

Oso pardo – *Ursus arctos* Linnaeus, 1758

Francisco J. Purroy

Departamento de Bioiversidad y Gestión ambiental
Facultad de Biología, Universidad de León

Versión 29-03-2017

Versiones anteriores: 15-12-2008; 20-02-2014



© J. M. Varela

Descripción

Cabeza ancha, el hocico prolongado, siempre plantígrados, con cinco dedos en todas las extremidades y las uñas nunca retráctiles. Cráneo con el rostro alargado y la caja cerebral estrecha; globos auditivos pequeños; apófisis mastoideas salientes. Dientes carnívoros casi sin carácter de tales; los tres primeros premolares, lo mismo maxilares que mandibulares, muy pequeños.

Fórmula dentaria: I 3/3 C 1/1 P (2) 3 (4) / (2) 3 (4) M 2/3

Color pardo, variando individualmente del isabela claro al sepia oscuro. Los matices más frecuentes son el tierra de sombra y el pardo Prout. El pelo es generalmente muy oscuro, casi negro, en la raíz, y de un matiz amarillento, tirando a ocre o a Isabela, en la punta. Las patas, desde bastante arriba, son negras o de un pardo de clavo muy oscuro (Figuras 1 y 2).



Figura 1. Oso pardo cantábrico. © E. de Juana.



Figura 2. Oso pardo cantábrico. © Fapas

Los individuos jóvenes ofrecen con frecuencia indicios de un collar blancuzco o más pálido que el resto del pelaje, que a veces persisten, aunque muy desvanecidos, hasta una edad avanzada. No son raros los ejemplares con las partes superiores de un color ante sucio (Cabrera, 1914).

Biometría

Cabrera (1914) da estas dimensiones de un macho de los Picos de Europa: cabeza y cuerpo, 1,6 m; cola, 76 mm. El macho adulto cantábrico radiomarcado por Clevenger (1990) tenía una longitud total de 192 cm y la cola medía 80 mm.

Couturier (1954) ofrece estas dimensiones para un macho joven de tres años, procedente del valle de Ossau: longitud total, 1,45 m; longitud de la cola, 0,18 m. Para los osos pirenaicos define una longitud de cuerpo y cabeza entre 1,7 y 2 m, con una longitud de la cola variable entre 0,11 y 0,20 m.

En Pirineos, la longitud longitud cóndilobasal mide de media 309,7 mm en machos (rango= 294 - 324 mm; n= 6) y 281,7 mm en hembras (rango= 269 - 290 mm; n= 6) (Couturier, 1954).

Masa corporal

Notario (1964) describe los pesos de osos pardos abatidos en cacerías desarrolladas en la Cordillera Cantábrica entre 1957 y 1965. El peso medio de las hembras (n= 15) alcanza los 85,4 kg (extremos de 53 y 140 kg) y 113,5 kg el de los machos (n= 13) (extremos de 73 y 163 kg). El macho radiomarcado en Riaño (Clevenger, 1990), pesó 180 kg en su primera captura, el 16 de octubre de 1985, y 132 kg en su recaptura el 17 de octubre de 1986. En los Pirineos hay la información del siglo XIX (Couturier, 1954) de un macho de 350 kg. Datos posteriores indican una talla menor, con un peso medio de 134 kg (n= 23). El peso medio de machos pirenaicos cazados entre 1905 y 1952 es de 156 kg (rango= 110 – 265 kg; n= 14) y el de hembras cazadas entre 1911 y 1948 es de 119 kg (rango= 75 – 245 kg; n= 10) (Couturier, 1954).

Es común que el peso otoñal llegue a ser un 70% superior al peso primaveral, tras el período de hiperfagia previo al letargo.

Dimorfismo sexual

En Europa, el dimorfismo sexual empieza a apreciarse a partir de los tres años de edad. Con cuatro años, el macho suele pesar un 88% más que la hembra. Debido a la competencia masculina durante el celo, la robustez es un rasgo propio de los machos y aumenta hasta una edad avanzada. Por el contrario, las hembras detienen su crecimiento cuando maduran sexualmente, lo que les permite consagrar más energía a la crianza de la prole.

Variación geográfica

Cabrera (1914) admite como válida la subespecie *Ursus arctos pyrenaicus* Fischer, 1829 caracterizándola por su tamaño menor, tener la punta del pelo amarillenta, las patas negras y su anchura cigomática representa el 58 – 65% de la longitud cóndilobasal frente al 65 – 75% de *U. a. arctos*. Esta subespecie fue incluida en la subespecie típica por Ellerman y Morrison-Scott (1966). Hoy en día hay unanimidad (Rausch, 1963; Craighead y Mitchell, 1987; Camarra, 1989) en aceptar que la subespecie típica *Ursus arctos arctos* es la raza nominal habitante de Eurasia, con amplia variabilidad morfológica, sobre todo en tamaño y coloración. En Europa y Asia, el tamaño corporal y del cráneo disminuye hacia desde el NE hacia el SW (Jakubiec, 1993). En los Cárpatos (Rumanía), el peso medio de los machos es de 268 kg (rango= 84 – 440 kg; n= 33) y el de las hembras 214 kg (rango= 93 – 303 kg; n= 12) (Jakubiec, 1993).

La diversidad genética de los osos pardos actuales está estructurada geográficamente en cinco clados principales. El clado I comprende poblaciones que viven en tres islas de la costa de Alaska, el clado II incluye las poblaciones que viven en el este de Europa y Asia, el clado III comprende los osos que viven en el este de Alaska y norte de Canadá, el clado IV incluye las poblaciones del sur de Canadá y Estados Unidos. El clado V comprende las poblaciones de Europa occidental, dividido en dos subclados, el Ibérico, que se extiende desde la Península Ibérica hasta Suecia, y el Balcánico, que incluye las poblaciones de los Balcanes e Italia. Las poblaciones del norte de África forman un linaje propio, el clado VI, y en ellas hay presencia del subclado Ibérico. Eran los llamados osos del Atlas (*Ursus arctos crowtheri* Schinz, 1884), que

aunque se cree que desaparecieron a mediados del siglo XIX, los restos datados más recientes corresponden a 1.600 BP (Calvignac et al., 2008).

El subclado Ibérico se desarrolla a partir del refugio glaciario de Iberia y la expansión posterior hasta el sur de Suecia solo fue posible desde la conservación de una adecuada variabilidad genética (Taberlet y Bouvet, 1994; Taberlet et al., 1998; Valdiosera et al., 2008).

García-Garitagoitia et al. (2007), tras analizar 8 microsatélites en la población cantábrica oriental y 11 en la occidental, revelan un número medio de alelos por locus ($A = 4.3$ en la población oriental y $A = 5$ en la occidental) y de heterocigosis media esperada ($He = 0.544$ y $He = 0.517$, para la población occidental y oriental respectivamente), muy similares entre ambas. Estos valores son los más bajos para poblaciones de oso pardo en Norteamérica y Europa que se consideran en buen estado de conservación. Solo las poblaciones del Pirineo, analizada a través de 5 individuos autóctonos y la población de los Apeninos ($A = 2.2$; $He = 0.438$), estimada para 30 individuos, mostraron valores más bajos (Taberlet et al., 1997; Lorenzini et al., 2004).

Hábitat

Estados Unidos

Hay una gran información sobre los tipos de hábitat utilizados por el oso grizzly en América del Norte (ver síntesis de Craighead y Mitchell, 1987). En general, el grizzly sobrevive en hábitat de mucha extensión que lo aísla de la mortalidad inducida por el hombre. Habitualmente, este areal oso se caracteriza por una fisiografía abrupta y bastante inaccesibilidad. Sin embargo, solo esto no sería suficiente sin la ayuda del National Wilderness Preservation System, establecido al sur del Canadá para defender en Estados Unidos las zonas más sensibles ocupadas por osos.

Los tipos de hábitats forestales de la zona subalpina con mayor oferta de plantas energéticas (más del 60% de la cobertura total del suelo) para el grizzly son las formaciones de *Abies lasiocarpa* / *Luzula hitchcockii* – *Vaccinium scoparium* y *Abies lasiocarpa* – *Pinus albicaulis* / *Vaccinium scoparium*. En los bosques de la zona templada, con más de un 80% de cobertura de plantas comibles por el oso, los tipos más favorables son: *Abies lasiocarpa* / *Xerophyllum tenax* (fase con *Vaccinium globulare*), *Abies lasiocarpa* / *Xerophyllum tenax* (fase con *Vaccinium scoparium*) y *Pseudotsuga menziesii* / *Calamagrostis rubescens*.

El hábitat del grizzly a grandes rasgos se caracteriza por un arbolado con diversidad de clases en edad y estructura, y por tranquilidad inducida bien por la fisiografía o la inaccesibilidad. En la zona alpina, las manchas usadas en primavera son los taludes con *Claytonia megarhiza* y los circos glaciares con raíces y tubérculos de *Lomatium cous*. En los hábitats subalpinos el óptimo energético corresponde a las arandaneras con *Pinus albicaulis*, productor de piñones y, en los bosques de zonas templada, los mejores son los que poseen más del 80% de la cohorte herbácea comestible, en varios tipos de abetales.

Cordillera Cantábrica

La adecuación de hábitats tiene relación con la disponibilidad de alimento en todas las estaciones del año, especialmente en otoño. Los refugios para el oso, especialmente la cohesión de los matorrales, tiene un efecto positivo sobre el uso de hábitat (Mateo-Sánchez et al., 2016)².

En la Cordillera Cantábrica (Marquínez et al., 1993) se valoran en el núcleo occidental diferentes unidades ambientales en función de sus recursos tróficos para el oso pardo. En primavera las formaciones herbáceas ocupan el primer lugar en importancia, seguidas de los abedulares situados por debajo de los 1.300 m de altitud, los bosques higrófilos (incluyendo las alisedas) y los hayedos. En un tercer grupo se sitúan los robledales umbríos y las formaciones arbustivas no formadas por robles. Estos dos últimos grupos de unidades ambientales muestran una orientación preferente norte, lo que los hace muy ricos en alimentos primaverales; además, en ocasiones, incorporan los restos de la cosecha de frutos secos del otoño precedente.

En verano destaca el valor trófico de las formaciones arbustivas sin robles y de los matorrales de *Calluna vulgaris*, debido a la importancia del arándano, lo mismo que los hayedos y

abedulares de zonas altas con arandanera. Los bosques higrófilos y los robledales umbríos ofrecen otros frutos de consumo estival como cerezas, manzanas y zarzamoras. En otoño-invierno, los castañedos constituyen la unidad ambiental más importante, con un valor trófico que cuadruplica al de los hayedos, situados en segundo lugar. Los robledales y las formaciones arbustivas dominadas por robles forman el tercer grupo.

Desde una perspectiva anual, el castañedo es la unidad con mayor valor trófico para el oso cantábrico, seguida por el hayedo, matorral de brechina, formaciones arbustivas sin robles y robledales umbríos.

Clevenger et al. (1992) describen la selección de hábitat del oso pardo en el núcleo oriental cantábrico, tras analizar 400 localizaciones radiotelemétricas de un macho marcado y 105 puntos de observaciones visuales y de indicios de otros plantígrados. La especie muestra una fuerte preferencia por los hábitats forestales y usa el hayedo, el robledal-melojar y el pinar albar de repoblación en mayor proporción a su disponibilidad. Los restantes tipos de vegetación (brezal-piornal, pastizal montano, pastizal/matorral subalpino y afloramiento rocoso/canchal) se hallan infrautilizados. La distancia al pueblo más cercano (media de 4,5 km) es superior a lo esperable al azar, al igual que la distancia a la carretera más cercana (media de 3,9 km), lo que implica una selección de parajes tranquilos alejados de pueblos y carreteras. Prefieren lugares a baja altitud (media de 1.414 m, frente a la esperable al azar de 1.504 m) y lugares con índice fisiográfico inferior al propio de la zona, menos abruptos. No exhiben preferencia por ningún tipo de orientación.

El modelo de idoneidad de hábitat ideado por Clevenger et al. (1997) para los osos cantábricos, combinando rasgos de cobertura forestal, altitud y distancias a pueblos y carreteras, a los que se asignan valores de 0 a 1, ofrece una imagen general de una cordillera con hábitat ursino de baja calidad. Sobre un total de 3.511 celdas de un kilómetro cuadrado de superficie evaluadas, solo 477 (13,5%) ofrecen hábitat de alta calidad. En la zona de presencia secundaria del oso (áreas de ocupación esporádica), la densidad media de carreteras y pistas forestales, de 0,85 km²/km. cuadrado es muy superior a la de la zona de presencia primaria, ocupada permanentemente (0,55 km²/km.cuadrado).

Los osos cantábricos seleccionan hábitats con un desarrollo adecuado de la producción primaria a lo largo de las estaciones, más acusado en los ejemplares reproductores, con los no reproductores menos selectivos (Weigand et al., 2008).

Los modelos de adecuación de hábitat no están relacionados necesariamente con la dispersión y el flujo de genes (Mateo-Sánchez et al., 2015a)². La dispersión puede estar menos limitada por las condiciones del paisaje que por el uso de hábitats en los dominios vitales y los individuos dispersantes pueden ser más flexibles en sus movimientos que los residentes (Mateo-Sánchez et al., 2015b)².

Pirineos

En los Pirineos (Alonso y Toldrá, 1993; Camarra, 1989; Caussimont y Fillat, 1986; Caussimont y otros, 1993; Dendaletche, 1981), el rango frecuentado va desde la serie submediterránea de *Quercus ilex* y *Quercus faginea* a la serie subalpina del pino negro (*Pinus uncinata*) con su cohorte típica de rododendros, *Arctostaphylos uva-ursi* y *Eriophorum* sp. La amplitud altitudinal se extiende desde los 600 a los 2.300 m. El óptimo corresponde al hayedo-abetal rico en megaforbias con *Angelica razulii*, *Cicerbita plumieri*, *Chaerophyllum* sp., *Lactuca muralis* y *Ranunculus aconitifolius*.

Cuando el bosque está orlado por el cinturón alimenticio de abedules y sorbales, como en el sector occidental y el de Luchon, se da el óptimo.

La aplicación de modelos de hábitat apropiados para osos obtenidos en la cordillera Cantábrica junto con datos de presencia en Pirineos indica que en la cordillera pirenaica muestran preferencia por áreas con elevada conectividad forestal, bosques de hoja caduca, terreno escarpado, matorrales y escasez de zonas con influencia humana (Martin et al., 2012)¹.

Caussimont y otros (1993) explican las querencias estacionales en Aragón y Navarra. En primavera, el oso utiliza sobre todo la parte inferior (entre 950 y 1.400 m .) del bosque de hayas, pinos y abetos. En años de innivación importante y tardía se observa una estabilidad altitudinal, alrededor de los 1.000 – 1.200 m, y el oso realiza encames cubiertos, excavando o aprovechando el tronco de un árbol, preferiblemente con exposición sur. En julio, agosto y

septiembre, la franja altitudinal más utilizada es la de los 1.450 a 1.600 m, es decir la parte superior del hayedo-abetal, rica en frutos como frambuesas o fresas, y la orla de matorrales de arándanos que colonizan algunos pastizales, con el boj y el enebro. En estos tres meses es cuando se desplaza a las cotas más elevadas, a los pastos situados entre 1.850 y 2.300 m de altura. En octubre, noviembre y principios de diciembre, ocupa la parte media del hayedo y del hayedo con coníferas, con utilización preferente entre los 1.250 y los 1.400 m. Explota también los quejigales de *Quercus faginea* y los frutos de especies arbustivas que crecen en los claros de bosque o pastizales semiabandonados, como el majuelo (*Crataegus monogyna*), el arañón (*Prunus spinosa*) o el rosál silvestre (*Rosa* sp.).

Encames

Naves y Palomero (1993) describen los rasgos de 46 encames diurnos. El tipo de encame estival dominante es el cuenco excavado más o menos profundamente. Las camas otoñales tienden a localizarse en refugios rocosos o bajo salientes rocosos y a tener material vegetal. Se aprecia una tendencia hacia las exposiciones norte en las camas estivales, sin detectar orientación preferente en las otoñales. Las estivales se sitúan en altitudes más elevadas (media de 1.457 m) y las primaverales y otoñales a menor cota (medias respectivas de 1.271 y 1.169 m). Se encuentran en pendientes acusadas, de entre 28 y 32 grados. De los 46 encames estudiados, el 76,1% se hallan en formaciones forestales, y la mitad de ellos en medios con coberturas de vegetación inferiores al 75%. La reutilización de encames se ha constatado en todas las estaciones, pero ocurre en mayor medida en verano.

De 98 encames diurnos inventariados en Riaño (Clevenger, 1990), 69 se localizaron en los tipos de bosque de hayedo y robledal-melojar. Al alimentarse en parajes abiertos de pastizal montano y subalpino, el oso marcado seleccionaba en la mayoría de las ocasiones lugares de encame en bosques distantes, antes que reposar en enclaves apropiados de matorral de piornos que bordean los claros herbáceos donde come. Garitagoitia (2000) describe en la comarca de Riaño un encame situado en lo alto de un mostajo (*Sorbus aria*). Lo mismo ocurre en los Abruzzo (Italia), donde Zunino (1976) encuentra 29 de 30 camas en el hayedo. En Noruega, Mysterud (1983) comenta que los osos seleccionan camas en rodales densos y umbríos de pinar o abetal maduro, evitando hábitats abiertos y estadios sucesionales juveniles.

Oseras

Camarra (1989) pasa revista a las oseras, los cubiles de invernada del oso en los Pirineos. Las clasifica en tres tipos: a) madrigueras, cámaras excavadas bajo raíces de forma esférica y un encame de unos 0.90 m², que suelen llevar una semana de excavación por parte del autor; b) cavidades ensanchadas bajo peñas, en las que a menudo el ocupante tapa la entrada con ramas de abeto para conservar el calor, de tamaño variable; y, c) grandes cavernas, muy abundantes en esta montaña, pero poco utilizadas. Dendaletche (1986) indica que las oseras pirenaicas se encuentran en altos de ladera, en cara norte con fuerte depósito de nieve, y que son los machos los que invernan en cubiles excavados, señalando Parde (1984) que, en inviernos benignos, los osos salen varias veces de la osera, con comportamientos individuales muy variados.

Naves y Palomero (1993) ofrecen datos de la ecología de la hibernación en la Montaña Cantábrica. Estudian 74 oseras, de las que 58 son cuevas naturales y 16 han sido parcial o totalmente excavadas. Las cuevas naturales tienen una longitud media de 452 cm., y las excavadas 219 cm. Todas las cuevas naturales presentan en su interior una cama vegetal, con medidas medias de 161 por 103 cm. La altitud media de los cubiles es de 1.421 m (rango = 580 – 2.100 m) y la pendiente media de 32 grados (rango = 11 – 52). En el 64,9% de los casos se enclavan en bosques o prebosques, seleccionados positivamente, mientras que lo hacen en formaciones de matorral en el 29,7%. El hábitat de hibernación es poco penetrable y accesible, apropiado para garantizar las condiciones de tranquilidad y seguridad que requiere el oso pardo en la época de los partos y del reposo invernal en un medio humanizado. Las distancias medias de las oseras a las carreteras y pueblos son de 1,65 y 2 km respectivamente. Han comprobado el abandono de sectores con oseras y encames diurnos, planteándose la posibilidad de que ocurra por los cambios en la estructura de la vegetación debidos a incendios o por molestias humanas. 13 oseras han sido reutilizadas y se constatan casos de agrupación: en uno de ellos, cinco oseras en una superficie de 0,1 km².

Clevenger (1990) describe como el oso radiomarcado en Riaño utiliza para invernar pequeñas anfractuosidades de cuarcita, situadas en lo alto de laderas en crestones de densa vegetación arbustiva y arbolada, eludiendo las más frecuentes cuevas de caliza, caracterizadas por su humedad. Las oseras siempre se acondicionan con una cama de brezos, helechos y ramas de robles, y el período de hibernación de este ejemplar fue variable a lo largo de las tres temporadas de radioseguimiento: en 1986, del 22 de enero al 5 de marzo; en 1987, del 10 de enero al 10 de marzo; y, en 1988, del 5 de febrero al 12 de abril.

La fenología de invernada del oso grizzly (Craighead y Mitchell, 1987) se inicia con la localización y excavación de los cubiles entre septiembre y mediados de noviembre, la entrada en las oseras de mediados de octubre a mitad de noviembre, y la emergencia entre finales de marzo y principios de mayo. En las comarcas interiores, la mayoría de los osiles se encuentran en la zona superior del piso subalpino, caso del parque nacional de Yellowstone, a altitudes de 2.024 a 2.926 m., mientras que, en el norte de Alaska, descienden a cotas inferiores de entre 270 y 1.280 m. (Reynolds, 1979).

La mayoría de los ejemplares de grizzly excavan sus oseras, con el túnel y la cámara entre raíces de árboles o bajo rocas, con más frecuencia en el uso de cubiles recién excavados que en reutilizar los existentes. Habitualmente, las cámaras son estrechas, más largas que anchas, y permiten mínimos cambios en la postura de reposo del oso.

Es común la afición del oso pardo a marcar postes y puentes de madera, en particular cuando este material está impregnado por creosota. En la Montaña Cantábrica, en Riaño, Fernández (2006) describe esta conducta.

Tamaño de población

Servheen (1990) pone al día el estatus y estado de conservación de los osos del mundo y declara que el oso pardo solo tiene su futuro asegurado en el nordeste y noroeste de la antigua Unión Soviética, Alaska y Canadá. Los efectivos de oso grizzly y de Kodiak se estiman en unos 67.000 ejemplares. Las estimas las encabeza Alaska (43.000 ejemplares), seguida de Canadá (22.780 osos) y con núcleos reducidos en otros puntos de Estados Unidos (700 en Montana, 200 en Wyoming, 30 en Idaho y 20 en Washington), que suponen aquí 6 subpoblaciones amenazadas. El oso pardo euroasiático que ocupa continuamente el bosque boreal, desde Escandinavia a Kamchatka, y con poblaciones relictas más meridionales en las montañas de Cachemira y los desiertos del Tibet, presenta un contingente estimado en unos 120.000 osos, con 44.000 de ellos afincados en Europa (33.000 en la antigua URSS, al oeste de los Urales, 6.000 en Rumanía y 2.000 en Serbia, Bosnia y Croacia).

Las poblaciones asiáticas más en riesgo son las de Siria – Líbano (en montañas de Al Sheik, probablemente ya extinta), Irak (en Kurdistán) y Japón (en la isla de Hokkaido).

De acuerdo con las recomendaciones de Servheen (1989) y Fernández Valero (2000), el monitoreo poblacional, para ser efectivo y científicamente creíble, debe repetirse y desarrollarse anualmente en la mayoría de los casos. La obtención anual del número mínimo de osas con crías del año, la recogida de indicios de presencia en una red fija de itinerarios de muestreo, la localización de las zonas que actúan como fuentes y las que funcionan como sumideros poblacionales, los sistemas fotográficos para el control de individuos y las técnicas genéticas de individualización de muestras de pelo aliadas a modelos de marcaje – recaptura en programas de simulación, son en este momento los métodos de seguimiento más aconsejables.

Couturier (1954) estimaba la población osera pirenaica en unos 70 osos, pero en 1983 ya solo quedaban 19, 13 en la zona occidental y 6 en la central, y, en 1991 (Caussimont et al., 1993), solo quedan 11, 7 en la zona entre Aspe y Ossau, y 4 en el sector franco-español al oeste del puerto de Somport.

En 2005, la población pirenaica se estima entre 14 y 18 individuos. En la zona occidental (Aragón, Navarra y valles de Aspe, Ossau, Barétous y Gaves) se hallan 4 – 5 ejemplares: 3 machos adultos (Aspe-Ouest, Camille y Neré), un macho joven y quizás otro individuo. En la zona central, el Pallars Subirà y el valle de Arán, en España, y los valles franceses entre Barousse y Vallier, de 8 a 11 individuos: 6 individualizados por pruebas genéticas (2 hembras adultas, Ziva y Caramelles; otras dos hembras; y dos machos, uno de apodo Pyros), y varios

juveniles (1 – 2 nacidos en 2000 de Ziva; 1 a 2 nacidos en 2002, de Caramelle, y un oseño nacido en 2004). En la zona oriental, en el límite entre Ariège, Aude y Andorra, 2 ejemplares, los machos Boutxy y Kouki. La reintroducción de osos eslovenos se inicia en 1996 con tres ejemplares liberados (2 hembras y 1 macho) en el sector central, tras comprobarse que solo sobreviven 6 osos pirenaicos autóctonos, con el último oseño nativo nacido en 1995.

En la Cordillera Cantábrica, Notario (1964) estima una población de 77 osos en el núcleo oriental y 15 – 16 en el occidental. Posteriormente, Braña et al. (1979) estiman 41-43 ejemplares en el occidental y 12 en el oriental. Campo et al. (1984) elevan el censo a 88 – 117 osos en el sector occidental y 32 – 47 en el oriental.

A principios de los años 90 del siglo XX se estimó que la subpoblación occidental se componía de 60 individuos y la oriental de 14 individuos (Pérez et al., 2014)².

Datos posteriores (Clevenger y Purroy, 1991; Naves y Palomero, 1993) ofrecen una estimación numérica de 50 a 65 osos en el núcleo occidental y 20 en el oriental. Naves et al. (1999) afirman que la población occidental cantábrica ha sufrido entre 1982 y 1995 una merma anual de aproximadamente un 5%, pasándose de aproximadamente 90 ejemplares en 1982 a 50 en 1995. Palomero (2007) estima 80 – 100 osos en el núcleo occidental y otros 25 – 30 en el oriental.

El análisis de variabilidad genética (García-Garitagoitia et al., 2007) ha usado ocho microsatélites como marcadores moleculares y 1.149 muestras de pelos recogidos en heces, individualizando dos poblaciones genéticas bien diferenciadas, la occidental y la oriental, con 31 y 27 individuos identificados respectivamente. La variabilidad genética encontrada es una de las más bajas del mundo y consideran que un intercambio genético entre ambos núcleos cantábricos es fundamental para incrementar su viabilidad en el futuro.

Se ha estimado mediante análisis genéticos de muestras recogidas durante 2006 que las poblaciones cantábricas se componían de 223 individuos, de los que 203 pertenecían a la subpoblación occidental y 19 a la subpoblación oriental. El tamaño efectivo de población se estimó en 50 individuos para el conjunto de poblaciones, 47 en la subpoblación occidental y nueve en la población oriental (Pérez et al., 2014)².

El ajuste del número anual de osas con crías utilizando un modelo de crecimiento exponencial (Palomero et al., 2007) indica que la tasa de crecimiento del núcleo occidental, entre 1994 y 2004, es del 7,47% anual. En el oriental, entre 1989 y 2004, no se ha observado ningún crecimiento significativo. Estos resultados deberían ser tomados con precaución. Podría haber ocurrido un incremento temporal del esfuerzo de muestreo y una recolección no sistemática de los datos; además, la tendencia al aumento del número de hembras con crías del año podría no reflejar un incremento de población (Fernández-Gil et al., 2010). Sin embargo, Palomero et al. (2010) han puesto en duda estos argumentos¹.

En 2014 se registraron 34 hembras con crías del año, de ellas 28 en la subpoblación occidental y seis en la oriental; en 2015 se registraron 40 hembras con crías del año, de ellas 34 en la occidental y seis en la oriental (Ballesteros et al., 2016)². Durante el periodo 1994-2015 la tasa anual de incremento de población fue del 10,5% en la subpoblación oriental y 10,1% en la occidental (Ballesteros et al., 2016)².

Estatus de conservación

Categoría IUCN global (2008): Preocupación Menor LC (McLellan et al., 2008).

En la Cordillera Cantábrica (Palomero, 2007) el oso pardo se cataloga de En Peligro Crítico, al cumplir ambas subpoblaciones el criterio D (menos de 50 ejemplares maduros). En los Pirineos, se están llevando a cabo reforzamientos poblacionales con plantígrados procedentes de Eslovenia, lo que dificulta evaluar el grado de amenaza de la población. De no mediar manipulación humana, este núcleo debe considerarse En Peligro Crítico, también por el criterio D, pues solo consta de unos 20 ejemplares.

En los núcleos reliquia del sur de Europa la protección total de la especie viene de largo: 1969, en Grecia; 1973, en España; 1981, en Francia; y, 1992 en Italia.

Cada país, en función de sus efectivos y tendencia poblacional, define diferentes situaciones legales del oso pardo. Por ejemplo, en Escandinavia, la reglamentación de caza y las leyes de protección han terminado con el declive de los años 50 y la especie ha recuperado buena parte del territorio boscoso perdido. Noruega ha pasado de los 25 osos de 1965 a los 240 actuales. El censo de Suecia, con areal en expansión, cifra su población entre 685 y 770 individuos. En Finlandia se estiman 400, con fuerte incremento ligado a un flujo de animales dispersivos procedentes de la Carelia rusa. En estos países hay permisos para cazar al oso pardo, sobre todo en las zonas con renos y ovejas para limitar los daños a los rebaños.

Amenazas

Los factores que intervienen negativamente en la conservación del oso pardo cantábrico han sido tratados por la práctica totalidad de los autores que se han interesado por el plantigrado en este sistema montañoso (ver síntesis de Palomero et al., 1993), existiendo coincidencia básica sobre el carácter de los mismos: caza furtiva y pérdida de hábitat.

Caza furtiva

Hay varios datos sobre caza furtiva de osos: de 20 a 25 ejemplares, muertos furtivamente entre 1979 y 1981 (Braña et al., 1982); 6 osos abatidos con seguridad en Asturias en 1986 (Naves y Palomero, 1989) y una decena en el núcleo oriental entre 1983 y 1993. Sobre 54 casos conocidos en el período 1980 – 1994, el 50% corresponden a muertes por disparos, el 27,8% a caída en lazos, el 7,4% a venenos y el 14,8% a causa desconocida.

Lazos

Ballesteros et al. (2006) relatan la magnitud del problema de los lazos colocados ilegalmente para la caza del jabalí.

Veneno

Ballesteros et al. (2006) señalan el rebrote reciente del uso del veneno para luchar contra el lobo, de manera que en los últimos 8 años se conocen datos de osos envenenados, 3 en el núcleo occidental y 2 en el oriental, con uso de carbofurano y aldicarb, además de dos ejemplares muertos por disparos, uno en 2005 en la Montaña Palentina y otro, en 2006, en los Ancares de León.

Infraestructuras lineales

Las infraestructuras lineales, caso del corredor de comunicación del puerto de Pajares, exigen medidas correctoras que mitiguen la impermeabilidad a la movilidad ursina, pues es conocida la barrera que las carreteras y zonas colindantes suponen a los osos que pretenden atravesarlas (McLellan y Shackelton, 1988; Clevenger y Waltho, 2000; Ciarniello y otros, 2007). Estas infraestructuras constituyen un peligro adicional de muerte por atropello, como el ocurrido en 2008 en el kilómetro 417 de la autovía A-6, en el término municipal de Trabadelo (León).

Las colisiones de carnívoros con vehículos, incluyendo oso pardo, representaron el 5% de los 74.600 colisiones registradas entre 2006 y 2012 en carreteras de España (Sáenz de Santa María y Tellería, 2015)².

Variables relacionadas con la presión humana tienen efectos negativos sobre la adecuación de hábitats. La densidad de autopistas tiene un efecto más negativo que la densidad de carreteras (Mateo-Sánchez et al., 2016)².

Aislamiento de poblaciones

El nivel de divergencia genética entre las poblaciones oriental y occidental y la baja diversidad genética de las poblaciones orientales indica que han estado aisladas durante unos 50-75 años (Pérez et al., 2009)¹. Después de un largo periodo de aislamiento, la conectividad entre las poblaciones oriental y occidental de la Cordillera Cantábrica se ha incrementado. Los análisis genéticos de muestras de pelo y heces obtenidas entre 2004 y 2007 han asignado la presencia de tres machos de las poblaciones occidentales en la oriental; por otro lado, un macho oriental fue identificado a lo largo de su recorrido hacia las poblaciones occidentales. Además, dos individuos mixtos fueron identificados en el límite occidental de la región oriental (Pérez et al., 2010)¹.

Un análisis genético de muestras recogidas en 2013-2014 ha detectado flujo de genes entre las dos subpoblaciones, sobre todo desde la occidental a la oriental (González et al., 2016)².

Alteración de hábitats

Frente a la disminución y envejecimiento de la población humana en la montaña, la reducción de la cabaña ganadera y el cambio o abandono de los antiguos cultivos de maíz, cebada y escanda, que propician una mayor tranquilidad en el monte, e incluso una paulatina recolonización por prebosques, se produce un incremento de las actividades de ocio en el medio natural (turismo y deportes de naturaleza), se realizan de manera creciente obras de infraestructuras (autopistas, carreteras, embalse, pistas, parques eólicos, tendidos) o se llevan a cabo explotaciones mineras y madereras sin demasiados miramientos hacia los requerimientos ecológicos del oso. Particularmente grave es que se diera una nueva fragmentación del área, situación posible en la población occidental, en torno al puerto de Leitariegos, entre Asturias y León, un estrecho pasillo de unos 15 km de ancho.

Medidas de conservación

Consejos detallados para manejar al grizzly bajo un amplio abanico de condiciones de hábitat y de jurisdicción se han formulado en Norteamérica por las agencias responsables de la conservación del oso (ver: Habitat Management Guidelines for Grizzly Bears of the Greater Yellowstone Area 1976). Peek y otros (1987) revisan la conservación y manejo del grizzly. Las sugerencias de silvicultura van a suministrar variedad de rodales de diferente clase de edad en el arbolado y diversidad de estructuras botánicas que garanticen áreas alimenticias disponibles, además de procurar que no haya pistas forestales cercanas a zonas alimentarias óptimas como las arandaneras, los prados húmedos y las riberas. El impacto de las extracciones mineras y de hidrocarburos proviene más por vía indirecta, a través de la construcción de viales y la mayor presencia humana. En Alaska, la mortalidad inducida por los osos sobre las crías de alce, recurso cinegético muy valioso, lleva a cazar plantígrados de forma moderada para mantener el equilibrio entre depredador y presa. En las zonas de gran uso turístico, caso de los parques nacionales, proponen reducir al máximo los contactos entre gente y osos, mediante una zonificación adecuada. En poblaciones reliquias, como la de Yellowstone, apuestan por reducir al máximo la mortalidad ursina, en especial la de hembras adultas, prioridad que exige restricciones a la acampada, el senderismo, la caza, la pesca y el pastoreo del ganado doméstico. Primm (1996) describe una aproximación pragmática a la hora de conservar al oso grizzly, centrada en el manejo del hábitat y en la ordenación de los usos humanos, en especial los forestales y el desarrollo de infraestructuras.

En Europa, la imagen del oso es percibida de manera positiva, a diferencia de la del lobo. Las campañas de sensibilización llevadas en diferentes países encuentran gran adhesión pública. Sin embargo, a escala local, la sensibilización de comunidades rurales en montañas donde cohabitan con el oso es más difícil, oponiéndose frecuentemente al control por parte de administraciones ambientales o cinegéticas. Un buen ejemplo es la reticencia de varios valles pirenaicos a la presencia del oso y a las traslocaciones procedentes de Eslovenia (Palazón et al., 2002).

En la Cordillera Cantábrica las acciones para la conservación de los osos se enmarcan en los planes de recuperación. Con la base legal que proporciona la Ley 4/1989, las comunidades autónomas han elaborado sus planes: Cantabria (Decreto 34/1989, de 18 de mayo; Castilla y León, Decreto 108/1990, de 21 de junio; Asturias, Decreto 13/91, de 24 de enero; y, Galicia, Decreto 149/1992, de 5 de junio).

Tras más de una década de aplicación de los planes, objetivos estratégicos como eliminar la muerte de osos causada por personas, garantizar la conectividad sobre los núcleos reproductores o evitar la pérdida de hábitat de calidad, no han sido resueltos satisfactoriamente. Probablemente (Comisión Nacional de Protección de la Naturaleza, 2001), los planes adolecen de ser demasiado orientadores, predominando las directrices sobre las actuaciones concretas. Para mejorar estos aspectos se ha desarrollado la Estrategia para la conservación del oso pardo cantábrico, centrada en los siguientes objetivos: a) reducir el número de osos matados por personas; b) conservar y mejorar el hábitat; c) asegurar la conectividad entre poblaciones y núcleos de población; y, d) garantizar el apoyo público a la conservación de la especie.

Sus líneas básicas contemplan: a) conservación de la especie (eliminación de la muerte de osos causadas por personas, reducción de conflictos osos-humanos, conservación del núcleo oriental, y estudio de la viabilidad de un programa de conservación ex-situ); b) manejo de los hábitat (conservación y restauración de los hábitat, y comunicación entre poblaciones y núcleos reproductores); c) investigación aplicada a la gestión (fomento de la investigación aplicada a la gestión, y establecimiento de métodos estandarizados de seguimiento poblacional); d) educación y conciencia pública; e) participación pública; y, f) desarrollo rural, línea esta última aplicable mediante Fondos Estructurales en el marco del Reglamento CE 1257/1999, a cargo del Fondo Europeo de Orientación y Garantía Agrícola, con acciones del tipo de ganadería extensiva y mantenimiento de pastos de altura, plantación de terrenos con Fagáceas nativas y otras.

Se ha publicado un manual para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica, con recomendaciones para la definición de corredores (Ballesteros et al., 2012), creación de un escenario social favorable (García Lorenzo, 2012), compatibilización de las actividades de ocio (Blanco, 2012), gestión de la vegetación arbustiva y herbácea (Gómez Manzanedo et al., 2012), recomendación de árboles y arbustos a utilizar en plantaciones (Gómez Manzanedo y Urchaga, 2012), gestión de las masas arboladas (Gómez Manzanedo y Reque, 2012) y reducción del impacto de las infraestructuras lineales (Blanco y Ballesteros, 2012)¹.

En la Unión Europea (Comisión Europea, 1998), los proyectos de conservación del oso financiados por LIFE-Nature contemplan protección de la especie apoyada en un control de la actividad cinegética, protección y gestión del hábitat con adecuada gestión silvícola y mejora de los recursos alimenticios, y una política eficaz de indemnización y protección contra los daños causados por la especie a colmenas, ganado extensivo y cultivos (ver características de estos daños en la Montaña Cantábrica en las aportaciones de Purroy, 1991; García-Gaona y Roy, 1993, y Pollo, 2006). Datos concretos sobre gestión forestal aplicable al bienestar del plantigrado (Torre, 2007), a la regulación de actividades tradicionales (Zuazúa, 2000) o a la compatibilidad con la explotación cinegética (Nores y Palomero, 2000), sugieren medidas oportunas a llevar a cabo en el areal cantábrico.

Las decisiones de manejo de carnívoros pueden ser una reacción a la percepción de conflictos, según un estudio realizado en Asturias. Los daños del oso a las colmenas están relacionados positivamente con el número de osas con crías del año. Las compensaciones por daños de lobo fueron cinco veces mayores que las de oso, pero la cobertura mediática fue treinta veces superior. Estos resultados sugieren que las decisiones de manejo están por lo menos parcialmente mediadas por la cobertura mediática (Fernández-Gil et al., 2016)².

La configuración y composición del paisaje crea un cuello de botella estrecho que limita los movimientos de los osos entre las poblaciones occidentales y orientales. Se han identificado puntos a lo largo de los corredores estimados en los que se deberían priorizar los esfuerzos para aumentar la permeabilidad de carreteras y líneas de ferrocarril (Mateo-Sánchez et al., 2014)².

Se han designado en España Zonas Importantes para los Mamíferos (ZIM) relacionadas entre otras especies con *U. arctos* (Lozano et al., 2016)².

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-02-2014; 2. Alfredo Salvador. 29-03-2017

Distribución geográfica

Distribución global

El oso pardo (Servheen, 1989) es la especie más extendida de todos los Úrsidos, apareciendo en Europa, Asia y Norteamérica, desde ambientes de tundra ártica a desiertos secos. El areal de la especie se ha reducido drásticamente desde mediados del siglo XIX con la difusión de las armas de fuego, la ocupación de amplias zonas oseras y la alteración o destrucción del hábitat.

En Europa (Servheen, 1989), las zonas más extensas de ocupación corresponden a Escandinavia, la cordillera de los Cárpatos (Rumania, Eslovaquia y Polonia) y los montes de Dinara y Rhodope, desde Croacia y Eslovenia por Serbia hasta Macedonia y Grecia. Las poblaciones relictas meridionales corresponden a Italia (núcleo de los Apeninos y del Trentino y las Dolomitas), los Pirineos francoespañoles y la Montaña Cantábrica.

En Asia el oso pardo habita desde la tundra y los bosques boreales de la Siberia rusa hasta el Himalaya y Turquía, con poblaciones disyuntas e insularizadas en el sector sureño y fuerte declive constatado desde Siria a China. El núcleo mejor conservado es el de Rusia, al este de los Urales, estimado en unos 30-33.000 ejemplares que ocupan una zona de 1.700.000 km cuadrados. Queda una pequeña población en la isla de Hokkaido (Japón).

En Norteamérica, hay dos subespecies de oso pardo: *U. a. horribilis*, el grizzly, extendido por toda la zona continental, y *U. a. middendorffi*, el oso pardo gigante de las islas de Kodiak, Shuyak y Afognak, en Alaska. El área de distribución histórica se extendía por la mayor parte de la zona occidental de Norteamérica, desde el Ártico hasta el centro de Méjico, pero hoy se ha reducido a la mitad. Actualmente, los osos grizzly más meridionales residen en la zona de Yellowstone, en Wyoming (Estados Unidos).

Distribución en la península Ibérica

Las poblaciones de oso pardo comenzaron a decaer desde el Neolítico (García-Vázquez et al., 2015)¹.

Nores y Naves (1993) describen la distribución histórica del oso pardo en la Península Ibérica, iniciándola a partir de los datos de distribución antigua descritos, a mediados del siglo XIV, en el Libro de la Montería, encargado por el rey de Castilla Alfonso XI, en el que aparecen núcleos oseros desde los montes de Tarifa y la sierra de Aracena hasta todas las montañas del norte, aunque estaba ausente de buena parte de Galicia y presentaba distribución discontinua en Andalucía y Murcia (Fig. 3 y 4).



Figura 3. Áreas con montes con presencia de oso citados en el Libro de la Montería (círculos) y localidades obtenidas de diversas fuentes de los siglos XVI y XVII (triángulos). Según Nores y Naves (1993).



Figura 4. Áreas con montes con presencia de oso citados en el Libro de la Montería (líneas discontinuas finas) y localidades obtenidas en las Relaciones Topográficas de Felipe II con presencia de oso (círculos negros) y con ausencia de oso (círculos blancos). Según Nores y Naves (1993).

En el siglo XVI se le podía encontrar, al menos, en parte del Sistema Central, en los Montes de Toledo, en ambas márgenes del Guadiana central y en Sierra Morena. En el XVII desaparece

de estas zonas y empieza una fuerte regresión, incluso al norte del Sistema Central, que culmina en la ruptura de la continuidad cántabro-pirenaica entre este siglo y el siguiente. La causa de este fuerte retroceso la achacan a una persecución sistemática que continuará hasta finales del siglo XIX. En este siglo, en Lugo, Orense y León, van aislándose pequeños núcleos que desaparecen de la gran mancha osera cántabrica extendida entre los Ancares y la provincia de Burgos (Figura 5).

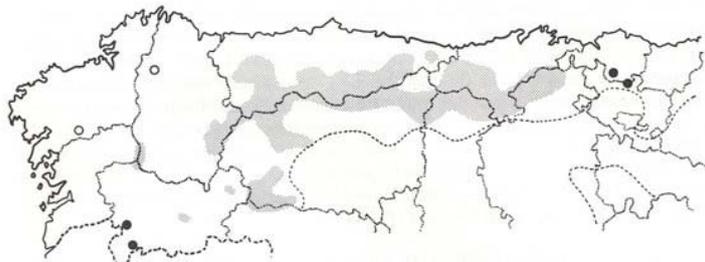


Figura 5. Distribución del oso pardo a mediados del siglo XIX según los datos del Diccionario de Madoz (zonas sombreadas). Los círculos blancos representan ejemplares erráticos y los círculos negros citas de oso en el primer cuarto del siglo XIX. Según Nores y Naves (1993).

En el Pirineo, se extiende desde Navarra a Lérida. En la primera mitad del siglo XX se divide la población cántabrica en dos, por la desaparición en el este de Asturias, y en la segunda mitad, la continuidad pirenaica se escinde en, al menos, tres pequeños núcleos.

Distribución en la Montaña Cantábrica

Notario (1964) describe montes y sectores con osos en los dos núcleos cántabricos. Posteriormente, Braña et al. (1979) delimitan cartográficamente la distribución de las dos subpoblaciones cántabras. Después, Campo et al. (1984) detallan la distribución y superficie ocupada, apoyados en la información obtenida a partir de cuestionarios enviados a la guardería, encuestas orales en el área de distribución y datos de observación de ejemplares e indicios de presencia. Los datos logrados los agrupan en cuadrículas de 5 x 5 km., diferenciando presencia comprobada y probable, y estiman las superficies ocupadas: 2.700 km cuadrados en la población occidental y 2.725 km cuadrados en la oriental.

La nueva aproximación de Naves y Palomero (1993) define una población occidental que ocupa 2.600 km cuadrados, 700 de ellos en Castilla y León (sector del alto Sil, sierra de Gistreo y Ancares leoneses), otros 65 en Galicia (Ancares lucenses) y 1.835 en Asturias, desde la cuenca del Navia hasta Proaza, Comentan el estrangulamiento a la altura del puerto de Leitariegos, que permite la comunicación entre los dos núcleos reproductores más importantes (Somiedo y Monasterio de Hermo con Degaña y Alto Sil), a través de un corredor de 10 km. de anchura, cada vez más presionado por actividades mineras y turísticas. Otros corredores que juzgan importantes son el del puerto de Cienfuegos, tránsito entre Degaña y los Ancares; la sierra de Begega, comunicación entre Somiedo y la sierra del Courío, y el estrecho corredor boscoso entre el macizo de las Ubiñas y la Sierra de Sobia, en los concejos asturianos de Teverga y Quirós.

La población oriental se extiende por un ámbito de 2.480 km cuadrados, 2.168 de ellos en Castilla y León, 226 en Cantabria (La Liébana y nacedero del Ebro) y 86 en Asturias (montes de Redes y Ponga). Destacan el papel de la sierra del Curavacas como pasillo entre los núcleos oseros de Riaño (León) y las cabeceras boscosas del Pisuerga (Palencia).

La distribución actual en la Montaña Cantábrica se recoge en Naves y Fernández-Gil (2002, 2007).

La movilidad característica de la especie, acentuada en algunas clases de edad y sexo (machos adultos en la época de celo o subadultos en dispersión, sobre todo machos), proporciona datos de presencia esporádica en los bordes de las áreas de distribución habituales. Sirven como ejemplo el oso atropellado cerca de la costa, en Faedo (Cudillero), hacia 1975, o el cazado en un lazo, en 1986, en los límites entre los concejos de Luarca y

Salas. Otro ejemplo es el oso observado en mayo de 2006 en la sierra de O Courel (Lugo). Un caso particular es la presencia esporádica de osos entre las cuencas durienses del Cea y Carrión, hasta 25 km al sur del área de distribución oriental, en un paisaje de meseta dominado por rebollares y repoblaciones de pino albar, con frecuentes ataques a colmenas. Clevenger (1991b) comenta que el oso radiomarcado en Riaño, en el verano de 1988, se desplazó hasta las inmediaciones de Sahagún de Campos (León), en la cuenca del río Cea, atacando a varios colmenares en el sector de Río Camba.

La expansión natural de las dos poblaciones cantábricas está limitada por la falta de hábitat adecuado. El núcleo oriental podría extenderse por su extremo nororiental a las zonas boscosas del puerto de Palombera (Cantabria) y, sobre todo, al noroeste, hacia los montes de los concejos asturianos de Caso, Ponga, Aller y Sobrescobio. Las expectativas de la población occidental son más limitadas y apuntan por el sur a los términos municipales leoneses de Noceda, Igüña, Riello y Murias de Paredes.

Marquín et al. (1986) describen dos datos de recolonización en el sector asturiano de la población occidental, ocurridos en torno a los años cincuenta, en los montes de Proaza y la sierra del Courío.

Distribución en los Pirineos

Couturier (1954) indica que el área de ocupación pirenaica se extiende desde el bosque de Irati, en el borde occidental, hasta los pinares de Ariège, en el extremo oriental, y se extiende por 6 provincias francesas: Pyrénées Atlantiques, Hautes Pyrénées, Haute Garonne, Ariège, Aude y Pyrénées Orientales. Dendaletche (1986) y Parde y Camarra (1992) comentan la existencia de tres núcleos pirenaicos: uno occidental, alrededor del valle de Roncal, el de Hecho y la ladera francesa de Somport y Midi d'Ossau, con los valles de Aspe, Ossau, Barétous y Gaves, en Béarn; uno central en los bosques de Luchon, Barousse, Aut. Couserans, Vallier y la Val d'Arán; y otro oriental, entre Andorra y la frontera entre Aude, Ariège y Pyrénées orientales.

En Navarra y Aragón (Caussimont y Fillat, 1986; Caussimont et al., 1983) se estima un área ocupada de 590 km cuadrados, en los valles de Roncal, Ansó, Hecho y Candanchú. Existen indicios de alimentación y desplazamiento de forma continuada, aunque esporádica, en el valle de Benasque y en la Ribagorza de Huesca. Frecuentan los lugares de mayor diversidad paisajística, desde los fondos de valle a los pastos de altura, con preferencia por el bosque de haya, pino silvestre y abeto blanco, y el karst navarro de Larra, de pino negro y pasto.

En Cataluña (Alonso y Toldrá, 1993) la distribución corresponde al norte de la provincia de Lleida, en Val d'Arán y Pallars Sobirà. El eje Beret – Bonaigua y los valles de Artiga de Lin y Bauset se consideran los más querenciosos.

La distribución actual en los Pirineos se recoge en Naves y Fernández-Gil (2002, 2007).

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual ibérica entre un 99% y un 100% y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de entre un 0% y un 1% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 29-03-2017

Ecología trófica

Características generales de la dieta

Los osos pardos de Europa y Norteamérica se caracterizan por su omnivorismo y, a lo largo del año, predomina el consumo de materias vegetales respecto a las animales, con una ingesta diaria que, en un ejemplar adulto, supone entre 10 y 16 kg de alimento. En general, se considera el período entre el abandono de la osera y el final del celo como un momento de bajo consumo (hipofagia), mientras que los meses de agosto a noviembre se caracterizan por un gran apetito de los osos y alto consumo (hiperfagia). Una gran diferencia entre las dietas de los osos de zona boreal y de zona templada es que, en la primera, el engorde preinvernal se basa en el consumo de arándanos, mientras que en los bosques templados el elemento clave son los frutos secos de la montanera de robles, hayas y castaños.

En los Pirineos (Couturier, 1954; Faliu et al., 1980; Berducou et al., 1982, 1983; Camarra, 1989) la dieta consiste en un 75% de vegetales, un 15,6% de micromamíferos y un 9,4% de insectos. Son 27 las especies vegetales consumidas, algunas ocasionalmente como ortigas, bimbrios (*Scilla* sp.) o el helecho de lengua de ciervo, y las más buscadas son los hayucos, arándanos, frambuesas, sorbales, escaramujos de rosal y uva de oso. En primavera hay una búsqueda intensa de los tubérculos de la umbelífera *Conopodium majus*, tanto los de los ejemplares dispersos en las praderas pastoriles de *Nardus stricta* como los almacenados en escondrijos por el topillo campesino (*Microtus arvalis*) y la rata topera (*Arvicola terrestris*). En los Pirineos centrales es muy frecuente el descortezado primaveral de coníferas para consumir el liber. Camarra (1989) estima que un oso pirenaico puede consumir por año unos 144 kilogramos de carne de ganado doméstico, la mayoría obtenida por carroñeo, lo que vendría a suponer un 8% del régimen alimentario anual.

En la Montaña Cantábrica la alimentación del oso está muy estudiada, nada menos que con diez publicaciones sobre el tema, desde la pionera de Garzón y Palacios (1979) a la de Rodríguez et al. (2007). Destacan por el alto número de muestra las de Clevenger (1991a) y Clevenger et al. (1992), con 929 excrementos analizados, y la de Rodríguez et al. (2007), con otros 1.500 excrementos.

Variación estacional de la dieta

Describimos el estacionalismo propio de la dieta del oso en la Montaña Cantábrica, en porcentaje volumétrico, realizado por Clevenger et al. (1992): a) primavera (marzo a mayo): 83,7% plantas herbáceas, 9,6% ungulados, 4,5% insectos, 2,3% frutos secos, 0,4% bulbos y brotes de haya, 0,1% frutos carnosos y 0,1% micromamíferos. b) verano (junio a agosto): 40,9% plantas herbáceas, 22,2% frutos carnosos, 19,5% insectos, 13,2% ungulados, 3,9% bulbos y brotes de haya y 0,1% micromamíferos; c) otoño (septiembre a noviembre): 61,5% frutos secos, 16,3% frutos carnosos, 11,2% plantas herbáceas, 11,1% ungulados, 0,9% insectos, 0,8% micromamíferos y 0,7% bulbos y brotes de haya; y, d) invierno (diciembre a febrero): 49,9% frutos secos, 32,1% plantas herbáceas, 12% frutos carnosos, 5,6% ungulados, 0,6% bulbos, 0,1% insectos y 0,1% micromamíferos. Al consumo primaveral de brotes frescos de gramíneas, en especial de *Deschampsia flexuosa*, sigue un momento estival donde las plantas consumidas son Umbelíferas de los corredores húmedos de megaforbias junto con los frutos carnosos de arándanos (*Vaccinium myrtillus*) y *Rhamnus alpinus*, época a la que sigue un otoño de alto consumo de montanera y un invierno de dieta mixta a base de frutos secos, hierba y los frutos carnosos del manzano borde (*Malus sylvestris*). La proporción de ungulados en la dieta es pequeña, del orden del diez por ciento, pero constante en todas las estaciones.

En la Cordillera Cantábrica se han observado osos que, una vez detectada la presencia de crías de corzo, ciervo o rebeco, las buscan durante 15-45 min en un área de 0,5-1 ha hasta que las encuentran y las capturan, transportándolas a sitios con vegetación cerrada donde las consumen (Blanco et al., 2011)¹.

Observaciones realizadas en Pirineos muestran que consumen las carroñas de ungulados in situ y no las desplazan. No se ha observado que rompan los huesos largos para el consumo de médula ósea (Arilla et al., 2014)².

El consumo de insectos solo se da en primavera y verano, a base de abejas y hormigas.

En la Reserva de Caza de Riaño (Purroy et al., 1988) el oso pardo tiene un impacto ínfimo sobre la ganadería extensiva, con una depredación del orden del 0,10% anual sobre las reses domésticas censadas en esta zona del núcleo oriental cantábrico. La presencia de bastantes restos de ungulados domésticos es fruto de lograrlos en carroñas.

Entre las once especies de Carnívoros más comunes en la región cantábrica, Braña y otros (1993) señalan que el oso y el tejón son los que más proporción de vegetales y artrópodos consumen, en comparación con la ingesta de consumo de mamíferos, colocándose ambas especies en el extremo hipocarnívoro del espectro, encabezando el extremo opuesto el armiño y el lobo.

En el estudio de Naves et al. (2006), que también repite la pauta alimentaria de graminoides en primavera, frutos carnosos –sobre todo arándanos– en verano y frutos secos en otoño e invierno, observando más de 100 taxones ingeridos, entre ellos 25 especies productoras de bayas o frutos carnosos y 30 especies animales, desde gallina doméstica a erizo, lobo y oso,

se describe la importancia para el plantigrado de los montes de roble y de las arandaneras, y el parecido a las costumbres de los osos de Yugoslavia y Grecia por la aparición de especies de tipo mediterráneo, como castañas, bellotas de encina y frutos de madroño. Consideran a los sectores central y oriental de la cordillera Cantábrica menos valiosos desde el punto de vista trófico para el oso que el sector occidental.

Cambios a largo plazo en la dieta

Se han analizado los cambios registrados a largo plazo (periodo 1974-2003) en la dieta de los osos cantábricos durante la estación hiperfágica, observándose una clara influencia de factores climáticos. Los tipos de alimento de origen boreal y templado han disminuido su importancia en la dieta en los últimos años, siendo reemplazados por tipos de alimento de origen mediterráneo, lo que podría deberse a la influencia de temperaturas más altas sobre la fenología y distribución de las plantas (Rodríguez et al., 2007).

En el pasado los osos pirenaicos se alimentaban en sitios abiertos y su dieta era menos carnívora que en la actualidad, según datos obtenidos del análisis de isótopos estables de colágeno (Bocherens et al., 2004).

Daños a la agricultura y ganadería

Los daños del oso a la agricultura y la ganadería han sido muy descritos, dado el interés de abonar indemnizaciones justas de cara a la conservación (Notario, 1964; Campo et al., 1986; Clevenger y Purroy, 1988; Purroy, 1991; García-Gaona y Roy, 1993; Pollo, 2006).

Los daños atribuidos al oso pardo en España en el bienio 1989-1990 (García-Gaona y Roy, 1993) alcanzaron una media anual de 1 en los Pirineos y 76 en la Cordillera Cantábrica. Mientras que en los Pirineos los daños se producen sobre ganado ovino, el análisis de 1.501 expedientes cantábricos revela una tipología más amplia, correspondiendo el 57,7% de daños a ganado (ovino, caprino, equino y bovino), el 26,1% a colmenas, el 15,9% a diferentes cultivos (avena, maíz, fabas y frutales) y el 0,3% a otros tipos. Hay una marcada estacionalidad y la mayoría acontecen en verano (42.6%), realidad ligada a los ciclos de cultivo y de manejo de ganadería extensiva y a la propia biología de la especie. Hay más daños en el núcleo occidental, más denso en osos, que en el oriental.

En León, sobre 269 daños analizados (Pollo, 2006), el 61,7% de los expedientes afectan a ganado, predominando el bovino, el 36,8% son colmenas y el 1,4% corresponden a otros tipos. Hay daños todos los meses, pero la mayoría en verano (48,5%), y los correspondientes al núcleo occidental se producen especialmente a final de primavera y principios de verano, mientras los del oriental suceden sobre todo a finales de verano y principios de otoño. Los datos respecto al número de animales muertos confirman que el oso raramente mata más de una res por ataque, aunque, en el caso de las ovejas, dado su gregarismo y escasa capacidad defensiva, mueren más reses, presas de pánico, por despeñamiento y aplastamiento. Hay una tendencia a la disminución de ataques a cultivos, ya que el laboreo montano de maíz, avena y escanda prácticamente ha desaparecido de la Montaña Cantábrica.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-02-2014; 2. Alfredo Salvador. 29-03-2017

Biología de la reproducción

Durante la época de reproducción, que tiene lugar en primavera, los machos incrementan sus desplazamientos en busca de hembras en celo. Los osos son promiscuos y tanto hembras como machos pueden aparearse con otros congéneres (Palomero et al., 2011)¹.

Hay jerarquías de dominancia en función del tamaño y de la agresividad (Palomero et al., 2011)

¹. Un macho pirenaico fue padre de un 75% de las crías (n= 31) aunque había al menos otros dos machos presentes (Palazón et al., 2012)¹.

En el oso pardo (Couturier, 1954; Craighead y Mitchell, 1987; Camarra, 1989), casi la mitad de las hembras paren cada dos o tres años, ciclo que se ralentiza a medida que el ejemplar envejece. En condiciones normales, una hembra solo puede lograr entre cuatro y cinco camadas a lo largo de su vida. Con más de veinte años de edad, su vida reproductiva termina.

El ciclo de tres años es el más frecuente con el grizzly de Yellowstone: fecundación, lactancia hasta el segundo año, destete tras la tercera hibernación de la prole y, luego, vuelta a entrar en estro. Dittrich y Kronberger (1962) revisan la biología reproductiva del oso pardo en Europa. Pearson (1975) trata la reproducción del grizzly desde Alaska a Columbia Británica, mientras Glenn y otros (1976) describen la propia de los osos costeros de Alaska.

Craighead et al. (1969) observan que las hembras jóvenes se aparean en el Parque Nacional de Yellowstone entre el 26 de mayo y el 9 de julio, es decir en un período de 45 días. A lo largo de seis años de seguimiento, los períodos de cópula fueron muy similares en duración, de 26 días por temporada. Dittrich y Kronberger (1962) relatan una estación de apareamiento de aproximadamente 72 días (finales de abril a mediados de julio) en osos pardos cautivos en Europa. En Yugoslavia el celo transcurre sobre todo en mayo y, en las Montañas Rocosas, entre final de mayo y principios de julio, con momento álgido en la primera quincena de junio.

La cópula habitual del oso pardo dura unos 10 minutos, y el máximo tiempo registrado es de una hora. La historia natural de las hembras de oso grizzly marcadas demuestran que estas se aparean con varios machos, describiéndose a esta subespecie como polígama, al menos si la población es densa. De dos a cinco semanas dura el estro y, según Craighead et al. (1969), la hembra del grizzly presenta dos ciclos estrales durante una estación de celo: tras la receptividad y las cópulas del primer estro, entra en una fase solitaria, no receptiva, variable entre 4 y 18 días, a partir de la cual vuelve a atraer machos y dejarse y montar. Hay coincidencia en definir en el oso pardo la ovulación inducida, es decir la puesta ovular tras varias semanas de juegos amorosos y cópulas sucesivas, con fecundación en los últimos días de celo.

En algunas poblaciones oseras se han descrito momentos de apareamiento de parejas de osos muy cortos, de unas pocas horas (Craighead et al., 1969) o incluso de segundos (Egbert, 1978). Sin embargo, en la mayoría de las poblaciones las parejas en cortejo pueden permanecer juntas desde una semana hasta 42 días (Couturier, 1954; Dean, 1976; Herrero y Hamer, 1977; Murie, 1981). Debido a que la especie es ovuladora inducida (Wimsatt, 1963), un período interactivo entre la pareja en cortejo, previo a la cópula, es necesario para maximizar el éxito reproductivo.

Craighead et al. (1974) describen en Yellowstone la edad de la primera preñez en 16 hembras marcadas: once de estas (69%) quedaron preñadas a la edad de 4,5 años, una a la de 5,5, tres a la de 6,5 y una a los 8,5 años de edad. Hubo hembras más jóvenes con conducta de cópula, pero ninguna quedó preñada.

En los Pirineos (Camarra, 1989), los rastros de parejas, la hembra delante y el macho detrás, a unos 15 metros, se observan sobre todo desde finales de abril a últimos de mayo.

Clevenger et al. (1992) describen dos cópulas en el núcleo oriental cantábrico, una el 24 de junio, entre un corpulento macho y una hembra de pequeña talla, con otro macho radiomarcado a 200 metros de distancia, y otra el 1 de julio, en apareamiento de 28 minutos de duración, entre el oso marcado y la misma hembra de la observación anterior. Los datos de radiolocalizaciones en esta subpoblación indican una actividad reproductora que se inicia a primeros de junio y que termina a finales de agosto. Durante el seguimiento del macho radiomarcado en el momento del celo comprobaron que, en varias ocasiones, seguía a una hembra. En el área oriental cantábrica de 2.700 km², con una densidad osera ínfima, hay muy pocas osas en celo, lo que induce a grandes movimientos de los machos para intentar aparearse, en el caso del oso marcado desplazándose por un dominio vital reproductor de nada menos que 1.272 km² (Clevenger, 1990).

Fernández-Gil et al. (2006) obtienen en la Cordillera Cantábrica 23 observaciones visuales de celo, entre el 17 de abril y el 12 de junio, sobre todo entre la segunda semana de mayo y la primera de junio. Observan 12 apareamientos entre el 25 de abril y el 12 de junio (uno en abril, nueve en mayo y dos en junio). Esta fenología del celo es la más precoz de las descritas en Europa y Norteamérica. Los ejemplares en celo mostraron mayor actividad diurna en

condiciones de niebla y lluvia, y prefirieron zonas con matorral a bosques o praderío. Algunas zonas de apareamiento se usaron en diferentes temporadas, hasta cinco años seguidos. Da impresión (Palomero et al., 2007) que las osas fértiles provocan un atractivo conespecífico que reúne a los osos cantábricos en determinadas áreas geográficas, hecho que unido a la concentración de las hembras con crías provocada por la filopatria y la fidelidad a la zona de reproducción, determina la distribución e incrementa la dificultad de expansión y colonización de nuevos sectores, al favorecer que los individuos juveniles en dispersión, tanto machos como hembras, prefieran las zonas con otros ejemplares a las zonas desocupadas. Definen así, en la población occidental cantábrica, tres núcleos en el área reproductiva: a) el denominado Narcea 7 Alto Sil, que se extiende por las partes altas de los concejos de Cangas del Narcea, Degaña e Ibias (Asturias), y la comarca leonesa del Alto Sil; b) el denominado Somiedo, que incluye la mayor parte del concejo de Somiedo y la zona alta del de Belmonte; y, c) el denominado Proaza, que ocupa gran parte del término de Proaza y zonas limítrofes de Teverga, Quirós y Santo Adriano. En la población oriental, reconocen dos núcleos: el principal, que se extiende por la montaña palentina y la parte alta del valle de Liébana (Cantabria), y el segundo, que se localiza en los montes de Riaño (León). La zona más importante se encuentra en una superficie de 93 km cuadrados en los nacimientos de los ríos Carrión y Pisuerga en Palencia.

Campo et al. (1984) localizan en el período 1982-1983 21 hembras con crías (Fig. 6 y 7) del año en la población occidental cantábrica, y 5 en la oriental. El tamaño medio de camada es de 2,09 en el núcleo occidental y de 1,60 en el oriental. Comparando los tamaños de camada de primer y de segundo año, en dos años consecutivos, calculan en la población occidental una tasa de supervivencia de oseznos del 76,4%.



Figura 6. Hembra con crías. © E. de Juana



Figura 7. Hembra con cría. © Fapas

Camarra (1990) localiza en los Pirineos camadas a la edad de 5 a 9 meses y obtiene un número medio de camada de 1,44 (n= 9).

Palomero et al. (1993), en el período 1986-1990, localizan 25 hembras con crías del año en la población occidental, lo que supone una media anual de 5 (rango 3-6). En la población oriental, para el mismo período, el número total de hembras con crías pequeñas es de 5, lo que supone una media anual de 1,66 (rango 1–2). La comparación del tamaño de camada ofrece diferencias significativas entre ambos núcleos: 2,24 (n= 25; rango 1-4) en el occidental y 1,66 (n= 9; rango 1-3) en el oriental. El seguimiento de seis grupos familiares (cinco en la población occidental y uno en la oriental) ha proporcionado datos de supervivencia de oseznos. De un total de 17 oseznos, 12 (70,6%) alcanzan y pasan con éxito el primer invierno. A partir de entonces se monitoriza a cinco de las familias hasta la independización de los cachorros en la siguiente primavera y no se contabilizan pérdidas. Posteriormente cuatro de estas camadas fueron localizadas íntegras, una a finales de verano (20 meses de edad) y las tres restantes a lo largo del otoño (22-23 meses de edad), resultados que apuntan a situaciones de buena alimentación tanto de las hembras como de los oseznos independizados en la población occidental.

Palomero et al. (2007) relatan, entre 1989 y 2004, un número medio de oseznos por hembra de 1,8 (SD = 0,6; rango = 1 – 3; n = 106) en la subpoblación occidental, y de 1,45 (SD = 0,5; rango = 1 – 2; n = 22) en la oriental, lo que supone una reproducción significativamente superior en el núcleo occidental. En ambos núcleos, no hallan diferencias significativas en el número medio de crías por hembra a lo largo de los cuatro períodos de 4 años de duración analizados. Los tamaños de camada de ambos núcleos se encuentran entre los más bajos citados en poblaciones de oso pardo, solo por delante de las pequeñas poblaciones relictas sudeuropeas, caso de la pirenaica, con 1,4 oseznos por hembra, antes de las traslocaciones de osos eslovenos (Camarra, 1990) y la del Trentino (media de 1,2 crías / hembra), antes de similares sueltas de osos foráneos. Le Franc et al. (1987), hallan valores entre 1,6 y 2,8 crías por hembra en una revisión de 31 estudios norteamericanos.

El seguimiento de las osas con crías de la Cordillera Cantábrica ha permitido constatar su bajo número, situando a sus dos poblaciones entre las más amenazadas del mundo. En Europa, solamente la población pirenaica (Chapron et al., 2003) y la italiana del Trentino (Genovesi et al., 2000) tenían menos osas adultas que la población cantábrica oriental.

La distribución espacial de las osas con crías del año (OCA), (Palomero et al., 2007), refleja expansiones y retracciones en función de la evolución demográfica. El núcleo más numeroso occidental se localiza en los concejos asturianos de Cangas de Narcea, Degaña e Ibias, y en los municipios leoneses de Villablino, Palacios del Sil y Páramo del Sil, y ha experimentado una subida demográfica continua, pasando de 9 OCA en el primer cuatrienio a 13 OCA en el segundo, 22 OCA en el tercero y 25 OCA en el cuarto, con una mínima variación espacial limitada a ligera expansión hacia oeste y sur. El segundo núcleo, ocupante básicamente de los concejos de Somiedo y Belmonte, sufrió una disminución numérica, pasando de 9 OCA en el primer cuatrienio a 4 OCA en el segundo, seguida de una recuperación con 8 y 9 OCA en los cuatrienios tercero y cuarto. El tercer núcleo, asentado en Proaza y zonas aledañas, con 4 OCA en el primer cuatrienio, se reduce en el segundo cuatrienio y desaparece totalmente en el tercero, apareciendo una nueva OCA en el cuarto.

El crecimiento del núcleo del Narcea-Alto Sil se achaca al incremento de la concienciación y vigilancia, al controlarse la alta tasa de furtivismo, enraizada en época pasada. Igualmente, la pérdida del núcleo reproductor de Proaza y la disminución en el de Somiedo durante el segundo cuatrienio no puede atribuirse a una pérdida de calidad del hábitat, sino a la elevada mortalidad por causas humanas (disparos, lazos y venenos) que ambos núcleos padecieron durante éste y anteriores períodos.

La población oriental ha sufrido una pérdida continua de área reproductiva en los tres primeros cuatrienios, con población de 5, 5 y 4 OCA respectivamente. En el segundo y el tercer

cuatrienio se ha perdido el núcleo de Riaño (León) y estos osos solo crían en la Montaña Palentina, en las cabeceras de los ríos Pisuerga y Carrión.

En las poblaciones cantábricas de oso pardo, la atracción conoespecífica podría estar incrementando la dificultad natural de expansión espacial y colonización de nuevas zonas de reproducción al favorecer que los individuos juveniles en dispersión, tanto machos como hembras, prefieran las zonas con otros individuos a las zonas desocupadas.

A pesar de la elevada movilidad de los machos cantábricos, diversas observaciones sugieren que las osas adultas determinan en buena medida los movimientos que han de seguir los machos durante el celo y condicionan por tanto la interconexión genética. En la época de celo, y posiblemente con anterioridad, los machos se concentran en las zonas de agrupación de osas adultas con la finalidad de incrementar su probabilidad de apareamiento.

Estructura y dinámica de poblaciones

Se ha descrito la estructura por edades de la población de oso grizzly de Yellowstone y otras áreas de América (Craighead y Mitchell, 1982): el 18,6% son esbardos de menos de un año, el 13% oseznos de un año, el 10,2% de dos años de vida, el 14,7% ejemplares de 3 o 4 años de edad, y el 43,7% restante ejemplares adultos. En la población de McNeil River (Alaska), las cohortes de edades son: 13,2% esbardos, 8,2% añales, 6,9% de dos años, 19,1% de 3 a 4 años de edad, y 52,5% adultos. En Western Brooks Range (Reynolds, 1978) las clases de edad son: esbardos (10,8%), añales (9,5%), de dos años (10,8%), de 3 a 4 años (9,5%) y adultos (50%).

De un total de 577 ejemplares adultos reconocidos individualmente en Yellowstone, el 53,7% eran hembras y el 46,3% machos. Sin embargo, en un lote de 78 oseznos examinados, el 59% eran machos y el 41% hembras. La mayor presencia de hembras adultas se relaciona con la mayor mortalidad que sufren los machos, tanto por la caza o por los accidentes mortales que padecen a causa de su mayor movilidad.

En los Pirineos occidentales (Camarra, 1989), se observó en 1983 un conjunto de 2 esbardos del año, 2 añales, 1 subadulto, 3 adultos y entre 7 y 8 individuos de edad indeterminada.

Del orden de un 10% de los osos desaparecen cada año en las poblaciones naturales. Esta merma, para ser compensada por el reclutamiento, no debe superar el 15%.

Los machos atacan y matan crías dependientes de sus madres para incrementar las oportunidades de reproducirse con la madre, pudiendo consumir en ocasiones las crías que han matado. En la Cordillera Cantábrica se han registrado nueve casos de infanticidio entre 1996 y 2010 (Palomero et al., 2011)¹. En las grandes concentraciones oseras de Alaska, los grandes machos llegan a matar al 40% de los oseznos.

Por lo general, menos de un tercio de los ejemplares llegan a la madurez sexual. En 1987, entre las dos centenas de osos grizzly usuarios de las cascadas salmoneras del río Mac Neil, eran rarísimos los que tenían más de 25 años de edad.

Apenas hay datos precisos sobre edades y longevidad en osos ibéricos. En una muestra de 23 ejemplares cantábricos, el máximo alcanzado fue 18 ± 1 años (Naves, 1998). El análisis de los anillos de cemento del primer premolar del macho adulto apodado Salsero, indica una edad entre 15 y 19 años en el momento de la captura. Este oso vivió al menos cuatro años más, cuando se perdió su señal por agotamiento de su emisor (Clevenger, 1990).

Las variaciones observadas en el número de hembras con crías del año durante el periodo 1982-2012 pueden ser explicadas por el efecto de factores ambientales sobre las tasas de mortalidad. Este efecto, con un impacto de cambios relacionados con la disponibilidad de alimento y un papel secundario de los cambios en la presión humana, prevalece sobre mecanismos dependientes de la densidad (Martínez Cano et al., 2016)².

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-02-2014; 2. Alfredo Salvador. 29-03-2017

Interacciones entre especies

En el acceso a las carroñas, el oso pardo es dominante sobre los demás carnívoros. Solo en las inmediaciones de un cubil con lobeznos, el oso es alejado agresivamente por el lobo (Ballard, 1982).

Está muy estudiada la relación alimentaria del oso grizzly con la migración de freza de los salmones, agrupándose estacionalmente muchos plantígrados, caso de las cascadas del río Mac Neil, en las zonas donde su captura es más sencilla. Nada menos que cinco especies de salmones remontan ríos boreales, entre mayo y noviembre, constituyendo una plétora alimenticia para los osos. Hay frecuentes interacciones agresivas por hacerse con los mejores puestos de pesca y acciones defensivas de las osas a favor de sus crías.

El problema de manejar al oso grizzly y a los turistas en América del Norte es complejo, al haberse dado varios encuentros mortales (Cole, 1972; Cowan, 1972; Herrero, 1972, Martinka, 1976).

La mayoría de los ataques se agrupan en dos categorías: una, la de ejemplares, bien hembras con crías u osos que defienden recursos alimenticios, que lo hacen si la persona se aproxima demasiado; y otra, la de animales adaptados a la gente, habitualmente en zonas de acampada y parques nacionales. La solución en el primer caso consiste en incrementar la educación pública hacia la conducta del grizzly y en evitar el acceso a las áreas y sendas de potencial conflicto. De lejos, el mayor riesgo deriva de los osos acostumbrados a la gente, que acuden a alimentarse en campings y bordes de carreteras, y que actúan agresivamente contra los humanos, como si fuesen plantígrados subordinados. Con frecuencia, en poblaciones densas, los osos conflictivos son eliminados por la guardería. La estadística norteamericana habla de un ataque por parte del oso por cada 60.000 paseantes, en la mayor parte de los casos naturalistas imprudentes o campistas que dejan las vituallas en su tienda de campaña.

En la Cordillera Cantábrica se conocen dos casos de ataques, saldados con heridas leves de los afectados, ambos en la Montaña de Palencia: el de un setero en busca primaveral de setas de San Jorge, que se tropezó a dos metros con un oso encamado en un piornal; y el de un naturalista, que siguió un rastro en nieve hasta un encame en roca del que surgió el oso en fuga que lo atropelló. En los Pirineos, en otoño de 2008, un cazador de jabalíes del valle de Arán, recibió un zarpazo en la pantorrilla por parte de la osa Hvala, al huir de los monteros.

Se ha observado la muerte de un jabalí por una osa con crías tras un encuentro repentino (Blanco et al., 2011)¹.

Se ha estimado en Pirineos que el oso pardo dispersa semillas de *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Rubus idaeus*, *Malus sylvestris*, *Sorbus* sp., *Thymus* sp., *Betula pendula* y *B. alba* a distancias de 0,85 a 1,34 km en un periodo de seis horas (Lalleroni et al., 2017)².

Depredadores

Aparte del hombre, apenas se han descrito episodios en los que un oso pardo sea depredado por otra especie, pero sí casos de canibalismo en los que los oseznos fueron matados y devorados por machos dominantes agresivos (Craighead y Mitchell, 1987). Camarra (1989) señala al lobo, al tigre y al puma como depredadores potenciales de oseznos solitarios.

Parásitos y patógenos

Cordero del Campillo (1977) cita el nematodo *Trichinella spiralis* y Cordero del Campillo et al. (1994) citan pulgas (*Pulex irritans*) en osos pardos ibéricos. Martín et al. (2008), tras analizar 38 muestras de heces recogidas en Somiedo, Belmonte y Proaza, encuentran nematodos (ancilostomas y ascáridos), cestodos (*Dipyllobothrium latum*, *Taenia* spp.) y protozoos (*Giardia* spp. y diferentes coccidios).

Choquette et al. (1969) identifican diversos helmintos en el oso grizzly del norte de Canadá. Entre los cestodos reconocen a *Dipyllobothrium ursi*, elemento infestante que parasita a la especie tras comer peces que contienen los pleurocercoides. Este mismo género fue reconocido por Worley y otros (1976) en 16 ejemplares de una muestra de 66 osos grizzly, y todos los animales parasitados procedían del ecosistema de Yellowstone.

Choquette et al. (1969) también encuentran a *Taenia krubbei*, en 2 de los 21 osos procedentes del norte de Canadá, y Worley y otros (1976) detectan al género *Taenia*, sin describir la especie, en 14 de los 66 ejemplares procedentes de Montana. Otros nematodos parásitos descritos en Canadá y Montana son: *Baylisascaris transfuga*, *Uncinaria yukonensis* y la filaria *Dirofilaria ursi*, esta última también muy frecuente en los osos de Alaska.

La triquina (*Trichinella spiralis*) es muy común en el oso pardo de Norteamérica, como demuestra que se presenta en 10 de los 20 ejemplares analizados por Rausch y otros (1956), en 21 de 24 animales del norte de Canadá (Choquette et al., 1969), y en 103 de 141 osos de Montana (Worley y otros, 1976). Las larvas enquistadas en la carne del oso, si no son destruidas por el proceso de cocinado, pueden infectar al hombre. Se cree que la triquinosis se mantiene en las poblaciones oseras más como consecuencia del canibalismo y de la ingesta de carroñas de otros carnívoros que por comer en vertederos.

Hay pocos artrópodos parásitos del grizzly. Los principales son pulgas del género *Chaetopsylla*: *C. setosa* en ejemplares de Columbia Británica (Holland, 1949) y *C. tuberculiceps ursi* en osos de Alaska y del Canadá occidental (Worley et al., 1976).

La única garrapata encontrada en el grizzly es *Dermacentor andersoni* (Rogers y Rogers, 1976).

No está estudiado el papel que juegan los protozoos parásitos en las poblaciones del grizzly, y apenas se conocen enfermedades de tipo bacteriana, fúngica o viral, más por falta de investigación que por pensar en una gran resistencia de la especie ante enfermedades. Coccidios como *Eimeria ursi* y *Isospora fonsecai* se han encontrado en osos pardos de Rusia, y oocistos de coccidios aparecen en los excrementos del grizzly (Worley et al., 1976).

Neiland (1975) encuentra gran porcentaje de osos del Brooks Range (Alaska) con anticuerpos de *Brucella suis* tipo 4, el agente de la brucelosis en los caribúes. Esta exposición a la brucelosis por predación o contagio a partir del caribú puede ser importante en determinar la dinámica de población ursina.

Se ha observado infección mortal por *Clostridium sordellii* en un oso capturado en una trampa ilegal (Balseiro et al., 2013)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-02-2014; 2. Alfredo Salvador. 29-03-2017

Actividad

Los osos en la Montaña Cantábrica (Clevenger y Purroy, 1988) están activos una media de 9 a 10 meses, muy diferente de los solo 6 a 8 meses típicos de Fenoscandia y América del Norte.

Observaciones realizadas en la Cordillera Cantábrica entre 1998 y 2007 han puesto de manifiesto que hembras con crías de un año e individuos jóvenes solitarios están activos, se desplazan y se alimentan en invierno, no entrando en hibernación (Nores et al., 2010)¹.

En el parque nacional de Plitvice, dos osos estuvieron activos un 50-60% del tiempo entre julio y octubre, grado de actividad que descendió a un 40% durante noviembre y diciembre. Más datos de esta zona muestran que los niveles altos de actividad ocurren en mayo (64%) y septiembre (58%).

Los datos de Clevenger (1990, 1991c), de seguimiento de un macho marcado en Riaño (León), ofrecen una actividad máxima (43%) durante el celo, seguida del otoño-invierno (39%) y del período poshibernal (31%). La actividad no cesa enteramente (5%) durante el letargo, momento en el que se registran movimientos ocasionales entre la osera y sus inmediaciones. Aglutinando los datos de la totalidad del período no hibernante, la pauta de actividad diaria muestra dos cúspides: una, muy acusada, a las 8.00 h, y otra, igualmente intensa pero de mayor duración, que sucede entre 17.00 y 21.00 h, observaciones que señalan un comportamiento crepuscular del oso cantábrico. El patrón de primavera, al salir del osil, presenta dos picos de actividad, a las 6.00 y 20.00-22.00 h, con casi completa inacción entre 13.00 y 16.00 h. Durante el celo, de junio a agosto, hay dos máximos activos a las 5.00-7.00 h y 20.00 h respectivamente, y una actividad ínfima a mediodía. En el otoño-invierno el ciclo nictameral se asemeja al de las épocas poshibernal y de celo, con inacción entre 10.00 y 14.00 h. Sin embargo, en el tercer otoño-invierno de radioseguimiento, el oso se mostró más diurno,

con un grado casi constante de actividad entre 7.00 y 17.00 h, y actividad nocturna muy baja entre las 23.00 y 6.00 h.

Camarra (1989), tras recopilar datos de actividad descritos en estudios de radiotelemetría, distingue cinco fases: por la mañana, el oso se mueve poco, en especial a mediodía; a lo largo de la tarde, comienza a moverse; en el crepúsculo se desplaza mucho; a lo largo de la noche, tiende a reposar donde se encuentre; y, de mañana, vuelve a su querencia. También comenta que la especie depende mucho de la meteorología y que teme mucho al calor, prefiriendo activarse a temperaturas moderadas de 10 a 15°C o cuando llueve. Las relaciones sociales también influyen, puesto que los subadultos procuran comer a horas en las que reposan tanto las hembras con crías, muy activas, como los grandes machos dominantes. En las zonas muy humanizadas el oso propende a la nocturnidad.

Dominio vital

El tamaño del dominio vital (Clevenger, 1990) depende de la calidad del hábitat, la densidad de población y el sexo. Dominios de 3.000 km² son propios de machos habitantes de zonas de hábitat pobre (Cordillera Cantábrica y taiga boreal), con las hembras, en promedio, ocupando áreas de campeo de un tercio del tamaño típico de los ejemplares masculinos. Pequeños dominios, de unos 50 km², caracterizan hábitats ricos (como los de islas de Alaska pleotóricas en salmones y carroñas) y a poblaciones oseras muy densas.

En las regiones de tundra o de montaña alpina, caso de Yellowstone, los osos explotan superficies de entre 1.500 y 2.600 km² (Craighead, 1979): Los osos más sedentarios del mundo son los de la isla de Kodiak, pródiga en recursos alimenticios (salmones y carroñas de cetáceos y focas), y aquí los dominios vitales son entre 10 y 40 km², por lo general tres veces más extensos en machos que en hembras.

Palomero (1993), tras seguir una osa con dos crías en Palencia, entre el 21 de septiembre de 1991 y el 11 de mayo de 1992, describe un área de localizaciones de 50,9 km², con un uso preferencial de bosques de roble albar y melojo e infrautilización de matorrales y pastizales. Este grupo familiar se disgregó en la segunda primavera. Palomero y otros (1993) observan un área de 3,87 km² recorrida en 57 días por tres oseznos huérfanos en Somiedo, en manchas de avellanar cercanas a la osera en un hayedo calizo. Se mantuvieron cohesionados en una pequeña área, previamente conocida, para aumentar su seguridad y evitar peligrosos encuentros con osos adultos.

Clevenger (1990, 1991b) informa del dominio vital acumulativo del oso radiomarcado en Riaño (León), que supuso 2.477 km² entre 1985 y 1989. Este ejemplar utilizó en otoño-invierno dominios vitales estacionales de 39, 39 y 88 km² (respectivamente en 1985-86, 86-87 y 1988), con alta intensidad de uso de parajes abundantes en montanera o en frutos de manzana silvestre y cercanía de carroñas de vacuno. En el momento de pos-hibernación los dominios vitales registrados fueron de 50 y 69 km², en 1987 y 1988, con uso intensivo de pastizales montanos y brote fresco de la gramínea *Deschampsia flexuosa*. Los dominios vitales correspondientes a la época de reproducción fueron de 145 km² en 1987, aunque esta temporada se infravaloró el areal ocupado por pérdida de contacto con el animal marcado, y de 1.272 km² en 1988, cuando este oso descendió desde Picos de Europa a las repoblaciones de pino de Río Camba y los llanos cultivados del Valderaduey, a unos 50 km del punto en el que fue capturado. Los rastreos en nieve demuestran que el oso atraviesa grandes distancias antes de llegar a puntos de alimentación (hormigueros, parajes con abundante montanera) donde concentra su actividad de rebusca.

Camarra (1989), al comentar el uso del espacio por los osos de los Pirineos, identifica tres tipos de zona: a) un centro de actividad, de superficie restringida, frecuentado durante toda la vida y en el que el individuo se libra a las actividades vitales de alimentación y reproducción; b) varias zonas de frecuentación estacional, a donde se dirige a buscar alimento o hibernar; y, c) zonas de tránsito regular o corredores que conectan las superficies ya descritas. El seguimiento de las actividades de Papillon, un oso residente en los valles pirenaicos de Aspe y Ossau, ha mostrado que prefiere moverse por un dominio de unas 14.000 ha, en el entorno del monte en el que nació, pero combinándolo con extensas correrías fuera de este sector central de actividad en el que cruza puertos de montaña a más de 2.000 m de altitud, utilizando regularmente senderos y crestas montanas.

En los Pirineos (Equipo Técnico Oso, 2007), tras estudiar los desplazamientos de ejemplares seguidos por radiotelemetría, el macho Balou frecuentó un área de 2.400 km², mientras que la hembra Hvala tuvo un dominio vital de 70 km².

El dominio vital de un macho introducido en Pirineos tuvo un tamaño medio de 993 km² y un tamaño medio que varió entre años desde 219 a 1.591 km² (Palazón et al., 2012)¹.

El muestreo genético de pelos y excrementos de algunos ejemplares cantábricos indican que pueden tener dominios vitales de 3.500 km² (Naves, 2016)².

Movimientos

La movilidad del oso pardo depende del sexo y de la estación del año. En la Montaña Cantábrica se disponen de los datos de Clevenger (1990,1991b) siguiendo los movimientos de un macho radiomarcado en el núcleo oriental (419 radiolocalizaciones a lo largo de un período de 29 meses). Durante los tres años de investigación, las distancias diarias recorridas variaron entre 100 metros y cerca de 30 km, con una media de 1,6 km. Un 10% de los movimientos superaron los 4 km, mientras que el 75% fueron igual o inferiores a 2 km. Las máximas distancias medias mensuales ocurrieron en junio y julio (6,2 y 3,1 km, respectivamente) y las mínimas, de solo 100 metros en el pre y posletargo de enero y marzo.

Los mayores movimientos estacionales ocurrieron durante el celo (media: 2,8 km) y difieren significativamente de los correspondientes a la poshibernación (media: 1,2 km) y al otoño-invierno (media: 0,9 km).

Roth y Huber (1986), en el parque nacional de Plitvice, describen con dos osos pardos localizaciones diarias consecutivas que promedian 2 km, con rango de variación entre 0,4 y 6,2 km. Roth (1983) comprueba con tres ejemplares del Trentino (Italia) y uno de Plitvice (Yugoslavia) que la distancia media recorrida diariamente es de 1,7 km (rango: 0,1 – 8,7 km); 80% de los desplazamientos oscilaban entre 0,3 y 3,8 km.

En Norteamérica, la distancia media diaria en Yellowstone (Knight et al., 1984) fue de 1,3 km en machos adultos, mientras que en Brooks Range, Alaska (Reynolds, 1980), para el mismo sexo, el recorrido medio alcanzó los 4 km diarios. La media de movimientos diarios de 23 osos grizzly radioequipados en Nelchina Basin, Alaska (Ballard y otros, 1982), osciló entre 2,9 y 27,2 km, a finales de mayo y en junio. Los machos promediaron 7,7 km por día y las hembras 7,0, en ambos casos una actividad locomotora intensa que se cree asociada con la búsqueda alimentaria y la reproducción.

Los movimientos más veloces y directos ocurren cuando un oso localiza por el olfato una carroña (Summer y Craighead, 1973), caso de un macho subadulto en Yellowstone que cruzó un espacio en línea recta de 30 km en 36 horas.

En las traslocaciones (Servheen y Lee, 1979), los machos se mueven mucho más que las hembras, sean de edad adulta o subadulto, y tienden a retornar al punto de captura. Sobre 145 traslocaciones de oso grizzly en el parque nacional de Yellowstone, a variable distancia de las zonas de campada donde fueron capturados por precaución hacia los turistas, un 68% retornaron al lugar de origen.

Patrón social y comportamiento

La enorme movilidad del oso pardo está relacionada con la ausencia de territorios defendidos y el funcionamiento de una jerarquía lineal que permite libertad de tránsito y una máxima explotación de ricas fuentes de alimento (Craighead y Mitchell, 1987; Camarra, 1989; Clevenger, 1990).

Tanto en el oso pardo como en el grizzly (Craighead y Mitchell, 1987), la superposición de dominios totales y estacionales y sus movimientos extensivos en búsqueda de alimento, encames diurnos y cubiles de invernada, no se caracterizan por ninguna defensa territorial. El orden social inherente a las poblaciones oseras impide la necesidad de poseer territorios. Los adultos agresivos sí defienden sus presas y escogen los mejores terrenos de alimentación hasta que no tienen hambre, momento en el que otros ejemplares comparten la presa o el enclave nutricional. Por ejemplo, en Yellowstone, se conoce el caso de una carroña de bisonte

adulto al principio defendida por un macho alfa, pero que, a lo largo de varios días, fue utilizada por diversos osos, incluso con acceso simultáneo de 23 individuos que se la repartieron casi sin enfrentamientos.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-02-2014; 2. Alfredo Salvador. 29-03-2017

Bibliografía

- Alcántara de la Fuente, M. (1999). El oso pardo en el Pirineo. *Naturaleza Aragonesa*, 4: 38-43.
- Alonso, M., Toldrá, L. X. (1993). El oso pardo en Cataluña. 339-350. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- Anónimo (2000). Estrategia para la conservación del oso pardo cantábrico. Pp. 185-205. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Arilla, M., Rosell, J., Blasco, R., Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T. R. (2014). The 'Bear' Essentials: Actualistic Research on *Ursus arctos arctos* in the Spanish Pyrenees and Its Implications for Paleontology and Archaeology. *Plos One*, 9 (7): e102457.
- Ballard, W. B. (1982). *Grey wolf – brown bear. Relationships in the Nelchima Basin of South Cenral Alaska*. Pp. 71-80. En: Harrington, F. H., Paquet, P. C. (Eds.). *Wolves of the world*.
- Ballard, W. B., Millar, S. D., Speaker, T. H. (1982). Home range, daily movements and reproductive biology of Brown Bear in southcentral Alaska. *Can. Field Nat.*, 96:1-5.
- Ballesteros, F., Blanco, J. C., Cortés, Y., Doadrio, I., García-Serrano, A., Herrero, J., Nores, C., Palomero, G. (2006). Diagnóstico y propuestas de conservación. Pp. 93-126. En Palomero, G., Ballesteros, F., Herrero, J., Nores, C. (Ed.). *Demografía. Distribución. Genética y Conservación del Oso Pardo Cantábrico*. Fundación Oso Parso. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Ballesteros, F., Blanco, J. C., García Lorenzo, J. L., Gómez Manzanedo, M., Gurrutxaga, M., Gutiérrez, V., Nores, C., Palazón, S., Palomero, G., Piñuela, M., Rafa, M., Rosell, C., Ruiz, G., Saura, S., Simón, M. A., Urchaga, A. (2012). Recomendaciones básicas para la definición de corredores y la desfragmentación de infraestructuras para el oso pardo. Pp. 183-193. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (2016). Mejoran las perspectivas del oso en el oriente cantábrico. *Quercus*, 370: 20-25.
- Balseiro, A., Oleaga, A., Polledo, L., Aduriz, G., Atxaerandio, R., Kortabarria, N., García Marín, J. F. (2013). *Clostridium sordellii* in a Brown Bear (*Ursus arctos*) from Spain. *Journal of Wildlife Diseases*, 49 (4): 1047-1051.
- Bath, A. J. (2000). Human dimensions in large carnivore management: implications for managing large carnivores in Spain. Pp. 43-49. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.
- Berducou, C., Faliu, L., Barrat, J. (1982). Le régime alimentaire de l'ours brun des Pyrénées. *Buul. Mens. ONC* 54:34-45.

Berducou, C., Faliu, L., Barrat, J. (1983). The food habits of the brown bear in the national park of the western Pyrenees (France) as revealed by faeces analysis. *Acta Zoologica Fennica*, Supplement No. 174: 153-156.

Blanco, J. C. (2012). Buenas prácticas para hacer compatibles las actividades de ocio con la conservación del oso en los corredores. Pp. 161-173. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

Blanco, J. C., Ballesteros, F. (2012). Reducción del impacto de las infraestructuras lineales sobre los osos. Pp. 57-81. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

Blanco, J. C., Ballesteros, F., García-Serrano, A., Herrero, J., Nores, C., Palomero, G. (2011). Behaviour of brown bears killing wild ungulates in the Cantabrian Mountains, Southwestern Europe. *European Journal of Wildlife Research*, 57 (3): 669-673.

Bocherens, H., Argant, A., Argant, J., Billiou, D., Cregut-Bonnoure, E., Donat-Ayache, B., Philippe, M., Thion, M. (2004). Diet reconstruction of ancient brown bears (*Ursus arctos*) from Mont Ventoux (France) using bone collagen stable isotope biogeochemistry (C-13, N-15). *Canadian Journal of Zoology*, 82 (4): 576-586

Bouvet, J., Taberlet, P. (2001). Genetique moleculaire et observations sur le terrain au secours de l'ours des Pyrenees. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 126 (1-2): 179-188.

Braña, F., Campo, J. C., Lastra, C. (1979). Sobre el oso pardo en la Cordillera Cantábrica: Situación actual y datos de alimentación. Pp. 91-101. En: *La grande faune pyreneenne et des montagnes d'Europe*. Ed. F. I. E. P., Pau.

Braña, F., Naves, J., Palomero, G. (1993). Hábitos alimenticios y configuración de la dieta del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp. 81-103. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Cabrera, A. (1914). *Fauna ibérica. Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.

Calleja Marcos, D., García, J. I. M. (1997). Cedenat denuncia la mala gestión de los fondos para proteger al oso en Galicia. *Quercus*, 133: 42-43.

Calvignac, S., Hughes, S., Tougard, C., Michaux, J., Thevenot, M., Philippe, M., Hamdine, W., Hänni, C. (2008). Ancient DNA evidence for the loss of a highly divergent brown bear clade during historical times. *Molecular Ecology*, 17: 1962–1970.

Camarra, J. J. (1986). Changes in brown bear predation on livestock in the western French Pyrénées from 1968 to 1979. *Int. Conf. Bear Res. And Manage.*, 6:183-186.

Camarra, J. J. (1989). *L'ours brun*. Hatier, París.

Camarra, J. J. (1990). L'Ours dans les Pyrénées : Suivi de la population de 1979 a 1988. *Bull. Mens. Office Nacional de la Chasse*, 142: 26-33.

Campo, J. C., Marquínez, J., Naves, J., Palomero, G. (1984). Distribución y aspectos poblacionales del oso pardo (*Ursus arctos*) en la Cordillera Cantábrica. *Acta Biologica Montana*, 4: 371-381.

Campo, J. C., Marquínez, J., Naves, J., Palomero, G. (1986). Les dégats des ours. *Acta Biologica Montana*, 6: 99-103.

Caussimont, G., Fillat, F. (1986). El oso pardo en el Pirineo navarro y aragonés: primeros resultados de una investigación de campo: 1983-1986. *Pirineos*, 128: 129-140.

Caussimont, G., García-Serrano, A., Herrero, J. (1993). El oso pardo en Aragón y Navarra. Pp. 323-338. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Chapron, G., Quenette, P. Y., Legendre, S., Clobert, J. (2003). Which future for the French Pyrenean bear (*Ursus arctos*) population ? An approach using stage-structured deterministic and stochastic models. *Comptes Rendus Biologiques*, 326: 174-182.

Choquette, L. P. E., Gibson, G. G., Pearson, A.M. (1969). Helminths of the grizzly bear, *Ursus arctos* K., in northern Canada. *Canad. J. Zoology*, 47: 167-170.

Ciarniello, L. M., Boyce, M. S., Heard, D. C., Seip, D. R. (2007). Components of grizzly bear habitat selection: density, habitats, roads, and mortality risk. *The Journal of Wildlife Management*, 71: 1446-1457.

Clevenger, A. P. (1990). *Biología del oso pardo (Ursus arctos) en la Cordillera Cantábrica*. Tesis Doctoral. Universidad de León.

Clevenger, A. P. (1991a). Hábitos alimenticios. Pp. 29-46. En: Clevenger, A. P., Purroy, F. (Eds.). *Ecología del oso pardo en España*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, 4. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

Clevenger, A. P. (1991b). Movimientos y dominio vital. Pp. 47-72. En: Clevenger, A. P., Purroy, F. (Eds.). *Ecología del oso pardo en España*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, 4. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

Clevenger, A. P. (1991c). Pautas de actividad. Pp. 73-84. En: Clevenger, A. P., Purroy, F. (Eds.). *Ecología del oso pardo en España*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, 4. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

Clevenger, A. P., Campos, M. A., Hartasánchez, A. (1994). Brown bear *Ursus arctos* predation on livestock in the Cantabrian Mountains, Spain. *Acta Theriologica*, 39 (3): 267-278.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J. (1988). *El oso en León*. Servicio de Publicaciones. Universidad de León.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J. (1996). Sign surveys for estimating trend of a remnant brown bear *Ursus arctos* population in northern Spain. *Wildlife Biology*, 2 (4): 275-281.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J. (1991). Demografía del oso pardo (*Ursus arctos*) en la Cordillera Cantábrica. *Ecología*, 5: 243-256.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J., Campos, M. (1997). Habitat assessment of a relict brown bear *Ursus arctos* population in northern Spain. *Biological Conservation*, 80 (1): 17-22.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J., Naves Cienfuegos, J., Nores Quesada, C. (1999). Status and management of the brown bear in eastern and western Cantabria, Spain. Pp. 100-110. En: Servheen, C., Herrero, S., Peyton, B. (Eds.). *Bears: status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J., Pelton, M. R. (1992). Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use in the Cantabrian Mountains, Spain. *Mammalia*, 56 (2): 203-214.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J., Pelton, M. R. (1992). Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains, Spain. *Journal of Mammalogy*, 73 (2): 415-421.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J., Saenz de Buruaga, M. (1992). Copulation of wild European brown bears (*Ursus arctos*), with comments on the breeding behaviour of the one adult male. *Mammalia*, 56 (1): 3-8.

Clevenger, A. P., Purroy, F. J., Saguillo, S. (1989). Ecoethologie d'un ours cantabrique: données obtenues sur trois années de radiopistage. *Acta Biologica Montana*, Supplement No. 9: 31-37.

- Clevenger, A. P., Waltho, N. (2000). Factors influencing the effectiveness of wildlife underpasses in Banff National Park , Alberta , Canada . *Conservation Biology*, 14: 17-56.
- Cole, F. G. (1972) Preservation and management of grizzly bears in Yellowstone National Park. Pp. 274-288. En: Herrero, S. (Ed.). *Bears: their biology and management*. IUCN New Ser. 23. Morgues.
- Comisión Nacional de Protección de la Naturaleza (2001). *Estrategia para la conservación del oso pardo cantábrico (Ursus arctos) en España*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Comission Européenne (1998). *La conservation de l'ours brun dans l'Union Européenn : actions cofinancées par LIFE-Nature*. Comisión Europea. Luxemburgo.
- Cordero del Campillo, M. (Ed.) (1977). *Comisión para la compilación del índice-catálogo de zooparásitos ibéricos*. III. Cestodos. IV. Nematodos. Anejos. Estación Agrícola Experimental de León, León. 207 pp.
- Cordero del Campillo, M., Castañón Ordóñez, L., Reguera Feo, A. (1994). *Índice catálogo de zooparásitos ibéricos*. Segunda edición. Universidad de León, León. 650 pp.
- Couturier, M. (1954). *L'ours brun*. Ed. Arthaud, Grenoble. 904 pp.
- Cowan. I. McT. (1972). The status and conservation of bears (Ursidae) of the world, 1970. Pp. 343-367. En: Herrero, S. (Ed.). *Bears: their biology and management*. IUCN New Ser. 23. Morgues.
- Craighead, F. C. (1979). *Track of the grizzly*. Sierra Club, San Francisco .
- Craighead, J. J., Hornocker, M. G., Craighead, F. C. Jr. (1969). Reproductive biology of young female grizzly bears. *J. Reprod. Fert. Supp.*, 6: 447-475.
- Craighead, J. J., Mitchell, J. A. (1987). Grizzly Bear, *Ursus arctos*. Pp. 515-556. En: Chapman, J. A., Feldhamer, G. A. (Eds.). *Wild Mammals of North America . Biology, Management, and Economics*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Craighead, J. J., Varney, J. R., Craighead, F. C. Jr. (1974). A population analysis of the Yellowstone grizzly bears. *Bull 40. For. And Conserv. Exp. Stn. Sch. For. Univ. Montana , Missoula .*
- De Zulueta, J. (2000). La conservación del oso pardo en Asturias. Pp. 133-138. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.
- Dean, F. C. (1976). Aspects of grizzly bear population ecology in Mount McKinley , National Park. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, 3: 111-119.
- Del Campo, J. C., Marquínez, J., Naves, J., Palomero, G. (1984). Distribución y aspectos poblaciones del oso pardo (*Ursus arctos*) en la Cordillera Cantábrica. *Acta Biologica Montana*, Supplement No. 4: 371-381.
- Del Campo, J. C., Marquínez, J., Naves, J., Palomero, G. (1990). The brown bear in the Cantabrian Mountains. *Aquilo Ser. Zoologica*, 27: 97-101.
- Dendaletche, C. (1981). Connaissance de l'ours brun des Pyrenees etat actuel. *Bulletin d'Ecologie*, 12 (4): 365-372.
- Dendaletche, C. (1986). *L'ours brun. Pyrénées, Abruzzes, Monts, Cantabriques, Alpes du Trentin*. Acta Biologica Montana, nº 6.

- Dittrich, L., Kronberger, H. (1962). Biologische-Anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie des Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderer Ursiden in Gefangenschaft. *A. Saugetierk* 28 (3).
- Egbert, A. L. (1978). *The social behavior of brown bears at MacNeil River, Alaska*. Tesis doctoral. Utah State University, Logan.
- Ellerman, J. R., Morrison-Scott, T. C. S. (1966). *Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946*. Second edition. British Museum (Natural History), London.
- Equipo Técnico Oso (2007). Desplazamientos estacionales de los osos seguidos por radiotelemetría. *Urdus*, 17: 2.
- Etchelecou, A. (1990). L'ours brun des Pyrenees occidentales: une dynamique demographique compromise par une mortalite anormale (bilan 1968 - 1990). *Revue Geographique des Pyrenees et du Sud-Ouest*, 61 (1): 9-27.
- Faliu, L., Berducou, C., Barrat, J. (1980). La regime carnivore de l'ours des Pyrenees. Etude preliminaire. *Ciconia*, 4 (1): 21-32.
- Fernández-Gil, A., Naves, J., Ordiz, A., Quevedo, M., Revilla, E., Delibes, M. (2016). Conflict Misleads Large Carnivore Management and Conservation: Brown Bears and Wolves in Spain. *Plos One*, 11 (3): e0151541.
- Fernández-Gil, A., Ordiz, A., Naves, J. (2010). Are Cantabrian brown bears recovering? *Ursus*, 21 (1): 121-124.
- Fernández Valero, E. (2000). *Distribución, ecología y tendencia poblacional del oso pardo (Ursus arctos) en la Cordillera Cantábrica*. Tesis doctoral. Universidad de León.
- Fernández, J. (2006). Marcas del oso pardo sobre árboles postes de Riaño. *Quercus*, 239: 18-23.
- Fernández-Gil, A., Naves, J., Delibes, M. (2006). Courtship of brown bears *Ursus arctos* in northern Spain: phenology, weather, habitat and durable mating areas. *Wildlife Biology*, 12 (4): 367-373.
- García, P., Lastra, J., Marquínez, J., Nores, C. (2007). Detailed model of shelter areas for the Cantabrian brown bear. *Ecological Informatics*, 2 (4): 297-307.
- García Gaona, J. F., Naves Cienfuegos, J. (2000). Relación de actividades humanas en las áreas oseras de Asturias (NW de España). Pp. 139-147. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.
- García-Gaona, J. F., Roy, E. (1993). Daños del oso en la Cordillera Cantábrica. Pp. 289-307. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- García-Garitaigoitia, J. L., Rey, I., Doadrio, I. (2007). Variabilidad genética. Pp. 71-90. En: Palomero, G., Ballesteros, F., Herrero, J. y Nores, C. (Eds.). *Demografía. Distribución. Genética y Conservación del Oso Pardo Cantábrico*. Fundación Oso Pardo. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- García Lorenzo, J. L. (2012). La importancia de un escenario social favorable para la conservación del oso pardo. El proyecto Life+ Corredores oso. Pp. 175-180. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

García-Vázquez, A., Pinto Llona, A. C., González-Fortes, G. M., Grandal-D'Anglade, A. (2015). Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. *Spanish Journal of Palaeontology*, 30 (1): 161-183.

Garitagoitia, F. (2000). Descripción de encame de oso pardo (*Ursus arctos*) construido en lo alto de un mostajo (*Sorbus aria*) en la Cordillera Cantábrica. *Galemys*, 12 (2): 40-44.

Garzón, P., Palacios, F. (1979). Datos preliminares sobre la alimentación del oso pardo (*Ursus arctos pyrenaicus* Fischer, 1899) en la Cordillera Cantábrica. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 8 (15): 61-68.

Genovesi, P., Dupré, E., Pedrotti, L. (2009). Feasibility study for the re-introduction of the brown bear in the Italian Central Alps . Pp. 51-80. En: Layna, F. J., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.

Glenn, L. P., Lentfer, J. W., Faro, J. B., Miller, L. H. (1975). Reproductive biology of female brown bears, McNeil River, Alaska. Pp. 381-390. En: Pelton, M., Lentfer, J., Folk, E. (Eds.). *Bears: their biology and management*. IUCN New Series 40, Morgues.

Gómez Manzanedo, M., Reque, J. A. (2012). Gestión de las masas arboladas. Pp. 83-116. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

Gómez Manzanedo, M., Urchaga, A. (2012). Fichas de árboles y arbustos a utilizar en plantaciones en áreas oseras. Pp. 117-143. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

Gómez Manzanedo, M., Urchaga, A., Roig, S., San Miguel, A. (2012). Gestión de la vegetación arbustiva y herbácea. Pp. 145-159. En: San Miguel, A., Ballesteros, F., Blanco, J. C., Palomero, G. (Eds.). *Manual de buenas prácticas para la gestión de corredores oseros en la Cordillera Cantábrica*. Fundación Oso Pardo. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie especies amenazadas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

González, E. G., Blanco, J. C., Ballesteros, F., Alcaraz, L., Palomero, G., Doadrio, I. (2016). Genetic and demographic recovery of an isolated population of brown bear *Ursus arctos* L., 1758. *Peerj*, 4: e1928.

Hartasánchez, A., Hartasánchez, R. (1998). Campaña de seguimiento del oso pardo en la cordillera Cantábrica. *Quercus*, 146: 20-22.

Hartasánchez, A., Pando, D., Purroy, F. J., Magadán, J. R. (2006). Las carroñas del ganado extensivo, vitales para el oso pardo. *Quercus*, 246: 10-16.

Herrero, J., Alcántara, M. (1996). Seguimiento coordinado de oso pardo en el Pirineo occidental aragonés durante 1995. *Lucas Mallada*, 8: 99-108.

Herrero, S. M. (1972). Aspects of evolution and adaptation in American black bears (*Ursus americanus* Pallas) and brown and grizzly bears (*U. arctos* Linné) of North America . Pp. 221-231. En: Herrero, S. (Ed.). *Bears: their biology and management*. IUCN New Ser. 23. Morgues.

Herrero, S., Hamer, D. (1977). Courtship and copulation of a pair of grizzly bears with comments on reproductive plasticity and strategy. *J. Mammalogy*, 58: 441-444.

Holland, G. P. (1949). *The Siphonaptera of Canada*. Can. Dept. Agric. Publ. 817, Tech. Bull. 70.

- Huber, D., Roth, H. U. (1986). Home ranges and movements of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, 6: 93-97.
- Jakubiec, Z. (1993). *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 – Braunbär. Pp. 254 - 300. En: Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Stubbe, M., Krapp, F. (Eds.). Band 5. Raubsäuger – Carnivora (Fissipedia). Teil I: Canidae, Ursidae, Procyonidae, Mustelidae 1. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Knight, R. R., Mattson, D. J., Blanchard, B. M. (1984). Movements and habitat use of the Yellowstone grizzly bear. *U.S. Dept. Int. Interagency grizzly bear study team*. Bozeman MT.
- Lalleroni, A., Quenette, P. Y., Daufresne, T., Pellerin, M., Baltzinger, C. (2017). Exploring the potential of brown bear (*Ursus arctos arctos*) as a long-distance seed disperser: a pilot study in South-Western Europe. *Mammalia*, 81 (1): 1-9.
- Le Franc, M. N., Moss, M. B., Patnode, K. A., Sugg, W. C. (1987). *Grizzly bear compendium*. Fish and Wildlife Service, Missoula, Montana.
- Lorenzini, R., Posillico, M., Lovari, S., Petrella, A. (2004). Non-invasive genotyping of the endangered Apennine brown bear: a case study not to let one's hair down. *Animal Conservation*, 7: 199-209.
- Lozano, J., Fuente, U., Atienza, J. C., Cabezas, S., Aransay, N., Hernández, C., Virgós, E. (Coord.) (2016). *Zonas Importantes para los Mamíferos (ZIM) de España*. SECEM-Tundra Ediciones, Castellón. 780 pp.
- Marquínez, J., García, P., Naves, J., Ruano, A. (1993). Aplicación de un sistema de información geográfica (S.I.G.) a la metodología de análisis de la calidad del hábitat para el oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp. 201-221. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- Marquínez, J., Naves, J., Palomero, G. (1986). El problema de la supervivencia de las pequeñas poblaciones de oso pardo: el caso de las poblaciones cantábricas. *Jornadas sobre la Conservación de la Naturaleza en España. Libro de Ponencias y Comunicaciones*. Oviedo: 193-196.
- Martín, E., Muñiz, L., Pacheco, M. (2008). *Estudio sobre parásitos gastrointestinales en el oso pardo cantábrico*. Informe inédito, FAPAS. Llanes, Asturias.
- Martin, J., Revilla, E., Quenette, P. Y., Naves, J., Allaine, D., Swenson, J. E. (2012). Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data. *Journal of Applied Ecology*, 49 (3): 621-631.
- Martínez Cano, I., González Taboada, F., Naves, J., Fernández-Gil, A., Wiegand, T. (2016). Decline and recovery of a large carnivore: environmental change and long-term trends in an endangered brown bear population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 283: 20161832.
- Martinka, C. J. (1976). Ecological role and management of grizzly bear in Glacier National Park, Montana. Pp. 147-156. En: Pelton, M., Lentfer, J., Folk, G. (Eds.). *Bears: their biology and management*. IUCN New Series 40. Morges.
- Mateo-Sánchez, M. C., Balkenhol, N., Cushman, S., Pérez, T., Domínguez, A., Saura, S. (2015a). A comparative framework to infer landscape effects on population genetic structure: are habitat suitability models effective in explaining gene flow? *Landscape Ecology*, 30 (8): 1405-1420.
- Mateo-Sánchez, M. C., Balkenhol, N., Cushman, S., Pérez, T., Domínguez, A., Saura, S. (2015b). Estimating effective landscape distances and movement corridors: comparison of habitat and genetic data. *Ecosphere*, 6 (4): 59.

- Mateo-Sánchez, M. C., Cushman, S. A., Saura, S. (2014). Connecting endangered brown bear subpopulations in the Cantabrian Range (north-western Spain). *Animal Conservation*, 17 (5): 430-440.
- Mateo-Sánchez, M. C., Gastón, A., Ciudad, C., García-Viñas, J. I., Cuevas, J., López-Leiva, C., Fernández-Landa, A., Algeet-Abarquero, N., Marchamalo, M., Fortin, M. J., Saura, S. (2016). Seasonal and temporal changes in species use of the landscape: how do they impact the inferences from multi-scale habitat modeling? *Landscape Ecology*, 31 (6): 1261-1276.
- McLellan, B. N., Servheen, C., Huber, D. (2008). *Ursus arctos*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.
- McLellan, B. N., Shackleton, D. M. (1988). Grizzly bears and resource extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use and demography. *Journal of Applied Ecology* 25: 451-460.
- Murie, A. (1981). *The grizzlies of Mount McKinley*. University of Washington Press, Seattle.
- Mysterud, I. (1983). Characteristics of summer beds of European brown bears in Norway. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, 5: 208-222.
- Naves, J. (1998). *Demografía y viabilidad de la población occidental de osos pardos Ursus arctos de la Cordillera Cantábrica*. Tesis doctoral. Universidad de Oviedo.
- Naves, J. (2016). El Oso pardo. Pp. 27-49. En: Lozano, J., Lacasa, M. (Eds.). *El libro de los carnívoros*. Photodigiscoping, Barcelona. 323 pp.
- Naves, J., Fernández-Gil, A. (2002). *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. Oso pardo. Pp. 282-285. En: Palomo, L. J., Gisbert, J. (Eds.). *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – SECEM – SECEMU, Madrid. 564 pp.
- Naves, J., Fernández-Gil, A. (2007). *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. Pp. 321-323. En: Palomo, L. J., Gisbert, J., Blanco, J. C. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General Para la Biodiversidad – SECEM – SECEMU, Madrid. 586 pp.
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Delibes, M. (2007). Effects of recreation activities on a brown bear family group in Spain. *Ursus*, 12: 135-139.
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Rodríguez, C., Delibes, M. (2006). Brown bear food habits at the border of its range: a long-term study. *Journal of Mammalogy*, 87 (5): 899-908.
- Naves, J., Fernández-Gil, A., Ruiz-Bascarán, M., García-Gaona, J. F., Del Campo, J. C., Delibes, M. (2001). Rescate y retorno a estado salvaje de un oso pardo en Asturias (España). *Galemys*, 13 (Número Especial): 85-92.
- Naves, J., Palomero, G. (1989). The brown bear in the Cantabrian Mountains : a case study. *Council of Europe Environmental Encounters Series*, 6: 47-51.
- Naves, J., Palomero, G. (1993a). Tipología y características ambientales de los encames diarios de oso en la Cordillera Cantábrica. Pp. 183-194. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- Naves, J., Palomero, G. (1993b). Ecología de la hibernación del oso en la Cordillera Cantábrica. Pp. 147-181. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- Naves, J., Palomero, G. (1993c). Distribución del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp. 35-46. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- Naves, J., Ruano, A. (1993). Muestreo y características de las zonas de refugio: el caso de la población occidental de osos cantábricos. Pp. 195-200. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Naves, J., Wiegand, T., Fernández, A., Stephan, T. (1999). *Riesgo de extinción del oso pardo cantábrico. La población occidental*. Fundación Oso de Asturias. Oviedo.

Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E., Delibes, M. (2003). Endangered species constrained by natural and human factors: The case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology*, 17 (5): 1276-1289.

Neiland, K. A. (1975). Further observations on rangiferine brucellosis in Alaskan carnivores. *J. Wildl. Disease*, 11: 45-53.

Nores, C. (1993). Estimación de población del oso pardo en Asturias durante el siglo 19. Pp. 47-53. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Nores, C., Ballesteros, F., Blanco, J. C., García-Serrano, A., Herrero, J., Palomero, G. (2010). Evidence of non-hibernation in Cantabrian brown bears. *Acta Theriologica*, 55 (3): 203-209.

Nores, C., Naves, J. (1993). Distribución histórica del oso pardo en la península Ibérica. Pp. 13-33. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Nores, C., Palomero, G. (2000). Actividades cinegéticas y conservación del oso pardo en la cordillera cantábrica. Pp. 157-173. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.

Notario, R. (1964). *El oso pardo en España*. Ministerio de Agricultura. Madrid .

Ordiz, A., Rodríguez, C., Naves, J., Fernández, A., Huber, D., Kaczensky, P., Mertens, A., Mertzanis, Y., Mustoni, A., Palazón, S., Quenette, P.Y., Rauer, G., Swenson, J. E. (2007). Distance-based criteria to identify minimum number of brown bear females with cubs in Europe. *Ursus*, 18 (2): 158-167.

Palazón, S., Alonso, M., Ruiz-Olmo, J., Pomarol, M., Quenette, P. Y., Saint de la Maza , P., Nunes, J. (2002). Resultados de una traslocación de osos pardos de Eslovenia a los Pirineos Centrales. *Galemys*, 14 (2): 27-48.

Palazón, S., Batet, A., Afonso, I., Camps, D., Quenette, P. Y., Decaluwe, F., Ruiz-Olmo, J. (2012). Space use patterns and genetic contribution of a reintroduced male Brown bear (*Ursus arctos*) in the Pyrenees between 1997 and 2011: the risk of genetic dominance of few males in reintroduced populations. *Galemys*, 24: 93-96.

Palomero, G. (1993). Apuntes sobre la ecología de una osa con crías en Palencia. Pp. 105-121. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Palomero, G. (2000). La conservación del oso pardo en la Cordillera Cantábrica: los planes de recuperación. *Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra*, Serie Zoológica, 26: 129-135.

Palomero, G. (2007). *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. Pp. 324-326. En: Palomo, L. J., Gisbert, J., Blanco, J. C. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad – SECEM – SECEMU. Madrid.

Palomero, G., Aymerich, M., Callejo, A., García-Gaona, J. F., Rasines, J., Roy, E. (1993). Conservación del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp. 309-321. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Palomero, G., Ballesteros, F., Blanco, J. C., García-Serrano, A., Herrero, J., Nores, C. (2007). Evolución demográfica y espacial. Pp. 15-68. En: Palomero, G., Ballesteros, F., Herrero, J., Nores, C. (Eds.). *Demografía, Distribución, Genética y Conservación del Oso Pardo Cantábrico*. Fundación Oso Pardo. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

- Palomero, G., Ballesteros, F., Blanco, J. C., García-Serrano, A., Herrero, J., Nores, C. (2011). *Osas. El comportamiento de las osas y sus crías en la Cordillera Cantábrica*. Segunda edición. Fundación Oso Pardo, Fundación Biodiversidad, Madrid.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Nores, C., Blanco, J. C., Herrero, J., García-Serrano, A. (2007). Trends in number and distribution of brown bear females with cubs-of-the-year in the Cantabrian Mountains, Spain. *Ursus*, 18 (2): 145-157.
- Palomero, G., Ballesteros, F., Nores, C., Blanco, J. C., Herrero, J., García-Serrano, A. (2010). Are brown bears recovering in the Cantabrian Mountains? Reply to Fernandez-Gil et al. *Ursus*, 21 (1): 125-127.
- Palomero, G., Blanco, J. C., García, P., Palomero, G. (1993). Ecología y comportamiento de tres oseznos huérfanos en el Parque Natural de Somiedo (Asturias). Pp. 123-137. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.
- Palomero, G., Fernández, A., Naves, J. (1993). Demografía del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp. 55-79. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid .
- Parde, J. M., Camarra, J. J. (1992). *L'ours (Ursus arctos Linnaeus, 1758)*. Encyclopédie des Carnivores de France, nº 5, SFPEM. 43 pp.
- Parde, M. (1984). *Écologie de l'ours brun (Ursus arctos) dans les Pyrénées Centrales et Orientales. Application a la conservatio de ses biotopes*. Tesis Tercer Ciclo. Universidad de Toulouse.
- Pearson, A. M. (1975). The northern interior grizzly bear *Ursus arctos* L. *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. 34*.
- Peek, J. M., Pelton, M. R., Picton, H. D., Schoen, J. W., Zager, P. (1987). Grizzly bear conservation and management: a review. *Wildl. Soc. Bulletin* 15: 160-169.
- Pérez, T., Naves, J., Vázquez, J. F., Fernández-Gil, A., Seijas, J., Albornoz, J., Revilla, E., Delibes, M., Domínguez, A. (2014). Estimating the population size of the endangered Cantabrian brown bear through genetic sampling. *Wildlife Biology*, 20 (5): 300-309.
- Pérez, T., Naves, J., Vázquez, J. F., Seijas, J., Corao, A., Albornoz, J., Domínguez, A. (2010). Evidence for improved connectivity between Cantabrian brown bear subpopulations. *Ursus*, 21 (1): 104-108.
- Pérez, T., Vázquez, F., Naves, J., Fernández, A., Corao, A., Albornoz, J., Domínguez, A. (2009). Non-invasive genetic study of the endangered Cantabrian brown bear (*Ursus arctos*). *Conservation Genetics*, 10 (2): 291-301.
- Pollo, C. (2006). Tipología, estacionalidad, evolución temporal y distribución espacial de los daños atribuidos al oso pardo (*Ursus arctos*) en la provincia de León (1974-2005). *Galemys*, 18: 3-17.
- Primm, S. A. (1996). A pragmatic approach to grizzly bear conservation. *Conservation Biology*, 10: 1026-1035.
- Purroy, F. J. (1991). Daños a ganadería y agricultura. Pp. 125-130. En: Clevenger, A. P., Purroy, F. (Eds.). *Ecología del oso pardo en España*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Purroy, F. J., Clevenger, A. P., Gosta, L., Sáenz de Buruaga, M. (1988). Demografía de los grandes mamíferos (jabalí, corzo, ciervo, lobo y oso) de la Reserva Nacional de Caza de Riaño: análisis de la predación e incidencia en la ganadería. *Biología Ambiental*, 1: 375-387.
- Rausch, R. L. (1963). Geographic variation in size in North American brown bears, *Ursus arctos* L., as indicated by condylobasal length. *Canadian Journal Zoology*, 41: 33-45.

Rausch, R. L., Babero, B. B., Rausch, R. V., Schiller, E. L. (1956). Studies of the helminthic fauna of Alaska . Part 27: The occurrence of larvae of *Trichinella spiralis* in Alaskan mammals. *J. Parasitology*, 42: 259-271.

Reques, P. (1993). Antropogeografía del área de distribución del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. Pp. 223-270. En: Naves, J., Palomero, G. (Eds.). *El oso pardo (Ursus arctos) en España*. ICONA, Madrid.

Rey, I., Doadrio, I., Palomero, G., Taberlet, P., Waits, L. (2000). Individualización, determinación del sexo y variabilidad genética del núcleo oriental de oso pardo de la cordillera cantábrica. Pp. 23-32. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.

Reynolds, H. V. (1978). Structure, status, reproductive biology, movement, distribution and habitat utilization of a grizzly bear population in NPR-A (Western Brooks Range, Alaska). *Proj. 105 C Studies (Work Group 3)*. Alaska Dept. Fish and Game.

Reynolds, H. V. (1979). *Structure, status, reproductive biology, movement, distribution and habitat utilization of a grizzly bear population in NPR-A (Western Brooks Range, Alaska)*. Final Report to Alaska Dept. Fish and Game, Proj. 105 C (Work Group 3).

Reynolds, H. V. (1980). *Big game investigations: characteristics of grizzly bear predation on caribou in the calving grounds of the western Arctic herd*. Alaska Dept. of Fish and Game, Juneau .

Roben, P. (1980). Status of the brown bear in the Pyrenees . *Bear Biology Association Conference Series Supplement*, 3: 243-247.

Rodríguez, C., Naves, J., Fernández-Gil, A., Obeso, J. R., Delibes, M. (2007). Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain : the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation*, 34 (1): 36-44.

Rogers, L. L., Rogers, S. M. (1976). Parasites of bears: a review. Pp. 411-430. En: Pelton, M., Lentfer, J., Folk, G. (Eds.). *Bears: their biology and management*. IUCN. New Ser. 40. Morgues.

Roth, H. U., Huber, D. (1986). Diel activity patterns of brown bears in Plitvice Lakes National Park , Yugoslavia . *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, 6: 177-182.

Sáenz de Santa María, A., Tellería, J. L. (2015). Wildlife-vehicle collisions in Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 61 (3): 399-406.

Servheen, C. (1989). Monitoring of bear populations. *Environmental Encounters Series* : 39-45. Council of Europe.

Servheen, C. (1989). The Status and Conservation of the Bears of the World. *Eight Int. Conf. Bear Res. and Management Series* nº 2: 1-29.

Servheen, C. (1990). *The Status and Conservation of the Bears of the World*. Eight Int. Conf. On Bear Research and Managemet. Monograph Series nº 2. Victoria, Canada.

Servheen, C., Lee, L. C. (1979). *Mission Mountains grizzly bear studies: an interim report, 1976-78*. Border Grizzly Proj. Montana For, Conserv. Exp. Stn. Univ. Montana , Missoula .

Summer, J. S., Craighead, J. J. (1973). *Grizzly bear habitat survey in the Scapegoat Wilderness, Montana* . Montana Coop. Wildl. Res. Unit Univ. Montana, Missoula .

Taberlet, P., Bouvet, J. (1994). Mitochondrial DNA polymorphismo, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe . *Proc. R. Soc. London B.*, 255: 195-200.

Taberlet, P., Camarra, J. J., Griffin, S., Uhrés, E., Hanotte, O., Waits, L. P. Dubois-Paganon, C., Burke, T., Bouvet, J. (1997). Non-invasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.

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.

Torre Antón, M. (2007). Gestión forestal de zonas oseras: requerimientos del oso pardo e interacciones con los aprovechamientos. Pp. 582-592. En: Camprodon i Subirachs, J., Plana Bach, E. (Eds.). *Biodiversity conservation, vertebrate fauna and forest* Universitat de Barcelona, Barcelona.

Valdiosera, C. E., García-Garitagaitia, J. L., García, N., Doadrio, I., Thomas, M. G., Hanni, C., Arsuaga, J. L., Barnes, I., Hofreiter, M., Orlando, L., Gotherstorm, A. (2008). Surprising migration and population size dynamics in ancient Iberian brown bears (*Ursus arctos*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , 105 (13): 5123-5128.

Wiegand, T., Naves, J., Garbulsky, M. F., Fernández, N. (2008). Animal habitat quality and ecosystem functioning: exploring seasonal patterns using NDVI. *Ecological Monographs*, 78 (1): 87-103.

Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T., Fernández, A. (1998). Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain . *Ecological Monographs*, 68 (4): 539-570.

Wimsatt, W. A. (1963). Delayed implantation in the Ursidae, with particular referente to the black bear (*Ursus americanus* Pallas). Pp. 49-76. En: Enders, A. C. (Ed.). *Delayed implantation*. University of Chicago Press, Chicago.

Worley, D. E., Fox, F. C., Winters, J. B., Jacobson, R. H., Greer, K. R. (1976). Helminths and arthropod parasites of grizzly and black bears in Montana and adyacent areas. Pp: 455-464. En: M. Pelton, J. Lenfer, Folk, G. (Eds.). *Bears: their biology and management*. IUCN New Series 40. Morgues.

Zuazua Muñoz, P. (2000). Regulación de las actividades tradicionales en los espacios protegidos de las áreas oseras de Castilla y León. Pp. 149-155. En: Layna, J. F., Heredia, B., Palomero, G., Doadrio, I. (Eds.). *La conservacion del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI*. Fundación Biodiversidad, Madrid.

Zunino, F. (1976). *Orso bruno Marsicano: risultati di una ricerca sull'ecologia della specie*. SOS Fauna (*Animali in pericolo in Italia*). Nº 11. WWF. Roma.