Generalitat de Catalunya
Departament de Territori i Sostenibilitat
Direcció General
de Polítiques Ambientals

LIFE13 NAT/ES/001394 PirosLife

Riesgo de infanticidio en la población de oso pardo de los Pirineos Centrales debido a la liberación de una macho adulto en la primavera de 2016 procedente de Eslovenia

Servei de Biodiversitat i Protecció dels Animals. Subdirecció General de Biodiversitat

Generalitat de Catalunya
Departament de Territori i Sostenibilitat
Direcció General
de Polítiques Ambientals

Riesgo de infanticidio en la población de oso pardo de los Pirineos Centrales debido a la liberación de una macho adulto en la primavera de 2016 procedente de Eslovenia

Introducción

Aunque parezca una extravagante y terrible anormalidad, el infanticidio, parental o no, es un fenómeno ampliamente extendido y documentado en los animales, y especialmente entre los mamíferos (Hausfater & Hrdy 1984, Parmigiani & vom Saal 1994). El infanticidio es uno de los aspectos más desagradables de la vida social en algunas especies de animales. La muerte de las crías o los jóvenes puede ser fruto de una interacción violenta directa o puede resultar de la negligencia de un joven o de un accidente.

¿Por qué se producen los infanticidios? ¿Qué beneficios obtiene un animal de matar a las crías de su propia especie? Varias hipótesis han sido propuestas para el infanticidio en los mamíferos terrestres (Hausfater & Hrdy 1984):

- Explotación o depredación, las crías son muertas para la obtención de un recurso alimentario directo, aumentando la supervivencia de los infanticidas.
- Competición por los recursos, los adultos matan a los jóvenes no relacionados para acceder a la comida o a la reproducción, eliminando los posibles competidores por los recursos en el futuro.
- Selección sexual, los machos matan a las crías no relacionadas para acceder a las hembras y reproducirse. Se produce un aumento del éxito reproductor de los machos infanticidas.
- Manipulación parental, reduciendo el tamaño de las camadas total o parcialmente.
- Patología social, un comportamiento no adaptativo.

La hipótesis del infanticidio seleccionado sexualmente (SSI) requiere (1) el macho infanticida no debe matar a sus propia descendencia, (2) la muerte de los oseznos debe acortar el intervalo entre partos de la hembra, (3) el macho infanticida debe copular con la

Diagonal 523-525
08029 Barcelona
Tel. 93 444 50 00
Fax 93 419 75 47

hembra de la descendencia muerta y generar la próxima descendencia (Hrdy 1974, 1979, Ebensperger 1998, Swenson 2003). Para los osos pardos, los requerimientos adicionales deben incluir: (4) la defensa por parte de la madre puede poner en riesgo al macho infanticida, y (5) el macho obtendría más oportunidades de copular por la muerte de los oseznos y la monitorización de la hembra hasta que ésta entre en "estro" (una hembra interesante para un macho según la hipótesis del SSI) que dedicarse a buscar otra hembra que no tenga crías del año.

Entre los mamíferos, el infanticidio sucede hasta casi 100 especies, principalmente en primates, roedores, pinnípedos y grandes carnívoros; la mayoría de estas son mamíferos terrestres (Hrdy 1974, Bertram 1975, Mallory & Brooks 1978, Labov 1980, Hausfater & Hrdy 1984, Parmigiani & vom Saal 1994). El infanticidio se produce en sólo el 28% de las especies de mamíferos que se reproducen cada año, en comparación con el 76% de las especies de mamíferos capaces de reproducirse durante todo el año (Lukas & Huchard 2014). Las madres tienen un período de infertilidad postparto mientras sus retoños son lactantes y pequeños. En multitud de especies, si un nuevo macho entra a dominar el grupo mata a las crías para acabar con la anterior hegemonía y poder copular con las hembras. Los beneficios para los machos y los costes para la hembra de tales infanticidios varían según los sistemas sociales y de reproducción de los mamíferos.

El infanticidio es poco frecuente en especies que viven en parejas aisladas monógamas y en grupos poco estructurados en los que las hembras se aparean con varios machos. Tampoco es frecuente en sociedades matriarcales. El infanticidio fue observado en el 66% de los grupos estables de machos y hembras, pero el porcentaje crece en los que hay dos o tres hembras por cada varón. "El infanticidio masculino es una consecuencia de la variación en la sociabilidad, que se produce con mayor frecuencia en especies en las que ambos sexos conviven en grupos estables" (Lukas & Huchard 2014). "El infanticidio masculino conduce a la monogamia en primates" (Lukas & Huchard 2014). La monogamia es consecuencia de hembras que no son tolerantes con otras hembras o de machos que no tienen recursos suficientes para defender varias parejas a la vez, pero no es resultado del asesinato de las crías; así pues la monogamia es una respuesta efectiva contra el infanticidio. El infanticidio es habitual que se produzca en las especies que viven en grupos sociales monopolizados por unos cuantos machos, que lo utilizan de forma

estratégica en su favor. El infanticidio es una estrategia sexual para aumentar las posibilidades de reproducción del infanticida. “El infanticidio se produce en las especies que viven en grupos y tienen la capacidad de reproducirse durante todo el año, en las que el dominio masculino es frágil” (Lukas & Huchard 2014).

El infanticidio evolucionó primariamente en los mamíferos sociales, en los que las reproducción está monopolizada por una minoría de machos. Ello no ha promovido contra-estrategias sociales como el gregarismo entre las hembras, la vida en pareja o cambios en el tamaño grupal y en el sex-ratio. En cambio es exitosamente prevenida gracias a la promiscuidad social de las hembras, desarrollando una estrategia de dilución de la paternidad.

¿Por qué algunos machos matan a las crías de su propia especie? Lukas & Huchard (2014), después de estudiar grupos de mamíferos con una variedad amplia de sistemas sociales –desde ratones a mangostas y de murciélagos a osos-, indican que el comportamiento infanticida en machos apareció como un resultado del conflicto social en especies sociales con una reproducción no estacional. El infanticidio es una consecuencia, más que una causa. La muerte de las crías de una hembra por parte de un nuevo macho, acelera su vuelta a un estado reproductivo y permite al macho concebir su propia descendencia. Evolutivamente la única defensa exitosa para las hembras parece ser la poliandría: hembras que copulan con múltiples machos haciendo que un macho no conozca si él es el padre o no de la descendencia de la hembra. Este fenómeno se denomina en inglés “Multi-male mating” (MMM), y es relativamente común entre los mamíferos, ocurriendo en al menos 133 especies (Wolff & Macdonald 2004).

No solo son los machos matan a las crías y los jóvenes. Las hembras de algunos mamíferos también lo hacen (Clutton-Brock et al. 1998). Las ratas hembra se comen a las crías de otras hembras y luego usan sus nidos para sus propios hijos. También pueden eliminar a su propia descendencia si nace con deformaciones o muestran heridas para destinar sus recursos a los otros hijos. Los machos y las hembras inmigrantes de perritos de las praderas (*Cynomys ludovicianus*) producen infanticidios en las colonias (Hoogland 1985); las hembras de los suricatos (*Suricatta suricatta*) pueden matar a la descendencia de sus madres, hermanas e hijas, incluso pueden hacer incursiones a

colonias vecinas para producir infanticidios en ellas (Clutton-brock et al. 1998). Se han documentado más de 40 especies de primates que cometen infanticidio (Van Schaik 2000).

En los leones (*Panthera leo*) los machos intrusos suelen matar a los cachorros en el grupo para asegurarse que tendrán descendencia. Aunque el infanticidio es raro entre los cetáceos, en los delfines mulares (*Tursiops truncatus*) se han registrado varios casos (Patterson et al. 1998, Dunn et al. 2002). En los chimpancés (*Pan troglodytes*) el infanticidio es relativamente común, practicándolo tanto los machos como las hembras.

El Infanticidio en osos

La dominancia social y la predación intraespecífica está documentada en las poblaciones de oso (*Ursus* spp.) (Norton et al. 2014). El infanticidio, con resultado final de muerte, con depredación y consumo del animal muerto, está documentado en osos polares (*Ursus maritimus*) (Lunn & Stenhouse 1985, Taylor et al. 1985, Derocher & Wiig 1999, Amstrup et al. 2006), osos negros (*Ursus americanus*) y osos pardos (*Ursus arctos*) (Mattson et al. 1992, Hessing & Aumiller 1994, McLellan et al. 1999). En los osos polares la muerte de crías y el consumo de su carne es un comportamiento aparentemente generalizado a lo largo de todo el ártico (Taylor et al. 1985). De esta forma, los machos de osos pueden incrementar su “fitness” matando descendencia no relacionada para que la hembra entre en estado de celo más rápidamente (Norton et al. 2014).

En periodos de escasez los ataques de canibalismo aumentan. En un largo periodo de deshielo se han documentado varios casos en Alaska en osos polares, como una hembra preñada, una osa con su cría, o un macho joven, que fueron atacado y devorados por otros osos polares (Amstrup et al. 2006). En Rusia, la depredación y el canibalismo en osos pardos aumenta cuando la producción de bayas y frutos es escasa (Swenson et al. 2001a).

El modelo de distribución y la hipótesis sexual de la segregación sexual predice que las hembras adultas de oso negro americano (*Ursus americanus*) evitaría las áreas ocupadas por machos adultos para reducir el riesgo de infanticidio. La selección de las

áreas vitales y los patrones de movimiento deben estar influenciados por múltiples factores, incluyendo el riesgo de otros osos (Norton et al. 2014). En Michigan, USA, se predice que las hembras con crías ocupan áreas núcleo más pequeñas que las hembras sin crías, teniendo de esta forma menos posibilidades de encontrarse con machos. Y que recorren menos distancia diaria que las hembras sin crías. Los resultados del estudio sugieren que los movimientos y el uso del espacio de las hembras son consistentes con el comportamiento de evitar el riesgo para reducir el infanticidio (Norton et al. 2014).

Todo lo contrario, el infanticidio es un fenómeno común en el oso pardo, y constituye una importante causa de mortalidad, que incluso puede afectar a la demografía de la población (Wielgus & Bunnell 2000).

En Suecia el 75% de la mortalidad de las crías de oso pardo se produce durante el periodo de celo, debido a los ataques infanticidas por parte de machos que quieren copular con la hembra que lleva las crías de primero o segundo año (Swenson et al. 2001a, 2001b). Después de analizar las causas de la muerte de 98 osos pardos de diversa edad hallados muertos entre 1987 y 2001, el infanticidio fue la causa más frecuente (Mörner et al. 2005).

La caza, además de suponer un efecto directo sobre la especie diana también produce efectos indirectos. Por ejemplo afecta a la dinámica poblacional y a la segregación sexual de osos pardos en Canadá (Wielgus & Bunnell 1994, 1995) y a la supervivencia de las crías y al tamaño de la camada en los osos pardos de Alaska (Miller et al. 2003).

Uno de estos efectos en los osos de Escandinavia es la disrupción de su “sociedad”, ocurriendo más muertes (Swenson et al. 1997, Gosselin et al. 2015). Entre 1990 y 2011 se estudiaron 180 hembras y sus crías en un territorio de 13.000 km^2 de bosque boreal en el sur-centro de Suecia. La caza es la primera causa de mortalidad de osos de 1 o más años de edad. Durante la temporada de caza se permite que cada cazador pueda matar un oso, macho o hembras, excepto las hembras con crías o crías solitarias (las hembras están con sus crías entre 1,5 y 4,5 años; estos largos periodos reducen la disponibilidad de hembras receptivas para los machos). Cuando un macho residente es cazado, es reemplazado por otro macho foráneo, y si puede matará aquellas crías o

jóvenes de las hembras que se hallen en el territorio para que vuelvan a ser receptivas sexualmente. Cerca del 81% de todas las crías muertas ocurrieron durante la época de celo (mitad mayo – mitad julio); la mayoría de estas muertes, no todas, son debidas a infanticidio por selección sexual (SSI). En 1990-2005, con una baja presión de caza, se capturó 52% de machos. En 2006-2011, con una elevada presión de caza, se capturó un 57% de machos. Con más machos cazados existe una mayor probabilidad que un macho encuentre una hembra con crías que no están relacionadas con él, aumentando la frecuencia de infanticidio, causando una disminución en la población osera.

Los verdaderos beneficios potenciales, aparte del consumo de la cría muerta, están relacionados con la reproducción (Steyaert et al. 2013a). El objetivo del macho cuando mata a las crías de una hembra es aumentar las oportunidades de reproducirse con la hembra en la misma época de celo. En la población sueca de osos pardos se ha comprobado que es una estrategia adaptativa de los machos para mejorar su éxito reproductor (Steyaert et al. 2013b). Según esta hipótesis (Bellemain et al. 2006a, 2006b):

- El infanticidio viene seguido al poco tiempo del estro de la madre. Por ejemplo, las hembras de oso negro pueden copular a las 48 horas de haber perdido sus cachorros (LeCount 1983). Otro ejemplo, una hembra de osos pardo en celo a los cuatro días que un macho hubiera matado a sus crías (Hessing & Aumiller 1994).
- El macho infanticida no es el padre de las crías matadas. En Suecia, cuatro machos infanticidas identificados genéticamente no eran los padres de los oseznos que mataron (Bellemain et al. 2006a). ¿Son capaces de diferenciar sus propias crías de las ajenas? Seguramente sí pues reconocen a la madre (Bellemain et al. 2006b).
- El macho infanticida es el padre de la siguiente camada. En el caso mencionado en el punto anterior, los cuatro machos infanticidas identificados genéticamente eran los padres de los oseznos nacidos al año siguiente (Bellemain et al. 2006a).

En principio, los machos infanticidas son machos inmigrantes procedentes de otras zonas lejanas, pero no siempre es así. El seguimiento genético de algunas poblaciones ha permitido comprobar que algunos machos residentes que ocupan áreas próximas a las hembras también pueden ser infanticidas.

La estrategia evolutiva de las hembras que utilizan la promiscuidad sexual tiene dos objetivos. El primero es el de asegurarse la fecundidad por algunos o varios de los machos con los que ha copulado (parentalidad múltiple o multiparentalidad) (es el caso de la osa Ziva capturada en Eslovenia y liberada en los Pirineos en 1996; cuando en el año 1997 tuvo dos crías, se comprobó que el padre de una era el macho Pyros y el padre de la otra es un macho desconocido que se quedó en Eslovenia). El segundo es un mecanismo de confusión de los machos y generador de incertidumbre sobre la paternidad futura (Wolf & Macdonald 2004). Las hembras incluso buscan activamente a los machos disponibles más próximos. De esta forma la osa evita que los machos con los que copuló la primavera anterior ataquen a sus oseznos, ya que los machos reconocen a las hembras y consideran que los oseznos pueden ser suyos.

Los machos también pueden matar a la hembras, como pasó en dos de los ocho casos estudiados en Suecia (Bellemain et al. 2006a).

McLellan (2005) indica que según la hipótesis SSI i la del macho inmigrante, los resultados de la caza debería aumentar la mortalidad infantil debida a los infanticidios, y debería también decrecer el ratio de reproducción porque las hembras con oseznos de primer año se trasladan a zonas sub-óptimas para evitar a los machos infanticidas. Pero en sus estudios en Canadá, donde los osos “grizzlies” son cinegéticos y se pueden cazar, encontró que la supervivencia de los oseznos de primer año hasta el final de la estación de reproducción era elevada (0,93-0,95) (n=87 osos) y del 0,85 al cabo de una año (n=81 osos). El 15% de las 39 camadas estudiadas durante un año entero se perdieron. Según McLellan (2005) matar a los machos adultos en un régimen de gestión sostenible no hace decrecer la supervivencia de los oseznos de primer año.

Casos de infanticidio en osos

En los Pirineos no hay casos confirmados de infanticidio (P.-Y. Quenette y J.-J. Camarra, com. pers.). Existe un caso sospechoso, pero no dado por seguro: la cría hembra (S15SLO1) de Pollen encontrada muerta el 12 de julio de 2011, y algunos días después esta misma hembra estaba siendo seguida por un macho adulto (P.-Y- Quenette, com. pers.).

En general se considera que este fenómeno es más bien raro y ocasional entre los osos cantábricos (Palomero et al. 2007), a pesar de ello en la Cordillera Cantábrica se han producido comportamientos infanticidas, aunque son difíciles de detectar y de observar. Entre 1996 y 2007 se confirmaron al menos ochos casos de infanticidio (Palomero et al. 2007). Todos se produjeron en época de celo, entre abril y junio, lo que refuerza la hipótesis del infanticidio sexual. En uno de los casos se observó a la hembra y al macho atacante en actitud de celo a los 11 días del infanticidio.
El macho agresor ataca e intenta matar a todos los oseznos, ya sean machos o hembras. De los ocho casos confirmados, en siete se produjo la muerte de toda la camada (2 de 3 crías, 2 de 2 crías, 2 de 1 cría y 1 de al menos 1 cría = 13 oseznos) (Palomero et al. 2007). En la otra, sobrevivió una cría de las dos de la camada (Palomero et al. 2007).

En junio de 2000 en el PN de las Fuentes del Narcea, el macho mató una por una a las tres crías de la camada, de forma minuciosa y con obsesión. La madre intentó evitarlos con ataques violentos y desesperados. Seis de los oseznos fueron devorados parcialmente, lo que el aporte de proteínas es un beneficio añadido pero marginal para el macho infanticida. Todos los casos de infanticidio se produjeron en la población occidental, y dentro de ella en los núcleos con mayor población y mayor densidad de osos. Pero también se pueden producir ataques en zonas menos densas o también en la población oriental. Es posible que la densificación de osas reproductoras favorezca una mayor posibilidad de encuentros entre osos machos y osas acompañadas de oseznos pequeños, aumentando la probabilidad de que se produzcan infanticidios.

El nuevo macho procedente de Eslovenia

La liberación de un macho adulto procedente de Eslovenia en la primavera de 2016 en los Pirineos centrales puede significar un riesgo de infanticidio sobre la población pirenaica de osos. El motivo de la liberación de un macho es la monopolización de la reproducción en los últimos 20 años por parte del macho Pyros, que es padre, abuelo y bisabuelo de al menos el 75% de los oseznos nacidos en los Pirineos. Además, ahora que Pyros está en la edad senil (27-28 años en 2015), otros machos están tomando el relevo en la reproducción, pero desgraciadamente son descendientes suyos. Como ejemplo negativo, en la población actual en los Pirineos hay 12 reproducciones entre padre-hija o hermano-hermana, 8 reproducciones sin consanguinidad y 5 no determinadas. Sólo se conoce recientemente el caso de Balou (liberado en 2006 y no emparentado con Pyros) que en 2014 copuló con la hembra Plume, y que por desgracia días después murió a causa de un rayo. Por tanto existen varias soluciones para evitar problemas de consanguineidad en el futuro. Una sería la llegada de nuevos machos y nuevas hembras. Las hembras volverían a ser preñadas por Pyros o por sus descendientes, por tanto se produciría un aumento de la variabilidad genética pero no sería suficiente. También podría ocurrir que las hembras liberadas estuviesen preñadas (por un macho esloveno, no por Pyros evidentemente) e introducirían nuevos genes en la población osera. Pero posteriormente este efecto sería diluido ya que estas hembras volverían a ser preñadas por Pyros y/o sus descendientes. Los machos en cambio, podrían fecundar a varias hembras anualmente y expandirían más rápidamente la variabilidad genética.

Un macho puede difundir más rápidamente los nuevos genes por la población pirenaica que una hembra. El objetivo de reducción del elevado riesgo de consanguineidad para esta población de osos (12 reproducciones endogámicas entre padre-hija, o hija-hermano; 8 reproducciones sin endogamia; 5 reproducciones no determinadas) puede ser más rápido con un macho nuevo que con una hembra.

Respecto a los machos, una solución sería la llegada de los dos machos que habitan el Pirineo Occidental (Nere y Cannellito): los dos son machos adultos, los dos son de una genética diferente a Pyros. Nere (nacido en 1997) es hijo de la hembra Ziva y de un macho desconocido esloveno, por tanto no tiene ninguna relación con Pyros. Y Canellito (nacido en 2004) es el hijo de Nere y de la última hembra autóctona de los Pirineos,

Cannelle. Si la llegada se produjera de forma natural sería una gran noticia para la población de osos en los Pirineos centrales. Su captura y posterior traslado es ahora mismo muy complicada pero ya existen opiniones positivas al respecto. Al final se ha optado por capturar, trasladar y liberar un único macho procedente de Eslovenia.

Fotografía 1. Macho Pyros, de 27-28 años en 2015. Liberado, procedente de Eslovenia, en 1997, con 7-8 años de edad.

En el Pirineo central, existen tres zonas con hembras reproductoras establecidas. Una primera, Baish Aran, Mijaran y la zona contigua francesa de Haute Garonne (con Hvala, Bambou, Nheu, Bonabé y Fadeta), una segunda situada en Alt Àneu (con Caramelles y Plume) y una tercera en Lladorre (con Caramellita y Boavi) (Figura 1). El estudio de los movimientos de los machos adultos ha mostrado que estos recorren las tres zonas a lo largo de la época de celo, desde abril a julio, buscando hembras con las que copular.

Este macho podría producir casos de infanticidio, ya que tiene uno de los requisitos para ello. Es un macho adulto que procede de una zona alejada, pero también es posible que si se reproduce desde el principio este hecho quede minimizado y diluido por la estrategia promiscua de las hembras. Pero también otros machos nacidos en los Pirineos pudieran haber realizado ataques infanticidas o hacerlos en el futuro. En los últimos años varios oseznos de primer año han desaparecido y no se han localizado en su segundo año de vida, dándose por muertos. Algunos de ellos podrían haber sido víctimas de infanticidio o haber muerto por otras causas naturales como caídas, inanición, etc.

La pérdida de alguna camada se puede producir en año de la liberación del macho y en el año siguiente. Este coste se vería compensado si el macho se mostrara como un macho reproductor desde el primer momento, a diferencia del macho Balou (liberado en 2006 y muerto por un rayo en 2014, el cual llegó a reproducirse días antes con la hembra Plume, con una cría en 2015). Evidentemente si produce un caso de infanticidio por el nuevo macho, éste se reproducirá con la hembra a la que haya matado sus oseznos (hijos de Pyros o de sus descendientes). Con este hecho, el aumento de la variabilidad genética será muy beneficioso a largo plazo, y además los casos de infanticidio podrían acabar al segundo año de reproducción del macho liberado, gracias a la estrategia de promiscuidad sexual de las hembras, creando una estrategia de dilución de la paternidad.

Fotografía 2. Macho Balou, liberado en 2006, procedente de Eslovenia, con 4 años. Fue muerto por un rayo en 2014; poco antes pudo copular y fecundar a la hembra Plume y dejar descendencia en los Pirineos.

Los estudios que estamos realizando en los Pirineos sobre los patrones de actividad de la población de osos indican que las hembras con crías evitan las franjas horarias en que los machos adultos presentan máxima actividad. Las hembras con crías son más diurnas que las hembras sin crías, y mucho más que los machos adultos (Palazón et al. en preparación). Además también se han encontrado diferencias en los patrones de actividad entre individuos adultos y subadultos, siendo estos últimos menos nocturnos (Palazón et al. en preparación).

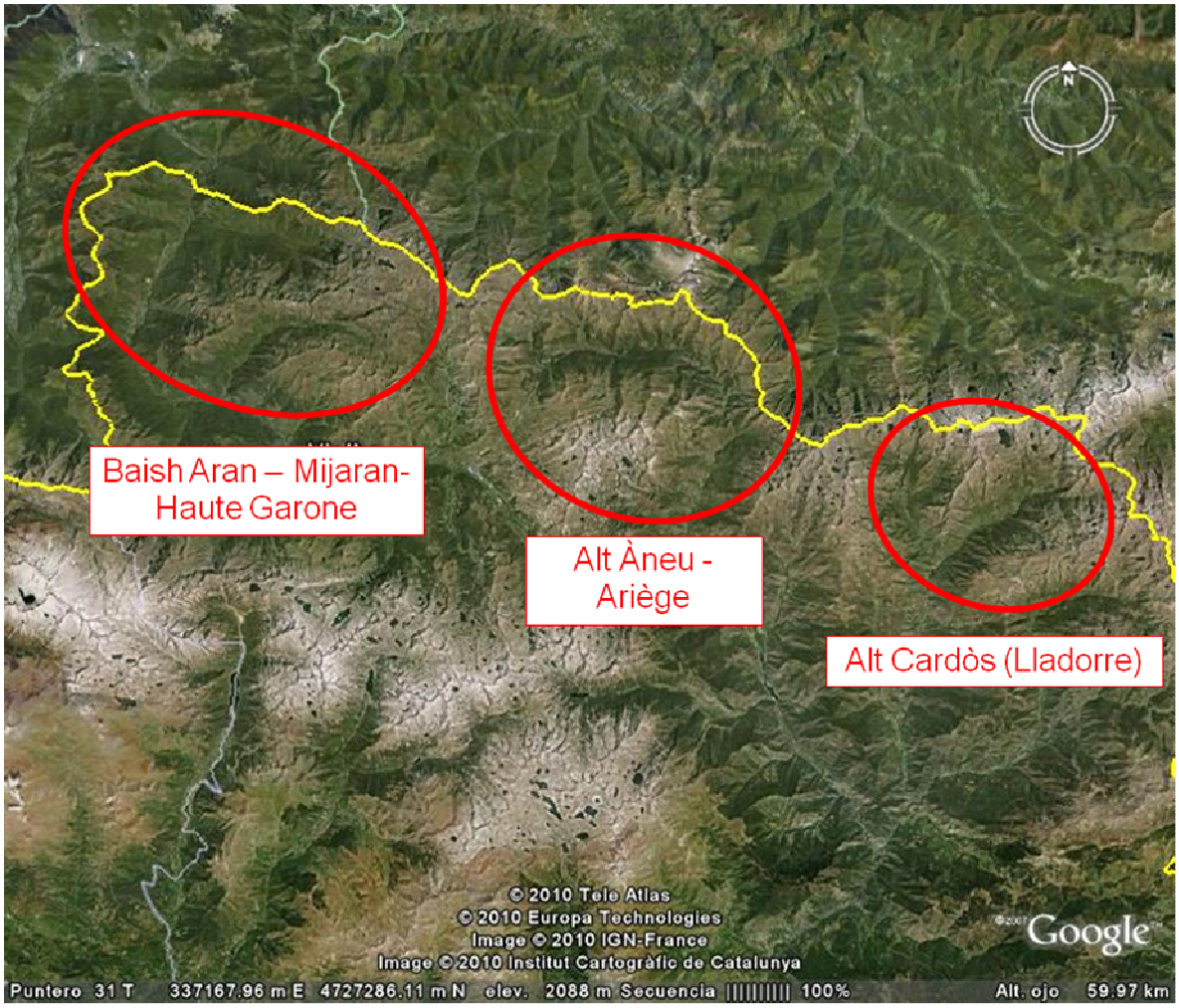

Figura 1. Situación de las tres zonas con hembras reproductoras establecidas en los Pirineos centrales.

Generalitat de Catalunya
Departament de Territori i Sostenibilitat
Direcció General
de Polítiques Ambientals

Fotografía 3. Hembra Hvala, de 15-16 años en 2015. Liberada, procedente de Eslovenia, en 2006, con la edad 5-6 años. En la foto con sus crías hembras nacidas en 2010, Floreta y Fadeta. Hijas del macho Pyros.

Fotografía 4. Hembra Hvala, de 15-16 años en 2015. Liberada, procedente de Eslovenia, en 2006, con la edad 5-6 años. En la foto con sus crías hembras nacidas en 2013, Gaia y Chataigne. Hijas del macho Moonboots.

Diagonal 523-525
08029 Barcelona
Tel. 93 444 50 00
Fax 93 419 75 47

También, las hembras con crías del año realizan cortos desplazamientos diariamente y sus áreas vitales son más pequeñas que cuando no tienen crías o tienen crías de segundo año. Ziva presentó un área vital de 83 km^2 en 1997 con dos crías del año, y de 652 km^2 en 1998 con las mismas crías, pero ya de segundo año (Quenette et al. 2000; Palazón et al. 2002). La hembra Mellba también presentó un área vital de 172 km^2 en 1997 con tres crías del año (Quenette et al. 2000; Palazón et al. 2002). Debido a su muerte en ese mismo año no se pudo comparar con el año siguiente, con las crías de segundo año.

Las hembras con crías del año son difíciles de detectar en los Pirineos. Cuando salen de la cueva de hibernación, por marzo-abril, no se alejan mucho de la zona de hibernación y su área vital es muy reducida. Ello permite pasar desapercibida para las personas y evidentemente para los machos adultos. Cuando las crías son de segundo año, a mediados de año, las hembras entran en celo y si aparece un macho adulto, las crías se alejan y no son un obstáculo para que el macho pueda copular con la hembra, y por tanto no son atacadas ni muertas por el macho adulto.

Fotografía 5. Hembra Caramelles, nacida en los Pirineos en 1997, con 17-18 años de edad. Hija de Pyros y Mellba. En la foto con sus oseznos de primer año Isil y Alós, en 2012. Hijos del macho Pyros.

Es extremadamente difícil cuantificar el riesgo real de infanticidio por parte del nuevo macho liberado en los Pirineos. Nosotros (Pierre-Yves Quenette y Santiago Palazón) asumimos que el riesgo puede ser bajo debido principalmente a que durante los 2-3 primeros meses después de la liberación (que coincide con la época de celo) el comportamiento espacial del macho no será el típico de un macho con un territorio establecido; su comportamiento estará más orientado a encontrar puntos de referencia (que no encontrará) y a establecer un nuevo territorio cuando se haya dado cuenta que se halla en un sitio diferente (Quenette et al. 2006).

La densidad de osos en los Pirineos es baja; existe una importante extensión de hábitat idóneo y disponible para el oso pardo, y el número de osos es pequeño (35-40 individuos). Este hecho puede también diluir el efecto infanticida y la probabilidad del macho liberado de encontrar o localizar hembras que no se hallan en celo (con crías de primer año) es más baja con tanto territorio disponible y una densidad poblacional pequeña.

Fotografía 7. Hembra Caramellita, nacida en los Pirineos en 2002, con 12-13 años de edad en 2015. Hija de Pyros y Caramelles.

Una parte de hembras reproductoras (Hvala, Caramelles y Caramellita) que hay en los Pirineos son hembras experimentadas, con varios partos y reproducciones, y que seguramente mostrarán una gran experiencia para evitar machos infanticidas (Zedrosser et al. 2009). Otras hembras (Bambou, Nheu, Bonabé, Plume, Boavi y Fadeta) son más inexpertas y serán estas las que potencialmente podrían perder alguna camada debido a la presencia del nuevo oso macho.

Conclusiones

No es posible modelizar el efecto de la liberación de un nuevo macho adulto en la población de oso pardo de los Pirineos centrales, respecto al fenómeno del infanticidio. Se puede llegar a algunas conclusiones generales, como son:

1. Existe la posibilidad de que el nuevo macho adulto puede producir algún caso de infanticidio, matando la camada de una hembra, en los años 2016 y 2017.

2. Los casos de infanticidio serán probablemente escasos.

3. Además del infanticidio, los oseznos tienen una tasa de mortalidad natural elevada durante el primer y segundo año.

4. Si ocurre un caso de infanticidio, se producirán dos efectos contrarios. El primero es negativo a nivel poblacional, la muerte de toda o parte de la camada de una hembra. Pero el segundo efecto es positivo a nivel genético, en pocos días la hembra entrará en celo y podrá ser copulada y fecundada por el nuevo macho. De forma que el objetivo de la captura, traslado y liberación del macho comienza a ser una realidad: aumentar la variabilidad genética de la población pirenaica de oso pardo. En resumen: a más casos de infanticidio, más intercambio genético entre el nuevo macho y las hembras pirenaicas.

5. Al año siguiente de producirse las primeras cópulas con las hembras establecidas en cada uno de los tres territorios comentado anteriormente, comenzará el efecto

de dilución provocado por la promiscuidad de las hembras de oso pardo, de forma que los casos de infanticidio debidos a este nuevo oso se reducirán o se acabarán.

6. La conclusión final es que la liberación del nuevo macho no afectará negativamente de una manera importante a la dinámica poblacional y en cambio, puede afectar positivamente a la variabilidad genética de la población.

Bibliografía

AMSTRUP SC, STIRLING I, SMITH TS, PERHAM C & THIEMANN GW. 2006. Recent observations of intraspecific predation and cannibalism among polar bears in the southern Beaufort Sea. Polar Biol 29: 997-1002.

BELLEMAIN E, SWENSON JE & TABERLET P. 2006a. Mating strategies in relation to sexually selected infanticide in a non-social carnivore: the brown bear. Ethology 112: 238-246.

BELLEMAIN E, ZEDROSSER A, MANEL S, WAITS LP, TABERLET P, & SWENSON JE. 2006b. The dilemma of female mate selection in the brown bear, a species with sexually selected infanticide. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 273: 283-291.

BERTRAM BCR. 1975. Social factors influencing reproduction in wild lions. Journal of Zoology, London 177: 463-482.

BOYD IL. (1985). "Investment in growth by pregnant wild rabbits in relation to litter size and sex of the offspring". *The Journal of Animal Ecology* 54 (1): 137-147. doi:10.2307/4626. JSTOR 4626.

CLUTTON-BROCK TH, P. N. M., B.; Smith, R.; McIlrath, G. M.; Kansky, R.; Gaynor, D.; O'Riain, M. J.; Skinner, J. D. (1998)."Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal". *Proceedings: Biological Sciences* 265 (1412): 2291-2295. doi:10.1098/rspb.1998.0573

DEROCHER AE & WIIG Ø. 1999. Infanticide and Cannibalism of Juvenile Polar Bears (*Ursus maritimus*) in Svalbard. Arctic Vo. 52, No. 3: 307-310.

DUNN DG, BARCO SG, PABST DA & MCLELLAN WA. 2002. Evidence for infanticide in bottlenose dolphins of the western North Atlantic. Journal of Wildlife Diseases, 38 (3): 505-510.

EBENSPERGER LA. 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. Biological Review 73: 321-346.

GOSSELIN J, ZEDROSSER A, SWENSON JE & PELLETIER F. 2015 The relative importance of direct and indirect effects of hunting mortality on the population dynamics of brown bears. *Proc. R. Soc. B* 282: 20141840. dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1840.

HAYSSEN VD. 1984. Mammalian reproduction: Constraints on the evolution of infanticide. In: Hausfater G and Hrdy SB, eds. Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives. New York: Aldine Publishing Company. 105-123.

HAUSFATER G & HRDY SB. 1984. Infanticide: Comparative and Evolutionary perspectives. Aldine Press, New York.

HESSING P & AUMILLER L. 1994. Observations of conspecific predation by brown bears, *Ursus arctos*, in Alaska. Canadian Field-Naturalist 108: 332-336.

HOOGLAND JL. 1985. Infanticide in prairie dogs: Lactating females kill offspring of close kin. *Science* 230 (4729): 1037-1040. doi:10.1126/science.230.4729.1037

HRDY SB. 1974. Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. Folia Primatologica 22:19-58.

HRDY SB. 1979. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. Ethology and Sociobiology 1: 13–40.

HRDY SB & HAUSFATER G. 1984. Comparative and evolutionary perspectives on infanticide: Introduction and overview. In: Hausfater G and Hrdy SB, eds. Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives. New York: Aldine Publishing Company. XIII-XXXIII.

JANSON CH & VAN SCHAIK CP. 2000. The behavioral ecology or infanticide by males. Pages 469-497 in CP van Schaik and CH Janson, editors. Infanticide by males and its implications. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

LABOV JB. 1980. Factors Influencing infanticidal behavior in wild male house mice (*Mus musculus*). Behavioural Ecology and Sociobiology 6: 297-303.

LECOUNT AL. 1987. Causes of black bear cub mortality. *International Conference on Bear Research and Management* 7:75–82.

LUKAS D & HUCHARD E. 2014. The evolution of infanticide by males in mammalian societies. S*cience*, 14 (346): 841-844. DOI: 10.1126/science.1257226.

LUNN NJ & STENHOUSE GB. 1985. An observation of possible cannibalism by polar bears (*Ursus maritimus*). Canadian Journal of Zoology 63: 1516-1517.

MALLORY FF & BROOKS RJ. 1978. Infanticide and other reproductive strategies in the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*. Nature 273: 144-146.

MATTSON DJ, KNIGHT RR & BLANCHARD BM. 1992. Cannibalism and predation on black bears by grizzly bears in the Yellowstone Ecosystem, 1975–1990. *Journal of Mammalogy* 73: 422-425.

MCLELLAN BN. 2005. Sexually selected infanticide in grizzly bears and the effects of hunting. Ursus 16: 141-156.

MCLELLAN BN, HOVEY F, WOODS J, GIBEAU M, CARNEY D, MACE R, WAKKINEN W & KASWORM W. 1999. Rates and causes of grizzly bear mortality in the interior mountains of British Columbia, Alberta, Montana, and Idaho. Journal of Wildlife Management 63:911–920.

MILLER SD, SELLERS RA & KEAY JA. 2003. Effects of hunting on brown bear cub survival and litter size in Alaska. Ursus 14: 130-152.

NORTON DC, BELANT JL, BEYER DE, BRUGGINK JG & SVOBODA NJ. 2014. Potential Effects of Infanticide Risk on Female American Black Bear Space Use. *Poster Sessions.* Paper 5.

PALAZÓN S, ALONSO M, POMAROL M, RUIZ-OLMO J, QUENETTE PY, SAINZ 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.

PALOMERO G, BALLESTEROS F, BLANCO JC, GARCÍA-SERRANO A, HERRERO J & NORES C. 2007. Osas. El comportamiento de las osas y sus crías en la Cordillera Cantábrica. 2ª edición. Fundación Biodiversidad y Fundación Oso Pardo. 167 pp.

PARMIAGIANI S. & VORN SAAL F. (eds) 1994. The Protection and Abuse of young in Animals and Man. Harbour Academic, Chur, Switerland.

PATTERSON IAP, REID RJ, WILSON B, GRELLIER K, ROSS HM & THOMPSON PM. 1998. Evidence for infanticide in bottlenose dolphins: An explanation for violent interactions with harbour porpoises? Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences 265: 1167-1170.

QUENETTE PY, ALONSO M, CHAYRON L, CLUZEL P, DUBARRU E, DUBREUIL D, PALAZON S & POMAROL M. 2000. Preliminary results of the first transplantation of brown bears in the French Pyrenees. *Ursus*, 12: 115-120.

QUENETTE PY, RAUER G, HUBER D, KAZENSKY P, KNAUER F, MUSTONI A, PALAZÓN S & ZIBORDI F. 2006. Comparison du comportement spatial d'ours bruns réintroduits et non réintroduits en Europe. ONCFS Rapport scientifique 2006: 21-25.
STEYAERT SMJG, REUSCH C, BRUNBERG S, SWENSON J, HACKLÄNDER K & ZEDROSSER A. 2013a. Infanticide as a male reproductive strategy has a nutritive risk effect in brown bears. Biology Letters 2.

STEYAERT SMJG, KINDBERG J, SWENSON JE & ZEDROSSER A. 2013b. Male reproductive strategy explains spatiotemporal segregation in brown bears. Journal of Animal Ecology, 5.

SWENSON JE. 2003. Implications of sexually selected infanticide for the hunting of large carnivores. Pages 171-189 in M. Festa-Bianchet and M. Apollonio, editors. Animal Behaviour and Wildlife Conservation. Island Press. Washington, DC, USA.

SWENSON JE, SANDEGREN F, SODERBERG A, BJARVALL A, FRANZEN R & WABAKKEN P. 1997. Infanticide caused by hunting of male bears. Nature 386: 450-451.

SWENSON JE, SODERBERG A, BRUNBERG S & SEGERSTROM P. 2001a. Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. Ursus 12: 69-80.

SWENSON JE, DAHLE B & SANDEGREN F. 2001b. Intraspecific Predation in Scandinavian brown bears older than cubs-of-the-year. Ursus 12: 81-92.

TAYLOR M, LARSEN T & SCHWEINSBURG RE. 1985. Observations of intraspecific aggression and cannibalism in polar bears (Ursus maritimus). Arctic 38: 303-309.

VAN DAELE LJ, BARNES VG & BELANT JL. 2012. Despotism and risk of infanticide influence grizzly bear den site selection. PLoS ONE 6e24133.

VAN SCHAIK CP. 2000. Infanticide by male primates: the sexual selection hypothesis revisited. Pages 27-60 in C.P. van Schaik and C.H. Janson, editors. Infanticide by males and its implications. Cambridge University Press, Cambridge, UK

WIELGUS RB & BUNNELL FL. 1994. Dynamics of a small, hunted brown bear Ursus arctos population in southwestern Alberta, Canada. Biological Conservation 67: 161-166.

WIELGUS RB & BUNNELL FL. 1995. Tests of hypotheses for sexual segregation in grizzly bears. Journal of Wildlife Management 59: 552-560.

WIELGUS RB & BUNNELL FL. 2000. Possible negative effects of adult male mortality on female grizzly bear reproduction. Biological Conservation 93: 145-154.

WOLFF JO & MACDONALD DW. 2004. Promiscuous females protect their offspring. Trends Ecol. Evol. 19 (3): 127-34.

ZEDROSSER A, DAHLE B, STØEN OG & SWENSON JE. 2009 The effects of primiparity on reproductive performance in the brown bear. Oecologia 160: 847-854. DOI 10.1007/s00442-009-1343-8

Redacción del informe: **Santiago Palazón Miñano**. Director técnico del Proyecto “PirosLife”, con la colaboración de Ivan Afonso y Pierre-Yves Quenette.