señalan mayor similitud genética entre el bucardo pirenaico y la población de Tortosa (Jiménez *et al.*, 1999).

La fuerte presión cinegética durante el periodo 1940-1970, mermó considerablemente las poblaciones de la cabra montés ibérica. En 1970, De la Cerda & De la Peña (1971) estiman el censo en 11.660 individuos repartidos en varias poblaciones que representan en un detallado mapa. Preconizan y fomentan la creación de Reservas de Caza y paulatinamente los efectivos fueron aumentando. Paralelamente numerosas reintroducciones, a veces incontroladas, tuvieron lugar hasta época reciente, algunas de las cuales quedaron reflejadas en el mapa de Crampe (1991) y más recientemente en el de Acevedo & Cassinello (2009). Posiblemente se produjeron también otras traslocaciones no constatadas oficialmente y muy probablemente ha habido intercambio de individuos entre poblaciones e hibridaciones de estirpes de diferentes orígenes.

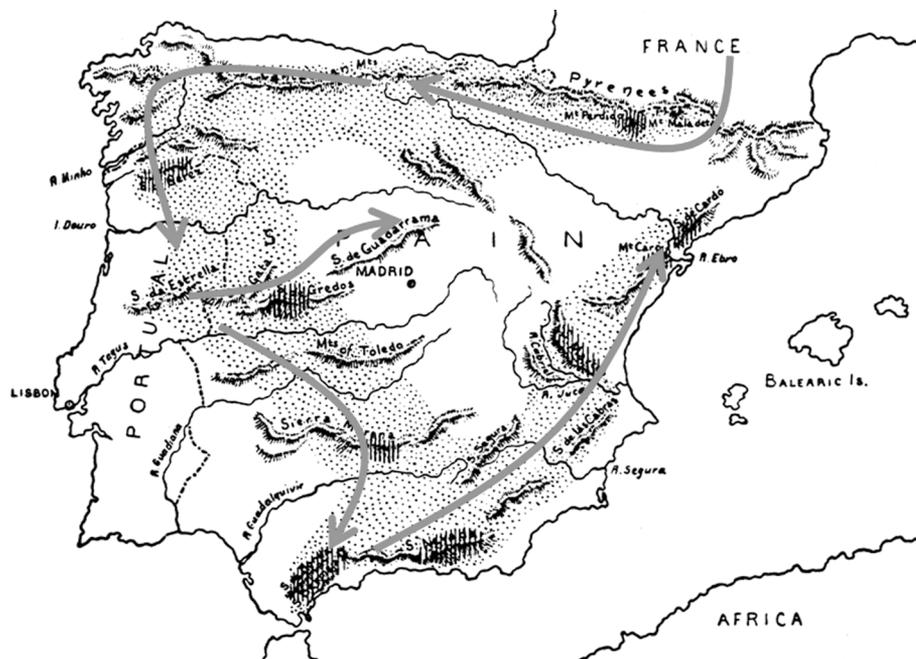


Figura 1. Distribución de *Capra pyrenaica* en la península Ibérica a principios del siglo XX (líneas verticales) y anteriormente (punteado) según Cabrera (1911). Se han redibujado las posibles vías de dispersión (flechas) según interpretación del texto de Cabrera.

Figure 1. Distribution of *Capra pyrenaica* in the Iberian Peninsula in the early XX century (vertical lines) and previously (dotted) according to Cabrera (1911). Possible pathways (arrows) have been redrawn from Cabrera's text.

nes geográficos. A principio de 2000, sus efectivos se cifraban en torno a los 50.000 individuos, según Pérez *et al.*, (2002), quienes proporcionan además un detallado mapa de los núcleos poblacionales existentes entonces. En la actualidad, el censo podría sobrepasar ampliamente esa cifra, con más cantidad de núcleos poblacionales (J. Herrero, com. personal). El dictamen más reciente de la UICN cataloga a la especie como *Least concern* (Herrero & Pérez, 2008).

*C. pyrenaica* ha demostrado una gran capacidad colonizadora cuando las condiciones le han sido favorables (control de la caza, ausencia de depredadores, ausencia de cabras domésticas). Algunas de sus poblaciones han experimentado una extraordinaria expansión natural (Gortazar *et al.*, 2000; Granados *et al.*, 2001; Pérez *et al.*, 2002; Acevedo *et al.*, 2007; Marco *et al.*, 2011), lo cual puede hacer verosímil una amplia distribución, casi continua, por la P.I. como proponía Cabrera (1911). Ello hace pensar en un flujo genético relativamente alto y en cierta dificultad para la diferenciación filogenética, excepto cuando se produjeron reducciones de efectivos, aislamiento geográfico y cuellos de botella poblacionales, como así ha sucedido a lo largo de su historia (Pérez *et al.*, 2002; Amills *et al.*, 2004; Sánchez, 2006). Sin embargo, los pocos estudios genéticos realizados hasta el momento sobre la especie, apoyan las subespecies de Cabrera, como se expondrá más adelante (Manceau *et al.*, 1999b; Jiménez *et al.*, 1999; Pérez *et al.*, 2002). Es posible que estas subespecies o variedades posean además requerimientos ecológicos diferenciados (Acevedo & Real, 2011). Algunas subespecies, como el bucardo o la cabra lusitánica, que presentaban rasgos morfológicos bien diferenciados (Cabrera, 1914; França, 1917), apenas han podido ser estudiados debido a la escasez de materiales. Posiblemente el avance de las técnicas genéticas y los estudios consiguientes, permitan establecer en el futuro un panorama más claro sobre la diversificación filogenética de las cabras ibéricas.

#### 4. Teorías sobre los orígenes de *C. pyrenaica*

Según el esquema de Cabrera (1911) expuesto anteriormente, *C. pyrenaica* habría llegado por el Norte hasta los Pirineos y de ahí se habría expandido al resto de la península Ibérica. Esta visión sería coincidente con la hipótesis de Crégut-Bonneure (1992), según la cual, los ancestros de *Capra ibex* (íbice de los Alpes) habrían llegado a Francia en una primera oleada migratoria procedente de Oriente Próximo durante la glaciación de Riss, junto con *Rupicapra rupicapra* (*R. pyrenaica* había llegado ya en la glaciación de Mindel). A principios del Würm, en una segunda oleada, llegó otra cabra del tipo *Capra caucasica*, la cual evolucionó, dando lugar a *C. pyrenaica* al final del Würm. La llegada de *C. caucasica* se hizo primero por el Macizo Central y después alcanzó

los Pirineos por el corredor del Ródano, siendo la causa de la extinción de *Hemitragus*. Según Rivals (2002, p. 48, 109), la presencia de *C. ibex* en los Alpes habría impedido, a la segunda migración de *C. caucasica*, que ésta se estableciese allí, por lo que continuó hasta el Macizo Central y luego al Pirineo oriental, en donde evolucionó a *C. pyrenaica* al final del Würm.

En la fig. 2 se expone un esquema espacio-temporal de esta doble migración. La que dio lugar al íbice de los Alpes (*C. i. ibex*) habría tenido lugar hace unos 300.000 años (300 ka) y habría dejado restos fósiles en Turingia (Alemania) y Petralona (Grecia), bajo los nombres de *C. camburgenis* y *C. macedonica* respectivamente, con las que estaría emparentadas según Crégut-Bonneure (2006). Una segunda oleada de un taxón afín a *C. caucasica*, habría tenido lugar durante el interglaciar Riss-Würm hace unos 120 ka. A este taxón, establecido en el Macizo Central francés y el corredor occidental del

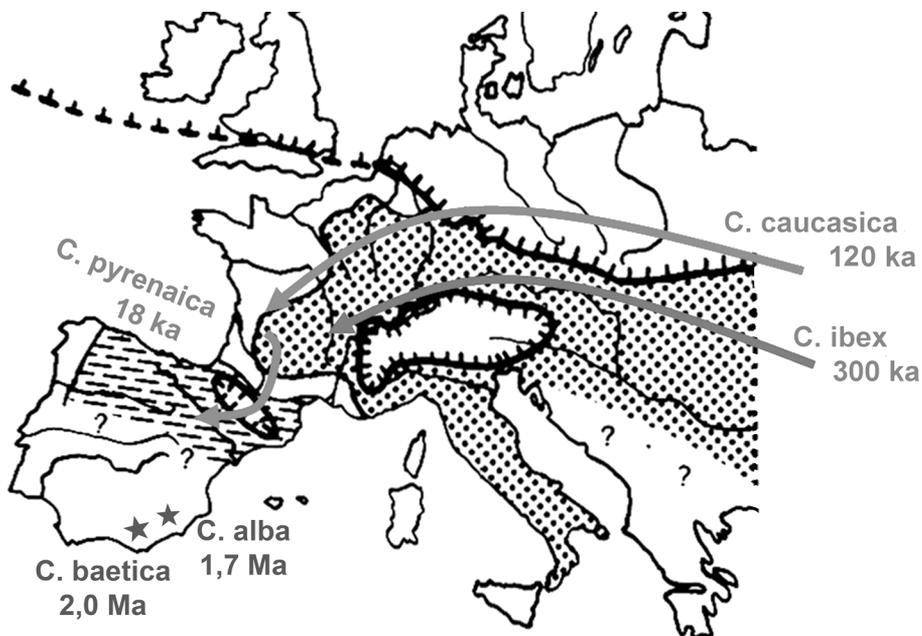


Figura 2. Esquema de la hipótesis de Crégut-Bonneure (1992) sobre el origen de las cabras salvajes del sudoeste europeo durante el Pleistoceno Superior (ver texto). Distribución de *C. ibex* (punteado), *C. pyrenaica* (rayado) y extensión de los hielos. Localización de restos de *Capra* del Pleistoceno Inferior (estrellas). Mapa de base según Griggo (1991).

Figure 2. Diagram of the Crégut-Bonneure (1992) hypothesis about the origin of the SW European wild goats during the Upper Pleistocene (see text). Distribution of *C. ibex* (dotted), *C. pyrenaica* (dashed) and ice extent. Location of remains of *Capra* in the Early Pleistocene (stars). Base map from Griggo (1991).

Ródano, se le ha dado el nombre de *C. caucasica-praepyrenaica* y durante el último periodo glacial evolucionó gradualmente hasta originar *C. pyrenaica*, la cual estaría completamente diferenciada en los Pirineos y estribaciones, a principios del Magdalenense, hace unos 18 ka (Rivals, 2002; Crégut-Bonneure, 2006). Supuestamente (aunque los autores mencionados no lo dicen expresamente), desde los Pirineos *C. pyrenaica* habría colonizado el resto de la península Ibérica.

Esta hipótesis se basa en el estudio de los abundantes restos fósiles dejados por *Capra* en sur de Francia durante el último periodo glacial, y tendría su precedente en el artículo de Pales (1976-77) describiendo los cráneos de Soulabé. Sin embargo, no todos los paleontólogos la suscriben. Véase por ejemplo Griggo (1991), Chaix & Desse (1994) o Arribas & Garrido (2008).

En contraposición a la teoría de Crégut-Bonneure (1992), otros autores afirman que *C. pyrenaica* estaría ya asentada desde muy antiguo en la P.I. Así por ejemplo, Couturier (1962), citando varios trabajos de principios del siglo XX, expone que el género *Capra* aparece por primera vez durante la glaciación de Riss bajo la forma de *C. camburgensis*, la cual pobló los Alpes antes de la glaciación de Würm. "Esto hace pensar que *C. pyrenaica* había adquirido sus caracteres en una época precedente, en la cual su hábitat no comunicaba con el de la forma alpina, como fue el caso durante el periodo del Würm" (*op. cit.* p. 537).

También para otros autores (Koby, 1958; Kurtén, 1968; Geist, 1987a; Chaix & Desse, 1994) *C. camburgensis* sería la cabra más antigua de Europa (230 ka años), la cual poseería caracteres de *C. pyrenaica* y *C. ibex*, y podría ser el origen común de ambas. Como veremos más adelante, los estudios genéticos apoyarían esta hipótesis (Manceau *et al.*, 1999a). *C. camburgensis* y posteriores hallazgos de cabras fósiles del Riss o contemporáneos de ella (Petalona, Grecia ó Kozarnika, Bulgaria), han sido considerados exclusivamente ancestros de *C. ibex* por Crégut-Bonneure (2006, 2009).

En los epígrafes siguientes, expondré varios argumentos que entrarían en contradicción con la teoría de Crégut-Bonneure, relacionados con la variabilidad morfológica en dientes y forma de los cuernos, la presencia antigua del género *Capra* en la P.I. y los resultados de los análisis genéticos.

## 5. Argumentos de la teoría de la doble migración de Crégut-Bonneure

### 5.1. Morfología dental de *Capra ibex*, *C. caucasica* y *C. pyrenaica*

Según Crégut-Bonneure (1992) es posible diferenciar la línea de *C. caucasica-praepyrenaica* y *C. ibex* por determinados caracteres dentales y más en con-

creto, por la forma del molar  $M^3$  (“el diente más útil en ausencia del cráneo”). En la línea caucásico-pirenaica el ala metastilar es poco aparente y las superficies interestilares son de la misma anchura. Además los estilos son reducidos y estrechos (Rivals & Testu 2006, p. 713). En la línea *ibex* el ala metastilar es muy saliente y la superficie interestilar del lado distal es mucho más ancha que la del lado mesial. También, el premolar  $P_3$  tiene un metacónido en forma de columnita en el grupo caucásico-pirenaico y ninguno en el grupo alpino. “Con el tiempo parece que esta situación se invierte” (?) (Crégut-Bonneure, 2009, p. 498). Por último,  $P^2$  es triradicular en la línea caucásica y biradicular en la alpina. *C. caucasica-praepyrenaica* y *C. pyrenaica sensu stricto* no presentarían diferencias dentales según Crégut-Bonneure (2009, p. 504).

En contraposición, Arribas & Garrido (2008) señalan el carácter “derivado” del ala metastilar de  $M^3$  y por tanto, hay algunas *Capra* que lo tienen y otras que no, por ejemplo *C. baetica* o *C. alba* (Moyà-Solà, 1987), a la cual consideran su descendiente. Por el contrario en *C. pyrenaica* y *C. ibex* sí estaría presente, lo cual contradeciría las afirmaciones de Crégut-Bonneure. También Carlos Calero *et al.*, (2006) señalan que algunos ejemplares de *C. alba* de Quibas (Murcia) la presentan y otros no. En los ejemplares de *C. caucasica-praepyrenaica* de la grotte Tournal (Languedoc) examinados por Magniez (2009), este carácter, al igual que los demás caracteres dentales señalados por Crégut-Bonneure, presenta una elevada variabilidad y en algún caso, como el de la desigualdad de las superficies interestilares en la línea *caucásico-praepyrenaica*, las diferencias son significativas.

El material de la cueva del Moro de Gabasa (Huesca) examinado por el autor, datado de alrededor de 40 ka (Blasco & Montes, 1997) y asignado a *C. pyrenaica* (Blasco, 1995), presenta en casi todos los casos una gran ala metastilar (fig. 3). En los cráneos de ejemplares actuales de *C. p. pyrenaica* este carácter también es muy variable (observación personal).

## 5.2. Morfología corno de *Capra ibex*, *C. caucasica* y *C. pyrenaica*

Las diferencias en la morfología de los cuernos, entre las tres especies de *Capra* implicadas, son bien conocidas y se refieren especialmente a la divergencia y forma de los estuches corno. Los machos de *C. ibex* presentan cuernos en forma de arco, relativamente juntos y con marcadas nudosidades en la cara anterior. Los cuernos de *C. pyrenaica* presentan la característica triple curvatura hacia afuera, hacia atrás y adentro, y *C. caucasica* tiene los cuernos muy abiertos desde la base para luego curvarse hacia atrás y hacia dentro (Couturier, 1962; Schaller, 1977). En el caso de los restos fósiles, normalmente los estuches no están disponibles y las características se refieren a los núcleos

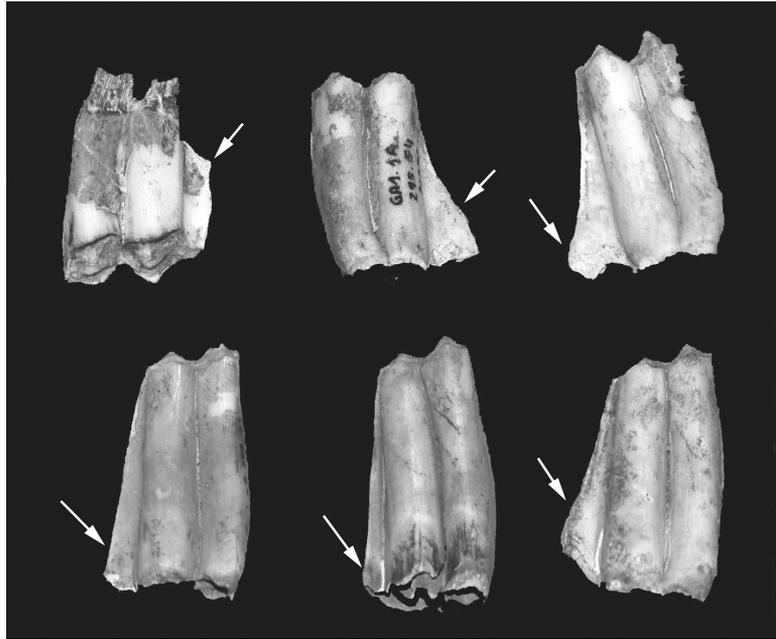


Figura 3. Varias muestras de M<sup>3</sup> de *Capra pyrenaica* de la Cueva del Moro de Gabasa (Norte de Huesca, 40 ka), presentando un ala metastilar muy desarrollada (Museo Provincial de Huesca).

Foto: R. García-González.

Figure 3. Several samples of the M<sup>3</sup> of *Capra pyrenaica* from Gabasa Cave (North Huesca province, 40 ka), showing a well developed metastylar wing (Huesca Provincial Museum). Photo by R. García-González.

óseos o clavijas córneas. Los caracteres más apreciables en estos, se refieren a la forma y dimensiones de la sección transversal y al ángulo de divergencia entre los núcleos óseos. En raras ocasiones en donde los núcleos se conservan casi enteros, pueden apreciarse pequeños efectos de torsión relacionables con las curvaturas de los estuches (Griggo, 1991).

La divergencia lateral es más abierta en *C. caucasica*, débil y regular en *C. ibex*, débil en la base y luego acusada en *C. pyrenaica* (Crégut-Bonneure, 2009). Rivals (2002, p. 127) señala también las diferencias de *C. caucasica-praepyrenaica* (*Capra* aff. *caucasica*) respecto a *C. pyrenaica*: pivotes óseos muy divergentes; sección de los núcleos subtriangular; la cara anterior se inserta oblicuamente en relación al plano frontal; y la cara antero-interna de los pivotes es cóncava y la postero-interna y externa son convexas. Todos estos caracteres estarían presentes también en *C. caucasica* (la original del Caucaso).

Efectivamente los cráneos de *Capra* del sur de Francia comprendidos entre 80 y 30 ka (OIS 3 y 4) presentan un gran ángulo de divergencia entre los cuernos: 65° en el cráneo de Portel (Rivals, 2002), 56° el cráneo de Arche (Rivals & Testu, 2006), 63° el de Tournal (Magniez, 2009), 66° y 76° los cráneos de Soulabé (Pales, 1976-77), ó 65° del más reciente (OIS 3) cráneo de Malarnaud (Griggo, 1991). Este último, asignado por Crampe & Crégut-Bonnoure (1994) a *C. caucasica-pyrenaica* es considerado por Griggo (1991) como *C. pyrenaica sensu stricto*. Expone dos argumentos: 1) aunque el núcleo óseo está roto, en la parte más distal se aprecia una ligera torsión típica de *C. pyrenaica*: “*C. caucasica* nunca la tiene”, y 2) el ángulo de divergencia es un carácter muy variable, tal como señalan también otros autores (Couturier 1962). A este respecto Schaller (1977, p. 23) expone: “Horns have been the main taxonomic character used to classify goats. New species and subspecies have sometimes been designated on the basis of a minor variation in the shape of one set of horns, clearly an undesirable tactic with a structure that is highly malleable in evolution”. Esta plasticidad morfológica queda también patente en los ejemplos expuestos por Crampe (1991, p. 25 y sigs). Muchos ejemplares del Sur de España tienen los cuernos divergentes, incluso algunos expertos en caza, propusieron la creación de un tipo geográfico especial de trofeo para este carácter (tipo Lujar y Almijara de De la Cerda & De la Peña, 1971 o tipo “Rondeño” (Salas *et al.*, 2008).

## 6. La sección de la base de los cuernos en *Capra*

Uno de los principales criterios para la diferenciación taxonómica de las cabras del Pleistoceno se basa en la forma de la sección de la base de los núcleos óseos. Como veremos, la subjetividad en la apreciación de este carácter, junto con la falta de estudios estadísticos de su variabilidad, conceden por el momento un valor muy limitado al mismo. Las diferencias entre *C. caucasica-praepyrenaica* y *C. pyrenaica*, en cuanto a la sección de los cuernos, consistirían en un “redondeamiento” de los núcleos según Crégut-Bonneure (1992) o bien del paso de una sección sub-triangular a redondeada (Rivals, 2002). Sin embargo, años más tarde, Crégut-Bonneure (2009) asigna una sección sub-cuadrangular a *C. ibex* y oval para *C. pyrenaica* y *C. caucasica*. Magniez (2009) compara la sección del cuerno del cráneo de Tournal con la de Portel y la de Arche (asignados a *C. caucasica-praepyrenaica*, Rivals & Testu, 2006). Todas son subtriangulares y de forma parecida. Todas corresponderían a la línea caucásica antigua de Portel (OIS 4). En cambio, en el cráneo de Saulabé, que es más moderno, la sección córnea es menos triangular, y todavía menos lo es Malarnaud (Griggo, 1991) que es “claramente oval”.

Según Pailhaugue (1995) la sección de los cuernos de *C. ibex* fósil (Mónaco) sería triangular, mientras que los de *C. pyrenaica* de la grotte de la Vache (Magdaleniense) son sub-cuadrangulares. En esa misma línea, Clot (1988) asegura que la sección del cuerno es oval en *C. pyrenaica* (comprimida lateralmente) e "irregularmente triangular y ligeramente aplastada en sentido transversal" en *C. ibex*, "donde se pueden distinguir tres caras y tres bordes". Sin embargo, en la figura 3c de su trabajo reproduce una sección del cuerno de *C. ibex* tomada de Couturier (1962) que es completamente ovalada (?). Para Couturier (1962, p. 210) la sección del núcleo óseo en *C. ibex* es irregularmente triangular con tres caras y tres bordes.

Según parece, la forma de la sección de los cuernos, argüida por muchos autores como carácter diagnóstico entre especies y líneas evolutivas, adolece de bastante subjetividad. Lo deseable sería poder establecer comparaciones cuantitativas del perímetro completo de las secciones córneas, tal como se ha utilizado para las secciones de los dientes (Michaux *et al.*, 2007; Caumul *et al.*, 2009). Sin embargo, escasean las comparaciones con sentido estadístico en fósiles de *Capra*. A falta de trabajos en ese sentido, la única cuantificación ensayada hasta el momento, sería la comparación de los diámetros longitudinal (DAP) y transversal (DLM) de la base de los núcleos óseos (como se realiza en la sección siguiente), lo cual nos proporciona un índice de compresión o achatamiento (DAP/DLM) de los mismos. Otra aproximación son las rectas de regresión entre estas variables, expuestas en algunos trabajos recientes (Rivals, 2002; Made *et al.*, 2008). Según Rivals (2002) y Magniez (2009) dichas rectas serían claramente divergentes para la línea íbica y la línea caucásico-pirenaica. Cabe recordar que muchos autores (Koby, 1958; Couturier, 1962; Schaller, 1977) no atribuyen ningún carácter diagnóstico taxonómico a la forma de la sección transversal de los cuernos.

#### 6.1. Comparaciones del índice de compresión de la sección de los cuernos

En la figura 4 se han representado los valores del índice de compresión lateral (DAP/DLM > 1) o achatamiento (DAP/DLM < 1), para varios taxones y complejos poblacionales (fósiles y actuales), tomados de la bibliografía, así como de datos propios. Los datos de *C. pyrenaica* del Holoceno corresponden a la media de dos ejemplares de la Gouffre des Bouquetins (Clot, 1988), dos fósiles de Barbat y Annie (vertiente norte de los Pirineos, datos propios) y dos de la vertiente Sur (Larra y Millaris, García-González, in prep.). Los del Magdaleniense del Sur de Francia (Grotte de la Vache) corresponden a Pailhaugue (1995). La media y la varianza del índice de estos últimos, se calcularon a partir de Mood *et al.*, (1977, p.181), al igual que para los datos de Chaix & Desse (1983). Los datos de *C. caucasica-praepyrenaica* corresponden a

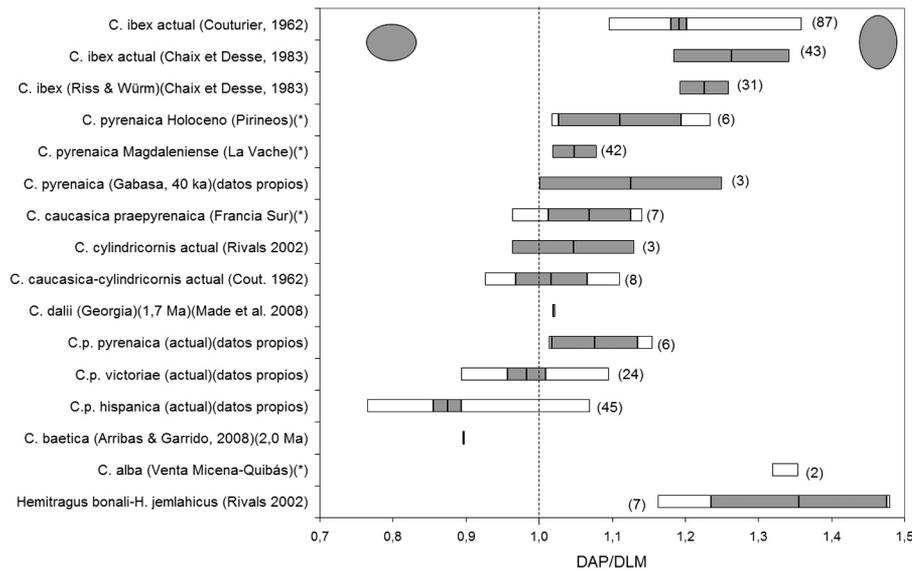


Figura 4. Índice de compresión (DAP/DLM) de la sección de los núcleos óseos de ejemplares machos para varios taxones de *Capra* fósil y actual. DAP: diámetro longitudinal, DLM diámetro transversal. Valores medios (línea vertical), límites de confianza al 95% (barra gris) y rango de variación (barra blanca). La línea a trazos indicaría la forma circular (DAP = DLM). Entre paréntesis nº de datos. (\*) Por razones de espacio las referencias bibliográficas y elaboración de los datos se indican en el texto.

Figure 4. Flattening index (DAP/DLM) of horn core section of males for several fossil and current *Capra* taxa. DAP: longitudinal diameter, DLM: transverse diameter. Mean values (vertical line), 95% confidence limits (gray bar) and variation range (white bar). The dashed line indicates the circular form (DAP = DLM). Number of data in brackets. (\*) For space reasons, references and data processing are given in the text.

una media de los cráneos de Malarnoud, Tournal, Arche-98 (3) y Portel (2) según Griggo (1991), Magniez (2009) y Rivals (2002).

Como puede apreciarse (fig. 4), los núcleos más comprimidos corresponden a *Capra alba*, una cabra antigua de hace 1,7 Ma del sudeste de la P.I. descrita por primera vez por Moyà-Solà (1987). Los datos pertenecen a dos individuos de Venta Micena (Granada) y de Quibas (Murcia) (Made *et al.*, 2008). Aunque estos autores no dudan en asignarlos al género *Capra*, Crégut-Bonneure (1999, 2006) asegura que se trata de *Hemitragus* cuya presencia ha sido señalada recientemente en el Levante ibérico (Rivals & Blasco, 2008). Por lo que se refiere a la compresión de sus núcleos óseos, estarían más cercanas a los *Hemitragus* actuales que a *Capra* (fig. 4).

*C. baetica*, también del sudeste ibérico y datada de unos 2,0 Ma, ha sido descrita como la cabra más antigua encontrada hasta el momento en la P.I. y posiblemente en Europa (Arribas & Garrido, 2008). Los autores no tienen duda de que se trata de *Capra* y no de *Hemitragus* como afirma Crégut-Bonneure (2009). Sus núcleos óseos tienen un achatamiento considerable, curiosamente coincidente con el de las poblaciones actuales de *C. pyrenaica* del sudeste ibérico (*C. p. hispanica* de la Sierra de Cazorla). Las cabras actuales de Gredos (*C. p. victoriae*) poseen valores intermedios entre la subespecie *pyrenaica* y la *hispanica*, y, en cuanto a ese carácter, coincidirían con la hipótesis de Camerano (1917), que considera a *victoriae* como el resultado de una hibridación entre *pyrenaica* e *hispanica* (ver más arriba).

Los valores del índice de compresión de los ejemplares actuales de Pirineos (*C. p. pyrenaica*) coinciden mejor con los rangos de variación de las poblaciones fósiles del Holoceno y Pleistoceno Superior de la línea *C. pyrenaica*, incluidas las consideradas como *C. caucasica-praepyrenaica*, si bien es verdad que estas últimas también son similares a los valores de las cabras caucásicas actuales. Aunque estas últimas tienden más a la redondez, sus rangos de variación solapan todos entre sí, e incluso son coincidentes con los de otra cabra antigua, datada de 1,7 Ma, hallada también en la región del Cáucaso (*C. dalii* de Dmanisi, Georgia, Bukhsianidze & Vekua, 2006 en Made *et al.*, 2008).

De la fig. 4 se desprende una cierta homogeneidad para los valores del índice de compresión entre determinados taxones o formas geográficas. Así por ejemplo, no hay diferencias significativas entre las formas bastante comprimidas de los íbices fósiles y actuales. Tampoco entre las formas afines a *C. pyrenaica* de los Pirineos y su entorno (Sur de Francia y Norte de Huesca) en los últimos 80 ka, con un índice ligeramente comprimido, entre 1,0 y 1,1 aproximadamente. Precisamente el taxón que muestra más divergencia para este carácter es *C. pyrenaica (sensu lato)*, con formas muy achatadas (*C. p. hispanica*) y muy comprimidas (*C. p. pyrenaica*), sugiriendo una notable divergencia morfológica entre las subespecies ibéricas reconocidas actualmente (García-González *et al.*, in prep).

El escenario expuesto, podría coincidir con la hipótesis que propongo más adelante, según la cual, unas formas antiguas de *C. pyrenaica*, que habrían ocupado el Sur y Centro de la P.I. (la cual habría actuado como refugio genético durante las sucesivas glaciaciones del Cuaternario), habrían entrado en contacto con formas afines a *C. ibex* en los Pirineos y su entorno (Sur de Francia), una o varias veces, en momentos no precisados del Pleistoceno, dando lugar a las cabras pirenaicas *sensu stricto* (*C. p. pyrenaica*). Sin embargo, los datos expuestos (fig. 4), tampoco permitirían descartar una hipotética influencia de taxones relacionados con cabras de origen caucásico de sección un poco más redondeada y cuernos más divergentes.

Las diferencias del índice de compresión de la sección de los cuernos (núcleos óseos) no parecen relacionadas con el tamaño del animal (lo cual las haría clino- o denso-dependientes). Los ejemplares pirenaicos (*C. p. pyrenaica*) son por lo general de menor tamaño que los íbices (*C. ibex*) y su índice de compresión es menor, pero el tamaño de *C. caucasica* es mayor a ambos (Couturier, 1962) y sin embargo el índice de compresión de sus cuernos es menor a *C. ibex* y similar a *C. p. pyrenaica* (fig. 4). Fandos (1995) asegura que la forma de la sección de los cuernos puede variar con la edad del individuo. En realidad, la variación debida a la edad es aplicable solo a los machos, los cuales muestran una tendencia al achatamiento con la edad, pero no para las hembras que no experimentan variaciones significativas en la forma de la base de los núcleos óseos en la edad adulta (García-González *et al.*, in prep). Por otra parte, los machos están sujetos a una fuerte presión selectiva, que les conduciría a aumentar el tamaño de los cuernos en condiciones de abundancia de recursos para aumentar su éxito reproductivo, mientras que las hembras no están sujetas a esta presión selectiva y maximizan el nivel de proteína en la leche (Geist, 1987b).

Por las razones anteriores, cabría pensar que el estudio de la variación de la forma de los núcleos óseos en hembras, podría ser más revelador desde el punto de vista filogenético. Los datos de hembras fósiles de *Capra* son más

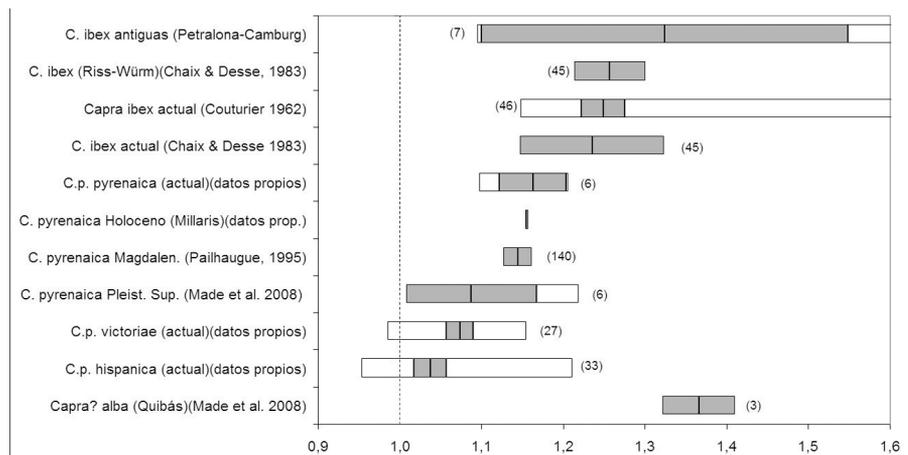


Figura 5. Índice de compresión (DAP/DLM) de la sección de los núcleos óseos de ejemplares hembras para varios taxones de *Capra* fósil y actual. Símbolos como en fig. 4. *Capra ibex* antiguas (Petalona-Camburg) según Made *et al.*, (2008).

Figure 5. Flattening index (DAP/DLM) of horn core section of females for several fossil and current *Capra* taxa. Symbols as in figure 4. Ancient *Capra ibex* (Petalona-Camburg) according to Made *et al.*, (2008).

escasos que los de los machos, pero en la figura 5 se exponen algunos valores del índice de compresión de los núcleos óseos, para varios taxones y poblaciones, tomados de la bibliografía y de datos propios. Los datos de *C. ibex* antiguas (Petralona, *C. camburgensis*) se han extraído a partir de Made *et al.*, (2008). Los de *C. pyrenaica* del Pleistoceno superior son una mezcla de seis individuos (alguno también actual), pero parece que en su mayoría procedentes del Levante ibérico (Made *et al.*, 2008) y su índice de achatamiento es muy parecido al de las cabras de Gedros actuales (*C. p. victoriae*). El dato aislado de *C. pyrenaica* del Holoceno corresponde a un cráneo de 7.000 años hallado en Ordesa (Pirineo Occidental) (García-González, in prep.) y es muy similar a las hembras pirenaicas actuales (datos propios) y a las magdalenienses de la Grotte de la Vache (Pailhaugue, 1995). Como puede observarse las tendencias generales son muy parecidas a las encontradas para los machos, con cuernos más comprimidos en la línea alpina (*C. ibex* y afines) y cuernos más redondeados en *C. pyrenaica*, tanto más cuanto más al Sur de la P.I. nos trasladamos. Desafortunadamente, no poseemos por el momento datos de hembras de *C. baetica*, pero si fueran similares a los achatados núcleos óseos de los machos (fig. 4), tendríamos un gradiente de achatamiento Norte-Sur en cuyos extremos estarían las estirpes más antiguas: *C. camburgensis* y afines (quizás precursoras de *C. ibex*) y *C. baetica* (quizás precursora de las cabras ibéricas mediterráneas). Dicho gradiente es compatible con la idea de unas poblaciones pirenaicas con caracteres intermedios entre las alpinas y las del Sur de la P.I. y quizás resultado de la hibridación entre ambas.

## 7. La presencia de *Capra* en la península Ibérica durante el Pleistoceno

Uno de los principales problemas para aceptar la hipótesis de la doble migración de Crégut-Bonneure (1992), radica en el hecho de que la presencia del género *Capra* en la P.I., parece mucho más antigua de lo que se deduce de su teoría. Si *C. pyrenaica* se diferenció durante el Magdaleniense a partir de un antecesor afín a *C. caucasica* en el sur de Francia, ¿cual es el significado de la presencia de *Capra* en la P.I. antes de ese periodo? Sin embargo, parece que las evidencias de esa presencia, incluso en períodos tan antiguos como el Pleistoceno inferior, son palpables y están sustentadas en numerosos hallazgos paleontológicos.

En la tabla 1 se exponen algunos de los yacimientos más destacables en la P.I. Como se ha señalado anteriormente, dos cabras antiguas *C. baetica* y *C. alba* han sido descritas y estudiadas recientemente en el sudeste ibérico y especialmente en la cuenca de Guadix-Baza (si bien *C. alba* ya fue descrita por Moyà-Solà en 1987). Aunque Crégut-Bonneure (1999, 2006) asigna estos res-

Tabla 1. Algunos hallazgos y restos fósiles destacables de *Capra* en la península Ibérica desde el Pleistoceno Inferior hasta la primera mitad del Pleistoceno Superior.

Table 1. Some outstanding remains of *Capra* fossils in the Iberian Peninsula from the Early Pleistocene until the first half of the Upper Pleistocene.

Determinación taxonómica	Antigüedad (ka)	Localidad	Referencia bibliográfica	Comentarios
<i>Capra baetica</i>	2000	Fonelas-1 (Granada)	Arribas & Garrido (2008)	La cabra más antigua de Europa
<i>Capra alba</i>	1200	Venta Micena (Granada)	Moyà-Solà (1987)	Descripción del tipo de <i>C. alba</i>
<i>Capra cf alba</i> <i>Capra alba</i> <i>Capra ? alba</i>	1150	Quibas (Murcia)	Montoya <i>et al.</i> , (2001); Carlos Calero <i>et al.</i> , (2006); Made <i>et al.</i> , (2008)	Según Arribas & Garrido (2008) descendería de <i>C. baetica</i>
<i>Capra</i> sp.	990-700 (800)	Huéscar-1 (Granada)	Azanza y Morales (1989) in Made <i>et al.</i> , (2008); Alonso Diago <i>et al.</i> , (2003)	
<i>Capra</i> sp.	1000-700	Cúllar de Baza 1 (Granada)	Sesé <i>et al.</i> , (2001)	Según Made <i>et al.</i> , (2008) podría ser <i>Hemitragus</i>
<i>Capra cf pyrenaica</i>	Pleistoceno Medio	Cueva Congosto (Guadalajara)	Arribas <i>et al.</i> , (2008)	
<i>Capra</i> sp.	Pleistoceno Medio	Pinilla del Valle (Madrid)	Buitrago (1992)	Arribas <i>et al.</i> , (2008) no la citan
<i>Capra pyrenaica</i>	Intergl. Mindel-Riss (400 ka)	Cova de la Bassa de Sant Llorenç (Valencia)	Sarrión (1984)	Datación bioestratigráfica
<i>Capra</i> sp.	250 ka	Atapuerca Galería (GIII) (Burgos)	Sánchez Chillón (1997)	Única cita en Atapuerca
<i>Capra</i> sp.	Pleistoceno Medio (300 ka)	Las Grajas (Málaga)	Sevilla (1988)	
<i>Capra pyrenaica</i>	Riss-Wurm (127-115 ka)	Lezetxiki (Guipúzcoa)	Baldeon (1993), Altuna (1992)	
<i>Capra</i> sp.	1.ª mitad Pleist Sup	Pinarillo 1 (Segovia)	Arribas <i>et al.</i> , (2008)	
<i>Capra pyrenaica</i>	Pleistoceno Superior	Cueva de Casares (Guadalajara)	Arribas <i>et al.</i> , (2008)	
<i>Capra pyrenaica</i>	70-40 ka	Abric Romani (Barcelona)	Cáceres <i>et al.</i> , (1998)	Restos de neandertales
<i>Capra pyrenaica</i>	50-40 ka	Cueva de Gabasa (Huesca)	Blasco y Montes (1997), Montes <i>et al.</i> , (2006)	Restos de neandertales

tos a *Hemitragus*, los autores que los han estudiado no tienen ninguna duda sobre su pertenencia al género *Capra*, especialmente *C. baetica* (Arribas & Garrido, 2008) y algunos restos de *C. alba* de Quibas (Carlos Calero *et al.*,

2006). Por otra parte, en el artículo de Rivals & Blasco (2008) en el que describe un *Hemitragus* en Valencia por primera vez en la P.I., no se hace referencia a esta asignación taxonómica de Crégut-Bonneure.

Durante el Pleistoceno Medio (1000-130 ka) los restos de *Capra* en la P.I. son escasos, tal vez debido a que el nivel de prospección no ha sido tan intenso como en otras regiones (p.e. Sur de Francia). También, porque al tratarse de una especie vinculada a roquedos y medios abruptos, sus restos son más difíciles de fosilizar (Garrido, 2008), excepto cuando se trata de yacimientos correspondientes a cazaderos humanos o de carnívoros salvajes (Pailhaugue, 1995; Blasco, 1995). Aun así, existen unos cuantos yacimientos de ese periodo en los que se cita el género *Capra* (tabla 1).

Durante el Pleistoceno Superior (130 - 10 ka), los hallazgos de restos fósiles de *Capra* son más abundantes. En la tabla 1 se han señalado algunos de los más conocidos en la primera mitad de este periodo, pero se han descrito otros yacimientos repartidos por toda la geografía ibérica: Amalda en Guipúzcoa (Altuna, 1990); Pinarillo-1 en Segovia (Arribas *et al.*, 2008); Valdeboga en Burgos (Quam *et al.*, 2001). También Yravedra (2004-5) señala varios yacimientos del Musteriense (90-45 ka) con *Capra* en Andalucía y Levante, por señalar solo algunos anteriores al Magdalenense (18-9 ka), cuando supuestamente se inició la diferenciación de *C. pyrenaica*.

¿Los restos de *Capra* encontrados en la P.I. durante el Pleistoceno son de *Capra pyrenaica*? o, ¿cual es su relación con las cabras ibéricas actuales?. Muchos de los restos hallados durante el Pleistoceno superior son asignados a *Capra pyrenaica*, a veces de forma un poco automática. Lo más probable es que todavía no tengamos la información suficiente, como para conocer en detalle la diferenciación de estas cabras fósiles hasta su transformación en las cabras ibéricas actuales. Necesitamos aumentar los datos procedentes del registro fósil y acompañarlos, si cabe, de análisis genéticos de esos mismos materiales. Por el momento, solo algunas hipótesis pueden ser esbozadas.

## 8. ¿Como llegó el género *Capra* a la península Ibérica durante el Pleistoceno?

Los estudios sobre las vías de colonización de la fauna del sudoeste europeo durante el Pleistoceno, suelen referirse a la dispersión del hombre y de sus faunas asociadas (Bailey *et al.*, 2008). Algunos de esos trabajos sugieren que la expansión de *Homo* estuvo influida por el seguimiento de los rebaños de grandes herbívoros a los que cazaba (p.e. bisonte) o bien de las carroñas dejadas por los grandes depredadores como el tigre dientes de sable (Arribas & Palmqvist, 1999). Las hipótesis más convencionales sugieren que esa vía de

colonización discurre por la ribera norte del Mediterráneo, procedentes de África, pero pasando por Oriente Próximo (“Levant corridor”) (Carbonell *et al.*, 2006; Van der Made & Mateos, 2009). Los restos de *Homo* en Dmanisi (Georgia) datado de 1,7 Ma, en donde también se encontró una cabra (*C. dalii*), sería uno de los apoyos a esta hipótesis (Gabunia & Vekua, 1995).

Sin embargo, otros autores sugieren que esa colonización del sudeste europeo por *Homo* y faunas asociadas, pudo hacerse por el Estrecho de Gibraltar (Martínez-Navarro & Palmqvist, 1995; Cosson *et al.*, 2005). Los recientes hallazgos de las mismas especies de fauna en el sur de la P.I. y en el norte de África, así como de las fluctuaciones del nivel del mar durante el Cuaternario, son los principales argumentos de los partidarios de la vía africana (Gibert *et al.*, 2008). Junto a los restos de *Homo* en el SE ibérico del Pleistoceno inferior (considerados entre los más antiguos de Europa), se han encontrado restos de fauna africana, tales como: *Theropithecus cf. oswaldi* (un papión), *Megantereon waitei* (tigre dientes de sable), *Hippopotamus antiquus*, *Equus granatensis* y *Pachicrucuta brevirrostris*. Otros datos interesantes son la aparición de *Ursus etruscus* (típico taxón euroasiático) en depósitos del Plioceno tardío de Marruecos (Casablanca) (Gibert *et al.*, 2003).

En el máximo del último periodo glacial, el nivel del mar era 135 m menor que en la actualidad y la distancia entre Marruecos y España de tan solo 7 km. En el Estrecho de Gibraltar había varias islas emergidas con vegetación relativamente grandes (fig. 6), las cuales pudieron hacer de puente para la dispersión de varias especies desde el Norte de África a Europa (Collina-Girard, 2001; Cosson *et al.*, 2005), durante el último periodo glacial o anteriormente durante el Pleistoceno. Aunque el Estrecho de Gibraltar constituye una barrera natural notable, la dispersión de mamíferos de talla grande a través del océano (“oceanic dispersal theory”) parece que ha tenido lugar en grupos como los carnívoros de Madagascar (Yoder *et al.*, 2003) o los monos platirrinos del Nuevo Mundo (Schrage & Russo, 2005).

Por lo que se refiere al género *Capra*, los recientes hallazgos del SE ibérico (Made *et al.*, 2008; Arribas & Garrido, 2008), así como de algunos restos encontrados en el sur de Túnez (*C. primaeva* in Moyà-Solà, 1987) y en Marruecos (Aulagnier, 1992), permiten especular con una posible entrada de *Capra* por la vía del Estrecho de Gibraltar. Estas cabras antiguas, de cuernos muy redondeados o incluso aplastados (fig. 4), podrían haber permanecido en la P.I. (que habría actuado como refugio glacial durante el Pleistoceno), y haber entrado en contacto ocasionalmente con cabras del tipo *ibex* en el norte de la P.I. y sur de Francia. La gran proximidad genética entre *C. pyrenaica* y *C. ibex* mostrada por los últimos estudios genéticos sobre la filogenia del género (Pidancier *et al.*, 2006), podrían apoyar una entrada de *C. pyrenaica* por el Norte, pero eso depende de la heterogeneidad genética de las cabras ibéricas y de en que

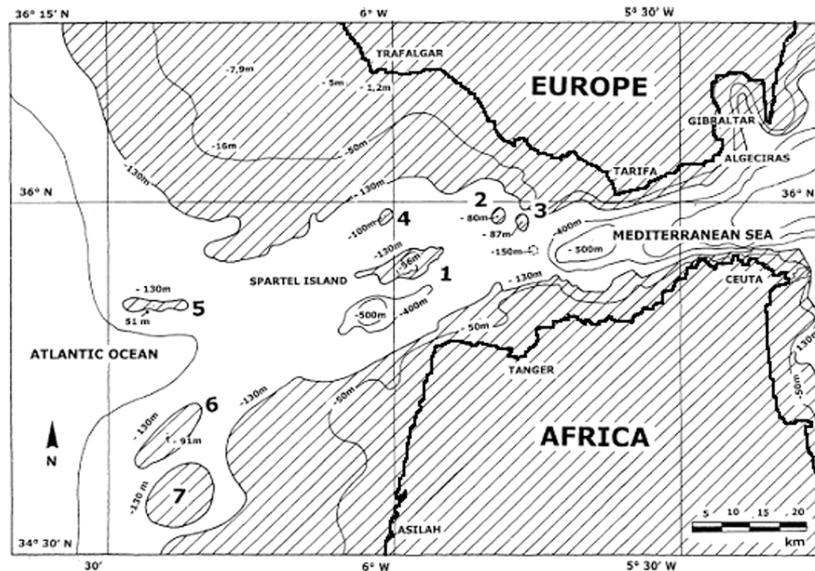


Figura 6. Oscilaciones del nivel del agua en el Estrecho de Gibraltar durante el último máximo glacial hace 20 ka. Zonas emergidas en sombreado; en trazo grueso perfil de la costa actual (a partir de Collina-Girard, 2001).

Figure 6. Water level oscillations in the Strait of Gibraltar during the last glacial maximum (20 ka). Shaded: emerged areas; thick outline: present coast (redrawn from Collina-Girard, 2001).

estirpes de *C. pyrenaica* se hayan obtenido las muestras genéticas para esos análisis.

## 9. Resultados de los estudios genéticos

Los trabajos clásicos sobre la genética de *Capra*, basados en análisis bioquímicos de ejemplares actuales, se realizaron normalmente en el nivel taxonómico de género o familia (Hartl, 1990; Randi *et al.*, 1991), pero desafortunadamente no incluyen muestras de *C. pyrenaica*. En trabajos más recientes (Manceau *et al.*, 1999a; Pidancier *et al.*, 2006; Kazanskaya *et al.*, 2007) se trata de establecer relaciones filogenéticas del género *Capra*, pero incluyendo ya a *C. pyrenaica*. En estos últimos, las conclusiones suelen ser coincidentes: a) *C. ibex* y *C. pyrenaica* tienen un origen monofilético, por lo que están fuertemente emparentadas. Las dos especies forman un clado muy sólido que excluye a otras especies como *C. caucasica* (Hartl, 1992; Manceau *et al.*, 1999a). b) son

partidarios de la teoría de “una sola onda de migración” del género *Capra* hacia el oeste de Europa y no de dos como sostiene Crégut-Bonneure (1992). Sus resultados serían más coincidentes con el escenario paleontológico de un ancestro común del tipo *C. camburgensis*, que daría origen a las dos especies actuales, planteados por otros autores (ver más arriba). Manceau *et al.*, (1999b) estiman que la inmigración de la especie única antecesora de *C. ibex* y *C. pyrenaica* a Europa, sucedió entre 0,5 y 2,5 Ma y que la separación entre *C. p. pyrenaica* y el resto de las ibéricas fue contemporánea o se produjo muy poco después. A esta separación siguió un cierto aislamiento de *C. p. pyrenaica* en relación a las demás ibéricas.

La clara y fuerte relación genética entre *C. ibex* y *C. pyrenaica* podría ir en detrimento de la hipótesis, anteriormente expuesta, de una posible hibridación entre ancestros de *C. pyrenaica* residentes en la P.I. y ancestros de *C. ibex* durante periodos indeterminados del Pleistoceno. Sin embargo, es necesario analizar con más detalle las relaciones genéticas entre las diferentes poblaciones ibéricas y especialmente las poblaciones muestreadas. Actualmente, solo unos pocos estudios se encuentran disponibles sobre la genética de las poblaciones ibéricas actuales y el íbice de los Alpes (*C. i. ibex*). Dos de ellos se basan en secuencias del ADN mitocondrial (Villalta *et al.*, 1997; Manceau, 1999b) y otros dos en marcadores nucleares (microsatélites) (Jiménez *et al.*, 1999; Amills *et al.*, 2004). Otro estudio analiza los haplotipos de las poblaciones del sur de la P.I. (Márquez *et al.*, 2002). Los dos primeros proporcionaron resultados similares: la población pirenaica se muestra claramente diferenciada del resto de las ibéricas, con una distancia genética equidistante entre estas y el íbice de los Alpes. La distancia genética entre pirenaicas e ibéricas es de 4,9%, similar a la distancia entre bucardo e íbice (5,3%).

En los estudios de ADN nuclear (Jiménez *et al.*, 1999; Amills *et al.*, 2004), realizados con menos poblaciones que los de ADN mitocondrial, las diferencias entre las ibéricas se mantienen, pero la distancia genética con el íbice de los Alpes es mucho mayor y la población de Sierra Nevada queda netamente diferenciada de entre las ibéricas. Los cuatro estudios reconocen, además de la estirpe pirenaica, dos unidades genéticas de conservación (ESU) que agruparían a las poblaciones del Norte peninsular (Gredos, Beceite, Muela de Cortes) frente a las del Sur (Sra. Nevada, Cazorla, Ronda).

El estudio de Márquez *et al.*, (2002) se basa en el análisis del gen del citocromo b en el ADN mitocondrial de 276 individuos de varias poblaciones andaluzas. Deducen que en el sur de la P.I. existen diez haplotipos, de los cuales siete se encuentran en Sierra Nevada (esta población parece que no ha pasado por cuellos de botella, al contrario que las restantes andaluzas analizadas). La mayor diversidad genética encontrada en la población de Sierra Nevada estaría en coincidencia con los resultados de Manceau *et al.*, (1999b).

Basándose en el estudio de Márquez *et al.* (2002), Pérez *et al.* (2002) establecen también tres ESU: Pirineos, Gredos y alrededores, y cabras del sudeste ibérico, lo cual estaría de acuerdo con las subespecies de Cabrera (1914).

Los resultados anteriores serían compatibles con la teoría de una población de origen sur-mediterráneo antigua, que habría inmigrado durante el Pleistoceno inferior, la cual habría quedado refugiada en la P.I. (Taberlet *et al.*, 1998), y que durante alguno o varios periodos glaciares (especialmente el último), habría entrado en contacto con *C. ibex*, originando las poblaciones del Norte de España y sur de Francia (*C. p. pyrenaica*), con caracteres genéticos y morfológicos intermedios. La hibridación interespecífica como factor evolutivo en el género *Capra*, ha sido admitido en otros estudios (Pidancier *et al.*, 2006, Ropiquet & Hassanin, 2006). También en otras especies próximas (*Rupicapra*), parece que ha podido suceder un proceso similar (Rodríguez *et al.*, 2010). Los análisis genéticos sugieren la expansión y concentración de las poblaciones durante el Cuaternario al ritmo de los periodos glaciares e interglaciares, así como la hibridación entre los clados del Oeste de Europa y los Alpes.

#### **10. La península Ibérica como refugio de faunas pleistocenas y los Pirineos como área de hibridación mediterráneo-centroeuropea**

Cada vez existe un mayor cuerpo de evidencias acerca del papel como refugio genético jugado por las penínsulas del sur de Europa durante el Pleistoceno. Taberlet *et al.*, (1998) a partir de un análisis filogeográfico en el que incluyen 10 taxones genéticamente muy diferentes (mamíferos, anfibios, artrópodos y árboles), concluyen que la P.I., Italia y los Balcanes habían actuado como reservorios de biodiversidad durante la última glaciación y que las regiones del Norte de Europa habían sido colonizadas desde la P.I. y los Balcanes (la península Itálica tuvo menos influencia debido a la barrera de los Alpes). Los Pirineos podrían haber actuado como una zona de "sutura" en donde confluyen dos o más rutas migratorias y podrían haber sido un área de hibridación.

Hewitt (2004) sugiere también que el oso pardo (*Ursus arctos*) salió de Iberia y colonizó todo el oeste de Europa hasta que se hibridó con los que venían del Este. Sommer *et al.*, (2008) en un exhaustivo estudio sobre la filogeografía del ciervo (*Cervus elaphus*) en Europa, llegan a conclusiones muy similares: el ciervo se expandió rápidamente a principios del Holoceno hacia el centro y norte de Europa a partir de sus refugios glaciares (Iberia, Italia, Balcanes), en donde habían permanecido por lo menos durante la segunda mitad del último periodo glacial. Lo mismo ha sido propuesto para especies

como el corzo (Randi *et al.*, 2004) y el rebeco (Rodríguez *et al.*, 2010), como se ha señalado anteriormente. Ante un escenario semejante, no puede excluirse que los Pirineos y sur de Francia, hayan actuado como zona de hibridación entre las cabras que permanecieron en la península Ibérica al final del Pleistoceno y las que vinieron del Norte, constituyendo los ancestros de las cabras pirenaicas actuales (*C. p. pyrenaica*), hipótesis ya apuntada por Couturier (1962, p. 537). Según Crochet *et al.*, (2007), el Languedoc también pudo servir de refugio de especies mediterráneas (entre ellas *Capra*) durante el Würm (además de la P.I. y la península Itálica).

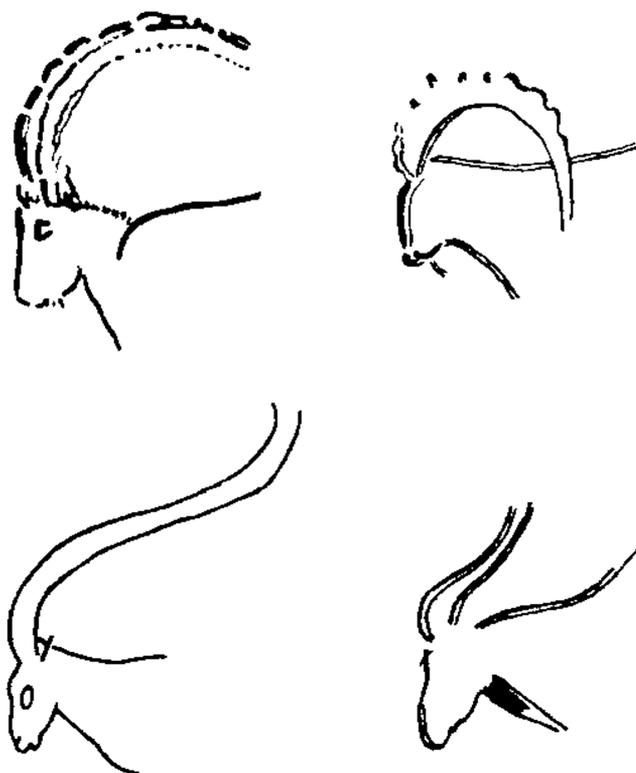


Figura 7. Representación en el arte prehistórico parietal pirenaico de morfotipos corneales alpinos (arriba) e ibéricos (abajo). De arriba abajo y de izquierda a derecha: Grotte de Rouffignac, Niaux, Marsoulas y Commarque (según Pales, 1976-77).

Figure 7. Representation in Pyrenean prehistoric parietal art of Alpine (above) and Iberian (below) horn morphotypes. From top to bottom and from left to right: Grotte de Rouffignac, Niaux, Marsoulas and Commarque (from Pales, 1976-77).

La posible presencia de *C. ibex* en los Pirineos había sido señalada desde hace tiempo en la literatura especializada: Koby (1958), Couturier (1962), Pales (1976-77), Clot & Duranthon (1990). Dichas afirmaciones habían sido normalmente invalidadas, por estar basadas en su mayoría en pinturas rupestres dejadas por el hombre prehistórico en grutas del periodo Magdaleniense. La subjetividad del pintor y la variabilidad córnea de *C. pyrenaica* pudo ser la causa de que la misma especie presentara cuernos en lira y en arco, como sucede en la actualidad. Sin embargo, hay un carácter muy típico de los íbices (*C. ibex*), que es la presencia de nudosidades o protuberancias en la superficie anterior de los estuches córneos, que no pasó desapercibida para el hombre prehistórico. Como tampoco lo hizo, la característica doble inflexión de las cabras ibéricas. Pales (1976-77) y Couturier (1962) muestran una amplia colección de dibujos en los que se representan ambos caracteres (fig. 7). Curiosamente, en la extensa colección de dibujos de *Capra* del arte parietal andaluz, mostrada por Carrasco *et al.*, (2004), ningún ejemplar presenta nudosidades en los cuernos. Tampoco aparecen en las cabras del arte parietal levantino (J. Herrero, com. pers.).

Quizás más convincente que la figuración parietal, puede ser la aparición de algún ejemplar actual con nudos en los cuernos entre el escaso material de



Figura 8. Izq.) Morfotipo actual de cuernos alpinos (*Capra i. ibex*). Der.) Morfotipo actual de cuernos alpinos en un cráneo de *Capra p. pyrenaica* (PNOMP-03)(fotos: D. Gómez y R. García-González).

Figure 8. Left: Current morphotype of Alpine horns (*Capra i. ibex*). Right: Alpine morphotype horn in *Capra p. pyrenaica* (PNOMP-03, IPE-CSIC collections) (Photo by D. Gómez & R. García-González).

*C. p. pyrenaica* que se conserva en la actualidad, como puede apreciarse en la figura 8. Más que la presencia física de íbices (tal como los conocemos hoy) en los Pirineos al final de la última glaciación, una interpretación más lógica consistiría en que, al tratarse de una zona hibridógena entre ambas formas, los Pirineos podrían haber albergado individuos con alelos de la forma de cuernos alpina, aunque la frecuencia génica hiciera dominante las formas en lira, típicas de la forma pirenaica. Estos alelos raros en *C. p. pyrenaica* podrían haberse manifestado esporádicamente a lo largo de su historia. La clarificación de esta y otras hipótesis expuestas tendrá que esperar a la realización de estudios genéticos, que incluyan también material fósil.

## 11. Conclusiones y propuestas de investigación

*Capra pyrenaica* es considerada una especie diferenciada dentro del género y endémica de la península Ibérica. Los análisis genéticos realizados hasta el momento la sitúan muy emparentada con el íbice de los Alpes (*C. i. ibex*), pero también manifiestan una notable variabilidad genética intraespecífica con una clara diferenciación norte-sur. La cabra montés ibérica siempre ha sido un codiciado objetivo de caza, tanto para el hombre prehistórico como para el actual. Este hecho, unido a la presión ejercida por las cabras domésticas, ha conducido a algunas de sus poblaciones a drásticas reducciones de número, ocasionando cuellos de botella poblacionales con pérdida de diversidad genética. La presión humana (caza, pastoreo), ha conducido a algunas de sus subespecies o variedades a la desaparición. Más recientemente, algunas poblaciones han sido reintroducidas o traslocadas para reforzar a otras, produciendo mezcla del material genético. Las vicisitudes de su historia reciente dificultan la interpretación, tanto de su distribución actual como de las relaciones de parentesco entre poblaciones y variedades, aunque por el momento se admiten dos grandes clados, ocupando aproximadamente la mitad nord-occidental y sud-oriental de la península Ibérica, respectivamente, y que coincidirían con las subespecies *victoriae* e *hispanica* descritas por Cabrera (1914).

Algunas teorías basadas en estudios paleontológicos sitúan el origen de *C. pyrenaica* en una época muy cercana (18 ka) y derivando de un antepasado afín a *C. caucasica*. Ésta habría emigrado del Cercano Oriente hacia el oeste de Europa durante el interglaciar Riss-Würm, alcanzando el sur de Francia y los Pirineos, en donde habría evolucionado hacia *C. pyrenaica* sin haber mantenido contacto con el íbice de los Alpes, instalados allí desde una migración anterior hace aproximadamente 300 ka. Tanto los estudios genéticos, como la

variabilidad de los caracteres morfológicos en los que se sustenta, confieren por el momento poca consistencia a esta teoría. Por otra parte, en el registro fósil de *C. pyrenaica* en la península Ibérica, se aprecia una notable continuidad durante todo el Pleistoceno superior, y recientemente se han encontrado restos mucho más antiguos de *Capra* datados del Pleistoceno Inferior. Los materiales del Pleistoceno Medio son escasos, pero ello puede deberse a la insuficiente prospección y a la dificultad de dejar restos fósiles en medios rocosos. Sin embargo, la presencia de *Capra* en la P.I. a lo largo del todo el Cuaternario parece sumamente factible.

La relación de estas cabras antiguas con *Capra pyrenaica* es difícil de precisar con la información disponible hasta el momento, pero es probable que sus caracteres estuvieran ya bien definidos durante el Pleistoceno superior. Su llegada a la P.I. podría haberse realizado por el Norte, aunque tampoco es descartable la vía del Estrecho de Gibraltar. En cualquier caso, esta cabra "ibero-mediterránea" se encontraría desde hace varios cientos de miles de años en la península Ibérica, que habría actuado como refugio europeo durante las glaciaciones. En periodos climáticamente favorables del Pleistoceno, podrían haber entrado en contacto con cabras de centro-Europa, una o varias veces, hibridándose en el área de "sutura" de los Pirineos y sur de Francia (en expresión de Taberlet). Este contacto podría haberse producido con los antecesores de *C. ibex* del tipo *C. camburgensis*, hace 200 o 300 ka, o más recientemente, al final del último periodo glacial, con cabras más similares a los íbices alpinos actuales. Como resultado de esta hibridación o hibridaciones, las cabras pirenaicas (el extinto bucardo *C. p. pyrenaica*) presentarían características genéticas y morfológicas intermedias entre las poblaciones más meridionales de la P.I. (quizás más ligadas a las cabras "ibero-mediterráneas" antiguas) y el íbice de los Alpes. Este escenario es concordante con los datos conocidos hasta el momento, tanto de la genética como de la morfometría de los cuernos.

Numerosas lagunas existen todavía para conocer con cierto detalle el origen, filogenia y diversificación de las cabras monteses ibéricas y de las relaciones con sus vecinas europeas o africanas. Es necesario profundizar mucho más en el registro fósil y realizar nuevos hallazgos paleontológicos que cubran los enormes huecos temporales existentes en la actualidad. Los análisis morfométricos del material fósil deberían realizarse con aproximación estadística, siempre que su abundancia y estado de conservación lo permitan. Al mismo tiempo, sería necesario realizar más estudios genéticos que incluyeran tanto material actual como fósil. Posiblemente el avance y simplificación de las técnicas genéticas y los estudios consiguientes, permitan establecer en el futuro un panorama más clarificador sobre la diversificación filogenética de las cabras ibéricas.

### Agradecimientos

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a las siguientes instituciones y organizaciones, que amablemente me han facilitado el acceso al material osteológico en el que se basa el presente estudio: Museo Provincial de Huesca (Gobierno de Aragón), Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Gobierno de Aragón), Parc National des Pyrénées (Ministère de l'Environnement, Francia), Grup Espeleològic Pedraforca (Barcelona) y Grupo Espeleológico de Estella (Navarra). En especial quisiera agradecer a Jean Paul Crampe (PNP) y Elena Villagrasa (PNOMP) las facilidades prestadas para el estudio de dicho material. Lourdes Montes (Universidad de Zaragoza) me orientó y ayudó para el examen de los restos de la Cueva del Moro de Gabasa (Huesca) y Montserrat Esteban (Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social) me prestó apoyo bibliográfico. Agradezco también la revisión y comentarios a la primera versión del manuscrito, realizados por Juan Herrero (Universidad de Zaragoza), Pelayo Acevedo (Universidad de Málaga), Jean Paul Crampe (PNP) y José Enrique Granados (Junta de Andalucía), que han contribuido notablemente a la mejora del artículo. Una parte de este estudio se ha realizado con fondos provistos por el Plan de Recuperación del bucardo (Gobierno de Aragón) durante la década de 1990 a 2000.

### Referencias

- Acevedo, P. & Cassinello, J., 2009. Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: a critical review and research prospectus. *Mammal Rev.*, 39: 17–32.
- Acevedo, P., Cassinello, J. & Gortazar, C., 2007. The Iberian ibex is under an expansion trend but displaced to suboptimal habitats by the presence of extensive goat livestock in central Spain. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3361–3376.
- Acevedo, P. & Real, R., 2011. Biogeographical differences between the two *Capra pyrenaica* subspecies, *C. p. victoriae* and *C. p. hispanica*, inhabiting in the Iberian Peninsula: conservation implications. *Ecological Modelling*, 222: 814–823.
- Alados, C.L. & Escós, J., 1996. *Ecología y comportamiento de la cabra montés: consideraciones para su gestión*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografía nº 11, 329 pp., Madrid.
- Alonso Diago, M.A., Hoyos, M. & Alberdi, M.T., 2003. Tafonomía del yacimiento de vertebrados pleistoceno de Huéscar-I (Granada, España). *Estudios Geológicos*, 59: 213–227.

- Altuna, J., 1990. La caza de los herbívoros durante el Paleolítico y Mesolítico del País Vasco. *Munibe*, 42: 229-240.
- Altuna, J., 1992. El medio ambiente durante el Pleistoceno Superior en la región cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos. *Munibe*, 44: 13-29.
- Amills, M., Jiménez, N., Jordana, J., Riccardi, A., Fernández-Arias, A., Guiral, J., Bouzat, J.L., Folch, J. & Sánchez, A., 2004. Low diversity in the major histocompatibility complex class II *DRB1* gene of the Spanish ibex, *Capra pyrenaica*. *Heredity*, 93: 266-272.
- Arribas, A. & Garrido, G., 2008. Los representantes más antiguos del género *Capra* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en el registro euroasiático (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, España). En: Arribas, A. (ed.): *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*, pp. 461-473. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Arribas, A. & Palmqvist, P., 1999. On the Ecological Connection Between Sabre-tooths and Hominids: Faunal Dispersal Events for the First Human Arrival in Europe. *Journal of Archaeological Science*, 26: 571-585.
- Arribas, A., Solano, J.G., Garrido, G. & Carroza, J.A., 2008. El registro diferencial de carnívoros y homínidos en los karst del Pleistoceno del Sistema Central español: condicionantes geológicos y espaciales. En: Diez, J. C. (ed.): *Zooarqueología hoy. Encuentros Hispano-Argentinos*, pp. 39-52. Universidad de Burgos, Burgos.
- Aulagnier, S., 1992. Zoogeography and status of the moroccan wild Ungulates. En: Spitz, F., Janeau, G., González, G. & Aulagnier, S. (eds.): *Ongulés/Ungulates 91*, pp. 365-369. S.F.E.P.M. - I.R.G.M., Paris - Toulouse.
- Bailey, G., Carrión, J.S., Fa, D. A., Finlayson, C., Finlayson, G. & Rodríguez-Vidal, J., 2008. The coastal shelf of the Mediterranean and beyond: Corridor and refugium for human populations in the Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 27: 2095-2099.
- Baldeon, A., 1993. El yacimiento de Lezetxiki (Guipuzcoa, País Vasco). Los niveles musterienses. *Munibe*, 45: 3-97.
- Blasco, F., 1995. Hombres, fieras, y presas. Estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del Paleolítico Medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). *Monografías Arqueológicas*, 38: 1-205.
- Blasco, F. & Montes, L., 1997. Los hiénidos del yacimiento musteriense de Gabasa 1 (Huesca, España). *Bolskan*, 14: 9-27.
- Buitrago, A.M., 1992. *Estudio de los artiodáctilos del yacimiento del Pleistoceno Medio de Pinilla del Valle (Madrid)*. Tesis doctoral, Universidad Complutense. Madrid.
- Cabrera, A., 1911. The subspecies of the Spanish ibex. *Proceed. Zool. Soc. London*, 66: 963-977.

- Cabrera, A., 1914. *Fauna ibérica: Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 441 pp, Madrid.
- Cáceres, I., Rosell, J. & Huguet, R., 1998. Séquence d'utilisation de la biomasse animale dans le gisement de l'Abric Romani (Barcelone, Espagne). *Quaternaire*, 9: 379-383.
- Camerano, L., 1917. Contributo allo studio degli Stembecchi Iberici. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino*, 32: 1-30.
- Carbonell, E. & Rodríguez, X.P., 2006. The first human settlement of Mediterranean Europe. *C. R. Palevol.*, 5: 291-298.
- Carlos Calero, J.A., Made, J.V. D., Mancheño, M.A., Montoya, P. & Romero, G., 2006. *Capra alba* Moyà-Solà, 1987 del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Quibas (Albanilla, Murcia, España). *Estudios Geológicos*, 62: 571-578.
- Carrasco, J., Riquelme, J.A., Sanchidrián, J.L., Pachón, J.A. & Soledad, M.S., 2004. La cabra montés (*Capra pyrenaica*, Schinz 1838) en el registro del Pleistoceno Superior y Holoceno de Andalucía y su incidencia en el Arte Prehistórico. *Antiquitas*, 16: 27-66.
- Castaños, P.M., 1993. Estudios de los macromamíferos de los niveles paleolíticos de "Chaves". *Bolskan*, 10: 9-30.
- Caumul, R., Polly, P.D. & Janis, C., 2009. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59: 2460-2472.
- Centeno-Cuadros, A.; Delibes, M. & Godoy, J.A., 2009. Phylogeography of Southern Water Vole (*Arvicola sapidus*): evidence for refugia within the Iberian glacial refugium? *Molecular Ecology*, 18: 3652-3667.
- Chaix, L. & Desse, J., 1983. Les bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et des Baoussé-Roussé (Grimaldi, Italie). Première partie: cranium, atlas, epistropheus. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 26: 41-74.
- Chaix, L. & Desse, J., 1994. Les Bouquetins fossiles du Sud-Est de la France. *Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise*, 13: 17-30.
- Chapman, A. & Buck, W. J., 1910. *Unexplored Spain*, General Books, London.
- Clot, A., 1988. Bouquetins quaternaires dans les Pyrénées. 1.- Restes osseux du gouffre des Bouquetins (Accous, Pyrénées). *Revue de Comminges*, 101: 5-13.
- Clot, A. & Duranthon, F., 1990. *Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Museum d'Histoire Naturelle de Toulouse, 159 pp., Toulouse.
- Clouet, M. & Pfeffer, P.P., 1979. Le bouquetin d'Espagne: systématique et projet de réintroduction. *Bull. Mensuel Office Nat. Chasse*, 25: 12-17.
- Collina-Girard, J., 2001. Atlantis off the Gibraltar Strait? Myth and geology. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Serie, II*, 333: 233-240.

- Cosson, J.F., Hutterer, R.; Libois, R.; Sarà, M.; Taberlet, P. & Vogel, P., 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology*, 14: 1151-1162.
- Couturier, A.J., 1962. *Le bouquetin des Alpes* (*Capra aegagrus ibex ibex* L.). Ed. par l' auteur., 1564 pp., Grenoble.
- Crampe, J.P., 1991. Le bouquetin ibérique. Elements pour une réintroduction au versant Nord des Pyrénées Occidentales. *Documents Scientifiques du Parc National des Pyrénées*, 26: 1-187.
- Crampe, J.P. & Crégut-Bonnoure, E., 1994. Le massif des Pyrénées, habitat naturel du bouquetin ibérique (*Capra pyrenaica*, Schinz, 1838). Evolution temporo-spatiale de l'espèce de la préhistoire a nos jours. *Ibex Speciale G.S.E.*, 2: 39-48.
- Crégut-Bonnoure, E., 1992. Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). *Ann. Zool. Fennici*, 28: 273-290.
- Crégut-Bonnoure, E., 1999. Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). En: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. & Ribot, F. (eds), *The Hominids and their environment during the lower and middle Pleistocene of Eurasia*, pp. 191-228. Museo Prehistoria y Paleontología "J. Gibert", Orce (Granad).
- Crégut-Bonnoure, E., 2006. Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe. *Munibe*, 57: 205-219.
- Crégut-Bonnoure, E., 2009. Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale: l'apport des Caprinae de la tribu des Caprini. *Quaternaire*, 20: 481-508.
- Crochet, J.Y., Gence, J., Boulbes, N., Boutié, P., Cretin, C., Crégut-Bonnoure, É., Duzer, D., Jolly, D., Laudet, F., Lefèvre, D., Mourer-Chauviré, C., Rousselières, F. & Thouand, E., 2007. Nouvelles données paléoenvironnementales dans le Sud de la France vers 30000 ans 14C BP: le cas de la grotte Marie (Hérault). *C. R. Palevol.*, 6: 241-251.
- De la Cerda, J.M. & De la Peña, J., 1971. La cabra montés española. *Montes*, 159: 219-227.
- Domínguez, A., Rodríguez, F., Albornoz, J. & Pérez, T., 2009. El rebeco cantábrico, filogeografía e historia evolutiva. En: Pérez-Barbería, F.J. & Palacios, B. (eds.): *El rebeco cantábrico* *Rupicapra pyrenaica parva*. *Conservación y gestión*, pp. 70-102. Organismo Autónomo de Parques Nacionales MMA, Madrid.
- Fandos, P., 1991. *La Cabra Montés* (*Capra pyrenaica*) *en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas*. ICONA - C.S.I.C., 176 pp., Madrid.

- Fandos, P., 1995. Factors affecting horn growth in male Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Mammalia*, 59: 229-235.
- Fandos, P., Soriguer, R.C. & Martínez, T., 1992. Implicaciones Genéticas y Demográficas en la Gestión de las Poblaciones de Cabra Montés. En: *International Congress on the Genus Capra in Europe*, pp. 159-162. AMA - Junta de Andalucía, Ronda (Málaga).
- França, C., 1917. Le Bouquetin du Gerez. (*Capra Lusitana*). Notes sur une espèce éteinte. *Arquivo da Universidade de Lisboa*, 6: 19-54 + 10 planches.
- Gabunia, L. & Vekua, A., 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature*, 373: 509-512.
- García-González, R., 2009. La extinción del bucardo, cabra montés de los Pirineos. En: de Camps, J. R. (ed.): *Conversaciones sobre el macho montés*, pp. 22-49. Cabrame 98 S.L., Barcelona.
- García-González, R., in prep. New Holocene *Capra pyrenaica* skulls from Southern Pyrenees: its implication for *C. pyrenaica* filogeny.
- García-González, R. & Herrero, J., 1999. El Bucardo de los Pirineos: historia de una extinción. *Galemys*, 11: 17-26.
- García-González, R., Vigal, C. R. & Fandos, P., in prep. Skull characteristics of the extinct *Capra pyrenaica pyrenaica* Cabrera, 1914, and its relationships with other neighbouring *Capra* taxa.
- Garrido, G., 2008. Generalidades sobre los artiodáctilos del Villafrancoense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. *Cuadernos del Museo Geominero*, 10: 279-335.
- Geist, V., 1987a. On the evolution of the Caprinae. En: Soma, H. (ed.): *The Biology and Management of Capricornis and related mountain antelopes*. pp. 3-40, Croom Helm, London.
- Geist, V., 1987b. On speciation in Ice Age mammals, with special reference to cervids and caprids. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1067-1084.
- Gibert, J., Gibert, L. & Iglesias, A., 2003. The Gibraltar Strait: A Pleistocene door of Europe? *Human Evolution*, 18: 147-160.
- Gibert, J., Sánchez, F., Ribot, F., Gibert, L., Iglesias, A. & Hamouti, N.E., 2008. Dispersion du Genre *Homo* au sud d'Ibérie et au Maghreb. Nouvelles données à propos des fossiles VM-1960 et BL-0. *L'Anthropologie*, 112: 48-73.
- Gortázar, C., Herrero, J., Villafuerte, R. & Marco, J., 2000. Historical examination of the status of large mammals in Aragon, Es. *Mammalia*, 64: 411-422.
- Granados, J.E., Pérez, J. M., Márquez, F.J., Serrano, E., Soriguer, R.C. & Fandos, P., 2001. La cabra montés (*Capra pyrenaica*, Schinz 1838). *Galemys*, 13: 3-38.
- GRIGGO, C., 1991. Le bouquetin de Malarnaud (Ariège); implications paléobiogéographiques. *Quaternaire*, 2: 76-82.
- Hartl, G.B., Burger, H.; Willing, R. & Suchentrunk, F., 1990. On the biochemi-

- cal systematics of the Caprini and the Rupicaprini. *Biochemical Systematic and Ecology*, 18: 175-182.
- Hartl, G.B., Meneguz, P.G., Apollonio, M., Marco-Sánchez, I.; Nadlinger, K. & Suchentrunk, F., 1992. Molecular Systematics of Ibex in Western Europe. En: *International Congress on the Genus Capra in Europe*, pp. 21-26. Junta de Andalucía, Agencia de Medio Ambiente, Ronda (Málaga).
- Herrero, J. & Pérez, J.M., 2008. *Capra pyrenaica*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. www.iucnredlist.org. Downloaded on 13 January 2011.
- Hewitt, G.M., 2004. Genetic Consequences of Climatic Oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 359: 183-195.
- Jiménez, N., Folch, J., Fernández-Arias, A., Guiral, J. & Sánchez, A., 1999. Estudio genético mediante marcadores microsatélites de las poblaciones de cabra montés. *ITEA, Vol. Extra*, 20: 300-302.
- Kazanskaya, E., Kuznetsova, M. & Danilkin, A., 2007. Phylogenetic reconstructions in the genus *Capra* (Bovidae, Artiodactyla) based on the mitochondrial DNA analysis. *Russian Journal of Genetics*, 43: 181-189.
- Koby, F. E., 1958. Ostéologie de la Chevre fossile des Pyrénées (*Capra pyrenaica* Schinz). *Eclogae Geolog. Helveticae*, 51: 475-480.
- Kurtén, B., 1968. *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, 317 pp., London.
- Made, J.V.D., Carlos Calero, J.A. & Mancheño, M.A., 2008. New material of the goat *Capra ? alba* from the lower Pleistocene of Quibas (Spain): notes on sexual dimorphism, stratigraphic distribution and systematics. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 47: 13-23.
- Magniez, P., 2009. Nouvelles données sur le genre *Capra* Linné, 1758 (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène supérieur de la grotte Tournal (Bize-Minervois, France): Implications biochronologiques et évolutives. *Quaternaire*, 20: 509 -525.
- Manceau, V., Crampe, J.P., Boursot, P. & Taberlet, P., 1999b. Identification of evolutionary significant units in the Spanish wild goat, *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla). *Animal Conservation*, 2: 33-39.
- Manceau, V., Despres, L., Bouvet, J. & Taberlet, P., 1999a. Systematics of the Genus *Capra* Inferred from Mitochondrial DNA Sequence Data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13: 504-510.
- Marco, J., Escudero, E., Herrero, J., Escudero, M.A., Fernández, O., Ferreres, J., García-Serrano, A., Giménez-Anaya, A., Labarta, J.L., Monrabal, L. & Prada, C., 2011. Veinte años de seguimiento poblacional de ungulados silvestres de Aragón. *Pirineos*, 166 (este volumen).
- Márquez, F.J., Pérez, J.M., Granados, J.E., Soriguer, R. & Fandos, P., 2002. Estudios genéticos de las poblaciones de cabra montés. En: Pérez, J. M.

- (coord.): *Distribución, genética y estatus sanitario de las poblaciones andaluzas de cabra montés*, pp. 257-274. Universidad de Jaén. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente. Sevilla, Jaén.
- Martínez-Navarro, B. & Palmqvist, P., 1995. Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. *Journal of Archaeological Science*, 22: 569-582.
- Michaux, J., Cucchi, T., Renaud, S., García-Talavera, F. & Hutterer, R., 2007. Evolution of an invasive rodent on an archipelago as revealed by molar shape analysis: the house mouse in the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 34: 1412-1425.
- Montes, L., Utrilla, P. & Martínez-Bea, M., 2006. Trabajos recientes en yacimientos musterienses de Aragón: Una revisión de la transición Paleolítico Medio/Superior en el Valle del Ebro. En: Maillo, J. M. & Baquedano, E. (eds.): *Miscelánea en homenaje a Victoria Cabrera*. pp. 214-233.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Barbadillo, L.J., Van der Made, J., Morales, J., Murelaga, X., Penalver, E., Robles, F., Ruiz Bustos, A. & Sánchez, A., 2001. Une faune très diversifiée du Pleistocene Inferieur de la Sierra de Quibas (province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*, 332: 387-393.
- Mood, A.M., Graybil, F.A. & Boes, D.C., 1974. *Introduction to the theory of statistics*. McGraw-Hillpp., New York.
- Moyà-Solà, S., 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleont. i Evol.*, Mem. Esp. 1: 181-236.
- Pailhaugue, N., 1995. La faune de la Salle Monique, Grotte de La Vache (Alliat, Ariège). *Bulletin de la Societé Préhistorique Ariège-Pyrénées*, 50: 225-290.
- PALES, L., 1976-77. Les ovicaprides préhistoriques franco-iberiques au naturel et figures. *Sautuola*, 1: 67-105.
- Pérez, J.M., Granados, J.E., Soriguer, R.C., Fandos, P., Márquez, F.J. & Crampe, J.P., 2002. Distribution, status and conservation problems of the Spanish ibex, *Capra pyrenaica* (Mammalia: Artiodactyla). *Mammal Rev.* 32: 26-39.
- Pidancier, N., Jordan, S., Luikart, G. & Taberlet, P., 2006. Evolutionary history of the genus *Capra* (Mammalia, Artiodactyla): Discordance between mitochondrial DNA and Y-chromosome phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 739-749.
- Quam, R.M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Díez, C.J., Lorenzo, C., Carretero, M., García, N. & Ortega, A.I., 2001. Human remains from Valdegoba Cave (Huérmedes, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 41: 385-435.

- Randi, E., Fusco, G., Lorenzini, R., Toso, S. & Tosi, G., 1991. Allozyme divergence and phylogenetic relationships among *Capra*, *Ovis* and *Rupicapra* (Artyodactyla, Bovidae). *Heredity*, 67: 281-286.
- Randi, E., Alves, P.C., Carranza, J., Milosevic-Zlatanovic, S., Sfougaris, A. & Mucci, N., 2004. Phylogeography of roe deer (*Capreolus capreolus*) populations: the effects of historical genetic subdivisions and recent nonequilibrium dynamics. *Molecular Ecology*, 13: 3071-3083.
- Rivals, F., 2002. *Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Etude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique*. Thèse doctorale, Université de Perpignan. Perpignan (France).
- Rivals, F. & Blasco, R., 2008. Presence of *Hemitragus* aff. *cedrensis* (Mammalia, Bovidae) in the Iberian Peninsula: biochronological and biogeographical implications of its discovery at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *C. R. Palevol.*, 7: 391-399.
- Rivals, F. & Testu, A., 2006. Un nouveau gisement paléontologique à *Capra caucasica praepyrenaica*: la grotte de l'Arche à Bugarach (Aude, France). *C. R. Palevol.*, 5: 711-719.
- Rodríguez, T., Pérez, T., Hammer, S.E., Albornoz, J. & Domínguez, A., 2010. Integrating phylogeographic patterns of microsatellite and mtDNA divergence to infer the evolutionary history of chamois (genus *Rupicapra*). *BMC Evolutionary Biology*, 10.
- Ropiquet, A. & Hassanin, A., 2006. Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 395-404.
- Salas, R., Arenas, A. & Zamora, R., 2008. Comparativa gráfica de los alzados frontales y laterales de los cuernos de machos monteses. En: Granados, J.E., Cano-Manuel, J., Fandos, P. & Llano, R.C. (eds): *Tendencias actuales en el Estudio y Conservación de los Caprinos Europeos (Suplemento)*. II Cong Int del gen *Capra* en Europa, pp. 59-76. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Granada.
- Sánchez Chillón, B., 1997. Primera cita del género *Capra* en el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta*, 22: 210-212.
- Sánchez, L., 2006. Las hijas del Almanzor. La herencia de la Sierra de Gredos. *Linde y Ribera*, 37 (Julio): 70-75.
- Sarrión, I., 1984. Nota preliminar sobre los yacimientos paleontológicos pleistocénicos en la Ribera Baixa, Valencia. *Cuadernos de Geografía*, 35: 163-174.
- Schaller, G.B., 1977. *Mountain monarchs. Wild sheep and goats of the Himalaya*. University Chicago Press, 425 pp., Chicago & London.
- Schrágo, C.G. & Russo, C.A.M., 2003. Timing the Origin of New World Monkeys. *Mol Biol Evol*, 20: 1620-1625.

- Sesé, C., Alberdi, M.T., Mazo, A. & Morales, J., 2001. Mamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza (Granada, España): revisión de las asociaciones faunísticas más características. *Paleontologia i Evolució*, 32-33: 31-36.
- Sevilla, P., 1988. Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontologia i Evolució*, 22: 113-233.
- Shackleton, D.M., 1997. Conservation Priorities and Options. En: Shackleton, D.M. (ed.): *Wild Sheep and Goats and their relatives. Status survey and Conservation Action Plan for Caprinae*, pp. 318-330. IUCN/SSC Caprinae Specialist Group, Gland & Cambridge.
- Skog, A., Zachos, F.E., Rueness, E.K., Feulner, P.G.D., Myrnes, A., Langvatn, R., Lorenzini, R., Hmwe, S.S., Lehoczky, I., Hartl, G.B., Stenseth, N.C. & JAKOBSEN, K. S., 2009. Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Journal of Biogeography*, 36: 66-77.
- Sommer, R.S., Zachos, F.E., Street, M., Jöris, O., Skog, A. & Benecke, N., 2008. Late Quaternary distribution dynamics and phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 27: 714-733.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. & Cosson, J.F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- Van der Made, J. & Mateos, A., 2009. Longstanding biogeographic patterns and the dispersal of early *Homo* out of Africa and into Europe. *Quaternary International*, 223-224: 195-200.
- Villalta, M., Folch, J. & Alabart, J.L., 1997. *Estudio genético molecular de las poblaciones de cabra montés de la Península ibérica*. Informe inédito. Plan de Recuperación del Bucardo LIFE. Servicio Investigación Agraria (SIA-DGA).
- Wyrwoll, T. W., 1999. Eine Neubeschreibung des sudspanischen Steinbocks. *Saugetierkundliche Mitteilungen*, 44: 93-98.
- Yoder, A.D., Burns, M.M., Zehr, S., Delefosse, T., Veron, G., Goodman, S.M. & Flynn, J.J., 2003. Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. *Nature*, 421: 734-737.
- Yravedra Sáinz de los Terreros, J., 2004-2005. Estado de la cuestión sobre la subsistencia del Musteriense de la vertiente mediterránea de la Península Ibérica. *Lxcentvm*, 23-24: 7-17.