

Capítulo 1

Introducción general

Para entender los patrones de abundancia y distribución de las especies, la diversidad, y la composición de las comunidades, es imprescindible estudiar las relaciones entre los organismos y su medio. Por un lado, las características bióticas y abióticas de un lugar definen el hábitat de cada especie y limitan su supervivencia y reproducción. Por otro lado, los organismos modifican su hábitat al adquirir recursos, intentar evitar situaciones adversas, o crear condiciones favorables. A través de estas actividades, alteran la distribución de energía y materiales, e influyen sobre los distintos procesos del ecosistema en que habitan. Esta influencia se puede ejercer de varias maneras, por ejemplo mediante el transporte de material u organismos; la depredación selectiva; proporcionando protección a otras especies, etc.

El dominio vital

La zona concreta que utiliza un organismo durante el curso de sus actividades diarias (alimentación, reposo, reproducción, etc.) se denomina dominio vital (*home range*, Burt 1943). Los animales distribuyen sus actividades dentro de su dominio vital según sus preferencias dentro del hábitat, aprovechando la heterogeneidad espacial del lugar, e incluso creando estructuras originales como sendas, madrigueras, etc. La mayoría de los dominios vitales descritos en los animales muestran una organización centralizada a partir de los puntos de suministro de agua o de los refugios frente a los depredadores (Coleman *et al.* 1989). La intensidad de uso de cada zona es una función relacionada con la distancia a esos puntos centrales y, en general, disminuye a medida que nos alejamos de ellos, creando gradientes de intensidad de uso (Senft *et al.* 1985; Andrew 1988).

Los límites del dominio vital definen el área de influencia de las actividades del individuo, y por lo tanto sus posibilidades de control o manejo de los recursos. En algunos casos, el establecimiento del dominio vital conlleva un elaborado proceso de organización del espacio (e.j. estableciendo estructuras físicas, originales, creadas y mantenidas mediante su actividad). Suele incluir componentes bien definidos (red de sendas, dormideros, bebederos, zonas de alimentación, refugios, etc.), mediante los cuales los animales fijan una estrategia general de utilización de los recursos. Esta estructura creada y mantenida por la actividad de los animales puede condicionar los ciclos de materiales a escala de paisaje, principalmente a través de la recolección, transporte y deposición (muchas veces previa transformación) de distintos tipos de materiales (Gómez-Sal *et al.* 1992). Esta organización interna condiciona la explotación posterior de los recursos por esa u otras especies. Los dominios vitales incrementan la heterogeneidad espacial de los ecosistemas y ponen de manifiesto la capacidad de control de los ecosistemas por los organismos (Margalef 1991).

Los herbívoros excavadores

Los herbívoros tienen una gran capacidad para modificar la disponibilidad de los recursos dentro de su dominio vital. En concreto, los efectos tróficos derivados del consumo directo de la producción primaria han sido ampliamente estudiados en el caso de muchos herbívoros terrestres (ver revisión en Huntly 1991, 1995; Crawley 1997). Sin embargo, otro tipo de interacciones o efectos no-tróficos de los herbívoros han sido poco estudiados. Los herbívoros escarban, pisotean y aplastan; forman senderos, construyen nidos, montículos y madrigueras; remueven la tierra, los

sedimentos y otros materiales; aportan materia orgánica y nutrientes a través de los excrementos; y un largo etc. A parte de las consecuencias indirectas para las plantas, estas actividades pueden tener efectos significativos sobre el medio físico-químico (e.j. movimiento de tierras o sedimentos), los microorganismos, e incluso suponer la creación de hábitat para otras especies (Huntly 1995).

Pequeños herbívoros, como los perritos de las praderas, son potencialmente capaces de alterar las características de su hábitat a través de su actividad excavadora, independientemente de sus efectos tróficos o su papel como presas locales. Se ha documentado su influencia tanto sobre los ciclos biogeoquímicos (Brown & Heske 1990), como sobre la geomorfología, hidrología, dinámica del suelo, patrones de vegetación y diversidad de las comunidades de animales (ver revisión en Kinlaw 1999). Por lo tanto, pueden convertirse en importantes agentes de heterogeneidad (*patch creators**), y las perturbaciones creadas a través de la excavación pueden jugar un papel muy importante para el funcionamiento de los ecosistemas

Existen dos tipos de herbívoros excavadores: "subterráneos" (*fossorial*)* y "semi-subterráneos" (*semi-fossorial*)*. Los primeros excavan túneles para alimentarse (*foraging tunnels*) y los segundos sólo como refugio, pues consumen la vegetación que crece en la superficie. Si las densidades son altas, las actividades excavadoras pueden alterar las características espaciales y temporales del suelo, y las condiciones de la zona donde se encuentran: e.j. la tasa de infiltración del agua, porosidad, concentración de minerales, concentración de materia orgánica y tasas de mineralización, etc. Por lo tanto, influyen en la productividad y la heterogeneidad espacial de los recursos (ver revisión en Whitford & Kay 1999; Huntly & Reichman 1994).

Los herbívoros excavadores pueden ejercer su influencia a través de diversos mecanismos (Whitford & Kay 1999). Las escaraduras que producen ciertos herbívoros pueden actuar como zonas de acumulación de necromasa y semillas, convirtiéndose en lugares con una mayor biomasa y riqueza de especies de plantas que el resto de la matriz donde se encuentran (Alkon 1999). Los montículos creados al excavar, representan lugares idóneos para el reclutamiento de ciertas especies de plantas menos competitivas (Huntly & Reichman 1994, Zhang *et al.* 2003; Rebollo *et al.* 2003). En ocasiones estos montículos (y otras estructuras) actúan como "islas de fertilidad" que tienen una mayor biomasa y actividad de microorganismos (Ayarbe & Kieft 2000). Muchas de estas estructuras son dinámicas, pues cambian con el paso del tiempo (e.j. las escaraduras acaban rellenas de sedimentos), o el cese de actividad del animal en cuestión.

En el caso de herbívoros semi-subterráneos, sus efectos más notables sobre el ecosistema en que habitan se derivan de su capacidad para construir madrigueras (Huntly & Reichman 1994). Las madrigueras reducen los peligros y las fuentes de estrés ambiental para la especie constructora, y no es infrecuente encontrar que lugares concretos, e incluso a escalas más amplias, han sido modificados por la acción de los herbívoros excavadores que han vivido en esa zona durante largos periodos (Hansell 1993). La influencia de una madriguera suele tener dos vertientes, 1) la madriguera *per se*; 2) el gradiente de uso, herbivoría, y actividades del organismo, que en la mayoría de los casos no se efectuarán demasiado lejos de la madriguera. En este caso, el dominio vital del animal tendrá la madriguera como punto central, y se le denominará "pastador desde un punto central" (*central-place forager*)* (Covich 1976). Centrar las actividades alrededor de una madriguera a menudo implica un gradiente de intensidad de "pastoreo" (e.j. perritos de las praderas, Osborn & Allan 1949; conejos, Gillham 1955; pikas, Huntly 1987). Este gradiente tiene una serie de consecuencias, como cambios en la composición de la comunidad de plantas (e.j. Huntly 1987),

* Traducción libre de la autora

la biomasa vegetal (e.j. Roach *et al.* 2001), e incluso ventajas que revierten en el propio herbívoro. Por ejemplo: la vegetación de las colonias de los perritos de las praderas tiene un alto contenido en nitrógeno (Coppock *et al.* 1983), lo que supone una mayor calidad del alimento "en la puerta de casa" para esta especie.

En algunos casos, los herbívoros excavadores crean estructuras que tienen efectos a largo plazo, como es el caso de los "sistemas de madrigueras" (*open burrow systems*)*. Estas estructuras suelen albergar varios individuos de una misma especie (una familia o colonia), y se componen de una variedad de agujeros, montículos y túneles, y a veces cámaras específicas para ciertas actividades (e.j. almacenaje de alimento). Pueden llegar a ser estructuras muy longevas porque suelen estar habitadas por varias generaciones de la especie constructora, o incluso ser ocupadas por otras especies. Aún si son abandonadas, siguen siendo un elemento significativo del paisaje y, en ocasiones, continúan desempeñando su función como refugio y fuente de nutrientes y propágulos (Whitford & Kay 1999). Los sistemas de madrigueras suelen tener una comunidad de organismos asociados que se benefician de las ventajas que suponen las madrigueras en si mismas (protección frente a los depredadores, acceso a alimento y/o pareja, un microclima ventajoso, etc.). Se ha documentado ampliamente su importancia para hongos y microbios (e.j. hongos: Hawkins 1996; microbios: Ayarbe & Kieft 2000); plantas (e.g. Huntly 1987, Bagchi *et al.* 2006; Davidson & Lightfoot 2006); invertebrados (e.j. Bangert & Slobodchikoff 2000); reptiles (e.j. Shipley & Reading 2006); aves (e.j. Butts & Lewis 1982; Lai & Smith 2003) e incluso otros mamíferos (Hawkins & Nicoletto 1992; Hansen & Gold 1977; Fahnestock *et al.* 2003). Existen también especies que son comensales estrictos, por lo que sólo pueden encontrarse dentro del sistema de madrigueras de una especie en particular (Eisenberg & Kinlaw 1999). Por ejemplo, el 3% de las especies conocidas de insectos del Desierto Karakum, en Turkmenistan, habitan exclusivamente dentro de madrigueras creadas por animales, y varios escarabajos mejicanos sólo se encuentran dentro de las madrigueras de distintos roedores (Whitford & Kay 1999).

La longevidad característica de muchos sistemas de madrigueras les convierte en zonas de recursos relativamente fiables para estas distintas especies. Pero, por encima de todo, las madrigueras representan una importante fuente de heterogeneidad en las propiedades físicas de muchos ecosistemas, pues las actividades excavadoras airean y homogenizan los horizontes suelo, y pueden aumentar la fertilidad y productividad (Markwell & Daugherty 2002). Esto promueve la redistribución de los recursos y aumenta la entrada de nuevos nutrientes que pueden afectar a la dinámica de las redes tróficas y a la disponibilidad de recursos (Jefferies 2000). Por lo tanto, ejercen una marcada influencia sobre la estructura de las comunidades y pueden aumentar la heterogeneidad en la composición de especies (Whitford & Kay 1999), ejerciendo un efecto positivo sobre la biodiversidad (Christensen 1997).

Por estas y otras razones, algunos mamíferos que construyen madrigueras han sido considerados como "ingenieros de ecosistemas" (*ecosystem engineers*, Jones *et al.* 1994), pues tienen el potencial de modular la disponibilidad de los recursos, con implicaciones importantes para la ecología de las comunidades y el mantenimiento de la biodiversidad (Jones *et al.* 1994).

* Traducción libre de la autora

Los ingenieros de ecosistemas

El término "ingeniero de ecosistemas" (*ecosystem engineer*) se utiliza principalmente para describir importantes interacciones no-tróficas entre organismos que juegan un papel en la creación, modificación y mantenimiento de los hábitats (Lawton & Jones 1995). Los ingenieros de ecosistemas fueron definidos como "organismos que directa o indirectamente modulan la disponibilidad de recursos (sin incluirse a sí mismos como recurso) para otras especies, mediante cambios en materiales bióticos o abióticos. Mediante este proceso modifican, mantienen y/o crean hábitats" (Jones *et al.* 1994). Inicialmente se distinguieron dos tipos generales de ingenieros de ecosistemas. En el caso de los ingenieros "endógenos¹" (*autogenic² ecosystem engineers*)*, son sus propias estructuras físicas las que modifican el ambiente (e.j. los árboles). Los ingenieros "exógenos³" (*allogenic⁴ ecosystem engineers*)* modifican el ambiente transformando material (biótico o abiótico) de un estado físico a otro, (e.j. los castores) (Jones *et al.* 1994).

Los ingenieros "exógenos" modulan la disponibilidad de ciertos recursos para otras especies, por ejemplo a través de la creación de "parches" (*patches*) dentro de un hábitat donde las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos sean diferentes del hábitat no modificado (Jones *et al.* 1994,1997). La relevancia de la creación de parches ha sido reconocida hace mucho tiempo (e.j. Paine 1969), puesto que los parches incrementan la heterogeneidad del hábitat y el número de nichos disponibles, y por consiguiente la diversidad. En este grupo se enmarcarían los animales excavadores, que también han sido definidos como "ingenieros físicos de ecosistemas" (*physical ecosystem engineers*)* (Jones *et al.* 1997; Gutiérrez & Jones 2006). Estos organismos pueden jugar un papel crucial para la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, pero es importante resaltar que los efectos de las actividades de los ingenieros de ecosistemas pueden ser tanto positivos como negativos. El efecto neto de estos organismos estará influenciado por una serie de factores: 1) la densidad de la población; 2) la distribución a escala local y regional,3) el tiempo que lleve la población en un lugar concreto, 4) las actividades que realiza el organismo; 5) el tipo y tasa de formación de las estructuras o impactos, y su longevidad en ausencia del "ingeniero"; 6) el número y tipo de recursos que se ven afectados, directa o indirectamente; 7) la manera en que estos recursos están controlados, y el número de organismos que dependen de ellos (Jones *et al.* 1997). Aunque los ingenieros de ecosistemas se encuentran en todo tipo de ambientes, y el término se puede aplicar a casi todos los organismos que pueblan la tierra (Jones *et al.* 1994), existen situaciones o ambientes en los cuales tienen unos efectos más significativos, llegando a convertirse en "ingenieros clave" (*keystone engineers*, e.j. Bangert & Slobodchikoff 2000). Es probable que los efectos ingenieros de una especie tengan una mayor relevancia si sus densidades son altas y construyen grandes estructuras que persisten en el tiempo.

* Traducción libre de la autora

¹**endógeno, na.** 1. adj. Que se origina o nace en el interior, como la célula que se forma dentro de otra. 2. adj. Que se origina en virtud de causas internas. Diccionario de la Real Academia Española <http://www.rae.es/>

²**autogenic.** Relating to or caused by a change in the environment or an individual organism due to some endogenous factor, i.e. one that comes from within the environment or organism. A Dictionary of Biology 2004, originally published by Oxford University Press 2004.

³**exógeno, na.** 1. adj. De origen externo.2. adj. Biol. Dicho de un órgano: Que se forma en el exterior de otro, como las esporas de ciertos hongos.

⁴**allogenic.** Relating to or caused by a change in the environment or an individual organism brought about by some external factor. A Dictionary of Biology 2004, originally published by Oxford University Press 2004.

Existen estudios que han abordado los efectos de los herbívoros como ingenieros de ecosistemas, pero normalmente se han centrado en efectos sobre factores abióticos, como las propiedades del suelo, o la erosión (e.j. Aho *et al.* 1998; ver revisión en Gutierrez & Jones 2006). Sin embargo, como hemos visto, las interacciones de los herbívoros excavadores incluyen a la vegetación y a otros organismos. Este papel ha sido reconocido para especies como las taltuzas (*Geomyidae*, Reichman & Seabloom 2002); los perritos de las praderas (*Cynomys* spp. Bangert & Slobodchikoff 2000, Whicker & Detling 1998); y las ratas-topo siberianas (*Myospalax fontanierii*, Zhang *et al.* 2003). Sin embargo, aún quedan por descubrir numerosas interacciones entre los animales excavadores y otras especies en diferentes ecosistemas.

Los ecosistemas mediterráneos ibéricos

Los ecosistemas de la cuenca Mediterránea son de los que albergan una mayor biodiversidad en todo el continente europeo y a pesar de ello, por diversos motivos, aún quedan numerosas interacciones y procesos por determinar que expliquen esta alta coexistencia de especies. Esta región, y en concreto la Península Ibérica, ha estado sometida al pastoreo por grandes herbívoros, tanto silvestres como domésticos, y a pesar de esta alta presión sobre las especies vegetales conserva una alta diversidad de plantas (Naveh & Whittaker 1980; Puerto *et al.* 1990). Esta larga historia de pastoreo se refleja en las múltiples adaptaciones para sobrevivir a los efectos de los herbívoros que presentan muchas plantas de ambientes pastados (Hadar *et al.* 1999; de Bello *et al.* 2005; Osem *et al.* 2004).

El papel de los ingenieros de ecosistemas en los ambientes mediterráneos terrestres ha sido muy poco estudiado. En los últimos años sólo dos especies de la Península Ibérica han sido consideradas como tales en la literatura científica. Por un lado, un ingeniero de ecosistemas "endógeno", la encina (*Quercus ilex*) (Reyes-López *et al.* 2003); y por otro lado uno "exógeno", el abejaruco (*Merops apiaster*) (Casas-Crivillé & Valera 2005). Las encinas son conocidas como fuente de heterogeneidad en los pastizales mediterráneos y tienen efectos tanto sobre factores abióticos (balance hídrico del suelo, Anderson *et al.* 2001; propiedades del suelo a través de aportaciones de la hojarasca, Gómez Gutierrez *et al.* 1980) como bióticos (es ampliamente usada por otros organismos como alimento, refugio, posadero etc., y tiene claros efectos sobre la vegetación herbácea, González-Bernáldez *et al.* 1969). El abejaruco por su parte, es un ave abundante en zonas áridas y semi-áridas de la Península Ibérica, y tiene la habilidad de construir madrigueras para la reproducción. La construcción de las madrigueras encaja en la definición de ingeniero de ecosistemas por dos motivos principales: es un agente "bioturbador", con importantes implicaciones para la erosión de los taludes donde habitualmente anida. Además, las madrigueras abandonadas por los abejarucos pueden ser empleadas por un gran número de especies distintas, entre ellas varias aves, reptiles, roedores, y hasta 19 especies de invertebrados (Casas-Crivillé & Valera 2005).

La alta diversidad de los ecosistemas mediterráneos nos hace sospechar que deben existir muchas otras especies que ejercen efectos como ingenieros de ecosistemas, algunas quizás jugando un papel determinante para el mantenimiento de esta diversidad. En la presente tesis doctoral hemos centrado nuestra atención sobre un animal mediterráneo reconocido como especie clave, pero cuyas interacciones no-tróficas han sido poco consideradas hasta ahora, y menos su papel como herbívoro excavador y sus potenciales efectos como ingeniero de ecosistemas: el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus* L.).

El conejo europeo

Origen y morfología

El conejo europeo es un mamífero de pequeño tamaño (entre 800 y 1300 g) que pertenece a la familia Leporidae, dentro del orden de los Lagomorfos. Los diferentes géneros de Lepóridos divergieron hace unos 20 millones de años, entre ellos el género *Oryctolagus* (Esteves *et al.* 2006), y constituye un género monoespecífico: *Oryctolagus cuniculus* L. Los conejos se caracterizan por su pelaje pardo-grisáceo y un rabo corto cuya parte interna es de color blanco, potentes extremidades posteriores adaptadas para la carrera, y grandes orejas (aunque menores que las de sus parientes del género *Lepus*).

El origen del género *Oryctolagus* se remonta al Pleistoceno Medio y Tardío. Los fósiles más antiguos han sido encontrados en el sur de la Península Ibérica, en el yacimiento de Cullar Baza, Granada (Corbet 1994). La especie *Oryctolagus layensis* está considerada como el ancestro del actual *O.cuniculus*, y aparece en el registro fósil ligada a condiciones climáticas áridas y subtropicales (López-Martínez 2004). Sin embargo, durante la fase fría del Pleistoceno superior (140000-10000 años) el género *Oryctolagus* desaparece del resto de Europa y permanece confinado en la Península Ibérica (Corbet 1994).

El conejo y el hombre

Tras las glaciaciones del Pleistoceno superior los densos bosques que dominaban el norte de Europa no eran un hábitat favorable para una especie que había evolucionado en ambientes más cálidos. Estos bosques pudieron ser una barrera para *Oryctolagus*, hasta que los humanos empezaron a aclararlos y propiciaron su expansión (Zeuner 1963). Las primeras evidencias claras de una interacción entre hombres y conejos datan del Neolítico, ya que se cree que colonos neolíticos pudieron haber trasladado conejos a Mallorca hacia 1400-1300 A.C. También de esa época data el probable traslado de los conejos que fundaron las actuales poblaciones del norte de África (Flux, 1994).

Posteriormente, los fenicios son los primeros en hacer constar la presencia de grandes densidades de conejos en la Península Ibérica hacia 1100 A.C. Este pueblo propició la expansión del conejo por el resto del mediterráneo, junto con los romanos, quienes empezaron a domesticar al conejo a partir del siglo I D.C. (Zeuner, 1963). En la época romana los conejos ya se consideraban una plaga en ciertos lugares, Plinio el viejo (23-79 A.C.) les mencionaba en su Historia Natural, y el animal aparece en algunas monedas del emperador Adriano. Los romanos fueron vector de la expansión del conejo por Italia, Francia y el Norte de África (Rogers *et al.* 1994).

En la actualidad, el conejo europeo está distribuido por casi la totalidad de Europa continental, Reino Unido, Islas Atlánticas (archipiélagos de las Azores y Canarias), Australia, Nueva Zelanda, América del Sur y África (Marruecos y Argelia) (Corbet 1994). Además, ha sido introducido en más de 800 islas por todo el mundo (Flux & Fullagar 1983; Flux 1994).

Recientes estudios de ADN mitocondrial y celular determinan la existencia de dos subespecies de conejo en la Península Ibérica: *Oryctolagus cuniculus algeris* y *Oryctolagus cuniculus cuniculus*. El primero es más pequeño, se considera la subespecie original y ocupa el cuadrante suroccidental de la Península Ibérica; mientras que *O.c.cuniculus* es mayor y vive en el resto de la Península Ibérica (Esteves *et al.* 2006). La población del norte (*O.c.cuniculus*) se expandió por Europa y

es el origen de todas las razas domésticas de conejo, que se cree se originaron en monasterios franceses hacia el 500 o 1000 D.C. (Zeuner 1963). Las últimas investigaciones (Ferrand 2004) sugieren una distribución geográfica de las dos subespecies más compleja y heterogénea, con una zona de contacto en el centro de la Península y una elevada variabilidad genética de las poblaciones, considerada como una de las más elevadas entre los mamíferos (Branco *et al.* 2000, 2002, Esteves *et al.* 2006).

Comportamiento y ecología

El gran éxito y amplia distribución del conejo europeo se suelen atribuir a sus altas tasas de crecimiento poblacional y gran capacidad reproductora. El tipo de hábitat ideal del conejo es una yuxtaposición de unidades ecológicas: espacios abiertos con pastizal, superficies de matorral, etc. La pendiente, la altitud y la lluvia y el tipo de suelo, son también factores que determinan su abundancia a una escala regional (Trout *et al.* 2000; Calvete *et al.* 2004; Saldaña *et al.* 2007). En la Península Ibérica, muestran preferencia por mosaicos de zonas abiertas de pastizal intercaladas con cobertura de matorral (e.j. Rogers & Myers 1979; Wheeler *et al.* 1981).

Dentro de la Familia Leporidae, el conejo europeo es la especie que presenta una estructura social más compleja, en la que está patente una fuerte jerarquía muy relacionada con su éxito reproductor. Suele formar grupos sociales poligámicos, constituidos por un macho dominante y varias hembras reproductoras, junto con juveniles y machos subordinados (Lockley 1961; Cowan & Garson 1985). La calidad del hábitat y disponibilidad de recursos (alimento y refugio) influyen en la estructura social. Si existe una alta proporción de hábitats favorables, los conejos exhiben una estructura social más flexible, con jerarquías menos evidentes y una tasa de supervivencia de los juveniles superior. Cuando el hábitat está fragmentado y las manchas existentes no satisfacen los requisitos de la población, los conejos tienden a exhibir una estructura social más rígida, con elevada competencia entre ellos por los recursos disponibles. En estos casos, la distribución de la población suele ser discontinua, con colonias de pequeño tamaño y aisladas entre sí (Wilson *et al.* 2002).

Un elemento clave para la organización social y reproducción del conejo es su capacidad para excavar madrigueras. De hecho su nombre en latín está relacionado con esta habilidad, pues *Oryctolagus* fue acuñado por Lilljeborg en 1874 y significa "liebre excavadora" (Corbet 1986). Para la construcción de madrigueras, los conejos necesitan suelos secos, bien drenados, ligeros y poco compactados (e.j. Parker *et al.* 1976, Rogers *et al.* 1994; Parer & Libke 1985). Aunque no poseen adaptaciones morfológicas evidentes para la excavación, son capaces de excavar 2 m de madriguera en una noche si el suelo es apropiado (Myers *et al.* 1994). Son las hembras las que suelen excavar, aunque los machos a veces también contribuyen a la construcción de las madrigueras. Una de las consecuencias de que los gazapos nazcan sin pelo es que su capacidad para termoregular durante los primeros días de vida se ve comprometida. Por eso es tan importante que el interior de las madrigueras se mantenga con la menor humedad posible: el pelo y hierba que las madres usan como aislante del frío pierden sus propiedades si se humedecen y las crías pueden morir por hipotermia. La inundación de las madrigueras, por lo tanto, es fatal para la supervivencia de los gazapos (Myers & Poole 1963; Parer *et al.* 1987; Palomares 2003).

Si las condiciones edáficas y de hábitat lo permiten, los conejos construyen sistemas complejos de madrigueras llamados vivares. El vivar⁵ es un conjunto de madrigueras que representa el esfuerzo colectivo de varios conejos durante un periodo considerable de tiempo. Por ejemplo, en Canberra (Australia) se estudió una madriguera de 6 años que tenía 150 entradas, y se estima que se habían excavado unos 10 m³ de tierra (Parer *et al.* 1987). Los vivares constituyen un elemento muy importante para la reproducción y supervivencia de los conejos, pues sirven como lugar seguro de cría para varias hembras, y suponen un refugio para numerosos adultos. La disponibilidad y distribución de los vivares son factores determinantes para la estructura social y demografía de las poblaciones de conejo (Cowan & Garson 1985; Cowan 1987; Daly 1981; Surridge *et al.* 1999). Al igual que en las madrigueras individuales, la temperatura y humedad son más suaves que en el exterior (Kolb 1985). Dentro de los vivares se crea un microclima que ayuda a soportar los rigores meteorológicos, sobre todo durante los meses estivales, ya que permite conservar unos niveles bajos de transpiración y deshidratación (Hayward 1961). En algunos ambientes los vivares son un recurso obligado, y el espacio disponible para su ubicación limita el número de conejos que pueden habitar en una zona determinada (Myers *et al.* 1994).

Todas las actividades diarias del conejo, incluyendo su comportamiento social y territorial suelen transcurrir en torno al vivar (Surridge *et al.* 1999). Esto implica un comportamiento como "pastador desde un punto central" (*central place forager*) que provoca un gradiente de influencia alrededor del vivar (Gillham 1955). En algunos casos, se han observado poblaciones de conejos que utilizan los vivares en menor medida, llamados conejos "de superficie" (Wheeler *et al.* 1981). La proporción de estos individuos parece responder tanto a las condiciones del hábitat (según la disponibilidad de lugares apropiados para excavar y/o la disponibilidad de refugio alternativo, Cowan & Garson 1985;) como a la época del año (e.j. si coincide con la época de dispersión de juveniles, Surridge *et al.* 1999; White *et al.* 2003).

Además de depositar excrementos por todo su dominio vital, los conejos forman agrupaciones de excrementos llamadas letrinas, que usan para marcar el territorio y como centro de información e interacción social. Los machos son los que mayoritariamente mantienen las letrinas, donde además de excrementos añaden secreciones de las glándulas anales y submandibulares y orina (Sneddon 1991).

El conejo es un animal esencialmente crepuscular y nocturno, aunque los ritmos de actividad fluctúan con las condiciones locales y la época del año (Rogers *et al.* 1994). Gran parte de su tiempo activo transcurre pastando y tiene una gran plasticidad a la hora de seleccionar el alimento, adaptándose a lo disponible de acuerdo con el lugar y el clima. Es capaz de consumir un amplio espectro de plantas, pero también tiene la capacidad de seleccionar las plantas de acuerdo con su estado fenológico o de desarrollo (Chapuis 1990). Por ejemplo, selecciona las partes vegetativas de las gramíneas en invierno y primavera; en verano consume las inflorescencias; y cuando los recursos escasean (verano) muchas veces se alimentan de arbustos y corteza de los árboles. Soriguer (1988) observó que cuando había otros herbívoros el conejo comía principalmente gramíneas, mientras que en cercados donde sólo pastaban los conejos, éstos preferían consumir las compuestas. El conejo prefiere plantas ricas en nitrógeno (Thompson 1994) y alimentos blandos y bajos en fibra, especialmente plantas anuales altamente nutritivas como las leguminosas (Myers & Bults 1977).

5. Vivar: (del latín *vivarium*) m. nido o madriguera donde crían diversos animales, especialmente los conejos. Diccionario Real Academia Lengua Española.

Dada la gran cantidad de fibra que contiene su alimento, y con el objetivo de maximizar su digestión, los conejos (como las liebres) poseen la capacidad de cecotrofia. Esta adaptación consiste en la reingestión de las heces, lo cual permite la digestión enzimática de las bacterias cecales, y la absorción intestinal tanto de los aminoácidos de las proteínas bacterianas como de las vitaminas. Estos excrementos son llamados "cecotrofas" o "heces blandas", y son ingeridas directamente desde el ano. Tras la segunda digestión, el alimento pasa una segunda vez por el tubo digestivo, con el consiguiente mayor aprovechamiento de los nutrientes. Los excrementos redondos y secos que disemina por su territorio son el producto final de esta segunda digestión. Esta estrategia se considera muy útil cuando el alimento escasea o es de baja calidad (Griffiths & Davies 1963). Además, esta estrategia también contribuye a la capacidad de los conejos para optimizar el uso de los recursos hídricos, junto con su capacidad para aumentar la concentración de urea en la orina (Hayward 1961), lo que les confiere una resistencia especial a las fluctuaciones de los recursos típicas de ambientes mediterráneos.

Biología reproductiva y tendencias poblacionales

En los ecosistemas mediterráneos ibéricos el conejo es una especie muy bien adaptada y prolífica, que es capaz de ajustar su ciclo reproductivo a las características climáticas locales y la disponibilidad de alimento. El periodo reproductivo (entre noviembre y junio) varía según la cantidad de alimento y, por lo tanto está influenciado por las condiciones locales de temperatura e intensidad de lluvias (Gonçalves *et al.* 2002, Soriguer & Rogers 1981, Villafuerte *et al.* 1997). La gestación dura unos 30 días, y el tamaño medio de las camadas varía según el ecosistema y la disponibilidad de alimento, pues si los recursos alimenticios escasean la hembra puede reabsorber los fetos (Lockley 1961). Las crías nacen ciegas y con un peso de 35-45 g. Las crías nacidas dentro de un vivar no necesitan pelo ni movilidad para hacer frente a extremos climáticos o evitar a los depredadores. Esto, junto con el corto periodo de gestación, hace que los conejos puedan tener varias camadas al año (Myers *et al.* 1994). Los juveniles salen de las madrigueras con unas tres semanas de vida, con un peso medio de 150-200 g (Wood 1980).

Las altas tasas de depredación que sufren los gazapos (hasta 80% en los primeros 3 meses de vida; Myers *et al.* 1994) se compensan con una elevada tasa reproductiva, pues las hembras pueden entrar en celo mientras están criando. La dispersión de los individuos suele ocurrir durante los primeros meses de vida, antes de alcanzar la madurez sexual. Las tasas de dispersión de los juveniles suelen rondar el 50%, aunque son bastante variables, y normalmente mayores en el caso de los machos (machos 70-100%; hembras: 5-80%). Los individuos dispersantes no suelen moverse más de unos 70 m (Künkele & Von Holst 1996). Los juveniles alcanzan la madurez sexual entre los 4 y los 9 meses de edad (Künkele & Von Holst 1996; Myers *et al.* 1994; Rogers *et al.* 1994).

La distribución y abundancia de las poblaciones de conejo dependen en gran medida de las condiciones climáticas (temperatura y precipitación) y de la disponibilidad de alimento y refugio. Las tasas de mortalidad varían a lo largo del año, y las densidades más elevadas de conejos se registran normalmente durante la primavera y principio del verano, después del pico reproductivo. La densidad cae en otoño y se recupera otra vez en invierno, cuando empieza la reproducción. Estas fluctuaciones estacionales pueden estar también condicionadas por las enfermedades. Así, la enfermedad hemorrágica vírica (RHD) suele tener un mayor impacto durante la época reproductiva (Villafuerte *et al.* 1997) y la mixomatosis suele tener una mayor incidencia al final del verano, justo cuando las poblaciones alcanzan su mayor abundancia.

A pesar de las altas densidades históricas del conejo en la Península Ibérica, la aparición de estas dos enfermedades víricas, la mixomatosis en los años 50 del siglo XX y la enfermedad hemorrágica vírica (RHD) en 1989, suponen un importante varapalo para la supervivencia de esta especie en España y Portugal. Las poblaciones de conejos disminuyen e incluso desaparecen en algunas zonas (Villafuerte *et al.* 1995), con consecuencias dramáticas para los depredadores ibéricos más especializados (e.j. lince ibérico, *Lynx pardinus*: Palomares *et al.* 2001; Moreno *et al.* 2004; águila imperial, *Aquila adalberti*: Ferrer & Negro 2004); pero también para otras especies menos amenazadas, (e.j. búho real, *Bubo bubo*: Martínez & Calvo 2001; águila real, *Aquila chrysaetos*: Fernández 1993).

Otros factores, como la pérdida de hábitat óptimo debida a cambios en el uso del suelo y prácticas agrícolas (Rogers *et al.* 1994; Moreno & Villafuerte 1995) y el exceso de presión cinegética (Moreno & Villafuerte 1995; Williams *et al.* 2007) también han perjudicado a las poblaciones de conejo. Recientemente, el Instituto portugués para la Conservación de la Naturaleza ha catalogado al conejo como especie "casi amenazada", y los últimos datos sugieren que el conejo en la Península Ibérica debería estar catalogado como "Vulnerable", de acuerdo con el Criterio 4 de la Lista Roja de la IUCN (Virgós *et al.* 2007).

Actualmente, el conejo en España se distribuye por la mayoría del territorio, aunque es raro en la Cornisa Cantábrica, Vizcaya y Guipúzcoa. Las mayores densidades se encuentran en las provincias de Toledo, Madrid, Ciudad Real y Jaén (Delibes-Mateos 2006). Generalmente prefieren zonas por debajo de los 1000 m, relativamente llanas y de suelos blandos, y frecuentemente están ligados a zonas adehesadas, siempre que la cobertura de matorral no sea muy alta (por ejemplo un 40% de matorral, un 35% de pastizal y 25% suelo desnudo), siempre con manchas de matorral intercaladas entre el pastizal (Silvestre *et al.* 2004).

El conejo como especie clave en las redes tróficas del monte Mediterráneo

El conejo se definió como especie clave en los ecosistemas mediterráneos hace unas décadas, aunque su relevancia ecológica empezó a ser documentada científicamente a raíz del declive que sufrieron sus poblaciones como consecuencia de la mixomatosis y la RHD y el consiguiente descenso de las poblaciones de sus depredadores más carismáticos (Delibes & Hiraldo 1981). Recientemente se ha empezado a analizar la relevancia del conejo para los ecosistemas mediterráneos con un mayor énfasis en otros aspectos, como sus efectos sobre la vegetación (Gómez-Sal *et al.* 1999; Dellafiore *et al.* 2006; Rueda 2006), además de su relevancia para la conservación y como recurso cinegético (Angulo & Villafuerte 2003; Williams *et al.* 2007). El conejo es una especie que ha estado ligada al ser humano histórica, social y económicamente. Siempre ha sido una especie abundante y apreciada por su carne y su piel. En la actualidad, el conejo es una de las principales piezas de caza menor en España. Según el Instituto Nacional de Estadística, más de 4 millones de conejos se cazaron en España durante 2002 (Delibes-Mateos 2006).

Interacciones ecológicas con otras especies

1) Efectos sobre la vegetación. Para resumir los estudios que abordan los efectos de los conejos sobre la vegetación es necesario hacer una distinción entre aquellos llevados a cabo en su zona de origen (la Península Ibérica), y los efectos encontrados en lugares con distintas condiciones ambientales, dónde no lleva coexistiendo con las plantas tanto tiempo.

La gran mayoría de los estudios se han llevado a cabo fuera del área original del conejo. Se ha demostrado que el conejo afecta a la cobertura y diversidad de la vegetación (e.j. Crawley & Weiner 1991) y a la composición florística de las comunidades herbáceas (Farrow 1917; Fenton 1940; Gillham 1955; Watt 1981; Crawley 1990; Crawley & Weiner, 1991; Eldridge & Simpson 2002).

En la península ibérica, se han llevado a cabo un número limitado de estudios sobre los efectos de los conejos sobre las comunidades herbáceas. En general, estos estudios han estado basados en experimentos con parcelas de exclusión de conejos. Los resultados más relevantes indican que los conejos pueden reducir significativamente la biomasa aérea (15%, Soriguer 1983; 42% Rueda, 2006), y sus efectos también se reflejan en la biomasa subterránea, si bien existen grandes diferencias entre zonas de diferente productividad (Rueda 2006). También existen indicios de que pueden afectar a la composición florística (Soriguer 1983; Rueda 2006) de los pastizales, pero la exclusión de conejos no parece provocar efectos significativos sobre la riqueza de especies y la diversidad a corto plazo (Peterson 2001; Rueda 2006). Los conejos también ejercen efectos significativos sobre la arquitectura de especies leñosas como *Retama sphaerocarpa* (Gómez-Sal *et al.* 1999), principalmente a través del ramoneo.

2) Papel como dispersor de semillas. El conejo es un gran consumidor de semillas y esto repercute en la composición florística debido a su consumo selectivo (Díaz 2000). En sus excrementos se encuentran semillas tanto de especies herbáceas (Malo *et al.* 2000) como de leñosas (e.j. Dellafiore *et al.* 2006), y son potencialmente importantes agentes de dispersión de semillas en el mediterráneo (e.j. Malo *et al.* 1995; Cerván Carmona & Pardo Navarro 1997; Malo *et al.* 2000). Este potencial es debido sobre todo a la alta tasa de deposición de excrementos de los conejos (Wood 1988), ya que el contenido en semillas de sus excrementos no es tan alto comparado con otros herbívoros (Malo & Suárez 1995). La capacidad de germinación de la mayoría de las semillas se mantiene tras el paso por el tracto intestinal del conejo, e incluso aumenta con respecto a la ingestión por otros herbívoros (Cosyns *et al.* 2005).

3) Las letrinas. Los efectos de estas acumulaciones de excrementos, orina y escaraduras sobre las propiedades del suelo y la comunidad herbácea han sido muy poco estudiadas. Sólo se tiene constancia de dos trabajos en la misma zona del sureste peninsular que resaltan los efectos significativos de las letrinas de conejo sobre las propiedades físicas y químicas del suelo. Esto se traduce en un aumento significativo de nutrientes y materia orgánica, alteraciones en el Ph del suelo, y una comunidad vegetal más diversa y con mayor biomasa (Willot *et al.* 2000; Peterson 2001). En estas comunidades semiáridas, las letrinas por lo tanto actúan como "islas de fertilidad". Interacciones menos evidentes han sido estudiadas por entomólogos que han identificado la importancia de los excrementos de conejo, y por extensión de las letrinas, para algunas especies de escarabajos coprófagos (e.j. *Onthophagus latigena* y *Onthophagus emarginatus*, Galante & Cartagena 1999), y se ha encontrado una relación positiva entre los escarabajos endémicos de la Península Ibérica y las densidades de conejo (Verdú & Galante 2004).

4) Los vivares. Quizás el elemento del dominio vital del conejo que ha pasado más desapercibido de cara a la investigación científica son los vivares. En particular se ha prestado poca atención a sus potenciales efectos sobre la vegetación y su papel como recurso para otras especies de plantas y animales. A pesar de que pueden alcanzar densidades de hasta 10 vivares por hectárea (Gea-Izquierdo *et al.* 2005), y que en su interior se dan unas condiciones atenuadas de temperatura y humedad con respecto al ambiente exterior, sólo tres estudios comentan su uso por otras

especies: pulgas (*Siphonaptera*, Osacar-Jimenez *et al.* 2001), culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*, Blázquez & Villafuerte 1990), y tejones (*Meles meles*, Revilla *et al.* 2001).

En general, estos aspectos de la ecología del conejo europeo han sido más estudiados en respuesta a su papel como plaga en lugares donde ha sido introducido por el hombre (Inglaterra, Australia, Nueva Zelanda, etc.), que en la Península Ibérica, que incluye el tipo de ecosistemas en los cuales se originó la especie. Sí que existe amplia información sobre su papel en las cadenas tróficas mediterráneas, y se han llevado a cabo grandes esfuerzos de investigación y gestión para mejorar el estado de sus poblaciones de cara a la recuperación de los depredadores. Sin embargo, pocos estudios han dado relevancia al carácter excavador del conejo, y mucho menos a su facultad de crear sistemas de madrigueras. Las interacciones no-tróficas de este herbívoro antaño tan abundante y aún muy importante para los ecosistemas ibéricos, han recibido muy poca atención, tanto por la comunidad científica como por los gestores y/o legisladores que pudieran contribuir a crear un plan para la adecuada conservación tanto del conejo como de los demás organismos con quienes potencialmente interactúa.

Objetivos de la Tesis Doctoral

La presente Tesis Doctoral pretende contribuir al conocimiento de las relaciones ecológicas en ambientes mediterráneos centrándose en un herbívoro excavador, *Oryctolagus cuniculus*. El objetivo principal es explorar sus relaciones no-tróficas, especialmente las derivadas de su actividad excavadora, considerando su potencial papel como ingeniero de ecosistemas.

Objetivos específicos

1. Estudiar la densidad y relevancia espacial de los vivares de conejo y los factores del hábitat que determinan su densidad y tamaño. En el **capítulo 3** se emplea una extensa base de datos para estudiar los factores que determinan la densidad y el tamaño de las madrigueras. También se investiga la relevancia de elementos del hábitat asociados a las madrigueras, que pueden servir de protección y soporte estructural para los vivares. Se discuten las implicaciones de los factores más importantes para la densidad y tamaño de los vivares. También se analiza brevemente la importancia potencial de estos factores para los comensales que pudieran utilizar esos vivares.
2. Investigar la relevancia que las madrigueras de conejo pueden tener para otras especies, en este caso centrándonos en los reptiles. En el **capítulo 4** se explora el papel que juegan los vivares de conejo para la comunidad de lacértidos de la zona de estudio. En las dehesas, las lagartijas suelen seleccionar zonas con cobertura arbustiva media y afloramientos rocosos, mientras que el pastizal o los cultivos son zonas consideradas como hábitat no favorable. Partimos de la hipótesis de que los vivares son una fuente de heterogeneidad y/o recursos para las lagartijas, por lo que la disponibilidad de madrigueras tendrá una influencia sobre el uso del hábitat de los reptiles. Esta selección del hábitat se verá reflejada en la densidad y diversidad de lagartijas, y esperamos que esta tendencia se observe con más claridad en los hábitats más desfavorables. También exploramos los posibles recursos suministrados por las madrigueras, y si éstas tienen un efecto sobre la condición física (corpulencia) de las lagartijas.
3. Estudiar la influencia que tienen las estructuras que crean los conejos, madrigueras y letrinas, sobre la comunidad herbácea de los pastizales mediterráneos. El efecto de los conejos sobre la vegetación dentro de su dominio vital se aborda en el **capítulo 5**, comparando la comunidad

herbácea dentro de su dominio vital con la de parcelas de exclusión. Para ello se identificaron 3 elementos creados por los conejos dentro de su dominio vital: el vivar, las letrinas y el área de influencia alrededor del vivar. Nuestra hipótesis es que las actividades de los conejos crearán "parches" específicos que promoverán la heterogeneidad en la composición de plantas y aumentarán la diversidad con respecto a las parcelas de exclusión. Además, se investigará hasta qué punto existen diferencias internas dentro de cada uno de los tres elementos y se explorarán los distintos mecanismos que las puedan estar provocando.

4. Testar experimentalmente los efectos de los conejos sobre el banco de semillas de los pastizales mediterráneos. El objetivo del **capítulo 6** es estimar la contribución de los herbívoros al banco de semillas de los pastizales de dehesa, con especial énfasis en los efectos a través de la endozooecoria. Los herbívoros considerados son ovejas y conejos. Se pretende averiguar cuáles son los efectos de la herbivoría sobre el banco de semillas de pastizales mediterráneos y en qué medida dependen de la productividad del suelo. Además, se analizará si los herbívoros de diferente tamaño tienen un efecto distinto sobre el banco de semillas, y se estimará la contribución real de las semillas dispersadas por endozooecoria al banco de semillas.

5. Contestar a la pregunta: ¿Actúa el conejo como especie ingeniera de ecosistemas en los pastizales de dehesa? En el **capítulo 7** se resumirán y discutirán los resultados más importantes de los capítulos anteriores, y se evaluará si el conejo actúa como ingeniero de ecosistemas en la zona de estudio. Se compararán sus efectos con los de otros ingenieros de ecosistemas y se analizará la relevancia general de los conejos en los ecosistemas mediterráneos. Además, se considerarán las limitaciones del presente estudio y las nuevas perspectivas que se deriven de los resultados obtenidos. Finalmente, se expondrán las conclusiones más relevantes del presente trabajo.

Aspectos relevantes de esta Tesis Doctoral

1) Aborda las interacciones no-tróficas en los ambientes mediterráneos y en particular las de un animal excavador. Con este estudio se pretende mejorar el conocimiento sobre el papel ecológico de los herbívoros excavadores dentro de sus áreas de origen. La información sobre sus efectos sobre la diversidad de lagartijas, plantas etc. puede ser útil para el desarrollo de medidas para la conservación de la diversidad en la cuenca mediterránea.

3) Considera el potencial como ingeniero de ecosistemas de una especie clave. Como hemos visto, existen pocos estudios en los ecosistemas mediterráneos, y especialmente en la Península Ibérica que tengan en cuenta este tipo de efectos. Se cuantifican no sólo sus efectos e interacciones, sino también la densidad y el tamaño de las estructuras que crea. Se pretende contribuir a rellenar los huecos existentes en el conocimiento de la ecología del conejo europeo.

4) En esta tesis doctoral se utilizan datos exhaustivos de toda una finca para averiguar qué factores determinan la densidad y tamaño de los vivares de conejo. Esto supone una nueva aproximación con respecto a lo publicado anteriormente. La mayoría de los estudios de distribución de vivares que se han llevado a cabo comparan 3 ó 4 zonas relativamente pequeñas (e.g. Gea-Izquierdo *et al.* 2005) o emplean transectos para extrapolar los datos a toda la zona de estudio (e.g. Rogers & Myers 1979; Martins *et al.* 2002).

5. Este es el primer estudio del que se tiene noticia que aborda las interacciones entre un animal excavador y la comunidad de lagartijas en la Península Ibérica. Los conejos construyen madrigueras que pueden constituir un recurso muy importante para las 4 especies de lagartijas presentes

en la zona. Se investigan también las condiciones microclimáticas dentro de las madrigueras, que nos ayudarán a averiguar exactamente qué ventajas pueden aportar las madrigueras para estos ectotermos.

6) Aunque existen algunos estudios que han utilizado parcelas de exclusión para investigar los efectos de los conejos sobre la vegetación herbácea, no existe ninguno que aborde la vegetación de las distintas estructuras dentro de su dominio vital en la Península Ibérica. En esta Tesis estudiaremos la vegetación de los vivares, de la zona de influencia del vivar y de las letrinas. De esta manera podremos estimar los efectos totales del conejo, no sólo la herbivoría.

7) La influencia de la productividad y la herbivoría sobre el banco de semillas de los pastizales mediterráneos han sido estudiadas por separado (e.j. Ortega *et al.* 1997 y Peco *et al.* 2006), y juntas (Osem *et al.* 2006). Este estudio investiga cómo la interacción entre productividad y la identidad de los herbívoros condiciona la respuesta del banco de semillas ante el pastoreo.

Bibliografía

- Aho, K., Huntly, N.J., Moen, J., & Oksanen, T. (1998) Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem. *Oecologia* 114: 405-409.
- Alkon, P.U. (1999) Microhabitat to landscape impacts: crested porcupine digs in the Negev Desert highlands. *Journal of Arid Environments* 41: 183-202.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S., Jackson, R.B., (2001). Water and treeunderstory interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology* 82, 33-49.
- Andrew, M.H. (1988) Grazing impact in relation to livestock watering points. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 336-339.
- Angulo, E. & Villafuerte, R. (2003) Modelling hunting strategies for the conservation of wild rabbit populations. *Biological Conservation* 115: 291-301.
- Ayarbe, J.P. & Kieft, T.L. (2000) Mammal mounds stimulate microbial activity in a semiarid shrubland. *Ecology* 81: 1150-1154.
- Bagchi, S., Namgail, T., & Ritchie, M.E. (2006) Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high altitude arid rangelands of Trans-Himalaya. *Biological Conservation* 127: 438-442.
- Bangert, R.K. & Slobodchikoff (2000) The Gunnison's prairie dog structures a high desert grassland landscape as a keystone engineer. *Journal of Arid Environments* 46: 357-369.
- Blázquez, M.C. & Villafuerte, R. (1990) Nesting of the Montpellier snake (*Malpolon monspessulanus*) inside rabbit warrens at Doñana National Park (SW Spain): phenology and a probable case of communal nesting. *Journal of Zoology* 222: 692-693.
- Branco, M., M. Monnerot, N. Ferrand, & A. R. Templeton, 2002. Postglacial dispersal of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian Peninsula reconstructed from nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA genetic variation. *Evolution* 56(4): 792-803.
- Branco, M., N. Ferrand & M. Monnerot, 2000. Phylogeography of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian Peninsula inferred from RFLP analysis of the cytochrome b gene. *Heredity* 85: 307-317.
- Brown, J.H. & Heske, E.J. (1990) Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- Burt, W.H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346-352.
- Butts, K.O. & Lewis, J.C. (1982) The importance of prairie dog towns to burrowing owls in Oklahoma. *Proceedings Oklahoma Academy of Sciences* 62: 46-52.
- Calvete, C., Estrada, R., Angulo, E., & Cabezas-Ruiz, S. (2004) Habitat factors related to wild rabbit conservation in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* 19: 531-542.
- Casas-Crivillé, A. & Valera, F. (2005) The European bee-eater (*Merops apiaster*) as an ecosystem engineer in arid environments. *Journal of Arid Environments* 60: 227-238.

- Cerván Carmona, M. & Pardo Navarro, F. (1997) Dispersión de semillas de retama (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss.) por el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el centro de España. Doñana, Acta Vertebrata 24: 143-154.
- Coleman, S.W., Forbes, T.D.A., & Stuth, W. (1989). Measurements of the plant-animal interface in grazing research. In Grazing research methods (ed G.C. Martin), pp. 37-52. Am. Soc. Agron., Madison. WI. USA.
- Coppock, D.L., Detling, J.K., Ellis, J.E., & Dyer, M.I. (1983) Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie Oecologia 56: 1-9.
- Corbet, G.B. (1994) . Taxonomy and origins. In The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer (eds K. Thompson & C.M. King), pp. 1-7. Oxford University Press, Oxford.
- Corbet, G.B. (1986) Relationships and origins of the European lagomorphs. Mammal Review 16: 105-110.
- Cosyns, E., Delporte, A., Lens, L., & Hoffmann, M. (2005) Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. Journal of Ecology 93: 353-361.
- Covich, A.P. (1976) Analyzing Shapes of Foraging Areas: Some Ecological and Economic Theories. Annual Review of Ecology and Systematics 7: 235-257.
- Cowan, D.P. (1987) Aspects of the social organisation of the european wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Ethology 75: 197-210.
- Cowan, D.P. & Garson, P.J. (1985). Variations in the social structure of rabbit populations: causes and demographic consequences. In Behavioural Ecology: Ecological consequences of adaptive behaviour (eds R.M. Sibly & R.H. Smith), pp. 537-555. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M.J. (1990) Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. Journal of Applied Ecology 27: 803-820.
- Crawley, M.J. (1997). Plant-herbivore dynamics. In Plant Ecology (ed M.J. Crawley), pp. 401-474. Blackwell Science, Oxford.
- Crawley, M.J. & Weiner, J. (1991) Plant Size Variation and Vertebrate Herbivory: Winter Wheat Grazed by Rabbits Journal of Applied Ecology 28: 154-172.
- Chapuis, J.L. (1990) Comparation of the diets of two sympatric lagomorphs, *Lepus europaeus* (Pallas) and *Oryctolagus cuniculus* (L.) in an agroecosystem of the Ile-de-France. Zeitschrift fur Säugertierkunde 55: 176-185
- Christensen, N.L. (1997). Manageing for heterogeneity and complexity on dynamic landscapes. In The Ecological Basis for Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity (eds S.T.A. Pickett, R.S. Ostfeld, M. Shachak & G.E. Likens). Chapman and Hall, New York.
- Daly, J.C. (1981) Effects of social organization and environmental diversity on determining the genetic structure of a population of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Evolution 35: 689-706.
- Davidson, A.D. & Lightfoot, D.C. (2006) Keystone rodent interactions: prairie dogs and kangaroo rats structure the biotic composition of a desertified grassland. Ecology 87: 755-765.
- de Bello, F., Leps, J., & Sebastiá, M.T. (2005) Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. Journal of Applied Ecology 42: 824-833.
- Delibes-Mateos, M. (2006) Relaciones entre los cambios poblacionales del conejo, la gestión cinegética, el hábitat y los depredadores: implicaciones para la conservación, Universidad de Castilla-La Mancha, CSIC, Ciudad Real.
- Delibes, M. & Hiraldo, F. (1981). The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. In Proceedings of the World Lagomorph Conference, August 1979 (eds K. Myers & C.D. MacInnes), pp. 614-622. Guelph University Press, Guelph, Ontario.
- Dellafiore, C., Vallés, S.M., & Gallego Fernández, J.B. (2006) Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) as dispersers of *Retama monosperma* seeds in a coastal dune system. Ecoscience 13: 5-10.
- Díaz, A. (2000) Can plant palatability trials be used to predict the effect of rabbit grazing on the flora of ex-arable land? Agriculture, Ecosystems and the Environment. 78: 249-259
- Eisenberg, J.F. & Kinlaw, A. (1999) Introduction to the Special Issue: ecological significance of open burrow systems. Journal of Arid Environments 1999: 123-125.
- Eldridge, D.J. & Simpson, R. (2002) Rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) impacts on vegetation and soils, and implications for management of wooded rangelands. Basic and Applied Ecology 3: 19-29.

- Esteve, P.J., Alves, P.C. & Ferrand, N. (2006) O uso de marcadores genéticos na gestão e conservação de populações de coelho-bravo (*Oryctolagus cuniculus*). En: Gestão e conservação de populações de coelho-bravo. Pp: 11-30. Federação Alentejana de Caçadores (Eds.) 188pp.
- Fahnestock, J.T., Larson, D.L., Plumb, G.E., & Detling, J.K. (2003) Effects of ungulates and prairie dogs on seed banks and vegetation in a North American mixed-grass prairie. *Plant Ecology* 167.
- Farrow, E.P. (1917) On the ecology of the vegetation of Breckland: III. General effects of rabbits on the vegetation. *Journal of Ecology* 5: 1-18.
- Fenton, E.W. (1940) The influence of rabbits on the vegetation of certain hill-grazing districts of Scotland. *Journal of Ecology* 28: 438-449.
- Ferrand, N. 2004. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) is a mosaic of two highly divergent genomes. En: CIBIO (Ed.) Abstract Book of the Second Lagomorph Conference. Vairao, Portugal, pp. 14-15.
- Fernández, C. (1993) Effect of viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the golden eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Revue d'écologie -La Terre et la Vie* 48: 323-329.
- Ferrer, M. & Negro, J.J. (2004) The near extinction of two large European predators: super specialists pay a price. *Conservation Biology* 18: 344-349.
- Flux, J.E.C. (1994) World distribution. En: *The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer* (eds K. Thompson & C.M. King), pp. 8-21. Oxford University Press, Oxford.
- Flux, J.E.C. & Fullagar, P.J. (1983) World distribution of the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Acta Zoologica Fennica* 174: 75-77.
- Galante, E. & Cartagena, M.C. (1999) Comparison of Mediterranean Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Cattle and Rabbit Dung *Environmental Entomology* 28: 420-424.
- Gea-Izquierdo, G., Muñoz-Igualada, J., & San Miguel-Ayanz, A. (2005) Rabbit warren distribution in relation to pasture communities in Mediterranean habitats: consequences for management of rabbit populations. *Wildlife Research* 32: 723-731.
- Gillham, M.E. (1955) Ecology of the Pembrokeshire islands. III. The effects of grazing on the vegetation. *Journal of Ecology* 43: 172-206.
- Gómez Gutiérrez, J.M., Calabuig, E.L., y Escudero Berian, A., (1980). Materiales aportados al suelo por la encina en la zona de la dehesa salmantina.I. Sustancia seca. *Studia Oecologica* 2, 181-211.
- Gómez-Sal, A., Rey Benayas, J.M., López-Pintor, A., & Rebollo, S. (1999) Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 365-370.
- Gómez-Sal, A., Rodríguez, M.A., & De Miguel, J.M. (1992) Matter transfer and land use by cattle in a dehesa ecosystem in Central Spain. *Vegetatio*: 345-354.
- Gonçalves, H., Alves, P. C. & Rocha, A. 2002. Seasonal variation in the reproductive activity of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus algirus*) in a Mediterranean ecosystem. *Wildlife Research* 29: 165-173.
- González-Bernáldez, F., Morey, M., Velasco, F., (1969). Efectos de la encina sobre el pasto. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 67, 265-284.
- Griffiths, M. & Davies, D. (1963) The role of the soft pellets in the production of acetic acid in the rabbit stomach. *Journal of Nutrition*. 80: 171-80
- Gutiérrez, J.L. & Jones, C.G. (2006) Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience* 56: 227-236.
- Hadar, L., Noy-Meir, I., & Perevolotsky, A. (1999) The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species. *Journal of Vegetation Science* 10: 673-682.
- Hansell, M.H. (1993) The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology* 7: 5-12.
- Hansen, R.M. & Gold, I.K. (1977) Blacktail Prairie Dogs, Desert Cottontails and Cattle Trophic Relations on Shortgrass Range. *Journal of Range Management* 30: 210-213.
- Hawkins, L.K. (1996) Burrows of kangaroo rats are hotspots for desert soil fungi. *Journal of Arid Environments* 32: 239-249.
- Hawkins, L.K. & Nicoletto, P.F. (1992) Kangaroo rat burrows structure the spatial organization of ground-dwelling animals in a semiarid grassland. *Journal of Arid Environments* 23: 199-208.
- Hayward, J.S. (1961) The ability of the wild rabbit to survive conditions of water restriction. *CSIRO Wildlife Research* 6: 160-175.

- Huntly, N.J. (1987) Influence of refuging consumers (Pikas: *Ochotona princeps*) on subalpine meadow vegetation. *Ecology* 68: 274-283.
- Huntly, N.J. (1991) Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Huntly, N.J. (1995). How important are consumer species to ecosystem functioning? In *Linking species and ecosystems* (eds C.G. Jones & J.H. Lawton), pp. 72-83. Chapman and Hall, New York.
- Huntly, N.J. & Reichman, O.J. (1994) Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation. *Journal of Mammalogy* 75: 852-859.
- Jefferies, R.L. (2000) Allochthonous inputs: integrating population changes and food web dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 19-22.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Kinlaw, A. (1999) A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments* 41: 127-145.
- Kolb, H.H. (1985) The burrow structure of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Zoology* 206: 253-262.
- Künkele, J. & Von Holst, D. (1996) Natal dispersal in the European wild rabbit. *Animal Behaviour* 51: 1047-1059.
- Lai, C.H. & Smith, A.T. (2003) Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds *Biodiversity and Conservation* 12: 1901-1912.
- Lawton, J.H. & Jones, C.G. (1995) Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. En: *Linking species and ecosystems*. C.G. Jones & J.H. Lawton (Eds.) pp: 141-150. Chapman & Hall. New York, USA.
- Lockley, R.M. (1961) Social Structure and Stress in the Rabbit Warren. *Journal of Animal Ecology* 30: 385-423.
- López-Martínez, N. (2004) The origin of the European rabbit in the fossil record. En: CIBIO (Ed.) *Abstract book of the Second World Lagomorph Conference*. Vairao, Portugal, pp.24
- Malo, J.E., Jiménez, B., & Suarez, F. (1995) Seed bank build-up in small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. *Ecography* 18: 73-82.
- Malo, J.E., Jiménez, B., & Suarez, F. (2000) Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322-328.
- Malo, J.E. & Suarez, F. (1995) Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Margalef, R. (1991) *Teoría de los sistemas ecológicos*. Universitat de Barcelona., Barcelona.
- Markwell, T.J. & Daugherty, C.H. (2002) Invertebrate and lizard abundance is greater on seabird-inhabited islands than on seabird-free islands in the Marlborough Sounds, New Zealand. *Ecoscience* 9: 293-299.
- Martínez, J.E. & Calvo, J.F. (2001) Diet and breeding success of eagle owl in southeastern Spain: Effect of rabbit haemorrhagic disease. *Journal of Raptor Research* 35: 259-262.
- Martins, H., Miller, D.R., Elston, D.A., Rego, F. and Milne, J.A. (2002). Factors influencing the location and number of entrances of European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) warrens in a Southern Portuguese montado. *Journal of Mediterranean Ecology* 3: 31-40.
- Moreno, S. & Villafuerte, R. (1995) Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits *Oryctolagus cuniculus* and their predators in Doñana National Park, Spain. *Biological Conservation* 73: 81-85.
- Moreno, S., Villafuerte, R., Cabezas, S., & Lombardi, L. (2004) Wild rabbit restocking for predator conservation in Spain. *Biological Conservation* 118: 183-193.
- Myers, K., Parer, I., Wood, D., & Cooke, B.D. (1994). The rabbit in Australia. In *The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer* (eds K. Thompson & C.M. King), pp. 108-157. Oxford University Press, Oxford.
- Myers, K. & Bults, H.G. (1977) Observations on changes in the quality of food eaten by the wild rabbit. *Australian Journal of Ecology*. 2: 215-229
- Myers, K. & Poole, W.E. (1963) A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations. IV. The effects of rabbit grazing on sown pastures. *Journal of Ecology* 51: 435-451.

- Naveh, Z. & Whittaker, R.H. (1980) Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean Areas. *Vegetatio* 41: 171-190.
- Ortega, M., Levassor, C., & Peco, B. (1997) Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography* 24: 177-195.
- Osacar-Jimenez, J.J., Lucientes-Curdi, J., & Calvete-Margolles, C. (2001) Abiotic factors influencing the ecology of wild rabbit fleas in north-eastern Spain. *Medical and Veterinary Entomology* 15: 157-166.
- Osborn, B. & Allan, P.F. (1949) Vegetation of an abandoned prairie-dog town in tall grass prairie. *Ecology* 30: 322-332.
- Osem, Y., Perevolotsky, A., & Kigel, J. (2004) Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309.
- Osem, Y., Perevolotsky, A., & Kigel, J. (2006) Similarity between seed bank and vegetation in a semi-arid annual plant community: The role of productivity and grazing. *Journal of Vegetation Science* 17: 29-36.
- Paine, R.T. (1969) A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.
- Palomares, F. (2003) The negative impact of heavy rains on the abundance of a Mediterranean population of European rabbits. *Mammalian biology* 68: 224-234.
- Palomares, F., Delibes, M., Revilla, E., Calzada, J., & Fedriani, J.M. (2001) Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain. *Wildlife Monographs* 148: 1-36.
- Parer, I., Fullagar, P.J., & Malafant, K.W. (1987) The history and structure of a large warren of the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, at Canberra, A.C.T. *Australian Wildlife Research* 14: 505-13.
- Parer, I. & Libke, J.A. (1985) Distribution of rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, warrens in relation to soil type. *Australian Wildlife Research* 12: 387-405.
- Parker, B.S., Hall, L.S., Myers, K., & Fullagar, P.J. (1976) The distribution of rabbit warrens at Mitchell, Queensland, in relation to soil and vegetation characteristics. *Australian Wildlife Research* 3: 129-148.
- Peco, B., Sánchez, A.M., & Azcárate, F.M. (2006) Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 284-294.
- Petterson, D. (2001) The effects of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on soils and vegetation in semi-arid, south-eastern Spain., University of Leeds, Leeds.
- Puerto, A., Rico, M., Matias, D., & García, J.A. (1990) Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science* 1: 445-452.
- Rebollo, S., Pérez-Camacho, L., Valencia, J., & Gómez-Sal, A. (2003) Vole mound effects and disturbance rate in a mediterranean plant community under different grazing and irrigation regimes. *Plant Ecology* 169: 227-243.
- Reichman, O.J. & Seabloom, E.W. (2002) The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 44 - 49.
- Revilla, E., Palomares, F., & Fernández, N. (2001) Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area. *Journal of Zoology* 255: 291-299.
- Reyes-López, J., Ruiz, N., & Fernández-Haeger, J. (2003) Community structure of ground-ants: the role of single trees in a Mediterranean pastureland. *Acta Oecologica* 24: 195-202.
- Roach, J.W., Huntly, N., & Inouye, R. (2001) Talus fragmentation mitigates the effects of pikas, *Ochotona princeps*, on high alpine meadows. *Oikos* 92: 315-324.
- Rogers, P.M., Arthur, A.D., & Soriguer, R.C. (1994). The rabbit in continental Europe. In *The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer* (eds K. Thompson & C.M. King), pp. 22-57. Oxford University Press, Oxford.
- Rogers, P.M. & Myers, K. (1979) Ecology of the European wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in mediterranean habitats. I. Distribution in the Landscape of the Coto Doñana, S. Spain. *Journal of Applied Ecology* 16: 961-703.
- Rueda, M. (2006) Selección de hábitat por herbívoros de diferente tamaño y sus efectos sobre la vegetación. El papel del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en ecosistemas de dehesa, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.
- Saldaña, A., García-Salgado, G., & Rebollo, S. (2007) European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) abundance at a regional scale: controlling factors. In *25 Years of Landscape Ecology: Scientific Principles in Practice* (eds R.G.H. Bunce, R.H.G. Jongman, L. Hojas & S. Weel), pp. 375-376. Proceedings of the 7th IALE World Congress, Wageningen, The Netherlands.

- Senft, R.L., Rittenhouse, L.R., & Woodmansee, R.G. (1985) Factors Influencing Patterns of Cattle Grazing Behavior on Shortgrass Steppe. *Journal of Range Management* 38: 82-87.
- Shipley, B.K. & Reading, R.P. (2006) A comparison of the herpetofauna and small mammal diversity on black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) colonies and non-colonized grasslands in Colorado. *Journal of Arid Environments* 66: 27-41.
- Silvestre, F., Muñoz, J., Cacho, C. & Gea, G. (2004) El conejo de monte. En: Manual de buenas prácticas de gestión en fincas de monte mediterráneo de la Red Natura 2000. González, L.M. y San Miguel, A. (coords). Pp: 89-103. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio del Medio Ambiente. Madrid
- Sneddon, I.A. (1991) Latrine use by the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Mammalogy* 72: 769-775.
- Soriguer, R.C. (1983) Consideraciones sobre el efecto de los conejos y los grandes herbívoros en los pastizales de la Vera de Doñana. *Doñana Acta Vertebrata* 10: 155-168.
- Soriguer, R.C. (1988) Alimentación del conejo (*Oryctolagus cuniculus* L. 1758) en Doñana. SO, España. *Doñana Acta Vertebrata* 15: 141-150.
- Soriguer, R.C., & Rogers, P.M. 1981. The European wild rabbit in Mediterranean Spain. En: Myers, K. & McInnes, C. D. (eds) Proceedings of the World Lagomorph Conference. University of Guelph, Ontario, Canada, pp. 600-613.
- SurrIDGE, A.K., Bell, D.J. & Hewitt, G.M. (1999) From population structure to individual behaviour: genetic analysis of social structure in the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 68: 57-71
- Thompson, H.V. (1994) The rabbit in Britain. En: The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer (eds K. Thompson & C.M. King), pp. 64-107. Oxford University Press, Oxford.
- Trout, R.C., Langton, S., Smith, G.C., & Haines-Young, R.H. (2000) Factors affecting the abundance of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in England and Wales. *Journal of Zoology* 252: 227-238.
- Verdu, J.R. & Galante, E. (2004) Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History* 38: 705-715.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C., & Lucientes, J. (1995) Incidence of viral haemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia* 59: 651-659.
- Villafuerte, R., Lazo, A., & Moreno, S. (1997) Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: conservation and management implications in Doñana National park (SW Spain). *Revue d'écologie -La Terre et la Vie* 52: 345-356.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., & Lozano, J. (2007) Is the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) a threatened species in Spain? Sociological constraints in the conservation of species. *Biodiversity and Conservation* 16: 3489-3504.
- Watt, A.S. (1981) A comparison of grazed and ungrazed grassland A in East Anglian breckland. *Journal of Ecology* 69: 499-508.
- Wheeler, S.H., King, D.R., & Robinson, M.H. (1981) Habitat and warren utilisation by the european rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), as determined by radio-tracking. *Australian Wildlife Research* 8: 581-588.
- Whicker, A.D. & Detling, J.K. (1998) Ecological Consequences of Prairie Dog Disturbances. *BioScience* 38: 778-785.
- White, P.C.L., Newton-Cross, G.A., Gray, M., Ashford, R., White, C., & Saunders, G. (2003) Spatial interactions and habitat use of rabbits on pasture and implications for the spread of rabbit haemorrhagic disease in New South Wales. *Wildlife Research* 30: 49-58.
- Whitford, W.G. & Kay, F.R. (1999) Bioperturbation by mammals in deserts : a review. *Journal of Arid Environments* 41: 203-230.
- Wilson, J.C., Fuller, S.J., & Mather, P.B. (2002) Formation and maintenance of discrete wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population systems in arid Australia: Habitat heterogeneity and management implications.
- Williams, D., Acevedo, P., Gortázar, C., Escudero, M.A., Labarta, J.L., & Villafuerte, R. (2007) Hunting for answers: rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population trends in northeastern Spain. *European Journal of Wildlife Research* 53: 19-28.
- Willot, S.J., Miller, A.J., Incoll, L.D., & Compton, S.G. (2000) The contribution of rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) to soil fertility in semi-arid Spain. *Biology, Fertility and Soils* 31: 379-384.

- Wood, D.H. (1988) Estimating Rabbit Density by Counting Dung Pellets. *Australian Wildlife Research* 15: 665-671.
- Wood, D.H. (1980) The demography of a rabbit population in an arid region of New South Wales Australia. *Journal of Animal Ecology* 49: 55-79.
- Zeuner, F.E. (1963) A history of domesticated animals. Hutchinson & Co. Ltd. London, UK.
- Zhang, Y., Zhang, Z., & Liu, J. (2003) Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review* 33: 284-294.