

Capítulo 2

Métodos generales

En la presente Tesis Doctoral los objetivos se han planteado a varias escalas, desde la escala más amplia, a nivel de toda la finca, abordada en el estudio sobre la distribución de los vivares; pasando por una escala intermedia en el estudio de densidad y diversidad de lacértidos; hasta la más local, a nivel de la vegetación herbácea. En este capítulo se resume la metodología aplicada en cada caso, la recogida de datos y/o muestras en el campo, y una breve descripción de los análisis estadísticos empleados. Los detalles de la metodología de cada estudio en concreto se pueden encontrar en el capítulo correspondiente. El trabajo de campo de esta Tesis Doctoral se llevó a cabo entre los años 2002 y 2005.

Área de estudio

La zona seleccionada para llevar a cabo esta investigación es una dehesa de unas 300 ha en la provincia de Madrid, término municipal de Chapinería (40° 23' N, 4° 12' W). La dehesa está situada en el piedemonte de la Sierra de Guadarrama (**Figura 2.1**). La altitud oscila entre los 738 y los 660 m, con una media de 690 m. La topografía se caracteriza por pendientes suaves y amplias zonas relativamente llanas. Estas características condicionan las unidades geomorfológicas de la zona, que representan un gradiente, desde las lomas hasta las vaguadas, de creciente productividad y cobertura del pasto, y decreciente cobertura leñosa. El porcentaje aproximado ocupado por cada clase geomorfológica es: lomas: 11,5%; laderas: 42%; zonas planas a media ladera: 4,7%; zonas bajas: 14,4%; vaguadas: 15,2%. En Moreno (1998) puede encontrarse una descripción más detallada de la zona de estudio y sus características.

El clima de la zona de estudio es mediterráneo continental, con una marcada estacionalidad característica de la latitud donde está ubicada. Los inviernos son relativamente fríos y secos, mientras que en verano se pueden alcanzar temperaturas superiores a los 40° C, durante la época de sequía estival (**Figura 2.2**). Durante el periodo de estudio, la precipitación anual media fue de 297,5 mm, destacando la baja precipitación del año 2005 (sólo 25,0 mm). La temperatura media fue de 12,7°C, con medias mínimas anuales alrededor de los 7°C y máximas de 18,4°C.

Geológicamente la dehesa está caracterizada por pórfidos graníticos, e incluye una explotación industrial de estas rocas y minerales, de baja mecanización. El tipo de suelo más abundante son los alfisoles, suelos poco desarrollados, con un bajo contenido en materia orgánica, escasa profundidad y con afloramientos de roca. Por lo tanto, son suelos silíceos, pobres y de naturaleza ácida. Sólo en las zonas de vaguada aparecen suelos más desarrollados, con componentes arcillosos y un mayor contenido en materia orgánica y nutrientes.

La vegetación en la zona de estudio es en gran medida el resultado del aprovechamiento humano, basado en la explotación agrícola y posteriormente ganadera de baja intensidad. La especie más representativa de la vegetación leñosa es la encina, *Quercus ilex* L. subsp. *rotundifolia* (Lam.). Además, existen amplias zonas de matorral, principalmente *Lavandula stoechas*; y algunas extensiones de retamar (formadas por *Retama sphaerocarpa*).

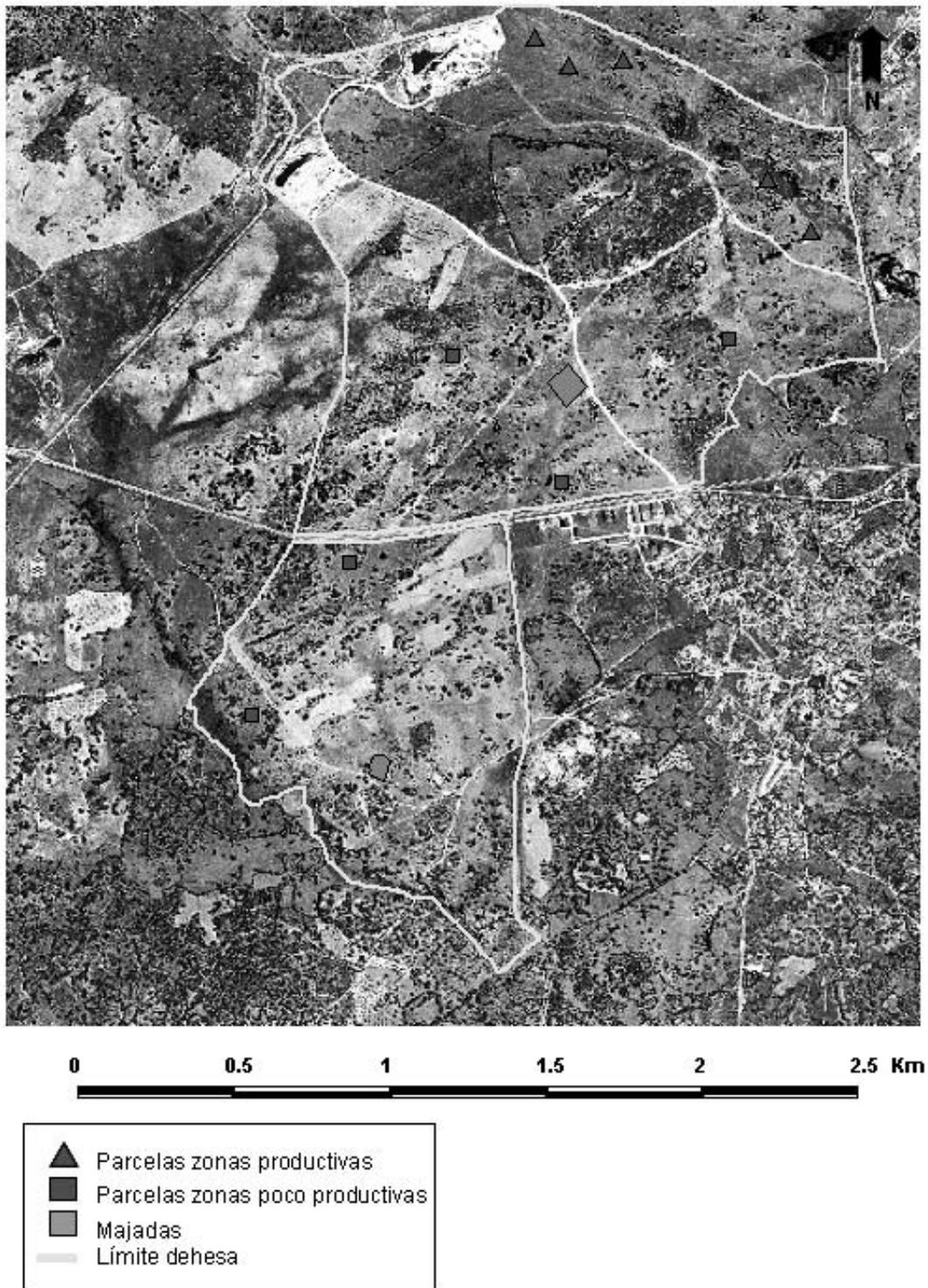


Figura 2.1. Foto aérea del área de estudio. En amarillo se muestra el límite de la dehesa. Se han señalado en rojo la localización de las parcelas con los diferentes tratamientos de herbivoría y exclusión de herbívoros. Los triángulos corresponden a las zonas bajas muy productivas (**Capítulo 6**) y los cuadrados a las zonas altas poco productivas (**Capítulos 5 y 6**). En verde se muestra la localización de las majadas.

El tapiz herbáceo de la dehesa está dominado por especies anuales y es muy variable. El tipo predominante en la dehesa es el pastizal de "majadal", un pastizal relativamente denso y de pequeña talla, creado por la acción intensa del ganado. Este tipo de pastizal se distribuye principalmente por las lomas y laderas de la finca. En las zonas más bajas y de vaguadas abundan las gramíneas más altas y aparecen especies perennes como *Cynodon dactylon* o *Agrostis castellana* (Figura 2.3).

Los principales herbívoros de la dehesa son una abundante población de conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus* L.), y un rebaño de unas 600 ovejas (2 ovejas/ha). El rebaño pasta en régimen extensivo y mantiene prácticas trashumantes, por lo que utiliza la finca desde diciembre hasta julio, abandonando la finca durante la época de agostamiento del pastizal. La gestión ganadera convive en la dehesa con el aprovechamiento cinegético. Durante la temporada de caza (15 días al año, en Otoño), se admiten 20 cazadores por día, que pueden llegar a cazar entre 500 y 600 conejos en cada temporada. La sociedad de cazadores que gestiona la finca también se encarga de llevar a cabo roturaciones periódicas para eliminar matorral y propiciar la extensión del pastizal en algunas zonas de ladera. Además, se lleva a cabo una poda anual de las encinas. Muchas de las ramas podadas se suelen amontonar encima de los vivares de conejo, como medida para proteger a esta especie de sus depredadores naturales y favorecer la caza.

Además de los principales herbívoros, en la dehesa habitan carnívoros como el zorro, y algunas especies de micromamíferos (ratones y topillos). La fauna herpetológica incluye varias especies de lagartija, el lagarto ocelado (*Lacerta lepida*), culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y culebra de escalera (*Elaphe escalearis*). En cuanto a las aves, se han observado más de 50 especies, de las que destacan la abubilla (*Upupa epops*), el críalo (*Clamator glandarius*), y sobre todo el águila imperial (*Aquila adalberti*), que ha llegado a anidar dentro de la dehesa.

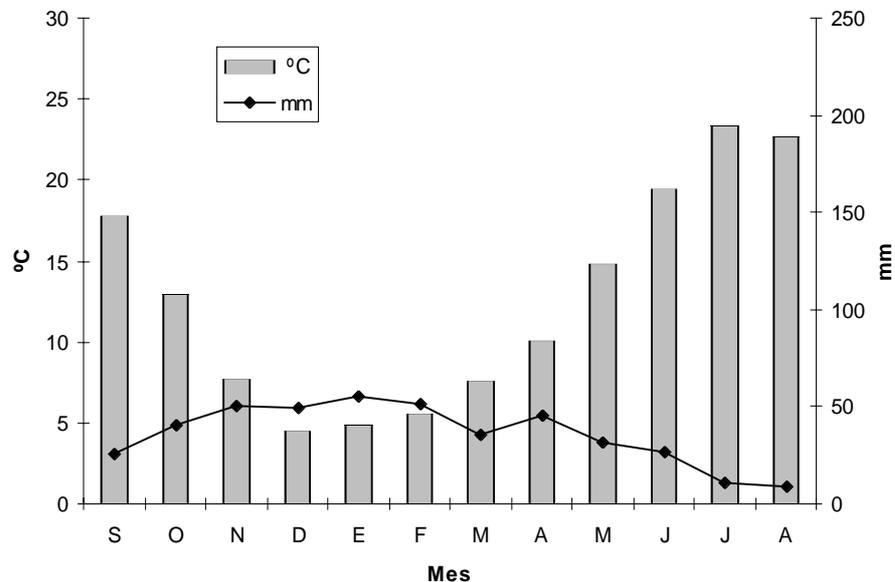


Figura 2.2. Temperaturas y precipitaciones medias mensuales de la zona de estudio (desde 1932 a 1980), adaptado de Moreno (1998). Se muestran el año hidrológico, desde septiembre a agosto.



Figura 2.3. Zonas poco productivas y muy productivas de la dehesa

Escala de finca: Estudio sobre la densidad y tamaño de los vivares de conejo (Capítulo 3).

Con el fin de comprender los factores que determinan la densidad y distribución de los vivares de conejo en un paisaje heterogéneo como una dehesa, se planteó un muestreo de todos los vivares de la finca. Cada vivar encontrado durante la exploración exhaustiva de la finca fue georeferenciado, y se anotó el número total de entradas o "bocas". Además, se anotaban todos los elementos del hábitat (tipo de vegetación, rocas, leña, etc.) que se encontraran directamente asociados a cada vivar.

Esta información fue procesada sobre una ortofoto (1: 5000) de la finca mediante un Sistema de Información Geográfica (SIG), con el programa ArcView 3.2. Sobre la foto de la finca, y combinándola con comprobaciones en el campo, se derivaron un total de 23 variables ambientales. El fin era proponer unos modelos estadísticos que seleccionaran los factores que podrían tener mayor influencia sobre la densidad y el tamaño de los vivares. Para evitar problemas derivados de la multicolinealidad se eliminaron aquellas variables ambientales que estuvieran muy correlacionadas entre sí, de las que quedaron un total de 13 variables (ver **capítulo 3**). En estas 13 variables se incluyen variables de vegetación, como la cobertura de encinas, retamas, etc., cobertura de rocas, de zonas inundables y variables de geomorfología. También las derivadas de mapas de roturación de la zona, confeccionados a partir de fotos aéreas de los últimos 20 años (1981-2001). Además, se incluyeron como variables el índice de heterogeneidad del hábitat, derivado de la cobertura de cada tipo de vegetación (Rescia *et al.* 1994); y una variable llamada "ecotono", que se estimó

utilizando las herramientas del SIG sumando la longitud de la "frontera" entre las capas de matorral de lavanda y de vegetación herbácea, al ser éstas las que constituyen los grandes parches diferenciados en la finca.

Primero se cuantificó la densidad total de vivares en la finca, y se estudió su patrón espacial mediante el índice de agregación de Clark & Evans (R) (Krebs 1999), que emplea distancias al "vecino más cercano" (nearest neighbour distances). También se estimó la facilidad de encontrar un vivar en la zona calculando la distancia más corta a un vivar desde 200 puntos distribuidos al azar por toda la zona de estudio. Estos datos reflejan la facilidad con la cual un conejo u otro organismo encontraría una madriguera.

Para identificar las variables ambientales más importantes que expliquen la densidad y tamaño de los vivares se empleó un procedimiento de selección de modelos. En cada caso se incluyeron las 13 variables antes mencionadas como predictores potenciales. Previo a estos análisis se llevaron a cabo análisis GAM univariantes para investigar el tipo de relación entre cada variable ambiental "predictora", y las variables dependientes, en este caso la densidad y tamaño de vivares.

Para el modelo de densidad se creó una malla de 40 x 40 m que se utilizó para extraer información sobre la densidad de vivares y las variables ambientales para cada celda, que representaba un caso. Se eliminaron las celdas periféricas (aquellas que tenían menos del 95% de su superficie dentro de los límites de la finca). El número final de celdas consideradas fue de 1690. En el caso del modelo para el tamaño de los vivares (número de bocas), se crearon unos "buffers" (círculos) de 40 m alrededor de cada uno de los vivares. La zona considerada es aproximadamente equivalente al mínimo dominio vital de los conejos (área: 5026.6 m², Kolb 1991; White *et al.* 2003; Lombardi *et al.* 2007). Tanto los vivares periféricos como las madrigueras individuales no fueron incluidos en este análisis. Cada vivar y su correspondiente "buffer" representó un caso (n = 1565).

Escala intermedia: Relación entre la abundancia de madrigueras de conejo y la densidad y diversidad de lagartijas (Capítulo 4).

Para estudiar la relevancia de los vivares de conejo como recurso para otras especies animales, se escogió el grupo de los lacértidos. En la dehesa estudiada se encuentran cuatro especies de lagartijas: *Psammodromus algirus*, *Psammodromus hispanicus*, *Acanthodactylus erythrurus* y *Podarcis hispanica* (Tabla 2.1).

Dentro de la dehesa tipificamos tres principales tipos de hábitat, "parches de matorral", "parches de encinas" y "parches de pastizal". Los parches de matorral son zonas de alta cobertura arbustiva (mínimo 70%) principalmente de *Lavandula stoechas*, que se suelen encontrar en las lomas y laderas. Los parches de encina constituyen individuos o pequeños grupos de encinas, muchas veces asociados a afloramientos rocosos, donde los rebrotes de encina forman una capa de vegetación uniforme con coberturas que van desde el 20 al 50%, con una altura entre 15 y 50 cm, y gran cantidad de hojarasca de encina. Los parches de pastizal corresponden a zonas de pastos abiertos, a veces roturadas, que conforman la matriz principal entre los parches de matorral y de encinas. Se caracterizan por una comunidad anual de especies herbáceas muy diversa (cobertura media, aproximadamente 50%) y ausencia de vegetación leñosa (Figura 2.4).

Tabla 2.1. Especies de lagartijas presentes en la zona de estudio.

Especie	Tamaño (LCC) (mm)	Peso (g)	Distribución	Hábitat	Alimentación	Referencias
<i>Psammodromus algirus</i>	60-90	6-16	P. Ibérica SE Francia NO África	Zonas de matorral y bosque	insectívora	Díaz & Carrascal 1991 Carretero <i>et al.</i> 2002a
<i>Psammodromus hispanicus</i>	38-41	1.3-1.5	P. Ibérica N. África	Ambientes secos, relativamente abiertos y substratos arenosos - alternancia de matorral y suelo desnudo	insectívora	Bauwens <i>et al.</i> 1995 Carretero <i>et al.</i> 2002b
<i>Acanthodactylus erythrurus</i>	69-82	8-9	P. Ibérica y N. África, de donde es originaria.	Zonas arenosas, con vegetación dispersa	Mirmecófaga (se alimenta principalmente de hormigas)	Salvador 1982 Pérez-Mellado 1998
<i>Podarcis hispanica</i>	52-57	3-4	P. Ibérica, S Francia y NO África	Múltiples ambientes. Ligada a afloramientos rocosos y muros de piedra	insectívora	Bauwens <i>et al.</i> 1995 Sousa & Pérez-Mellado 2002

Censos de lagartijas y capturas

Tras una exploración preliminar que se llevó a cabo en el verano del 2003, se seleccionaron un total de 91 parches de muestreo con y sin madrigueras de conejo.

En cada parche se contó el número de madrigueras, y se digitalizó su perímetro en un GIS para calcular su área. También se anotó la cobertura total de vegetación leñosa, vegetación herbácea, rocas, suelo desnudo y la altura de la vegetación predominante en cada estrato. Las posibles diferencias en estos parámetros entre parches con y sin madrigueras dentro de los distintos tipos de hábitat fueron testadas para asegurarnos de que no existían diferencias estructurales entre parches que pudieran enmascarar los posibles efectos de las madrigueras. Los tests indicaron que no existían diferencias significativas en ninguno de los parámetros (área del parche, cobertura, altura etc.) (Mann Whitney, $p > 0.05$).

En Julio y Agosto de 2004 se llevaron a cabo censos de lagartijas de una manera ligeramente diferente según el tipo de hábitat. En los parches de matorral se establecieron, usando la foto aérea, unos transectos de unos 5 m de ancho, y se recorrieron en busca de lagartijas siguiendo el método descrito en Díaz & Carrascal (1991). Este procedimiento no pudo ser usado en los demás hábitats dado su menor tamaño, por lo que se optó por intentar mantener un esfuerzo de muestreo equivalente al antes descrito mediante cuidadosa inspección de cada parche durante unos 7-10 minutos. Todos los individuos observados se contaban, anotando la especie, sexo, edad (adulto/subadulto/juvenil) y la longitud cabeza-cloaca (LCC, SVL en inglés) aproximada, siempre que esto fuera posible. Además de los censos, se capturaron un total de 26 lagartijas, que fueron identificadas, medidas (LCC y longitud total), pesadas e inspeccionadas en busca de parásitos externos o signos de depredación (cola regenerada). Todos los ejemplares capturados fueron marcados con pintañas rojo para evitar su recaptura o recuento durante los censos.

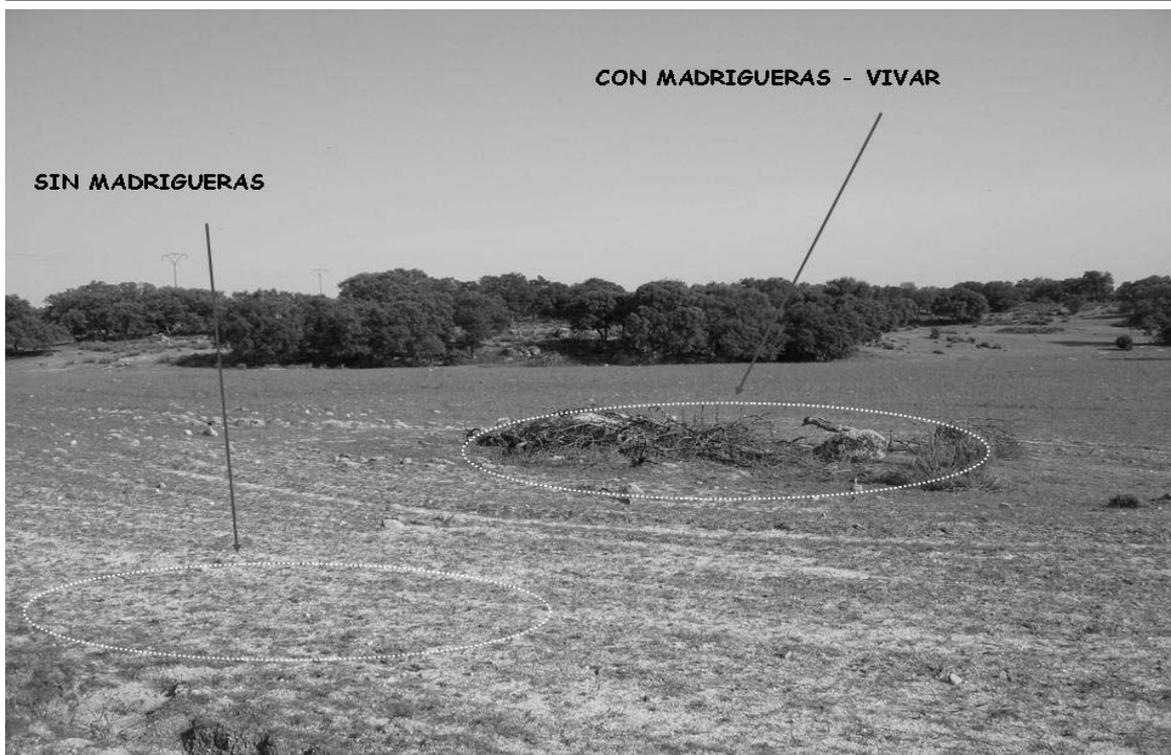


Figura 2.4. Ejemplo de una zona de pastizal abierto, con y sin madrigueras, donde se llevaron a cabo los censos y capturas de lagartijas

Recursos que ofrecen las madrigueras

Como las zonas abiertas de pastizal son el hábitat potencialmente más desfavorable para las lagartijas en una dehesa (Martín & López 2002), se decidió estimar en estas zonas los posibles recursos que los vivares de conejo podrían ofrecer a las lagartijas con respecto a la disponibilidad de presas, refugio y condiciones microclimáticas.

Para estimar la abundancia relativa de presas se eligieron 10 vivares, que corresponderían a parches con madrigueras (promedio de madrigueras por vivar: 58), y otros diez parches adyacentes de pastizal sin madrigueras. En cada uno de estos parches se estimó la abundancia de artrópodos usando cuatro cuadrados de 20 x 20 cm y calculando la media por parche (*sensu* Díaz & Carrascal 1991).

El papel de las madrigueras como refugio fue estimado mediante observaciones directas de cómo las lagartijas buscaban refugio cuando eran perseguidas por los "depredadores" (el investigador), mediante la correlación entre el número de lagartijas encontradas en un vivar y el número de madrigueras o bocas. Además, en 10 de los vivares estudiados se estimó la cobertura de ramas de encina (colocadas sobre los vivares por los gestores de la finca), para investigar su relevancia, pues ya habían sido identificados como potencialmente beneficiosos para las lagartijas por Martín & López (2002).

Para obtener datos de temperatura y humedad relativa dentro y fuera de las madrigueras de conejos, se eligieron 6 vivares, y tres madrigueras por vivar, tomándose un total de 18 pares de datos

(3 de dentro y 3 de fuera de cada madriguera). Para estas medidas se empleó un termo-higrómetro (HI 9065-Hanna Instruments). Las medidas se tomaron a diferentes horas del día (amanecer: 6:00-7:00; mañana (A.M.): 8:00-10:00; mediodía: 12:00-13:30; tarde (P.M.): 16:30-17:30, todos GMT), para poder comparar las fluctuaciones diarias dentro y fuera de las madrigueras de conejo.

Finalmente, para explorar el uso de las madrigueras de conejo por parte de otros vertebrados se distribuyeron un total de 31 encuestas a expertos españoles (13 herpetólogos y 18 mastozoólogos).

Escala local: Efectos de los vivares y letrinas sobre la vegetación herbácea (Capítulo 5)

Diseño del muestreo

Para estudiar la vegetación de las estructuras encontradas dentro de los límites aproximados del dominio vital de los vivares se escogieron 10 vivares grandes (50-186 bocas, media: 89 bocas, promedio de bocas activas: $38 \pm 20,5$). Se eligieron vivares grandes porque el número de conejos está fuertemente correlacionado con el número de bocas (Palomares 2001), y un número alto de conejos residentes nos permitiría observar sus efectos más fácilmente.

La vegetación se estudió: 1) dentro del vivar, 2) en la "zona de influencia" alrededor del vivar, 3) en las letrinas y 4) en cinco parcelas de exclusión total de herbívoros, durante la primavera del 2002 y 2003. En todos los casos, la cobertura individual de cada especie, cobertura total de la vegetación, la altura máxima y media de la vegetación, la cobertura de suelo desnudo y hojarasca fueron estimadas dentro de cada cuadrado de muestreo.

Los detalles del diseño para el muestreo se pueden observar en la **Figura 1, capítulo 5**.

Dentro de los vivares se emplearon cuadrados de muestreo de 50 x 50 cm, desplegados a lo largo de dos transectos perpendiculares. Se muestrearon un mínimo de 15 cuadrados por vivar (máximo: 23, media: 18.3). En cada cuadrado además se midió el porcentaje de la superficie cubierto por varias estructuras microtopográficas. Estas estructuras fueron denominadas de la siguiente manera: 1 = bocas-entradas; 2 = zonas hundidas; 3 = escarbaduras; 4 = montículos, y 5 = llano. Las bocas son los agujeros a través de los cuales los conejos penetran en el vivar. Las zonas hundidas corresponden a zonas cóncavas, relativamente grandes, que suelen ser el resultado del desmoronamiento de los túneles debido a la excavación excesiva o el desplome de las bocas. Las escarbaduras son pequeñas concavidades (normalmente de unos centímetros de profundidad) que los conejos producen al escarbar en el suelo con sus patas delanteras. Los montículos se refieren a las acumulaciones de tierra extraída por los conejos del subsuelo al excavar y depositados en la superficie. Las zonas llanas son áreas sin relieve específico, que forman la matriz del vivar, y se entremezclan entre las demás estructuras del vivar.

En la zona de influencia, se colocaron cuatro transectos, desde el borde del vivar hacia fuera, con el fin de registrar las diferencias en los parámetros de la comunidad herbácea a lo largo del gradiente de actividad de los conejos. Seis cuadrados de muestreo de 25 x 25 cm se dispusieron a lo largo de cada transecto, a diferentes distancias del vivar: 0; 0,5 m; 1,50 m; 3,50 m; 7,50 m y 15,50 m. Asimismo, se contabilizó el número total de excrementos en cada cuadrado para confirmar el gradiente de presencia del conejo, y como indicador de la actividad de los conejos alrededor del vivar durante todo el año (Wood 1988; Palomares 2001).

Para estudiar la vegetación de las letrinas se seleccionaron un total de 48 letrinas en los alrededores de 8 vivares. En esta ocasión se emplearon cuadrados de 10 x 10 cm (**Figura 1, capítulo 5**). El cuadrado exterior fue colocado aproximadamente a un metro del anillo de vegetación que rodeaba la letrina, e inicialmente fue considerado como una posición fuera de la influencia de la misma. Sin embargo, análisis preliminares de los datos indicaron que estos cuadrado seguían bajo la influencia de la letrina (Gálvez *et al.* 2008).

Los efectos globales de los conejos dentro de su dominio vital se compararon con una hipotética situación sin conejos. Para ello se emplearon los datos de vegetación de 5 parcelas de exclusión total de herbívoros (tamaño: 6 x 6 m) que habían sido colocadas en el verano de 2001 en zonas poco productivas de la dehesa (equivalentes en cuanto a topografía y vegetación a las zonas dónde se encuentran todos los vivares muestreados). La vegetación de estas parcelas fue muestreada en primavera de 2002, por lo tanto los conejos habían estado excluidos durante al menos 9 meses. Para la recolección de estos datos se emplearon 7 cuadrados de 25 x 25 cm distribuidos al azar en cada parcela.

Escala local: Efectos de los herbívoros sobre el banco de semillas (Capítulo 6)

Con el fin de investigar los efectos de los herbívoros sobre el banco de semillas de pastizales con diferente productividad y la influencia del aporte de semillas a través de los excrementos (endozoocoria), se desarrolló el siguiente experimento.

Diseño experimental

En Agosto de 2001 se colocaron los dispositivos experimentales en zonas de la dehesas con diferente productividad primaria: zonas altas poco productivas (LPS), y zonas de vaguada muy productivas (HPS) (115 g/m² y 530 g/m², respectivamente, (Rueda 2006). El diseño experimental incluye tres tratamientos de pastoreo: una parcela sólo pastada por conejos (conejos), otra pastada por conejos y ovejas (conejos+ovejas) y otra no pastada (exclusión total) (ver **Figura 1, capítulo 6**). Cada una de las parcelas tiene una superficie de 36 m². Las parcelas de conejos y exclusión total fueron cercadas usando una malla de 2,5 cm de luz y 1m de altura; y las de conejos+ovejas simplemente marcadas sobre el terreno. En las parcelas de conejos, se levantó la malla del suelo, dejando un hueco de 20 cm para permitir la entrada de conejos, pero evitar la entrada de ovejas. En las parcelas de exclusión total, la malla se enterró 30 cm en el suelo, formando una "L" hacia afuera para evitar que los conejos consiguieran entrar excavando.

Además, tres subparcelas de 1 m² fueron marcadas en cada una de las parcelas pastadas (conejos y conejos+ovejas). A partir de Enero de 2001, estos cuadrados fueron visitados mensualmente y en ellos se retiraban todos los excrementos, tanto de conejo como de oveja, y por lo tanto constituyen zonas sin entrada de semillas a través de la endozoocoria. El número de excrementos también se utilizó para tener una estimación de la abundancia de cada herbívoro en cada parcela. La persistencia de los excrementos puede variar entre hábitats y estaciones (Taylor & Williams 1956). Un estudio previo sobre las tasas de degradación de los excrementos realizado en la finca que nos ocupa demostró que recolectarlos mensualmente es una frecuencia apropiada para la zona de estudio (M. Rueda, datos no publicados).

Recolección y germinación del banco de semillas

En Septiembre de 2003, antes de las primeras lluvias de otoño, 10 tubos de 4 cm de diámetro y 3 cm de profundidad fueron utilizados para recoger muestras al azar del suelo de cada parcela y sub-parcela. Se obtuvieron un total de 20 muestras en las parcelas de conejos (10 dentro de los cuadrados sin excrementos y 10 fuera), 20 en las parcelas de conejos+ovejas (10 dentro de los cuadrados sin excrementos y 10 fuera), y 10 en las parcelas de exclusión total. Puesto que cada uno de estos bloques de tres parcelas está representado en diez zonas de la finca (5 en zonas productivas y 5 en zonas menos productivas), en total se recogieron 500 muestras ($20+20+10 \times 10 = 500$).

El contenido de cada muestra fue extendido sobre un alveolo de pequeñas dimensiones (6 cm largo x 6 cm ancho x 7 cm profundidad) después de deshacer los agregados que pudiera haber y eliminar cualquier resto de vegetación, con especial cuidado de no dejar ningún fragmento de estolones, rizomas o bulbos. Cada muestra, una vez extendida, formaba una capa uniforme con una profundidad máxima de 1,5 cm. La capa de suelo se extendió sobre unos 5,5 cm de vermiculita, separadas ambas con una fina gasa. Esta gasa evita que se pierdan semillas o suelo, al mismo tiempo que permite la entrada de agua y el paso de las raíces una vez que las semillas germinan. Los alveolos fueron colocados en bandejas y puestos a germinar en el invernadero del Jardín Botánico Juan Carlos I de Alcalá de Henares, donde permanecieron durante 11 meses (Octubre 2003 a Septiembre 2004), hasta que dejaron de germinar semillas. Las plántulas que iban emergiendo eran identificadas hasta el nivel de especie siempre que fuera posible, y diariamente contadas y retiradas para evitar que compitieran entre ellas y/o fructificaran. Si su identificación requería un mayor crecimiento, se transplantaban a macetas mayores donde las plantas crecían individualmente. Cuatro alveolos con tierra esterilizada se intercalaron entre las muestras de suelo para estimar la posible lluvia de semillas. Las bandejas se cambiaban de sitio en el invernadero periódicamente, para estandarizar las condiciones de crecimiento y germinación en todos los alveolos.

Procedimientos estadísticos

Capítulo 3. La matriz final utilizada para crear los modelos que explicaran la densidad de los vivares en la finca contaba con 1690 casos, y se utilizó para derivar una serie de Modelos Generalizados Lineales (GLZ), con una distribución Gamma y la función de vínculo 'log'. Se seleccionaron los modelos que mejor explicaban la densidad de vivares mediante el *Akaike Information Criterion* (AIC), una aproximación basada en la Teoría de la Información que permite seleccionar modelos ambientales con múltiples predictores (Burham & Anderson 2002). Para eliminar el sesgo que introduce la autocorrelación espacial de los datos, se calculó el "coeficiente corregido" de Akaike, que reordena los modelos una vez eliminada la influencia de la autocorrelación espacial (*sensu* Olalla-Tárraga *et al.* 2006). La lista definitiva de los mejores modelos se ordena utilizando el "peso" de cada modelo, que se basa en la diferencia entre el valor de cada modelo y el mínimo valor de Akaike encontrado. El valor de "peso Akaike" (w_i), se puede interpretar como la probabilidad de que ese modelo sea realmente el modelo que mejor explica los datos.

Inicialmente el modelo para identificar los factores que determinan el tamaño de los vivares se intentó derivar de la misma manera que el utilizado para la densidad. Sin embargo, la naturaleza de la variable dependiente (número de bocas) imponía una serie de limitaciones y violaciones de las asunciones estadísticas del proceso de creación del modelo. La variable dependiente

presentaba una distribución Poisson, lo que aumenta las probabilidades de errores debidos a la "sobredispersión" (*overdispersion*), que afectaría al resultado final del modelo e impediría que el proceso de selección de modelos usando el índice de Akaike funcionara correctamente (Crawley 1993). Por esta razón se derivó un único modelo GLZ que incluyó las 13 variables. A continuación, se corrigió la "devianza" del modelo. En el caso de este modelo, la autocorrelación espacial de los datos era prácticamente nula (I de Moran de los residuos = 0,015, $p = 0,146$).

Se estudió la influencia de los elementos del "microhabitat" asociados a los vivares (como árboles, arbustos, rocas, ramas, etc.) sobre el tamaño de los vivares. Esto nos permitió explorar el papel de estos elementos como protección y soporte estructural de los vivares (Martins *et al.* 2002, Palomares 2003). A esta escala, nos interesaba especialmente investigar el papel de las ramas de poda de las encinas, que los gestores de la finca colocan encima de los vivares para favorecer a los conejos. Estos datos se analizaron utilizando tests de Mann Whitley para comprobar las diferencias en el tamaño de los vivares con y sin elemento asociado; y tests de Chi-cuadrado para estudiar las relaciones entre los elementos y diferentes clases de tamaño de los vivares. También se estudió la "preferencia" por determinados elementos, utilizando los datos de la malla de muestreo anteriormente descrita para extraer la proporción de cada elemento con respecto a la cobertura total de todos los elementos dentro de cada celda. Esta proporción se comparaba después con la proporción total de vivares ligados a ese elemento en cuestión (tests de la t). Finalmente, se empleó un test de Kruskal-Wallis para comparar el tamaño medio de los vivares asociados a cada elemento.

Capítulo 4. La densidad de lagartijas (lagartijas/ha) fue utilizada para comparaciones entre los distintos hábitats. Para comparaciones entre parches del mismo tipo de hábitat se utilizó la abundancia de lagartijas, pues no se observaron diferencias significativas en el tamaño de parches del mismo hábitat ($p > 0,05$ en todos los casos). Además, se consideraron la riqueza de especies y la equitatividad (*Pielou's evenness index*, Pielou 1966) de la comunidad de lagartijas en cada parche.

Para analizar los datos de densidad, diversidad y condición corporal de las lagartijas se emplearon ANOVAs de dos vías, con la presencia de madrigueras y tipo de hábitat como factores. Los datos sobre la estructura de la población (proporción de machos, hembras, adultos, subadultos y juveniles) dentro de cada parche y entre parches con y sin madrigueras fueron analizados usando tests de Chi-cuadrado. La relación entre el número de madrigueras y la abundancia de lagartijas en toda la zona de estudio, los parámetros de condición corporal, y la abundancia de individuos con la cola regenerada fueron analizadas usando correlaciones de Pearson. También se emplearon correlaciones para explorar las relaciones entre la abundancia de las lagartijas y el tamaño de los vivares (número de bocas o madrigueras), y se emplearon correlaciones parciales para controlar la influencia de la cobertura de las ramas colocadas por los gestores de la finca. Los datos de disponibilidad de presas dentro y fuera del ámbito de los vivares se analizaron mediante tests de Mann-Whitney. Para comparar los datos de temperatura y humedad dentro y fuera de las madrigueras se utilizaron tests de la t.

Capítulo 5. Se eligieron 6 parámetros para caracterizar la comunidad herbácea: composición florística, cobertura vegetal total, altura media de la vegetación, riqueza de especies, diversidad (índice de Shannon-Weaver (Shannon & Weaver 1949), $[H' = - \sum p_i \log_2 p_i]$ donde p_i es la proporción de especies i] y el índice de equitatividad de Pielou (1966) ($J' = H'/H' \text{ max}$). La variable sintética

"composición florística" se derivó de un análisis de ordenación, Escalamiento Multidimensional No-métrico (*Non-Metric Multidimensional Scaling*, NMDS) (Clarke 1993), aplicado a los datos de la cobertura individual de cada especie. Las coordenadas del primer eje de la ordenación fueron utilizadas como la variable indicadora de la composición florística de cada unidad de muestreo. Para este análisis de ordenación, la matriz de distancias se calculó usando el índice de Sørensen (Bray-Curtis), que es más sensible a bases de datos heterogéneas, y que otorga menos peso a los casos raros (*outliers*) que si se utilizaran distancias euclideas (Roberts 1986).

Para responder a las preguntas principales de este estudio, se comparó la comunidad herbácea de cada elemento dentro del dominio vital de los conejos con la comunidad de las parcelas de exclusión total. Debido a las discrepancias en el tamaño de los distintos cuadrados de muestreo en cada caso, inevitables dados los diferentes tamaños de los elementos del vivar estudiados, los datos de los diferentes cuadrados se sumaron hasta alcanzar el tamaño del cuadrado más grande, 2500 cm² (los cuadrados de 50 x 50 cm empleados para muestrear el vivar). Para ello, los datos de la cobertura total de cada especie (cm²) en cada uno de los cuadrados más pequeños fueron sumados según cada caso. Por ejemplo, los datos de los cuatro cuadrados de cada posición de los transectos de la zona de influencia se sumaron: $4 \times 625 \text{ cm}^2 = 2500 \text{ cm}^2$. Los parámetros de la comunidad se calcularon utilizando la nueva matriz de datos para los análisis globales. A esta matriz de datos se le denominó "datos resumidos" (*summarised data*, ver **capítulo 5**).

Se emplearon Análisis Multivariantes de la Varianza (MANOVAs) para investigar a) las diferencias entre la comunidad herbácea de cada elemento y las parcelas de exclusión de conejos (utilizando la matriz de datos resumidos) y b) las diferencias internas en la comunidad herbácea de cada elemento: estructuras microtopográficas dentro del vivar, y los efectos de la distancia a lo largo de los transectos en el caso de la zona de influencia del vivar y las letrinas. Sólo 5 parámetros se utilizaron en el MANOVA del vivar, puesto que la altura de la vegetación no fue estimada para cada estructura, sino por cuadrado.

Las diferencias en el uso de cada cuadrado por parte de los conejos a lo largo del gradiente de influencia (número de excrementos) se analizaron mediante un ANOVA. Puesto que cada dominio vital se considera una unidad, se empleó la media de cada parámetro por vivar, y la identidad del vivar se empleó como "factor bloque" en todos los análisis. Los MANOVAs fueron corroborados con ANOVAs simples para explorar las tendencias observadas para cada parámetro individualmente. En todos los casos los datos fueron transformados cuando era necesario para cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de las varianzas. Se utilizó el test *post hoc* de Tukey para explorar las diferencias significativas de los ANOVAs individuales.

La presencia de especies indicadoras, tanto en general (elementos del dominio vital vs. parcelas de exclusión) como para comparaciones internas, se estimó utilizando el Análisis de Especies Indicadoras (*Indicator Species Analysis*, INDVAL), Dufrêne & Legendre (1997). Este método tiene en cuenta tanto la abundancia como la "fidelidad" de una especie en un grupo de cuadrados de muestreo determinados. Produce un valor indicador, "I", que va de 0 (ausencia de relación) hasta 100. Sólo las especies con una cobertura total mayor del 5% fueron incluidas en este análisis. Por lo tanto, 79 especies fueron consideradas para los vivares, 72 para la zona de influencia, y 59 para las letrinas. En el análisis que incluyó todos los elementos del dominio vital vs. las parcelas de exclusión se consideraron un total de 44 especies. En todos los casos se empleó la corrección de Holm para tests de múltiples hipótesis (Holm 1979).

La relevancia de la contribución de los conejos a la heterogeneidad de los pastizales Mediterráneos se evaluó calculando la Diversidad Beta. Se empleó el coeficiente de Bray-Curtis (D) para calcular la disimilitud en la estructura de la comunidad de los distintos elementos ($D_{[ijk]} = \text{sum abs}(x_{[ij]} - x_{[ik]}) / \text{sum}(x_{[ij]} + x_{[ik]})$) (Bray & Curtis 1957). Los valores de D fueron calculados entre la matriz de datos resumidos y los datos de las parcelas de exclusión, llevándose a cabo después un test de la t . La disimilitud entre cada uno de los elementos y las parcelas de exclusión fue calculada para comprobar cual de los distintos elementos aportaba una mayor heterogeneidad al pastizal. Las diferencias entre los valores de D obtenidos fueron analizadas usando ANOVA.

Capítulo 6. Para el análisis de los datos del banco de semillas se utilizó la densidad de semillas (semillas/m²) como medida de la abundancia total de semillas totales, de especies individuales y grupos florísticos (Gramíneas, Monocotiledóneas-no gramíneas; Dicotiledóneas; Compuestas; Leguminosas). Además, se calcularon parámetros como la riqueza de especies (S); el índice de diversidad de Shannon-Weaver (Shannon & Weaver 1949); y el índice de equitatividad de Pielou (1966). También se obtuvo una variable sintética mediante la aplicación de una ordenación Non-Metric Multidimensional Scaling ordination (NMDS) (Clarke 1993) a los datos de las especies individuales. Además, se escogieron 16 de las especies más abundantes para comparaciones individuales.

Los datos del banco de semillas se analizaron mediante comparaciones por pares utilizando tests de aleatorización con 2000 permutaciones (nivel alfa de $p < 0.001$, Manly 2006). La diferencia entre las dos medias fue elegida como el parámetro " Y ", y el valor observado de Y fue comparado con una distribución de Y obtenida reordenando los datos aleatoriamente. Si la hipótesis nula fuera cierta, el valor observado de Y aparecería como un valor típico de la distribución aleatoria de Y . Si éste no fuera el caso, la hipótesis nula puede ser rechazada y se puede considerar que la hipótesis alternativa de que existe una diferencia significativa entre las dos medias es válida. El valor de la p se calcula como el porcentaje de valores que son tan extremos o más que el observado, con respecto a la distribución aleatoria. Si el valor de Y se encuentra dentro del 5% de los valores más extremos, entonces $p < 0,05$, y si está dentro del 1%, entonces $p < 0,01$, etc. Esta aproximación no-paramétrica fue considerada la más apropiada dada la naturaleza anidada pero no equilibrada del diseño experimental (**Figura 1, capítulo 6**), y el hecho de que sólo contáramos con 5 réplicas en cada categoría de productividad, aumentando la probabilidad de errores de tipo II.

Las comparaciones por pares y la estimación de la p se llevaron a cabo en tres pasos. Primero, los datos de las parcelas de conejos+ovejas (la situación "control") en las zonas de distinta productividad (LPS y HPS). Estos tests confirmaron que existían diferencias significativas en los parámetros del banco de semillas de zonas de diferente productividad, por lo que subsecuentemente se analizaron los datos de LPS y HPS por separado. Segundo, testamos los efectos de los herbívoros sobre los parámetros del banco de semillas comparando los datos de los diferentes tratamientos de pastoreo (conejos, conejos+ovejas, exclusión total), tanto en LPS como en HPS. Los datos de las parcelas pastadas utilizados para estas comparaciones correspondieron a las subparcelas con excrementos. Tercero, para analizar la contribución de los excrementos de los herbívoros al banco de semillas, sólo se consideraron las parcelas pastadas, tanto en LPS como en HPS. En este caso se compararon las subparcelas con y sin excrementos.

Nomenclatura y programas estadísticos empleados

Nomenclatura taxonómica de la vegetación: Tutin *et al.* 1964-1981.

Programas

STATISTICA 6.0 (StatSoft 2002): **capítulo 3**

SAM (2006) 2.0 (Statistical Analysis in Macroecology, Rangel *et al.* 2006): **capítulo 3**

R 2.5.1(R Development Core Team 2007): **capítulo 3, capítulo 5**

SPSS 13.0 (SPSS Inc., 1989-2003): **capítulo 4, capítulo 5**

PCORD 4.25 (MjM Software Design 1995-1999): **capítulo 5, capítulo 6**

Programa macro para los tests de aleatorización y permutaciones creado expresamente en Excel:
capítulo 6

Bibliografía

- Bauwens, D., Garland, T., Jr., Castilla, A.M., & Van Damme, R. (1995) Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution* 49: 848-863.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. (1957) An ordination of the upland forest of the southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Burham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference* Springer, New York.
- Carretero, M.A., Montori, A., Llorente, G.A., & Santos, X. (2002a). *Psammodromus algiru*. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España* (eds J.M. Pleguezuelos, R. Márquez & M. Liziana), pp. 259-261. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Carretero, M.A., Santos, T., Montori, A., & Llorente, G.A. (2002b). *Psammodromus hispanicus*. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España* (eds J.M. Pleguezuelos, R. Márquez & M. Liziana), pp. 262-264. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for Ecologists*. Blackwell Science.
- Díaz, J.A. & Carrascal, L.M. (1991) Regional distribution of a mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *Journal of Biogeography* 18: 291-297.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Gálvez, L., López-Pintor, A., De Miguel, J.M., Alonso, G., Rueda, M., Rebollo, S., & Gómez-Sal, A. (2008). Ecosystem engineering effects of European rabbits in a Mediterranean habitat. En: *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology and Conservation* (eds P.C. Alves, N. Ferrand & K. Hackländer), pp. 125-140. Springer-Verlag. Heidelberg-Berlin.
- Holm, S. (1979) A simple sequentially rejective multiple tests procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Kolb, H.H. (1991) Use of burrows and movements by wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on an area of sand dunes. *Journal of Applied Ecology* 28: 879-891.
- Krebs, C.J. (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. Addison Wesley Longman, Menlo Park, CA.
- Lombardi, L., Fernández, N., & Moreno, S. (2007) Habitat use and spatial behaviour in the European rabbit in three Mediterranean environments. *Basic and Applied Ecology* 8: 453-463.
- Manly, B.F.J. (2006) *Randomization, Bootstrap And Monte Carlo Methods in Biology*, 3rd edn. Chapman & Hall/CRC, New York.

- Martín, J. & López, P. (2002) The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation* 108: 213-219.
- Martins, H., Miller, D.R., Elston, D.A., Rego, F., & 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, B. (1998) Ordenación silvo-cenegetico-pastoral de la dehesa vecinal "Santo Ángel de la Guarda", término municipal de Chapinería (Madrid). Proyecto fin de carrera. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Olalla-Tárraga, M.A., Rodríguez, M.A., & Hawkins, B.A. (2006) Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography*.
- Palomares, F. (2001) Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife Society Bulletin* 29: 578-585.
- Palomares, F. (2003) Warren building by European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in relation to cover availability in a sandy area. *Journal of Zoology* 259: 63-67.
- Pielou, E.C. (1966) The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F., & Bini, L.M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
- Rescia, A.J., Schmitz, M.F., Martín de Agar, P., de Pablo, C.L., Atauri, J.A., & Pineda, F.D. (1994) Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in northern Spain. *Journal of Vegetation Science* 5: 505-516.
- Roberts, D.W. (1986) Ordination and the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio* 66: 123-131.
- 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. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949) *The Mathematical Theory of Communication* University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Sousa, P. & Pérez-Mellado, V. (2002). *Podarcis hispanica*. En: Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España (eds J.M. Pleguezuelos, R. Márquez & M. Liziana), pp. 244-246, Madrid.
- StatSoft, I. (2002) STATISTICA for Windows (ed I.S.d.a.s.s. StatSoft, version 6. www.statsoft.com).
- Taylor, R.H. & Williams, R.M. (1956) The use of pellet counts for establishing the density of populations of wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.). *New Zealand Journal of Science and Technology* 38: 239-256.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burgeess, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., & Webb, D.A. (1964-1981) *Flora Europaea* Cambridge University Press, Cambridge.
- 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.
- Wood, D.H. (1988) Estimating Rabbit Density by Counting Dung Pellets. *Australian Wildlife Research* 15: 665-671.