Capítulo 1

Introducción general

Conocer los procesos básicos que regulan la diversidad biológica es un requisito imprescindible en cualquier política de conservación de la naturaleza, desde escalas amplias a locales, así como en la planificación ambiental, gestión del territorio y restauración de ecosistemas. A nivel de la Península Ibérica, numerosos estudios destacan la elevada riqueza de los pastizales mediterráneos dominados por especies anuales. Por ejemplo, en dehesas, Pineda *et al*. (1981) y Montalvo (1992) estimaron una media de 15 a 20 especies por quadrat de 20 x 20 cm, y Marañón (1985) unas 35 especies/m². Rey-Benayas (2001) señala que los pastizales anuales presentan una riqueza de especies mayor que el resto de los tipos de comunidades vegetales de la Península Ibérica, y que es similar o superior a la encontrada en diferentes comunidades a nivel mundial, como en los trópicos, conocidos por su alta diversidad.

Uno de los procesos más importantes que actúan sobre la diversidad a escala local es la actividad de los herbívoros vertebrados (Van Wieren 1995, Hodgson & Illius 1996, Wallis de Vries *et al*. 1998). En las últimas décadas se han acumulando evidencias de que los herbívoros pueden ejercer una gran influencia en el desarrollo de las comunidades vegetales afectando a la composición y estructura de la vegetación (Huntly 1987, Milchunas *et al*. 1988, Augustine & McNaughton 1998, Gough & Grace 1998), diversidad de especies (Coopock *et al*. 1983, Pacala & Crawley 1992), estabilidad y sucesión de la vegetación (Sankara & McNaughton 1999, Davidson 1993, Van der Wal *et al*. 2000), así como a la disponibilidad de recursos para las plantas, como luz o nitrógeno (Bakker & De Vries 1992, Pastor & Dewey 1993, McNaughton *et al*. 1997). Debido a esta gran cantidad de efectos, muchos herbívoros han sido considerados especies clave o ingenieros del ecosistema en los lugares donde habitan, como es el caso del bisonte americano (Knapp *et al*. 1999), pikas (Aho *et al*. 1998) o perritos de las praderas (Bangert & Slobodchikoff 2000). En muchas áreas donde los grandes herbívoros nativos han sido extinguidos, los herbívoros domésticos son utilizados como una herramienta de gestión para mantener o restaurar la diversidad de pastizales (Bakker 1989, WallisDeVries *et al*. 1998, Vera 2000).

Muchos de los estudios sobre los efectos de los herbívoros en la composición de la vegetación y en las propiedades del ecosistema han dado lugar a resultados opuestos. Se ha visto que los herbívoros pueden aumentar o disminuir la riqueza de especies (Coppock *et al*. 1983, Belsky 1992, McNaughton 1993, Milchunas & Lauenroth 1993, Collins *et al*.1998, Proulx & Mazumder 1988, Ritchie & Olff 1999), así como pueden aumentar, disminuir o no tener efectos en la biomasa de las plantas, tanto aérea como subterránea (Milchunas & Lauenroth 1993, McNaughton 1985, Biondini *et al*. 1998, van der Maarel & Titlyanova 1989, McNaughton *et al*. 1998, Beaulie *et al*. 1996). En los últimos años han surgido hipótesis que sugieren que estos resultados contradictorios podrían deberse a la influencia de diferentes factores, como las variaciones en la densidad de herbívoros, diferencias en el tamaño y tipo de herbívoros, diferencias de productividad entre los hábitats (gradientes de fertilidad y humedad) e historia evolutiva de pastoreo. No hay duda de que la densidad de herbívoros puede ser una importante fuente de variación, de tal modo que el mismo herbívoro en densidades diferentes puede causar distintos efectos en el mismo ecosistema (Hik & Jefferies 1990, Sharif *et al*. 1994, Hart 2001). A continuación se desarrollan el resto de factores señalados (tamaño y tipo de herbívoro, diferencias de productividad e historia evolutiva de pastoreo).

Tamaño y tipo de herbívoro

La mayor parte de los ecosistemas están pastados por una gran variedad de herbívoros vertebrados pudiendo oscilar desde una sola especie de ganso en la tundra canadiense (Jefferies 1999) a más de 28 especies de ungulados en el Serengeti (Sinclair 1995). El tamaño del cuerpo es un parámetro crítico en la fisiología de estos herbívoros que influye en su comportamiento (Peters 1983, Brown 1995), dominio vital (Mysterud *et al*. 2001, Haskell *et al*. 2002), tasas metabólicas y capacidad digestiva (Demment & Van Soest 1985), sistema digestivo (rumiante y no rumiante) y selectividad mientras comen (Peters 1983, Belovsky 1997, Wilmshurt *et al*. 2000). El tamaño corporal puede, por tanto, considerarse como el eje por el cual los patrones generales del efecto de los herbívoros sobre la vegetación pueden ser comprendidos (Prins *et al*.1998, Ritchie & Olff 1999, Olff *et al*. 2002). La selectividad del herbívoro está limitada por la anchura del arco mandibular (Gordon *et al*. 1996) de tal manera que los grandes herbívoros suelen alimentarse de múltiples plantas mientras que los pequeños herbívoros pueden seleccionar plantas individuales o incluso partes de plantas. Muchos estudios sugieren que los pequeños herbívoros, con una demanda energética proporcionalmente mayor y un sistema digestivo más corto (Demment & Van Soest 1985), necesitan comer plantas con un alto contenido nutritivo que, en general, suelen ser especies subordinadas en la comunidad vegetal. Al contrario, los herbívoros grandes pueden subsistir con alimento poco nutritivo siempre que sea abundante (Bell 1970, Jarman 1974, Laca & Demment 1996, Prins & Olff 1998, Wilmshurt *et al*. 2000). Como consecuencia, el impacto de los herbívoros sobre la vegetación puede variar mucho dependiendo de su tamaño.

Los herbívoros influyen positiva o negativamente en la diversidad mediante diferentes mecanismos (Olff & Ritchie 1998). En general, la diversidad está determinada por el balance local entre extinción y colonización, de manera similar a lo considerado por la teoría de biogeografía de islas de MacArthur & Wilson (1967). La diversidad aumenta cuando la colonización aumenta y/o la extinción se reduce. Los herbívoros influyen en la colonización afectando a la dispersión y al reclutamiento de especies, mientras que pueden influir sobre la extinción a través del propio consumo o alterando la interacción competitiva entre las plantas (Berendse 1985).

El impacto de los herbívoros sobre las relaciones de competencia, dispersión y reclutamiento pueden depender en gran medida de su tamaño. De manera general, los grandes herbívoros en densidades moderadas suelen incrementar la diversidad, especialmente cuando reducen la cobertura de especies dominantes, al favorecer la supervivencia de especies menos competitivas (Milchunas *et al*. 1988). Además, tienen mayor efecto en la dispersión de plantas ya que consumen mayores cantidades de semillas (Malo & Suárez 1995a) y recorren grandes distancias, debido a que habitualmente tienen territorios de mayor tamaño (Haskell *et al*. 2002). Los herbívoros pequeños, más selectivos, pueden reducir la abundancia de sus especies preferidas disminuyendo la diversidad (Crawley 1982), aunque algunos herbívoros como lagomorfos y roedores pueden, a través de sus actividades excavatorias, crear otro tipo de oportunidades para el reclutamiento de plantas (Platt 1985, Huntly & Reichman 1994).

Productividad primaria y tipo de hábitat seleccionado por los herbívoros

El impacto de los herbívoros sobre la vegetación varía a lo largo de gradientes ambientales de fertilidad y precipitación, es decir, de productividad primaria (Milchunas & Lauenroth 1993, Olff &

Ritchie 1998, Proulx *et al*. 1998, Osem *et al*. 2002). En este sentido, el efecto que los diferentes tipos de herbívoros tengan en la comunidad vegetal va a depender del lugar que seleccionen para comer y de la capacidad de las plantas para recuperar los tejidos perdidos tras ser consumidas.

La selección de un hábitat u otro por parte de los herbívoros va a depender de las comunidades de plantas existentes, principalmente de la palatabilidad y contenido en nutrientes de las especies, de la abundancia de alimento y del riesgo de depredación existente para el herbívoro. La palatabilidad y el contenido de nutrientes de las plantas en un determinado lugar está influido por el tipo de recursos que limitan su crecimiento, como el agua, los nutrientes y la luz (Breman & de Wit 1983, Milchunas *et al*. 1988, Jefferies *et al*. 1994, Ritchie & Olff 1999). Por ejemplo, en ecosistemas oligotróficos donde las plantas compiten por los nutrientes del suelo, las especies dominantes probablemente serán muy eficientes en el uso de nutrientes y, por tanto, tenderán a tener un bajo nivel de nutrientes en los tejidos (Ritchie & Olff 1999). Además, este tipo de plantas a menudo reduce sus pérdidas de nutrientes lignificando los tejidos y reabsorbiendo nutrientes de los tejidos senescentes (Berendse & Jonasson 1992). Plantas con bajo contenido en nutrientes y alto contenido en lignina suelen ser poco apetecibles para los herbívoros (Mattson 1980, Robbins 1992). Por tanto, sistemas dominados por estas especies de plantas serán probablemente evitados por los pequeños herbívoros (muy selectivos y con altos requerimientos nutritivos), pero utilizados por los grandes herbívoros que pueden sobrevivir comiendo plantas de baja calidad.

En ecosistemas con baja precipitación donde las plantas compiten por el agua, las características de las plantas van a depender de la fertilidad del suelo. En suelos ricos, las plantas acumulan nutrientes en exceso en las hojas ya que el ratio nutrientes/agua en el suelo es alto (Chapin *et al*. 1986, Koerselman & Meuleman 1996). Las plantas dominantes serán, por tanto, muy apetecibles y consumidas por herbívoros de todos los tamaños. En suelos pobres, sin embargo, el ratio nutrientes/agua en el suelo permanece bajo, de tal manera que las especies más competitivas serán aquellas que almacenen agua mediante el desarrollo de tejidos leñosos, reduzcan el estrés térmico mediante pelos y espinas, y/o mantengan un alto potencial hídrico en las hojas con compuestos secundarios (Grubb 1992). En este caso, las especies dominantes no serán apetecibles para ningún tipo de herbívoro. En ecosistemas donde el agua y los nutrientes sean abundantes, es decir, con suelos fértiles y húmedos, las plantas competirán por la luz. Las plantas dominantes tendrán tejidos lignificados para fortalecer los tallos y poder ser más altas, lo que va a reducir su palatabilidad para todos los herbívoros (Olff *et al*. 1997), aunque principalmente serán evitadas por los más pequeños. Por tanto, las características ambientales de los ecosistemas pueden determinar la abundancia y el tipo de comunidad de herbívoros dominante, de tal manera que la variación en el tamaño del herbívoro y el recurso por el que compiten las plantas pueden ser combinados para una mejor comprensión de los efectos del tamaño de los herbívoros sobre la dinámica vegetal. Así y de manera simplificada, se podría decir que si los diferentes herbívoros difieren mucho en su dieta, tendrán efectos compensatorios sobre la diversidad, ya que unos herbívoros comerán especies dominantes y otros especies subordinadas, al contrario, si los diferentes tipos de herbívoros consumen las mismas especies, es de esperar efectos aditivos negativos sobre la diversidad.

Los herbívoros de diferente tamaño también se diferencian en la vulnerabilidad a los depredadores. Los grandes herbívoros están relativamente poco afectados por la depredación pero si muy limitados por la disponibilidad de alimento (Owen-Smith 1988), mientras que los pequeños herbívoros están limitados por el alimento y la depredación (Krebs *et al*. 1999). Por tanto, el riesgo de depredación influye en la selección del hábitat y, por tanto, en la composición de la comunidad de

herbívoros a nivel local y, como consecuencia, en el efecto de éstos sobre la vegetación y otros componentes del ecosistema.

La capacidad de las plantas para recuperar los tejidos perdidos como consecuencia del pastoreo también varía a lo largo de los gradientes ambientales de fertilidad y precipitación (Osem *et al*. 2002, 2004). En general, a escala local, la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo favorecerá la recuperación de los tejidos perdidos. Sin embargo, a escalas más amplias y en tiempos evolutivos largos, las especies de plantas adaptadas a la recuperación de los tejidos perdidos como consecuencia de la aridez estarían también mejor adaptadas a la acción de los herbívoros (MIlchunas *et al*. 1988).

Historia evolutiva de pastoreo

En 1988, Milchunas y colaboradores desarrollan un modelo para grandes herbívoros generalistas donde postulan que la relación entre la diversidad y la intensidad de pastoreo en pastizales dominados principalmente por plantas gramíneas depende del clima y de la productividad así como de la duración de la historia evolutiva de pastoreo. Una historia evolutiva larga permite la aparición de adaptaciones en las plantas que reducen el impacto de los herbívoros. Este modelo propone la idea de que las adaptaciones de las plantas al estrés hídrico o aridez, tales como una baja estatura, hojas pequeñas, meristemos basales y un ciclo de vida anual, pueden promover tolerancia o cierta resistencia al pastoreo ya que tanto el estrés hídrico como el estrés debido al pastoreo actúan como presiones de selección "convergentes" dirigidas a minimizar el impacto de la pérdida de partes de los órganos de la planta. En este contexto, una presión de selección convergente da como resultado efectos complementarios en el uso eficiente del agua y en la respuesta a la herbivoría. Al contrario, en pastizales húmedos las adaptaciones al pastoreo son divergentes de otras adaptaciones evolutivas de las plantas para sobrevivir. Las especies de pastizales con mayor humedad suelen tener formas de crecimiento altas, con hojas grandes y un rápido crecimiento. Estas adaptaciones aumentan la competitividad por la luz pero las hacen más vulnerables al pastoreo por grandes herbívoros. Como ejemplo, el modelo predice que pastizales semiáridos con una larga historia de pastoreo presentarán sólo una moderada disminución de la diversidad al aumentar la intensidad de pastoreo. Al contrario, pastizales subhúmedos con una larga historia evolutiva de pastoreo (por ejemplo, los pastizales del Este de África) mostrarán un pico de diversidad con una intensidad de pastoreo relativamente alta.

Algunos autores critican algunas partes de este modelo ya que consideran que sólo explica una situación en equilibrio con un solo valor de diversidad (ver Cingolani *et al*. 2005) y proponen modificaciones a éste basándose en el modelo de múltiple equilibrio o de estado y transición propuesto por Westoby *et al*. (1989). Tal como su nombre indica, el modelo de estado y transición sugiere que la dinámica en los pastizales incluye estados de transición irreversibles y equilibrios alternativos, que pueden ser debidos a cambios en el régimen de pastoreo (aumento o disminución en la intensidad, cambios en el tipo de herbívoro o en el patrón temporal de pastoreo), pero también a cambios en el régimen de fuegos, eventos climáticos extremos, o una combinación de estos factores. Una vez que se traspasa un umbral y se dan los cambios, estos son prácticamente irreversibles aunque las condiciones que los han provocado cesen, o bien son reversibles pero a una escala temporal larga. De esta forma, el modelo de estado y transición puede ser útil para describir y analizar todos los tipos de dinámicas en la vegetación: estados estables sencillos (equilibro clásico), múltiples estados estables debidos al pastoreo (como propone Noy-Meir 1975), provocados por el fuego, sucesos climáticos o por combinación de ellos, y también sistemas en no equili-

brio influidos por factores abióticos.

Ambos modelos son divergentes, y mientras el modelo de estado-transición de Westoby puede ser aplicado a cualquier situación pero sin hacer predicciones generales, el modelo de Milchunas formula predicciones generales pero está limitado a situaciones particulares. Cingolani *et al*. (2005) proponen aumentar el poder de predicción del modelo de Milchunas incluyendo los estados alternativos y cambios irreversibles como parte de las dinámicas del sistema. Estos autores sugieren que la presión selectiva de los herbívoros en los sistemas con larga historia de pastoreo ha fluctuado con el tiempo, permitiendo el desarrollo de diferentes grupos de especies adaptadas a bajas o altas intensidades de pastoreo; y que estos sistemas han desarrollado mecanismos de resiliencia que permiten cambios reversibles en la composición florística con cambios en la intensidad de pastoreo. En la mayor parte de los ecosistemas con una historia larga de pastoreo, la densidad de herbívoros silvestres y domésticos no ha sido constante, de tal manera que, en general, se han dado fluctuaciones en el tiempo y en el espacio, debido a epidemias, migraciones, sucesos climáticos, guerras, etc (Noy-Meir & Seligman 1979, McNaughton & Sabuni 1988). En sistemas más productivos, tales fluctuaciones han seleccionado dos grupos diferentes de especies: (1) altas, que permanecen en el tiempo cuando hay baja intensidad de pastoreo, y (2) bajas, que permanecen en periodos de alta intensidad de pastoreo (McNaughton 1984), tal como fue postulado en el modelo de Milchunas. En sistemas poco productivos (semiárido o infértil) con larga historia de pastoreo, las fluctuaciones en la intensidad de pastoreo también han seleccionado dos grupos diferentes de especies: (1) un grupo de especies resistente al pastoreo, que aumentan en periodos de alta intensidad de pastoreo y, (2) un grupo menos resistente al pastoreo, y mejor adaptado a la captura de recursos, que aumentan en periodos de baja intensidad de pastoreo. De esta manera, cuando el número de especies de los dos grupos divergentes son similares, cambios en la intensidad de pastoreo pueden causar cambios substanciales en la composición con poco o ningún cambio en la riqueza de especies y en la diversidad. Esta explicación se ajusta más a efectos que se han encontrado en sistemas poco productivos con larga historia de pastoreo (ver Noy-Meir 1990, Jauffret & Lavorel 2003) donde la composición de especies cambió en respuesta a la intensidad de pastoreo (en contra del modelo de Milchunas), pero la diversidad de especies prácticamente no cambió (a favor del modelo de Milchunas).

Efectos de los herbívoros en pastizales mediterráneos ibéricos

Los ecosistemas de la cuenca mediterránea han estado asociados desde tiempo remoto con los sistemas humanos de uso de recursos (Blondel & Aronson 1995) y, en especial, con la alta presión de pastoreo (Noy-Meir & Seligman 1979). A pesar de ello, algunas comunidades de plantas del Mediterráneo pastadas por herbívoros mantienen una alta diversidad de especies (Naveh & Whittaker, 1979). Este fenómeno es consistente con la hipótesis de que la vegetación en esta región ha sido moldeada por el pastoreo al cual ha estado expuesta durante miles de años y, por tanto, con la predicción del modelo de Milchunas *et al*. (1988). Este hecho es común a buena parte de las comunidades de pastizal de la Península Ibérica y, en particular, del Centro de España.

Varios estudios han destacado el papel esencial de los grandes herbívoros en el mantenimiento de la diversidad de los pastizales mediterráneos ibéricos (De Pablo *et al*. 1982, Gómez-Sal *et al*. 1986, Puerto *et al*. 1990, Pineda & Montalvo 1995, Montalvo *et al*. 1993), siendo éste un carácter diferencial de la cuenca mediterránea respecto al resto de los otros cuatro lugares con este clima en el mundo (Cowling *et al*. 1996). Además, se ha demostrado la existencia de factores adiciona-

les al herbivorismo que pueden actuar favoreciendo la gran variación en la composición florística en estos ambientes. En climas mediterráneos semiáridos con elevada variabilidad climática interanual, los factores abióticos, tales como fluctuaciones en las precipitaciones y temperaturas, actúan como factores reguladores de las características de la vegetación (Peco *et al*. 1983, 1988, Peco 1989), afectando a la dinámica del banco de semillas (Espigares & Peco 1993, 1995, Pérez-Camacho 2004). También se ha demostrado que los gradientes ambientales (altitudinal o topográfico) influyen sobre la estructura y dinámica de las comunidades herbáceas mediterráneas (Montalvo 1992, Montalvo *et al*. 1991, Ortega 1994). A menor altitud dominan las plantas anuales dándose un reemplazamiento de especies hacia una mayor abundancia de perennes con el incremento de altitud. Las mayores diversidades se han encontrado en los pastizales anuales situados entre los 500-700 metros, produciéndose una disminución en el número de especies con la altitud, debido a las condiciones de precipitación más predecibles y estables y una mayor disponibilidad de agua a principios de verano (Montalvo *et al*. 1993). Por otro lado, se ha sugerido que la riqueza de especies en un determinado lugar viene determinada principalmente por la cantidad de heterogeneidad ambiental que los organismos pueden distinguir (Rey-Benayas 2001). Una mayor heterogeneidad espacial implica una mayor heterogeneidad de nichos disponibles y, por lo tanto, mayor coexistencia de especies. En las comunidades herbáceas mediterráneas, la presencia de especies leñosas (Bernáldez *et al*. 1969, Marañon 1986), los cambios edáficos y geomorfológicos (Seterling *et al*. 1984), o incluso la propia actividad de los herbívoros (De Miguel 1988), son destacados agentes generadores de heterogeneidad espacial a escala local.

A pesar del gran número de estudios desarrollados en pastizales mediterráneos, aún quedan algunas líneas interesantes de investigación. En la mayor parte de los trabajos sólo se ha tenido en cuenta el efecto de los grandes herbívoros y no se ha considerado todavía en su justa importancia el papel de los herbívoros pequeños sobre la diversidad, ni su posible interacción los grandes herbívoros (ver Rebollo *et al*. 2003). Numerosos indicios sugieren que los herbívoros pequeños podrían jugar un papel crucial en los ecosistemas de la Península Ibérica.

El conejo europeo: pequeño herbívoro nativo de la Península Ibérica

Origen y taxonomía

El conejo Europeo (*Oryctolagus cuniculus*) es una de las 60 especies que actualmente forman el orden *Lagomorpha* y una de las 40 especies de la familia *Leporidae*, la cual agrupa todos los conejos y liebres del mundo (Corbet 1994). Al igual que todos los lagomorfos, presenta potentes extremidades posteriores adaptadas a la carrera, grandes pabellones auditivos, aunque menores que en el género *Lepus*, y una coloración pardo-grisácea más o menos uniforme donde destaca claramente el blanco de la parte interna de la cola.

El conejo y el propio género *Oryctolagus* son originarios de la Península Ibérica (Thompson & King 1994, López-Martínez 2004), siendo *Oryctolagus* el género de lepóridos más antiguo del registro fósil. La especie *Oryctolagus laynensis*, considerado el ancestro directo del conejo moderno, apareció en el Plioceno Medio (hace alrededor de 3,5 Ma) en el centro y sur de la Península Ibérica asociado a un tipo de ecosistema de sabana en unas condiciones climáticas cálidas-subtropicales (López-Martínez 2004). Fuera de la Península, se han encontrado fósiles de *Oryctolagus* datados en el Pleistoceno bajo-medio (hace alrededor de 2 a 0,4 Ma). Estas especies (*O. lacosti*, *O. burgi*) de tamaño más grande han sido descritas en el centro y sur de Francia, Italia y en el centro y este

de la Península Ibérica, y fueron contemporáneas con la especie más pequeña y moderna de *Oryctolagus cuniculus*, la cual aparece en el Pleistoceno Medio (alrededor de 0,6 Ma) en el sur de España. Este, asociado a un tipo de fauna de lugares cálidos, se extendió por el oeste de Europa (centro y norte de España, Francia, Islas Británicas e Italia) con subespecies particulares como *O. c. lunellensis* y *O. c. grenalensis*. Más tarde, la especie moderna se convirtió en la única superviviente en España y el sur de Francia durante la fase fría del Pleistoceno superior (0,14-0,01 Ma), desapareciendo del resto de Europa hasta su posterior dispersión por el hombre (López-Martínez 2004).

De acuerdo con criterios genéticos y bioquímicos (Branco *et al*. 2000, 2002), en la actualidad se admite la existencia de dos subespecies de conejos en la Península: *Oryctolagus cuniculus algirus*, de pequeño tamaño, considerada como la subespecie original y que ocupa el cuadrante suroccidental y *Oryctolagus cuniculus cuniculus*, de mayor talla, que vive en el resto de la Península. Sin embargo, Ferrand (2004) habla de una estructuración geográfica más compleja y heterogénea, sugiriendo que la selección natural ha jugado un importante papel en la configuración de la alta diversidad genética actual, de tal manera que *Oryctolagus cuniculus* sería un mosaico, una especie de híbrido entre dos genomas divergentes, lo que explicaría el inusual polimorfismo encontrado en sus poblaciones silvestres.

Actualmente el conejo se encuentra distribuido por cinco continentes, ha sido introducido por el hombre en prácticamente toda Europa occidental así como en Australia, Nueva Zelanda y Chile, desde donde ha ocupado la región suroccidental de Argentina (Monnerot *et al*.1994, Rogers *et al*. 1994). Su distribución también incluye numerosas islas mediterráneas, atlánticas y de Oceánia (Flux y Fullagar 1983).

Biología reproductiva

Se ha descrito que el periodo reproductivo del conejo (entre noviembre y junio) depende de la calidad y abundancia del pasto y, por tanto, de la temperatura e intensidad de las lluvias (Gonçalves *et al*. 2002, Soriguer & Rogers 1991, Villafuerte *et al*. 1997). La gestación dura de media unos 31 días y para que la reproducción sea exitosa, el conejo requiere alimento bajo en fibra y altamente nutritivo (Bhadresa 1982, Hulbert *et al*. 1996, Myers *et al*. 1994, Wallage-Drees 1983). El número de crías producidas está muy influido por las condiciones ambientales y si la hembra está físicamente estresada puede reabsorber los fetos, incluso aunque se encuentre hacia la mitad del periodo de gestación (Lockley 1973). Las hembras paren (de 3 a 6 gazapos por camada) en alguna cámara de la madriguera o en un pequeño túnel construido por ellas mismas (Lockley 1973). Los conejos muestran poco cuidado parental, atendiendo a la camada sólo una vez por noche y durante unos pocos minutos. Esto es posible porque la leche materna es altamente nutritiva y, al haber menos visitas, se reduce el riesgo de depredación sobre los gazapos (Cowan & Bell 1986, Hirakawa 2001, Lockley 1973). Tras una corta dependencia materna (20-30 días) los gazapos salen de la madriguera y prácticamente no reciben cuidado parental siendo totalmente independientes a los 17-23 días (Cowan y Bell 1986). Los machos son, en general, los que se dispersan, aunque las hembras a menudo también abandonan la colonia donde han nacido. La dispersión ocurre durante los primeros cinco meses desde el nacimiento, y habitualmente más del 50% de los juveniles dejan sus colonias. Es común que los animales dispersantes no se muevan más de 70 metros desde su lugar de nacimiento (Künkele & von Holst 1996). Los jóvenes alcanzan la madurez sexual entre los cuatro (*O. c. algirus*) y nueve (*O. c. cuniculus*) meses. Durante los primeros

tres meses de vida los conejos sufren una mortalidad del 80% que disminuye hasta el 40% entre los cuatro y ocho meses y es sólo del 15% anual en adultos (Myers *et al*. 1994). Las altas tasas de depredación se compensan con una alta tasa reproductiva: las hembras pueden entrar en celo mientras están criando, y lo más común es que crien de 1 a 4 camadas por año

Comportamiento y ecología

El conejo está presente en una amplia variedad de ambientes, necesitando, en general, la presencia de suelo fácil de excavar para construir las madrigueras, así como alimento y cobertura de vegetación adecuados (Rogers & Myers 1979, Soriguer & Rogers 1981, Villafuerte 2002). Aunque el tipo de hábitat donde hay conejos con más frecuencia es el matorral mediterráneo, las máximas densidades se encuentran en las dehesas. Los conejos seleccionan preferentemente los mosaicos formados por pastizales y áreas con matorral (Wheeler *et al*. 1981). Ambos hábitats tienen su ventaja, el matorral le proporciona cobertura para protegerse de los depredadores y el pastizal abundante comida (Rogers & Myers 1979). Numerosos estudios han revelado que el riesgo de depredación aumenta con la distancia al refugio y que los animales a menudo muestran un conflicto en términos de coste energético y calidad del alimento en respuesta al peligro (Hughes & Ward 1993, Lima *et al*. 1985). En el caso del conejo, la construcción de madrigueras en lugares con poca protección les permite utilizar áreas más lejanas al refugio proporcionado por la vegetación leñosa (Palomares & Delibes 1994, 1997).

Generalmente, los conejos viven en colonias, cuyo tamaño depende de la calidad y estructura del hábitat. La vida en grupo permite que se puedan crear y mantener las madrigueras, diluir el efecto de los depredadores, o incluso colaborar en la vigilancia (Cowan 1987, Villafuerte & Moreno, 1997), sin embargo, también tiene efectos negativos como la transmisión de enfermedades. El territorio del grupo es defendido por el macho dominante, pero todos los integrantes participan en la demarcación de los límites. El olor es el modo más importante de comunicación. Los machos marcan el territorio mediante letrinas, marcas olfativas producidas por glándulas bucales y anales o escarbaduras (Myers *et al*. 1994).

El patrón diario de actividad del conejo parece estar influido por la estructura de la comunidad de depredadores. En la Península Ibérica es fundamentalmente crepuscular y moderadamente nocturno. Tras la puesta del sol, los conejos prefieren alimentarse en lugares abiertos, alejados de la cobertura de los matorrales, ya que así disminuye el riesgo de depredación por depredadores acechadores. Sin embargo, durante el día, permanecen cerca de la cobertura de los matorrales para evitar a los depredadores aéreos (Moreno *et al*. 1996, Villafuerte & Moreno 1997).

La base de su dieta está constituida principalmente por plantas herbáceas. En general seleccionan positivamente las compuestas, leguminosas y gramíneas de escasa talla. La dieta puede variar con los cambios estacionales y con el hábitat (Rogers *et al*. 1994) como es esperable de cualquier especie ambientalmente tolerante. Cuando las herbáceas escasean, consumen vegetación leñosa o semileñosa. Se ha demostrado que el conejo es capaz de acomodar su dieta en función de la disponibilidad resultante de la competencia con el resto de los herbívoros de la zona donde habitan (Soriguer 1983). Los periodos de sequía son una causa importante de mortalidad en el conejo posiblemente debido a la falta de agua en superficie aunque más probablemente como resultado de la reducción de la vegetación (Myers & Parker 1975). En ambientes semiáridos de Australia se ha comprobado que durante el verano los conejos pueden morir de hambre ya que

son incapaces de comer vegetación seca si no tienen acceso al agua. Sin embargo, estos muestran una asombrosa resiliencia, siendo capaces de sobrevivir sin agua hasta dos meses, después de perder hasta el 50% de su peso que recuperan rápidamente cuando el agua es accesible (Hayward 1961). Además, los conejos muestran una gran capacidad para optimizar el uso de los recursos hídricos economizando agua mediante la concentración de su orina (Hayward 1961) y reduciendo el contenido de agua en sus heces (Verdú & Galante 2004).

La cecotrófia es un fenómeno característico del conejo silvestre y otros pequeños herbívoros y consiste en ingerir los excrementos procedentes de la primera digestión (Hirakawa 2001, Kolb 1986, Lockley 1973). El conejo produce dos clases de excrementos, los primeros blanquecinos y de aspecto gelatinoso, son denominados cecotrofos. Estos proceden de la separación selectiva del alimento fibroso, de baja digestibilidad, y de la fracción más digerible, la cual es fermentada en el *caecum*. El resultado son unos excrementos ricos en vitaminas, minerales, aminoácidos y otros nutrientes que son ingeridos inmediatamente después de ser expulsados. Una vez digeridos, el material más fibroso es de nuevo expulsado, esta vez en forma de excrementos duros. La cecotrófia es significativamente nutritiva y se ha demostrado que la ausencia de este comportamiento da lugar a una disminución del peso y una malnutrición del animal (Hirakawa 2001, Soave & Brand 1991). La cecotrófia permite al conejo vivir en ecosistemas pobres en recursos, con alimento de baja calidad (Kuijper *et al*. 2004), y podría contribuir al éxito del conejo en ecosistemas áridos y semiáridos (Sakaguchi *et al*. 1992).

Depredadores, enfermedades y tendencias poblacionales

En la Península Ibérica el conejo es una especie clave para muchos depredadores, siendo un enlace irremplazable y de vital importancia en la cadena trófica (Villafuerte *et al*. 1998). En la Península hay 44 especies de depredadores que tienen al conejo como componente de su dieta (Delibes & Hiraldo 1981, Rogers *et al*. 1994, Villafuerte & Moreno 1997), algunas amenazadas como el Buitre negro (*Aegypius monachus*), Búho real (*Bubo bubo*), Águila calzada (*Hieraetus pennatus*), Águila imperial (*Aquila adalberti*) y el Lince ibérico (*Lynx pardina*), siendo estas dos últimas especialmente dependientes del conejo. Otro depredador del conejo es el hombre siendo la principal pieza de caza menor en España, Portugal y Francia. La caza del conejo se ha convertido en una importante actividad económica (Villafuerte *et al*. 1998), y se estima que un millón y medio de cazadores cazan entre 6 a 13 millones de conejos por año, entre los meses de octubre y enero en Francia y España (Rogers *et al*. 1994).

El declive del conejo empezó hacia la primera mitad del siglo veinte como consecuencia de la excesiva caza por el hombre así como por la pérdida y fragmentación del hábitat. La entrada de la mixomatosis en las poblaciones de conejo en España y Portugal en la década de los 50 aceleró drásticamente este declive. La mixomatosis produjo una reducción del número de ejemplares del 80-90% de la población total en los primeros años (Muñoz-Goyanes 1960). Esta enfermedad viral es transmitida principalmente por pulgas y mosquitos, aunque la transmisión por contacto directo también es posible. La mixomatosis puede matar al conejo directamente, o bien indirectamente al aumentar la susceptibilidad frente a los depredadores, teniendo más prevalencia en primavera y verano, cuando las pulgas y los mosquitos son más abundantes. La enfermedad tiene un mayor impacto en conejos jóvenes que en adultos.

Tras el impacto inicial, la virulencia de la enfermedad empezó a disminuir y durante la década de

los 80 las poblaciones de conejo empezaron a mostrar signos de recuperación (Calvete *et al*. 1997). Sin embargo, justo cuando parecía darse una recuperación, a finales de los 80 llegó a la Península Ibérica otra enfermedad devastadora para el conejo, la enfermedad hemorrágica vírica (EHV). El efecto inicial fue catastrófico y entre el 55 y el 75% de los conejos en España y Portugal murieron por ésta enfermedad (Villafuerte *et al*. 1995). La EHV es una enfermedad viral que se propaga principalmente por contacto físico entre los individuos, más que a través de los insectos. La enfermedad tiene una mayor prevalencia en invierno y primavera y mata adultos pero no jóvenes menores de ocho semanas. Parece ser que los jóvenes están protegidos por los anticuerpos maternos (VPRS 2003). Actualmente la mixomatosis y la EHV son endémicas en España y Portugal y posiblemente la existencia de ambas está evitando que las poblaciones de conejo se recuperen, al matar individuos que pueden tener inmunidad frente a una enfermedad pero no frente a la otra.

Mientras las poblaciones de conejo europeo introducidas en el norte de Europa están creciendo, a menudo alcanzando el estatus de plaga, en sus hábitats nativos son todavía bastante escasos e incluso han llegado a extinguirse localmente. Históricamente, el gran número de depredadores ha limitado la densidad de conejos. Sin embargo, actualmente, la degradación del hábitat, las enfermedades y la caza están acelerando su disminución (Moreno & Villafuerte 1995, Angulo 2003). En general, se estima que las poblaciones pueden haberse reducido en promedio por encima del 80% en los últimos treinta años (Virgos 2005). Esta disminución es alarmante debido a la importancia ecológica del conejo en los ambientes semiáridos.

Efectos del conejo sobre la vegetación

Los conejos realizan una intensa actividad de remoción del suelo, de producción y acumulación de excrementos y una fuerte presión de pastoreo sobre una amplia variedad de especies herbáceas y leñosas. Se considera que pueden llegar a consumir el 20% de la producción primaria y esta proporción debió ser mayor antes de los brotes de mixomatosis y hepatitis hemorrágica vírica (Soriguer 1983). Esto les confiere una gran capacidad para modificar su hábitat y condicionar las transferencias de materia y energía en las áreas próximas a sus madrigueras. Prueba de su capacidad de control sobre el flujo energético, es la existencia de una compleja red de depredadores (algunos notablemente especializados e igualmente endémicos de la Península Ibérica) dependientes del conejo, lo cual es completamente inusual en otros ecosistemas y nunca ha sido observada entre los lagomorfos (Grzimek´s 1990). Si las poblaciones de conejo han sustentado esta red de depredadores vertebrados, es lógico pensar que también han podido determinar adaptaciones en otros componentes de los ecosistemas y constituir una fuerte presión selectiva para las plantas. Esto es lo que sugieren los resultados obtenidos sobre algunas comunidades cuya composición y estructura parecen estar determinadas no sólo por la constante presión de pastoreo, sino también por las "talas" masivas de ciertas especies de matorral efectuadas por las poblaciones de conejo para acceder a su consumo en determinados años de escasa producción herbácea (Gómez Sal *et al*. 1998). Posiblemente la falta de adaptación de las comunidades vegetales a la presión herbívora del conejo tenga una relación directa con las dramáticas consecuencias de la introducción del conejo en distintos ecosistemas del mundo como Australia, Nueva Zelanda, Chile o Argentina. Las investigaciones llevadas a cabo en la Península Ibérica se han centrado principalmente en el papel del conejo como presa clave de especies de carnívoros en peligro de extinción. Pocos estudios han considerado al conejo propiamente dicho y la interacción ecológica dentro de su ecosistema nativo. Paradójicamente los efectos de los conejos sobre la vegetación han

sido intensamente estudiados en lugares donde ha sido introducido mientras que permanecen sin estudiar en el ambiente ibérico, adaptado desde tiempos remotos a su presencia.

Algunos estudios desarrollados en el Norte de Europa y Nueva Zelanda analizan el efecto del pastoreo del conejo sobre la diversidad herbácea (Crawley 1990, Bishop & Dhabi 1984, Bhadresa 1987) o bien la interacción del conejo con otros herbívoros y su efecto sobre la vegetación (van de Koppel *et al*. 1996, Huisman & Olff 1998, McIntosh *et al*.1997, Bowers 1993). La mayor parte de los trabajos existentes sobre la interacción conejo-planta han sido llevados a cabo en Inglaterra, ya que el dramático descenso de las poblaciones de conejo debido a la mixomatosis y la posterior recuperación de las poblaciones ofreció una oportunidad única para estudiar la influencia de los conejos (ver **Tabla 1.1** para una revisión de estos trabajos). Estos trabajos muestran efectos numerosos y contradictorios, aunque en general parece que la respuesta de la vegetación al pastoreo por conejos varía con las especies de plantas y los niveles de consumo.

Tabla 1.1: Efectos del conejo sobre la vegetación. Adaptado de Petterson (2001).

Efectos del conejo	**Referencias**
Reducción en la producción de semillas	Bhadresa 1987 Crawley 1983 Gillham 1955
Aumento de plantas que se propagan vegetativamente	Bhadresa 1987
Aumento de la erosión	Bisigato & Bertiller 1997 Gillham 1955
Aumento de especies con baja palatabilidad	Bisigato & Bertiller 1997
Disminución de especies d ominantes en favor de las subordinadas y aumento en la diversidad de especies	Gillham 1955 Sumption & Flowerdew 1985
Disminución de la diversidad de especies	Bowers 1993 Gillham 1955 Sumption & Flowerdew 1985
Disminución en la altura de la vegetación	Gillham 1955 Sumption & Flowerdew 1985
Retardo en la sucesión	Davidson 1993 Gibson & Brown 1992
Baja tasa de éxito en el establecimiento de plantas	Sumption & Flowerdew 1985
Reducción de la cobertura vegetal	Crawley 1983 Sumption & Flowerdew 1985
Aumento del crecimiento de las plantas por compensación debido al pastoreo	Crawley 1983
Producción de parches para el establecimiento de plantas	Crawley 1983 Sumption & Flowerdew 1985
Dispersión de semillas	Crawley 1983

Los resultados de estos estudios no pueden extrapolarse a la respuesta de la vegetación al efecto del conejo en pastizales mediterráneos ibéricos ya que nos encontramos en un contexto biogeográfico, ecológico y evolutivo diferente donde el conejo podría haber jugado un papel clave en la evolución de estos ecosistemas.

Hay pocos trabajos centrados en la interacción conejo-planta en la Península Ibérica. Soriguer (1983) analiza el efecto sobre la vegetación en las marismas de Doñana, enfocándolo hacia los niveles de consumo y composición de la dieta, y viendo la interacción con herbívoros más grandes. Petterson (2001) demuestra que los conejos disminuyen la cobertura de la vegetación herbácea aunque sin afectar a la diversidad de especies en ambientes áridos del sur de España. Otros estudios demuestran que el efecto del conejo sobre la vegetación puede ser muy importante bien

como fertilizador en ambientes semiáridos (Willot *et al*. 2000) o como dispersor de semillas (Soriguer 1986, Muñoz-Reinoso 1993, Malo & Suárez 1995b, Malo *et al*. 1995, Nogales *et al*. 1995, Dellafiore *et al*. 2006).

Objetivos de la Tesis Doctoral

Teniendo en cuenta lo expuesto en los apartados anteriores, en esta Tesis Doctoral se estudia el papel de los herbívoros en el mantenimiento de pastizales ricos en especies y que presentan una larga historia evolutiva de pastoreo. En este análisis, se intenta discriminar entre el papel de los herbívoros grandes (ovejas en régimen extensivo) y pequeños (conejo silvestre), si bien, se pone especial énfasis en el papel del conejo por tratarse de un pequeño herbívoro originario de la Península Ibérica y que ha podido representar una presión evolutiva importante en amplias áreas de ese territorio.

Los objetivos específicos de la Tesis Doctoral fueron:

1. *Determinar los factores que regulan la abundancia y distribución de herbívoros grandes y pequeños a escala de paisaje*

Los estudios se llevaron a cabo en una dehesa de 330 ha con elevada heterogeneidad espacial, formada por lomas suaves que dan lugar a una sucesión de zonas altas, laderas y zonas bajas con diferente productividad y fisonomía de la vegetación.

En el **capítulo 3** se analiza la selección de hábitat de herbívoros grandes y pequeños. Para ello, testamos un modelo causal apriorístico que explica los factores directos e indirectos que influyen en la selección de hábitat y abundancias de herbívoros grandes y pequeños en las distintas estaciones del año. Para cada tipo de herbívoro, los factores directos considerados fueron la disponibilidad de alimento, refugio y agua. Los factores indirectos (influyen sobre los factores directos) fueron la fertilidad química del suelo, porcentaje de piedras del suelo y humedad edáfica. Este estudio considera todos los compartimentos básicos del ecosistema a esta escala (aspectos geomorfológicos, edáficos y de vegetación) y nos permite conocer en que medida los cambios estacionales en la abundancia de recursos limitantes afectan a la distribución de los herbívoros.

En el **capítulo 4** se analizan las preferencias en el uso del hábitat entre conejos adultos y juveniles. La abundancia y calidad del alimento y la disponibilidad de refugio crea un conflicto de intereses entre la necesidad de conseguir alimento y el riesgo de depredación, sobre todo en especies altamente depredadas como el conejo. Estas necesidades pueden variar con la edad del animal, puesto que los requerimientos nutritivos y las tasas de depredación son diferentes entre adultos y juveniles. También es esperable que varíen temporalmente, ya que la llegada del verano en ecosistemas mediterráneos provoca la desaparición de la vegetación herbácea verde y el agua en superficie constriñendo el uso del sistema por los conejos.

2. *Analizar los efectos de los herbívoros grandes y pequeños sobre la estructura y funcionamiento de la comunidad de pastizal*

Estos efectos se analizan durante tres años sucesivos en distintas condiciones de productividad primaria en un ambiente de dehesa. Para ello, se sitúan dispositivos experimentales basados en la exclusión selectiva de ambos herbívoros en dos posiciones topográficas con contrastada pro-

ductividad primaria: zonas altas con baja productividad y dominadas por plantas anuales y zonas bajas con elevada productividad y con abundantes plantas perennes.

En el **capítulo 5** se evalúa el consumo herbáceo por los herbívoros grandes y pequeños y sus efectos sobre la biomasa aérea y subterránea. El estudio incluye también el análisis de los cambios en la altura de la vegetación, cobertura verde y suelo desnudo, así como la abundancia de necromasa y sus efectos.

En el **capítulo 6** se analiza el efecto de ambos herbívoros sobre la composición de la comunidad de plantas del pastizal. Se estudian los cambios en riqueza, dominancia, diversidad y heterogeneidad espacial y en las abundancias de diferentes grupos funcionales de plantas herbáceas. En este capítulo se testan distintas hipótesis derivadas del modelo propuesto por Richie & Olff (1999) para herbívoros de diferente tamaño en ambientes con distinta productividad.

En el **capítulo 7** se hace una discusión integrada de los resultados de los cuatro capítulos anteriores tratando de sintetizar los aspectos más relevantes del efecto de los herbívoros grandes y pequeños sobre la estructura y diversidad de pastizales mediterráneos y su uso diferencial del hábitat. Finalmente se enumeran las conclusiones más relevantes de este trabajo.

Aspectos relevantes de esta Tesis Doctoral

Efecto de los conejos sobre la vegetación

El conejo europeo en la Península Ibérica ha sido estudiado principalmente en su papel como presa, existiendo un vacío de conocimiento en su papel como consumidor y sus efectos sobre la vegetación. Las investigaciones de esta tesis ayudan a comprender de una manera más completa el papel ecológico de los conejos en los pastizales mediterráneos. Además, entender el papel del conejo dentro de su ecosistema original es vital en la gestión y conservación del conejo como recurso, para proteger a las especies asociadas con él y para mantener la integridad de los ecosistemas donde vive.

Interacción herbívoro pequeño-herbívoro grande

Aunque la mayor parte de los ecosistemas están pastados por más de un tipo de herbívoro, aún no se conoce muy bien el efecto diferencial que cada tipo de herbívoro tiene sobre la diversidad y dinámica de los ecosistemas (Huntly 1991, Olff & Ritchie 1998). La función de los herbívoros grandes ha sido estudiada en los pastizales mediterráneos ibéricos, principalmente estudios con ganado doméstico, comprobándose que su papel es importante para mantener los valores elevados de diversidad de estos sistemas. Sin embargo, existen pocos trabajos que aborden la interacción de grandes y pequeños herbívoros, el papel de los pequeños herbívoros en sí o la ausencia de herbivorismo. Además, los pocos estudios que analizan el efecto de herbívoros grandes y pequeños se han llevado a cabo en pastizales de perennes en zonas templadas (ver revisión en Ritchie & Olff 1999). Entender, por tanto, la influencia de herbívoros grande *vs*. pequeños en pastizales dominados por especies anuales es importante ya que la respuesta de la vegetación puede ser diferente al faltar continuidad en las interacciones competitivas entre las especies.

Coexistencia herbívoro doméstico-herbívoro silvestre

En general, existe poca información sobre el ganado doméstico en libertad y su interacción con herbívoros silvestres en ecosistemas de dehesa. Los herbívoros domésticos en régimen extensivo comparten hábitat y recursos con los herbívoros silvestres y entre sus poblaciones se establecen relaciones ecológicas. En condiciones extensivas, el ganado se comporta de manera similar a los ungulados silvestres (Lazo 1992). La selección de hábitat y la organización espacial se hace de acuerdo con la estructura espacial del territorio, de tal manera que determinadas zonas van a sufrir una mayor presión de pastoreo que otras, interaccionando de manera diferente con el resto de especies (De Miguel 1988). La presencia de herbívoros domésticos puede potencialmente acarrear efectos positivos o negativos sobre las poblaciones de conejo dependiendo principalmente de la carga ganadera. Una carga excesiva, por ejemplo, puede tener efectos negativos directos como la competencia y el desplazamiento del conejo. Por otro lado, el abandono de la ganadería extensiva provoca cambios estructurales de la vegetación y el deterioro de los pastos. La pérdida de calidad del hábitat ha sido citada como uno de los principales factores responsables del declive que en las últimas décadas ha sufrido el conejo (Moreno & Villafuerte 1995). Los herbívoros domésticos pueden mejorar la calidad del hábitat para los conejos de diversas maneras, como por ejemplo aumentando la fertilidad, dispersión de semillas, diversidad y heterogeneidad del paisaje.

Estudio integrado del ecosistema de dehesa: geomorfología, suelo, vegetación y herbívoros

El tipo de comunidad vegetal existente en una zona va a determinar en gran medida la comunidad de herbívoros dominante. Para comprender la dinámica vegetación-herbívoro es esencial conocer los factores que regulan la presencia de una u otra comunidad vegetal y animal, lo que exige una visión integrada del ecosistema. La mayor parte de los estudios existentes sobre uso del hábitat se centran en aspectos concretos del ecosistema que influyen en la preferencia del herbívoro por un área determinada. Sin embargo, investigar los factores a nivel de ecosistema, desde la geomorfología hasta la distribución de nutrientes y agua en el suelo, que influyen en las decisiones del animal es de vital importancia para conocer que tipo de hábitat y comunidad vegetal van a seleccionar los diferentes herbívoros y, por tanto, comprender mejor sus efectos sobre la vegetación.

Uso del bioensayo para estimar la fertilidad química del suelo

La técnica de bioensayo (**capítulo 5**), para determinar la fertilidad química del suelo, es una metodología que no ha sido aplicada anteriormente en ambientes de dehesa. Es especialmente idónea en ambientes con elevada heterogeneidad espacial edáfica, en los cuales los factores que condicionan la fertilidad pueden ser muy diferentes de unos lugares a otros. Como su nombre indica, el bioensayo se basa en utilizar un organismo vivo, en nuestro caso una planta, como un agente de prueba para medir sintéticamente la fertilidad química. Esta técnica nos ha permitido determinar el efecto de los componentes químicos del suelo en la productividad primaria, independientemente de la humedad, de tal manera que la cantidad de nutrientes del suelo es proporcional al crecimiento de la planta utilizada en el bioensayo. La diferencia con los análisis químicos tradicionales de suelo es que éstos no permiten obtener un valor de productividad, además de ser más costosos económicamente.

Bibliografía

Angulo, E. 2003. Factores que afectan a la distribución y abundancia del conejo en Andalucia. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

Aho, K., Huntly, N., Moen, J. & Oksanen, T. 1998. Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem. Oecologia 114: 405-409.

Augustine, D.J. & McNaughton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. Journal of Wildlife Management 62: 1165-1183.

Bakker, J.P. 1989. Nature management by grazing and cutting. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Bakker, J.P. & De Vries, Y. 1992. Germination and early establishement of lower salt-marsh species in grazed and mown salt marsh. Journal of Vegetation Science 3: 247-252.

Bangert, R.K. & Slobodchikoff, C.N. 2000. The Gunnison´s prairie dog structures a high desert grassland landscape as a keystone engineer. Journal of Arid Environments 46: 357-369.

Beaulie, J., Gauthier, G., and Rochefort, L. 1996. The growth response of graminoid plants to goose grazing in a high arctic environment. Journal of Ecology 84: 905-914.

Bell, R.H.V. 1970. The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. En: Watson, A. (ed.), Animal populations in relation to their food resources. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 11-123.

Belovsky, G.E. 1997. Optimal foraging and community strcuture: the allometry of herbivore food selection and competition. Evolutionary Ecology 11: 641-672.

Belsky, A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. Journal of Vegetation Science 3: 187-200.

Berendse, F. & Jonasson, S. 1992. Nutrient use and nutrient cycling in Northern ecosystems. En: Chapin, F.S., Jefferies, R.L., Reynolds, J., Shaver, J.H. & Svodoba, G.R. (eds.), Arctic ecosystems in a changing climate-and ecological perspective. Academic Press, New York, pp. 337-358.

Berendse, F. 1985. The effect of grazing on the outcome of competition between plant species with different nutrient requirements. Oikos 44: 35-39.

Bhadresa, R. 1982. Plant-rabbit interactions on a lowland heath. PhD thesis, University of London, London, UK.

Bhadresa, R. 1987. Rabbit grazing studies in a grassland community using faecal analysis and exclosures. Field Studies 6: 657-684.

Biondimi, M.E., Patton, B.D. and Nyren, P.E. 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. Ecological Applications 8: 469-479.

Bishop, G.F., & Davy, A. 1984. Significance of rabbits for the population regulation of *Hieracium pilosella* in breckland. Journal of Ecology 72: 273-284.

Bisigato, A.J. & Bertiller, M.B. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. Journal of Arid Environments 36: 639-653.

Blondel, J. And Aronson, J. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: Human and non-human determinants. In: Davis & Richardson (eds), Ecological Studies, Springer, pp. 109.

Bowers, M.A. 1993. Influence of herbivorous mammals on an old-field plant community: years 1-4 after disturbance. Oikos 67: 129-141.

Branco, M., M. Monnerot, N. Ferrand, & A. R. Templeton, 2002. Postglacial dispersal of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian Peninsula reconstructed from nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA genetic variation. Evolution 56(4): 792-803.

Branco, M., N. Ferrand & M. Monnerot, 2000. Phylogeography of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian Peninsula inferred from RFLP analysis of the cytochrome b gene. Heredity 85: 307-317.

Breman, H. & de Wit, C.T. 1983. Rangeland productivity and exploitation in the Sahel. Science 221: 1341-1347.

Brown, J.H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Calvete, C., Villafuerte, R., Lucientes, J., & Osácar, J.J. 1997. Effectiveness of traditional wild rabbit restocking in Spain. Journal of Zoology 241: 271-277.

Chapin, F.S. III, Vitousek, P.M. & Van Cleve, K. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. American Naturalist 127: 48-58.

Cingolani, A.M., Noy-Meir, I. & Díaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. Ecological Aplications15: 757-773.

Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M., & Steinauer, E.M. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. Science 280: 745-747.

Copoock, D.L., Detling, J.K., Ellis, J.E., & Dyer, M.I. 1983. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie I. Effects of Black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. Oecologia 56: 1-9.

Corbet, G. B., 1994. Taxonomy and origins. In: The European Rabbit. The history and biology of a successful colonizer (ed. H. V. Thompson and C. King). Oxford University Press, Oxford, UK.

Cowan, D.P. 1987. Group living in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): mutual benefit of resource localization? Journal of Animal Ecology 56: 779-795.

Cowan, D.P. & Bell, D.J. 1986. Leporid social behaviour and social organisation. Mammal Review 16: 169-179.

Cowling, R.M., P.W. Rundel, B.B. Lamont, M.K. Arroyo and M. Arianoutsou. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. Trends in Ecology and Evolution 11:362-366.

Crawley, M.J. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Science Publications, Oxford, UK.

Crawley, M.J. 1990. Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. Journal of Applied Ecology 27: 803-820.

Davidson, D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. Oikos 68: 23-35.

Demment, M.W. & Van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. American Naturalist 125: 641-672.

Delibes, M. & Hiraldo, F. 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystems. En: Myers, K. & Macinnes, C. D. (eds.), Proceedings of the world Lagomorphs Conference, University of Guelph, Ontario, Canadá, pp. 614-622.

Dellafiore, C.M., Muñoz-Vallés, S. & Gallego-Fernández, J.B. 2006. Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) as disperses of *Retama monosperma* (L.) Bois seeds in a Coastal Dune System. Ecoscience 13: 5-10.

De Miguel, J.M. 1988. Estructura de un sistema silvopastoral de dehesa. Vegetación, hábitats y uso del territorio por el ganado. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.

De Pablo, C. L., Peco, B., Galiano, E. F., Nicolas, J. P. & Pineda, F. D. 1982. Space-time variability in Mediterranean pastures analysed with diversity parameters. Vegetatio 50:113-125.

Espigares, T & Peco, B. 1993. Mediterranean pasture dynamics: The role of germination. Journal of Vegetation Science 4: 189-194.

Espigares, T & Peco, B. 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. Journal of Ecology 83: 135-142.

Ferrand, N. 2004. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) is a mosaic of two highly divergent genomes. En: CIBIO (Ed.) Abstract Book of the Second Lagomorph Conference. Vairao, Portugal, pp. 14-15.

Flux, J.E.C. & P.J. Fullagar, 1983. World distribution of the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Acta Zoologica 174: 75-77.

Gibson, C.W.D. & Brown, V.K. 1992. Grazing and vegetation change: deflected or modified succession? Journal of Applied Ecology 29: 120-131.

Gillham, M.E. 1955. Ecology of the Pembroheshire islands. III. The effect of grazing on the vegetation. Journal of Ecology 43: 172-206.

Gómez Sal, A., De Miguel, J. M., Casado, M.A. & Pineda, F. D. 1986. Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. Vegetatio 67: 33-44.

Gómez Sal, A., Rey-Benayas, J.M., López-Pintor, A. & Rebollo, S. 1998. Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean Retama spaherocarpa shrubland. Journal of Vegetation Science 10: 365-370.

Gonçalves, H., Alves, P. C. & Rocha, A. 2002. Seasonal variation in the reproductive activity of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus algirus*) in a Mediterranean ecosystem. Wildlife Research 29: 165-173.

González-Bernáldez, F., Morey, M. & Velasco, F. 1969. Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo woodland (Madrid). A multivariate approach to community structure, diversity and environmental factors. Boletin de la Real Sociedad Española de Historia Natural 67: 265-284.

González Bernáldez, F., 1991. Diversidad biológica, gestión de ecosistemas y nuevas políticas agrarias. En: Pineda, F.D., Casado, M.A., de Miguel, J.M. y Montalvo, J. (eds.), Biological Diversity. F. Areces, WWF-Adena, SCOPE, Madrid, pp. 23-31.

Gough, L. & Grace, J. B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. Ecology 79: 1586-1594.

Gordon, I.J., Illius, A.W., & Milne, J.D. 1996. Sources of variation in the foraging efficiency of grazing ruminants.Functional Ecology 10: 219-226.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews 52: 107-145.

Grubb, P.J. 1992. A positive distrust in simplicity-lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. Journal of Ecology 80: 585-610.

Grzimek´s. 1990. Encyclopaedia of Mammals. Mc Graw-Hill Publishing Company. New York.

Hart, R.H. 2001. Plant biodiversity on shortgrass steppe after 55 years of zero, light, moderate or heavy cattle grazing. Plant Ecology 155: 111-118.

Haskell, J.P., Ritchie, M.E., & Olff, H. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. Nature 418: 527-530.

Hayward, J.S. 1961. The ability of the wild rabbit to survive conditions of water restriction. CSIRO Wildlife Research 6: 160-175.

Hik, D.S. & Jefferies, R.L. 1990. Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. Journal of Ecology 78: 180-195.

Hirakawa, H. 2001. Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. Mammal Review 31: 61-80.

Hodson, J.G. & Illius, A.W. 1996. The ecology and management of grazing systems. CAB International.

Hughes, J.J. & Ward, D. 1993. Predation risk and distance to cover affect foraging behaviour in Namib desert gerbils. Animal Behaviour 46: 1243-1245.

Huisman, J. & Olff, H. 1998. Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. Ecology Letters 1: 25-29.

Hulbert, I.A.R., Iason, G.R. & Racey, P.A. 1996. Habitat utilisation in a stratified upland landscape by two lagomorphs with different feeding strategies. Journal of Applied Ecology 33: 315-324.

Huntly, N.J. & Reichman, O.J. 1994. Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation. Journal of Mammalogy 75: 852-859.

Huntly, N.J. 1987. Influence of refuging consumers (Pikas: *Ochotona princeps*) on suabalpine meadow vegetation. Ecology 68: 274-283.

Jarman, P.J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. Behaviour 48: 215-267.

Jauffret, S., & Lavorel, S. 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? Journal of Vegetation Science 14: 399-408.

Jefferies, R.L., Klein, D.R. & Shaver, G.R. 1994. Vertebrate herbivores and northen plant communities - reciprocal influences and responses. Oikos 71: 193-206.

Jefferies, R.L. 1999. Herbivores, nutrients and trophic cascades in terrestrial environments. En: Olff, H., Brown, V.K. & Drent, R.H. (eds), Herbivores: Between Plants and Predator. Blackwell Science, pp. 301-330.

Knapp, A.K., Blair, J.M., Briggs, J.M., Collins, S.L., Hartnett, D.C., Johnson, L.C. & Towne, E.G. 1999. The keystone role of bison in North American tall grass prairie. Bison increase habitat heterogeneity and alter a broad array of plant community and ecosystem process. Bioscience 49: 39-50.

Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology 33: 1441-1450.

Kolb, H. H. 1986. Circadian activity in the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Mammal Review 16: 145-150.

Krebs, C.J., Sinclair, A.R.E., Boonstra, R., Boutini, S., Martin, K. & Smith, J.N.M. 1999. Community dynamics of vertebrate herbivores: how can we untangle the web? En: Olff, H., Brown, V.K. & Drent, R.H. (eds), Herbivores: Between Plants and Predators. Blackwel Science, pp. 447-473.

Kuijper, D.P.J., van Wieren, S.E. & Bakker, J.P. 2004. Digestive strategies in two sympatrically occurring lagomorphs. Journal of Zoology 264: 171-178.

Künkele, J. & von Holst, D. 1996. Natal dispersal in the European rabbit. Animal Behaviour 51: 1047-1059.

Laca, E.A. & Demment, M.W. 1996. Foraging strategies of grazing animals. En: Hodgson, J. & Illius, A.W. (eds.), The ecology and management of grazing systems. CAB International, Wallingford, pp. 137-158.

Lazo, A. 1992. Características poblacionales del ganado bovino asilvestrado de la Reserva Biológica de Doñana. Doñana Acta Vertebrata 19 :85-96

Lima, S.L., Valone, T.J. & Carrasco, T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. Animal Behaviour 33: 155-265.

López-Martínez, N. 2004. The origin of the European rabbit in the fósil record. En: CIBIO (Ed.) Abstract Book of the Second World Lagomorph Conference. Vairao, Portugal, pp. 24.

Lockley, R.M. 1973. The Private Life of the Rabbit. An account of the life history and social behaviour of the wild rabbit. Corgi Books, London, UK.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton.

Malo, J.F. & Suarez, F. 1995a. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorus seeds. Journal of Vegetation Science 6:169-174.

Malo, J.F. & Suarez, F. 1995b. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. Oecologia 104: 246-255.

Malo, J.F., Jimenez, B & Suarez, F. 1995. Seed bank build-up small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorus dispersal by rabbits. Ecography 18: 73-82.

Marañon, M. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of SW Spain. Ecología Mediterranea 12: 131-142.

Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 119-161.

McIntosh, P.D., Allen, R.B. & Scott, N. 1997. Effects of exclosure and management on biomass and soil nutrient pools in seasonally dry high country, New Zealand. Journal of Environmental Management 51: 169-186.

McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. American Naturalist 124: 863-886.

McNaughton, S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. Ecological Monographs 55: 259-294.

McNaughton, S.J. 1993. Biodiversity and function of grazing ecosystems. En: Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (eds.) Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin, pp. 361-383.

McNaughton, S.J. & Sabuni, G.A. 1988. Large African mammals as regulators of vegetation structure. En: Werger, M.J.A., van der Aart, P.J.M., During, H.J., & Verhieven, J.T.A. (eds.), Plant form and vegetation structure. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 339-354.

McNaughton, S.J., Banykwa, F.F. & McNaughton, M.M. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. Science 278: 1798-1800.

McNaughton, S.J., Banyikwa, E.F. and McNaughton, M.M. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. Ecology 79: 587-592.

Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grasslands community structure. The American Naturalist 132: 87-106.

Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. Ecological Monographs 63: 327-366.

Monnerot, M., Vigne, J. D., Biju-Duval, C., Casane, D., Callou, C., Hardy, C., Mougel, F., Soriguer, R.C., Dennebouy, N., Mounolou, J:C., 1994. Rabbit and man: genetic and historic approach. Genetics Selection Evolution 26: 167-182.

Montalvo, J. 1992. Estructura y función de pastizales mediterráneos. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.

Montalvo, J., Casado, M. A., Levassor, C. & Pineda, F. D. 1991. Adaptation of ecological-systems-compositional patterns of species and morphological and functional traits. Journal of Vegetation Science 2: 655-666.

Montalvo, J., Casado, M. A., Levassor, C. & Pineda, F. D. 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. Journal of vegetation Science 4: 213-222.

Moreno, S. & Villafuerte, R. 1995. Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, and their predators in Doñana National Park, Spain. Biological Conservation 73: 81-85.

Moreno, S., Villafuerte, R. & Delibes, M. 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. Canadian Journal of Zoology 74: 1656-1660.

Muñoz-Goyanes, G. 1960. Anverso y reverso de la mixomatosis. Dirección General de Montes, Caza y pesca Fluvial. Madrid.

Muñoz-Reinoso, J.C. 1993. Consumo de gálbulos de sabina (*Juniperus phoenicea ssp. turbinata* Guss., 1891)

y dispersión de semillas por el conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.) en el Parque Nacional de Doñana. Doñana Acta Vertebrata 20: 49-58.

Myers, K., Parer, I., Wood, D. & Cooke, B. D. 1994. The rabbit in Australia. En: En: Thompson, H.V., King, C.M. (eds.) The European Rabbit: the History and Biology of a Successful Colonizer, Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 108-147.

Myers, K. & Parker, B.S. 1975. A study of the biology of the wild rabbit in climatically different regions in Eastern Australia VI. Changes in numbers and distribution related to climate and land systems in semi-arid north-western New South Wales. Australian Wildlife Research 2: 11-32.

Mysterud, A., Pérez-Barbería, F.J., & Gordon, I.J. 2001. The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. Oecologia 127: 30-39.

Naveh, Z. & Whittaker, R. H. 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean regions. Vegetatio 41:171-190.

Nogales, M., Valido, A., & Medina, F. M. 1995. Frugivory of *Plocama pendula* (Rubiaceae) by the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in xerophytic zones of Tenerife (Canary Islands). Acta Oecologica 16: 585-591.

Noy-Meir, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. Journal of Ecology 63: 459-481.

Noy-Meir, I. 1990. Responses of two semiarid rangeland communities to protection from grazing. Israel Journal of Botany 39: 431-442.

Noy-Meir, I. & Seligman, N. G. 1979. Management of semi-arid ecosystems in Israel. En: Walker, B.H. (ed.), Management of Semi-arid Ecosystems. Elsevier, Amsterdam, pp. 113-160.

Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grasslands plants to grazing and protection. Journal of Ecology 77:290-310.

Olff, H., De Leeuw, J., Bakker, J.P. Platerink, R.J. van Wijnen, H.J. & De Munck, W. 1997. Vegetation succession and herbivory on a salt marsh: changes induced by sea level and silt deposition along a elevational gradient. Journal of Ecology 85: 799-814.

Olff, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology and Evolutions 13: 261-265.

Olff, H., Ritchie, M.E., & Prins, H.H.T. 2002. Global environmental controls of diversity in large herbivores. Nature 415: 901-904.

Ortega, M. 1994. Papel de los bancos de semillas en pastizales mediterráneos: variabilidad espacio-temporal y respuestas al abandono del pastoreo. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Osem, Y., Perevolotsky, A., & Kigel, J. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale and temporal variation in primary productivity. Journal of Ecology 90: 936-946.

Osem, Y., Perevolotsky, A., & Kigel, J. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. Journal of Ecology 92: 297-309.

Owen-Smith, N. 1982. Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. En: Huntley, B.J. & Alker, B.H. (eds), The Ecology of Tropical Savannas. Springer-Velag, Berlin, pp. 359-404

Pacala, S.W. & Crawley, M.J. 1992. Herbivores and plant diversity. American Naturalist 140: 243-260.

Palomares, P., & Delibes, M. 1997. Predation upon European rabbits and their use of open and close patches in Mediterranean habitats. Oikos 80: 407-410.

Peco, B. 1989. Modelling Mediterranean pasture dynamics. Vegetatio 83: 269-276.

Peco, B., Levassor, C., Casado, M.A. & Pineda, F.D., 1983. Influence meteorologique et geomorfologique sur la succession de paturages méditerranénnes. Ecologia Mediterranea 9: 63-79.

Peco, B., Olmeda, C., Casado, M.A., Levassor, C. & Pineda, F.D., 1988. Différentiation entre les effets des oscilations météorologiques et le processus successionel dans un pâturage méditerranéen. En: Time Scales and Water Stress. Di Castri, F., Floret, Ch., Rambal, S. & Roy, J. (eds). Proceedings of the 5th. International Conference on Mediterranean Ecosystems. The International union of Biological Science, Paris, pp. 441-445.

Pérez-Camacho, L. 2004. Dinámica de comunidades herbáceas mediterráneas: influencia del régimen hídrico y pastoreo. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá, Madrid, España.

Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Petterson, D.A. 2001. The effects of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on soils and vegetation in semi-arid, south-eastern Spain. PhD thesis, University of Leeds.

Pineda. F. D., J. Montalvo (1995) Dehesa systems in the western Mediterranean. En: Halladay, P. & Gilmour, D.A. (eds.), Conserving biodiversity outside protected areas: the role of traditional agro-ecosystems. IUCN, AMA-Andalucía, CIFGB. Gland., pp. 107-117.

Pineda, F.D, J.P. Nicolas, A. Pou & E.F. Galiano, 1981. Ecological sucession in oligotrophic pastures of Central Spain. Vegetatio 44: 165-175.

Platt, W.J. 1985. A experimental study of competition among fugitive prairie plants. Ecology 66: 708-720.

Prins, H.H.T. & Olff, H. 1998. Species-richness of african grazer assemblage of large herbivores in East Africa. Oecologia 83: 392-400.

Proulx, M. & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. Ecology 79: 2581-2592.

Puerto, A., Rico, M., Matías, M. D. & García, J. A. 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. Journal of Vegetation Science 1: 445-452.

Rebollo, S., Pérez-Camacho, L., Valencia, J. & Gómez-Sal, A. 2003. Vole mound effects and disturbance rate in a Mediterranean plant community under different grazing and irrigation regimes. Plant Ecology 169: 227-243.

Rey-Benayas, J. M. 2001. Diversidad de plantas en comunidades mediterráneas. Regularidades, procesos e implicaciones del cambio global. En: Pugnaire, R., Zamora, R. (eds), Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. AEET/CSIC, Madrid, pp. 391-422.

Ritchie, M.E. & Olff, H. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. En: Olff, H., Brown, V. K. and Drent, R. H. (eds), Herbivores: Between Plants and Predator. Blackwell Science, pp 175-204.

Robbins, C.T. 1992. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York.

Rogers, P. M., Arthur, C.P., Soriguer, R. C. 1994. The rabbit in continental Europe. En: Thompson, H.V., King, C.M. (eds.) The European Rabbit: the History and Biology of a Successful Colonizer, Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 22-63.

Rogers, P.M., & Myers, K. 1979. Ecology of the European wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Mediterraneans habitats. Journal of Applied Ecology 16: 691-703.

Sakaguchi, E., Kaizu,K. & Nakamichi, M. 1992. Fibre digestion and digesta retention from different physical forms of the feed in rabbit. Comparative Biochemistry and Physiology 102A: 559-563.

Sankaran, M. & McNaughton, S.J. 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. Nature 401: 691-693.

Shariff, A.R., Biondini, M.E., & Grygiel, C.E. 1994. Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. Journal of Range Management 47: 444-449.

Sinclair, A.R.E. 1995. Seregenti, past and present. En: Sinclari, A.R.E. & Arcese, P. (eds), Serengeti II. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 3-30.

Soave, O. & Brand, C.D. 1991. Copropahgy: A review. Cornell Vet 81: 357-364.

Soriguer, R. C. 1983. Consideraciones sobre el efecto de los conejos y los grandes herbívoros en los pastizales de la vera de Doñana. Doñana Acta Vertebrata. 10: 155-168.

Soriguer, R.C. 1986. The rabbit as plant seed disperser. Mammal Review 16: 197-198.

Soriguer, R.C., & Rogers, P.M. 1981. The European wild rabbit in Mediterranean Spain. En: Myers, K. & McInnes, C. D. (eds) Proceedings of the World Lagomorph Conference. University of Guelph, Ontario, Canada, pp. 600-613.

Sterling, A., Peco, B., Casado, M.A., Galiano, E.F. & Pineda, F.D. 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. Oikos 42: 334-342.

Sumption, K.J. & Flowerdew, J.R. 1985. The ecological effects of the decline in rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) due to myxomatosis. Mammal Review 15: 151-186.

Thompson, H.V. & C.M. King (eds). 1994. The European Rabbit: the history and biology of a successful colonizer. Oxford University press.

Van de Koppel, J., Huisman, J., van der Wal, R. & Olff, H. 1996. Patterns of herbivory along a productivity gradient: an empirical and theoretical investigation. Ecology 77: 736-745.

Van der Maarel, E. and Titlyanova, A.A. 1989. Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions. Oikos 56: 364-370.

Van der Wal, R., Van Wijnen, H., Van Wieren, S., Beucher, O. & Bos, D. 2000. On facilitation between herbivores: How Brent Geese profit from brown hares. Ecology 81: 869-980.

Van Wieren, S.E. 1995. The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. Biological Journal of Linnaeus Society 56: 11-23.

Vera, F.W.M. 2000. Grazing ecology and forest history. CAB International, Oxon.

Verdú, J.R. and Galante, E. 1995. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scaraboidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). Journal of Natural History 38: 705-715.

Villafuerte, R. & Moreno, S. 1997. Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Doñana (SW Spain). Acta Theriologica 42: 225-230.

Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C., & Lucientes, J. 1995. Incidence of viral haemorrhagic disease in wild rabbits populations in Spain.Mammalia 59, 651-659.

Villafuerte, R., Lazo, A. & Moreno, S. 1997. Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: Conservation and management implications in Doñana National park. Revue Ecologique (Terre et Vie) 52: 345-356.

Villafuerte, R., Viñuela, J., & Blanco, J.C., 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. Biological Conservation 84: 181-188.

Villafuerte, R. 2002. Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 466.

Virgós, E., Cabezas-Díaz, S. & Lozano, J. 2005. El declive del conejo en España: evidencias a partir de las estadísticas de caza. Quercus 236: 16-20.

VPRS 2003. "The European rabbit", Government of western Australia, Farm note 39/2003,htpp://agspsrv38.agric.wa.gov.au/pls/portal30/docs/FOLDER/IKMP/VP/RAB/FN039_2003.PDF.

Wallage-Drees, J.M. 1983. Effects of food on onset of breeding in rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in a sand dune habitat. Acta Zoologica Fennica 174: 57-59.

WallisDeWries, M.F., Bakker, J.P., & Van Wieren, S.E. 1998. Grazing and Conservation Management. Kluwer Publishers, Dordrecht.

Westoby, M., Walker, B. & Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management 42: 266-274.

Wheeler, S.H., King, D.R. & Robinson, M.H. 1981. Habitat and warren utilisation by the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), as determined by radio-tracking. Australian Wildlife Research 8: 581-588.

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 and Fertility of Soils 31: 379-384.

Wilmshurst, J.F., Fryxell, J.M., & Bergman, C.M. 2000. The allometry of patch selection in ruminants. Proceedings of the Royal Society of London B 267: 345-349.