

## Capítulo 7

### Discusión general y conclusiones

Durante los capítulos precedentes se ha demostrado como la estructura central del dominio vital del conejo, el vivar, puede alcanzar grandes densidades y convertirse en un recurso accesible a una escala amplia. Se ha visto también que los vivares ofrecen diversas ventajas para la comunidad de lacértidos de una dehesa, aumentando su abundancia y diversidad. La construcción de vivares y letrinas constituye una fuente importante de diversidad y heterogeneidad en la composición de la vegetación herbácea, además de promover diferencias en cobertura y altura. Asimismo, la presencia de conejos en un pastizal condiciona la composición florística del banco de semillas y sus excrementos contribuyen a la dispersión de determinadas especies y grupos florísticos.

Teniendo en cuenta los resultados de los anteriores capítulos, se procederá a contestar la pregunta principal de esta tesis doctoral:

#### 1. ¿Actúa el conejo como especie ingeniera de ecosistemas en ambientes mediterráneos?

Aunque el concepto de ingeniero de ecosistemas se puede aplicar a casi todas los seres vivos, claramente existen casos de especies que alteran el medio físico de una manera especialmente significativa y cuyos efectos tienen consecuencias importantes para otros organismos. Durante los capítulos anteriores se han presentado ejemplos de la capacidad del conejo para modular los recursos para otras especies y su contribución a la diversidad. Sin embargo, es necesario poner en común lo averiguado para poder estimar la verdadera magnitud de la influencia del conejo a través de la ingeniería.

Según los autores que originalmente acuñaron el término "ingeniero de ecosistemas", los baremos más útiles para medir hasta que punto un animal actúa como tal son (Jones *et al.* 1994):

- i. La densidad de la población
- ii. La distribución de la población a escala local y regional
- iii. El tiempo que la población pasa asentada en un lugar concreto
- iv. Las actividades llevadas a cabo por el organismo a lo largo de su vida
- v. El tipo de impactos que las actividades o estructuras tienen y su longevidad en ausencia de la especie ingeniera
- vi. El número y tipo de recursos que son modulados, directa o indirectamente
- vii. El número de organismos que dependen de estos recursos

A continuación se resumirán los aspectos de la ecología del conejo que responden a los siete puntos anteriormente expuestos, haciendo especial énfasis en lo averiguado en los estudios que conforman esta Tesis Doctoral (puntos iv, v, vi y vii).

Con respecto a los puntos i, ii y iii, es bien sabido que los conejos son animales prolíficos que pueden alcanzar grandes densidades. Su distribución en la Península Ibérica es bastante amplia y han demostrado una gran capacidad para colonizar diversas regiones en todo el mundo (Villafuerte 2002). El tiempo que una población de conejos pasa en un sitio varía mucho según las condiciones locales y factores estocásticos como las epidemias, la abundancia de depredadores, alimento, etc. En la zona de estudio existen varios indicadores de que los conejos llevan ocupándola hace mucho tiempo: el gran tamaño de muchos de los vivares, información oral de la población local, y que algunos de los vivares más grandes se pueden distinguir en fotos aéreas de hace más de 50 años.

Las actividades más relevantes de los conejos (punto iv) desde el punto de vista de sus efectos ingenieros son la excavación y construcción de vivares, con el consiguiente gradiente de influencia de los efectos de sus actividades cotidianas (herbivoría, pisoteo, excavación, defecación, etc.), y la construcción de letrinas. El impacto y longevidad de estas actividades (punto v) dependen del tipo y naturaleza de cada una de ellas. Así, los vivares de conejo pueden llegar a ser estructuras muy abundantes y de gran tamaño. Como hemos visto en el **capítulo 3**, esto sugiere un gran potencial para la remoción del suelo en comparación con los resultados observados para otros organismos. Los vivares son estructuras potencialmente muy longevas (**Tabla 6, capítulo 3**) y por lo tanto un recurso ventajoso y de fácil acceso, como se demuestra en el **capítulo 4**. Su impacto sobre la densidad y diversidad de lagartijas ha quedado patente en el estudio aquí presentado y también su relevancia para la composición, diversidad alfa, altura y cobertura de la comunidad herbácea. Por lo tanto, constituyen una fuente importante de heterogeneidad, tanto para la composición de especies (diversidad Beta) como para la estructura vertical de la vegetación. Las letrinas tienen un impacto similar sobre la comunidad herbácea, y se tiene constancia de que pueden alcanzar densidades de más de 100 letrinas/ha (Pettersen 2001) y perdurar al menos 18 meses (Willot *et al.* 2000). Otro de los impactos de los vivares descritos en esta tesis es que incrementan la abundancia y diversidad de lagartijas, permitiendo que habiten zonas de la dehesa que normalmente no les son favorables.

Son varios los recursos que modulan los conejos y dan como resultado los impactos antes mencionados (punto vi). Por un lado, los conejos aumentan considerablemente la oferta de refugios seguros con condiciones microclimáticas adecuadas. Además, su localización en zonas con alta heterogeneidad de hábitats permite a los comensales que los utilicen acceder a zonas potencialmente ventajosas en términos de alimento (**capítulo 4**). También aumentan la disponibilidad de nichos para la vegetación herbácea (de ahí su efecto sobre la diversidad alfa) a través de varios mecanismos: la excavación aumenta la heterogeneidad física dentro del espacio que ocupa el vivar; el pisoteo y la herbivoría favorecen a las especies más resistentes dentro y en las cercanías del vivar; las zonas de suelo removido se convierten en lugares de acumulación de nutrientes y semillas (e.j. "zonas hundidas" y "escarbaduras", *hollows & scrapes*, **capítulo 5**); y las letrinas representan un importante foco de nutrientes (Willot *et al.* 2000) y otros recursos (Verdu & Galante 2004).

A lo largo de esta tesis doctoral hemos visto numerosos ejemplos de especies que se ven influenciadas por los recursos que crean o modulan los conejos (punto vii). A la información sobre más de 15 vertebrados recopilada a través de encuestas a científicos en el **capítulo 4** se le suman las más de 40 especies de plantas herbáceas presentes dentro del dominio vital de los conejos y que no se encontraron dentro de las parcelas de exclusión de estos herbívoros. Algunas de ellas aparecen como especies indicadoras de los elementos del dominio vital de los conejos (**Capítulo 5**).

Además, otros autores han descrito la importancia que las letrinas de conejo tienen para la diversidad de especies de escarabajos coprófagos, mencionando que al menos 24 especies dependen en gran medida del conejo para mantener sus poblaciones (Verdú & Galante 2004).

En la Península Ibérica los conejos han coexistido con la vegetación herbácea durante miles de años y las comunidades herbáceas asociadas a sus actividades tienen adaptaciones claras para la herbivoría y otras influencias de los herbívoros (e.j. Hadar *et al.* 1999; de Bello *et al.* 2005). Los resultados de esta tesis doctoral ponen de manifiesto la importancia de la contribución de los conejos a la creación de nichos. Lógicamente, la magnitud de los efectos observados puede variar en otras zonas, según la naturaleza de los factores abióticos y la abundancia de la población local de conejos. En cualquier caso, lo anteriormente expuesto pone de relevancia la capacidad de los conejos para modular la disponibilidad de los recursos, y demuestra que son capaces de actuar como ingenieros de ecosistemas en un ecosistema mediterráneo de dehesa.

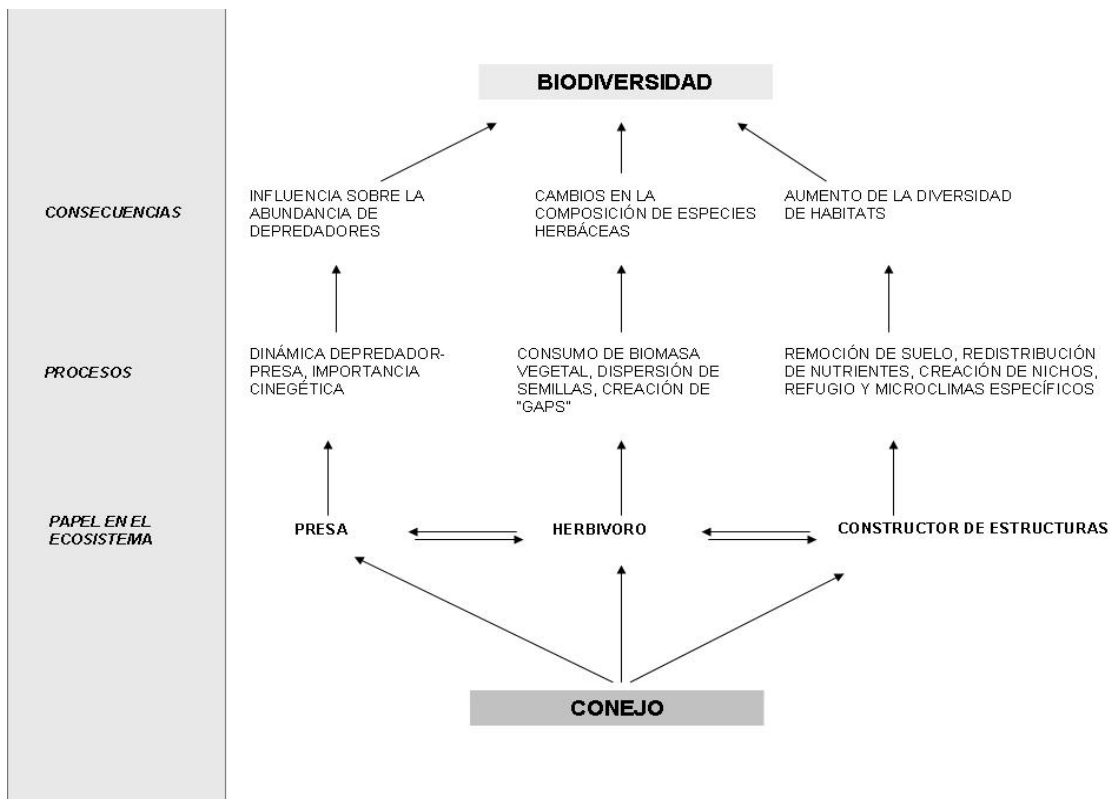
## 2. Importancia ecológica del conejo en los ecosistemas mediterráneos de la Península Ibérica

Las especies claves son aquellas que tienen efectos sobre el ecosistema que resultan desproporcionados con respecto a su abundancia, o bien que proveen a otras especies de servicios únicos (Paine 1969). Evidentemente, la condición de ingeniero de ecosistemas es uno de los mecanismos por los cuales una especie puede ser considerada "clave" en un determinado ambiente (Jones *et al.* 1994, 1997; Kotliar 2000).

Hace unas décadas que se identificó al conejo como especie clave en los ecosistemas mediterráneos, principalmente por su papel como presa de numerosos depredadores (Delibes & Hiraldo 1981). Sin embargo, sólo recientemente se ha empezado a tener en cuenta la gran diversidad de interacciones entre los conejos y otras especies (e.g. Delibes-Mateos *et al.* 2007; Gálvez *et al.* 2008), y pocas veces se ha resaltado su condición de animal excavador. Si se pone en común toda la información existente sobre el conejo descubrimos que su caso es especial, pues su faceta como especie clave tiene tres vertientes principales (**Figura 7.1**). Por un lado, de manera directa a través de relaciones interespecíficas como presa y como herbívoro. Por otro lado, indirectamente, a través de sus efectos como ingeniero de ecosistemas, puede influir en la sucesión ecológica y la distribución de recursos en el ecosistema.

Estas tres vertientes del papel del conejo pueden ser cruciales para la biodiversidad de las comunidades mediterráneas, como se puede apreciar en la **Figura 7.1**. Su capacidad de influir a través de varios mecanismos sobre los principales procesos del ecosistema es probablemente una de las claves de su relevancia. La prueba está en la gran variedad de organismos que interactúan con los conejos. Sin duda, el hecho de que en una misma especie se conjuguen roles tan importantes marca la diferencia a la hora de determinar su estatus como especie clave. La herbivoría y la construcción de madrigueras se acoplan y dan pie a estructuras originales que no serían posibles si el conejo no fuera herbívoro además de excavador, o viceversa. Los factores que condicionan el uso del hábitat de los conejos, el lugar dónde "instalan" su dominio vital y sus madrigueras, influyen a su vez en la localización de los territorios de sus depredadores y comensales.

Cuando una especie que ejerce tantos y tan variados efectos desaparece, o cuando su abundancia disminuye drásticamente, los efectos se pueden sentir en varios niveles tróficos del ecosistema. El papel del conejo como especie clave, incluso como "ingeniero clave" (*keystone engineer*),



**Figura 7.1.** Vertientes del papel del conejo en los ecosistemas mediterráneos y vías a través de las cuales los conejos influyen sobre la biodiversidad

es tan evidente como el de otras especies que han sido ampliamente reconocidas como tales. Claramente existen múltiples paralelismos entre los conejos y otros ingenieros de ecosistemas, reconocidos como tales desde hace años. El ejemplo más claro es del perrito de las praderas (*Cynomys* spp.). No en vano son dos herbívoros excavadores, ingenieros clave, y cruciales para la subsistencia de dos de las especies de mamíferos más amenazadas del planeta, el turón de patas negras (*Mustela nigripens*) y el lince ibérico (*Lynx pardinus*).

Tanto los perritos de las praderas como los conejos europeos han sido históricamente considerados una plaga, no sólo por su capacidad para alterar el suelo, sino por los daños a cultivos y como competencia para el ganado doméstico. Tras una intensa campaña de envenenamiento que duró más de un siglo, se estima que las poblaciones de perritos de las praderas de Norteamérica disminuyeron hasta en un 98%. En las últimas décadas se ha empezado a reconocer el importante papel que juegan estos mamíferos semi-subterráneos, que crean sistemas de madrigueras, llamados "colonias" (*prairie dog towns*) que pueden ocupar hasta 500 ha (Lomolino & Smith 2003). En la actualidad, los perritos de las praderas son considerados una especie clave (Kotliar 2000), pues se ha comprobado que ejercen un efecto muy significativo sobre la biodiversidad local. Estos pequeños mamíferos influyen sobre la estructura y composición química del suelo, la composición de la comunidad de plantas y la productividad primaria y la estructura de la comunidad de animales. También llegan a mejorar la calidad del pasto dentro de sus propias colonias (Whicker & Detling 1998). Esto atrae a otros herbívoros, como diversos ungulados e incluso al bisonte norteamericano (*Bison bison*) (Coppock *et al.* 1983).

Como se puede apreciar en el **Apéndice 1**, tanto conejos como perritos de las praderas construyen sistemas de madrigueras bastante grandes y longevos. A través de la excavación remueven cantidades nada despreciables de suelo, y las estructuras que crean afectan a las propiedades físico-químicas del suelo de manera muy parecida. También tienen efectos similares sobre la vegetación, destacando la importancia de ambos como agentes de diversidad para las comunidades de plantas de los ecosistemas donde habitan. Una numerosa comunidad de vertebrados se asocia a las colonias de perritos de las praderas, incluyendo relaciones casi obligadas con algunas especies (e.j. *Athene cunicularia*). Los conejos, por su parte, sostiene una amplia red de depredadores, y su importancia para reptiles e invertebrados está empezando a ser explorada. En este sentido, la comparación con los perritos de las praderas puede ser sumamente útil a la hora de identificar potenciales interacciones con otras especies. Por ejemplo, Bangert & Slobodchikoff (2000, 2004) mostraron que las colonias de perritos de las praderas son elementos relevantes para la estructura del paisaje, lo que a su vez modifica los movimientos de los animales y su comportamiento.

En esta Tesis Doctoral se ha pretendido poner de manifiesto nuevos aspectos de la ecología del conejo. La relevancia y potencial de los conejos se hacen más evidentes si se les compara con otros "ingenieros clave", como los perritos de las praderas. Esta nueva información sobre su carácter como ingeniero de ecosistemas refuerza su rol como especie clave en los ecosistemas mediterráneos, principalmente por su capacidad para influir sobre la disponibilidad de recursos a través de estructuras originales, y por el gran número e importancia de sus interacciones con otras especies.

### 3. Conservación y gestión del conejo

Esta tesis resalta la importancia de los ingenieros de ecosistemas en los ambientes mediterráneos y como pueden contribuir significativamente a la diversidad de hábitats, creando parches de recursos y microhábitats favorables para otras especies. La distribución de los vivares nos informa sobre el conejo, sus necesidades, sus interacciones sociales y la relevancia espacial y potenciales consecuencias de sus madrigueras en un hábitat particular (Hansell 1993). Ampliar los conocimientos sobre la relevancia de los animales excavadores y las especies a quienes benefician permite diseñar estrategias de conservación más adecuadas para la especie en cuestión y otras especies asociadas.

Como hemos mencionado anteriormente, el conejo juega un papel clave para la biodiversidad en los ecosistemas mediterráneos a través de su rol como presa, herbívoro y constructor de estructuras (**Figura 7.1**). Recientemente los conejos han estado en el punto de mira de los esfuerzos conservacionistas en la Península Ibérica. El declive de sus poblaciones en los últimos años debido a las enfermedades, y la consiguiente disminución de las poblaciones de sus depredadores más carismáticos estimularon una plétora de iniciativas para la conservación de sus poblaciones.

Para que las medidas de conservación en un ecosistema sean eficaces, es crucial entender los mecanismos que determinan la composición de las comunidades. Como se ha comprobado a lo largo de esta tesis, las perturbaciones que crean los conejos dentro de su dominio vital alteran la complejidad y heterogeneidad del hábitat, y provocan cambios en la estructura de las comunidades. Una vez que los conejos encuentran un lugar apropiado para excavar y crean un vivar, tienen la habilidad de incrementar la diversidad de especies (potencialmente de varios grupos taxonómicos) en esa zona. Que se reconozca este papel es útil para la conservación, especialmente en las zonas donde los conejos han sido históricamente abundantes, pero no han sido capaces de

recuperarse tras el impacto de las dos enfermedades víricas (Fernández 2005; Delibes-Mateos *et al.* 2007).

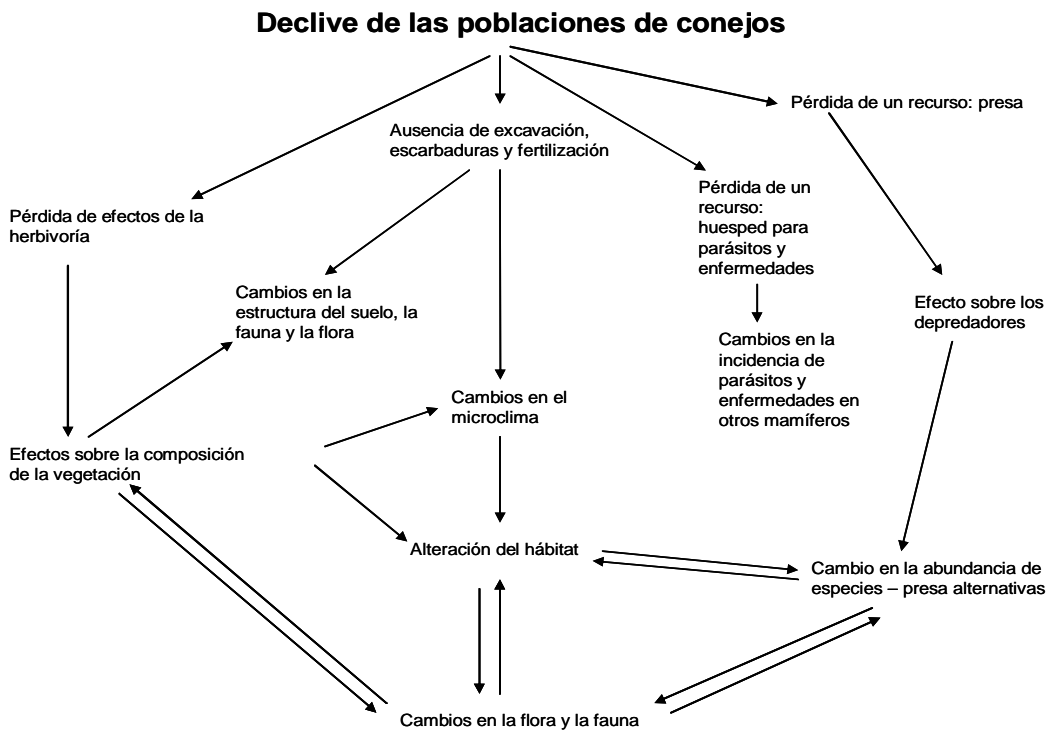
Una prueba bastante concluyente de que la conservación del conejo beneficia a numerosos organismos se deriva del gran "experimento natural" que constituyó el dramático declive de sus poblaciones en Europa en los años 50 debido a la mixomatosis. Resulta paradójico, pero los estudios más completos sobre las consecuencias de este evento catastrófico para la especie se basan en las poblaciones del Reino Unido, donde el conejo es en realidad una especie exótica (aunque lleva coexistiendo allí más de 1000 años). En muchos casos, los efectos observados tras éste fueron "dramáticos, persistentes y a menudo sorprendentes" (Thompson 1994). A continuación se resumen las consecuencias más destacadas de este declive, en base a los artículos de recopilación de Sumption & Flowerdew (1985) y Thompson (1994).

En la década de los 50 del siglo XX, el conejo era considerado una plaga en Gran Bretaña, y se estima que se llegaron a alcanzar los 100 millones de conejos antes de que la mixomatosis hiciera estragos. La llegada de esta enfermedad en 1954-55 provocó reducciones en las poblaciones de hasta un 99%. Muchas especies sufrieron las consecuencias de esta drástica disminución de los conejos, tanto de manera directa, por la ausencia de presas o huéspedes; o indirectamente a través de cambios en la vegetación tras el cese del pastoreo.

Para las plantas, los efectos de la desaparición del conejo se tradujeron en un aumento de la regeneración de las zonas boscosas, el incremento de la producción de los pastizales y cereales, un mayor número de inflorescencias, una elevada supervivencia de plántulas y la aceleración de la sucesión ecológica secundaria en algunas zonas. Inmediatamente después de su declive aumentó la riqueza de especies, pero poco después la comunidad pasó a estar dominada por unas pocas especies de plantas más competitivas, provocando la extinción local de otras. Estos cambios en la vegetación también alteraron el hábitat para otros organismos. El aumento de la biomasa herbácea probablemente favoreció a muchas especies de insectos, pero otras se vieron fuertemente perjudicadas. El caso más dramático es la extinción de la mariposa *Maculinea arion*. En un momento determinado de su desarrollo, las larvas de esta especie son trasladadas por una hormiga (*Myrmica subuleti*) al hormiguero. Una vez en lugar seguro, la larva se alimenta de hormigas hasta que se convierte en pupa, produciendo a cambio una secreción que sirve de alimento a sus captoras-víctimas. Esta especie de hormiga solo se encuentra en lugares donde el tapiz herbáceo no sobrepasa 1 cm de altura. En ausencia del pastoreo de los conejos, que mantienen la biomasa herbácea controlada, la hormiga y la mariposa han desaparecido de la campiña británica.

Los cambios en la estructura del hábitat también provocaron la falta de lugares óptimos de cría para el lagarto ágil (*Lacerta agilis*), el alcaraván (*Burhinus oedicephalus*) y la collalba gris (*Oenanthe oenanthe*). Algunos de los parásitos anteriormente exclusivos del conejo empezaron a cambiar de huésped y afectaron a otros lagomorfos (liebres). Sin embargo, otras especies de parásitos, como la pulga *Spilopsyllus cuniculi* y algunos parásitos intestinales, no pudieron adaptarse a nuevos huéspedes y sus poblaciones disminuyeron considerablemente.

Depredadores como el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), la lechuza campestre (*Asio flammeus*), y especialmente el ratonero (*Buteo buteo*) vieron mermadas sus poblaciones a causa de la ausencia de presas. En algunos casos el éxito reproductor de los depredadores descendió un 50%. Afortunadamente, muchas poblaciones se recuperaron gracias a su capacidad para alimentarse de presas alternativas. Precisamente esta capacidad para cambiar de presas (*prey-switching*) tuvo consecuencias muy interesantes e inesperadas para las poblaciones de diferentes



**Figura 7.2.** Resumen de los efectos ecológicos provocados por el declive del conejo tras la epidemia de mixomatosis en el Reino Unido. Adaptado de Sumption & Flowerdew (1985).

especies de carnívoros. En ausencia de conejos, los zorros, turones, y comadrejas empezaron a alimentarse más de topillos y ratones de campo, reduciendo sus poblaciones hasta en un 90%. Los turones, que hasta entonces se alimentaban principalmente de conejos, empezaron a competir con las comadrejas por los pequeños roedores, y con zorros, gatos silvestres y aves de presa por otras presas más grandes, lo que dejaba en desventaja a los turones y provocó el descenso de sus poblaciones.

Además, se observaron otros efectos inesperados, como alteraciones en el comportamiento de anidación de ciertas especies de aves. En algunos casos, pequeñas paseriformes utilizaban el pelo de conejo para forrar y aislar sus nidos, y al año siguiente de la llegada de la mixomatosis se observó un cambio en los materiales empleados. El suave y eficaz pelo de conejo tuvo que ser sustituido por otros materiales de menor potencial aislante. Además, el declive del conejo tuvo también consecuencias económicas en Gran Bretaña, esta vez positivas, debido a importante aumento de la producción de las cosechas, libres del pastoreo de los conejos. Además, el virus de la mixomatosis ahorró los esfuerzos de control y erradicación de plagas, los costes de la construcción de cercados para proteger las cosechas, y los recursos empleados en el mantenimiento de bancales y canales de drenaje.

En base a lo observado en Gran Bretaña, cabe pensar que muchos de estos efectos, tanto positivos como negativos, se han debido producir también en la península ibérica tras las dos grandes epidemias del último siglo (ver **Figura 7.2**). Los resultados de esta Tesis Doctoral apoyan la idea de que el declive del conejo en la Península Ibérica, su lugar de origen, puede haber tenido

efectos perjudiciales que han pasado desapercibidos.

Resulta por lo tanto especialmente importante considerar todas las posibles interacciones ecológicas de un organismo a la hora de tomar decisiones para su manejo y conservación. En la **Figura 7.3** se muestran algunas de las principales interacciones ecológicas de los conejos con otras especies, demostrando que el conejo puede actuar también como "especie paraguas", siendo estratégica para la conservación de la naturaleza en la Península Ibérica. La importancia de un ingeniero de ecosistemas como el conejo en la región de donde es originario va, por lo tanto, más allá de su papel como presa. Las medidas adoptadas para la conservación de esta especie no debería parar o ser abandonadas sólo porque sus depredadores más carismáticos hayan desaparecido de la zona. Las evidencias presentadas en esta Tesis Doctoral sugieren que numerosas especies se benefician de las madrigueras de los conejos, y presumiblemente existirán muchos invertebrados que tengan una relación de comensalismo con el conejo. La conservación del conejo podría estar preservando el hábitat de especies que no están aún en peligro de extinción, o no son "populares". Especialmente en zonas muy manejadas por el hombre, como las dehesas, un aumento de la información sobre las relaciones ecológicas de los conejos puede derivar en medidas para la conservación que protejan una mayor proporción de biodiversidad, sin suponer un coste adicional.

Por lo tanto, proponemos que las medidas de conservación para el conejo consideren también sus interacciones no-tróficas y su relevancia para otras especies. El objetivo sigue siendo el mismo: preservar y aumentar las poblaciones de conejo. En ese sentido la mayor aportación de este estudio se deriva del análisis de los factores que determinan la densidad y tamaño de los vivares. Sugerimos que se tengan en cuenta dichos factores, por ejemplo, para elegir las zonas de repoblaciones con conejos. Sería beneficioso que la zona donde se suelten tenga una alta heterogeneidad, y lugares apropiados para la construcción de madrigueras. Además, a la hora de construir vivares artificiales es importante elegir un lugar con algún tipo de protección; y aunque la estructura interna de los vivares artificiales sea estable, sería conveniente que no estuvieran muy lejos de algún arbusto de porte relativamente alto (e.j. *Retama* sp.), pues así se facilitaría la labor de los conejos a la hora de ampliar el vivar. Uno de los resultados más contundentes de esta Tesis Doctoral es la relevancia que tienen las ramas de encina procedentes de la poda, utilizadas por los gestores cinegéticos de la finca de estudio. Esta práctica se lleva a cabo en otros lugares (Silvestre 2004), y creemos que es muy recomendable para fomentar la ampliación de los vivares y su eficacia como refugio, especialmente en las zonas con menor cobertura leñosa. En este caso, tanto la presencia de ramas como el mayor tamaño de los vivares (y por lo tanto el mayor número de madrigueras) beneficiaría también a otras especies (**capítulo 4**).

El declive del conejo en la Península Ibérica ha estado marcado por las enfermedades, pero también por la pérdida y fragmentación del hábitat, los cambios en los usos del suelo, la presión cinegética y de los depredadores, el control de plagas, etc. Se estima que sus poblaciones se han reducido hasta quedar en un 5% de lo que eran en los años 50 del siglo XX (Ward 2005). La recuperación de las poblaciones de conejo en la Península Ibérica es crucial para la conservación de los ecosistemas mediterráneos y sin duda sigue siendo un gran reto para científicos y gestores. Quizás un paso pendiente de dar sea reconocer el estatus de la especie y reconsiderar su clasificación a nivel nacional e internacional, pues en algunos casos encajaría perfectamente bajo la clasificación de "Vulnerable" según los criterios de la IUCN (Unión Mundial para la Conservación) y criterios nacionales (Virgós *et al.* 2007). El conejo continúa amenazado por las enfermedades, el abandono de prácticas tradicionales, pérdida de hábitat, y la sobreexplotación cinegética. A estos factores ha de sumarse la creciente amenaza de condiciones negativas derivadas del cambio

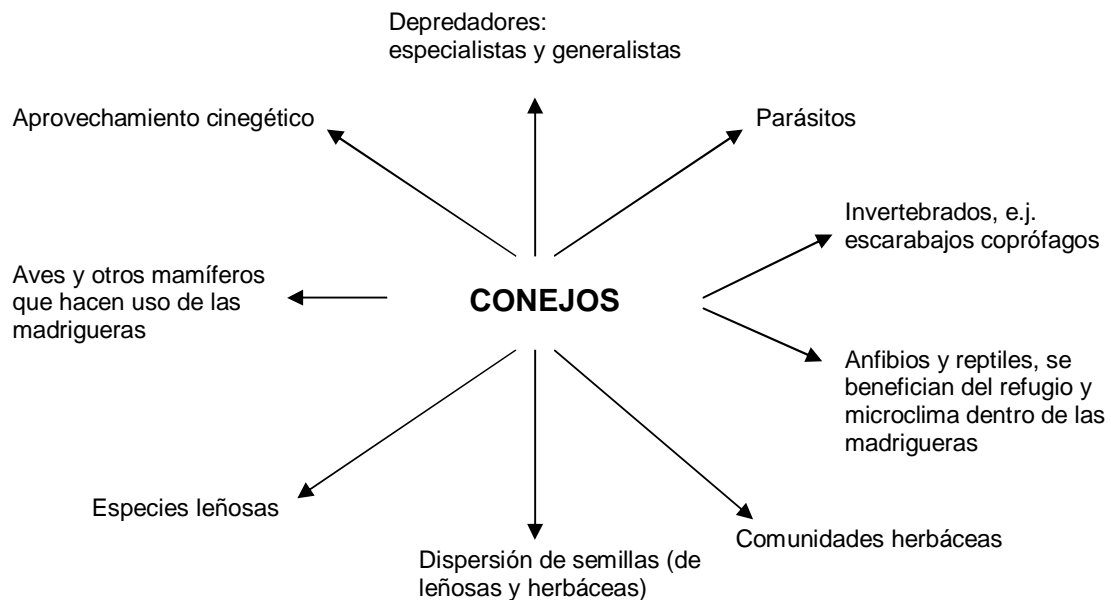


climático. Por ejemplo, el aumento de las temperaturas y la aridez podría acentuar la incidencia de las enfermedades, o propiciar la llegada de nuevos patógenos. Además, existe un conflicto con las medidas de control del conejo como plaga que se están desarrollando en Australia. Éstas incluyen el desarrollo de un virus genéticamente modificado para provocar la infertilidad en las hembras de conejo (Angulo 2001; Ward 2005). Si este tipo de virus llegara a la Península Ibérica el escenario sería poco menos que catastrófico para las poblaciones de conejos y, como hemos visto, para el monte mediterráneo y su biodiversidad.

#### 4. Efectos negativos del conejo

Por supuesto, conviene no olvidar que los conejos también pueden tener efectos perjudiciales en determinadas circunstancias. Las altas densidades de conejos que se alcanzan en algunos lugares frecuentemente causan serios daños a especies leñosas comerciales, reducen su reclutamiento y pueden llegar a ser una pesadilla para las repoblaciones forestales y para la colonización natural de muchas especies.

Una de las más importantes disyuntivas al considerar la conservación del conejo es que sus efectos beneficiosos para la biodiversidad en su lugar de origen se tornan potencialmente catastróficos en aquellos lugares donde las comunidades no están adaptadas a las consecuencias de sus múltiples actividades. Sin duda los mecanismos del conejo para modificar su hábitat en distintas partes del mundo son los mismos, pero pueden tener efectos bien distintos. Como con otros ingenieros de ecosistemas, esta naturaleza les confiere la capacidad de ser grandes modificadores, y por lo tanto ejercer una fuerte presión sobre la vegetación nativa de las zonas donde han sido



**Figura 7.3.** Resumen de las principales interacciones ecológicas que determinan la importancia del conejo en los ecosistemas mediterráneos. Adaptado de Ward (2005).

introducidos. De hecho, la velocidad y magnitud de la modificación de un hábitat por parte de un organismo son factores muy importantes a la hora de predecir su capacidad como especie invasora (Cuddington & Hastings 2004).

Cabe resaltar que muchos de los trabajos publicados sobre la relación de los conejos con la vegetación y el suelo han sido llevados a cabo en Australia y Nueva Zelanda, lugares donde el conejo ha sido introducido. El objetivo final de estos estudios, y de grandes esfuerzos económicos, siempre es el mismo: la erradicación del conejo. En esta zona del mundo, el conejo ha coexistido con las comunidades nativas sólo unos 80 años, por lo que es probable que las especies no se hayan podido adaptar a la influencia de los conejos, sobre todo en lo que respecta a su papel como herbívoro y como animal excavador.

Como herbívoros, los conejos controlan la producción de biomasa y es especialmente notable su habilidad para contener la sucesión y alterar la composición de especies, aparte de causar enormes daños a las explotaciones agrícolas. Sin duda el efecto más dramático desde el punto de vista de la vegetación ha sido la limitación del reclutamiento de especies leñosas, especialmente en el caso de los arbustos de *Acacia* spp. (Myers *et al.* 1994). En algunas zonas, los conejos han provocado la extinción local de algunas especies y la pérdida de diversidad local de plantas. También existe la posibilidad de que haya contribuido a alterar relaciones mutualistas entre las plantas autóctonas y sus polinizadores (Traveset & Richardson 2006), afectando a la producción de flores, altura de la vegetación, etc. También puede representar un problema como dispersor de semillas de plantas exóticas, favoreciendo así que se conviertan en plantas invasoras.

En algunas zonas del continente australiano, los conejos han sido mantenidos a raya (hasta cierto punto) por depredadores autóctonos, como el águila australiana (*Hieraetus morphnoides*) y el gavián australiano (*Accipiter fasciatus*), o introducidos como el el zorro (*Vulpes vulpes*) y los gatos asilvestrados (*Felis catus*). Sin embargo, en las aproximadamente 48 islas oceánicas donde los conejos han sido introducidos no existían depredadores o competidores, por lo que los conejos han llegado a destrozar completamente la cubierta vegetal. Los conejos también han provocado cambios en la composición de la vegetación y un aumento de la erosión en estas islas, lo que ha amenazado a las colonias de aves marinas que las habitan (Myers *et al.* 1994).

Como animales excavadores, los conejos destruyen biomasa de plantas nativas, aceleran las tasas de erosión y alteran las propiedades físico-químicas del suelo, promoviendo condiciones desfavorables para las plantas autóctonas (Eldridge & Myers 2001; Eldridge & Simpson 2002). Los vivares de conejo se convierten en zonas de mayor proporción de suelo desnudo, disminuyendo también la cobertura de costras biológicas y necromasa (Eldridge & Myers 2001). Además, la vegetación de los vivares suele estar dominada por plantas exóticas que compiten con las nativas, y que en muchos casos corresponden a especies comunes en la cuenca Mediterránea (e.j. *Urtica* spp., *Centaurea melitensis*). Los efectos de los vivares sobre los suelos y la vegetación en Australia pueden perdurar varios años incluso tras haber sido destruidos (Eldridge *et al.* 2006).

Un estudio reciente que compara los efectos de las actividades ingenieras de tres vertebrados nativos australianos y el conejo concluyó que, a pesar de crear estructuras similares, el conejo no es capaz de asumir el papel ingeniero que tienen los “bilbys” (*Macrotis* spp.) y “bettongs” (*Bettongia lesueur*) en sus ecosistemas nativos, entre otros motivos porque el poder de remoción del suelo de estos últimos es mayor. Este estudio también concluye que son los animales excavadores nativos los que ejercen una influencia más positiva, puesto que en el caso del conejo, las pocas ventajas que puede suponer su capacidad para crear nuevos nichos se ven contrarrestadas por sus

efectos nocivos para el reclutamiento y supervivencia de las plantas (James & Eldridge 2007).

En su papel como presa, el conejo ha supuesto una fuente de alimento importante para algunos depredadores Australianos como los anteriormente mencionados, además de para el águila audaz (*Aquila audax*), el aguilucho pacífico (*Circus approximans*), y la lechuza de campanario de Tasmania (*Tyto castanops*). La aparición del conejo provocó un cambio de hábitos de depredación en ésta y otras especies, beneficiando a presas tradicionales como los "bandicoots" (e.j. *Perameles gunni* y *Isodon obesulus*), liebres y gallinas de Tasmania (*Tribonyx mortieri*), y pequeños marsupiales. El contrapunto de este efecto es que cuando enfermedades u otros factores reducen las poblaciones de conejo en un lugar determinado, los pequeños mamíferos autóctonos sufren una presión de depredación mayor de la acostumbrada, por lo que se vuelven más vulnerables (Myers *et al.* 1994).

Además de los efectos más evidentes, se cree que los conejos pueden haber ejercido una fuerte competencia con pequeños marsupiales como el "bilby" (*Macrotis lagotis*) o el "wombat" (*Vombatus ursinus*) desplazándoles de sus zonas originales. Además, están los efectos "colaterales" de las campañas de erradicación de conejos, que frecuentemente han incluido el uso de trampas no-selectivas y venenos, lo que indudablemente habrá tenido consecuencias para los pequeños herbívoros marsupiales (Myers *et al.* 1994).

Esta evidencia, junto a los resultados de esta Tesis Doctoral, apoyan la idea de que ingenieros de ecosistemas como el conejo pueden ser piezas clave dentro de sus ecosistemas nativos, pero tener repercusiones desastrosas en lugares donde han sido introducidos y en los que la vegetación y la fauna no han "aprendido" a coexistir con sus dramáticos efectos desde el punto de vista evolutivo, especialmente cuando las densidades de conejo son elevadas. Esta reflexión es un argumento más para tener en cuenta el papel de organismos como los ingenieros de ecosistemas. Los conocimientos sobre la magnitud de sus efectos pueden ayudarnos a predecir las repercusiones que tendrían en caso de haber sido trasladados fuera de su área de distribución, y por lo tanto ayudar a diseñar medidas de gestión en los lugares que hayan sido colonizados.

## 5. Reflexión sobre el término "ingeniero de ecosistemas"

La reflexión sobre la influencia que los organismos ejercen sobre los procesos físicos y químicos del ambiente en el que viven no es ni mucho menos nueva, y lleva muchos años en la mente de biólogos y ecólogos. De hecho Darwin le dedica un libro entero a esta idea, enfocado sobre los efectos de las lombrices sobre la formación del suelo (Darwin 1881). Como se ha comentado en la Introducción (**capítulo 1**), Jones y colaboradores (1994) acuñaron el término "ingenieros de ecosistemas", para incorporar la gran variedad de modificaciones ambientales por parte de los organismos a la teoría ecológica general, con la intención de llamar la atención acerca de la ubicuidad e importancia de estos procesos y sus consecuencias. A pesar de que el término ha creado alguna controversia, a finales de 2007, el artículo original de Jones y colaboradores había sido citado más de 700 veces en publicaciones científicas de ámbito internacional (SCI Index). Sólo en los últimos dos años (2005-2007) aparecen casi 300 artículos que mencionan el concepto en su título o resumen, muchos (155 artículos) en revistas de ecología.

La definición y utilidad de este término han sido cuestionadas en algunas ocasiones. Power (1997) advirtió del peligro del uso generalizado de palabras "mediáticas" (*buzzwords*), sobre todo por el riesgo de que acaben siendo utilizadas incorrectamente y por lo tanto pierdan su valor con

respecto a su definición original. Este es un peligro inherente a la creación de nuevos términos en cualquier disciplina científica, y se conjuga con la resistencia natural a que nuevos términos se incorporen a la jerga científica. Se puede considerar, sin embargo, que la definición original de los autores (Jones *et al.* 1994) y posterior expansión del término y lo que representa (Jones *et al.* 1997) es lo suficientemente clara, aunque amplia, para evitar confusión. Además, el término en sí es útil para identificar procesos que llevan a cabo organismos bien distintos, en ambientes muy diferentes y cuyos mecanismos en común no serían evidentes de otra manera.

Otra crítica más interesante sobre el concepto de ingeniero de ecosistemas es el hecho de que difícilmente cualquier organismo escaparía a su definición. Todos, o casi todos, los organismos probablemente ejercen efectos como ingenieros, aunque sea a pequeñas escalas y/o durante poco tiempo, pues es difícil imaginar algún organismo que no modifique, si quiera levemente, las propiedades abióticas de su entorno. El hecho de que la modificación ingeniera por parte de los organismos esté tan extendida ha servido de argumento a algunos autores para dudar de la utilidad del concepto (Reichman & Seabloom 2002). Sin embargo, que un concepto esté generalizado no significa necesariamente que no sea útil. De hecho, si la ingeniería de ecosistemas es un proceso común, se podría argumentar que las teorías y modelos desarrollados a su alrededor serían por lo tanto muy útiles (Wright & Jones 2006). Dicho esto, hay que considerar que la aplicación de un concepto tan general tiene el peligro de derivar los recursos investigadores hacia una mera colección de ejemplos de ingenieros de ecosistemas<sup>1</sup>, por lo que sería importante tener en cuenta otros aspectos del organismo a estudiar, para evaluar su relevancia global desde varios puntos de vista: 1) el papel general del organismo en el ecosistema, 2) los objetivos concretos y potencial de aplicación del estudio (poner de relevancia nuevas interacciones, la conservación de la especie, las implicaciones para la restauración, etc.), y 3) la utilidad del estudio, y los datos que se deriven, para contribuir al desarrollo de modelos y teorías que aporten luz para comprender la dinámica y el funcionamiento de los ecosistemas.

En cuanto a la utilidad del concepto, puede resultar importante para resaltar aquellos organismos que juegan un papel relevante en los ecosistemas más allá de sus relaciones tróficas. Esto es útil a la hora de considerar la conservación y/o restauración de los ecosistemas. La pérdida de especies, en general, tendrá un efecto negativo sobre el funcionamiento de las comunidades en un ecosistema determinado, pero la magnitud de este efecto dependerá en última instancia de la identidad y relevancia de las especies que se extingan (Cardinale *et al.* 2006). El problema es que a veces no es tan fácil predecir qué especies juegan ese papel, antes de que se extingan. El concepto de ingeniero de ecosistemas y su llamada de atención hacia las interacciones menos evidentes puede ser un buen punto de partida para ayudarnos a identificar a estas especies. Los efectos como ingenieros de ecosistemas de los organismos que habitan un lugar determinado puede ser importantes a la hora de evaluar las posibilidades de restauración de un ecosistema. Además, pueden aportar información sobre el tipo de cambios necesarios para que la restauración tenga éxito y ayudar a maximizar la eficacia de los esfuerzos de restauración (Byers *et al.* 2006).

---

<sup>1</sup>Nota de la autora: Aunque soy consciente, como sugieren Wright y Jones (2006), de que sin estudios básicos, tanto de observación como de experimentación, no sería posible el desarrollo de modelos ni teorías generales sobre éste ni ningún otro concepto.

## 6. Consideraciones metodológicas y líneas futuras de investigación

### 6.1 Consideraciones metodológicas

Es necesario subrayar que los resultados obtenidos en este trabajo se refieren a la zona de estudio, que tiene una alta densidad de vivares, y un tamaño y condiciones climáticas, de suelo y de gestión determinadas. Por lo tanto, los efectos encontrados son específicos y podrían variar en otras zonas. Lo que sí podemos afirmar es que dondequiera que el conejo habite, este va a ejercer su influencia a través de los mismos mecanismos aquí descritos, aunque el efecto final y su magnitud sea variable.

Como todo estudio, este ha tenido sus limitaciones, principalmente metodológicas y logísticas. El estudio de la distribución y abundancia de los vivares de conejo se hubiera beneficiado enormemente de datos más detallados sobre variables del suelo, y hubiera sido muy informativo contar con datos de una o varias fincas más con las que comparar los modelos resultantes. Estudiar más detenidamente la escala empleada para analizar los datos de la densidad y tamaño de los vivares también sería útil, pues se han observado discrepancias entre los distintos estudios que han abordado esta cuestión en la Península Ibérica, incluido el nuestro. Cabe la posibilidad de que las discrepancias tengan su origen en el tamaño de la "celda" o parcela elegida para muestrear, o en el método de obtención de los datos (algunos estudios emplean transectos y esa información se extrapola para la totalidad de la zona de estudio).

Debido al gran esfuerzo y tiempo que se requiere para la obtención de datos adecuados sobre la herpetofauna de una dehesa, el estudio de la influencia de los vivares sobre la comunidad de reptiles quedó hasta cierto punto incompleto. Hubiera sido muy interesante estudiar todas las especies presentes, sobre todo porque algunas de las que no pudieron ser abordadas, como el lagarto ocelado (*Lacerta lepida*) y la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) es muy probable que interaccionen significativamente con el conejo. Además, la contundencia de los resultados también se hubiera beneficiado de la comparación con una dehesa parecida, pero sin conejos, o con una población menos abundante.

En cuanto a los dos estudios finales, que investigan los efectos de los conejos sobre la vegetación herbácea, seguramente se hubieran beneficiado enormemente de la disponibilidad de una serie temporal de datos más amplia. Quizás sean necesarios más años de exclusión de los herbívoros para poder observar la magnitud real de sus efectos. Además, en el caso de la influencia de los vivares, hubiera sido muy interesante comparar los efectos de vivares de tamaños distintos, que nos dieran una idea de la relevancia que podrían adquirir los más pequeños en lugares con una menor densidad de conejos.

### 6.2 Líneas futuras de investigación

Aún quedan por estudiar numerosas interacciones de los herbívoros excavadores en los ambientes mediterráneos. Entre ellos, el conejo es un candidato idóneo para plantear futuras investigaciones, por su importancia para la conservación y la relevancia para el resto de taxocenosis que se atisba en la presente Tesis Doctoral.

El **Apéndice 1** pone de manifiesto los huecos que quedan por rellenar en el conocimiento de la ecología de esta especie. Uno de los más relevantes es el cuantificar adecuadamente la magnitud de su actividad excavadora, estudiar las propiedades físico-químicas del suelo en los vivares, y explorar su papel para la fertilidad, la distribución del agua en el suelo, y otros procesos edáficos.

Además, sería interesante comprobar cómo se desarrollan los ciclos de nutrientes bajo la influencia de las perturbaciones del conejo, y como responden a ellas las comunidades de microbios, hongos y fauna edáfica. También se hace necesario completar la información existente sobre las interacciones con diversos insectos y la comunidad de artrópodos en general. Además, puede ser de especial interés observar las relaciones entre los conejos y la comunidad de micromamíferos que coexiste con ellos en los pastizales, estudiando hasta que punto existen relaciones de competencia y/o facilitación. También se podrían investigar los efectos indirectos sobre las aves (e.j. las passeriformes), que pueden verse beneficiadas por la influencia potencial de los conejos sobre la vegetación, los artrópodos y la estructura del hábitat.

Una línea interesante a seguir se centraría en considerar los otros dos tipos de perturbaciones del conejo que no han podido ser abordadas convenientemente en esta Tesis. Se trata de las sendas creadas por los conejos en sus desplazamientos y las escarbaduras. La bibliografía menciona que las escarbaduras son creadas por los conejos para marcar el territorio, dándoles un papel en el comportamiento social, o que son la consecuencia de la búsqueda de bulbos o raíces para el consumo (Rutin 1992). En el presente estudio sólo se ha analizado su papel dentro de la heterogeneidad interna de los vivares, pero los conejos reparten las escarbaduras por todo su dominio vital, por lo que sería interesante estudiar qué zonas eligen los conejos para crearlas, y qué repercusiones tienen, sobre todo como "sumidero" de agua, semillas, necromasa, etc. Dada su naturaleza, se podrían encontrar seguramente muchos paralelismos con las escarbaduras de los puercoespines en ecosistemas semiáridos (Alkon 1999).

El estudio del gradiente de influencia de los conejos a partir del vivar ha dado frutos interesantes acerca de los efectos del conejo sobre la diversidad y la composición florística (**capítulo 5**) que ciertamente se podrían ampliar. Sería muy interesante comprobar el grado de organización del dominio vital de los conejos en distintas situaciones (distintos tamaños poblacionales y condiciones del hábitat), y cual es su capacidad para gestionar los recursos (*sensu* Gordon *et al.* 1990). Por ejemplo, estudiar los cambios en la calidad de la vegetación herbácea, la biomasa y productividad primaria a lo largo del gradiente de influencia del conejo.

Los resultados obtenidos para el banco de semillas (**capítulo 6**) se podrían complementar de manera muy interesante con datos de la vegetación establecida, tanto en la primavera anterior como en la siguiente. Sería muy interesante observar cómo los herbívoros afectan a la relación vegetación anterior-banco de semillas-vegetación posterior, y que implicaciones tendría para la diversidad en los pastizales mediterráneos y su capacidad para hacer frente a la estocasticidad ambiental. Asimismo, se podía intentar cuantificar la relevancia de los herbívoros, tanto grandes como pequeños, en la creación de "huecos" (*gaps*) y/o la alteración de las proporciones de suelo desnudo. Un estudio de esta naturaleza podría ser muy útil a la hora de considerar la restauración de ciertos ecosistemas.

Lo averiguado en la presente Tesis también apunta hacia relaciones evolutivas interesantes entre diversas especies herbáceas y los conejos. La adaptabilidad de algunas especies a sus actividades, puesta de manifiesto al aparecer como especies indicadoras de distintas partes de su dominio vital, hace prever que pueden existir relaciones evolutivas entre el conejo y algunas especies herbáceas. Quizás la morfología o el nicho de algunas especies hayan sido moldeado a lo largo de su historia por la fuerte influencia de las perturbaciones del conejo. También existen indicios de que el conejo puede ser un importante dispersor de semillas de especies leñosas como *Retama* sp. (e.j. Dellafiore 2007; Dellafiore *et al.* 2006) y de algunas especies herbáceas (**capítulo 6**),

por lo que sería interesante ahondar en el papel que el conejo pueda jugar en este sentido para la distribución de algunas especies.

Dentro de las posibles relaciones co-evolutivas del conejo se podría ampliar la investigación sobre interacciones con los reptiles. Si los vivares representan un recurso altamente beneficioso y estable para algunas especies, puede que existan patrones de comportamiento asociados a su uso, bien de todos los individuos de una especie, o de alguna población que haya estado históricamente en contacto con poblaciones de conejos. Como se apuntó en el **capítulo 3**, los vivares podrían estar actuando como "stepping-stones" y facilitando la colonización de parches adecuados por lagartijas dispersantes. Sería necesario un estudio más detallado sobre el uso de las madrigueras, por parte de la población de lagartijas, así como de sus distancias de dispersión para comprobar esta hipótesis. De hecho, las madrigueras/vivares podrían ser lugares útiles para varias especies, y ayudar a mitigar los efectos de la fragmentación del paisaje y el abandono de dos maneras: 1) pueden ser útiles "lugares de paso" para juveniles en dispersión, ayudándoles a cruzar una matriz de hábitat que, en ausencia de vivares, sería impermeable; 2) pueden convertirse en parches de hábitat óptimo, donde los individuos pueden vivir y reproducirse. De esta manera, constituirían una parte más del espacio ocupado por la población de esa especie en cuestión, por lo que influirían en su distribución y quizás propiciarían que generaciones futuras expandieran los límites ocupados. Así, podrían quizás alcanzar grandes parches de hábitat óptimo a los que, si no hubiera un vivar, nunca llegarían.

Igualmente interesante sería comprobar si los efectos positivos de las madrigueras de conejo se mantienen para otras especies de reptiles. Por ejemplo, cabe pensar que las especies vivíparas podrían verse beneficiadas por el microclima favorable de las madrigueras, ya que las hembras grávidas tienden a elegir parches donde la temperatura sea estable, pues el fenotipo final de sus descendientes es sensible a los cambios ambientales (Langkilde *et al.* 2005).

Otras interacciones entre conejos y reptiles permanecen por descubrir. Por ejemplo, la condición de especie clave de los conejos para las redes tróficas del mediterráneo (Delibes-Mateos *et al.* 2007), y el descenso de sus poblaciones (Ward 2005) pueden haber propiciado que los depredadores cambien de presa, sobre todo en el caso de los generalistas, y los reptiles, sobre todo lagartos y lagartijas, pueden haber sufrido las consecuencias. Esto puede tener repercusiones nocivas, porque podría propiciar extinciones locales si la densidad de las presas cae demasiado, como sucedió con los sisonos (*Oligosoma* spp.) nativos de Nueva Zelanda, donde densidades fluctuantes de conejos tuvieron un efecto negativo para la viabilidad de la población de sisonos (Norbury 2001). De hecho existe alguna evidencia de que esto puede estar pasando en el Parque Nacional de Doñana, donde la población de lagarto ocelado (*Lacerta lepida*) ha experimentado un serio descenso, en paralelo con el colapso de la población de conejos, y es precisamente en los parches donde los conejos mantienen sus poblaciones, donde es más probable encontrar este lagarto (Jacinto Román, comunicación personal).

### Conclusiones generales

1. Los conejos tienen una gran capacidad constructora, pues sus vivares pueden alcanzar altas densidades y convertirse en un recurso fácilmente accesible a una escala territorial amplia. La localización y densidad de vivares responde a la combinación de determinados factores ambientales, que son frecuentes en los ecosistemas de dehesa: eligen lugares con una alta heterogeneidad de hábitat, con poco riesgo de inundación y alta disponibilidad de rocas y encinas.
2. El rango de tamaño de los vivares es muy amplio. El número final de bocas está determinado por factores que operan a escala local, siendo de vital importancia la protección y soporte del vivar suministrado por estructuras leñosas y rocas. El aporte de ramas de encina procedentes de la poda es una práctica tradicional frecuente en los ambientes de dehesa y muy importante para los vivares más grandes.
3. La presencia de madrigueras de conejo aumenta la densidad y diversidad de lagartijas en una dehesa. La abundancia de madrigueras beneficia especialmente a *Acanthodactylus erythrurus*.
4. Los vivares de conejo proporcionan a las lagartijas refugio en zonas de pastizal abierto, donde no existe refugio alternativo. De esta manera tienen acceso a la abundante comunidad de artrópodos del pastizal. Además, las madrigueras proporcionan condiciones microclimáticas de temperatura y humedad más favorables y estables que el ambiente exterior.
5. Las actividades de los conejos dentro de su dominio vital condicionan la composición florística, altura, cobertura y diversidad de las comunidades herbáceas. Promueven la formación de diferentes tipos de comunidades, con características distintas según la naturaleza de la actividad y la estructura que se derive de ella (vivar, letrina, escarbadura, etc.).
6. La comunidad herbácea dentro del dominio vital de los conejos es muy diferente y más diversa que la de las parcelas de exclusión de conejos situadas en una zona equivalente de pastizal. Las estructuras que crea el conejo dentro de su dominio vital aumentan la heterogeneidad en la composición y la fisionomía de la vegetación y por lo tanto la diversidad Beta del sistema. Además, las diferentes estructuras presentan una alta heterogeneidad interna en cuanto a cobertura vegetal, altura y diversidad. Existe un gradiente diferenciado en la composición y características de la vegetación herbácea a medida que nos alejamos de los vivares.
7. Los conejos también influyen sobre el banco de semillas de los pastizales mediterráneos. Modifican la densidad total, diversidad y composición de especies del banco de semillas. Los mecanismos implicados son complejos, entre los cuales se encuentra el aumento de semillas de ciertas especies y grupos florísticos a través de la endozoocoria.
8. Estos efectos de los conejos sobre el banco de semillas dependen de la productividad de los pastizales. Los efectos más intensos se producen en los ambientes más productivos, donde la presencia de conejos produce un aumento de la mayor parte de los grupos florísticos y de la densidad y diversidad total de semillas. En ambientes menos productivos los efectos sólo se detectaron en los lugares con elevada densidad de conejos, en los cuales los conejos modificaron la abundancia de ciertos grupos florísticos (aumentando unos y reduciendo otros) que no alteraron la densidad total y diversidad de semillas del banco.
9. Todos estos resultados demuestran que el conejo actúa como ingeniero de ecosistemas en una dehesa mediterránea, pues crea estructuras originales, abundantes y persistentes que constituyen una fuente importante de heterogeneidad y recursos para otras especies.



10. El conejo es una especie clave en los ecosistemas mediterráneos de dehesa por su papel como presa, herbívoro e ingeniero de ecosistemas. Es una especie estratégica para la conservación de la biodiversidad en los ecosistemas mediterráneos. Una mayor protección del conejo y mayores esfuerzos de conservación beneficiarían al elevado número de especies con las cuales interactúa.

## Bibliografía

- Alkon, P.U. (1999) Microhabitat to landscape impacts: crested porcupine digs in the Negev Desert highlands. *Journal of Arid Environments* 41: 183-202.
- Angulo, E. (2001) When DNA menaces diversity. *Nature* 410 (6830): 739-739
- Bangert, R.K. & Slobodchikoff, C.N. (2004) Prairie dog engineering indirectly affects beetle movement behaviour. *Journal of Arid Environments* 56: 83-94.
- 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.
- Byers, J.E., Cuddington, K., Jones, C.G., Talley, T.S., Hastings, A., Lambrinos, J.G., Crooks, J.A. & Wilson, W.G. (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (9): 493-500
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- 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.
- Cuddington, K. & Hastings, A. (2004) Invasive engineers. *Ecological Modelling* 178: 335-347.
- Darwin, C. (1881) *The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits.* London: Murray.
- 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., Redpath, S.M., Angulo, E., Ferreras, P., & Villafuerte, R. (2007) Rabbits as keystone species in southern Europe. *Biological Conservation* 137: 149-156.
- 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. (2007) *Ecología del conejo silvestre (Oryctolagus cuniculus) en un ecosistema dunar costero.* Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, Sevilla.
- 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.
- Eldridge, D.J., Costantinides, C., & Vine, A. (2006) Short-term vegetation and soil responses to mechanical destruction of rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) warrens in an Australian Box woodland. *Restoration Ecology* 14: 50-59.
- Eldridge, D.J. & Myers, C.A. (2001) The impact of warrens of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) on soil and ecological processes in a semi-arid Australian woodland. *Journal of Arid Environments* 47: 325-337.
- 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.
- Fernández, N. (2005) Spatial patterns in European rabbit abundance after a population collapse. *Landscape Ecology* 20: 897-910.
- 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. In *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology and Conservation* (eds P.C. Alves, N. Ferrand & K. Hackländer), pp. 125-140. Springer-Verlag, Heidelberg-Berlin.
- Gordon, I.J., Lindsay, & W.K. (1990) Could mammalian herbivores "manage" their resources? *Oikos* 59: 270-280.

- Hadar, L., Noy-Meir, I., & Perevolotsky, A. (1999) The effect of shrub claring 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.
- James, A.I. & Eldridge, D.J. (2007) Reintroduction of fossorial native mammals and potential impacts on ecosystem processes in an australian landscape. *Biological Conservation* 38(3-4): 351-359
- 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.
- Kotliar, N.B. (2000) Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? *Conservation Biology* 14: 1715-1721.
- Langkilde, T., Lance, V., & Shine, R. (2005) Ecological consequences of agonistic interactions in lizards. *Ecology* 86: 1650-1659.
- Lomolino, M.V. & Smith, G.A. (2003) Terrestrial vertebrate communities at black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns. *Biological Conservation* 115: 89-100.
- 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.
- Norbury, G. (2001) Conserving dryland lizards by reducing predator-mediated apparent competition and direct competition with introduced rabbits. *Journal of Applied Ecology* 38: 1350-1361.
- Paine, R.T. (1969) A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.
- Petterson, D. (2001) The effects of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on soils and vegetation in semi-arid, south-eastern Spain. PhD Thesis. <sup>o</sup>University of Leeds, Leeds.
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J., & Paine, R.T. (1996) Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Power, M. (1997) Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters-reply. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 275-276
- Reichman, O.J. & Seabloom, E.W. (2002) The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 44 - 49.
- Rutin, J. (1992) Geomorphic activity of rabbits on a coastal sand dune, Deblink dunes, The Netherlands. *Earth Surface Processes and Landforms*. 17(1): 85-94
- Sumption, K.J. & Flowerdew, J.R. (1985) The ecological effects of the decline in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*, L.) due to mixomatosis. *Mammal Review*. 15(4): 151-186
- Silvestre, F. (2004) Repoblaciones con conejos. En: *Manual de buenas prácticas de gestión en fincas de monte mediterráneo de la Red Natura 2000*. Luis Mariano González y Alfonso San Miguel (coords.) Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Thompson, H.V. (1994) The rabbit in Britain. En: *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*. Pp. 64-107. H.V. Thompson & C.M. King (eds.) Oxford University Press. Oxford.
- Traveset, A. & Richardson (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216.
- 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. (2002) *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758. Pp 464-467. En : L.J. Palomo & J. Gisbert (eds) 2002. *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Ward, D. (2005). Reversing rabbit decline. *SOS Lynx*. <http://www.iucn.org/en/news/archive/2005/12/report.pdf>
- Whicker, A.D. & Detling, J.K. (1998) Ecological Consequences of Prairie Dog Disturbances. *BioScience* 38: 778-785.
- 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.
- Wright, J.P. & Jones, C.G. (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *BioScience* 56: 203-209.

**Apéndice 1.** Comparación entre conejos y perritos de las praderas en sus ecosistemas nativos. \* Casos en los que no existía información de su zona nativa, por lo que se ha incluido información sobre los efectos en Australia (A) y Reino Unido (RU).

	<b>CONEJOS</b> ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> )	<b>Fuentes bibliográficas</b>	<b>PERRITOS DE LAS PRADERAS</b> ( <i>Cynomys spp.</i> )	<b>Fuentes bibliográficas</b>
<b>Sistema de madrigueras</b>				
Longevidad	> 100 años	Ver <b>Capítulo 3</b>	Probablemente > 100 años	<b>Capítulo 3</b>
Tamaño	Hasta 500m <sup>2</sup>	ver <b>Capítulo 3</b>	5 – 250 ha	Whicker & Detling 1998
Densidad	Hasta 15.4 vivares/ ha	ver <b>Capítulo 3</b>	Bocas: 50 - 300/ha	Whicker & Detling 1988
<b>Letrinas</b>				
Longevidad	Al menos 12-18 meses. Pueden ser fuente de nutrientes pasados dos años	Petterson 2001; Willot <i>et al.</i> 2000		
Tamaño	0.86 ± 0.08 m <sup>2</sup>	Willot <i>et al.</i> 2000		
Densidad	Más de 100/ha	Petterson 2001		
<b>SUELOS</b>				
Suelo removido	Hasta 71 toneladas/ha	<b>Capítulo 3</b>	200-250 kg por colonia	Whicker & Detling 1988
% Suelo desnudo	Aumenta en el centro del vivar	<b>Capítulo 5</b> Rueda 2006	Aumenta	Whicker & Detling 1988
Microtopografía	Aumenta en parcelas pastadas con respecto a exclusiones Muy alterada, con varias microestructuras diferenciadas	<b>Capítulo 5</b>		
Materia orgánica	Valores más altos en el centro de las letrinas, disminuyen con la distancia al centro	Petterson 2001; Willot <i>et al.</i> 2000		
P	Alto en el centro de las letrinas	Petterson 2001 Willot <i>et al.</i> 2000	Aumenta	Whitford & Kay 1999
Conductividad	Mayor en los vivares	Eldridge & Myers 2001* (A) Willot <i>et al.</i> 2000		
Ph	Letrinas - aumenta Vivares – aumenta	Eldridge & Myers 2001* (A)	Aumenta	Whitford & Kay 1991
Nitratos	Letrinas – aumenta Alto en el centro de las letrinas	Petterson 2001 Petterson 2001; Willot <i>et al.</i> 2000	Disminuye	Whitford & Kay 1991
K	Más alto en el centro de las letrinas – gradiente de disminución	Petterson 2001; Willot <i>et al.</i> 2000		
Mg	Más alto en el centro de las letrinas	Petterson 2001; Willot <i>et al.</i> 2000		
N total	Valores más altos en el centro de las letrinas disminuye con la distancia al centro	Petterson 2001		
Nematodos			La densidad aumenta hasta un 45%	Whicker & Detling 1988

Apéndice 1 - continuación

	<b>CONEJOS</b> ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> )	<b>Fuentes bibliográficas</b>	<b>PERRITOS DE LAS PRADERAS</b> ( <i>Cynomys spp.</i> )	<b>Fuentes bibliográficas</b>
<b>VEGETACIÓN</b>				
Biomasa aérea	Consumen aproximadamente 50% - Disminuye vs. parcelas de exclusión	Rueda 2006	Pueden consumir hasta 60-80% de ANPP	Whicker & Detling 1988
Biomasa subterránea	Mayor biomasa aérea en letrinas vs. control Aumenta	Petterson 2001 Rueda 2006	Disminuye	Whicker & Detling 1988
	Reducción cobertura	Crawley 1983* (RU)	Disminuye	Whicker & Detling 1988
Cobertura	Sólo aumenta en parcelas de exclusión tras 3 años	Rueda 2006; Petterson 2001		
	Alta en las letrinas	Petterson 2001		
Altura	Disminuye en el centro del vivar, se mantiene a lo largo del gradiente de influencia; baja en el centro de las letrinas - muy alta en el aro de vegetación alrededor	Disminuye		
	Disminuye	<b>Capítulo 5</b> Gillham 1955; Sumption & Flowerdew 1985* (RU)	Disminuye a la mitad con respecto al pastizal de alrededor	Whicker & Detling 1988
	No afectada por el pastoreo	Rueda 2006		
Diversidad	Aumenta en el centro del vivar, muy reducida en sus proximidades. Aumentan a lo largo del gradiente de influencia; muy reducida en el centro de las letrinas	No afectada por el pastoreo		
	No afectada por el pastoreo	<b>Capítulo 5</b> Rueda 2006; Petterson 2001	Diversidad mayor en zonas que reciben un impacto moderado/intermedio de los perritos	Whicker & Detling 1988
	En las letrinas, la riqueza y diversidad son más altas que en zonas control	Petterson 2001		
Composición florística	Muy alta dentro del dominio vital del conejo, especialmente en zona central de los vivares	Gradiente hacia fuera del vivar		
	Gradiente hacia fuera del vivar	<b>Capítulo 5</b> Gillham 1955 *(RU)	Crean un mosaico de comunidades herbáceas. Cambia con el gradiente de influencia.	Whicker & Detling 1988
	Composición en el dominio vital de los conejos muy diferente a parcelas de exclusión de herbívoros; alta heterogeneidad	<b>Capítulo 5</b>		
	Sin resultado concluyente en parcelas de exclusión del pastoreo vs. parcelas pastoreadas	Rueda 2006; Petterson 2001		
Producción de semillas	Ciertas especies fuertemente asociadas a las letrinas	Petterson 2001		
	Reducción en la producción de semillas	Bhadresa 1977 *(RU); Crawley 1983 *(RU)		
Dispersión de semillas	Dispersor de semillas de <i>Retama</i> spp.	Dellafiore <i>et al.</i> 2006		
	Dispersor de especies herbáceas de pastizal	Malo & Suarez 1995; Malo <i>et al.</i> 2000; <b>Capítulo 6</b>		
Banco de Semillas	Afectan a la composición florística y a la abundancia de semillas de algunos grupos florísticos y especies	<b>Capítulo 6</b>		
Forma de crecimiento	Promueven el crecimiento rastrero y en forma de roseta de las herbáceas	<b>Capítulo 5;</b> Soriguer 1983	Herbáceas: más pequeñas y rastreras	Whicker & Detling 1988
Especies leñosas	Modifican su fisionomía	Gómez-Sal <i>et al.</i> 1999	Arbustos: condicionan su distribución espacial y fisionomía	Bangert & Slobodchikoff 2000; Weltzin <i>et al.</i> 1997

Apéndice 1. (continuación)

	<b>CONEJOS</b> ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> )	<b>Fuentes bibliográficas</b>	<b>PERRITOS DE LAS PRADERAS</b> ( <i>Cynomys</i> spp.)	<b>Fuentes bibliográficas</b>
<b>ARTRÓPODOS</b>				
Escarabajos coprófagos Diversidad de artrópodos Comunidad de escarabajos	Benefician a la comunidad, aumentan la diversidad	Verdu & Galante 2004	Aumenta  Aumentan su abundancia y afectan a su uso del hábitat y desplazamientos	Bangert & Slobodchikoff 2006 Bangert & Slobodchikoff 2004
<b>REPTILES</b>				
	Aumentan la densidad y diversidad de lagartijas	<b>Capítulo 4</b>	Diversidad de reptiles y anfibios mayor en las colonias. Comunidad distinta en zonas fuera de la colonia	Kretzer & Cully 2001
	Los vivares son utilizados por la tortuga <i>Testudo hermanni</i>	Calzolari & Chelazzi 1991		
	La culebra bastarda ( <i>Malpolon monspessulanus</i> ) utiliza las madrigueras como lugar de puesta	Blázquez & Villafuerte 1990	La víbora de cascabel ( <i>Crotalis viridis</i> ) es más abundante en las colonias. Mayor diversidad Beta de reptiles en las colonias	Shiplee & Reading 2006
<b>AVES</b>				
Comunidad aves			Aumenta riqueza de especies	Whicker & Detling 1988
Paseriformes			Aumenta la abundancia de paseriformes	Kotliar <i>et al.</i> 1999
Asociaciones importantes	Principal presa del Águila Imperial ( <i>Aquila adalberti</i> )	Delibes 1978	e.g. Lechuza terrestre ( <i>Athene cunicularia</i> ), chorlito llanero ( <i>Charadrius montanus</i> ) y el gavilán herrumbroso ( <i>Buteo regalis</i> ) - más abundantes en lugares con colonias	Kotliar <i>et al.</i> 1999
<b>DEPREDADORES</b>				
Mamíferos	Importante presa para numerosos depredadores	Delibes & Hiraldo 1981; Villafuerte <i>et al.</i> 2000	Los perritos de las praderas son esenciales para el turón de patas negras ( <i>Mustela nigripes</i> )	e.g. Miller <i>et al.</i> 1990
			La abundancia de varios mamíferos depredadores aumenta cerca de las colonias	Kotliar <i>et al.</i> 1999
Aves	El conejo es alimento importante de al menos 17 rapaces – importante para la comunidad	Delibes-Mateos <i>et al.</i> 2007		
<b>OTROS</b>				
Micromamíferos			Aumento de la abundancia de ciertas especies pero disminución de la riqueza	Whicker & Detling 1988
			Mayor abundancia y diversidad en las colonias	Shiplee & Reading 2006
			Aumenta su abundancia	
Comunidad de vertebrados	Más de 15 especies de vertebrados utilizan las madrigueras	<b>Capítulo 4</b>	Más de 200 especies de vertebrados están asociadas a las colonias	Kotliar <i>et al.</i> 1999 Kotliar <i>et al.</i> 1999
			Comunidad de vertebrados distinta y con mayor riqueza de especies que fuera de las colonias	Lomolino & Smith 2003

**Bibliografía**

- 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.
- Bangert, R.K. & Slobodchikoff, C.N. (2004) Prairie dog engineering indirectly affects beetle movement behaviour. *Journal of Arid Environments* 56: 83-94.
- Bangert, R.K. & Slobodchikoff, C.N. (2006) Conservation of prairie dog ecosystem engineering may support arthropod beta and gamma diversity. *Journal of Arid Environments* 67: 100-115.
- Bhadresa, R. (1977) Food preferences of rabbits *Oryctolagus cuniculus* L. at Holkham sand dunes, Norfolk. *Journal of Applied Ecology* 14: 287-291.
- 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.
- Calzolari, R. & Chelazzi, G. (1991) Habitat use in a central Italy population of *Testudo hermanni* Gmelin (Reptilia testudinae). *Ethology, Ecology and Evolution* 3: 153-166.
- 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.
- Crawley, M.J. (1983) *Herbivory: The dynamics of Animal-Plant interactions* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Delibes-Mateos, M., Redpath, S.M., Angulo, E., Ferreras, P., & Villafuerte, R. (2007) Rabbits as keystone species in southern Europe. *Biological Conservation* 137: 149-156.
- 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.
- Dellafore, 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.
- Eldridge, D.J. & Myers, C.A. (2001) The impact of warrens of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) on soil and ecological processes in a semi-arid Australian woodland. *Journal of Arid Environments* 47: 325-337.
- Gillham, M.E. (1955) Ecology of the Pembrokeshire islands. III. The effects of grazing on the vegetation. *Journal of Ecology* 43: 172-206.
- 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.
- Kotliar, N.B., Baker, B.W., Whicker, A.D., & Plum, G. (1999) A critical review of assumptions about the prairie dog as a keystone species. *Environmental Management* 24: 177-192.
- Kretzer, J.E. & Cully, J.F. (2001) Effects of black-tailed prairie dogs on reptiles and amphibians in Kansas shortgrass prairie. *Southwestern Naturalist* 46: 171-177.
- Lomolino, M.V. & Smith, G.A. (2003) Terrestrial vertebrate communities at black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns. *Biological Conservation* 115: 89-100.
- 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.
- Miller, B., Wemmer, C., Biggins, D. & Reading, R. (1990) A proposal to conserve black-footed ferrets and the prairie dog ecosystem. *Environmental Management*. 14: 763-769
- Petterson, D. (2001) The effects of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on soils and vegetation in semi-arid, south-eastern Spain. PhD Thesis. University of Leeds, Leeds.
- 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.
- 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.

- Soriguer, R.C. (1983) El conejo: papel ecológico y estrategia de vida en los ecosistemas mediterráneos. In XV Congreso Internacional de Fauna Cinegética y Silvestre, Trujillo.
- Sumption, K.J. & Flowerdew, J.R. (1985) The ecological effects of the decline in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) due to myxomatosis. *Mammal Review* 15: 151-186.
- 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., Jordán, G. y Angulo, E. (2000). Biología y factores de riesgo en el conejo silvestre. Pp: 459-472. En: J.M. Rossell (ed.). Enfermedades del conejo, Volumen II. Ediciones Mundi-Prensa, Barcelona
- Weltzin, J.F., Archer, S., & Heitschmidt, R.K. (1997) Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78: 751-763.
- Whicker, A.D. & Detling, J.K. (1998) Ecological Consequences of Prairie Dog Disturbances. *BioScience* 38: 778-785.
- Whitford, W.G. & Kay, F.R. (1999) Biopedturbation by mammals in deserts : a review. *Journal of Arid Environments* 41: 203-230.
- 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.